

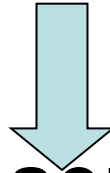
# ALCUNI ESEMPI DI ADATTAMENTO DELLA RESPIRAZIONE IN PARTICOLARI CONDIZIONI AMBIENTALI

## La respirazione degli animali della zona interditale

Zona interditale, o zona di oscillazione delle maree, è compresa tra lo strato sopralitorale mai ricoperto dalle maree ma che può essere umidificato dagli spruzzi, e lo strato infralitorale che in generale non viene mai ricoperto

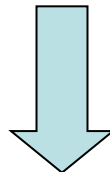
# Adattamenti respiratori

- Estuari possono diventare ipossici (ipercapnia) o iperossici (ipocapnia)
- Pochi gli animali veramente anfibi



molti sono anaerobi facoltativi

- Fanghi marini sono impermeabili ai gas



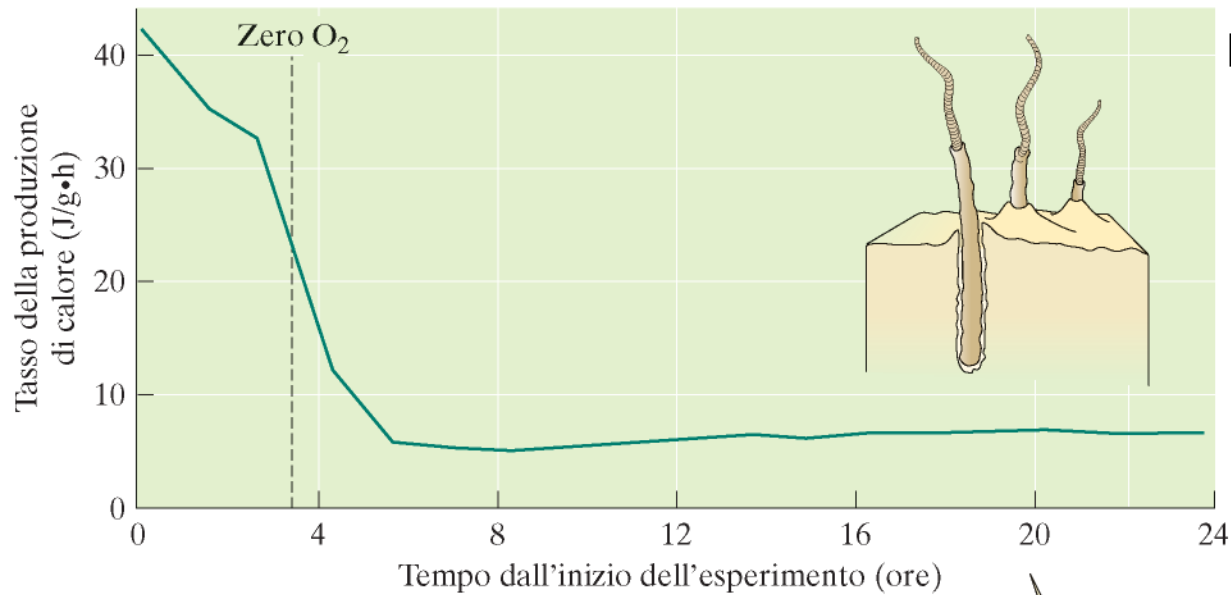
diventano neri e anossici

# Respirazione aerobica

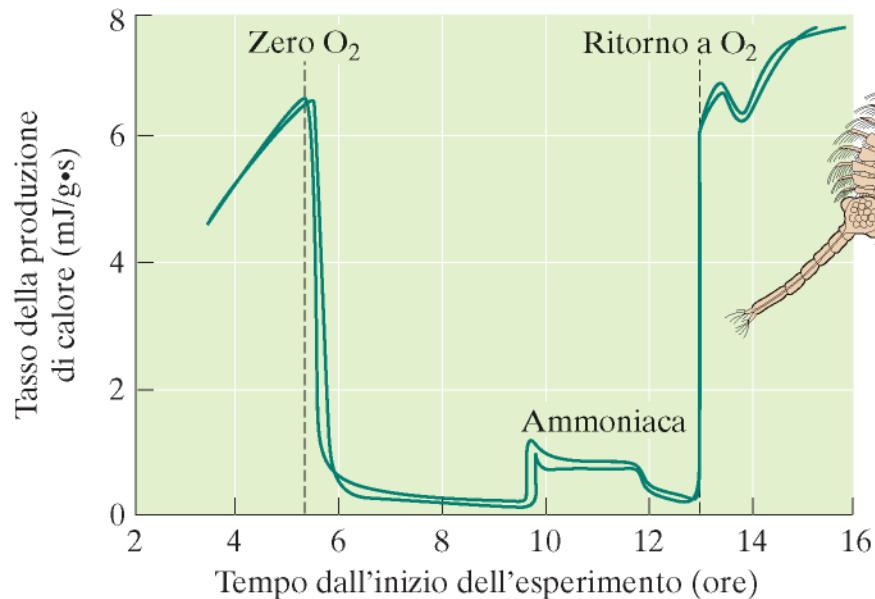
Se l'O<sub>2</sub> è disponibile:

- **Conformi**: riduzione metabolismo e/o graduale aumento dei meccanismi anaerobici, all'interno dello stesso genere sia organismi regolatori che conformi
- **Regolatori**. Varietà di meccanismi: variazione della frequenza o della intensità della ventilazione, variazione della frequenza cardiaca, uso di pigmenti (tolleranti ai solfuri), uso di una riserva temporanea di O<sub>2</sub> (riserva d'H<sub>2</sub>O sfruttabili anche per il bilancio idrico)

(a) *Tubifex*, verme anellide acquatico



(b) Embrioni di *Artemia*, crostaceo delle saline



# Le risposte a una riduzione dell'afflusso di ossigeno dall'ambiente

Gli invertebrati adattati a vivere senza O<sub>2</sub> producono raramente acido lattico e di solito ricorrono a vie cataboliche anaerobiche molto più complesse della glicolisi, da cui derivano tutta una serie di prodotti, spesso adatti all'escrezione. Anche se la depressione metabolica non è universale, è sempre più nota come parte di una sequenza di risposte che gli animali mettono in atto quando l'afflusso di ossigeno diminuisce.

Entrambi i tipi di animale entrano in stato di depressione metabolica fissa quando non hanno accesso all'ossigeno.

# Respirazione aerobica

- **Alternanza delle sorgenti di ossigeno.**  
Respirazione bimodale: animali a respirazione acquatica esposti all'aria (superfici respiratorie accessorie, problema correlato della variazione dell'equilibrio acido-base, “polmoni” invaginati all'interno delle camere branchiali, aree membranose vascolarizzate sulla superficie esterna dei segmenti degli arti); animali a respirazione aerea in H<sub>2</sub>O

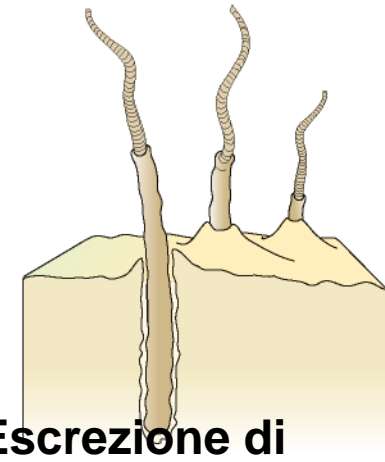
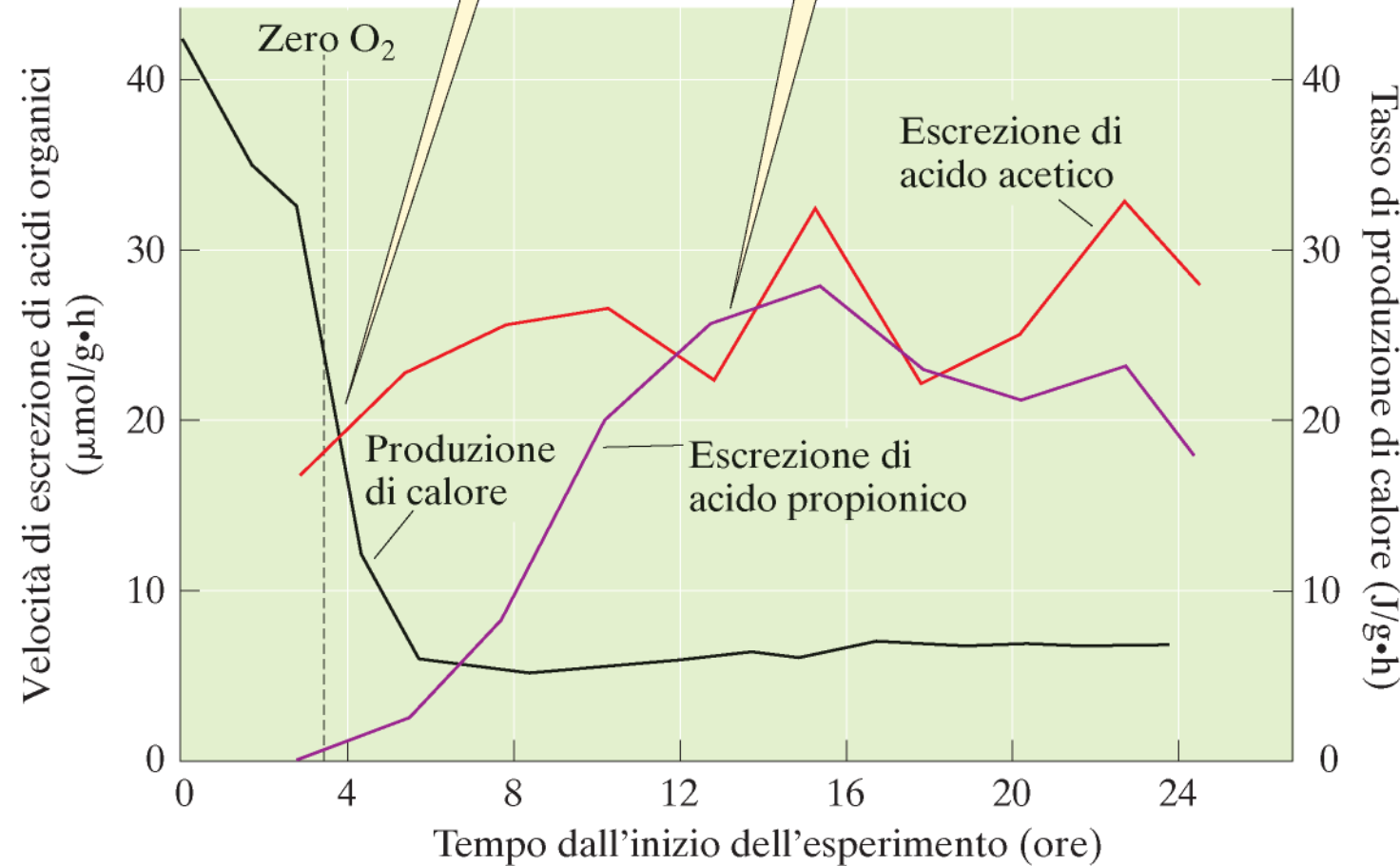
# Metabolismo anaerobico

- La LDH è sostituita da analoghi enzimi immino deidrogenasici
- Metabolismo ridotto
- Bivalvi e altri molluschi resistenti all'anossia: hanno buone difese antiossidanti utilizzate durante la fase di recupero
- I carbonati delle loro conchiglie agiscono da tamponi per i prodotti finali acidi dell'anaerobiosi
- Ristabilimento veloce delle condizioni cellulari normossiche richiede energia attraverso un aumento temporaneo del consumo di  $O_2$

# I meccanismi di anaerobiosi negli invertebrati

In assenza di  $O_2$  la produzione di calore scende a un livello basso, a indicare una depressione metabolica.

Simultaneamente il verme comincia a usare di più le vie di sintesi anaerobica dell'ATP, che producono acido propionico e acido acetico, eliminando poi questi prodotti nell'acqua.



**Escrezione di prodotti dell'anaerobiosi, escreti da vermi *Tubifex* soggetti ad anossia.**

Questi vermi conservano un livello basso, ma costante, di metabolismo anaerobico anche quando dispongono di  $O_2$ .

# *La respirazione degli animali della zona interditale*

Diverse strategie non esclusive durante la bassa marea:

1. Utilizzo dell'O<sub>2</sub> dell'aria
2. Capacità di estrarre quantità sempre + ridotte dell'O<sub>2</sub> presente nel mezzo acquatico che non si rinnova
3. ↓ delle attività metaboliche di O<sub>2</sub> → ↓ richieste
4. Ricorso a vie metaboliche anaerobiche



1. Necessarie strutture respiratorie specifiche.  
Esempi:

- Alcuni anfipodi respirazione cost aerea, con branchie o pleopodi a pareti + rigide
- Nelle littorine la cavità palleale funge da polmone e le branchie presentano diversi gradi di regressione
- Patelle respirano aria per mezzo di pseudobranchie palleali e consumano -  $O_2$

2. Esempi:

- Nei balani e mitili le valve si socchiudono quando l'aria è satura di vapore acqueo e gli scambi attraverso i tegumenti
- Il granchio verde fa circolare aria nella camera branchiale che contiene tracce di  $H_2O$

3-4. L'arenicola, dopo aver utilizzato l'O<sub>2</sub> dell'H<sub>2</sub>O contenuta nella sua galleria e quello legato al suo abbondante pigmento respiratorio, nei primi 30':

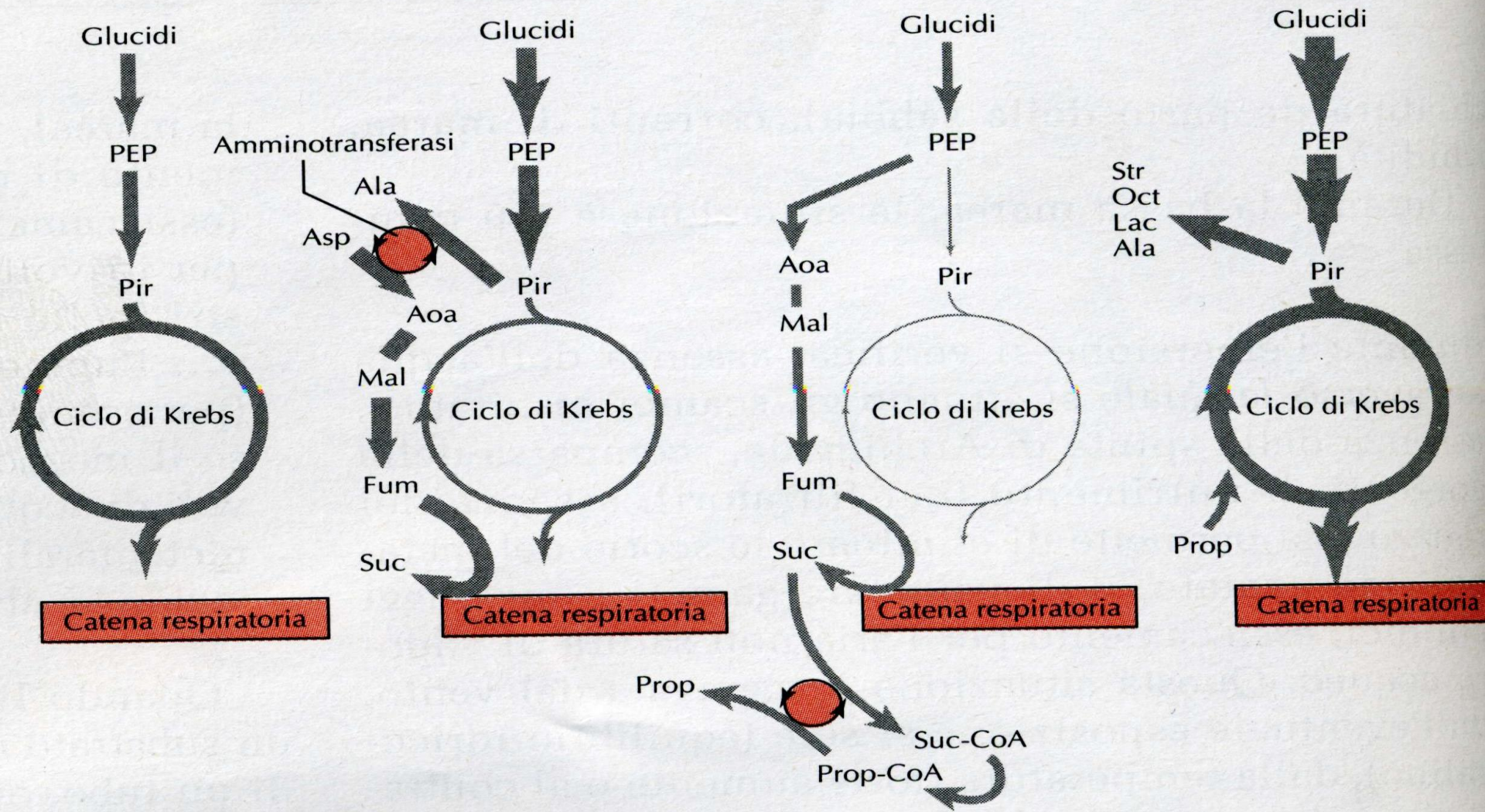
- Utilizza riserve di glicogeno e/o aspartato e formazione di sottoprodotti acidi (no acido lattico, ma acetico, propionico o succinico) che sono eliminati durante l'alta marea.
- Le attività si riducono al min, compresa la circolazione
- Analogamente altri policheti, lamellibranchi perforatori e mitili
- Adattamenti che permettono di limitare l'acidosi: escrezione immediata, presenza pigmento respiratorio, solubilizzazione carbonati della conchiglia, potere tampone emolinfa bivalvi

Animale immerso

Inizio dell'emersione

Emergenza prolungata

Recupero dopo l'emersione



# Risposte fisiologiche dei pesci di estuario alla variabilità dell'O<sub>2</sub> disciolto

- I cicli dell'OD negli estuari possono avere un range dall'anossia a vari livelli di supersaturazione (200-300%)
- Il metabolismo aerobico causa la formazione di danno da ROS, un processo che aumenta con alto o basso OD
- I pesci possono generare difese fisiologiche (cioè enzimi antiossidanti) contro i ROS

- Cicli diurni di OD sono grandemente guidati dalla fotosintesi delle piante acquatiche
- Questi cicli regolari possono accadere su ampia scala temporale e spaziale
- L'eutrofizzazione che aumenta in molti estuari, portando ad un aumento della biomassa delle piante, può essere un sistema che forza i sistemi verso fluttuazioni + estreme di OD
- Le difese chimiche (concentrazione di antiossidanti) e/o danno ossidativo sono significativamente > nei pesci che vivono negli estuari
- Tali risposte indicano stress fisiologico e ambientale

- Questi enzimi non rispondono allo stesso modo ai fattori intrinseci ed estrinseci
- Le loro attività sembrano essere correlate con la posizione filogenetica (biota + ancestrali mostrano < attività)
- Le attività possono variare con la stagione, l'età (> attività nei pesci + giovani), T, pH, tipo di tessuto (il fegato generalmente mostra > attività), dieta, ambiente chimico, richiesta di OD o livello di attività (attività alta o richiesta di OD alta correlano con attività enzimatica >) e OD ambientale (alto OD porta a > ROS e > attività enzimatica)

- Gli estuari sono altamente variabili e gli organismi che li frequentano sono adattati ad avere successo nonostante l'estrema variabilità ambientale
- Le specie possono essere tolleranti a condizioni di basso OD
- Non evitano l'ipossia, ma costi fisiologici < quando occupano aree ipossiche
- Numerosi pesci d'estuario (ipossia, iperossia, inquinamento) hanno difese interne contro il danno da ROS, che possono essere numerosi meccanismi fisiologici usati per diminuire i costi
- Aumento di eutrofizzazione e/o inquinamento può essere causa di ulteriore stress per il quale gli organismi non sono preparati
- Tali stress possono non avere ovvi risultati (cambiamenti nella crescita), ma possono essere sottili ed esibiti solo per mezzo di varie espressioni fisiologiche sub-letali

# Conclusioni

- Ogni organismo ha la sua nicchia definita in maniera molto precisa, spesso all'interno di un habitat con zonazione verticale
- Gli individui di una specie in aree differenti di una costa fortemente suddivisa in zone possono operare con strategie fisiologiche e biologiche molto diverse



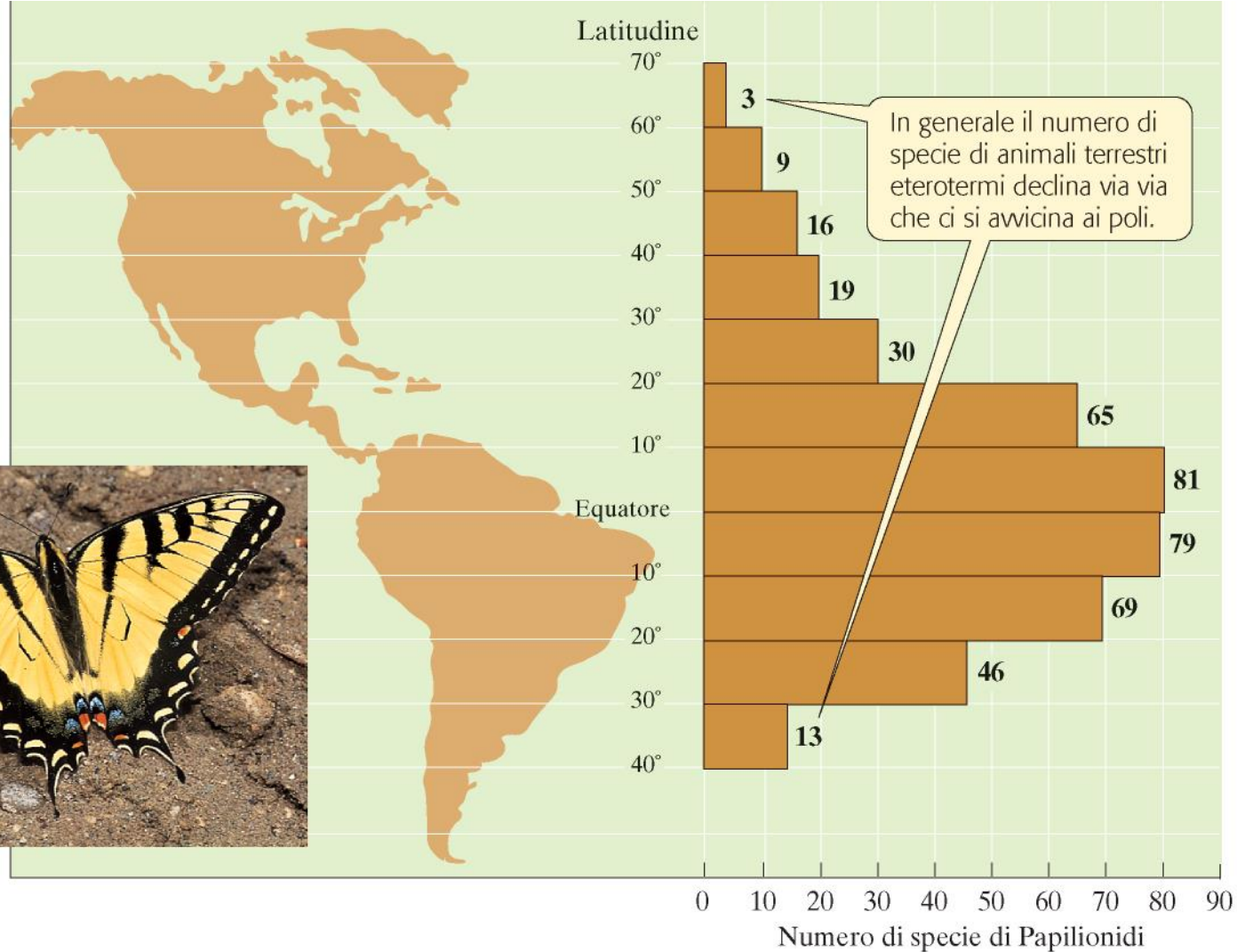
# Conclusioni

- La zonazione tra le specie è causata dalle interazioni altamente variabili tra la tolleranza fisiologica a disidratazione, stress termico, congelamento, privazione di O<sub>2</sub> e riduzione del tempo a disposizione per alimentarsi, predazione differenziata
- I limiti alla distribuzione e al successo delle specie nei sistemi di H<sub>2</sub>O salmastra sono regolati da un insieme di fattori intrinseci e di interazioni biotiche
- Evoluzione convergente in questi ambienti di confine

# La vita terrestre

La biodiversità animale terrestre declina all'aumentare della latitudine dalla zona temperata verso i poli, a indicare che gli ambienti terrestri freddissimi sono luoghi poco ospitali per gli animali, per quanto capaci di evolvere adattamenti.

La farfalla tigre canadese (*Papilio glaucus*, o *canadensis*) è una delle specie che vivono più lontano dall'equatore.



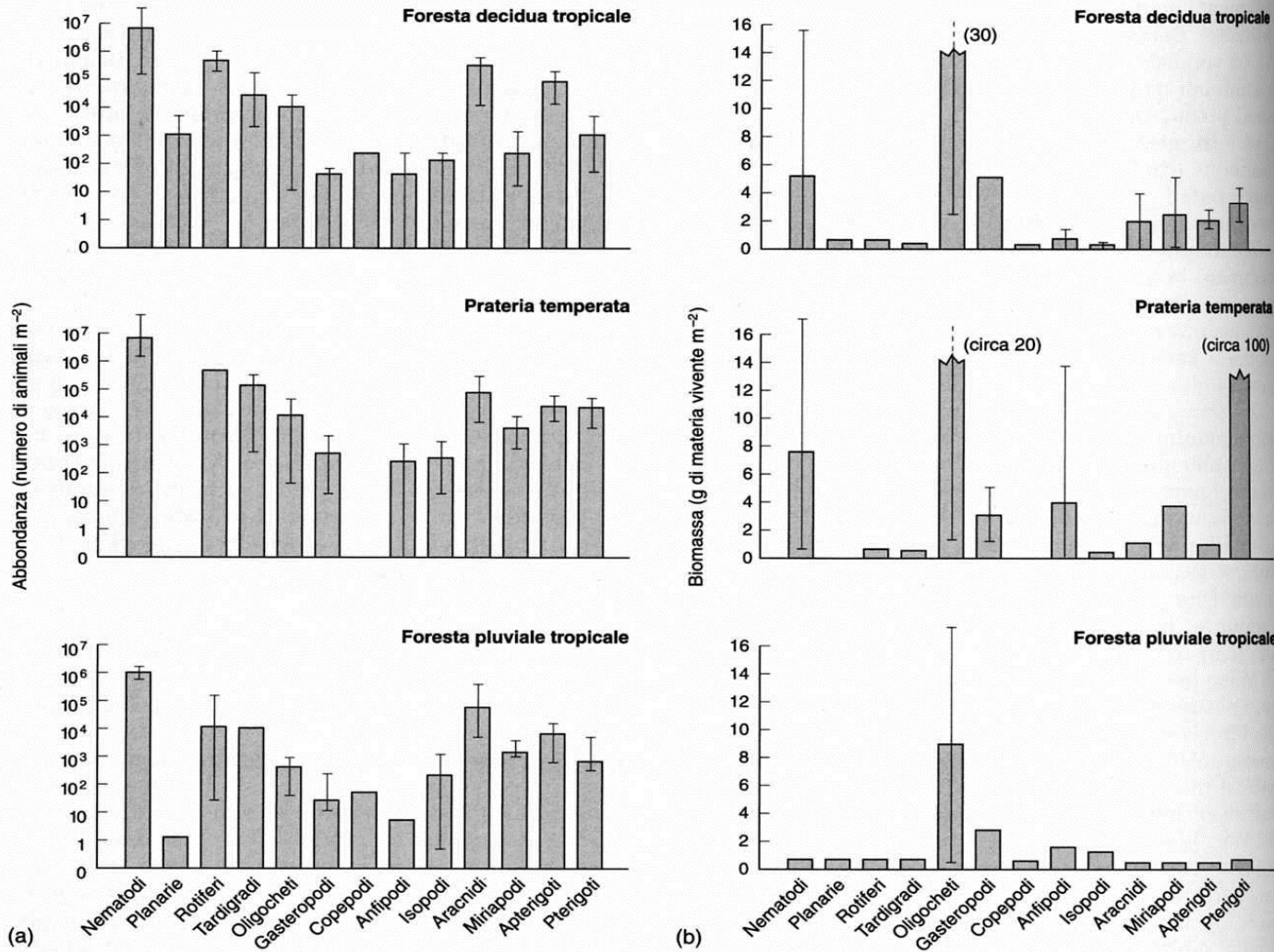


Figura 13.6. (a) Abbondanza e (b) biomassa degli animali presenti nel suolo nei biomi temperati e tropicali; notare che i vermi terricoli e gli insetti alati possono uscire dalla scala in termini di bio-

massa. Le barre degli errori sono  $\pm 1$  errore standard; i numeri sopra le barre mostrano i valori fuori scala. (Adattato da LITTLE 1990; cortesia della Cambridge University Press).

**Il successo degli animali negli habitat terrestri.** Gruppi differenti di animali hanno un successo molto diverso nei vari habitat terrestri. Diversità di specie: è difficile distinguere tra l'effetto dell'ecosistema e della latitudine, in quanto verso i poli il n° delle specie ↓ in tutti i taxa. Effetti + chiari prendendo in considerazione l'abbondanza e la biomassa.

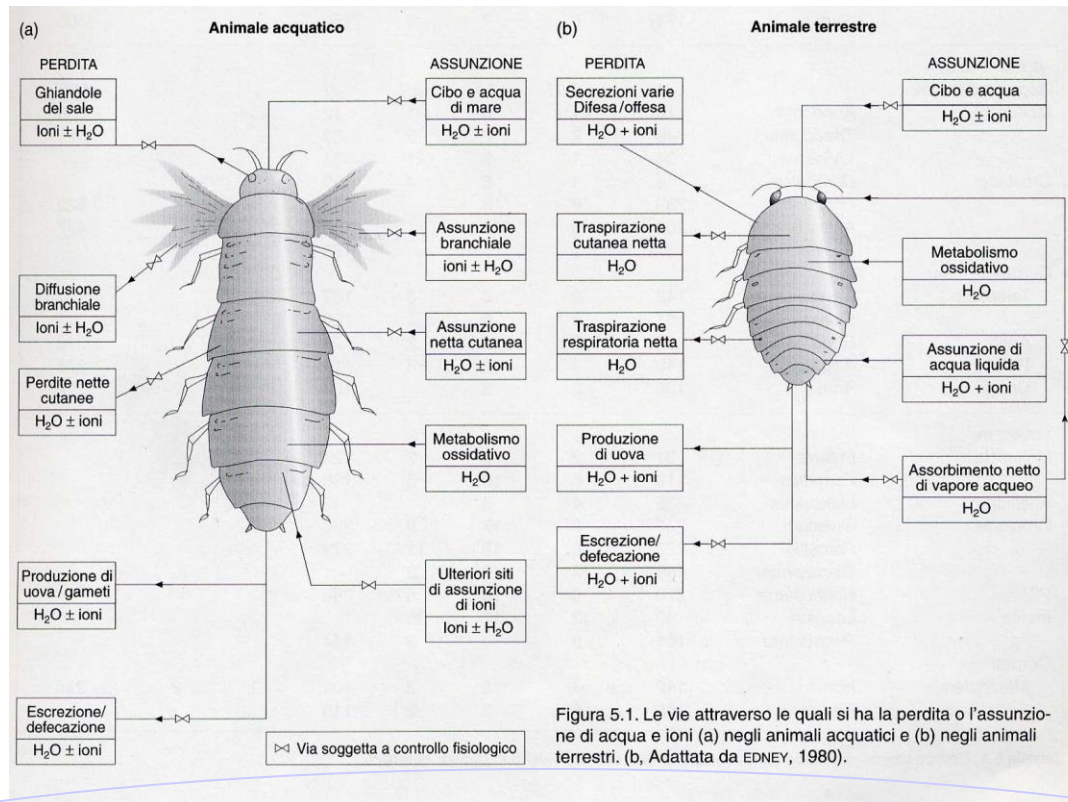
1. Dominano i piccoli animali interstiziali e criptici. Le comunità di invertebrati terricoli sono correlate al tipo di vegetazione

2. La > massa corporea degli oligocheti rende dominanti questi animali. Eccezione acari nelle foreste conifere e insetti pterigoti nella praterie temperate

<b>Gruppo animale</b>	<b>Numero di specie terrestri</b>
Platelminti (vermi piatti tricladi)	500
Nemertini	20
Gasteropodi prosobranchi	4 000
Gasteropodi polmonati	20 500
Oligocheti	2 000
Onicofori	70
Crostacei isopodi	1 000
Crostacei anfipodi	50
Crostacei decapodi	>50
Aracnidi	>65 000
Miriapodi	11 000
Insetti	5 ÷ 30 milioni
Anfibi	2 000
Rettili	5 000
Uccelli	9 000
Mammiferi	4 000

Tabella 13.4. Stima del numero di specie terrestri dei principali gruppi animali.

# Negli animali terrestri il tegumento e il sistema respiratorio servono solamente come vie di eliminazione di acqua e ioni no di assunzione



**Perdite:** feci, urina, ferite, muta, mucillagini, muco, saliva, liquidi di difesa o tossine

**Produzione:** processi metabolici ossidativi interni, sottoprodotto, ma importante in condizioni estreme

Gruppo animale	Perdita di acqua tollerata (%)
Verme piatto ( <i>Bipalium</i> )	>50
Verme terricolo ( <i>Lumbricus</i> )	70÷75
Chiocciola ( <i>Helix</i> )	50
Lumaca priva di conchiglia ( <i>Limax</i> )	80
Granchio ( <i>Gecarcinus</i> )	15÷18
Bruco ( <i>Manduca</i> )	50
Coleottero ( <i>Coccinella</i> )	35
Mosca ( <i>Eristalis</i> )	40
Rane	28÷45
Uccelli	5÷10
Mammiferi	10÷12
Cammello	25÷30

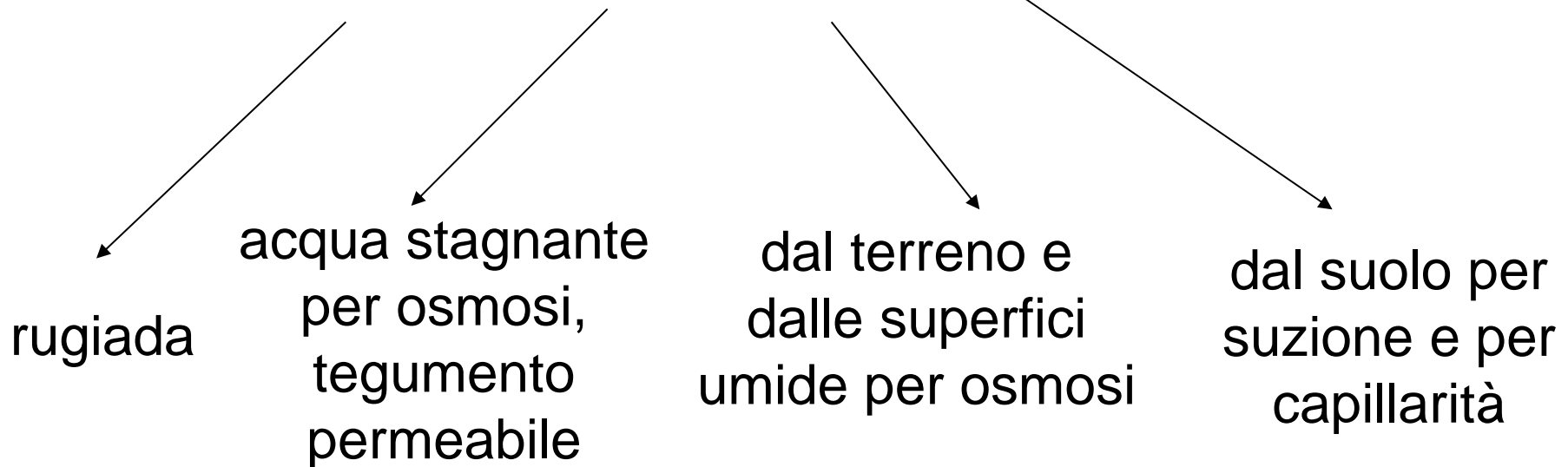
Tabella 13.5. Tolleranza alla perdita di acqua degli animali terrestri delle zone temperate.

**Bilancio ionico e osmotico.** Molti animali criptozoici e idrofili sono abbastanza intolleranti, specialmente se di piccola dimensione. Gli animali igrofili (vermi terricoli, lumache e chioccioline) possono spesso sopportare sino al 40-80% di perdita di H<sub>2</sub>O. Molti insetti terrestri che vivono in habitat temperati sopravvivono a perdite di H<sub>2</sub>O del 30-50%, mentre gli anuri possono sopravvivere negli stessi ambienti con perdite fino al 30%. La > parte degli uccelli e dei mammiferi terrestri, sebbene xerofila, non può sopravvivere a perdite d'H<sub>2</sub>O > al 5÷10%; il cammello fa eccezione, in quanto tollera riduzioni del 30%.

# Regolazione terrestre e assunzione di acqua

Tre vie per assumere acqua:

1. Produzione acqua metabolica
2. Assunzione acqua liquida



3. Assunzione acqua in forma di vapore <sup>24</sup>

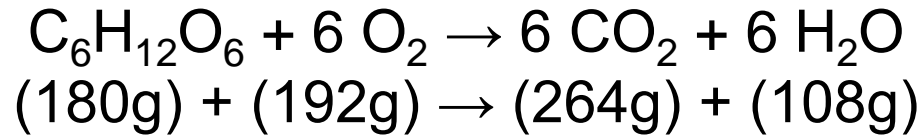


# Assunzione di acqua

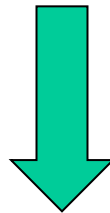
- **Acqua metabolica:** per piccoli animali xerici rappresenta la > parte del bilancio idrico. Regolazione: negli animali con respirazione semplice di tipo diffusivo viene ingerita una > quantità di cibo alle basse umidità
- **Cibo e acqua:** contenuto acqua variabile negli erbivori e negli animali che si nutrono di sangue o nettare. La natura del cibo influenza anche i problemi di salinità. Sistemi sofisticati per regolare la scelta del cibo, mediati da chemocettori

# *Acqua metabolica*

- Si forma quando brucia materiale organico
- Per il glu la reazione di ossidazione è:



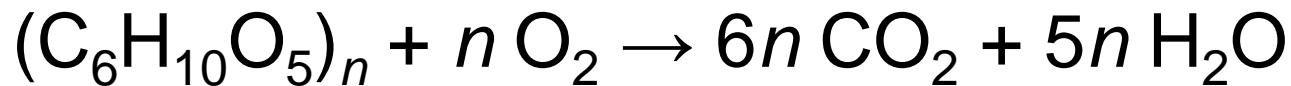
Nella reazione complessiva si può considerare che l'H<sub>2</sub>O sia formata dall'ossidazione dell'H (0,6 g H<sub>2</sub>O/g glu)



Nell'ossidazione del cibo, la quantità di H<sub>2</sub>O dipende dalla quantità di H presente negli alimenti in questione

# *Acqua metabolica*

- Nel metabolismo di altri carboidrati, quali polisaccaridi e amido, si forma un po' meno H<sub>2</sub>O a causa del minor contenuto di H
- L'ossidazione dell'amido, per es. è:



- In questo caso la quantità di H<sub>2</sub>O formata nell'ossidazione è 0,56 g/g di amido metabolizzato

# Quantità di H<sub>2</sub>O formata nell'ossidazione di vari alimenti

Alimenti	H <sub>2</sub> O formata (g H <sub>2</sub> O g <sup>-1</sup> cibo)	Energia metabolica (kcal g <sup>-1</sup> )	H <sub>2</sub> O formata (g H <sub>2</sub> O kcal <sup>-1</sup> )
Amido	0,56	4,2	0,13
Grassi	1,07	9,4	0,11
Proteine (escrezione urea)	0,39	4,3	0,09
Proteine (escrezione acido urico)	0,50	4,4	0,11

# *Acqua metabolica*

- L'ossidazione dei grassi dà + H<sub>2</sub>O metabolica di quella ottenuta dai carboidrati
- Varia con la composizione dei grassi e con il grado di saturazione degli acidi grassi
- I grassi danno + energia
- Un animale usa – della metà della quantità di grassi



La quantità di H<sub>2</sub>O metabolica formata, in relazione al tasso metabolico, è + favorevole per l'amido che per i grassi

# *Acqua metabolica*

- Il metabolismo delle proteine è + complesso
- L'urea ( $\text{CH}_4\text{ON}_2$ ) contiene 2 atomi di H/atomo N
- L'acido urico ( $\text{C}_5\text{H}_4\text{O}_3\text{N}_4$ ) contiene solo 1 H/atomo N

# Osmoliti e regolazione genica

- Osmosi e regolazione volume cellulare tra i processi + importanti
- Le cellule della > parte degli organismi soggetti a elevato stress osmotico accumulano soluti organici, o **osmoliti** organici, per mantenere cost il volume
- L'NaCl a elevati livelli intracellulari altera le proteine

# Osmoliti e regolazione genica

- I reni dei mammiferi, le alghe, gli animali marini, accumulano elevati livelli di polialcoli, (**sorbitolo e mioinositolo**), di a.a. solforati (**taurina**) e di metilammine (**betaina e glicerofosforilcolina GPC**)
- Le concentrazioni totali di questi soluti sono regolate in modo da corrispondere alla pressione osmotica



# Osmoliti e regolazione genica

Perché i polialcoli, la taurina e le metilammine sono utilizzati come osmoliti?

- Sono compatibili con le macromolecole cellulari
- Possono accumularsi in un ampio intervallo di concentrazioni senza rappresentare un pericolo per le funzioni delle proteine
- Le metilammine stabilizzano le proteine
- L'urea è un denaturante delle proteine, ma, essendo altamente permeabile attraverso la membrana cellulare, si equilibra tra l'interno e l'esterno
- Il GPC, che svolge la funzione di osmolita nei reni dei mammiferi, e il TMAO, metilammina nei pesci cartilaginei, proteggono le proteine dagli effetti nocivi dell'urea

# Osmoliti e regolazione genica

In che modo le cellule esposte a elevati livelli di NaCl extracellulare regolano l'accumulo di osmoliti?

- Il sorbitolo è prodotto dal glu in una reazione catalizzata dall'**aldoso-reduttasi (AR)**
- La betaina e il mioinositolo sono introdotti dai liquidi extracellulari tramite proteine di membrana, *trasportatore betaina/acido gamma amminobutirrico (BGT1)* e *trasportatore sodio-dipendente per il mioinositolo (SMIT)*
- Condizioni di stress osmotico portano all'attivazione di geni per AR, BGT1 e SMIT
- Questi geni sono regolati da un promotore comune, **elemento di risposta osmotica (ORE)** o ***enhancer di tonicità (TonE)***

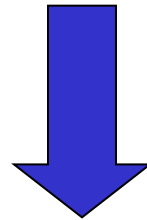
# Osmoliti e regolazione genica

- Sequenza simile presente nella regione del promotore del gene per l'**ossitocina (OT)**
- OT sopprime la fame di sale
- **Proteina legante ORE (ORE-BP, *ORE-binding protein*)** o **TonE (TonE-BP, *TonE-binding protein*)** è un fattore di trascrizione che si lega alle sequenze ORE e TonE
- Probabilmente attiva la trascrizione simultanea di tutti i geni coinvolti nell'accumulo di osmoliti
- Le proteine ORE-BP sono presenti nel citoplasma in condizioni di bassa pressione osmotica, ma si spostano rapidamente nel nucleo in condizioni di elevata pressione osmotica

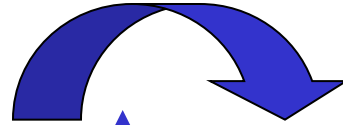
# Cambiamenti a breve termine

Comportamento enzima modulato in maniera –  
diretta:

La [ionica] intracellulare cambia al variare della T

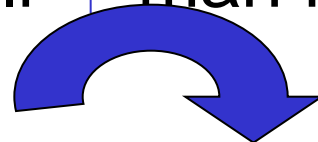


pH e [K] possono alterare attività enzimatica



pH cellula animali

man mano che la T si ↓



stabilizzazione strutture proteiche

Anche soluti a basso PM come trealosio stabilizzano

Esempio: Insetti tolleranti al freddo:  
Ormone si lega a recettori di membrana nelle cellule dei corpi  
grassi

Livelli intracellulari di cAMP e  $\text{Ca}^{++}$  ↑

Attivata cascata di reazioni cui partecipano diverse protein  
chinasi

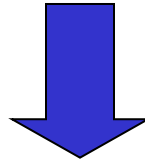
Fosforilasi *b* attivata a fosforilasi *a*

Demolizione quantità > di glicogeno

Sintesi molecole crioprotettive

# Cambiamenti a medio termine o acclimatativi

- Per tempi di giorni e settimane, il cambiamento di T influisce tramite effetti sulla sintesi e degradazione degli enzimi
- La > parte di enzimi esiste sotto forma di una varietà di isozimi (piccole differenze nelle proprietà cinetiche)



alterazione destino metaboliti, no velocità  
globale reazione

# Cambiamenti a lungo termine o evolutivi

- Meccanismi simili a quelli dei cambiamenti acclimatativi [enzimatiche] → ↑
- Esempio: Velocità consumo ossigeno dei mitocondri dei pesci antartici è bassa, ma [mitocondri] elevata (30-60% volume fibra muscoli rossi)
- Variazioni genotipiche sequenze e strutture enzimatiche

# Induzione delle proteine dello stress da parte delle variazioni di temperatura

- HSP60, 70, 90, 100 predominano negli animali
- HSP10, 27 e ubiquitina nelle piante
- Struttura e modalità d'azione conservata in tutto il regno animale
- Indotte da: ipossia e iperossia, shock osmotico, cambiamento pH, alcoli, radiazioni ionizzanti, metalli pesanti, tossine e ROS



- Meccanismo d'azione come “assistenza molecolare” (chaperonine)
- Proteine normalmente ripiegate nella configurazione spaziale terziaria
- Non ripiegate durante i primi stadi della sintesi, trasporto intracellulare attraverso le membrane, in risposta a vari tipi di stress
- Successivamente possono ripiegarsi in modo errato e interagire con altre componenti cellulari (altre proteine non ripiegate rendendole inutilizzabili)
- Chaperonine utilizzate per limitare queste interazioni, in quanto riconoscono e si legano ai gruppi laterali esposti delle proteine non ripiegate
- Quando necessario, la chaperonina può rilasciare la proteina per permetterne un ripiegamento corretto
- HSF = fattore shock da calore, rilevatore citoplasmatico, mediatore, da monomero a trimero vs nucleo, si lega al promotore