

L'ALIMENTAZIONE ETERTROFA NEI CORALLI DURI

Marco Colasanti

INTRODUZIONE

Premetto subito che questo articolo non vuole essere un manuale pratico per l'alimentazione dei coralli, ma è semplicemente un tentativo di riassumere informazioni tratte da lavori scientifici recenti per cercare di capire cosa e come mangiano i coralli. Bisogna dire che l'alimentazione dei coralli è stata oggetto di studio per diversi anni e ancora oggi molti aspetti non sono stati del tutto chiariti.

Già agli inizi del ventesimo secolo, nel corso della Great Barrier Reef Expedition (1928-1929), Young riporta dettagliate informazioni sulla fisiologia dei coralli di barriera. In particolare, con le sue ricerche, Young fornisce le prime evidenze sul doppio carattere del loro comportamento alimentare, sostenendo che i coralli sono sia autotrofi che eterotrofi. Ma cosa si intende per nutrizione autotrofa ed eterotrofa? È ormai universalmente riconosciuto che l'associazione simbiotica tra i coralli ed alghe simbiotiche, chiamate zooxantelle, è fondamentale per la crescita dei coralli poiché le zooxantelle trasferiscono la maggior parte dei loro prodotti fotosintetici ai loro ospiti (nutrizione autotrofa). In anni più recenti, comunque, numerosi studi hanno confermato che molte specie di coralli sono anche attivi eterotrofi, cioè sono in grado di ingerire organismi che vanno dai batteri al meso-zooplankton. L'eterotrofia partecipa fino al 66% del carbonio incorporato nello scheletro dei coralli e soddisfa dal 15 al 35% del loro fabbisogno energetico giornaliero, arrivando fino al 100% in casi particolari, cioè quando il carbonio fotosintetico non è disponibile, come ad esempio durante il fenomeno del "bleaching", oppure in acque profonde o torbide.

Oltre a fornire carbonio, comunque, la nutrizione eterotrofa è importante per la maggior parte dei coralli duri (scleractinian corals) perché rappresenta una fonte insostituibile di azoto, fosforo ed altri nutrienti che non possono essere forniti dalla zooxantelle e che devono provenire necessariamente dalla cattura dello zooplankton e dal detrito organico.

In questo articolo, sono state analizzate le recenti pubblicazioni scientifiche riguardo l'importanza e gli effetti della nutrizione eterotrofa nei coralli duri. Per prima cosa sono stati presi in considerazione le differenti fonti alimentari (dal materiale organico disciolto fino al meso- e macro-zooplankton), poi l'assimilazione dei nutrienti eterotrofi (prevalentemente azoto, fosforo e carbonio) e infine gli effetti dell'alimentazione eterotrofa su differenti parametri fisiologici del corallo stesso (composizione dei tessuti, fotosintesi e crescita dello scheletro).

FONTI ALIMENTARI

Già dagli studi fatti negli anni settanta da Goreau et al (1971) e Muscatine (1973) è emerso che i coralli si nutrono utilizzando una grande varietà di alimenti che vanno dal materiale organico disciolto (DOM) e particolato (POM), al pico-plankton (prevalentemente batteri), nano-plankton (per esempio ciliati e flagellati) e meso- macro-plankton (Figura 1). Le modalità con le quali i coralli assumono questi alimenti sono tra le più svariate e vanno dalla cattura mediante organi specializzati chiamati nematocisti presenti nei tentacoli, all'adesione al muco presente sulla superficie del corallo.

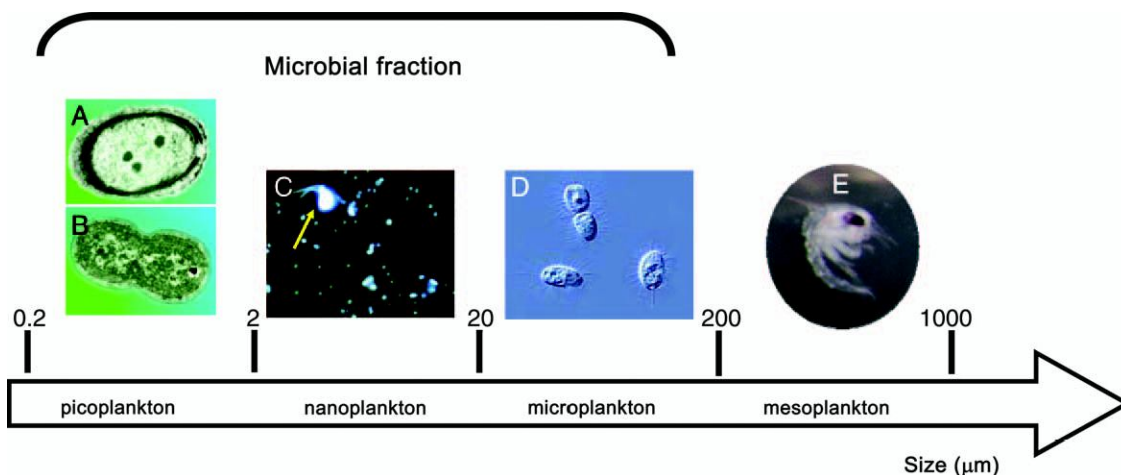


Figura 1. Classi principali di zooplancton presenti nella dieta eterotrofa dei coralli duri.

(A,B) Batteri visti al microscopio elettronico: (A) *Prochlorococcus* sp. (0.6 μm) and (B) *Synechococcus* sp. (1 μm). (C) nanoflagellato osservato al microscopio a fluorescenza. Immagini al microscopio di (D) ciliati (dimensione media 100-200 μm) e (E) larva zoea di gammaride (lunghezza media circa 1 mm).

Materiale organico disciolto (dissolved organic matter, DOM)

Il materiale organico disciolto (DOM) è costituito principalmente da materiale organico solubile in acqua, come aminoacidi liberi disciolti (DFAA), urea e zuccheri; si origina prevalentemente per degradazione della materia organica prodotta per fotosintesi dal fitoplankton; per degradazione delle cellule morte e delle escrezioni (*faecal pellets*) dei consumatori; per essudazione da parte di cellule fitoplanktoniche; per escrezione e per lisi cellulare ad opera dei virus.

Il 20-50% di DOM viene utilizzato e metabolizzato direttamente dai batteri (Figura 2) mentre una certa quota, che può variare significativamente in funzione delle diverse origini, risulta invece refrattaria all'attacco batterico immediato. La stessa attività batterica sul DOM tende a renderlo progressivamente meno biodegradabile, per la maggiore efficienza con la quale i batteri utilizzano il fosforo rispetto al carbonio. L'eccesso di DOM non biodegradabile porta facilmente alla formazione di neve marina (*marine snow*) nella quale proliferano batteri caratterizzati da elevate

quantità di polisaccaridi capsulari, facilmente rilasciabili che tendono ad aumentare ulteriormente il DOM refrattario all'interno dei microaggregati.

Numerose specie di coralli sono in grado di assimilare il DOM anche se nell'acqua marina è presente in piccole quantità. Ciononostante, il DOM è indicato come un importante fonte di azoto per il fitoplankton e zooxantelle in quanto nella colonna d'acqua viene continuamente riciclato da microeterotrofi e pesci. In realtà, l'assorbimento di urea si intensifica con l'aumentare della sua concentrazione e della luce, mentre alcuni aminoacidi liberi (come ad esempio glicina, alanina, fenilalanina e leucina), o piccoli peptidi (come il glutatione formato da 3 aminoacidi) sono in grado di stimolare in alcune specie di coralli una tipica risposta alimentare che include il movimento dei tentacoli e l'apertura della bocca. Nel caso della *Montastrea cavernosa*, l'aminoacido glutammato è il principale induttore della risposta alimentare.

Uno studio effettuato su *Fungia* sp ha mostrato come questa specie sia capace di assimilare glucosio dall'acqua anche a basse concentrazioni.

Materiale organico particolato (particulate organic matter, POM)

Il materiale organico particolato (POM) è materiale organico che, a differenza del DOM che è solubile in acqua, si trova in sospensione o si deposita sul fondo dove costituisce il sedimento. Nel sedimento è presente anche altro materiale come batteri, essudati microbici, protozoi, piccoli invertebrati, microalghe, tutti potenziali fonti alimentari per i coralli.

Alcuni recenti studi hanno mostrato che i coralli possono assimilare particelle in sospensione o intrappolate nel sedimento con una efficienza fino al 50-80%. Utilizzando sedimenti marcati con sostanze fluorescenti, è stata evidenziata un'attiva ingestione di tali sedimenti seguita dalla digestione del contenuto organico durante esperimenti condotti su *Fungia horrida* e *Acropora millepora*. Questi risultati sono stati confermati anche su altre 6 specie di coralli, come *Montastrea franksi*, *Diploria strigosa*, *Madracis mirabilis*, *Siderastrea siderea*, *Agaricia agaricites*, e *Porites astreoides*.

Zooplankton

Per lungo tempo, lo zooplankton non è stato considerato come una fonte nutritiva importante per i coralli. Questo perché si è sempre affermato che la quantità di zooplankton in mare è relativamente bassa. Tuttavia con le moderne tecniche di campionamento e di calcolo della biomassa, si è visto che la densità dello zooplankton in tempi passati è stata molto sottostimata, suggerendo come questa componente possa invece giocare un ruolo importante nel metabolismo dei coralli.

(a) Pico, nano e micro-plankton

Il pico-, nano- e micro-plankton sono rappresentati prevalentemente da micro-organismi di dimensioni inferiori a 200 μm come batteri, cianobatteri, protozoi nanoflagellati e ciliati (Figura 1).

Questa comunità microbica, definita *microbial loop*, si inserisce all'inizio della catena trofica ed è una sorgente alimentare molto importante in ambiente marino, visto che rappresenta il principale componente del plankton pelagico in termini di biomassa e produzione (Figura 2). La concentrazione dei batteri è stimata intorno al milione per ml, quella dei cianobatteri circa 10.000-100.000 per ml e quella dei flagellati totali 10.000 per ml. Il bacterioplankton è in grado di fornire un significativo contributo all'apporto eterotrofo di carbonio ed azoto grazie anche alla elevatissima velocità di crescita batterica.

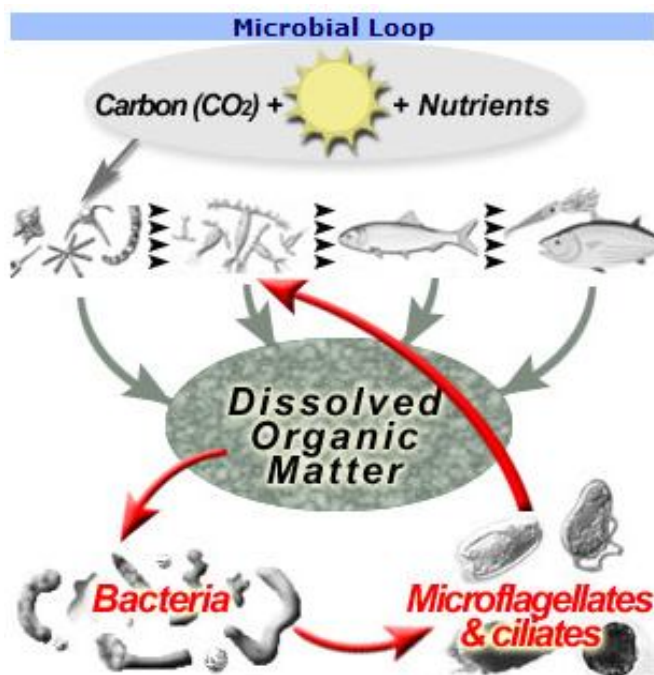


Figura 2. Il microbial loop

La classica visione della catena trofica che considerava i produttori autotrofi alla base del ciclo dei nutrienti viene integrata con il riconoscimento dell'importante ruolo svolto dai batteri nell'utilizzare e trasferire l'energia contenuta nella sostanza organica disciolta verso i livelli superiori della catena trofica.

Così nella moderna visione della catena trofica, i batteri costituiscono la fonte alimentare dei nanoflagellati eterotrofi che a loro volta vengono predati dagli organismi costituenti il microzooplancton (ciliati, micrometazoi, dinoflagellati eterotrofi) i quali normalmente utilizzano anche il nanoplancton autotrofo. Questi a loro volta possono venire predati dai consumatori di dimensioni maggiori (copepodi) che integrano la loro dieta "erbivora", costituita da diatomee e dinoflagellati, con proteine animali. Questo passo della catena trofica di fatto trasferisce energia dal *microbial loop* alla catena trofica "classica".

Purtroppo esistono pochi studi sulla capacità dei coralli di catturare pico- nano- e micro-plankton a causa della rapidità con cui essi vengono digeriti.

L'importanza del pico- nano e micro-plankton come fonte alimentare per coralli duri è stata sottolineata in studi condotti su differenti specie di SPS ed LPS, sia in presenza che in assenza di zooxantelle. Tra questi microrganismi, i nanoflagellati sembrano essere la componente principale in termini di contenuto in azoto e carbonio. Inoltre, studi effettuati in *Stylophora pistillata* hanno dimostrato che l'ingestione di pico- nano e micro-plankton è in grado di fornire composti azotati (ammonio, nitrati e DFAA) in concentrazione 3 volte superiore rispetto al DOM (Figura 3).

Per quanto riguarda i coralli duri, il meccanismo principale coinvolto nell'ingestione di pico- nano e micro-plankton ed altre piccole prede richiede la produzione di un film di muco. Il cibo intrappolato nel muco può essere dirottato verso la bocca dal movimento delle ciglia disposte sui tentacoli dei polipi. Recentemente, è stato evidenziato come la superficie di coralli LPS (*Favia fava* e *Fungia granulosa*) sia coperta da un biofilm costituito da microrganismi, suggerendo la loro utilizzazione da parte del corallo come fonte alimentare.

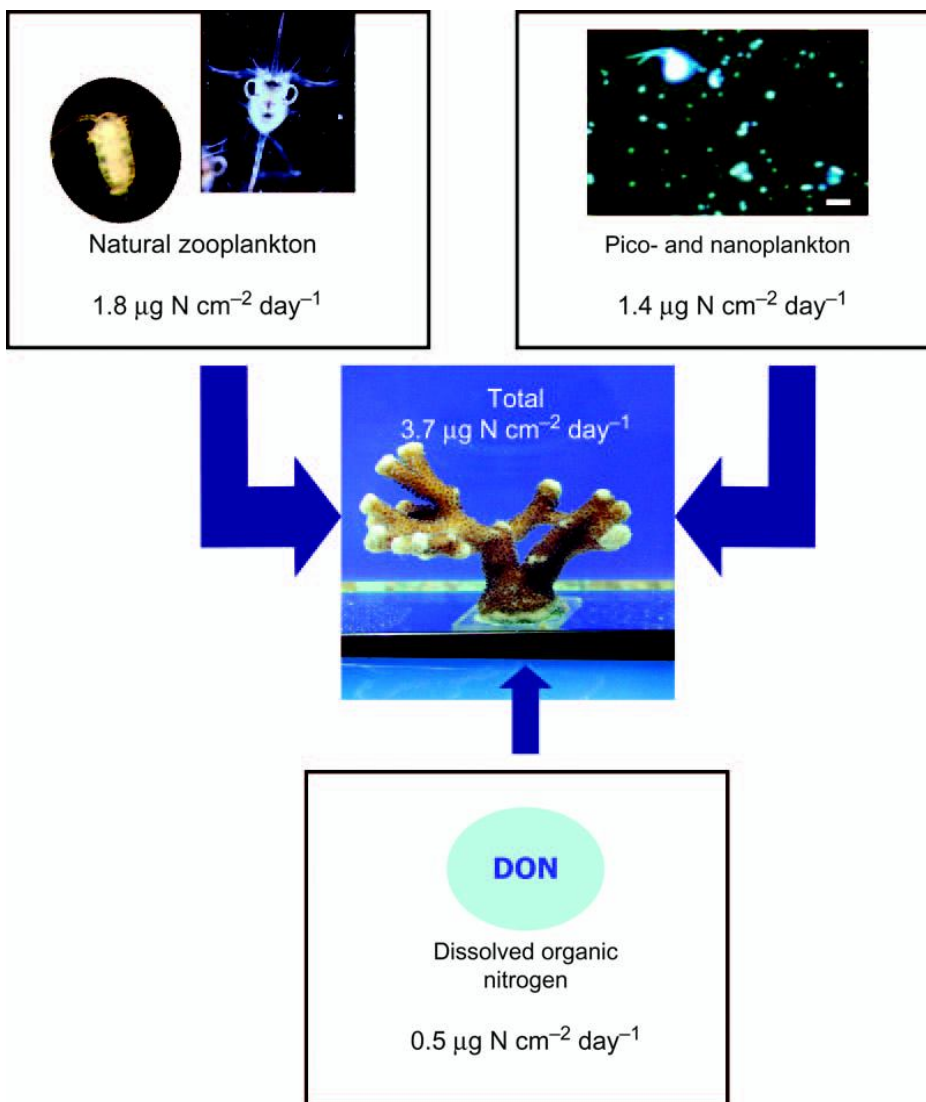


Figura 3. Azoto assorbito giornalmente in *Stylophora pistillata*. Contributo di diverse fonti di azoto nell'alimentazione eterotrofa giornaliera di questa specie.

(b) Meso- macro-zooplankton e fitoplankton

Lo zooplankton con dimensioni superiori a 200 μm rappresenta il cosiddetto meso- macro-zooplankton (Figura 1).

I coralli sono voraci predatori di questa componente planktonica (Figura 4). Essi possono ingerire da mezza a 2 prede per polipo per ora di ingestione. In alcuni studi è stata misurata la sostanziale

deplezione di meso-zooplankton su diversi reef, evidenziando un'intensa attività da parte di organismi, e tra questi i coralli giocavano un ruolo non trascurabile.

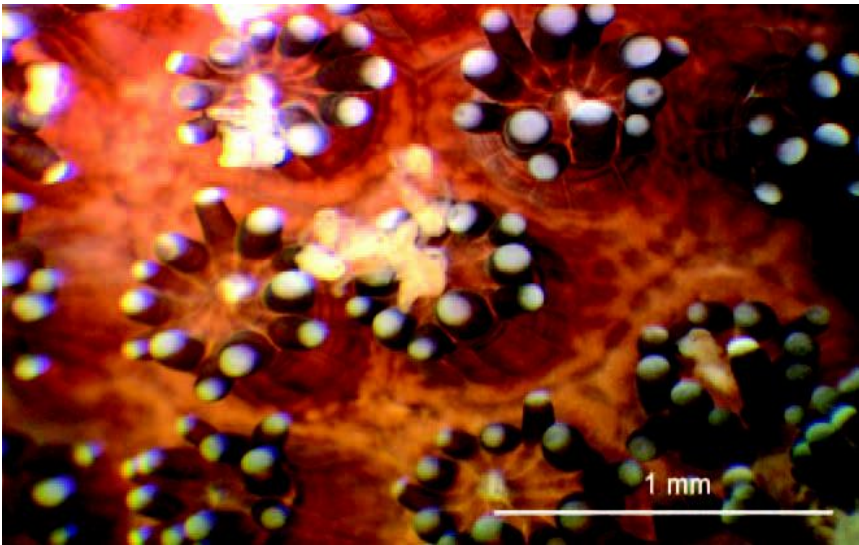


Figura 4. Polipi di *Stylophora pistillata* che catturano naupli di *Artemia salina*.

Le dimensioni dei naupli appena schiusi si aggirano intorno ai 200-300 μm .

Lo zooplankton in corrispondenza dei reef consiste in una miscela complessa, irregolare e altamente dinamica di plankton pelagico, uova e larve prodotte dagli abitanti del reef, e plankton "demersale". Quest'ultimo gruppo — costituito da organismi che vivono vicino o all'interno del fondale di giorno mentre risalgono la colonna d'acqua di notte — è particolarmente abbondante nei reef. Al tramonto, la biomassa di zooplankton comincia rapidamente ad aumentare: la presenza di copepodi di 500-700 μm (Figura 5), già relativamente alta durante il giorno, aumenta fino a 5 volte durante la notte. La transizione notturna è caratterizzata anche da un aumento di almeno 4 volte di zooplankton di dimensioni maggiori (>710 μm), rappresentato da copepodi, larve di crostacei allo stadio di zoea, tunicati e policheti. Si assume pertanto che l'alimentazione dei coralli possa avvenire preferibilmente durante la notte, cioè quando la densità di zooplankton alla profondità tipica dei coralli risulta essere più alta.

Alcune specie di coralli espandono i loro tentacoli solo di notte. Per esempio alcuni studi hanno evidenziato che alcuni coralli come *Favites* sp., *Favia fava*, e *Platygyra* spp. iniziano ad espandere i tentacoli 15-45 min dopo il tramonto, raggiungendo la massima espansione 1 ora dopo il tramonto. Tuttavia, questo non può essere considerato un comportamento generalizzato; per esempio la maggior parte dei coralli della specie *Porites* espandono i propri tentacoli sia di giorno che di notte.



Figura 5 Larva di copepode

Dagli anni '60 in poi, sono stati effettuati molti studi, sia in laboratorio che in "campo", sulla capacità di catturare zooplankton da parte di decine di coralli. In alcuni casi, uno dei principali fattori coinvolti risulta essere la velocità della corrente e il tipo di cibo (*Agaricia agaricites*). In altri casi invece, è importante la morfologia del corallo. Per esempio specie con basso rapporto superficie:volume (S:V) e polipi larghi sembrano essere favorite rispetto a quelle con alto rapporto S:V e piccoli polipi. In generale, si può dire che la grandezza dei polipi di per se non è limitante per la cattura, semmai può limitare la dimensione della preda. Importanti invece possono essere i tipi di tentacoli e le nematocisti presenti. Due studi effettuati sulla risposta alimentare di 3 specie di coralli del Pacifico orientale (*Pocillopora damicornis*, *Pavona clavus* e *Pavona gigantea*) hanno dimostrato che la capacità alimentare aumentava con l'abbondanza dello zooplankton, con la profondità e la temperatura. Inoltre, tale capacità cresceva con il decrescere del rapporto S:V ed era indipendente dalla grandezza dei polipi.

Il tipo di zooplankton trovato nel contenuto intestinale dei coralli è piuttosto variegato e non sembra riflettere soltanto la disponibilità della preda. Per esempio, in *Pocillopora damicornis* (diametro dei polipi 1 mm) and *Pavona gigantea* (diametro dei polipi 3 mm) sono stati trovati principalmente isopodi, anfipodi (Figura 6) e larve zoe (lunghezza 200-400 μm) ma non copepodi, malgrado questi ultimi rappresentino non meno del 60% della comunità di zooplankton. Al contrario, è stata trovata una grande percentuale di copepodi in *Montastrea cavernosa* e *Meandrina meandrites* (diametro dei polipi ≥ 10 mm). Va considerato anche che la predazione di alcuni copepodi (specialmente *Oithona* sp) risulta difficoltosa probabilmente a causa del fatto che questi crostacei sfuggono molto più facilmente alla cattura.

Nonostante la maggior parte degli studi sia focalizzata sullo zooplankton piuttosto che sul fitoplankton, sembra che quest'ultimo sia ingerito prevalentemente dai coralli molli e non da quelli duri.

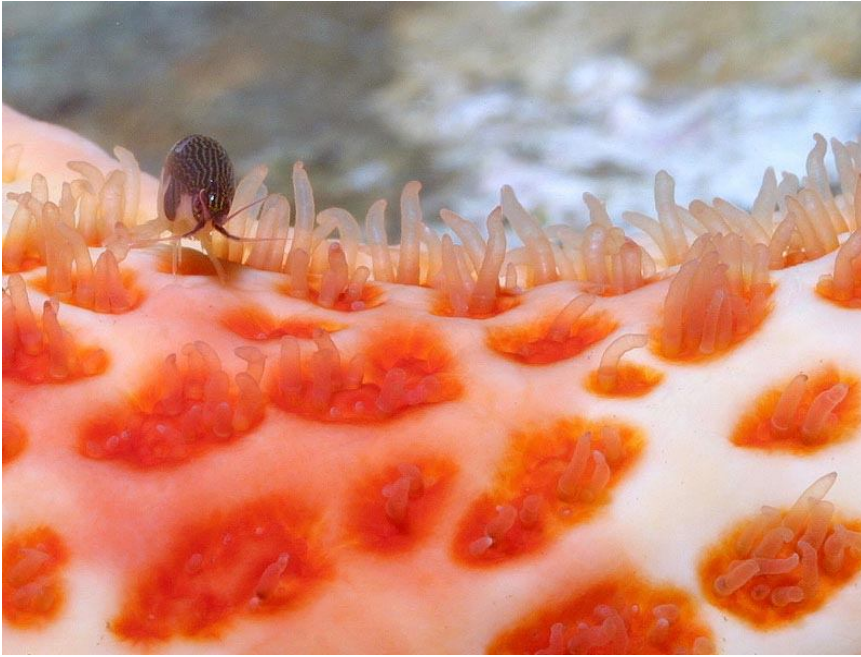


Figura 6 Un anfipode

ASSUNZIONE DEI NUTRIENTI ETEROTROFI

Il prodotto della fotosintesi delle zooxantelle trasferito ai coralli è spesso considerato un “junk food” cioè un cibo poco sano, in quanto deficiente in azoto, fosforo e carbonio, che sono essenziali per la crescita. Tali nutrienti, pertanto, debbono essere forniti dal cibo “esterno” o eterotrofo.

Assunzione di azoto organico

Un'importante sorgente di azoto è rappresentata dall'ingestione di DOM e POM, specialmente per i coralli che vivono in profondità o in acque costiere. In particolare, alcuni studi suggeriscono che l'acquisizione dei nutrienti per eterotrofia aumenta con l'aumentare della profondità, anche se questo non può essere considerato un principio generale. Le prove sperimentali della diretta assunzione di azoto dal POM sono state effettuate su alcune specie come *Siderastrea radians*, *Montastrea franksi* e *Diploria strigosa*: la quantità di azoto particolato (Particulate Nitrogen o PN) ingerito varia da 0.8 microgrammi per cm² in 1 ora (*S. radians*) fino a 13 microgrammi per cm² in 1

ora (*M. franksi*). Altri studi hanno evidenziato che l'ingestione di pico- e nanoplankton da parte di *Stylophora pistillata* fornisce azoto fino a 3.7 microgrammi per cm² in 1 ora (Figura 3).

Un'altra importante informazione è l'efficienza dell'assimilazione dell'azoto in seguito ad ingestione di differenti tipi di prede da parte dei coralli duri. È stato stimato che tale efficienza varia a seconda se il POM è finemente sospeso (80-100%) o se è depositato sul fondo (40-100%). Inoltre, è stato osservato che il POM può fornire fino al 70% dell'azoto richiesto per la crescita di *Acropora palmata* e fino al 33% di *Pocillopora damicornis*.

A parte poche eccezioni, è ormai consolidato il concetto che sia il corallo che le zooxantelle traggono beneficio dall'assunzione di azoto particolato. Questa assunzione, per esempio, è stata misurata in un corallo duro, *Oculina diffusa*, usando naupli di *Artemia salina* opportunamente "marcati". In questo studio, la comparsa di azoto nelle zooxantelle avveniva già 4 h dopo l'assunzione di cibo. Una stima sul flusso di azoto nelle zooxantelle in *Stylophora pistillata* ha suggerito che il 90% dell'azoto usato per la loro crescita sia fornito proprio dal corallo e che in condizioni particolari ("bleaching") il corallo aumenta l'assunzione eterotrofa di azoto per stimolare la crescita delle zooxantelle.

Assunzione di fosforo organico

Nella letteratura scientifica non ci sono molti lavori sull'assunzione eterotrofa del fosforo. Sorokin nel 1973 fu uno dei primi a suggerire come i coralli possano consumare fosforo organico nella forma di batterioplankton piuttosto che assorbire fosforo inorganico alle stesse concentrazioni.

Ormai è abbastanza accertato che i coralli possano assumere fosforo sotto forma di batterioplankton (circa 3 milligrammi/die) oppure meso- e micro-zooplankton e che le zooxantelle acquisiscano fosforo riciclandolo dai prodotti di scarto metabolici dell'ospite.

Assunzione di carbonio organico

E' ormai accettato che l'associazione simbiotica tra coralli e zooxantelle è fondamentale per la crescita dei coralli soprattutto in acque oligotrofiche, perché le zooxantelle trasferiscono la maggior parte dei prodotti della fotosintesi ai coralli ospiti. Il dibattito semmai si concentra su un fatto: la principale fonte di carbonio proviene dall'autotrofia o dall'eterotrofia? In realtà ci sono stime abbastanza differenti tra loro. Per esempio il contributo del carbonio eterotrofo varia da 0 al 15-35% in coralli sani fino a raggiungere il 100% in coralli che hanno subito il "bleaching". Inizialmente era stato stimato che il carbonio eterotrofo non rappresentasse una fonte significativa per coralli che vivono in acque poco profonde e molto illuminate. Altre osservazioni comunque tendono a supportare l'idea che l'eterotrofia può essere importante a tutte le profondità. E' stato calcolato infatti come l'ingestione di zooplankton rappresenti una fonte non trascurabile di carbonio per la crescita di due SPS, *Montastrea annularis* e *Porites furcata*. Tuttavia, dai pochi studi effettuati sembra che il calcolo sia sottostimato in quanto non sono state prese in

considerazione prede più piccole di 50 μm e un'alimentazione continua dovuta all'estensione dei polipi nell'arco dell'intera giornata.

Compensazione eterotrofia/autotrofia

I processi di fotosintesi (autotrofia) e la cattura delle prede (eterotrofia) sono stati considerati per lungo tempo due modalità nutrizionali indipendenti, ma ora ci sono evidenze che dimostrano come invece ci sia una stretta correlazione tra di loro. Infatti, ciascun partner dell'associazione simbiotica è in grado di usare nutrienti ottenuti sia dall'alimentazione autotrofa che da quella eterotrofa. Diversi studi hanno indagato la capacità dei coralli di spostarsi dall'autotrofia all'eterotrofia e viceversa. Alcuni autori hanno osservato che la quantità di plankton ingerito dipendeva direttamente dalla disponibilità dei prodotti fotosintetici, mentre altri autori hanno trovato che in *Oculina arbuscula* i due eventi erano indipendenti. Oggi sappiamo in realtà che la capacità dei coralli di passare da una forma all'altra dipende dalla specie. Alcuni interessanti studi hanno dimostrato che questa capacità può rappresentare un meccanismo di adattamento per fornire energia in particolari condizioni, come ad esempio in un ambiente particolarmente torbido. A questo proposito, due specie di coralli zooxantellati (*Goniastrea retiformis* e *Porites cylindrica*) sono state esposte per 2 mesi all'ombra e in presenza di POM sospeso. In queste condizioni, solo la *Goniastrea retiformis* era in grado di compensare la mancanza dei prodotti fotosintetici con una aumentata alimentazione eterotrofa, mentre *Porites cylindrica* non presentava la stessa capacità. Recenti lavori hanno mostrato chiaramente che la compensazione autotrofia/eterotrofia avviene anche con la profondità e il "bleaching". È stato osservato infatti che in assenza di zooxantelle (durante eventi di "bleaching") colonie di *Montipora capitata* aumentavano considerevolmente l'assunzione di carbonio eterotrofo, mostrando una maggiore capacità a mantenere e ripristinare le riserve energetiche (come grassi, zuccheri e proteine) rispetto a specie di coralli, come *Porites compressa*, che sono dipendenti dall'alimentazione autotrofa.

EFFETTI DELL'ETEROTROFIA SULLA FISILOGIA DEI CORALLI

L'importanza dell'autotrofia per il metabolismo dei coralli è stata ampiamente studiata durante gli ultimi trent'anni. Al contrario, solo un numero limitato di studi ha approfondito gli effetti dell'eterotrofia sulla fotosintesi, sulla respirazione e sulla crescita dei tessuti e dello scheletro dei coralli. Ciononostante, è stato chiaramente dimostrato che l'alimentazione eterotrofa induce importanti cambiamenti in molti parametri fisiologici e che sia il corallo sia le alghe simbionti rispondono rapidamente alle variazioni della disponibilità del cibo (Figura 7).

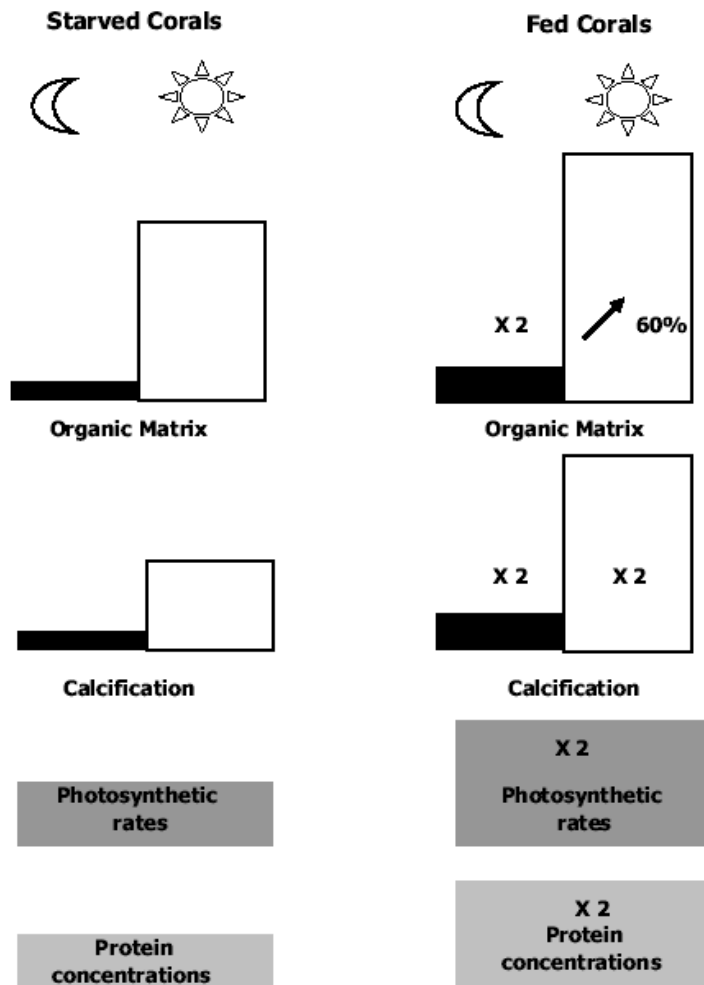


Figura 7. L'alimentazione induce importanti cambiamenti su molti parametri fisiologici in coralli duri.

I coralli alimentati (fed corals), rispetto a quelli tenuti a digiuno (starved corals), mostrano: un aumento della sintesi della matrice organica di 2 volte (al buio) e del 60% (alla luce); un aumento di 2 volte della calcificazione, dell'attività fotosintetica e della concentrazione proteica, sia alla luce che al buio.

Effetti dell'eterotrofia sui tessuti dei coralli

L'eterotrofia tende ad incrementare la concentrazione delle proteine e la neosintesi di tessuto in numerosi coralli SPS. In esperimenti di laboratorio con *Stylophora pistillata*, è stato osservato infatti un aumento della concentrazione di proteine da 2 a 8 volte in animali alimentati rispetto a quelli tenuti a digiuno. Tale incremento, accompagnato da un tessuto più spesso su ciascun calice e da una maggiore biomassa per polipo, appariva più rapido (circa dopo 3 settimane) rispetto all'incremento della crescita scheletrica, che invece cominciava ad essere significativa dopo 8 settimane.

Non solo le proteine ma anche il contenuto dei grassi (sia saturi che polinsaturi) aumentava in seguito all'alimentazione eterotrofa in coralli sani. Va sottolineato inoltre che l'accumulo di energia sotto forma di grassi è dipendente dalla luce. In condizioni di scarsa luce (bassa attività fotosintetica), infatti, l'alimentazione incrementa lo stoccaggio di grassi sia nelle zooxantelle che negli ospiti. Al contrario, sotto alti livelli di luce, l'energia lipidica fornita dall'alimentazione eterotrofa è diretta all'incremento della calcificazione del contenuto in proteine e clorofilla. Numerosi studi hanno documentato un incremento delle zooxantelle (per cm² di superficie scheletrica) in coralli alimentati. Ad esempio, colonie di *Stylophora pistillata* alimentate con

zooplankton e sottoposte in condizioni di bassa intensità di luce subivano un raddoppiamento nella concentrazione di zooxantelle rispetto ai coralli tenuti a digiuno (Figura 8).

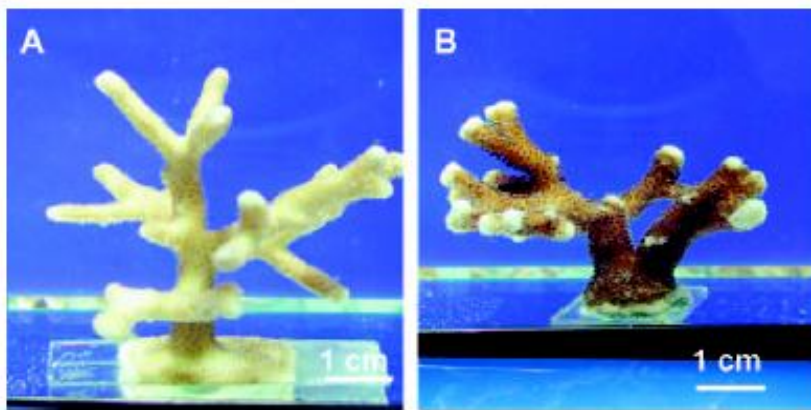


Figura 8. Differente pigmentazione di colonie di *Stylophora pistillata*.

Una talea alimentata (B), rispetto a quella tenuta a digiuno (A), mostra una maggiore pigmentazione del tessuto dovuta al simultaneo incremento di zooxantelle.

Questo effetto si accompagnava all'aumento dei tipi di zooxantelle contenute in ciascun corallo. La maggior parte dei coralli sono caratterizzati da una predominanza di un singolo tipo di alghe simbionti o dinoflagellati ("singlet", 62-70% del totale) seguiti da quelli che ne presentano due ("doublet", 28-34%), tre ("triplet", 0.7-3%) o quattro simbionti ("quadruplet", 0.4-0,7%). In coralli ben alimentati, il numero di "doublet" e "triplet" erano notevolmente incrementati rispetto a quelli tenuti a digiuno. Lo stesso effetto è stato osservato in ambiente arricchito di azoto inorganico dissolto (come ad es. nitrati ed ione ammonio).

Effetti dell'eterotrofia sulla fotosintesi

Ad un elevato apporto di nutrimento eterotrofo corrisponde un aumento della capacità fotosintetica all'interno del corallo. Questo è dovuto non solo ad un incremento della densità delle zooxantelle ma anche ad un aumento del contenuto di clorofilla per zooxantelle. Studi sperimentali in *S. pistillata* hanno evidenziato che l'alimentazione eterotrofia cambiava significativamente alcuni parametri fotosintetici. Questo non sempre corrispondeva ad un più elevato trasferimento dei prodotti fotosintetici al corallo (l'alga tratteneva per se il surplus) ma ad una migliore qualità dei prodotti trasferiti. Poiché l'apporto esterno di azoto influenza il rapporto C:N delle zooxantelle, l'alimentazione potrebbe favorire la sintesi di aminoacidi rispetto ai composto non-azotati come glucosio o glicerolo.

Effetti dell'eterotrofia sulla crescita dello scheletro

I coralli duri utilizzano la maggior parte dell'energia derivante dall'alimentazione eterotrofa per la crescita dello scheletro. La crescita può essere misurata in vari modi: (a) rapporto di estensione lineare del corallo, (b) crescita scheletrica globale che si ottiene seguendo il peso della colonia e (c)

capacità di calcificazione. Wellington fu uno dei primi nel 1982 a studiare gli effetti della luce e dell'alimentazione eterotrofa sulla crescita scheletrica di 3 tipi di coralli duri: *Pavona clavus*, *Pavona gigantea* e *Pocillopora damicornis*. Tra queste 3 specie, solo *Pavona clavus* era in grado di compensare gli effetti negativi della mancanza di luce con la presenza di zooplankton. *Pocillopora damicornis* cresceva indipendentemente dalla presenza di zooplankton mentre, *Pavona gigantea* era molto sensibile sia alla luce che all'alimentazione ma era incapace di compensare gli effetti negativi del buio con l'apporto di zooplankton. Studi più recenti effettuati in laboratorio hanno confermato che per molte specie di coralli duri l'alimentazione eterotrofa era in grado di stimolare la crescita scheletrica e tissutale, in alcuni casi anche in condizioni di buio. Solo in un caso è stato riportato un decremento dell'estensione scheletrica con l'aumentare del cibo (Grottoli 2002). In questo caso però la concentrazione di plankton usata era fino a 60 volte maggiore rispetto a quella trovata nei reef, suggerendo come una sovralimentazione eterotrofa possa generare un effetto negativo sulla crescita.

In diversi esperimenti, è stato dimostrato che l'alimentazione eterotrofa stimola di 2-3 volte la calcificazione di molti coralli duri. Ma quale può essere il meccanismo? A questo punto va ricordato che la calcificazione è un processo derivante dal deposito di calcio e carbonio inorganico nel sito di accrescimento. Il calcio, presente nell'acqua, viene trasportato attraverso il tessuto epiteliale del corallo e depositato al sito di calcificazione. Il carbonio inorganico disciolto (DIC) proviene da due sorgenti differenti: (a) come bicarbonato presente nell'acqua e trasportato per via epiteliale e (b) come CO₂ respirata. Così l'alimentazione eterotrofa potrebbe aumentare il numero di zooxantelle e di conseguenza stimolare la calcificazione attraverso il supporto di DIC dall'esterno (trasporto di molecole) o dall'interno (respirazione). Inoltre, l'alimentazione potrebbe incrementare la calcificazione indirettamente attraverso un aumento della capacità fotosintetica che a sua volta è responsabile di un maggiore apporto di calcio.

Va ricordato anche che la crescita scheletrica coinvolge almeno due differenti processi: la deposizione di carbonato di calcio e la secrezione di una matrice organica. Durante la notte, il corallo depone una matrice organica che permette la formazione di una struttura cristallina di carbonato di calcio. Questo processo è seguito, durante il giorno successivo, dalla nucleazione di nuovi cristalli con un progressivo aumento della densità scheletrica. La composizione della matrice organica, che è ritenuta fondamentale per la formazione dello scheletro, differisce notevolmente tra coralli simbiotici e asimbiotici. Si ritiene che l'alimentazione eterotrofa fornisca sia l'acido aspartico (uno dei principali componenti della matrice organica) sia l'energia necessaria per i processi metabolici e per la fotosintesi (Figura 9)

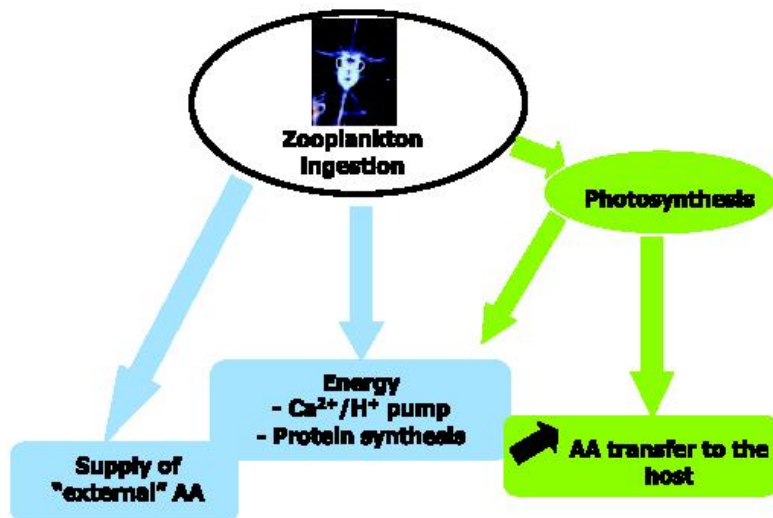


Figura 9. Ipotesi suggerita per spiegare la relazione stretta tra la calcificazione e la sintesi della matrice organica in seguito all'ingestione di zooplankton da parte dei coralli duri.

L'alimentazione eterotrofa potrebbe agire direttamente fornendo aminoacidi essenziali (AA) per la sintesi di matrice organica o fornendo energia supplementare per la sintesi delle

proteine. Un'altra possibilità è che l'alimentazione potrebbe agire indirettamente incrementando l'attività fotosintetica che a sua volta potrebbe incrementare la produzione di AA autotrofi.

CONCLUSIONI

L'allestimento ed il mantenimento dei coralli duri in condizioni di acqua povera di nutrienti sono stati spiegati in passato solamente dalla loro simbiosi con le zooxantelle che trasferiscono gran parte dei prodotti fotosintetici all'ospite (corallo). Ora noi sappiamo che i coralli sono estremamente adattabili variando le loro capacità trofiche.

Recenti studi sulla fisiologia dei coralli hanno dimostrato i coralli duri traggono grande beneficio dalla nutrizione eterotrofa. Questa alimentazione, infatti, è in grado di incrementare nettamente la densità delle zooxantelle, la fotosintesi, la calcificazione e la sintesi della matrice organica. Inoltre, gioca un ruolo fondamentale in condizioni di stress, come ad esempio durante fenomeni di "bleaching".

In conclusione, l'acquisizione di energia da parte del corallo e i relativi contributi dell'autotrofia e dell'eterotrofia sono ancora oggetto di studio e di dibattito scientifico. Una visione moderna è che i coralli duri dovrebbero essere considerati come politrofici e che la dipendenza dei coralli alla nutrizione eterotrofa varia con la specie, la profondità, l'abbondanza dello zooplankton e con le condizioni ambientali (per esempio "bleaching").

Marco Colasanti (aka marcola62)

Questo articolo è per la maggior parte tratto da una recente review

Houlbrèque F, Ferrier-Pagès C. Heterotrophy in tropical scleractinian corals. *Biol Rev Camb Philos Soc.* (2009); 84(1):1-17.

Marco Colasanti, Ph.D.
Professore ordinario di Biologia Cellulare
Dipartimento di Biologia
Università di Roma "ROMA TRE"