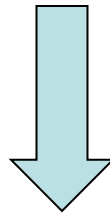


Le coste e gli estuari

1. Non sono molto abbondanti, sia come superficie che come volume
2. Non offrono condizioni di vita facili poiché le variazioni cicliche rappresentano un problema costante
3. Sono variabili entro periodi che dal punto di vista evolutivo sono veramente brevi, dato che l'interfaccia fra i mezzi avanza e recede a causa dell'erosione, della deposizione o delle variazioni del livello del mare

- Habitat acque salmastre: zone in cui è presente una biodiversità molto elevata e una distribuzione caratteristica degli organismi
- Vantaggi: disponibilità di cibo
- Habitat bentonici costieri: zone di alta produttività primaria
- Intensa competizione per lo spazio come per il cibo



Distribuzioni molto precise

L'habitat di estuario

Condizioni di vita particolarmente difficili, n°
< di specie animali rispetto all'habitat
marino e d'H₂O dolce

- **Caratteristiche dell'habitat e organismi:**
natura effimera, biologicamente molto
produttivi, elevata biomassa, ridotta
biodiversità
- **Distribuzione degli organismi negli estuari:**
gradiente verticale, sedimento può
contenere H₂O con una salinità intermedia
relativamente stabile, **alocline**

La fauna delle acque salmastre

Quasi tutti i gruppi di invertebrati marini, pochi anfibi, 4 gruppi di organismi:

1. Vermi anellidi che mangiano depositi di sabbia, si cibano per filtrazione e vermi piatti onnivori
2. Molluschi gasteropodi (chioccioline di mare, patelle) e bivalvi (mitili, vongole, cannolicchi)
3. Crostacei, sia onnivori che predatori (anfipodi, gamberetti, granchi)
4. Pesci (gobidi e funduli) lungo le coste e nei piccoli bacini, pesci + grandi che migrano dentro e fuori gli estuari (pesce sega, aguglie, squali toro)

Problemi principali e strategie

- Bilancio osmotico e termico, scambi respiratori e strategie alimentari
- Le onde causano torbidità, che può ostruire e seppellire gli animali, occludendone le branchie e le superfici di filtrazione e può ridurre l'attività fotosintetica delle alghe
- Chemorecettori (osmorecettori)
- **Eurialini, euritermi ed euriossici**

Le caratteristiche fisico-chimiche e biotiche della zona interdittale

- Durante l'alta marea: perturbazioni dovute ad agitazione, distacco, urti (raschiatura da parte della sabbia), correnti di marea, torbidità
- Durante la bassa marea: assenza dell' H_2O che permette gli scambi respiratori, di eliminare le scorie del metabolismo azotato, o di veicolare gameti o messaggi chimici, della spinta di Archimede, scomparsa delle sorgenti di nutrimento (nei filtratori), essiccamento per l'aria non satura di vapore acqueo
- Situazione aggravata da: vento, esposizione sole (equilibrio idrico-salino), T (forte \uparrow o gelo, cioè shock termico all'inizio dell'altra marea), illuminazione violenta ($>$ assorbimento raggi UV), variazioni salinità, esposizione ai predatori terrestri o anfibi

Bilancio idrico, adattamenti ionici e osmotici

- Ambienti costieri variazioni stagionali e diurne delle maree: periodi di iperosmoticità e di stress iposmotico
- Durante le stagioni la salinità dell' H_2O interstiziale in una spiaggia può variare notevolmente
- La salinità delle acque di estuario varia da valori quasi = a quelli dell' H_2O di mare a valori praticamente iposmotici

- Negli estuari e negli habitat costieri, molti invertebrati evitano le alterazioni dell'ambiente, seguono un ciclo legato alle maree:
 1. Con la bassa marea gli animali acquatici scavano cunicoli o si rinchiodano nelle conchiglie
 2. Con l'alta marea gli animali terrestri si arrampicano sulla vegetazione o si ritirano in anfratti o cunicoli ben isolati
 3. Animali sempre attivi ed esposti = **eurialini**. Isonoconformi, **regolazione iperosmotica e iposmotica**

Strategie

- **Animali che evitano:** tane, H₂O esosomatica, copertura resistente (conchiglie calcaree o cuticole di molluschi, brachiopodi e crostacei, contenitori chitinosi dei briozoi e tubi di sabbia, chitina, muco solidificato o carbonato di calcio dei diversi anellidi) ambienti costieri dominati da animali con protezioni consistenti (cirripedi, patelle, mitili)

Strategie

- **Animali conformi:** non hanno alcun controllo all'interfaccia tegumento/sangue, ma sono regolatori all'interfaccia sangue/cellula (mantengono controllato il volume cellulare). *Actinia*, *Anemonia* e *Mytilus edulis*, scarsa regolazione, non cercano di controllare il bilancio idrico, ma agiscono da semplici osmometri, andando incontro a sensibili cambiamenti del volume dei tessuti
- **Animali regolatori:** concentrano il controllo all'interfaccia tegumento/sangue e mantengono così una concentrazione relativamente costante dei fluidi corporei

Strategie

1. Non vi sono regolatori perfetti, ma gli organismi mostrano capacità variabili di mantenere costante la concentrazione ematica
2. I crostacei regolano di solito meglio dei vermi e dei molluschi, fenomeno probabilmente dovuto all'esoscheletro
3. Conformarsi all'ambiente è una soluzione che può arrivare quasi alla perfezione ed è molto economica
4. Non molti animali si iporegolano, cioè mantengono la loro concentrazione ematica bassa quando il mezzo diventa più concentrato

Meccanismi

3 che possono essere coinvolti
nell'adattamento alle variazioni
osmotiche:

1. Alterazione della permeabilità esterna
2. Variazione dell'assunzione di sali
3. Osmoregolazione cellulare

Meccanismi

- **Permeabilità:** il valore di P_w può talvolta essere minimo nelle specie d'H₂O salmastra, < a quello dei congeneri di H₂O dolce.
- Gli animali di queste zone sono anche in grado di modificare la P_w nel corso della propria vita grazie a fenomeni di acclimatazione
- Nei vertebrati vi sono numerosi ormoni (ADH)
- Anche la perdita di sali è un fenomeno molto importante per la > parte di invertebrati
- In alcuni animali le variazioni di permeabilità possono essere accompagnate da variazioni della morfologia cellulare
- La ridotta permeabilità superficiale è la prima linea di difesa di fronte alle variazioni di osmolarità

Meccanismi

- **Meccanismi di trasporto ionico.** Nei crostacei le branchie hanno 2 tipi di cellule: sottili, importanti per gli scambi gassosi, spesse, considerate il sito degli scambi ionici più intensi
- L'assunzione di sali a livello renale ha luogo in molti vertebrati
- Regolazione dei flussi dell' Na^+ e del Cl^- , sia a livello branchiale che renale, è al centro di ogni risposta osmoregolatrice
- Cellule coinvolte in questi processi di trasporto hanno sempre strutture caratteristiche

Meccanismi

- **Meccanismi di trasporto ionico.** Il trasporto ionico normalmente aumenta con la concentrazione ambientale fino ad un valore limite
- L'adattamento può anche essere evidenziato a un livello morfologico più alto tramite l'accrescimento degli organi regolatori o delle superfici di scambio
- Questi cambiamenti devono essere innescati da sensori che individuano la variazione della salinità esterna

Meccanismi

- **Meccanismi di trasporto ionico.** I processi di assunzione degli ioni e la loro regolazione sono stati particolarmente studiati nei pesci anadromi e catadromi.
- Adattati all'H₂O dolce, mostrano un aumento delle Na⁺/K⁺-ATPasi nelle branchie, delle ATPasi bicarbonato-dipendenti e delle Ca²⁺-ATPasi
- Le cellule del cloruro possono essere fisicamente coperte o scoperte tramite la variazione di volume delle cellule pavimentose che le circondano

Meccanismi

- **Meccanismi di trasporto ionico.** Il passaggio da una modalità di funzionamento a un'altra richiede un certo tempo, durante il quale si attua la modificazione morfologica delle cellule del cloruro e si trasformano alcuni componenti molecolari delle pompe sotto il controllo dell'ormone prolattina
- Anche la calcitonina e il peptide correlato al gene per la calcitonina sono implicati nel controllo delle modificazioni branchiali, mentre i livelli di arginina-vasotocina e di isotocina operano gli aggiustamenti a lungo termine

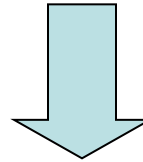
Meccanismi

- **Meccanismi di trasporto ionico.** I pesci eurialini possono avere 2 tipi di cellule del cloruro, alfa (assorbimento Cl-dipendente del Na^+ nell' H_2O dolce e nell'escrezione in H_2O salata) e beta (funzioni non note, trasformate in cellule alfa quando esposte a salinità elevate).
- L'osmoregolazione non è così perfetta
- Come fanno questi animali a mantenere il livello di regolazione tra fluidi circolanti relativamente diluiti e singole cellule più concentrate?

Meccanismi

- **Adattamento osmotico delle cellule.** Gli ioni influenzano marcatamente molti processi intracellulari
- **Effettori osmotici o osmoliti compensatori (a.a.)**
- Riduzione a.a.: aumento sintesi proteica o estrusione dalle cellule al sangue (più importante)
- Alcuni enzimi che controllano la sintesi di a.a. chiave molto sensibili alle concentrazioni di Na^+ e cessano di funzionare a livelli bassi di Na^+
- Gli effettori osmotici fondamentali sono differenti nei diversi animali

I sistemi di assunzione di sali che operano per ristabilire la [osmotica] del sangue usano il sistema $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$



gli a.a. che sono stati trasferiti dalle cellule al sangue possono ora essere utilizzati, di solito dalle branchie, per produrre NH_4^+ attraverso la deaminazione. Una parte dell'ala viene trasformata in pro e l'enzima branchiale pro ossidasi completa la deaminazione,

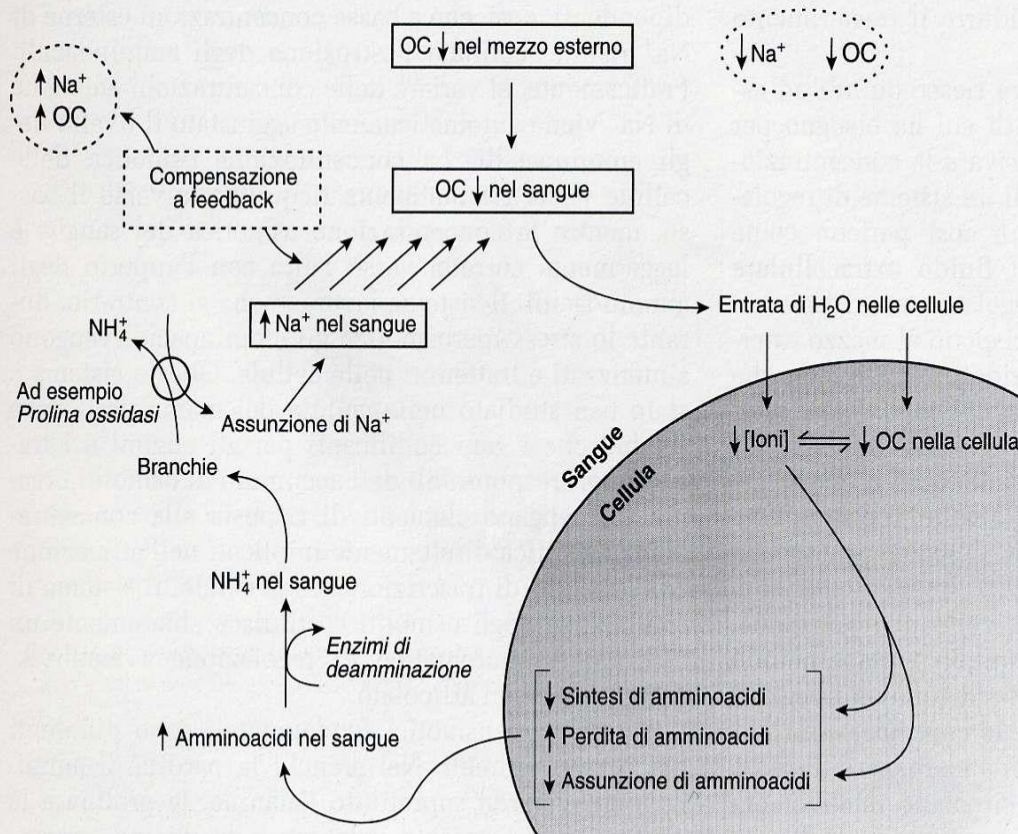


Figura 10.18. Schema sintetico del ciclo di regolazione mediante il quale la quantità degli amminoacidi viene regolata in risposta alla variazione del livello ionico (Na^+) in un animale d'acqua salmastra. Concentrazioni esterne ridotte di Na^+ mettono in moto automaticamente i passaggi che producono la fuoriuscita degli amminoacidi dalle cellule nel sangue, con conseguente riduzione della concentrazione osmotica (OC) cellulare, senza effetti particolarmente gravi di perdita di ioni. (Per i dettagli vedere il testo; cfr. figura 4.20.).

fornendo il “combustibile” per la regolazione dell’assunzione di Na^+ . Bassi livelli di Na^+ stimolano un alto livello di a.a. nel sangue e ciò ↑ l’assunzione di Na^+ dal mezzo esterno al sangue, determinando un circuito a feedback

Meccanismi

- **Regolazione del volume: diminuzione regolata del volume**
- Durante la fase iniziale dell'esposizione, l'animale acquista H_2O nel sangue (e perde sali)
- Gradiente osmotico tra sangue e cellule causa un'assunzione di H_2O da parte delle cellule
- Correzione dovuta a perdita di soluti
- Con velocità leggermente $<$ vengono corretti anche i livelli di concentrazione del sangue fino al raggiungimento di un volume finale di equilibrio

Meccanismi

- **Mantenimento dei livelli ionici per il funzionamento di nervi e muscoli:** regolazione effettori osmotici (aspartato e glutammato negativi)
- **Animali stenohalini in mezzi iposmotici:** nervi rapida iperpolarizzazione (reversibile) e ridotta ampiezza potenziale d'azione
- **Eurihalini:** aumento selettività per il Na^+

Meccanismi

- **Mantenimento dei livelli ionici per il funzionamento di nervi e muscoli.** *Mytilus edulis* osmoconforme a una concentrazione pari al 25% dell'H₂O di mare, in esposizioni a lungo termine e gradualmente il rigonfiamento assonale incontra la resistenza di un ispessimento (collagene) del foglietto acellulare che circonda gli assoni e le membrane assonali sintetizzano ulteriori proteine di trasporto del Na⁺
- *Mercierella enigmatica* (anellide) può sopravvivere anche in H₂O potabile, esteso sistema di emidesmosomi presenti nelle membrane assonali

Meccanismi

Mantenimento dei livelli ionici per il funzionamento di nervi e muscoli. In generale i nervi degli osmoconformi:

1. Sistemi per limitare i danni dovuti al rigonfiamento: aumento volume tessuti gliali oppure compattamento intracellulare nelle cellule di grande diametro oppure sintesi strati extraneurali
2. Cinetiche risposte allo stress iposmotico di pari passo con le richieste ecologiche: policheti sopportano variazioni molto rapide, mentre *Mytilus* mantiene eccitabilità solo se la diluizione è graduale
3. Tutti gli invertebrati osmoconformi mostrano riduzione K^+ intracellulare, ma l'effetto sul potenziale di riposo è variabile
4. Diversificati effetti che si producono a carico dell'ampiezza del picco del potenziale d'azione

Meccanismi

Tolleranza alla salinità e alla perdita di H₂O.

Specie	Tolleranza alla salinità (% dell'acqua di mare)	Strategia
ANELLIDI		
<i>Sabella</i>	~50	Conforme
<i>Nereis diversicolor</i>	15÷20	Regolatore moderato
<i>Nereis limnicola</i>	~5	Regolatore moderato
<i>Mercierella enigmatica</i>	<1	Conforme
MOLLUSCHI		
<i>Nassarius</i>	25÷30	Regolatore scarso
<i>Mytilus edulis</i>	15÷20	Conforme
<i>Patella vulgata</i>	10÷15	Regolatore moderato
CROSTACEI		
<i>Cancer</i>	~50	Regolatore scarso
<i>Gammarus obtusatus</i>	~30	Regolatore moderato
<i>Callinassa</i>	25÷30	Conforme
<i>Ligia oceanica</i>	40÷50	Ipo-, iperregolatore
<i>Palaeomonetes varians</i>	20÷30	Ipo-, iperregolatore
<i>Upogebia</i>	15÷20	Regolatore moderato
<i>Callinectes</i>	10÷20	Forte regolatore
<i>Carcinus maenas</i>	10÷15	Forte regolatore
<i>Artemia salina</i>	~10	Ipo-, iperregolatore
<i>Gammarus duebeni</i>	<1	Forte regolatore

Meccanismi

Tolleranza alla salinità e alla perdita di H₂O.

1. Il limite inferiore non è assoluto, ma dipende dal tempo di esposizione; gli organismi di molte specie sopravvivono per periodi considerevoli sotto questa soglia, sebbene risultino in genere torpidi e incapaci di mantenere un bilancio energetico positivo
2. Considerevole variabilità individuale all'interno di molte specie, correlata alle dimensioni e alla variabilità di tutti gli altri fattori che interagiscono con la tolleranza alla salinità
3. Tolleranza diversa allo stadio giovanile, fenomeno conseguenza della ↓ della superficie corporea rispetto al volume

Meccanismi

- **Tolleranza alla salinità e alla perdita di H₂O** è una caratteristica presente in molti organismi di estuario e costieri
- Molti animali costieri o di estuario eliminano il rischio potenziale della variazione osmotica e della disidratazione non attraverso meccanismi fisiologici o biochimici, ma evitandolo
- Gli animali che ne sono provvisti, usano raramente i meccanismi che servono per adattarsi
- Le variazioni fisiologiche rappresentano quindi l'ultima linea di difesa

Adattamenti termici

- Euritermico
- Inizialmente cambiamenti comportamentali, seguiti dall'intervento di meccanismi fisiologici o biochimici
- Quali altre scelte ha a disposizione un organismo costiero quando deve regolare la propria T?

Problemi di surriscaldamento

- Problema ciclico legato al succedersi delle stagioni
- Soluzioni: dimensioni, forma e colore opportuni
- Ritmi circadiani e circannuali
- *Mytilus californianus*: fosfolipidi membrane branchie adattamento omoeoviscoso stagionale, variazioni locali e stagionali del livello di HSP
- I littorinidi e altri invertebrati costieri bloccano quasi istantaneamente il proprio metabolismo ed entrano in “diapausa” metabolica a breve termine in presenza di T elevate

Problemi di surriscaldamento

- Comportamento aspetto più importante strategia adattativa
- Regolazione termica comportamentale evidente anche nei vertebrati
- Esempio: iguana delle isole Galápagos
- **Raffreddamento per evaporazione**
- Gamma di strategie per sfruttare questa opportunità
- Apertura valve e uso perdita H₂O per evaporazione sono sfruttati in maniera adattativa a seconda dell'ambiente

Problemi di surriscaldamento

- Gli animali costieri in grado di aprire le valve possono sopportare, se necessario, un'intensa disidratazione temporanea e la resistenza all'essiccamento tende ad aumentare risalendo la spiaggia
- La sopravvivenza alle alte T dipende dall'essere eurialini e dalla capacità di far fronte alle variazioni di concentrazione ematica
- Problemi surriscaldamento particolarmente gravi nelle spiagge con substrato scuro
- Rintanarsi in profondità
- Barriere coralline: adattati ad alti regimi termici, velocità di crescita molto elevata e produttività enorme
- Paludi delle mangrovie: stessa situazione, ma ombra fornita dal fogliame

La resistenza al caldo di lumache trovate nella parte superiore della zona tidale è quasi 10 °C > della resistenza di lumache del punto di H₂O bassa. La T data è la + alta dalla quale le lumache possono recuperare dopo 1 h di esposizione

Ambiente	Lumaca	Temperatura (°C)
Zona di spruzzo, parte superiore della zona interditale	<i>Tectarius vilis</i>	48.5
	<i>Planaxis sulcatus</i>	48
	<i>Nodilittorina granularis</i>	47
	<i>Littorina brevicola</i>	47
Pozze poco profonde	<i>Paesiella raepstorttiana</i>	47
Parte intermedia della zona interditale	<i>Nerita japonica</i>	46
	<i>Nerita albicilla</i>	44
Parte inferiore della zona interditale negli spazi riparati o ombroso o sotto i sassi	<i>Lunella coronata</i>	43
	<i>Drupa granulatus</i>	42
	<i>Purpura clavigerus</i>	42
	<i>Monodonta labis</i>	42
Parte inferiore della zona interditale al bordo dell'acqua	<i>Tegula lischkei</i>	39

Far fronte al freddo

- Tolleranti al freddo e possiedono fluidi corporei capaci di sopportare fasi regolari di congelamento e scongelamento
- T minime non sono particolarmente basse
- Classiche strategie di membrana e di adattamento enzimatico

Far fronte al freddo

- Congelamento causa soppressione, attraverso fosforilazione reversibile delle proteine, di vari enzimi citoplasmatici e mitocondriali coinvolti nel metabolismo dei carboidrati
- Interazione tra resistenza alla salinità e al congelamento
- Invertebrati marini dei litorali polari fanno eccezione alla regola generale che prevede una bassa UCT (T critica superiore) negli animali dei mari freddi