

Comprende versione
ebook



Alessandro Poli • Elena Fabbri

Fisiologia degli Animali Marini

II edizione



a cura di



Alessandro Poli
Elena Fabbri

FISIOLOGIA DEGLI ANIMALI MARINI

II Edizione

A. Poli, E. Fabbri

FISIOLOGIA DEGLI ANIMALI MARINI - II Edizione

Copyright © 2018 – EdiSES s.r.l. – Napoli

9 8 7 6 5 4 3 2 1 0

2022 2021 2020 2019 2018

Le cifre sulla destra indicano il numero e l'anno dell'ultima ristampa effettuata

A norma di legge è vietata la riproduzione, anche parziale, del presente volume o di parte di esso con qualsiasi mezzo.

L'Editore

L'Editore ha effettuato quanto in suo potere per richiedere il permesso di riproduzione del materiale di cui non è titolare del copyright e resta comunque a disposizione di tutti gli eventuali aventi diritto.

Fotocomposizione: EdiSES S.r.l. – Napoli

*Stampato presso la
Tipografia Sograte S.r.l.
Zona Ind. Regnano – Città di Castello (PG)*

*per conto della
EdiSES – Napoli*

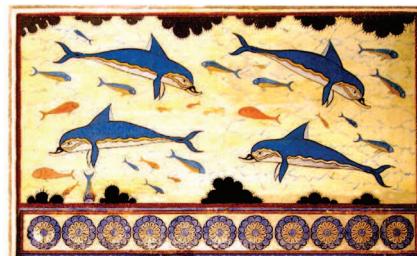
<http://www.edises.it> e-mail: info@edises.it

ISBN 978 88 7959 8569

Prefazione

Sono trascorsi diversi anni, esattamente cinque, da quando abbiamo deciso di raccogliere, in un testo, informazioni riguardo le numerose strategie fisiologiche utilizzate dagli animali marini per sopravvivere e riprodursi in ambienti con caratteristiche chimico-fisiche molto diverse. Questo volume, seppur non troppo ampio, si propone dunque di stimolare la curiosità e la voglia di approfondire le tematiche riguardanti la fisiologia degli animali marini, fornendo una serie di spunti di riflessione. Gli animali marini sono numerosissimi e molto diversi fra loro, e le ricerche sulle loro funzioni hanno avuto un notevole incremento negli ultimi anni, grazie ai numerosi laboratori e centri di ricerca in tutto il mondo, impegnati in studi di base di tipo biochimico, fisiologico, farmacologico, ecologico, ambientale e comportamentale. I risultati di queste ricerche, che vengono divulgati attraverso riviste scientifiche specializzate e monografie molto specifiche, tuttavia, sono spesso difficili da reperire.

L'esigenza di creare un testo sulla fisiologia degli animali marini nasce dal fatto che l'uomo, sin dalle proprie origini, ha dimostrato un vivo interesse per il mare e gli animali che lo popolano. Come si evince da numerosi documenti, le civiltà che ci hanno preceduto raccoglievano patelle e vari molluschi e realizzavano strumenti per catturare vari tipi di animali marini (Figura 1). Scene molto dettagliate ed espressive dell'ambiente marino e dei suoi abitanti sono state rappresentate in straordinari affreschi e vasi della civiltà minoica a Creta (Figura 2), nei vasi etruschi (Figura 3) e nei



(a)



(b)

Figura 2 (a) Particolare degli affreschi del palazzo di Cnosso (Creta), importante centro della civiltà minoica nell'età del bronzo. (b) Orcio minoico con Octopus di Palekastro (Creta).

mosaici romani di Pompei (Figura 4). Tali testimonianze, raccolte e gelosamente conservate, indicano che la curiosità e l'attenzione che l'uomo ha manifestato per gli animali marini hanno avuto una crescita costante, contribuendo ad approfondire le conoscenze sulle loro caratteristiche anatomiche e fisiologiche fino ai giorni nostri.

Di recente l'interesse per il mondo marino si è spostato a livello molecolare con l'identificazione e lo studio del meccanismo d'azione di molte molecole (veleni e tossine) prodotte o liberate dagli animali più semplici (alghe, spugne, meduse) a quelli più complessi; inoltre molte di queste molecole oggi sono oggetto di studi farmacologici e medici in quanto sembrano essere efficaci contro una vasta gamma di patologie umane. L'analisi dei dati provenienti da studi effettuati su una serie di genomi di molti animali marini interamente sequenziati ha permesso di scoprire livelli di



Figura 1 (a) Ami da pesca risalenti a più di 23.000 anni fa, ricavati da gusci di lumaca di mare, ritrovati a Sakitari nell'isola di Okinawa. (b) Ricostruzione di un'asta da pesca e della sua funzione da un reperto neolitico ritrovato nel Sud della Danimarca.



Figura 3 Vaso etrusco raffigurante pirati del tirreno trasformati in delfini da Dioniso (530 a.c.).



FIGURA 4 Mosaico di Pompei raffigurante vari animali marini (I sec. d.c.). Mosaici con lo stesso soggetto, che si rifanno ad un mosaico proveniente da Alessandria d'Egitto, sono stati rinvenuti a Roma, Palermo, Aquileia, e sono probabilmente ispirati da studi naturalistici in queste città.

complessità maggiori rispetto alle osservazioni morfo-funzionali fatte fino a poco tempo fa. Queste nuove informazioni circa le sequenze geniche in strutture adattative suscitano l'interesse dei fisiologi, in quanto potrebbero rappresentare uno strumento utile per scoprire i meccanismi alla base di specifiche funzioni animali.

Il mare, in definitiva, continua a suscitare un gran numero di interrogativi ed è inoltre fonte di nuove conoscenze che potranno essere opportunamente sfruttate in ambiti applicativi molto diversi tra loro, quali:

- il miglioramento e l'estensione delle tecniche di allevamento;
- il controllo della riproduzione per la conservazione delle specie, comprese quelle in via di estinzione;
- le conseguenze dell'inquinamento e dei repentini cambiamenti delle condizioni climatiche;
- la gestione dei parchi naturali marini esistenti e la creazione di nuovi;
- l'allestimento e il mantenimento di acquari;
- la scoperta di molecole utili alla ricerca e alla salute umana.

Lo studio degli organismi che popolano l'ambiente marino riserva sempre qualche sorpresa aprendo scenari di ricerca imprevedibili, che talvolta permettono anche di smentire luoghi comuni. Per esempio, sebbene l'evoluzione abbia prodotto una esplosione di biodiversità, in alcuni casi la struttura e presumibilmente la funzione appaiono straordinariamente conservative. Dai reperti fossili del *Limulus polyphemus*, che è vissuto circa 500 milioni di anni fa, per esempio, si deduce che esso è molto simile al *Limulus* attuale (Figura 5). Avendo quest'ultimo una vita media di 19 anni, si può calco-

lare che l'artropode abbia riprodotto esattamente la sua antica forma più di mezzo milione di volte in 300 milioni di anni. Se si considera che molte catene montuose ancora in crescita non esistevano 10 milioni di anni fa, ci si rende conto di come la comune sensazione che le strutture biologiche siano transitorie e che invece quelle geologiche siano stabili sia quanto mai lontana dalla verità.

Anche la longevità degli organismi marini si è rivelata sorprendente. Lo scorpenide batipelagico *Sebastes aleutianus* raggiunge 205 anni e lo squalo della Groenlandia *Somniosus microcephalus* potrebbe raggiungere i 400 anni di vita. Anche tra i mammiferi marini abbiamo specie longeve, come la balena della Groenlandia *Balaena mysticetus* che vive fino a 200 anni.

Ancora più interessanti, a questo proposito, appaiono alcuni invertebrati. Il verme tubicolare *Lamellibrachia luymesi* (Figura 6) è uno degli animali più longevi, con una vita media superiore a 250 anni. Questo animale forma colonie in prossimità delle sorgenti idrotermali sottomarine, caratterizzate da assenza di luce e ossigeno e presenza di elevate concentrazioni di metano (CH_4) e acido solfidrico (H_2S), chiamate *cold seep*. Essendo, inoltre, privo di apparato digerente ricava l'energia per svilupparsi e riprodursi attraverso la simbiosi con batteri chemioautotrofi. L'organismo vivente più longevo, tuttavia, è l'*Arctica islandica* (Figura 7), una vongola oceanica scoperta nel 2007 presso le coste dell'Islanda. La vongola, sulla base del rilevamento delle linee di accrescimento, dovrebbe avere circa 507 anni. Gli scienziati dell'Università di Bangor, nel Galles, l'hanno soprannominata Ming, come la dinastia al potere in Cina nel periodo in cui presumibilmente è nata la vongola.

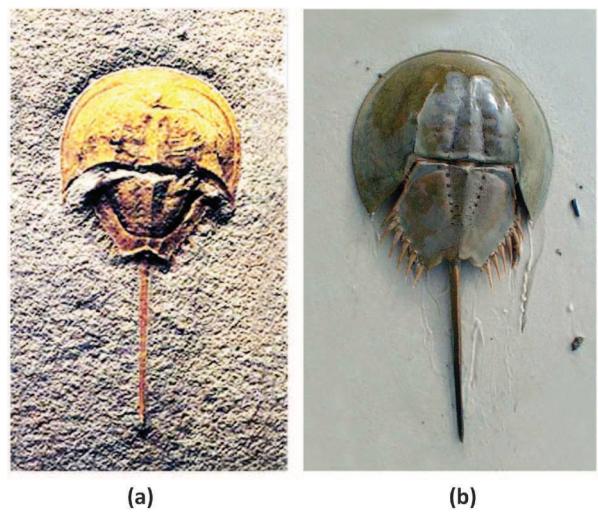


FIGURA 5 (a) Limulo (*Limulus polyphemus*). Nonostante abbia superato 5 consistenti estinzioni di massa, il fossile di un limulo di 500 milioni di anni fa (rinvenuto in Canada) appare molto simile al limulo attuale (b). Ciò suggerisce che questi animali si sono adattati alle diverse condizioni ambientali conservando caratteristiche morfologiche di fondo, anche se la somiglianza esterna non significa necessariamente che le funzioni siano state conservative.



■ **FIGURA 6** *Lamellibrachia luymesi*. Anellide pogonoforo lungo fino a 2 metri che forma colonie a circa 3.000 metri di profondità, nel golfo del Messico, in prossimità delle sorgenti idrotermali.

Questo testo non ha certamente la pretesa di trattare in maniera esauriente la fisiologia di tutti gli animali che popolano il mare. Facendo affidamento su un bagaglio di buone conoscenze della fisiologia di base da parte dei nostri lettori, abbiamo trattato le nozioni chiave concernenti l'adattamento di vertebrati e invertebrati all'ambiente marino, con una attenzione particolare riservata a quegli animali oggetto di studi molto approfonditi dai quali sono emersi aspetti fi-

siologici singolari e inaspettati. Inoltre, dal momento che molti animali marini per motivi riproduttivi e alimentari frequentano sia ambienti di acqua dolce che di acqua salmastra, sono state considerate anche le strategie fisiologiche e comportamentali utilizzate da questi animali per vivere in ambienti così diversi.

Nel preparare questa seconda edizione abbiamo considerato le numerose scoperte degli ultimi anni che hanno aperto nuovi orizzonti o hanno permesso di confermare o smentire ipotesi avanzate in precedenza. Sono state inserite nuove figure e quelle riutilizzate sono state uniformate e rese più attinenti al testo. Soprattutto, abbiamo voluto migliorare l'aspetto formativo/pedagogico, cercando ogni volta di fornire al lettore le chiavi di lettura dei singoli argomenti, ma inserendoli in un contesto generale, con la speranza di non comunicare una serie di eventi separati e distinti tra loro ma sottesi a raggiungere un comune obiettivo: l'omeostasi nelle diverse condizioni ambientali.



■ **FIGURA 7** Vongola oceanica *Arctica islandica*. Poiché è stato stimato che questo esemplare pescato nel 2006 sulle coste dell'Islanda risalga a 507 anni fa, l'animale è considerato il più longevo mai scoperto.

Autori

ALESSANDRO POLI già professore Associato presso il Dipartimento di Biologia Evoluzionistica Sperimentale dell'Università di Bologna dove ha svolto Corsi di Fisiologia Generale, Fisiologia degli Animali Marini, Fisiologia degli Adattamenti Animali ed Ecofisiologia Animale, è attualmente Professore a contratto presso il Dipartimento BiGeA di Bologna per il Corso di Fisiologia Animale. È autore di La Fisiologia Animale (Zanichelli, 2006), con Elena Fabbri di Fisiologia degli Animali Marini (EdiSES, 2012) e come coautore della I e della II edizione di Fisiologia Animale (EdiSES, 2014, 2018). Si è occupato della funzione di neurotrasmettitori e recettori in cervelli di vari vertebrati e delle risposte in condizioni di stress ipossico/anossico cerebrale.

ELENA FABBRI è Professore Ordinario presso il Dipartimento di Scienze Biologiche, Geologiche e Ambientali dell'Università di Bologna. Insegna Fisiologia Animale, Ambientale e degli Animali Marini rispettivamente nei Corsi di Laurea in Scienze Ambientali, Analisi e Gestione dell'Ambiente e Biologia Marina che hanno sede nel Campus di Ravenna. I suoi principali interessi di ricerca riguardano i meccanismi di trasduzione del segnale neuroendocrino in vertebrati e invertebrati acquatici e le possibili alterazioni causate da fattori ambientali naturali o antropici. Autore con Alessandro Poli del testo universitario Fisiologia degli Animali marini (EdiSES, 2012) e coautore della I e della II edizione di Fisiologia Animale (Edises, 2018).

MATERIALE DI SUPPORTO PER I DOCENTI

I docenti che utilizzano il testo a scopo didattico possono scaricare dal sito www.edises.it, previa registrazione all'area docenti, le immagini del libro in formato PowerPoint.

Indice generale

CAPITOLO 1 L'ambiente marino

1.1	Ambiente marino e distribuzione delle varie forme di vita	1
1.2	Caratteristiche fisico-chimiche	2
1.2.1	Salinità	2
1.2.2	Gas disolti	3
1.2.3	Densità	4
1.2.4	Viscosità	4
1.2.5	Temperatura	4
1.2.6	Penetrazione della luce	6
1.2.7	Propagazione del suono	7

CAPITOLO 2 Il sistema nervoso

2.1	Funzione delle cellule nervose	9
2.2	Propagazione del potenziale d'azione	9
2.3	Trasmissione sinaptica	11
2.3.1	Sinapsi elettriche	11
2.3.2	Sinapsi chimiche	12
2.4	Neurotrasmettitori e recettori	14
2.4.1	Acetylcolina	14
2.4.2	Glutamato	14
2.4.3	GABA	15
2.4.4	Amine biogene	16
2.4.5	Neuropeptidi	18
2.5	Organizzazione del sistema nervoso	18
2.5.1	Sistema nervoso degli invertebrati	19
2.5.2	Sistema nervoso dei vertebrati	20
2.6	Funzioni integrative del sistema nervoso	23
2.6.1	Generatori di ritmo	23
2.6.2	Apprendimento e memoria	24
2.6.3	Meccanismi di plasticità sinaptica nei mammiferi	26
2.6.4	Sonno	26
2.6.4.1	Filogenesi del sonno	28
2.6.5	Sistema nervoso autonomo	32

CAPITOLO 3 La percezione dell'ambiente

3.1	Caratteristiche dei recettori sensoriali	36
3.1.1	Classificazione dei recettori sensoriali	38
3.2	Meccanorecettori	38
3.2.1	Recettori tattili	38
3.2.2	Fuso neuromuscolare	42
3.2.3	Cellule ciglia	42
3.2.4	Sistema della linea laterale	44
3.2.5	Sistema uditivo	45
3.2.6	Sistema vestibolare	63

3.3	Elettorecettori	65
3.3.1	Organi ampollari.....	65
3.3.2	Organi tuberosi	67
3.3.2.1	Mormiromasti	68
3.3.2.2	Organi di Knollen	74
3.3.2.3	Elaborazione e integrazione dei segnali elettrici nei teleostei	75
3.3.3	Elettorecettori negli anfibi	76
3.3.4	Elettorecettori nei mammiferi.....	76
3.3.4.1	Elettorecettori	76
3.3.4.2	Meccanorecettori	78
3.3.4.3	Elaborazione dei segnali e risposte motorie	78
3.3.4.4	Elettorecettori nel delfino <i>Sotalia guianensis</i>	79
3.4	Termorecettori	79
3.5	Chimiorecettori	80
3.5.1	Gusto	81
3.5.2	Olfatto	83
3.6	Fotorecettori	90
3.6.1	Retina	90
3.6.2	Tipi di fotorecettori	93
3.6.3	Adattamenti della visione	94
3.6.4	Invertebrati	95
3.6.5	Elasmobranchi	100
3.6.6	Teleostei	101
3.6.7	Rettili marini	105
3.6.8	Uccelli marini	105
3.6.9	Mammiferi acquatici	107
3.7	Bioluminescenza	108
3.8	Recettori geomagnetici.....	112
3.8.1	Meccanismi di rilevamento del campo magnetico	115
3.8.1.1	Induzione elettromagnetica	115
3.8.1.2	Cristalli di magnetite	116
3.8.1.3	Magnetorecezione chimica.....	122
3.8.1.4	Una bussola magnetica biologica	123

CAPITOLO 4 Il sistema endocrino

4.1	Ormoni.....	128
4.1.1	Meccanismo d'azione degli ormoni	129
4.2	Generalità delle ghiandole endocrine	131
4.3	Ipotalamo e ipofisi	132
4.4	Urofisi (sistema neurosecretorio caudale).....	143
4.5	Ghiandola pineale o epifisi	144
4.6	Tiroide	147
4.6.1	Meccanismo e funzioni degli ormoni tiroidei	149
4.7	Paratiroidi	152
4.8	Cellule parafollicolari, corpi ultimobranchiali e corpuscoli di Stannius.....	152
4.9	Pancreas endocrino	154
4.9.1	Glucagone e GLP	154
4.9.2	Insulina	156
4.9.3	Somatostatina.....	158
4.10	Tessuto interrenale e ghiandole surrenali	158
4.10.1	Catecolamine.....	158
4.10.2	Corticosteroidi	160

4.11	Gonadi	163
4.11.1	Pesci	163
4.11.2	Rettili	170
4.11.3	Uccelli	173
4.11.4	Mammiferi	173

CAPITOLO 5 L'attività metabolica e la temperatura corporea

5.1	Vie metaboliche e substrati energetici	180
5.1.1	Glucidi	180
5.1.2	Lipidi	182
5.1.3	Proteine	182
5.1.4	Metabolismo anaerobico	183
5.1.5	Riserve energetiche	183
5.2	Effetti della temperatura	183
5.2.1	Membrane biologiche	184
5.2.2	Enzimi	187
5.2.3	Proteine da stress	187
5.3	Temperatura corporea e scambi termici con l'ambiente	188
5.3.1	Rapporto tra temperatura corporea e temperatura ambientale nei vari animali	189
5.3.2	Termorecezione	189
5.3.3	Regolazione comportamentale della temperatura corporea	189
5.4	Ectotermi	190
5.4.1	Adattamenti al freddo	191
5.4.2	Adattamenti al caldo	196
5.5	Eterotermi (endotermi parziali)	199
5.5.1	Eterotermia regionale	200
5.5.1.1	Pesci	200
5.5.1.2	Rettili: gigantotermia	205
5.6	Omeotermi	206
5.6.1	Omeotermia e metabolismo basale	207
5.6.2	Meccanismo generale della termoregolazione	208
5.6.2.1	Controllo della produzione di calore: termogenesi	208
5.6.2.2	Controllo degli scambi termici	210
5.6.3	Adattamenti a condizioni estreme negli omeotermi	211
5.6.3.1	Adattamenti al freddo	211
5.6.3.2	Adattamenti al caldo	215
5.6.4	Termoregolazione e riproduzione nei mammiferi acquatici	216

CAPITOLO 6 I muscoli e il movimento

6.1	Fibrocellule muscolari scheletriche	220
6.1.1	Miofilamenti	222
6.1.2	Contrazione muscolare	222
6.1.3	Regolazione della contrazione (accoppiamento eccitazione-contrazione)	223
6.2	Proprietà meccaniche del muscolo scheletrico	224
6.2.1	Scossa muscolare semplice e tetano muscolare	225
6.2.2	Energetica della contrazione muscolare	225
6.2.3	Tipi di fibrocellule muscolari dei vertebrati	226
6.3	Muscoli e movimento negli animali acquatici	227
6.3.1	Meduse	228
6.3.2	Cefalopodi	230
6.3.3	Pesci	236
6.3.4	Rettili	247
6.3.5	Uccelli	248
6.3.6	Mammiferi	249

CAPITOLO 7 Il galleggiamento

7.1	Organismi planctonici e di piccole dimensioni.....	255
7.2	Sostituzione di ioni pesanti con ioni leggeri	255
7.3	Elevate quantità di grassi e oli	256
7.4	Presenza di camere d'aria	258
7.4.1	Camere a pareti rigide.....	258
7.4.2	Camere a pareti molli.....	260
7.4.3	Pneumatoforo	260
7.4.4	Vescica natatoria	262
7.5	Organi galleggianti dei rettili.....	268
7.6	Strategie di galleggiamento dei mammiferi marini.....	268
7.6.1	Pinnipedi.....	268
7.6.2	Manati	268
7.6.3	Spermaceti del capodoglio.....	269

CAPITOLO 8 La respirazione

8.1	Sistemi respiratori.....	272
8.1.1	Ventilazione delle superfici di scambio	273
8.2	Animali a respirazione acquatica.....	275
8.2.1	Invertebrati	275
8.2.2	Vertebrati.....	278
8.3	Vertebrati acquatici polmonati.....	284
8.3.1	Pesci polmonati.....	284
8.3.2	Anfibi.....	285
8.3.3	Rettili marini	290
8.3.4	Uccelli.....	295
8.3.4.1	Uccelli marini.....	296
8.3.5	Mammiferi marini	299
8.4	Trasporto dei gas ai tessuti	305
8.4.1	Trasporto dell'ossigeno	305
8.4.2	Trasporto di CO ₂	310
8.5	Regolazione del respiro	311
8.5.1	Pesci	311
8.5.2	Rettili	312
8.5.3	Mammiferi	312

CAPITOLO 9 Il sistema cardiocircolatorio

9.1	Sistema cardiocircolatorio: organizzazione morfo-funzionale	315
9.1.1	Fluidi circolanti.....	316
9.1.1.1	Emolinfa.....	316
9.1.1.2	Sangue	317
9.1.1.2.1	Invertebrati	317
9.1.1.2.2	Vertebrati	317
9.2	Cuore	319
9.2.1	Invertebrati	319
9.2.2	Vertebrati.....	319
9.2.2.1	Caratteristiche strutturali e funzionali.....	320
9.2.2.2	Elettrocardiogramma	325
9.2.2.3	Regolazione dell'attività cardiaca	326
9.3	Sistema vascolare	327
9.3.1	Flusso nelle arterie	328
9.3.2	Flusso nei capillari	328
9.3.2.1	Scambi a livello capillare	329

9.3.3	Flusso nelle vene	330
9.3.4	Meccanismi di regolazione della pressione arteriosa.....	330
9.3.4.1	Meccanismi nervosi.....	330
9.3.4.2	Meccanismi ormonali	331
9.3.4.3	Meccanismi locali	331
9.4	Invertebrati	332
9.4.1	Artropodi	332
9.4.2	Crostacei	332
9.4.3	Molluschi	333
9.4.3.1	Bivalvi e gasteropodi	333
9.4.3.2	Cefalopodi.....	334
9.5	Vertebrati	336
9.5.1	Ciclostomi.....	336
9.5.2	Pesci.....	337
9.5.2.1	Cuore	337
9.5.2.2	Sistema vascolare	339
9.5.2.3	Circolazione secondaria dei teleostei.....	340
9.5.3	Teleostei con respirazione bimodale.....	340
9.5.4	Anfibi.....	341
9.5.5	Rettili	342
9.5.6	Uccelli.....	345
9.5.6.1	Uccelli marini.....	345
9.5.7	Mammiferi.....	345
9.5.7.1	Cuore	345
9.5.7.2	Sistema vascolare	346
9.5.7.3	Mammiferi marini	347
9.5.7.3.1	Pinnipedi	348
9.5.7.3.2	Cetacei.....	350

CAPITOLO 10 L'escrezione e l'osmoregolazione

10.1	Escrezione	354
10.1.1	Organismi ammoniotelici	354
10.1.2	Organismi ureotelici.....	355
10.1.3	Organismi uricotelici	356
10.2	Osmoregolazione	358
10.2.1	Strategie in risposta alle sfide osmotiche dell'ambiente: osmoconformità e osmoregolazione	360
10.2.2	Organi osmoregolatori degli invertebrati.....	363
10.2.2.1	Nefridi	364
10.2.2.2	Ghiandole antennali	365
10.3	Vertebrati	367
10.3.1	Ciclostomi.....	368
10.3.2	Elasmobranchi	368
10.3.3	Teleostei di acqua dolce	370
10.3.4	Teleostei marini	373
10.3.5	Teleostei a regolazione iper-iposmotica	376
10.3.6	Anfibi.....	379
10.3.7	Rettili	381
10.3.8	Uccelli	382
10.3.9	Mammiferi.....	385

CAPITOLO 11 L'alimentazione e la digestione

11.1	Meccanismi di assunzione del cibo	397
11.2	Meccanismi utilizzati dagli invertebrati	397
11.2.1	Ciliati	398
11.2.2	Poriferi	399
11.2.3	Cnidari	399
11.2.4	Echinodermi	400
11.2.5	Anellidi	400
11.2.6	Artropodi	402
11.2.7	Molluschi	402
11.3	Meccanismi utilizzati dai vertebrati	404
11.3.1	Agnati	404
11.3.2	Pesci	405
11.3.3	Anfibi	406
11.3.4	Rettili	407
11.3.5	Uccelli	408
11.3.6	Mammiferi	410
11.4	Digestione e assorbimento	413
11.5	Digestione e assorbimento negli invertebrati	414
11.5.1	Protozoi	416
11.5.2	Spugne	416
11.5.3	Cnidari	416
11.5.4	Echinodermi	416
11.5.5	Anellidi	418
11.5.6	Artropodi	418
11.5.7	Molluschi	419
11.6	Digestione e assorbimento nei vertebrati	420
11.6.1	Pesci	420
11.6.2	Anfibi	422
11.6.3	Rettili	422
11.6.4	Uccelli	423
11.6.5	Mammiferi	423
11.6.6	Mammiferi acquatici	429

CAPITOLO 12 La vita negli abissi

12.1	Attività sensoriale	433
12.1.1	Olfatto	433
12.1.2	Vista	433
12.1.3	Meccanorecettori	437
12.2	Galleggiamento e pressione idrostatica	440
12.2.1	Altri effetti della pressione	440
12.3	Alimentazione	441
12.4	Riproduzione e sviluppo	444
12.5	Gigantismo abissale	447
12.6	Comunità marine che vivono in corrispondenza delle sorgenti idrotermali	449

CAPITOLO 13 Le biotossine marine

13.1	Funzione e natura chimica delle biotossine	456
13.2	Tossine delle alghe	457
13.2.1	Tetrodotossina	459
13.2.2	Saxitossine	461
13.2.3	Aplosiatossine	463

13.2.4	Ciguatossine	463
13.2.5	Yessotossine.....	465
13.2.6	Brevitossine	465
13.2.7	Acido okadaico e i suoi derivati	466
13.2.8	Azaspiracido	467
13.2.9	Acido domoico.....	467
13.2.10	Acido kainico	467
13.2.11	Microcistine.....	468
13.3	Tossine dei poriferi	470
13.4	Tossine dei celenterati	471
13.4.1	Celenterati attivamente tossici	472
13.4.2	Celenterati passivamente tossici.....	474
13.5	Tossine dei vermi.....	475
13.6	Tossine dei molluschi.....	475
13.6.1	Bivalvi.....	475
13.6.2	Gasteropodi	476
13.7	Tossine dei cefalopodi.....	481
13.8	Tossine degli echinodermi.....	482
13.9	Tossine dei pesci	482
13.9.1	Pesci attivamente tossici	483
13.9.2	Pesci passivamente tossici	486
13.10	Tossine dei rettili	486
 <i>Indice analitico</i>		489



- 7.1** *Organismi planctonici e di piccole dimensioni*
- 7.2** *Sostituzione di ioni pesanti con ioni leggeri*
- 7.3** *Elevate quantità di grassi e oli*
- 7.4** *Presenza di camere d'aria*
 - 7.4.1 *Camere a pareti rigide*
 - 7.4.2 *Camere a pareti mobili*
 - 7.4.3 *Pneumatoforo*
 - 7.4.4 *Vescica natatoria*
- 7.5** *Organi galleggianti dei rettili*
- 7.6** *Strategie di galleggiamento dei mammiferi marini*
 - 7.6.1 *Pinnipedi*
 - 7.6.2 *Manati*
 - 7.6.3 *Spermaceti del capodoglio*

Gli oggetti che sono immersi in un liquido sono soggetti a due forze: la forza di gravità e il galleggiamento. La forza di gravità è diretta verso il basso dalla massa dell'oggetto, mentre il galleggiamento è diretto verso l'alto ed è uguale al peso del liquido spostato dall'oggetto. Quando la forza di gravità è superiore al galleggiamento l'oggetto va verso il fondo, mentre se il galleggiamento è superiore alla forza di gravità l'oggetto fluttua verso l'alto.

Gli organismi acquatici hanno una densità superiore a quella dell'acqua e, indipendentemente dalla propria forma e dimensione, tendono ad andare verso il fondo. Per evitare di affondare e ottenere un galleggiamento neutro con costi energetici limitati, gli animali acquatici mettono in atto varie strategie che possono essere molto diverse in relazione alla specie e al comportamento alimentare e riproduttivo. Molte strategie comprendono la sostituzione di costituenti pesanti con altri più leggeri, la presenza di increspature che aumentano la resistenza, o la disponibilità di un profilo idrodinamico che aumenta il galleggiamento. Il mezzo più comune per ridurre la densità del corpo, tuttavia, è l'utilizzo di camere d'aria che modificano il rapporto superficie/volume e riducono la densità.

7.1 Organismi planctonici e di piccole dimensioni

Molti organismi di piccole dimensioni utilizzano le resistenze del mezzo a proprio vantaggio. Possiedono infatti un profilo con increspature molto elaborate o appuntite che aumentano la resistenza idrodinamica in maniera sufficiente ad evitare l'affondamento e riducono la quantità di energia necessaria per mantenere la posizione all'interno della colonna d'acqua. Questa strategia è utilizzata da numerose larve di policheti provviste di lunghe setole e dalle larve di crostacei che hanno numerose spine sul carapace (Figura 7.1). Le setole e le varie appendici sono usate per trattenere particelle di cibo o come remi per gli spostamenti.

7.2 Sostituzione di ioni pesanti con ioni leggeri

Diversi organismi pelagici, comprese alcune alghe pluricellulari (*Valonia* e *Halicystis*), riescono a ottenere il galleggiamento passivo attraverso la sostituzione di ioni pesanti quali solfato, magnesio e calcio con ioni più leggeri. Il carbonato e il fosfato di calcio sono composti presenti comunemente sia negli invertebrati (conchiglie e gusci dei molluschi) sia nei vertebrati (ossa). Per ridurre la propria densità rispetto a quella dell'acqua marina, alcuni organismi, come le sponghe, utilizzano il silicio al posto del calcio, mentre diverse larve di molluschi sostituiscono il carbonato di calcio della conchiglia con sostanze proteiche chitinose



Figura 7.1 L'elevato rapporto superficie/volume di molti organismi unicellulari e larve di invertebrati aumenta la resistenza opposta al mezzo liquido facilitando il loro galleggiamento. (a) Catene di diatomee, (b) copepode, (c) larva di granchio, (d) larva di gamberetto, (e) larva di ophiuroideo, (f, g) larve di crostacei.

che risultano più leggere. Naturalmente, questa soluzione è comune e priva di controindicazioni negli organismi di piccole dimensioni, dal momento che la riduzione dei sali di calcio diminuisce il supporto meccanico e quindi sarebbe inopportuna per organismi di grandi dimensioni.

Anche molti cnidari (meduse, ctenofori) possono aumentare leggermente le proprie capacità di galleggiamento attraverso l'eliminazione di sostanze pesanti dai fluidi corporei. Le meduse e gli ctenofori hanno un corpo gelatinoso, la cui densità è leggermente più bassa di quella dell'acqua di mare, e per gli spostamenti nella colonna d'acqua sostituiscono ioni pesanti, come il solfato, con ioni più leggeri, come il cloro. Oltre che attraverso la sostituzione di sostanze pesanti con sostanze più leggere, sia le meduse che gli ctenofori si spostano a varie profondità utilizzando le contrazioni dell'ombrelllo o il battito delle numerose ciglia disposte sulla superficie corporea.

La sostituzione di ioni pesanti con ioni più leggeri viene praticata anche da animali di taglia maggiore. Nei cefalopodi, ad esempio, il metodo più comune per ottenere un galleggiamento neutro o positivo è la riduzione complessiva della densità dei fluidi corporei per sostituzione di ioni Na^+ con ioni ammonio (NH_4^+).

Numerose specie di calamari accumulano ioni NH_4^+ all'interno di vacuoli specializzati presenti diffusamente nei muscoli del mantello e delle braccia, mentre non sono presenti nel sangue. Lo ione ammonio deriva dalla degradazione delle proteine ma, essendo poco più leggero del sodio, per garantire il galleggiamento deve essere accumulato in grande quantità. In effetti, circa il 50-60% della massa corporea di questi animali è costituita dal fluido contenuto in questi vacuoli, dove lo ione ammonio può raggiungere una concentrazione 500 mM. Sebbene i meccanismi di accumulo dello ione ammonio e le strategie di galleggiamento non siano conosciuti, il periodo di tempo per ottenere una concentrazione 500 mM di ioni ammonio in assenza di un apporto esterno è di circa un anno, un periodo che appare incompatibile con l'attività locomotoria di questi animali. È noto, tuttavia, che l'attività locomotoria diminuisce con la profondità, e le specie che vivono in profondità per spostarsi utilizzano l'accumulo dello ione ammonio più che l'attività muscolare. Anche il calamaro gigante (*Architeuthis dux*) utilizza per il galleggiamento l'accumulo di una elevata concentrazione di ioni ammonio nei muscoli del mantello, della testa e delle braccia. Nella loro ampia cavità celomatica, inoltre, è presente un grosso volume di liquido con densità di 1,010 kg/L e un pH di 5,2. In questo liquido sono assenti ioni SO_4^{2-} e gli anioni sono rappresentati quasi esclusivamente dal Cl^- , mentre la concentrazione di NH_4^+ è molto più elevata (480 mM) di quella del Na^+ (80 mM).

Nel calamaro pelagico *Megalocranchia fisheri* (cranchidi) l' NH_4^+ sostituisce praticamente tutti gli ioni Na^+ presenti nei fluidi corporei, consentendo un ottimo galleggiamento (con una spinta maggiore di 17 mg/mL). Questo calamaro, che vive nella regione mesopelagica durante il giorno e migra in superficie di notte, è caratterizzato da un grande mantello muscolare sottile e trasparente, braccia corte e può raggiungere una lunghezza di quasi 3 metri. Il celoma è costituito da due grandi lobi che a livello mediano sono in stretto contat-

to e si fondono dorsalmente al mantello e centralmente alla vena cefalica (vedi Figura 6.14). I lobi quindi formano un setto mediano che divide la camera dorsale della cavità del mantello in una parte destra e una sinistra, che sono piene di un fluido ricco di cloruro d'ammonio. Il meccanismo che forma il fluido ricco di NH_4Cl non è conosciuto e altrettanto enigmatico è il suo mantenimento, dal momento che per respirare il *Megalocranchia fisheri* fa entrare di continuo acqua dalla valvola del collare (attraverso la contrazione dei muscoli del celoma) che poi elimina attraverso il sifone. Si ritiene che la diffusione del cloruro di ammonio fuori dalle camere celomatiche sia impedita dal pH acido del fluido, che conserva lo stato ionico della molecola.

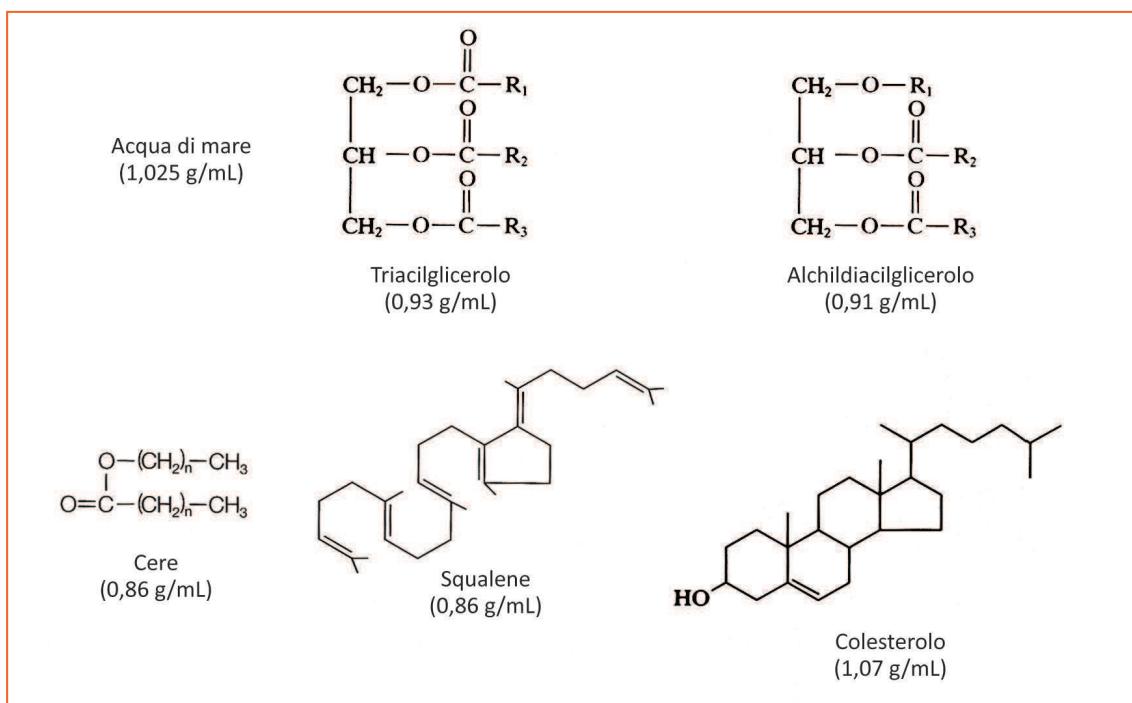
7.3 Elevate quantità di grassi e oli

Le sostanze lipidiche hanno una densità inferiore a quella dell'acqua e la loro presenza negli organismi, oltre a costituire una riserva energetica, riduce la loro densità favorendo il galleggiamento. I principali lipidi a cui è stata attribuita questa funzione sono i **triacilgliceroli**, gli **alchildiacilgliceroli** (DAGE), le **cere** e lo **squalene** (Figura 7.2). Mentre i triacilgliceroli svolgono anche un importante ruolo metabolico, le cere (caratterizzate da una elevata percentuale di acidi grassi monoinsaturi) e i DAGE sono idrolizzati e risterificati molto più lentamente dei triacilgliceroli e quindi sono poco utilizzati dal punto di vista energetico. Lo squalene, infine, risulta metabolicamente inerte e la sua presenza negli organismi è stata associata unicamente al galleggiamento.

La strategia di accumulare triacilgliceroli nel proprio organismo per favorire il galleggiamento è molto comune nei crostacei planctonici (cladoceri, copepodi), che presentano goccioline lipidiche all'interno del corpo, e nelle uova di molti pesci dove possono costituire più del 50% del materiale organico.

Sostanze lipidiche per migliorare il galleggiamento sono utilizzate da molte specie di pesci. Il pesce specchio atlantico (*Hoplostethus atlanticus*) e i pesci lanterna (mictofidi) utilizzano per il galleggiamento soprattutto le cere, che assumono alimentandosi di copepodi. Molti pesci pelagici accumulano lipidi tra il peritoneo e la parete esterna della vescica natatoria, che negli adulti è ridotta o mancante. Il *Cyclothona atraria* (gonostomatide) ha la vescica natatoria rivestita di lipidi, il 78% dei quali è costituito da cere, e nell'*Electrona antartica* la percentuale delle cere è del 91%. I pesci lanterna compiono estese migrazioni verticali per alimentarsi di notte. Poiché le cere della vescica natatoria sono incomprimibili, questi pesci non devono compensare i cambiamenti di volume indotti dalla pressione durante le migrazioni verticali. Tuttavia, uno dei principali costituenti dei lipidi della vescica natatoria dei pesci abissali è il colesterolo che, avendo una densità superiore a quella dell'acqua di mare, svolge un ruolo negativo sul galleggiamento (Tabella 7.1).

Anche i nototenoidei antartici, che sono privi di vescica natatoria, hanno una elevata percentuale di lipidi che utilizzano per il galleggiamento. Tuttavia, questi sono costituiti prevalentemente da triacilgliceroli accumulati in sacchetti intermuscolari e subcutanei, in posizione sia



■ FIGURA 7.2 Formula chimica e densità dei principali lipidi coinvolti nel galleggiamento degli organismi acquatici.

TABELLA 7.1 Densità di alcuni lipidi di pesci marini e loro galleggiabilità in acqua di mare

Lipidi	Densità (g/mL)	Galleggiabilità (g/mL _{lipide})
Triacilgliceroli	0,93	+ 0,095
Alchildiacilglicerolo	0,91	+ 0,135
Cere	0,86	+ 0,165
Squalene	0,86	+ 0,165
Colesterolo	1,07	- 0,045

I valori di galleggiabilità dipendono dalla differenza di densità dei vari lipidi rispetto a quella dell'acqua di mare (1,025 g/mL)

dorsale sia ventrale (■ Figura 7.3). La percentuale più alta si riscontra nel pelagico *Aethotaxis mitopteryx* (61,4%), seguito dal *Pleuragramma antarcticum* (37,7%), dal batipelagico *Trematomus lepidorhinus* (23,2%) e dal bentonico *Bathydraco marri* (20,8%). Dal momento che le pareti dei sacchetti contenenti le cellule adipose sono delimitate da uno strato cellulare (e non di connettivo), si ritiene che oltre a conferire il galleggiamento, i lipidi costituiscono una riserva energetica. Nei pesci antartici il galleggiamento è favorito anche dalla scarsa mineralizzazione delle ossa e delle scaglie.

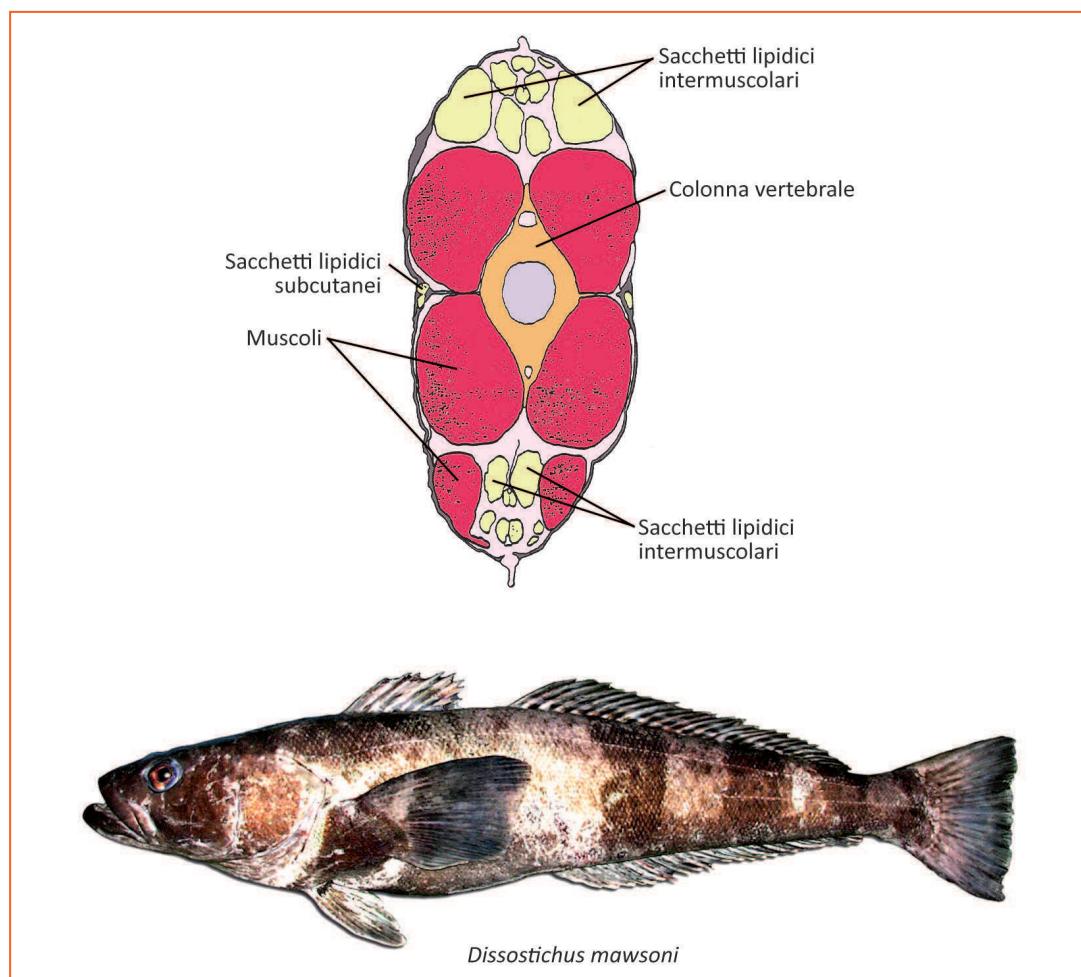
Diverse specie di squali abissali hanno un fegato particolarmente voluminoso (fino al 30% del peso corporeo) (■ Figura 7.4), il cui contenuto lipidico molto elevato (80%) è costituito prevalentemente da **squalene**, un idrocarburo isoprenoide a catena lineare, sintetizzato a partire dall'acetato. Lo squalene viene sintetizzato nel fegato di

tutti i vertebrati, ma di solito non si accumula perché viene utilizzato per la sintesi del colesterolo (■ Figura 7.5). Nel fegato di questi squali, invece, lo squalene viene accumulato perché viene inibita la sua trasformazione in squalene 2,3-epossido e lanosterolo, i precursori del colesterolo. Essendo privi di vescica natatoria, lo squalene è fondamentale per il galleggiamento, anche se non è l'unico fattore. Secondo recenti ricerche, infatti, il galleggiamento degli squali è favorito anche dalle elevate concentrazioni di urea e di ossido di trimetilamina (TMAO). Anche se questi due composti hanno una densità inferiore a quella dell'acqua marina e favoriscono indirettamente il galleggiamento, la loro presenza nei fluidi extracellulari degli elasmobranchi ha la funzione di equilibrare l'elevata pressione osmotica dell'acqua marina (vedi Capitolo 10).

I DAGE, a differenza dei triacilgliceroli, hanno un legame alchilico sul carbonio 1 del glicerolo e una densità minore. Essi sono abbondanti componenti dell'olio di fegato di diverse specie di squali. Nell'olio di fegato del *Centrophorus squamosus* i DAGE ammontano al 79% e il *Centroscymnus plunketi* ne ha il 76,6%. Lo spinarolo (*Squalus acanthias*) può regolare il galleggiamento modificando il metabolismo dei DAGE e dei triacilgliceroli durante le migrazioni verticali. Diversamente dalle specie pelagiche, gli elasmobranchi che vivono sul fondo, come le razze, hanno un fegato di dimensioni ridotte (7%), il cui contenuto lipidico è inferiore al 50%.

Una strategia alternativa per ridurre la densità corporea prevede l'assunzione di aria. Alcune specie, come lo squalo toro (*Carcharias taurus*), favoriscono il galleggiamento ingoiando aria e trattenendola all'interno dello stomaco.

Alcuni calamari ottengono il galleggiamento accumulando lipidi nelle ghiandole digestive o metilamine nei muscoli.



■ **FIGURA 7.3** Sezione trasversale del corpo di *Dissostichus mawsoni*, un notothenioideo antartico provvisto di sacchetti lipidici che gli consentono di stazionare in acque di media profondità con il minimo dispendio energetico.

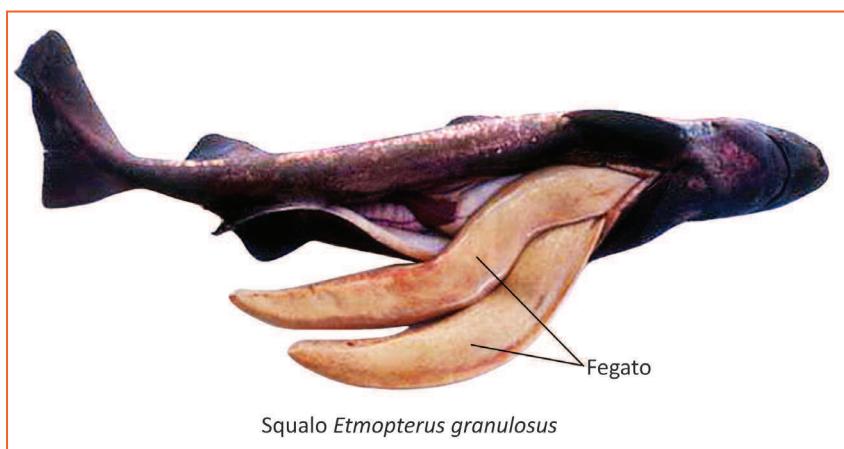
7.4 Presenza di camere d'aria

Probabilmente, il mezzo più comune per ridurre la densità degli organismi acquatici e ottenere il galleggiamento è l'uso di camere piene di gas. Rispetto all'acqua, i gas hanno una densità molto più bassa, e anche piccole variazioni di volume possono modificare sensibilmente il galleggiamento. Queste camere possono essere a pareti rigide, come quelle

dei cephalopodi, o a pareti molli, come quelle dei celenterati e la vescica natatoria dei teleostei.

7.4.1 Camere a pareti rigide

Spirula spirula è un cephalopode di piccole dimensioni (4-5 cm) che vive a 500-700 metri di profondità, e presenta al suo interno una conchiglia concamerata (fragmocono)



■ **FIGURA 7.4** Gli squali di profondità, come *Etomopterus granulosus*, hanno un fegato di notevoli dimensioni (fino al 30% del peso corporeo), con un elevato contenuto lipidico (squalene, alchildiacilglicerolo), che funziona come un organo idrostatico favorendo il galleggiamento.

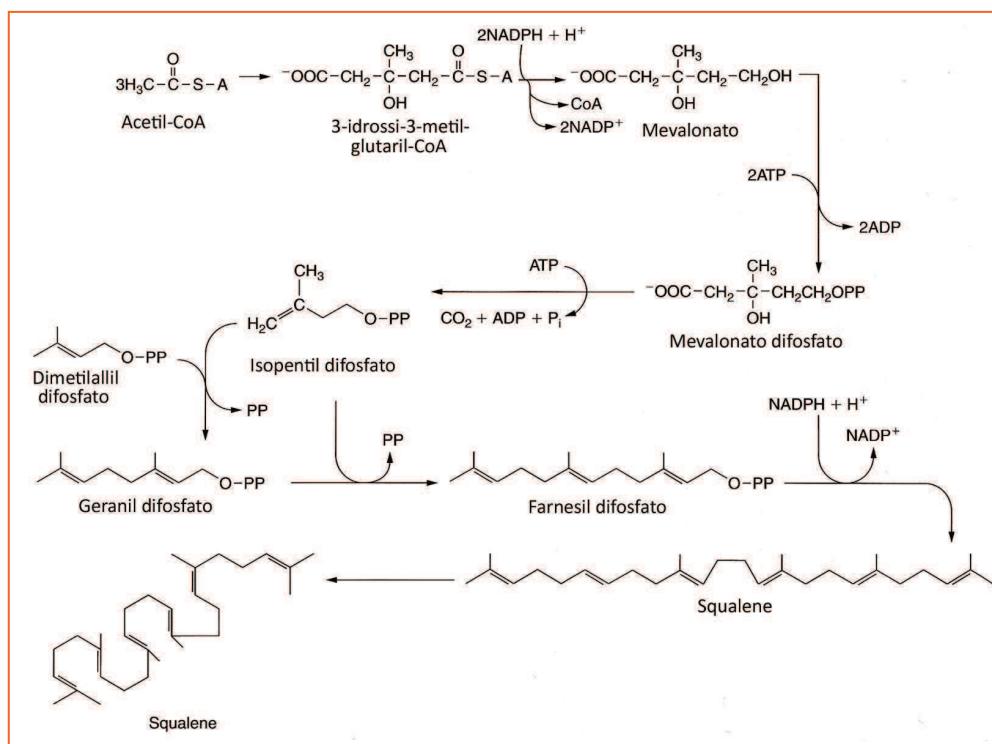


FIGURA 7.5 Sintesi di squalene nel fegato di squalo. Lo squalene viene accumulato in grosse quantità perché gli enzimi che negli altri vertebrati lo trasformano in colesterolo sono inibiti.

molto sottile e leggera, attraversata da un canale, il **sifuncolo**, provvisto di uno strato epiteliale interno che ha la funzione di regolare la pressione dei gas e dei liquidi contenuti nelle camere (Figura 7.6). L'attività dell'epitelio causa il riassorbimento dell'acqua contenuta nelle camere e la sua sostituzione con i gas attraverso un meccanismo osmotico. La sostituzione dell'acqua con i gas riduce sensibilmente la densità dell'animale consentendogli di compiere migrazioni verticali notturne fino a 100 metri dalla superficie. Di giorno, il gas delle camere viene sostituito da acqua che, aumentando la densità dell'animale, lo riporta alle abituali profondità.

Il **Nautilus** è un mollusco cefalopode che vive a circa 500 metri di profondità, principalmente nell'Oceano Pacifico occidentale e nell'Oceano Indiano. È provvisto di una conchiglia che si avvolge su se stessa ed è suddivisa da setti in numerose concamerazioni collegate dal sifuncolo. L'ultima concamerazione è occupata dal corpo dell'animale, dal quale emergono numerose braccia prive di ventose (la cui superficie rigida e irregolare permette la presa degli oggetti) e il sifone, dotato di potenti muscoli la cui contrazione produce emissione di un getto d'acqua che consente all'animale rapidi spostamenti. Il *Nautilus* compie regolarmente escursioni notturne verso la superficie dell'oceano per alimentarsi o deporre le uova, riducendo la densità del proprio corpo e quindi aumentando la galleggiabilità. La riduzione della densità viene ottenuta mediante l'attività del sifuncolo, che modifica il rapporto tra i gas e il liquido contenuti nelle camere della conchiglia. Il sifuncolo è costituito da una struttura rigida esterna e una struttura molle interna che comprende vasi sanguigni, nervi (Figura 7.7) e uno strato epiteliale caratterizzato da numerose pieghe, le cui cellule ricche di mitocondri operano un trasporto attivo di Na^+ . Il trasporto

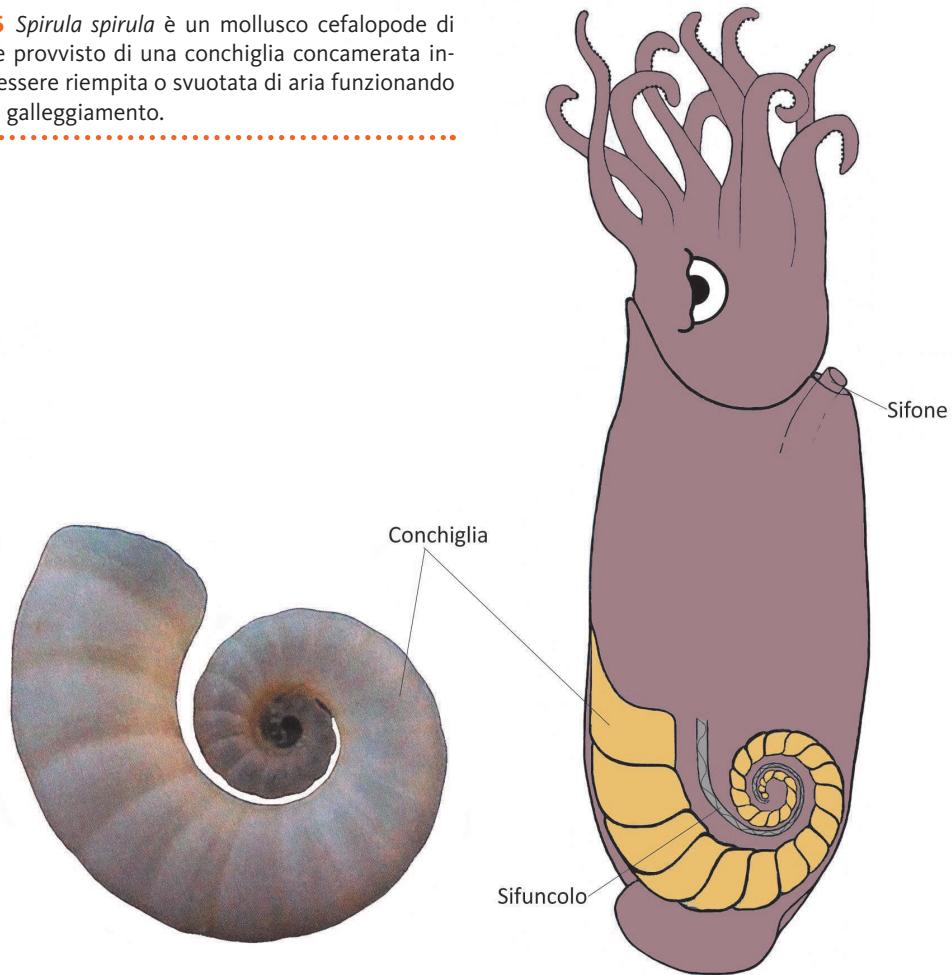
di Na^+ comporta un trasferimento di acqua dalle camerette, che si riempiono di gas rendendo l'animale più leggero.

Un altro noto cefalopode provvisto di un organo di galleggiamento rigido è la **seppia**. Circa il 10% del volume di una seppia è occupato da una struttura rigida che ha una densità compresa tra 0,57 e 0,63 g/mL, l'**osso di seppia**. Avendo il resto del corpo una densità di 1,067 g/mL, l'animale completo ha una densità di 1,026 g/mL, un valore prossimo a quello dell'acqua di mare che gli consente il galleggiamento. L'osso di seppia è costituito da un centinaio di strati lamellari di carbonato di calcio e chitina che delimitano una serie di minuscole camere, le cui pareti sono sostenute da robusti pilastri.

L'intera struttura dell'osso di seppia è rivestita da una resistente membrana, la cui superficie ventrale presenta un epitelio vascolarizzato coinvolto nella regolazione del galleggiamento. Il volume delle camerette è occupato per un terzo da un liquido di composizione simile a quella dell'acqua di mare e per due terzi da gas (prevalentemente azoto e una piccola parte di ossigeno e CO_2). La pressione dei gas è comunque sempre minore della pressione idrostatica dell'ambiente in relazione alla profondità. Il galleggiamento della seppia alle varie profondità, quindi, dipende dal rapporto tra i gas e il liquido all'interno delle camerette. Se entra liquido al loro interno la densità dell'animale aumenta mentre se entra gas la densità diminuisce.

L'entrata di gas nell'osso di seppia si realizza attraverso un processo attivo mediato da pompe ioniche localizzate nell'epitelio della regione ventrale; gli ioni presenti nel liquido delle camerette vengono trasferiti attivamente nel sangue, trascinando per osmosi un corrispondente volume di acqua. Nello stesso tempo N_2 , O_2 e CO_2 , equilibrando la pressione parziale dei fluidi corporei, diffondono pas-

FIGURA 7.6 *Spirula spirula* è un mollusco cefalopode di acque profonde provvisto di una conchiglia concamerata interna, che può essere riempita o svuotata di aria funzionando come organo di galleggiamento.



sivamente dal sangue alle camerette riducendo la densità dell'osso di seppia. La maggiore pressione osmotica dei liquidi presenti all'esterno dell'osso di seppia, in pratica, tende a estrarre acqua dalla struttura e tale estrazione viene contrastata dalla pressione idrostatica che tende a spingere l'acqua verso l'interno dell'osso. La massima capacità di estrazione dipende dal gradiente di concentrazione. Se tutti gli ioni contenuti nel liquido dell'osso di seppia venissero rimossi, il gradiente di concentrazione tra questo liquido e il sangue sarebbe circa 1,1 osmolare, un valore che corrisponde a una pressione di circa 24 atmosfere. Ciò implica che se la pressione idrostatica esterna fosse superiore a 24 atmosfere, nonostante le forze osmotiche che agiscono in direzioni opposte, il liquido sarebbe spinto all'interno delle camerette. Per la sua struttura, l'osso di seppia è in grado di tollerare pressioni fino a circa 24 atmosfere, ed è forse per questo motivo che la seppia non scende mai al di sotto dei 200 metri, evitando il rischio di rottura delle camere.

Il riempimento e lo svuotamento delle camerette dell'osso di seppia attraverso il meccanismo osmotico consente di aumentare o diminuire il peso corporeo del 4%, permettendo all'animale di compiere ampie escursioni verticali con un uso limitato dell'attività muscolare. Analogamente ad altri cefalopodi (*Spirula*, *Nautilus*), la seppia modifica la sua galleggiabilità su base giornaliera, permanendo sul fondo durante il giorno e raggiungendo gli strati più superficiali a

scopo alimentare e riproduttivo durante la notte. Dal momento che il galleggiamento diminuisce quando l'animale viene esposto alla luce e aumenta al buio, si ritiene che il meccanismo di attivazione delle pompe osmotiche possa essere regolato dal grado di luminosità.

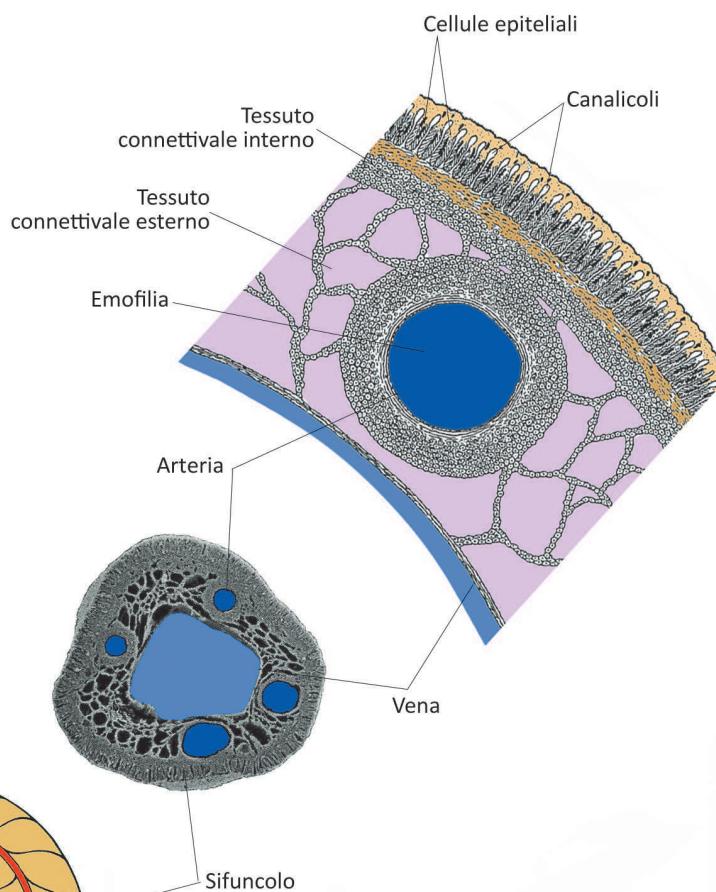
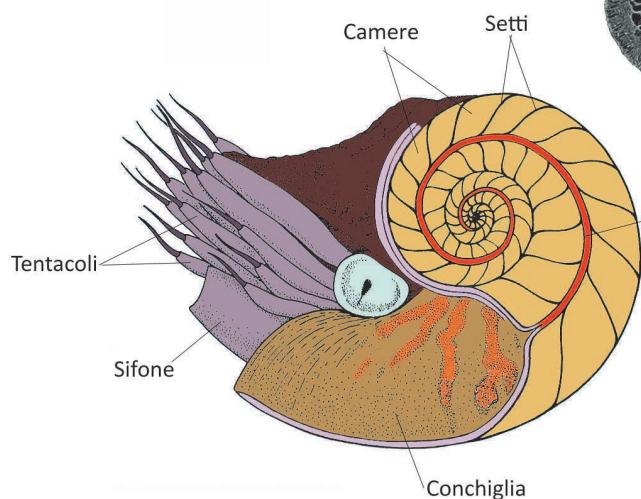
7.4.2 Camere a pareti molli

Per ridurre la propria densità e ottenere un galleggiamento passivo, diverse specie di invertebrati e molte specie di teleostei utilizzano compartimenti dilatabili pieni di un miscuglio di gas.

7.4.3 Pneumatoforo

I sifonofori, un gruppo di cnidari diffusi nei mari tropicali e subtropicali, sono costituiti da colonie di diversi tipi di polipi con funzioni diverse e reciprocamente dipendenti. Il più noto è la *Physalia physalis*, meglio nota come "caravella portoghese", che è costituita da una sacca galleggiante lunga circa 15 cm (organo pneumatoforo) a cui sono attaccate braccia lunghe fino a 30 metri, che comprendono gli individui che compongono la colonia: gastrozoidi (specializzati per l'alimentazione), gonozoidi (vi maturano gli elementi sessuali), dattilozoidi (muniti di nematocisti atti a paralizzare la preda), nectocalici (polipi natanti). Lo pneumatoforo è un involucro pieno di gas che funziona come

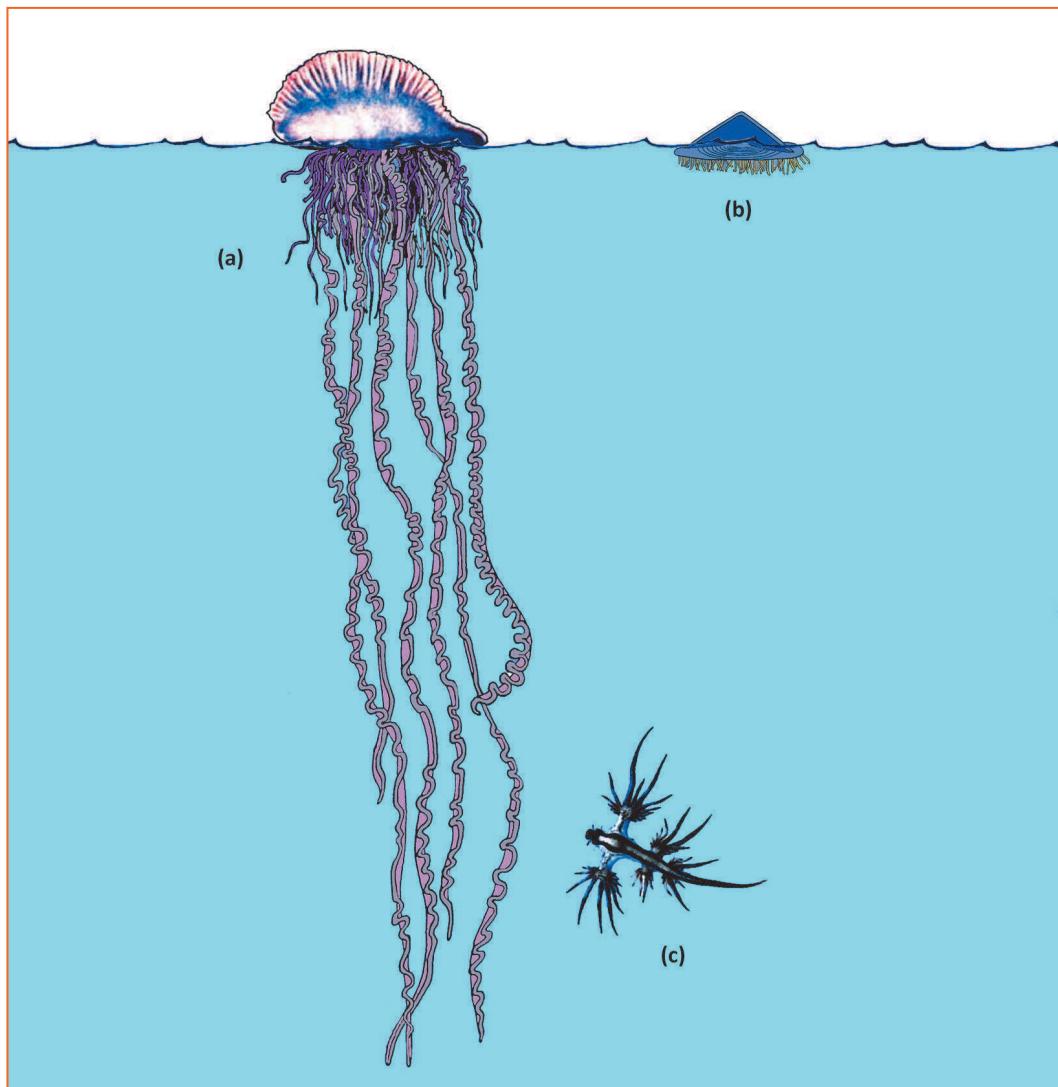
FIGURA 7.7 Il *Nautilus* è un cefalopode provvisto di una grossa conchiglia composta da numerose camere separate da setti trasversali, l'ultima delle quali è occupata dal corpo dell'animale. I setti che delimitano le camere sono attraversati da un canale, il sifuncolo, che collega i vari compartimenti ed è provvisto di un sistema vascolare e un epitelio assorbente, attraverso il quale l'acqua contenuta nelle camere può essere allontanata e sostituita dai gas. Questo meccanismo di tipo osmotico modifica la densità dell'animale permettendo spostamenti verso la superficie o verso il fondo.



una vela e fa galleggiare l'animale in superficie seguendo le correnti (Figura 7.8). La composizione del gas è piuttosto atipica perché, oltre ad azoto e piccole quantità di ossigeno, contiene fino al 15% di monossido di carbonio (CO), un gas notoriamente tossico per i mammiferi (vedi Capitolo 8), che viene prodotto da una ghiandola del gas che usa come substrato l'aminoacido serina. La *Physalia* non ha lo pneumatoforo sempre fuori dall'acqua, e spesso lo ruota e lo immerge in acqua per bagnare la propria superficie. Per compiere immersioni o sfuggire all'attacco di un predatore, la *Physalia* riduce il volume di aria all'interno dello pneumatoforo modificando la propria galleggiabilità. La presenza di CO come gas galleggiante non è esclusiva della *Physalia*. Nello pneumatoforo della *Nanomia bijuga*, il gas è composto per il 77-93% da monossido di carbonio. Un altro sifonoforo di piccole dimensioni è *Velella velella*, costituito da una colonia di vari individui che galleggia grazie a una struttura verticale a forma di vela inserita in un disco orizzontale che si fa trasportare dal vento (vedi Figura 7.8).

La base rialzata intorno alla vela è piena di gas, racchiuso in camere d'aria concentriche che hanno lo scopo di stabilizzare l'animale quando viene spinto dal vento.

Tra i sifonofori, caratterizzati da specifici organi galleggianti e da nematocisti estremamente tossiche, è sempre presente il *Glaucus atlanticus*, un mollusco nudibrancio provvisto di numerose appendici che fungono da organi respiratori e digestivi, i cerati. Il *G. atlanticus* si ciba esclusivamente di sifonofori (*Physalia physalis*, *Velella velella*), e per ridurre la propria densità e permanere in prossimità della superficie dove abbondano le prede, ingoia aria e la accumula in una struttura sacciforme disposta in corrispondenza dello stomaco (vedi Figura 7.8). Apparentemente, il *Glaucus atlanticus* è insensibile alle numerose e potenti tossine contenute nelle nematocisti dei sifonofori di cui si nutre. Una volta ingerite, le nematocisti non vengono digerite ma sono trasferite alle estremità delle numerose appendici del corpo dove, oltre alla funzione respiratoria e digestiva, fungono da organi di difesa (vedi Figura 13.21).



■ **FIGURA 7.8** I sifonofori come la *Physalia physalis* (a) e la *Velella velella* (b) possono galleggiare sulla superficie dell'acqua grazie ad un compartimento che viene riempito di gas attraverso l'attività di una specifica ghiandola. Il mollusco nudibrancio *Glaucus atlanticus* (c), che condivide lo stesso habitat, ottiene il galleggiamento per la presenza di aria che ingoia in superficie e conserva in prossimità dello stomaco.

7.4.4 Vescica natatoria

CEFALOPODI

Anche se la vescica natatoria è considerata un organo tipico dei teleostei, una struttura con funzione analoga è presente anche nell'*Ocythoe tuberculata*, un ottopode epipelagico presente nei mari di tutto il mondo (si trova anche nella baia di Napoli), che deve il suo nome a caratteristiche creste presenti sulla superficie del mantello disposte in modo da formare una sorta di reticolo. La femmina che può raggiungere anche 1 metro di lunghezza, è ovovipara e provvista di un sacco dorsale, o **vescica natatoria**, che sovrasta la massa viscerale. Questo sacco comunica attraverso un dotto con la cavità del mantello in prossimità della branchia destra, ed è fornito di terminazioni nervose e di vasi sanguigni (■ Figura 7.9). Le pareti della vescica natatoria, permanentemente espansa, sono sede di movimenti peristaltici e contengono cellule ameboidi sferiche immerse in un sottile strato di gel.

La vescica natatoria occupa la stessa regione dell'osso di seppia e, analogamente a quest'ultimo, ha un volume pari a circa il 5% del volume corporeo. In cattività, l'animale riempie la vescica di gas ogni 2-3 ore, sebbene non si conosca la natura chimica del gas e il meccanismo di riempimento. Il dotto che collega la vescica natatoria alla cavità del mantello, e quindi all'ambiente esterno, ricorda la vescica natatoria di alcuni pesci fisiostomi. Anche se non sono state identificate reti mirabili che potrebbero favorire il trasporto di gas, è probabile che questo sia secreto nella vescica dalle cellule epiteliali di rivestimento che lo prelevano dal sangue, mentre gli amebociti dispersi nello strato gelatinoso potrebbero essere responsabili del suo trasporto e accumulo all'interno della vescica.

Un'altra caratteristica dell'*Ocythoe tuberculata* è la propulsione ottenuta con più sifoni che consente un fine controllo del nuoto. Le braccia sono convertite in strutture di direzione. Un setto orizzontale (tipico dei cranchidi)

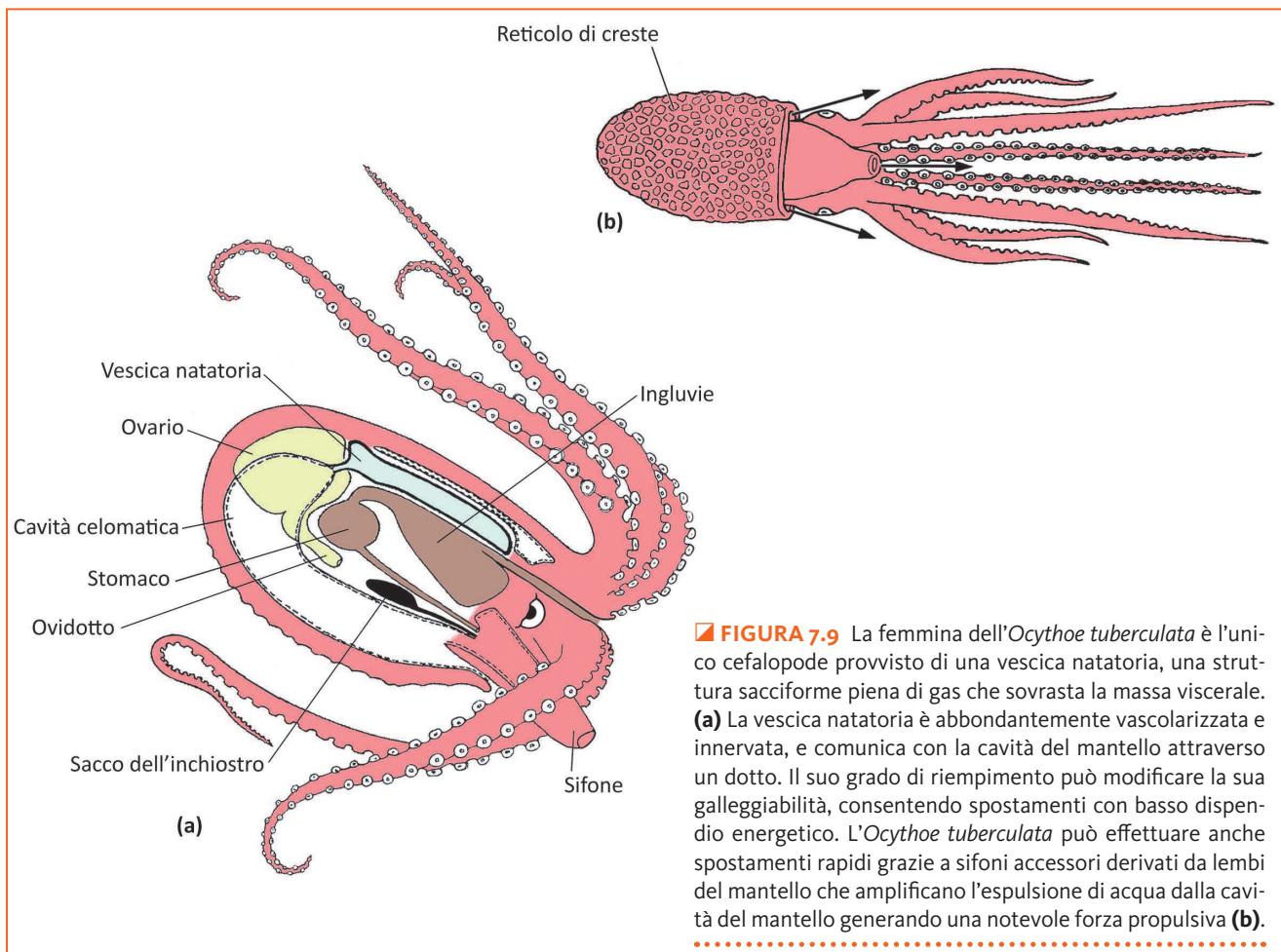


FIGURA 7.9 La femmina dell'*Ocythoe tuberculata* è l'unico cefalopode provvisto di una vescica natatoria, una struttura sacciforme piena di gas che sovrasta la massa viscerale. **(a)** La vescica natatoria è abbondantemente vascolarizzata e innervata, e comunica con la cavità del mantello attraverso un dotto. Il suo grado di riempimento può modificare la sua galleggiabilità, consentendo spostamenti con basso dispendio energetico. L'*Ocythoe tuberculata* può effettuare anche spostamenti rapidi grazie a sifoni accessori derivati da lembi del mantello che amplificano l'espulsione di acqua dalla cavità del mantello generando una notevole forza propulsiva **(b)**.

divide la cavità del mantello in una camera superiore e una inferiore, che comunicano attraverso un forame (lo spiracolo). La suddivisione dà origine a lembi dorso-laterali dell'apertura del mantello che appaiono come due sifoni accessori (vedi Figura 7.9). Questa configurazione comporta che la corrente di acqua generata durante l'espiazione, oltre che fuoriuscire attraverso il sifone ventrale, esca anche da questi sifoni accessori. Mentre il flusso di acqua che fuoriesce dal sifone centrale agisce come un timone che controlla l'imbardata, i getti laterali permettono all'animale di manovrare il beccheggio e il rollio, consentendo un controllo fine del nuoto.

L'*Ocythoe tuberculata* ha un'altra singolare caratteristica: è l'unico cefalopode ooviviparo. Conserva le uova in un lungo e convoluto ovidotto, all'interno del quale le uova si schiudono e i piccoli fuoriescono nuotando nell'acqua.

TELEOSTEI

La maggior parte dei teleostei, olostei e condrostei possiede un organo sacciforme contenente gas con funzione prevalentemente idrostatica, la **vescica natatoria**, che si forma per evaginazione dall'intestino durante lo sviluppo embrionale (Figura 7.10). Dal punto di vista evolutivo, la vescica natatoria compare nei pesci di acqua dolce come struttura accessoria per migliorare la respirazione in acque povere di ossigeno, ma nel corso dell'evoluzione

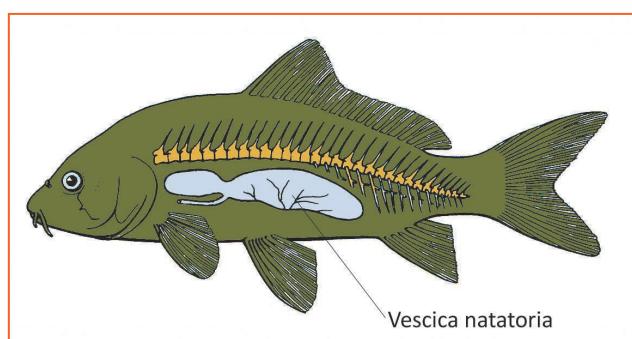


FIGURA 7.10 La vescica natatoria dei teleostei è una struttura sacciforme vascolarizzata e innervata, localizzata in una posizione centrale del corpo tra la colonna vertebrale e gli organi addomiali. La presenza di gas al suo interno conferisce all'animale un galleggiamento neutro, e la sua posizione anatomica concorre a mantenere l'animale in equilibrio.

perde questa funzione e si trasforma in un organo di galleggiamento.

Nei teleostei più primitivi (clupeiformi, ciprinoformi, anguilliformi), la connessione tra intestino e vescica natatoria persiste tramite il dotto pneumatico che funziona come la trachea dei vertebrati terrestri, e questi pesci sono denominati **fisiostomi**. Altri teleostei (perciformi, pleuronectiformi

mi) perdono la connessione durante lo sviluppo embrionale e vengono definiti **fisioclisti** (Figura 7.11). La parete della vescica natatoria è costituita da vari strati epiteliali morfologicamente diversi, in cui alcune aree sono specializzate per la liberazione dei gas e altre per il suo riassorbimento. La tunica esterna consiste di tessuto connettivo riempito di cristalli di guanina che rendono la parete della vescica altamente impermeabile ai gas. Il connettivo lasso della sottomucosa contiene numerosi vasi sanguigni e terminazioni nervose, e può contenere fibrocellule muscolari. Analogamente a quanto avviene negli alveoli polmonari dei vertebrati, la distensibilità della vescica natatoria viene facilitata dalla presenza di molecole tensioattive (*surfactant*) prodotte dalle cellule della parete interna (vedi Capitolo 8). Nei teleostei marini la vescica natatoria occupa circa il 5% del volume corporeo, mentre quella dei teleostei di acqua dolce, in relazione alla minore densità (pochi sali), ne occupa circa il 7%.

VASCULARIZZAZIONE

Funzionalmente, la vescica natatoria è provvista di una parte secerente e una riassorbente, ognuna delle quali è irrigata da un proprio letto vascolare. Il sangue arterioso arriva alla vescica natatoria dalle branchie per mezzo di vari rami dell'aorta dorsale tra cui l'arteria celiaca. Questi rami formano un letto vascolare attorno alla parete secerente e uno intorno alla parte riassorbente. Il primo dà origine a una

rete capillare in controcorrente e ai capillari della ghiandola del gas, mentre il secondo forma il sistema di riassorbimento. Dalla ghiandola del gas il sangue venoso è convogliato al fegato, mentre dalla parte riassorbente il sangue torna al cuore (vedi Figura 7.11).

SECREZIONE DI GAS

Poiché nell'acqua la pressione idrostatica aumenta di circa 1 atm ogni 10 metri di profondità, quando il pesce si immerge la pressione determina una riduzione del volume della vescica natatoria, aumentando la densità del pesce che continuerà ad affondare. Analogamente, se il pesce sale a minore profondità la vescica natatoria subirà un'espansione, riducendo la densità del pesce che continuerà a risalire. Al fine di ottenere il galleggiamento in un ampio ambito di pressioni, la vescica natatoria è in grado di liberare o allontanare i gas che sono al suo interno.

I gas contenuti nella vescica natatoria sono O₂, CO₂ e N₂, gli stessi che sono disciolti nell'acqua e nel sangue degli animali. Il contenuto di questi gas nella vescica natatoria, tuttavia, varia da specie a specie e dalla abituale profondità frequentata dalle specie. La vescica natatoria dei teleostei che vivono abitualmente a circa 900 metri contiene circa il 75% di O₂, il 20% di CO₂ e il 3% di N₂, mentre in alcune specie di ciprinidi che frequentano acque superficiali la vescica natatoria contiene solo N₂.

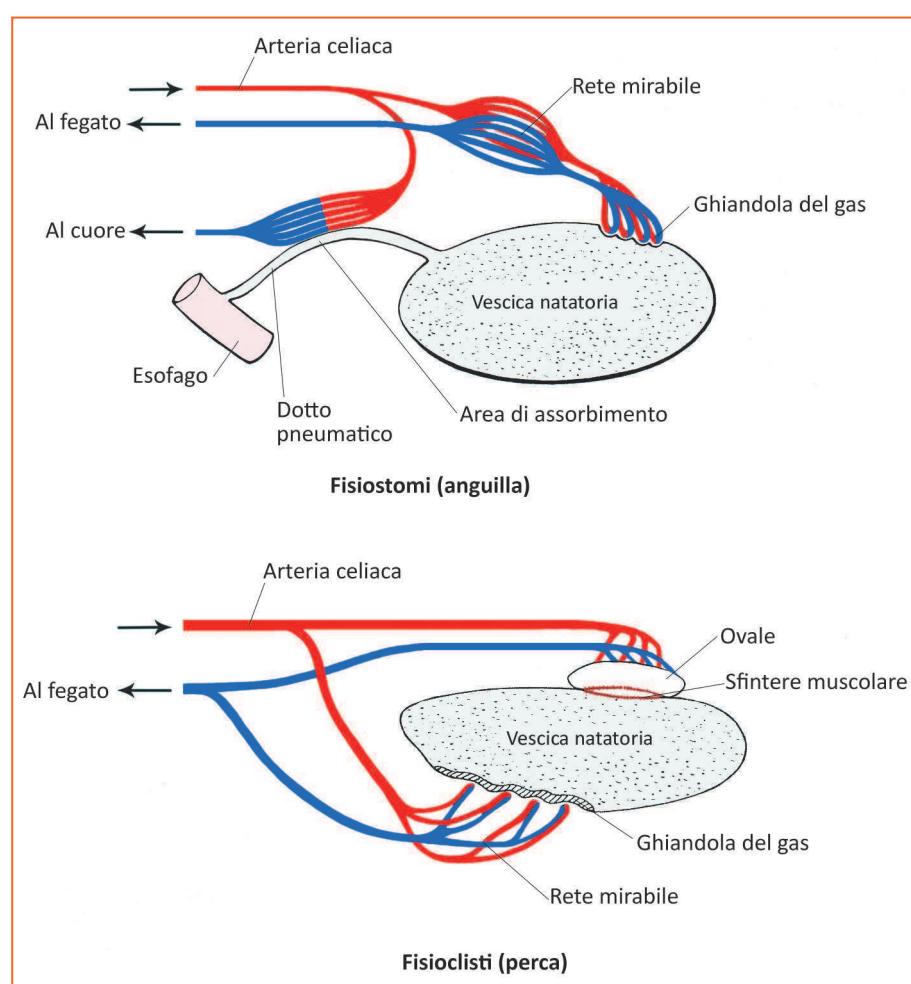


Figura 7.11 I due tipi principali di vescica natatoria. Nei fisiostomi, come l'anguilla, la vescica natatoria comunica con l'esofago attraverso il dotto pneumatico, che è convertito in un'area di riassorbimento, e gli scambi vengono favoriti da una rete mirabile bipolare. La vescica natatoria dei fisioclisti non ha alcun collegamento con l'apparato digerente. La rete mirabile è unipolare e in intimo contatto con la ghiandola del gas, mentre l'area di riassorbimento dei gas è costituita dall'ovale.



Alessandro Poli • Elena Fabbri

Fisiologia degli Animali Marini

Accedi all'**ebook** e ai **contenuti digitali** ➤ **Espandi le tue risorse** ➤ con un libro che **non pesa** e si **adatta** alle dimensioni del tuo **lettore**



All'interno del volume il **codice personale** e le istruzioni per accedere alla versione **ebook** del testo e agli ulteriori servizi. L'accesso alle risorse digitali è **gratuito** ma limitato a **18 mesi dalla attivazione del servizio**.

