



scienza attiva®

EDIZIONE 2015/2016

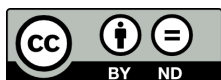
AGRICOLTURA, ALIMENTAZIONE E SOSTENIBILITA'

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®

Nella prima parte di questo elaborato vengono messi in evidenza molto brevemente il ruolo ed il valore degli animali acquatici nel fornire, fin dal lontano paleolitico superiore, alimento all'uomo (Bradbury J., 2011). Viene anche brevemente presa in considerazione la produzione ed il commercio degli animali acquatici come fonte di alimento nei paesi della Comunità Europea.

Nella seconda parte, che è la più corposa, sono proposti argomenti di Fisiologia dei Pesci Teleostei. Vengono fornite le conoscenze necessarie per comprendere soluzioni e strategie poste in atto da questi animali per sopravvivere in ambiente acquatico. E' questo un ambiente estremamente variabile. Troviamo, infatti, acque dolci, salate, calde, fredde, ferme o correnti e per sopravvivere in ciascuno di questi ambienti i pesci hanno messo in atto soluzioni sorprendenti.

Una delle sfide più impegnative che la specie umana ha dovuto affrontare nel corso del suo sviluppo è stata, e lo è ancora, la capacità di procurarsi il cibo, per la sopravvivenza del singolo e della specie. Nel mondo esistono numerose disparità nell'accesso ad una alimentazione adeguata, sia rispetto alla quantità che rispetto alla qualità dell'alimento. Abbiamo, quindi, paesi considerati poveri e/o sottosviluppati nei quali il cibo scarseggia ed è di bassa qualità (con le conseguenti malattie dovute alla malnutrizione) e paesi ricchi e/o più sviluppati che hanno superato senz'altro il problema della quantità, ma non ancora della qualità. Infatti, nei paesi maggiormente industrializzati l'eccesso di alimento, non sempre di buona qualità a causa delle produzioni intensive, ha portato a situazioni di squilibrio alimentare (vedi ad esempio l'obesità come fattore di rischio per le malattie cardiovascolari), e ad un incremento di malattie vere e proprie (per esempio il diabete e le malattie cardiovascolari).

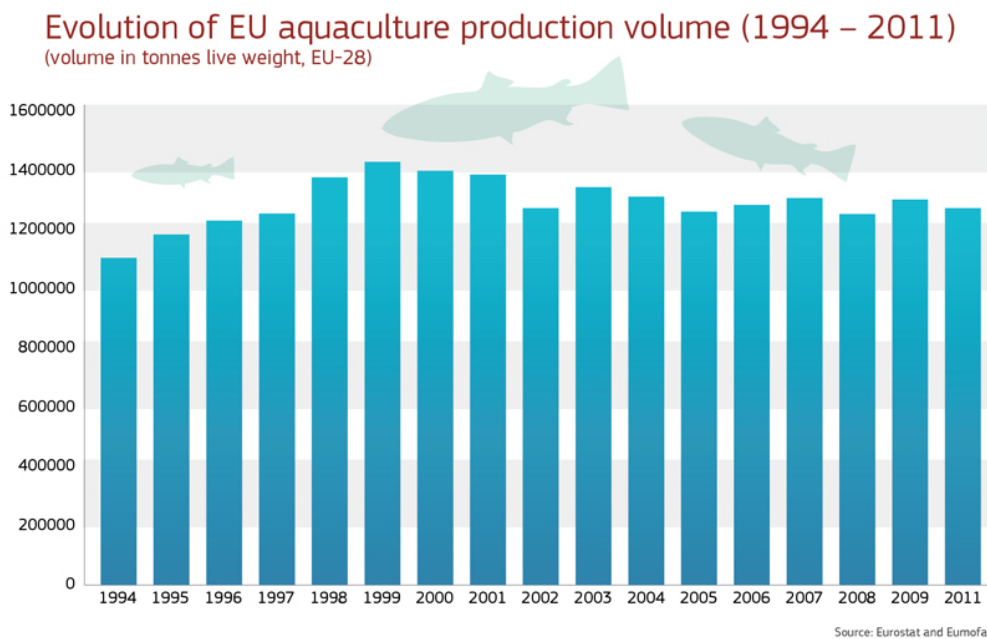
Tra le attività più antiche e che più facilmente hanno permesso l'accesso al cibo possiamo considerare senz'altro la pesca che insieme all'acquacoltura fornisce un alimento di alta qualità per merito della composizione delle parti eduli di pesci, molluschi e crostacei, ricchi di proteine e grassi con un elevato valore nutrizionale. I prodotti della pesca e dell'acquacoltura sfamano le popolazioni più povere (vedi il pangasio presente nei paesi dell'estremo oriente) così come possono contribuire a prevenire malattie del sistema nervoso legate al maggiore invecchiamento delle popolazioni dei paesi più sviluppati. Infatti, gli acidi grassi polinsaturi della classe omega-3 (ω -3), contenuti nel grasso del pesce quali l'EPA (eicosapentaenoic acid) ed il DHA (docosahexaenoic acid), che deriva a sua volta dall'EPA, sono indispensabili nell'alimentazione umana, perchè l'uomo non è in grado di sintetizzarne a sufficienza. Nella recente review di J. Bradbury (2011), viene messo in evidenza come il DHA abbia un ruolo fondamentale nello sviluppo del sistema nervoso e nella prevenzione di disordini neuropsichiatrici e neurodegenerativi.

Il pesce è considerato uno degli alimenti più sani a disposizione dell'umanità ed è una delle ragioni per cui l'allevamento del pesce e dei molluschi nel mondo è uno dei settori nella produzione di alimenti che cresce più velocemente. Tuttavia, in Europa la produzione totale è rimasta più o meno costante dal 2000 mentre la produzione globale è cresciuta di circa il 7% all'anno. Di conseguenza, circa il 60% del pesce che viene consumato in Europa deve essere importato. Il settore dell'acquacoltura in Europa ha ancora un significativo potenziale di crescita e può offrire prodotti di elevata qualità che rispondono a richieste di elevati standard di qualità per la salute dei consumatori, ma anche alle richieste di protezione dell'ambiente e di benessere degli animali. Per sostenere lo sviluppo dell'acquacoltura europea la Commissione Europea ha individuato delle linee guida strategiche, in cooperazione con gli Stati Membri e con gli esperti per superare le difficoltà del settore.

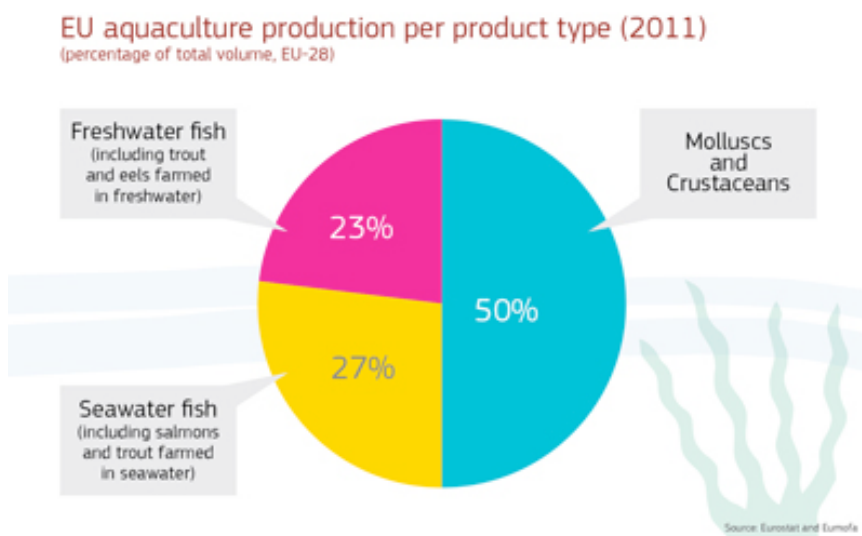
Nel corso del tempo l'acquacoltura europea si è sviluppata sia in termini di specie allevate che in termini di sistemi di allevamento. Tra le specie allevate distinguiamo pesci di acqua dolce (anguille, carpe, storione, trota), di acqua salata (branzino, orata, rombo, salmone, tonno) e molluschi (mitili e ostriche). I sistemi di allevamento si sono adattati alle esigenze delle diverse specie e possono essere suddivisi in: estensivi o intensivi, in ambiente naturale o in vasche artificiali, d'acqua dolce o salata, a flusso continuo o a ricircolo tradizionali o moderni, convenzionali o biologici. Qui di seguito vengono riportati alcuni dati relativi alla produzione europea degli ultimi 20 anni.

Come si può vedere dal grafico in fig.1 dopo un inizio in crescita, la produzione dell'acquacoltura europea oscilla con modeste variazioni da un anno all'altro.

Fig. 1.



Nella fig. 2 si può vedere come la parte da leoni la facciano i molluschi (cozze, vongole, ostriche) ed in minor misura i crostacei. Seguono i pesci di mare ed infine i pesci d'acqua dolce.



Nei grafici sottostanti (figg. 3 e 4 vengono riportati i valori percentuali di alcune delle principali specie allevate, in termini di produzione (tonnellate) e di valore economico (€).

Fig.3.

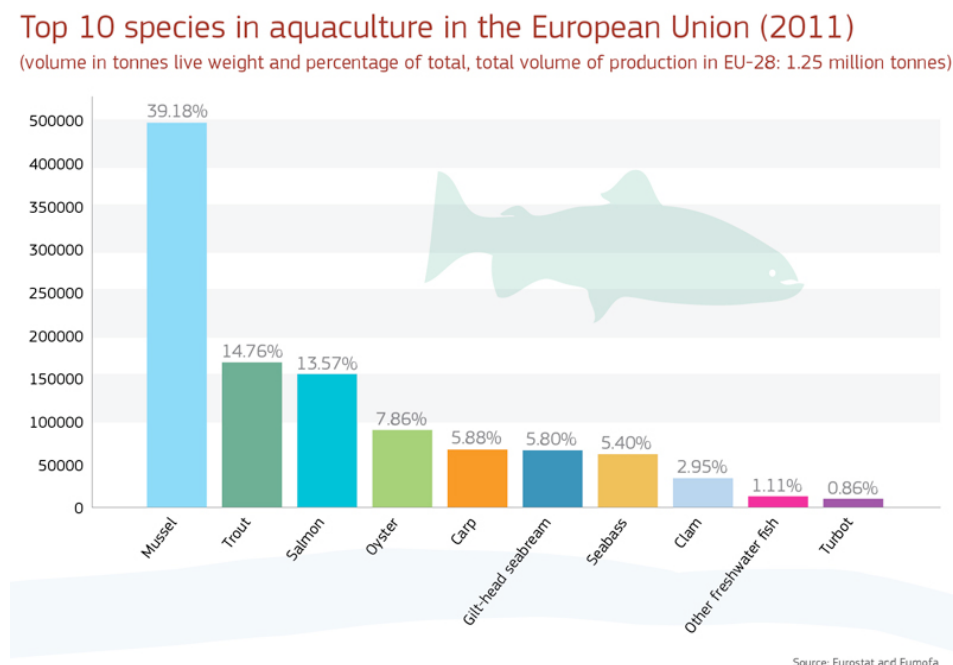
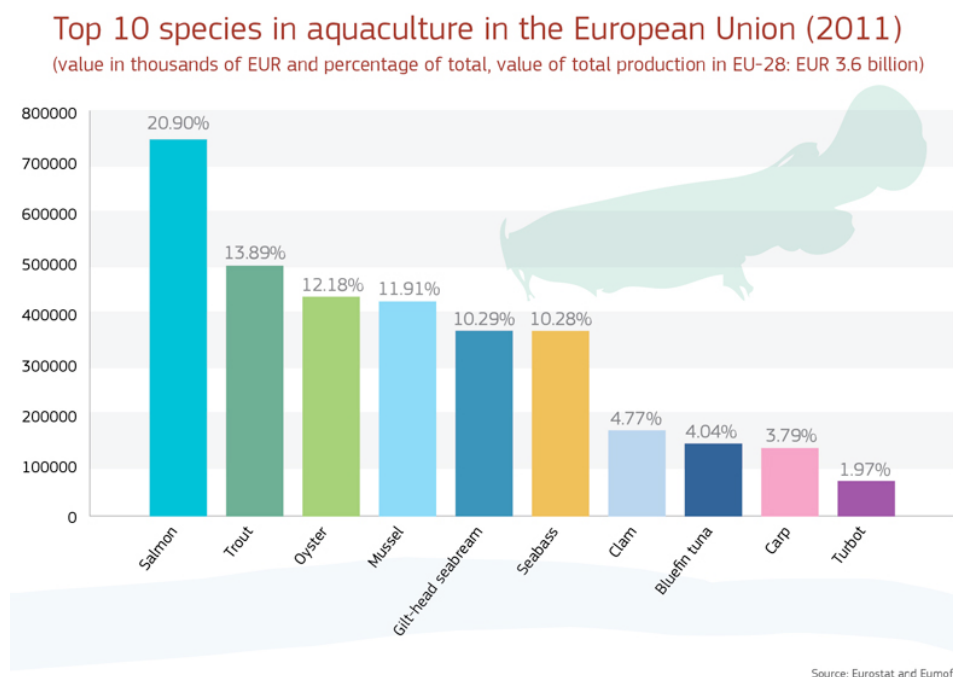


Fig.4.

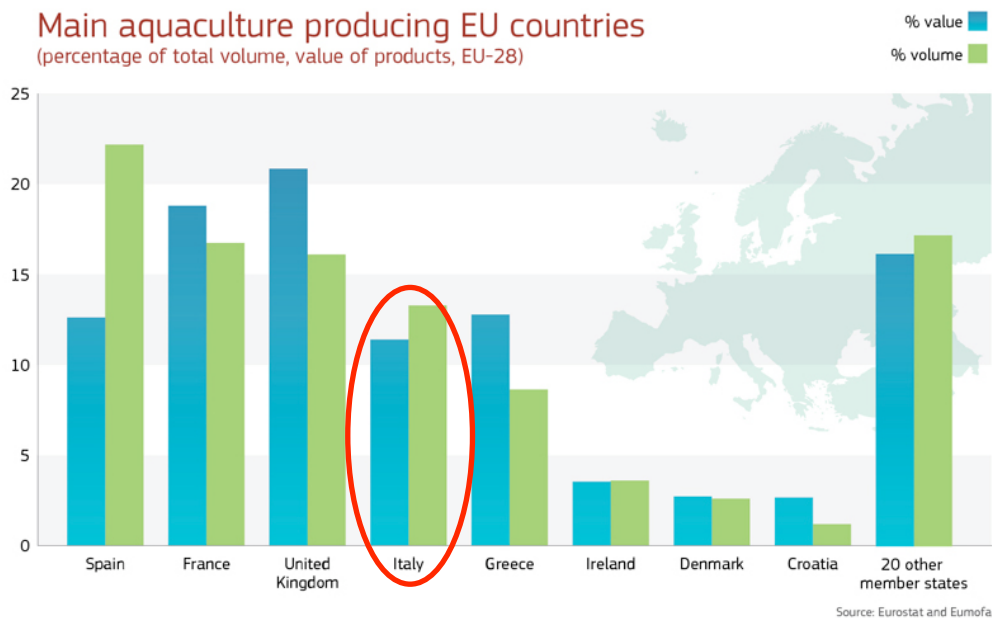


E' interessante notare come il salmone, la cui produzione si attesta al 13,57% delle specie allevate, sia di gran lunga il più importante per valore economico, dimostrando che il prodotto lavorato acquista un valore aggiunto che lo rende molto interessante per l'industria di trasformazione.

Nella figura 5 viene messo in evidenza come l'Italia sia al quarto posto nella Comunità Europea come valore della produzione dell'acquacoltura. Bisogna tener presente che manca il confronto con la Norvegia che non

fa parte della Comunità, ma è un grande produttore e trasformatore di prodotti dell'acquacoltura (principalmente Salmone dell'Atlantico).

Fig.5.



Attività.

1. Per comprendere qual è l'entità dei settori della pesca e dell'acquacoltura recatevi in un mercato del pesce o anche al supermercato; fate delle foto dei pesci, molluschi e crostacei esposti, e dei prodotti anche congelati, cercando di distinguere tra pescato ed allevato. Mettete in evidenza il numero dei prodotti (e ce ne sono veramente molti) con una semplice lista o ancora con delle foto o dei piccoli filmati (2 minuti). Scambiate il vostro materiale con i compagni. Se avete a portata di mano un computer potete preparare una presentazione in power point (o simili) da mostrare all'insegnante, che metta in evidenza la variabilità dei prodotti.
2. Procuratevi dei prodotti contenenti ω -3, anche solo le scatole vuote. Fate un confronto tra di loro. Dal sito dell'EFSA (è un'autorità europea che si occupa della qualità degli alimenti ed ha sede a Parma) recuperate le indicazioni per il consumo giornaliero di ω -3. Nella vostra alimentazione quotidiana sono presenti a sufficienza?

Chi fosse interessato ad approfondire l'argomento relativo all'acquacoltura nei paesi della Comunità Europea può consultare il seguente sito della Comunità Europea.
http://ec.europa.eu/fisheries/cfp/aquaculture/aquaculture_methods/index_it.htm

Per cominciare.

Cenni di anatomia.

La moltitudine dei pesci che popolano le acque dolci, salmastre e salate è stata ordinata, in base a criteri precisi, secondo la seguente classificazione:

Phylum: chordata

Superclasse: agnata (senza mascelle. Mixina, lampreda)

Superclasse: gnatostomi (con mascelle)

Classe: condroitti (cartilaginei)

Elasmobranchi (squali, razze)

Olocefali (chimera)

Classe: osteitti (ossei)

Dipnoi (pesci polmonati)

Crossopterigi (celacanto)

Actinopterigi (pinne con raggi)

Condrostei (storione, spatola)

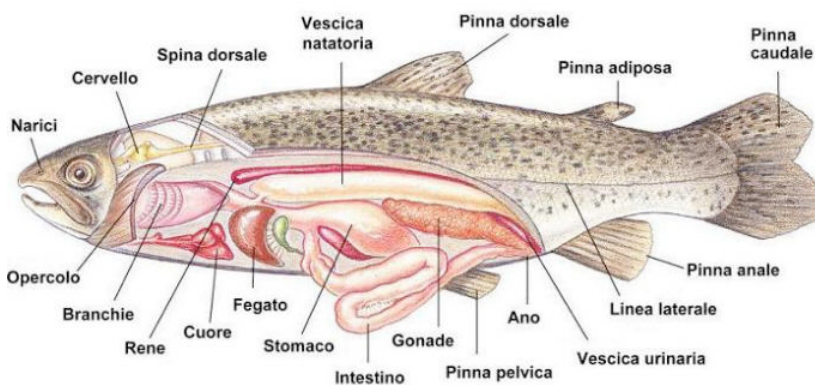
Olostei (*Lepisosteus*, *Amia*)

Superordine Teleostei (pesci ossei).

I pesci appartenenti alla Superclasse *Agnatha* sono caratterizzati dal presentare un corpo slanciato e pisciforme, sono privi di mascelle (possiedono una bocca circolare a forma di ventosa, provvista di numerosi piccoli denti), hanno una sola pinna che parte da mezzo del dorso. Questo piccolo gruppo di pesci primitivi, detti ciclostomi, vivono quasi sempre come parassiti o "spazzini" dei fondali: le due forme principali sono le lamprede e le missine.

I condroitti o pesci cartilaginei, classe *Chondrichthyes*, presentano scheletro interno cartilagineo, pelle ruvida ricoperta di scaglie dentate, branchie scoperte ben visibili e la pinna caudale è asimmetrica (eterocerca). I pesci cartilaginei (squali, gattucci, palombi, razze) sono in massima parte marini e predatori.

Fig. 6. Anatomia esterna di una trota.



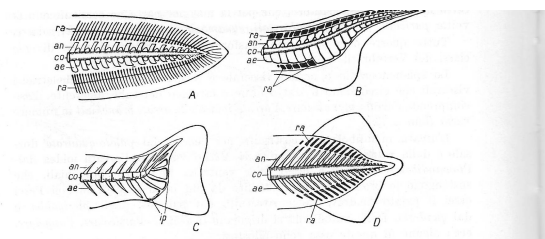
Gli elementi principali che si considerano nel descrivere i vari pesci sono:

la forma del corpo, la presenza di pinne e loro posizione, il numero di raggi delle pinne, la presenza e il tipo di squame (cicloidi con bordo posteriore liscio o ctenoidi con bordo posteriore dentato), la presenza della linea laterale e il numero di squame in essa presente (è un organo che permette al pesce di rilevare i movimenti dell'acqua rispetto al suo corpo), i denti (possono essere in posizione buccale o faringea), il tipo di nutrizione (carnivori, erbivori, detritivori), le aperture branchiali, la presenza o l'assenza della vescica natatoria (è un organo che facilita il galleggiamento), gli organi di senso, gli apparati scheletrici, gli organi interni, la riproduzione e gli organi riproduttivi, la presenza di particolari organi (per esempio organi elettrici) (Fig.6).

Gli osteitti o pesci ossei, classe **Osteichthyes**, presentano la completa ossificazione dello scheletro interno, il corpo è ricoperto di scaglie o placche; le branchie sono ricoperte da un unico lembo di pelle, l'opercolo. La pinna caudale è generalmente simmetrica. Questa classe comprende la maggior parte dei pesci attualmente viventi nelle acque dolci ed in quelle salate. I pesci ossei, hanno le forme e le dimensioni più varie (dall'anguilla serpentiforme, al pesce luna appiattito).

Gli Actinopterygi sono privi di narici interne e di cloaca, respirano solo per mezzo di branchie e hanno circolazione di tipo semplice. Contano circa 20.000 specie di cui 420 fanno parte della fauna italiana. Il loro corpo è rivestito di scaglie in maggior parte sottili. Il numero delle pinne e la loro forma e posizione sono alla base della distinzione dei gruppi. Le pinne pari corrispondono agli arti dei vertebrati superiori (anfibi, rettili, etc). Sono tipicamente due paia (pettorali e ventrali) e possono essere classificate in addominali (trota), toraciche (tonno) o giugulari (merluzzo). Negli Actinopterygi viventi la pinna caudale è omocerca (simmetrica) (fig.7).

Fig. 7. Struttura della pinna caudale. A difiocerca, B eterocerca, C omocerca, D gefirocerca



Tra i pesci ossei possiamo individuare due tipi di Teleostei:

1. a raggi molli (clupeiformi)
 - pinne con raggi molli
 - più primitivi
 - scaglie cicloidi
 - vescica natatoria fisostoma (collegata all'esofago)
 - pinne pelviche più caudali
 - salmone, anguilla, pesce rosso, carpa (Figg. 8, 9, 10)



Fig. 8. Aringhe *Clupea arengus*



Fig.9. Carpa, *Cyprinus carpio*



Fig. 10. Salmone dell'Atlantico, *Salmo salar*

2. raggi con spine (perciformi)
alcune pinne supportate da spine ossee
più evoluti
scaglie ctenoidi
vescica natatoria fisoclista (chiusa)
pinne pelviche più craniali (possono essere sotto le pettorali)
pesci piatti, pesce gatto, branzino (Figg. 11, 12)

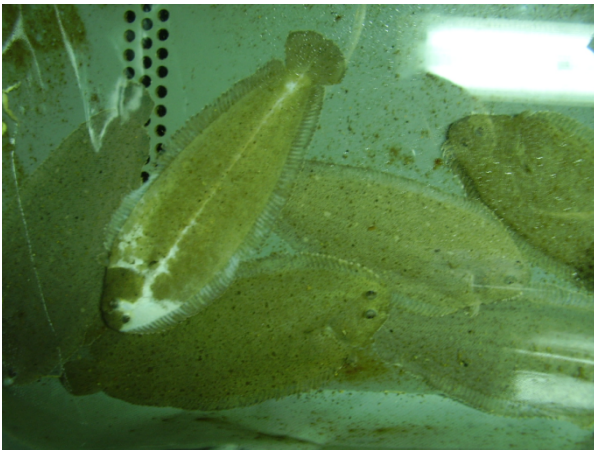


Fig. 11. Sogliola, *Solea solea*

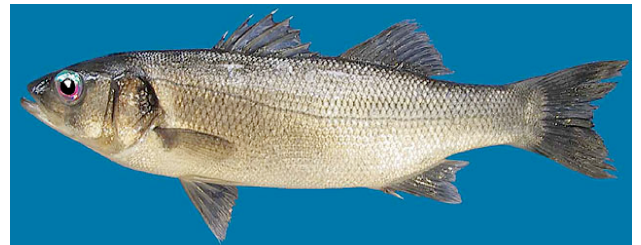
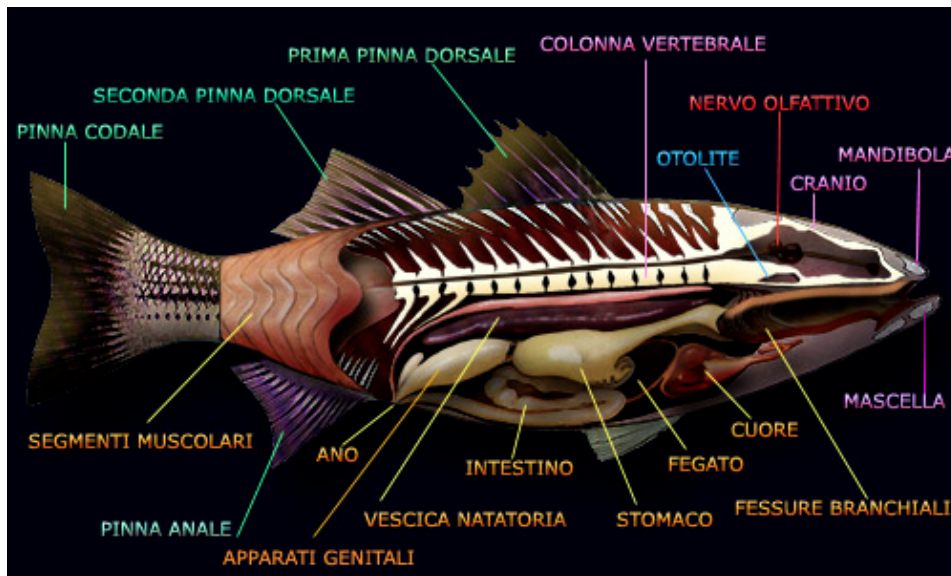


Fig. 12. Branzino o spigola, *Dicentrarchus labrax*.

Nella fig. 13 vengono presentati alcuni organi e la loro disposizione all'interno del corpo del pesce. La muscolatura è organizzata in segmenti paralleli tra di loro ed è suddivisa secondo un asse che corre lungo la colonna vertebrale in epiassiale, al di sopra dell'asse, ed ipoassiale, al sotto dell'asse. La cavità viscerale, al di sotto della colonna, contiene gli organi interni. Dall'alto verso il basso troviamo i reni, aderenti alle vertebre (in rosa), la vescica natatoria, l'apparato riproduttore che si apre nei pressi dell'ano, l'apparato digerente nel quale possiamo distinguere l'esofago, lo stomaco e l'intestino che si apre all'esterno con l'ano. La milza è immersa nel grasso periviscerale, il fegato è addossato allo stomaco (insieme alla cistifellea) mentre il pancreas può trovarsi disperso nell'intestino o associato al fegato. Infine, in posizione ventrale c'è il cuore vicino alle branchie che sono l'organo della respirazione.

Fig. 13. Anatomia interna di un pesce teleosteo.



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'O₂ (ossigeno). Ugualmente si ha la produzione di prodotti di scarto, la CO₂ (anidride carbonica) che vanno eliminati. L'O₂ e la CO₂ diffondono facilmente attraverso le membrane plasmatiche e, negli organismi pluricellulari vertebrati, vengono trasportati dal sangue. L'O₂ nel sangue è in gran parte legato all'emoglobina contenuta nei globuli rossi, mentre la CO₂ reagisce con l'acqua e forma lo ione bicarbonato ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons \text{H}_2\text{CO}_3 \rightleftharpoons \text{H}^+ + \text{HCO}_3^-$), legando solo in piccola parte l'emoglobina. Il trasporto dei gas con il sangue permette all'O₂ di entrare dagli organi respiratori e raggiungere i tessuti periferici e alla CO₂ 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 obbligata, 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'O₂ dall'acqua al sangue, e della CO₂ 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' O₂ (PO₂, 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 (O₂ nell'aria = 210 ml/l).

Nell'aria secca le pressioni parziali di O₂, N₂ e CO₂ sono:

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

$P_{O_2} = 159,2 \text{ mmHg}$	21 % di 760 mmHg
$P_{N_2} = 600,6 \text{ mmHg}$	79.02 % di 760 mmHg
$P_{CO_2} = 0.2 \text{ mmHg}$	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 $PO_2 < 150 \text{ mm Hg}$ (**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' O₂ nel sangue mano a mano che rimuove grandi quantità di O₂ dall'acqua. Tuttavia l'**emoglobina** dei pesci generalmente lavora a pressioni parziali più basse (ha una elevata **affinità** per l' O₂) rispetto alle emoglobine dei vertebrati a respirazione polmonare.

La quantità di O₂ 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 O₂ 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 O₂ 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 ₂ O dolce ml O ₂ /l H ₂ O	H ₂ O salata ml O ₂ /l H ₂ 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 O₂ dell'acqua inalata ed esalata e conoscendo il tasso di consumo di O₂ per quel pesce. Se un pesce d'acqua dolce inala H₂O satura di aria a 15°C e rimuove il 30% dell'ossigeno vuol dire che l'acqua inalata conteneva circa 7ml/l di O₂ e quella esalata circa 5ml/l di O₂. Se il pesce consuma 70 ml di O₂/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' O₂ o la proporzione di O₂ rimosso dall'acqua respiratoria. Nei pesci sedentari si ha un basso consumo di O₂ ed una % di rimozione dell' O₂ 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 O₂ relativamente costante durante la diminuzione di pressione parziale dell'ossigeno aumentando sia il volume ventilatorio che la proporzione di O₂ 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_2 nell'aria e dalla conseguente PO_2 .

I pesci hanno bisogno di un sistema più efficiente a causa del basso contenuto di O_2 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_2 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.

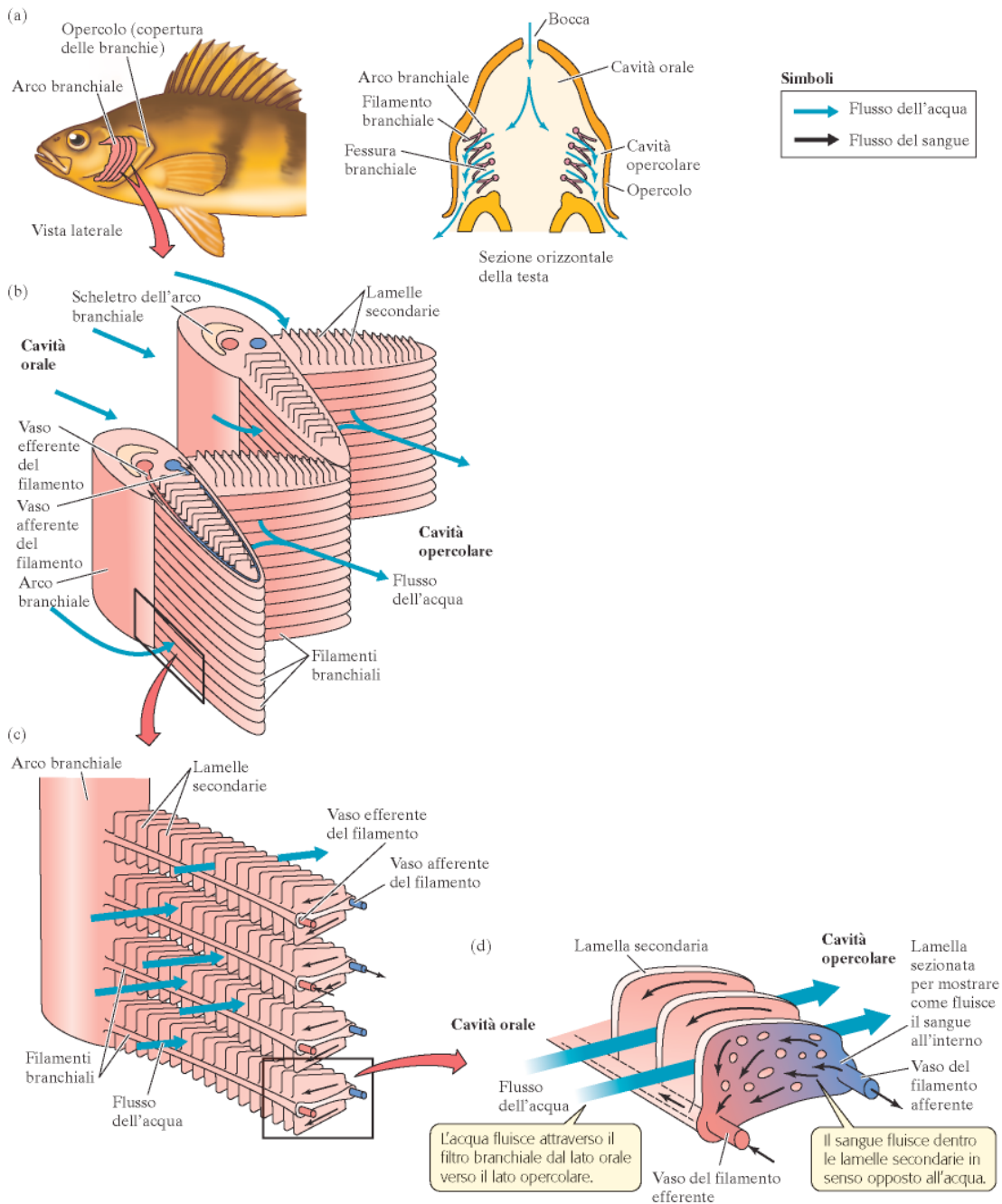
Il flusso di acqua attraverso il setaccio delle branchie è laminare e parallelo alle lamelle. Il flusso di sangue che percola le lamelle ha direzione opposta a quella del flusso di acqua, così crea un **sistema controcorrente** altamente efficiente per lo scambio dei gas (fig.3).

Trasporto dei gas respiratori nel sangue

La funzione essenziale del sistema di scambio dei gas è di soddisfare le richieste metaboliche di O_2 delle cellule e di rimuovere la CO_2 prodotta dal metabolismo cellulare. Quest'obiettivo viene raggiunto prevalentemente dal sangue, che trasporta la CO_2 dai tessuti periferici verso la superficie di scambio dei gas e trasporta l' O_2 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_2 del sangue di circa venti volte in confronto alla quantità che potrebbe essere trasportata come O_2 disciolto fisicamente, ma ha anche un'influenza sul trasporto della CO_2 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 tetramerica in molti pesci, sebbene gli agnati (pesci senza mandibola) posseggano emoglobine monomeriche. L'emoglobina tetramerica ha due catene α e due catene β legate a 4 gruppi eme; l' O_2 si lega in modo reversibile e cooperativo ai quattro gruppi eme, mentre la CO_2 e i H^+ si legano a specifici residui di aminoacidi nelle catene della globina. La formazione di legami con la CO_2 contribuisce poco al trasporto della CO_2 nel sangue dei pesci, diversamente dai mammiferi, perché solamente il gruppo amino terminale delle catene β 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

CO₂. 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-O₂ e la pressione parziale di ossigeno, PO₂.

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 CO_2 è trasportata nel sangue come ioni bicarbonato (HCO_3^-). L'anidride carbonica diffonde al di fuori del tessuto verso l'interno del globulo rosso dove è idratata a 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 CO_2 dai tessuti al sangue.

Una volta giunta alle branchie con il sangue venoso la 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 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 O_2 da parte dei tessuti (alle basse temperature il metabolismo è più lento poiché i pesci sono animali **eterotermi**), mentre la PO_2 arteriosa e la solubilità dell' 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' O_2 ai tessuti viene mantenuta anche senza l'emoglobina.

L'OSMOREGOLAZIONE

Negli organismi pluricellulari gli scambi tra le cellule ed il liquido interstiziale e tra il liquido interstiziale ed il sangue sono uno dei meccanismi che permettono di mantenere l'**omeostasi**, ovvero l'equilibrio dell'ambiente interno. Ma cosa scambiano le cellule? Assumono l'ossigeno, necessario alla respirazione cellulare, aminoacidi che partecipano alla formazione di proteine ed enzimi, grassi e zuccheri come fonti di energia, ed eliminano sostanze di scarto come l'anidride carbonica che deriva dalla respirazione cellulare e l'ammoniaca che, insieme all'urea permette di eliminare l'eccesso di azoto che deriva dal **catabolismo** delle proteine. Le cellule scambiano anche ioni come il sodio (Na^+), il potassio (K^+), il cloro (Cl^-), gli idrogenioni (H^+), lo ione bicarbonato (HCO_3^-), lo ione ammonio (NH_4^+) che si trovano in soluzione acquosa. Tutte queste sostanze devono attraversare la membrana plasmatica che protegge l'ambiente interno cellulare ed è **selettiva** nel permettere l'ingresso o la fuoriuscita di molecole e ioni. Per la cellula riuscire a mantenere le concentrazioni interne comprese in un certo intervallo è di vitale importanza e per questo motivo buona parte del metabolismo cellulare è destinato allo scambio con il liquido interstiziale e con l'ambiente circostante. L' H_2O si muove attraverso le **membrane semipermeabili** secondo il suo gradiente di concentrazione, da dove ce n'è di più (e quindi la soluzione è più diluita) a dove ce n'è di meno (e quindi la soluzione è più concentrata). Questo spostamento di acqua viene definito **osmosi**, mentre la **pressione osmotica** è una misura della tendenza (o della forza) con cui l'acqua si muove attraverso le membrane secondo l'osmosi. La sua unità di misura è l'**osmole**, ma nei liquidi dei pesci teleostei e nell'acqua è talmente bassa che si usano le **milliosmoli (mosm)**. L'insieme dei meccanismi che regolano gli scambi di acqua e soluti attraverso le membrane cellulari prende il nome di **osmoregolazione**, mentre l'eliminazione di sostanze tossiche come ammoniaca e urea avviene tramite l'**escrezione**.

I pesci teleostei sono organismi **osmoregolatori**, cioè sono in grado di svolgere l'osmoregolazione per mantenere costante l'ambiente interno, diversamente dagli **osmoconformi** i quali si adattano alle concentrazioni esterne dei diversi soluti.

Nei pesci teleostei d'acqua dolce la pressione osmotica del sangue è di circa 300 mosm/l mentre quella dell'acqua è di circa 5 mosm/l. Questo significa che nell'acqua dell'ambiente esterno i sali sono molto più diluiti (l'acqua è più concentrata) e quindi l'acqua tende ad entrare nell'organismo. Sono **iperosmotici** rispetto all'acqua dolce. Nei pesci teleostei d'acqua marina la situazione è opposta, cioè la pressione osmotica del sangue è di circa 400 mosm/l, mentre quella dell'acqua esterna è di circa 1000 mosm/l. In questo caso è l'ambiente interno del pesce ad essere più diluito e, quindi, l'acqua tende a fuoriuscire dall'organismo. Sono ipoosmotici rispetto all'acqua marina.

Gli organi principali che partecipano all'osmoregolazione sono le branchie ed i reni insieme all'ultimo tratto dell'intestino ed in misura minore alla pelle.

Il rene si trova nella cavità viscerale e corre aderente alle vertebre. La sua funzione è quella di depurare il sangue dai prodotti del catabolismo proteico, che nei pesci sono prevalentemente ammoniaca ed in piccola parte urea. Attraverso i reni vengono eliminati anche H^+ e piccole quantità di sali e, ovviamente, acqua. L'unità funzionale del rene è il **nefrone** costituito dal glomerulo renale attraverso il quale il viene spinto il sangue. Si ottiene così un ultrafiltrato che viene raccolto nel tubulo renale. Scorrendo lungo il tubulo, l'ultrafiltrato subisce delle trasformazioni, poiché alcune sostanze vengono riassorbite ed altre vengono secrete attraverso le sue pareti. Si forma così l'urina che viene poi portata alla vescica per essere eliminata.

Nei pesci d'acqua dolce vengono prodotti 4 ml/kg/h di ultrafiltrato contenente 350 mosm/l e vengono eliminati 3 ml/kg/h di urina con 20 mosm/l (Fig.1). Nonostante vengano riassorbite grandi quantità di sali lungo le varie porzioni del tubulo una parte viene persa anche a causa dell'elevato volume di urina prodotto. Per compensare questa perdita alcune cellule dell'epitelio delle branchie assorbono attivamente (con consumo di energia) ioni Na^+ e Ca^{++} dall'acqua circostante. L'acqua, invece, entra per osmosi dalle branchie con un meccanismo passivo (senza consumo di energia) di diffusione. Una piccola quantità di acqua può entrare anche attraverso la bocca solo con il cibo. Infatti, i pesci d'acqua dolce di solito non bevono. Una parte dei sali che vengono assunti dalle branchie e dall'alimento vengono eliminati dall'intestino (Fig.3a).

Fig.1. Formazione dell'urina ipoosmotica nel rene di un Teleosteo di acqua dolce

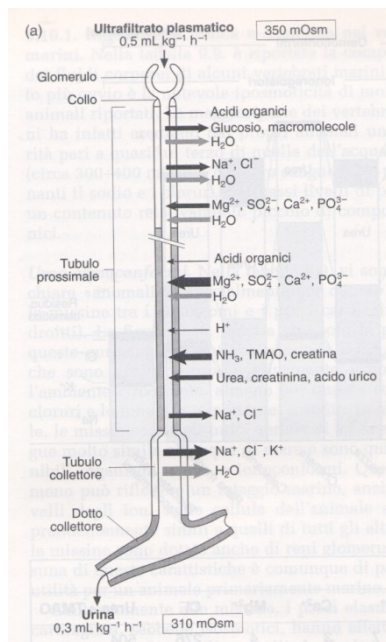
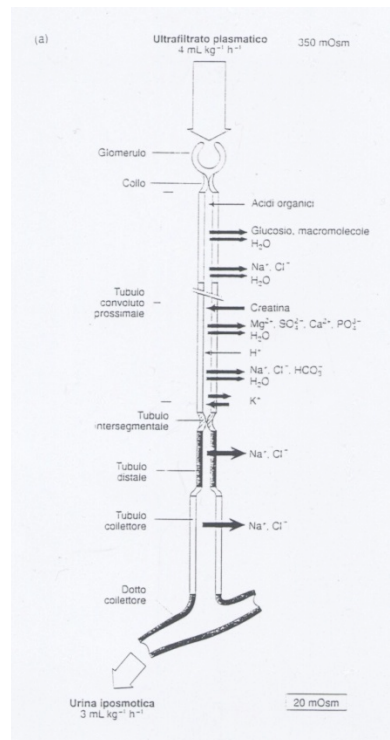


Fig. 2. Formazione di urina iperosmotica nei Teleostei d'acqua di mare.

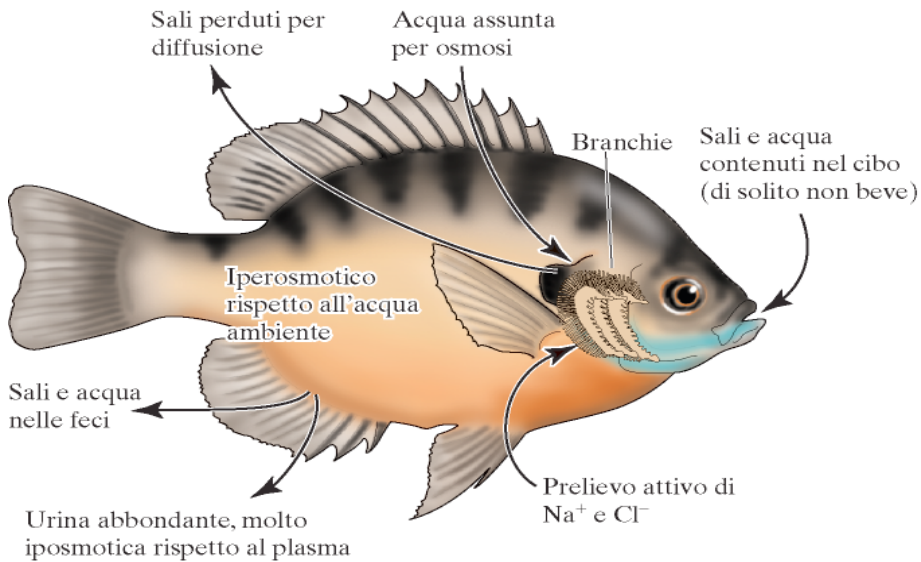
Nei pesci marini vengono prodotti 0,5 ml/kg/h di ultrafiltrato, la gran parte delle molecole nell'ultrafiltrato vengono riassorbite lungo il tubulo con una eliminazione netta di ioni divalenti, ammoniaca, piccole quantità di urea e di ioni H^+ . Viene prodotto un piccolo volume di urina, 0,3 ml/kg/h, molto concentrato, 310 mosm/l, ricca di cationi divalenti (Fig. 2). In alcune specie di pesci marini il numero dei nefroni è molto basso oppure ci sono dei nefroni aglomerulari con una bassissima produzione di urina.

Essendo ipoosmotici rispetto all'ambiente esterno i pesci d'acqua salata tendono a perdere acqua dalla pelle e dalle branchie e ad assumere sali passivamente. La perdita di acqua dalle branchie viene compensata dall'acqua che viene assunta bevendo, ma in questo modo vengono assunti anche i sali in essa contenuti. Nel tessuto epiteliale delle branchie dei pesci marini sono presenti delle cellule dette **cellule del cloruro** attraverso le

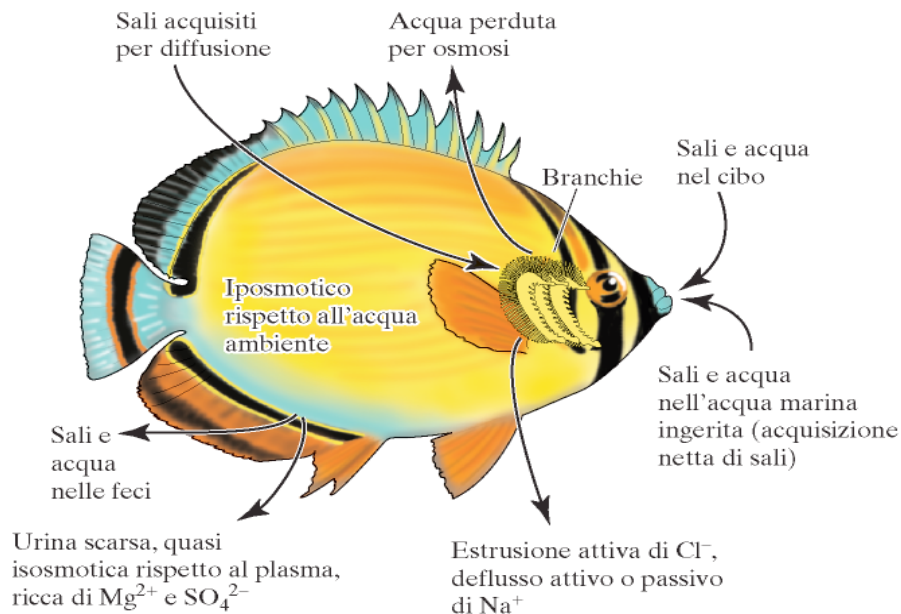
quali vengono escreti i sali in eccesso, in particolare Na^+ e Cl^- . Interviene anche l'intestino attraverso il quale vengono eliminati gli ioni divalenti (Fig.3b).

Fig.3. L'osmoregolazione nei pesci teleostei.

(a) Teleosteo d'acqua dolce



(b) Teleosteo marino



LA DIGESTIONE NEI PESCI TELEOSTEI

La digestione è una combinazione di processi meccanici, chimici ed enzimatici tramite i quali l'alimento ingerito viene sminuzzato e suddiviso nei suoi componenti, che possono essere assorbiti e trasferiti nel sangue o rimanere nell'intestino ed essere eliminati come feci.

Il sistema digerente può anche essere utilizzato per rimuovere sostanze tossiche dagli alimenti.

Il processo della digestione nei pesci è simile a quello degli altri vertebrati. Le variazioni presenti sono spesso correlate con il tipo di alimento utilizzato. Alcuni adattamenti, tuttavia, sono sconosciuti nei vertebrati terrestri poiché certe fonti alimentari disponibili per i pesci sono tipiche degli ambienti acquatici (corallo, alghe).

Molte sostanze essenziali e non essenziali e gli ioni presenti nell'acqua sono assorbiti direttamente attraverso le branchie o sono assunti con l'alimento e poi assorbiti dal canale digerente. Per esempio, l'assorbimento del Ca^{++} (calcio, necessario alla formazione delle squame e delle ossa) avviene sia a livello dell'intestino che delle branchie.

A seconda del tipo di alimento utilizzato i pesci teleostei possono essere classificati come onnivori, erbivori, carnivori e detritivori.

Gli onnivori hanno una dieta varia e strutture molto poco specializzate. Spesso consumano anche piccoli invertebrati. Le specie prettamente erbivore sono rare e tra queste possiamo ricordare la Carpa erbivora e quella argentata.

Molti erbivori mangiano un numero abbastanza limitato di piante e spesso hanno speciali strutture per staccare a piccoli morsi pezzettini di foglie e di piccoli rami o per masticare ed ottenere il massimo valore nutrizionale dalle piante tramite una macinazione completa (pesci pappagallo, pesci chirurgo, tilapia e un tipo di carpa). Esistono anche pesci che si nutrono di detriti (una miscela di sedimenti di sostanza organica in demolizione e batteri) che trovano sul fondo.

I pesci carnivori mangiano grandi invertebrati, larve ed altri piccoli pesci o si possono specializzare in tipi particolari, per esempio insetti o bivalvi. Queste preferenze possono cambiare a seconda della disponibilità dell'alimento.

In natura alcune specie digiunano durante l'inverno (trota) e durante il periodo della deposizione delle uova (Salmonidi).

Nella catena alimentare dei pesci carnivori sono presenti animali di forma e dimensione diverse. Le forme giovanili consumano zooplancton. Esso include molti tipi diversi di protozoi, microcrostacei ed altri invertebrati microscopici, le uova e le larve di molti animali compresi quelle della stessa specie. Importanti tra i grandi invertebrati sono: anellidi, lumache, cozze ed altri bivalvi, crostacei ed insetti.

Stadi di acquisizione dell'alimento.

Il ritrovamento dell'alimento coinvolge numerosi sistemi sensoriali costituiti da **recettori** visivi nel visibile e nell'ultravioletto, recettori chimici, meccanici ed elettrici.

Nei pesci l'assunzione dell'alimento si svolge secondo quattro modalità principali:

- 1) filtrazione;
- 2) biting, tramite il quale l'alimento viene preso a piccoli morsi con i denti (pesci con i denti taglienti come il pesce pappagallo, scaridi, il pesce chirurgo, acanturidi, la tilapia e la carpa);
- 3) ram feeding, la preda è raggiunta in movimento ed entra in una bocca aperta (tonno);
- 4) suction feeding, la preda viene risucchiata da un predatore fermo.

Un singolo predatore può utilizzare più di un meccanismo.

Movimenti del cibo.

Nei pesci i denti presenti nella bocca servono solo a prendere la preda. In alcune specie sono presenti dei denti faringei o sullo scheletro delle branchie, che facilitano il passaggio del cibo. I movimenti del cibo e dei resti indigeriti lungo il canale digerente sono determinati dalle **onde peristaltiche** dovute alla contrazione della muscolatura liscia che riveste tutto il canale alimentare.

La lingua, contrariamente agli altri vertebrati, non è mobile, non ha componenti muscolari scheletriche e si muove solo quando il pesce muove lo scheletro viscerale sottostante. Il bolo viene inghiottito con movimenti integrati di muscoli della lingua e della faringe e per mezzo della peristalsi esofagea.

L'esofago dei pesci è generalmente corto e largo ed unisce la bocca e la faringe allo stomaco o all'intestino nei pesci privi di stomaco, nei quali manca anche lo sfintere pilorico. Le funzioni dell'esofago sono principalmente quelle del trasporto, ma sono presenti anche cellule per la produzione del muco per proteggere i tessuti da possibili abrasioni dovute alle particelle di alimento. Una volta giunto nello stomaco, la peristalsi gastrica rimescola il bolo con i succhi gastrici e, al termine della digestione, lo spinge verso l'intestino. Il **ventriglio** (un tipo di stomaco con pareti muscolari molto spesse) dei mugilidi e dei pesci chirurgo viene usato per tritare batteri, microalghe, macroalghe che vengono assunte assieme ai sedimenti inorganici.

Il transito dell'alimento nel lume dello stomaco può durare molto a lungo in rapporto con la mole della preda e la temperatura dell'acqua. Normalmente all'abbassarsi della temperatura dell'acqua i piscicoltori diminuiscono il quantitativo giornaliero di cibo fino a cessare ogni somministrazione qualora si scenda, nel caso della trota, al di sotto dei 3°C.

Secrezioni gastriche.

Nei pesci con lo stomaco, le secrezioni gastriche includono tipicamente muco, acido cloridrico (HCl) e l'enzima proteolitico pepsina, insieme ad una lipasi gastrica e ad una chitinasi. L'attività di **proteolisi** acida è tipica dello stomaco ed è dovuta all'attività delle cellule oxinticopeptiche che producono il pepsinogeno che in ambiente acido viene trasformato in pepsina. L'epitelio dello stomaco presenta anche le cellule caliciformi che secernono muco a protezione delle cellule dello stomaco. Sono presenti anche **cellule endocrine** che secernono **ormoni** tra cui gastrina e somatostatina che regolano le funzioni dello stomaco. L'acido denatura le proteine ed i carboidrati, spezza le strutture cellulari, emulsiona i lipidi ed in generale rende i materiali da digerire più attaccabili dagli enzimi digestivi. Negli erbivori determina la rottura della parete delle alghe aumentando la porosità della parete e permettendo così il passaggio degli enzimi digestivi del pesce.

La distensione dello stomaco è lo stimolo per l'inizio della secrezione gastrica. L'acidificazione del contenuto dello stomaco varia col tipo e la quantità di alimento. Poiché alcuni alimenti hanno un'**azione tampone** è richiesta una maggiore quantità di HCl dopo un pasto abbondante.

I succhi gastrici sono molto potenti e la preda ingoiata intera, nella trota, viene in alcuni minuti trasformata in una massa liquida.

In molte specie lo stomaco termina con uno sfintere pilorico che controlla il flusso del contenuto stomacale verso l'intestino. Immediatamente dopo lo sfintere pilorico possiamo trovare i ciechi pilorici, strutture digitiformi che hanno il compito di aumentare la superficie digestiva e di assorbimento (Fig.1). La loro forma ed il loro numero sono specie specifici e sono assenti negli esocidi (luccio) e nei pesci erbivori.

Fig.1. Sistema digerente di trota. Da notare la forma ad U dello stomaco e i numerosi ciechi pilorici.



Tra i pesci ve ne sono alcuni privi di stomaco (Ciprinidi, Catostomidi, Labridi, Scaridi, Odacidi, Blennidi) e sono generalmente considerati non predatori, non hanno denti nella cavità orale ma possono presentare denti faringei.

Il rapporto lunghezza intestino/lunghezza corpo aumenta con l'età del pesce e nei pesci più vecchi la lunghezza del canale digerente è circa 2,5 - 3 volte la lunghezza del corpo. Invece, il rapporto lunghezza intestino/peso corporeo diminuisce con l'età. L'allevamento delle specie erbivore ha portato ad un allungamento del loro intestino rispetto agli animali nutriti con dieta naturale, poiché vengono somministrate diete più ricche in carboidrati, macrofite o alghe, mentre il digiuno può accorciare l'intestino.

Le specie agastriche non secernono HCl o pepsinogeno per la digestione delle proteine. Quindi la degradazione delle proteine avviene solo ad opera degli enzimi tripsina e chimotripsina, prodotti dal pancreas. L'intero processo avviene ad un intervallo di pH che va dal neutro all'alcalino (generalmente superiore a 6,5) nella prima parte dell'intestino.

Secrezioni intestinali.

I digesta che fuoriescono dallo stomaco passano nell'intestino dove il **pH** è più alto a causa della presenza del **bicarbonato** (HCO_3^-), prodotto dalle cellule degli acini del pancreas esocrino. Qui gli enzimi digestivi secreti nell'intestino e nei ciechi pilorici dal pancreas hanno la loro massima attività e insieme agli enzimi adesi all'**orletto a spazzola** degli enterociti portano a termine la digestione.

L'attività proteolitica è maggiore nelle specie carnivore che in quelle erbivore dove risulta più importante l'attività degli enzimi per la digestione dei carboidrati: amilasi, maltasi, saccarasi, lattasi, cellulasi, glucosidasi. L'amilasi è presente anche nella trota ed in altri carnivori, ma a livelli più bassi della carpa o di altri erbivori.

Sebbene in alcune specie siano presenti lipasi gastriche, le sedi principali per la digestione dei lipidi sono l'intestino anteriore e i ciechi pilorici. I lipidi più importanti ritrovati nella dieta dei pesci sono i fosfolipidi, i trigliceridi, le cere, il colesterolo ed i suoi esteri. Questi substrati sono idrolizzati ad acidi grassi liberi, glicerolo, 2-monoacilglicerolo, alcol grassi (dalle cere), steroli e lisofosfolipidi. I lipidi sono idrolizzati dalle lipasi¹ che agiscono solo all'interfaccia acqua-grasso e dalle esterasi che agiscono solo sui lipidi in soluzione. I lipidi devono essere emulsionati dai sali biliari per avere la superficie d'attacco richiesta per l'azione della lipasi. Il pancreas è la fonte principale delle lipasi e di alcune esterasi. Lipasi ed esterasi non sono specifiche ed un'unica lipasi è in grado di idrolizzare totalmente un trigliceride.

Funzionalmente a livello intestinale si hanno gli ultimi stadi della demolizione chimica dell'alimento e l'**assorbimento** dei prodotti della digestione.

I rivestimenti degli intestini, piccoli e grandi, assorbono i prodotti digestivi in soluzione. La capacità di assorbimento di quest'area è aumentata, solitamente, da pieghe longitudinali o trasversali (rughe) o numerosi villi in alcuni pesci come il cefalo o la carpa. I villi aumentano la superficie di assorbimento fino a 200 volte.

Sulla membrana apicale sono presenti anche proteine trasportatrici responsabili dell'assorbimento di piccoli peptidi, aminoacidi, glucidi e lipidi.

Sulla membrana basolaterale sono presenti una serie di trasportatori che permettono di trasferire nel sangue le molecole idrosolubili assorbite.

Le sostanze lipidiche quali monogliceridi, acidi grassi liberi, colesterolo e suoi derivati, attraversano il foglietto lipidico della membrana senza bisogno di alcun trasportatore.

Ciascun enterocita è unito a quelli adiacenti con delle giunzioni strette che impediscono il passaggio paracellulare di molte molecole, eccetto l'acqua e gli ioni monovalenti. Questa barriera è utile anche per proteggere l'organismo dall'ingresso di microorganismi (Fig.2).

Anche nell'epitelio intestinale sono presenti le cellule globose deputate alla produzione di muco: la continua produzione e secrezione di muco ha la funzione di proteggere l'epitelio sia dall'acidità del chimo che da possibili abrasioni.

Funzioni del fegato.

Formazione della bile. La bile, prodotta dal fegato ed accumulata nella cistifellea, viene portata dal dotto biliare all'inizio dell'intestino vicino la zona pilorica e facilita la digestione e l'assorbimento dei grassi e di sostanze liposolubili come le vitamine A, D, E e K. La bile è una miscela di sali organici ed inorganici prodotti dal fegato in seguito al catabolismo dell'emoglobina e del colesterolo.

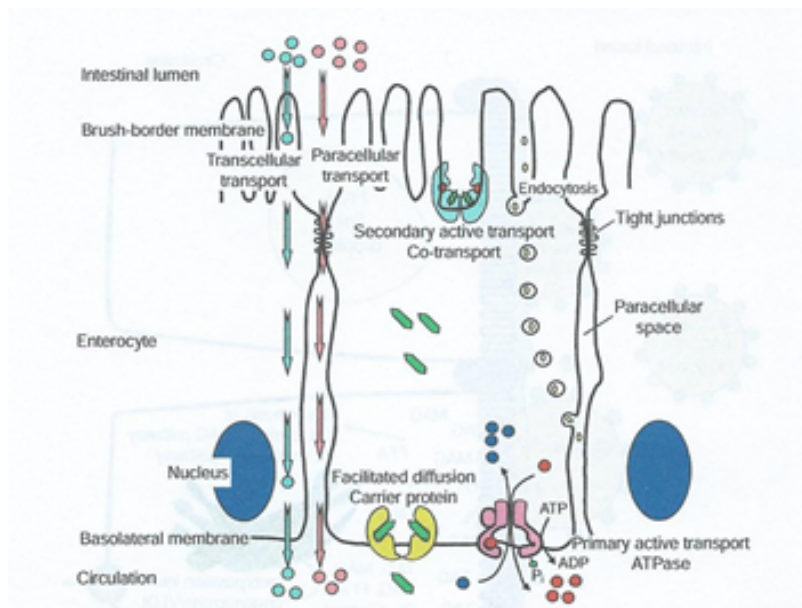
Accumulo sostanze di riserva. Oltre al suo ruolo nella digestione legato alla produzione della bile, il fegato agisce come un organo di accumulo di grassi e carboidrati (glicogeno). In generale il grasso dei pesci può essere accumulato in grande quantità nel fegato, come nei pesci piatti e nel merluzzo, o nei muscoli, come nel tonno e nelle aringhe. Oltre ai grassi il fegato accumula anche vitamine A e D.

Formazione e trasformazione di molecole. Il fegato è importante nel metabolismo delle cellule ematiche e nella chimica del sangue, come anche nella produzione di urea e altri composti collegati all'escrezione di azoto. A livello epatico è presente **tessuto emopoietico** disposto attorno ai principali vasi epatici, mentre nei pesci il midollo osseo non ha funzione emopoietica.

Il fegato è anche la sede dell'interconversione dei principi alimentari e riveste un ruolo importante nel metabolismo e rimozione di sostanze esogene presenti nel sangue nonché nell'eliminazione dei rifiuti.

Sintesi di diverse proteine plasmatiche. La complessa miscela di proteine rinvenute nel sangue origina principalmente nel fegato. Si possono grossolanamente suddividere in fibrinogeni ed albumine. I fibrinogeni sono richiesti per la coagulazione del sangue, che risulta più veloce nei pesci rispetto ai mammiferi. Le albumine sono importanti nel mantenere la normale pressione osmotica nel sangue, per il potere tampone del sangue, come fonte di aminoacidi e per trasportare molecole come ormoni o metalli e sostanze organiche esogene.

Fig. 2. Percorsi per l'assorbimento attraverso l'epitelio intestinale. Da sinistra a destra: trasporto transcellulare (piccoli peptidi e aminoacidi), trasporto paracellulare (acqua e sali), cotrasporto (aminoacidi e Na^+), endocitosi (peptidi)



Metabolismo ormonale. Molti ormoni steroidei dei vertebrati sono metabolizzati nel fegato. Questo evita un loro eccessivo aumento nel torrente circolatorio. Possono essere eliminati con le urine o essere accumulati nella bile ed entrare in un circolo entero-epatico o essere eliminati con le feci.

Funzioni del pancreas.

Il pancreas ha funzioni sia endocrine che esocrine.

Secrezione pancreatica esocrina. Il termine esocrino indica la porzione di pancreas deputato alla secrezione degli enzimi digestivi. In alcune specie di teleostei il tessuto pancreatico circonda le vene epatiche portalì all'interno del fegato formando l'epatopancreas e può essere presente anche nei mesenterici oppure può formare un organo distinto, come nei mammiferi. La porzione esocrina del pancreas secerne una varietà di enzimi digestivi (tripsinogeno, amilasi, lipasi sono alcuni dei principali) che vengono riversati nell'intestino insieme al bicarbonato che tampona l'acidità dello stomaco.

Anche nei pesci il pancreas presenta la componente endocrina, ma l'organizzazione delle isole di Langherans per la secrezione dell'insulina e degli altri ormoni varia nei diversi gruppi di pesci.

Nei pesci il pancreas endocrino produce: insulina, glucagone, peptide glucagone-simile, polipeptidi pancreatici, somatostatina e pancreostatina. Ciascun ormone è sintetizzato da tipi cellulari differenti.

L'insulina stimola l'assunzione di glucosio dal fegato dove promuove anche la gluconeogenesi e la lipogenesi. Un'altra funzione dell'insulina, è la stimolazione dell'incorporazione del glucosio e degli aminoacidi nei muscoli e, d'altra parte gli aminoacidi ed in misura minore il glucosio, sono potenti attivatori della secrezione di insulina.

Il glucagone, a livello epatico, causa glicogenolisi e lipolisi. Promuove l'eliminazione degli ioni dalle cellule del cloro nelle branchie dei teleostei di mare.

Bibliografia.

Bradbury J. 2011. Docosahexaenoic Acid (DHA): An Ancient Nutrient for the Modern Human Brain. *Nutrients*, 3, 529-554.

Enciclopedia of fish physiology: from genome to environment. Editor A.P. Farrell. Academic press.

R. Hill, G. Wyse, M. Anderson, *FISIOLOGIA ANIMALE*, Zanichelli Editore, 2006.

The physiology of fishes. Editors: David H. Evans, James B. Claiborne. CRC Press, 1997.

Sitografia

http://ec.europa.eu/fisheries/cfp/aquaculture/aquaculture_methods/index_it.htm

www.fishbase.org/