Zeitschrift: Bollettino della Società ticinese di scienze naturali
Herausgeber: Società ticinese di scienze naturali
Band: 111 (2023)

Artikel: Bioconvezione nel lago di Cadagno : la forza dei microrganismi
Autor: Di Nezio, Francesco / Danza, Francesco / Roman, Samuele
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-1044514

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 01.11.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Bioconvezione nel lago di Cadagno: la forza dei microrganismi

Francesco Di Nezio[1,5], Francesco Danza[2], Samuele Roman[1,3], Sandro Peduzzi[3,4] e Nicola Storelli[1,5*]

[1] **Scuola universitaria professionale della Svizzera italiana (SUPSI), Dipartimento ambiente costruzioni e design SUPSI (DACD), Istituto microbiologia (IM); Via Flora Ruchat Roncati 15, 6850 Mendrisio, Svizzera**
[2] **Sezione per la protezione dell'aria dell'acqua e del suolo (SPAAS), Repubblica e Cantone Ticino, Via Franco Zorzi 13, 6501 Bellinzona, Svizzera**
[3] **Fondazione Centro Biologia Alpina Piora, Via Mirasole 22a, 6500 Bellinzona, Svizzera**
[4] **Dép. F.-A. Forel des sciences de l'environnement et de l'eau, Université de Genève, 66 boulevard Carl-Vogt, 1211 Genève 4, Svizzera**
[5] **Dép. Sciences végétales, Unité de Microbiologie, Université de Genève,30, quai Ernest-Ansermet, 1211 Geneva 4, Svizzera**

**** nicola.storelli@supsi.ch***

Riassunto: La prima forma di vita apparsa sulla Terra oltre 3.5 miliardi di anni fa si è sviluppata in un ambiente molto differente da quello che troviamo ora sul nostro pianeta. Infatti, gli oceani, così come l'atmosfera, erano privi di ossigeno, il quale è apparso solo più tardi (circa 2.5 miliardi di anni fa) grazie al "Great Oxidation Event", prodotto dai primi microrganismi ad aver evoluto la fotosintesi da anaerobica ad aerobica. Non molto distante da noi esiste un ecosistema che racchiude nelle sue profondità caratteristiche analoghe a quelle presenti negli oceani primordiali: il lago meromittico di Cadagno in Val Piora. In questo articolo abbiamo studiato il ruolo eco-fisiologico di un particolare fenomeno, chiamato bioconvezione, che viene prodotto dal "Purple Sulfur Bacterium" *Chromatium okenii*, un primordiale microrganismo anaerobico fotosintetico. Monitoraggi regolari dei parametri chimici, fisici e biologici della colonna d'acqua, in combinazione con esperimenti, sia in laboratorio (*in vitro*) che sul campo (*in situ*), dei parametri fisiologici più importanti, come la fissazione della CO_2, la crescita cellulare o l'attività metabolica, hanno dimostrato per la prima volta l'effetto positivo della bioconvezione su *C. okenii* e negativo per gli altri microrganismi anaerobici fotosintetici della fascia batterica. Inoltre, abbiamo svelato che *C. okenii* necessita di precise condizioni di luce per poter mettere in atto il movimento coordinato sfociante nella bioconvezione.

Parole chiave: batteri fototrofi sulfurei, bioconvezione, evoluzione della vita, lago meromittico di Cadagno, PSB *Chromatium okenii*

Bioconvection in Lake Cadagno: the power of microorganisms

Abstract: The first form of life to appear on Earth more than 3.5 billion years ago was originated in a very different environment from the one we find now on our planet. Indeed, the oceans, as well as the atmosphere, were without oxygen, which did not appear until the «Great Oxidation Event» (about 2.5 billion years ago) produced by the first microorganisms to have evolved photosynthesis from anaerobic to aerobic. Not far from us, an ecosystem exists that encloses in its depths characteristics like those found in the early oceans, the meromictic Lake Cadagno in Val Piora. In this paper we studied the eco-physiological role of a particular phenomenon, called bioconvection, which is produced by the «Purple Sulfur Bacterium» *Chromatium okenii*, a primordial anaerobic photosynthetic microorganism. Regular monitoring of the chemical, physical and biological parameters of the water column, in combination with experiments, both in the laboratory (*in vitro*) and in the field (*in situ*), of the most important physiological parameters, such as CO_2 fixation, cell growth or metabolic activity, demonstrated for the first time the positive effect of bioconvection on *C. okenii* and negative effect on the other similar microorganisms in the bacterial layer. Furthermore, we revealed that *C. okenii* needs precise light conditions, in order to be able to set up the coordinated movement resulting in bioconvection.

Keywords: bioconvection, evolution of life, meromictic lake Cadagno, phototrophic sulfur bacteria, PSB *Chromatium okenii*

Chimica, fisica e vita: un connubio fondamentale

Quando oggi pensiamo al fenomeno della vita sulla Terra, nelle sue diverse forme e organizzazioni, è inevitabile collegarla alla presenza dell'ossigeno (Blankenship 2010; Sánchez-Baracaldo et al. 2022). Gli organismi eucarioti (cellule con nucleo) unicellulari o pluricellulari, così come la maggior parte degli organismi procarioti (cellule senza nucleo), utilizzano l'ossigeno presente nell'ambiente per svolgere il processo di respirazione cellulare, ricavando l'energia necessaria

per le diverse funzioni e attività cellulari. Questa strategia di vita, detta eterotrofia[1], è di fatto strettamente dipendente dalla disponibilità di materia organica prodotta dagli organismi autotrofi, i più noti dei quali sono quelli fotosintetici come piante, fitoplancton e cianobatteri (Junge 2019). Proprio il processo di fotosintesi ossigenica, apparso all'incirca 2.5 miliardi di anni fa (Uveges et al. 2023), ha permesso all'ossigeno (O_2) di accumularsi gradualmente nell'atmosfera durante il "Great Oxidation Event", aprendo di fatto la strada all'evoluzione della vita pluricellulare con nuove forme e metabolismi energeticamente più efficienti (Khademian & Imlay 2021).

Nel corso della lunga storia evolutiva della Terra, l'ossigeno è stato però assente per molto tempo. Le condizioni chimico-fisiche del passato erano molto diverse da quelle attuali, con un'atmosfera ricca di azoto, idrogeno e altri gas inerti, ma completamente priva di ossigeno (Shaw 2008). Come l'atmosfera, anche gli oceani primordiali erano ben diversi da quelli attuali, con alte concentrazioni di elementi ridotti disciolti come H_2S, Fe^{II}, Mn^{2+} e H^+, che rendevano l'ambiente estremamente riducente (Canfield 1998).

La prima forma di vita apparsa sulla Terra (LUCA: Last Universal Common Ancestor) presumibilmente attorno ai 3.8 miliardi di anni fa, in quello che viene comunemente chiamato "brodo primordiale", era modellata da un ambiente fisico-chimico privo di ossigeno, con processi metabolici primitivi volti a ricavare l'energia necessaria all'attività cellulare (Weiss et al. 2018), e quindi alla vita, da composti inorganici ridotti in processi di chemolitotrofia[2] prima e fotolitotrofia[3] poi (Caetano-Anollés et al. 2009).

I primi organismi unicellulari, pionieri della vita sulla Terra, apparvero in luoghi che offrivano fonti energetiche esogene, come per esempio camini idrotermali nelle profondità marine e sorgenti termali sulla superficie terrestre (Lutz & Kennish 1993). Lo stesso processo di fotosintesi, simile a quello svolto dalle forme di vita odierne, si sviluppò in microrganismi procarioti anossigenici in grado di utilizzare l'energia luminosa del sole per ossidare composti inorganici donatori di elettroni (come per esempio Fe^{2+}, H_2 e H_2S) e fissare carbonio inorganico (Imhoff et al. 2019; Ozaki et al. 2019). I primi microrganismi fototrofi sarebbero stati proprio i "phototrophic sulfur bacteria", che circa 3.5 miliardi di anni fa avrebbero utilizzato l'energia luminosa e molecole di zolfo ridotto, come soprattutto l'idrogeno solforato, per fissare l'anidride carbonica (Blankenship et al. 2004; Frigaard & Bryant 2008).

Gli ambienti naturali che permettono lo studio di questi ecosistemi primordiali, con un ambiente analogo agli oceani del passato, non sono comuni al giorno d'oggi. Tuttavia, benché ai nostri occhi possano sembrare condizioni di vita impossibili, estreme ed "esotiche", è ancora possibile trovare ambienti simili a quelli presenti miliardi di anni fa in alcuni luoghi sulla Terra. Lo studio di queste eccezionali nicchie ecologiche "primitive" permette di fare un vero e proprio viaggio nel tempo fino alle origini della vita (Gulati et al. 2017). Lo studio eco-fisiologico e genetico delle forme di vita ancestrali consente la comprensione dei primi processi metabolici che permisero alla vita di adattarsi alle fluttuanti condizioni ambientali, fino a raggiungere l'enorme biodiversità attuale.

Alle nostre latitudini, il lago di Cadagno è un esempio di laboratorio a cielo aperto che permette di investigare l'evoluzione della vita modellata dalle componenti abiotiche[4] ambientali (Tonolla et al. 2017).

Il lago di Cadagno: un laboratorio a cielo aperto

Il lago meromittico di Cadagno (46°33' N, 8°43' E), situato ad un'altitudine di 1'921 m.s.l. in Val Piora nel Cantone Ticino (Fig. 1), presenta nelle sue profondità caratteristiche fisico-chimiche comparabili a quelle presenti nell'eone Proterozoico, dai 2.5 ai 0.5 miliardi di anni fa, quando fecero la loro comparsa le prime forme di vita (Canfield et al. 2006; Xiong et al. 2019; Philippi et al. 2021; Saini et al. 2022). Fa quindi parte dei cosiddetti "modern analogues", ecosistemi che offrono la possibilità di studiare i processi alla base della vita microbica che dominava la biosfera primitiva (Camacho et al. 2017). La particolarità del lago di Cadagno è data dalla stratificazione permanente di due strati di acqua: uno superiore, ossigenato (mixolimnio, da 0 a circa 11 metri di profondità) ed uno inferiore, anossico (monimolimnio, da 13 alla profondità massima di 21 metri). La differente densità di queste due masse d'acqua, derivante dalla particolare composizione geologica della Val Piora, impedisce il rimescolamento completo del corpo idrico. La cosiddetta «Sacca di Piora» è caratterizzata dalla presenza di calcari dolomitici tettonizzati e depositi di gesso con un'idrologia carsica. L'acqua che si infiltra attraverso la roccia di dolomia riemerge dalle sorgenti sotto-lacustri nella regione meridionale del lago, arricchendosi in contenuto salino ed elevando la propria forza ionica (9-10 mM). Conseguentemente, la presenza di un'elevata concentrazione di sali nel monimolimnio aumenta la densità in questa fascia del lago. A dividere le due fasce, c'è una sottile zona di transizione, chiamata chemoclino (a circa 12 metri di profondità), caratterizzata da marcati gradienti chimico-fisici inversi (Imboden & Wüest 1995; Lembi 2001), con una riduzione dell'ossigeno (O_2) e la contemporanea comparsa di molecole ridotte come l'idrogeno solforato (H_2S) (Fig. 2).

L'elevata concentrazione di solfato proveniente dalle rocce dolomitiche della regione di Piora, e la presen-

1. Eterotrofo: Organismo vivente che per la propria sopravvivenza deve utilizzare composti organici sintetizzati da altri organismi di tipo autotrofo.

2. Chemolitotrofia: Metabolismo presente in microrganismi di diversi gruppi filogenetici capaci di ottenere tutta l'energia richiesta per la loro crescita dall'ossidazione di composti inorganici come idrogeno (H_2), idrogeno solforato (H_2S), e metalli ridotti.

3. Fotolitotrofia: Metabolismo presente in microrganismi capaci di ottenere l'energia dalla luce e usare composti inorganici come donatori di elettroni.

4. Componenti abiotiche: Componenti di un ecosistema che non hanno vita (luce, terra, rocce, acqua, aria, …).

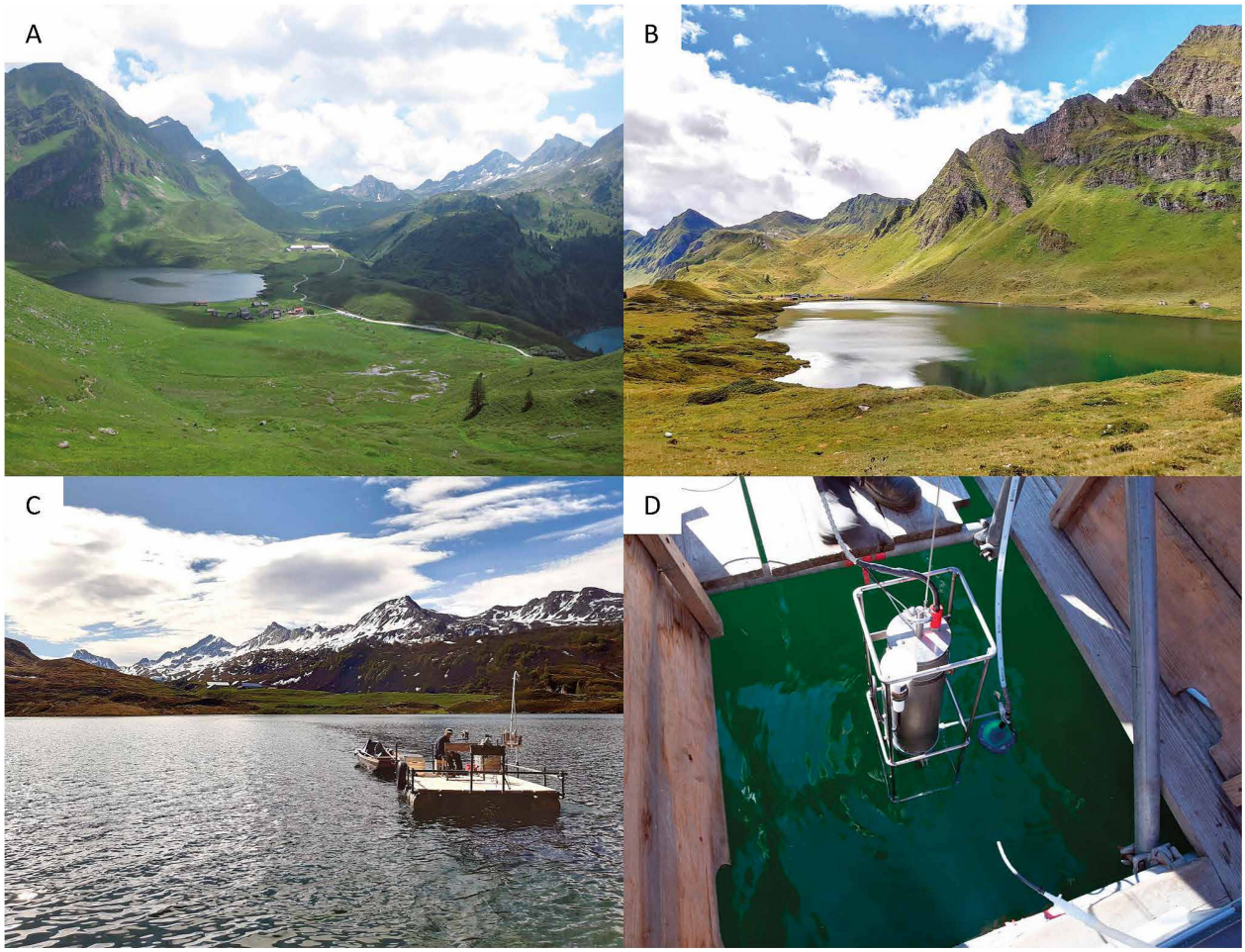
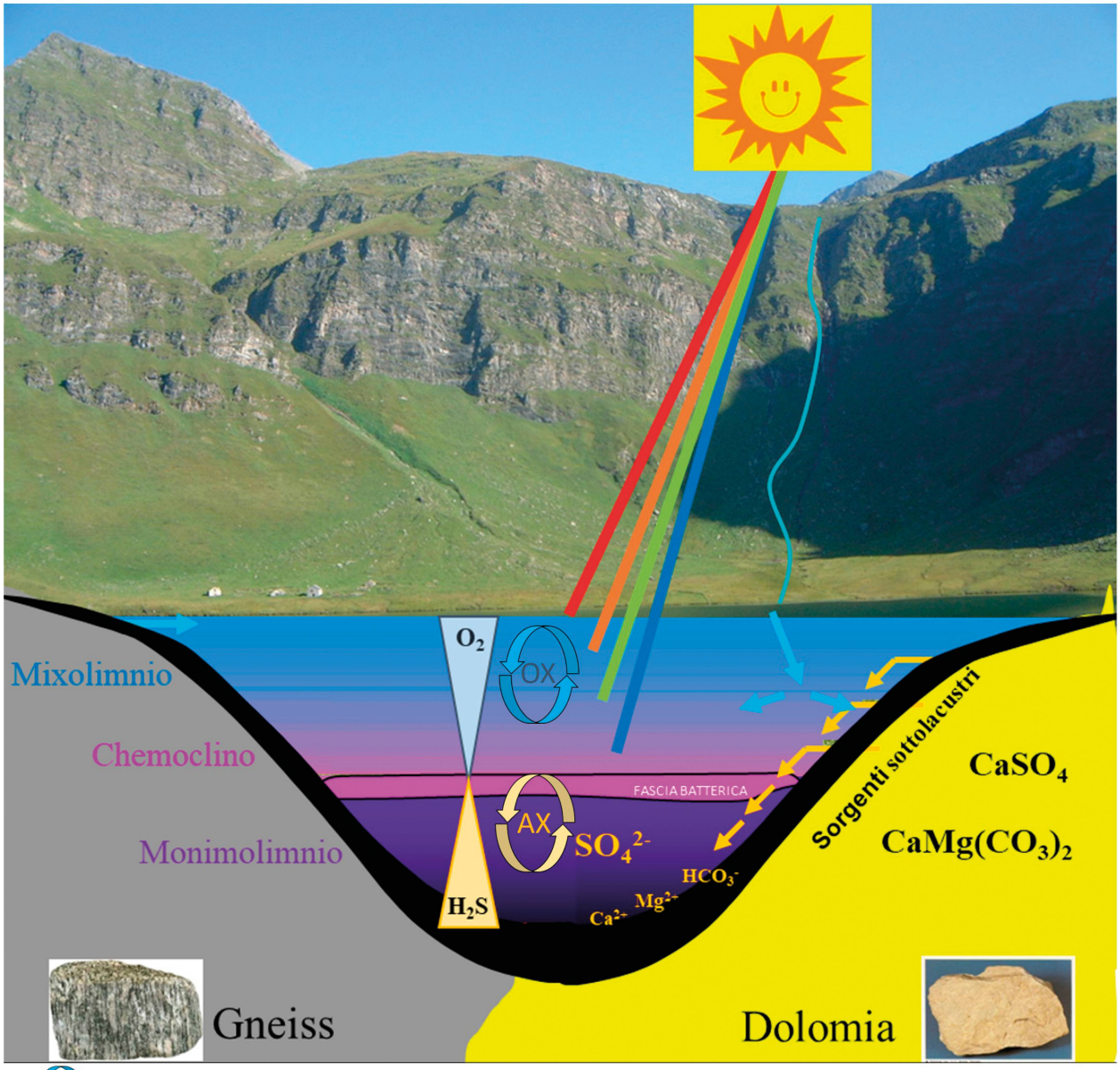


Figura 1: Panoramica della Val Piora (A) con il lago meromittico di Cadagno (B) e la sua caratteristica zattera (C) per il monitoraggio della colonna d'acqua tramite per esempio una sonda multiparametrica CTD (D).

za di sostanza organica sedimentata lungo la colonna d'acqua, promuovono la presenza di forme di vita eterotrofa appartenenti ad una eterogenea comunità di batteri anaerobici solfato riducenti (SRB) nelle oscurità del monimolimnio. In presenza di materia organica, questi SRB "inspirano" SO_4^{2-} ed "espirano" H_2S, usando quindi il ciclo dello zolfo come metabolismo centrale. La respirazione legata allo zolfo ha come effetto quello di liberare importanti concentrazioni di idrogeno solforato (H_2S), che diffonde lungo la colonna d'acqua fino alla zona di transizione del chemoclino (Blankenship et al. 2004).

Alla profondità di 12-14 metri, si trovano l'intensità di luce e la concentrazione di idrogeno solforato ideali per lo sviluppo di una comunità di batteri fototrofi sulfurei altamente concentrata (Fig. 3), fino a 10^7 cellule per millilitro, composta dai "Purple Sulfur Bacteria" (PSB, famiglia *Chromatiaceae*) dei generi *Chromatium*, *Lamprocystis*, *Thiocystis* e *Thiodictyon*, e dai "Green Sulfur Bacteria" (GSB, famiglia *Chlorobiaceae*) del genere *Chlorobium* (Tonolla et al. 2005; Decristophoris et al. 2009; Ravasi et al. 2012; Danza et al. 2017, 2018). Lo studio della comunità di batteri fototrofi del lago di Cadagno ha permesso la descrizione di tre nuove specie, due del genere *Thiocystis* (Peduzzi et al. 2011) e una del genere *Thiodictyon* (Peduzzi et al. 2012). Nel corso degli ultimi anni, diversi studi scientifici hanno messo in evidenza la grande importanza di questi microrganismi anaerobici nei principali cicli biogeochimici, come quello del carbonio, dello zolfo o dell'azoto. Infatti, i microrganismi dello strato batterico si sono dimostrati particolarmente efficienti nel fissare l'anidride carbonica (CO_2), sia in presenza di luce tramite fotosintesi anossigenica (Camacho et al. 2001; Musat et al. 2008; Storelli et al. 2013; Di Nezio et al. 2021), sia in assenza di luce durante la notte, soprattutto i PSB, tramite chemosintesi (Storelli et al. 2014; Berg et al. 2019; Luedin et al. 2019b). Il processo di fotosintesi anossigenica è strettamente legato al ciclo dello zolfo, dove l'idrogeno solforato (H_2S) in questo caso cede gli elettroni per la fissazione dell'anidride carbonica. Così facendo, lo strato batterico (chemoclino) funge anche da filtro biologico contro l'idrogeno solforato, che è una sostanza tossica e molto pericolosa per le forme di vita più evolute degli strati più superficiali, con un metabolismo legato all'ossigeno (Chan et al. 2022). Un'altra peculiarità figlia di metabolismi del passato è la straordinaria capacità di questi microrganismi primordiali, sia PSB che GSB, di fissare l'azoto inorganico (N_2), rendendolo disponibile per la maggior parte degli organismi viventi (Philippi et al. 2021; Storelli et al., in elaborazione). Il ruolo centrale della comunità anaerobica del chemoclino nell'ecologia del lago di Cadagno è ulteriormente evidenziato da una rete trofica molto più complessa rispetto alla media di altri laghetti alpini, che ne fa un luogo molto apprezzato dai pescatori, sempre numerosi attorno al lago.



OX Fotosintesi ossigenica: $6CO_2+6H_2O \leftrightarrow (CH_2O)_6+6O_2$

AX Fotosintesi anossigenica: $6CO_2+6H_2S \leftrightarrow (CH_2O)_6+6S^0$ ($\rightarrow SO_4^{2-}$)

Figura 2: Nello schema è rappresentata la colonna d'acqua del lago meromittico di Cadagno circondata dalle rocce granitiche (Gneiss, parte grigia sulla sinistra) e sedimentarie (Dolomia, parte gialla sulla destra), con la sua caratteristica stratificazione, composta dallo strato superiore ricco in ossigeno (mixolimnio; OX: fotosintesi/respirazione ossigenica) e quello inferiore ricco in sali minerali e privo di ossigeno (monimolimnio; AX: fotosintesi/respirazione anossigenica). L'acqua che entra in contatto con la dolomia si arricchisce in sali minerali in soluzione ($CaMg(CO_3)_2$ et $CaSO_4$) e, a causa della sua maggior densità, "scivola" sul fondo nella zona del monimolimnio (frecce gialle sulla destra). Tra i due strati si trova il chemoclino e nella sua parte inferiore, dove si creano delle condizioni euxiniche in presenza di luce del sole, si sviluppa la fascia batterica, nella quale è possibile osservare la bioconvezione durante i mesi estivi.

La coesistenza nello strato batterico del lago di Cadagno di numerose popolazioni batteriche in competizione per i nutrienti e la luce, ha favorito lo sviluppo di particolari strategie di adattamento, come testimoniato dalla grande differenza fenotipica esibita dalle differenti popolazioni di PSB e GSB. Per esempio, il grande PSB *Chromatium okenii*, che ha un biovolume 10-15 volte superiore agli altri piccoli PSB, si muove in maniera attiva in funzione di stimoli esterni (Pfennig 1962; Peduzzi et al. 2011). I piccoli PSB, composti da 5 differenti popolazioni, hanno un movimento passivo tramite vacuoli gassosi, ma hanno sviluppato la capacità di aggregarsi con gli SRB, come per esempio il PSB *Thiodictyon syntrophicum* (Peduzzi et al. 2003). Infine, i GSB sono molto piccoli, con un biovolume 5-10 volte inferiore rispetto ai piccoli PSB, anche loro con uno spostamento passivo, che però possono esibire un sistema di pigmentazione notevolmente più sensibile alle basse intensità luminose, che gli permette di rimanere a profondità maggiori rispetto ai PSB (Van Gemerden & Mas 1995; Di Nezio et al. 2021).

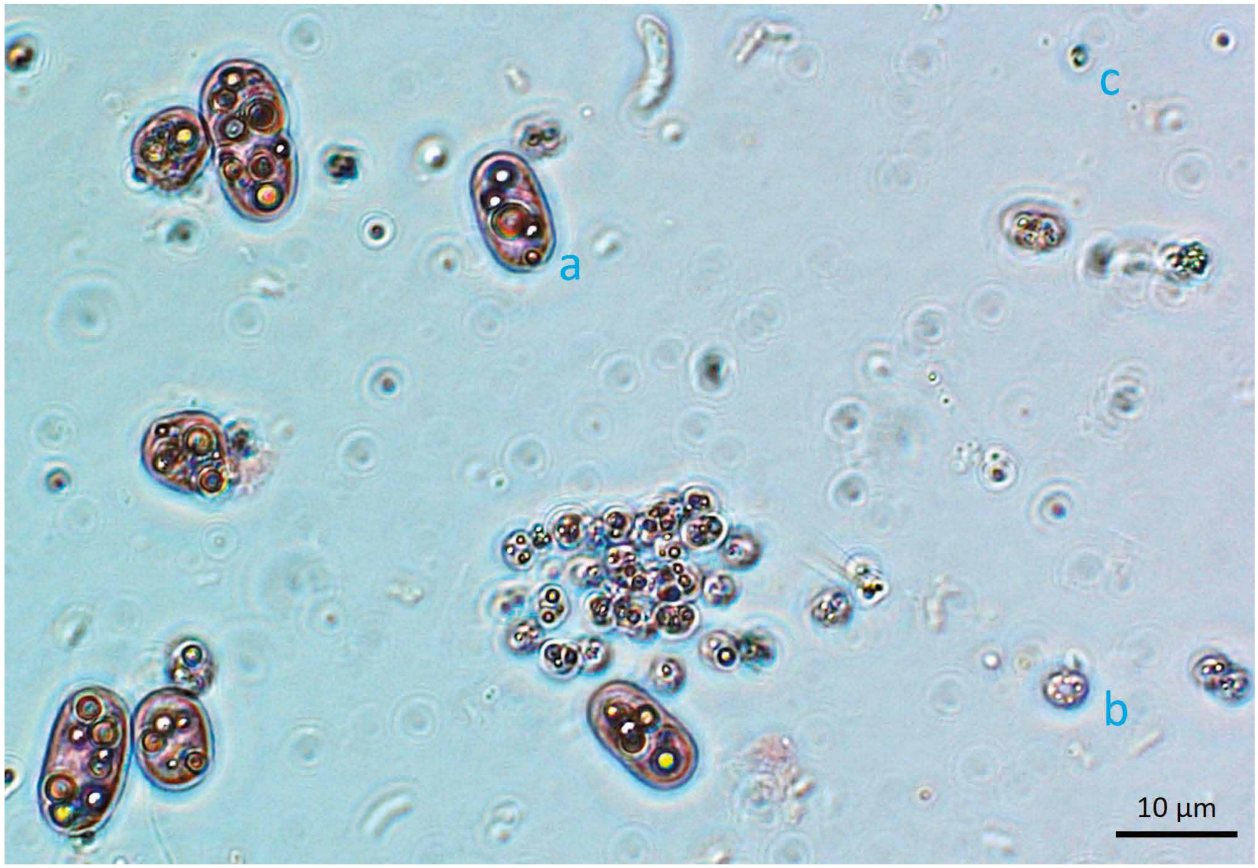


Figura 3: Immagine al microscopio a contrasto di fase di un campione d'acqua dello strato batterico, dove si possono vedere i grandi PSB *C. okenii* (a), i piccoli PSB (b) e i GSB (c).

La bioconvezione

Il termine «tassia» indica la capacità dei microrganismi mobili di "nuotare" verso o lontano da uno stimolo ruotando o muovendo appendici specifiche, come flagelli o ciglia, la cui attività è regolata da una complessa interazione di proteine sensoriali e di risposta. Le tassie possono essere passive, come la gravitassi, in risposta alla gravità o all'accelerazione, o attive, come la fototassi e la chemiotassi, in risposta rispettivamente a gradienti luminosi o chimici (Williams & Bees 2011). Quando coinvolgono ampie parti di una popolazione microbica si può osservare un fenomeno di rimescolamento, noto come bioconvezione. La velocità e la scala spaziale dei movimenti del fluido causati dalla bioconvezione sono sostanzialmente maggiori di quelle generate dal movimento e dalle dimensioni dei singoli individui, con conseguente trasporto rapido delle cellule e produzione di complessi modelli spaziali di concentrazione cellulare. In genere, la bioconvezione in ambiente acquatico si attiva in presenza di un'elevata concentrazione cellulare, se la densità relativa delle cellule è sufficientemente maggiore (del 5-10%) rispetto a quella dell'acqua circostante e se le cellule condividono un comportamento di "nuoto" simile. La bioconvezione può essere osservata soprattutto in laboratorio (Fig. 4), ma anche in ambienti naturali acquatici come gli oceani, dove è stata spesso anche studiata (Katija & Dabiri 2009), o i laghi, dove è stata osservata per la prima volta nel lago di Cadagno nel 2015 (Sommer et al. 2017). Nel suo chemoclino, grazie al movimento sincronizzato della popolazione dei microrganismi della specie *C. okenii*, è stato possibile osservare la bioconvezione in ambienti d'acqua dolce. Infatti, questi microrganismi sono in grado di mescolare considerevoli volumi d'acqua, non agitandola direttamente con i loro flagelli, ma raggruppandosi alla ricerca di luce in una zona ristretta in prossimità del fronte di diffusione dell'ossigeno. Così facendo, causano un aumento della densità e la massa d'acqua inizia ad affondare, portando con sé i microrganismi in un processo noto come bioconvezione.

Tuttavia, il ruolo della bioconvezione per la fluidodinamica e il bilancio energetico dei laghi stratificati è stato raramente studiato, nonostante la sua potenziale importanza per questi ecosistemi, dove le conseguenze potrebbero manifestarsi in modo più marcato rispetto agli ecosistemi marini, soprattutto a causa delle minori dimensioni dei corpi idrici.

PSB *Chromatium okenii*: la bioconvezione nel lago di Cadagno

Tra le diverse popolazioni presenti nello strato batterico, il PSB *Chromatium okenii* ricopre un ruolo ecologico di primo piano. Infatti, nonostante *C. okenii* rappresenti a livello di abbondanza solo circa il 10-15% della comunità fototrofica, grazie alle sue grandi dimensioni, intorno ai 10 µm, corrisponde al 70-80% del biovolume totale del chemoclino. Il ceppo *C. okenii* LaCa isolato dal lago di Cadagno è stato completamente sequenziato ed ha un cromosoma di una grandezza di 3.7 Mb codificanti ipoteticamente per 3'016 geni (Luedin et al. 2019a). Oltre che per la taglia, questa specie di PSB si distingue dalle altre presenti nello strato batterico per

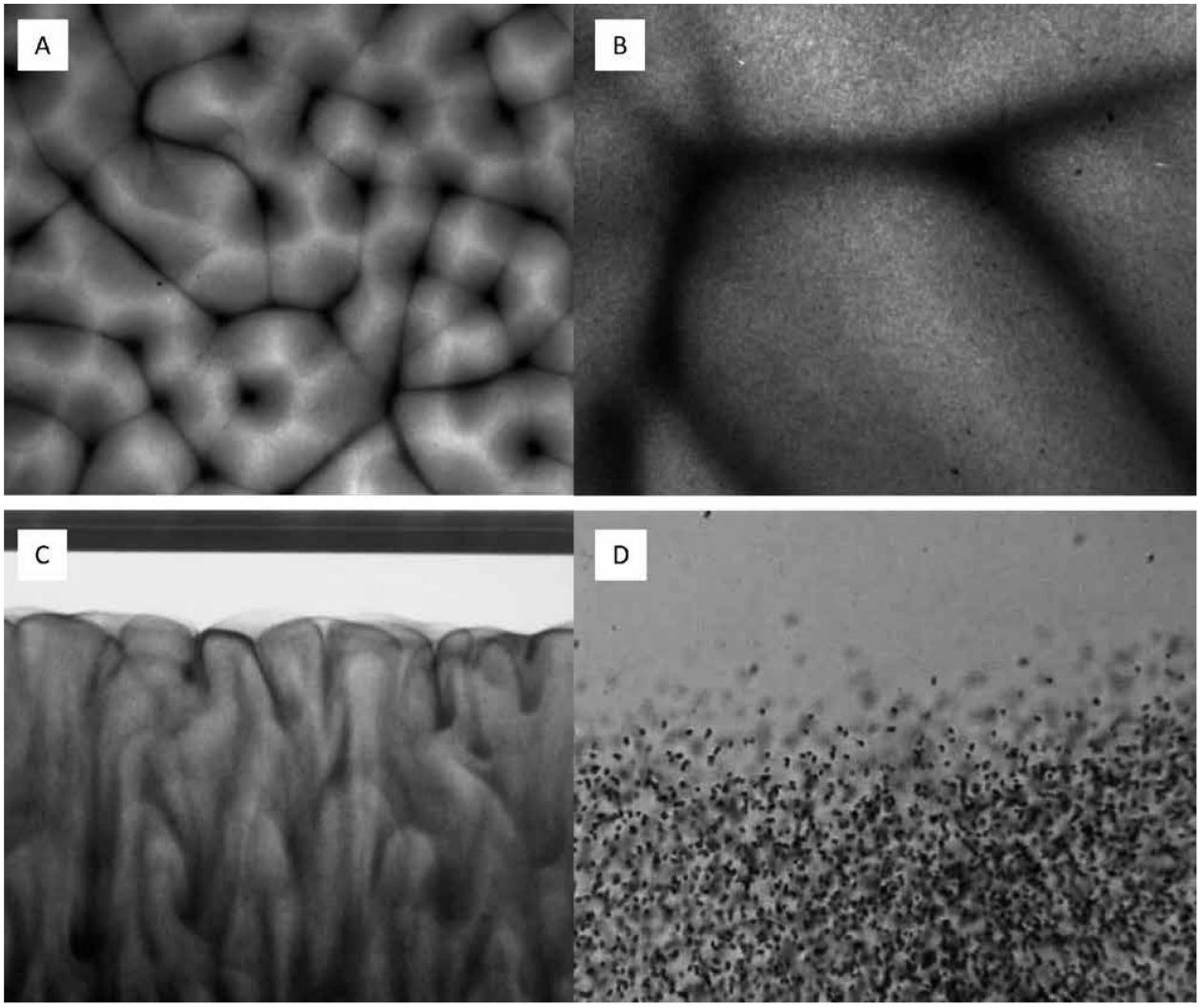


Figura 4: I caratteristici "plumes" prodotti dal processo di bioconvezione di *C. okenii* visti dall'alto (A e B) e di lato (C e D). Queste immagini sono tratte da uno studio condotto in laboratorio più di 60 anni fa (Pfennig 1962).

la presenza di flagelli all'estremità della cellula (Fig. 5, flagello visto al SEM). Questa struttura cellulare conferisce a *C. okenii* la capacità di esplorare l'ambiente circostante spostandosi attivamente in funzione di gradienti chimici (chemotassi) e luminosi (fototassia) presenti nelle acque del lago di Cadagno (Pfennig 1962).

Durante l'inverno, il lago di Cadagno rimane "dormiente" nell'oscurità creata da uno spesso strato di ghiaccio e neve tra novembre e maggio. In seguito lo scioglimento del ghiaccio superficiale e l'irraggiamento solare che si estende fino alla profondità del lago "rianima" i microrganismi fototrofi e promuove la formazione dello strato batterico nella zona del chemoclino durante la stagione vegetativa (estate). L'aumento della concentrazione di cellule di *C. okenii* che nuotano in maniera sincronizzata verso la superficie, ha come effetto l'aumento di densità nella zona del chemoclino, dove c'è l'ossigeno in minime concentrazioni, il che induce un'instabilità dell'acqua circostante, che "affonda" producendo anche in natura caratteristici "plumes" batterici, osservati in laboratorio più di 60 anni fa (Fig. 4). Una volta raggiunta una zona di stabilità, le cellule di *C. okenii*, trasportate in modo passivo all'interno di questi "plumes", si riorientano nuotando nuovamente in modo attivo verso l'alto. In questo modo si genera un moto convettivo, che si autoalimenta tra le fasi di motilità attiva e trasporto passivo (forza di gravità). Questo fenomeno, chiamato bioconvezione (Bouffard & Wüest 2019; Sepúlveda Steiner et al. 2021), è stato osservato per la prima volta in ecosistemi d'acqua dolce, fuori dalle condizioni di laboratorio, proprio nel lago di Cadagno, grazie a uno studio internazionale che ha coinvolto ricercatori di diversi istituti: SUPSI, il Politecnico federale di Zurigo, Eawag, e Max Planck Institute di Brema (Sommer et al. 2017). Infatti, utilizzando misurazioni *in situ*, esperimenti di laboratorio e simulazioni numeriche è stato possibile dimostrare la correlazione diretta tra la presenza del PSB *C. okenii* e la bioconvezione. Questo fenomeno naturale è la dimostrazione dell'incredibile forza che può essere generata da organismi microscopici. Tuttavia, la sua rilevanza eco-fisiologica per la comunità microbica dello strato batterico, così come per *C. okenii*, è ancora poco conosciuta e tuttora oggetto di ricerca.

Effetti eco-fisiologici della bioconvezione

Lo studio ecologico di un sistema complesso necessita di un approccio multidisciplinare, in modo da poter coprire diversi aspetti e ottenere un risultato affidabile. Per esempio, l'eco-fisiologia studia le interazioni tra gli

organismi viventi in relazione al loro ambiente, concentrandosi soprattutto su processi fisiologici responsabili dei cicli biogeochimici principali. Il progetto BIOCAD finanziato dal Fondo nazionale svizzero (SNF-179264; *Bioconvection-mediated microbial ecophysiology in aquatic systems: Multi-scale dynamics in the chemocline of meromictic Lake Cadagno*) ha sfruttato un approccio multidisciplinare raggruppando esperti nella fisiologia dei PSB/GSB, del monitoraggio e dello studio del movimento. La combinazione di esperimenti sul campo e in laboratorio, assieme ad un costante monitoraggio dei parametri fisico-chimico-biologici della colonna d'acqua del lago di Cadagno, hanno permesso di capire le cause e gli effetti della bioconvezione sull'eco-fisiologia nello strato batterico. Per gli esperimenti fisiologici sono state selezionate le tre specie più abbondanti dello strato batterico, ossia i PSB *C. okenii* ceppo LaCa e, *Thiodictyon synthophicum* ceppo Cad16^{T} e il GSB *Chlorobium phaeobacteroides* ceppo1VII D7 (conteggi del 2016, dati non presentati). Questi tre microrganismi sono stati scelti in modo da rappresentare differenti tipologie di cellule: cellule grandi (8-10 µm) e mobili (PSB *C. okenii*), cellule piccole (2-4 µm) e "fluttuanti" (PSB *T. synthrophicum* Cad16^{T}), cellule molto piccole (0.5-1.0 µm) con pigmentazione diversa (GSB *Chlorobium phaeobacteroides*). Inoltre, le tre specie rappresentano la grande maggioranza di cellule presenti nello strato batterico con circa 80% del totale delle cellule fototrofe (Di Nezio et al. 2021).

Il monitoraggio della colonna d'acqua è stato condotto durante la stagione estiva, tra giungo e ottobre, quando il lago non è coperto dal ghiaccio, grazie a misure regolari dei parametri fisici, chimici e biologici responsabili della stratificazione, come temperatura, salinità, concentrazioni in ossigeno e composti dello zolfo, torbidità e relativo conteggio cellulare (Storelli et al., in elaborazione). Questo monitoraggio continuo ha permesso di dimostrare l'elevata stabilità della stratificazione del lago di Cadagno, che sembra non essere influenzata da fattori esterni, come la situazione meteorologica. Sebbene la stratificazione del lago sia molto stabile, la comunità dello strato batterico ha invece mostrato una grande variabilità, sia intra- che inter-stagionale in funzione delle varie condizioni meteorologiche, confermando ulteriormente l'importanza dei fattori abiotici nel modellare e sviluppare la componente biotica. Il fenomeno della bioconvezione è regolarmente osservabile tra fine giugno e fine agosto, mentre in settembre non si ha più la presenza dei classici profili omogenei di temperatura, conducibilità e torbidità che caratterizzano e segnalano la presenza di tale fenomeno. Esperimenti recenti hanno confermato che la principale differenza ambientale tra il periodo con e quello senza bioconvezione è legata soprattutto alla luce, sia a livello di intensità che di durata. Infatti, in laboratorio è stato osservato che un periodo di luce simile a quello di settembre (quando la bioconvezione non è presente), di circa 12 ore di luce e 12 ore di buio, mostra una riduzione della curva di crescita di *C. okenii* (ceppo LaCa) rispetto ad un periodo di luce simulante quello osservato a fine giugno, di 16 ore di luce e 8 ore di buio. Questo effetto non è invece stato osservato per *T. syntrophicum* ceppo Cad16^{T} e *C. phaeobacteriodes* ceppo 1VII D7 (Di Nezio et al., in elaborazione). La luce risulta così essere un primo fattore fondamentale per lo sviluppo della bioconvezione nel lago di Cadagno. Oltre alla luce, il movimento di *C. okenii* ceppo LaCa è stato testato per altri parametri, come per esempio la concentrazione di

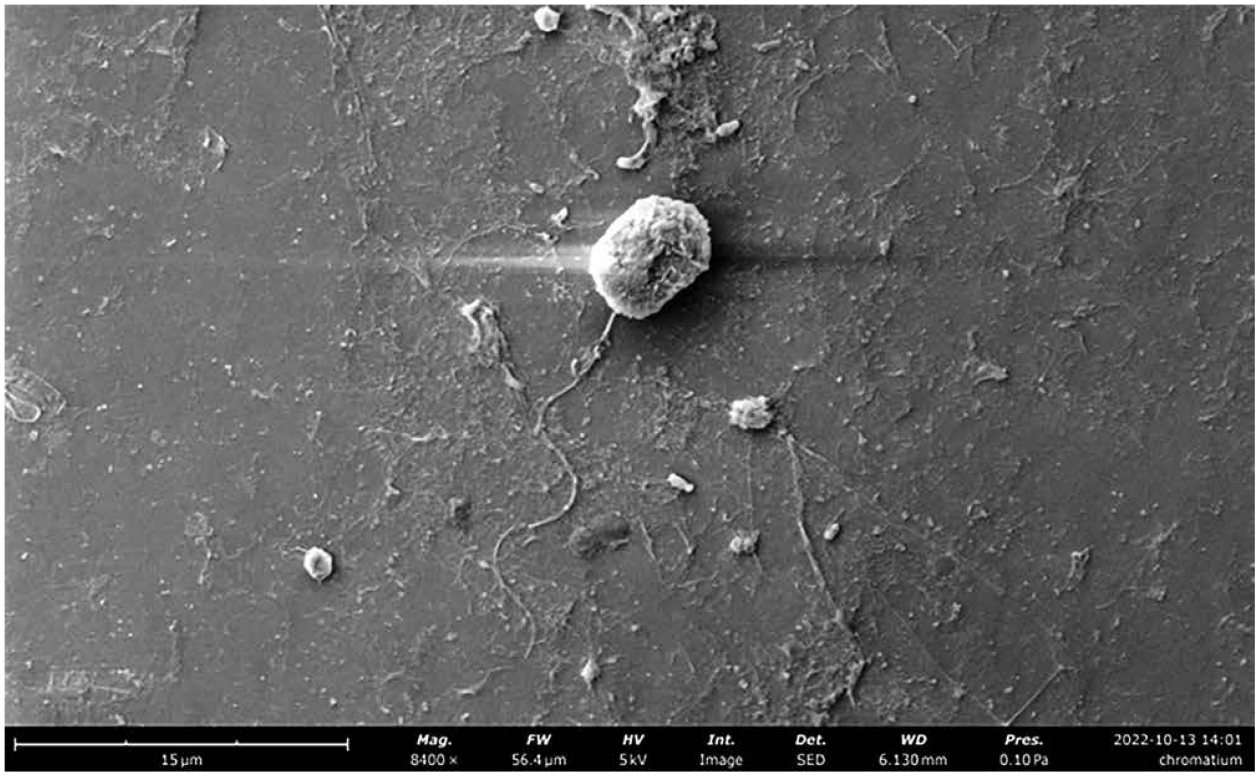


Figura 5: Immagine al microscopio elettronico a scansione (SEM), dove si vede chiaramente un lungo flagello spuntare dall'estremità inferiore (riferito all'immagine) della cellula di un *C. okenii* ceppo LaCa coltivato in laboratorio.

ossigeno e idrogeno solforato. Il confronto tra risultati ottenuti in laboratorio e quelli osservati nello strato batterico ha messo ulteriormente in evidenza come non sia possibile studiare un ecosistema naturale solo tramite esperimenti, simulazioni o modelli (Keegstra et al. 2022). Infatti, il comportamento natatorio di *C. okenii* così come l'aspetto della cellula, soprattutto a livello di forma e contenuto, sono risultati essere molto diversi tra condizioni di crescita in laboratorio e ambiente naturale (Di Nezio et al., in elaborazione).
La difficoltà di ottenere risultati eco-fisiologici affidabili in laboratorio è stata compensata dalla possibilità di poter studiare in maniera efficace il lago di Cadagno, grazie alla fondazione Centro di biologia alpina (https://www.cadagno.ch), con le sue strutture in prossimità del lago. Il confronto fisiologico e genetico dei tre microrganismi modello inseriti nel loro contesto naturale tra luglio (16 luglio 2020, bioconvezione attiva) e settembre (17 settembre 2020, nessuna bioconvezione), mostrano chiaramente un effetto positivo della bioconvezione sul fitness (p.es. fissazione della CO_2) di *C. okenii*, e negativo sugli altri microrganismi dello strato batterico e viceversa (Di Nezio et al., in elaborazione). Questo risultato aumenta sostanzialmente la conoscenza eco-fisiologica degli effetti della bioconvezione; oltre all'effetto già conosciuto di trasporto di nutrienti (nel nostro caso idrogeno solforato), abbiamo anche dimostrato il ruolo centrale della luce e l'effetto destabilizzante della turbolenza sugli altri microrganismi.

Conclusioni (o la Vita in gradienti ambientali)
Il fenomeno della bioconvezione, osservato e caratterizzato per la prima volta in un ambiente d'acqua dolce nello strato batterico del lago di Cadagno, è la dimostrazione di come esseri microscopici, come in questo caso i PSB *C. okenii*, siano in grado di modificare profondamente – e in modo attivo, aumentando la loro competitività – l'ambiente circostante. I dati attualmente a disposizione suggeriscono la capacità di *C. okenii* di indurre il processo di bioconvezione in funzione di fattori abiotici ben specifici come, per esempio, la luce o la disponibilità di idrogeno solforato. Inoltre, oltre a trasportare l'idrogeno solforato nella zona fotosintetica ottimale, la turbolenza provocata dalla bioconvezione estromette gli altri organismi da questa zona, così che *C. okenii* ha la possibilità di "sbaragliare" la concorrenza e proliferare in maniera ottimale. Questo comportamento dimostra l'abilità dei microrganismi nell'adattare i propri tratti fenotipici in modo dinamico in base all'ambiente circostante. Combinando in parallelo studi in ambiente naturale con studi in laboratorio in condizioni controllate, è possibile comprendere in modo dettagliato e approfondito l'intima natura delle risposte eco-fisiologiche di specifiche popolazioni di microrganismi in condizioni ambientali in continuo cambiamento.
Nella loro innumerevole diversità, tutte le forme di vita (dagli organismi multicellulari più complessi ai microrganismi unicellulari più "semplici") sono soggette a fattori di stress provenienti dall'ambiente esterno che possono influenzarne e/o comprometterne l'ottimale attività e il comportamento cellulare. Le pressioni abiotiche e biotiche sono fondamentali per determinare il corretto funzionamento di un ecosistema, che deve potersi adattare in maniera equilibrata ai costanti cambiamenti. Lo studio dell'ecologia microbica è fondamentale per monitorare lo stato di salute di un ecosistema. Infatti, virus, batteri, funghi unicellulari e protisti sono le forme di vita più semplici e quindi, di regola, più rapide ad avvertire un cambiamento nell'ambiente e anche ad adottare strategie di adattamento. In questi tempi, dove i cambiamenti climatici in atto, provocati dall'eccessivo rilascio di gas serra nell'atmosfera, stanno inequivocabilmente cambiando in modo profondo il nostro pianeta, la capacità di osservare il cambiamento di attività eco-fisiologiche delle forme di vita più semplici potrebbe avere risvolti positivi anche per la nostra resilienza come forme di vita complessa.
Risulta perciò fondamentale per ogni forma di vita adattarsi alle nuove condizioni ambientali, sia abiotiche, come per esempio i cambiamenti climatici, sia biotiche, come la competizione tra organismi per nuove nicchie ecologiche. La concorrenza per le stesse risorse energetiche dà vita a quel processo di selezione che è alla base dell'evoluzione.

RINGRAZIAMENTI

Si ringrazia la Fondazione centro di biologia alpina per il sostegno logistico e in termini di risorse umane e finanziarie e il Dr. M. Tonolla e il Dr. R. Peduzzi, da più di un trentennio veri e propri motori delle attività di ricerca promosse sul lago di Cadagno.

REFERENZE BIBLIOGRAFICHE

Berg S., Pjevac P., Sommer T., Buckner C.R.T., Philippi M., Hach P.F., … & Kuypers M.M. 2019. Dark aerobic sulfide oxidation by anoxygenic phototrophs in anoxic waters. Environmental Microbiology, 21: 1611-1626.

Blankenship R.E. 2010. Early evolution of photosynthesis. Plant Physiology, 154: 434-438.

Blankenship R.E., Olson J.M. & Miller M. 2004. Anoxygenic photosynthetic bacteria. Advances in Photosynthesis, 2: 399-435.

Bouffard D. & Wüest A.J. 2019. Convection in lakes. Annual Review of Fluid Mechanics, 51: 189-215.

Caetano-Anollés G., Yafremava L.S., Gee H., Caetano-Anollés D., Kim H.S. & Mittenthal J.E. 2009. The origin and evolution of modern metabolism. The International Journal of Biochemistry & Cell Biology, 41: 285-297.

Camacho A., Erez J., Chicote A., Florín M., Squires M.M., Lehmann C. & Backofen R. 2001. Microbial microstratification, inorganic carbon photoassimilation and dark carbon fixation at the chemocline of the meromictic Lake Cadagno (Switzerland) and its relevance to the food web. Aquatic Sciences, 63: 91-106.

Camacho A., Walter X.A., Picazo A. & Zopfi J. 2017. Photoferrotrophy: Remains of an ancient photosynthesis in modern environments. Frontiers in Microbiology, 8: 323.

Canfield D.E. 1998. A new model for proterozoic ocean chemistry. Nature, 396: 450-453.

Canfield D.E., Rosing M.T. & Bjerrum C. 2006. Early anaerobic metabolisms. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 361: 1819-1836.

Chan Y.H., Mun-Lock S.S., Wong M.K., Yiin C.L., Minh-Loy A.C., Cheah K.W., … & Lam S.S. 2022. A state-of-the-art review on capture and separation of hazardous hydrogen sulfide (H_2S): recent advances, challenges and outlook. Environmental Pollution, 314: 120219.

Danza F., Ravasi D., Storelli N., Roman S., Lüdin S., Bueche M. & Tonolla M. 2018. Bacterial diversity in the water column of meromictic Lake Cadagno and evidence for seasonal dynamics. PLOS ONE, 13: e0209743.

Danza F., Storelli N., Roman S., Lüdin S. & Tonolla M. 2017. Dynamic cellular complexity of anoxygenic phototrophic sulfur bacteria in the chemocline of meromictic Lake Cadagno. PLOS ONE, 12: e0189510.

Decristophoris P., Peduzzi S., Ruggeri-Bernardi N., Hahn D. & Tonolla M. 2009. Fine scale analysis of shifts in bacterial community structure in the chemocline of meromictic Lake Cadagno, Switzerland. Journal of Limnology, 68: 16-24.

Di Nezio F., Beney C., Roman S., Danza F., Buetti-Dinh A., Tonolla M. & Storelli N. 2021. Anoxygenic photo- and chemo-synthesis of phototrophic sulfur bacteria from an alpine meromictic Lake. FEMS Microbiology Ecology, 97:fiab010.

Frigaard N.-U. & Bryant D.A. 2008. Genomic insights into the sulfur metabolism of phototrophic green sulfur bacteria. In: Hell R., Dahl C., Knaff D. & Leustek T. (eds), Sulfur Metabolism in Phototrophic Organisms. Advances in Photosynthesis and Respiration, vol 27. Dordrecht, Springer Editors, 518 p.

Gulati R.D., Zadereev E.S. & Degermendzhi G. 2017. Ecology of meromictic lakes. Vol. 228, Ecological Studies. Berlin, Springer Editors, 405 p.

Imboden D.M. & Wüest J.A. 1995. Mixing mechanisms in lakes. In: Lerman A., Imboden D.M. & Gat J.R. (eds), Physics and Chemistry of Lakes. Berlin, Springer Editors, 334 p.

Imhoff J.F., Rahn T., Künzel S. & Neulinger S.C. 2019. Phylogeny of anoxygenic photosynthesis based on sequences of photosynthetic reaction center proteins and a key enzyme in bacteriochlorophyll biosynthesis, the chlorophyllide reductase. Microorganisms, 7: 576-594.

Junge W. 2019. Oxygenic photosynthesis: History, status and perspective. Quarterly Reviews of Biophysics, 52: e1.

Katija K. & Dabiri J. O. 2009. A viscosity-enhanced mechanism for biogenic ocean mixing. Nature, 460: 624-626.

Keegstra J.M., Carrara F. & Stocker R. 2022. The ecological roles of bacterial chemotaxis. Nature Reviews Microbiology, 20: 491-504.

Khademian M. & Imlay J.A. 2021. How microbes evolved to tolerate oxygen. Trends in Microbiology, 29: 428-440.

Lembi C.A. 2001. Limnology, lake and river ecosystems. Journal of Phycology, 37: 1146-1147.

Luedin S.M., Liechti N., Cox R.P., Danza F., Frigaard N.-U., Posth N.R., … & Tonolla M. 2019a. Draft genome sequence of *Chromatium okenii* isolated from the stratified alpine Lake Cadagno. Scientific Reports, 9: 1936.

Luedin S.M., Storelli N., Danza F., Roman S., Wittwer M., Pothier J.F. & Tonolla M. 2019b. Mixotrophic growth under micro-oxic conditions in the purple sulfur bacterium "*Thiodictyon syntrophicum*". Frontiers in Microbiology, 10: 384.

Lutz R.A. & Kennish M.J. 1993. Ecology of deep-sea hydrothermal vent communities: A review. Reviews of Geophysics, 31: 211-242.

Musat N., Halm H., Winterholler B., Hoppe P., Peduzzi S., Hillion F., … & Kuypers M.M. 2008. A single-cell view on the ecophysiology of anaerobic phototrophic bacteria. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105: 17861-17866.

Ozaki K., Thompson K.J., Simister R.L., Crowe S.A. & Reinhard C.T. 2019. Anoxygenic photosynthesis and the delayed oxygenation of Earth's atmosphere. Nature Communications, 10: 1-10.

Peduzzi S., Storelli N., Welsh A., Peduzzi R., Hahn D., Perret X. & Tonolla M. 2012. *Candidatus* "Thiodictyon syntrophicum", sp. nov., a new purple sulfur bacterium isolated from the chemocline of Lake Cadagno forming aggregates and specific associations with *Desulfocapsa* sp. Systematic and Applied Microbiology, 35: 139-144.

Peduzzi S., Tonolla M. & Hahn D. 2003. Isolation and characterization of aggregate-forming sulfate-reducing and purple sulfur bacteria from the chemocline of meromictic Lake Cadagno, Switzerland. FEMS Microbiology Ecology, 45: 29-37.

Peduzzi S., Welsh A., Demarta A., Decristophoris P., Peduzzi R., Hahn D. & Tonolla M. 2011. *Thiocystis chemoclinalis* sp. nov. and *Thiocystis cadagnonensis* sp. nov., motile purple sulfur bacteria isolated from the chemocline of a meromictic lake. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 61: 1682-1687.

Pfennig N. 1962. Observations on swarming of *Chromatium okenii*. Archiv Für Mikrobiologie, 42: 90-95.

Philippi M., Kitzinger K., Berg J.S., Tschitschko B., Kidane A.T., Littmann S., … & Kuypers M.M. 2021. Purple sulfur bacteria fix N_2 via molybdenum-nitrogenase in a low molybdenum proterozoic ocean analogue. Nature Communications, 12: 1-12.

Ravasi D.F., Peduzzi S., Guidi V., Peduzzi R., Wirth S.B., Gilli A. & Tonolla M. 2012. Development of a Real-Time PCR method for the detection of fossil 16S rDNA fragments of phototrophic sulfur bacteria in the sediments of Lake Cadagno. Geobiology, 10: 196-204.

Saini J.S., Hassler C., Cable R., Danza F., Roman S., Tonolla M., … & Duhaime M.B. 2022. Bacterial, phytoplankton, and viral distributions and their biogeochemical contexts in meromictic Lake Cadagno offer insights into the proterozoic ocean microbial loop. MBio, 13: e00052-22.

Sánchez-Baracaldo P., Bianchini G., Wilson J.D. & Knoll A.H. 2022. Cyanobacteria and biogeochemical cycles through Earth history. Trends in Microbiology, 30: 143-157.

Sepúlveda Steiner O., Bouffard D. & Wüest A.J. 2021. Persistence of bioconvection-induced mixed layers in a stratified lake. Limnology and Oceanography, 66: 1531-1547.

Shaw G.H. 2008. Earth's atmosphere – Hadean to early proterozoic. Geochemistry, 68: 235-264.

Sommer T., Danza F., Berg J., Sengupta A., Constantinescu G., Tokyay T., … & Wüest J.A. 2017. Bacteria-induced mixing in natural waters. Geophysical Research Letters, 44: 9424-9432.

Storelli N., Peduzzi S., Saad M.M., Frigaard N.-U., Perret X. & Tonolla M. 2013. CO2 Assimilation in the chemocline of Lake Cadagno is dominated by a few types of phototrophic purple sulfur bacteria. FEMS Microbiology Ecology, 84: 421-432.

Storelli N., Saad M.M., Frigaard N.-U., Perret X. & Tonolla M. 2014. Proteomic analysis of the purple sulfur bacterium Candidatus "*Thiodictyons syntrophicum*" strain Cad16^T isolated from Lake Cadagno. EuPA Open Proteomics, 2: 17-30.

Tonolla M., Peduzzi R. & Hahn D. 2005. Long-term population dynamics of phototropic sulfur bacteria in the chemocline of Lage Cadagno, Switzerland. Applied and Environmental Microbiology, 71: 3544-3550.

Tonolla M., Storelli N., Danza F., Ravasi D., Peduzzi S., Posth N.R., … & Frigaard N.-U. 2017. Lake Cadagno: Microbial life in crenogenic meromixis. In: Gulati R.D., Zadereev E.S. & Degermendzhi A.G. (eds), Ecology of meromictic lakes. Springer Editors, 405 p.

Uveges B.T., Izon G., Ono S., Beukes N.J. & Summons R.E. 2023. Reconciling discrepant minor sulfur isotope records of the Great Oxidation Event. Nature Communications, 14: 1-12.

Van Gemerden H. & Mas J. 1995. Ecology of phototrophic sulfur bacteria. In: Blankenship R.E., Madigan M.T. & Bauer C.E. (eds), Anoxygenic Photosynthetic Bacteria. Dordrecht, Springer Editors, 1283 p.

Weiss M.C., Preiner M., Xavier J.C., Zimorski V. & Martin W.F. 2018. The Last Universal Common Ancestor between ancient Earth chemistry and the onset of genetics. PLOS Genetics, 14: e1007518.

Williams C.R. & Bees M.A. 2011. A tale of three taxes: photo-gyro-gravitactic bioconvection. Journal of Experimental Biology, 214: 2398-2408.

Xiong Y., Guilbaud R., Peacock C.L., Cox R.P., Canfield D.E., Krom M.D. & Poulton S.V. 2019. Phosphorus cycling in Lake Cadagno, Switzerland: A low sulfate euxinic ocean analogue. Geochimica et Cosmochimica Acta, 251: 116-135.