

i pesci - evoluzione e adattamento alle basse temperature

Guido di Prisco



I pesci, vertebrati ad alto grado di sviluppo, sono stati in grado di occupare tutti gli ambienti acquatici del mondo. Nel corso della loro evoluzione nei mari antartici, essi hanno sviluppato gli adattamenti necessari a far fronte a condizioni particolari: temperature più basse del punto di congelamento dei loro fluidi corporei, ma anche quantità di nutrimento scarse e sporadiche, forti pressioni idrostatiche



▲ Due esemplari di *Pagothenia borchgrevinki*, specie criopelagica della famiglia dei *Nototeniidi*. Questi pesci sono abbastanza attivi e si nutrono in vicinanza della superficie inferiore dello strato di ghiaccio marino. Il colore argenteo è una forma di mimetismo che li protegge dai predatori che in genere nuotano a maggior profondità

e grandi quantità di ossigeno sui profondi fondali della piattaforma, presenza costante di un substrato - il ghiaccio - nel quale e con il quale vivere.

A causa della temperatura così bassa, i pesci antartici hanno dovuto sviluppare, oltre agli adattamenti di tipo più generale che caratterizzano i pesci dai tropici ai poli, anche gli adattamenti tipici degli ambienti polari. In realtà, non è tanto la bassa temperatura di per sé, quanto piuttosto la *stabilità* della bassa temperatura - quindi la continua evoluzione con un più ridotto numero di variabili - a rendere l'ambiente antartico un'area di studio ideale, dove i risultati potranno in seguito venire estrapolati ad altre aree. Facciamo un esempio: nei processi di crescita, l'intreccio tra fattori eterogenei come *modo di vita* (crescita lenta a causa della competizione nella comunità), *effetti termodinamici e biochimici* (crescita lenta a causa della bassa temperatura), *limitazioni energetiche* (crescita lenta a causa di scarsa disponibilità di nutrimento), costituisce un problema

concettuale che riguarda qualsiasi habitat, ma che forse soltanto in Antartide risulta evidente con chiarezza ed è aperto ad una valutazione quantitativa.

In quanto finemente adattati, i pesci antartici ci mettono a disposizione strumenti che, attraverso i significati funzionali dell'adattamento fisiologico, biochimico ed ecologico, possono aiutare a comprenderne l'evoluzione.

L'adattamento

evolutivo di un *singolo gruppo di pesci* (vedi il paragrafo *pesci antartici moderni: i Nototenioidi*) fornisce vantaggi rilevanti. Infatti la dominanza di un gruppo tassonomico è un elemento molto favorevole, in quanto facilita la comprensione dei meccanismi di adattamento anche nel dettaglio. Avere a che fare in natura con troppe variabili costituisce per il ricercatore un problema non indifferente; d'altro canto, a causa delle scale ridotte di spazio e tempo, gli esperimenti in laboratorio sono sempre in qualche misura viziati da un certo grado di artefactualità. Questo scenario semplificato, costruitosi grazie all'isolamento di una fauna ittica - per di più tassonomicamente uniforme - in quel laboratorio naturale che è l'ambiente antartico, ha perciò un grande valore. Questi fattori sono di grande utilità per lo sviluppo delle conoscenze, ma sono anche preziosi per permetterci di poter analizzare in che modo organismi altamente specializzati reagiranno alle alterazioni ambientali prodotte dall'uomo.



L'evoluzione dei pesci

A differenza della fauna antartica "moderna", i pesci che si trovavano nell'ambiente antartico prima delle ultime poche decine di milioni di anni popolavano anche molte altre zone geografiche. I pesci antartici iniziarono a separarsi dagli altri dell'emisfero meridionale già durante il Terziario; ma la fauna moderna andò acquisendo soltanto nel corso degli ultimi 20-30 milioni di anni, durante il progredire del suo isolamento ed il graduale raffreddamento dell'ambiente, le specializzazioni che sono alla base del suo adattamento fisiologico e biochimico alle temperature delle acque antartiche.

Per i pesci con habitat marino, i fossili più antichi dell'era Paleozoica (590-248 milioni di anni fa) risalgono al Devoniano (408-360 milioni di anni fa). Il clima era umido, e solo alle alte quote dei rilievi vi erano dei ghiacciai. Spesso questi fossili hanno affinità con specie di origine sudamericana, sudafricana ed australiana. L'affinità di una specie che risale al Giurassico con quelle della stessa famiglia confinate nei mari australiani conferma che 213-144 milioni di anni fa l'Antartide e l'Australia erano ancora a stretto contatto. Al tardo Giurassico, 156-144 milioni di anni fa, risale il più antico teleosteo (pesce con scheletro osseo) antartico fossile: una specie marina pelagica, che prima di questo ritrovamento era nota solamente in Europa. Nei depositi del tardo Cretaceo, prevalgono gli elasmobranchi (pesci con scheletro cartilagineo), soprattutto gli squali; dei teleostei vi è un unico rappresentante.

Per quanto riguarda l'era Cenozoica, l'unico deposito finora trovato in Antartide è a Seymour Island e risale al tardo Eocene (circa 40 milioni di anni fa). Vi sono stati identificati molti squali, pesci-sega, razze; sono stati rinvenuti in gran numero anche i teleostei.



▲ Un esemplare di *Trematomus nicolai*, una specie sedentaria della famiglia dei Nototeniidi, che vive preferenzialmente sui fondali



◀ Un esemplare di *Pagetopsis macropterus*, della famiglia dei *Cannictiidi* - chiamati "icefish" - dal sangue incolore perchè privo di emoglobina e di globuli rossi

I pesci antartici moderni: i Nototenioidi

Sappiamo che i primi teleostei ebbero origine circa 200 milioni di anni fa, nel Giurassico, per continuare ad evolversi durante il Cretaceo, e che i pesci marini del tardo Cretaceo e del tardo Eocene furono alquanto cosmopoliti.

La fauna ittica antartica moderna, esclusivamente marina, ha una composizione molto diversa da quelle che la precedettero nel tempo geologico, compresa quella di Seymour Island. A differenza delle altre piattaforme continentali, essa è dominata da un singolo gruppo di teleostei, fortemente endemico: il sottordine dei Nototenioidi, che comprende 120 delle 272 specie dell'oceano meridionale finora conosciute. Di queste, 174 si trovano nella regione antartica, delle quali 95 sono Nototenioidi. Considerata la vastità dell'habitat, il numero di specie è molto basso.

Tra i non-Nototenioidi, sono quasi del tutto assenti i pesci tipici dell'emisfero boreale (merluzzi, aringhe, salmoni, sogliole, rombi, etc). I pesci cartilaginei, molto frequenti nei reperti fossili, sono rappresentati solo da cinque specie di razze e due di squali.

Questa rarefazione potrebbe dipendere dal fatto che essi ebbero a che fare con le condizioni trofiche sfavorevoli della piattaforma continentale antartica, dove il benthos consiste soprattutto di invertebrati per loro non commestibili.

Dei Nototenioidi non esistono reperti fossili, perciò non sappia-

mo nulla sulla loro sede di origine. La mancanza di fossili tra l'Eocene ed il tempo presente lascia un vuoto di 38 milioni di anni: non sappiamo se ci sia stata una fauna di transizione, né quando i Nototenioidi si siano stabiliti nei mari antartici. Tuttavia i reperti fossili di altri teleostei conducono all'ipotesi che essi siano comparsi all'inizio del Terziario, riempiendo il vuoto lasciato sulla piattaforma continentale dalla fauna ittica precedente (estintasi in gran parte nel periodo più rigido della glaciazione), ed abbiano iniziato a diversificarsi durante la parte centrale del Terziario. La speciazione venne favorita dalla ridotta competizione e dall'isolamento. I Nototenioidi occupano oggi una varietà di nicchie ecologiche, che in acque temperate sarebbero occupate da comunità tassonomicamente differenziate.

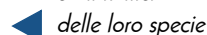
Questo sottordine comprende sei famiglie.

I pesci delle prime cinque hanno sangue rosso, mentre i *Cannictiidi* (noti come "icefish") sono gli unici vertebrati al mondo il cui sangue incolore è privo di emoglobina e di globuli rossi.

Il propagarsi e l'evolversi dei Nototenioidi ebbero dunque luogo probabilmente soltanto nel corso delle ultime poche decine di milioni di anni. Questi pesci fanno parte di varie catene alimentari: le larve sono parte dello zooplancton; gli adulti, che possono raggiungere lunghezze anche di due metri, occupano la posizione trofica di "top predators".

Famiglia	Specie antartiche	Specie non-antartiche	Totale
Bovictidi	1	10	11
Nototeniidi	34	15	49
Arpagiferidi	6	0	6
Artedidraconidi	24	0	24
Batidraconidi	15	0	15
Cannictiidi	15	0	15
Totali	95	25	120

Le famiglie del sottordine dei Nototenioidi ed il numero delle loro specie





A

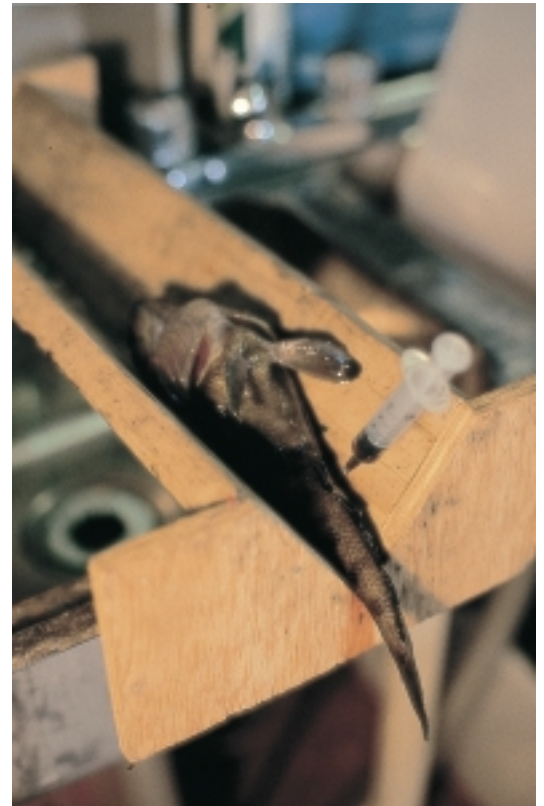
◀ Estrazione di sangue dalla vena caudale di (A) *Chionodraco hamatus*, *Cannictiide* a sangue incolore e (B) *Trematomus bernacchii*, *Nototeniide* a sangue rosso

L'adattamento alle condizioni ambientali

Nel corso del crescente isolamento geografico e climatico iniziato 65 milioni di anni fa, la fisiologia dei pesci antartici si andò adattando al progressivo raffreddamento dell'ambiente. Non bisogna credere che i pesci antartici soffrano il freddo: anzi, in conseguenza dell'adattamento, vivono bene solo nel loro ambiente. In una vasca nella quale si è prodotto un gradiente di temperatura, dopo un'opportuna esplorazione si disporranno nella zona più fredda. In effetti, se la temperatura dell'acqua sale di appena pochi gradi, non sono in grado di sopravvivere. Oggi le acque antartiche costiere, dove la sopravvivenza di pesci di acque temperate non sarebbe a sua volta possibile, hanno la temperatura costante di -1.87°C , quella dell'equilibrio tra ghiaccio e acqua di mare. Il Fronte Polare - zona oceanica ben definita e assai turbolenta, posta tra i 50°S e i 60°S di latitudine e dove gli strati superficiali delle fredde acque antartiche, in movimento verso nord, si inabissano al di sotto di quelle subantartiche - ha gradualmente assunto il ruolo di barriera naturale alla migrazione nelle due direzioni, venendo a rappresentare per l'evoluzione dei pesci un fattore di primaria importanza.

Nel corso dell'adattamento (anche se è molto difficile stabilire criteri oggettivi per definire un tratto fenotipico come adattamento), l'evoluzione dei pesci ha portato a forme di specializzazione fisiologica che li caratterizzano come organismi unici.

B



I principali adattamenti fisiologici

essendo privi di vescica natatoria - l'organo che riempiendosi e svuotandosi di ossigeno è in grado di permettere la risalita verso la superficie o la discesa in profondità - i pesci antartici ne hanno compensato la mancanza modificando le ossa (divenute parzialmente cartilaginee) ed accumulando depositi di grassi. Di conseguenza il loro peso nell'acqua è *praticamente nullo*, il che riduce moltissimo il consumo di energia durante gli spostamenti

specializzazione molecolare delle *tubuline*, proteine che si associano tra di loro per formare microtubuli, strutture subcellulari adibite nella cellula a processi di primaria importanza. Mentre nei pesci di acque più calde e negli organismi omeotermi come mammiferi e uccelli, i microtubuli sono instabili a bassa temperatura e si ridissociano a tubuline, la struttura molecolare delle tubuline dei pesci antartici si è modificata in modo da poter costruire microtubuli biologicamente funzionali a -1.87°C

riduzione drastica della concentrazione di emoglobina (la proteina che trasporta ossigeno ai tessuti) e *del numero di globuli rossi* (le cellule che la contengono), allo scopo di ridurre la viscosità del sangue. A temperature vicine allo zero, infatti, la viscosità diventerebbe altissima e l'energia di cui il cuore avrebbe necessità per la funzione circolatoria raggiungerebbe livelli che l'organismo non potrebbe permettersi. Grazie alla bassa temperatura, che rallenta tutti i processi metabolici (diminuendo quindi la richiesta di ossigeno) e che soprattutto, aumentando la solubilità dei gas, garantisce acque molto ricche di ossigeno, questa modificazione fisiologica non ha prodotto alcun risultato negativo sulle capacità respiratorie. Lo stadio estremo di questa via evolutiva si trova nella famiglia dei Cannictiidi che, unici vertebrati al mondo, hanno eliminato del tutto l'emoglobina dal sangue (pur conservando vestigia del suo gene) senza sostituirla con un traspor-

capacità di biosintetizzare composti che, messi in circolo nel sangue e negli altri fluidi corporei, agiscono da *antigelo*, abbassandone il punto di congelamento fino a portarlo al di sotto di -1.87°C . Si tratta in genere di glicoproteine, la più diffusa delle quali ha una sequenza di aminoacidi particolarissima, formata dal succedersi di un'unità ripetitiva di tre residui (-Alanina-Alanina-Treonina)_n in una struttura lineare: i residui di disaccaride combinati ai residui di Treonina formano ponti-idrogeno con le molecole d'acqua dei microcristalli di ghiaccio appena questi si formano, impedendone la crescita ed il conseguente congelamento. I pesci non adattati non hanno antigelo, e questo è uno dei tanti motivi che ne rendono impossibile la sopravvivenza in questo ambiente

tatore specifico alternativo. L'ossigeno portato in circolo si trova fisicamente in soluzione nel sangue (il cui volume relativo è molto maggiore di quello dei Nototenioidi a sangue rosso, così come anche il cuore è molto più grosso) e viene prelevato dall'acqua sia dalle branchie che per via cutanea, attraverso una sviluppatissima rete di capillari. Del resto, che in un ambiente stabilmente freddo come le acque antartiche l'emoglobina abbia un ruolo fisiologico ridotto anche nei pesci che ne sono dotati è dimostrato dal fatto che questi ultimi sono in grado di sopravvivere anche dopo che questa proteina è stata rimossa dal loro organismo, oppure è stata resa incapace - mediante trattamento con ossido di carbonio - di espletare la sua funzione biologica di trasportare ossigeno ai tessuti. Nei pesci a sangue rosso l'emoglobina potrebbe quindi servire ad immagazzinare ossigeno da utilizzare nelle emergenze, quando occorrono grandi quantità di questo gas.

- valori bassi del metabolismo di base
- branchie di ampia superficie e ben irrorate di sangue
- aumentato volume del sangue
- cuore ingrandito e volume di sangue associato al battito aumentato
- aumento di diametro dei capillari
- respirazione cutanea

◀ *Adattamenti morfofisiologici che compensano l'assenza di emoglobina nei Cannictiidi*

Nei pesci antartici moderni, oltre alle caratteristiche cui si è accennato, sono state trovate molte altre forme di adattamento evolutivo, associate ad esempio ai meccanismi della catalisi enzimatica: a temperature così basse il metabolismo è molto rallentato, e lo studio del meccanismo d'azione di enzimi - catalizzatori biologici di tutte le reazioni chimiche che hanno luogo negli organismi viventi - particolarmente importanti nel metabolismo, assume grande importanza. *Ciò che importa sottolineare è come l'evoluzione sia sempre in grado di plasmare adattamenti che rendano possibile la vita in qualunque condizione, anche la più estrema.*

Le informazioni sulle specializzazioni dei pesci antartici - così uniformi dal punto di vista tassonomico - risulteranno preziose per poter comprendere ecosistemi molto più complessi di altre latitudini. Queste specializzazioni rendono eccezionali questi organismi. I pesci artici, che vivono in un habitat meno estremo, dove le acque hanno escursioni di temperatura molto più ampie, hanno sviluppato un adattamento meno rigoroso. Ad esempio, la biosintesi delle

proteine antigelo, che l'organismo fabbrica solo quando ve ne è la necessità, nelle specie antartiche ha luogo nell'arco dell'intero anno, ma in quelle artiche - il cui isolamento è molto meno drastico - solo in inverno.

Il nostro gruppo di ricerca lavora dal 1982 in varie parti dell'Antartide (Penisola Antartica, Mare di Weddell, Mare di Ross) allo studio dei meccanismi biologici dell'adattamento a livello molecolare dei pesci antartici, nel tentativo di contribuire a riempire quel vuoto di 38 milioni di anni nella storia dell'evoluzione dei Nototenioidi cui si era dianzi accennato. In particolare, queste ricerche si rivolgono alla struttura molecolare ed alla funzione biologica di emoglobine ed enzimi. Dal momento che il fattore determinante è la temperatura, l'analisi termodinamica è un capitolo privilegiato.

Attualmente gli altri componenti, che operano presso l'Istituto di Biochimica delle Proteine ed Enzimologia del C.N.R. di Napoli, sono: *Laura Camardella, Vito Carratore, Antonietta Ciardiello, Ennio Cocca, Rossana D'Avino, Antonio Riccio, Mario Romano e Maurizio Tamburrini.*

*I testi e le foto sono di Guido di Prisco
Istituto di Biochimica delle Proteine ed Enzimologia - CNR
via Marconi, 10
80125 - NAPOLI*

Per un approfondimento degli argomenti trattati è possibile consultare l'Autore o rivolgersi alla Sezione dell'MNPA di Genova