

- La produzione di calore max è  $\sim 5$  volte il tasso metabolico basale.
- Può  $\uparrow$  in:
  1. Attività muscolare
  2. Attività muscolare involontaria (brivido), controllato dal cervelletto
  3. Processi chimici = termogenesi senza brivido, si manifesta durante il risveglio dal torpore in alcuni tessuti specifici (tessuto adiposo bruno, adipociti ricchissimi di mitocondri, altamente vascolarizzato, diretto ritorno venoso al cuore, innervato dal sistema simpatico)
- Quando i mitocondri del BAT vengono stimolati dall'epinefrina, i protoni refluiscono nella matrice attraverso canali protonici di traslocazione (siti della termogenina), tutta l'energia viene trasformata in calore.

# Termogenesi senza brivido nei pesci

- Rostrati marini (Perciformi) comprendenti pesce spada (*Xiphias gladius*), vela (*Istiophorus platypterus*), marlin (*Makaira nigricans*) e sgombro (*Gasterochisma melampus*) muscolo extraoculare al di sopra del cervelletto vicino agli occhi = **muscolo retto superiore**, ma incapace di contrarsi però sviluppa calore
- Fitta rete capillari scambio calore in controcorrente con arterie provenienti da branchie

# Termogenesi senza brivido nei pesci

- Per evitare dispersione calore, tessuto termogenico, occhi e cervello circondati da denso strato di tessuto adiposo
- Tessuto termogenico permette di mantenere T cervello e retina + elevata
- Pesce spada può raggiungere profondità  $> 600$  m,  $T \sim 6^{\circ}\text{C}$ , ma nella cavità cranica  $\sim 27^{\circ}\text{C}$

# Termogenesi senza brivido nei pesci

- Fibrocellule muscolari perdute miofilamenti ed organizzazione in sarcomeri
- Conservato reticolo sarcoplasmatico ed estesa rete di tubuli trasversi completi di cisterne che accumulano  $\text{Ca}^{2+}$
- Proteine + abbondante  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPasi
- Membrana reticolo in intimo contatto con mitocondri (60-70% volume cellulare)
- Contenuto mioglobina nel citoplasma è 3 volte > quello di altri pesci
- Regioni di contatto specializzate tra reticolo e tubuli T, proteine coinvolte nell'accoppiamento eccitazione termogenesi

# Termogenesi senza brivido nei pesci

- Quando la T esterna diminuisce, la membrana della cellula si depolarizza (meccanismo nervoso o umorale, catecolammine) causando il rilascio di  $\text{Ca}^{2+}$
- Attivazione  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPasi
- L'idrolisi di ATP comporta liberazione di calore ceduto per conduzione al sangue diretto alla retina e al cervello
- $\text{Ca}^{2+}$  stimola anche ossidazioni a livello mitocondriale, favorendo ingresso ADP all'interno dei mitocondri e il catabolismo da substrato

# Termogenesi senza brivido nei pesci

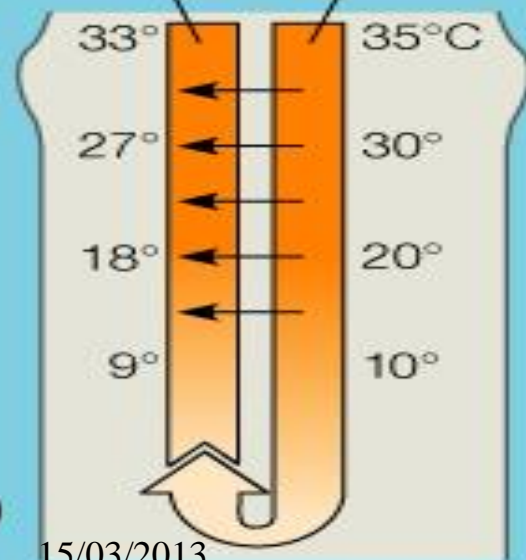
Vantaggio occhi e cervello caldi?

- Cambiamenti rapidi di T ed esposizione a valori estremi possono causare degenerazione delle terminazioni sinaptiche e disfunzione del sistema nervoso centrale
- Velocità di nuoto 100 km/h, predatori molto attivi, rapide e improvvise immersioni in acque molto fredde
- Vista efficiente per individuare e catturare prede e sfuggire ai predatori

Certi pesci mostrano endotermia regionale e mantengono le parti centrali del corpo a T elevate: disposizione in parallelo dei flussi arteriosi e venosi sul bordo esterno dei muscoli del tronco, calore trattenuto all'interno della muscolatura



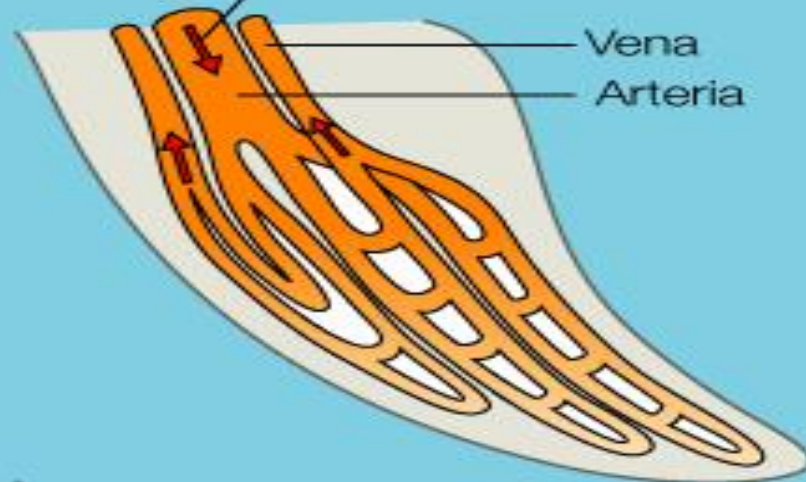
Sangue venoso      Sangue arterioso



(a)

15/03/2013

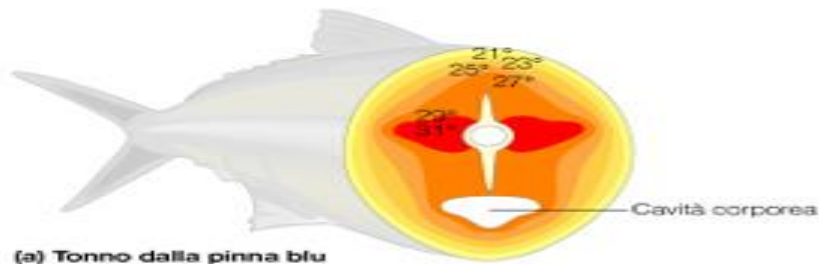
Flusso sanguigno



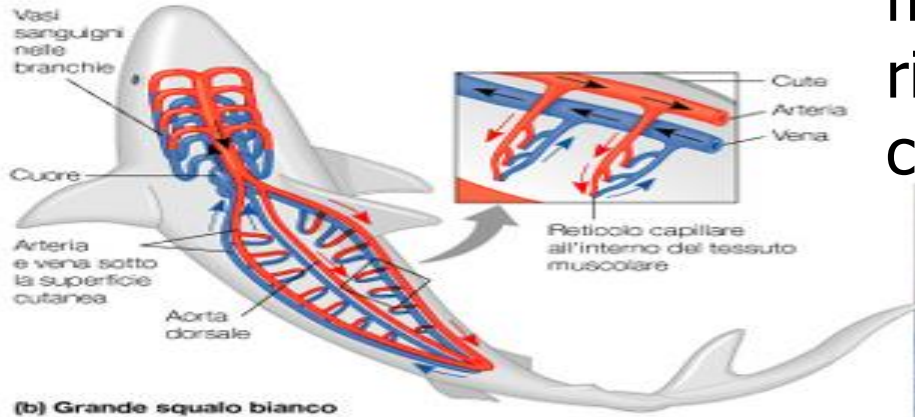
(b)

Fisiologia applicata





(a) Tonno dalla pinna blu



(b) Grande squalo bianco

## La termoregolazione nei grandi pesci predatori. (a)

Mantiene nei suoi principali muscoli natatori una  $T >$  rispetto a quella dell' $H_2O$  circostante.

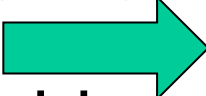


**(b)** Sistema di scambio di calore controcorrente nella muscolatura per il nuoto. I pesci endotermi possiedono un'aorta dorsale piccola  $\longrightarrow$  una quantità esigua di sangue proveniente dalle branchie passa direttamente al centro del corpo, mentre la  $>$  parte del sangue proveniente dalle branchie viene convogliato alle grandi arterie appena al di sotto della cute  $\longrightarrow$  il sangue freddo viene tenuto lontano dal centro del corpo. Questo flusso controcorrente trattiene il calore all'interno delle masse muscolari

# Gli effetti della profondità e della pressione

- Nelle fosse più profonde si possono raggiungere gli 11000 m
- Alcuni animali (**barofili**) adattati a sopportare pressioni  $>$  alle 1000 atmosfere
- Squalo pigmeo si muove per cibarsi di pesci ossei e calamari con un'escursione di circa 1500 m
- Pesci a profondità  $>$  7000 m in genere privi di vescica natatoria

# Gli effetti della profondità e della pressione

- Adattamenti alle pressioni elevate evidenti nell'ambito fisiologico e biochimico
- Gli effetti della pressione sono una conseguenza del cambiamento di volume
- La pressione influisce sulle strutture molecolari, alterando la disposizione spaziale degli enzimi e delle proteine, delle membrane costituite fondamentalmente da lipidi
- Si può verificare la distruzione delle ciglia e degli organi microtubulari  difficile formazione fuso nel processo di divisione mitotica e meiotica

# Gli effetti della profondità e della pressione

- Può essere anche distruttiva nei confronti delle interazioni soluto/solvente
- Le sfere di idratazione intorno ai singoli ioni possono mutare di dimensione



- Influenzata velocità di diffusione
- Subiscono notevole modificazione gli eventi dipendenti dalla permeabilità delle superfici cellulari (eccitabilità e trasmissione impulso nervoso)

# Gli effetti della profondità e della pressione

- Attività locomotoria e comportamento sensibili alla pressione
- Adattamenti più importanti riguardano il sistema nervoso
- Recentemente attenzione sugli adattamenti riguardanti la velocità di reazione, gli enzimi e le membrane

# Gli effetti della profondità e della pressione

Ogni volta che avviene un cambiamento di volume in uno specifico sito molecolare, la pressione idrostatica può perturbare la funzione delle proteine e delle membrane, influenzando:

- stabilità strutturale
- affinità di legame
- fluidità del doppio strato

# Gli effetti della profondità e della pressione

L'aumento di pressione può accelerare, ritardare o non avere alcun effetto sulle reazioni metaboliche, a seconda della geometria dei siti di reazione enzimatici



- Possono essere completamente bloccate dalla pressione elevata le vie enzimatiche complesse a più tappe, in quanto vengono alterate alcune reazioni specifiche
- Possono essere compromessi i sistemi di trasporto ionico
- La capacità di legame degli ormoni e dei neurotrasmettitori


# Gli effetti della profondità e della pressione

Per operare a pressioni elevata, gli enzimi devono essere modificati in modo da avere una sensibilità ridotta alla pressione e ciò lo si ottiene probabilmente:

- con un aumento del numero dei legami idrofobici all'interno della struttura molecolare (e in alcuni casi elettrostatici)
- con un aumento della forza del legame tra le subunità proteiche



# Gli effetti della profondità e della pressione

- Strategia classica: modificazione della composizione lipidica, i comuni fosfolipidi vengono rimpiazzati da forme meno sature  
 membrane meno viscosi  
(adattamento omeoviscoso)
- Questi effetti dovuti all'enzima desaturasi, piuttosto che ad altre variazioni dei lipidi della dieta o delle attività delle transferasi

# Gli effetti della profondità e della pressione

- Per i pesci pelagici, i cefalopodi e i crostacei, il tasso del consumo di  $O_2$  diminuisce rapidamente con l'aumentare della profondità minima di reperimento e di più di quanto si possa spiegare con la sola diminuzione della T.
- Gran parte di questa diminuzione ha luogo nei primi 200÷400 m
- La diminuzione del tasso metabolico con la profondità può essere maggiormente condizionata da fattori ecologici, che favoriscono una locomozione limitata (bassa densità di prede, assenza di luce, ecc.) piuttosto che da limiti fisiologici
- Ciò è in accordo con l'attività particolarmente bassa degli enzimi della muscolatura bianca

# Acque a temperature estreme

# GLI ABISSI OCEANICI

- Le strategie evolutive per sopravvivere in questi ambienti hanno fatto sviluppare forme di vita molto particolari, adattate ad un ambiente caratterizzato dalla mancanza di luce solare, dalla quiete delle acque, dalla salinità e dalla T costante (tra 0° C e 5 °C) e da una fortissima pressione
- Ciò permette la sopravvivenza solo ad animali che hanno un metabolismo molto lento, e la conseguenza è che questi organismi vivono molto a lungo



Lambrea (*Zu cristatus*)

# GLI ABISSI OCEANICI

- Gli animali sono spesso ciechi o con occhi ridotti e primitivi mentre alcuni sono dotati di fotofori, organi che emanano luce
- Gli organismi sono quasi tutti carnivori o saprofagi, ossia si cibano dei corpi degli organismi che vivono in superficie e che alla morte precipitano negli abissi

# GLI ABISSI OCEANICI

- La mancanza di cibo è tale che molti pesci abissali, pur di non farsi scappare le poche prede, hanno sviluppato una bocca enorme, con denti lunghissimi e stomaci in grado di dilatarsi notevolmente, che permettono loro di ingoiare in pochi istanti corpi molto grandi, a volte anche maggiori del proprio
- Per non sprofondare sul fondale, mobile e fangoso, alcuni pesci si sono sviluppati in larghezza, altri sono muniti di pinne allungate



Brotula (*Grammonus ater*)

# GLI ABISSI OCEANICI

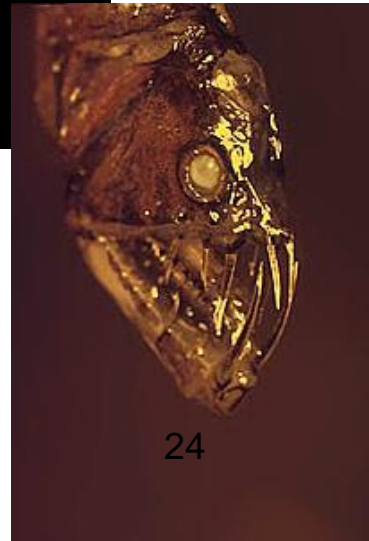
- Gli scheletri sono in genere poco calcificati
- La colorazione è scura
- La fauna abissale non supera in genere i 10 cm di lunghezza
- Circa i due terzi della popolazione abissale possiede organi luminosi al fine di illuminare ciò che li circonda
- Questi organismi marini utilizzano la loro bioluminescenza come lampadina ed anche come tecnica predatoria



Verme dal ciuffo bianco  
(*Protula sp.*)

# GLI ABISSI OCEANICI

- Circa 200 specie di pesce lanterna (*Cryptosaras coesi*), piccoli pesci lunghi circa 15 cm, chiamati così a causa degli organi laterali luminosi, che consentono di adescare le prede, attrarre i loro partner e anche a scopo di difesa
- Il pesce vipera (*Chauliodus sloani*) è uno dei più feroci predatori degli abissi, generalmente è un piccolo pesce di circa 30 cm ma può arrivare ai 60 cm, vive alla profondità di 1500 - 2500 m in acque molto fredde.
- Ha un modo curioso di attrarre le prede: possiede circa 350 piccoli organi luminosi dentro la cavità boccale





# GLI ABISSI OCEANICI

- Gli angler fish (*Bufozeratias weedi*), sottordine dei Ceratioidei, sono pesci che vivono in mari profondi
- Si trovano fra i 500 e i 3000 m di profondità
- Sono caratterizzati dalla presenza, generalmente solo nelle femmine, di un'asta, sulla sommità del capo, (illicium) dotata di una piccola "lanterna" usata per attrarre le prede
- La femmina si nutre di pesci e gamberetti che sono attratti dai suoi organi luminescenti ed attrae le prede anche con la vibrazione della sua esca



- Urea e TMAO utilizzati come osmoliti, insoliti strati gelatinosi con basso contenuto di ioni permettono di galleggiare ad alcuni pesci abissali
- Nei pesci di profondità la concentrazione intracellulare di TMAO è elevata
- Effetto neutralizzante che il TMAO esercita nei confronti dell'azione destabilizzante della pressione idrostatica



- Andamento della variazione del contenuto intracellulare di TMAO nei pesci (e nei gamberi) di profondità

# GLI ABISSI OCEANICI

- Tutti gli organismi che vivono in questi ambienti sono indicati con il nome di "estremofili"
- Questi organismi vivono nella zona delle faglie vulcaniche sottomarine, vicino al magma che ribolle sotto la superficie terrestre, e quindi anche sotto i fondali marini
- Ad oltre 2600 m di profondità dal fondo marino si alzano le dorsali oceaniche, piccoli coni, che dalla cima emettono un denso pennacchio nero (Black smokers)

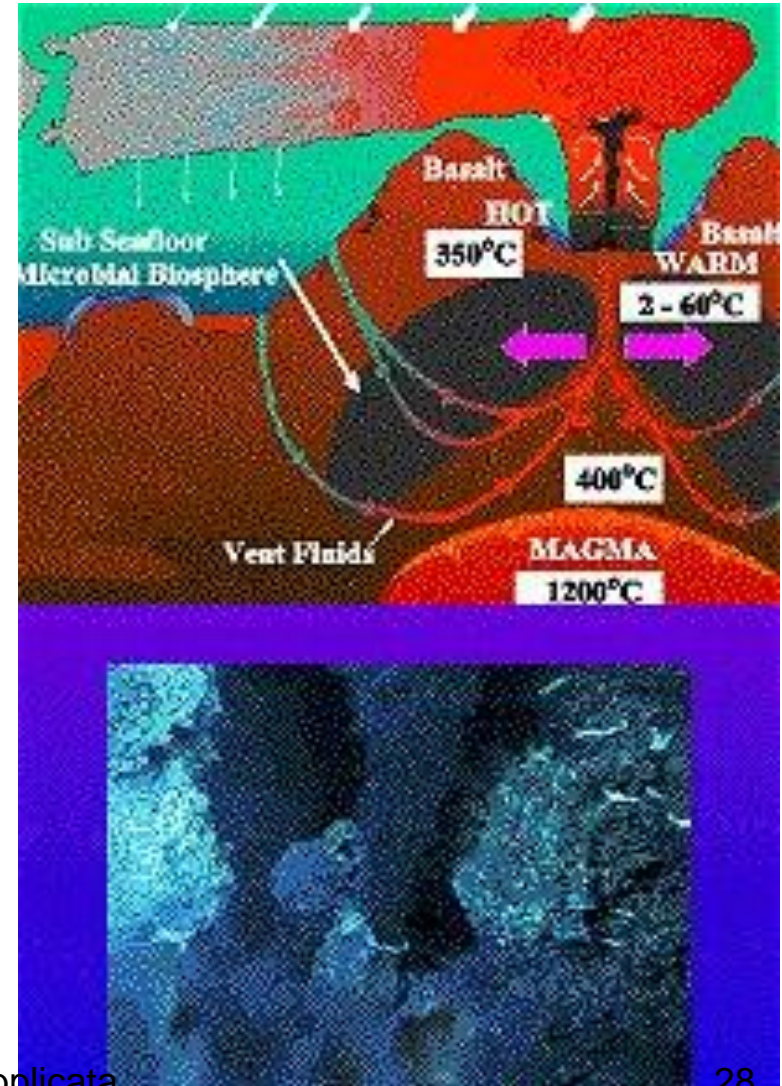
15/03/2013

Fisiologia applicata



# GLI ABISSI OCEANICI

- Qui la T dell' $H_2O$  può passare dai  $400^{\circ}C$ , in vicinanza delle fumarole, a  $1-2^{\circ}C$ , a qualche metro di distanza, ma l' $H_2O$ , anche dove raggiunge i  $400^{\circ}C$ , non bolle; lo impedisce la gigantesca pressione esercitata dai 2500-3000 metri di mare sovrastante
- Vicino al cono l' $H_2O$  è ricchissima di anidride solforosa, che, in queste concentrazioni, è un vero e proprio veleno



# GLI ABISSI OCEANICI

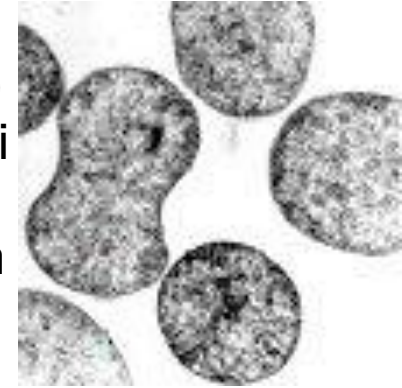
- Proprio in vicinanza del getto d'acqua caldissima delle fumarole, si trovano strani "cespugli" di vermi lunghi fino ad un metro, conchiglie giganti, granchi e gamberi che sfruttano l'emissione dal fondo di acqua calda (con temperature fino a 600° C) e ricca di sali minerali che proviene dal sottosuolo riscaldato dal magma baltico
- Questi animali sono completamente differenti da ogni altro che vive sulla Terra
- Infatti, mentre ogni catena alimentare comincia, sia sulla terraferma sia in mare, con la luce del sole, l'acqua ed i vegetali in grado di effettuare la fotosintesi, vicino alle Black smokers alcuni batteri utilizzano l'anidride solforosa invece della luce solare



Riccio matita (*Stylocidaris affinis*)

# ARCHEBATTERI

*Pyrococcus furiosus* Cellule mobili, circa 50 flagelli ad una estremità e spesso rintracciabili in coppie. Anaerobi, vivono a T altissime, resistono a pH da 5 a 9. Il tempo di riproduzione è uno dei + brevi trovato fra gli Archea, a condizioni ottimali, solo 37 min. È il + termofilo fra i procarioti conosciuti (T di crescita 113°C), parete cellulare costituita da glicoproteine. Trovato nei vulcani sottomarini. Litotrofico, cioè ricava l'energia dalla roccia ossidando l'idrogeno solforato e fissando CO<sub>2</sub>



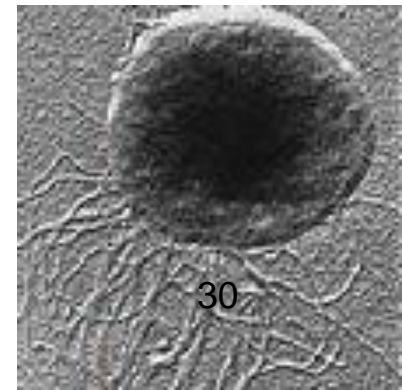
## *Pyrodictium occultum*

Il *Pyrodictium occultum* insieme al *Pyrodictium abyssi* e *Pyrolobus fumarii* fa parte di un gruppo di ipertermofili che vivono a T di oltre 100°C. Sono stati trovati negli ambienti dei vulcani sottomarini.



## *Methanococcus janaschii*

È un archaea metanogeno, isolato da J. A. Leigh da un campione di sedimenti raccolto dal pavimento abissale a 2600 m di profondità presso un "white smoker" localizzato a 21°N sulla dorsale pacifica. È un autotrofo capace di fissare l'azoto. È il primo archaea di cui si sia fatta la sequenza genica



# GLI ABISSI OCEANICI

- Questi batteri rappresentano il primo anello di una catena alimentare costituita da vermi, molluschi, crostacei e pesci tutti con caratteristiche particolari
- Ad esempio i vermi giganti non hanno né bocca né apparato digestivo: vivono in simbiosi con i batteri
- I gamberi, che stanno un po' più lontano, possiedono, al posto degli occhi, dei sensori ad infrarossi che gli permettono di distinguere i getti delle fumarole, evitando così di scottarsi



*Octopus sp.*

# Le simbiosi con autotrofi chemiosintetici (chemioautotrofi)

- Comunità dei “camini idrotermali”
- Solfobatteri ossidano  $S^{2-}$  ottenendo energia per la sintesi di molecole organiche
- *Riftia*, grande verme tubicolo (lungo anche 1,5 m), ~ 1/5 del suo corpo è occupato da un tessuto chiamato *trofosoma*, dove vive una popolazione numerosa di solfobatteri





# Acque a temperature estreme

- **Bocche idrotermali oceaniche**  
*Come affrontare le T e le pressioni elevate dell'ambiente marino*
- Gli animali vivono a T che possono variare da quella del mare circostante (2 °C) fino a 50 °C e oltre

# Acque a temperature estreme

Verme polichete tubicolo *Alvinella pompejana*:

- all'interno del tubo T 68 °C, con occasionali picchi a 81 °C
- all'imboccatura del tubo ~ 22 °C

- Anellide polichete *Alvinella* vive nelle sorgenti idrotermali abissali, tollera T che possono raggiungere 80°C
- Le misurazioni della T corporea di *Alvinella* potrebbero non essere valide, è difficile misurare da un sommergibile la T corporea di un animale che si ritira all'interno di un tubo rigido di carbonato di calcio
- In laboratorio le proteine di *Alvinella* non sono funzionali a T > 40-50°C



**Alvinellidae**



***Alvinellidae sp.***

# Acque a temperature estreme

- Effetto dannoso delle alte pressioni è mitigato quando le pressioni sono associate alle alte T, dato che le prime causano una riduzione della fluidità della membrana, mentre le seconde l'aumentano

# Acque a temperature estreme

- ***Nutrizione e respirazione: far fronte alla presenza del solfuro di idrogeno***
- Il solfuro è potenzialmente tossico, poiché si lega al gruppo eme del citocromo *c* inibendo la respirazione cellulare
- Può ridurre i ponti disolfuro delle proteine cellulari
- Meccanismi per la detossificazione
- Specializzazioni di tipo nutrizionale

# Acque a temperature estreme

Proteine captano il solfuro libero all'interno del sistema circolatorio, tramite legami forti e svolgono in questo modo 3 importanti funzioni:

1. Garantiscono la preservazione della respirazione aerobica
2. Evitano la precipitazione del solfuro nel sangue
3. Trasportano il solfuro verso centri interni, dove gli enzimi di organismi simbiotici possono utilizzarlo per la produzione di energia

# Acque a temperature estreme

- Queste proteine si sono probabilmente evolute separatamente
- In *Riftia pachyptila* e in *Paralvinella* la proteina legante il solfuro è l'Hb, presente in elevate concentrazioni sia nel fluido vascolare che in quello celomico e può legare in siti differenti sia il  $S^{2-}$  che l' $O_2$
- Nel bivalve *Calyptogena magnifica* l'Hb è contenuta negli eritrociti, mentre le proteine leganti il  $S^{2-}$  sono presenti nel plasma

# Acque a temperature estreme

Strutture specializzate contenenti batteri che ossidano il  $S^{2-}$ :

- Nematode *Eubostrichys dianeie* in una rete di muco esterna al corpo
- *Alvinella pompejana* specie di pelliccia di tessuto epiteliale, formata da sottili proiezioni densamente impaccate in cui sono presenti batteri filamentosi
- Bivalvi e gasteropodi ospitano endosimbionti all'interno di cellule delle branchie modificate (batteriociti)



# Acque a temperature estreme

BIVALVI. *Calyptogena magnifica* (bocche idrotermali), bocca e intestino, ma apparato alimentare e digestivo poco sviluppati

- Branchie di grandi dimensioni
- Protende il piede altamente vascolarizzato all'interno delle fenditure dalle quali fuoriesce lentamente un fluido idrotermale ricco di H<sub>2</sub>S (fino a 40 μM)
- H<sub>2</sub>S assunto a livello del piede e trasportato fino alle branchie tramite il sistema circolatorio
- I componenti serici leganti il S<sup>2-</sup> in *C. elongata* hanno un elevato PM e contengono Zn<sup>2+</sup> nel sito attivo

# Acque a temperature estreme

BIVALVI. Tutto il solfuro non legato viene ossidato nel piede, con formazione del tiosolfato non tossico, trasportato poi nelle branchie

- I batteriociti sono esposti da un lato all' $H_2O$  di mare e dall'altro al sangue; i nutrienti possono quindi essere ottenuti da entrambe le fonti
- Il sifone si estende nell' $H_2O$  cosicché l'animale forma un ponte tra l'ambiente riducente del substrato in cui alloggia e l' $H_2O$  di mare ossigenata

# Acque a temperature estreme

**BIVALVI.** Parte dell'energia rilasciata nei batteri durante il metabolismo del  $S^{2-}$ , viene intrappolata come ATP e NADPH, utilizzati in parte per la fissazione del  $CO_2$

- Il bivalve digerisce una frazione dei batteri
- Comportamento simile *C. elongata*, che vive su altri fondali oceanici su substrati melmosi
- Il piede penetra nei sedimenti anossici ricchi di  $S^{2-}$  e il sifone si estende nell' $H_2O$  di mare

# Acque a temperature estreme

**BIVALVI.** Nelle sorgenti idrotermali e nei fanghi ricchi di solfuri sono comuni anche mitili in simbiosi con batteri chemioautotrofi

- Meno specializzati
- Ingeriscono materiale particolato
- Non presentano concentrazioni significative di  $S^{2-}$
- I batteri simbionti utilizzano tiosolfato