

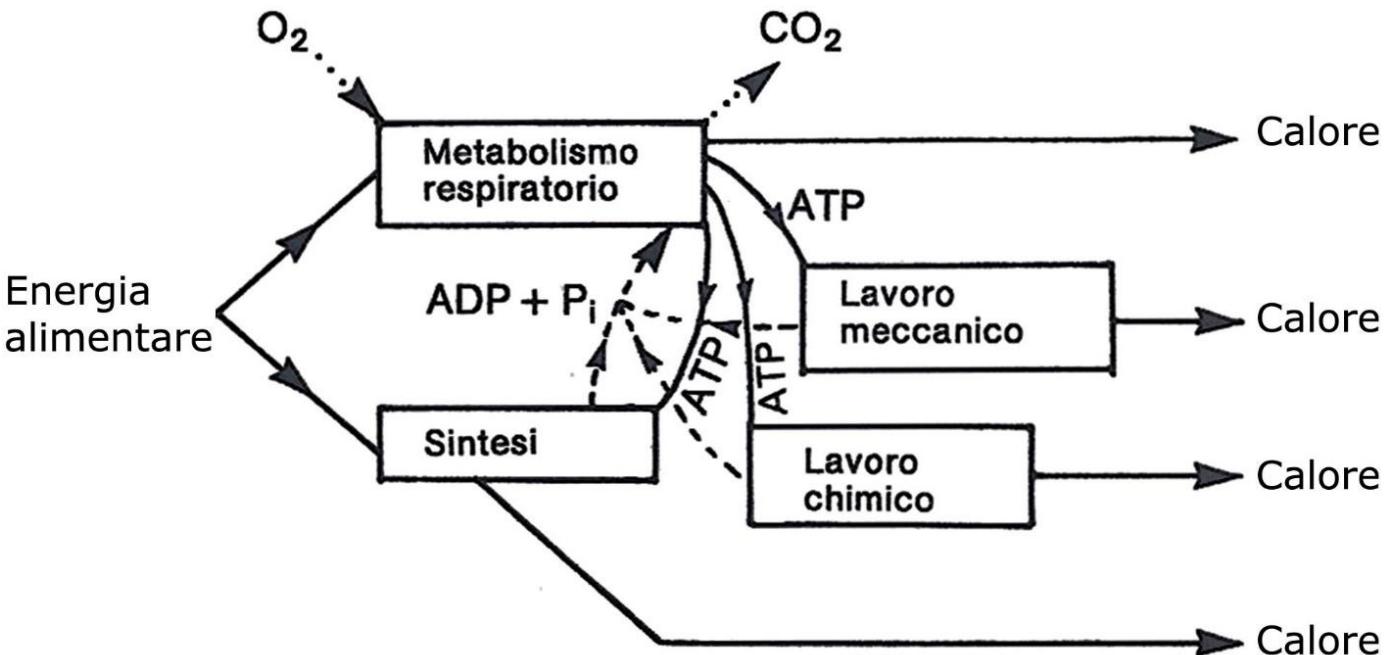


Zoologia generale (M-Z) 2022.

3. Termoregolazione, respirazione e circolazione



Termoregolazione



Termoregolazione: terminologia di uso frequente

Termoconformi
Pecilotermi
A sangue freddo
Ectotermi

Termoregolatori
Omeotermi
A sangue caldo
Endotermi

Eterotermi



Termoregolazione

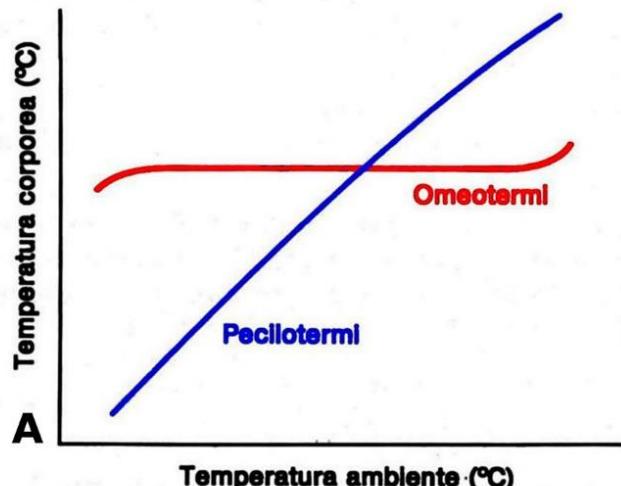
Come mostra il diagramma di flusso dell'utilizzo dell'energia alimentare, i processi respiratori generano ATP in modo inefficiente, subendo una perdita di calore, così come una gran parte dell'energia contenuta nell'ATP finisce per generare **calore** durante lo svolgimento di un lavoro.

Per quanto riguarda la terminologia adoperata quando si parla di termoregolazione negli organismi viventi è bene notare che i termini riportati in ciascuna colonna, contrariamente all'uso che se ne fa comunemente, non sono sinonimi tra di loro.

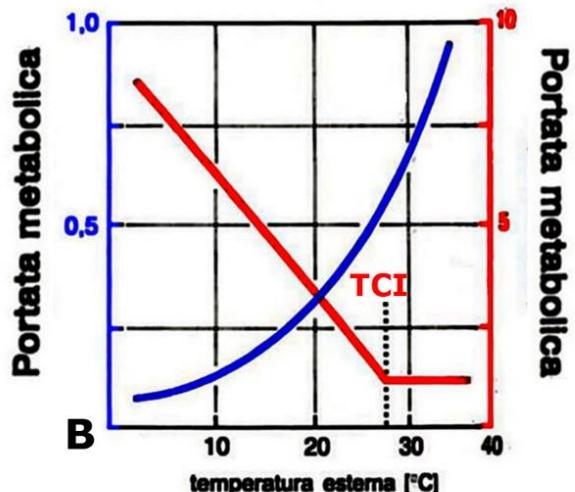
La maggioranza degli organismi marini, per esempio, pur essendo degli ectotermi in termini fisiologici, sono di fatto anche degli «omeotermi» in senso funzionale perché vivendo in un ambiente termicamente molto stabile non variano la propria temperatura corporea; un rettile pecilotermo esposto al sole può presentare il sangue caldo quanto quello di un omeotermo. Molti piccoli mammiferi, pur essendo endotermi, variano sensibilmente la propria temperatura, tendendo alla pecilotermia, durante gli stati di torpore

Temperatura e metabolismo

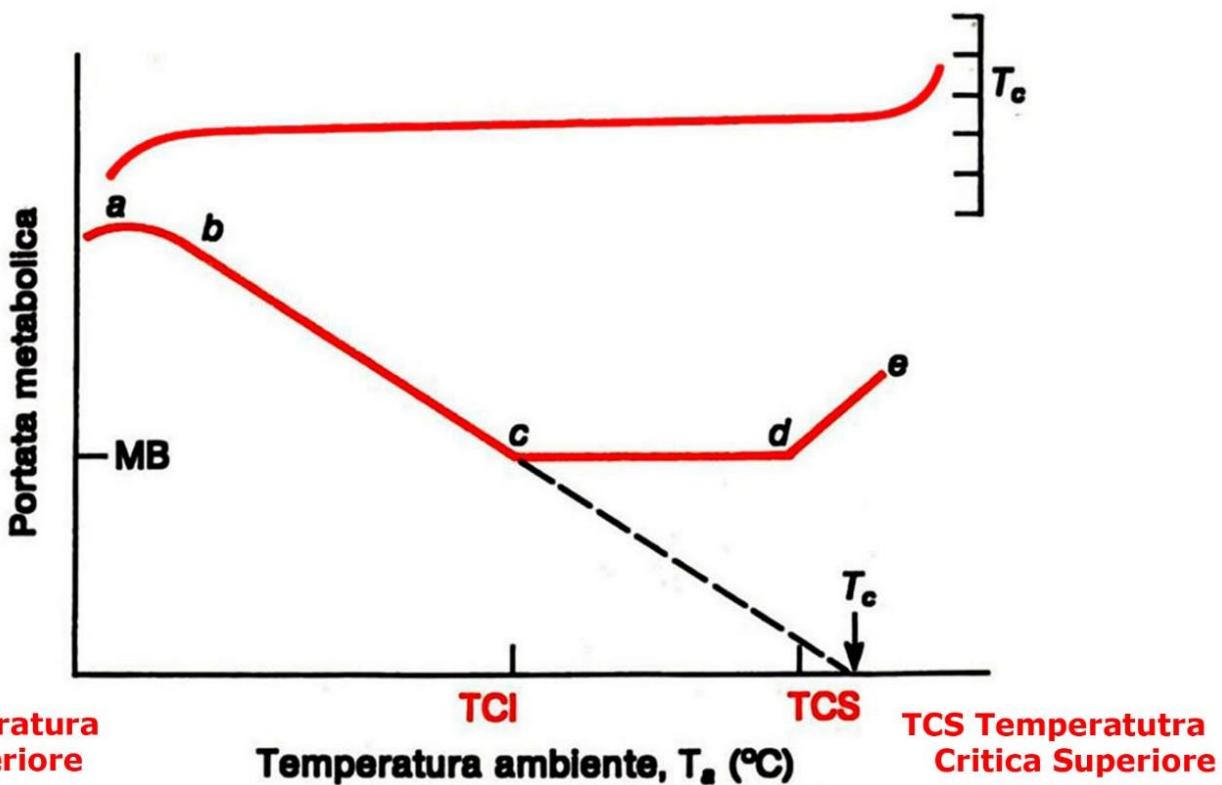
Temperatura corporea



Attività metabolica



Temperatura corporea (A) e portata metabolica specifica (B) in funzione della temperatura esterna, nei pecilotermi (termoconformi) e negli omeotermi (termoregolatori).



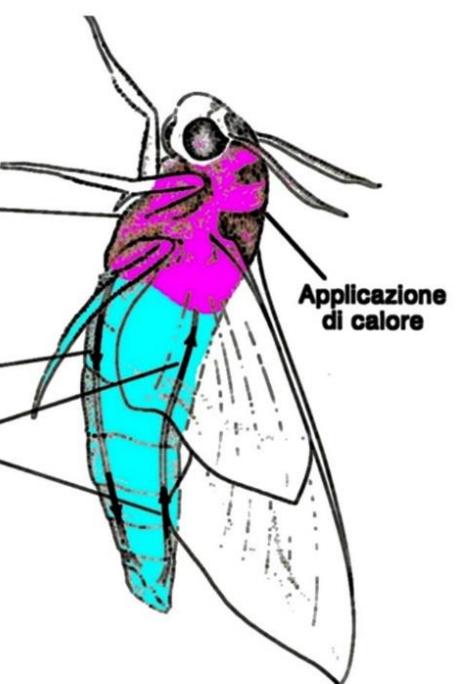
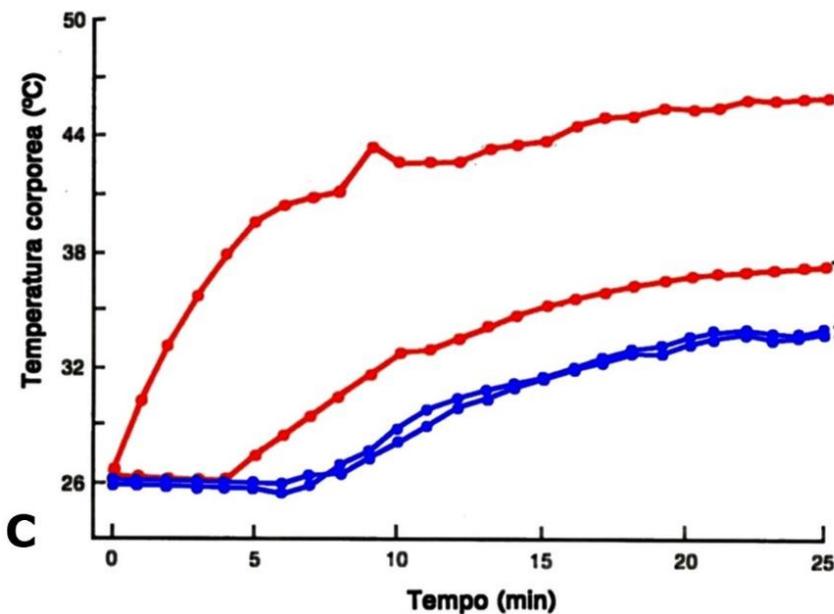
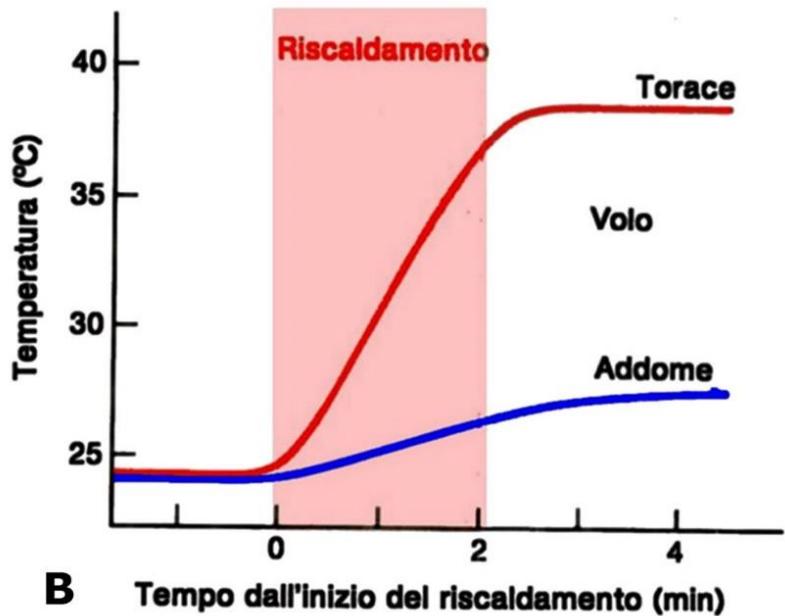
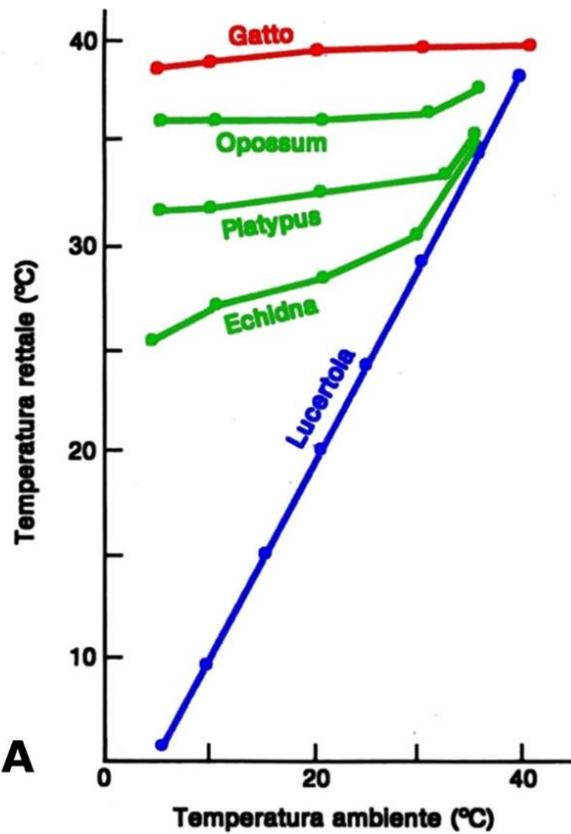


Temperatura e metabolismo

L'attività metabolica di un ectotermo cresce con l'aumentare della temperatura ambientale, quella di un endotermo diminuisce. Come mostra il grafico in basso, più dettagliato di quello in alto a destra, l'andamento di questa variazione per gli endotermi non è costante. Infatti all'interno della **zona termica neutra (c-d)** un endotermo regola la propria temperatura corporea mediante la semplice variazione della conducibilità termica della superficie corporea il che non richiede variazioni metaboliche apprezzabili. Al di sotto di questa zona l'attività metabolica cresce con il diminuire della temperatura ambientale perché si rende necessario un incremento della **termogenesi**, mentre al di sopra di questa cresce con l'aumento della temperatura ambientale per consentire la dissipazione del calore tramite il **raffreddamento evaporativo**. Quando la temperatura ambiente diventa inferiore alla temperatura **b**, o superiore a quella **e**, questi meccanismi non risultano più in grado di mantenere una temperatura corporea costante e se la situazione si protrae l'animale può andare incontro alla morte. Nel grafico in alto a destra si noti la differenza di scala che misura l'attività metabolica. Un endotermo presenta un metabolismo basale che è circa 30 volte superiore a quello di un ectotermo.



Eterotermi temporali





Eterotermi temporali

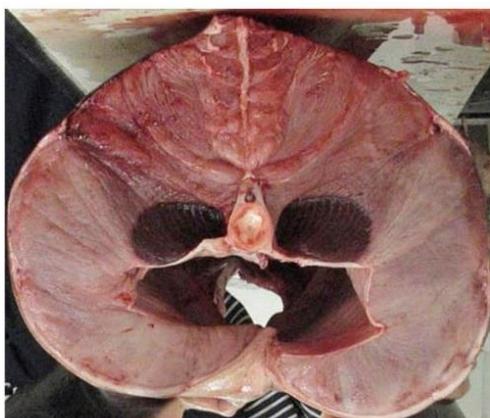
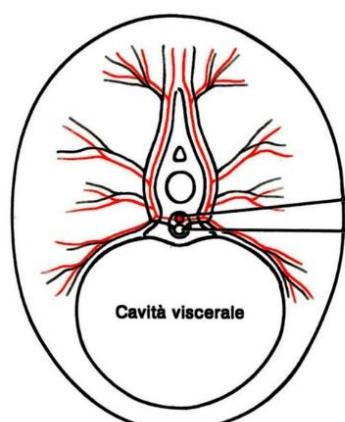
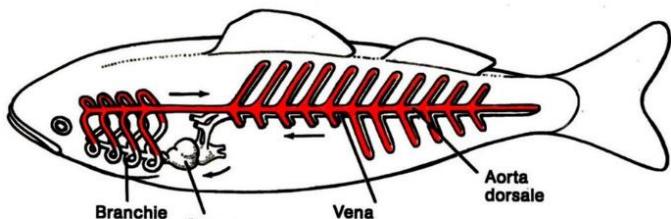
Molti organismi, solitamente quelli più attivi, mostrano un comportamento termico intermedio tra gli ectotermi e gli endotermi. Gli eterotermi temporali sono quelli in cui la temperatura corporea può, in alcune circostanze, variare indipendentemente da quella ambientale.

(A) La temperatura corporea varia diversamente in funzione della temperatura esterna, nei mammiferi (**omeotermi**), nella lucertola (**pecilotermi**) e nei marsupiali e monotremi (**eterotermi transitori**) che potremmo considerare degli «omeotermi inefficienti». **(B)** In una falena il brivido intenso dei muscoli del volo causa un rapido incremento della temperatura toracica che si rende necessaria per raggiungere la temperatura d'esercizio funzionale per i muscoli alari (**termogenesi preliminare** al volo).

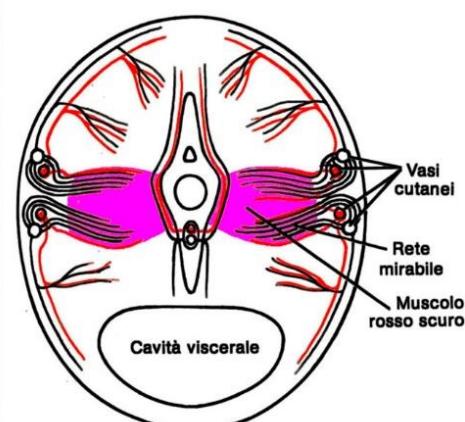
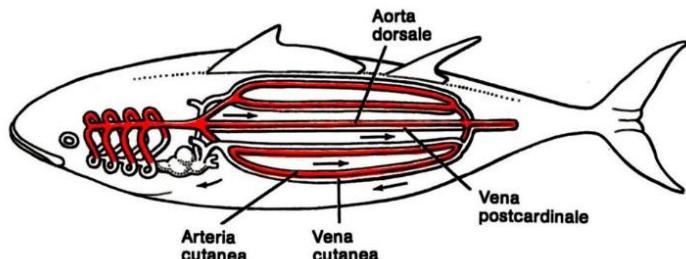
(C) Se a una falena immobilizzata applichiamo una fonte di calore sul torace, quando la temperatura di questa regione raggiunge i 39°C il flusso sanguigno comincia a trasferire il calore all'addome, mentre il sangue addominale, più fresco, comincia a raffreddare il torace. In questa maniera la falena evita un surriscaldamento eccessivo che risulterebbe dannoso.

Eterotermi locali

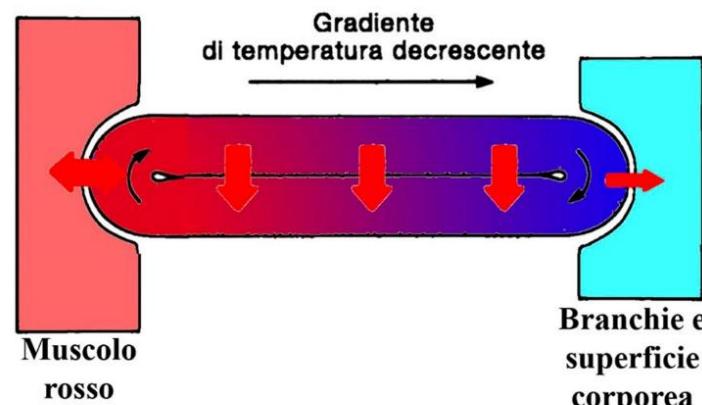
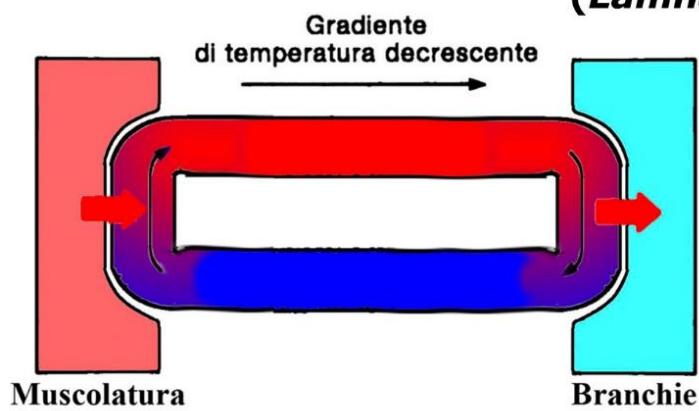
Modello ectotermo



Modello eterotermo



Muscolo rosso di smeriglio (*Lamna nasus*)



Modelli semplificati di circolatorio in assenza o in presenza
di un meccanismo di scambio di calore controcorrente

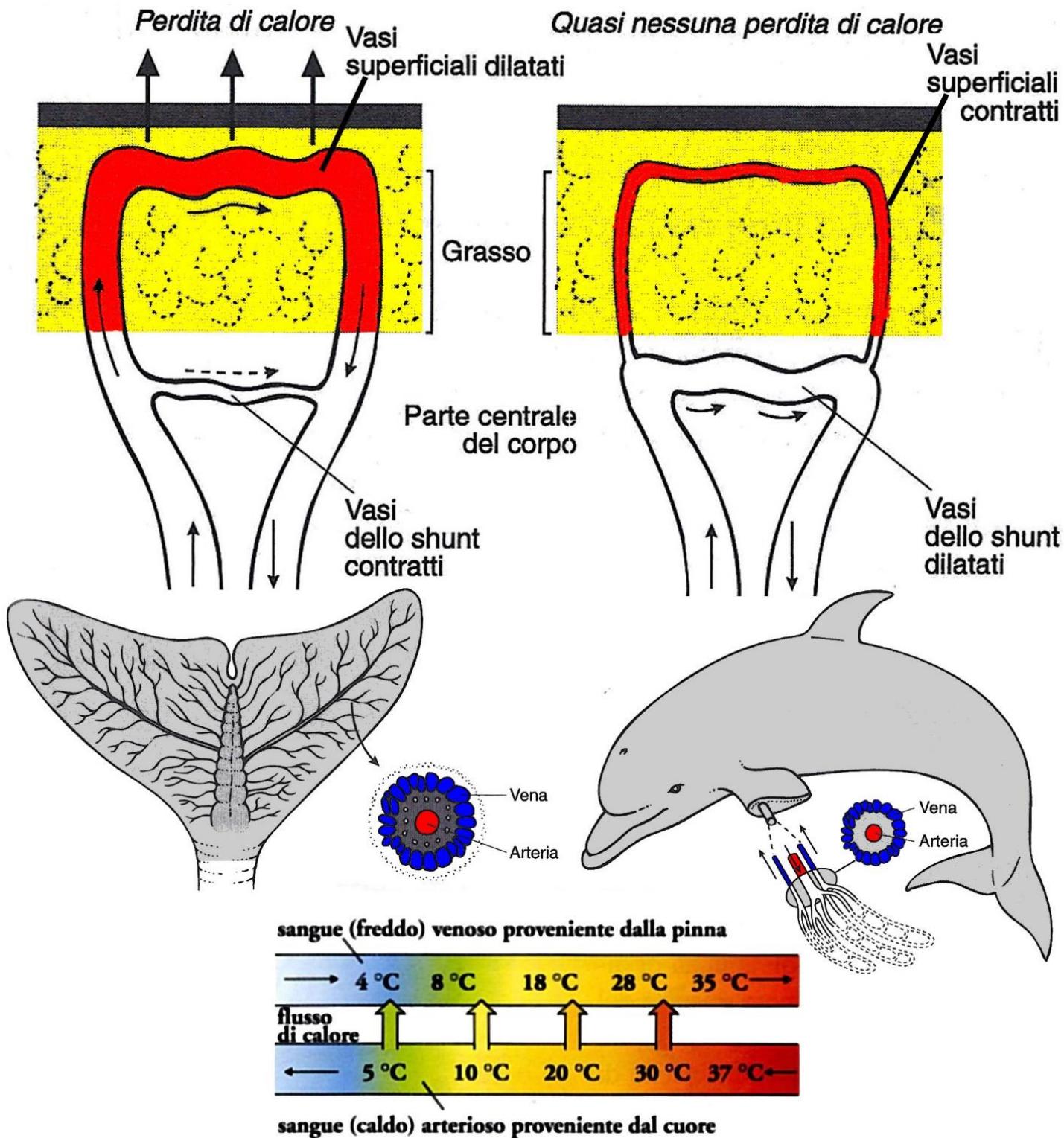


Eterotermi locali

Gli eterotermi locali sono quelli in cui la temperatura può variare indipendentemente da quella ambientale in alcune regioni corporee. L'immagine mostra un confronto tra il sistema circolatorio di un **pesce ectotermo** generico, a sinistra, e quello di un **pesce eterotermo**, *Thunnus obesus*, a destra. Nei pesci ectotermi i vasi sanguigni principali scorrono centralmente lungo la colonna vertebrale; in quelli eterotermi, invece, sono collocati sotto la pelle, mentre una trama di piccoli vasi (rete mirabile) viene utilizzata per conservare il calore corporeo mediante **scambio controcorrente**. Il vantaggio di questa organizzazione dei vasi sanguigni, per i pesci eterotermi, consiste nella conservazione di una gran parte del calore corporeo, che non viene perduto durante il riscaldamento del sangue arterioso, il quale viene inevitabilmente raffreddato durante il passaggio nelle branchie. Al centro una foto che mostra come si presenta il **muscolo rosso** in un pesce eterotermo. Quando questi pesci, tutti predatori di vertice, scendono nelle fredde profondità del mare, sotto il termoclino, per cacciare, il fatto di possedere un metabolismo molto più elevato rispetto a quello delle proprie prede costituisce un notevole vantaggio. In pratica mentre gli omeotermi regolano la **produzione di calore**, gli eterotermi ne regolano la **perdita**.



Conservazione del calore





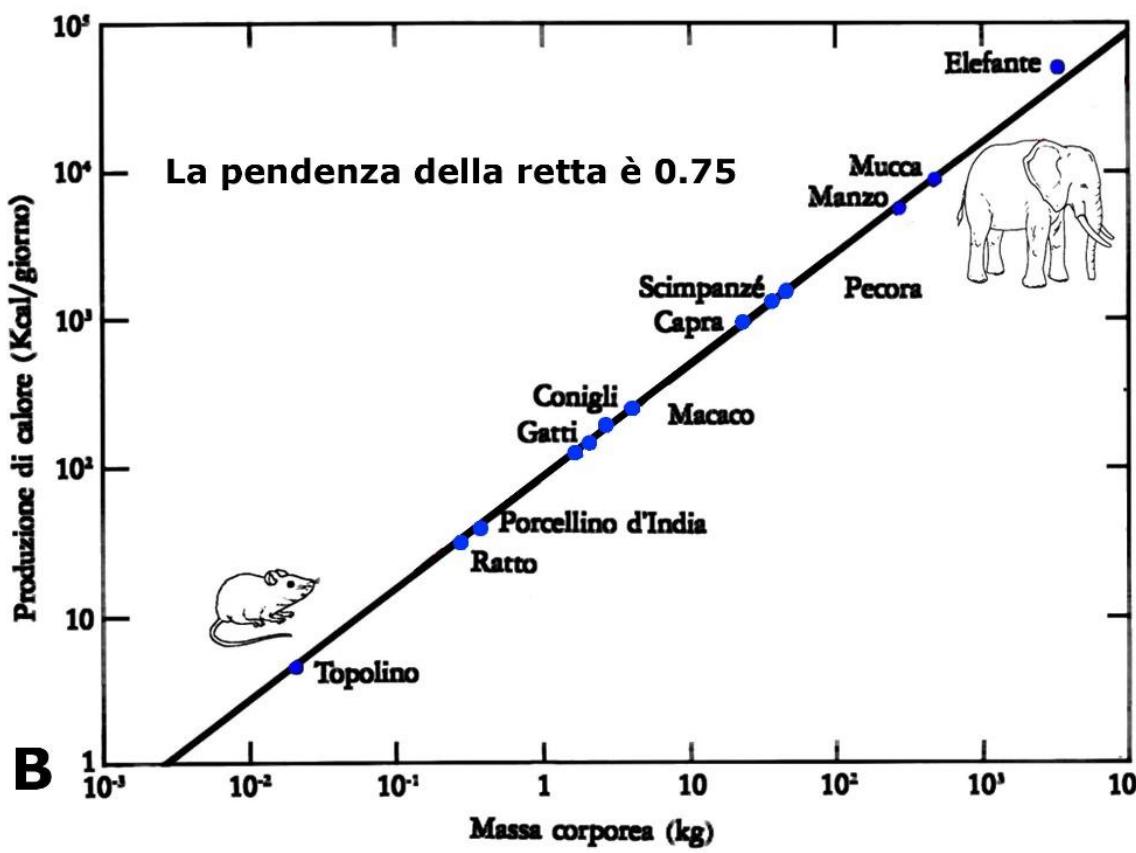
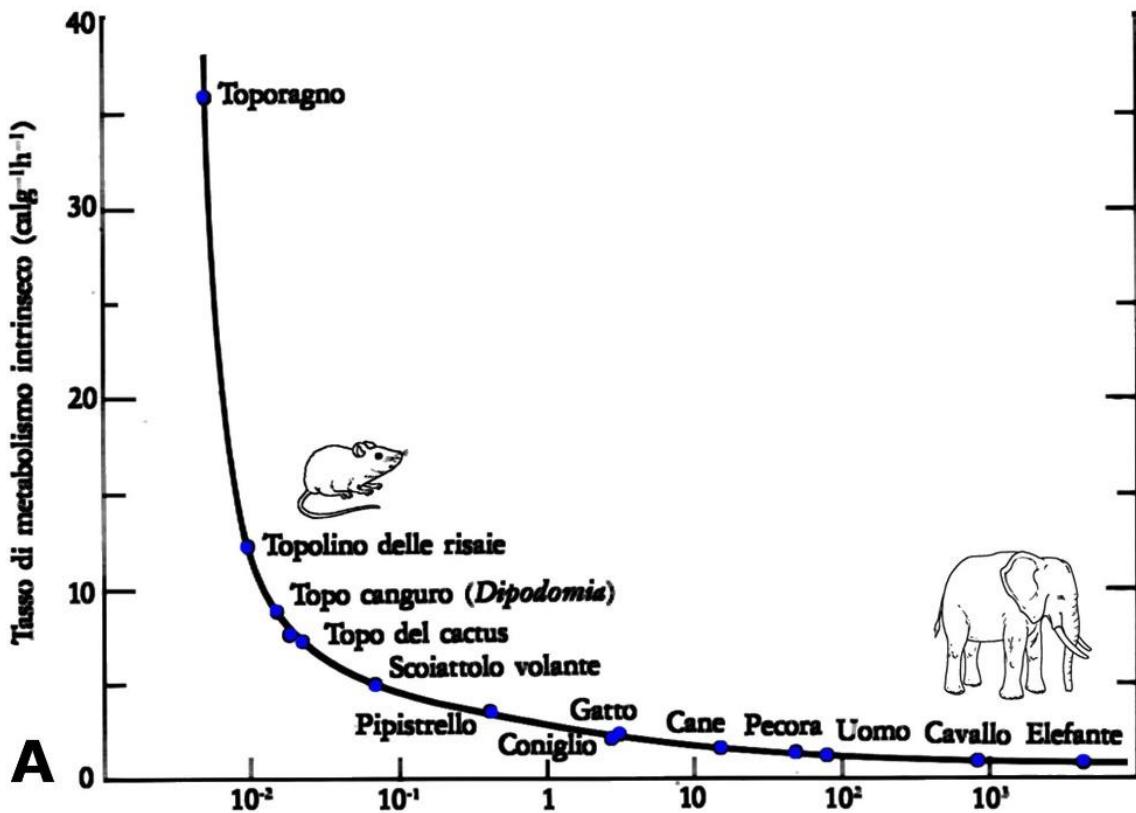
Conservazione del calore

Gli endotermi acquatici incontrano serie difficoltà per conservare il calore corporeo a causa delle notevoli capacità e conducibilità termica dell'acqua. In aria la situazione è opposta in quanto questa è termoisolante. Questo è il motivo per cui non possiamo tenere la mano a lungo in acqua a 60°C, ma possiamo tenerla in un forno a 250°C; sempre che non ne tocchiamo la parete perché il metallo ha invece una elevata conducibilità termica. In pratica per un organismo aquatics è molto difficile mantenere una temperatura corporea differente rispetto all'ambiente in cui vive. Tutti i mammiferi marini sono grandi o colossali e possiedono un pannicolo adiposo (**blubber**) molto spesso. La superficie relativa conta perché il calore viene prodotto dal volume (cioè la massa muscolare) e disperso dalla superficie (cioè il tegumento), quindi un animale grande conserva meglio il calore rispetto a uno piccolo.

Vasocostrizione e **vasodilatazione** sono meccanismi comuni per la termoregolazione anche negli organismi terrestri, ma vengono perfezionati in quelli aquatics. In alto viene mostrato l'utilizzo di una deviazione (shunt) vasale che consente di indirizzare il sangue sopra lo strato termoisolante di grasso e consentire la perdita di calore, oppure di mantenerlo sotto lo stesso in modo perché rimanga isolato dalla superficie esterna e possa conservare il calore. In basso vengono mostrati i flussi controcorrente presenti nella coda e nelle pinne dei mammiferi marini. In generale, quindi, gli endotermi possono conservare il calore tramite la presenza di **strati termoisolanti**, meccanismi di **vasocostrizione**, **flussi controcorrente** e **gigantotermia**.



Metabolismo e dimensioni





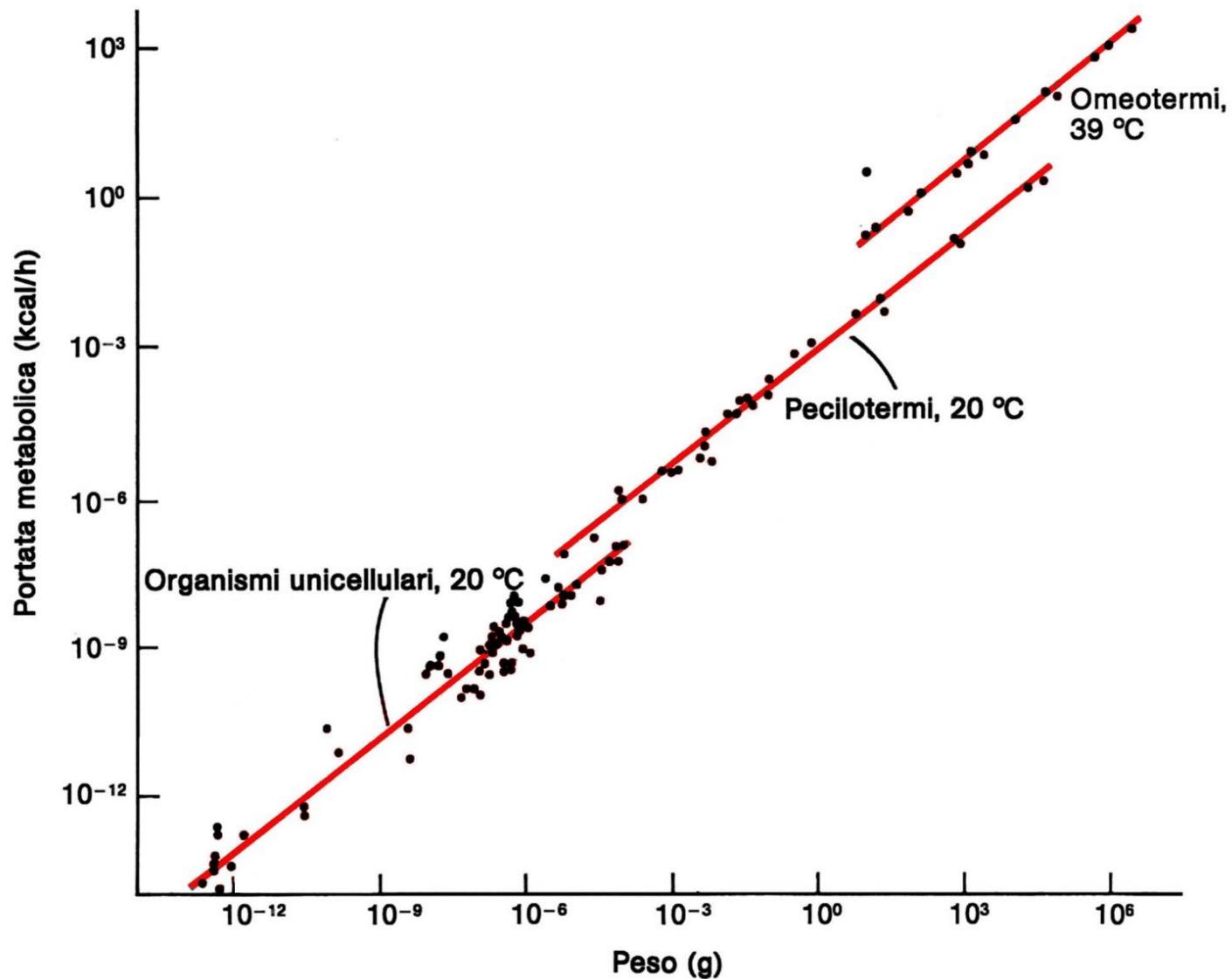
Metabolismo e dimensioni

In generale gli animali di grandi dimensioni presentano un metabolismo energetico più efficiente rispetto a quelle di minori dimensioni. Questa osservazione vale per tutti gli organismi viventi, ma risulta particolarmente chiara per quelli endotermi. Osserviamo due grafici:

(A) Produzione di calore per unità di massa in funzione della massa corporea. Il metabolismo intrinseco dei piccoli animali è superiore a quello degli animali grandi. **(B)** Produzione di calore complessiva in funzione della massa corporea. Se il calore generato fosse direttamente proporzionale alle dimensioni, la pendenza risulterebbe uguale a 1. Per dirla in parole semplici e facendo calcoli approssimati, un singolo toporagno mangia molto meno di un singolo elefante, ma un grammo di toporagno consuma circa 3 grammi di cibo al giorno, mentre un grammo di elefante consuma circa un venticinquesimo di grammo di cibo al giorno. Quindi cinque tonnellate di toporagni consumerebbero una quantità di cibo circa 75 volte superiore, e di qualità molto migliore, almeno due volte, visto che sono insettivori mentre l'elefante è erbivoro, di un singolo elefante africano dello stesso peso.



Legge di Kleiber





Legge di Kleiber

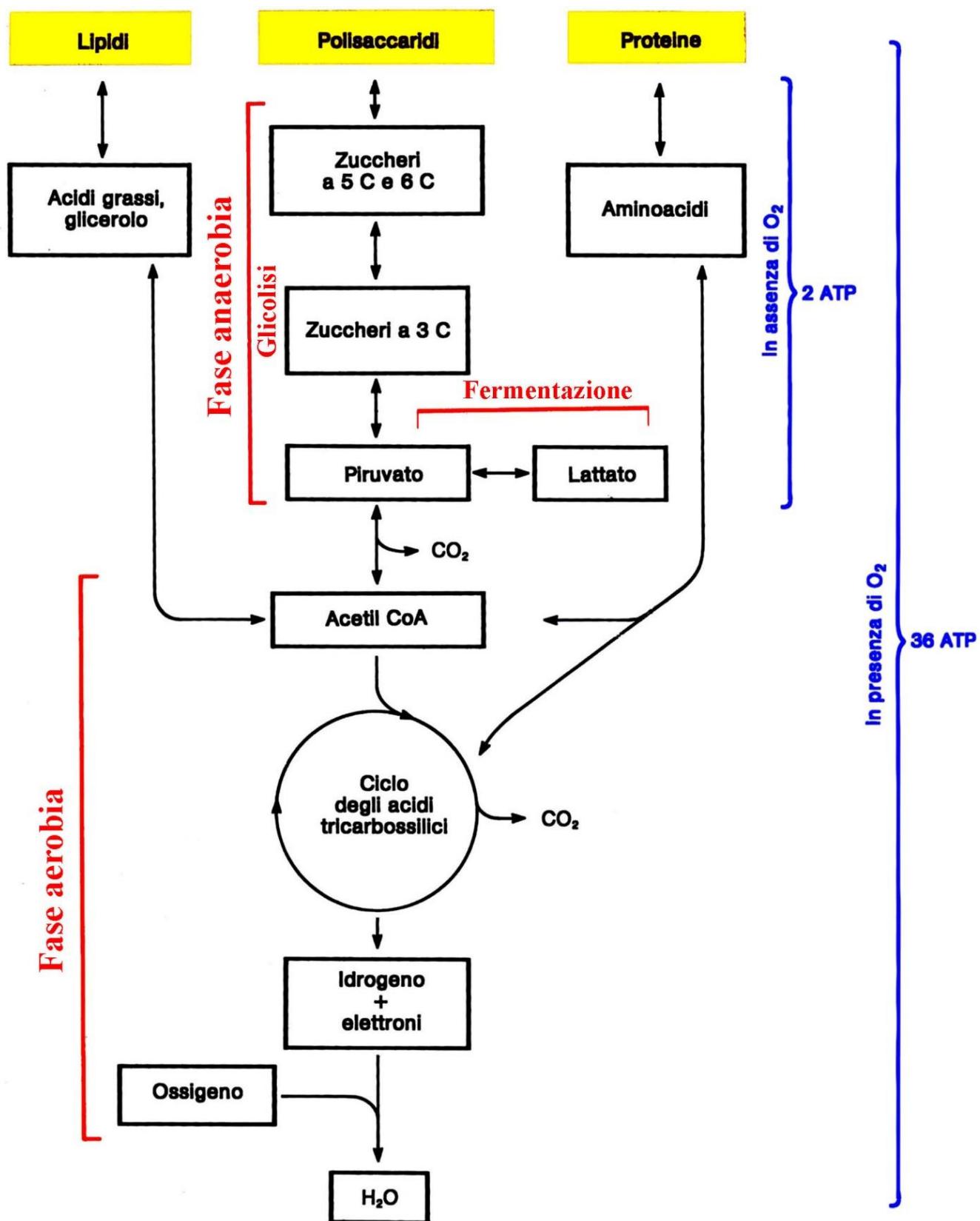
L'attività metabolica basale di organismi unicellulari, pecilotermi e omeotermi è correlata con il peso corporeo secondo esponenti simili. Le linee continue nel grafico mostrano tutte un esponente pari a 0,75. In altre parole, il rapporto tra il tasso metabolico e la massa corporea (M_{corp}) risulta essere una costante per la gran parte degli organismi viventi (Legge di Kleiber). Per molti endotermi la seguente formula risulta essere approssimativamente valida:

$$\text{Tasso metabolico} = 70 M_{corp}^{0.75}$$

Per comprendere perché una formula di questo tipo possa essere visualizzata da una retta è utile ricordare alcune delle proprietà dei logaritmi: **$\log (XY) = \log X + \log Y$** ; **$\log X^a = a \log X$** . Quello che varia tra i diversi gruppi è il valore di a della formula **$Y= a X^b$** mentre l'esponente b è piuttosto costante. Questo significa che il metabolismo basale di un endotermo è circa 30 volte superiore rispetto a quello di un ectotermo. Il metabolismo basale degli organismi unicellulari appare ancora inferiore. Negli ultimi due casi la temperatura di esercizio è di 20°C rispetto ai 37°C di un endotermo e questo ha un effetto perché in generale il metabolismo cresce con l'aumentare della temperatura.



Respirazione





Respirazione

Correlazioni metaboliche tra **grassi, carboidrati e proteine**. Ciascuno di questi tre gruppi di macronutrienti può alimentare il ciclo degli acidi tricarbossilici e produrre energia metabolica. Si nota lo stretto legame tra **nutrizione e respirazione**: i **macronutrienti** non servono solo come combustibili, ma anche come materiali strutturali. I lipidi sostanzialmente per ricavare energia a lungo termine, i carboidrati per ricavare energia a breve termine, ma anche per produrre alcuni biopolimeri strutturali (es. chitina), le proteine servono per le strutture (es. muscoli e collagene). A differenza di quanto avviene per i carboidrati e per i grassi, il corpo umano non è in grado di immagazzinare riserve di proteine, se non si considerano tali i muscoli che, all'occorrenza, possono essere «bruciati» per ricavare energia, ma con conseguenze serie: la perdita del 30% delle proteine produce astenia e infine la morte. È quindi importante che l'apporto alimentare sia costante.

Il grasso è il deposito energetico per eccellenza perché a parità di peso le Kcal a disposizione sono superiori, ogni grammo di grasso fornisce all'organismo circa 9 calorie, più del doppio di quelle fornite dalle proteine o dai carboidrati, e inoltre essendo idrorepellente non richiama acqua come fanno proteine e carboidrati, 3-4g/ le prime e 2-3 g/g le seconde.

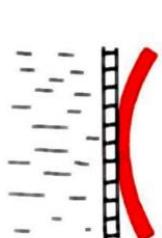


Respirazione

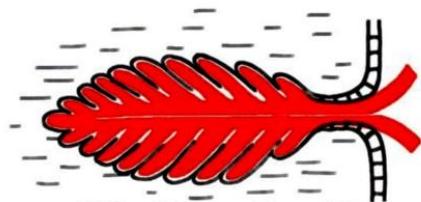
Mentre la **fermentazione** è solo anaerobia, la **respirazione** può essere anche aerobia. La fermentazione è una via metabolica che permette agli esseri viventi di ricavare energia da particolari molecole organiche (carboidrati o raramente aminoacidi) in assenza di **ossigeno**. La differenza tra fermentazione e respirazione è che nel primo caso l'accettore finale di elettroni è una sostanza organica mentre nel secondo caso è una sostanza inorganica. Però si parla di respirazione aerobica solo se la sostanza inorganica è l'ossigeno, se invece è un'altra sostanza (ione solfato, ione nitrato, ecc.) si parla di respirazione anaerobica che presenta una resa energetica inferiore. Anche respirazione anaerobia non è un termine del tutto corretto (sarebbe meglio parlare di **metabolismo anaerobio**) perché nella gran parte dei casi la **glicolisi** è comune sia alla fermentazione (glicolisi anaerobia) che alla respirazione cellulare (glicolisi aerobia), ma esistono anche altri tipi di respirazione anaerobia operate da batteri e funghi.



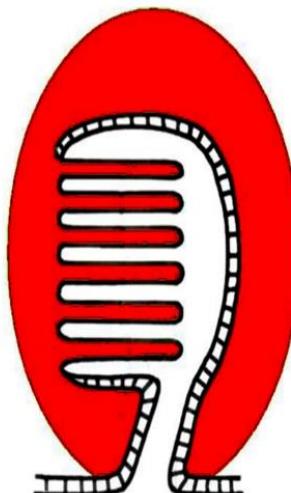
Organi respiratori



respirazione cutanea



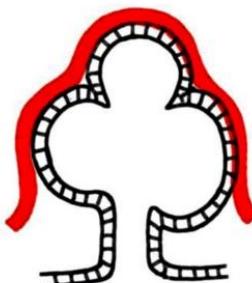
branchia esterna



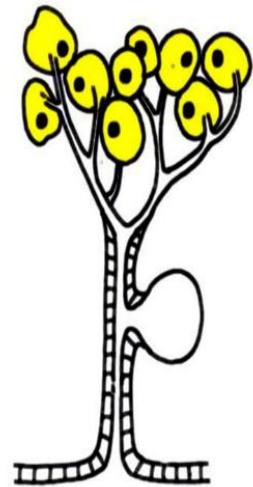
polmone a libro



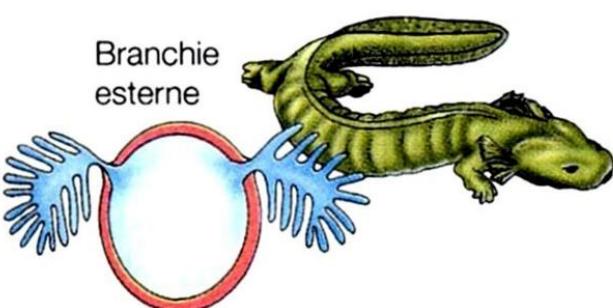
branchia interna



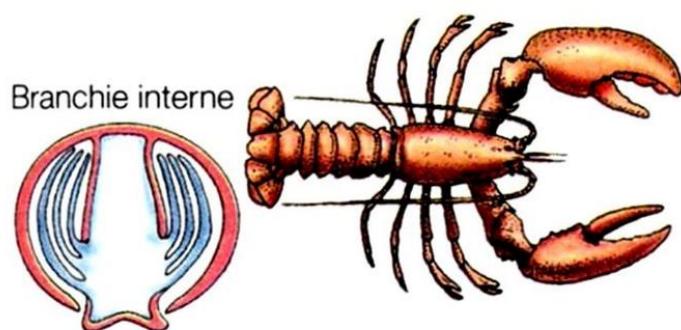
polmone sacciforme



tubi tracheali



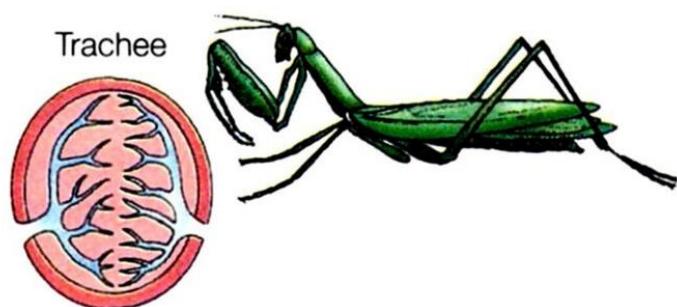
Branchie esterne



Branchie interne



Polmoni



Trachee

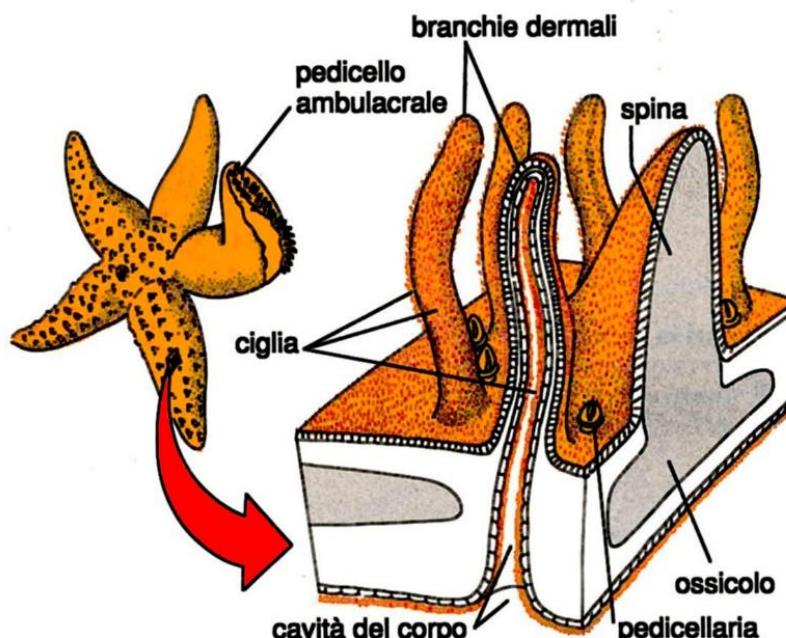
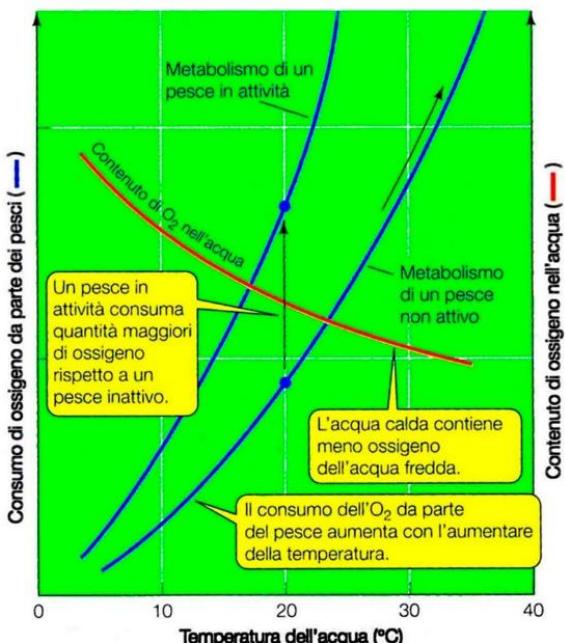


Organi respiratori

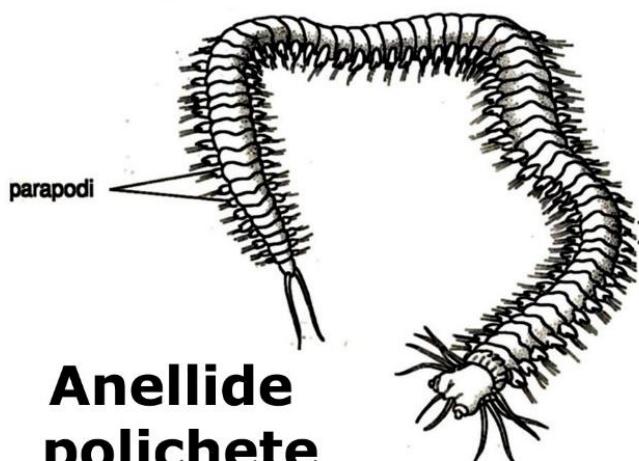
Tutti gli **organi respiratori** derivano da estroflessioni o introflessioni della parete del corpo. L'aumento della **superficie di scambio** dei **gas respiratori** rappresenta infatti una loro caratteristica comune. Le **branchie** sono adattate per lo scambio in ambiente acquatico, i **polmoni** e le **trachee** per quello in ambiente subaereo. La differenza tra branchie esterne e interne consiste semplicemente nel fatto che le seconde sono ospitate in **camere branchiali**. Il trasporto dei gas avviene attraverso il sistema emale (in rosso) a contatto con gli epitelii respiratori tranne che nelle trachee degli artropodi terrestri. I **polmoni sacciformi** risultano i più comuni in ambiente terrestre. I **polmoni a libro** sono caratteristici dei ragni, ma alcuni artropodi acquatici presentano **branchie a libro** strutturalmente molto simili.

Branchie

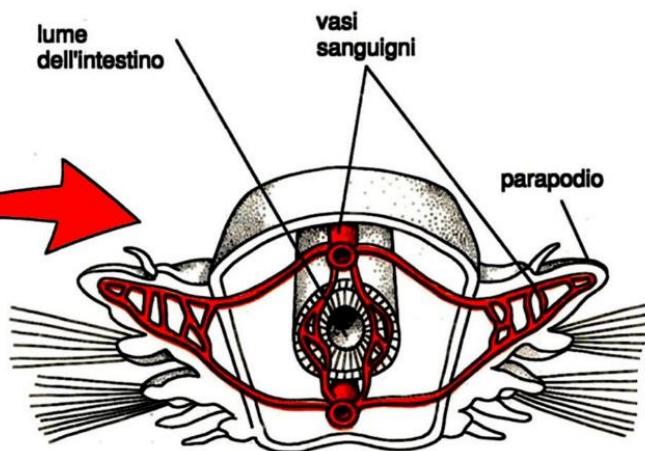
Proprietà	Acqua dolce	Aria	Confronto
Densità	$1 \text{ kg} \cdot \text{litro}^{-1}$	$0,0012 \text{ kg} \cdot \text{litro}^{-1}$	L'acqua è circa 800 volte più densa dell'aria.
Viscosità dinamica	$1 \text{ mPa} \cdot \text{s}$	$0,018 \text{ mPa} \cdot \text{s}$	L'acqua è circa 55 volte più viscosa dell'aria.
Contenuto di ossigeno	$6,8 \text{ ml} \cdot \text{litro}^{-1}$	$209 \text{ ml} \cdot \text{litro}^{-1}$	Il contenuto di ossigeno dell'acqua dolce diminuisce da circa $15 \text{ ml} \cdot \text{litro}^{-1}$ a 0°C a circa $5 \text{ ml} \cdot \text{litro}^{-1}$ a 40°C . L'acqua marina contiene meno ossigeno dell'acqua dolce ($5,2 \text{ ml} \cdot \text{litro}^{-1}$ a 20°C).



Stella di mare



Anellide polichete





Branchie

Nella tabella in alto vengono confrontate alcune delle proprietà fisiche più significative per la respirazione, dell'acqua dolce e dell'aria. A causa della maggior **densità** e **viscosità** della prima, i processi di **diffusione**, che regolano gli scambi gassosi, risultano, in media, circa 10.000 volte più lenti in acqua che in aria. Tanto per avere una idea delle concentrazioni relative nell'ambiente aereo e in quello acquatico, in aria l' O_2 ha una concentrazione di circa 210 ml/L, ovvero del 21%, mentre la CO_2 ha una concentrazione di circa 0,4 ml/L, ovvero del 0,04%.

In mare, invece, l' O_2 ha una concentrazione variabile tra 4 e 9 ml/L, ovvero tra 0,4 e 0,9% mentre la CO_2 ha una concentrazione variabile tra 30 e 60 ml/L, il valore più riportato è 45 ml/L (4,5%).

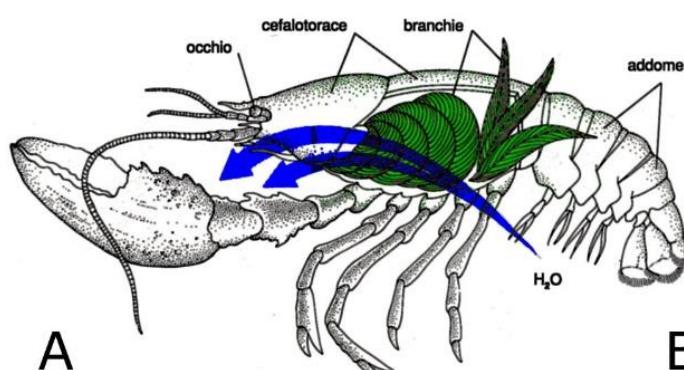
Occorre anche notare che la maggior parte delle proprietà dell'acqua variano in accordo con la **temperatura** e la **pressione** e alcune risentono della **concentrazione di soluti** (acqua di mare). L' O_2 dissolto in acqua dolce varia tra 1,5% a 0°C a 0,68 a 20°C a 0,5 a 40°C e quella marina un po' meno; ad esempio 0,52% a 20°C.

Insomma, per semplificare e fornire valori semplici da ricordare, l'ossigeno è 40 volte più concentrato in aria, l'anidride carbonica 100 volte più concentrata in acqua, dove risulta 10 volte più concentrata dell'ossigeno.

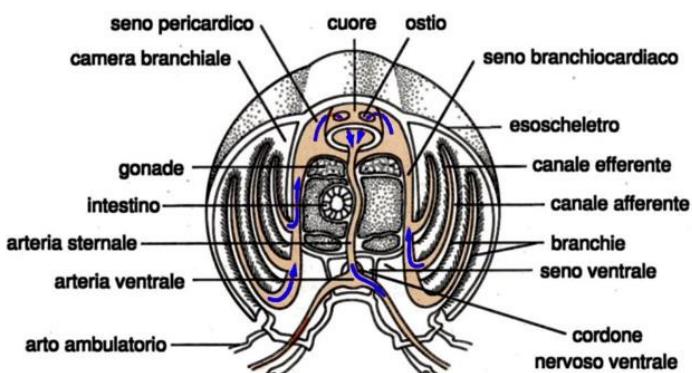
In generale, una **branchia** appare costituita da una estroflessione della parete corporea dotata di una ampia superficie, di una parete **permeabile**, sottile e **vascolarizzata**. Nella maggior parte dei casi il flusso d'acqua sulla branchia è **unidirezionale**.



Branchie interne

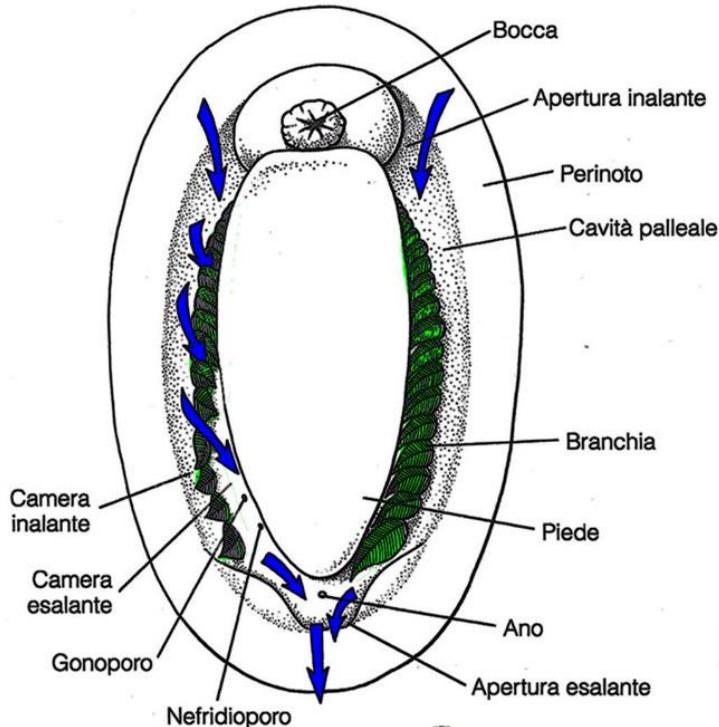


A



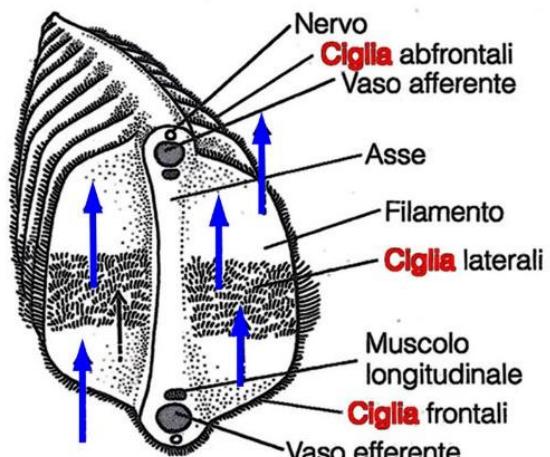
B

CROSTACEO



C

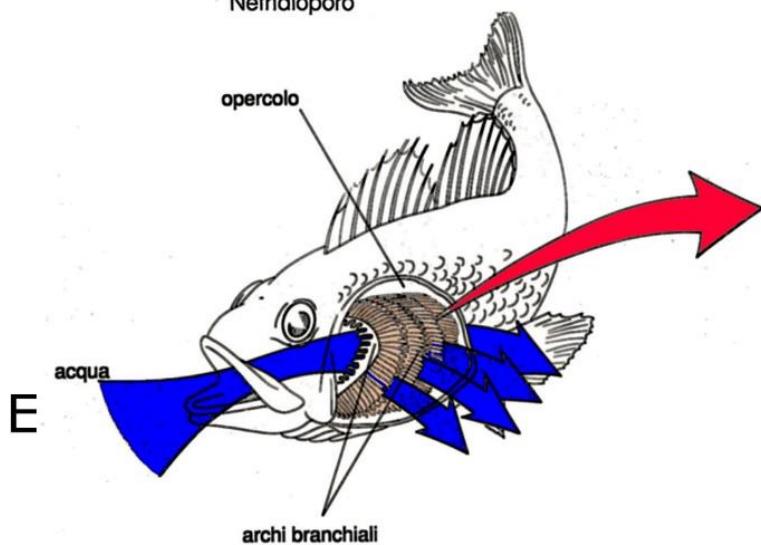
ESALANTE



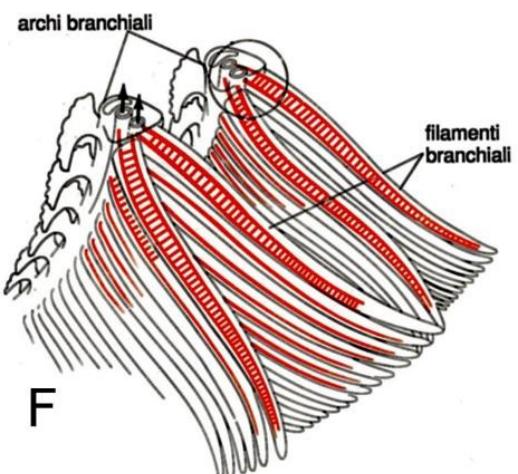
D

INALANTE

MOLLUSCO



E



F

VERTEBRATO



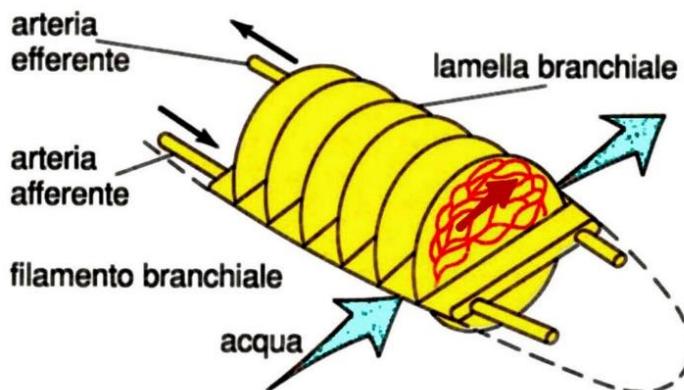
Branchie interne

Le branchie sono strutture delicate. Per questo negli organismi più grandi, che richiedono branchie più complesse, queste sono protette all'interno di camere di diversa natura. **(A)** Branchie di gambero. La freccia mostra il percorso dell'acqua che ventila le branchie. Una particolare appendice, non illustrata, lo scafognatite, che si muove come un remo avanti e indietro, convoglia l'acqua sotto il carapace. **(B)** Sezione trasversale della regione branchiale di un gambero. Le frecce mostrano i liquidi circolanti, che, dopo aver bagnato i tessuti, passano attraverso le branchie per scambiare i gas respiratori, e poi giungono al cuore da dove vengono pompati in tutto il corpo. **(C)** Branchie di chitone. La visione ventrale mostra il solco palleale e la direzione delle correnti d'acqua respiratorie. **(D)** Asse di una branchia in sezione trasversale. Le frecce indicano la direzione della corrente d'acqua sulla superficie dei filamenti. Le **ciglia** concorrono a rimuovere lo strato anossico a diretto contatto con la superficie respiratoria. **(E)** Branchie di pesce osseo. Le branchie sono situate in un diverticolo della faringe. L'opercolo protegge le branchie e contribuisce a regolare il flusso dell'acqua. Incidentalmente negli animali capaci di nuotare efficacemente, quali i pesci ossei, questi rivestimenti mostrano anche una funzione idrodinamica in quanto strutture estese esposte in superficie aumenterebbero la resistenza durante il nuoto. **(F)** Due archi branchiali di un pesce osseo.

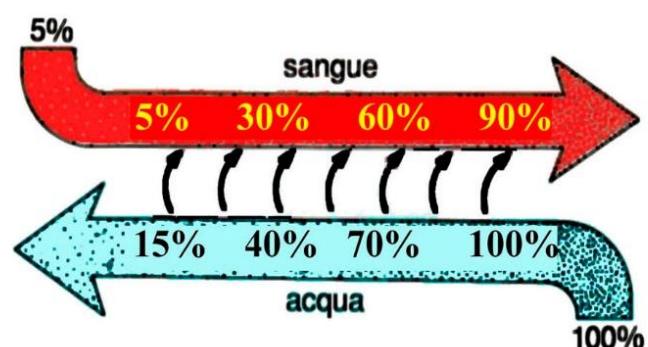
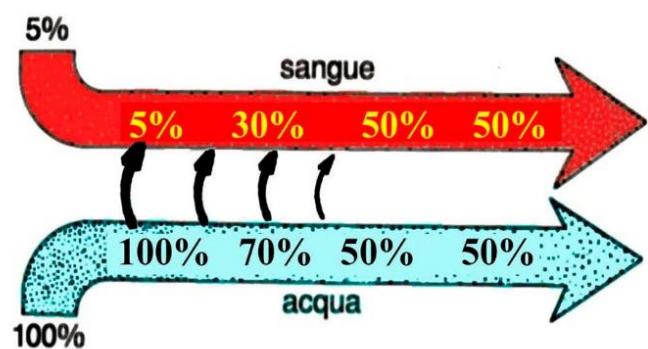
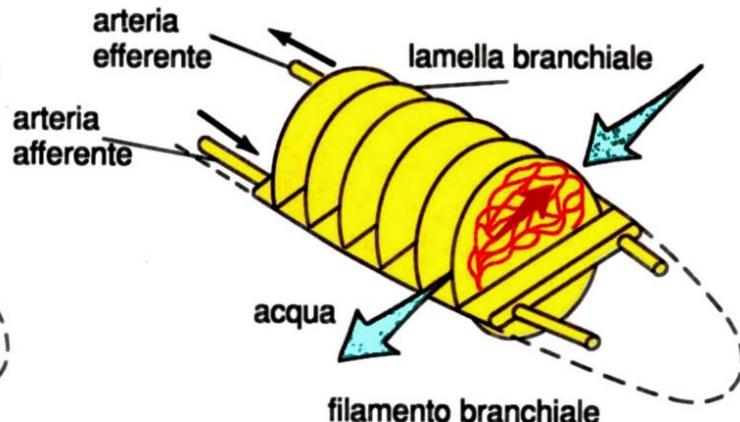


Scambi

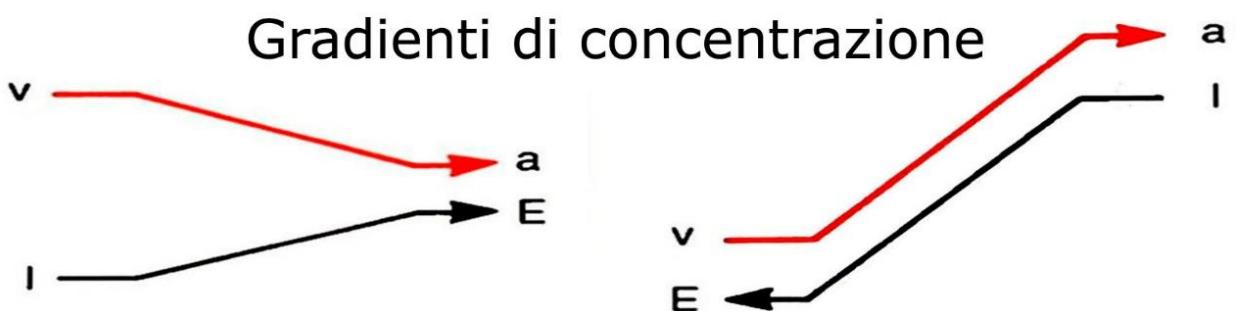
Flusso concorde



Flusso controcorrente



Gradienti di concentrazione





Scambi controcorrente

Nelle immagini vengono mostrate diversi aspetti relativi ai flussi dell'acqua e del sangue in corrispondenza della superficie respiratoria negli animali acquatici. Le variazioni relative della **pO₂** nell'acqua e nel sangue sono indicate sotto ciascun disegno.

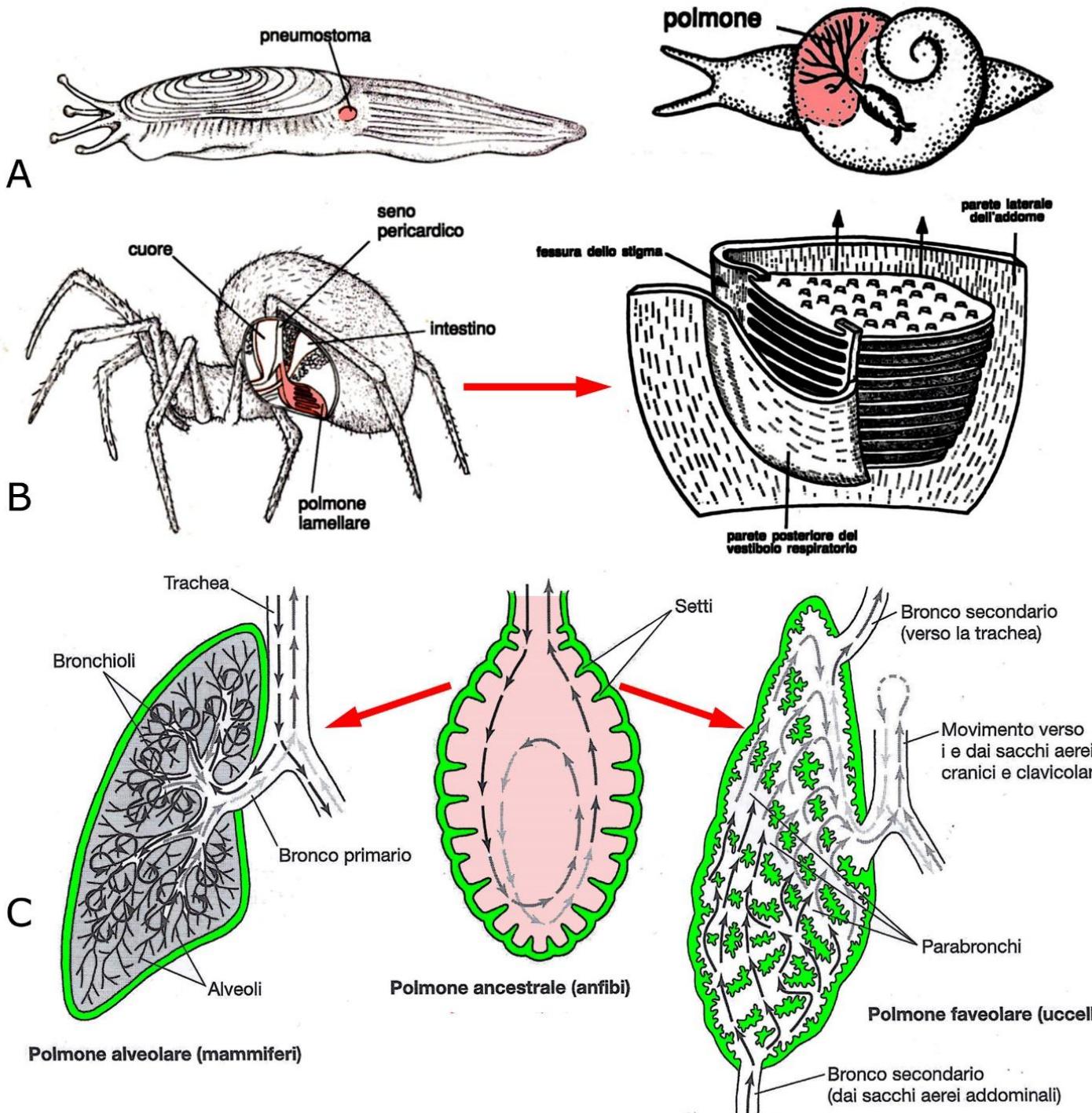
I, flusso inalante; **E** flusso esalante; **a**, sangue arterioso; **v**, sangue venoso.

Nel flusso controcorrente il gradiente di concentrazione persiste lungo tutto il tratto in cui i flussi rimangono in prossimità, per cui lo scambio non si interrompe e, teoricamente, a parità di solubilità la concentrazione del mezzo interno può raggiungere quella ambientale. Nel flusso concorde, invece, il gradiente scompare quando si raggiunge l'equilibrio, teoricamente il 50% dell'O₂ disponibile nel mezzo, e lo scambio di O₂ cessa.

Si noti che le percentuali mostrate nel disegno sono relative alla concentrazione massima che può essere raggiunta dai gas respiratori in soluzione, non sono percentuali assolute. In altre parole nell'acqua ambientale e nei liquidi circolanti l'O₂ non raggiunge mai percentuali del 100%, ma al massimo dell'1% circa. 100% coincide con la saturazione alla temeperatura data.



Polmoni



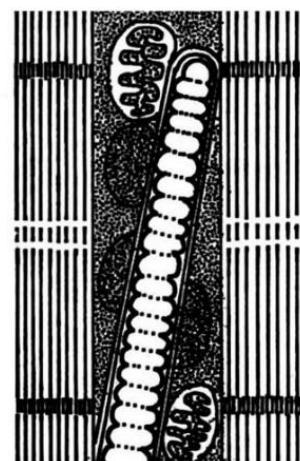
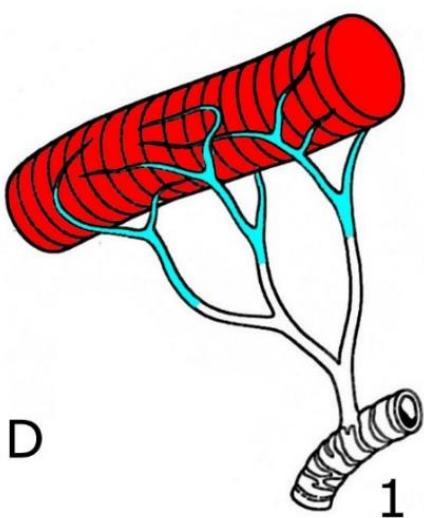
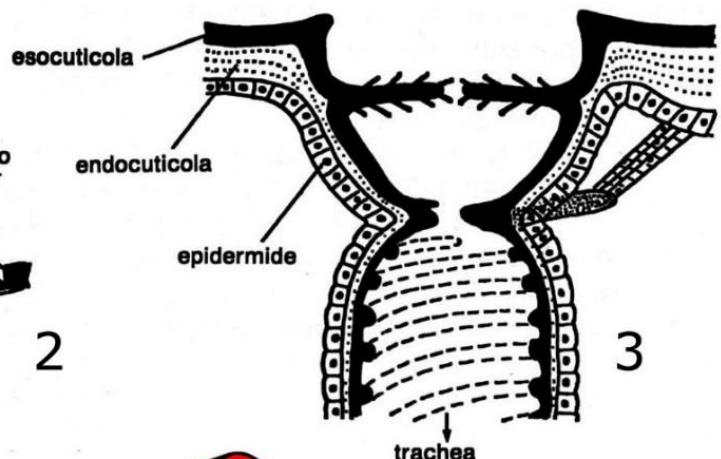
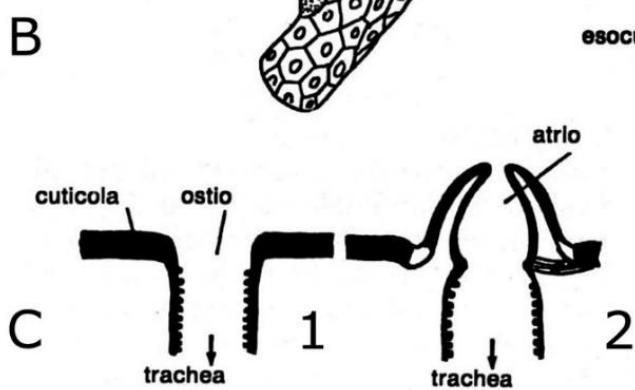
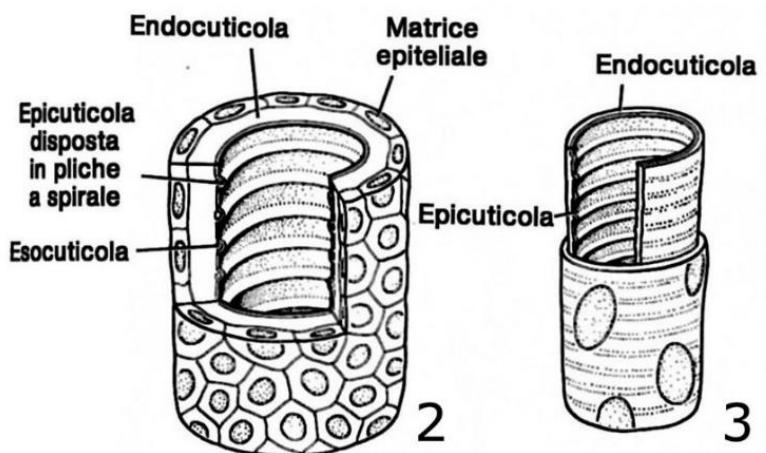
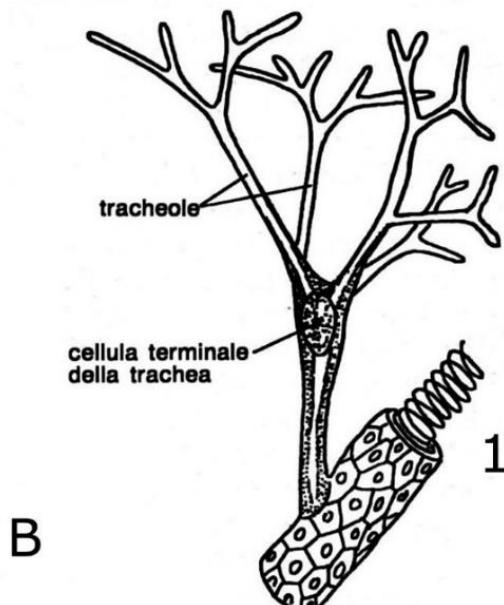
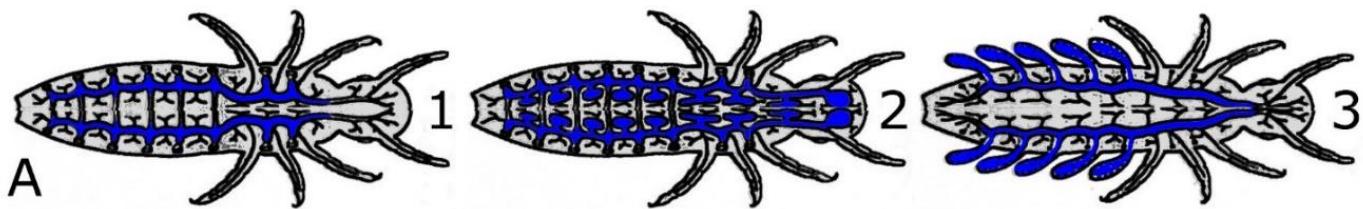


Polmoni

In generale, un polmone appare costituito da una introflessione della parete corporea dotata di una ampia superficie, di una parete permeabile, sottile e vascolarizzata. La comunicazione con l'ambiente esterno è costituito da una piccola apertura allo scopo di minimizzare la perdita di acqua, inevitabile data la permeabilità dell'epitelio respiratorio. **A)** Polmone dei gasteropodi polmonati. Le lumache e le chiocciole terrestri hanno un polmone che si forma da una regione della cavità palleale ben vascolarizzata. I gas entrano ed escono attraverso lo **pneumostoma**. **B)** I ragni hanno polmoni lamellari detti **polmoni a libro**. **C)** I vertebrati possiedono polmoni sacciformi che derivano da estroflessioni del primo tratto del digerente. I polmoni alveolari dei sinapsidi (mammiferi) presentano molteplici dotti aeriferi ramificati che terminano negli **alveoli**, dove avvengono gli scambi gassosi. I polmoni faveolari dei sauropsidi (rettili e uccelli) presentano una ramificazione limitata dei condotti aeriferi e terminano in strutture caliciformi detti faveoli. In generale nei polmoni il **flusso d'aria è bidirezionale**, ma alcuni polmoni faveolari presentano dotti aeriferi periferici che consentono un flusso d'aria unidirezionale nei siti deputati agli scambi.



Trachee





Trachee

Le trachee sono gli unici organi respiratori **non vascolarizzati**. Sono caratteristiche in particolare degli insetti, ma si trovano anche in altri artropodi terrestri di piccole dimensioni. Infatti pur essendo estremamente efficienti, a causa della loro struttura non risultano adatte per organismi di grandi dimensioni.

- A)** Modelli schematici di sistema respiratorio negli insetti. 1) **Trachee** semplici anastomizzate con sfinteri negli **spiracoli**. 2) Sviluppo di sacchi aerei ventilati meccanicamente. 3) **Tracheobranchie**.
- B)** Struttura di una trachea 1) Trachea e ramificazioni tracheolari. 2) Ramo tracheale nei pressi dello spiracolo. 3) **Tracheola**.
- C)** Struttura dei vari tipi di apertura delle trachee (stigmi) 1) **Stigma** primitivo. 2) Stigma con valvole atriali mobili. 3) Stigma con atrio settato.
- D)** Tracheole che raggiungono una fibra muscolare. 1) Muscolo a riposo: le porzioni terminali delle tracheole contengono liquido (indicato in celeste). 2) Muscolo affaticato: l'aria occupa tutta la tracheola. 3) La ramificazione tracheolare terminale arriva a contatto con i mitocondri.



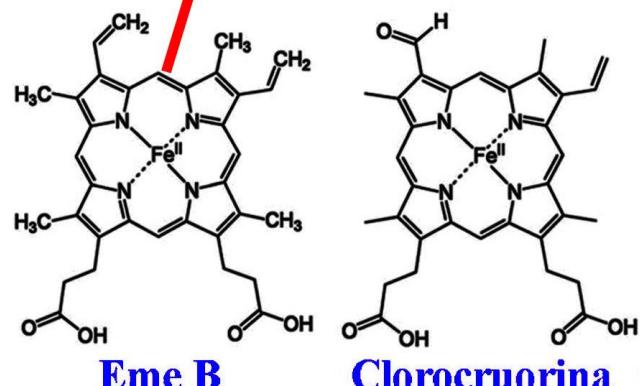
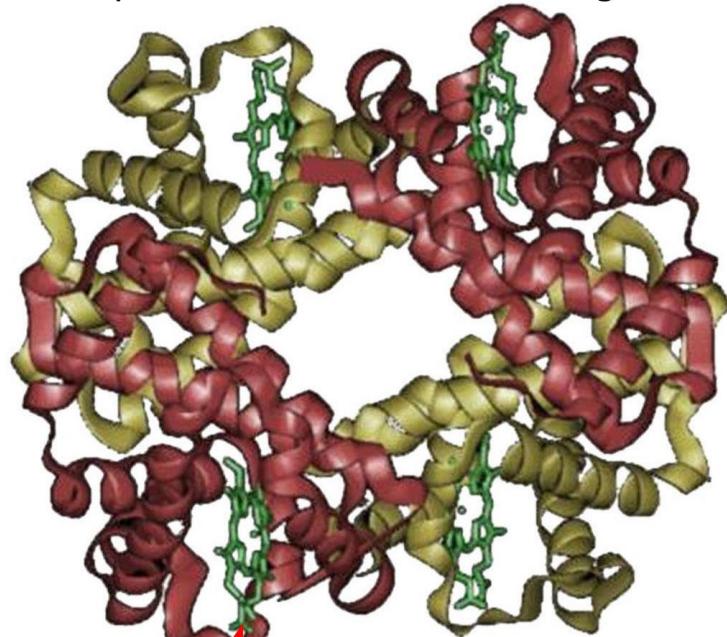
Pigmenti respiratori pirrolici

Emoglobina. Proteina ferroporfirinica, da rosso porpora a rosso aranciato.

Si trova sia all'interno di cellule specializzate (di solito in forme a basso peso molecolare), che in soluzione (di solito sotto forma di grossi polimeri).

Vertebrati	68 000
Molluschi	
<i>Planorbidis</i>	1,6 milioni
<i>Arca</i>	33 600
Insetti (ditteri, emitteri)	
<i>Gasterophilus</i>	34 000
<i>Chironomus</i>	31 400
Crostacei (branchiopodi)	
<i>Artemia</i>	250 000
<i>Daphnia</i>	400-700 000
Echinodermi (oloturie, ed un'ofiura)	
<i>Thyone</i>	23 600
Anellidi	
<i>Lumbricus</i>	2,6-3,6 milioni
<i>Arenicola</i>	
<i>Serpula</i>	
<i>Notomastus</i>	36 000
Nematodi	
<i>Ascaris</i>	330 000
Platelminti (trematodi, turbellari)	
<i>Dicrocoelium</i>	22 000
Altri:	
Anche alcuni echiuridi, foronidei, nemertini, protozoi;	

Una globina a 4 catene lega in modo cooperativo 4 molecole di ossigeno.



Clorocruorina. Proteina ferroporfirinica, sempre in soluzione, da verde a rossastra.

Anellidi (quattro famiglie di policheti)

Spirographis 3,4 milioni

Pigmenti respiratori senza eme

Emeritrina. Proteina legata al ferro (sempre all'interno di cellule), incolore o azzurra.

Sipunculidi

Sipunculus

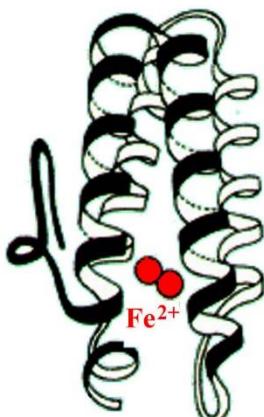
Phascolosoma

Anellidi

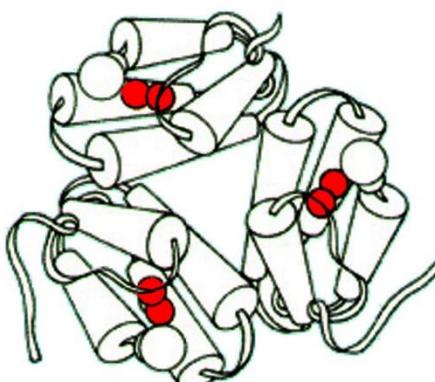
Magelona

66 000

120 000



Mioemeritrina



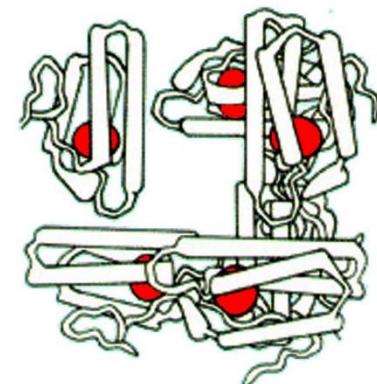
trimero

Priapulidi

Priapulus

Brachiopodi

Lingula



ottamero

Emocianina. Proteina legata al rame (sempre in soluzione), incolore o azzurra.

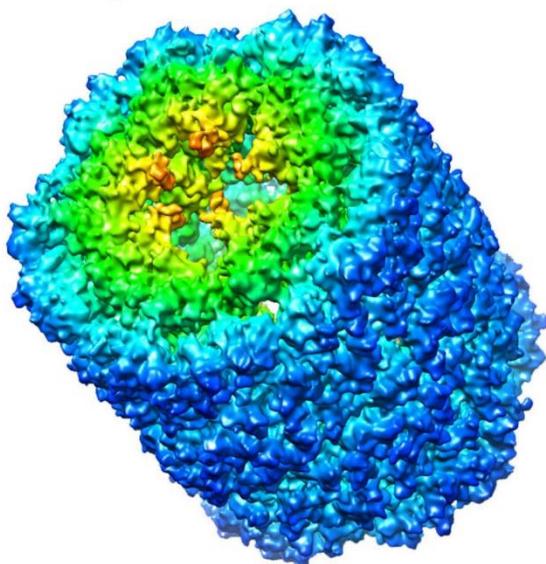
Molluschi (tutti tranne i bivalvi)

Helix

6,7 milioni

Octopus

2,8 milioni



Emocianina

MOLLUSCHI

Chelicerati

Limulus

1,3 milioni

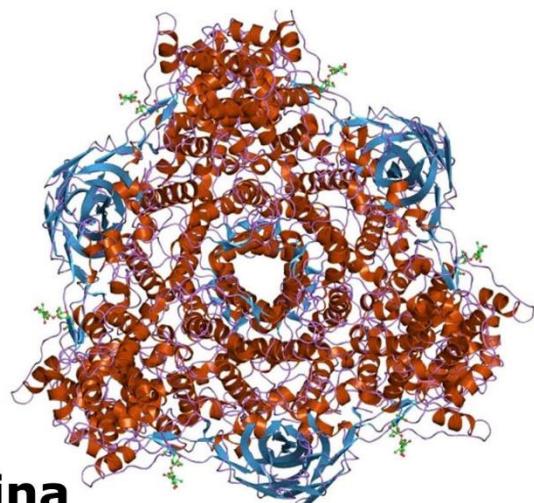
Crostacei

Palinurus

447 000

Homarus

803 000



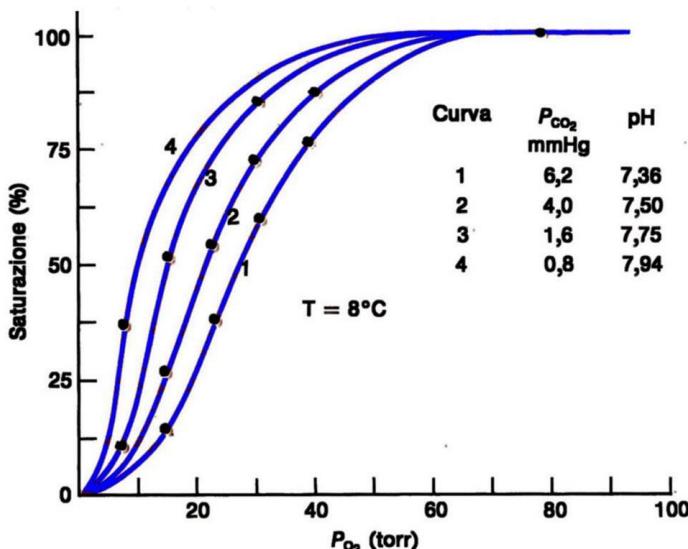
ARTROPODI

Dissociazione dell'ossigeno

Gruppo animale	Pigmento	$\text{mL O}_2 \text{ 100 mL}^{-1}$
Nematode	emoglobina	1÷3
Anellide	emoglobina	0,1÷20
Echiuride	emeritrina	3÷6
Sipunculide	emoglobina	4÷5
Molluscocefalopode	emeritrina	2÷3
Mollusco gasteropode	emocianina	3÷4
Crostaceo	emocianina	1÷3
Insetto	emocianina	2÷3
Elasmobranchio	emocianina	1÷4
Teleosteo	emocianina	5÷12
Anfibio	emocianina	4÷5
Rettile	emocianina	4÷20
Uccello	emocianina	6÷10
Mammifero	emocianina	6÷12
Acqua	-	10÷22
		14÷32
		0,65

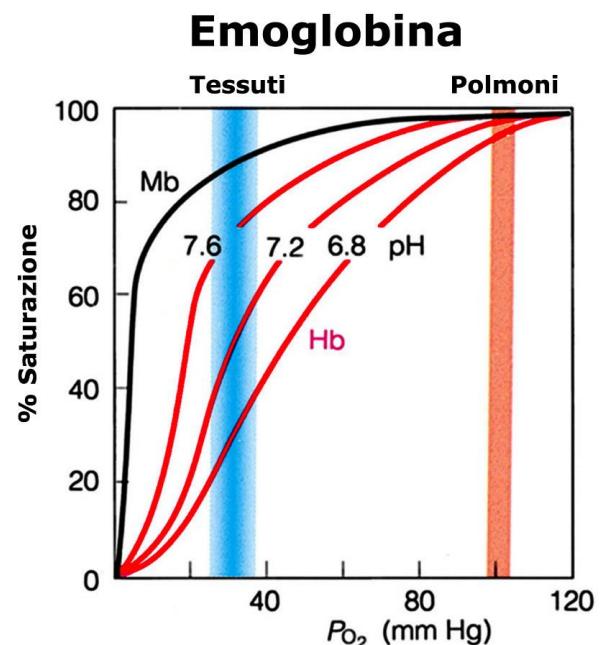
Capacità di trasporto dell'ossigeno nel sangue di diversi taxa animali.

Emocianina



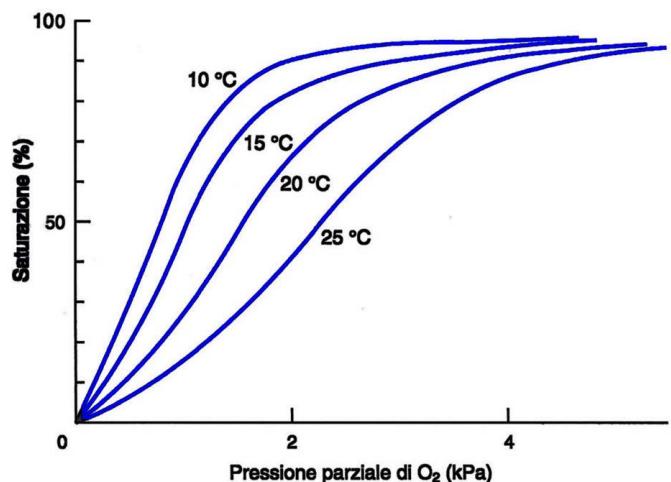
Curve di dissociazione dell'ossigeno, caratteristiche dell'emocianina di *Cancer magister*. Sulla destra sono indicate le condizioni di **PCO** e **pH** per le diverse curve. L'emocianina presenta un **effetto Bohr** come l'emoglobina.

pH



Curve di dissociazione dell'ossigeno, caratteristiche dell'**emoglobina** e della **mioglobina**. Notare l'andamento ad iperbole della curva della mioglobina e quello sigmoide della curva dell'emoglobina. Nella lampreda, l'emoglobina è costituita da un solo gruppo eme e quindi mostra una curva di saturazione simile a quella della mioglobina.

Emocianina



Diminuzione dell'affinità per l'ossigeno dell'emocianina di aragosta, con l'aumentare della **temperatura**.

Temperatura



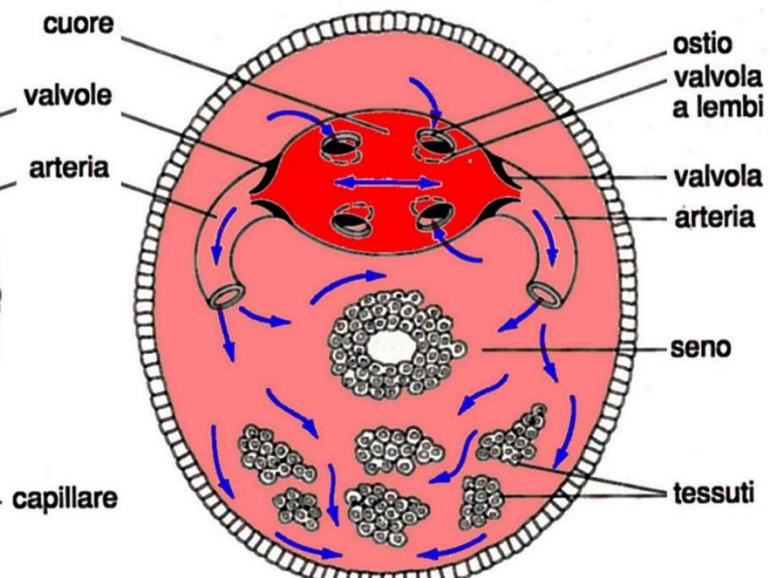
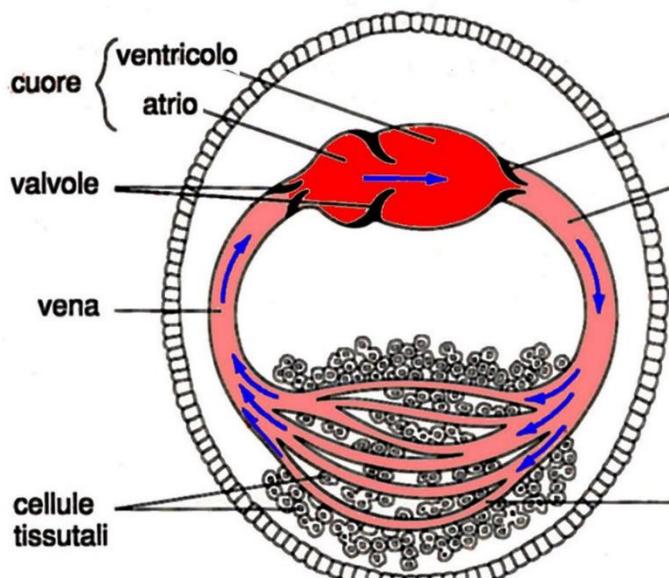
Dissociazione dell'ossigeno

I tessuti metabolicamente attivi sono caratterizzati da pH bassi e temperature alte, mentre i polmoni vengono raffreddati dal flusso respiratorio. L'affinità dei pigmenti respiratori per i diversi gas varia in funzione di alcuni parametri tra cui, appunto, la temperatura, il pH e così via. In pratica i pigmenti respiratori mostrano un'alta affinità per l'O₂ dove ce n'è molto, e qui lo prelevano. Presentano una bassa affinità dove ce n'è poco, e qui lo cedono.

L'ossigeno dissolto nel plasma è solo una frazione di quello trasportato dai pigmenti. In generale è meno dell'1% in soluzione mentre è tra 1 e 10% nei pigmenti. Nell'uomo più o meno l'1% di quello necessario (non l'1% in volume). L'incremento di concentrazione dovuto all'emoglobina è di circa 70 volte il che significa che nel plasma è di circa lo 0,3%. Questo dato sembra in perfetto accordo con la solubilità in acqua di mare dato che in acqua salata a 37°C è inferiore al 0,5%. Come vedremo tra poco i fluidi organici possono avere concentrazioni differenti nei diversi animali, ma la composizione ionica rimane sostanzialmente uguale a quella dell'acqua di mare.

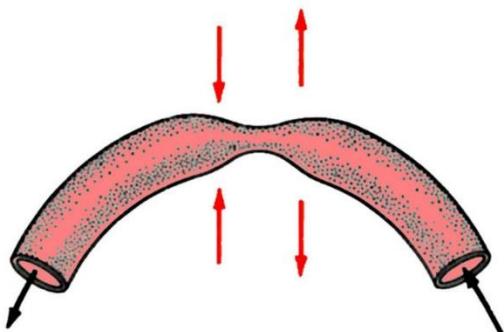
Per quanto riguarda il rapporto superficie volume nell'uomo, la superficie corporea è circa 2 m² e la pelle è sostanzialmente impermeabile, mentre la superficie di scambio a livello degli alveoli polmonari è di 90 m² circa, e a livello degli eritrociti raggiunge i 4.000 m².

Apparato circolatorio



Circolatorio chiuso

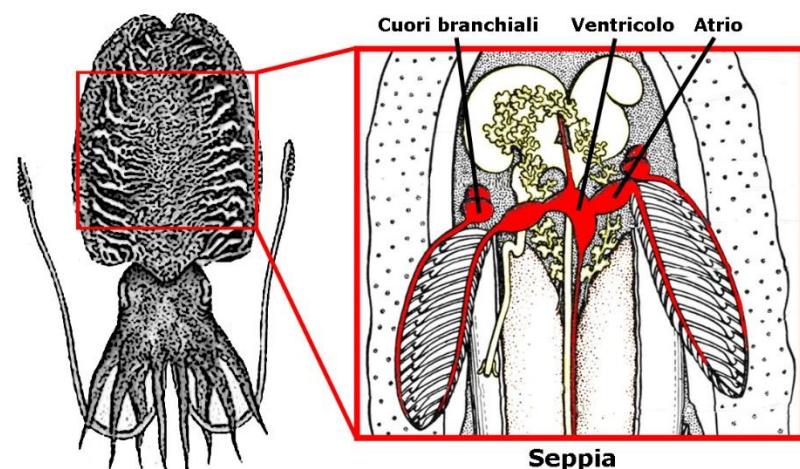
Circolatorio aperto



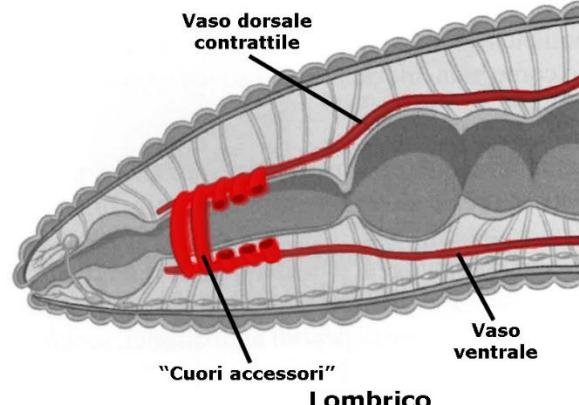
Cuore tubolare



Cuore concamerato



Cuori accessori



Lombrico



Apparato circolatorio

Deuteronomio 12

²³ tuttavia astieniti dal mangiare il sangue, perché il sangue è la vita; tu non devi mangiare la vita insieme con la carne.

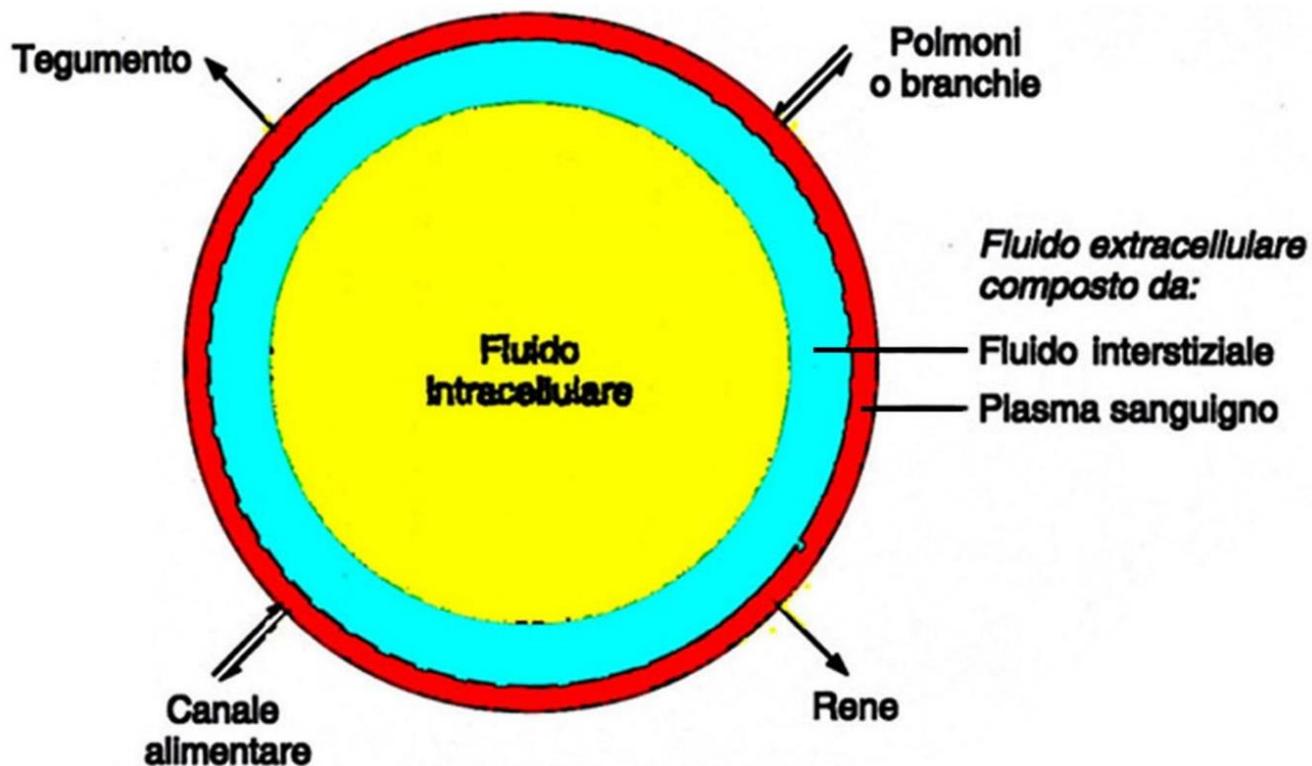
Il **sangue**, così come i diversi fluidi corporei presenti nel **circolatorio** o in altri sistemi di **cavità corporee**, può svolgere un ruolo in numerose attività fisiologiche.

- **Nutrizione** (trasporto di nutrienti).
- **Respirazione** (trasporto dei gas respiratori).
- **Escrezione** (rimozione dei cataboliti).
- **Coordinamento endocrino** (trasporto degli ormoni).
- **Omeostasi** (funzione tampone per l'equilibrio acido-base).
- **Sostegno** (funzione idroscheletrica).
- **Difesa** (trasporto di macrofagi, anticorpi e linfociti).
- **Termoregolazione** (trasporto di calore).

In un **apparato circolatorio chiuso**, a sinistra, il **sangue** fluisce all'interno di un circuito di arterie, capillari e vene. Lo scambio con i liquidi interstiziali avviene per diffusione, o filtrazione, attraverso le sottili pareti dei capillari. In un **apparato circolatorio aperto**, a destra, l'**emolinfa** fluisce dalle arterie all'interno di un **emocele** costituito da seni e lacune interstiziali; poi percola a ritroso verso il **cuore** e vi entra attraverso aperture dette osti. L'organo propulsivo, in entrambi i modelli di circolatorio, può essere costituito da un **cuore tubolare**, una semplice porzione contrattile di un vaso circolatorio principale, oppure da un **cuore concamerato** sacciforme. Le valvole presenti nei vasi circolatori impediscono il flusso retrogrado del sangue o dell'emolinfa.



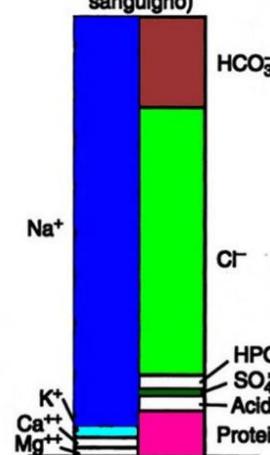
Fluidi



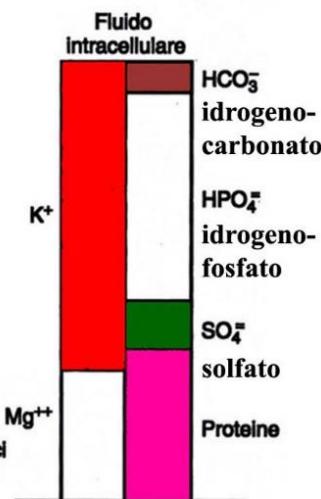
Major Constituents
(over 100 parts per million)

<i>Ion</i>	<i>Percentage</i>
Chloride (Cl^-)	55.04
Sodium (Na^+)	30.61
Sulfate (SO_4^{2-})	7.68
Magnesium (Mg^{+2})	3.69
Calcium (Ca^{+2})	1.16
Potassium (K^+)	1.10
	99.28

Fluido extracellulare
(plasma sanguigno)



Fluido intracellulare



Composizione media dell'acqua di mare, del fluido extracellulare e del fluido intracellulare.



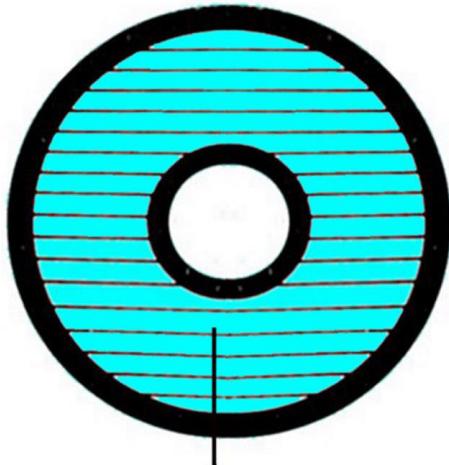
Fluidi corporei

Se vogliamo operare una distinzione tra i diversi compartimenti fluidi del corpo è possibile considerare tutte le cellule come un singolo compartimento, completamente circondato dal fluido extracellulare. A sua volta la componente extracellulare può essere suddivisa in **plasma**, la componente liquida del sangue, e **fluido interstiziale** o **linfa** all'interno dei tessuti, in particolare quelli di origine mesodermica.

Il **fluido intracellulare** e il **fluido extracellulare** presentano una composizione completamente diversa tra di loro, ma quella del secondo è estremamente simile a quella dell'**acqua di mare**. Ad esempio gli ioni sodio e cloruro sono quasi assenti all'interno della cellula, mentre vi si osserva una concentrazione maggiore di proteine. Attenzione al fatto che, come vedremo tra breve, stiamo parlando di composizione e non di **concentrazione**. Questa può essere, a seconda dei casi, **isosmotica** o **iposmotica** rispetto all'acqua di mare, raramente leggermente iperosmotica. La quantità di anioni e di cationi è in equilibrio in ciascun comparto per garantire la neutralità elettrica.

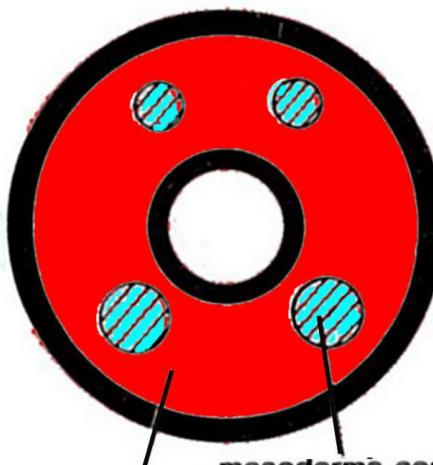
Compartimenti corporei

Acelomati



mesoderma
con linfa

Pseudocelomati

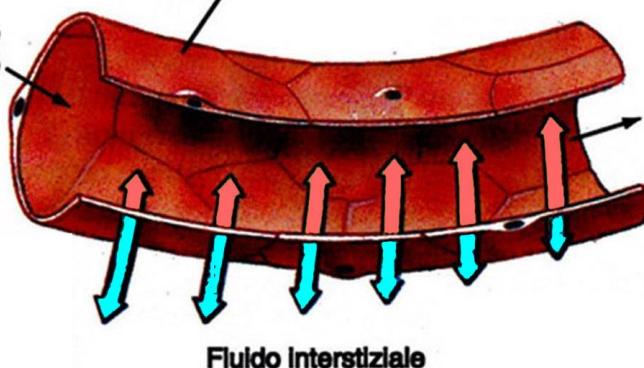


emocele
(= pseudocele)
con emolinfa

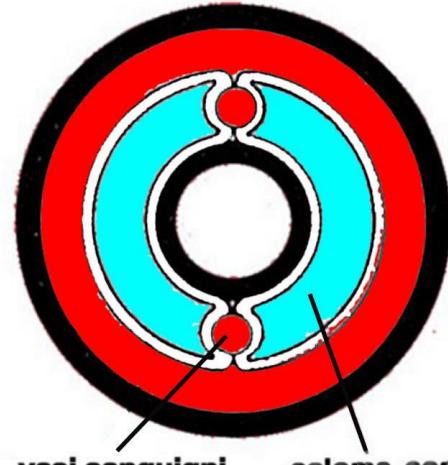
Parete del capillare

Direzione del flusso sanguigno

La **pressione idrostatica** è maggiore della **pressione osmotica**. Il movimento netto è verso l'esterno del capillare.



Celomati



vasi sanguigni
con sangue

celoma con
linfa

La **pressione osmotica** è maggiore della **pressione idrostatica**. Il movimento netto è verso l'interno del capillare.



Compartimenti corporei

Semplificando un po' la questione dei fluidi corporei e della loro localizzazione possiamo considerare la **linfa** come la componente fluida caratteristica del **mesoderma**. La troviamo quindi all'interno del parenchima di un acelomato come **liquido interstiziale** o all'interno del celoma come **liquido celomatico**. Il **plasma** è invece la componente fluida del sistema emale, ovvero dell'**emolinfa**, nei sistemi circolatori aperti (**emocele**), o del **sangue**, nei sistemi circolatori chiusi. Come si vedrà corrisponde anche al fluido presente nello **pseudocele** che, come il sistema emale degli invertebrati, deriva direttamente dal **blastocoele**. Il plasma opera un continuo scambio con il liquido interstiziale (linfa). All'estremità arteriosa di un capillare la **pressione idrostatica** del sangue supera quella **osmotica** dovuta alle proteine plasmatiche e parte del plasma filtrato passa all'esterno del capillare. All'estremità venosa, la pressione osmotica supera quella idrostatica e il fluido interstiziale rifluisce all'interno del capillare. Questo flusso facilita gli scambi operati tra i diversi comparti: le **sostanze nutritive** e i **gas** fluiscano dal plasma ai fluidi interstiziali e da qui raggiungono i tessuti, mentre i **rifiuti metabolici**, prodotti da questi, vengono drenati nel plasma.



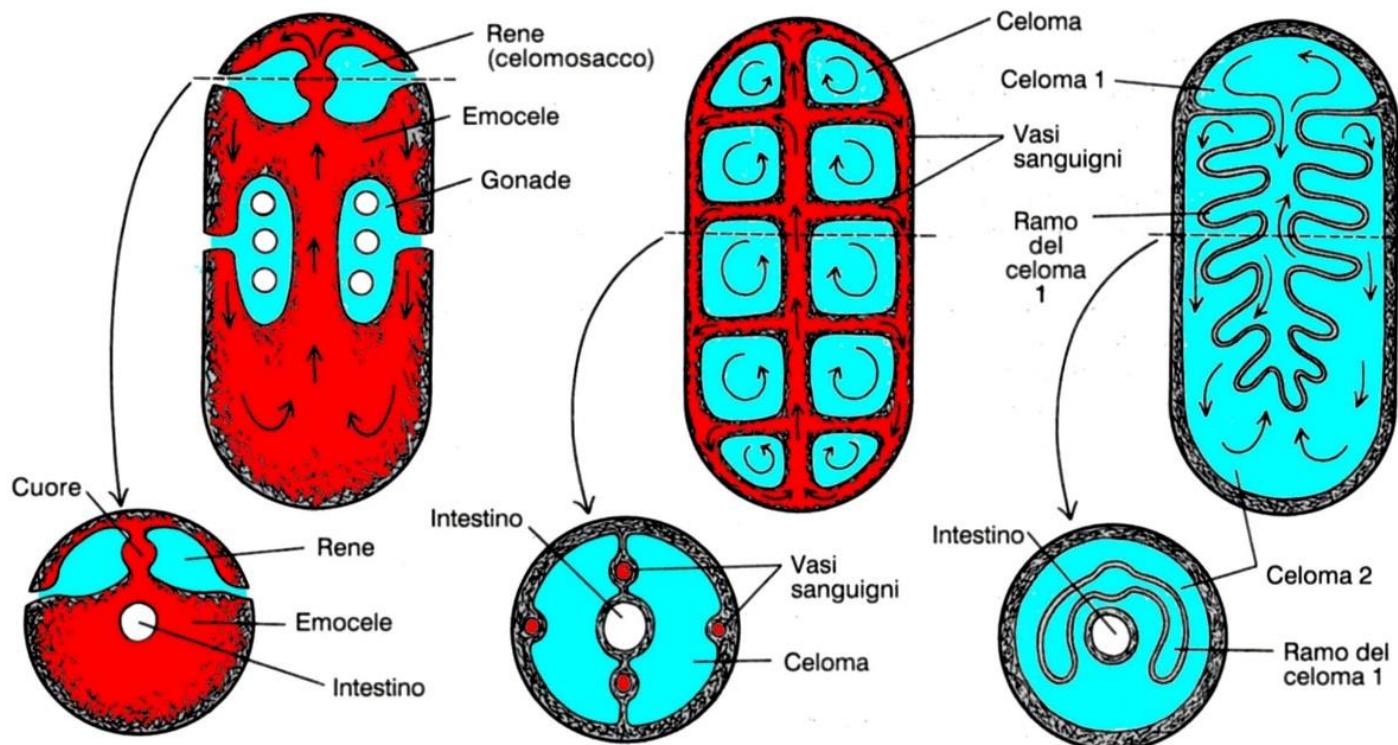
Compartimenti corporei

Nell'uomo il volume complessivo degli scambi che avviene tra i diversi compartimenti corporei ammonta a circa 75.000 litri al giorno!

Per non generare equivoci questa «definizione» di linfa non coincide con quella propria riferita al sistema linfatico dei vertebrati, così come non ha niente a che vedere con la linfa delle piante.

Nei vertebrati la linfa è racchiusa in vasi propri (si parla di sistema linfatico) e ha una composizione simile a quella del sangue (anche se meno stabile e completamente priva di globuli rossi). In pratica, composizione a parte, in questo caso non vi è sostanziale differenza tra linfa e plasma e tra i due compartimenti si osserva uno scambio continuo.

Sistema vascolare e celoma

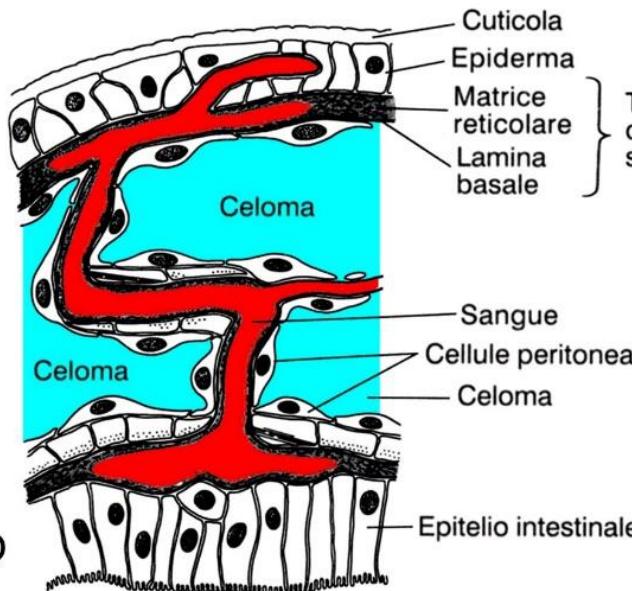


A Dominanza vascolare

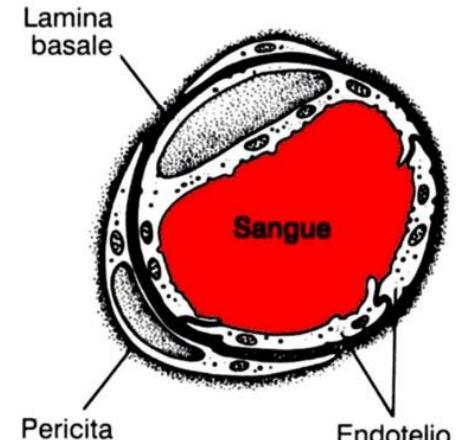
B Co-dominanza

C Dominanza celomica

D



E

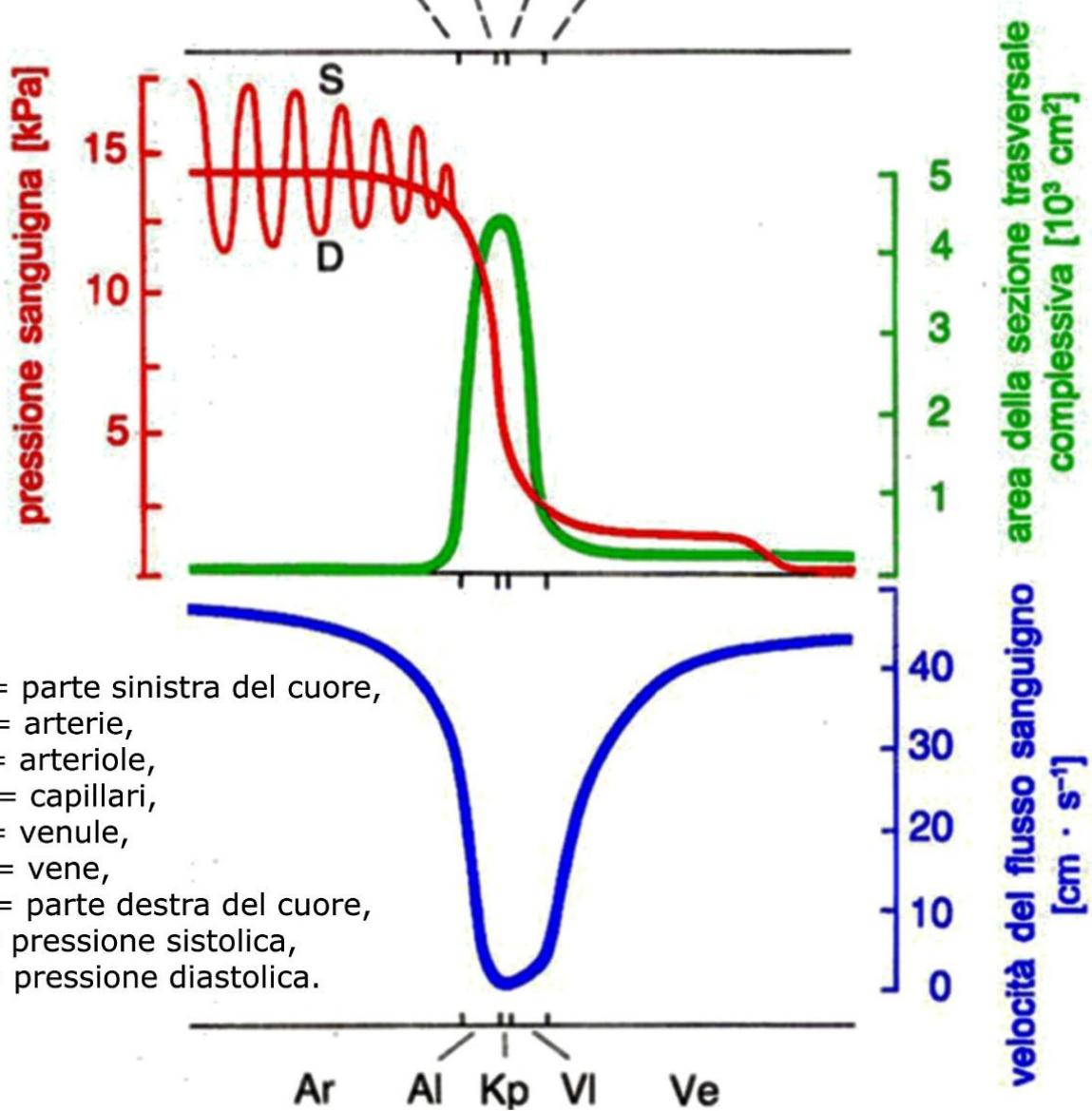
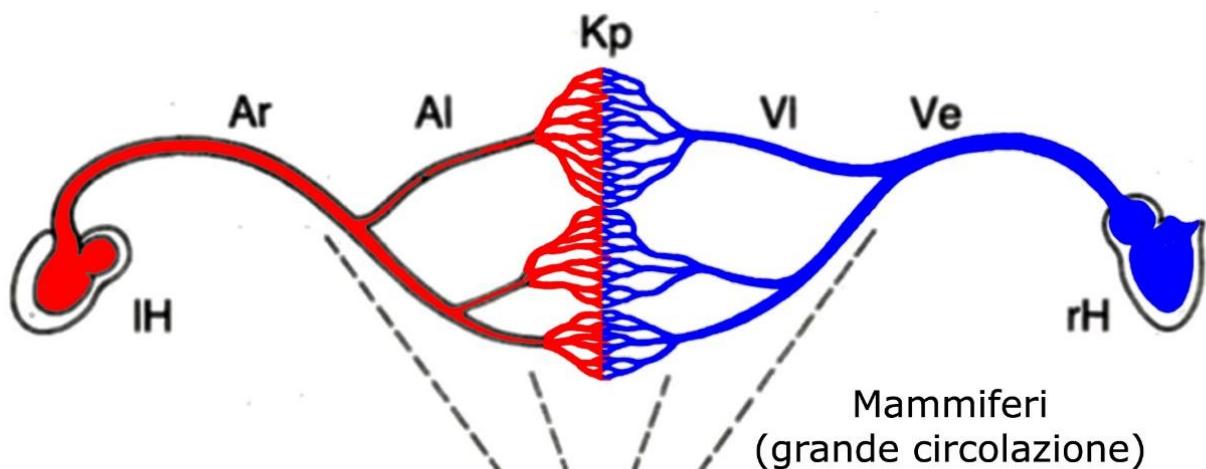




Sistema vascolare e celoma

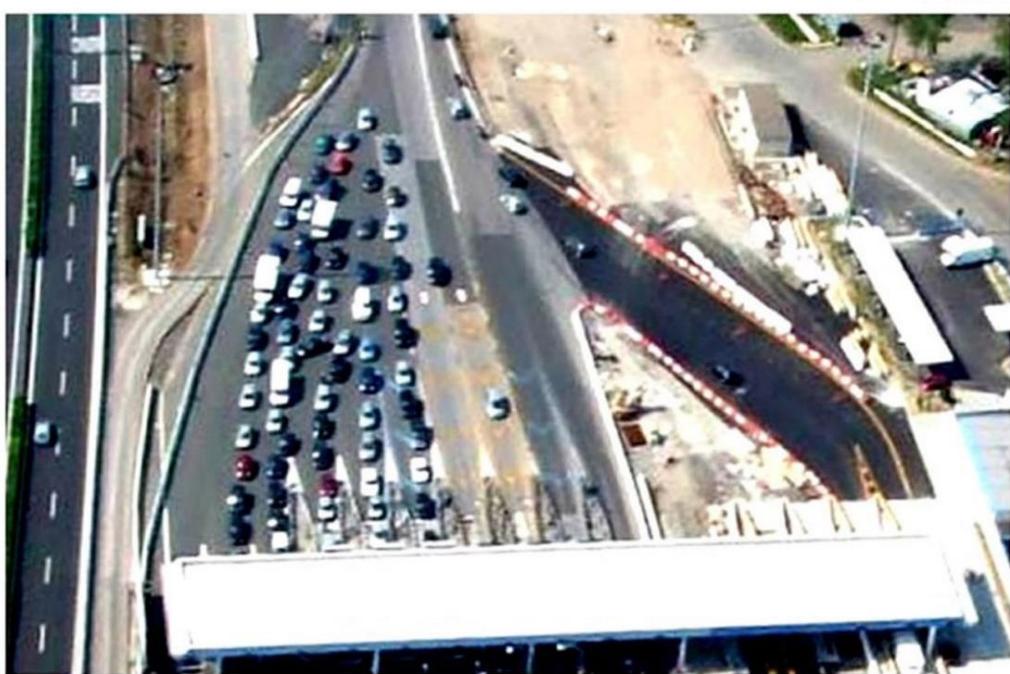
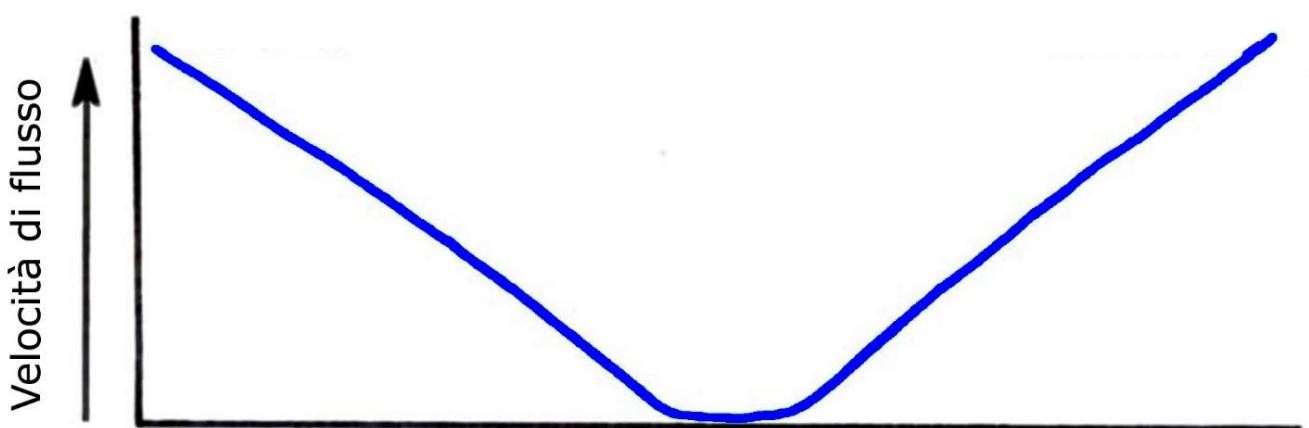
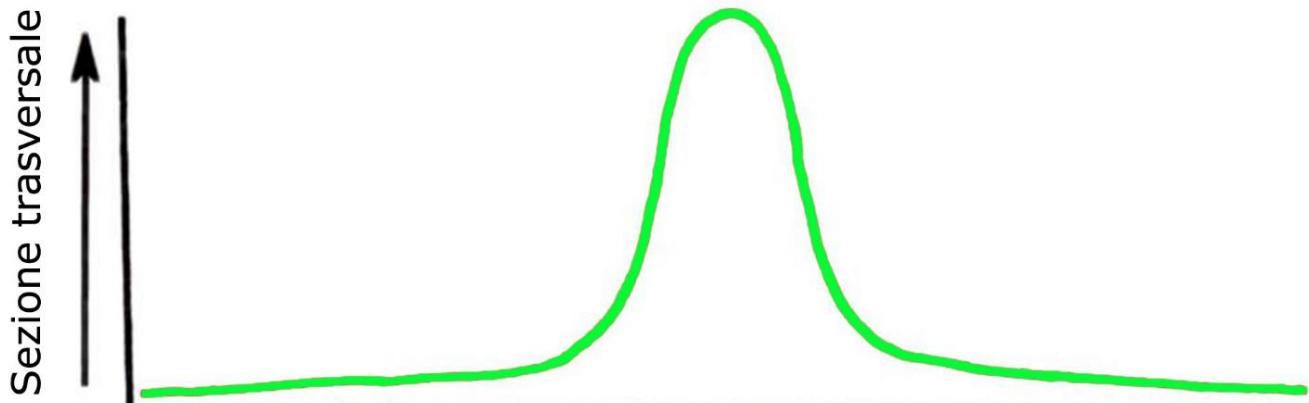
(A) Negli animali dove domina il **sistema emovascolare** (molluschi, artropodi, urocordati) il tessuto connettivo si espande a scapito del celoma e forma un **emocele** (o, se manca il cuore, uno **pseudocelone**, come nei nematodi). Il celoma può persistere a livello delle cavità pericardica, renale o gonadica. **(B)** La maggior parte dei bilateri di grandi dimensioni possiede **sistemi celomatici** ed **emovascolari** co-dominanti (annelidi, foronidei, emicordati). **(C)** Negli animali dove domina il **celoma** (echinodermi, sipunculi, briozoi) è questo ad assicurare il trasporto in assenza di vasi sanguigni. Se il celoma è segmentato vasi sanguigni rudimentali possono superare i setti tra le cavità adiacenti, oppure la sporgenza di un celoma può spingersi in un altro a formare una superficie di scambio (alcuni echinodermi e sipunculi). **(D)** I vasi sanguigni di vertebrati e invertebrati sono canali pieni di liquido nel compartimento del tessuto connettivo. Negli invertebrati, di norma, il sangue è a contatto diretto con il tessuto connettivo strutturato, senza un epitelio proprio. È la lamina basale del **celotelio** che marca il confine del vaso. **(E)** Nei vertebrati, nei cephalopodi e in pochi altri invertebrati, il sangue è separato dal tessuto connettivo per mezzo di un **endotelio secondario** che riveste i vasi e controlla gli scambi attraverso la loro parete.

Dinamica della circolazione





Flussi e scambi





Dinamica della circolazione

In un apparato circolatorio chiuso la **pressione** cala regolarmente dalle arterie alle vene, la **velocità** del sangue è massima nel cuore e nei grossi vasi e minima nei capillari, ed è inversamente proporzionale alla **sezione trasversale** complessiva dei relativi distretti. Sebbene la pressione nelle arterie oscilli, in funzione del battito del cuore, la velocità viene resa costante grazie all'elasticità delle stesse. Il sangue viene spinto nelle vene dalla compressione che i muscoli esercitano su questi vasi e il reflusso è impedito dalle valvole. Alcuni invertebrati presentano cuori accessori per conferire una nuova spinta nei distretti che necessitano di un flusso regolare (es. lombrichi e cuori branchiali nei cefalopodi), ma, funzionalmente anche il cuore tetraloculare (negli uccelli e nei mammiferi) è di fatto formato da due cuori indipendenti, sia pure strettamente accollati. Nei circolatori aperti non tutto il sangue deve necessariamente passare in ogni sezione del circuito nell'unità di tempo. Per comprendere la dinamica dei **flussi** in un sistema circolatorio, una buona analogia può essere ricavata dalla rete autostradale. La **larghezza** del manto stradale è minore dove la **velocità** delle vetture è elevata, mentre aumenta in prossimità del casello, dove le auto rallentano per consentire uno **scambio** (ritiro del ticket o pagamento).