

# Metabolismi Chemiolitotrofi

---

PROF.STEFANO DUMONTET - DOTT.ROSA ANNA NASTRO

# Avvertenza

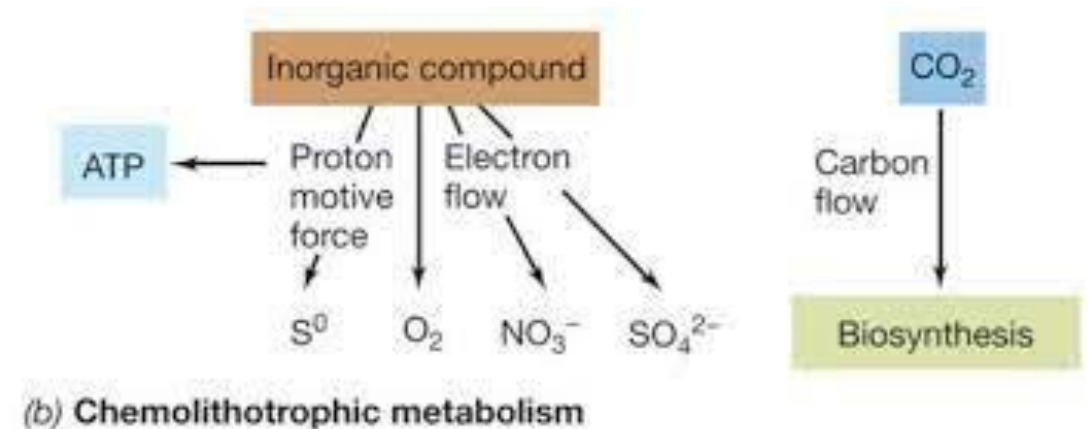
I MATERIALI PRESENTI IN QUESTE DIAPOSITIVE SONO FRUTTO SIA DEL LAVORO DEL PROF. VINCENZO PASQUALE SIA DI LAVORO PERSONALE BASATO SU RICERCHE EFFETTUATE SUL WEB, SU LIBRI E SU ARTICOLI SCIENTIFICI E DIVULGATIVI. OVE POSSIBILE, SONO STATE RIPORTATE LE FONTI DA CUI SI È DESUNTO IL MATERIALE.

---

I chemiolitotrofi organicano la  $\text{CO}_2$  utilizzando donatori di elettroni inorganici come  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{Fe}^{2+}$  o  $\text{NH}_2$  nel trasporto di elettroni. L'ATP viene generato mediante fosforilazione ossidativa. Il NADH si forma attraverso reazioni endoergoniche accoppiate al processo di ossidazione dei donatori di elettroni. Tali donatori, a loro volta, si sono formati in seguito alla riduzione di composti inorganici operata da organismi aerobi. In definitiva, l'energia liberata dall'ossidazione di tali composti inorganici ridotti deriva a sua volta dall'ossidazione dell'ossigeno

Il concetto di chemiolitotrofia si è affermato a partire nella seconda parte del XIX secolo quando Sergej Winogradskij pubblicò i suoi studi sui solfobatteri.

Ad oggi, si sa che la chemiolitotrofia dello zolfo è uno dei principali stili di vita metabolici di molti *Archea* e *Bacteria*



**Sulphomonas (batteri solfurei):** ottengono energia dall'ossidazione dello zolfo elementare o dell'H<sub>2</sub>S, ad esempio *Thiobacillus*, *Beggiatoa*.

**Batteri ossidanti lo zolfo elementare:** batteri solfurei denitrificanti ossidano S<sup>0</sup> in H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> (*Thiobacillus denitrificans*:  $2S + 2H_2O + 3O_2 \rightarrow 2H_2SO_4 + 126 \text{ kcal}$ ).

**Batteri ossidanti i solfuri:** ossidano H<sub>2</sub>S e rilasciano S (*Beggiatoa*  $\rightarrow 2H_2S + 4O_2 \rightarrow 2H_2O + 2S$   $\Delta G = -141,8$  kcal).

**Hydromonas (batteri H ossidanti):** convertono H<sub>2</sub> in H<sub>2</sub>O (*Bacillus pantotrophus*, *Hydrogenomonas*:  $2H_2 + O_2 \rightarrow 2H_2O$   $\Delta G = -55 \text{ kcal}$ ;  $4H_2 + CO_2 \rightarrow 2H_2O + CH_4$   $\Delta G = -4,3 \text{ kcal}$

**Ferromonas (batteri del ferro):** ottengono energia dall'ossidazione dei composti ferrosi in forme ferriche. (*Thiobacillus ferroxidans*, *Ferrobacillus*, *Leptothrix*:  $4FeCO_3 + 6H_2O + O_2 \rightarrow 4Fe(OH)_3 + 4CO_2$   $\Delta G = -81$  kcal).

**Batteri metanigeni:** ottengono la loro energia dall'ossidazione del CH<sub>4</sub> in H<sub>2</sub>O e CO<sub>2</sub> (*Methylomonas*, *Methylobacter*, *Methylococcus*:  $CH_4 + 2O_2 \rightarrow CO_2 + 2H_2O$   $\Delta G = -193,5 \text{ kcal}$ ).

**Nitrosomonas e Nitrobacter (batteri nitrificanti):** ottengono energia dall'ossidazione di NH<sub>4</sub><sup>+</sup> e NO<sub>2</sub><sup>-</sup> in NO<sub>3</sub><sup>-</sup>  
*Nitrosomonas*:  $NH_3 + \frac{1}{2}O_2 \rightarrow H_2O + HNO_2$   $\Delta G = -65,7 \text{ kcal}$ ; *Nitrobacter*:  $NO_2^- + \frac{1}{2}O_2 \rightarrow NO_3^-$   $\Delta G = 15,6 \text{ kcal}$ .

**Batteri ossidanti CO:** ossidano il CO in CO<sub>2</sub> (*Desulfovibrio desulfuricans*:  $2CO + O_2 \rightarrow 2CO_2 + H_2$  oppure  $3CO + H_2SO_3 \rightarrow 3CO_2 + H_2S$ ).

## Ossidazione dei composti dello zolfo

Lo zolfo è il decimo elemento più abbondante sulla crosta della terra ed il sesto per abbondanza negli oceani.

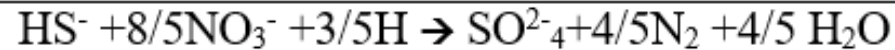
E' uno dei principali elementi che costituiscono gli organismi viventi (circa 1% nei batteri) dove entra nella costituzione di amminoacidi (cistina e metionina), coenzimi, vitamine, ormoni ma anche di antibiotici (pennicillina).

Può presentare diversi stati di ossidazione che vanno da -2 a +6. In natura le forme più importanti sono 3: solfuro ( $\text{HS}^-$ ) e sulfidrilico ( $\text{R-SH}$ ) con stato di ossidazione -2, zolfo elementare con stato di ossidazione pari a 0 e solfato  $\text{SO}_4^{2-}$  con stato di ossidazione pari a +6.

## Ossidazioni HS<sup>-</sup>

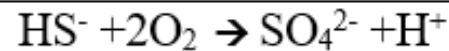
I batteri possono ossidare non solo HS<sup>-</sup>, ma anche S<sup>0</sup> ed S<sub>2</sub>O<sub>3</sub><sup>2-</sup> per generare energia

HS<sup>-</sup>/NO<sub>3</sub><sup>-</sup>



*Thiobacillus denitrificans*  
 $\Delta G_o' = -177.9 \text{ Kcal.}$

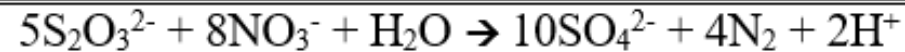
HS<sup>-</sup>/O<sub>2</sub>



*Thiobacillus, Beggiatoa, Thioploca,*  
*Achromatium, Thiovolum*  
 $\Delta G_o' = -190.4 \text{ Kcal}$

La biochimica di quest'ossidazione è complessa e coinvolge un composto inusuale l'adenosina 5-fosfosulfonato (APS). E' l'unica reazione litotrofica ad avere fosforilazione a livello di substrato.

S<sub>2</sub>O<sub>3</sub><sup>2-</sup>/NO<sub>3</sub><sup>-</sup>

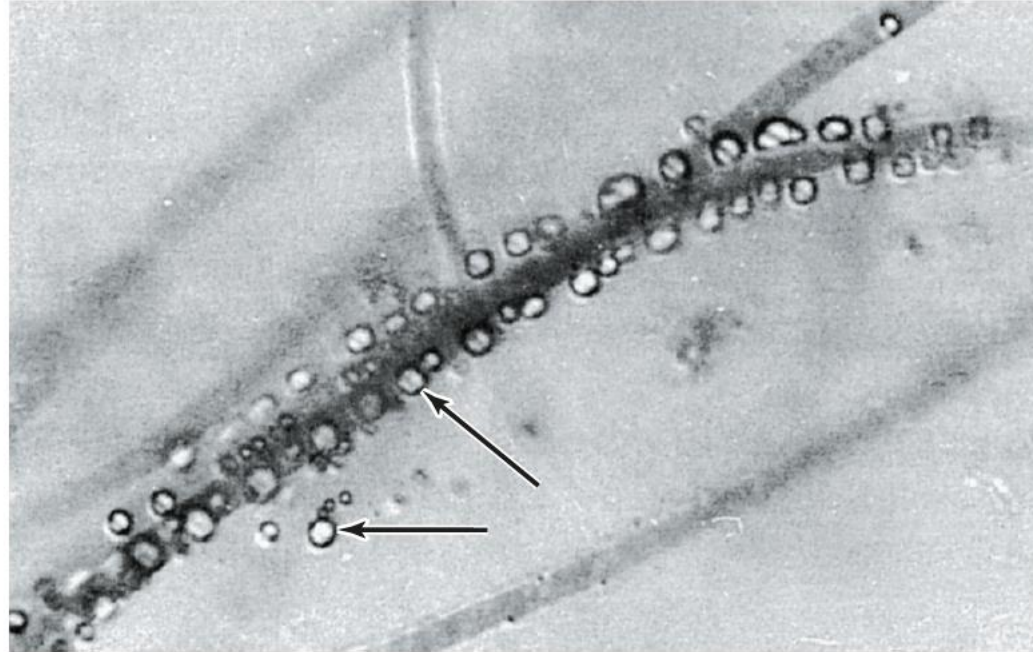


*Thiobacillus denitrificans*  
 $\Delta G_o' = -193 \text{ kcal/mole}$

**Tabella 14.2 Confronto tra le energie di ossidazione di alcuni comuni composti solforati ridotti**

Reazione chemiolitotrofica	Elettroni	Stechiometria <sup>a</sup>	Energetica (kJ/elettroni) <sup>a</sup>
Da solfuro a solfato	8	$\text{H}_2\text{S} + 2\text{O}_2 \rightarrow \text{SO}_4^{2-} + 2\text{H}^+$	$\Delta G^{0'} = -798,2 \text{ kJ/reazione } (-99,75 \text{ kJ/e}^-)$
Da solfito a solfato	2	$\text{SO}_3^{2-} + \frac{1}{2}\text{O}_2 \rightarrow \text{SO}_4^{2-}$	$\Delta G^{0'} = -258 \text{ kJ/reazione } (-129 \text{ kJ/e}^-)$
Da tiosolfato a solfato	8	$\text{S}_2\text{SO}_3^{2-} + \text{H}_2\text{O} + 2\text{O}_2 \rightarrow 2\text{SO}_4^{2-} + 2\text{H}^+$	$\Delta G^{0'} = -818,3 \text{ kJ/reazione } (-102 \text{ kJ/e}^-)$

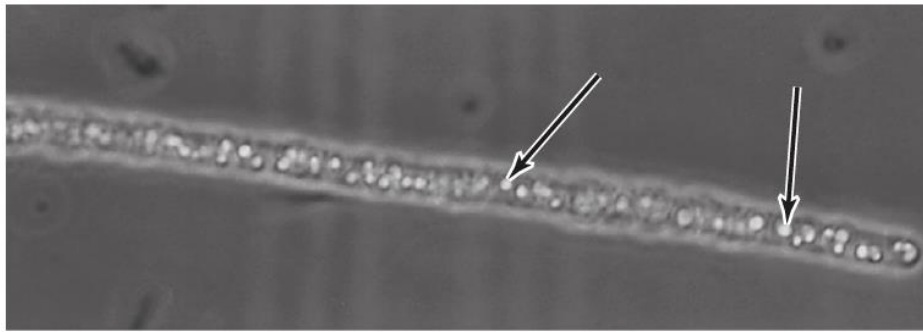
<sup>a</sup>Tutte le reazioni sono bilanciate, dal punto di vista sia atomico sia della valenza. Per ulteriori dettagli e calcoli si vedano la Tabella 3.3 e il Paragrafo 3.3. Per le reazioni e l'energetica dell'ossidazione dei solfuri a zolfo e da zolfo a solfato, si veda la Tabella 14.1.



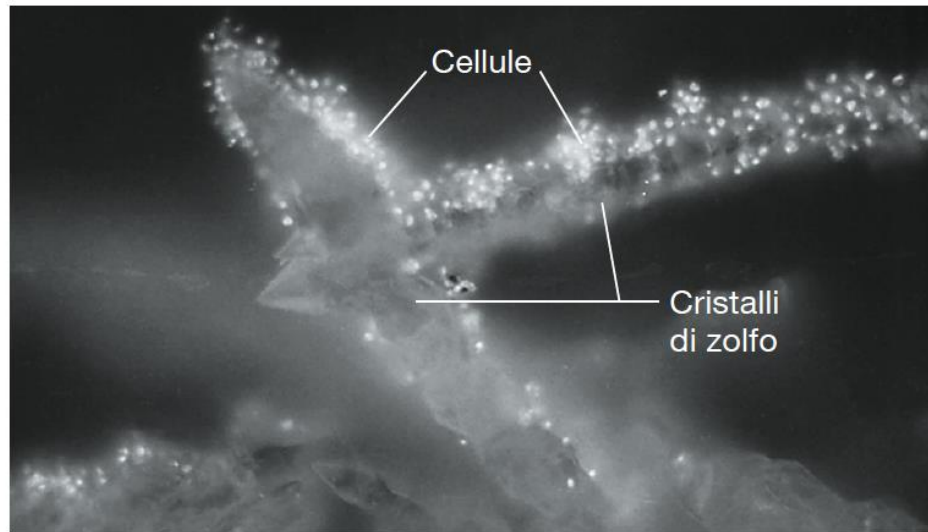
Yehuda Cohen e Moshe Shilo

**Figura 14.18** Ossidazione di H<sub>2</sub>S da parte di *Oscillatoria limnetica*. Si notino i globuli di S<sup>0</sup> (freccie), il prodotto di ossidazione di H<sub>2</sub>S, formati all'esterno delle cellule. *O. limnetica* esegue la fotosintesi ossigenica, ma in presenza di H<sub>2</sub>S le cellule ritornano al processo anossigenico.





(a)



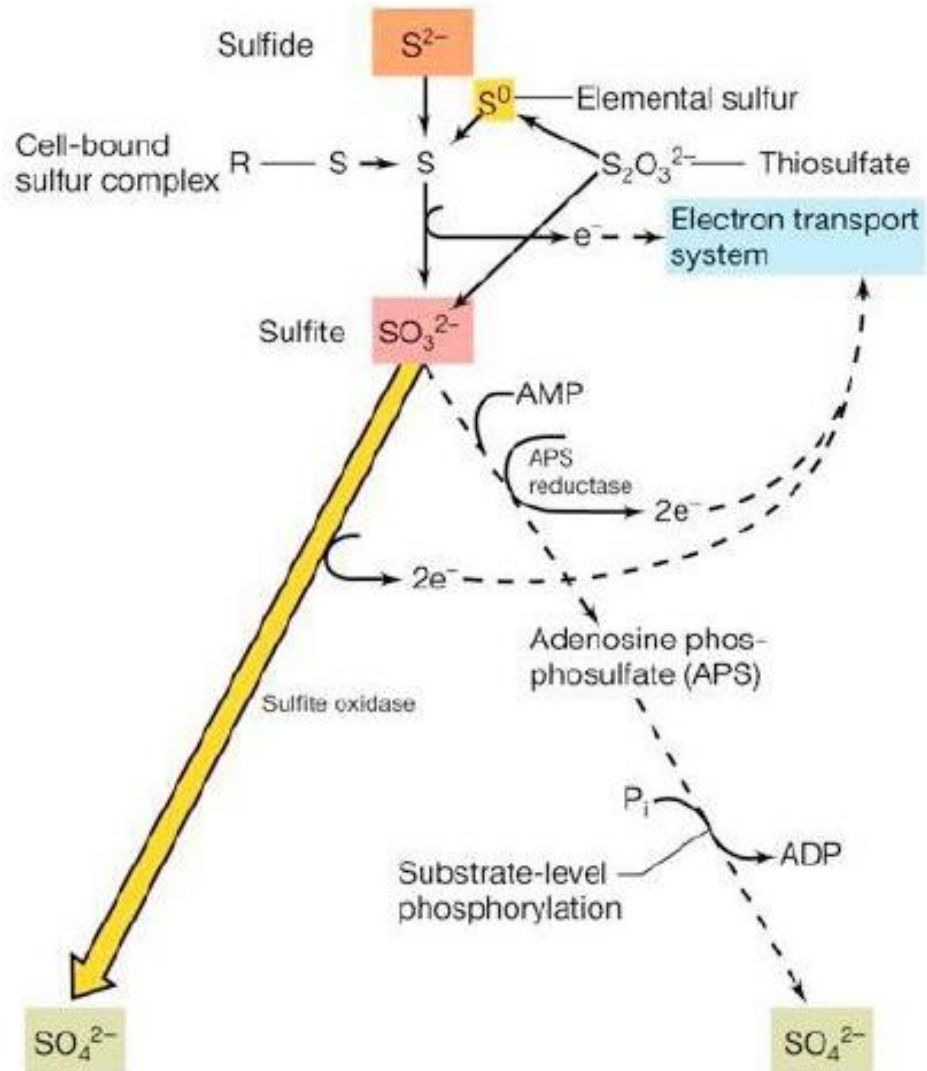
(b)

**Figura 14.19 Solfobatteri.** (a) Granuli di zolfo intracellulari in *Beggiatoa* (freccie). (b) Adesione di cellule dell'archeobatterio zolfo-ossidante *Sulfobus acidocaldarius* a un cristallo di zolfo elementale. Le cellule sono state visualizzate mediante microscopia a fluorescenza dopo colorazione con il colorante arancio di acridina. Il cristallo di zolfo non è fluorescente.

Uno dei prodotti dell'ossidazione dei composti ridotti dello zolfo sono i protoni ( $H^+$ ) con conseguente acidificazione dell'ambiente.



Molti batteri sulfurei sono anche acidofili o acido tolleranti (*Acidothiobacillus thiooxidans* cresce a pH compreso 2 e 3)



Il sistema Sox (ossidazione del zolfo) è codificato da più di 15 geni codificanti per citocromi e proteine coinvolti nell'ossidazione del zolfo a solfati

Quattro enzimi fondamentali: SoxA (zolfo ossidasi)  
SoxXY (proteina trasportatrice), SoxB (solfite ossidasi), SoxCD (zolfo deidrogenasi)

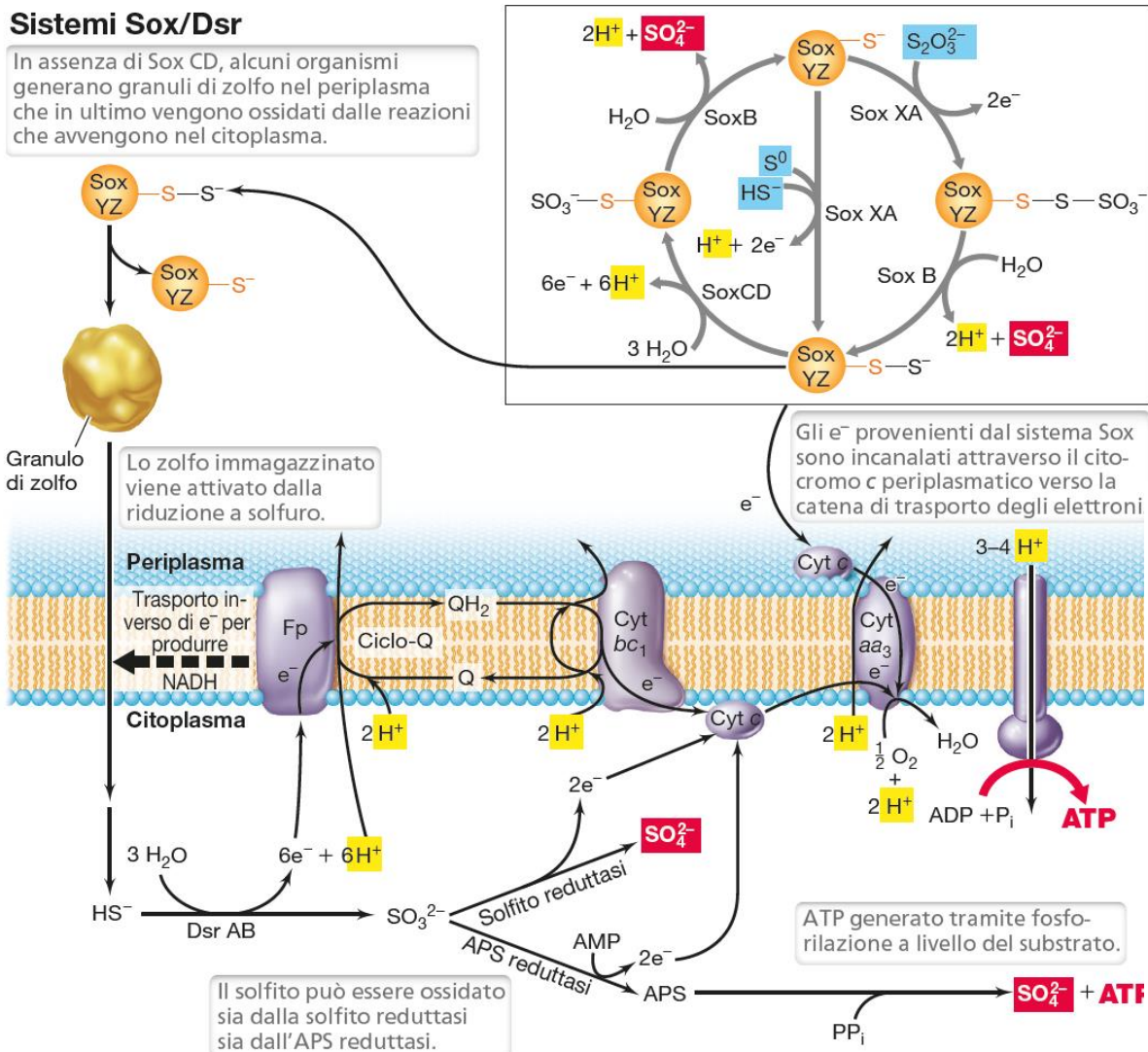
Gli elettroni sono incanalati nella catena di trasporto elettronica mentre i protoni vengono espulsi nell'ambiente circostante

L'ATP è prodotto nel citoplasma per fosforilazione a livello di substrato

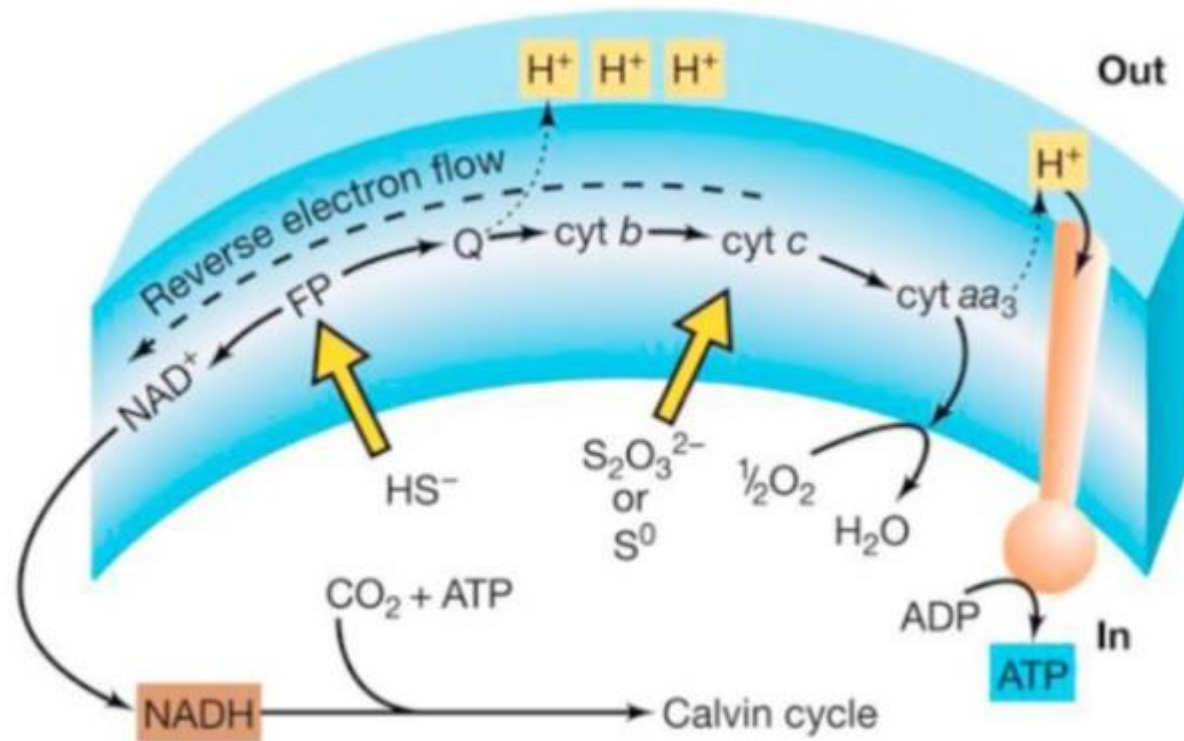
In assenza di SoxCD, lo zolfo viene accumulato nel periplasma in granuli

## Sistemi Sox/Dsr

In assenza di Sox CD, alcuni organismi generano granuli di zolfo nel periplasma che in ultimo vengono ossidati dalle reazioni che avvengono nel citoplasma.



**Figura 14.20 Ossidazione di composti ridotti dello zolfo nei chemiolitotrofi sulfurei.** Esistono diverse vie metaboliche per la conservazione dell'energia tramite l'ossidazione del solfuro ( $H_2S$ ), del tiosolfato ( $S_2O_3^-$ ) e dello zolfo elementale ( $S^0$ ). Nel sistema Sox (ossidazione dello zolfo), SoxXA lega un composto ridotto dello zolfo alla proteina di trasporto SoxYZ. La proteina SoxCD, solfuro deidrogenasi, catalizza la rimozione di 6  $e^-$  dall'atomo di zolfo legato e rappresenta un enzima chiave per i batteri che utilizzano il sistema Sox completo per l'ossidazione dello zolfo (come *Paracoccus pantotrophus*). Il solfato ( $SO_4^{2-}$ ) viene rilasciato dall'azione di SoxB. Al contrario, i batteri che formano granuli di zolfo, come *Beggiatoa* (Figura 14.19a), mancano di SoxCD e ossidano i composti dello zolfo attraverso gli enzimi DsrAB, solfite reductasi dissimilativa e APS reductasi (si veda il Paragrafo 14.12). Nell'ossidazione dello zolfo, questi enzimi funzionano in senso inverso per ossidare i composti dello zolfo. In alcuni zolfo-ossidanti, l'APS reductasi è sostituita dalla solfite reductasi. Le reazioni del ciclo Sox avvengono nel periplasma e gli elettroni entrano nella catena di trasporto degli elettroni grazie all'attività di un citocromo periplasmatico di tipo *c* (Cyt *c*), mentre le reazioni dei sistemi Sox/Dsr avvengono nel citoplasma e gli elettroni possono entrare nella catena di trasporto degli elettroni a livello delle flavoproteine (Fp) o dei citocromi di tipo *c*.



**Flusso degli elettroni nelle reazioni di ossidazione batterica chemolitotrofa dei composti ridotti dello zolfo**

Gli elettroni per l'organizzazione della CO<sub>2</sub> provengono dalla catena di trasporto inverso degli elettroni che alla fine produce NADH. E' presente il ciclo di Calvin o altre vie autotrofiche

## Batteri Solfo-ossidanti

---

Tre Phyla di Bacteria:

- *Proteobacteria*
- *Aquificae*
- *Deinococcus-Thermus*

Un Phylum di Archea:

- *Crenarcheota*

La maggior parte dei batteri solfo-ossidanti appartiene ai Beta- (*Thiobacillus*), Gamma- (*Achromatium e Beggiatoa*) ed Epsilon –proteobacteria (*Thiovulum e Sulfurimonas*)

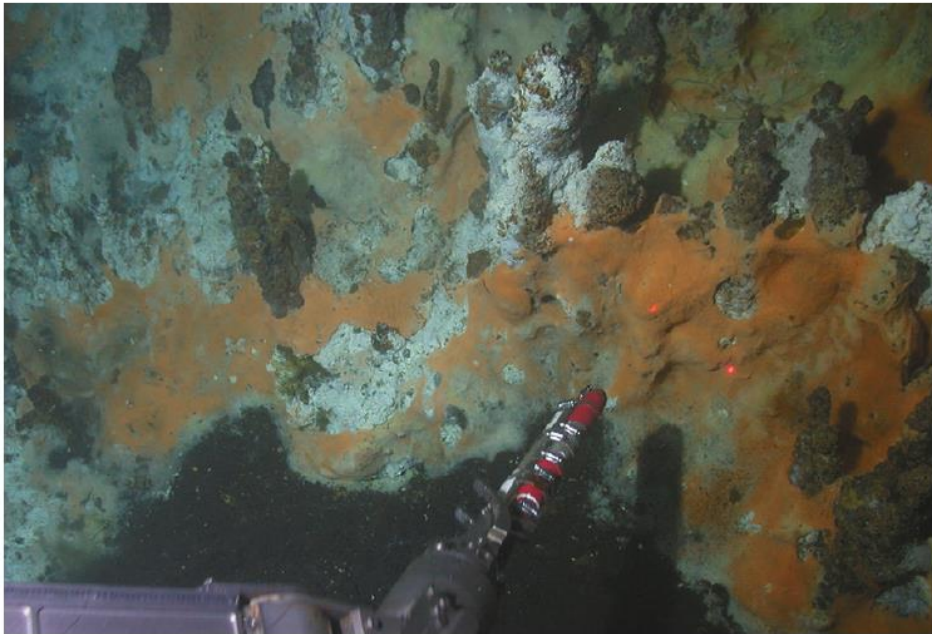
Grandi differenze in termini:

- Dimensioni: <1  $\mu\text{m}$  (*Sulfurimonas denitrificans*) fino a 2 cm (*Thiomargarita magnifica*)
- Accettore di elettroni:  $\text{O}_2$  e  $\text{NO}_3$  in denitrificanti
- Gradi di ossidazione dello zolfo: formazione di granuli di  $\text{S}^\circ$  da ossidare in un secondo step metabolico
- Alcuni sono chemiolitotrofi obbligati  $\rightarrow$  presenza di carbossisomi contenenti alte concentrazioni di RuBisCO ed anidrasi carbonica
- Alcuni sono chemiolitotrofi facoltativi (utilizzano composti organici come fonte di carbonio) altri sono mixotrofi (autotrofi facoltativi)



Michael F. McGlannan, Florida International University

(a)



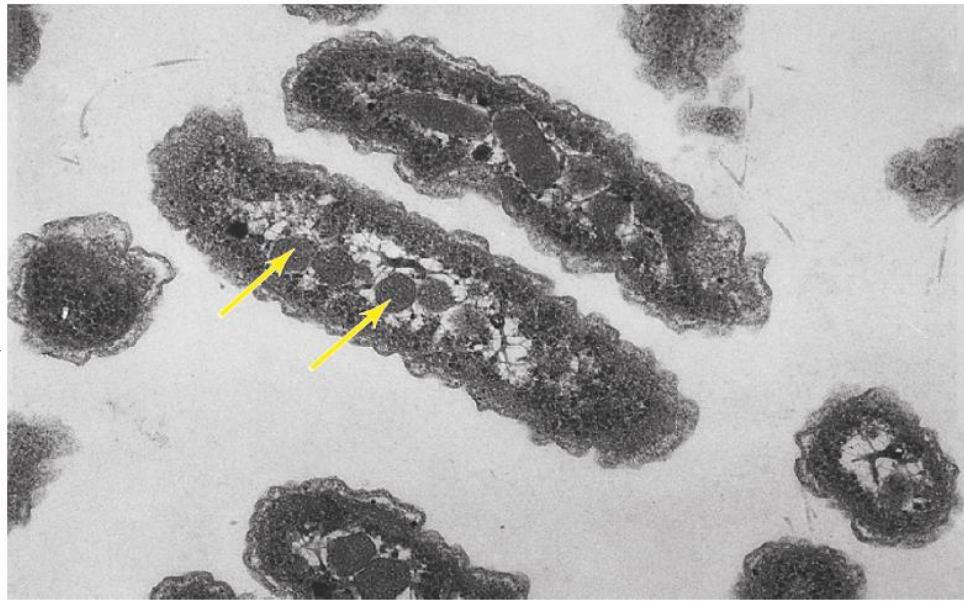
Andreas Teske

(b)

### Figura 15.29 Habitat tipici dei batteri solfo-ossidanti.

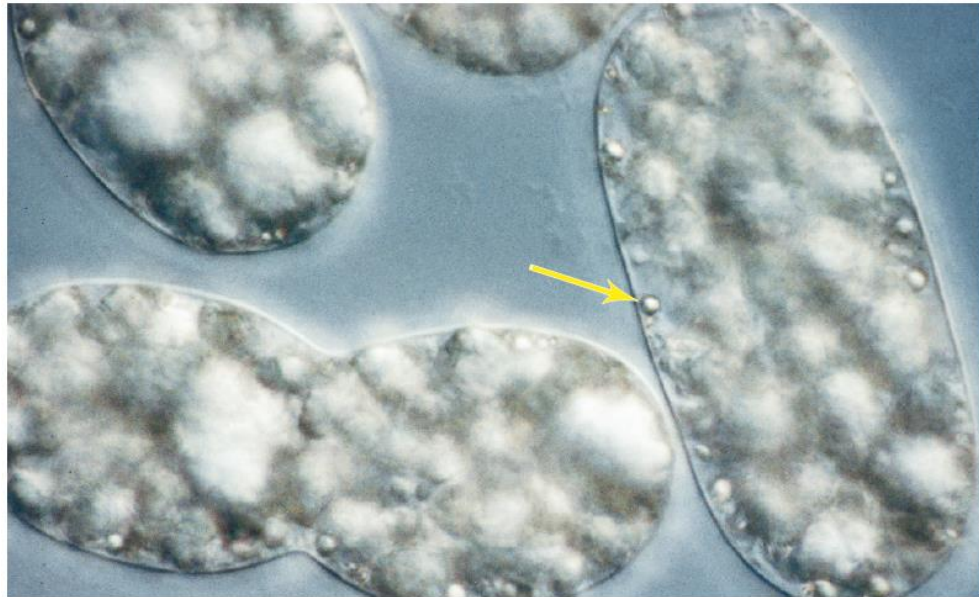
(a) Sorgente solfidrica artesianiana in Florida (USA) contenente solfuri. La rima esterna della sorgiva presenta un denso rivestimento costituito da un tappeto microbico di *Thiothrix* (Figura 15.31 b), che si estende all'intorno per un diametro di circa 1,5 m.

(b) Camini idrotermali a Cathedral Hill, a 2000 m di profondità al fondo del bacino di Guaymas (Messico). Le acque ricche di solfuri fuoriescono dai camini, ricoperti da tappeti microbici di cellule di *Beggiatoa* di colore arancio, bianco e giallo.



Jessup M. Shively

(a)

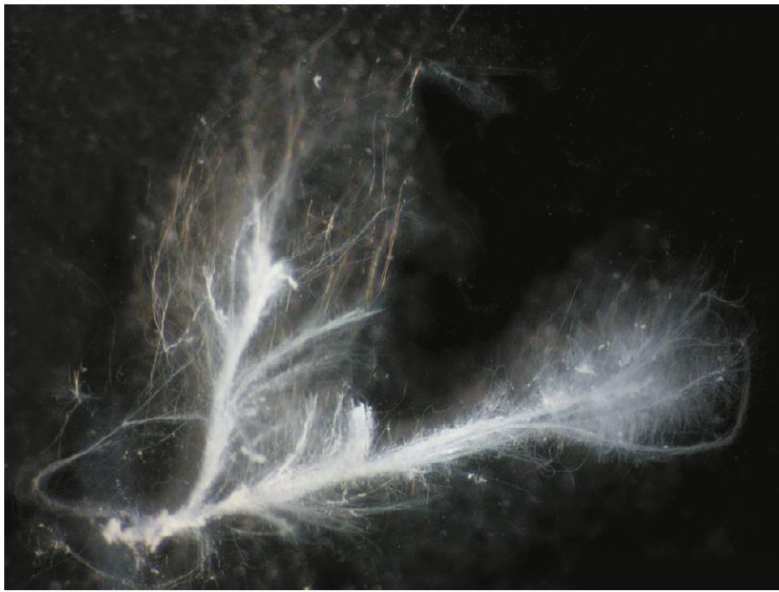


Hans-Dietrich Babenzien

(b)

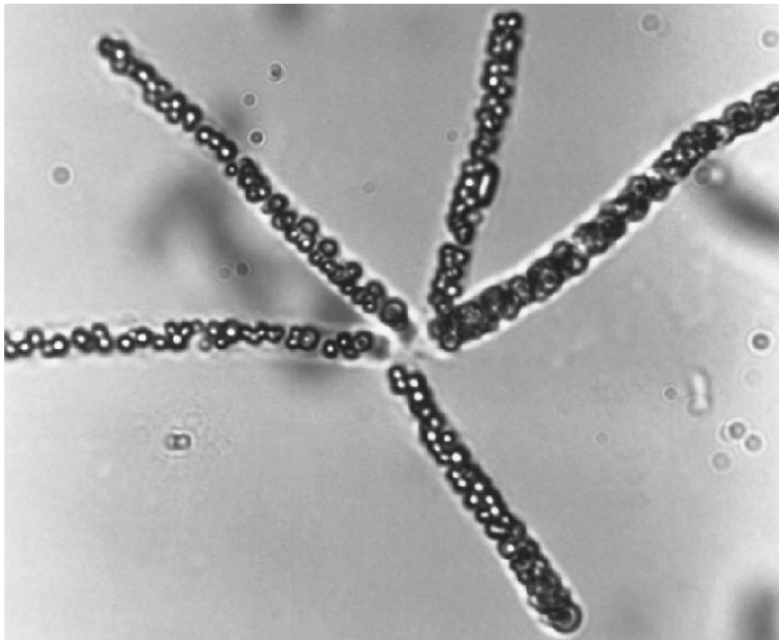
### Figura 15.30 Chemiolitotrofi sulfurei non filamentosi.

(a) Micrografia elettronica a trasmissione di cellule dello zolfo-ossidante chemiolitotrofo *Halothiobacillus neapolitanus*. La singola cellula ha un diametro di circa  $0,5 \mu\text{m}$ . Si notino i corpi poliedrici (carbossisomi) distribuiti all'interno della cellula (indicati dalle frecce) (◀ Figura 14.3). (b) *Achromatium*. Cellule fotografate mediante microscopia a contrasto per interferenza differenziale. Le piccole strutture globulari vicino alla periferia delle cellule (come quella indicata dalla freccia) corrispondono a zolfo elementale, mentre i grossi granuli sono formazioni di carbonato di calcio. Una singola cellula di *Achromatium* ha un diametro di circa  $25 \mu\text{m}$ .



Verena Salman

(a)



Michael F. McClannan, Florida International University

(b)

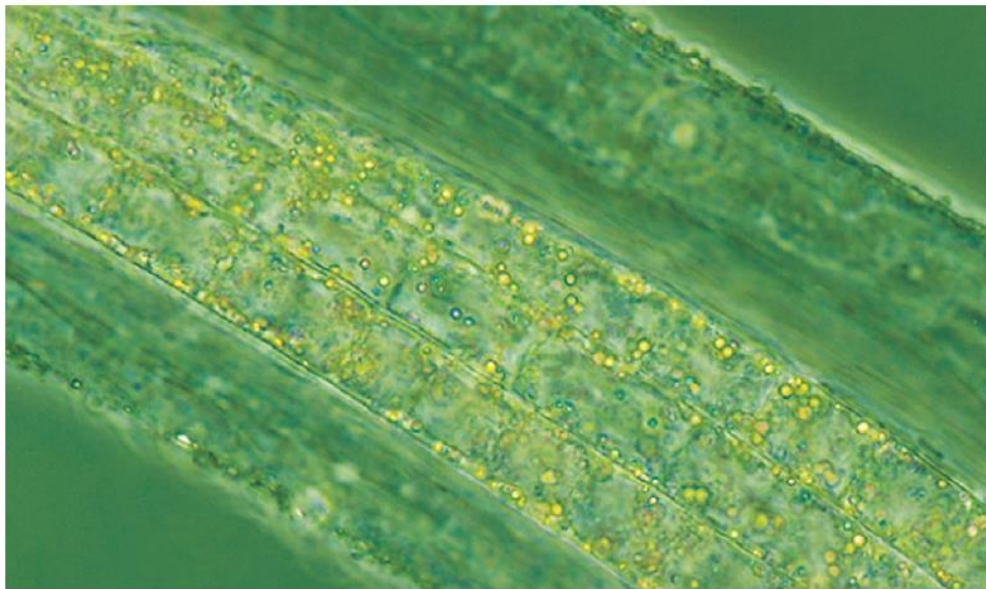
**Figura 15.31** *Thiothrix*. (a) Filamenti di *Thiothrix* adesi a materiale vegetale nelle acque di drenaggio in uscita da una spelonca sulfidrica a Frasassi (Italia). Se misuriamo i filamenti partendo dal punto di inserzione sulla nervatura del detrito vegetale, quello più lungo risulta di circa 4  $\mu\text{m}$ . (b) Microfotografia a contrasto di fase di una rosetta di cellule di *Thiothrix* isolata dalla sorgente artesiana mostrata nella Figura 15.29a. Si notino i globuli di zolfo interni prodotti in seguito all'ossidazione del solfuro. Ogni filamento è lungo circa 4  $\mu\text{m}$ .





Michael Richard

(a)

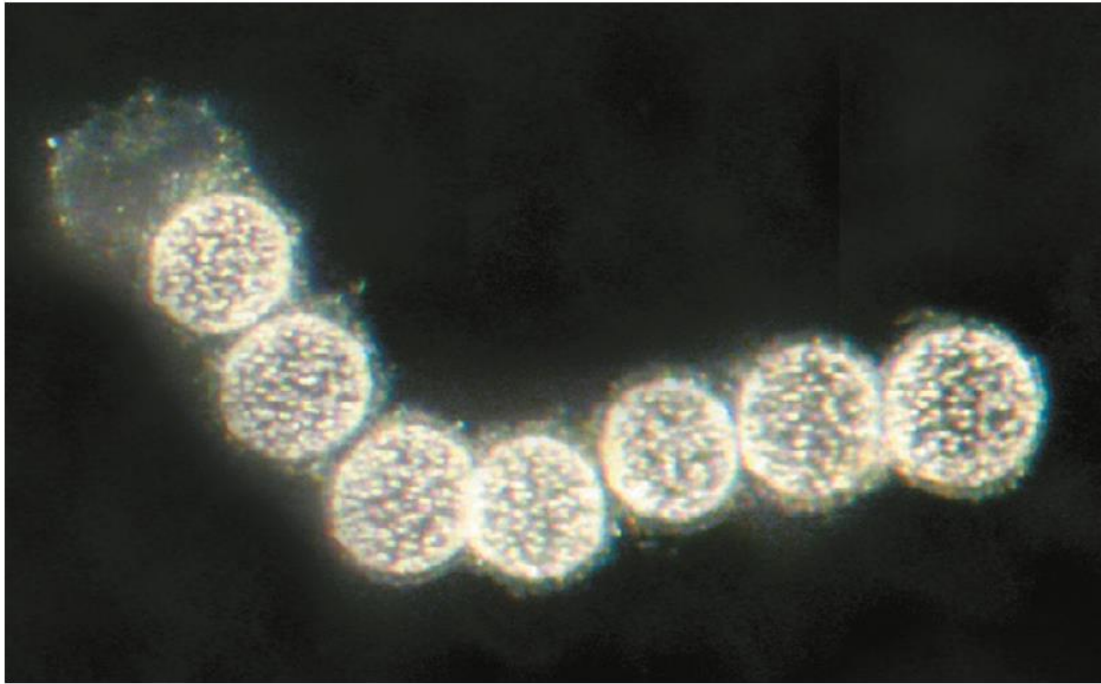


M. Hüttel

(b)

### Figura 15.32 Batteri solfo-ossidanti filamentosi.

(a) Microfotografia a contrasto di fase di specie di *Beggiatoa* isolate da un impianto per il trattamento delle acque reflue fognarie. Si noti, in alcune cellule, l'abbondante quantità di granuli di zolfo elementale. (b) Grosse cellule appartenenti a una specie marina di *Thioploca*. Le cellule contengono granuli di zolfo (in giallo) e hanno una larghezza di circa 40-50  $\mu\text{m}$ .

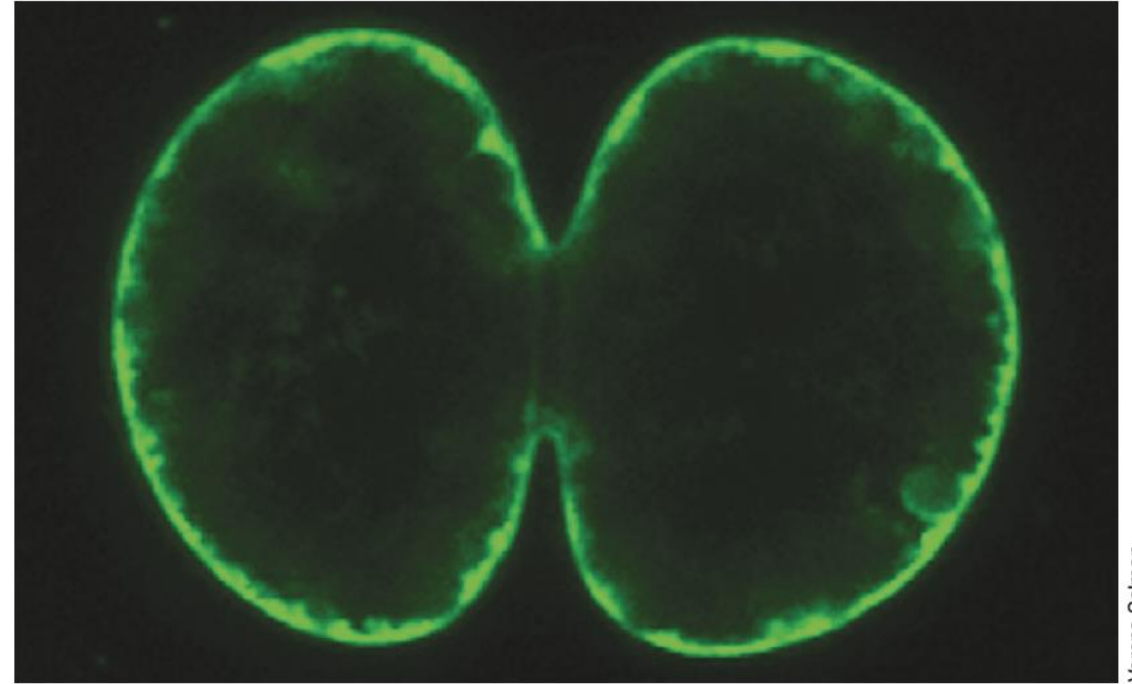


Verena Salzman

(a)

**Figura 15.33 Il batterio gigante solfuro-ossidante *Thiomargarita*.**

(a) *Thiomargarita namibiensis* isolata da una corrente marina ascendente a largo della costa della Namibia (Africa sud-occidentale). Le cellule qui rappresentate raggiungono un diametro di circa 100  $\mu\text{m}$ . (b) Cellule in divisione del suddetto solfuro-ossidante contenenti vacuoli, prelevate nello stesso sito di campionamento. La fotografia in fluorescenza mostra i ribosomi



Verena Salzman

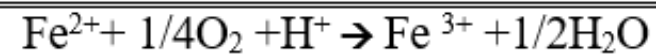
(b)

di *Thiomargarita* evidenziati con un colorante fluorescente specifico per gli acidi nucleici. I ribosomi sono presenti nel citoplasma, corrispondente allo strato sottile lungo la rima periferica delle cellule. Il citoplasma si trova schiacciato tra la parete cellulare e il grande vacuolo centrale, caratteristico delle cellule di *Thiomargarita*, vacuolo che nell'immagine appare di colore scuro. Le cellule sono larghe circa 50  $\mu\text{m}$ .

---

***Ossidazioni Fe<sup>+</sup>***

**Fe<sup>2+</sup>/O<sub>2</sub>**



*Thiobacillus ferrooxidans*

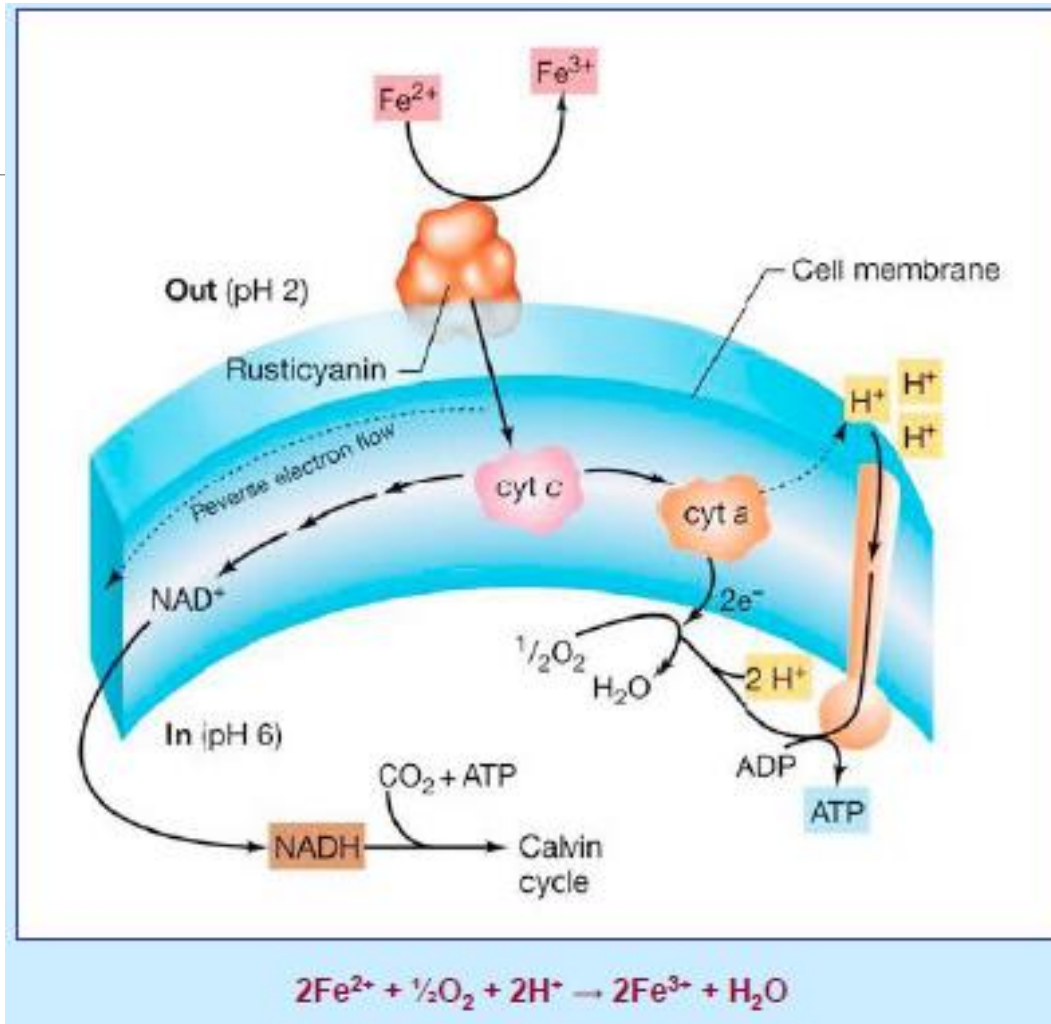
$\Delta G_o' = -10,6$  kcal/mole (a pH 2)

Phylum:

*Proteobacteria*

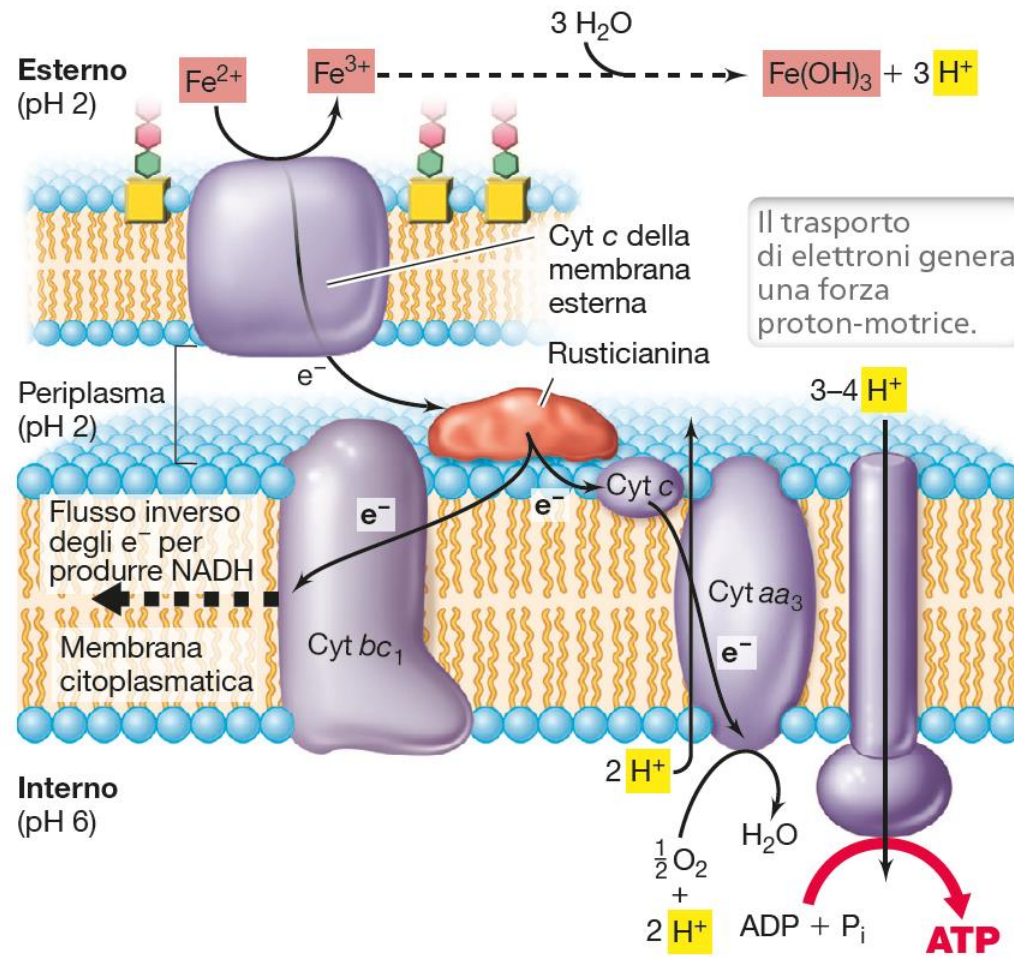
Generi chiave:

*Acidithiobacillus e Gallionella*



Fe<sup>3+</sup>/Fe<sup>2+</sup> a pH 2 E°' = +0,77 mV

Fe<sup>3+</sup> diventa idrato e forma (Fe)OH<sub>3</sub> che precipita



*Ferroplasma* (Archea) cresce a pH con valori prossimi a 0!

L'ossidazione di  $Fe^{2+}$  dona potere riducente per ferrobatteri autotrofi

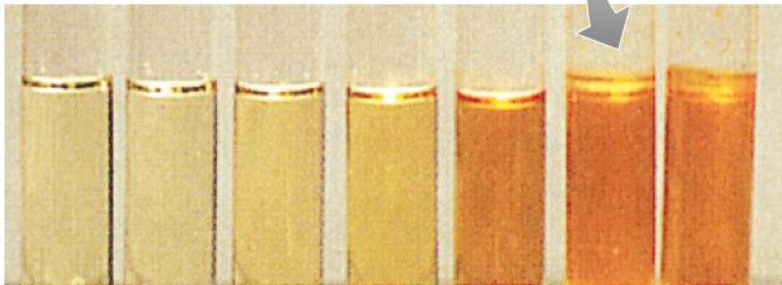
Assimilazione  $CO_2$  attraverso il Ciclo di Calvin

**Figura 14.22** Flusso degli elettroni durante l'ossidazione di  $Fe^{2+}$  nell'acidifilo *Acidithiobacillus ferrooxidans*. La rusticianina, proteina periplasmatica contenente rame, riceve gli elettroni provenienti da  $Fe^{2+}$  ossidato da un citocromo di tipo *c* localizzato nella membrana esterna. Da qui gli elettroni attraversano una breve catena di trasporto degli elettroni fino alla riduzione di  $O_2$  a  $H_2O$ . Il potere riducente proviene dal flusso inverso degli elettroni. Si noti il ripido gradiente di pH attraverso la membrana citoplasmatica.



Bill Strode

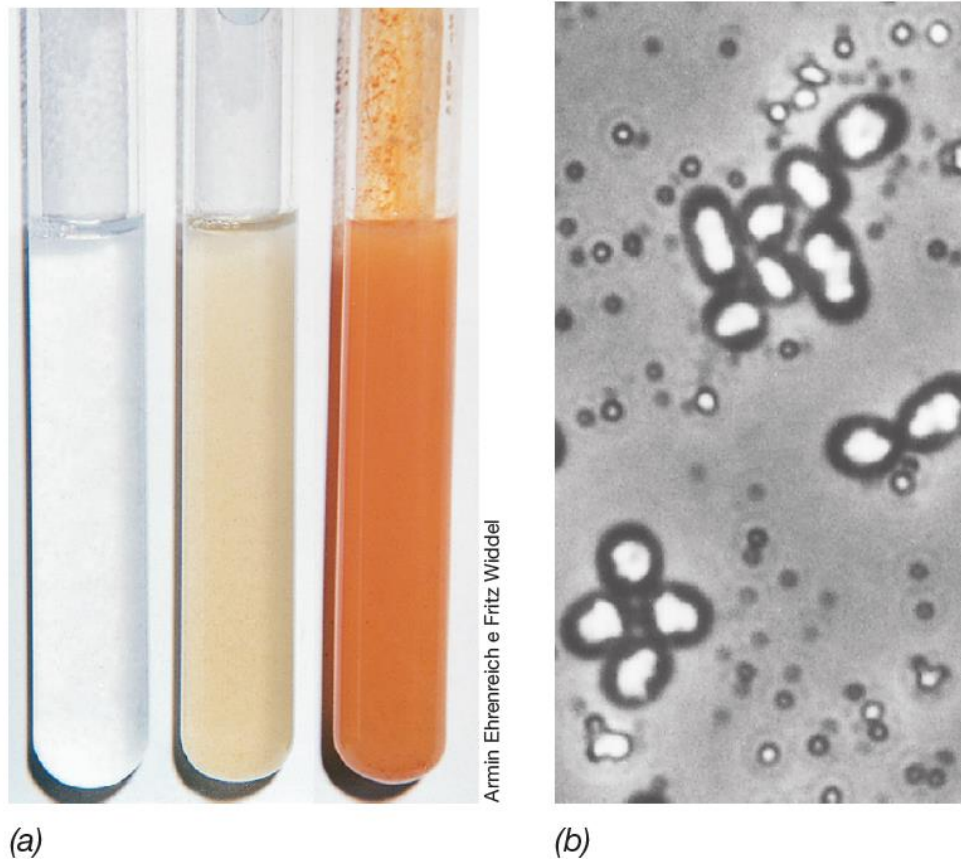
(a)



T.D. Brock

(b)

**Figura 14.21 Batteri ferro-ossidanti.** (a) Drenaggi acidi di miniera: è mostrata la confluenza di un fiume e di un torrente proveniente da una miniera di carbone. A bassi valori di pH,  $\text{Fe}^{2+}$  non si ossida spontaneamente all'aria, ma la sua ossidazione è eseguita da *Acidithiobacillus ferrooxidans*;  $\text{Fe}(\text{OH})_3$  insolubile e sali di complessi ferrici precipitano. (b) Colture di *A. ferrooxidans*. Le provette mostrano diluizioni seriali con crescita assente nella provetta a sinistra e crescita in aumento nelle provette da sinistra verso destra. La crescita è evidenziata dalla produzione di  $\text{Fe}(\text{OH})_3$ .



**Figura 14.23** Ossidazione di  $\text{Fe}^{2+}$  nei batteri fototrofi anossigenici. (a) Ossidazione in colture anossiche. Da sinistra a destra: terreno di coltura sterile, terreno inoculato, terreno che mostra crescita data la presenza di  $\text{Fe}(\text{OH})_3$ . (b) Micrografia a contrasto di fase di un batterio porpora  $\text{Fe}^{2+}$ -ossidante, ceppo L7. Le zone rifrangenti brillanti all'interno delle cellule sono vescicole gassose (◀ Paragrafo 2.7). I granuli all'esterno delle cellule sono precipitati di ferro. Il ceppo L7 è filogeneticamente correlato al batterio porpora sulfureo *Chromatium*.

A pH neutro il potenziale redox di  $\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{2+}$  è pari a +0,2V e può fornire elettroni per la catena di trasporto elettronica fino all'ossigeno

I chemiolitotrofi utilizzano come accettore composti ossidati dell'azoto ( $\text{NO}_3^-$ ) con formazione di  $\text{NO}_2^-$  ed  $\text{N}_2$

### *Ossidazioni con composti inorganici di N*

L'ossigeno è l'unico accettore di elettroni in grado di ossidare i composti ridotti dell'azoto

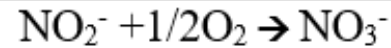
**NH<sub>4</sub><sup>+</sup>/O<sub>2</sub>**



*Nitrosomonas, Nitrosospira, Nitrosolobus*

$\Delta G_o^\circ = -65.7$  kcal/mole

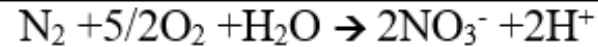
**NO<sub>2</sub><sup>-</sup>/O<sub>2</sub>**



*Nitobacter, Nitrococcus, Nitrospina*

$\Delta G_o^\circ = -18.1$  kcal/mole

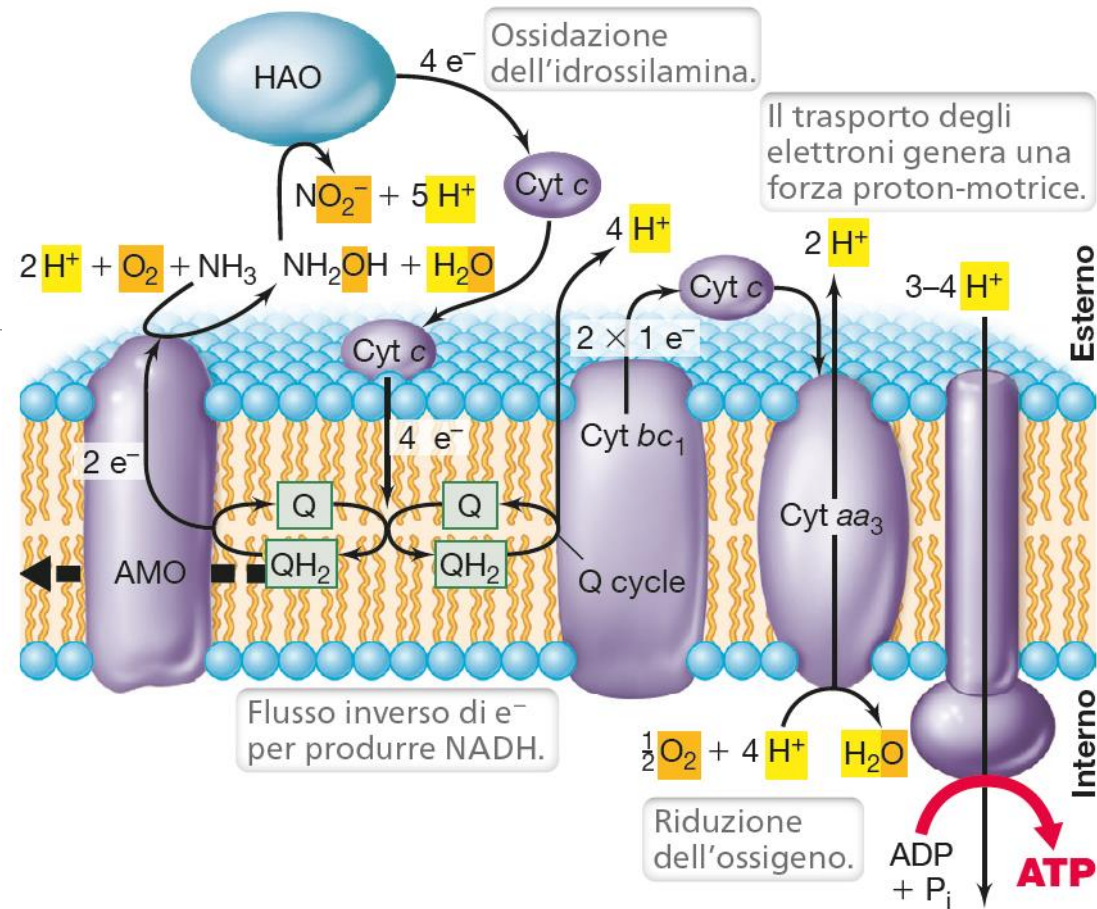
**N<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>**



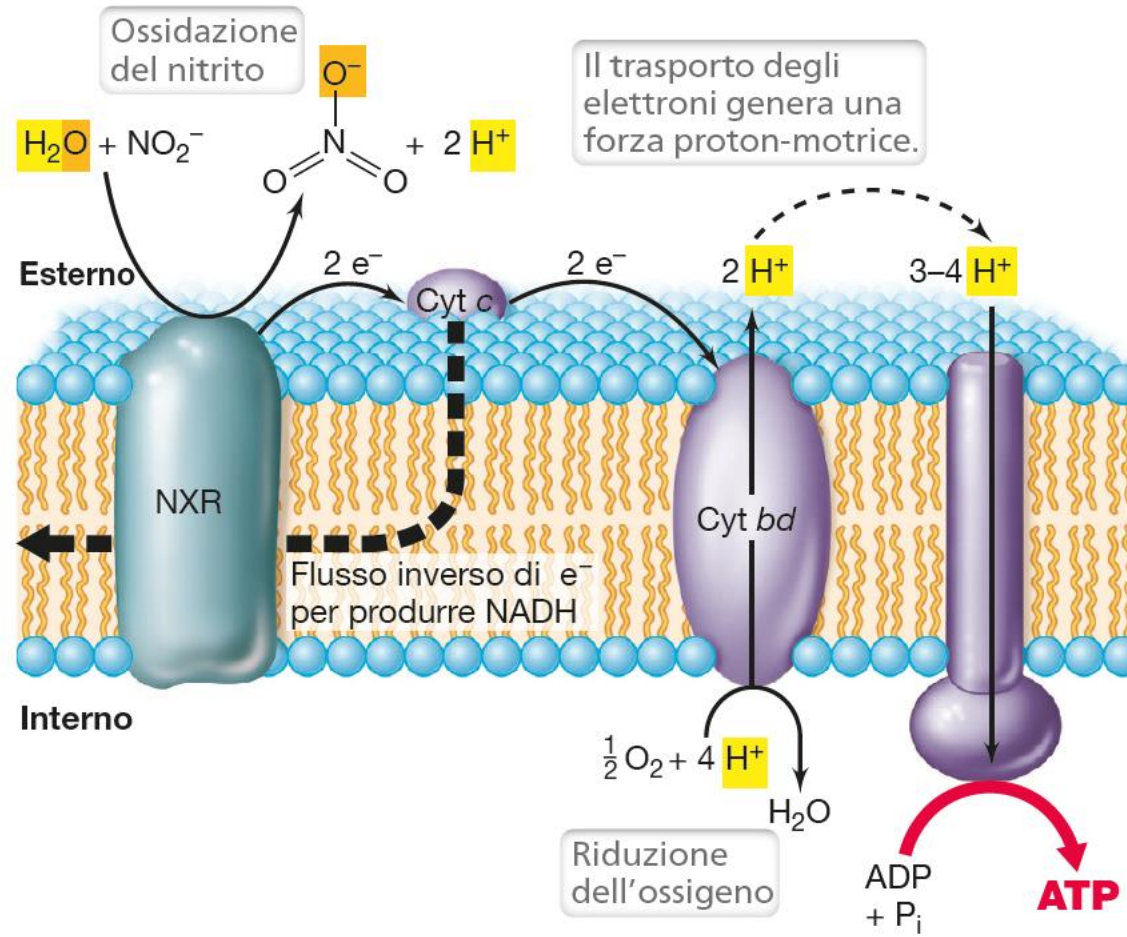
$\Delta G_o^\circ = -15,6$  kcal/mole

**Benché la reazione sia termodinamicamente favorita nessun batterio è in grado di utilizzare questa fonte di energia vista la stabilità della molecola di N<sub>2</sub>.**





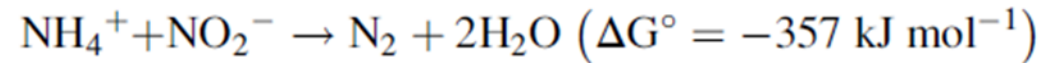
**Figura 14.24** Ossidazione di  $\text{NH}_3$  e flusso degli elettroni nella membrana citoplasmatica dei batteri ammonio-ossidanti. Sono evidenziati i reagenti e i prodotti di questa serie di reazioni. La superficie superiore della membrana rappresenta l'inizio del periplasma. Il citocromo *c* (Cyt *c*) presente nel periplasma è una forma diversa del Cyt *c* presente nella membrana citoplasmatica. AMO, ammoniaca monossigenasi; HAO, idrossilamina ossidoreduttasi; Q, ubiquinone.



**Figura 14.25** Ossidazione di  $\text{NO}_2^-$  a  $\text{NO}_3^-$  nei batteri nitrificanti. Per mostrare chiaramente la reazione sono evidenziati i reagenti e i prodotti di questa serie di reazioni. NXR, nitrito-ossidoreduttasi; Cyt, citocromo.

---

**NH<sub>4</sub>/NO<sub>2</sub>**



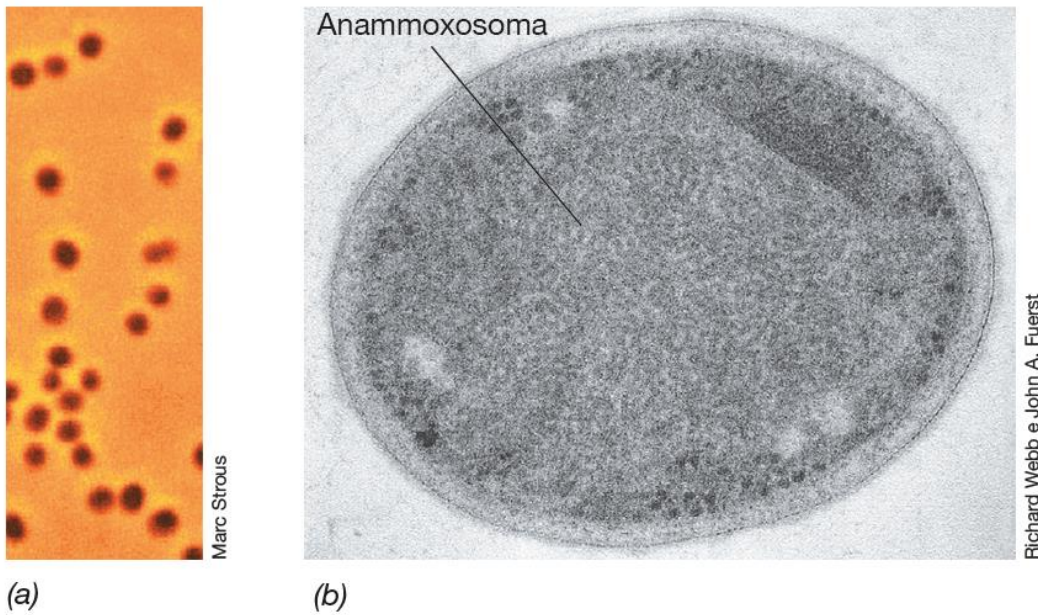
**Anammox** è un processo biologico in cui viene prodotta energia, in cui il nitrito e l'ammonio vengono convertiti direttamente in azoto molecolare ( l'ammonio è il donatore di elettroni e il nitrito l'accettore di elettroni)

Processo metabolico di anaerobi obbligati → *Brocardia anammoxidans* (*Planctomycetes*)

Generi tipo:

- *Brocardia*, *Kuenenia*, *Annamoxoglobus*, *Jettenia*, *Scalindua*

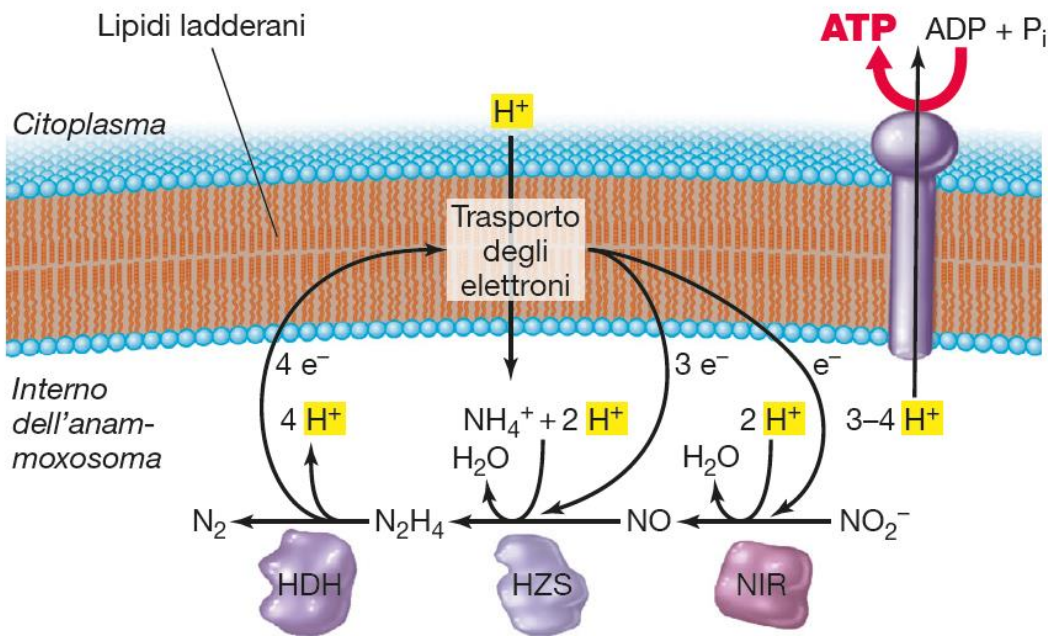
Gli annamoxbacteria possono essere autotrofi ma fissano la CO<sub>2</sub> attraverso la via riduttiva dell'acetil-CoA.



Marc Strous

Richard Webb e John A. Fuerst

(a) (b)



(c)

**Figura 14.26 Anammox.** (a) Micrografia a contrasto di fase di cellule di *Brocadia anammoxidans*. Una singola cellula ha un diametro di circa  $1 \mu\text{m}$ . (b) Micrografia elettronica a trasmissione di una cellula di *Brocadia*; si notino i compartimenti membranosi che racchiudono l'anammoxosoma con fibrille di grandi dimensioni. (c) Reazioni che si svolgono nell'anammoxosoma. NIR, nitrito reductasi; HZS, idrazina sintasi; HDH, idrazina deidrogenasi.

Idrazina:  $\text{N}_2\text{H}_4$

## Ruolo ecologico dei batteri annamox

---

I batteri annamox coesistono con gli aerobi ammonio-ossidanti in acque ricche di ammoniaca come le acque fognarie. I particolati in sospensione in questi ambienti contengono sia zone aerobie che zone anossiche in cui ammonio-ossidanti con metabolismo aerobio ed anaerobico convivono.

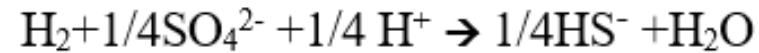
Questi organismi sono particolarmente interessanti ai fini del trattamento delle acque reflue in quanto aiuta a diminuire l'immissione di nitrati e nitriti nell'ambiente.

E' probabile che gli annamox marini siano responsabili della rimozione di una frazione significativa di  $\text{NH}_3$  che scompare nei sedimenti marini anossici.

Anche i sedimenti lacustri possono sostenere il metabolismo annamox per cui si pensa che in qualsiasi ambiente anossico laddove possano coesistere  $\text{NH}_3$  e  $\text{NO}^2$ -possa ospitare tale microrganismi



**H<sub>2</sub>/SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>**

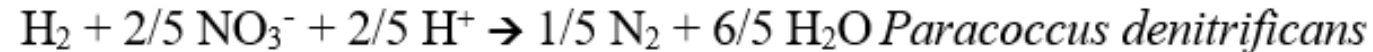


*Desulfovibrio*

$$\Delta G_o' = -9.1 \text{ kcal/mole}$$

Questa ossidazione produce maggiore energia di quella con CO<sub>2</sub> e probabilmente avviene preferenzialmente quando ambedue gli ossidanti sono presenti .

**H<sub>2</sub>/NO<sub>3</sub><sup>-</sup>**



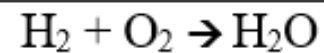
*Paracoccus denitrificans*

*Alcaligenes eutrophus*

$$\Delta G_o' = -53,6 \text{ kcal/mole}$$

Questo processo rilascia un considerevole quantitativo di energia. È improbabile che nitrato ed idrogeno raggiungano concentrazioni significative nello stesso ambiente

**H<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>**



molti batteri chemioautotrofi

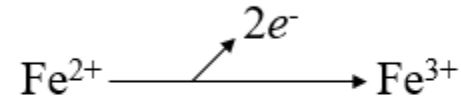
$$\Delta G_o' = -56,7 \text{ kcal/mole}$$

Benché molti chemioautotrofi possano vivere ossidando l'idrogeno con ossigeno è molto improbabile che questi due composti raggiungano concentrazioni significative nello stesso ambiente

**Batteri ferro-ossidanti** (usano il ciclo di Calvin per organizzare la CO<sub>2</sub>)

*Galionella* (pH neutro)

*Thiobacillus ferroxidans* (pH 2)

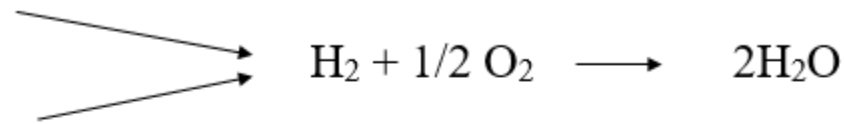


**Batteri idrogeno-ossidanti** (usano il ciclo di Calvin per organizzare la CO<sub>2</sub>, tranne  
a) *Hydrogenobacter* che usa il ciclo di Krebs, b) *Methanobacterium* e *Acetobacterium*  
che usano l'*Acetyl-CoA pathway*)

(aerobi)

Molti batteri possono vivere

chemioautotroficamente  
utilizzando H<sub>2</sub> e O<sub>2</sub>



(anaerobi)

*Methanobacterium*  $\longrightarrow$  4H<sub>2</sub> + CO<sub>2</sub>  $\longrightarrow$  CH<sub>4</sub> + 2H<sub>2</sub>O (metanobatteri)

*Acetobacterium*  $\longrightarrow$  4H<sub>2</sub> + CO<sub>2</sub>  $\longrightarrow$  CH<sub>3</sub>COOH + 2H<sub>2</sub>O (acetobatteri)



***Hydrogenobacter thermophilus*** is an extremely [thermophilic](#), straight rod ([bacillus](#)) bacterium.<sup>[2]</sup> TK-6 is the [type strain](#) for this species.<sup>[2]</sup> It is a [Gram negative](#), non-motile, [obligate chemolithoautotroph](#).<sup>[2]</sup> It belongs to one of the earliest branching order of Bacteria.<sup>[3]</sup> *H. thermophilus* TK-6 lives in soil that contains hot water.<sup>[2]</sup> It was one of the first [hydrogen oxidizing bacteria](#) described leading to the discovery, and subsequent examination of many unique proteins involved in its metabolism.<sup>[2]</sup> Its discovery contradicted the idea that no obligate hydrogen oxidizing bacteria existed, leading to a new understanding of this [physiological](#) group.<sup>[2]</sup> Additionally, *H. thermophilus* contains a [fatty acid](#) composition that had not been observed before.<sup>[2]</sup>

*Hydrogenobacter thermophilus* is an obligate [chemolithoautotroph](#).<sup>[2]</sup> *H. thermophilus* undergoes [aerobic respiration](#) or [anaerobic respiration](#) via [denitrification](#).<sup>[5]</sup> The [electron donor](#) is the molecular form of hydrogen, thiosulfate, or elemental sulfur.<sup>[5]</sup> Nitrogen sources are [Ammonium](#) and [Nitrate](#) salts.<sup>[2]</sup> This bacterium utilizes a special form of the reductive [tricyclic acid cycle](#) ([Reverse Krebs cycle](#)) to fix CO<sub>2</sub>.<sup>[5]</sup> Various metabolic processes were examined on a 1.5% Bacto-Agar with various organic compounds, [incubated](#) at 50-70 degrees C.<sup>[2]</sup>