

Pesci che respirano l'aria

LEO RAUNICH

Come tutti sanno i Vertebrati si dividono, dal punto di vista dell'*habitat* occupato, in Vertebrati acquatici e terrestri; quelli acquatici inoltre si distinguono in primari e secondari, nel senso che i primi, durante la loro lunga storia evolutiva, non hanno mai abbandonato l'ambiente acquatico al quale sono strettamente legati per tutte le loro funzioni vitali; mentre i secondi sono in realtà Vertebrati terrestri, che pur conservando tutte le prerogative degli Amnioti, hanno rioccupato l'ambiente acquatico quale sede della loro esistenza; esempi noti sono le Tartarughe marine viventi e gli estinti Ittiosauri e Plesiosauri fra i Rettili, i Cetacei, Pinnipedi e Sireni fra i Mammiferi.

Adattarsi a un ambiente, per un qualsiasi essere vivente, significa, in sostanza, trovarsi nelle condizioni di reperirvi tutti i mezzi di sostentamento necessari per l'esistenza. E se restringiamo qui la nostra analisi ai soli scambi gassosi fra organismo e ambiente che presiedono alla fondamentale funzione vitale della respirazione, e limitandoci a considerare solamente i Vertebrati, quelli acquatici primari possiedono organi respiratori specificamente adattati per l'assunzione dell'ossigeno dall'acqua ambiente, mentre quelli secondari restano organismi con apparato respiratorio specificamente strutturato per gli scambi gassosi con l'aria atmosferica, anche se in vari casi sono intervenuti accorgimenti particolari nell'organismo per evitare la necessità di un costante galleggiamento per gli atti respiratori aerei molto ravvicinati; tali accorgimenti consistono nella possibilità di accumulare ossigeno di riserva in tessuti o organi particolari da consumare in immersione, ovvero di ricorrere a processi energetici anaerobi. Di questi però oggi non ci occuperemo.

L'ambiente acquatico differisce fortemente da quello aereo per tutta una serie di proprietà fisiche e chimiche, e di cui brevemente ricorderemo la densità e la viscosità del-

l'acqua assai superiori a quelle dell'aria, il contenuto in O₂ al massimo di 10 cc per litro di acqua, nell'aria di 200 cc circa per litro, velocità di diffusione dell'ossigeno assai bassa nell'acqua, altissima nell'aria, e così via.

Tutti sanno che l'apparato respiratorio acquatico è dato dalle branchie, quello aereo dai polmoni, e pur essendo il funzionamento di ambedue basato su scambi gassosi che si realizzano a livello di superfici del corpo più o meno ampie e permeabili a contatto dell'ambiente esterno (in primo luogo le lamelle branchiali e gli alveoli polmonari), il loro funzionamento è assai diverso, proprio in relazione alla diversità dei due ambienti, sia come modalità di ventilazione (flusso continuo di acqua alle branchie, movimenti tidali per i polmoni), sia come resa dell'assorbimento dell'ossigeno (fino all'80% nelle branchie, non più del 25% nei polmoni), e così via. Certamente l'ambiente aereo è assai più favorevole per la respirazione che non quello acquatico, tant'è vero che se spesso è dato di constatare che organismi acquatici ricorrono per la respirazione anche all'ossigeno atmosferico, ben difficilmente si riscontra il contrario.

Se consideriamo ora, da un punto di vista assai generale, le proprietà fisiche e chimiche offerte dall'ambiente acquatico, va precisato anzitutto che le acque dei mari e oceani, che rappresentano la massima parte delle acque della Terra, possiedono proprietà molto diverse da quelle delle varie acque dolci continentali. Si può dire in generale che le condizioni chimiche e fisiche, entro i limiti imposti da latitudini, stagioni, correnti, e così via, sono piuttosto costanti e uniformi nelle acque oceaniche, senza bruschi sbalzi, e che le possibilità di ampi spostamenti delle popolazioni, anche se non illimitate, consentono la ricerca attiva delle condizioni ottimali offerte dall'ambiente. Le acque costiere, le zone di transizione dall'ambiente marino a quello dulciacquicolo (ambiente salma-

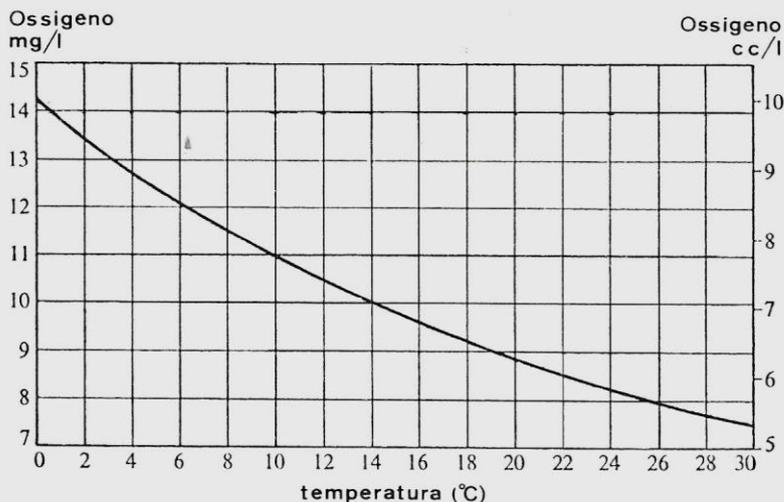


Fig. 1 - Grafico della solubilità dell'ossigeno nell'acqua a varie temperature.

stro), i mari interni, presentano invece, come noto, condizioni alquanto diverse in relazione a numerosi fattori che interagiscono variamente.

L'ambiente dulcacquicolo è invece caratterizzato da una grande variabilità dei vari parametri chimico-fisici caratterizzanti. Varia anzitutto, a seconda della costituzione geologica del terreno, la quantità di sostanze disciolte, i rapporti quantitativi fra gli ioni contenuti, e conseguentemente il pH. La temperatura mantiene una certa costanza rapportata all'andamento stagionale solo nei grandi e profondi bacini lacustri e nei corsi d'acqua maggiori, ma può presentare forti oscillazioni giornaliere e stagionali nelle acque superficiali poco profonde, stagnanti o a lento movimento.

Fondamentale per la via aerobica è la quantità di ossigeno disciolto nell'acqua, che è condizionata da fattori chimico-fisici ben definiti, come temperatura e quantità di sali disciolti. La quantità massima di ossigeno disciolto si ha in acque prossime a 0°C; con l'aumento della temperatura la quantità, a parità di tensione, decresce sensibilmente, come risulta assai bene dal grafico alla fig. 1. Come si vede, è stato posto il limite massimo di saturazione in cc 10 per litro, corrispondenti a mg. 14.3; tuttavia in condizioni particolari può essere anche maggiore (soprasaturazione) e questo si può osservare in acque particolarmente mosse e turbolente, come nei corsi d'acqua di montagna o in

mari burrascosi. Anche la salinità può influire sulla quantità di ossigeno disciolto, nel senso che nelle acque marine, a parità di condizioni fisiche, è contenuto meno ossigeno che non in quelle dolci; la tabella seguente dà qualche dato in proposito.

Tabella I

Contenuto in O₂ di acqua di salina 0‰ e 35‰ (cc per litro)

Temperatura °C	acqua salinità 0‰	acqua salinità 35‰
0	10.29	8.03
10	8.02	6.40
20	6.57	5.35

In un bacino d'acqua, popolato da un certo numero di forme viventi, la quantità di O₂ consumata deve in qualche modo essere sempre rinnovata, pena la morte per asfissia degli abitanti. L'aria si scioglie nell'acqua per un processo fisico di diffusione, nel quale le molecole di N₂ e O₂ prendono posto fra le molecole dell'acqua. Si tratta però di un processo lentissimo, del tutto insufficiente per un rinnovo adeguato dell'ossigeno consumato; per esempio, per giungere alla profondità di 5 metri in uno specchio d'acqua ferma, le molecole di ossigeno atmosferico impiegherebbero grosso modo un anno! Ma nelle raccolte d'acqua si realizzano in genere sempre

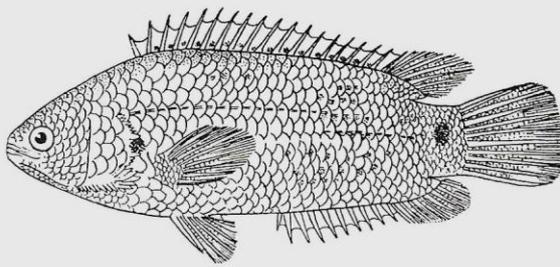


Fig. 2 - *Anabas testudineus*.

movimenti di convezione e di rimescolamento, determinate da varie cause (venti, gradienti di temperatura, correnti, ecc.) che favoriscono una loro più o meno rapida ossigenazione, come pure vi entra in gioco la produzione di O_2 attraverso il processo fotosintetico da parte dei vegetali autotrofi presenti nelle acque; nelle ore notturne però anche questi vegetali partecipano al rapido consumo dell'ossigeno disponibile. È chiaro quindi che, se nelle acque oceaniche pericoli naturali di asfissia non esistono, nelle zone costiere tidali, in fiumi e acque stagnanti, specialmente delle zone tropicali, l'ossigenazione può andare incontro a deficit pericolosi per l'esistenza stessa degli organismi aerobi, che reagiscono variamente quando l'ossigeno cade al di sotto di un certo limite; la reazione più immediata è in genere quella di cercare la superficie dell'acqua, maggiormente ossigenata, come si vede nelle larve di libellule quando il P_{O_2} è al di sotto dei 55 mm Hg, nel *Paratrygon* sp., una razza del Rio delle Amazzoni, per valori di P_{O_2} sotto i 15 mm Hg, e tanti altri. Del resto è abituale l'osservazione del pesciolino rosso, che in un vaso senza aereazione abbozza bolle d'aria in superficie.

Limitando le nostre considerazioni ai soli pesci, il loro fabbisogno di O_2 non è ovviamente un fattore costante, ma varia in relazione

alle caratteristiche fisiologiche del pesce considerato e della sua attività, strettamente correlata alla temperatura ambiente.

Gli scambi gassosi fra organismo e ambiente avvengono per diffusione attraverso una superficie; la direzione della diffusione va dal fluido a tensione gassosa più elevata a quello a tensione minore. I due fluidi in questione sono l'acqua ambientale, in cui la tensione parziale di O_2 è circa 150 mm Hg, e il sangue venoso che arriva alle branchie, in cui la tensione parziale di O_2 è molto minore; la superficie di separazione è data dal sottile epitelio e dallo spessore della parete dei capillari sanguigni delle lamelle branchiali secondarie. Il fenomeno può essere espresso con la seguente formula:

$$Q = K \frac{A \Delta P}{L}$$

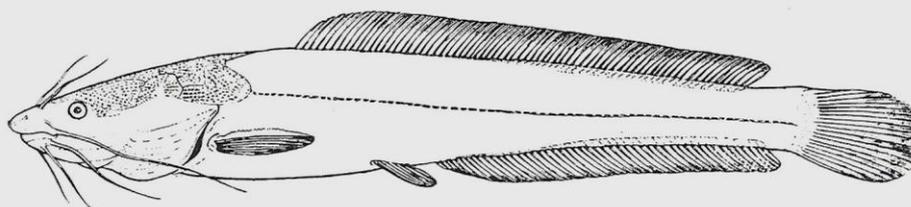
in cui:

- Q = quantità di gas
- A = area della membrana
- ΔP = differenza delle pressioni parziali
- L = spessore della membrana
- K = coefficiente di permeabilità della membrana

La quantità di O_2 che l'apparato branchiale può utilizzare arriva all'ordine dell'80 per cento e anche più; la resa della respirazione branchiale è quindi molto elevata, grazie al dispositivo «contro corrente» esistente nelle branchie (la corrente sanguigna delle branchie corre in direzione opposta a quella dell'acqua respiratoria).

Ora, come già detto, il fabbisogno in O_2 di un pesce varia a seconda della sua costituzione e se è a riposo o in attività, correlata quest'ultima alla temperatura ambiente. Per dare un'idea sulla quantità che viene consumata, nella tabella seguente sono riportati

Fig. 3 - *Clarias senegalensis*.



tati i dati sulle quantità di ossigeno (esprese in cc per chilogrammo di peso corporeo per ora) consumate dal pesce rosso (*Carassius auratus*) e dal Salmerino (*Salvelinus fontinalis*) in condizioni di riposo, secondo i dati di Fry e Hart (1948) e Graham (1949):

Tabella II
cc O₂/Kg/ora

Temperatura °C	<i>Carassius auratus</i>	<i>Salvelinus fontinalis</i>
5	8	27
10	24	59
15	50	85
20	85	140
25	140	—

Esaminando le cifre riportate nella tabella, si vede chiaramente che l'aumento di consumo dell'O₂ cresce in modo esponenziale, per cui il fabbisogno in O₂ a temperature calde è proporzionalmente assai superiore. Se a questo dato si aggiunge la diminuzione della quantità disciolta di ossigeno, specialmente se altri fattori ambientali intervengono a diminuirla vieppiù, si comprende bene che in queste condizioni si raggiunge presto una situazione critica, per cui l'ossigeno presente nell'acqua non basta più per le necessità vitali del pesce.

A completamento di quanto detto, nella tabella seguente è riportato il consumo in O₂ in ragione della temperatura, la quantità di O₂ disciolta e il volume di ventilazione delle branchie richiesto per le varie temperature, in condizioni di riposo; ossia, la quantità di acqua da portare a contatto delle branchie per la respirazione, con una utilizzazione del 75% dell'ossigeno disciolto:

Tabella III
Consumo cc O₂/Kg/ora (*Carassius*)

Temperatura	a riposo	attivo	Contenuto in O ₂ cc/litro	Volume di ventilazione richiesto litri/kg/ora
5	8	30	9.0	1.3
15	50	110	7.0	9.0
25	140	255	5.8	32
35	225	285	5.0	60

È noto che i pesci compiono movimenti respiratori ritmici, che convogliano un flusso continuo unidirezionale di acqua all'apparato branchiale tramite una doppia pompa aspirante (opercolo) e premente (bocca). Tuttavia le due pompe non sono egualmente efficienti in tutti i pesci. Nella massima parte dei pesci pelagici le due pompe sono più o meno ridotte, in quanto una sufficiente ventilazione delle branchie viene raggiunta se il pesce si sposta con una certa velocità a bocca aperta. In alcuni forti nuotatori, anzi, come ad esempio lo sgombro, ambedue le pompe addirittura mancano. Al contrario, nei pesci di fondo, dove gli spostamenti sono più o meno ridotti, ambedue le pompe devono necessariamente funzionare. Nelle raccolte limitate di acqua, quindi, il pesce deve far funzionare attivamente le pompe ventilanti; il che, dato che l'acqua è un fluido denso e viscoso, richiede una notevole energia muscolare, che va sommata al conto totale del bilancio energetico, e quindi al fabbisogno in ossigeno.

Se consideriamo ora più da vicino le condizioni di specchi d'acqua, paludi, ecc. della zona tropicale a clima caldo, le deboli escursioni termiche diurne non favoriscono correnti verticali nell'acqua, e manca quindi un rimescolamento che porti in profondità l'ossigeno atmosferico. D'altronde anche l'attività fotosintetica di piante autotrofe acquatiche è ben scarsa, data la penombra esistente al di sotto della cupola arborea ricoprente stagni e paludi della foresta tropicale. Ma certamente la causa principale della deossigenazione delle acque ferme tropicali è data dalla loro ricchezza in materiale organico, eccellente substrato per una vertiginosa moltiplicazione di microrganismi aerobi. Nelle regioni, poi, dove si alternano periodi di piogge e siccità, il pericolo è rappresentato dall'essiccamento dei relativi bacini d'acqua, e quindi la sopravvivenza è legata alla possibilità di trascorrere immersi nella melma secca il periodo di siccità, ovvero alla possibilità di uscire dal bacino pericolante e via terra cercarne altri più favorevoli. D'altro canto, nella stagione delle piogge, le acque turbinose dei torrenti e fiumi sono melmose in alto grado, e il fine materiale trasportato può depositarsi sulle delicate lamelle branchiali in tale quantità da compromettere del tutto la respirazione.

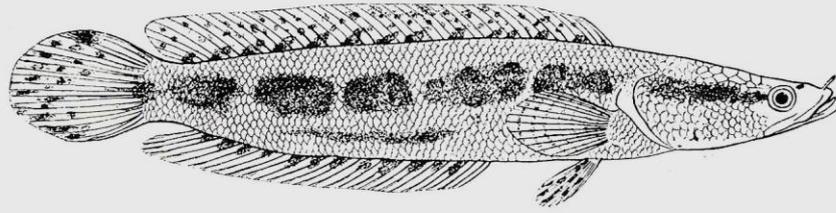


Fig. 4 - Un pesce serpente (*Ophicephalus* sp.) (da Grassé).

Meditando su questi fatti è comprensibile che nelle zone tropicali e subtropicali si siano selezionate delle strutture organiche (i cosiddetti organi respiratori accessori) che permettono ai pesci di utilizzare per la respirazione, in condizioni di emergenza, l'ossigeno atmosferico. I dispositivi sono vari e i casi descritti numerosi. Fenomeni analoghi di adattamento si possono però anche trovare in pesci marini costieri della zona di marea (ad es. Gobiidi, Blenni) sia per superare condizioni ambientali sfavorevoli, come quella di rimanere all'asciutto a bassa marea, sia per adattamenti peculiari di tutto il comportamento, come nel caso del *Periophthalmus* come vedremo più avanti.

Si deve però infine osservare che pesci con respirazione aerea non esistono solo in acque tropicali, ma qualcuno abita anche in zone temperate, e persino in montagna.

Gli organi respiratori accessori nei pesci presentano un aspetto vario e la respirazione aerea può essere facoltativa e instaurarsi solo in condizioni avverse di ossigenazione delle acque, oppure può essere obbligatoria e i pesci annegano se mantenuti forzatamente sott'acqua.

In sostanza, il problema da risolvere consiste nella creazione di uno spazio chiuso cui possa accedere l'aria, sia ampliando cavità già preesistenti, sia creando strutture nuove. La superficie respiratoria viene spesso aumentata mediante ripiegature e papille più o meno ramificate dell'epitelio, sottile e riccamente vascolarizzato. Da un punto di vista generale, gli organi respiratori accessori possono essere:

- 1) Trasformazioni varie della cavità boccale e della regione faringea;
- 2) L'intestino;
- 3) La vescica natatoria.

1) Trasformazioni varie della cavità boccale e regione faringea

Brehm (1884), nel suo capolavoro «La vita degli animali», a proposito dei Labirintidi scrive: «Già Aristotile parla di pesci delle vicinanze di Eraclea Pontica, che allorchè l'acqua dei fiumi e laghi evapora... si approfondano nella melma, e quando la superficie in-

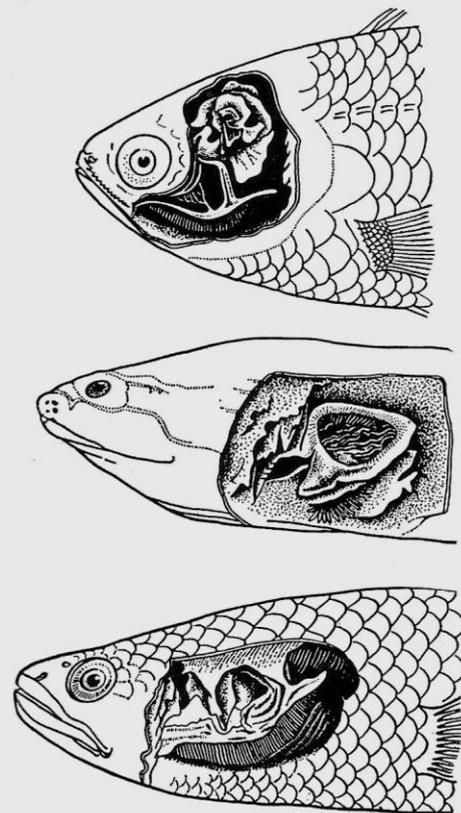
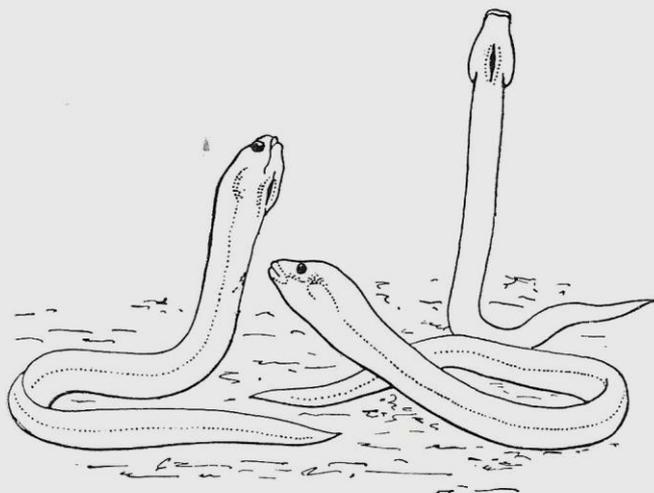


Fig. 5 - Organi respiratori epibranchiali di: (dall'alto) *Anabas*, *Amphipnous*, *Ophicephalus* (sec. Hora 1933).

Fig. 6 - Pesci del genere *Symbranchus* in vari atteggiamenti (da Grassé).



durisce, rimangono vivi in uno stato soporoso, ma si muovono vivacemente se vengono disturbati. Così pure, continuano Aristotile e Teofrasto, esistono in India pesci che abbandonano talora i fiumi e camminano sulla terra ferma come rane per cercarsi altre acque... Non vi è dubbio che i due filosofi greci vennero a conoscenza di questi fatti in occasione della spedizione di Alessandro Magno. È un dato di fatto che in India esistono pesci, che abbandonano il loro bacino d'acqua se questo si prosciuga, per cercarne un altro, via terra, ancora provvisto di acqua; se necessario si sprofondano nella melma dove possono trascorrere in letargo anche dei mesi, fino a che la stagione delle piogge non li richiami alla vita attiva».

«Si deve anzitutto ammettere che questi pesci devono essere dotati di un dispositivo speciale che manca ad altri pesci: non possiedono infatti polmoni, bensì organi che possono farne le veci, senza però poterli mai sostituire completamente. Pesci tolti dall'acqua muoiono perché le branchie si seccano. Quanto più grande è l'apertura branchiale e quanto più fine è la ramificazione delle branchie, tanto più rapida è la morte. Alcuni muoiono subito appena tolti dall'acqua, altri possono sopravvivere per molte ore; le nostre carpe possono essere trasportate via terra a grandi distanze se avvolte in panni bagnati. Orbene, quello che per le carpe è rappresentato dal panno bagnato, nei pesci labirintici

citati da Aristotile e Teofrasto sono strutture particolari situate sulle ossa faringee, riccamente ramificate e pieghettate, che con la respirazione si riempiono di acqua che gradualmente viene ceduta alle lamelle branchiali».

Uno dei più noti rappresentanti di questi pesci peculiari è il genere *Anabas* (fig. 2) o pesce arrampicatore (Fam. *Anabantidae*, s. ordine *Labirintiformes*), dell'Asia meridionale (India, Arcipelago della Sonda). Il fatto di incontrare pesci a passeggio sulla terra ferma poteva certamente a suo tempo apparire qualcosa di strabiliante; così due viaggiatori arabi che visitarono l'India alla fine del secolo IX, al loro ritorno raccontarono nientemeno che esistevano colà dei pesci che uscivano dalle acque, si dirigevano via terra alle palme di cocco, vi si arrampicavano, ne bevevano il «vino di palma» e poi ritornavano nell'acqua, se sbronzi o meno non era detto (Brehm)!

Nel caso degli Anabantidi, il labirinto è dato da un diverticolo dorsale della camera opercolare, più precisamente da una escrescenza a superficie lamellare dell'epibranchiale del 1° arco viscerale. Strutture simili a forma dendritica coralloide esistono nel genere *Clarias* (famiglia *Clariidae*, s. ordine *Siluriformes*) (fig. 3) con diverse specie, abitanti in acque tropicali dell'Asia e Africa. Nel basso Nilo, ad esempio, quando i canali riempiti dalla piena cominciano a seccarsi, si possono osservare numerosi esemplari di *Clarias lazera*

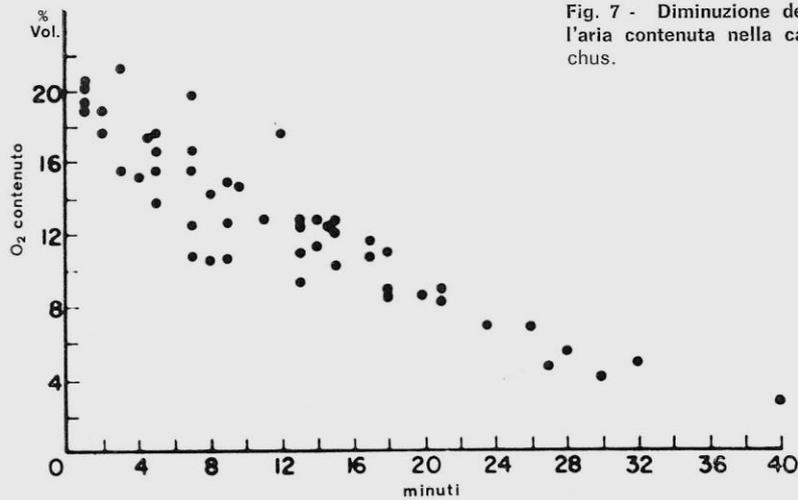


Fig. 7 - Diminuzione della concentrazione in O₂ dell'aria contenuta nella camera branchiale di *Symbranchus*.

che attraverso la melma umida emigrano anche per lunghi tratti con movimenti serpentine in cerca di altre acque. Gli organi respiratori di questi pesci sono 4 e si sviluppano dalla parte dorsale del 2° e 4° arco branchiale per lato.

Abbiamo visto l'esempio di strutture di foggia particolare inserite in espansioni della camera opercolare. In altri Teleostei si possono invece trovare diverticoli sacciformi più o meno lunghi della camera opercolare (polmoni faringei) a superficie interna liscia o variamente trabecolata o tormentata, sempre comunque riccamente vascolarizzata. Nei fiumi dell'India settentr. e Birmania vive l'*Amphipnous cuchia*, provvisto di due camere di

aria allungate che si estendono per alcuni centimetri nel corpo. Se per qualche ragione questi pesci vengono a trovarsi all'asciutto, si raggomitano in anfrattuosità del suolo, spesso a coppie avvinghiati come serpenti, in attesa che ritorni l'acqua. Possono compiere anche notevoli tragitti sul suolo con movimenti serpentine, alla ricerca di specchi d'acqua. Quando incontrano questi pesci per strada, i Butanesi li credono piovuti dal cielo. Anche nella famiglia degli *Ophicephalidae* o pesci serpente (s. ordine *Labirintiformes*), diverse specie del genere *Ophicephalus* (fig. 4) sono provviste di camere d'aria, situate dorsalmente alla cavità opercolare (fig. 5). Vivono in stagni e distese d'acqua dell'Asia e Afri-

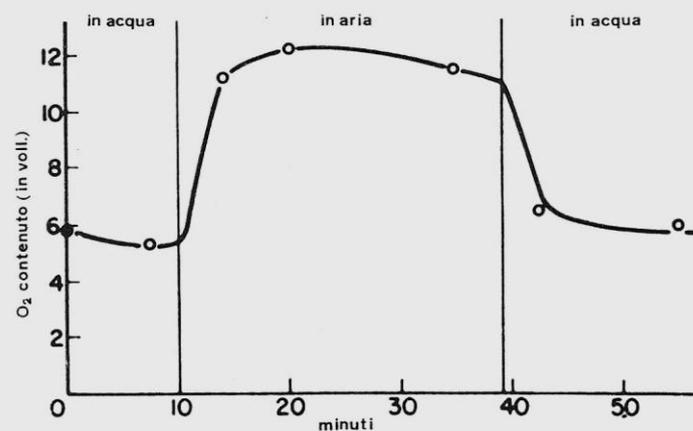


Fig. 8 - Contenuto in O₂ del sistema arterioso durante la respirazione acquatica, interrotta da una respirazione aerea, in *Symbranchus*. (sec. Johansen 1966)

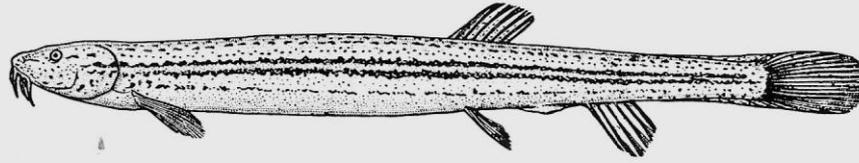


Fig. 9 - *Misgurnus fossilis* (da Grassé).

ca tropicali, possono percorrere, in caso di bisogno, notevoli tratti sul terreno, e sembra che la respirazione aerea sia per essi obbligatoria. Nel genere *Saccobranchus* (*Siluriformes*), con diverse specie, che vivono in India, le due camere d'aria, di forma tubulare, si estendono nei segmenti muscolari del tronco fino a metà circa della lunghezza del corpo, il che ha certamente la sua importanza nei processi di assunzione ed espulsione dell'aria.

In altri pesci ancora esiste una camera opercolare ampia e riccamente vascolarizzata; nell'opercolo, molle, le ossa sono regredite, e quando la cavità viene riempita d'aria, la regione si gonfia come un palloncino. Le aperture opercolari sono più o meno chiuse, e la muscolatura della regione permette movimenti di ventilazione. Ciò si osserva ad esempio nell'*Hypopomus brevirostris* dell'America meridionale, nel *Monopterus* sp. e in alcuni Gobiidi.

L'anguilla nostrana è nota per la sua capacità di sopravvivenza prolungata in ambiente aereo (tutti hanno visto dal pescivendolo le cassette contenenti le anguille vive), ed è anche capace di compiere prolungati tragitti su prati bagnati o altro substrato adatto. Nelle anguille l'opercolo chiude bene, e la cavità orale e quella opercolare sono riccamente irrorate. Tolte dall'acqua e tenute

all'aria, si osserva che l'anguilla effettua delle boccate d'aria, a intervalli variabili a seconda della temperatura, e l'aria introdotta rimane chiusa nella cavità branchiale per un certo tempo. Esami chimici di quest'aria imprigionata dimostrano una graduale diminuzione del suo contenuto di ossigeno; quando la tensione dell'ossigeno ha raggiunto il valore di circa 100 mm Hg, viene aperto l'opercolo e l'aria espulsa; subito dopo l'animale compie una nuova boccata d'aria. In ambiente aereo ha luogo anche un attivo scambio gassoso attraverso la pelle, fatto questo che sembra molto diffuso fra i pesci a respirazione aerea. A temperatura ambientale bassa (7°C) la respirazione aerea unita a quella cutanea è sufficiente per il metabolismo della anguilla; a temperature più alte non basta più, come dimostrato da alcuni esami compiuti sul sangue (bassa tensione di ossigeno nel sangue arterioso, presenza di acido lattico) che testimoniano uno stato asfittico dell'animale.

Condizioni simili a quelle che si riscontrano nell'anguilla (respirazione aerea attraverso branchie, mucosa orofaringea e cute) si osservano anche nei pesci del genere *Periophthalmus*. «I perioftalmi, comuni sulle coste dell'Africa tropicale, dell'Asia meridionale,

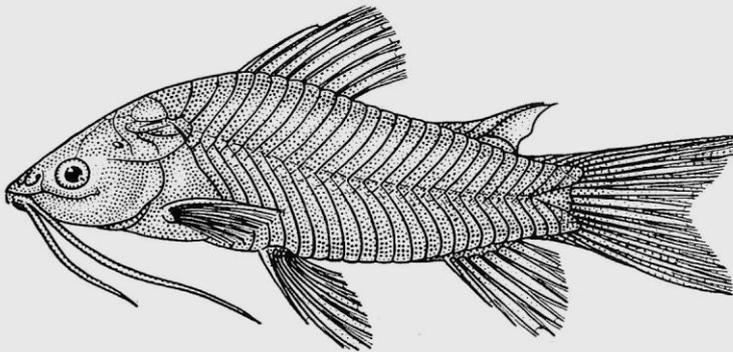
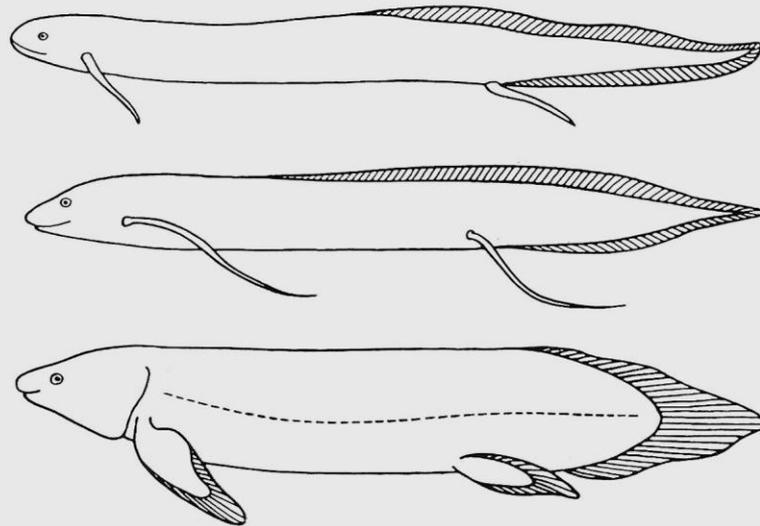


Fig. 10 - *Callichthys* sp. (da Grassé).

Fig. 11 - I tre generi di Dipnoi viventi. Dall'alto: Neoceratodus, Protopterus, Lepidosiren (da Beaumont Cassier).



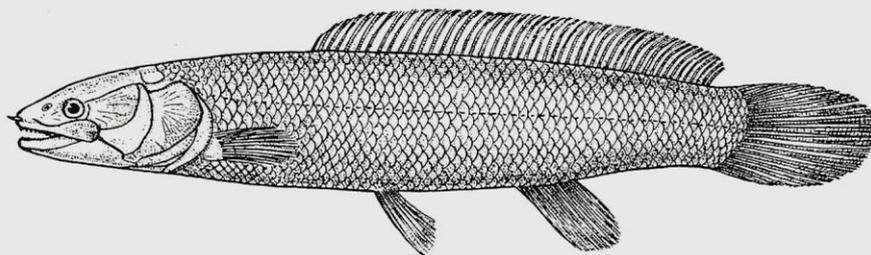
delle grandi isole dell'Oceano Indiano, abitano le spiagge lagunari e paludose, gli isolotti degli estuari dei fiumi che, a bassa marea, restano scoperti per grandi estensioni, lasciando qua e là pozzanghere d'acqua salmastra. In questo terreno molle, all'ombra delle mangrovie, i Perioftalmi escono da tane larghe quanto il loro corpo; cominciano col mettere fuori il capo appoggiandosi sulle pettorali e scrutando i dintorni; se nulla li spaventa, escono interamente e si mettono in cerca di piccoli animaletti, come Insetti e Crostacei, che formano la loro preda e che inseguono andando e venendo in tutti i sensi all'asciutto e all'aria, comportandosi interamente come veri animali terrestri...» (da Ghigi).

Il *Gillichthys mirabilis*, della famiglia dei Gobiidi, è un pesce costiero marino che può respirare aria. Quando si trova in acqua scar-

samente ossigenata, il pesce va in superficie e abbocca aria, che conserva nella cavità boccale; in pochi minuti si può osservare che i capillari della mucosa orale si dilatano assai e si ingorgano di sangue, conferendo alla parte un aspetto corrugato d'un colore rosso intenso.

Dal Messico meridionale al Brasile è frequente, nelle acque continentali, il *Symbranchus marmoratus* (fig. 6), un Teleosteo appartenente ai Simbranchiformi, che per l'aspetto cilindrico allungato somiglia molto all'anguilla. I Simbranchidi sono caratterizzati dal fatto di avere le branchie riunite ventralmente, e che sboccano all'esterno con un'unica apertura chiudibile, aperta nel mezzo della gola. Questo dispositivo permette di immagazzinare tanto acqua quanto aria nella camera branchiale. In questo pesce le branchie possono

Fig. 12 - Amia calva. (da Grassé).



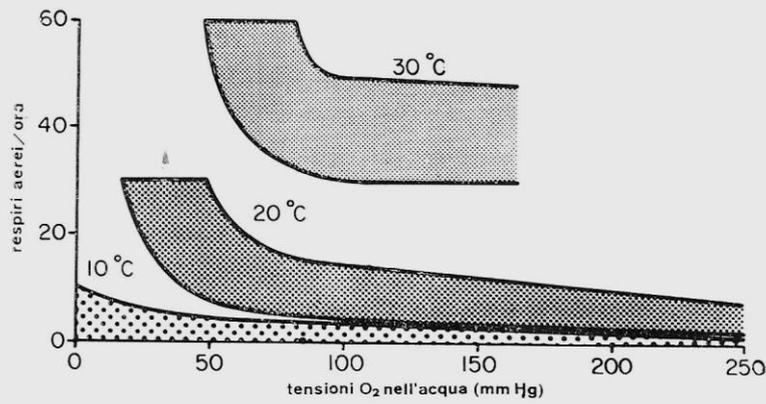
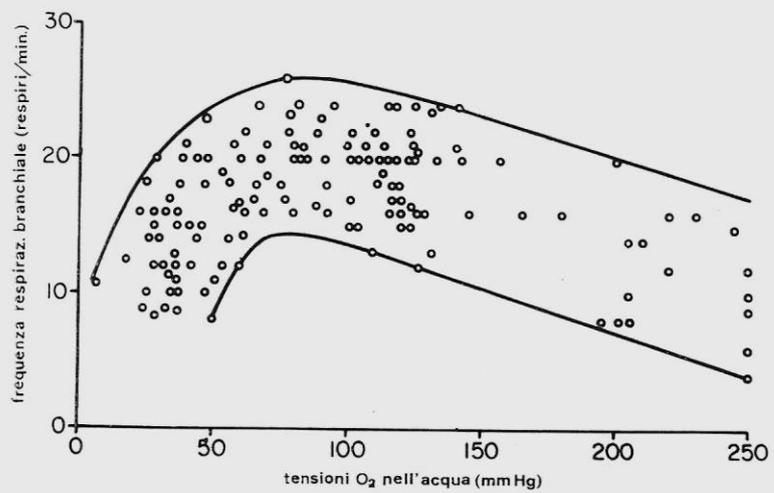


Fig. 13 - Frequenza delle respirazioni aeree e di quelle branchiali in *Amia calva* a differenti temperature (intervallo da 14°C a 26°C) in funzione della tensione in O₂ dell'acqua ambiente. (sec. Johansen et al. 1970)

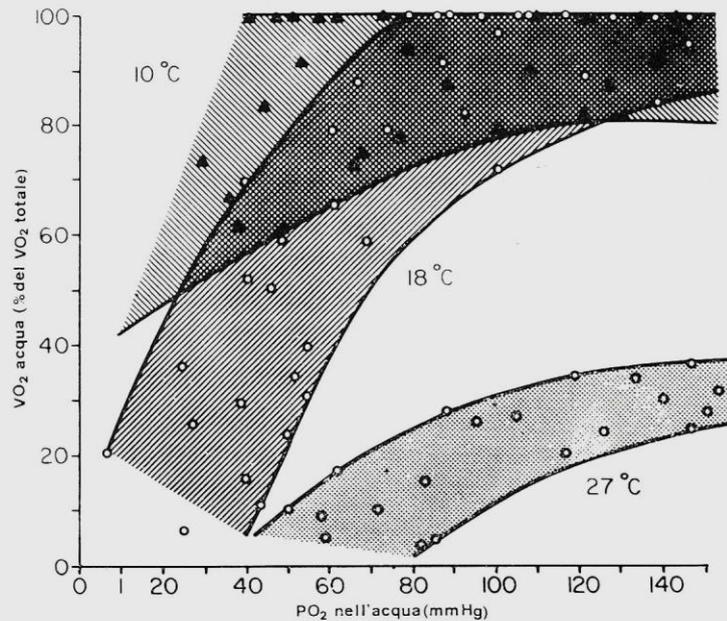


funzionare anche per gli scambi aerei perché strutturate in modo particolare (lamelle secondarie basse, una sola fila di filamenti branchiali per arco); la volta buccale inoltre è riccamente vascolarizzata. In ambiente aereo compie una boccata d'aria, che trattiene nella camera branchiale e dove l'ossigeno viene gradualmente assorbito, poi l'aria viene espulsa e sostituita con una boccata nuova. L'andamento del fenomeno si vede bene nel grafico alla fig. 7, in cui è riportato il decremento in ossigeno dell'aria della camera branchiale e il tempo relativo impiegato. È inoltre interessante notare che con la respirazione branchiale il sangue arterioso è meno ossigenato di quanto accada con la respirazione aerea, come risulta bene dal grafico alla fig. 8 che dà il contenuto in O₂ del sangue arterioso in due periodi di respirazione bran-

chiale intercalati da uno di respirazione aerea.

Il gimnoto elettrico (*Electrophorus electricus*, famiglia *Gimnotidae*) dell'America meridionale (Brasile nord-orientale, Guaiana, Venezuela), famoso per i suoi potenti organi elettrici che gli consentono un comodo elettrofishing assai redditizio, vive in acque stagnanti o debolmente correnti, sui fondi melmosi dove sta acquattato di giorno, risalendo però sovente alla superficie (ogni mezzo minuto circa) per compiere una rumorosa boccata d'aria che ne rivela la presenza. Nel Gimnoto elettrico si osserva un grado estremo di adattamento alla respirazione aerea, come del resto rivelato dalla frequenza delle salite in superficie per respirare, in quanto questa è diventata l'unica risorsa per l'ossigeno. Le sue branchie infatti sono ridotte e non fun-

Fig. 14 - Assorbimento di O_2 dall'acqua (VO_2) rispetto al totale O_2 assorbito, in relazione alla tensione di O_2 e temperatura dell'acqua ambiente.
(sec. Johansen et al. 1970)



zionanti quali organi respiratori (almeno per quanto concerne l'assunzione di ossigeno), mentre l'epitelio oro-faringeo è provvisto di numerose grosse papille riccamente vascolarizzate, mediante le quali viene assunto l'ossigeno atmosferico delle boccate d'aria. Le branchie ridotte e la cute servono invece per l'eliminazione dell'anidride carbonica. Se si impedisce a questi pesci di abboccare l'aria, essi annegano miseramente in poco tempo.

2) L'intestino

L'apparato digerente può funzionare, in alcuni pesci, come organo respiratorio accessorio, sia nel tratto gastrico che in quello intestinale. Un esempio è dato dal *Misgurnus fossilis* (fig. 9) europeo (in Italia però non esiste), di cui era noto da moltissimo tempo il comportamento particolare di salire alla superficie dell'acqua e abboccare a intervalli piccole quantità di aria, che viene spinta nell'intestino (in questi pesci è rettilineo) mediante compressione degli opercoli; il gas prima ingerito viene espulso in bollicine attraverso l'apertura anale. Un esame del gas espulso dimostra le caratteristiche dell'aria di espirazione. Ricerche effettuate recentemente con l'impiego della reazione istochimica della anidra-si carbonica farebbero pensare che anche il *Noemachilus barbatula*, che esiste anche in

Italia, sia dotato di questa capacità, che invece mancherebbe completamente nel genere *Cobitis*.

Analoghe situazioni di respirazione intestinale sono state descritte per una serie di pesci dell'America meridionale, abitanti in acque facilmente ipossiche, quali i generi *Hoplosternum* e *Callichthys* (fig. 10) (famiglia *Callichthyidae*, *Siluriformes*), e *Ancistrus* e *Plecostomus* (famiglia *Loricaridae*, *Siluriformes*).

3) La vescica natatoria

La vescica natatoria è una struttura caratteristica degli Osteitti, anche se può essere assente in singoli gruppi. Come noto, gli Osteitti (o Pesci ossei) vengono distinti in Actinopteri, di gran lunga i più numerosi e suddivisi in Condrostei, Olostei e Teleostei, e in Coanoitti, autentici fossili viventi, che comprendono i Crossopteri (di cui esiste un unico rappresentante vivente, la *Latimeria chalumnae*) e i Dipnoi, con gli unici tre generi viventi distribuiti nell'America meridionale (*Lepidosiren*) (fig. 11), in Africa (*Protopterus*) e Australia (*Neoceratodus*). I Polipterini, con i generi *Polypterus* e *Chalamoichthys*, sono pesci africani con caratteristiche di posizione sistematica piuttosto discussa, ma che oggi si propende ad avvicinare ai Condrostei

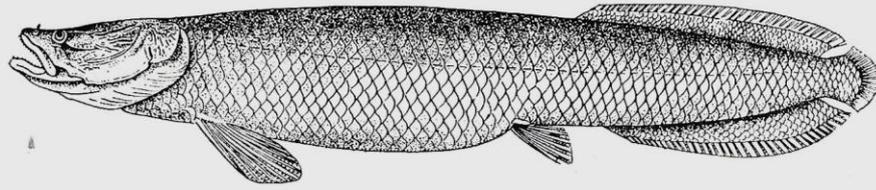


Fig. 15 - *Arapaima gigas*. (da Grassé).

per qualche somiglianza con i Paleoniscoidei, estinti.

Una struttura simile alla vescica natatoria sembra esistesse già nei primissimi Vertebrati comparsi sulla Terra, in forma di due sacche per la respirazione aerea accessoria. Nell'evoluzione successiva tale vescica natatoria primordiale avrebbe conservato la funzione respiratoria accessoria nei Coanoitti (si ricordi che dai Crossopterigi Ripidisti sembra siano derivati i Vertebrati terrestri), mentre negli Actinopterigi avrebbe gradualmente assunto la funzione di organo idrostatico, come si osserva oggi nei Condrostei e nella massima parte dei Teleostei. Tuttavia anche negli Actinopterigi, in singoli casi, essa avrebbe conservato la funzione respiratoria, come nei Polipterini, negli Olostei e in qualche rappresentante della folta schiera dei Teleostei.

Nel *Polypterus* esiste una vescica natatoria bilobata asimmetrica, a superficie interna corrugata e vascolarizzata; il dotto pneumatico relativo parte in posizione ventrale dalla faringe (come del resto anche nei Dipnoi), e ciò viene considerato una condizione primitiva. Fin che le condizioni ambientali sono buone, con acqua sufficientemente areata, il che non accade sovente, la respirazione branchiale è sufficiente; ma in condizioni di ipossia delle acque, il che è pressoché la regola, esso sopravvive solo tramite una attiva respirazione aerea.

Nei due Olostei viventi dell'America settentrionale, l'*Amia calva* (fig. 12) e il *Lepidosteus osseus* (c'è anche il gen. *Psephurus* della Cina), la vescica natatoria, la cui superficie interna è alveolata e corrugata con ricca vascolarizzazione, e che è connessa mediante un ampio dotto pneumatico con la parete dorsale del faringe, rappresenta un importante organo respiratorio accessorio. Secondo Johansen nell'*Amia calva*, che vive nelle acque dei laghi dell'America settentrionale, si osserva una netta correlazione fra temperatura e respirazione aerea nel senso che se la temperatura dell'acqua è bassa, la respirazione è quasi totalmente branchiale, ma col crescere della temperatura interviene sempre più la respirazione aerea, e questo anche se le acque sono bene ossigenate. L'apporto della respirazione aerea è quindi richiesto quando l'attività metabolica è più elevata, ossia quando il pesce è più attivo in acque calde. I grafici riportati alle figg. 13 e 14 illustrano bene il fenomeno della respirazione aerea e branchiale in relazione alla temperatura dell'acqua e la percentuale di ossigeno assunta con la respirazione branchiale.

I Teleostei, come noto, sono distinti in Fisostomi e Fisoclisti, a seconda se la vescica natatoria comunichi o meno con il faringe, e quindi con l'esterno, attraverso un dotto pneumatico. Mentre nei Fisoclisti la funzio-

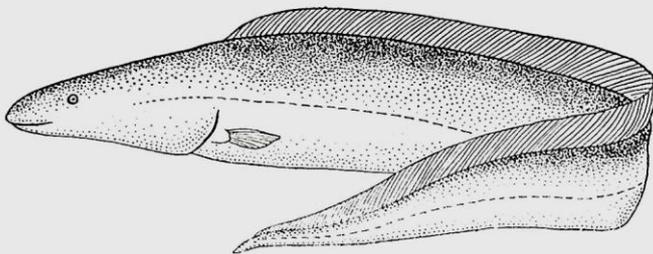


Fig. 16 - *Gymnarchus* sp. (da Grassé).

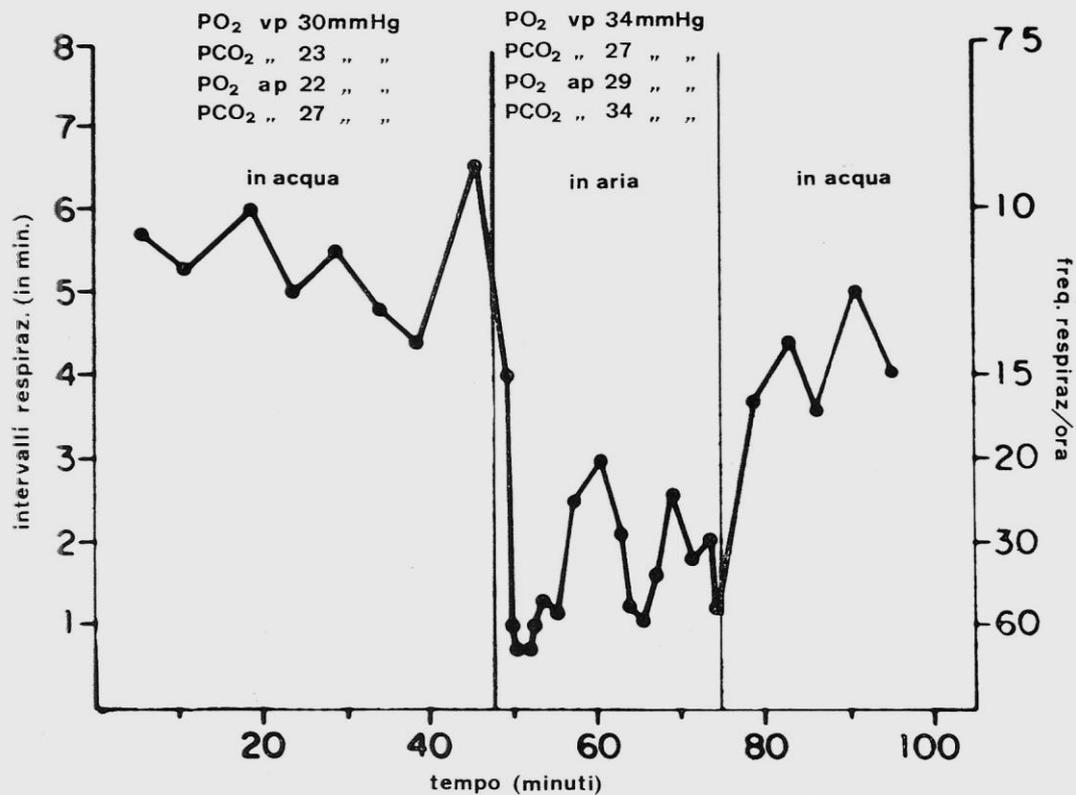


Fig. 17 - Modificazioni della frequenza delle respirazioni in acqua e in aria nel *Protopterus*, e relativi dati delle tensioni dei gas nei vasi polmonari; v.p. vena polmonare; a.p. arteria polmonare.

[sec. Johansen e Lenfant 1968].

ne della vescica natatoria è esclusivamente specializzata quale delicato organo idrostatico, accanto ad altre importanti funzioni, un eventuale ruolo respiratorio può entrare in considerazione solo per i Fisostomi; e infatti si conoscono diversi esempi di respirazione accessoria aerea tramite la vescica natatoria, come ad esempio i sudamericani *Erythrinus* (famiglia Caracidi) e *Arapaima gigas* (fig. 15) (famiglia Osteoglossi), il *Gymnarchus niloticus* (fig. 16) (ordine Mormiridi, fam. Gimnarchidi) africano, e altri. Nel caso dell'*Arapaima*, il ben noto gigante fra i pesci d'acqua dolce, la respirazione aerea è obbligatoria e il pesce muore rapidamente se gli viene precluso l'accesso all'aria.

I Dipnoi vengono distinti in Monopneumoni (il *Neoceratodus forsteri*, australiano) e Dipneumoni (i generi *Protopterus*, africano, e *Lepidosiren*, sudamericano), a seconda se i sacchi polmonari siano uno o due. La struttura di questi sacchi, specialmente quello del *Protopterus* è chiaramente polmonare e ri-

corda assai da vicino, anche dal punto di vista ultrastrutturale (De Groot et al., 1960), quella dei polmoni degli Anfibi, essendo la superficie interna modellata da sepimenti e solchi di dimensioni progressivamente minori, che portano a numerose tasche alveolari riccamente vascolarizzate. Nel *Neoceratodus* la respirazione branchiale è indispensabile e quella polmonare entra in funzione accessoriamente in condizioni di carenza di ossigeno; in *Lepidosiren* e *Protopterus*, invece, la respirazione aerea è obbligatoria e il pesce soccombe se questa è impedita.

Il *Protopterus* era probabilmente noto sin dall'antichità, anche se solo nel secolo scorso è stata riconosciuta la sua capacità alla doppia respirazione, e sulle barche che discendevano il Nilo col loro carico di merci, venivano trasportati spesso anche misteriosi bloc-

chi cubici di terra dura e secca. Se un forestiero perplesso chiedeva spiegazioni in proposito, i barcaiuoli, previo congruo rimborso in denaro, spaccavano con una zappa in due metà il blocco, rivelando così una cavità nel suo interno in cui stava acquattato un pesce anguilliforme di colore scuro, vivo ma inerte, acciambellato su se stesso, col muso rivolto in alto in corrispondenza di un foro nello strato di terra. Si trattava appunto di Prototteri, in fase di estivazione, contenuti nella cavità da essi stessi scavata nella melma della riva dei corsi d'acqua e stagni in via di prosciugamento.

Nel *Protopterus*, come anche in *Lepidosiren*, la superficie branchiale è ridotta e la respirazione aerea obbligatoria. Quando un Protottero viene tolto dall'acqua inizia subito la respirazione aerea e non mostra alcun segno di reazioni aberranti del comportamento. In acqua compie circa 10-15 respirazioni l'ora, in aria da 25 a 60 circa. Questi fenomeni sono riassunti in forma grafica nella fig. 17 in cui sono anche riportati i dati sopra le tensioni parziali di ossigeno e CO₂ nelle arterie e vene polmonari.

Resta ancora da esaminare come il letto vascolare dell'organo respiratorio aereo sia inserito nel circolo generale del pesce. Semplificando al massimo, nel circolo semplice completo di un pesce in generale, il sangue venoso viene spinto dal cuore nei vasi branchiali dove si ossigena; da qui passa nel sistema arterioso che lo distribuisce a tutti gli organi, e il sangue ridotto refluo da questi ritorna al cuore tramite il sistema venoso.

Secondo Johansen, gli organi aerei situati nella testa, ossia mucosa faringea e opercolare respiratoria, con camere aeree derivate, sono vascolarizzate da rami afferenti di vasi branchiali, e la loro circolazione è inserita «in parallelo» con quella branchiale. I vasi efferenti degli organi aerei possono però sboccare: 1) nel sistema venoso, come nel caso del *Monopterus*, *Ophicephalus*, *Electrophorus*, *Amphipnous*, *Periophthalmus*, *Anabas*, oppure 2) nel sistema arterioso branchiale efferente, ossia nel circolo arterioso, come in *Clarias*, *Saccobranchnus*, *Symbranchus* e *Hypopomus*.

Nel caso che il tratto intestinale funzioni da organo respiratorio aereo, è chiaro che il sangue refluo dall'intestino sbocca comun-

que nel sistema venoso, che quindi a valle conterrà sangue parzialmente ossigenato. Gli esempi sono dati dai generi *Misgurnus*, *Hoplosternum*, *Plecostomus*, *Ancistrus*.

Nel caso che la vescica natatoria sia respiratoria, il sangue afferente può provenire dall'aorta, e quello efferente sboccare direttamente nell'atrio; ciò si riscontra per es. nel *Gymnarchus niloticus*.

Nel caso del *Polypterus*, *Amia* e *Lepidosteus*, i vasi afferenti alla vescica derivano dall'ultimo arco arterioso (il 6°), mentre quelli efferenti sboccano nel sistema venoso. Come si vede, è una disposizione che poi si ritrova nei Dipnoi, in cui però i vasi efferenti sboccano nella parte sinistra dell'atrio del cuore, in cui esiste una sepimentazione longitudinale che consente due differenti correnti di sangue.

(Lezione di Anatomia comparata tenuta il 23 febbraio 1979 presso l'Università di Ferrara).

BIBLIOGRAFIA

- DE GROODT M., LAGASSE A., SEBRUYNS M.: *Elektronenmikroskopische Morphologie der Lungenalveolen des Protopterus und Amblystoma*. Proc. 4. Intern. Conf. Electron. Microscopy, Berlin, 1958, I., 418-421. Springer, Berlin.
- FRY F. E. J., HART J. S.: *The relation of temperature to oxygen consumption in the Gold fish*. Biol. Bull., 94, 66-77 (1948).
- GRAHAM J. M.: *Some effects of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of the speckled trout*, *Salvelinus fontinalis*. Canad. J. Res. D., 27, 270-288 (1949).
- HUGHES G. M.: *Comparative Physiology of Vertebrate respiration*. Heinemann, London, 1969.
- JOHANSEN K.: *Airbreathing in the Teleost Symbranchus marmoratus*. Comp. Biochem. Physiol., 18, 383-395, 1966.
- JOHANSEN K.: *Air breathing in fishes*, in: HOAR W. S., RANDALL D. J.: *Fish Physiology*, IV, 361-441, Academic Press, New York e London, 1970.
- JOHANSEN K., LENFANT C.: *Respiration in the african Lungfish*. II. Control breathing. J. Exp. Biol., 49, 453-468, 1968.
- JOHANSEN K., HANSON D., LENFANT C. (1970): *Respiration in a primitive air breather*, *Amia calva*. (Cit. sec. JOHANSEN, 1970).
- STEEN J. B.: *Comparative Physiology of respiratory mechanisms*. Academic Press, London, N. York, 1971.

L'Autore:

Leo Raunich, professore di Embriologia, Istituto di Zoologia dell'Università di Bologna.