



UNIVERSITÀ POLITECNICA DELLE MARCHE

DIPARTIMENTO SCIENZE DELLA VITA E DELL'AMBIENTE

Corso di Laurea
Scienze Biologiche

**ADATTAMENTI FISIologici DEL SISTEMA CARDIOCIRCOLATORIO
DEI CETACEI ALL'AMBIENTE MARINO**

**PHYSIOLOGICAL ADAPTATIONS OF THE CETACEAN CARDIOVASCULAR SYSTEM TO
THE MARINE ENVIRONMENT**

Tesi di laurea di
Mirko Andrea Portopelo

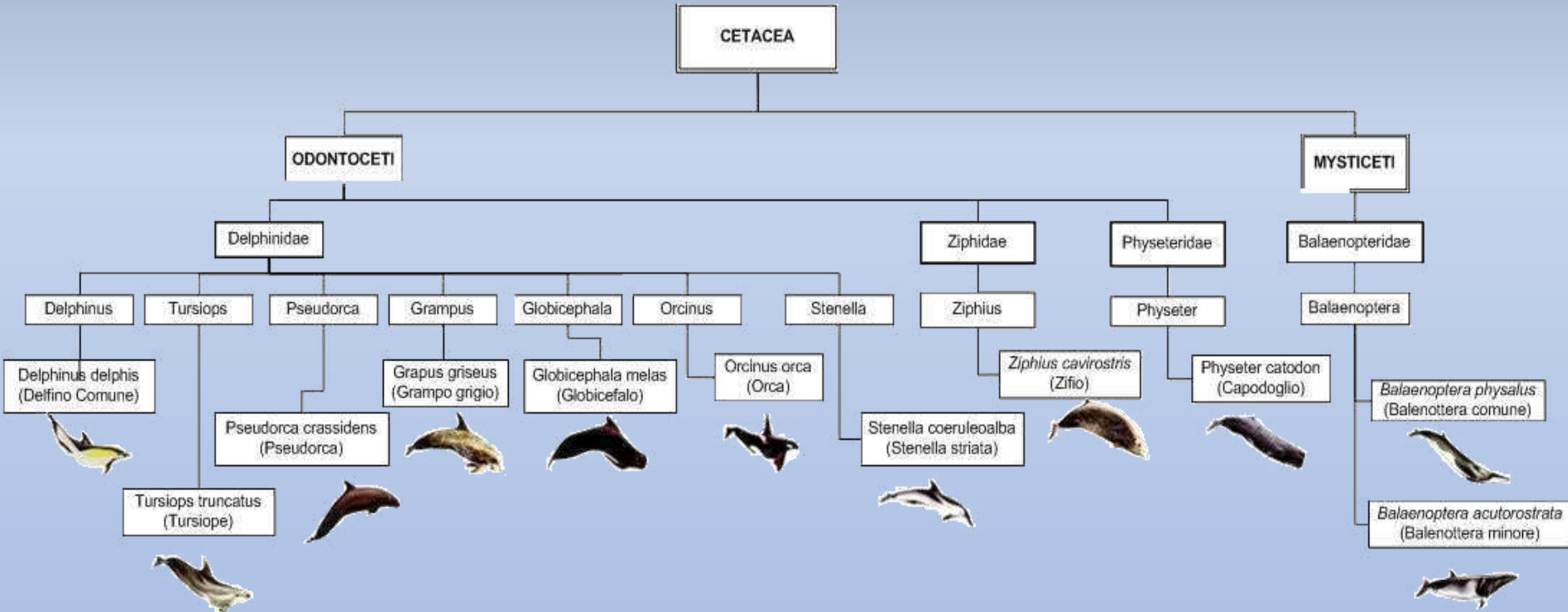
Docente referente
Chir.ma Prof.ssa Mara Fabri

Sessione autunnale 2023
Anno accademico 2022-2023



I cetacei sono mammiferi marini totalmente adattati alla vita acquatica

In quanto tali, mostrano sinapomorfie riscontrabili in tutti i mammiferi (terrestri e acquatici), ma anche adattamenti anatomici e fisiologici peculiari del sistema cardiocircolatorio.



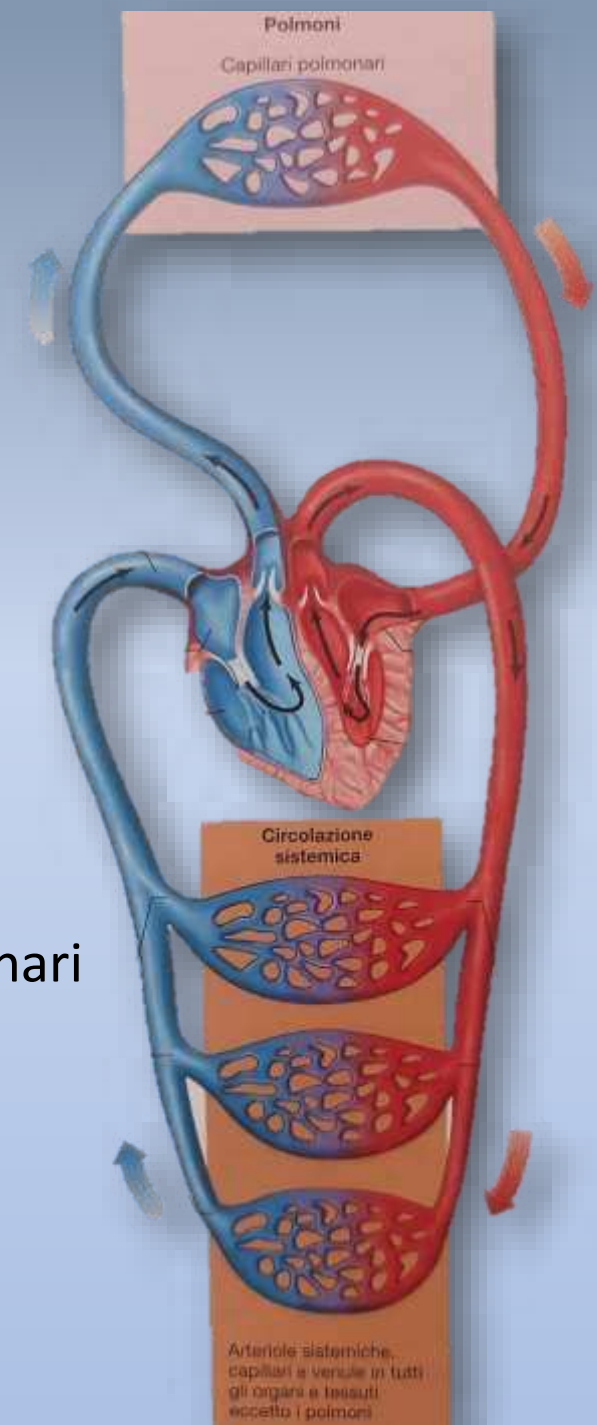


I cetacei sono mammiferi → animali omeotermi:

- ↪ Elevati tassi metabolici: elevata richiesta di ossigeno
- ↪ Separazione completa dei ventricoli sinistro e destro:
- ↪ Sistema circolatorio doppio e completo: circolazione polmonare e circolazione sistemica

➤ Fasi principali della circolazione doppia e completa nei mammiferi:

1. Atrio destro riceve sangue refluo dalle vene cave anteriore e posteriore
2. Sangue passa a ventricolo destro
 1. *Eiezione ventricolare destra*
3. Sangue raggiunge i polmoni attraverso arteria polmonare
4. Ossigenazione in corrispondenza dei capillari polmonari
5. Sangue ossigenato entra nell'atrio sinistro attraverso quattro vene polmonari
6. Sangue passa a ventricolo sinistro
 1. *Eiezione ventricolare sinistra*
7. Sangue entra nell'aorta e quindi nel circolo arterioso sistemico
8. Scambio di gas respiratori attraverso i capillari del microcircolo sistemico
9. Sangue passa nella circolazione sistemica venosa
10. Vene cave riportano il sangue refluo all'atrio destro





Caratteristica comune di tutti i mammiferi è la perdita di simmetria degli archi aortici

Dei sei archi aortici primitivi restano:

- Terzo arco aortico (origina dal quarto sistemico):

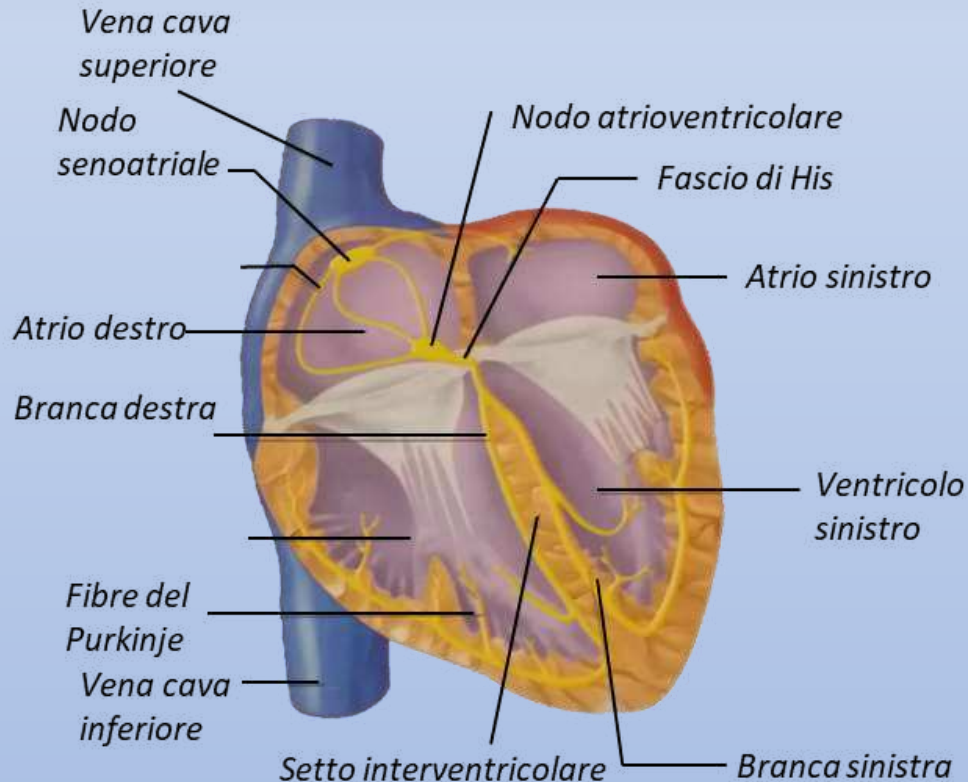
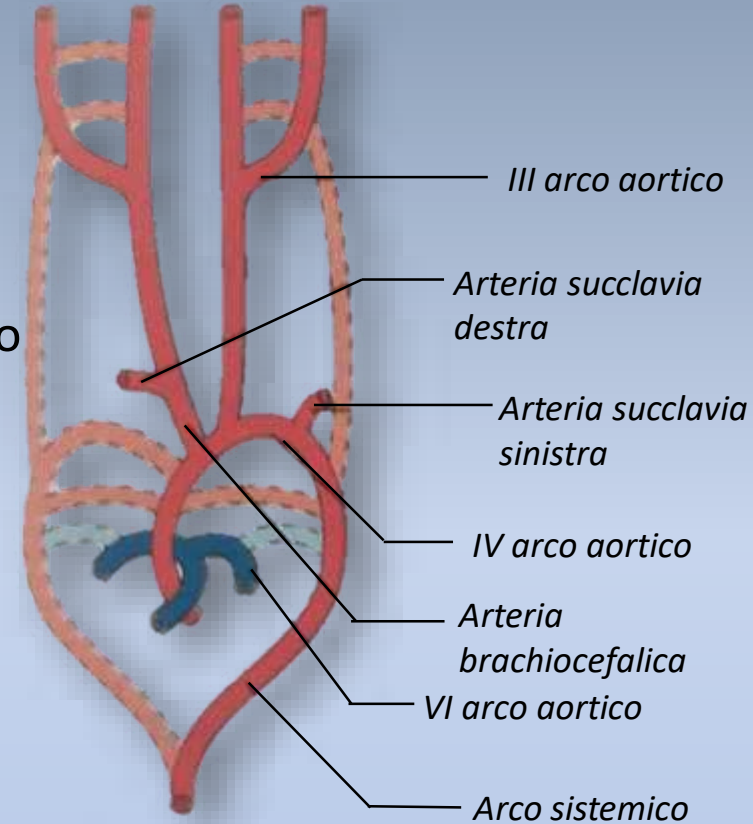
Arco carotideo: sistema delle arterie carotidi → irrorazione del capo

- Quarto arco aortico sinistro:

Arco sistemico: sistema circolatorio arterioso → irrorazione del resto del corpo

- Sesto arco aortico:

Arco polmonare: arteria polmonare → irrorazione dei polmoni



- Tessuto miocardico costituito da cardiomiociti con proprietà contrattile
1% dei cardiomiociti non ha proprietà contrattile, ma genera potenziali d'azione: funzione pacemaker
Formazione del sistema di conduzione
- Innervazione da parte del sistema nervoso simpatico e parasimpatico: modulazione della frequenza cardiaca

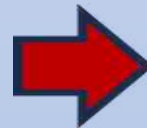


Gli adattamenti fisiologici del sistema cardiovascolare rispondono ad esigenze dettate da alcune proprietà fisiche dell'acqua e dal bisogno di effettuare immersioni

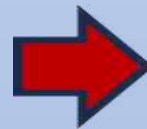
- Coefficiente di conduttività termica dell'acqua 25 volte maggiore di quello dell'aria
(15 Watt/metro/°Kelvin per l'acqua, contro 0,6 Watt/metro/°Kelvin per l'aria)
- Capacità di raffreddamento dell'acqua 50-100 volte maggiore di quella dell'aria
- Sistema respiratorio polmonare:
 - Apnea in fase di immersione
- Variazioni di pressione idrostatica durante l'immersione



Strategie di termoregolazione



Strategie di limitazione del consumo di O₂



Strategie preventive di insorgenza di embolia da decompressione



Differenze anatomiche dei cetacei rispetto ai mammiferi terrestri

- **Maggior volemia**

Concentrazione di emoglobina nel sangue e di mioglobina nei muscoli superiore:

Riserve di O₂

Distribuzione disomogenea della mioglobina nei vari muscoli (da 3 a 10 volte maggiore nei cetacei): maggiore nei muscoli dorsali posteriori e nei muscoli dorsali prossimi alla colonna vertebrale

- **Massa cardiaca inferiore in proporzione alla taglia**

0,3 – 0,4% della massa corporea nei cetacei rispetto all'1% nei mammiferi terrestri

Cuore riccamente innervato dal sistema nervoso parasimpatico

Frequenza cardiaca mediamente inferiore nei cetacei

Esempi : Tursiopi: 110 bpm in superficie – 37 bpm in immersione;

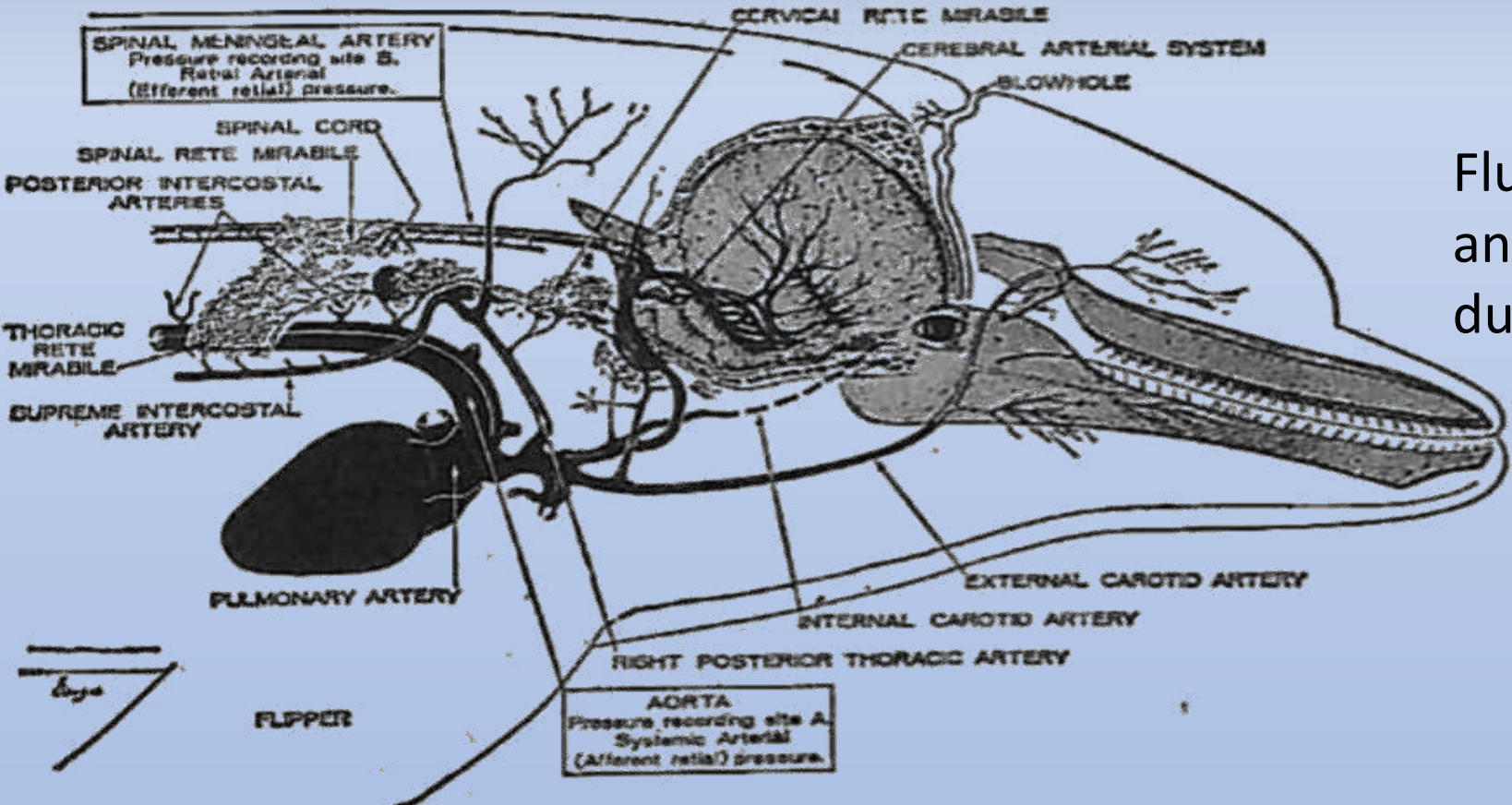
Orca: 60 bpm in superficie – 30 bpm in immersione;

Balenottera azzurra: 6 bpm in superficie – 1 bpm in immersione



- Tratto ascendente dell'arteria aorta, arco aortico ed arterie carotidi prossimali elastiche
Riduzione sensibile delle fluttuazioni di pressione dovute al flusso pulsatile del cuore
- Diversa perfusione del circolo ematico cerebrale
Regressione dell'arteria carotide interna
Coinvolgimento di arteria occipitale e arterie spinali meningeae:

Suddivisione del ramo di immissione arteriosa in vasi di minor calibro (rete mirabile cervicale)



Flusso ematico costante al cervello anche in lunghe fasi diastoliche durante l'immersione



- Presenza di reti mirabili

Anastomosi di piccoli vasi con pareti relativamente spesse inclusi nel tessuto adiposo

Anastomosi di vasi derivanti dall'aorta che si estendono alle pareti del torace, ai due lati della colonna vertebrale e fra le coste:

Estensione verso regione cefalica:

Rete mirabile carotidea

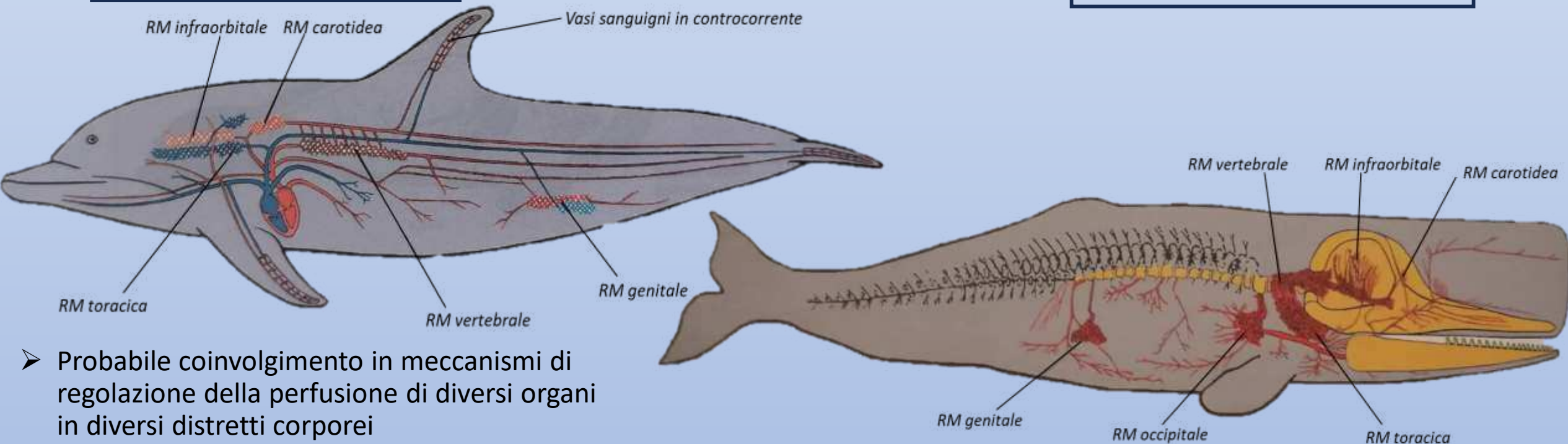
Rete mirabile cervicale

Rete mirabile toracica

Estensione verso regione lombare:

Rete mirabile addominale

Rete mirabile genitale



- Probabile coinvolgimento in meccanismi di regolazione della perfusione di diversi organi in diversi distretti corporei



- Presenza di finestre termiche

Regioni periferiche del corpo prive di tessuto adiposo

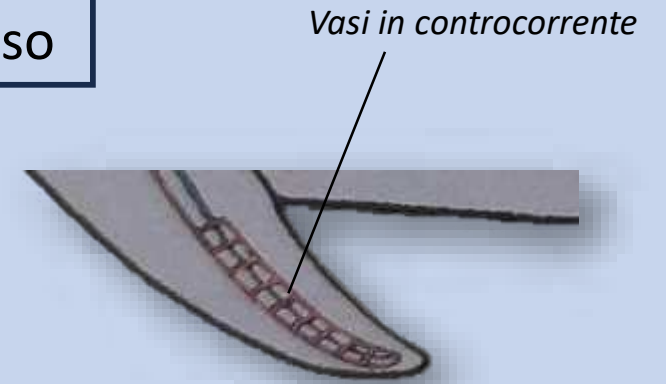
Reti mirabili:

Componente arteriosa in parallelo e a stretto contatto con vene periarteriose

Flusso di sangue in controcorrente:

Scambio di calore tra sangue arterioso e venoso

Principali finestre termiche: pinne pettorali, pinne dorsali e pinna caudale



- Estensione e contrattilità della milza



Strategie di termoregolazione

- Riduzione della dispersione di calore

1. Presenza di **blubber**: strati di tessuto adiposo sottocutaneo
2. Vasocostrizione arteriosa nelle finestre termiche
Vasodilatazione delle venule periarteriose

Flusso ematico controcorrente

Scambio di calore da sangue arterioso a sangue venoso
e ritorno di sangue caldo al centro del corpo

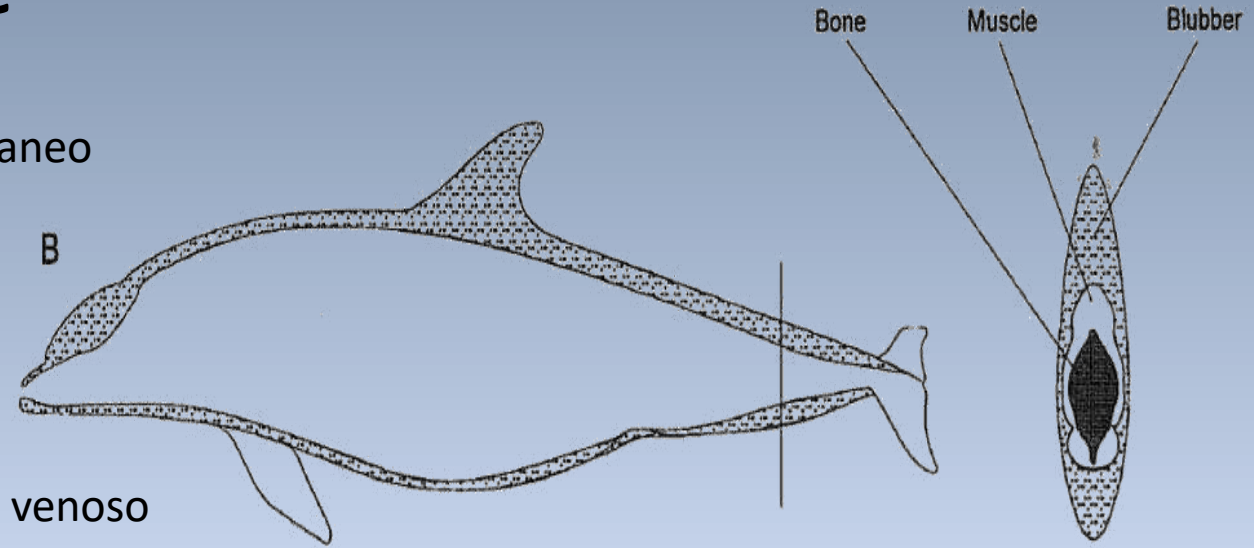
- Aumento della dispersione di calore

1. Vasodilatazione arteriosa nelle finestre termiche
Vasocostrizione delle vene periarteriose

Riduzione dello scambio di calore tra sangue arterioso e sangue venoso

Maggior afflusso di sangue alla periferia:
Maggior scambio di calore con l'esterno
Ritorno del sangue venoso freddo verso il centro del corpo

2. Strategia comportamentale
Pinna caudale (priva di blubber) fuori dall'acqua
Evaporazione dell'acqua dalla superficie della pinna
Cessione di calore all'esterno





Adattamenti fisiologici all'apnea

1. Mobilitazione delle riserve di O₂, adattamenti cardiovascolari e metabolici

- Vasocostrizione arteriosa:

Forte riduzione del circolo ematico verso muscoli, pelle e organi interni

Aumento della resistenza periferica totale (RPT)

Pressione arteriosa media costante:

Diminuzione della gittata cardiaca ($PAM = GC \times RPT$)

Gittata sistolica (GS) costante:

Riduzione della frequenza cardiaca ($GC = FC \times GS$)

- Utilizzo delle riserve di O₂ immagazzinate in mioglobine muscolari:

Metabolismo aerobico

Apnea prolungata porta al consumo delle riserve di O₂:

Glicolisi anaerobica nei muscoli

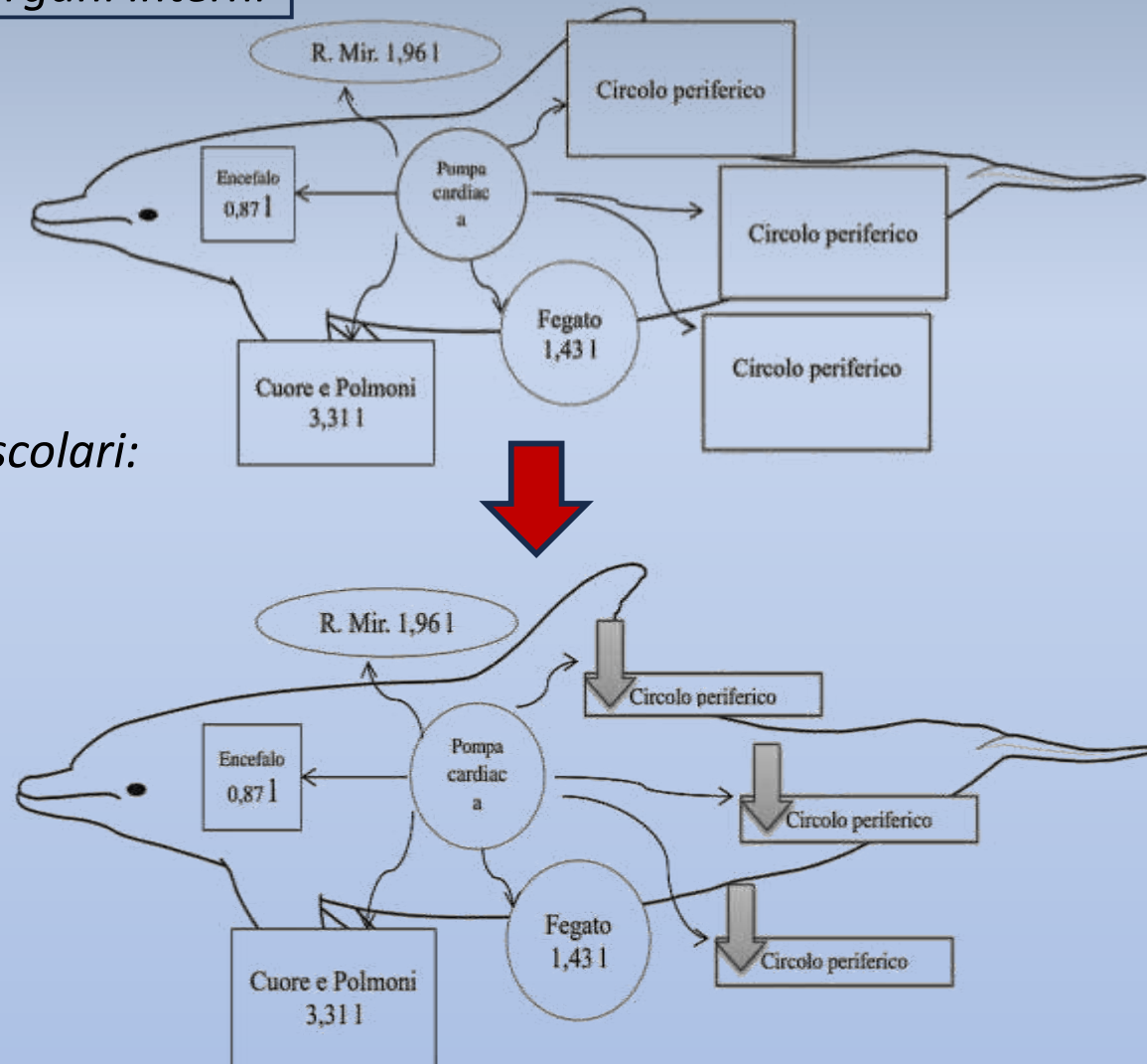
Produzione di acido lattico muscolare

- Contrazione della milza:

Immissione in circolo di eritrociti

Ossigenazione costante di cuore, cervello e polmoni

Prolungamento del tempo di immersione

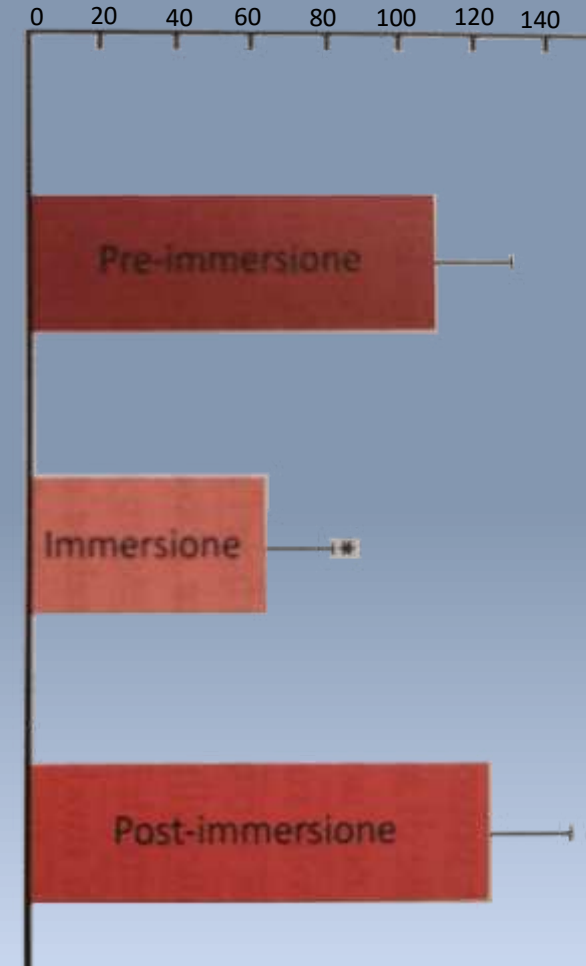




2. Risposta all'apnea e termoregolazione (separazione temporale delle due funzioni):

Dispersione di calore accumulato attuata quando non vi è più la necessità di ridurre il flusso ematico alla periferia del corpo

Calore dissipato (%)



- Fase pre-immersione: aumento della dispersione del calore attraverso le finestre termiche e riduzione del consumo di O_2
- Fase di immersione: inibizione della termoregolazione a favore del risparmio di O_2
- Fase post-immersione: aumento della dispersione del calore attraverso le finestre termiche e ritorno ad un livello normale di frequenza cardiaca



Riduzione del rischio di embolia da decompressione

- Profondità elevate:

Aumento di pressione idrostatica

↪ Cassa toracica e polmoni compressi

↪ Collasso alveolare:

Confinamento dell'aria (e di N_2) in vie di conduzione:

Diminuzione di N_2 che entra in circolo

- Profondità intermedie:

Pressione idrostatica non sufficientemente alta da causare il collasso alveolare:

Parte dell' N_2 diffonde nel sangue

Rischio di embolia durante la risalita

Sangue arterioso trasporta l' N_2 in reti mirabili incluse nel blubber

↪ *Solubilità di N_2 nel tessuto adiposo maggiore che nel sangue*

↪ Diffusione di N_2 dal sangue arterioso al blubber, in cui si discioglie:

L'azoto non può così essere trasportato a cervello, cuore e muscoli

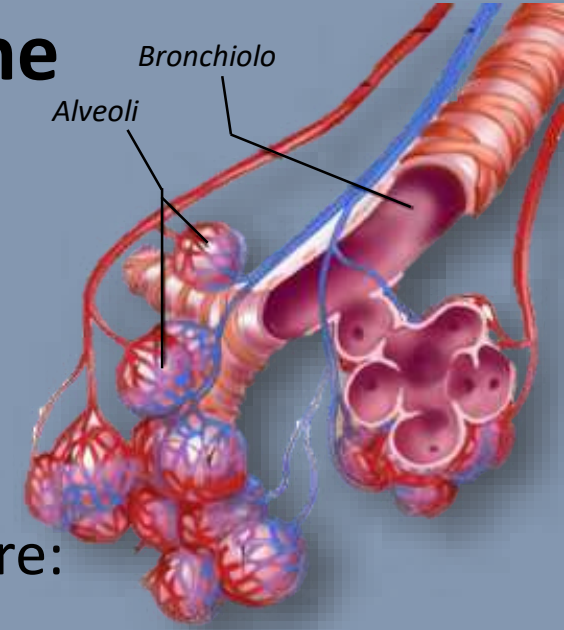
- Basse profondità:

Riduzione di pressione parziale di N_2

↪ Diffusione dell'azoto dal blubber al flusso ematico venoso

↪ Ritorno di N_2 ai polmoni:

Eliminazione di N_2 tramite espirazione





RIASSUNTO

I cetacei mostrano sinapomorfie riconoscibili in qualunque mammifero, fra cui un apparato respiratorio polmonare, che obbliga l'animale all'apnea durante l'immersione, e un sistema circolatorio doppio e completo, suddivisibile in una circolazione polmonare ed una sistemica, con completa separazione dei ventricoli destro e sinistro. Inoltre, il sistema cardiocircolatorio dei cetacei si è evoluto in modo da rispondere ad esigenze dettate dall'ambiente acquatico, caratterizzato da proprietà fisiche di conduttività termica e variazioni di pressione alle diverse profondità. Alcuni degli adattamenti fisiologici sviluppati sono comuni a tutti i mammiferi marini, altri peculiari dei cetacei in quanto mammiferi completamente riadattati alla vita acquatica. Le principali differenze anatomiche riguardano la massa cardiaca, inferiore in proporzione alla taglia corporea, la maggior volemia, la maggiore elasticità delle pareti del tratto ascendente dell'arteria aorta, dell'arco aortico e delle arterie carotidi prossimali, la diversa organizzazione del circolo encefalico a causa della regressione dell'arteria carotide interna e al coinvolgimento dell'arteria spinale meningea e dell'arteria occipitale, la presenza di reti mirabili in diversi distretti corporei e di finestre termiche per la dissipazione del calore, l'estensione del sistema dei seni venosi ed una maggiore dimensione della milza.

Queste caratteristiche permettono quindi di attuare strategie di termoregolazione, di ridurre il rischio di embolia da decompressione e di modificare la distribuzione di sangue e di ossigeno durante l'immersione in apnea.

I mammiferi marini possiedono una milza in grado di accumulare eritrociti e di immetterli nel torrente circolatorio al momento del bisogno; infatti, la concentrazione di emoglobina e di mioglobina nei muscoli è mediamente superiore rispetto a quanto osservato nei mammiferi terrestri e aumenta repentinamente in fase di immersione, in risposta alla vasocostrizione arteriosa. Tale risposta vascolare è indotta dall'attività di diversi recettori, stimolati dal contatto con l'acqua, innervati dai nervi trigemino, glossofaringeo e laringeo superiore; ciò causa la drastica riduzione di afflusso ematico a muscoli, pelle e diversi organi interni; vengono preservate la circolazione encefalica e quella polmonare, per mantenere costante l'apporto di ossigeno a questi organi che non sono in grado di attuare un metabolismo anaerobico. Durante un'immersione, i mammiferi marini sfruttano le riserve di ossigeno legato all'emoglobina e alla mioglobina, mantenendo un metabolismo aerobico; in caso di immersioni prolungate le riserve di O_2 finiscono e viene attuata la glicolisi anaerobica per la sintesi di ATP, che causa tuttavia l'accumulo di acido lattico, che grazie all'interruzione della perfusione ematica durante l'immersione, non può diffondere nel torrente circolatorio. Quando l'animale torna in prossimità della superficie e la circolazione sistemica si estende nuovamente ai muscoli, alla pelle e agli organi interni, l'acido lattico viene riversato nel sangue e la sua concentrazione ematica resta alta per alcune decine di minuti, fin quando i processi metabolici rimuovono il lattato e la sua concentrazione scende gradualmente. Contemporaneamente, la concentrazione di CO_2 aumenta durante l'immersione, causando, come il lattato, l'acidificazione dei fluidi corporei e dei tessuti: per far fronte a tale condizione, il sangue dei mammiferi marini ha una capacità tamponante maggiore.

La vasocostrizione che si attua in fase di immersione ha l'effetto di restringere il numero di organi da irrorare, riducendo la quantità di sangue che il cuore deve pompare durante la sistole: dato che le dimensioni del sistema vascolare si riducono, si innesca bradicardia per ridurre la gittata cardiaca. Essendo la pressione arteriosa media definita come il prodotto tra la gittata cardiaca e la resistenza periferica totale, e dall'osservazione che la pressione arteriosa durante l'immersione non varia significativamente, si può affermare che la gittata cardiaca diminuisce in stretto rapporto con l'aumento della resistenza periferica vascolare: non si osservano variazioni di gittata sistolica e ciò comporta la riduzione della frequenza cardiaca. Dovendo il cuore compiere un lavoro minore nell'unità di tempo, si riduce anche la richiesta di ossigeno da parte del miocardio.

Durante un'immersione, con l'aumento della pressione idrostatica e la riduzione della frequenza cardiaca dell'animale, vi è il rischio che la pressione esterna interrompa il flusso ematico cerebrale: per questo motivo si assiste nei cetacei alla suddivisione del ramo di immissione arterioso in vasi di calibro minore e di notevole elasticità, in modo da garantire un flusso di sangue al cervello costante anche durante le lunghe fasi diastoliche in immersione.

Inoltre, essendo i mammiferi animali omeotermi, le strategie di termoregolazione riguardano sia la riduzione della dispersione di calore durante l'immersione che, successivamente, un aumento di dissipazione del calore accumulato, al fine di mantenere costante la temperatura interna del corpo. Nel primo caso, i cetacei sfruttano il blubber (strati di tessuto adiposo) come isolante termico; inoltre, in corrispondenza delle finestre termiche (pinne pettorali, dorsali e caudale) prive di tessuto adiposo, arteriole e venule sono disposte in parallelo e il sangue scorre rispettivamente controcorrente causando perciò scambio di calore: essendo a stretto contatto, la vasocostrizione arteriolare causa vasodilatazione delle venule, le quali ricevono la maggior parte del calore trasportato attraverso il sangue, riportando sangue caldo verso il centro del corpo. Nel secondo caso, in cui diventanecessaria la dissipazione di calore, nelle finestre termiche accade il contrario: vasodilatazione arteriolare causa vasocostrizione delle venule, permettendo un maggior afflusso ematico verso la periferia e il calore viene ceduto per la maggior parte all'ambiente esterno piuttosto che al sangue circolante nelle venule periarteriose. Si osservano anche strategie comportamentali a riguardo: l'animale mantiene fuori dall'acqua la pinna caudale per dissipare calore attraverso l'evaporazione dell'acqua dalla superficie della pinna.

Gli adattamenti alle variazioni di pressione che i cetacei incontrano durante un'immersione riguardano alcuni aspetti dell'apparato cardiocircolatorio e del sistema polmonare: grazie alla notevole comprimibilità del torace, il volume di aria contenuto nei polmoni diminuisce in proporzione all'aumento della pressione esterna, riducendo l'area delle superfici respiratorie alveolari ed impedendo così la diffusione di azoto nel circolo ematico, in quanto l'aria viene confinata nelle vie di conduzione dei polmoni, dove non si verificano scambi respiratori. Tuttavia, il collasso degli alveoli richiede pressioni elevate che non sempre vengono raggiunte, specialmente durante immersioni non molto profonde; per cui i cetacei hanno sviluppato anche altri meccanismi di prevenzione dell'embolia da decompressione: in diversi distretti corporei, all'interno del blubber sono incluse reti mirabili in cui il sangue circolante trasporta i gas respiratori e l' N_2 in esso disciolto; l'azoto è più solubile nel tessuto adiposo che nel sangue e questo comporta la sua diffusione secondo gradiente di concentrazione dal sangue arterioso al blubber, nel quale si accumuladurante il tempo di immersione, prevenendone così il trasporto a muscoli, cervello e cuore. In fase di decompressione, l' N_2 diffonde nella circolazione venosa e viene così trasportato ai polmoni per essere espirato.