



# scienza attiva®

EDIZIONE 2015/2016

AGRICOLTURA, ALIMENTAZIONE E SOSTENIBILITA'

## *Conoscere i pesci*

**Maria Messina**

***Università degli Studi di Udine, Dipartimento  
di Scienze degli Alimenti***

*Documento di livello: C*



Un progetto di



**agorà scienza**  
centro interuniversitario



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI TORINO



scienza attiva®

# Fisiologia dei pesci teleostei

La fisiologia è lo studio dei meccanismi che permettono ad un organismo di mantenere l'omeostasi, ovvero l'equilibrio del suo ambiente interno. Un organismo deve anche interagire con il ambiente e per farlo può munirsi di occhi e orecchie per percepire ogni minimo mutamento, o chiudersi in una conchiglia e ignorare cosa accade all'esterno. La fisiologia è lo studio di come un organismo interagisce con il ambiente fisico esterno. L'ambiente acquatico e quello terrestre sono molto diversi. Nell'ambiente terrestre, per esempio, la temperatura cambia velocemente. Nei deserti temperati la differenza tra temperature diurne e notturne può essere anche di 20°C o, superiore. L'acqua ha un calore specifico elevato che rallenta i cambiamenti di temperatura. Le fluttuazioni giornaliere della temperatura in uno stagno, anche in ambienti caldi, possono essere di 2-5°C, mentre gli oceani impiegano settimane per modificare la loro temperatura anche di 1°C. D'altra parte la temperatura inferiore a cui può giungere un ambiente acquatico è di 0°C e poiché l'acqua è più densa a 4°C congela dall'alto verso il basso, così quando fa molto freddo l'ambiente acquatico si conserva sotto uno strato di ghiaccio. Sebbene i pesci abbiano meno problemi legati alle variazioni di temperatura rispetto agli animali terrestri, soffrono spesso per la mancanza di sufficiente ossigeno disponibile. La concentrazione dell'ossigeno nell'aria è di 260 mg/l, mentre la concentrazione di ossigeno sciolto nell'acqua può giungere al massimo a 14 mg/l, ma può essere molto inferiore, anche vicina a 0 in funzione di fattori esterni quali la temperatura e l'attività batterica. La gravità nell'acqua e negli ambienti terrestri è uguale, ma nell'acqua l'effetto della gravità sui pesci è più basso a causa del galleggiamento. La trasmissione della luce in acqua e la densità dell'acqua hanno effetti pronunciati sulle funzioni sensoriali e sugli spostamenti. Infine, l'aria è chimicamente stabile, mentre l'acqua varia in pH, salinità ed altre sostanze disciolte e ciò rende più difficile mantenere l'omeostasi.

## LO SCAMBIO DEI GAS

### Come è difficile respirare nell'acqua.

Il mantenimento dell'omeostasi corporea è un insieme di processi chimici e fisiologici che richiede una certa quantità di **energia**. Le cellule sono in grado di produrre e di immagazzinare l'energia necessaria, sottoforma di energia chimica, per mezzo della sintesi e dell'accumulo di **ATP** (adenosina tri-fosfato). Ma come tutti i processi che generano energia anche la produzione di ATP ha bisogno di un combustibile che è rappresentato dall'O<sub>2</sub> (ossigeno). Ugualmente si ha la produzione di prodotti di scarto, la CO<sub>2</sub> (anidride carbonica) che vanno eliminati. L'O<sub>2</sub> e la CO<sub>2</sub> diffondono facilmente attraverso le membrane plasmatiche e, negli organismi pluricellulari vertebrati, vengono trasportati dal sangue. L'O<sub>2</sub> nel sangue è in gran parte legato all'emoglobina contenuta nei globuli rossi, mentre la CO<sub>2</sub> reagisce con l'acqua e forma lo **ione bicarbonato** (CO<sub>2</sub> + H<sub>2</sub>O → H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> → H<sup>+</sup> + HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>), legando solo in piccola parte l'emoglobina. Il trasporto dei gas con il sangue permette all'O<sub>2</sub> di entrare dagli organi respiratori e raggiungere i tessuti periferici e alla CO<sub>2</sub> di prodotta dai tessuti di essere eliminata.

Nei pesci, le **branchie** sono l'interfaccia principale per lo scambio dei gas respiratori tra l'organismo e l'ambiente acquatico, sebbene anche la pelle possa contribuire al trasferimento dei gas negli adulti ed è generalmente il sito principale di scambio dei gas negli embrioni e nelle larve. Alcuni pesci presentano adattamenti per la respirazione aerea: la gran parte di queste specie sono a respirazione aerea facoltativa, andando incontro ad una richiesta metabolica di ossigeno dall'atmosfera a causa di una scarsa presenza di ossigeno nell'ambiente acquatico; pochissime specie sono a respirazione aerea obbligatoria, ovvero non possono sopravvivere se è loro impedito l'accesso all'atmosfera. Se l'ambiente acquatico contiene quantità insufficienti di ossigeno i pesci si portano verso la superficie ove la pressione parziale di ossigeno è maggiore, dando l'impressione di una possibile respirazione aerea.

Le branchie dei pesci permettono il trasferimento dell'O<sub>2</sub> dall'acqua al sangue, e della CO<sub>2</sub> nella direzione opposta. L' **acqua ventilatoria** fluisce sul lato esterno delle lamelle e la perfusione del sangue avviene internamente alle lamelle. Il movimento dei gas respiratori tra l'organo di scambio del gas e il sito tissutale di uso o produzione è determinato dalle caratteristiche del trasporto del gas nel sangue, così come da fattori dipendenti dal flusso ematico e dalla diffusione dei gas tra sangue e tessuto.

Le branchie (fig. 1) sono situate ai lati del capo, nella **camera branchiale** che comunica anteriormente con la bocca e, posteriormente si apre all'esterno con una fessura che delimita il margine posteriore del capo. La camera branchiale e le branchie sono coperte e protette, sopra e di lato, da lamine ossee fisse e mobili, che, nel loro insieme formano l'**opercolo** e, inferiormente dalla **membrana branchiostega**. I pesci ossei, generalmente, hanno una sola apertura branchiale, in ciascun lato della testa.

Internamente l'apparato respiratorio è posto ai lati della faringe ed è formato da **lamelle branchiali** sostenute dalle **arcate branchiali**.

Fig. Branchie di tonno. In evidenza le lamelle ed il rastrello. (foto M. Messina).



Tutti i pesci teleostei hanno 4 archi branchiali respiratori ed un quinto arco non respiratorio su ciascun lato della cavità boccale. Ciascun arco respiratorio è composto da una struttura di supporto cartilaginea che presenta sul margine faringeo (interno) una sorta di rastrello costituito da sottili appendici ossee o cartilaginee, le branchiospine, e posteriormente il tessuto respiratorio. I rastrelli delle branchie evitano che l'alimento passi attraverso le branchie danneggiandole. Ciascun arco porta 2 filamenti di lamelle primarie, i filamenti sostengono le lamelle secondarie, formazioni trasversali a forma di ripiegamenti semilunari presenti sulla superficie dorsale o ventrale d'ogni lamella primaria. La parte libera d'ogni lamella primaria diverge e s'incontra con le estremità libere delle lamelle primarie poste sugli archi branchiali adiacenti.

Le superfici respiratorie delle lamelle sono riccamente vascolarizzate. All'interno degli archi branchiali sono contenute le arterie branchiali afferenti, che provengono dall'aorta ventrale e portano sangue venoso proveniente dalla periferia del corpo, e le arterie branchiali efferenti che portano sangue ossigenato e confluiscono nell'aorta dorsale.

#### **Diamo i numeri.**

Le lamelle lungo i filamenti sono tra 10 e 60 per mm in funzione della specie e del livello di attività. Il numero totale di lamelle varia moltissimo, da un minimo di 0,5 milioni in un pesce di fondale come il pesce rana (1 kg di massa corporea) fino a oltre 6 milioni in specie molto attive come il tonno. Lo spessore delle lamella varia da 10 a 25 mm e lo spazio tra le lamelle da 20 a 100 mm.

La **pressione parziale** dell' O<sub>2</sub> (PO<sub>2</sub>, è la componente della pressione che viene esercitata da un gas in una miscela) (Tab. 1) nell'aria è circa uguale al 21% della pressione atmosferica (O<sub>2</sub> nell'aria = 210 ml/l).

Nell'aria secca le pressioni parziali di O<sub>2</sub>, N<sub>2</sub> e CO<sub>2</sub> sono:

Tab. 1. Pressioni parziali dei principali gas che compongono l'aria.

$P_{O_2} = 159,2$ mmHg	21 % di 760 mmHg
$P_{N_2} = 600,6$ mmHg	79.02 % di 760 mmHg
$P_{CO_2} = 0.2$ mmHg	0.03 % di 760 mmHg

La differenza nella pressione parziale ci dice in che direzione l'ossigeno (o un qualsiasi gas) diffonderà, ovvero da una zona a pressione parziale più alta ad una a pressione parziale più bassa finché la  $PO_2$  sarà uguale in entrambe le zone. Quando la pressione parziale dell'  $O_2$  dell'aria e dell'acqua è in equilibrio si dice che l'acqua è stata saturata. L'aereazione aumenta il tasso con cui l' $O_2$  diffonde nell'acqua, ma non modifica la pressione parziale, quindi il suo effetto si manifesta se  $PO_2 < 150$  mm Hg (**pressione di saturazione**), ma non può aumentare la quantità di  $O_2$  al di sopra della saturazione. Se la pressione atmosferica raddoppia da 760 mm Hg a 1520 mm Hg, raddoppia anche la  $PO_2$ .

Tab.2. Concentrazioni e pressioni parziali di ossigeno e anidride carbonica in diversi mezzi a 18 °C.

Mezzo considerato	$O_2$ (ml/l)	$PO_2$ (mmHg)	$CO_2$ (ml/l)	$PCO_2$ (mmHg)
Aria	210	159	0.3	0.23
Acqua di mare	7	159	0.3	0.23
Acqua salmastra	< 7	159	< 0.3	0.23
Acqua dolce	Da 2 a 10	159	< 0.3	0.23

L'ambiente acquatico si presenta più difficile per lo scambio dei gas. Infatti, l'acqua è 800 volte più **densa** dell'aria e con una **viscosità** 60 volte superiore. Inoltre la capacità dell'acqua di trattenere l'  $O_2$  è 1/30 rispetto a quella dell'aria e la **diffusione** dell'  $O_2$  è pari a 1/8000 rispetto a quella dell'aria. Un litro di acqua a 15 ° C contiene circa 7 ml (= 10 mg) di ossigeno mentre 1 l di aria contiene 210 ml di ossigeno (Tab.2).

A parità di pressione, l'  $O_2$  è 30 volte superiore nell'aria rispetto all'acqua: per assumere una stessa quantità di ossigeno, un animale acquatico deve disporre di un volume di acqua 30 volte maggiore del volume di aria necessario ad un animale terrestre.

Nell'acqua, l'anidride carbonica, molto solubile, ha la stessa concentrazione che nell'aria. Questo valore, 0,3 ml/l, non influenza la respirazione degli animali.

Quando un pesce rimuove una grande quantità di  $O_2$  dall'acqua, la pressione parziale diminuisce in proporzione alla frazione dell'  $O_2$  totale che è stata rimossa. Nell'aria, per esempio, la rimozione di 5 ml di ossigeno da 1 l di aria rimuove 5/210 ml di  $O_2$ , causando un cambiamento nella pressione parziale da 159,2 a 146 mm Hg. La rimozione di 5 ml di  $O_2$  nell'acqua, rimuove 5/7 del gas totale, lasciando la pressione parziale a 45 mm Hg. Il pesce, quindi, perde velocemente il gradiente di

diffusione necessario per trasferire l' O<sub>2</sub> nel sangue mano a mano che rimuove grandi quantità di O<sub>2</sub> dall'acqua. Tuttavia l'**emoglobina** dei pesci generalmente lavora a pressioni parziali più basse (ha una elevata **affinità** per l' O<sub>2</sub>) rispetto alle emoglobine dei vertebrati a respirazione polmonare.

La quantità di O<sub>2</sub> disciolta nell'acqua è funzione della **temperatura** ma anche della **salinità** con una relazione inversamente proporzionale: maggiore è la temperatura e minore è la quantità di O<sub>2</sub> disciolta nell'acqua, maggiore è la concentrazione dei sali e minore è la quantità di ossigeno disciolta nell'acqua (Tab.3) Ad esempio ad una temperatura di 15° C la quantità di O<sub>2</sub> disciolto è di 7.05 ml/l e 5.93 ml/l rispettivamente nell'acqua dolce e nell'acqua di mare.

Tab. 3. Ossigeno sciolto in acqua dolce e acqua di mare

Temperatura °C	H <sub>2</sub> O dolce	H <sub>2</sub> O salata
	ml O <sub>2</sub> /l H <sub>2</sub> O	ml O <sub>2</sub> /l H <sub>2</sub> O
0	10.29	7.97
10	8.02	6.35
15	7.05	5.93
20	6.57	5.31
30	5.57	4.46

Le richieste ventilatorie dei pesci sono in funzione della loro attività. E' possibile calcolarle misurando il contenuto di O<sub>2</sub> dell'acqua inalata ed esalata e conoscendo il tasso di consumo di O<sub>2</sub> per quel pesce. Se un pesce d'acqua dolce inala H<sub>2</sub>O satura di aria a 15°C e rimuove il 30% dell'ossigeno vuol dire che l'acqua inalata conteneva circa 7ml/l di O<sub>2</sub> e quella esalata circa 5ml/l di O<sub>2</sub>. Se il pesce consuma 70 ml di O<sub>2</sub>/ora allora questo pesce deve pompare 35 l di acqua attraverso le sue branchie in un' ora.

Le variabili su cui può agire il pesce sono il tasso di consumo dell' O<sub>2</sub> o la proporzione di O<sub>2</sub> rimosso dall'acqua respiratoria. Nei pesci sedentari si ha un basso consumo di O<sub>2</sub> ed una % di rimozione dell' O<sub>2</sub> dall'acqua fino all' 80%. La combinazione di queste due caratteristiche produce una bassa velocità di ventilazione.

Avremo così dei pesci **ossigeno-regolatori** e dei pesci **ossigeno-conformi**, a seconda di come regolano la velocità di ventilazione. Gli ossigeno-regolatori mantengono un consumo di O<sub>2</sub> relativamente costante durante la diminuzione di pressione parziale dell'ossigeno aumentando sia il volume ventilatorio che la proporzione di O<sub>2</sub> estratto dall'acqua. Gli ossigeno-conformi modificano la quantità di ossigeno consumato in maniera direttamente proporzionale alla disponibilità dell'ossigeno dell'ambiente (pesci sedentari).

### Trasporto dei gas nelle branchie

Nei mammiferi, negli uccelli ed in altri animali terrestri la pompa respiratoria è bidirezionale. L'aria si muove all'interno ed all'esterno della stessa apertura dentro e fuori dai polmoni. Questo non è il sistema più efficiente perché una parte dell'aria inspirata si mescola con l'aria espirata e vi sono

alcune zone del polmone che non saranno mai o molto raramente utilizzate per la respirazione. La scarsa efficienza del sistema è bilanciata da una elevata concentrazione di O<sub>2</sub> nell'aria e dalla conseguente PO<sub>2</sub>.

I pesci hanno bisogno di un sistema più efficiente a causa del basso contenuto di O<sub>2</sub> dell'acqua. Nella gran parte dei pesci il sistema è unidirezionale. L'acqua è sempre in movimento attraverso la bocca lungo un'unica via attraverso le branchie e poi esce attraverso l'opercolo. L'acqua fresca e l'acqua respirata non si mescolano e la PO<sub>2</sub> dell'acqua a contatto con le branchie, viene mantenuta la più elevata possibile.

Per mantenere il flusso dell'acqua sulle branchie continuo, i pesci aprono e chiudono la bocca spingendo l'acqua nella cavità opercolare. Nelle specie che nuotano attivamente vi è una maggiore richiesta di ossigeno che viene soddisfatta per mezzo della ram ventilation (ventilazione ad ariete). Gli animali nuotano tenendo la bocca aperta ed è il movimento di tutto il pesce e non solo della bocca che spinge l'acqua a scorrere sulle branchie.

L'**epitelio branchiale**, che è il tessuto dove avvengono gli scambi respiratori, è costituito da tipi cellulari distinti tra cui le **cellule pavimentose**, con un diametro tra 3 e 10 mm sono il tipo cellulare predominante (95%). Rappresentano il tipo cellulare più importante per lo scambio dei gas. La membrana apicale è provvista di **microvilli** che aumentano l'area della superficie funzionale. L'epitelio lamellare presenta anche le **cellule del cloro, o del cloruro**, e le **cellule mucose** che svolgono altre funzioni (fig.2). Le cellule del cloro sono considerate il sito primario dell'attività fisiologica osmoregolatoria delle branchie. Le cellule del muco secernono glicoproteine mucose acide, neutre o in combinazione che rivestono l'epitelio respiratorio e si trovano disperse nell'arco, nel filamento e nelle regioni basali della lamina. Insieme allo strato di confine tra l'acqua a movimento lento adiacente alla superficie delle lamelle, il sottile strato di muco produce un microambiente branchiale in cui le condizioni possono risultare sostanzialmente diverse da quelle presenti nel flusso d'acqua circostante. Il muco che riveste l'epitelio branchiale ha anche la funzione di ridurre abrasioni e infezioni che possono colpire le branchie.

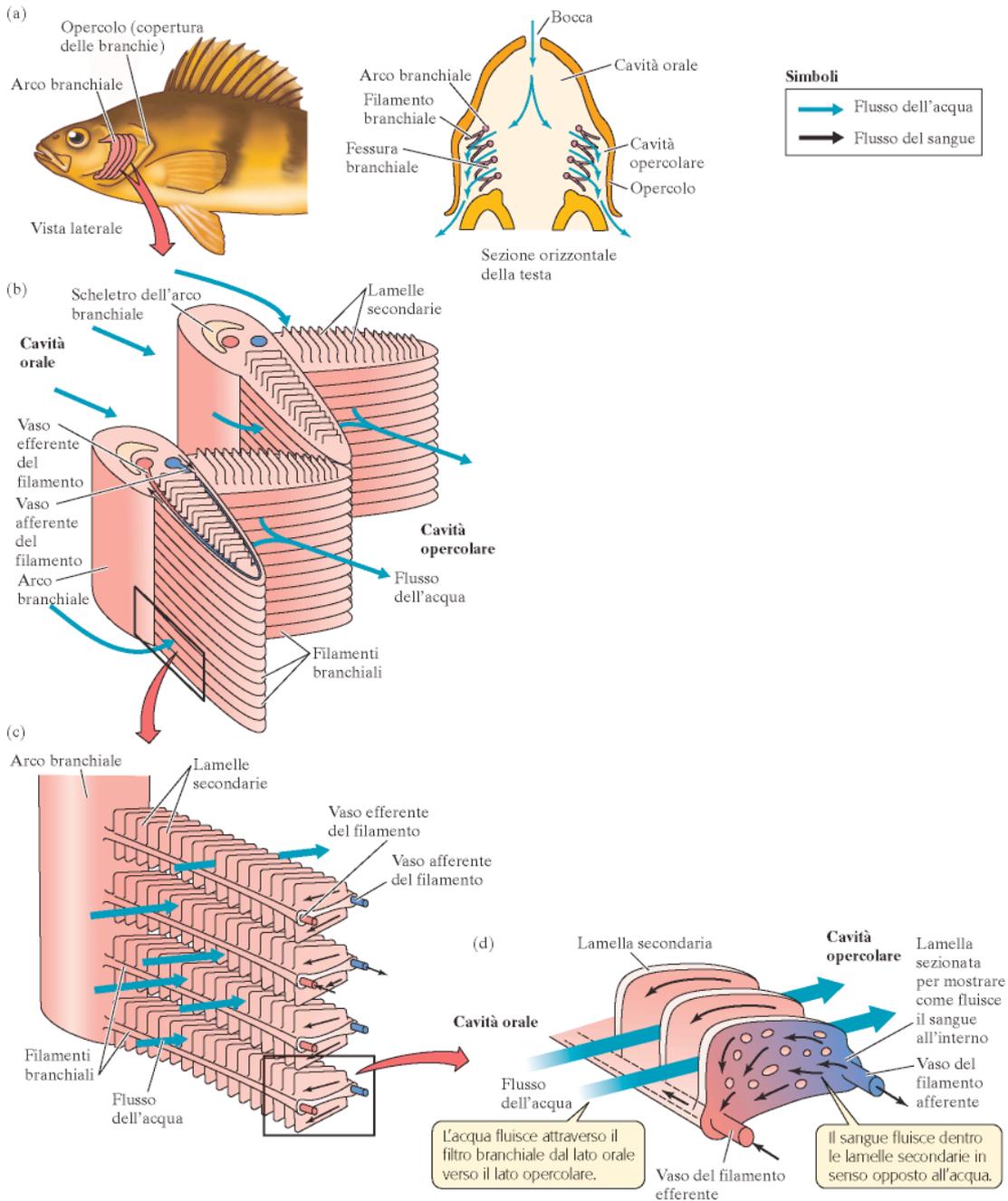
Il flusso di acqua attraverso il setaccio delle branchie è laminare e parallelo alle lamelle. Il flusso di sangue che percola le lamelle ha direzione opposta a quella del flusso di acqua, così crea un **sistema controcorrente** altamente efficiente per lo scambio dei gas (fig.3).

### **Trasporto dei gas respiratori nel sangue**

La funzione essenziale del sistema di scambio dei gas è di soddisfare le richieste metaboliche di O<sub>2</sub> delle cellule e di rimuovere la CO<sub>2</sub> prodotta dal metabolismo cellulare. Quest'obiettivo viene raggiunto prevalentemente dal sangue, che trasporta la CO<sub>2</sub> dai tessuti periferici verso la superficie di scambio dei gas e trasporta l'O<sub>2</sub> nella direzione opposta.

Il maggiore adattamento del sangue per il trasporto dei gas è la presenza del pigmento respiratorio **emoglobina** all'interno dei globuli rossi. L'emoglobina non solo aumenta la capacità di trasporto dell'O<sub>2</sub> del sangue di circa venti volte in confronto alla quantità che potrebbe essere trasportata come O<sub>2</sub> disciolto fisicamente, ma ha anche un'influenza sul trasporto della CO<sub>2</sub> nel sangue, partecipando anche alla regolazione del **pH** (misura dell'acidità di una soluzione) per la sua capacità di legare i protoni. L'emoglobina è una molecola tetramericale in molti pesci, sebbene gli agnati (pesci senza mandibola) posseggano emoglobine monomeriche. L'emoglobina tetramericale ha due catene  $\alpha$  e due catene  $\beta$  legate a 4 gruppi eme; l'O<sub>2</sub> si lega in modo reversibile e cooperativo ai quattro gruppi eme, mentre la CO<sub>2</sub> e i H<sup>+</sup> si legano a specifici residui di aminoacidi nelle catene della globina. La formazione di legami con la CO<sub>2</sub> contribuisce poco al trasporto della CO<sub>2</sub> nel sangue dei pesci, diversamente dai mammiferi, perché solamente il gruppo amino terminale delle catene  $\beta$  è disponibile per legare la

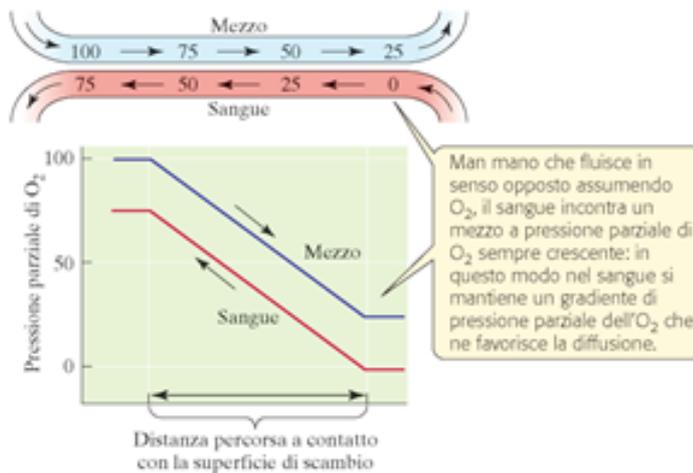
Fig. 2. Respirazione attraverso le branchie nei pesci teleostei. (a) Componenti anatomiche degli organi respiratori e direzione del flusso. (b) Movimento dell'acqua attraverso le lamelle. Nel filamento il vaso afferente porta sangue venoso, mentre il vaso efferente porta sangue arterioso. (c) Particolare del passaggio dell'acqua sulle lamelle secondarie. (d) Movimenti dell'acqua e del sangue a livello di lamella secondaria.



R. Hill, G. Wyse, M. Anderson, FISILOGIA ANIMALE, Zanichelli Editore S.p.A. Copyright © 2006

CO<sub>2</sub>. Il legame tra emoglobina ed ossigeno è di tipo cooperativo ed è descritto dalla forma sigmoidale della curva di equilibrio dell'ossigeno, che descrive la relazione tra la saturazione Hb-O<sub>2</sub> e la pressione parziale di ossigeno, PO<sub>2</sub>.

Fig.3.Meccanismo dello scambio controcorrente.



R. Hill, G. Wyse, M. Anderson, FISILOGIA ANIMALE, Zanichelli Editore S.p.A. Copyright © 2006

La maggior parte della  $\text{CO}_2$  è trasportata nel sangue come ioni bicarbonato ( $\text{HCO}_3^-$ ). L'anidride carbonica diffonde al di fuori del tessuto verso l'interno del globulo rosso dove è idratata a  $\text{HCO}_3^-$  e protoni, una reazione catalizzata dall'enzima anidrasi carbonica (CA), che è abbondante all'interno del globulo rosso. La rimozione dei prodotti garantisce, attraverso la **legge di azione di massa**, che la reazione continui e viene mantenuto il gradiente di diffusione della  $\text{CO}_2$  dai tessuti al sangue.

Una volta giunta alle branchie con il sangue venoso la  $\text{CO}_2$  molecolare diffonde al di fuori del sangue verso l'acqua ventilatoria secondo il gradiente di pressione parziale. L'acqua che scorre sulle branchie allontana la  $\text{CO}_2$  mantenendo questo gradiente.

I pesci antartici della famiglia Channichthyidae rappresentano un caso estremo nel trasporto dei gas, poiché mancano di emoglobina. Questi animali hanno una bassa richiesta di  $\text{O}_2$  da parte dei tessuti (alle basse temperature il metabolismo è più lento poiché i pesci sono animali **eterotermi**), mentre la  $\text{PO}_2$  arteriosa e la solubilità dell' $\text{O}_2$

sono relativamente elevate. Inoltre, la **gittata cardiaca** (la quantità di sangue che viene pompata dal sangue in un minuto) è molto elevata. Così la distribuzione dell' $\text{O}_2$  ai tessuti viene mantenuta anche senza l'emoglobina.