

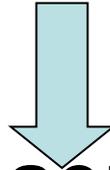
ALCUNI ESEMPI DI ADATTAMENTO DELLA RESPIRAZIONE IN PARTICOLARI CONDIZIONI AMBIENTALI

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

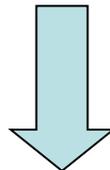
Adattamenti respiratori

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



molti sono anaerobi facoltativi

- Fanghi marini sono impermeabili ai gas



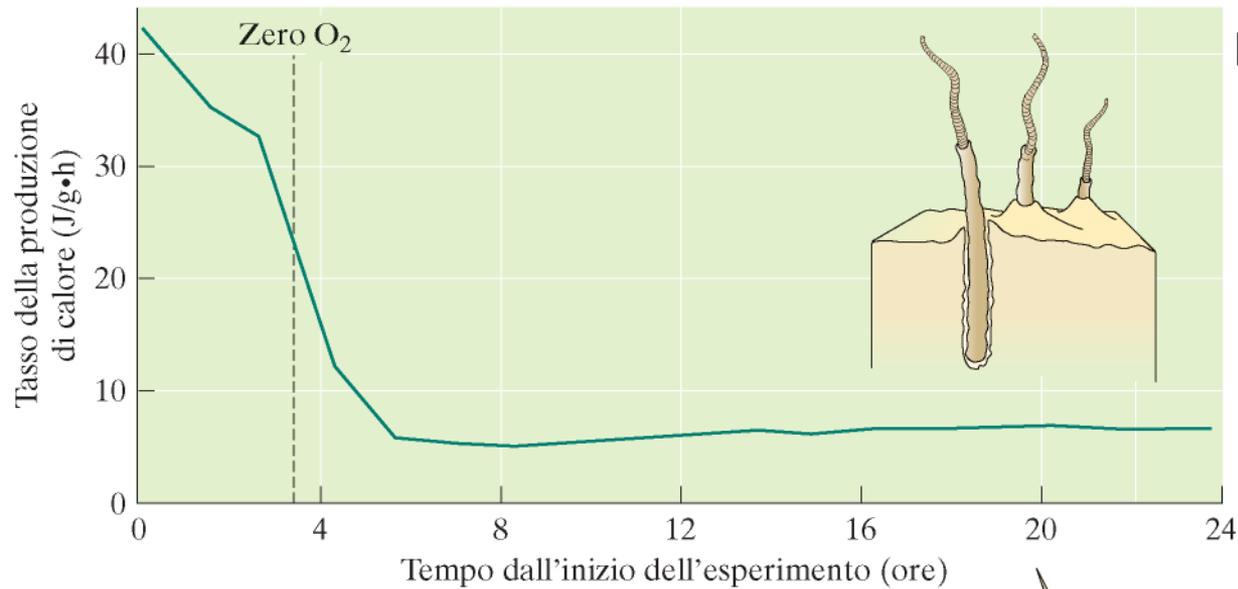
diventano neri e anossici

Respirazione aerobica

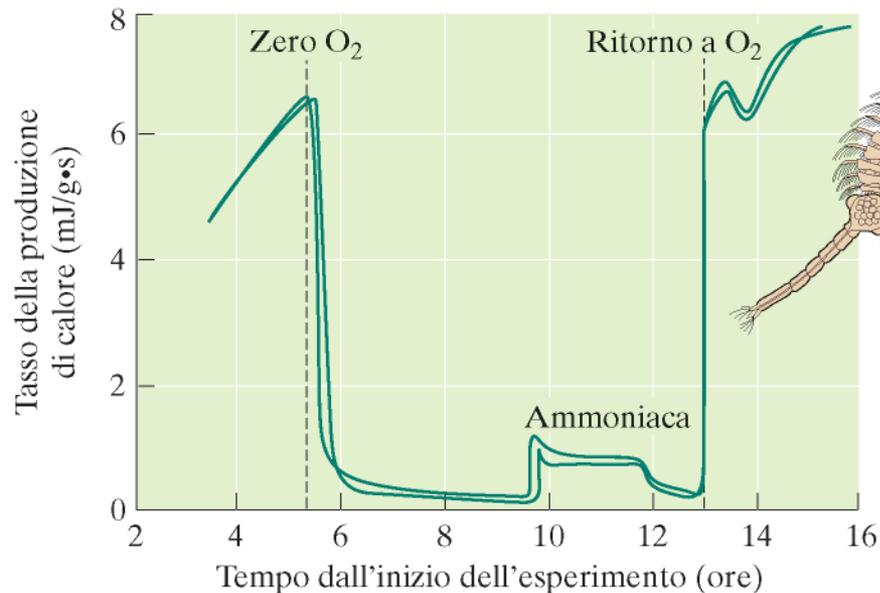
Se l'O₂ è disponibile:

- **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 O₂ (riserva d'H₂O 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_2 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 H₂O

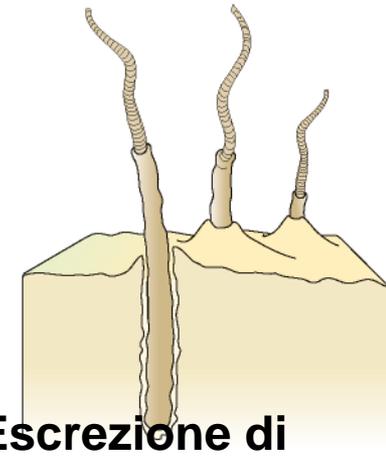
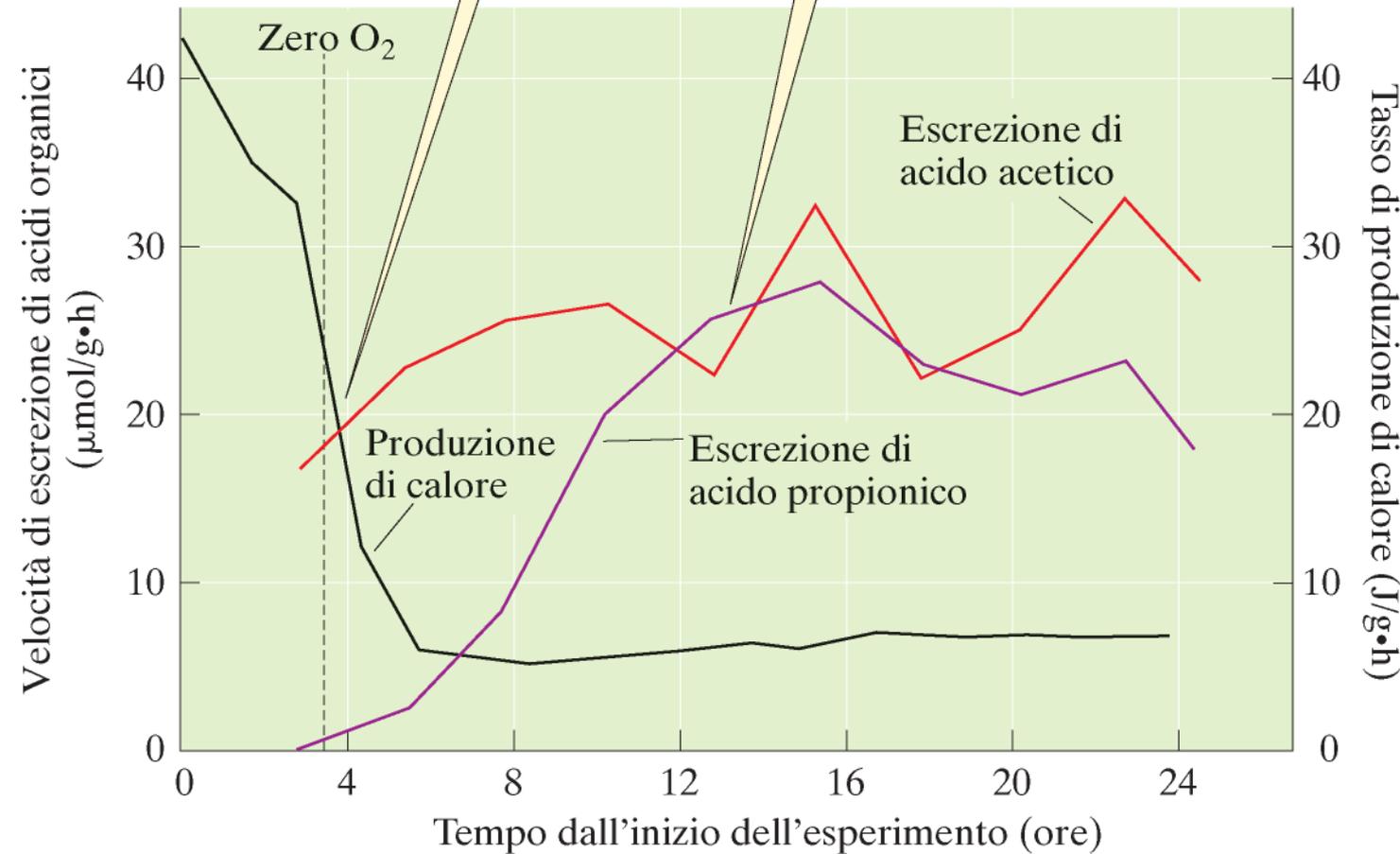
Metabolismo anaerobico

- 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 O₂

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'O₂ dell'aria
2. Capacità di estrarre quantità sempre + ridotte dell'O₂ presente nel mezzo acquatico che non si rinnova
3. ↓ delle attività metaboliche di O₂ → ↓ 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'O₂ dell'H₂O contenuta nella sua galleria e quello legato al suo abbondante pigmento respiratorio, nei primi 30':

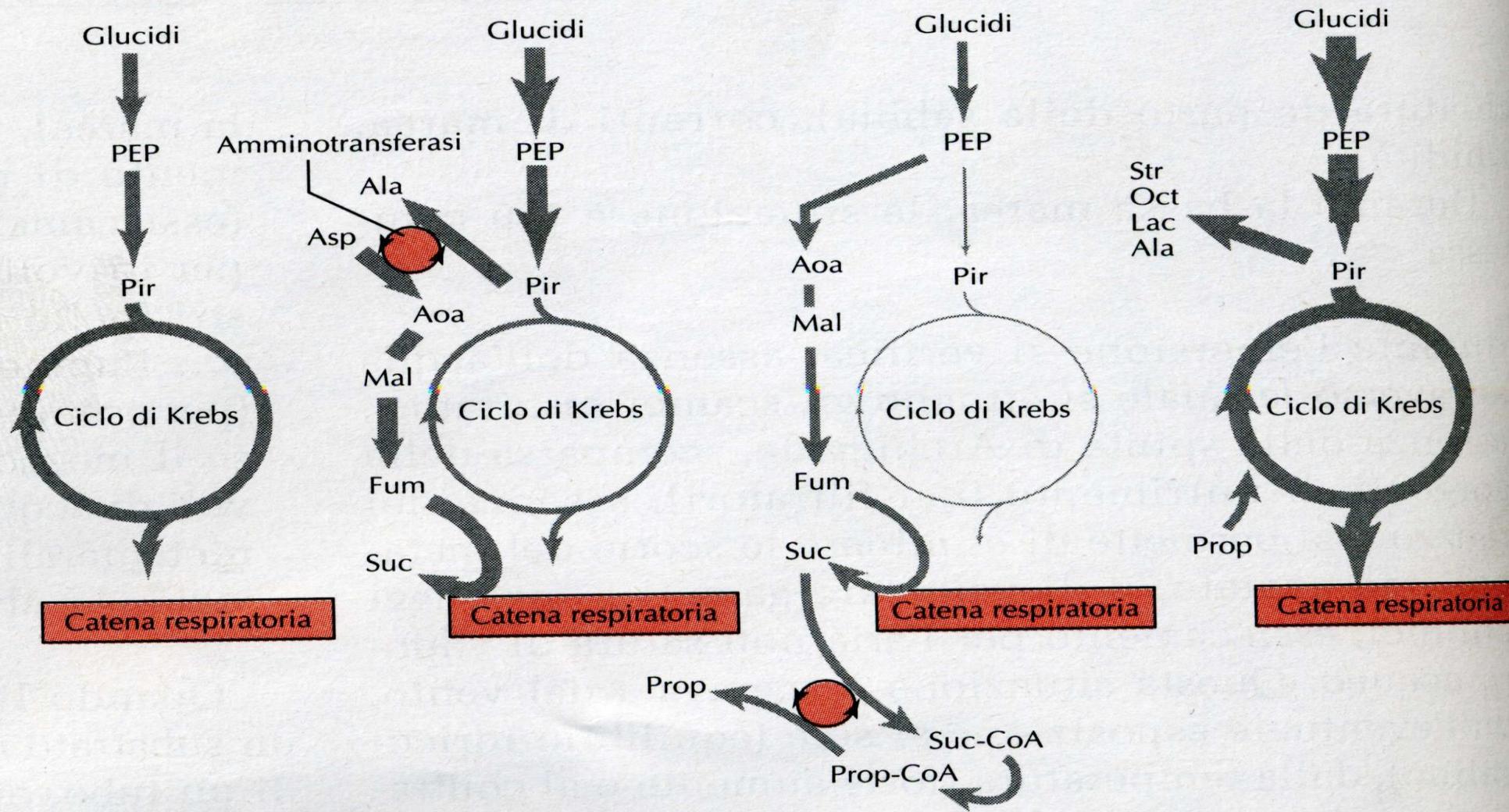
- Utilizza riserve di glicogeno e/o aspartato e formazione di sottoprodotti acidi (no acido lattico, ma acetico, propionico o succinico) che sono eliminati durante l'alta marea.
- Le attività si riducono al min, compresa la circolazione
- Analogamente altri policheti, lamellibranchi perforatori e mitili
- 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'O₂ 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

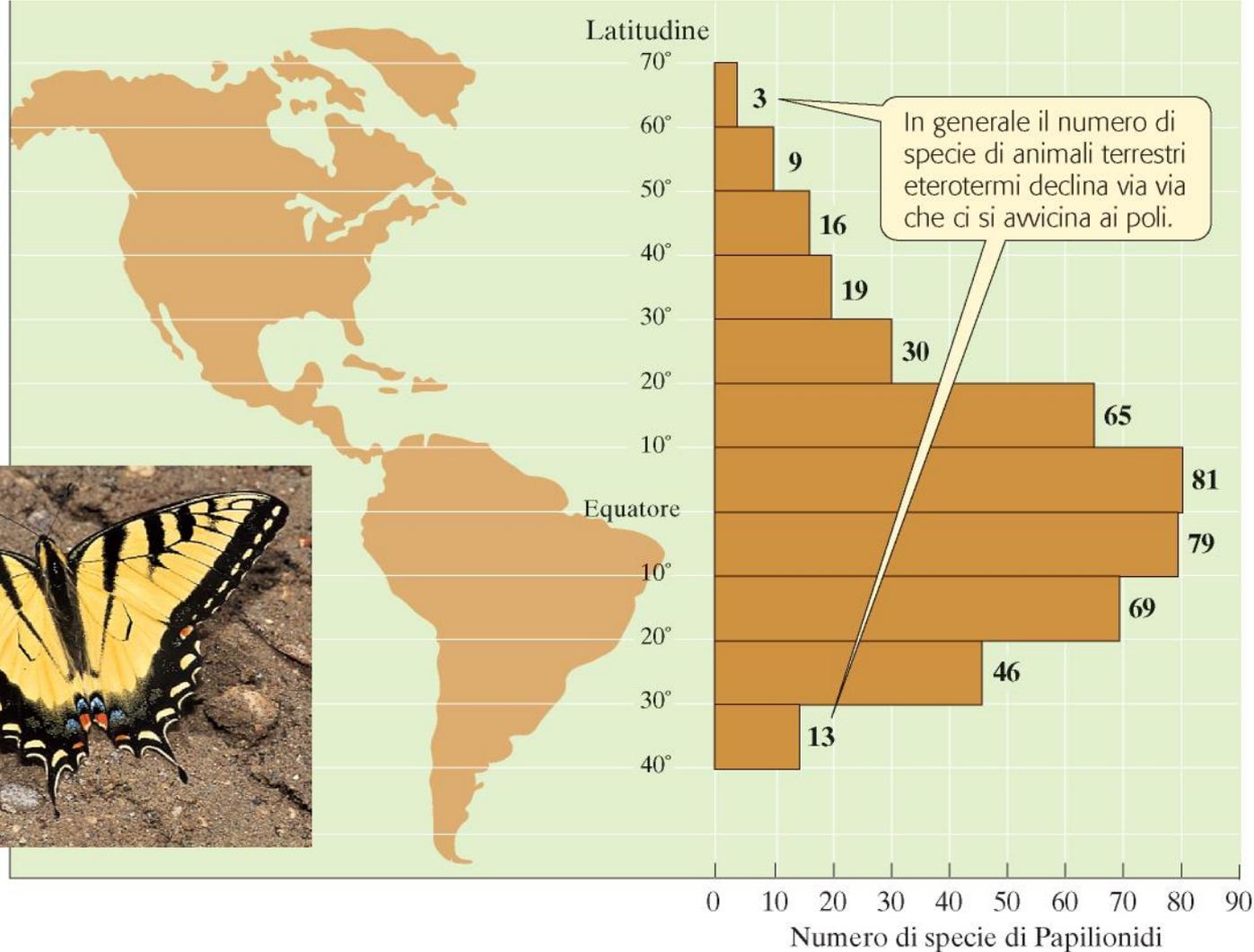
- La zonazione tra le specie è causata dalle interazioni altamente variabili tra la tolleranza fisiologica a disidratazione, stress termico, congelamento, privazione di O₂ e riduzione del tempo a disposizione per alimentarsi, predazione differenziata
- I limiti alla distribuzione e al successo delle specie nei sistemi di H₂O 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.



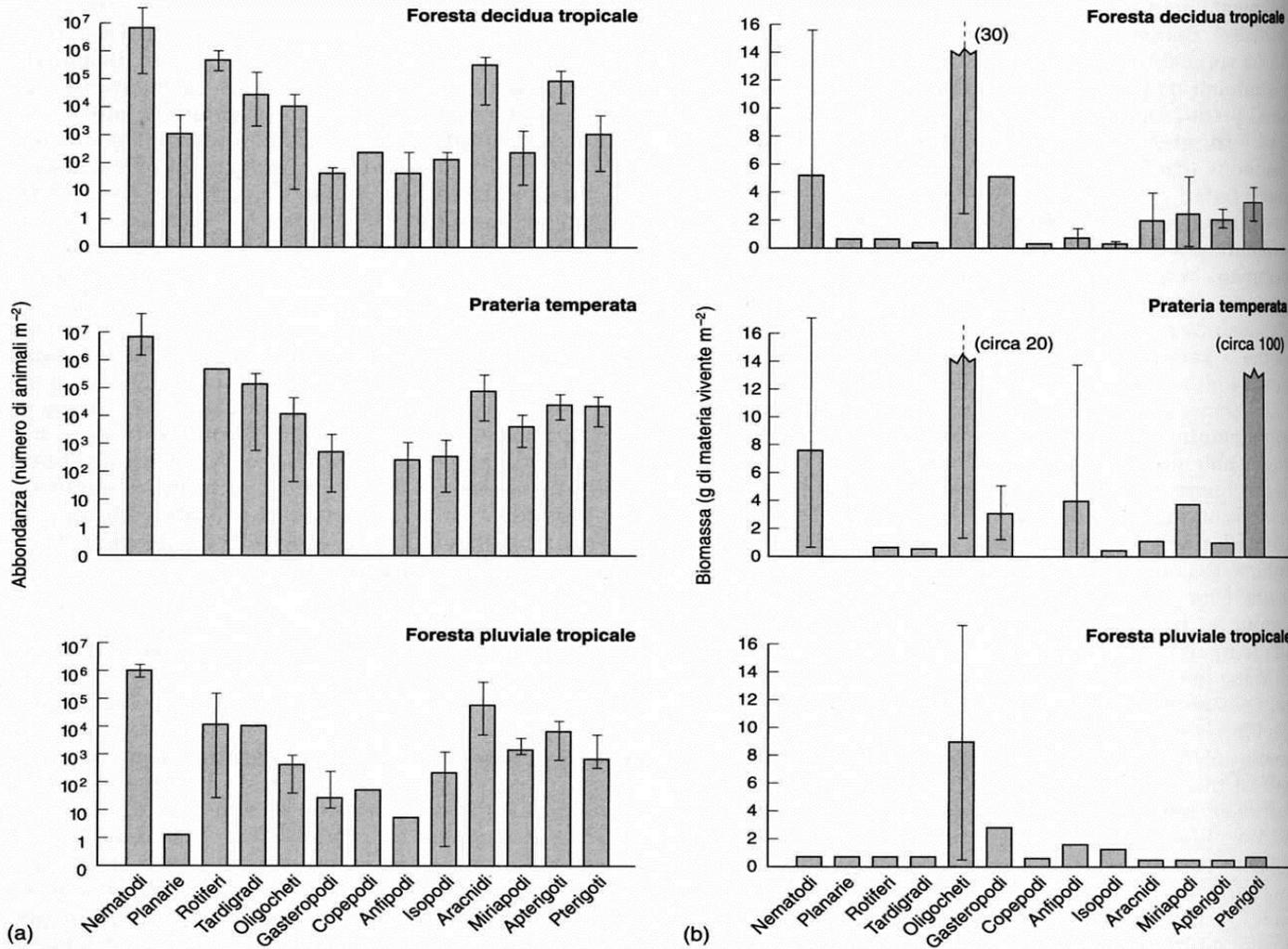


Figura 13.6. (a) Abbondanza e (b) biomassa degli animali presenti nel suolo nei biomi temperati e tropicali; notare che i vermi terricoli e gli insetti alati possono uscire dalla scala in termini di bio-

massa. Le barre degli errori sono ± 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.

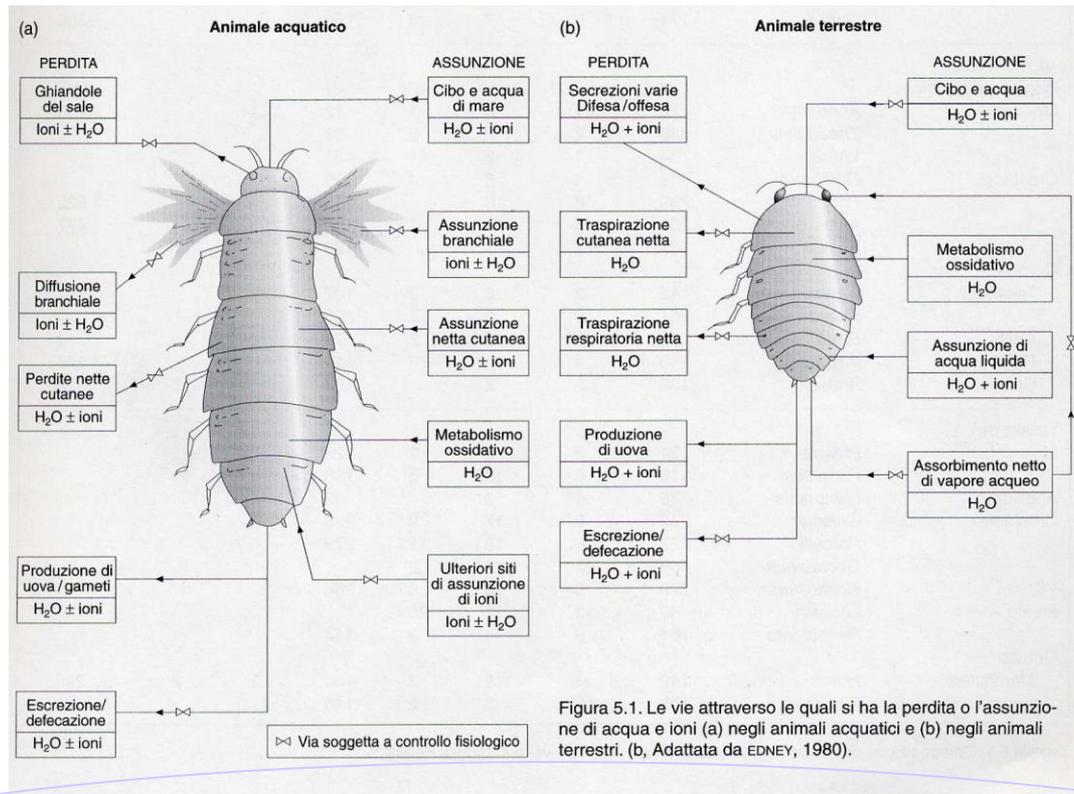
1. Dominano i piccoli animali interstiziali e criptici. Le comunità di invertebrati terricoli sono correlate al tipo di vegetazione

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

| Gruppo animale | Numero di specie terrestri |
|-------------------------------------|-----------------------------------|
| 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 |

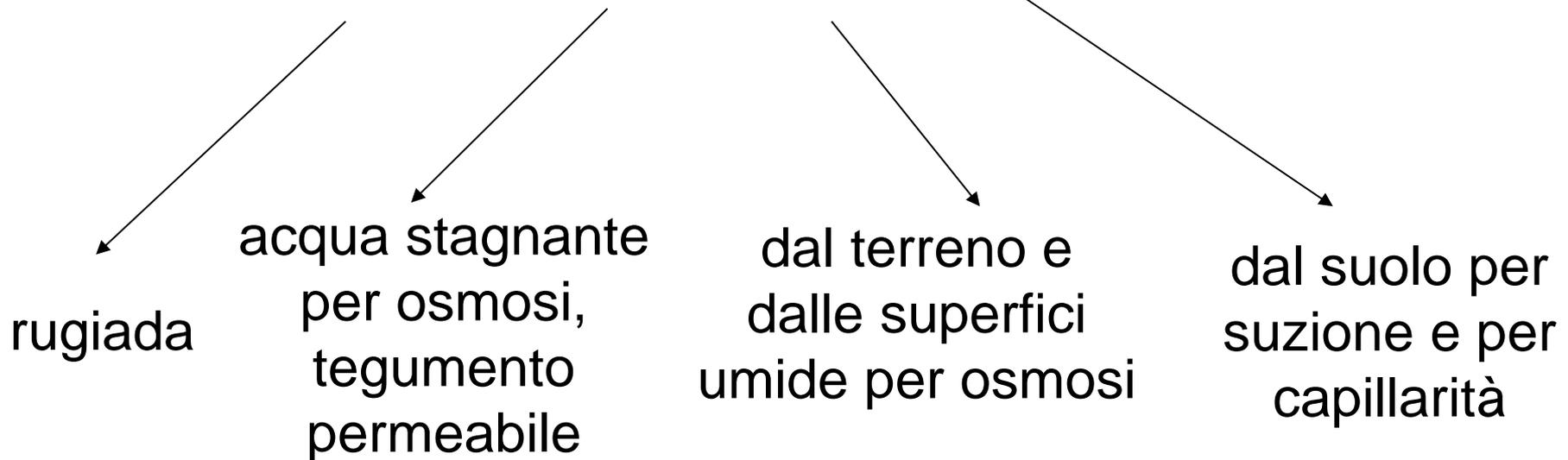
Tabella 13.5. Tolleranza alla perdita di acqua degli animali terrestri delle zone temperate.

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 H₂O. Molti insetti terrestri che vivono in habitat temperati sopravvivono a perdite di H₂O 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'H₂O > 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



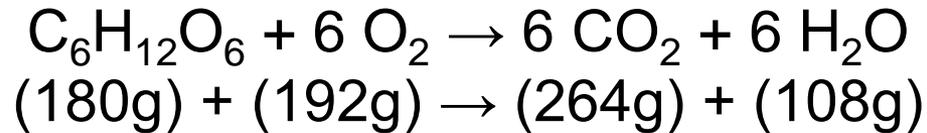
3. Assunzione acqua in forma di vapore ²⁴

Assunzione di acqua

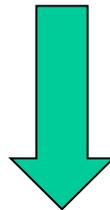
- **Acqua metabolica:** per piccoli animali xerici rappresenta la > parte del bilancio idrico. Regolazione: negli animali con respirazione semplice di tipo diffusivo viene ingerita una > quantità di cibo alle basse umidità
- **Cibo e acqua:** contenuto acqua variabile negli erbivori e negli animali che 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:



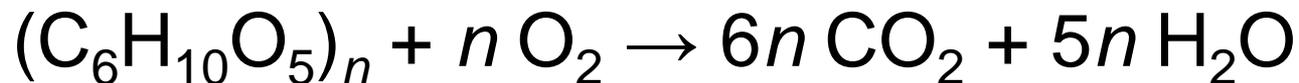
Nella reazione complessiva si può considerare che l'H₂O sia formata dall'ossidazione dell'H (0,6 g H₂O/g glu)



Nell'ossidazione del cibo, la quantità di H₂O 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 H₂O a causa del minor contenuto di H
- L'ossidazione dell'amido, per es. è:



- In questo caso la quantità di H₂O formata nell'ossidazione è 0,56 g/g di amido metabolizzato

Quantità di H₂O formata nell'ossidazione di vari alimenti

| Alimenti | H ₂ O formata (g H ₂ O g ⁻¹ cibo) | Energia metabolica (kcal g ⁻¹) | H ₂ O formata (g H ₂ O kcal ⁻¹) |
|---|---|--|--|
| 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 + H₂O 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 H₂O 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 (CH_4ON_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)***

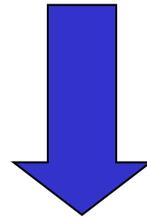
Osmoliti e regolazione genica

- 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



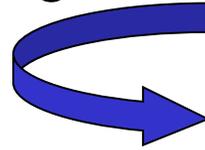
pH cellula animali ↑ man mano che la T si ↓



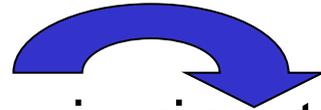
stabilizzazione strutture proteiche

Anche soluti a basso PM come trealosio stabilizzano

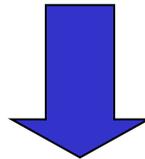
Esempio: Insetti tolleranti al freddo:
Ormone si lega a recettori di membrana nelle cellule dei corpi
grassi



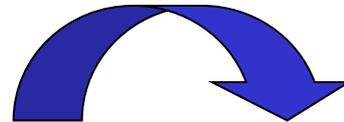
Livelli intracellulari di cAMP e Ca⁺⁺ ↑



Attivata cascata di reazioni cui partecipano diverse protein
chinasi



Fosforilasi *b* attivata a fosforilasi *a*



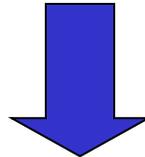
Demolizione quantità > di glicogeno



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