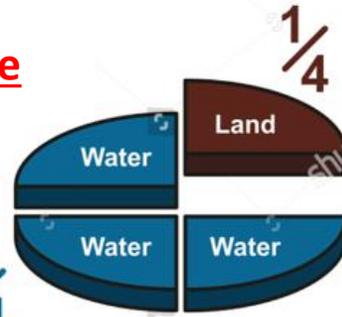


MICROBIOLOGIA DEGLI AMBIENTI ESTREMI



Superficie terrestre

Acqua (~75%) $\frac{3}{4}$

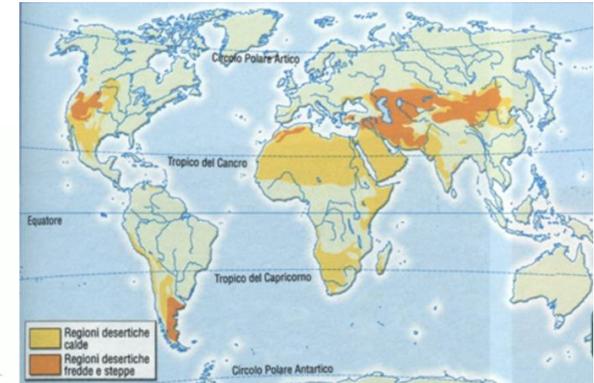


Terre emerse (~25%) $\frac{1}{4}$

- 1/5 deserto
- 1/10 tundra e deserto polare
- Oltre il 60% a temperature $<0^{\circ}\text{C}$



La **tundra** è un bioma tipico delle regioni subpolari ed occupa, quasi esclusivamente, zone dell'emisfero Nord, dove la temperatura media annuale è $<0^{\circ}\text{C}$.



Oceani

- acque profonde
- permanentemente a temperature intorno o inferiori a 4°C

Ambienti estremi

- Deserti
- Vulcani (~ 1000 sulla terra)
- Sorgenti termali
- Cime montuose
- Abissi oceanici
- ...

Prospettiva antropocentrica →

Ambienti che per l'uomo risultano inospitali vengono definiti ***estremi***.

Gli **organismi viventi** colonizzano ambienti naturali che differiscono per

- pH
- Temperatura
- Pressione atmosferica
- Salinità
- Disponibilità di acqua
- ...

Numerosi organismi, soprattutto **microrganismi**, vivono in situazioni da noi definite "estreme", ma che per loro rappresentano la **normalità**.

Gli **ambienti estremi**, caratterizzati da **condizioni prossime ai limiti della vita**, possono essere colonizzati solo da un **ristretto numero di specie** appartenenti a un ridotto numero di gruppi tassonomici.

Alvinella vive in prossimità delle fumarole nere dei fondali oceanici (acque calde ed acide, assenza di luce).



Estremofili

In prevalenza **procarioti**, in particolare *Archaea*.

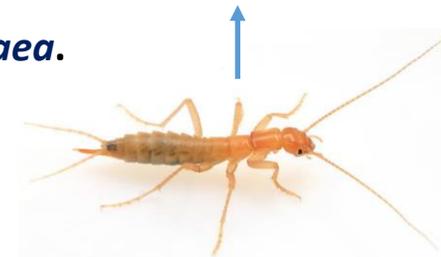
Esistono anche **metazoi** estremofili:

- *Alvinella pompejana* (anellide termofilo)
- *Grylloblattodea* (insetto psicrofilo)
- ...

Fattori che definiscono gli habitat estremi (ai limiti della vita)

-12°C	Temperatura	67-122 °C
0,0	pH	>10,0
	Salinità (NaCl)	35%
	Disponibilità di acqua	0,635 a _w
	Pressione atmosferica	1035 atm
	Radiazioni ionizzanti	15000 gray
	...	

Grylloblattodea vive ad alta quota, in ambienti umidi: in fessure delle rocce, sotto i sassi, nei muschi. Non tollera temperature elevate: è attivo tra -2,5 e 11,3 °C, ma può sopravvivere anche fino a -6 °C.



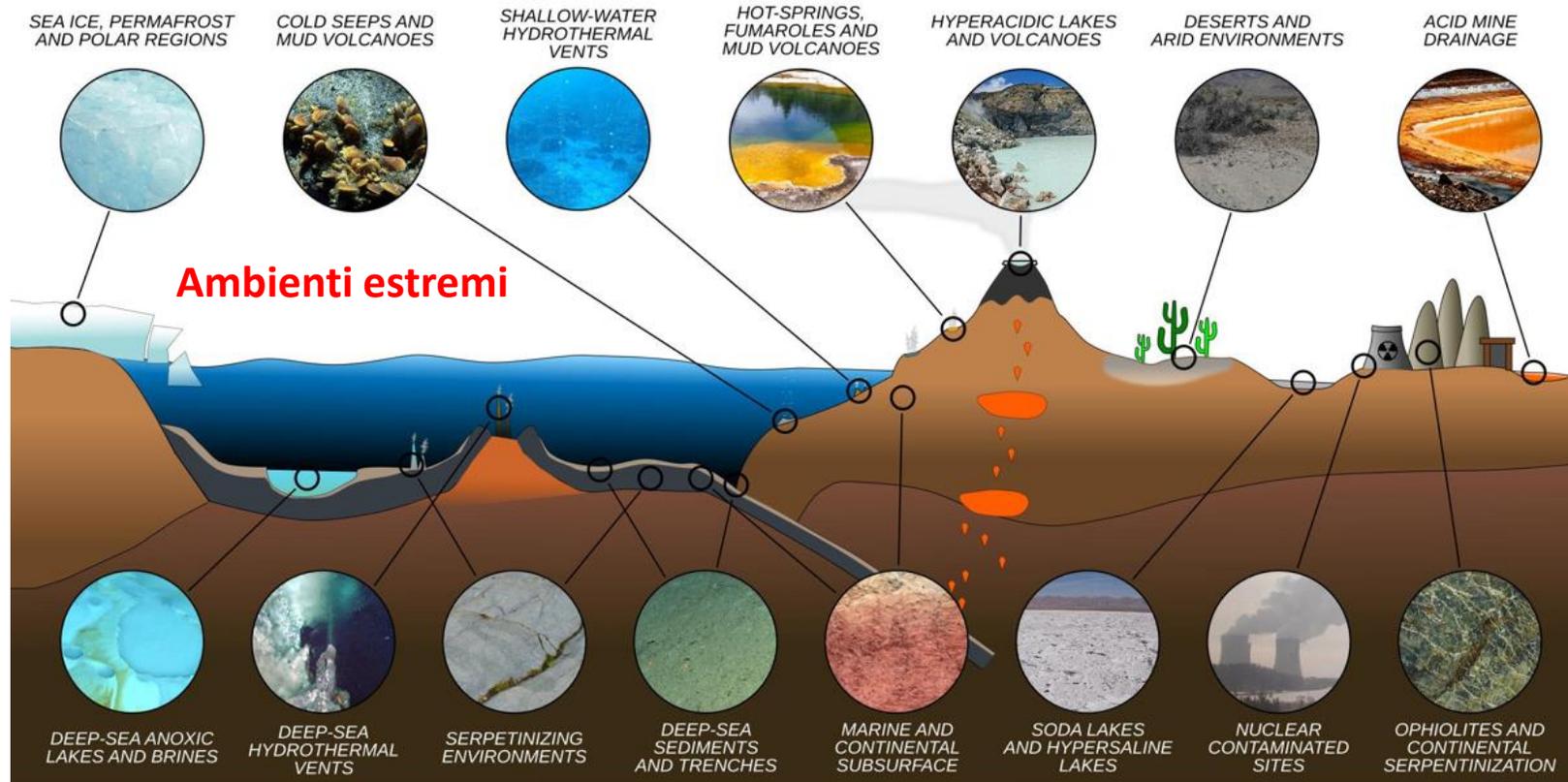
BIOSFERA: parte della terra dove si riscontrano le condizioni indispensabili alla vita animale e vegetale.

Microrganismi?

Dove non ci sono animali e vegetali sono presenti altre forme di vita?

Parte della terra in cui le condizioni ambientali permettono lo sviluppo della vita.

In passato, si riteneva che molti ambienti, etichettati come estremi, fossero privi di qualsiasi forma di vita.



ESTREMOBIOFERA (*extremobiosphere*) → comprende **habitat estremi** in cui sono presenti forme di vita

- Ghiacciai marini, permafrost, regioni polari
- Abissi marini (freddi), emissioni vulcaniche
- Sfiati idrotermali di fondali bassi
- Sorgenti calde, fumarole, pozze vulcaniche
- Vulcani e laghi iperacidi
- Deserti ed ambienti aridi
- Drenaggi acidi miniere

- Profondità marine, laghi anossici, acque salmastre
- Sfiati idrotermali profondi
- Ambienti soggetti a serpentinizzazione
- Sedimenti profondi e fosse oceaniche
- Sottosuolo continentale e marino
- Laghi alcalini e laghi ipersalini
- Siti contaminati da radiazioni
- Ofioliti e serpentinizzazione continentale

Merino et al. (2019). Living at the extremes: Extremophiles and the limits of life in a planetary context. *Frontiers in Microbiology*, 10:780.

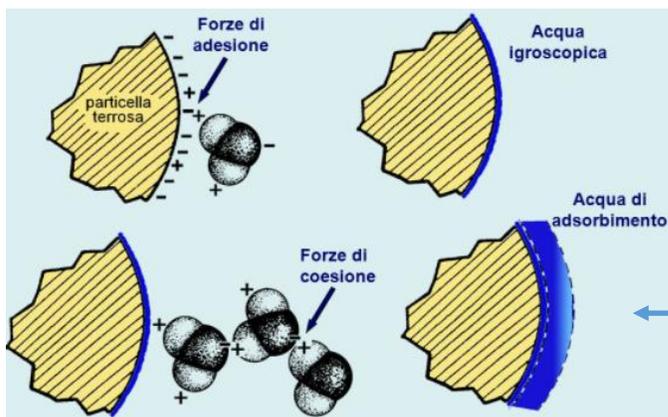
DESERTI ED AMBIENTI ARIDI

Nei suoli, **N** e **P** sono tra i nutrienti limitanti più comuni per l'attività microbica.

Disponibilità di acqua

Fattore estremamente importante per l'attività microbica.

- Caratteristiche del suolo
- Regime delle precipitazioni
- Drenaggio del suolo
- Vegetazione
- ...

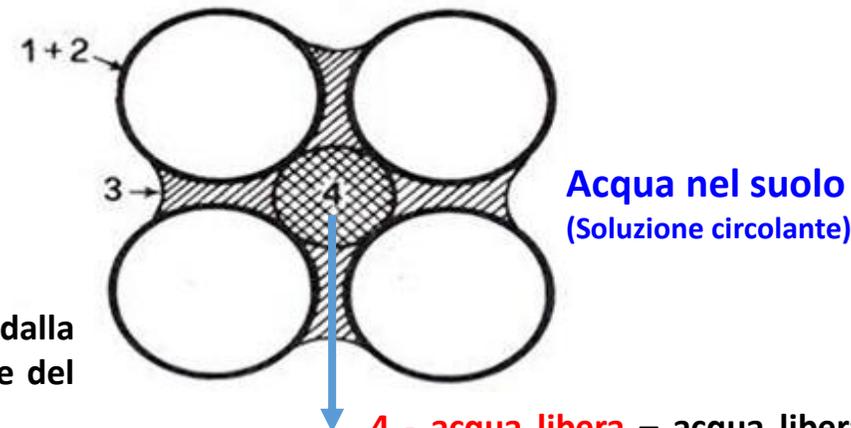


2 - acqua pellicolare - strato di 1-2 μm di spessore adsorbito ai granuli minerali.

L'acqua igroscopica e pellicolare sono fortemente legate ai granuli mediante forze elettrostatiche.

3 - acqua capillare - trattenuta dalla tensione superficiale ed dall'adesione del liquido alle superfici dei granuli.

1 - acqua igroscopica - strato di 0,1 μm di spessore formatosi per condensazione dell'umidità atmosferica intorno ai granuli minerali.



4 - acqua libera - acqua libera di muoversi per azione della gravità.

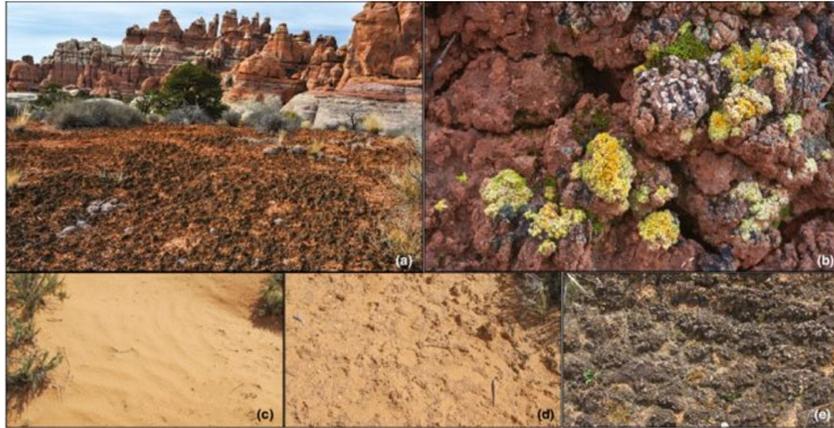
L'acqua nei suoli è presente sotto forma di **soluzione circolante**.

Suoli poveri di acqua

Solo pochi organismi risultano adattati alle condizioni tipiche dei **suoli aridi**, poveri di acqua e privi di vegetazione.



SUOLI ARIDI



35% della massa continentale terrestre è costituita da suoli permanentemente o periodicamente (a seconda delle stagioni) aridi.



«SUOLI ARIDI»

- Ridotta disponibilità di acqua
- Assenza di vegetazione

} Limitazione dell'attività microbica

L'aridità del suolo è definita dall'indice di aridità

Totale precipitazioni →

Evapotraspirazione potenziale → $\frac{P}{PET}$

<1 suolo arido

Piogge, nebbia e rugiada

acqua persa per evaporazione + acqua persa per traspirazione dalle piante.

Caratteristiche ambienti aridi

Ridotta disponibilità di acqua

Scarse precipitazioni

Forte oscillazione temperature (-24 e +60 °C)

Elevata insolazione

Assenza vegetazione con foglie

Limitate fonti di carbonio

...

Ambiente estremo →

Sviluppo particolari comunità microbiche al di sotto dell'interfaccia suolo/aria (croste biologiche del suolo) o associate alle rocce.

Batteri (cianobatteri, batteri eterotrofi, ...),
funghi, alghe verdi, licheni, muschi.



Croste biologiche del suolo

Nelle aree aride e semiaride assumono un ruolo estremamente importante le **croste biologiche del suolo** (*biological soil crusts: BSC*).

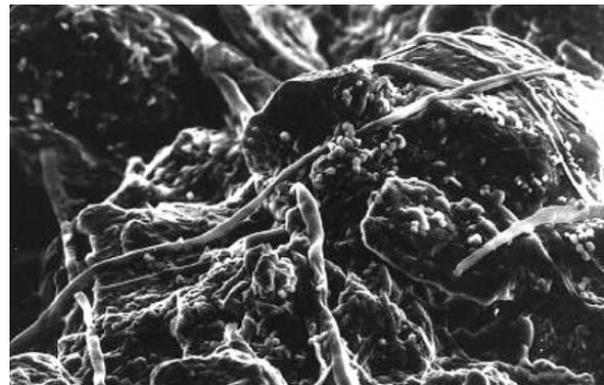
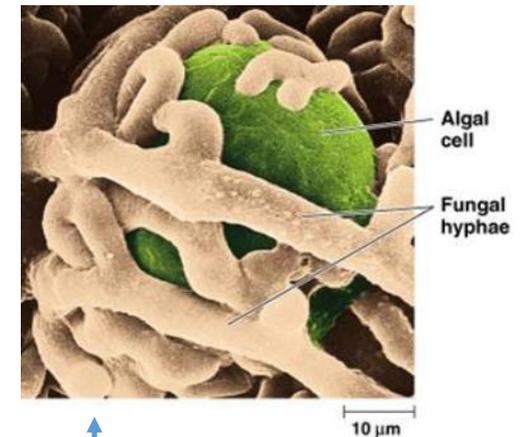


Contribuiscono alla **stabilizzazione del suolo** desertico. Questa funzione è estremamente importante se si considera il bassissimo **tasso di formazione del suolo** (<1 cm/1000 anni) nelle zone aride.

Biocrosta (sud-est dello Utah) costituita da granelli di sabbia tenuti insieme tramite **filamenti** e **sostanze mucose** prodotte dai **cianobatteri**. I cianobatteri sono presenti in superficie (macchie scure) o all'interno della crosta.

Tra i cianobatteri, *Microcoleus steenstrupii* è la specie più comune nei deserti più caldi, mentre *M. vaginatus* è più diffuso nei deserti più freddi.

Garcia-Pichel et al. (2013). *Temperature Drives the Continental-Scale Distribution of Key Microbes in Topsoil Communities*. *Science*, 340(6140), 1574–1577.



Contribuiscono alla stabilizzazione del suolo anche **funghi filamentososi** (ife) ed, eventualmente, **muschi** e **licheni** (**funghi+alghe**, **funghi+cianobatteri**, **funghi+cianobatteri/alghe**).

La presenza delle comunità microbiche contrasta l'azione erosiva del vento e dell'acqua (stabilizzazione del suolo), regola l'infiltrazione e la disponibilità di acqua (favorisce la ritenzione idrica).

I **cianobatteri** ricoprono ruoli importanti nei cicli globali del **carbonio** e dell'**azoto**.

Il loro ruolo diventa ancora più importante nelle regioni aride:

- possono colonizzare fino ad oltre il 70% della superficie del suolo;
- spesso rappresentano l'unica **fonte di carbonio** nelle aree prive di piante e la principale **fonte di azoto**.



Fonti di C ed N disponibili per altri organismi

Le **BSC**, costituite da centinaia di specie diverse, contribuiscono anche alla **fertilità del suolo** convertendo l'anidride carbonica e l'azoto presente nell'aria in zuccheri, amminoacidi e altre biomolecole nutritive. Queste molecole vengono, poi, rese disponibili anche per altri organismi e piante.

- **Distruzione delle BCS**
- **Cambiamenti climatici**
- **Attività antropiche**



Cause dei processi di **desertificazione**

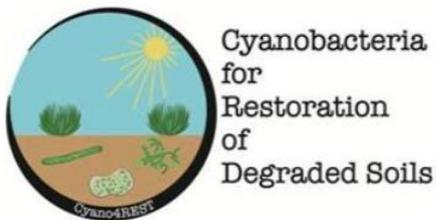


La distruzione delle BCS contribuisce alla formazione delle tempeste di sabbia ed alla riduzione della fertilità del suolo.



La ricostituzione delle BCS è un processo molto lungo (15-50 anni).

Data l'importanza delle BCS, ulteriori studi sono necessari per comprendere meglio il funzionamento degli ecosistemi degli ambienti aridi.



Il **materiale roccioso** costituisce un altro habitat tipico degli ambienti aridi.



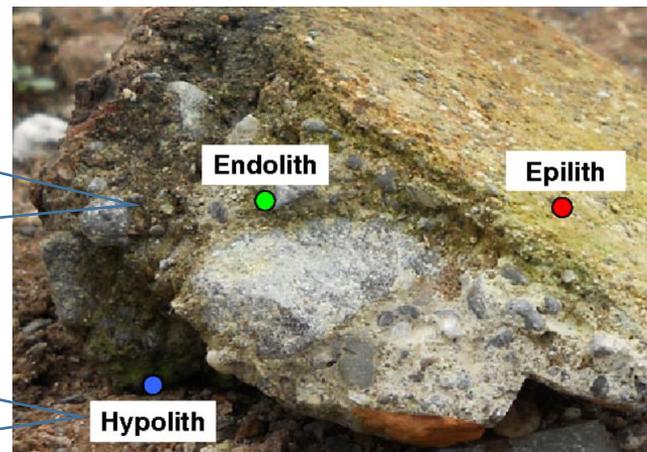
Alle rocce sono associate particolari comunità microbiche (**litobionti**).

colonizzatori endolitici

si insediano all'interno delle fratture e degli spazi porosi delle rocce.

colonizzatori ipolitici

si insediano sulle superfici non esposte (ventrali) delle pietre.



colonizzatori epilitici

Colonizzano le superfici esposte delle pietre.

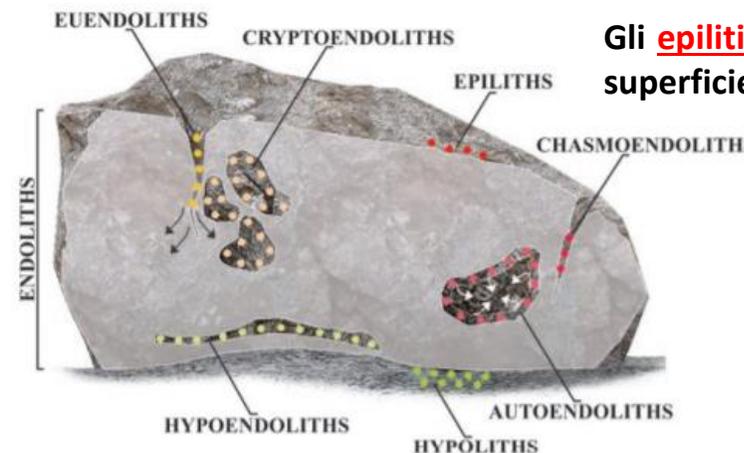
Classificazione dei **LITOBIONTI**

(organismi che colonizzano il materiale roccioso)

Gli **endoliti** colonizzano gli interni delle rocce. Tra gli endoliti si distinguono

- **Criptoendoliti** (arancioni) si insediano nei pori
- **Chasmoendoliti** (fucsia) si trovano tra le crepe o nelle fessure.
- **Ipoendoliti** (verde chiaro) vivono all'interno di spazi sul lato inferiore della roccia che non sono a diretto contatto con il suolo.
- **Autoendoliti** (rosa) sono endoliti che hanno la capacità di contribuire alla formazione rocciosa attraverso la deposizione di minerali.
- **Euendoliti** (gialli) sono quelli che penetrano attivamente nel substrato roccioso.

Chroococcidiopsis è tra i cianobatteri (fotosintetici) che popolano le rocce dei deserti (caldi e freddi). Presenta un tasso di sopravvivenza alle radiazioni che è secondo a quello di *Deinooccus radiodurans* (15000 Gy).



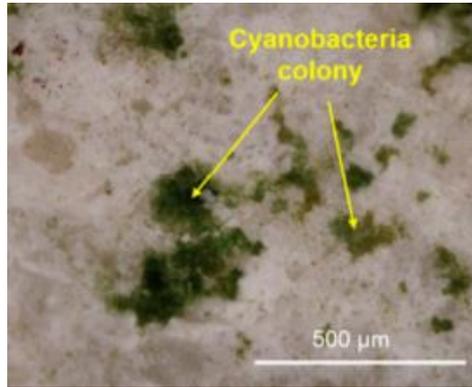
Gli **epiliti** (punti rossi) si trovano sulla superficie superiore della roccia.

Gli **ipoliti** (punti verdi) si trovano sotto la roccia.

Amarelle et al. (2019). The Hidden Life of Antarctic Rocks - The Ecological Role of Micro-organisms in the Antarctic Environment

La composizione delle comunità litobiontiche differisce dalla loro localizzazione nella roccia, dalle condizioni ambientali e dal tipo di roccia.

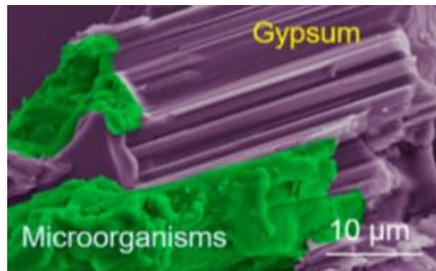
Molti microrganismi sono in grado di colonizzare le rocce



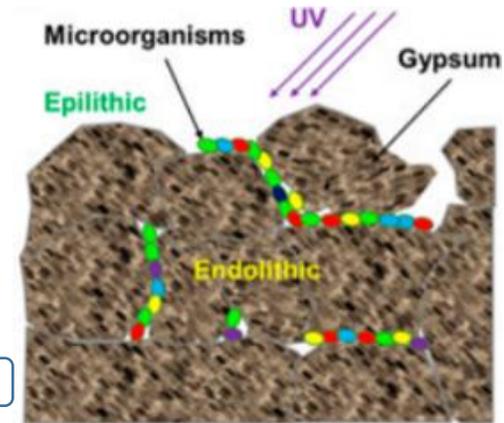
L'**acqua** è essenziale per la vita.

La capacità di un substrato roccioso di **trattenere l'acqua** è essenziale per la sua colonizzazione da parte di organismi viventi.

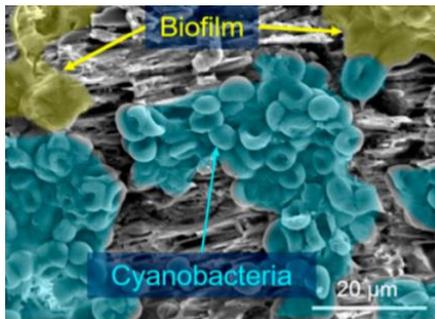
Alcuni microrganismi, nei deserti più aridi del mondo, come strategia di sopravvivenza, sfruttano la capacità di colonizzare l'interno delle rocce.



È stato dimostrato che le rocce di gesso del **deserto di Atacama** (Cile), forniscono acqua ai microrganismi colonizzatori (*Chroococcidiopsis* sp.). I microrganismi possono estrarre l'acqua di cristallizzazione (cioè strutturalmente ordinata) dalla roccia, inducendo una trasformazione di fase da **gesso** ($\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$) ad **anidrite** (CaSO_4).

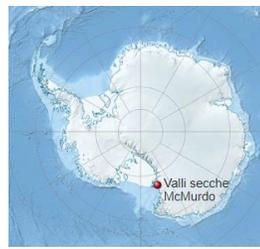


Contenuto di acqua fino al 28%

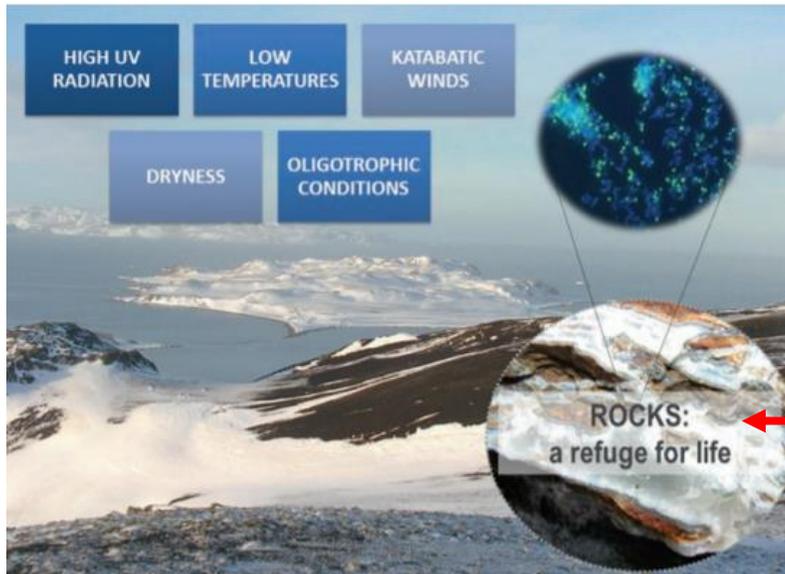


Cianobatteri danno origine ad un sottile **biofilm** che induce la **dissoluzione minerale** accompagnata dall'**estrazione dell'acqua**. Questo processo, in seguito alla **riprecipitazione** e **riorganizzazione** dei nanocristalli, porta alla formazione di **solfo di calcio anidro** (anidrite).

Le valli secche di McMurdo (**McMurdo Dry Valleys**), rappresentano una delle **zone desertiche dell'Antartide** ed una delle zone più aride del pianeta (piogge rarissime).



Batteri, funghi, alghe, licheni.

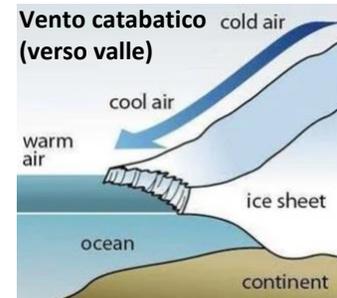


Presenza di batteri (**cianobatteri ipoliti**) capaci di crescere nei deserti delle zone artiche sfruttando la pochissima luce che penetra tra le rocce. Queste rocce di quarzo proteggono gli stessi cianobatteri dalle radiazioni UV.

Rocce

Forniscono delle **nicchie bioprotettive**.

Costituiscono un rifugio sicuro contro condizioni ambientali avverse (basse temperature, carenza di acqua, freddi venti, pericolose radiazioni UV, etc.).



Amarelle et al. (2019). The Hidden Life of Antarctic Rocks - The Ecological Role of Micro-organisms in the Antarctic Environment.

Interessante è l'**elevata diversità dei batteri** presenti in queste nicchie antartiche; questa elevata diversità è un aspetto ancora più interessante se si considera che le comunità batteriche del **permafrost** del suolo in cui si trovano le rocce presentano una diversità molto ridotta.

Permafrost: suolo perennemente ghiacciato (~26% degli ecosistemi terrestri; tuttavia, la sua biologia (essenzialmente microbiologia) rimane relativamente inesplorata.

Oggi le **comunità litiche** vengono studiate in tutto il mondo.

Una delle caratteristiche dei **litobionti antartici** è la quasi totale **assenza di Archaea** in queste comunità. Considerando che in molti ambienti estremi gli *Archaea* sono molto comuni, la loro assenza in queste nicchie è un fatto singolare.

In questi **suoli desertici freddi** le comunità litiche possono essere considerate delle **isole di produttività** all'interno di un paesaggio generalmente povero.

HABITAT SALINI ED IPERSALINI

Biomi antartici, laghi salini (Mar Morto, Grande Lago Salato)

Sono definiti **salini** gli **habitat** le cui concentrazioni saline corrispondono a quelle tipiche dell'acqua di mare (3,5% NaCl).

Sono considerati **ipersalini** gli habitat con concentrazioni saline >10%.

Mar Morto, Grande Lago Salato



Elevate concentrazioni saline
(saturazione → 5,2 M NaCl)

Riflesso delle caratteristiche topografiche, geologiche e meteorologiche della regione.

Mar Morto → corpo idrico ipersalino.

pH basso → ~6; attività dell'acqua → 0,69

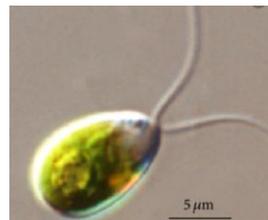
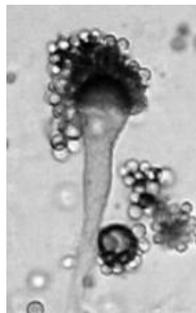
Salinità → ~34% (10 volte la salinità degli oceani).

Il catione dominante è **Mg²⁺** (~40,7 g/L),
seguito da **Na⁺** (~39,2 g/L), **Ca²⁺** (~17 g/L) e **K⁺** (~7 g/L).

L'anione principale è **Cl⁻** (~212 g/L), seguito da **Br⁻** (~5 g/L), **SO₄²⁻** e **HCO₃⁻**.

Il lago ospita una **varietà limitata** di microrganismi (**alghe unicellulari**, **cianobatteri**, **batteri chemiorganotrofi aerobi/anaerobi** e **protozoi**), ma **nessun organismo superiore**.

Il numero di specie microbiche è molto basso, ma la **biomassa totale** è relativamente alta (circa 10⁵ batteri/mL e 10⁴ cellule algali/mL).



Il microbiota autoctono è costituito principalmente da **batteri alofili obbligati** (*Halobacterium*, *Sarcina-like*, ...), e dall'alga verde alofila facoltativa *Dunaliella*.

Anche il fungo filamentoso *Eurotium rubrum* (*Eurotiomycetes*) è tra le poche specie che possono vivere in questo ambiente.



Mar Morto - localizzato tra Israele, Cisgiordania e Giordania.

Le rive si trovano 400 m sotto il livello del mare (punto più basso al mondo sulla terraferma).



Mar Morto

I microrganismi esercitano una marcata influenza su alcuni processi biogeochimici che avvengono nel lago (controllo del **ciclo dello zolfo**, **formazione e diagenesi della materia organica** nei sedimenti).

I microrganismi **alofili** vivendo in condizioni ambientali difficili hanno evoluto meccanismi molecolari e cellulari per far fronte alla **pressione osmotica** ed alla bassa **attività dell'acqua**.
Gli **alotolleranti** crescono bene in assenza di sale, ma molti possono tollerare anche alte concentrazioni di sale.

Il Mar Morto è un esempio di evoluzione di due diversi meccanismi di adattamento ad un ambiente difficile (elevata concentrazione salina).

Microrganismi solfato-riduttori sono presenti nei sedimenti del Mar Morto.
Dai sedimenti è stato isolato anche un **batterio magnesiofilo obbligato** unico.

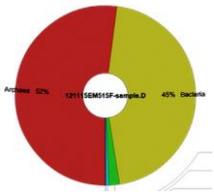
Nissenbaum (1975). The microbiology and biogeochemistry of the Dead Sea. Microb Ecol., 2(2):139-161.

Molti degli organismi del Mar Morto possiedono proprietà insolite.

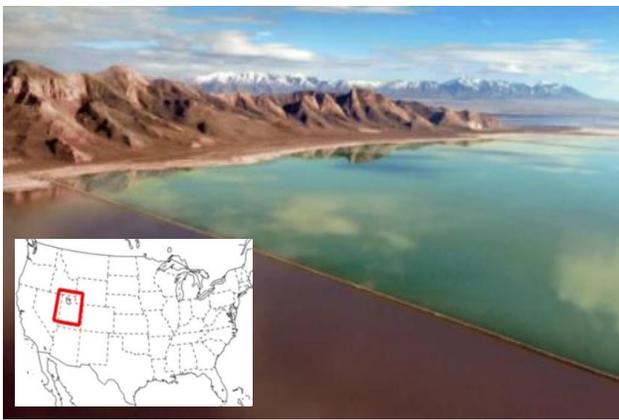
Dunaliella → concentrazione intracellulare di glicerolo molto elevata (fino a 2,1 M); meccanismo di esclusione dei sali dal citoplasma .

Halobacterium → concentrazione intercellulare di K⁺ estremamente elevata (fino a 4,8 M) ed una elevata affinità per K⁺ rispetto a Na⁺.

Halobacteriaceae rilevate nel mar morto: *Haloferax volcani*, *Haloarcula marismortui*, *Halorubrum sodomense*, *Halobaculum gomorense*, ...



Gli *Archaea* alofili aerobici accumulano elevate concentrazione di sali all'interno delle cellule (K⁺, come ione dominante, e Na⁺) mantenute dalle pompe ioniche e dalle proteine di trasporto. Alte concentrazioni citoplasmatiche di Na⁺ risulterebbero tossiche.



Baxter (2018). Great Salt Lake microbiology: a historical perspective. *Int Microbiol* 21, 79–95.

A differenza del Mar Morto, nel Gran Lago Salato il catione prevalente è Na^+ (~105,5 g/L).

I **virus** sono abbondanti, specialmente nel braccio nord, dove sono gli unici elementi a controllare la popolazione batterica.



Alofilo poliextremofilo

I **funghi** sono stati ignorati in passato, ma recentemente sono stati isolati 32 ceppi di funghi da entrambe i bracci del lago. Non è noto che ruolo svolgono nelle comunità.

Le specie appartenenti agli **Archea** alofili, oltre alla salinità, risultano resistenti alla disidratazione ed ai raggi UV.

Sono stati identificati **Bacteria** in grado di tollerare alte temperature o valori di pH elevati.

Gran Lago Salato (Utah, USA)

I due bracci, a diverso grado salino, sono separati da una strada rialzata della ferrovia.

Il **braccio nord ipersalino saturo** (pH ~7,7) appare di colore rosa per la prevalenza di microrganismi contenenti **carotenoidi**.

Alge → *Dunaliella salina*.

Batteri alofili → *Archaea: Halobacterium*



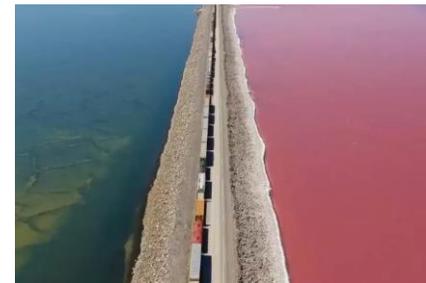
batteriorodopsina

La differenza di salinità crea sub-habitat per diverse comunità di microrganismi.

Il **braccio sud**, che riceve acqua dolce, è meno salino (attualmente ~15%); pH 8,2. La maggiore presenza di **alge** (*Dunaliella viridis*) nel braccio sud conferisce una colorazione blu-verde.

Cianobatteri (*Aphanothece* e *Coccochloris*).
Batteri (*Micrococcus*, *Bacillus*, *Achromobacter*, *Flavobacterium*, *Bacterioides*, *Serratia*, ...).

Ricca associazione di microrganismi che interagiscono all'interno di una comunità complessa.



ALOFILI

Principale problema degli organismi che vivono ad elevate concentrazioni saline



Controllo dell'osmolarità



Gli alofili, tuttavia, a differenza degli alotolleranti hanno bisogno di elevate concentrazioni saline

Alofili estremi → 1,5 M NaCl (~9%)
→ 4 M NaCl (~24%)

Gli ioni **Na⁺** sono necessari per stabilizzare e preservare l'integrità delle pareti cellulari (contenenti **glicoproteine**) degli alofili.

In assenza o a basse concentrazioni di **Na⁺**, i domini acidi delle glicoproteine, ricche di aminoacidi acidi, andrebbero incontro a fenomeni di repulsione con conseguente lisi cellulare.

Gli ioni Na⁺ schermano le cariche negative degli aminoacidi.

Per bilanciare lo stress osmotico in ambienti ipersalini, i microrganismi alofili

- Sintetizzano o accumulano internamente **soluti organici compatibili**;
- Producono **proteine acide** per aumentare la solvatazione e migliorarne la funzione in condizioni di elevata salinità;
- Uptake di **K⁺**;
- Utilizzano una combinazione di strategie.

Na⁺ → stabilizzazione parete cellulare.

K⁺ → stabilizzazione componenti citoplasmatiche.

Le proteine citoplasmatiche (proteine acide) degli alofili hanno un basso contenuto di aminoacidi idrofobici e lisina e sono stabilizzate da ioni **K⁺**.

AMBIENTI ALTE TEMPERATURE

Sorgenti (bocche) idrotermali (*hydrothermal vents*)
Fondali oceani Atlantico e Pacifico

Le *hydrothermal vents*, a seconda della profondità alla quale si formano, possono essere classificate in due categorie.

sorgenti idrotermali profonde (*deep water hydrothermal vents, DWVs*).

Sorgenti idrotermali poco profonde (fino a 200 m) (*shallow water hydrothermal vents, SWVs*).

Condizioni più estreme: elevate temperature (60-464 °C, solitamente intorno ai 2 °C), assenza di luce. Le DWVs sono situate in prossimità delle dorsali oceaniche; la più profonda conosciuta è situata a ~5000 m sotto il livello del mare.

Ambiente popolato da **chemiolitotrofi** (ricavano energia dai composti chimici inorganici rilasciati dalle fumarole), prevalentemente **autotrofi, anaerobi**.



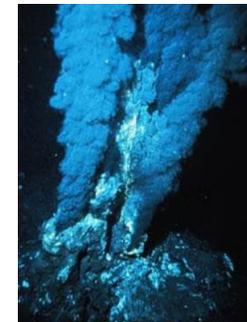
Fumarole bianche (*White smokers*) – camini caratterizzati da colonne di **acqua di colore più chiaro** per la diversa composizione chimica (bario, calcio e silicio). L'acqua di mare filtra attraverso i fondali marini e, dopo essersi mescolata con i minerali magmatici, riemerge dalle bocche idrotermali. Le fumarole bianche presentano **temperature di 6-26°C**.

Camini sul fondale marino, in prossimità di dorsali oceaniche e di zone vulcanicamente attive, dai quali fuoriesce **acqua calda** di origine geotermica che apporta **risorse energetiche** (H_2S , FeS , NH_3 , CH_4 , ...). Ecosistemi che rivestono un ruolo importante nel **riciclo dei nutrienti**. Attraverso fratture nella crosta oceanica, energia (calore) e risorse minerali dal mantello terrestre giungono sul fondo dei mari.

Calore (fino a 135 °C) generato dalla tettonica delle placche.

L'ambiente in prossimità delle SWVs è ricco di minerali (ferro e zolfo), quindi popolato da **microrganismi chemiotrofi**, che ossidano lo zolfo (α -, β -, γ -, ϵ -proteobatteri) e **fototrofi**.

→ **Fumarole nere (*Black smokers*)** - camini di grandi dimensioni che emettono **acqua di colore scuro**. L'acqua emessa raggiunge **temperature più elevate (fino a ~400°C)** rispetto ai white smokers. Acque ricche di diversi minerali (solfuro, ...) che, a contatto con l'acqua marina, precipitano e formano strutture a camino tipiche dei black smokers che possono raggiungere anche 50 m di altezza. Le acque circostanti presentano temperature di ~2-3°C.



Principali organismi delle sorgenti idrotermali

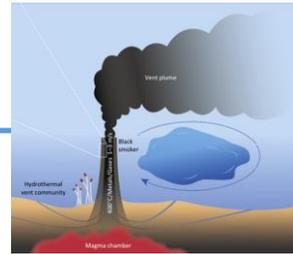
Moltissimi microrganismi, soprattutto **chemiolitotrofi autotrofi** sono stati isolati dalle sorgenti idrotermali.

Ceppi di ***Caminibacter*** (ordine *Nautiliales*) sono stati isolati da bocche idrotermali profonde. Del genere *Caminibacter* sono note 3 specie: *C. hydrogeniphilus*, *C. profundus* e *C. mediatlanticus*.

Caminibacter mediatlanticus, bacillo **gram-negativo** appartenente alla classe degli ϵ -proteobatteri. È un batterio **chemioautotrofo, anaerobico** o **microaerofilo, termofilo**. Cresce tra 45 e 70°C (optimum 55°C) ed a pH tra 4,5 e 7,5 (optimum 5,5). Sfrutta H₂ come fonte di energia, CO₂ come fonte di carbonio e nitrato (NO₃⁻) e zolfo (S⁰) come accettori di elettroni; i prodotti di scarto sono ammoniaca (NH₃) ed acido solfidrico (H₂S).

Voordeckers et al., 2005). *Caminibacter mediatlanticus* sp. nov., a thermophilic, chemolithoautotrophic, nitrate-ammonifying bacterium isolated from a deep-sea hydrothermal vent on the Mid-Atlantic Ridge. Int J Syst Evol Microbiol, 55(Pt 2):773-779.

I nutrienti emessi dalle hydrothermal vents diffondono nell'acqua e precipitano anche a distanza dalla sorgente.

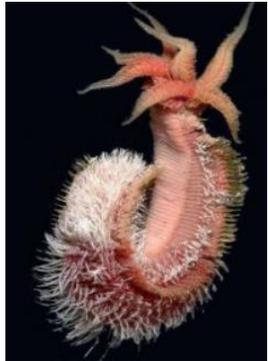


Si formano, quindi, zone adatte alla sopravvivenza di **organismi particolari**, che non riuscirebbero a vivere in prossimità delle sorgenti idrotermali (alte temperature!).

Sulfurimonas autotrophica è un batterio **Gram negativo** (classe ϵ -proteobatteri), **chemiolitotrofo, aerobico obbligato, mesofilo**, vive a 10-40°C (optimum 23-26°C) ed a pH 4,5-9,0 (optimum 6,0-7,5). Ricava energia dall'ossidazione di H₂S.

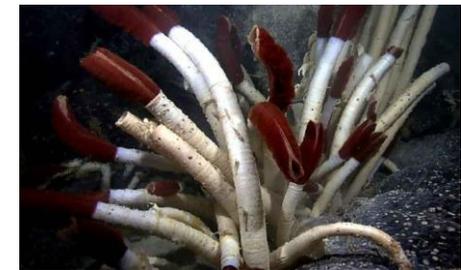
Sulfurimonas autotrophica vive in simbiosi con ***Riftia pachyptila*** (anellidi classe *Pogonophora*):

- Il batterio fornisce l'anellide di nutrienti (composti organici);
- L'anellide fornisce substrati inorganici (O₂, H₂S) necessari al batterio.



Alvinella pompejana

Alvinella pompejana (anellide di 10-15 cm) colonizza le pareti dei camini dei black smokers. Vive temperature di ~20°C. Il corpo è rivestito da numerosi filamenti costituiti da colonie di batteri che vivono in simbiosi: *Caminibacter hydrogeniphilus* e *Nautilia lithotrophica*, entrambi termofili e riduttori di S⁰.



Riftia pachyptila

AMBIENTI ALTE PRESSIONI

Il **mare profondo** costituisce il ~62% della biosfera oceanica.

I **barofili** fanno parte della biosfera oceanica.

Basse/elevate temperature
Elevata pressione idrostatica
Assenza di luce
Carenza di nutrienti
...

Microrganismi poliextremofili

Gli **abissi ed i fondali marini**, oltre che dalla presenza di zone con attività vulcanica, sono caratterizzati da condizioni chimico-fisiche estreme che rendono tali habitat inospitali.

BAROFILI (piezofili)

Organismi (batteri) adattati a pressioni (idrostatiche) elevate

Barotolleranti (facoltativi): crescono a pressioni da 100 a 400 Atm, optimum 1 atm

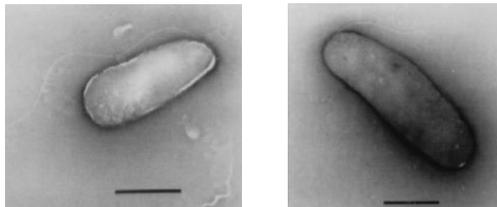
Barofili (barofili obbligati): crescono da 500 a 600 Atm, sopravvivono ad 1 atm

Barofili estremi: crescono a pressioni >600 Atm

Poco è noto sulle caratteristiche dei barofili



Difficoltà coltivazione: molti barofili non sopravvivono alla normale pressione atmosferica



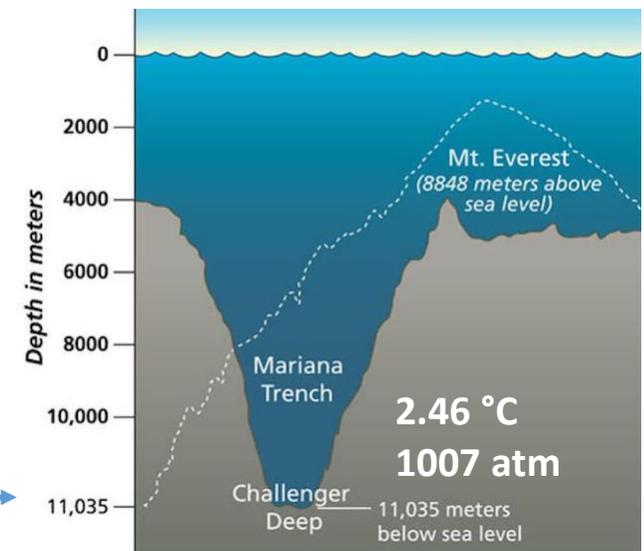
Ceppi **barofili obbligati isolati** da sedimenti (Fossa delle Marianne – Oceano Pacifico)

DB21MT-2, correlato a *Shewanella benthica* → opt. 70 Mpa

DB21MT-5, correlato al genere *Moritella* → opt. 80 Mpa

Assenza di crescita a meno di 50 MPa!!!

Kato et al. (1998). Extremely Barophilic Bacteria Isolated from the Mariana Trench, Challenger Deep, at a Depth of 11,000 Meters. *Applied and Environmental Microbiology*, 64 (4):1510-1513.



Fossa delle Marianne (Filippine)

Profondità di ~11000 m

La pressione aumenta di circa 1 atmosfera ogni 10 metri.

1 Atm = 101.325 Pa = 0,101 MPa

Pressione di ~1000 Atm:
l'acqua esercita una pressione di 1 T/cm².



Escherichia coli



Pressione atmosferica

Cambiamenti morfologici sono stati osservati quando i batteri vengono esposti a pressioni diverse da quelle ottimali.

Escherichia coli cresce bene a pressione atmosferica, ma a pressioni più alte non prolifera bene e la cellula si allunga.

Il batterio barofilo cresce meglio all'aumentare della pressione.

500 Atm



batterio barofilo



Adattamenti metabolici e strutturali alle alte pressioni

Acidi grassi polinsaturi nelle membrane



All'aumentare della pressione aumenta la rigidità della membrana plasmatica (riduzione della fluidità).

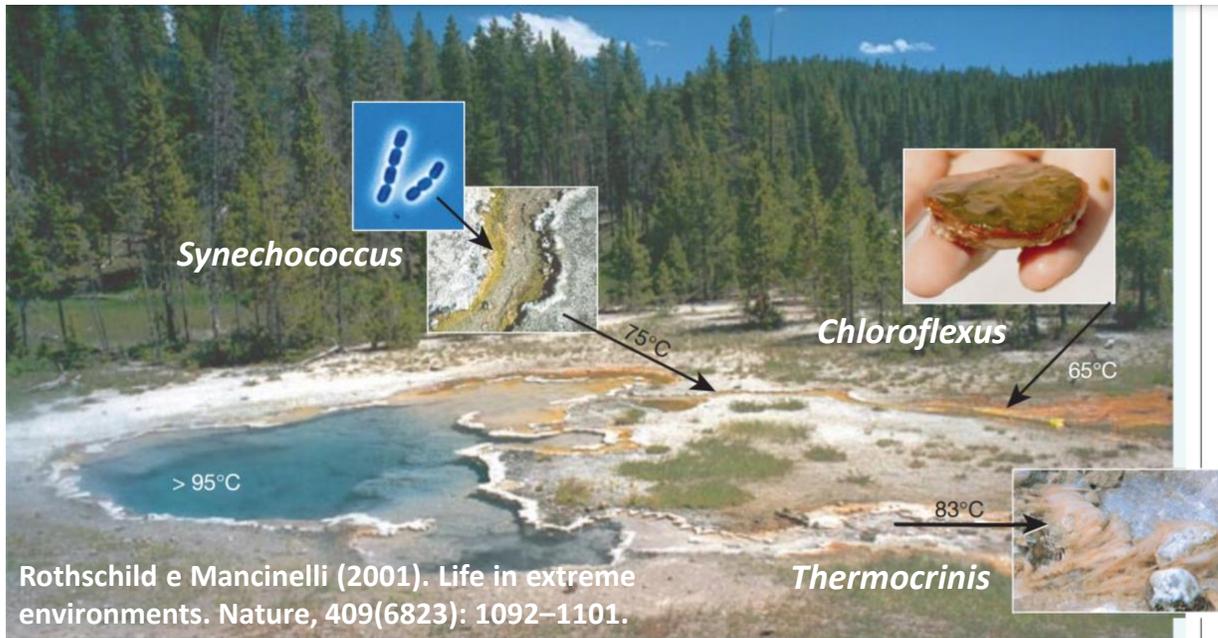
Proteine

Cambi conformazionali delle **proteine**; elevata capacità di legame degli enzimi.

Espressione genica

Sistemi regolativi legati a promotori indotti dalla pressione.

Geographic area	Temperature (°C)	Pressure (MPa) (0.101 MPa = 1Atm)
Weddel Basin	-0.5	45.6
Central south pacific	1.2	50.7
Central north pacific	1.5	51
Peru-Chile Trench	1.9	>81
Philippine Trench	2.48	101.7
Mariana Trench	2.46	110.6
Hydrothermal Vent	2 - 380	25
Halmahera Basin	7.54	20.7



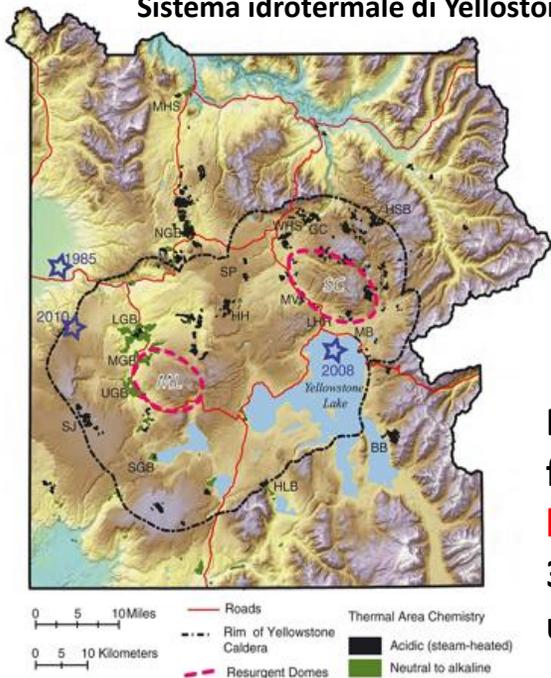
SORGENTI TERMALI (acque calde) e **GEYSER** (acqua calda e vapore e talvolta con un pH basso ed elementi tossici come il mercurio) sono esempi di ecosistemi ambientali estremi.

Octopus Spring - Parco nazionale di Yellowstone (USA)
Sorgente calda alcalina (pH 8,3–8,8).

L'acqua scorre, dalla sorgente a **95 °C**, lungo un canale di deflusso, dove si raffredda fino a **83 °C**. In questo ambiente cresce il batterio filamentoso rosa **Thermocrinis ruber**.

Dove l'acqua si raffredda, a seconda del gradiente termico, si sviluppano microrganismi diversi: a **≤75 °C**, crescono organismi fotosintetici (cianobatteri termofili: **Synechococcus**). A **65 °C** si forma un complesso tappeto microbico (**microbial mat**) con uno strato costituito da **Synechococcus**, sovrapposto ad uno strato di altri batteri, tra cui le specie fotosintetiche di **Chloroflexus**.

Sistema idrotermale di Yellowstone



Congress Pool, Norris Geyser Basin, Yellowstone National Park, USA

- pH medio di 3
- Temperatura media di 80 °C.

Bacino con acque colore azzurro chiaro che in alcuni periodi dell'anno diventa fangoso e violentemente ribollente. In questo ambiente è stato isolato in **batterio poliextremofilo, Sulfolobus acidocaldarius**, un **Archaea** che cresce a pH 3 e 80 °C. Batterio autotrofo facoltativo (ossida il solfuro a solfato), ma può utilizzare anche substrati organici complessi.

AMBIENTI MOLTO ACIDI

Ambienti naturali estremamente acidi (pH prossimi a 0) sono poco diffusi in natura.

Ambienti molto acidi

- Luoghi legati ad attività estrattive (carbone, minerali);
- Zone di accumulo residui di estrazione dei minerali misti alle acque provenienti dalle miniere.

In presenza di O_2 e Fe^{3+} (accettori di e^-), reazioni chimiche spontanee e reazioni catalizzate da batteri portano all'ossidazione della pirite.

A contatto con l'aria, la **pirite** va incontro ad un lento processo di ossidazione (reazione iniziatrice): ossidazione di HS^- a SO_4^{2-} , con conseguente acidificazione dell'ambiente e rilascio di Fe^{3+} .

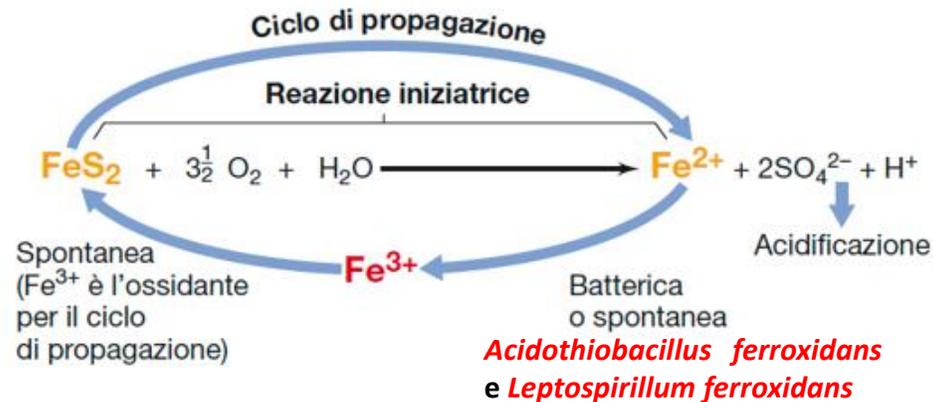
Successivamente, ***Acidithiobacillus ferroxidans*** e ***Leptospirillum ferroxidans*** ossidano Fe^{2+} a Fe^{3+} .

Fe^{3+} (solubile) reagisce spontaneamente con altra FeS_2 ossidando HS^- a H_2SO_4 , che si dissocia in H^+ ed SO_4^{2-} , e producendo altro Fe^{2+} (ciclo di propagazione). Il Fe^{2+} prodotto viene prontamente ossidato a Fe^{3+} , il quale reagisce ancora con altra pirite.

Gli acidofili, non tollerando pH

Pirite (FeS_2)

Forma molto comune del ferro, presente nei carboni bitumosi e nei minerali di vari metalli.



Miniera di Rio Tinto (Spagna)

Colorazione rossastra delle acque del fiume **Rio Tinto**, dovuta alla forte presenza di ferro disciolto e di metalli pesanti. Il pH delle acque del fiume è di 2,2.

La **miniera di São Domingos** Chiusa nel 1966, continua a contaminare le acque del fiume che sfocia nella diga di Chanza.

In questi ambienti, quando il pH supera valore 4,5, si assiste ad una lenta ossidazione abiotica. A valori di pH inferiori a 4,5, l'ossidazione è prevalentemente biotica: i batteri effettuano un'attività ossidativa di $\sim 10^6$ volte più veloce.



Mefite d'Ansanto (Rocca S. Felice – AV)

Sito, italiano e forse del mondo, con la più grande emissione di CO_2 a bassa temperatura e di origine non vulcanica.

I gas fuoriescono dal sottosuolo e diffondono nell'atmosfera attraverso fessure nel suolo e laghetti con fango.

È stimato un flusso di gas totale di 23,1 kg/s (2000 ton/giorno) (chiodini et al., 2010).



In condizioni di vento debole, il **gas**, più denso dell'aria circostante, ristagna nella vallata.

Gli effetti del gas (letale ed invisibile), costituito prevalentemente da **CO_2** , **N_2** ed **H_2S** , sono visibili: assenza di vegetazione e presenza di carcasse di animali selvatici e domestici (cani, gatti, volpi, ecc.).

Il pH delle acque è estremamente acido → pH ~1-2



Ad oggi non sono disponibili dati riguardo alle comunità microbiche che colonizzano questo ambiente!

Molti ecosistemi sulla terra sono soggetti a radiazioni. In natura, nella maggior parte del pianeta, il livello di radiazione si aggira intorno a **0,4 mGy/anno**.

Zone con livelli di radiazioni più alti:

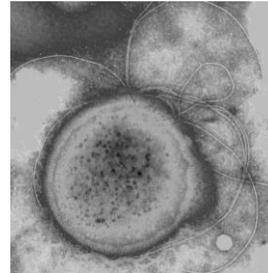
175 mGy/anno → nelle sabbie di monazite, ricche di torio, vicino Guarapari (Brasile).

260 mGy/anno → vicino Ramsar (Iran)

Lo studio dei microrganismi resistenti alle radiazioni ionizzanti è stato avviato con la scoperta (1956) di *Deinococcus radiodurans* (*Bacteria*) durante il processo di sterilizzazione di carne in scatola mediante raggi X.

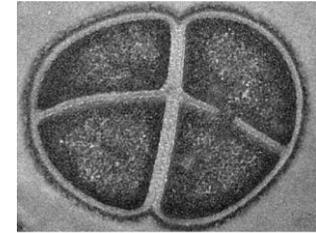
Radiazioni vengono emesse anche nel sottosuolo, a causa del decadimento di isotopi radiogenici (^{238}U , ^{232}Th , ^{40}K , ...) che potrebbero, potenzialmente, influenzare l'attività microbica *in situ*.

Un ceppo di *Archaea* ipertermofilo e tollerante alle radiazioni, *Thermococcus gammatolerans*, è stato isolato da ambiente idrotermale (dorsale del Pacifico orientale), dove si rileva radioattività naturale (^{210}Pb , ^{210}P , ^{222}Rn).



AMBIENTI RADIOATTIVI

I livelli di radiazione più elevati si riscontrano in siti radioattivi contaminati artificialmente.



A differenza degli altri tipi di estremofili, non esistono veri radiofili tra i microrganismi **radioresistenti** noti.

I veri radiofili, teoricamente, non dovrebbero essere in grado di vivere al di sotto di certi livelli di radiazioni, ma dovrebbero sempre richiedere alti livelli di radiazioni per la crescita.

La vita senza un certo livello di radiazioni è impossibile e questa caratteristica della vita, purtroppo, non viene menzionata in nessuna definizione biologica di vita.

Data l'apparente assenza di habitat altamente radioattivi sulla terra nel corso delle ere geologiche, l'evoluzione di organismi in grado di crescere a 60 Gy o sopravvivere a dosi acute di irradiazione di 15000 Gy è una caratteristica straordinaria.

Deinococcus radiodurans

Batterio radioresistente più noto

Dose acuta **5000 Gy** → sopravvive senza perdere vitalità

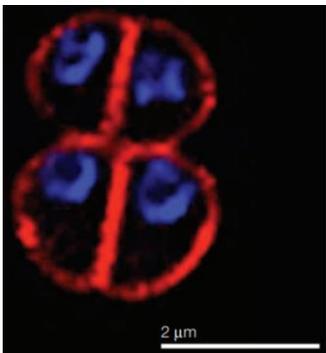
Dose acuta **15000 Gy** → perde solo il 37% della vitalità

10 Gy → dose letale per l'uomo

Il **Gray** è l'unità di misura della dose assorbita di radiazione nel S.I.

Una esposizione di 1 Gray corrisponde ad una radiazione che deposita 1 Joule/Kg di materia.

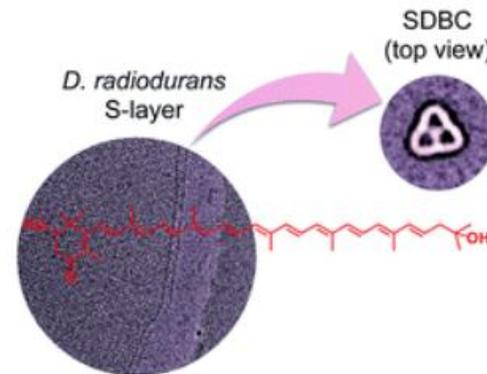
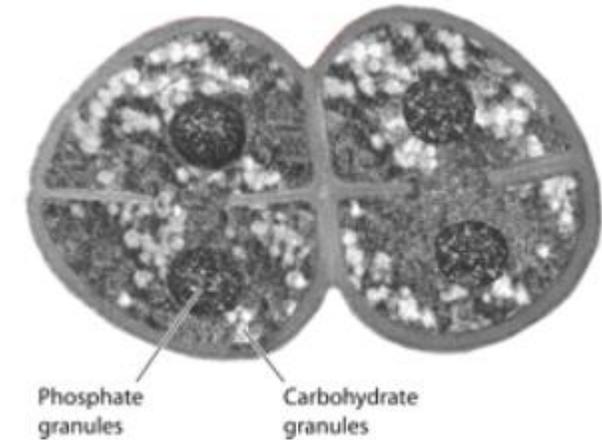
La resistenza alle radiazioni sembra legata alla presenza di **copie multiple del genoma**. Il DNA presenta un'**organizzazione a toroide** (a forma di ciambella) in forma altamente impaccata.



A causa della limitata diffusione all'interno dei toroidi, i frammenti di DNA generati dalle radiazioni sono tenuti vicini, facilitando l'unione delle rotture, senza errori.

Cox e Battista (2005). *Deinococcus radiodurans* — the consummate survivor. *Nat Rev Microbiol* 3:882–892.

D. radiodurans ha le caratteristiche per essere considerato un **poliestremofilo**: mostra resistenza al caldo, al freddo, alla disidratazione, al vuoto, all'acidità.



Presenza di uno **strato S** (S-layer)

- protegge la cellula dallo **stress elettromagnetico** (esposizione alle radiazioni ionizzanti);
- stabilizza la parete cellulare dai danni da esposizione ad **alte temperature** e da **disseccamento**.

Molto probabilmente, la radioresistenza potrebbe rappresentare un effetto secondario alla maturazione della resistenza all'essiccamento.



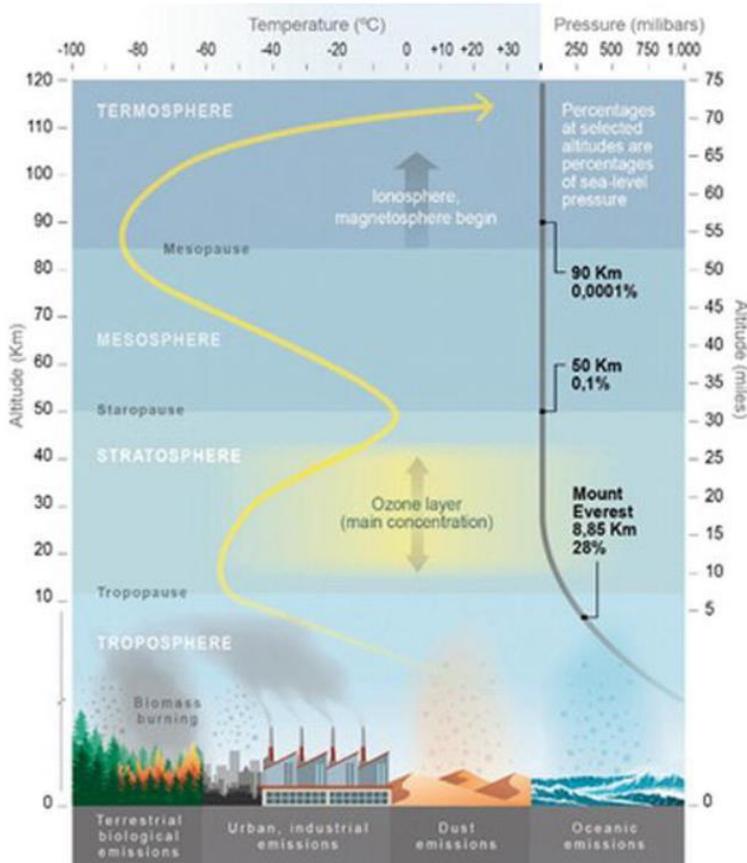
Mutanti sensibili alle radiazioni perdono anche la resistenza a condizioni di essiccamento prolungato.

ATMOSFERA

Chapter

Microbial Ecology in the Atmosphere: The Last Extreme Environment

Ángeles Aguilera, Graciela de Diego-Castilla, Susana Osuna, Rafael Bardera, Suthyann Sor Mendi, Yolanda Blanco and Elena González-Toril



I **microrganismi** sospesi nell'aria (virus, batteri, funghi, protozoi, alghe) possono viaggiare attraverso la terra per centinaia o migliaia di chilometri nell'atmosfera.

Ruolo importante nel sistema climatico globale, nel ciclo biogeochimico e nella salute.

Box 1 Major stratospheric stressors

- UV-C radiation
- Cosmic radiation
- Freezing temperatures
- Hypobaric pressure
- Desiccating condition
- Starvation
- Ozone

La sopravvivenza microbica nell'atmosfera richiede caratteristiche estremofile.

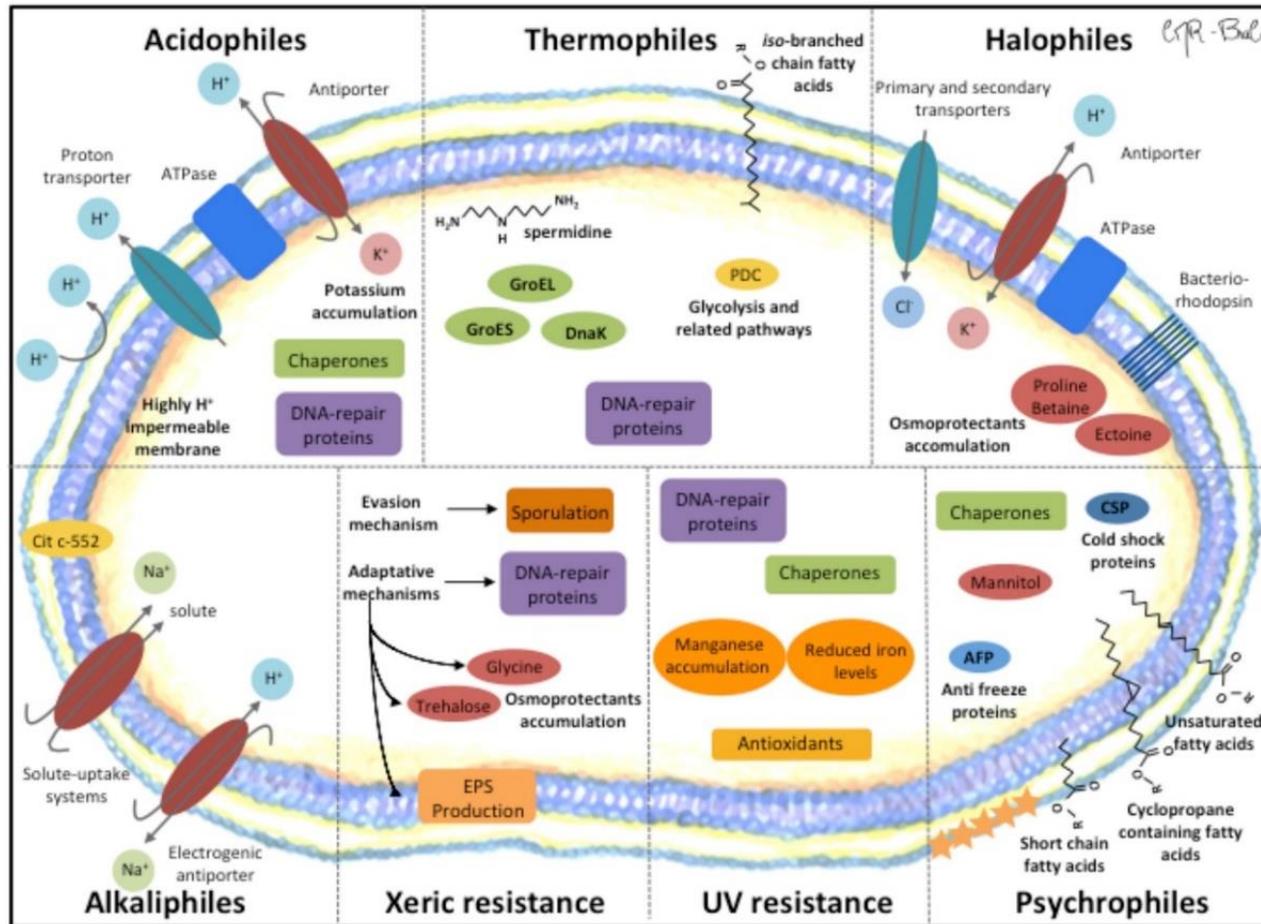
Molti dei microrganismi isolati presentano **forme di resistenza** (spore), **forme di quiescenza** (viable non-replicating state), o **meccanismi di adattamento** che consentono di resistere a queste **condizioni estreme**.

La **stratosfera** probabilmente rappresenta il limite superiore della vita, dove si combinando alcune delle condizioni più difficili che si riscontrano in alcuni ambienti del resto della biosfera.

DasSarma P. e DasSarma S. (2018). Survival of microbes in Earth's stratosphere. Current Opinion Microbiology, 43:24-30.

Non è chiaro se l'atmosfera costituisca un **ecosistema funzionale** o sia semplicemente una **sospensione aerea viva**, ma metabolicamente inattiva, di organismi e delle loro forme sporiali.

Meccanismi molecolari degli estremofili per l'adattamento a condizioni ambientali estreme



Alofili. High salt-in strategy: (a) Trasportatori di Cl^- (primari o secondari), (b) Uptake di K^+ nella cellula mediante azione combinata di batteriorodopsina ed ATP sintasi, **Low-salt strategy:** (a) sintesi o uptake of osmoprotettivi (prolina-betaina, ectoina) che mantengono il bilancio osmotico e stabilisce il giusto turgore sotto differenti concentrazioni saline.

UV-resistenza. (a) Accumulo di manganese e ridotti livelli di ferro, (b) Antiossidanti (glutazione), (c) Chaperon, (d) Proteine DNA-repair.

Alcalofili. (a) Gradiente elettrochimico di Na^+ e H^+ trasportatori antiporter per accumulo di protoni, (b) Na^+ -solute uptake system, and (c) Citocromo c-552 migliora l'ossidazione finale mediante accumulo di elettroni e protoni.

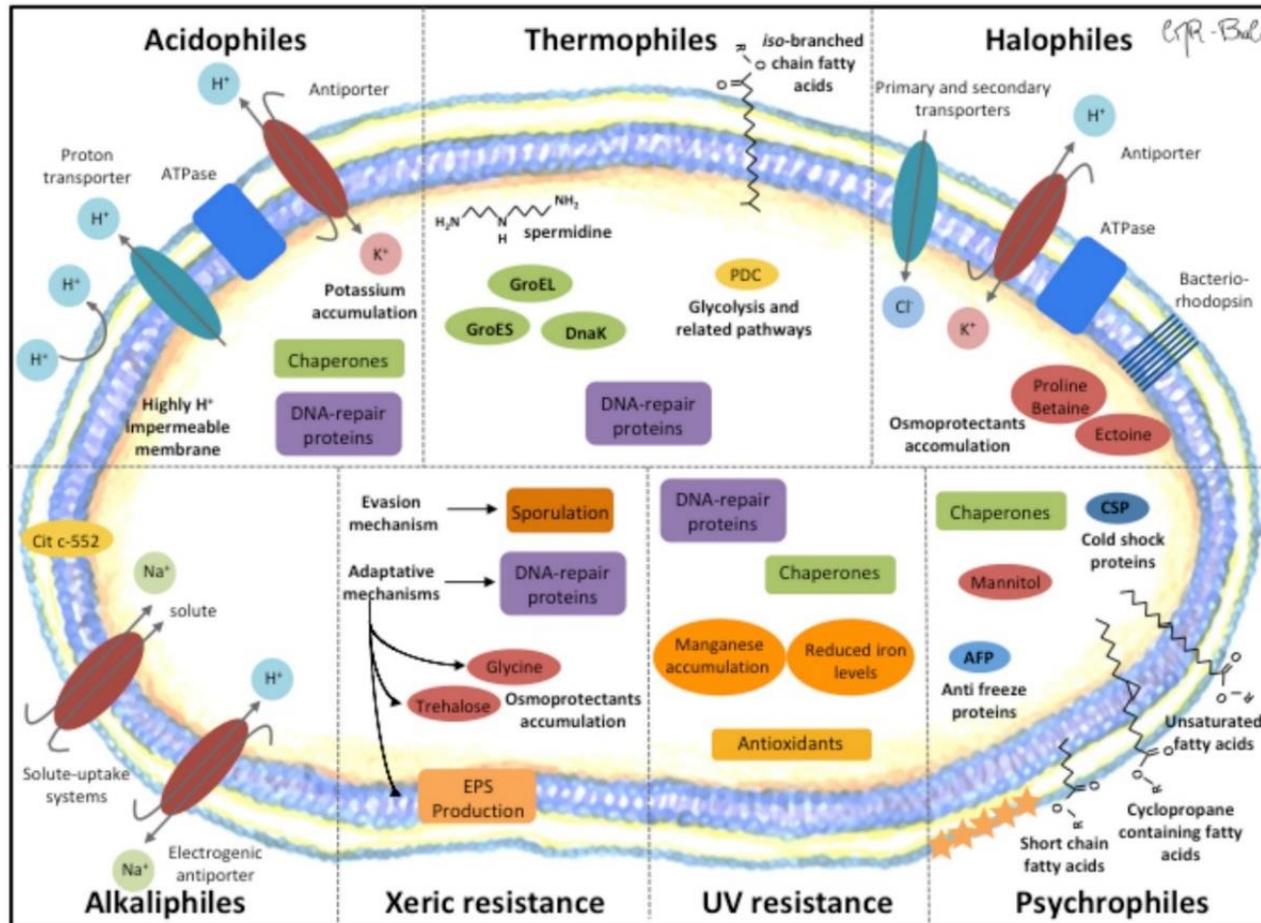
Acidofili. (a) Antiporter H^+/K^+ (rilascio protoni verso l'ambiente extracellulare) (b) ATPasi, (c) Membrana altamente impermeabile ad H^+ (d) Chaperon molecolari (e) Proteine riparatrici del DNA.

Termofili. (a) Sovra-regolazione di proteine della glicolisi (complesso piruvato deidrogenasi), (b) Lipidi con acidi grassi a catena iso-ramificata ed acidi grassi a catena lunga, (d) poliamine (spermidina), (e) Chaperon.

Xerofili. Meccanismi di resistenza: (a) Sporulazione. **Meccanismi di adattamento:** (a) Aumentata sintesi di sostanze polimeriche extracellulari (EPS), (b) Proteine riparatrici del DNA, (c) accumulo sostanze osmo-protettive (glicina, trealosio).

Psicrofili. (a) Acidi grassi ad elevato grado di insaturazione, acidi grassi contenenti ciclopropano ed acidi grassi a catena corta, (b) Proteine shock da freddo (CSP) (c) Chaperon, (d) Proteine anticongelamento (AFP) limitanti formazione di ghiaccio sulla superficie, (e) Accumulo nel citoplasma di crioprotettivi (mannitolo ed altri soluti compatibili) che prevengono l'aggregazione delle proteine, (f) Carotenoidi (stelline) per mantenere la fluidità delle membrane e prevenire danni da radiazioni UV.

Meccanismi molecolari degli estremofili per l'adattamento a condizioni ambientali estreme



Halophiles. (I) **High salt-in strategy:** (i) chloride transporters (primary or secondary), (ii) potassium uptake into cells by concerted action of bacteriorhodopsin and ATP synthase. (II) **Low-salt strategy:** (i) de novo synthesis or uptake of osmoprotectants (proline-betaine, ectoine) that maintain osmotic balance and establish the proper turgor pressure under different salt concentration.

UV resistance. (i) Manganese accumulation and reduced iron levels, (ii) Antioxidants (glutathione), (iii) Chaperones, and (iv) DNA-repair proteins.

Alkaliphiles. (i) Electrochemical gradient of Na^+ and H^+ by electrogenic antiporters for proton accumulation, (ii) Na^+ -solute uptake system, and (iii) Cytochrome c-552 enhance terminal oxidation function by electron and H^+ accumulation.

Acidophiles. (i) Potassium antiporter releases protons towards the extracellular medium, (ii) ATP synthase, (iii) membrane highly impermeable to protons, (iv) Chaperones, and (v) DNA-repair proteins.

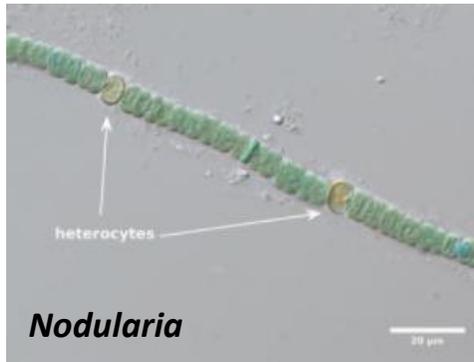
Thermophiles. (i) Upregulated glycolysis proteins (e.g., pyruvate dehydrogenase complex (PDC), (ii) Lipids with iso-branched chain fatty acids and long chain dicarboxylic fatty acids, (iii) polyamines (spermidine), and (iv) Chaperones.

Xeric resistance. (I) Evasion mechanism: (i) bacteria sporulation. (II) Adaptation mechanism: (i) increased extracellular polymeric substances (EPS), (ii) DNA-repair proteins, and (iii) accumulation of osmoprotectants (glycine, trehalose).

Psychrophiles. (i) high degree of unsaturated, cyclopropane containing fatty acids and short chain fatty acids, (ii) Cold shock proteins (CSP) (iii) Chaperones, (iv) Anti-freeze proteins (AFP) restrict the ice growth on protein surfaces, (v) Mannitol and other compatible solutes accumulate in the cell cytoplasm as cryo-protectants to prevent protein aggregation, and (vi) Carotenoids (star symbols) support maintenance of membrane fluidity and prevent cell damage by UV radiation.

CIANOBATTERI

Batteri ampiamente diffusi in tutti gli ambienti (oceani, acque dolci, ambienti terrestri, atmosfera), anche **ambienti estremi** (sorgenti calde, laghi salati, suoli aridi, etc.).



- Fototrofi (fotosistema I e II → fotosintesi ossigenica)..
- Fissano la CO₂ (ciclo Calvin-Benson).
- Di notte ricavano energia dalla fermentazione o dalla respirazione aerobica dei composti organici di riserva (glicogeno).
- Alcune specie possono comportarsi da fotoeterotrofi.
- Alcune specie possono crescere al buio utilizzando carboidrati (glucosio, saccarosio) come fonte di energia e di carbonio.
- Molte specie formano eterocisti per la fissazione dell'N₂.
- Alcune specie possono effettuare anche la fotosintesi anossigenica, utilizzando H₂S come donatore di e⁻ per generare potere riducente.
- Alcune specie formano acineti (strutture di quiescenza)
- ...

ANIMALI ESTREMOFILI

Tardigradi (invertebrati) → orsi acquatici (*waterbears*) (~0,5 mm)
Risalgono a oltre 500 milioni di anni fa.

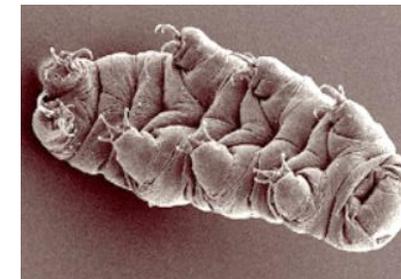
Sono stati osservati in tutto il mondo ed in diversi ambienti:

- regioni polari,
- deserti equatoriali
- alta montagna
- fosse oceaniche
- ...

Presentano una spiccata **poliestremofilia**.

Possono restare vitali in seguito ad esposizione 151 °C o raffreddamento a -200 °C.

Possono sopportare alti livelli di radiazioni, mancanza di ossigeno, raggi UV, il vuoto ed una pressione di 6.000 atm (6 volte la pressione dell'acqua delle Fossa delle Marianne).



Hypsibius dujardini



Ramazzottius varieornatus

Schulze-Makuch e Seckbach (2013). Tardigrades: An Example of Multicellular Extremophiles. *Polyextremophiles*, 597–607.

ANIMALI ESTREMOFILI

Tardigradi (invertebrati) → orsi acquatici (*waterbears*) (~0,5 mm)
Risalgono a oltre 500 milioni di anni fa.

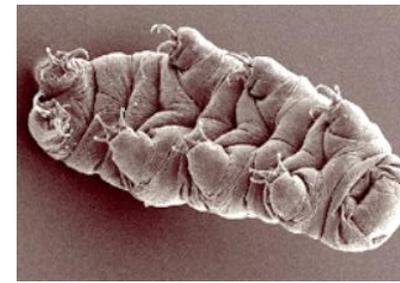
Sono stati osservati in tutto il mondo ed in diversi ambienti:

- regioni polari,
- deserti equatoriali
- alta montagna
- fosse oceaniche
- ...

Presentano una spiccata **poliestremofilia**.

Possono restare vitali in seguito ad esposizione 151 °C o raffreddamento a -200 °C.

Possono sopportare alti livelli di radiazioni, mancanza di ossigeno, raggi UV, il vuoto ed una pressione di 6.000 atm (6 volte la pressione dell'acqua delle Fossa delle Marianne).



Hypsibius dujardini



Ramazzottius varieornatus

Schulze-Makuch e Seckbach (2013).
Tardigrades: An Example of Multicellular
Extremophiles. *Polyextremophiles*, 597–607.

IMPORTANZA ESTREMOFILI

I microrganismi estremofili sono importanti non solo dal punto di vista **ecologico** sono oggetto di intensi studi in campo **biotecnologico** ed **industriale**.



I metaboliti di questi microrganismi possono svolgere compiti esclusivi. Possono fornire enzimi stabili a temperature e pressioni estreme, possono essere utilizzati per scopi di biodegradazione e biorisanamento in habitat estremi, fonte di biocarburanti e bioenergia, fonte di pigmenti specializzati per celle solari in grado di lavorare in condizioni estreme. In futuro, i microrganismi estremofili possono, quindi, assumere un ruolo molto importante per raggiungere gli obiettivi di **sostenibilità** e **bioeconomia**.



Mars' Jezero
Crater

Gli estremofili sono di particolare interesse nel campo dell'**astrobiologia** (esobiologia).

Molti microrganismi estremofili potrebbero essere in grado di sopravvivere alle condizioni riscontrate in alcuni pianeti.

Rover Perseverance: Prima missione per cercare attivamente prove dirette della vita su Marte.

Gli estremofili sono di particolare interesse nel campo dell'**ASTROBIOLOGIA** (esobiologia).

Una delle maggiori sfide della scienza è scoprire se esista **vita extraterrestre**.



Rover Perseverance: Prima missione per cercare prove dirette della vita su Marte.

Molti microrganismi estremofili potrebbero essere in grado di sopravvivere alle condizioni riscontrate in alcuni pianeti.



sono in grado di vivere/resistere alla combinazione di diversi fattori ambientali estremi: temperatura disponibilità di acqua, salinità, pH, pressione, nutrienti, ossigeno, radiazioni,

Limits	For growth ^a	For survival (estimated)
Temperature	Low temperature: -15°C, <i>Planococcus halocryophilus</i> Or1, (Mykytczuk et al. 2013); -18°C, <i>Rhodotorula glutinis</i> FMT157 (yeast) (Collins and Buick 1989) High temperature: +113°C, <i>Pyrolobus fumarii</i> , (Blöchl et al. 1997) ^b	-263°C to +150°C
Water availability	$a_w = 0.605$, <i>Xeromyces bisporus</i> (Pitt and Christian 1968) ^c	$a_w = 0$ (vacuum) to 1.0
Salinity	30% NaCl (w/v)	Possible in salt crystals
pH	pH = 0-13 (e.g. <i>Picrophilus torridus</i> , (Schleper et al. 1996); <i>Plectonema nostocorum</i> (Stolp 1988))	pH = 0-14 (Krulwich and Guffanti 1989; Dhakar and Pandey 2016)
Pressure	Low pressure: 1-10 Pa, <i>Vibrio</i> sp. (Pavlov et al. 2010); 700 Pa, <i>Carnobacterium</i> spp. and <i>Serratia liquefaciens</i> (Nicholson et al. 2013; Schuerger et al. 2013) High pressure: 90 Mpa, <i>Colwellia hadaliensis</i> (Jebbar et al. 2015)	From vacuum to up to 100 MPa (Jebbar et al. 2015)
Nutrients	High metabolic versatility High starvation tolerance	Not required; presence potentially even decreases survivability of dormant microbes
Oxygen	Aerobic/anaerobic growth	Not required; presence potentially even decreases survivability of dormant microbes
Radiation	UV: <i>D. radiodurans</i> F ₁₀ (254 nm) 600 J/m ² (Bauermeister et al. 2009) Ionizing radiation: acute irradiation <i>Thermococcus gammatolerans</i> D ₁₀ 6 kGy (Jolivet et al. 2003) Chronic irradiation <i>D. radiodurans</i> <60 Gy/h (Venkateswaran et al. 2000)	D ₁₀ = 6 kGy
Time	20 min up to years	Millions of years (permafrost, rock salt)

Moissl-Eichinger et al. (2016). Venturing into new realms? Microorganisms in space, *FEMS Microbiology Reviews*, 40(5):722-737,

I siti terrestri analoghi a Marte sono oggetto di studio dei ricercatori, al fine di comprenderne la diversità microbica in vista delle future missioni spaziali finalizzate alla rilevazione della vita.