

Controllo del ghiaccio

- La funzione cardiaca è l'ultimo segno vitale che cessa durante il congelamento (l'arresto accade 11-21 h dopo l'inizio del congelamento) ed è il primo segno vitale che riprende durante lo scongelamento, all'interno di 1 h a 3-5 °C
- In seguito alla ripresa del battito cardiaco, flusso sanguigno alla pelle, seguito da respirazione spontanea e infine recupero dei riflessi muscolari scheletrici

Animali non tolleranti al congelamento

- **Superraffreddamento:** i liquidi possono essere raffreddati al di sotto del punto di congelamento senza solidificare
 - Processo di congelamento dipende da 3 variabili:
 1. Temperatura
 2. Tempo
 3. Presenza nuclei su cui cominciano a formarsi i cristalli di ghiaccio

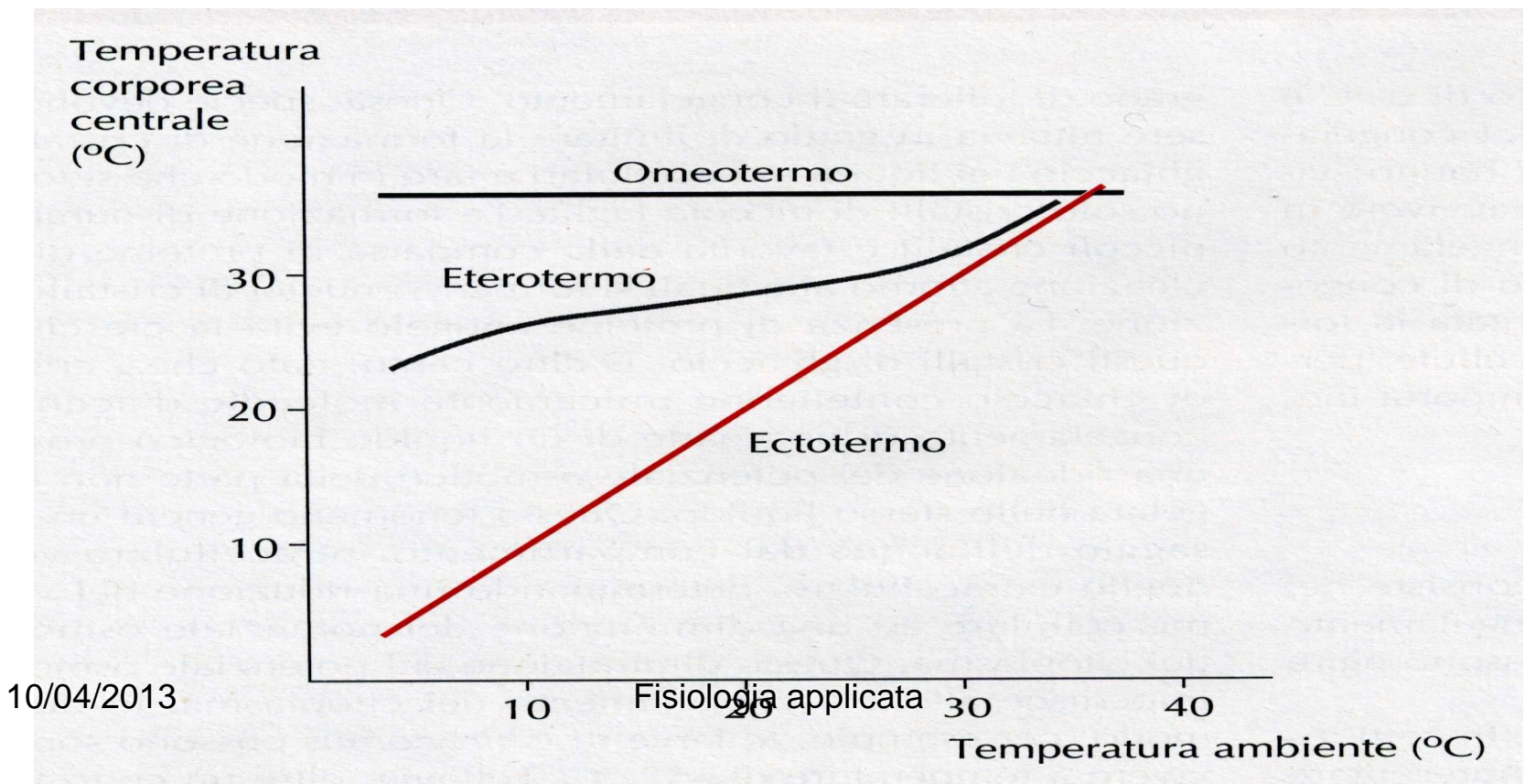
- Gli animali che incontrano di routine T basse, ma che non sono continuamente esposti ad esse, ↑ di solito la propria capacità di superraffreddamento svuotando l'intestino e aggiungendo al sangue ulteriori soluti, **composti anticongelamento**
- **Proteine o glicoproteine anticongelamento** deputate ad impedire ulteriore accrescimento cristalli di ghiaccio già formati
- Causano isteresi chimica: punto congelamento < punto fusione
- Presenti anche in specie tolleranti
- Agiscono legandosi ai margini del reticolo di ghiaccio, impedendo l'aggiunta di nuove molecole

Effetti delle temperatura in biologia: la terminologia e le strategie

- **Sangue caldo e sangue freddo**
- **Pecilotermini ed omeotermini:** mantenimento T corporea cost e non suo effettivo valore
- **Endotermini ed ectotermini:** sorgente di calore usata e non modalità con cui si raggiunge una certa T_b o sua variabilità
- **Tachimetabolici e bradimetabolici:** endotermini dotati di un metabolismo rapido e ectotermini dotati di un metabolismo lento rispettivamente

Gli animali adottano strategie diverse riguardo alla temperatura

- Endotermi metabolismo intenso, T cost, generalmente $> T$ ambiente, definiti omeotermi, ma non è sinonimo
- Ectotermi T corporea oscilla con T esterna, definiti pecilotermi, in riferimento alla variabilità della loro T
- $>$ parte pecilotermi operano una termoregolazione comportamentale
- Certi endotermi non sono omeotermi

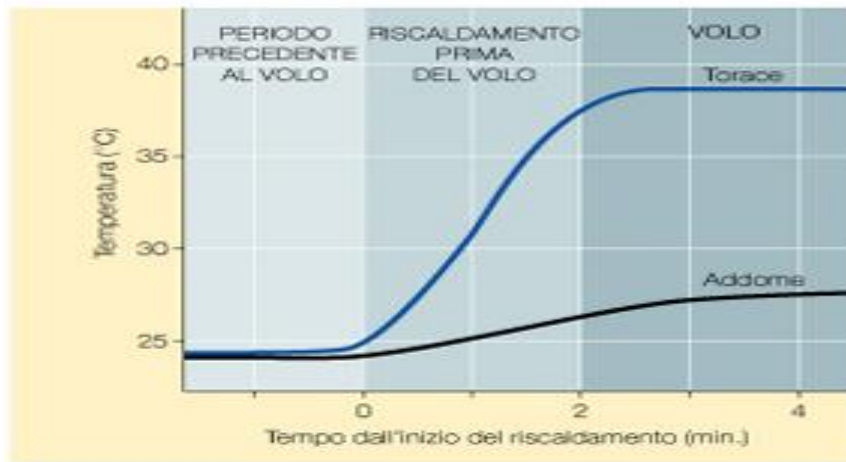


Situazioni intermedie, **eterotermia**, implicano periodi di endotermia che si alternano con stati di metabolismo lento. In vertebrati terrestri endotermi piccoli ed invertebrati terrestri ectotermi grandi :

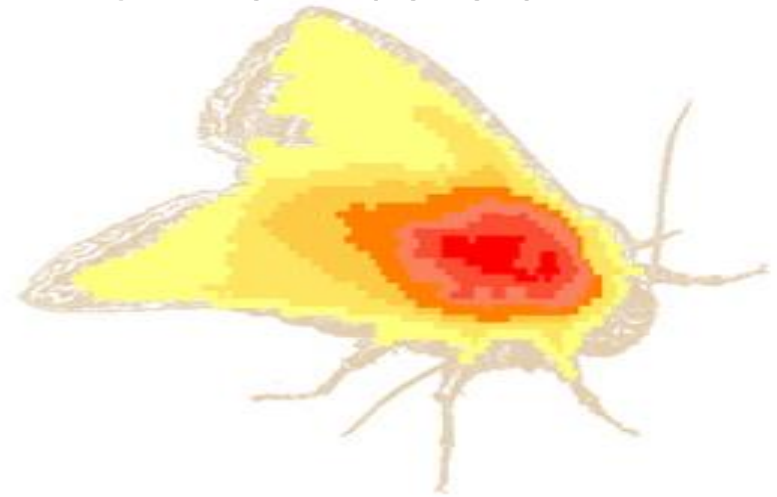
1. **Endotermia parziale o temporale:** in piccolissimi uccelli e mammiferi (piccoli roditori, colibrì), tasso metabolico normalmente elevato, si abbassa stagionalmente o di notte allo scopo di ridurre la spesa energetica quando fa freddo o vi è una scarsa disponibilità di cibo e di acqua, torpore temporaneo
2. **Endotermia facoltativa o eterotermia temporale:** animali normalmente ectotermi (insetti, es. bombi, api), ma possono “avviare” un sistema endotermo di produzione di calore in alcune parti del corpo quando ciò serve per diventare attivi a T ambientali basse

- **Endotermia regionale:** in molti pesci e in alcuni rettili. Aree localizzate della muscolatura operano di routine a T molto $>$ rispetto al resto del corpo → attività locomotoria + veloce o prolungata nel tempo
- **Eterotermia regionale:** effetti ~ per ragioni diverse, in molti uccelli e mammiferi negli ambienti freddi, estremità + fredde della parte centrale del corpo, risultato di aggiustamenti cardiovascolari
- **Omeotermia/eterotermia inerziali:** animali privi di strategia specifica per innalzare il tasso metabolico, ectotermi e bradimetabolici, hanno una T_b elevata e cost se la loro taglia è grande. Inerzia termica dovuta ai fattori di scala

Molte specie di insetti volatori sono endotermi (eterotermia),
 la capacità di alzare la T corporea dipende dai possenti
 muscoli del volo. Brivido: contrazione asincrona muscoli per
 il volo → lievi movimenti delle ali



(a) Il riscaldamento prima del volo in *Manduca sexta*. La falena *Manduca sexta* è una delle numerose specie di insetti che utilizzano un meccanismo simile al brivido per riscaldare i muscoli toracici del volo. Questo riscaldamento permette ai muscoli di produrre una forza sufficiente per sollevare l'animale in volo. Successivamente, l'attività muscolare mantiene un'elevata temperatura toracica.



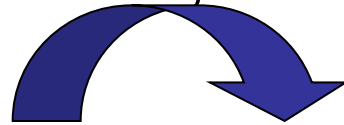
(b) La temperatura interna nelle falene attive d'inverno. Vari adattamenti tipici degli endotermi, compreso lo scambio di calore controcorrente nel torace, permettono di mantenere i muscoli per il volo a una temperatura di 30 °C anche nelle falene attive d'inverno, sebbene la temperatura esterna possa essere prossima allo zero. Questa mappa all'infrarosso di una falena attiva d'inverno illustra la distribuzione del calore immediatamente dopo il volo. Il colore rosso, in questo caso localizzato nella regione toracica, indica la temperatura più elevata. Passando alle regioni più superficiali, le aree variamente colorate corrispondono a regioni caratterizzate da temperature progressivamente più basse.

La Figura 44.9a è stata ristampata con il permesso di E. Heinrich, *Science* 185 (1974): 747 – 756. Copyright © 1974 American Association for the Advancement of Science.

Sistema di scambio controcorrente mantiene il torace a una T di 30°C durante il volo. In alcune specie, il meccanismo di scambio controcorrente può essere escluso per permettere al calore prodotto dall'attività muscolare di passare dal torace all'addome e, successivamente, all'ambiente

Scambiatori di calore e distribuzione del sangue

- ↑ conduttanza termica degli strati esterni
- Vasodilatazione periferica
- Scambiatori calore
- Area che non deve surriscaldarsi cervello, neuroni sensibili ai disturbi termici, ma flusso continuo



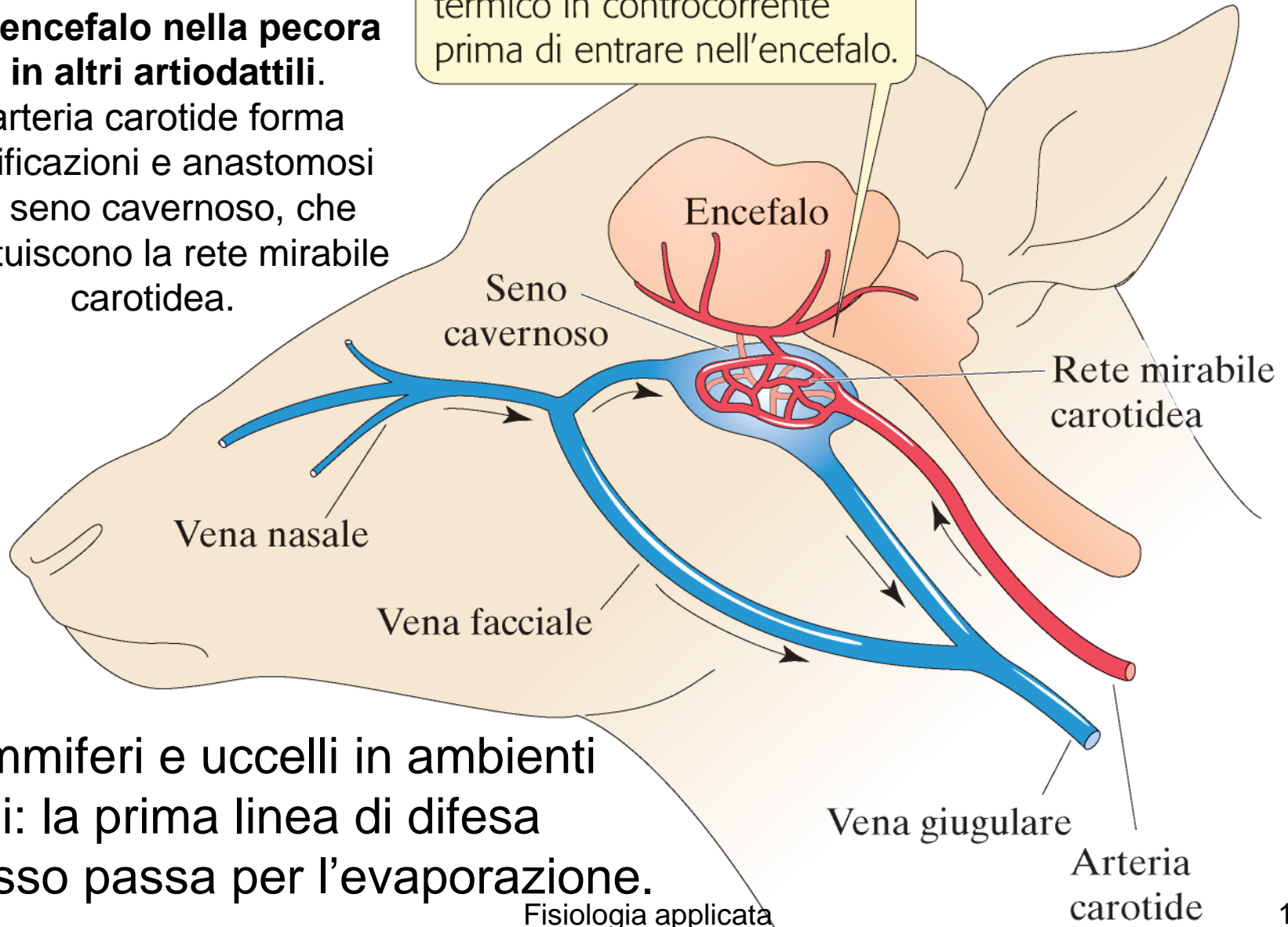
Scambiatore calore, afflusso arterioso si suddivide in una rete capillare e corre parallelo al sangue superficiale – caldo, prima dell'ingresso nel cervello

- Vantaggio questa rete: mantiene i recettori termici sotto il livello al quale potrebbero dar luogo a un raffreddamento inducendo la sudorazione

Strutture ipotizzate come responsabili del raffreddamento dell'encefalo nella pecora e in altri artiodattili.

L'arteria carotide forma ramificazioni e anastomosi nel seno cavernoso, che costituiscono la rete mirabile carotidea.

Il sangue arterioso si raffredda per scambio termico in controcorrente prima di entrare nell'encefalo.



Mammiferi e uccelli in ambienti caldi: la prima linea di difesa spesso passa per l'evaporazione.

Fisiologia applicata

Mantenere fresco il cervello.


L'evaporazione

- Insetti e rettili urinano o rigurgitano fluidi stomacali sulla propria superficie corporea
- Api e farfalle rigurgitano il nettare e saliva sulla lingua, spargendoli in tante goccioline per rinfrescarsi
- Molti animali si leccano per spargere la saliva sul petto, sugli arti sui fianchi
- **Sudorazione**, coinvolge perdita ulteriore per evaporazione cutanea
- **Ansito**, serve per conservare l'H₂O, coinvolge perdita ulteriore per evaporazione respiratoria
- O una o l'altra, alcuni passano da una via all'altra

Vantaggio ansito:

- Solo perdita H₂O dai polmoni
- Lascia la superficie corporea calda
- Crea un proprio flusso d'aria e può così accelerare il processo di evaporazione

Ansito comporta ↑ ventilazione, problemi:

- Si richiede ↑ lavoro muscolare e produzione calore
- Perdita rapida di CO₂  alcalosi tissutale

Adattamento:

- Respirazione – profonda e con frequenza + elevata
-  ↓ lavoro muscolare, sfruttate proprietà elastiche intrinseche dei polmoni
- Stretta relazione tra bilancio termico e quello idrico

Aspetti comportamentali della regolazione della perdita di calore

- A livello individuale: postura che espone ai raggi solari la min superficie e/o espone al vento la + ampia superficie, ridurre il contatto delle zampe con il terreno (insetti e lucertole), esposizione o sollevamento parti del corpo che fungono da radiatori
- A livello di gruppo: accalcamiento

Evitamento spaziale e temporale

- Piccoli invertebrati ciclo biologico stagionale, stadio di resistenza cioè uovo, cisti o pupa (insetti olometaboli)
- Periodo di quiescenza giovanile o adulta o torpore
- Diapausa: variazioni endocrine innate negli insetti
- Endotermi adulti periodi di torpore con ciclo giornaliero
- Ibernazione: endotermi adulti periodo di torpore durante l'inverno
- Estivazione: periodo di torpore durante l'estate
- Evasione nello spazio, migrazioni stagionali

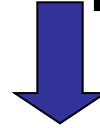
Torpore e diapausa negli ectotermi

- **Diapausa** degli insetti: caso specifico di arresto sviluppo in qualsiasi momento ciclo biologico, “anticipazione” condizioni avverse, attivata da variazione fotoperiodo
- Prima che abbia inizio, l’animale accumula nutrienti supplementari
- Forte componente genetica
- Sincronizza ciclo biologico con ambiente, assicurando ulteriore crescita e sviluppo

Ipotermia, torpore e ibernazione negli endotermi

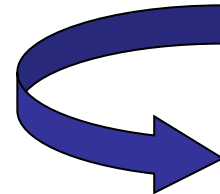
- **Torpore** stagionale: depositi di grasso, riduzione metabolismo, frequenza cardiaca e respiratoria e altri processi fisiologici → animale immobile e non risponde + agli stimoli
- Vero torpore: endotermia e termoregolazione, ma regolazione a un nuovo livello
- “sonno invernale”: torpedità leggera, piccola ↓ del tasso metabolico e riduzione solo parziale della T_b , molte funzioni fisiologiche inalterate

Alla base principi fisiologici ~



Ipotermia controllata

- Incapacità di innalzare il tasso metabolico quando
↓ T_a → inizio torpore



↓ T_b e tasso metabolico

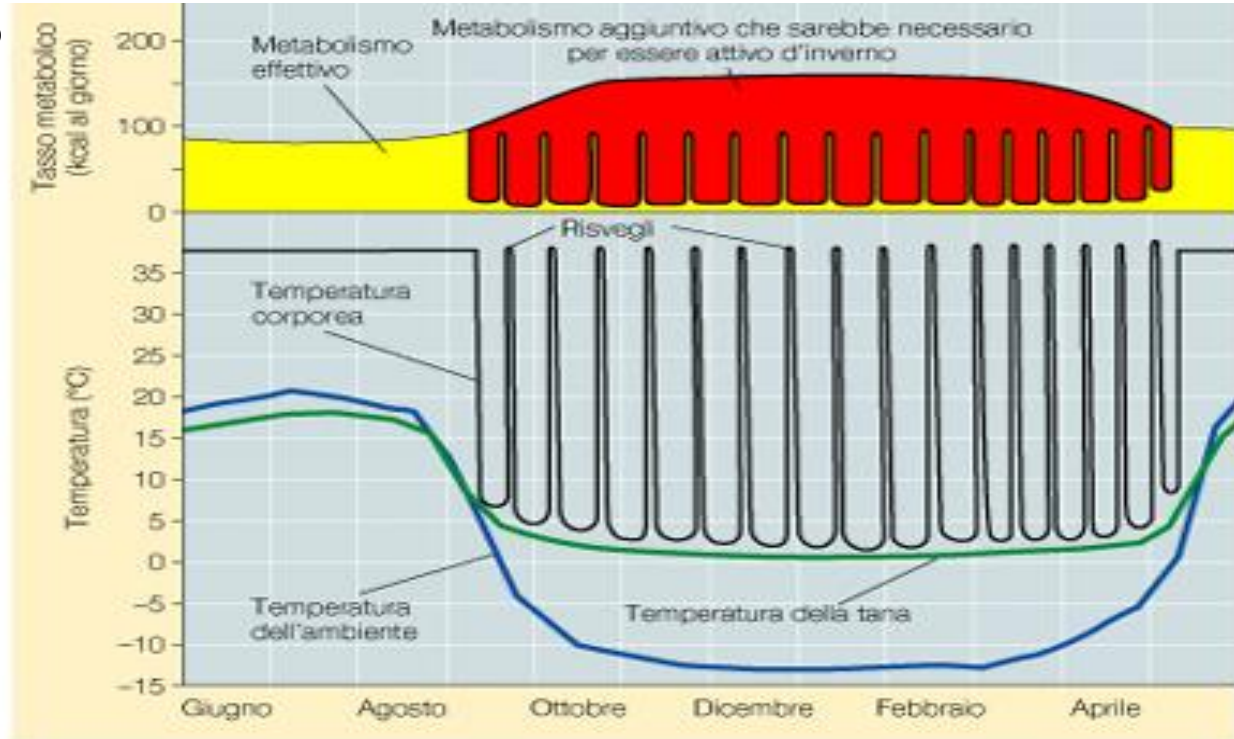
- **Risveglio:** richiede molta energia, rapidamente rispetto all'entrata in torpore
- **T critica di risveglio:** T min alla quale si risveglia

Processo a 2 stadi:

1. termogenesi senza brivido nel tessuto adiposo bruno
2. attivazione muscoli e brivido

Il torpore corporeo permette di conservare l'energia negli ambienti estremi. "Si sveglia" per alcune ore, utilizzando il calore metabolico per raggiungere una T corporea di ~ 37°C. Risvegli periodici necessari per poter mantenere le funzioni che richiedono un'elevata T

La T corporea e il metabolismo durante l'ibernazione dello scoiattolo scavatore di Belding






Previsto costo energetico di 150 kcal/giorno, ridotto a 5-8 kcal/giorno nella tana, a 1 kcal/giorno durante l'ibernazione. Può vivere per l'intero periodo di ibernazione grazie al grasso accumulato, senza assumere ulteriori quantità di cibo.

Le migrazioni

- Capacità di navigazione specializzata, necessità di individuare relazioni spaziali tra punto di partenza e arrivo, stelle, sensibilità al campo magnetico, apprendimento punti riferimento e segnali olfattivi
- Ungulati 2 gruppi, regolati da disponibilità di cibo e no T:
 1. Alci e renne in primavera verso la tundra settentrionale, in autunno foreste di conifere della taiga
 2. Zebra, gnu e gazzella nella savana

Ruolo del sistema nervoso e ormonale nella regolazione della temperatura

- In mammiferi e uccelli, strutture preposte a ricevere segnali e valutarli, negli interneuroni del centro preottico dell'ipotalamo
- Afferenze addizionali provengono da sensori posti in cute, midollo spinale e addome
- In mammiferi e rettili duplice sistema di controllo del *setpoint*: neuroni separati che controllano assunzione e perdita calore
- Recettori per il caldo e per il freddo

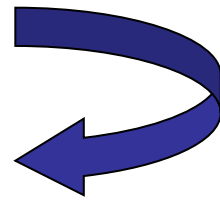
- Termorecettori periferici – importanti dei recettori della parte centrale del corpo e del cervello
- In alcuni endotermi + piccoli, sensori periferici ruolo chiave nel riprogrammare il *setpoint* dei sistemi centrali di regolazione
- Esempio lucertole, differenti lunghezze d'onda della luce, occhio parietale (struttura fotorecettore sulla superficie dorsale della testa)
- Raramente ormoni controllo diretto su equilibrio termico
- Ormoni steroidi e adrenalina effetto su demolizione glicogeno  metabolismo 
- Anche T3 e T4  metabolismo (aumentata quantità e attività di Na⁺-K⁺-ATPasi)
- Prostglandina coinvolte risposte correlate febbre

Termorecezione e termoregolazione

- Stimolazione dei recettori per il freddo sulla pelle di rana:
- Il freddo blocca la pompa $\text{Na}^+\text{-K}^+$ e perciò depolarizza.
- Il trattamento con ouabaina elimina la risposta al freddo
- Nella cavità nasale del gatto la T per la massima attività dei recettori per il freddo è 27°C , dei recettori per il caldo 46°C
- Il raffreddamento della corda spinale induce vasocostrizione nel cane

Evoluzione e vantaggi delle diverse strategie nella regolazione della temperatura

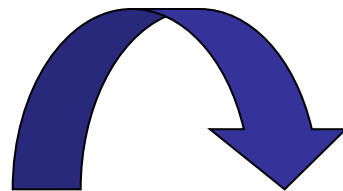
- Ectotermi terrestri – necessità H_2O , grande varietà di micronicchie aride, spendono gran parte del budget energetico nella riproduzione, buoni colonizzatori
- - capaci di sostenere attività intense per tempi brevi, debito O_2 , si affaticano per accumulo lattato



Predatori, agguato

I relativi vantaggi dell'ectotermia e dell'endotermia

- Endotermi: sistemi ad elevato flusso di energia, taglie + grandi, S/V piccolo, costantemente bisogno nutrimento, H₂O
- Possono sopportare periodi di attività aerobica intensa, sfruttare ambienti freddi a latitudini ed altitudini estreme, livelli elevati attività per lunghi periodi



Animali dominanti a tutte le latitudini + alte

- + lungo periodo cure parentali

Gli habitat terrestri estremi

Caratteristiche di vita comuni in condizioni estreme

Dimensione

- Gli animali tendono ad avere $>$ dimensioni man mano che si avvicinano ai poli geografici (regola di Bergmann)
- Se consideriamo tutti gli ambienti estremi, sia polari che desertici o alle alte altitudini, sarebbe più giusto dire che vale in generale questa regola:

è una buona strategia essere insolitamente grandi oppure insolitamente piccoli

Caratteristiche di vita comuni in condizioni estreme

Dimensione

- Spesso vi sono 2 possibili strategie generali, strettamente correlate alle dimensioni:
 1. vi sono i piccoli animali che si sottraggono alle condizioni avverse
 2. e quelli grandi che resistono.
- Nel caso particolare dei deserti, vi è forse un terzo gruppo comprendente gli animali di taglia media, più rari, i quali potrebbero essere definiti evaporatori.

Caratteristiche di vita comuni in condizioni estreme

Stile di vita

Certi stili di vita più comuni indipendentemente dall'ambiente estremo

- **Immagazzinare energia** nei momenti di relativa abbondanza di cibo
- Torpore o estivazione
- Nomade
- **Comportamento gregario** o di **eusocialità**

Caratteristiche di vita comuni in condizioni estreme

Distribuzione e biogeografia

- Più ampia distribuzione
- Le specie polari o degli altipiani devono confrontarsi con variazioni climatiche molto più ampie

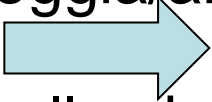
Regime selettivo

- **Selezione per avversità**
- Permette alle specie di sopravvivere durante i periodici colli di bottiglia

Ambienti aridi e molto caldi: i deserti

Tipi di deserti e loro caratteristiche

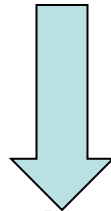
Distribuzione sulla Terra

- Tra latitudine 15° e 40°, ai lati della zona equatoriale calda e umida.
- Semiaridi, aridi e iperaridi
- Aridità naturale dovuta a: localizzazione sotto vento (Nord e Sud America), distanza dal mare (Gobi e Turkestan), latitudini 25°÷35° N o S (sahariano, arabico e australiano)
- Deserti iperaridi, alta pressione dominante, – 25 mm di pioggia/anno, pioggia violenta, inondazioni repentine
 poca H₂O disponibile per piante ed animali, quella che resta soggetta ad evaporazione

Ambienti aridi e molto caldi: i deserti

Distribuzione sulla Terra

- Disponibilità acqua scarsa, imprevedibile e tutti gli organismi devono essere opportunisti
- Di notte può fare molto freddo
- Terreno sabbioso o sassoso → elevata penetrazione calore e scarsa ritenzione acqua
- Siccità, caldo e freddo estremi, salinità e instabilità terreno



Animali specialisti, biomassa ridotta

Ambienti aridi e molto caldi: i deserti

Fauna del deserto

- Composizione tassonomica molto differente da quella degli altri habitat terrestri
- Microfauna suolo: nematodi, microartropodi (collemboli e acari)
- Anuri deserticoli (rane e rospi), salamandra tigre dei deserti americani, lucertole, serpenti e tartarughe, endotermi (roditori, antilopi, uccelli)

Adattamenti nel deserto degli animali evasori

Animali deserticoli di piccole dimensioni:

1. Evasori in senso stretto, attivi solo di notte, per il resto del giorno rintanati sottoterra in microclimi umidi e uniformi, invertebrati molli, insetti apterigoti, nematodi, criptobiosi
2. Evasori con meno restrizioni: insetti (ragni, scorpioni) di piccole dimensioni, comportamento notturno/crepuscolare
3. Piccoli vertebrati ectotermi evasori (rettili e anfibi)
4. Piccoli vertebrati endotermi evasori (roditori)

Adattamenti nel deserto degli animali evasori

Vivere nelle tane

- Tutti i membri del primo gruppo (collemboli, acari, nematodi). Molti migrano attraverso le masse sabbiose con un ciclo regolare, muovendosi su e giù ogni giorno o a seconda della stagione. La blatta *Arenivaga* sale di notte sino a 20÷50 mm dalla superficie del suolo, mentre scende durante il giorno a 200÷600 mm; su scala più ridotta molti acari
- **Microclima uniforme**
- Invertebrati più grandi, roditori, uccelli, tartarughe

L'ambiente occupato da un animale è spesso un microambiente o un microclima

All'altezza della testa una persona può trovarsi esposta a temperature dell'aria che arrivano a 50 °C d'estate e 7 °C d'inverno.

Microambienti del deserto.

Escursione termica annuale nel suolo, nell'aria e alla superficie del terreno in un sito desertico dell'Arizona vicino a Tucson.

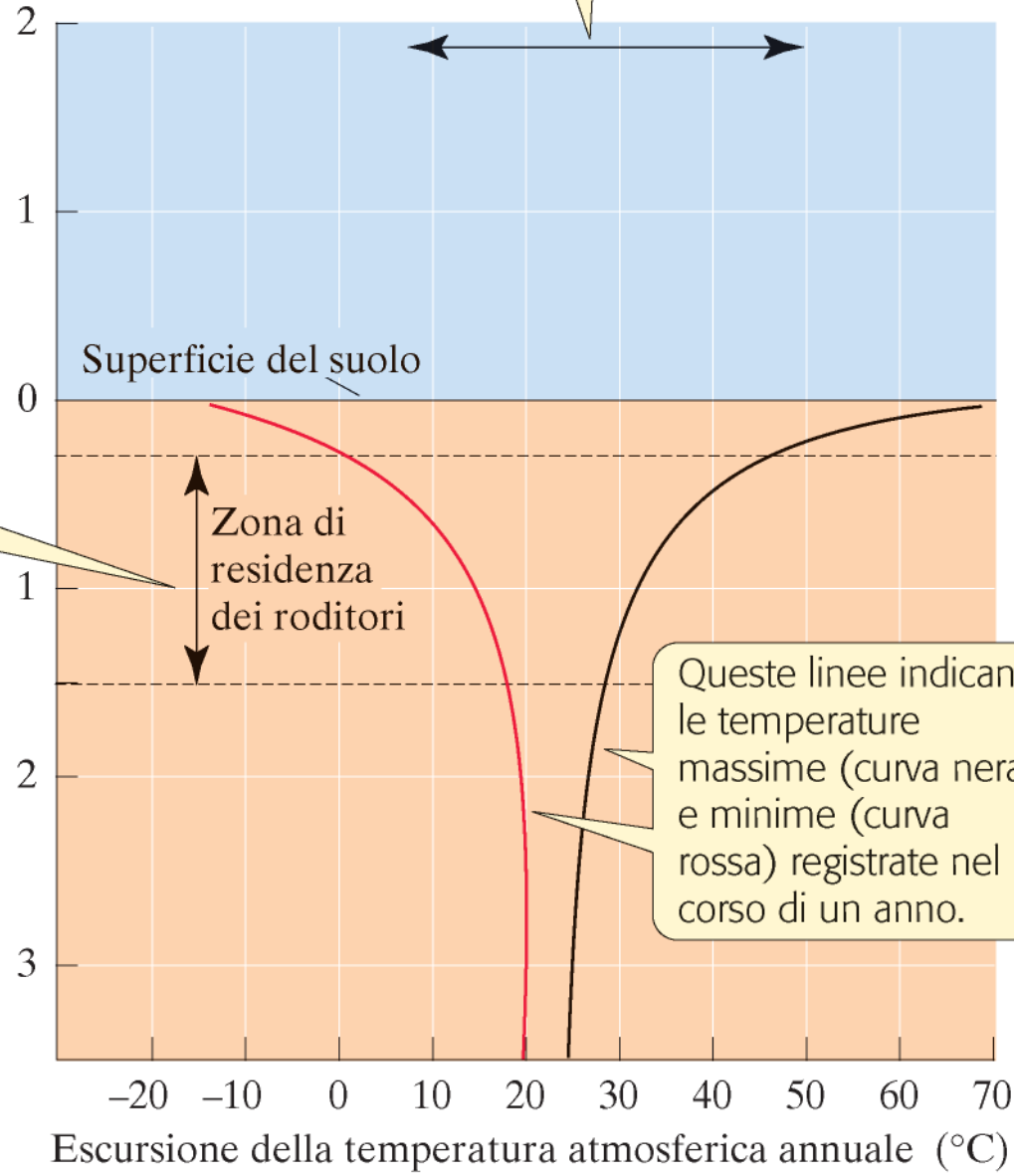
La nostra percezione ha poco a che fare con i microclimi che gli

organismi più piccoli incontrano introducendosi in sottozone particolari di un luogo

Nella tana di un ratto canguro a 1 m sotto la superficie del terreno le temperature rimangono tra 15 °C e 32 °C per tutto l'anno.

Distanza dalla superficie del suolo (m)

Profondità del suolo (m)




Queste linee indicano le temperature massime (curva nera) e minime (curva rossa) registrate nel corso di un anno.

Zona di residenza dei roditori

Adattamenti nel deserto degli animali evasori

Vivere nelle tane

- Zampe modificate adatte allo scavo, es.: arti anteriori scorpioni o robuste zampe anteriori tartarughe
- Elevato n° tane disponibili, costruzione costosa
 alcuni animali sfruttano rifugi preparati da altri
- Elevata **umidità**
- **Stoccaggio del cibo**
- Protezione nei confronti dei predatori e dei parassiti

Adattamenti nel deserto degli animali evasori

Vivere nelle tane

Problemi:

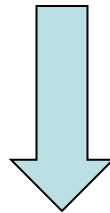
- Eccesso di ammoniaca, più per l'urina e le feci dei giovani che per l'escrezione degli adulti, normalmente deposte all'esterno
- L'entrata stretta riduce l'aerazione
- Valori di P_{O_2} nelle tane dei piccoli roditori 10÷15 kPa
- Per gli animali che si rintanano spostandosi piuttosto che costruire un rifugio fisso, problema respiratorio trascurabile

Adattamenti nel deserto degli animali evasori

Vivere nelle tane

Problemi:


- Mammiferi e uccelli con l'abitudine di costruire tane, sensibilità ridotta al CO_2



- Superano il problema dovuto all'elevata P_{CO_2} (fino a 6 kPa)
- Alcuni roditori eliminano gran parte del CO_2 sotto forma di bicarbonato

Adattamenti nel deserto degli animali evasori

Aumento della tolleranza termica, diminuzione del tasso metabolico e variazioni del Q_{10}

- Alcuni animali deserticoli sono diurni
 **elevata T critica superiore**
- Cuticola più spessa con lipidi con punto di fusione elevato
- Enzimi e membrane insolitamente tolleranti
- **Ridotto tasso metabolico**
- Capacità di sopportare il digiuno per mesi

Adattamenti nel deserto degli animali evasori

Aumento della tolleranza termica, diminuzione del tasso metabolico e variazioni del Q_{10}

- Molti invertebrati mostrano una particolare **variazione del quoziente di T**
- A basse T il Q_{10} è relativamente alto
- È ridotto alla normale T ambientale
- Risale di nuovo a T molto alte
- Un valore più alto di Q_{10} significa una risposta più intensa alla T
- Quando la T ambientale è bassa e gli animali sono inattivi, l'MR scende notevolmente
- Ciò permette di spendere meno energia durante i periodi di inattività
- Durante la normale ricerca di cibo il Q_{10} è relativamente basso

Adattamenti nel deserto degli animali evasori

Colore, forma e postura

- Invertebrati quasi neri, quasi bianchi o di colore sabbia scura
- Colore scuro caratteristico di alcune specie eocrepuscolari
- Molte specie di invertebrati attive durante il giorno sono scure: specie con zampe corte, la > parte dell'assunzione di calore è dovuta alle radiazioni a onda lunga riflesse dal suolo, il cui assorbimento non è influenzato dal colore

Adattamenti nel deserto degli animali evasori

Colore, forma e postura

- Color sabbia scura miglior compromesso per gli animali che vivono prevalentemente nelle tane, soggetti a intensa pressione predatoria, necessità criptismo > necessità termica
- **Mutamento di colore**
- Colore interagisce con la forma e la postura
- In teoria, qualunque sia il taxon, la forma dovrebbe essere allungata piuttosto che tozza, con la parte anteriore o posteriore e la linea mediana del dorso più chiare possibile



Una lucertola termofila comune nei deserti nordamericani. L'iguana del deserto si vede spesso all'aperto con il sole implacabile nelle giornate torride. Anche se non è solita esporsi a temperature superiori a 42 °C, sopravvive a 48,5 °C, una delle temperature più alte che un animale possa tollerare.

Adattamenti nel deserto degli animali evasori

Controllo e tolleranza alla perdita d'acqua

- Molti animali sono eccezionalmente **impermeabili**
- Strati cuticolari e > contenuto lipidico
- In generale, la perdita d'acqua cuticolare viene ridotta negli insetti deserticoli al punto che la perdita d'acqua respiratoria diventa la componente principale del bilancio idrico
- Alcuni animali possono tollerare molto bene
- In molti la disidratazione si accompagna obbligatoriamente alla estivazione, fase in cui non ha luogo alcuna escrezione di urina, con conseguente notevole accumulo di prodotti escretori

Adattamenti nel deserto degli animali evasori

Controllo e tolleranza alla perdita d'acqua

- Un adattamento consiste nel produrre un'**urina** fortemente **iperosmotica**
- Roditori lunghe ansa di Henle
- Rospi escrezione di urea piuttosto che di ammoniaca
- Molti piccoli vertebrati **acido urico**
- Sostanza ubiquitaria negli invertebrati deserticoli

Adattamenti nel deserto degli animali evasori

Controllo e tolleranza alla perdita d'acqua

- Dalla dieta – di 1 mL di acqua al mese
- L'acquisizione, forse anche 50 mL, deriva indirettamente dal cibo sotto forma di acqua metabolica.
- Perdono globalmente una quantità d'acqua equivalente, di cui:
 - 1) circa il 75% per evaporazione,
 - 2) il 5% nelle feci
 - 3) e il 20% nell'urina

Bilancio idrico ed eliminazione dei cataboliti **Mantenimento del bilancio osmotico in ambiente subaereo**

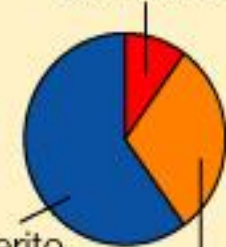


Bilancio idrico in un ratto canguro
(60 ml = 100%)

Bilancio idrico nell'uomo
(2500 ml = 100%)

Ingerito con il cibo (6)

Derivato dal metabolismo (250)



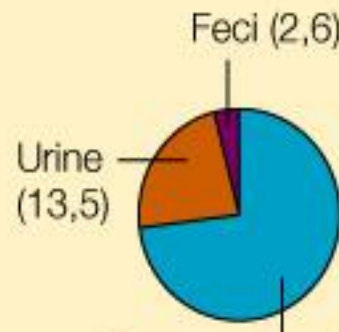
Assunzione di acqua
(ml/giorno)

Derivato dal metabolismo (54)

Ingerito con le bevande (1500)

Ingerito con il cibo (750)

Perdita di acqua
(ml/giorno)



Evaporazione (43,9)

Urine (1500)

I ratti canguro (*Dipodomys*) vivono nelle regioni sud-occidentali dell'America, si nutrono di semi secchi e non assumono direttamente H₂O, perdono H₂O per evaporazione durante gli scambi gassosi e ottengono H₂O dal metabolismo cellulare

Il guadagno netto di H₂O metabolica nel ratto canguro

Sono stati studiati a una T dell'aria di 25 °C e a una umidità relativa del 33%. Nutriti con orzo secco, non hanno ricevuto H₂O da bere

- **Produzione lorda di H₂O metabolica (0,54 g H₂O/g di orzo):** conoscendo la composizione dell'orzo, sapendo in che misura viene assorbito dall'intestino e quanta H₂O si ottiene ossidando i carboidrati, i lipidi e le proteine

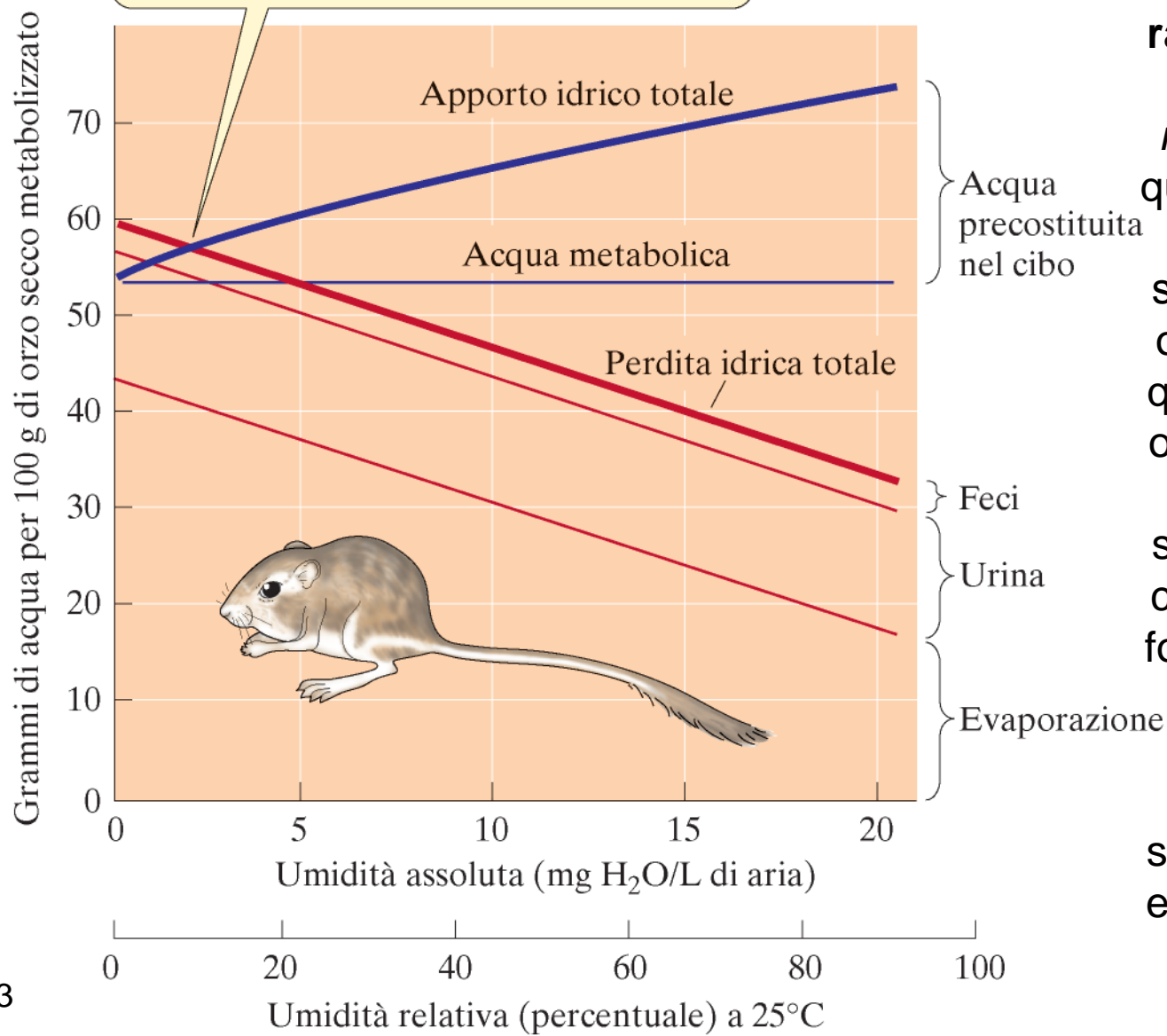
Il guadagno netto di H₂O metabolica nel ratto canguro

- **Perdite idriche obbligate (totale 0,47 g H₂O/g di orzo):**
 1. *Respiratorie* (0,33 g H₂O/g di orzo). L'ossidazione delle molecole alimentari assorbite da 1 g di orzo richiede il consumo di circa 810 mL di O₂, perde circa 0,33 g di H₂O per evaporazione polmonari
 2. *Urinarie* (0,14 g H₂O/g di orzo). Le proteine assimilate da 1 g danno circa 0,03 g di urea. I ratti canguro riescono a concentrare abbastanza l'urea nell'urina da eliminare tale quantità di urea diluendola in 0,14 g di H₂O circa.
 3. *Fecali* (0 g H₂O/g di orzo). Per ogni g ingerito l'animale ottiene circa 0,1 g di H₂O preconstituita. Tuttavia le feci derivanti dalla digestione di 1 g contengono solo 0,03 g di H₂O circa. Quindi dalla digestione può derivare un guadagno netto di H₂O *preconstituita*, che non viene conteggiato nel calcolo del guadagno netto di H₂O metabolica

Il guadagno netto di H₂O metabolica nel ratto canguro

- **Guadagno netto di acqua metabolica (0,07 g H₂O/g di orzo):** il totale di tutte le perdite idriche obbligate durante il catabolismo di 1 g assomma a 0,47 g. Per calcolare il guadagno netto di H₂O metabolica, questo totale va sottratto dalla produzione lorda di H₂O metabolica per g di orzo, cioè 0,54 g. Il guadagno netto risulta quindi 0,07 g di H₂O per g di orzo ingerito. Questo guadagno di H₂O metabolica è utilizzabile per coprire perdite idriche o, se costituisce un eccesso, può essere escreto.

I ratti canguro riescono a rimanere in equilibrio idrico a umidità superiori a quelle per cui la linea dell'«apporto idrico totale» incrocia la linea della «perdita idrica totale».



Il bilancio idrico di un ratto canguro (*Dipodomys merriami*). Le quantità di H₂O riportate sull'asse delle ordinate sono quelle assunte o perdute ogni 100 g (peso secco) di orzo consumato. In fondo alle tane e nell'aria notturna del deserto, in superficie, la T era di solito 25 °C o meno.

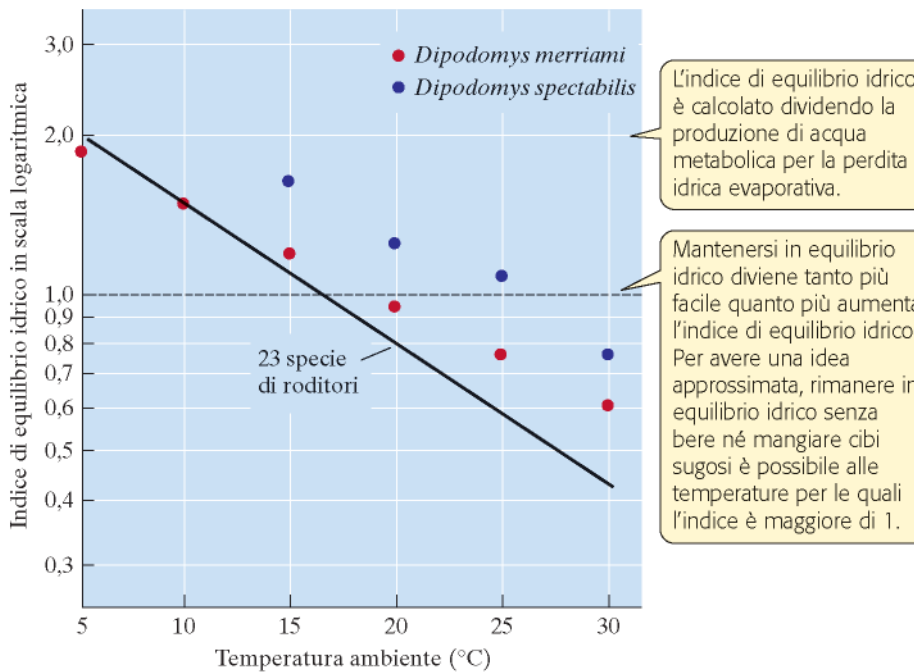
10/04/2013

Effetti della T sull'equilibrio idrico nei ratti canguro.

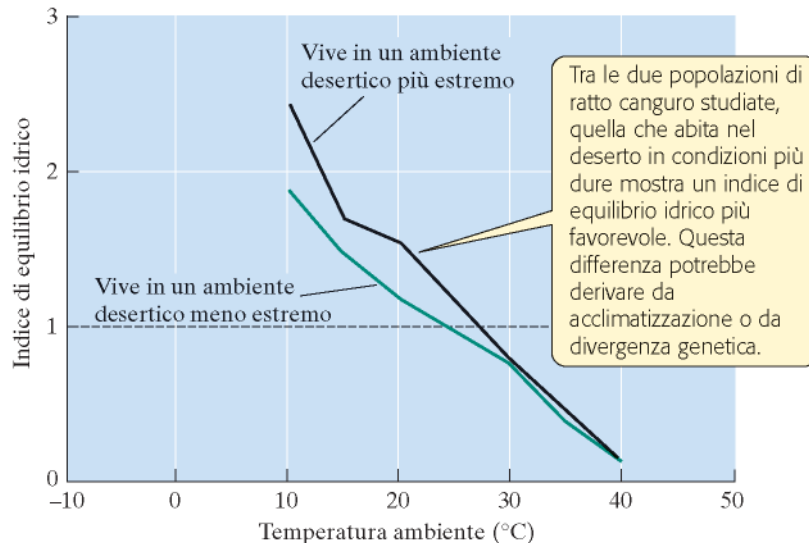
Nei roditori del deserto che mangiano cibi secchi e non bevono H₂O, la produzione di H₂O metabolica e le perdite idriche evaporative sono i parametri dominanti del bilancio idrico.

Per questo il loro rapporto, detto *indice di equilibrio idrico*, è una misura necessaria a valutare la capacità di un animale di mantenere l'equilibrio idrico. (Le popolazioni di *D. merriami* studiate in (b) erano diverse da quella studiata in (a).)

(a) L'indice di equilibrio idrico nei roditori e in due specie di ratti canguro (*Dipodomys*)



(b) L'indice di equilibrio idrico in due popolazioni di una specie di ratto canguro



Il tasso di produzione dell' H₂O metabolica, che varia in parallelo al tasso metabolico, *aumenta al diminuire della T ambiente* quando la T scende sotto la zona termica neutra. Il tasso di PIE dei roditori *di regola diminuisce al diminuire della T ambiente*. Il rapporto diventa rapidamente molto più favorevole quando scende la T, perché la produzione di H₂O metabolica aumenta e le PIE diminuiscono. I ratti canguro raggiungono l'equilibrio idrico aggiungendo insetti e parti verdi di piante alla loro dieta abituale

Adattamenti nel deserto degli animali evasori

Estivazione

- Evasori
- Metabolismo ridotto e aumentati i limiti di tolleranza al calore, cessano la crescita e la riproduzione, incapace di rispondere agli stimoli esterni
- **Criptobiosi**
- **Diapausa**, fenomeno che interessa particolarmente gli artropodi
- Situazioni differenti anche per la modalità del risveglio in quanto la quiescenza cessa di norma automaticamente col miglioramento delle condizioni di vita, mentre la diapausa richiede specifici segnali e meccanismi di controllo interni all'organismo

Adattamenti nel deserto degli animali evasori

Estivazione

- Chioccioline deserticole trascorrono in estivazione gran parte della loro vita (sino al 98%)
- Lo stato di estivazione, caratterizzato dal fatto che la conchiglia viene sigillata con un coperchio calcareo, può prolungare il tempo di sopravvivenza sino a parecchi anni
- Le specie deserticole sono spesso prive degli stimoli legati al fotoperiodo e si basano piuttosto su meccanismi innescati dalla scarsità di cibo o da fattori climatici

Adattamenti nel deserto degli animali evasori

Estivazione

- Tra i vertebrati ectotermi l'estivazione si verifica in molti anfibi e rettili
- *Scaphiopus* 10 mesi/anno in estivazione, metabolismo ridotto del 50÷67%, riserve lipidiche, riduzione del volume e aumento della concentrazione dell'emolinfa accompagnati dall'accumulo di urea, enzimi antiossidanti abbondanti, necessari per proteggere i tessuti durante il risveglio e la riossigenazione, enzimi poco sensibili all'urea.
- Estivazione ha luogo anche negli endotermi (citelli, gerbilli, opossum)

Adattamenti nel deserto degli animali evasori

La riproduzione: protezione delle uova e dei giovani

- Vita lunga, procreazione opportunistica, molto rapida in coincidenza delle piogge e possono rimanere sterili per alcuni anni
- I nematodi criptobiotici possono diventare attivi e deporre le uova nel giro di pochi minuti dopo essere stati bagnati dalla pioggia per la prima volta, e alcuni collemboli, acari e isopodi possono completare una generazione entro 1 o 2 settimane.
- Risulta favorita anche la nascita di pochi piccoli per ogni singolo episodio di procreazione, così come è favorito il forte investimento in questi pochi piccoli
- La > parte degli artropodi evasori vive nelle tane e depone le uova sottoterra

Adattamenti nel deserto degli animali evasori

La riproduzione: protezione delle uova e dei giovani

- I rospi della vanga (*Scaphiopus*) stratagemmi particolari
- Le tartarughe, come tutti/molti ectotermi relativamente grandi e dalla vita lunga, cercano di riprodursi ogni anno nonostante sia variabile la disponibilità di acqua e cibo, riducendo il metabolismo negli anni di siccità e mettendo a rischio il proprio benessere
- Roditori deserticoli utilizzano una gamma di differenti modalità di riproduzione
- Molte specie capacità di rilevare e rispondere quasi istantaneamente anche alla più piccola quantità di pioggia


Adattamenti nel deserto degli animali evasori

Socialità

- Insetti: vantaggi microclima stabile del nido (rifugio termico, immagazzinare risorse, difesa contro predatori e parassiti)
- Roditore mammifero ectotermo eterocefalo glabro: colonie di 70÷80 individui, 1 femmina, 2-3 maschi, il resto non si riproduce mai, ma scava, procura cibo e difende la colonia

Rane e rospi del deserto

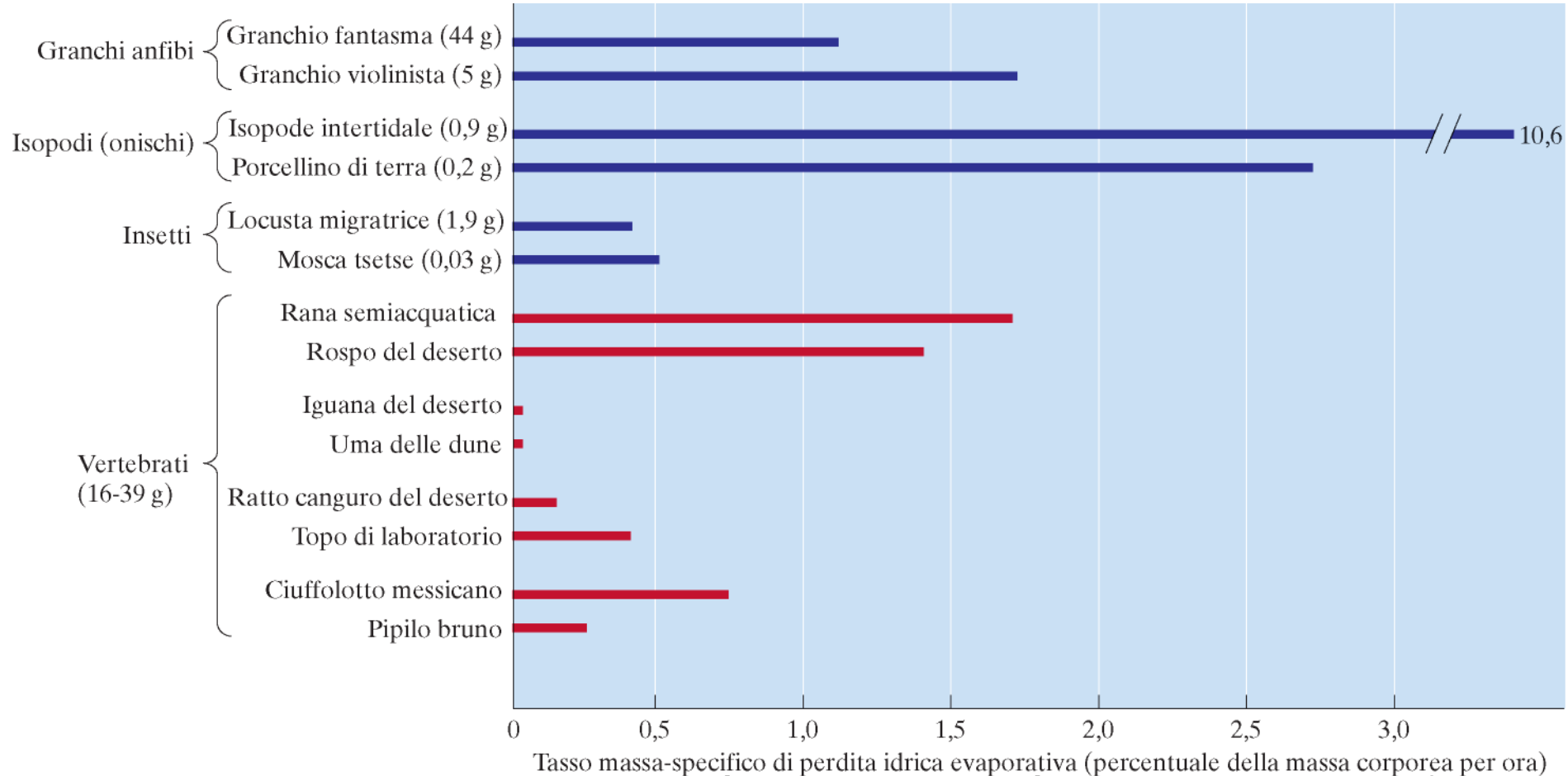
Caratteristiche anfibi:

- Strato corneo costituito singolo piano cellule morte
 - Escrezione
 - T
 - Rane e rospi terrestri: quando l' H_2O non è disponibile cessano di produrre urina e i rifiuti si accumulano nei liquidi corporei
- 
- Cambiamenti fisiologici della cute e della vescica urinaria: ↑ permeabilità vescica e > assorbimento H_2O attraverso la pelle
 - Ormone antidiuretico

Come possono gli anfibi, così vulnerabili alla disidratazione, vivere nei deserti?

- Alcune specie di anuri (rane e rospi), come *Bufo cognatus* e *Scaphiopus couchi* del Nordamerica, vivono con successo nei deserti o altri habitat aridi, pur non avendo protezioni cutanee > dall'evaporazione idrica rispetto a rane leopardo
- La chiave del successo è il comportamento e la quiescenza stagionale
- Questi anfibi del deserto passano gran parte del tempo in microhabitat protettivi, specialmente tane sotterranee, e sono per lo più notturni

Il tasso totale di perdita idrica evaporativa è molto variabile sia tra i vertebrati sia tra gli artropodi. Tutti gli animali qui riportati sono stati studiati in aria secca o relativamente secca tra 25 °C e 32 °C. I vertebrati hanno tutti pressappoco la stessa massa corporea (16-39 g). Per gli artropodi è riportata la massa corporea delle singole



specie. La perdita idrica evaporativa è espressa in unità di massa-specifiche (% di massa corporea per ora = mg H₂O perduta per 10 mg di massa corporea per ora). Specie elencate: granchi anfibi, isopodi, insetti, anfibi (*Rana temporaria* e *Scaphiopus couchii*), iguane, mammiferi (*Dipodomys merriami* e *Mus domesticus*), uccelli.

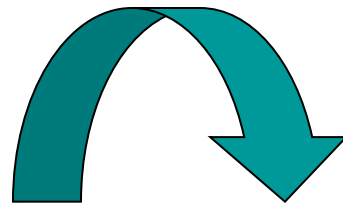
Strategie per ambienti caldi e aridi:

- Vivere vicino alla poca H_2O disponibile
- Raffreddamento per evaporazione
- Accumulo urina diluita, perdite per evaporazione compensate riportando in circolo l' H_2O che diluisce l'urina

Esempi:

- *Scaphiopus couchi* (rospo della vanga) può produrre e accumulare urea a suo piacimento, dormiente per molti mesi
- Idem rane adattate alle acque salmastre
- Rospo scavatore della famiglia ceratofridi: non ↑ [urea] nei liquidi corporei ma previene le perdite di H₂O avvolgendosi in un bozzolo
- Rana arboricola verde *Phyllomedusa sauvagei* e *Chiromantis* escrezione N come acido urico o urati e Na e K precipitano con esso → capacità escretoria reni ↑

- Nuovo tipo di ghiandola cutanea, a metà tra le ghiandole mucose e le ghiandole velenifere, piccolissime e numerose, sotto controllo del simpatico, recettori β -adrenergici

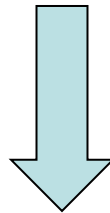


Impermeabilizzazione, miscela eterogenea di lipidi, soprattutto cere

- *Phyllomedusa* all'ombra, mentre *Chiromantis* immobile in pieno sole cambiando colore da grigia o bruna a bianca

- *Phyllomedusa* in America centrale e meridionale e *Chiromantis* in Africa hanno una pelle pochissimo permeabile all'H₂O
- Questa permeabilità ridotta va imputata a certi speciali lipidi cutanei
- Eliminano in gran parte i rifiuti azotati sotto forma di acido urico o di urati poco solubili

- *Phyllomedusa* (Sud America) mostra tassi di evaporazione che sono solo 1/20 di quelli tipici di altre rane.
- Ha ghiandole specializzate nella pelle che secernono una sostanza cerosa che apparentemente impermeabilizza la pelle.
- Questa cera rende la superficie epiteliale idrofoba

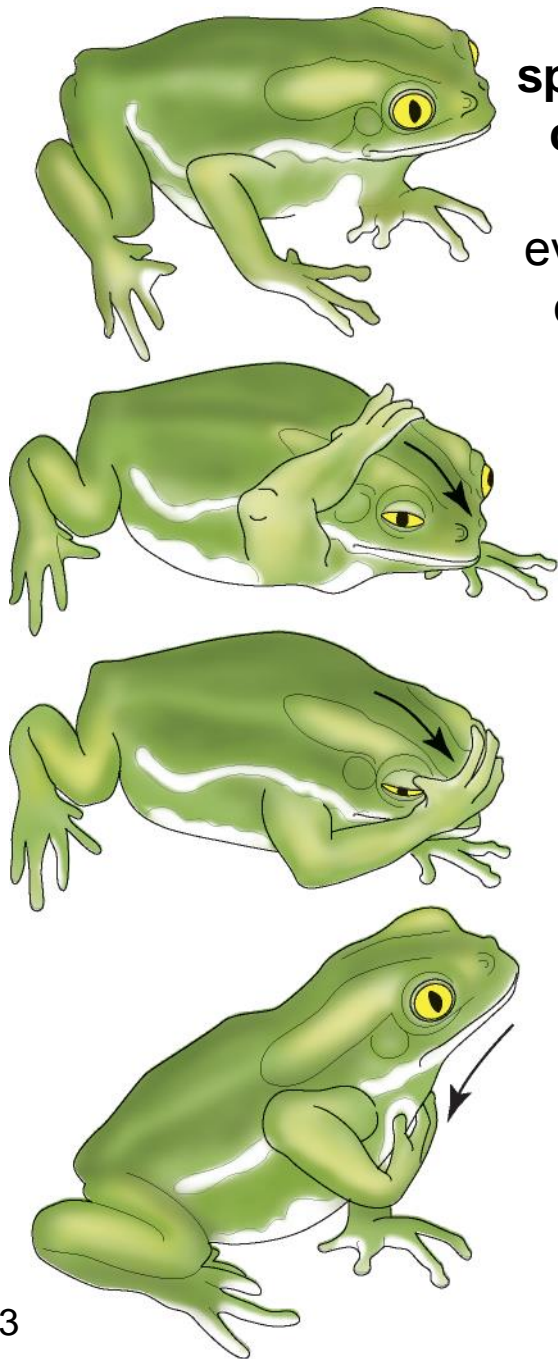


Le gocce d'acqua invece che spargersi sulla pelle, formano una collana che cade

- *Chiromantis* (Sud Africa) non dipende dall'ambiente umido per prevenire una rapida deidratazione
- Posta all'aria secca perde acqua per evaporazione a un tasso che è una piccola frazione del tasso in altre rane, è simile a quello dei rettili
- Non ha ghiandole che secernono cera e la sua pelle deve essere resa impermeabile con altri meccanismi

- Entrambe no urea, come fanno tutti gli altri anfibi, ma acido urico, caratteristico dei rettili
- La scoperta di caratteristiche fisiologiche dei rettili in anfibi mostra che le caratteristiche fisiologiche di norma sono molto più plastiche ed adattabili all'ambiente dei caratteri morfologici e non sono perciò idonee per stabilire relazioni evolutive.

Le rane arboree del genere *Phyllomedusa* si spalmano lipidi protettivi secreti dalle ghiandole del tegumento sulla superficie cutanea. I lipidi riducono drasticamente il tasso di perdita idrica evaporativa attraverso la pelle. L'animale si spalma con una serie di movimenti stereotipati degli arti.

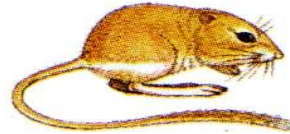


Confronto tra i tipi di escrezione di azoto

La maggior parte degli anfibî, come la rana leopardo, elimina l'azoto sotto forma di urea in soluzione, utilizzando abbondante acqua. Per eliminare la stessa quantità di urea i mammiferi del deserto utilizzano meno acqua. Gli anuri del deserto, come *Phyllomedusa sauvagei*, assomigliano ai mammiferi, nel senso che impiegano poca acqua, ma se ne differenziano perché eliminano i rifiuti azotati come acido urico.



3 GRAMMI DI ACIDO URICO

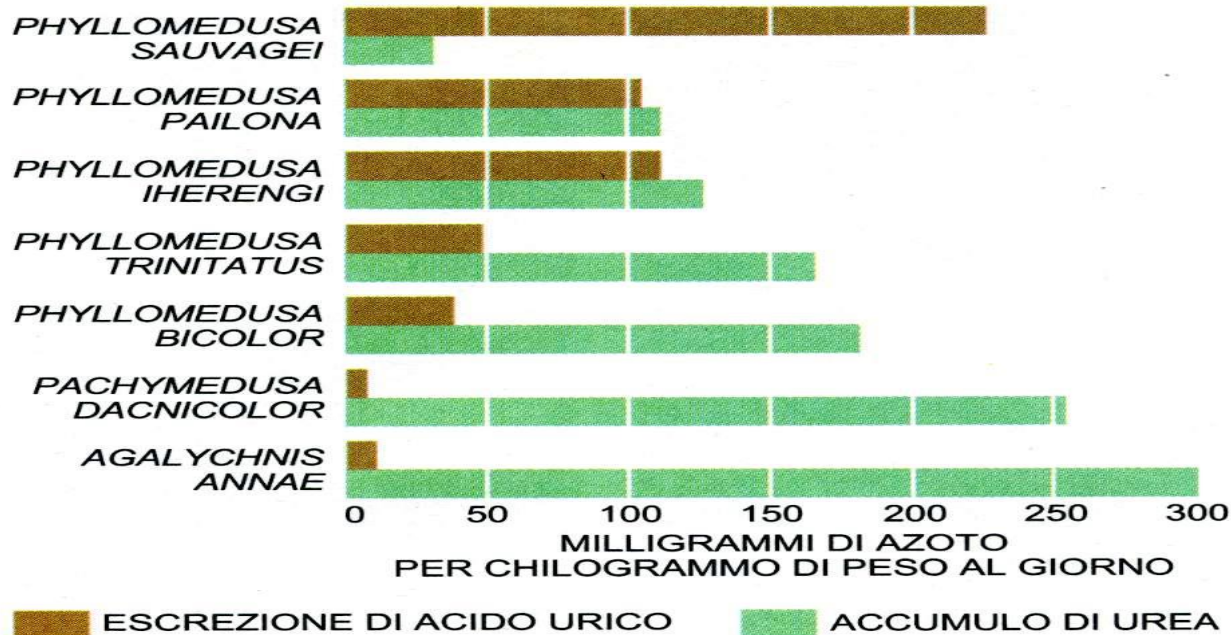


2,1 GRAMMI DI UREA



2,1 GRAMMI DI UREA

PHYLLOMEDUSA SAUVAGEI



La produzione di acido urico varia notevolmente. Le rane delle regioni aride, come *P. sauvagei*, trasformano l'80 per cento dei loro rifiuti azotati in acido urico semisolido, riducendo così l'urea nel sangue e riuscendo a risparmiare acqua. Invece le rane tropicali, come *P. bicolor*, ne trasformano solamente il 20 per cento. (*Pachymedusa dacnicolor* e *Agalychnis annae* sono imparentate con *Phyllomedusa*.)

Adattamenti degli anuri alle regioni aride

DESERTO DEL COLORADO

Hyla cadaverina (in alto a sinistra)

È una rana che vive nel deserto presso fonti permanenti. Può accumulare fino al 25 per cento del peso corporeo sotto forma di urina diluita. Se perde acqua attraverso la cute, può riassorbirla dalla vescica.

Scaphiopus couchi (in alto al centro)

Il rospo dalla vanga abita aree desertiche dove non esistono fonti d'acqua perenni. Per sopravvivere alla stagione secca si interra fino a un metro di profondità. Alcuni esemplari sono sopravvissuti in questo modo a due anni di siccità.

Bufo punctatus (in alto a destra)

Questo rospo può allontanarsi anche di 100 metri da una sorgente alla ricerca di cibo. Per mantenere bassa la temperatura corporea si ripara in anfratti e, come *H. cadaverina*, è in grado di riciclare l'acqua dall'urina. Può tollerare una perdita anche del 40 per cento dell'acqua corporea (per confronto i dromedari tollerano una perdita del 20 per cento).

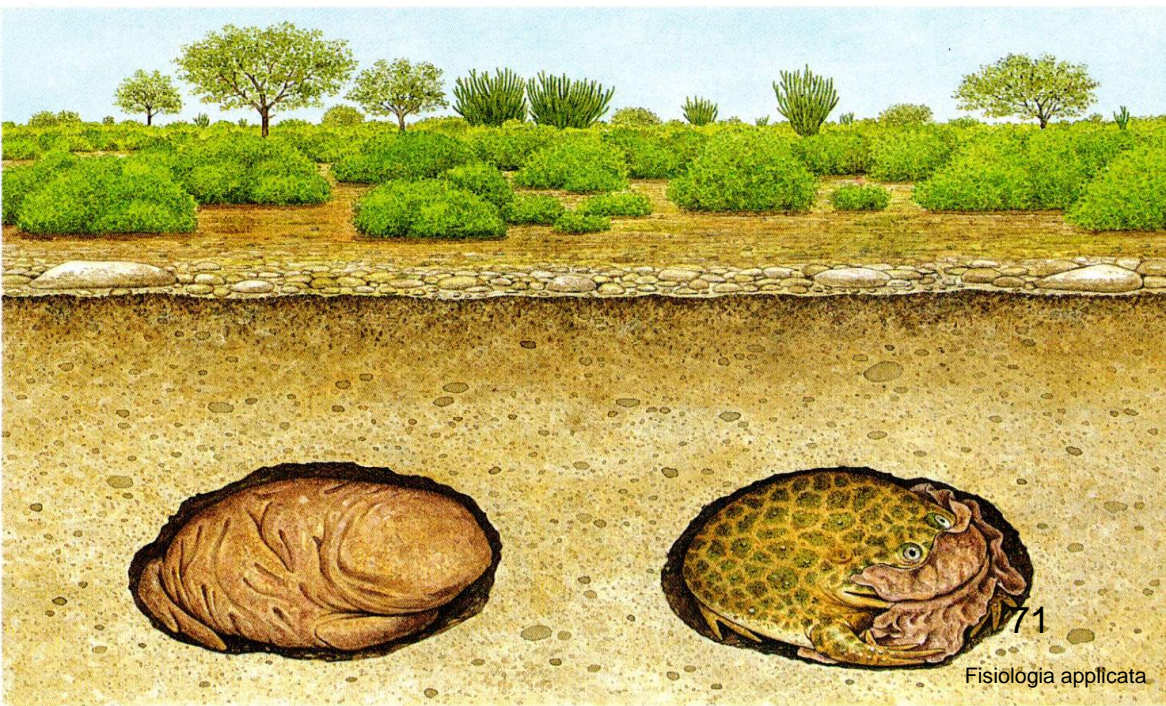
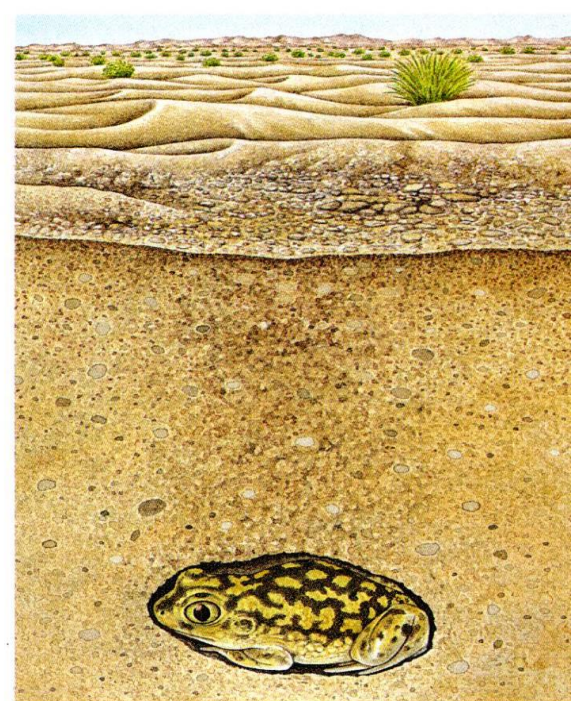
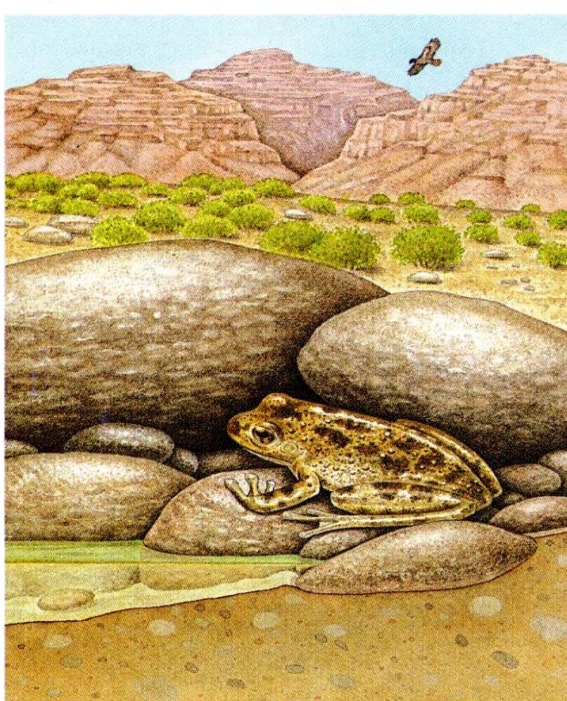
REGIONE DEL GRAN CHACO

Lepidobatrachus laevis (in basso a sinistra)

È un rospo che supera i periodi secchi seppellendosi in un tana di fango. Una volta sottoterra, costruisce un bozzolo multistratificato che gli permette di resistere alla disidratazione. All'inizio della stagione delle piogge si sfilia il bozzolo dalla testa, lo mangia e poi ritorna in superficie.

Phyllomedusa sauvagei (in basso a destra)

È una rana arboricola che si ricopre di una sostanza cerosa per evitare di disidratarsi. Per conservare l'acqua elimina acido urico in forma semisolido. È anche l'unico anuro che sia in grado di bere, lasciando che le gocce cadano nella bocca semiaperta; tuttavia l'acqua, come accade per gli altri anfibi, viene assorbita soprattutto attraverso la cute.





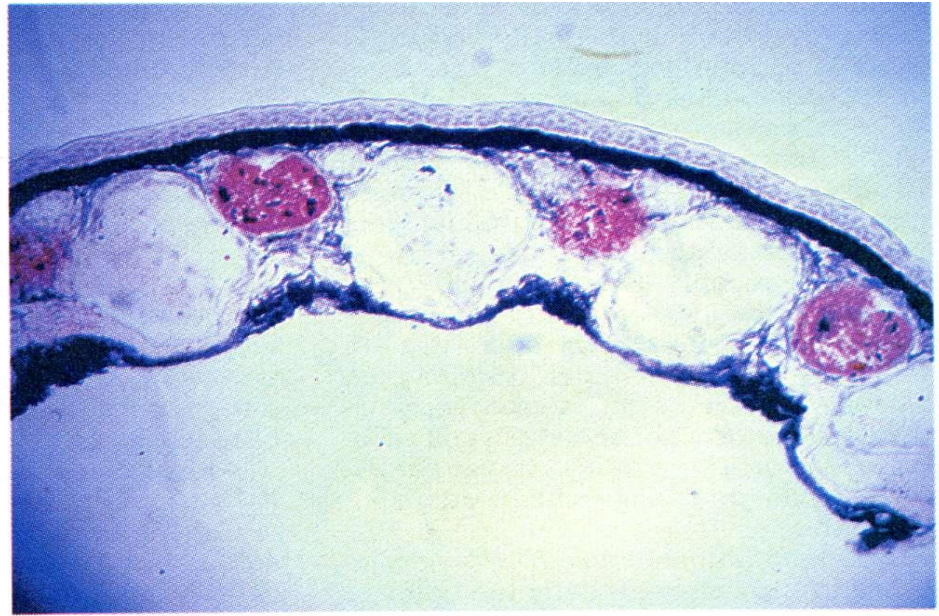
Il cambiamento di colore consente a *Chiromantis xerampelina* di tollerare la luce diretta. Abbandonando il suo colore protettivo scuro (*a sinistra*) e adottando il bianco (*a destra*) que-



sta rana arboricola riflette i raggi solari. Sopravvive al calore accumulando grandi quantità di acqua nella vescica e utilizzando questa riserva per raffreddarsi con l'evaporazione.



Strofinare la pelle con le quattro zampe a turno consente a *Phyllomedusa sauvagei* di cospargersi completamente di una sostanza cerosa che impedisce le perdite d'acqua. Una volta



incerata, la rana sembra fatta di plastica. La sostanza protettiva viene secreta da piccolissime ghiandole cutanee che nella microfotografia a 150 ingrandimenti appaiono in rosso.

In alcune rane arboree di zone aride si osservano specializzazioni fisiologiche “radicali”

- Alcune specie delle minuscole e coloratissime rane *Hyperolius* delle savane africane hanno permeabilità cutanee bassissime
- Non producono abitualmente acido urico o composti affini come le altre rane descritte
- Durante la stagione secca restano in posizioni esposte sui rami dei cespugli e degli alberi, anche se si disidratano all'estremo
- Smettono di produrre urina e gran parte dei rifiuti azotati si accumulano nei fluidi corporei come urea

In alcune rane arboree di zone aride si osservano specializzazioni fisiologiche “radicali”

- Disidratandosi cominciano a sintetizzare guanina dai rifiuti azotati accumulati nel corpo
- La guanina è una purina scarsamente solubile, come l'acido urico
- Le rane depositano gran parte della guanina sintetizzata nelle cellule cutanee (iridofori), per cui diventano bianchissime
- La formazione della guanina consente all'animale di accumulare l'azoto di rifiuto per periodi lunghi (perché l'azoto rimane in forma non disciolta)
- Grazie alla guanina depositata nella pelle, la rana si scalda meno al sole perché la pelle riflette di più la radiazione incidente

- L'anfibio australiano *Cyclorana alboguttata* può restare per mesi o anni nell'immobilità, senza subire atrofia muscolare
- Trascorre l'estivazione sotto terra entro un bozzolo composto di strati epidermici distaccati e di muco ed emerge soltanto durante i periodi delle forti piogge estive
- Devono accoppiarsi e nutrirsi, prima di tornare allo stato di dormienza
- Le rane hanno di norma tassi metabolici bassi che, durante l'estivazione, scendono a livelli estremamente bassi

- La riduzione del metabolismo ha come effetto un livello basso della produzione di ROS
- Sono liberate dai mitocondri durante il metabolismo aerobico
- Per proteggersi le cellule producono antiossidanti
- Il ridotto tasso metabolico delle rane è uno dei fattori che concorre a salvare i muscoli quando sono inattivi
- La bassa attività mitocondriale produrrebbe livelli molto bassi di ROS e manterrebbe al minimo la degradazione delle proteine e l'atrofia
- Altri animali: produzione di elevati livelli di antiossidanti da parte dei muscoli degli animali dormienti