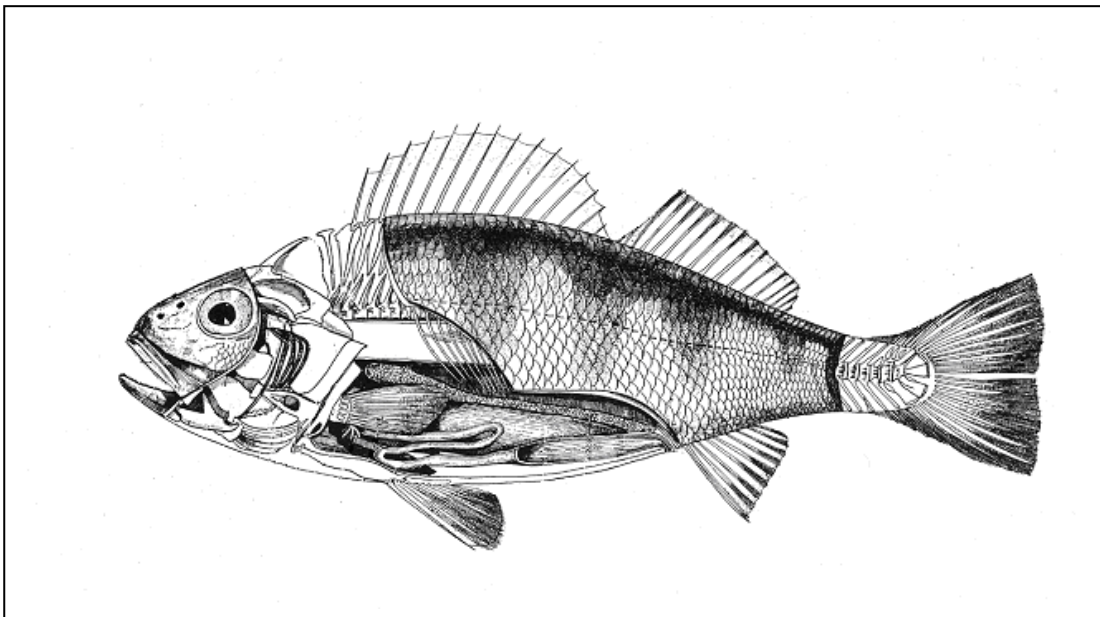


BIOLOGIA E SISTEMATICA DEI PESCI



Dispense

(Versione provvisoria per uso interno)

1. Introduzione
2. Origini e filogenesi
3. Biodiversità
 - 3.1 Associazioni di specie
4. Adattamenti generali: forma del corpo e locomozione
5. Il branco: struttura e funzioni
6. Il sistema sensoriale
 - 6.1 La visione
 - 6.2 Il sistema acustico sensoriale
 - 6.3 L'olfatto e il gusto
 - 6.4 L'elettroreazione dei selaci
7. Alimentazione e comportamento trofico
 - 7.1 Adattamenti morfologici
 - 7.1.1 Organi di senso
 - 7.1.2 Forma e struttura della bocca
 - 7.1.3 Dentatura
 - 7.1.4 Funzione delle branchie per la cattura del cibo
 - 7.1.5 Forma e dimensione dello stomaco e dell'intestino
 - 7.2 Adattamenti comportamentali
 - 7.2.1 Categorie trofiche o strategie alimentari
 - 7.2.2 Variazioni della dieta durante la crescita
8. Cicli biologici
 - 8.1 Riproduzione
 - 8.1.1 Fecondità e dimensioni delle uova
 - 8.1.2 Periodi riproduttivi
 - 8.1.3 Aree riproduttive e di nursery
 - 8.1.4 Ermafroditismo
 - 8.2 Accrescimento e mortalità
 - 8.3 Migrazioni
9. Sistematica dei pesci del Mediterraneo
 - 9.1 Generalità
 - 9.2 Le chiavi dicotomiche
 - 9.3 Cenni sulle principali specie mediterranee
 - 9.3.1 Pesci cartilaginei
 - 9.3.2 Pesci ossei

Testi per ulteriori approfondimenti

1. INTRODUZIONE

Gli oceani sono attualmente abitati da circa 14.500 specie di pesci appartenenti a 3 classi: Agnata (lamprede e mixine), **Chondroichthyes** (squali, razze e chimere) e **Osteichthyes**. Quest'ultima classe è divisa nelle sottoclassi **Actinopterygii** (pesci ossei) e **Sarcopterygii**, con due specie di celacanti.

Oltre il 90% delle specie descritte di pesci appartengono agli Actinopterygii (13.500 specie), mentre i condroitti sono presenti con circa 950 specie, 400 specie di squali, 500 di batoidei (razze e pesci violino) e 40 di chimere. Gli agnati costituiscono un gruppo assai ristretto di specie (45).

I pesci ossei sono quindi, per numero di specie, il taxa dominante. Sono distribuiti a tutte le latitudini e le profondità, dalle acque salmastre e costiere fino a quelle abissali, evidenziando un'ampissima varietà di adattamenti differenti a livello anatomico, fisiologico, ecologico e comportamentale.

In mare la fauna ittica fa parte del **Necton** e cioè di quelle specie animali in grado di compiere movimenti indipendenti dai movimenti delle masse d'acqua ed in particolare ampi spostamenti orizzontali. Il necton può essere poi suddiviso in categorie funzionali in base alla posizione assunta nella colonna d'acqua e quindi allo stile di vita. Si riconoscono quindi specie bentoniche, che vivono cioè in corrispondenza del fondo, specie demersali o nectobentoniche, che vivono per lo più negli strati d'acqua prossimi al fondo e infine specie pelagiche che si muovono attivamente nella colonna d'acqua.

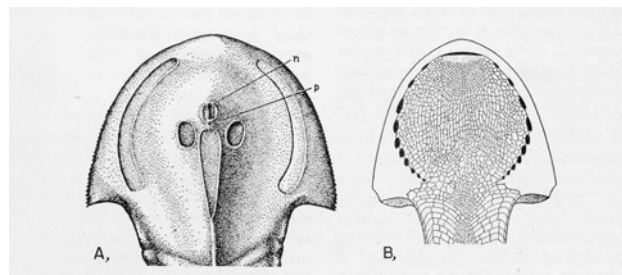
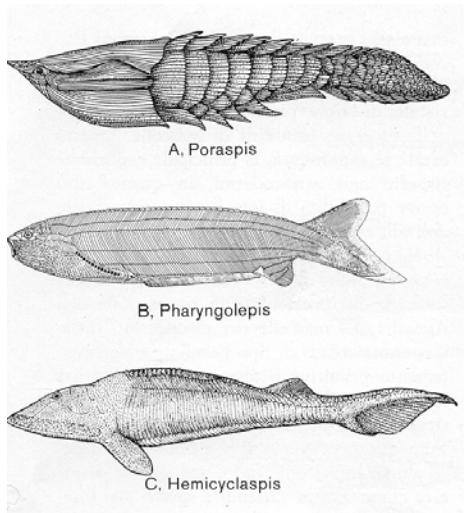
Molte specie hanno inoltre una grande importanza come fonti di cibo per l'uomo e sono soggette a pesca intensiva.

2. ORIGINI E FILOGENESI

L'attuale biodiversità della fauna ittica è il risultato di una lunga storia evolutiva iniziata oltre 500 milioni di anni fa, che ha visto la comparsa e l'estinzione di gruppi differenti di pesci fino all'affermazione come gruppo dominante degli attuali pesci ossei, i **Teleostei** (vedi fig. pagina seguente).

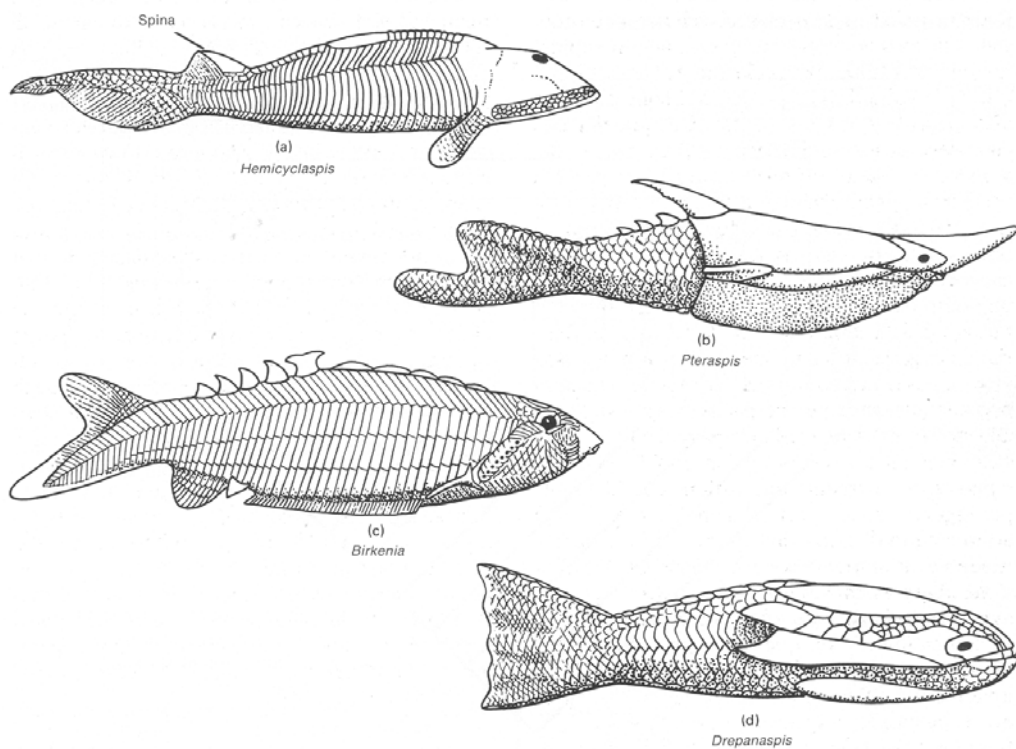
I primi pesci e quindi i primi vertebrati, noti come **Ostracodermi**, comparvero e si diversificarono, soprattutto nelle acque dolci, in un arco di tempo compreso tra il Cambriano (510 milioni di anni fa) e il Devoniano (350 milioni di anni fa). Gli Ostracodermi non possedevano mandibole (agnati) e il loro corpo, di piccole dimensioni e generalmente appiattito, era coperto da placche ossee. La coda era generalmente **eterocerca**, rivolta cioè verso l'alto e veniva utilizzata per compiere brevi spostamenti sul fondo. Avevano un occhio mediano (**organo pineale**) sulla sommità della testa che consentiva loro di vedere anche sopra la propria testa oltre che ai lati.

Non avevano appendici pari, ma in alcuni di essi delle pliche particolari dietro il capo svolgevano una funzione paragonabile a quella delle pinne pettorali dei pesci attuali. L'assenza di mascelle impediva a questi organismi di nutrirsi per predazione attiva. In diverse specie la regione cefalica si presentava molto larga, occupata per gran parte da tasche branchiali la cui funzione era anche quella di organi filtratori oltre che respiratori. Erano organismi bentonici e filtratori con ridotte capacità di nuoto.



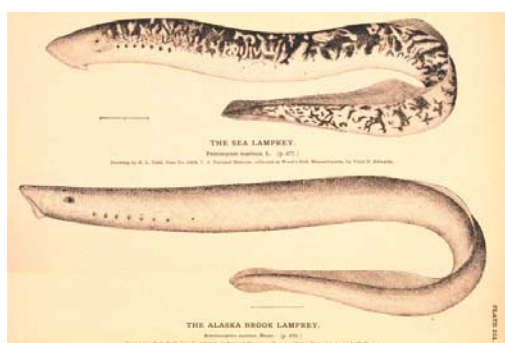
Ostracodermi fossili e regione cefalica di *Cephalaspis* spp. (da A.S. Romer: *Anatomia comparata dei vertebrati*, Piccin edit. Padova, 1978.)

Nei reperti fossili sono stati identificati due principali gruppi di Ostracodermi: **Pteraspidi**, che vissero fino alla fine del Devoniano (380 milioni anni fa), caratterizzati prevalentemente da coda ipocerca, da due aperture nasali e da placche ossee articolate sul cranio e la porzione anteriore del tronco ad accrescimento continuo; **Cefalaspidi**, dal tardo Devoniano al Mississipiano (380-345 milioni di anni fa) con coda eterocerca, 1 apertura nasale e uno scudo cefalico anteriore, privo di suture sulla superficie dorsale, che non si accresceva durante il ciclo vitale. E' probabile che i Cefalaspidi trascorressero buona parte della loro vita in fase larvale nuda, priva di ossa dermiche, e che alla metamorfosi si formasse lo scudo cefalico e il resto dell'armatura ossea senza ulteriore accrescimento.



Ostracodermi Pterspidi (a, c) e Cefalaspidi (b, d). Da Pough, Heiser, McFarland. *Biologia evolutiva e comparata dei vertebrati*. Casa Edit. Ambrosiana, Milano.

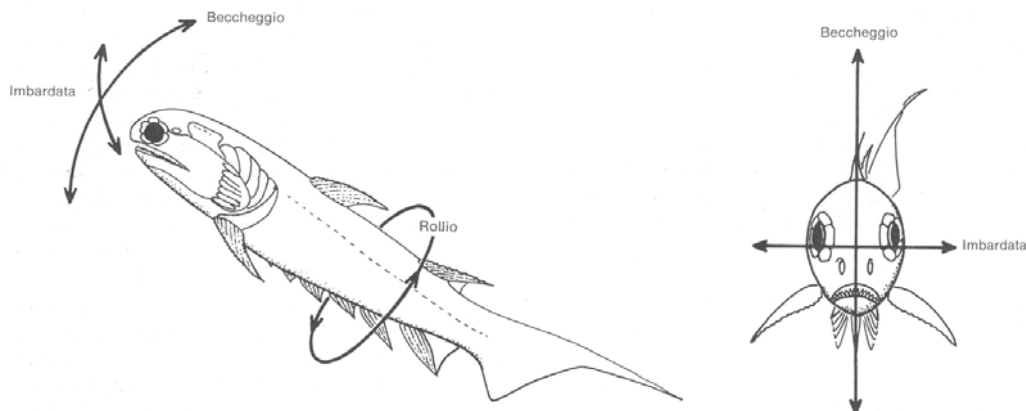
I discendenti degli ostracodermi sono le attuali lamprede e missine, presenti con circa una quarantina di specie, che, però appaiono fortemente dissimili dai loro predecessori. La lampreda ad esempio ha corpo molle, sprovvisto di scaglie e di pinne pari. Lo scheletro dermico è scomparso e quello interno è cartilagineo. Gli adulti sono predatori e non più filtratori e, attraverso la bocca circolare a forma di ventosa e di una struttura ruvida simile ad una lingua munita di denti, parassitano i teleostei succhiandone il sangue. La larva della lampreda (**ammocete**) ha conservato però lo stile di vita dei predecessori ostracodermi alimentandosi per filtrazione.



Lamprede, a destra due specie presenti in nord atlantico, a sinistra la bocca a forma di ventosa

Fossili di pesci muniti di mascelle già sviluppate si incontrano improvvisamente nelle rocce del Siluriano (410 milioni di anni fa). Lo sviluppo delle mascelle è considerato come, probabilmente, il più grande di tutti gli avanzamenti nella storia dei Vertebrati perché determinò una rivoluzione nel modo di vita dei pesci primitivi. La presenza di mascelle attorno alla bocca, mosse da muscoli e munite di denti, consente ad un organismo di afferrare saldamente gli oggetti e di ridurli a dimensioni adatte per essere ingoiate. L'alimentazione per filtrazione venne quindi abbandonata per passare a meccanismi di predazione attiva verso organismi di dimensioni maggiori. Ciò portò anche ad un aumento delle dimensioni del corpo, alcuni di questi pesci raggiunsero lunghezze di diversi metri, e ad un miglioramento dell'efficienza nel nuoto, anche attraverso lo sviluppo di pinne.

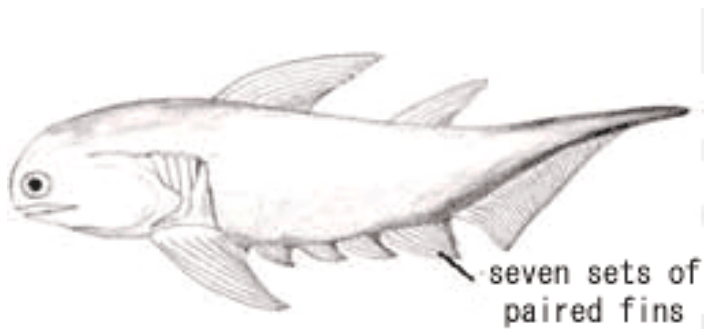
L'impiego delle mascelle per afferrare una preda necessita della capacità di muoversi con precisione nell'acqua e cioè uno spazio tridimensionale. Per fare ciò è necessario contrastare la tendenza che ha il corpo in movimento a beccheggiare verso l'alto e il basso, rotare attorno al proprio asse corporeo (rollio) e oscillare verso destra e sinistra (imbardata). Le pinne, che comparvero nei primi pesci **Gnatostomi** (pesci con mandibole) avevano la funzione di stabilizzare il nuoto, opponendosi ai movimenti involontari del corpo.



Orientamento del beccheggio, dell'imbardata e del rollio e pinne che si oppongono a questi movimenti in un Acantode. Da Pough, Heiser, McFarland. *Biologia evolutiva e comparata dei vertebrati*. Casa Edit. Ambrosiana, Milano.

I primi pesci con mandibole, gli **Acantodi** (Classe Acanthoda) o squali spinosi, comparvero nel tardo Siluriano (410 milioni di anni fa) e si estinsero alla fine del Permiano (250 milioni di anni fa). Questo gruppo comprendeva sia specie con mascelle munite di denti, predatori attivi, che specie con mascelle senza denti ma con branchiospine sviluppate che, probabilmente, si alimentavano per filtrazione. Possedevano coda eterocerca, grandi occhi posti in posizione anteriore sul capo e spine prominenti sul bordo delle pinne pari. Un'altra delle loro caratteristiche era l'endocranio ossificato e la presenza di ossi dermici sul capo. Gli Acantodi, a differenza degli agnati e dei Placodermi, loro contemporanei, erano per lo più attivi nuotatori.

I legami evolutivi degli Acantodi con gli altri gruppi di pesci sono tuttora discussi. Alcuni autori li considerano come un ordine dei Placodermi, altri come una classe a parte o anche come appartenenti alla classe degli Osteichthyes. E' comunque opinione diffusa che gli Acantodi e i pesci moderni siano evolutivamente legati, potrebbero infatti condividere un antenato comune oppure i pesci attuali potrebbero essere derivati da un antenato acantode.



Acantode

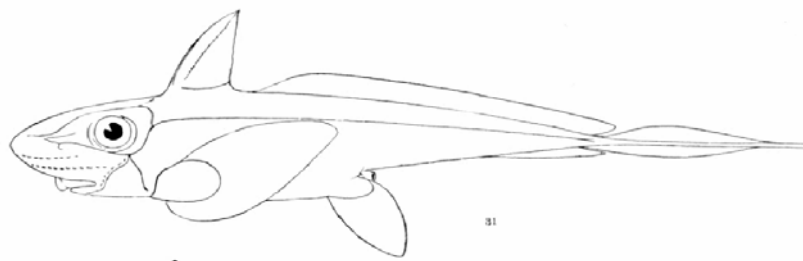
I **Placodermi**, un altro grande gruppo di pesci con mascelle, comparvero circa 395 milioni di anni fa, all'inizio del Devoniano e si estinsero circa 50 milioni di anni dopo alla fine del Devoniano. Erano pesci per lo più di modeste dimensioni, anche se una specie, *Dunkleosteus*, raggiungeva i 10 m di lunghezza, coperti di placche ossee sulla testa e la parte anteriore del corpo. Alcune delle specie conosciute conducevano vita bentonica sul fondo e avevano forma del corpo appiattita, altre avevano il corpo allungato e coda squaliforme e probabilmente conducevano vita pelagica. La mascella superiore era tipicamente fusa con il cranio e un'articolazione univa le placche ossee poste sul capo con quelle del tronco. Una connessione mobile tra le vertebre anteriori e il cranio permetteva il sollevamento della testata fine di ottenere una maggiore apertura della cavità boccale. Altre caratteristiche di questi pesci erano la pinna caudale generalmente eterocerca e la presenza di pinne pettorali e pelviche. Da un punto di vista sistematico i Placodermi vengono generalmente considerati come appartenenti ad una classe a parte di pesci gnatostomi anche se alcuni autori li includono nei Condroitti o li ritengono progenitori di questi ultimi.



Placodermi

I reperti più antichi di **pesci cartilaginei (Condroitti o Selaci)**, chimere (**Olocephali**) squali e razze (**Elasmobranchii**), risalgono a 370 milioni di anni fa nel corso del Devoniano.

Gli Olocefali si caratterizzano per uno scheletro cartilagineo in cui persiste la notocorda. Gli archi branchiali sono posti sotto il neurocranio e le branchie sono coperte da un opercolo. Le forme estinte, conosciute come Brachiodonti, presentavano forme bizzarre e una delle caratteristiche peculiari era la dentizione di tipo squaliforme (denti appuntiti organizzati in file) considerata, per gli olocefali, un carattere ancestrale.



Olocefali: *Chimera monstrosa*, l'unica specie presente in Mediterraneo

I progenitori delle attuali razze, torpedini e pesci violino, che hanno sviluppato una forma del corpo appiattita, per lo sviluppo consistente delle pinne pettorali, sono comparsi in una fase avanzata dell'evoluzione degli elasmobranchi, durante il Cretaceo.

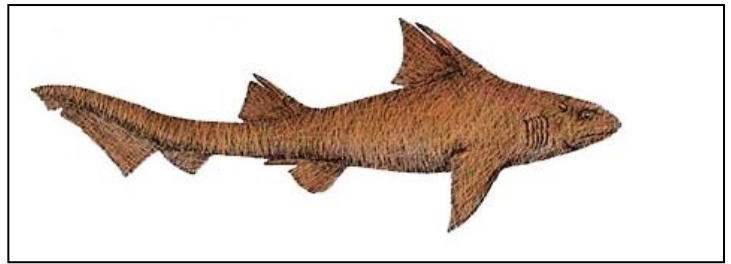
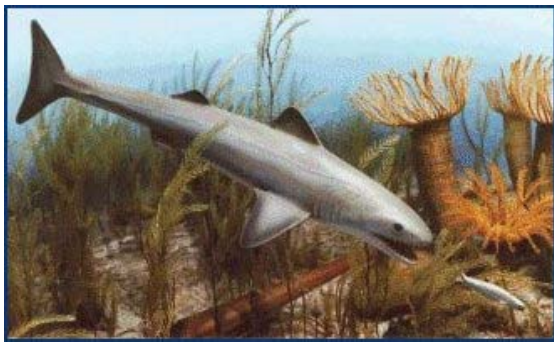


Raiformi: *Raja asterias*, una specie di razza comune sulle sabbie costiere mediterranee

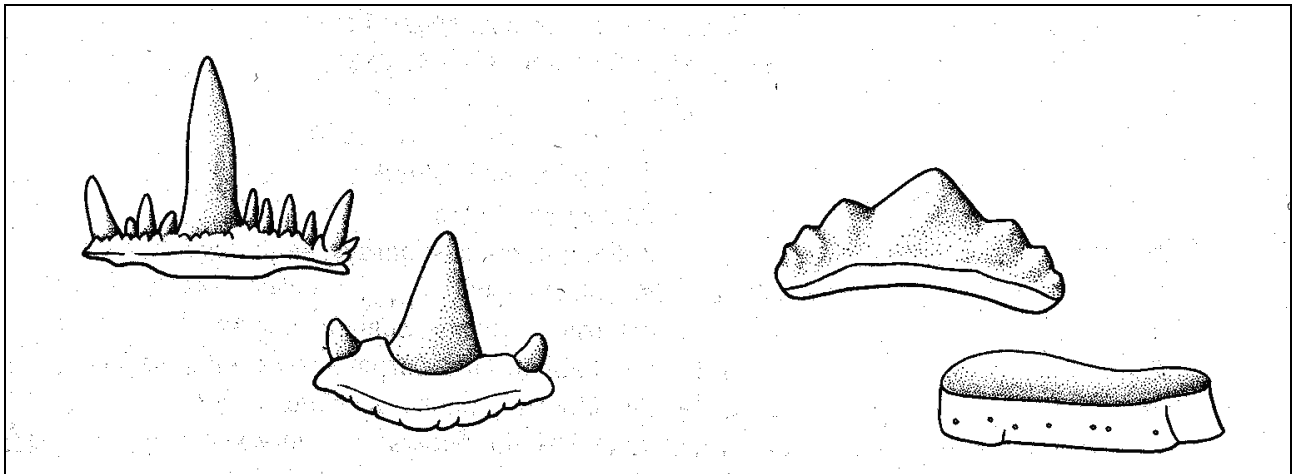
Negli squali si conoscono due linee evolutive principali: i **Cladodonti**, che costituiscono le forme più primitive, e gli **Ibodonti** che presentano alcuni adattamenti che li avvicinano maggiormente agli squali attuali.

Nei Cladodonti, le forme più primitive, la bocca era in posizione terminale (sulla punta del muso) più che ventrale (inferiore) e le mascelle erano lunghe e armate di denti caratterizzati tutti da una grande cuspidi conica centrale contornate da cuspidi più piccole della medesima forma. Questi adattamenti consentivano ai Cladodonti di afferrare le proprie prede ma non, come avviene negli squali attuali, di segarle o tagliare. La mascella superiore era sostenuta posteriormente (come la mascella inferiore) dalle cartilagini del secondo arco branchiale.

L'evoluzione successiva degli Elasmobranchi comportò una riorganizzazione di sistemi di alimentazione e di locomozione. Questi nuovi adattamenti sono presenti negli squali Ibodonti del Mesozoico (245-144 milioni di anni fa) che presentano una dentizione diversificata, con denti anteriori forniti di cuspidi acuminate, per afferrare e tagliare le prede, e denti posteriori robusti e piatti atti a triturare. Gli Ibodonti si caratterizzavano inoltre per la struttura dello scheletro delle pinne pettorali, per la presenza di una pinna anale e per la riduzione di quella caudale.



Cladoselache (Cladodonti) a sinistra e *Hybodus* (Ibodonti) a destra.

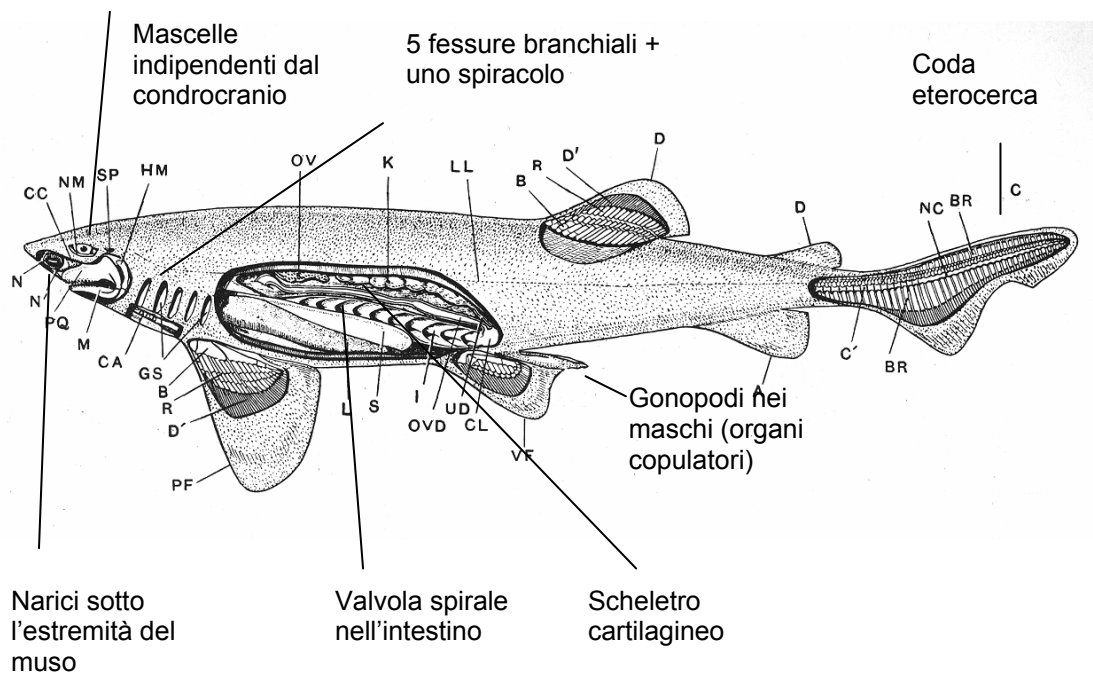


Denti cladodonti a sinistra e ibodonti a destra.

I più diretti progenitori dei selaci attuali furono i **Neoselachii** che, al termine dell'era mesozoica, durante il Cretaceo (100 milioni di anni fa), ebbero una certa radiazione adattativa. La spinta selettiva che favorì l'aumento del numero di specie fu, secondo alcuni autori, la radiazione in quel periodo dei pesci ossei (Actinopterygi) che costituirono nuove fonti alimentari per gli squali ma obbligarono quest'ultimi a migliorare l'efficienza predatoria. I pesci ossei avevano, infatti, migliori capacità di nuoto e una maggiore abilità a sfuggire ai predatori, rispetto ai loro predecessori Acanthopterygi. I neoselaci evidenziano, infatti, adattamenti predatori nuovi rispetto ai loro progenitori, come le mascelle flessibili, una forma del corpo più adatta al nuoto veloce e sistemi sensoriali più sviluppati per l'individuazione delle prede.

Gli squali sin dall'inizio della loro evoluzione hanno rigidamente conservato le caratteristiche legate ai loro schemi costruttivi adottando abitudini predatorie molto vicine a quelle attuali e sono fra le poche specie animali che hanno attraversato varie ere geologiche con un successo notevole e questo proprio grazie alle strutture ereditate dai loro primitivi antenati. Le diverse specie attuali, pur evidenziando una varietà di adattamenti e strategie del ciclo vitale differenti, sono adatte o alla vita pelagica (squali e mante) oppure alla vita sui fondi sabbiosi e fangosi (razze, pesci violino, torpedini).

Le caratteristiche generali di uno squalo moderno sono evidenziate nella fig. sottostante.



Schema dell'organizzazione anatomica di uno squalo (modificato da Romer, 1978)

Gli squali hanno forma affusolata, il corpo termina posteriormente con una coda la cui estremità è curvata verso l'alto (**coda eterocerca**). Il corpo è generalmente cosparso da dentelli cutanei, la cui base è fatta di materiale simile all'osso, ultimi residui di uno scheletro dermico ancestrale.

Hanno pinne sostenute da raggi cartilaginei: pinne pari, pettorali e ventrali, e pinne impari poste dorsalmente (pinna caudale) e ventralmente (pinna ventrale). Nei maschi le pinne ventrali sono munite di organi copulatori (**gonopodi**) utilizzati per il trasferimento dello sperma alle femmine. La fecondazione interna rende possibile lo sviluppo dell'embrione nel corpo materno (viviparità o ovoviviparità).

Lo scheletro è cartilagineo; vi sono mascelle ben sviluppate ma indipendenti dal condrocranio. Le branchie si aprono all'esterno attraverso 5 **fessure branchiali** oltre ad una piccola apertura anteriore, lo **spiracolo**. Nelle razze lo spiracolo diventa particolarmente importante per la respirazione perché l'acqua penetra attraverso di esso anziché per la bocca, come avviene negli squali, e viene poi espulsa dalle fessure branchiali.

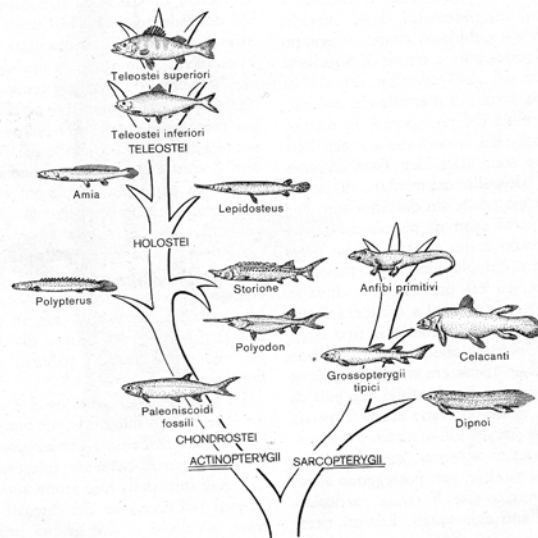
Un'altra delle caratteristiche di questi pesci è la presenza nell'intestino della valvola spirale che ne aumenta la superficie di assorbimento

I moderni pesci ossei, classe **Osteichthyes**, appaiono nel tardo Siluriano o all'inizio del Devoniano, circa 395 milioni di anni fa, originando con tutta probabilità dagli Acanthodi.

La filogenesi dei pesci ossei è complessa e già all'inizio della loro storia conosciuta essi erano già divisi in due gruppi principali, le classi: **Actinopterygii** e **Sarcopterygii**.

Quest'ultima classe racchiude i **Crossopterygii ripidisti**, attualmente estinti, da cui originarono i tetrapodi. I caratteri anatomici che distinguono fortemente i Sarcopterygii dagli Actinopterygii sono dati dalla presenza di pinne pari lobate e carnose, dalle caratteristiche delle scaglie, che avevano una struttura molto diversa da quella degli actinopterygii e dalla presenza di narici interne.

Attualmente le specie appartenenti a questa classe sono 7, delle quali 6 appartengono all'ordine dei dipnoi e sono distribuite nelle acque interne delle regioni tropicali dell'Africa, Sud America e Australia. Gli unici sarcopterigi marini conosciuti sono le due specie di Latimeria, *Latimeria chalumnae*, scoperta nel 1939 lungo le coste del Sud Africa e successivamente in altre aree dell'Oceano Indiano e *L. menadoensis*, rinvenuta di recente in Indonesia, ultime sopravvissute di un gruppo, quello dei Celacanti, molto diffuso nei mari del mesozoico.



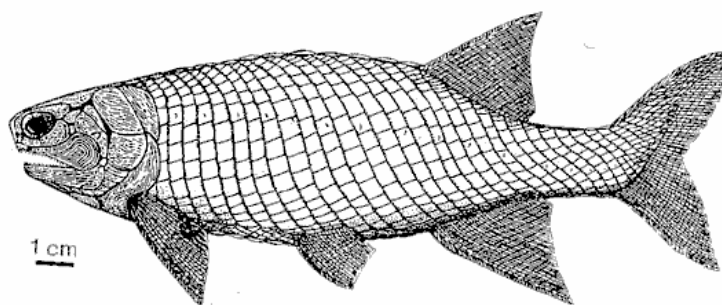
Albero evolutivo degli osteitti (da A.S. Romer: *Anatomia comparata dei vertebrati*, Piccin edit. Padova, 1978.)

La grande diversità di specie di pesci attuale è quindi dovuta alla radiazione adattativa dell'altra grande classe di pesci ossei: gli Attinopterygii, pesci dotati di spine sostenute da raggi cornei. All'inizio dell'evoluzione dei pesci ossei, nel Devoniano, i primi Attinopterygii erano in numero molto ridotto rispetto ai Crossopterygii e ai Dipnoi, ma alla fine dell'era Paleozoica la situazione si invertì ed essi ebbero il sopravvento nelle acque interne. A differenza di molti Sarcopterygii, essi erano privi di narici interne, le scaglie erano di tipo differente e, ad eccezione di poche forme primitive, le pinne pari non erano mai lobate e carnose. Queste erano invece costituite da pieghe della pelle sostenute da raggi cornei (da qui deriva il nome della classe).

La specie di ambedue le classi erano comunque caratterizzate da un'importante novità evolutiva costituita dai polmoni e cioè da organi respiratori accessori alle branchie e connessi alla faringe da cui derivò in seguito la vescica natatoria. L'importanza dei polmoni era legata al tipo di ambiente in cui si diffusero i pesci nel Devoniano. Le acque interne di quel periodo andavano incontro a forti oscillazioni di livello a causa di estese siccità. La presenza di polmoni consentiva alle specie che li possedevano di superare i periodi di abbassamento delle acque assumendo l'ossigeno direttamente dall'aria quando questo scarseggiava nelle acque stagnanti. Il *Polypterus* che costituisce la specie vivente con caratteristiche maggiormente primitive di Attinopterygii ha mantenuto dei polmoni funzionanti, così come i dipnoi tra i Sarcopterygii. L'importanza dei polmoni è, però, legata soprattutto all'evoluzione da essi della vescica natatoria che nei moderni Osteitti svolge la funzione di organo idrostatico e la cui comparsa ha aperto la strada alla loro radiazione adattativa.

Gli Attinopterygii vengono divisi in due sottoclassi: i **Chondrostei**, che includono tra gli altri gli attuali storioni, e i **Neopterygii** che comprendono la maggior parte degli attuali ordini.

I primi Attinopterygii Condrostei, conosciuti col nome di Paleoniscoidei, erano pesci di piccola taglia, con coda eterocerca e scaglie coperte da una sostanza brillante, la ganoina. Le pinne erano munite di moltissimi raggi e la pinna dorsale era spostata posteriormente.



Paleoniscoideo primitivo

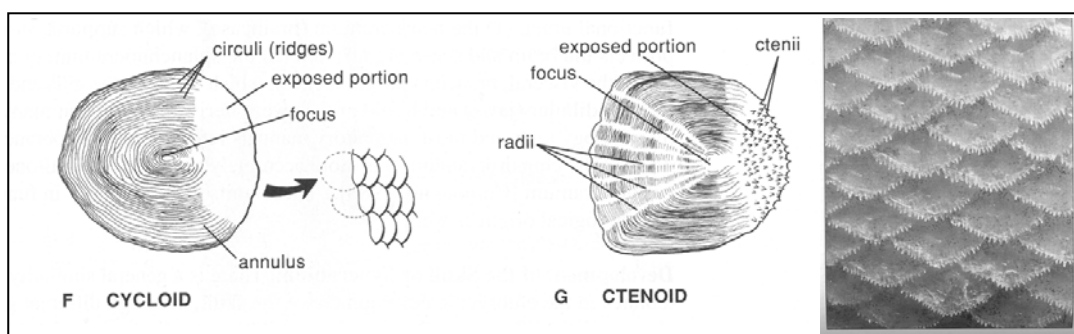
I Neopterigi, che comprendono anche i **Teleostei**, mostrano una radiazione adattativa durante il Triassico e il Giurassico. Questa è determinata da una serie di innovazioni evolutive che consentirono a questi pesci la specializzazione alimentare e il miglioramento dell'efficienza del nuoto. Tra queste si possono citare: la maggiore mobilità dell'apparato boccale, la riduzione del numero di vertebre che si ossificano, una semplificazione della struttura delle pinne, la trasformazione della coda che diventa esternamente simmetrica (omocerca).

I predecessori dei Teleostei attuali comparvero a metà del Triassico, ma si diversificarono solo nel tardo Giurassico per avere un enorme radiazione adattativa nell'Eocene (70 milioni di anni fa).

Attualmente i Teleostei costituiscono più del 90% di tutte le specie conosciute di pesci ossei in mare e nelle acque interne (25.000 specie). Il loro successo è dovuto all'ulteriore elaborazione delle innovazioni adattative dei primi Neopterigi.

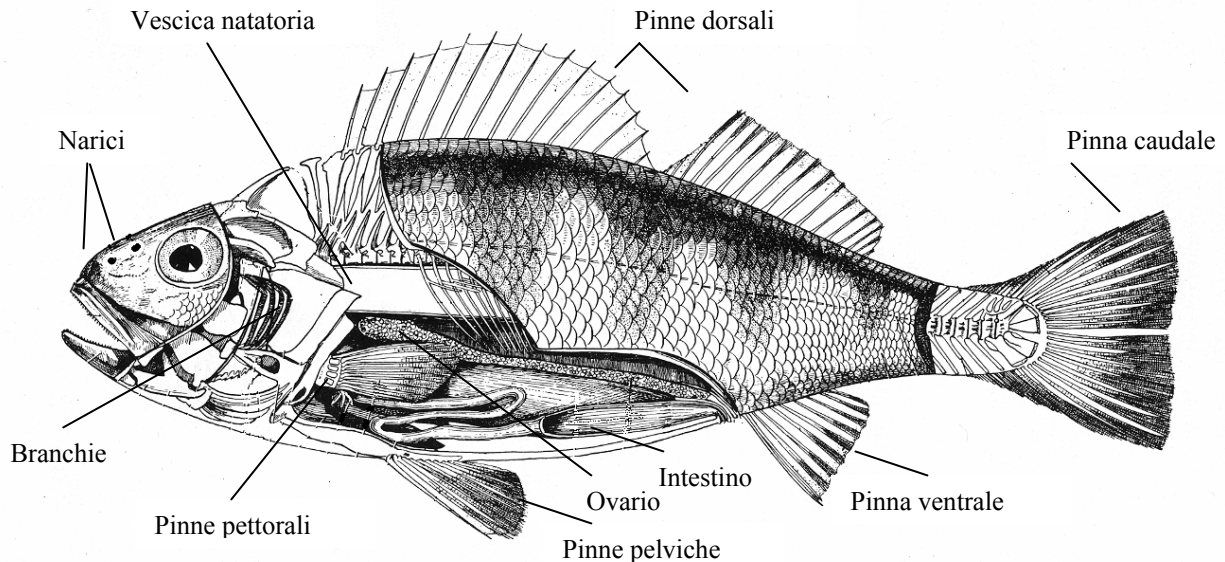
Nella figura seguente è riportato lo schema dell'organizzazione anatomica di un moderno teleosteo del genere *Perca*. La forma del corpo è affusolata, appuntita verso la testa, per poter penetrare l'acqua spostandola lateralmente, più spessa in avanti e verso il centro del corpo e assottigliata posteriormente verso la coda in modo che l'acqua possa scivolare con la minore resistenza possibile lungo i fianchi. Come vedremo in seguito le variazioni in questo schema morfologico sono numerosissime a seconda dei modi di vita adottati dalle diverse specie. Il corpo è interamente ricoperto da **scaglie** flessibili e embricate, anche se esistono specie che evidenziano la loro riduzione o scomparsa. Si riconoscono due tipi differenti di scaglie: **cicloidi**, che appaiono di forma ovale o circolare e hanno la superficie liscia e **ctenoidi**, caratterizzate dalla presenza di piccole spine sulla superficie libera e sul margine posteriore. La funzione di tali spine è quella di proteggere il corpo e, soprattutto, di ridurre l'attrito con l'acqua.

Le scaglie sono incluse nello strato interno della pelle e formano un'importante protezione. Inoltre il corpo è ricoperto da uno strato di muco, prodotto da ghiandole mucipare distribuite su tutto il corpo, che ha una funzione antibatterica e antifungina, proteggendo il pesce dalle infezioni cutanee. Esso svolge inoltre un'importante funzione idrodinamica lubrificando il corpo e riducendo quindi l'attrito durante il nuoto.



Scaglie cicloidi e ctenoidi (da Bond, 1996 – Biology of fishes. Saunders College Publishing).

Le **branchie**, generalmente in numero di 5 ai due lati della faringe, sono protette da un opercolo. Tra questo ultimo e le branchie può venire a delimitarsi un'ampia camera branchiale. L'acqua, aspirata attraverso la bocca dopo la chiusura dell'opercolo e l'espansione della camera branchiale, viene fatta fuoriuscire attraverso l'apertura opercolare attraversando le branchie, ossigenando quindi il sangue.



Schema dell'organizzazione anatomica di un teleosteo del genere Perca (modificato da Romer: *Anatomia comparata dei vertebrati*, Piccin edit. Padova, 1978)

Le **pinne** hanno una funzione importante per la stabilizzazione del corpo in acqua, per i movimenti natatori e le manovre. I pesci possiedono **pinne impari** poste rispettivamente lungo la linea mediana superiore (**pinne dorsali**) e ventralmente in posizione posteriore all'ano (**pinna ventrale**). La loro funzione è quella del mantenimento dell'assetto verticale conferendo al pesce stabilità anti rollio. L'estremità posteriore del corpo termina con una pinna caudale di forma generalmente simmetrica (**coda omocerca**) che ha una funzione importante nella spinta natatoria. Le pinne pari sono costituite da due gruppi: le **pinne pettorali**, poste subito dietro le branchie ai lati della testa, e le **ventrali**, normalmente situate in posizione più arretrata e più bassa. La funzione principale delle pinne pettorali è connessa al mantenimento dell'equilibrio. In molte specie, come vedremo in seguito, hanno una funzione natatoria oscillando sulla propria base. Anche le pinne ventrali hanno una funzione per l'equilibrio e se dispiegate verso il basso aiutano il pesce nei rallentamenti bruschi del nuoto.

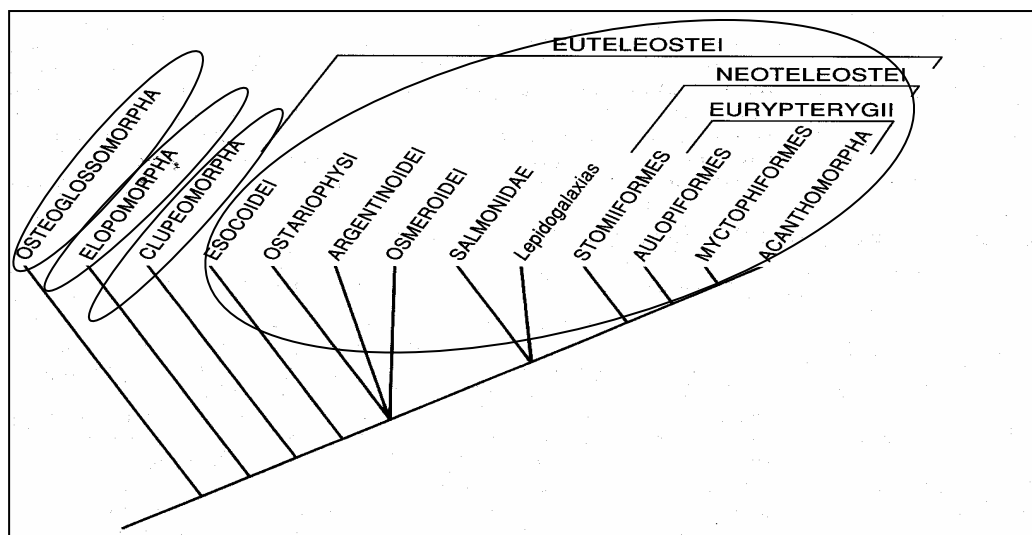
La **vescica natatoria** è una struttura elastica, ripiena di aria o altri gas che funziona essenzialmente come organo idrostatico. E' posta in posizione dorsale nella cavità viscerale, al di sotto della colonna vertebrale. La variazione del contenuto del gas nella vescica natatoria determina un cambiamento nel peso specifico del pesce e di conseguenza gli consente di avere un assetto neutro bilanciando quindi la spinta verso il fondo. Ciò consente un consistente risparmio energetico al pesce permettendogli di rimanere stabile ad una determinata profondità senza dover far ricorso al nuoto.

La radiazione adattativa dei Teleostei è stata caratterizzata dall'evoluzione di alcune caratteristiche chiave nell'organizzazione del corpo, che sono utilizzate nella classificazione. Una delle tendenze principali è quella verso l'accorciamento del corpo; i gruppi più primitivi di Teleostei (**Osteoglossomorfi**) si caratterizzano infatti per avere corpo allungato con 50-60 vertebre, mentre nei taxa più evoluti il corpo è accorciato e il numero di vertebre si è ridotto a 20-30 vertebre. Le pinne, sia nella struttura che nella posizione sul corpo, si sono profondamente modificate. Le pinne impari, in origine sostenute da raggi molli, sono caratterizzate, nelle specie più evolute, da raggi spinosi nella parte anteriore. La pinna dorsale inoltre, che era in origine a base corta e con raggi molli, si è consistentemente allungata. Anche le pinne pari hanno mostrato un trend evolutivo ben definito: le pettorali, in origine in posizione bassa sui fianchi, si sono spostate più verso l'alto e la loro attaccatura da quasi orizzontale è diventata più verticale, aumentando di molto la capacità di movimento e oscillazione di queste pinne nello spazio. Le ventrali, che in origine erano poste in posizione addominale, si spostano verso la parte anteriore del corpo.

Le scaglie nei pesci meno evoluti sono di tipo cicloide e sono sostituite da scaglie ctenoidi, dalla struttura più complessa.

Anche la vescica natatoria è andata incontro a cambiamenti consistenti. Nei Teleostei meno evoluti esiste una connessione (**dotto pneumatico**) tra vescica natatoria e il tratto digerente che può venire utilizzata come valvola di scarico. In molti Teleostei evoluti (es. Perciformi) la connessione con il tratto digerente scompare, il riempimento e lo svuotamento della vescica dipende dall'attività di aree di tessuto della vescica stessa, specializzate nella produzione di gas (**corpo rosso**) o nel riassorbimento del medesimo (**area ovale**).

In base a queste ed altre caratteristiche si possono distinguere 4 gruppi principali di Teleostei considerati **monofiletici** e cioè che riuniscono, ciascuno, i discendenti di un antenato comune: gli Osteoglossomorfi, gli **Elopomorfi**, i **Clupeomorfi** e gli **Euteleostei**.



Albero filogenetico dei teleostei che evidenzia i 4 gruppi principali (da Bond, 1996 – Biology of fishes. Saunders College Publishing).

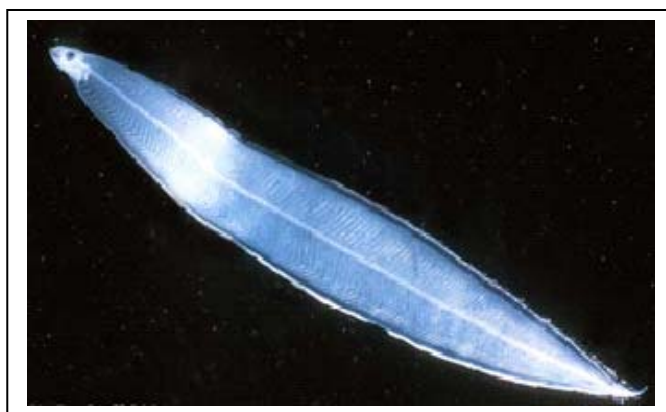
Gli Osteoglossomorfi costituiscono il gruppo più primitivo, simili a molti Actinopterygi del Mesozoico. Alcune specie hanno lingua ossea e mostrano caratteristiche di primitività nelle ossa del cranio e nella posizione dei denti.

Sono specie di acqua dolce, tra cui si possono ricordare i Mormiridi, che hanno capacità di produzione di scariche elettriche e l'*Arapaima gigas* dei fiumi del Sud America, che può raggiungere 2.5 m di lunghezza.



Arapaima gigas

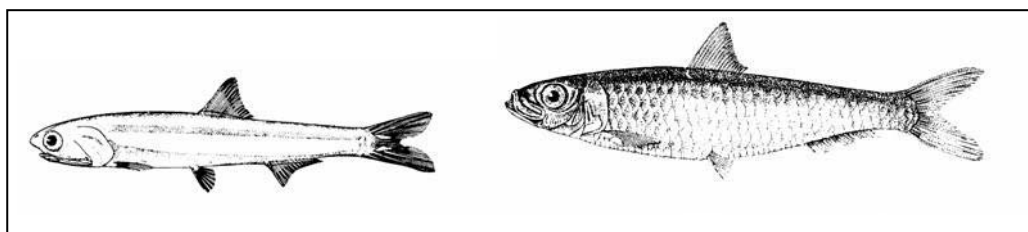
Gli Elopomorfi comprendono una varietà di ordini con specie estremamente diverse tra loro nella morfologia del corpo, tra cui le anguille (Ordine Anguilliformi), le murene (Ordine Mureniformi), il tarpon (*Megalops atlanticus*), che è un pesce di grandi dimensioni (fino a 150 kg di peso e 2.5 m di lunghezza) diffuso lungo le coste americane atlantiche dell'Ordine degli Elopiformi. Ciò che unisce specie così differenti tra loro è la fase larvale costituita dal leptocefalo.



Leptocefalo

I Clupeomorfi comprendono sardine, acciughe, aringhe e altri pesci che conducono vita pelagica e che fanno parte dell'Ordine dei Clupeiformi.

Queste specie hanno caratteristiche di primitività nelle pinne e hanno la vescica natatoria che si estende in avanti all'interno del cranio e termina in piccole vesciche ossificate (**bullae**).



Ordine Clupeiformi: Alice (*Engraulis encrasicolus*) e Sardina (*Sardina pilchardus*)

Infine gli Euteleostei costituiscono un grande raggruppamento che comprende 32 Ordini e oltre 22.000 specie.

3. BIODIVERSITÀ

Le specie conosciute di pesci ossei sono circa 25.000, 13.500 delle quali (circa il 60% del totale) sono distribuite in acque marine e salmastre. I pesci cartilaginei formano un raggruppamento più circoscritto con circa 1000 specie di squali, razze e chimere.

La ricchezza di specie e la biodiversità mostrano forti differenze a livello geografico: le aree marine con il maggior numero di specie sono costituite dalle zone costiere delle regioni tropicali e subtropicali (8.500 specie), specialmente quelle caratterizzate da barriere coralline, mentre le regioni più povere sono quelle fredde poste in prossimità dei poli. I fondali costieri e della piattaforma continentale delle regioni temperate ospitano circa 2000 specie mentre è assai ridotto il numero di specie neotoniche che vive in acque **epipelagiche** (300-350 specie), dalla superficie fino a 200 m di profondità. Il rimanente numero di specie è distribuito o sui fondi profondi dalla scarpata continentale fino alle fosse oceaniche, o conduce vita **mesopelagica** (tra 200 e 1000 m) o **batipelagica** (tra 1000 fino a circa 3000 m).

In Mediterraneo sono conosciute 532 specie di teleostei e 81 specie di pesci cartilaginei, pari rispettivamente al 4.1% e 9.5% del numero totale di specie descritte per questi due gruppi. Queste proporzioni danno la misura dell'elevata biodiversità del Mediterraneo se si tiene conto del fatto che questo mare occupa appena lo 0.32% del volume d'acqua totale degli oceani.

Associazioni di specie

Tutti gli organismi presenti in una determinata area, che interagiscono direttamente o indirettamente tra loro, formano una comunità.

La fauna ittica è generalmente descritta in termini di **associazioni di specie** intendendo con quest'ultimo termine l'insieme delle specie ittiche presenti in una determinata area marina.

E' stato evidenziato come la distribuzione delle specie e delle associazioni ittiche presenti in corrispondenza dei fondali marini sia determinato in primo luogo da fattori ambientali. La profondità, insieme ai diversi parametri oceanografici e ambientali (es.: temperatura, salinità, luce, correnti, sedimenti) che variano con essa, costituisce generalmente il fattore più importante per la distribuzione delle specie ittiche.

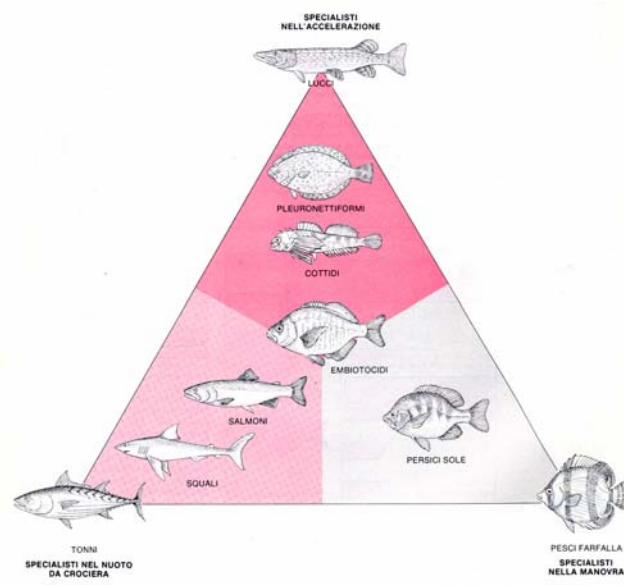
In Mediterraneo la distribuzione delle associazioni ittiche demersali, presenti cioè in corrispondenza dei fondali, è correlata non solo ad un gradiente di profondità, ma anche alla distribuzione dei sedimenti e delle biocenosi bentoniche. Alcuni studi condotti hanno evidenziato una sostanziale differenza nella composizione faunistica della piattaforma rispetto alla scarpata continentale. Con l'eccezione di poche specie euribate (es. *Merluccius merluccius*) distribuite in ambedue questi piani, la grande maggioranza delle specie è limitata solamente ad uno di essi.

4. ADATTAMENTI GENERALI: FORMA DEL CORPO E LOCOMOZIONE

Gli adattamenti dei pesci alla vita nelle acque e al movimento sono determinati dalle caratteristiche del mezzo acquatico. La densità e la viscosità in primo luogo, superiori rispettivamente di 800 e 65.000 volte rispetto all'aria, che favoriscono il galleggiamento e hanno permesso ai pesci di evolvere strutture interne di sostegno leggere non essendoci la necessità di sostenere il loro peso contro la forza di gravità. Inoltre i pesci sono muniti di vescica natatoria che rende loro neutri rispetto al galleggiamento, consentendogli di mantenere una determinata posizione nella colonna d'acqua senza dover far ricorso ad intensi movimenti attivi e quindi ad un elevato consumo di energia.

I pesci presentano un'ampissima varietà di adattamenti al nuoto e tipologie di movimenti che comportano in alcuni casi azioni differenti dal nuoto stesso come effettuare salti, infossarsi nel substrato, volare e planare. La forma del corpo e il tipo di locomozione sono strettamente correlati e

dipendenti dal modo di vita di ciascuna specie. Le specie che vivono in prossimità del fondo e in ambienti eterogenei, come le barriere coralline, le coste rocciose o le praterie di fanerogame, hanno spesso forma del corpo appiattita e arrotondata per poter compiere giravolte strette tra le anfrattuosità del fondo. All'altro estremo ci sono le specie strettamente pelagiche che presentano corpo allungato e una serie di adattamenti che favoriscono l'idrodinamismo e il nuoto in acque libere. Ad un altro estremo ancora possono essere poste le specie particolarmente adatte all'accelerazione e quindi a un modo di vita che prevede la caccia all'agguato (es. Luccio, Barracuda) attraverso scatti repentini verso la preda. Queste specie hanno il corpo tipicamente a forma di dardo con le pinne impari spostate posteriormente, in modo da aumentare anche la precisione nella direzione dello spostamento. La correlazione tra forma del corpo e nuoto è semplificata nella figura seguente dove sono evidenziate le tre specializzazioni morfo-funzionali dei pesci ai vertici di un triangolo al cui interno possono essere poste tutte le specie che presentano forme del corpo e quindi adattamenti al nuoto intermedi che le rendono quindi maggiormente versatili rispetto agli specialisti.



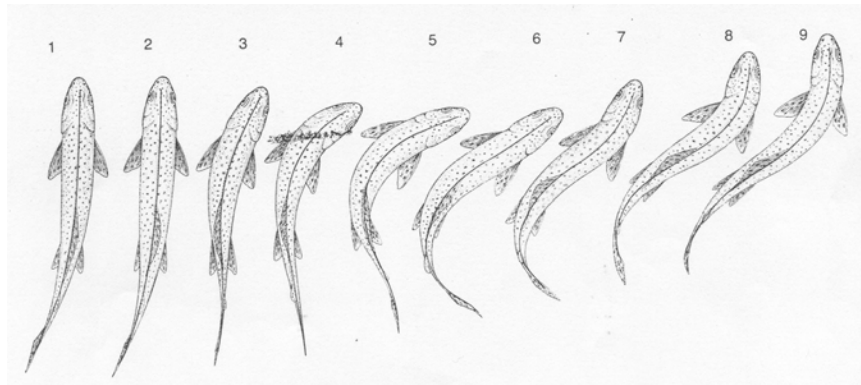
I movimenti natatori sono stati classificati in due categorie generiche in base alla loro estensione temporale:

- i) nuoto periodico, caratterizzato da ripetizioni cicliche dei movimenti propulsivi. E' impiegato per spostamenti relativamente lunghi e condotti a velocità costante.
- ii) movimenti temporanei (transienti), che includono gli scatti brevi, le manovre di fuga e altri piccoli movimenti più o meno occasionali.

Un'altra classificazione è effettuata tenendo in considerazione le caratteristiche del movimento che può essere ondulatorio o oscillatorio.

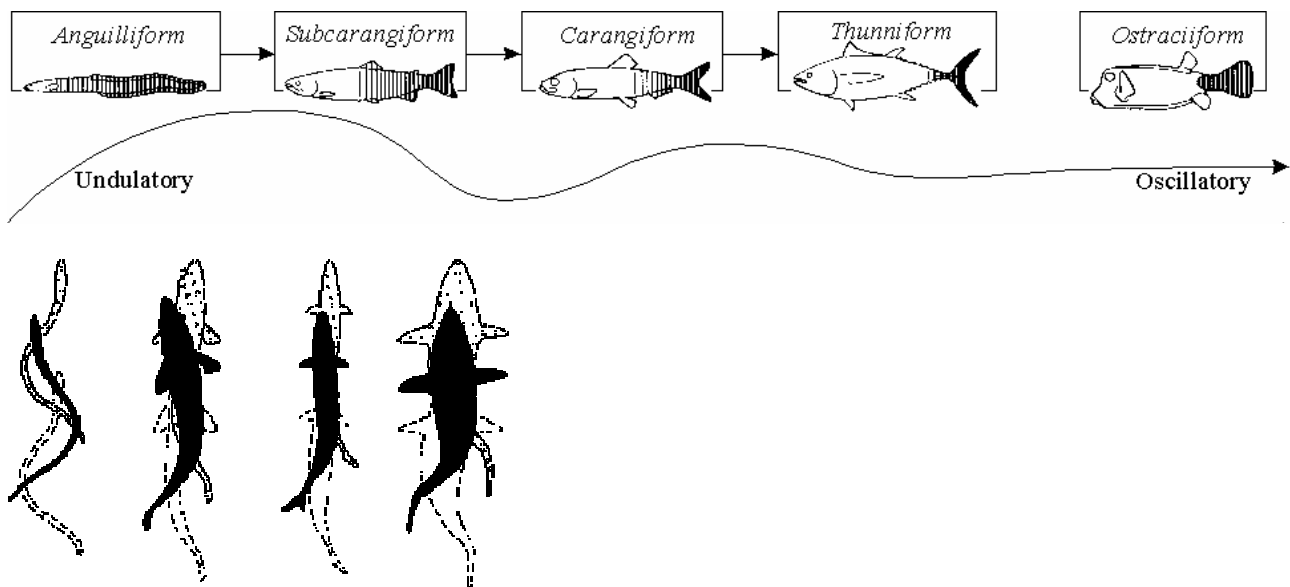
Movimento ondulatorio

Nel nuoto ondulatorio le onde propulsive attraversano il corpo o le pinne a base lunga (es. pinna dorsale) in direzione opposta a quella del movimento e ad una velocità maggiore di quella del pesce.



Nuoto ondulatoria di una trota

I quattro principali modi di locomozione ondulatoria, descritti nei pesci, riflettono cambiamenti principalmente nell'ampiezza di tali onde propulsive ma anche nel modo di spinta generato.



Tipi di nuoto ondulatorio (da Lindsey, 1978 C.C. Lindsey, "Form, function and locomotory habits in fish", in Fish Physiology Vol. VII Locomotion, edited by W.S. Hoar and D.J. Randall. New York: Academic Press, 1978)

Anguilliformi

Negli anguilliformi (es. Anguille, Lamprede) la forza che sposta il pesce in avanti è determinata dalle onde che attraversano in direzione posteriore il corpo e la pinna dorsale. In questi pesci è la maggior parte o tutto il corpo a partecipare al movimento attraverso la formazione, da un lato all'altro, di onde la cui ampiezza aumenta in direzione della coda. Il corpo di questi pesci è lungo e sottile e la pinna caudale è tipicamente arrotondata o manca del tutto.

Subcarangiformi

I movimenti del corpo nei nuotatori subcarangiformi (es. Trota, Salmone, Spigola) sono molto simili a quelli degli anguilliformi, le principali differenze sono dovute sia all'ampiezza delle onde che attraversano il corpo, le quali si riducono di ampiezza in direzione della coda, sia alla porzione di corpo che partecipa al movimento (nelle trote solo la metà posteriore).

Carangiformi

Nei nuotatori carangiformi (es. Sugherelli, Carangidi) le ondulazioni del corpo sono ulteriormente confinate al terzo posteriore del corpo e la spinta è data dal peduncolo caudale che è piuttosto rigido. In questi pesci una quantità minore di energia viene dispersa dal rimescolamento laterale dell'acqua e dalla formazione di vortici. L'efficienza del movimento e la velocità di nuoto dei carangiformi è quindi superiore rispetto a quella degli anguilliformi e dei subcarangiformi anche se la relativa rigidità del loro corpo ne compromette la capacità di accelerare e girare.

Inoltre, le forze laterali concentrate nella parte posteriore causano, nei carangiformi, la tendenza del corpo a rinculare posteriormente. Due principali adattamenti morfologici aiutano questi pesci a ridurre le forze responsabili di questo fenomeno: i) la riduzione della profondità del corpo nel punto in cui la pinna caudale si attacca al tronco (peduncolo caudale); ii) la concentrazione della massa corporea verso la parte anteriore del pesce.

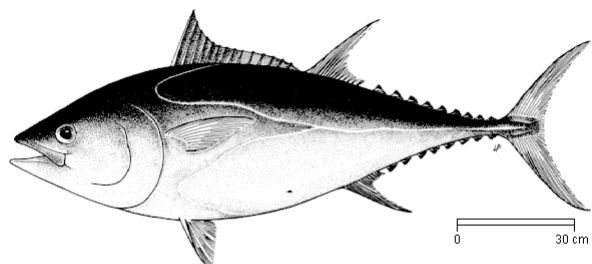
Tunniformi

Il nuoto dei tonni è considerato di gran lunga il più efficiente sistema di locomozione evolutosi nell'ambiente acquatico e consente loro di mantenere consistenti velocità di crociera per periodi lunghi di tempo. La spinta è generata quasi esclusivamente a livello della pinna caudale (oltre il 90% della spinta totale), rigida e con la forma di un'ampia mezza luna, e del peduncolo caudale. La distribuzione della massa corporea e la forma del corpo di questi pesci consentono loro di minimizzare le oscillazioni laterali nonostante la potenza di spinta esercitata dalla coda.

Nell'insieme questi adattamenti consentono ai tonni il nuoto veloce con basso dispendio di energia in acque calme. Viceversa questi pesci hanno bassa capacità di accelerazione da fermi, bassa efficienza per il nuoto lento e per le manovre in spazi ristretti e l'efficienza del nuoto veloce si riduce in acque turbolente.

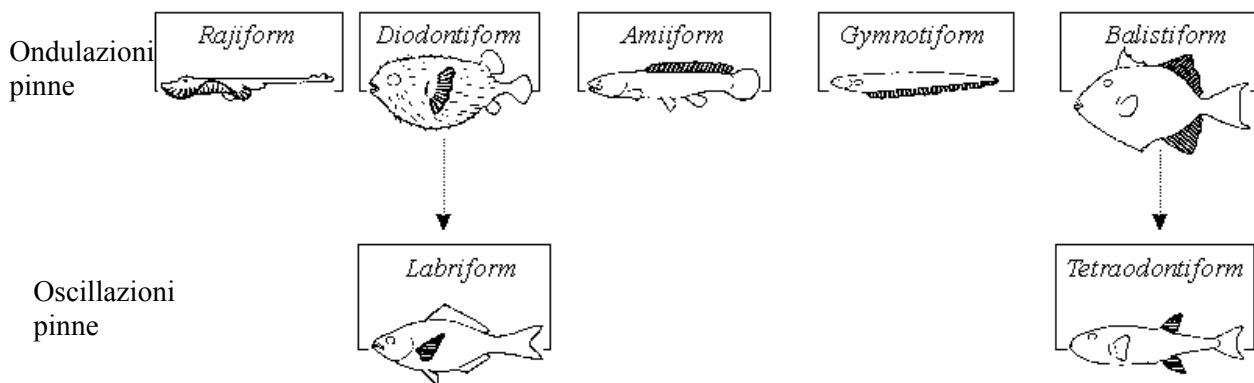
Il tonno: un esempio di adattamento al nuoto pelagico

- Corpo fusiforme
- Peduncolo caudale sottile e carenato
- Squame piccole
- Pinne dorsali depressibili in un solco medio-dorsale
- Ampia pinna caudale
- Pinne pari ripiegabili in apposite depressioni
- Vescica natatoria ridotta
- Masse di muscolo rosso
- Temperatura del corpo maggiore di quella esterna



Le pinne come organi locomotori

La figura seguente mostra le diverse modalità di impiego delle pinne per il movimento. Le razze ad esempio si muovono sul fondo attraverso i movimento ondulatori delle grandi pinne pettorali, i labridi effettuano piccoli movimenti attraverso l'oscillazione delle pinne pettorali e i balistidi utilizzano sia la pinna anale che la dorsale. In tutti questi pesci la propulsione, determinata dai movimenti delle pinne, costituisce un adattamento al nuoto lento e alla manovrabilità in ambienti strutturalmente complessi, come ad esempio quelli costituiti dai fondi rocciosi o dalle praterie di fanerogame marine. Molte specie che fanno uso delle pinne per piccoli movimenti sono comunque in grado di effettuare spostamenti veloci e accelerazioni brusche attraverso i movimenti ondulatori del corpo.



Impiego delle pinne come organi di propulsione

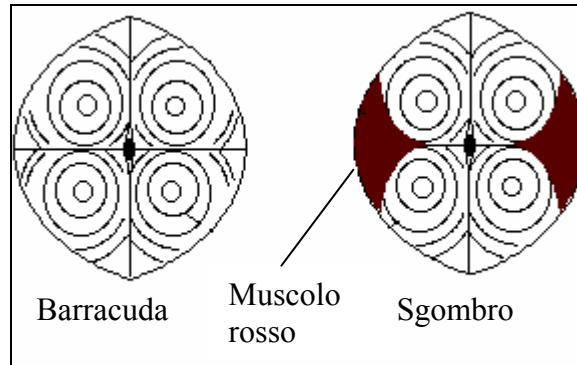
Gli adattamenti al nuoto implicano oltre che determinate caratteristiche nella forma del corpo anche adattamenti del sistema muscolare. Nei pesci i muscoli sono organizzati in segmenti successivi, i miomeri, che decorrono lungo ciascun fianco e che possono essere costituiti da due tipi di fibre muscolari con funzioni differenti.

La fibra muscolare prevalente è la fibra bianca, caratterizzata da una bassa percentuale di mioglobina, da un basso volume mitocondriale e da una scarsa vascolarizzazione. Sono cioè fibre che lavorano prevalentemente in condizioni anaerobiche e per questo poco adatte a sforzi prolungati come quelli associati al nuoto periodico dei pesci pelagici.

L'altro tipo di fibre presente nei muscoli dei teleostei sono le fibre muscolari rosse che, al contrario delle fibre bianche, sono vascolarizzate, hanno un'elevata concentrazione di mioglobina che accresce la velocità di trasferimento dell'ossigeno dal sangue ai muscoli, un elevato volume mitocondriale e sono perciò adatte al lavoro prolungato aerobico.

La loro percentuale nei tessuti varia a secondo degli adattamenti al nuoto, raggiungendo le maggiori percentuali nei tonni e in altri grandi pesci migratori pelagici. Nella maggior parte dei pesci demersali, che vivono in prossimità del fondo, e che tendono a compiere piccoli spostamenti (nuoto transitorio) la percentuale di muscolo rosso è bassa, in alcuni casi nulla (es. pesci farfalla), e le fibre rosse sono disposte al di sotto della pelle. Questi pesci possono compiere scatti veloci e spostamenti brevi ma non sono in grado di prolungare il nuoto oltre un certo tempo.

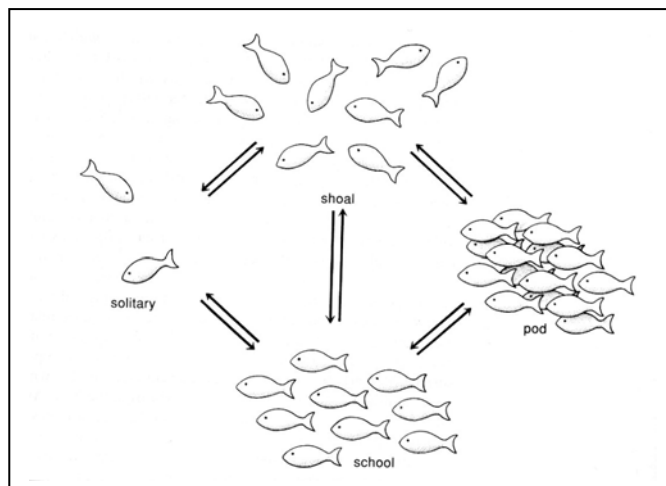
Nei tonni i muscoli rossi formano delle masse consistenti interne al muscolo bianco e sono vascolarizzati da rete di vasi (**rete mirabilis**) che consente di conservare il calore prodotto dall'attività muscolare in prossimità dei muscoli stessi, accrescendone l'efficienza di lavoro.



Posizione delle fibre muscolari rosse nello Sgombro (Carangiformi). In molte specie di teleostei (es. Barracuda) la percentuale di fibre rosse nei muscoli è ridotta o nulla.

5. IL BRANCO: STRUTTURA E FUNZIONE

Le diverse specie ittiche svolgono la maggior parte del loro ciclo vitale (riproduzione, alimentazione, ecc.) solitari e in gruppi. I gruppi possono avere diverse caratteristiche. Abbiamo quindi gruppi “non polarizzati”, dove la distanza tra gli individui, l’orientamento e la velocità è variabile; a volte gli individui sono lenti o fermi. In questo caso si parla di “**aggregazione**” o “shoal”. In alcuni casi la distanza tende virtualmente a zero e tutti gli individui del gruppo si stringono a formare una massa (“pod” o “ball”). Con il termine aggregazione si intende quando gli individui si riuniscono in risposta ad un comune stimolo esterno (attrazione per una sorgente luminosa, p.e.). Nei gruppi “polarizzati” tutti gli individui nuotano paralleli tra loro, mantenendo una distanza fissa e cambiando velocità e direzione all’unisono. In generale, i pesci del gruppo polarizzato si comportano come un grande, singolo organismo. Questi sono detti “**branchi**” o “school”.



Da: Bond, Biology of Fishes. 2nd Ed. Saunder College Publishing, Orlando, Florida, 750 pp.

Quello della formazione dei branchi è un comportamento molto diffuso tra i pesci. A vari livelli tassonomici più di 10.000 specie di pesci formano branchi, almeno nel corso di una certa parte della

loro vita. Il branco è un insieme di individui senza una apparente differenziazione comportamentale tra i componenti, senza un capo, senza rapporti di sudditanza. Esso può essere formato da pochi fino a milioni di individui.

Il branco si muove come un unico organismo più che come un insieme di organismi, cioè tutti i membri di un branco tendono a fare le stesse attività insieme. Il cambiamento di direzione all'interno del branco sembra essere un'azione concertata, istantanea da parte di tutti i membri, azione che può partire anche da individui ben all'interno del branco.

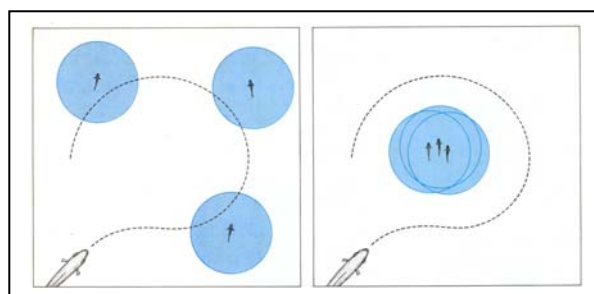
In ogni specie, all'interno del branco, un pesce ha una sua distanza e una sua angolatura preferenziale rispetto al più stretto vicino. La tendenza del pesce a mantenere una precisa distanza e l'angolatura ottimale rende possibile la conservazione della struttura del branco, che è una complessa struttura tridimensionale.

La vista, ma soprattutto la linea laterale, permette il mantenimento della posizione all'interno del branco e il controllo della velocità.

Ma quali sono i vantaggi adattativi per le specie che vivono in branco o in gruppo?

Per le specie "preda" il branco aumenta la protezione dal predatore: il branco, infatti, è più vigile nell'avvertire la presenza di un predatore.

Il branco è meno visibile in acqua: ogni singolo individuo ha, infatti, una certa probabilità di essere avvistato dal predatore, probabilità che può essere visualizzata come una sfera intorno il pesce stesso (vedi figura seguente). Se tre pesci sono isolati l'uno dall'altro, la probabilità che un predatore ne scopra almeno uno è abbastanza elevata. Ma, messi vicini a formare un branco, gli stessi tre pesci hanno una minore probabilità di essere visti, in quanto la probabilità di essere avvistato di ognuno si sovrappone a quella degli altri, riducendo ad un terzo la capacità del predatore di avvistarli.



(da Partridge, 1982)

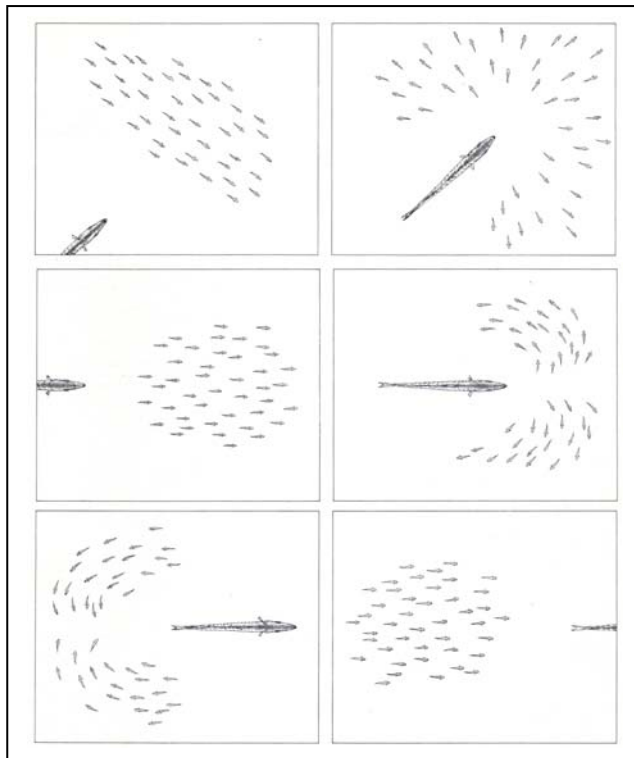
Inoltre, la reazione di fuga del branco, con i pesci che fuggono, disperdendosi in varie direzioni, crea un "effetto confusione" che disorienta il predatore. In queste condizioni il predatore perde il suo obiettivo e non sa più chi colpire.

Il branco poi è in grado di mettere in atto tutta una serie di manovre evasive per sfuggire ad un attacco. Può, infatti, aprirsi a ventaglio, disorientando il predatore, può aprirsi a fontana e richiudersi alle spalle del predatore, ecc.

Ma quali sono i vantaggi adattativi per le specie che cacciano in branco ?

Il branco aumenta l'efficienza nella ricerca del cibo: facilita la localizzazione della preda visto che un maggior numero di predatori ha un maggiore possibilità di individuare le prede e "comunicarlo" agli altri (soprattutto nei planctivori), il branco può circondare o manovrare un gruppo di prede (alcune specie di delfini spingono branchi di pesci verso l'acqua bassa per diminuire le loro possibilità di fuga), il branco è meno sensibile all'effetto confusione.

Anche la riproduzione può essere avvantaggiata dal comportamento del branco o dalla aggregazione. Branchi di animali di diverso sesso, nella giusta stagione, possono rilasciare i propri gameti in massa in modo da raggiungere un alto tasso di fertilizzazione.



L'improvvisa espansione del branco è una tattica per eludere l'attacco del predatore. Nel corso di questa manovra non avvengono collisioni, ogni pesce "sa" dove si dirigeranno i suoi vicini.

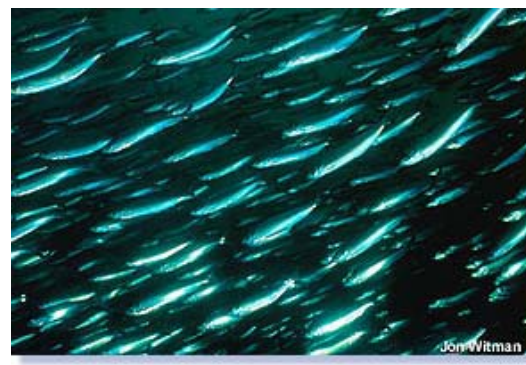
L'effetto fontana permette l'aggiramento di un predatore che non può essere superato in velocità da parte di un branco di pesci piccoli che si muovono lentamente. Quando attaccato, il gruppo si divide e gira intorno il pesce più grosso, ricongiungendosi dietro di lui.

(da Partridge, 1982)

Nel Mediterraneo tra le principali specie che formano branchi si possono ricordare quelle appartenenti agli ordini dei Clupeiformi (sardina, alice) e degli Sgombriiformi (tonni, sugarelli).



Branco di tonni



branco di Clupeiformi

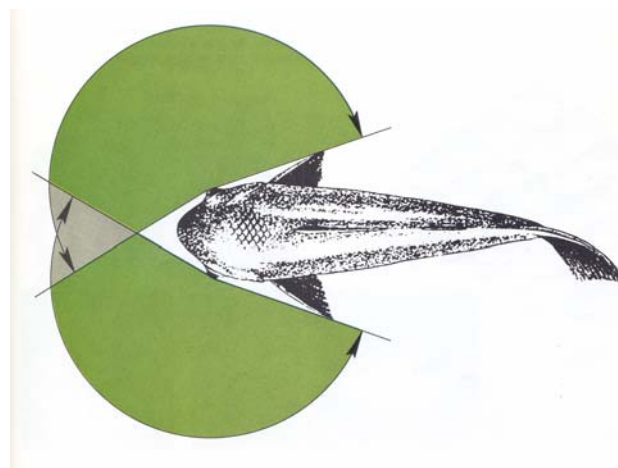
6. IL SISTEMA SENSORIALE

I pesci, come tutti gli altri animali, recepiscono e rispondono continuamente ad una varietà di stimoli esterni. Quest'ultimi possono determinare risposte immediate o fornire informazione che inducono a cambiamenti fisio-ecologici nel lungo periodo. Ad esempio le migrazioni di molte specie o la riproduzione sono spesso correlate alle variazioni stagionali del fotoperiodo. I pesci hanno evoluto quindi un sistema sensoriale capace di ricevere stimoli visivi (fotorecettori), tattili (meccanorecettori), chimici (chemorecettori) e in alcuni casi elettrici (elettrorecettori) che consente loro di recepire informazioni dall'ambiente esterno e modificare il proprio comportamento in maniera adattativa.

6.1 La visione

La visione consente ai pesci di ottenere informazioni da oggetti posti nelle vicinanze mentre la sua utilità si riduce all'aumentare della distanza, ciò a causa del contrasto visivo che decresce rapidamente nell'acqua. In acque molto trasparenti la capacità visiva di un pesce non oltrepassa generalmente i 40 m.

La vista è sicuramente importante in ambienti costieri, come dimostra la diffusione di colorazioni appariscenti in molte specie di teleostei, spesso legate al loro comportamento sociale e riproduttivo. I pesci sono in grado di distinguere pattern di colorazioni differenti e forme diverse. La vista però nei pesci funziona in maniera diversa rispetto a quella degli esseri umani. Gli occhi sono in posizione distanziata ai lati del capo e da ciò risulta che ciascun occhio ha un suo campo di visione separato, ad eccezione di un piccola area posta davanti al muso del pesce dove questi due campi di visione si sovrappongono. Quindi solo in questa piccola area i pesci riescono a percepire la prospettiva. I loro occhi vedono anche con contrazioni minime dell'iride, la parte colorata dell'occhio che si contrae e si dilata a secondo dell'intensità luminosa.



Il campo visivo dei pesci

Il problema della visione subacquea è legato sostanzialmente alla bassa intensità di luce e al cambiamento dello spettro luminoso che avviene all'aumentare della profondità. In relazione a queste due caratteristiche ambientali i pesci hanno evoluto fotorecettori particolarmente sensibili e capaci di catturare fotoni a basse intensità luminose. Inoltre i pigmenti visivi predominanti nelle cellule fotorecettive dell'occhio variano da specie a specie in relazione con l'habitat in cui queste vivono. In generale esiste, infatti, una corrispondenza tra distribuzione spettrale della luce ambientale e la capacità di assorbimento luminoso dei pigmenti presenti nell'occhio.

I pesci che conducono vita pelagica in acque oceaniche e che vivono in acque profonde hanno pigmenti visivi (rodopsina) con il massimo di assorbimento in uno intervallo dello spettro luminoso tra 450-550 μm , che corrisponde al verde e al blu. I pesci che vivono in acque superficiali costiere tendono ad avere fotorecettori il cui massimo di assorbimento varia da 450 μm (blu) a 650 μm (arancione-rosso). I pesci che effettuano migrazioni verticali e che quindi si spostano tra ambienti con caratteristiche luminose differenti, hanno un complesso di pigmenti per poter vedere in condizioni luminose differenti.

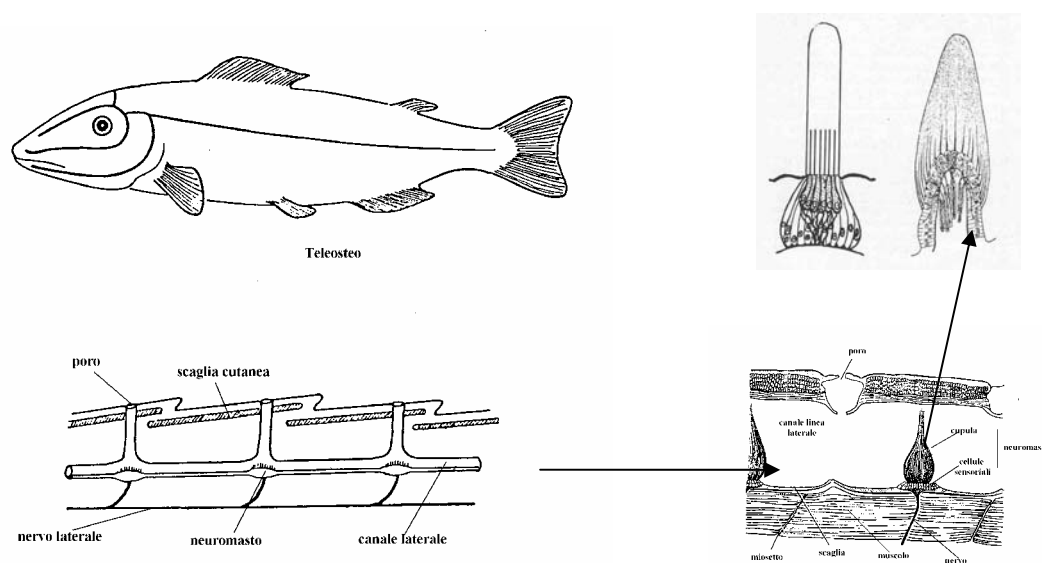
In altre specie è stato però evidenziato che questa corrispondenza tra pigmenti visivi e luce ambientale non si verifica ma che, anzi, la capacità massima di assorbimento della luce dell'occhio avviene ad una lunghezza d'onda più o meno distante da quella predominante nell'ambiente. Questo fenomeno è stato spiegato con la necessità da parte di queste specie di poter accentuare il contrasto visivo degli oggetti rispetto allo spazio circostante. In questa situazione infatti aumenta la capacità di distinguere oggetti che hanno un'elevata capacità di assorbimento luminoso.

6.2 Il sistema acustico-laterale

L'orecchio interno e la linea laterale funzionano come un unico sistema nei pesci che è fondamentale per la recezione di stimoli pressori e acustici dall'ambiente circostante.

Il sistema della linea laterale è presente in quasi tutti i vertebrati inferiori, compresi gli Agnati e Condroitti, era presente nei progenitori dei pesci attuali e ha probabilmente un'origine monofiletica. La sua funzione principale è quella di permettere all'individuo la recezione di stimoli pressori sulla superficie del corpo.

Negli Osteitti il sistema laterale è ben sviluppato ed è costituito da un canale che corre lungo ciascun fianco e che continua in avanti sul capo, dove si ramifica in modo complicato. Tale canale è ben riconoscibile sui fianchi perché coperto da una fila di scaglie cutanee laterali. Ciascuna scaglia è perforata da un orifizio attraverso il quale decorre un tubulo che si apre in un poro alla superficie cutanea. I canali della linea laterale contengono a loro volta meccanorecettori, noti come neuromasti, che costituiscono l'unità base del sistema meccanorecettivo della linea laterale. I neuromasti sono organi a forma di cupola costituiti da un gruppo di cellule sensoriali cigliate generalmente con una cupola gelatinosa che include i fasci di cilia che si estendono in alto al disopra dell'epitelio. Le cellule sensoriali sono contornate da cellule di sostegno e trasmettono gli stimoli al sistema nervoso.



Il sistema della linea laterale. In alto a sinistra: disposizione sul corpo; in basso a sinistra.: struttura del canale della linea laterale che perfora le scaglie aprendosi ad intervalli sulla superficie del corpo; in basso a destra: posizione dei neuromasti; in alto a destra: struttura dei neuromasti della linea laterale e dell'orecchio interno.

Il sistema della linea laterale si ramifica inoltre in più canali che decorrono da ambo i lati della testa. Il sistema informa l'animale fermo o in nuoto dello scorrere dell'acqua sopra la pelle e, in accordo con la sensibilità del labirinto membranoso dell'orecchio interno, contribuisce a determinarne il comportamento, ad esempio quello legato alla formazione dei branchi, al mantenimento della distanza individuale tra pesci di uno stesso branco, alla cattura delle prede o all'individuazione dei predatori. I neuromasti sono inoltre in grado di captare altri stimoli meccanici come i suoni, l'accelerazione laterale o lineare e la gravità.

L'udito

I suoni in ambiente acquatico sono generati dal movimento o dalla vibrazione di corpi immersi e sono il risultato dell'elasticità intrinseca del mezzo. La velocità di propagazione del suono nell'acqua è circa quattro volte superiore a quello nell'aria: infatti il suono nell'acqua compie 1500 metri al secondo.

I suoni variano nelle proprie caratteristiche (es. lunghezza d'onda, frequenza, intensità) a secondo della fonte che li emette e pertanto possono fornire informazioni all'individuo sulla presenza nell'ambiente di determinati oggetti, come ad esempio una preda o un predatore. Inoltre l'individuo può determinare la distanza da cui proviene il suono e la direzione in cui questo si sposta e ciò nel mezzo acquatico è particolarmente importante considerando la scarsa funzionalità della visione a distanza.

Numerose famiglie di teleostei hanno evoluto la capacità di emettere suoni con funzione di segnale all'interno del repertorio comportamentale della specie. Questi suoni sono in grado quindi di determinare una risposta nel ricevitore e forniscono un vantaggio adattativo al segnalatore (es. comportamento riproduttivo). Generalmente i suoni emessi sono a bassa frequenza (al di sotto di 3 kHz) e in molti casi prodotti dallo sfregamento di parti del corpo tra di loro. Specie della famiglia Pomadasyidae ad esempio, producono un suono acuto sfregando una placca di denti faringei contro alcune placche ventrali denticolate più piccole. Nei Balistidae suoni particolari vengono prodotti sfregando le spine anteriori fuse della pinna dorsale. Alcune specie del genere *Mycteroperca* battono l'opercolo contro il corpo per produrre piccoli tonfi.

Il meccanismo più specializzato per la produzione di suoni si osserva, in ogni caso, in quelle specie che hanno evoluto muscoli striati che comprimono la vescica natatoria. Negli Sciaenidae, Triglidae e Gadidae la compressione del gas presente nella vescica natatoria consente loro di produrre suoni brevi e di bassa intensità. In alcuni Gadidi come *Melanogrammus aeglefinus* sequenze di suoni stereotipate vengono emessi dal maschio nel corso del comportamento nuziale.

Per la recezione dei suoni nei Teleostei svolgono in generale un ruolo primario gli otoliti dell'orecchio interno.

Questi sono costituiti da tre coppie di ossicini posti in corrispondenza delle **macule**, aree ovali formate da epitelio sensoriale associato ad alcuni rami del nervo acustico, che si trovano su delle strutture sacciformi, l'**utricolo** e il **sacculo**, e su una depressione a forma di tasca, situata sul pavimento del *sacculo* stesso, chiamata **lagena** (vedi figura). Con il termine otolite si indica, generalmente la **sagitta** che è il più grande degli ossicini e viene depositato nel *sacculo*; nell'*utricolo* avviene la formazione del **lapillo**, mentre nella *lagena* si forma l'**asterisco**. Le dimensioni della *sagitta* possono superare anche il centimetro, mentre *asterisco* e *lapillo* sono più piccoli misurando soltanto pochi millimetri con il primo più grande del secondo.

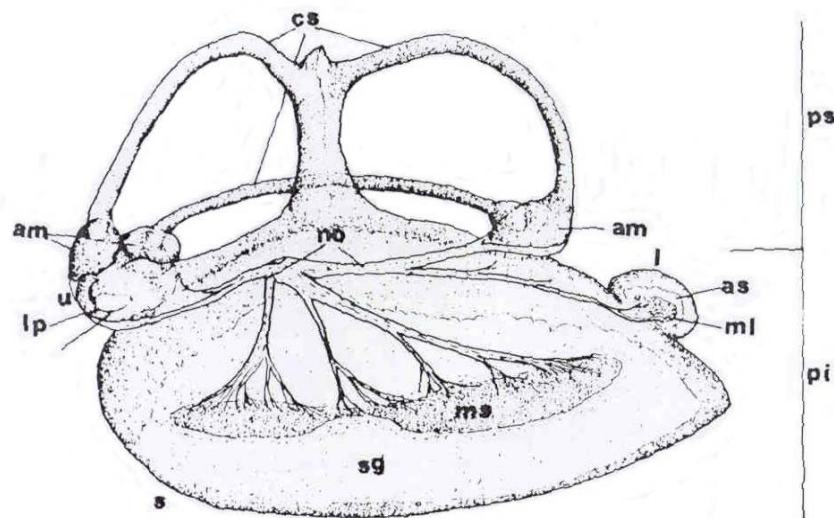
La *sagitta* possiede un corpo ellittico lateralmente compresso e concavo distalmente con l'asse lungo orientato in direzione antero-posteriore. Il lato convesso o prossimale, orientato verso l'asse centrale, è diviso in due aree da un solco profondo, il *sulcus acusticus*, sul quale si inseriscono le fibre nervose provenienti dalle pareti del *sacculo*.

Dal punto di vista chimico, gli otoliti sono composti da cristalli di carbonato di calcio (CaCO₃), sotto forma di aragonite, e da una matrice organica, a sua volta costituita in gran parte da una proteina ricca di aspartato e glutammato chiamata otolina.

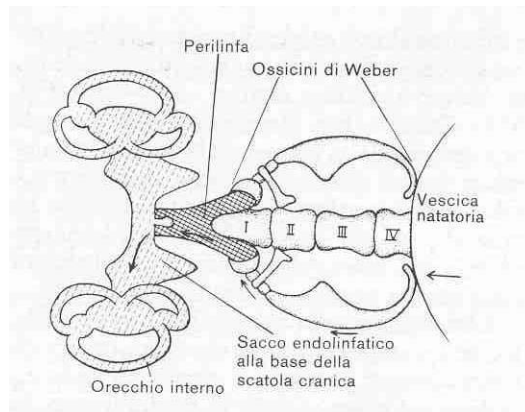
La macula dell'utricolo e, in minor grado, quelle del sacco e della lagena registrano, attraverso l'inclinazione dell'otolite e dei prolungamenti sensitivi in esso inclusi, l'inclinazione della testa e l'accelerazione lineare. La sagitta e l'asterisco sembrano essere principalmente coinvolti nella percezione dei suoni. Le onde sonore fanno vibrare queste strutture e ancor di più l'epitelio sensoriale delle rispettive *macule* provocando la trasmissione di stimoli nervosi al centro acustico del cervello.

Negli Elasmobranchi gli otoliti consistono di una matrice gelatinosa contenente numerosi piccoli cristalli di carbonato di calcio.

In alcuni ordini di Teleostei tra cui i Siluriformes e i Cypriniformes (pesci ostariofisi), la parte cefalica della vescica gassosa è collegata con il labirinto dell'orecchio interno attraverso l'apparato di Weber costituito da una serie di piccole ossa derivate da parti delle prime vertebre. Questa interdipendenza funzionale tra vescica gassosa e labirinto è finalizzata oltre che alla regolazione dell'equilibrio e della posizione del pesce; anche alla ricezione e alla produzione di suoni. Diversi altri gruppi di teleostei possiedono modificazioni della parte cefalica della vescica natatoria che interessano l'orecchio interno e possono influenzare la capacità di ricevere ed emettere suoni.



Sezione trasversale dell'orecchio interno destro (da Morales-Nin, 1992). am: ampolla as: asterisco, cs: canali semicircolari, l: lagena, lp: lapillo, ml: macula della lagena, ms: macula del sacco, mu: macula dell'utricolo, no: nervo acustico, pi: parte inferiore, ps: parte superiore, s: sacco, sg: sagitta, u: utricolo.

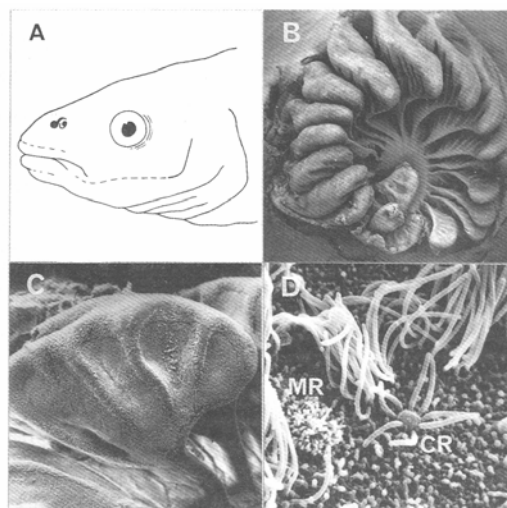


Apparato di Weber (da Romer, 1978)

6.3 L'olfatto e il gusto

I pesci recepiscono stimoli chimici attraverso due diversi canali chemorecettivi, l'olfatto e il gusto. La distinzione tra questi due sensi è comunque difficile poiché, diversamente da quanto avviene nei vertebrati terrestri, nei pesci sia l'olfatto che il gusto sono mediati da molecole disciolte nell'acqua. La solubilità e non la volatilità costituisce di conseguenza la proprietà determinante delle sostanze per la chemorecezione in ambiente acquatico. La principale differenza tra questi due sensi è legata allo spettro di sostanze a cui essi sono sensibili. In generale i recettori olfattivi, in quasi tutte le specie studiate, rispondono ad un ampio spettro di sostanze organiche, mentre i recettori gustativi mostrano una maggiore variabilità interspecifica.

Nei pesci l'olfatto è il mediatore più diffuso di segnali chimici coinvolti nel comportamento. Gli organi olfattivi mostrano nei teleostei una grande diversità in relazione al loro grado di sviluppo e all'ecologia delle specie. Le narici, generalmente poste in posizione dorso-laterale sulla testa, una per lato, hanno un'apertura anteriore e un'apertura posteriore e, contrariamente ai vertebrati terrestri, non sono connesse al sistema respiratorio. L'acqua penetra dall'apertura anteriore e fuoriesce da quella posteriore durante il nuoto del pesce, attraversando un epitelio olfattivo che si sviluppa dal pavimento delle cavità nasali in forma di rosette. Queste sono formate a loro volta da una complessa serie di pieghe dell'epitelio che hanno la funzione di aumentarne la superficie. Diversi tipi di cellule olfattive sono presenti nei pesci e possono essere distinte in base alla loro struttura. Generalmente queste cellule sono caratterizzate dalla presenza, sulla loro superficie superiore di microvilli o cilia.



Epitelio olfattivo dei Teleostei

Diversi studi hanno evidenziato un'elevata sensibilità dei pesci agli aminoacidi che costituiscono per essi dei potenti stimoli olfattivi, in particolare gli L- α -aminoacidi, in grado di indurre reazioni fisiologiche e comportamentali anche se presenti a bassissime concentrazioni.

E' stato poi evidenziato il ruolo determinante dell'olfatto per la recezione di feromoni riproduttivi, steroidi e prostaglandine, che hanno una funzione determinante nel mediare il comportamento riproduttivo.

In generale l'olfatto svolge un ruolo importante in una serie di attività comportamentali e tra queste si possono ricordare le seguenti:

- Migrazioni: il caso più noto è quello dei salmoni dove i giovani nelle prime fasi della loro vita subiscono un imprinting olfattivo dell'"odore" dell'acqua del fiume in cui sono nati. Al momento della riproduzione si avvicinano alla costa e riconoscono l'odore del proprio fiume che viene così scelto per la risalita.
- Riproduzione: come già accennato, gli ormoni sessuali giocano un ruolo importante nella regolazione del comportamento riproduttivo in numerose specie di teleostei, dall'attrazione iniziale, al riconoscimento dello stato sessuale, allo sviluppo sessuale dei giovani. Nei salmoni un ormone specifico (Ostradiolo 17 β) e il testosterone aumentano in maniera significativa durante la migrazione riproduttiva accrescendo la sensibilità olfattiva degli individui.
- Alimentazione: l'olfatto ha una funzione importante per l'individuazione del cibo, soprattutto per le specie che mostrano un comportamento alimentare notturno. Anche in predatori che individuano le prede a vista come i tonni è stato evidenziato un ruolo non trascurabile di questo senso.
- Fuga: Von Frish (1938) casualmente si accorse che quando un individuo ferito di *Phoxinus phoxinus* veniva introdotto in un branco quest'ultimo si disperdeva e i singoli individui tendevano a fuggire in direzioni diverse. Il fenomeno è determinato dal rilascio di sostanze di allarme contenute in cellule epidermiche speciali (club cells) dal tessuto danneggiato che innescano reazioni di fuga nei tra i membri del branco.

Anche il gusto ha per i pesci un ruolo importante nella recezione di segnali chimici. Ad esempio è stato evidenziato il ruolo dei recettori gustativi per l'individuazione di ossido di carbonio e tossine e quindi per evitare le zone caratterizzate dalla presenza di sostanze tossiche. Molte specie di pesci posseggono poi bottoni gustativi su strutture anatomiche specializzate per l'individuazione delle prede, come ad esempio barbigli (triglie, gadidi, etc.), raggi delle pinne ventrali o pettorali (triglididi, gadidi, etc.).

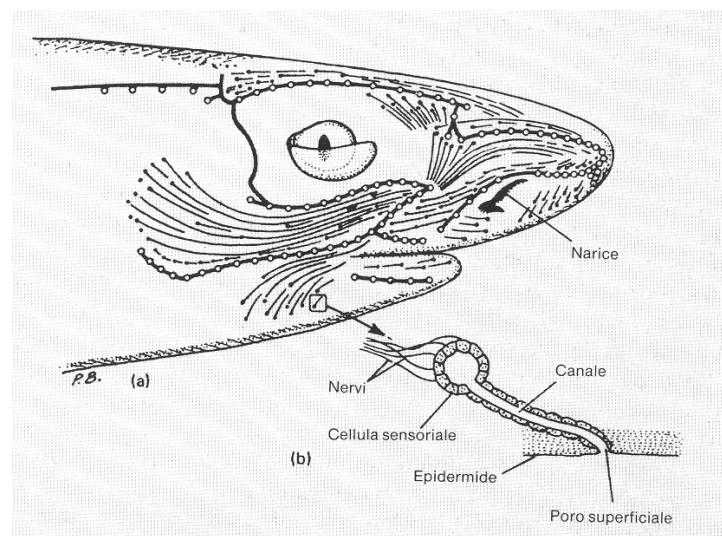
6.4 L'elettrorecezione dei selaci

La sensibilità a campi elettrici deboli è considerato nei pesci un carattere primitivo che ha caratterizzato gruppi estinti, come i primi Agnati, gli Acanthopterygii e i Condrostei e che persiste nei Selaci, nei Dipnoi, nelle Lamprede, nella Latimeria e in poche specie di Teleostei. Sono stati descritti due tipi diversi di **elettrorecettori**, a forma di ampolla (**ampolle di Lorenzini**) e tubulari. Le prime sono costituite da un ampolla epidermica che contiene un epitelio sensoriale connesso con la superficie del corpo da un canale ripieno di un mucopolisaccaride gelatinoso che è un buon conduttore elettrico. Le ampolle di Lorenzini costituiscono un'estensione del sistema della linea laterale e come quest'ultimo si basano sullo stesso tipo di cellule sensoriali (hair cells). Queste ultime non sono però sensibili alle vibrazioni ma a deboli campi elettrici e rispondono a inversioni locali della polarità elettrica. Una polarità negativa all'interno del lume dell'ampolla causa un cambiamento elettrico delle cellule sensoriali e il rilascio da parte di queste ultime di un neurotrasmettitore che stimola la trasmissione nervosa verso il cervello dove il segnale viene interpretato.

La sensibilità delle ampole ai campi elettrici è sorprendente se si considera che alcuni squali, come *Sphyrna tiburo*, sono sensibili a frequenze comprese tra 0.5 e 8 Hertz che corrispondono ad un campo elettrico di 5 nanovolts per cmq.

L'elettroreazione può assolvere diverse funzioni nei selaci. Questo senso è sicuramente importante per l'identificazione delle prede come dimostrato in esperimenti effettuati in acquario, ad esempio sul gattuccio (*Scyliorhinus canicula*), il quale ha evidenziato la capacità di identificare elettrodi nascosti sotto la sabbia. Tutti gli animali producono infatti campi elettrici, la cui intensità e caratteristiche variano da specie a specie, e questa proprietà viene sfruttata da squali e razze per localizzare le proprie prede.

Un'altra funzione importante dell'elettroreazione è legata all'orientamento e agli spostamenti. Studi di campo su *Sphyrna lewini* nel mar di Cortez hanno evidenziato la capacità di questi squali di seguire "piste elettromagnetiche" lungo il fondo marino per spostarsi tra siti di alimentazione e siti di socializzazione.



Disposizione sulla testa di uno squalo delle Ampolle di Lorenzini. I cerchi vuoti rappresentano la posizione dei pori superficiali e i tratti scuri la posizione delle cellule sensoriali. *Da Pough et al. Biologia Evolutiva e Comparata dei Vertebrati, Casa editrice Ambrosiana, Milano.*

7. ALIMENTAZIONE E COMPORTAMENTO TROFICO

Il regime alimentare dei pesci è altamente differenziato e presenta di conseguenza una grande varietà di adattamenti morfologici (forma della bocca e dei denti, recettori gustativi, innervazioni sensoriali nel capo, lunghi barbighi, raggi delle pinne modificati) e comportamentali (strategie di alimentazione). Questi adattamenti interessano tutte le fasi del processo di acquisizione del cibo: dalla ricerca alla individuazione, dalla cattura alla digestione.

In rapporto alle abitudini alimentari delle varie specie si notano delle variazioni di notevole importanza nella forma e grandezza della bocca, dei denti, delle branchie e del sistema digestivo.

7.1 Adattamenti morfologici

7.1.1 Organi di senso

I principali organi di senso dei pesci sono stati descritti nelle sezioni precedenti. Ricordiamo qui brevemente quelli che entrano direttamente in gioco per la ricerca del cibo.

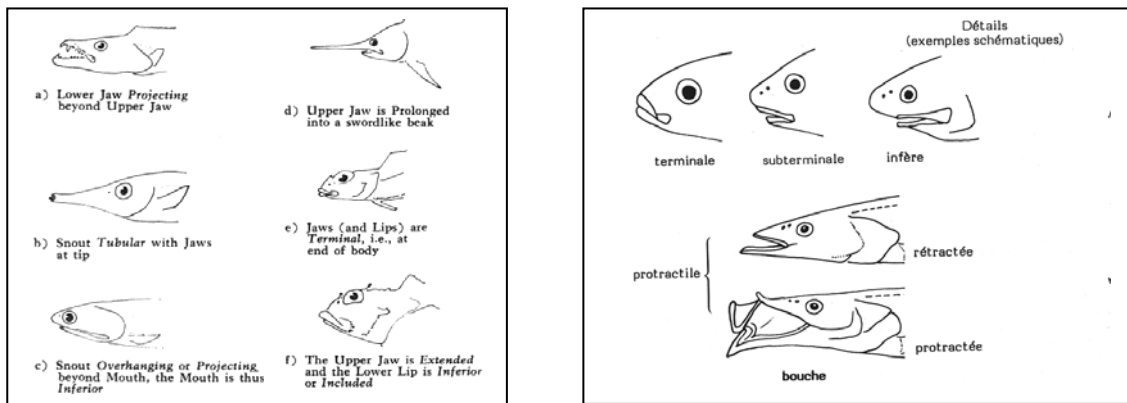
La vista e la linea laterale svolgono un ruolo importante soprattutto per i predatori pelagici mentre nelle specie demersali e bentoniche diventano predominanti i bottoni gustativi, che possono essere localizzati sulle pinne, nella bocca e sui barbighi (importanti in questo senso quelli di molti Gadidi).

7.1.2 Forma e struttura della bocca

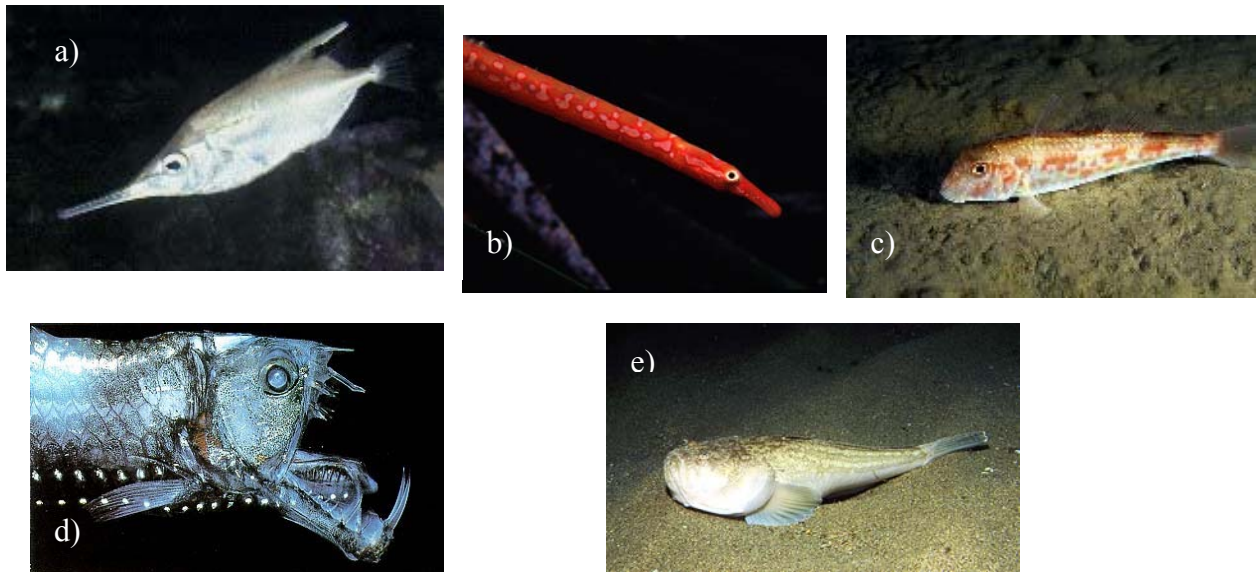
La struttura della bocca di un pesce ne rivela le abitudini alimentari. La bocca si è infatti estremamente diversificata nelle varie specie a seconda della dieta adottata e delle modalità di acquisizione del cibo. Avremo così bocche con mascelle superiori prominenti rispetto alla inferiore o viceversa, come capita in molti predatori, mascelle allungate e di forma tubulare, bocca tipica delle specie che si nutrono di piccoli organismi presenti negli anfratti delle rocce, dei coralli o nella sabbia. La bocca poi può essere protrudibile in avanti per afferrare meglio le prede, o apribile a dismisura per poter ingoiare con un colpo solo prede più grandi del predatore.

La posizione della bocca può essere terminale (posta cioè proprio in avanti, al centro della testa, adottata da quelle specie che cercano attivamente il cibo e lo catturano direttamente), subterminale (quando posta leggermente al di sotto della parte centrale della testa) o inferiore (quando posta nella parte più inferiore della testa). Queste due posizioni sono idonee per la ricerca del cibo sul fondo. Altre specie di predatori bentonici, che cacciano all'agguato (es. pesce prete *Uranoscopus scaber*), hanno la bocca in posizione superiore.

Un caso particolare è quello della bocca della lampreda (Ciclostomi), di forma circolare, che agisce come una vera e propria ventosa con la quale l'animale aderisce alla preda per succhiarne il sangue e i tessuti.



Esempi di forma e posizione della bocca in diverse specie di pesci.



Esempi di adattamenti nella forma della bocca: a) la bocca del pesce trombetta, idonea a catturare invertebrati nel sedimento sabbioso; b) la bocca del pesce ago, idonea a catturare piccoli invertebrati tra le foglie della *Posidonia*; c) la bocca della triglia, idonea a scavare e catturare piccoli organismi presenti nel fango; d) la bocca di un pesce abissale che, grazie alla particolare conformazione delle ossa, è in grado di ingoiare prede di grandi dimensioni; e) nel pesce prete, che vive mimetizzato nel substrato, la bocca è rivolta verso l'alto per catturare prede che nuotano nelle vicinanze.

Un esempio di adattamento morfologico nella dimensione, forma e posizione della bocca in funzione della dieta è dato dalle specie del genere *Chaetodon* (pesci farfalla tropicali). Nello stesso ambiente della barriera corallina possono convivere una decina di specie diverse, caratterizzate da piccole differenze nella struttura della bocca, ognuna adattata ad un particolare tipo di alimentazione: dalla specie che caccia invertebrati tra i coralli o quella che si nutre dei polipi dei coralli, da quella onnivora a quella che caccia invertebrati sul sedimento sabbioso.

7.1.3 Dentatura

Anche in rapporto alla dentatura si osservano grandissime variazioni. I denti possono mancare o essere molto numerosi. Possono essere presenti su entrambe le mascelle, sul vomere, sulle ossa palatine e su quelle faringee; talvolta (Ciprinidi) i denti faringei sono molto sviluppati, mentre sulle mascelle mancano completamente.

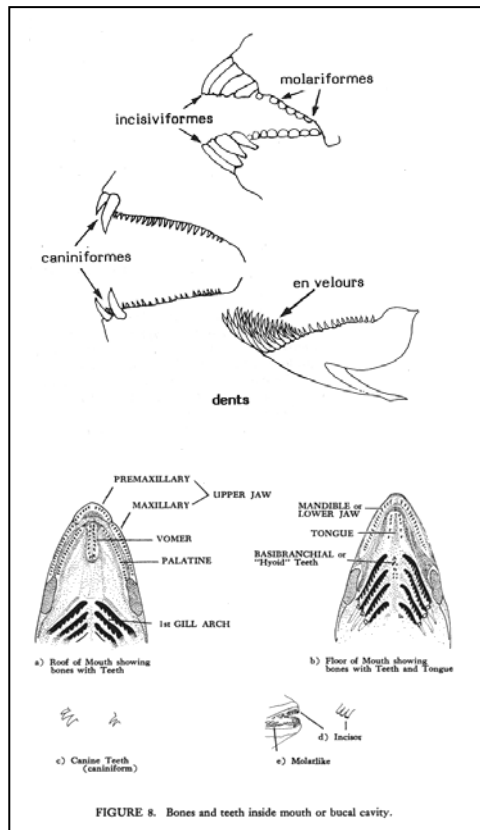
I denti servono per afferrare le prede e, se occorre, per strappare parti dei tessuti (denti caniniformi). Nelle specie che inseguono la preda e devono afferrarla e fermarla, i denti possono essere taglienti a filo di rasoio o seghettati (squali, pesce serra), in quelle che cacciano all'aspetto dove la preda deve essere bloccata, i canini sono a pugnale o aghiformi, spesso con la punta rivolta indietro (cernia, rana pescatrice). Altre specie usano raschiare o strappare alghe o altri organismi dal substrato (denti incisiviformi).

Gli Sparidi rappresentano un esempio di adattamento tra forma dei denti ed alimentazione. In questa famiglia, infatti, sono presenti specie predatrici con canini ben sviluppati (dentici), onnivori con incisivi e molari (saraghi), erbivori con incisivi sviluppati (salpa) o trituratori di crostacei e molluschi del fondo con molari sviluppati (marmora, orata).

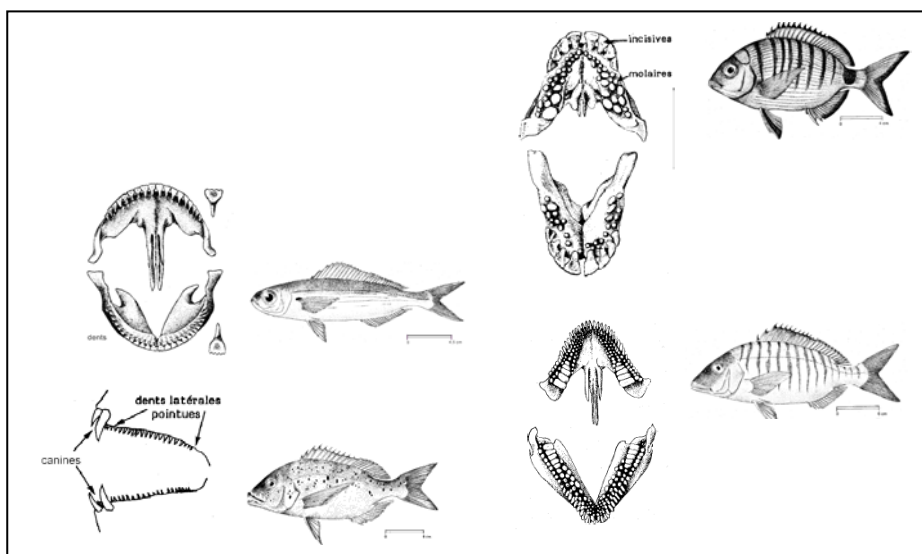
Nel caso della salpa, i denti taglienti sono disposti su una unica fila. Nel caso dei saraghi che si nutrono di invertebrati nascosti tra le anfrattuosità del fondo, gli incisivi sono grossi e a scalpello

per sgretolare la roccia e sono presenti anche dei molari per schiacciare le parti dure e per rompere gusci e corazze di conchiglie o crostacei (denti molariformi ai lati delle mascelle). In maniera simile l'orata si nutre prevalentemente di bivalvi che sgretola grazie ad una dentatura caratterizzata da denti molariformi molto sviluppati.

I pesci pappagallo dei mari tropicali hanno trasformato i denti mascellari in un robusto becco per demolire i coralli e sono muniti di denti faringei che hanno la forma e la funzione di una macina per triturare tutte le parti calcaree non commestibili. Lo stesso becco è utilizzato dalla specie mediterranea (*Sparisoma cretense*) per raschiare le alghe dal substrato roccioso. Alcuni labridi, detti pulitori, hanno piccoli dentini conici acuminati con i quali strappano gli ectoparassiti dalla pelle di altri pesci.



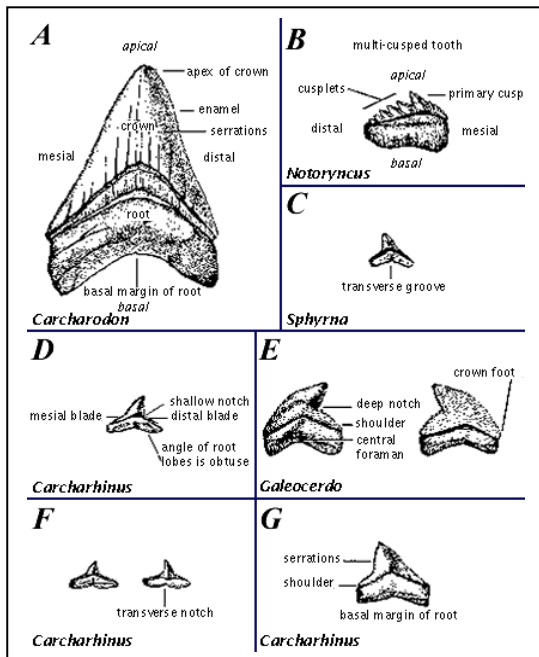
Denti incisiviformi, molariformi, caniniformi e loro posizione sulle mascelle



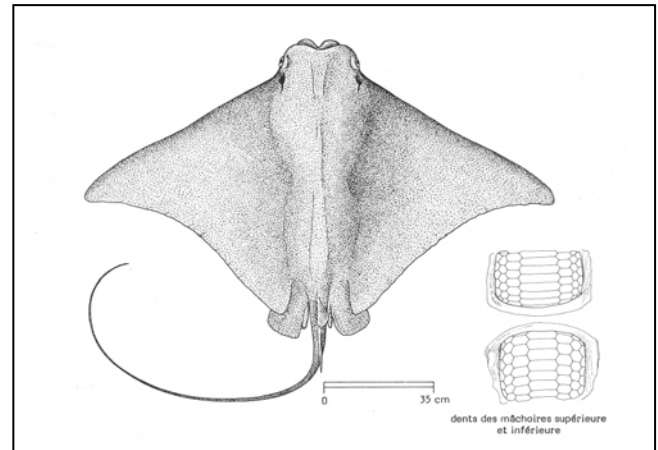
Esempi di diverse dentature negli Sparidi

I Condroitti hanno la bocca posta ventralmente e munita, negli squali, di molte file di denti, a forma triangolare e seghettati ai margini; solo la prima fila è funzionante, le altre file servono per sostituire, circa ogni due settimane, i denti caduti o lesionati. Le razze e le chimere possiedono denti piatti che servono per schiacciare le conchiglie dei molluschi di cui si nutrono.

I due squali più grandi, lo squalo balena e lo squalo elefante, che si alimentano di plancton non usano i denti per catturare il cibo. Per trattenere il plancton, fanno passare un grande volume d'acqua sulle branchie, munite di piccolissime spine (le "branchiospine") dove i piccoli organismi restano impigliati.



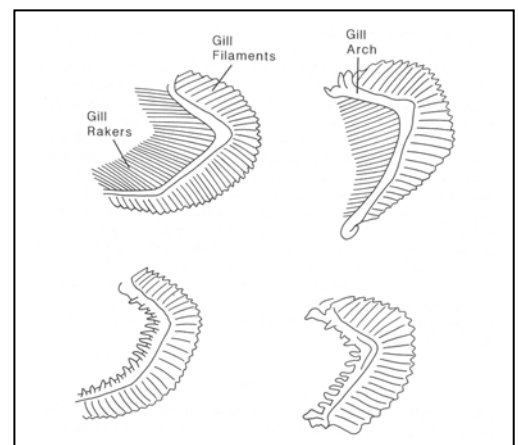
Denti di squaliformi



Denti a mola per triturare dell'aquila di mare

7.1.4 Funzione delle branchie per la cattura del cibo

Le branchie sono sostenute da appositi supporti denominati archi branchiali. Questi archi posseggono delle appendici speciali in vario numero e forma dette branchiospine. Queste, formando una griglia di protezione interna alle branchie, hanno forma e sviluppo differente in funzione del sistema di alimentazione del pesce. Nei pesci planctofagi, ad esempio, la corrente d'acqua che convoglia nella faringe i minuscoli organismi del plancton deve essere filtrata prima di passare attraverso le branchie, sia per accumulare il nutrimento sia per impedire che gli organismi planctonici vadano ad insediarsi tra i filamenti branchiali producendo lesioni.



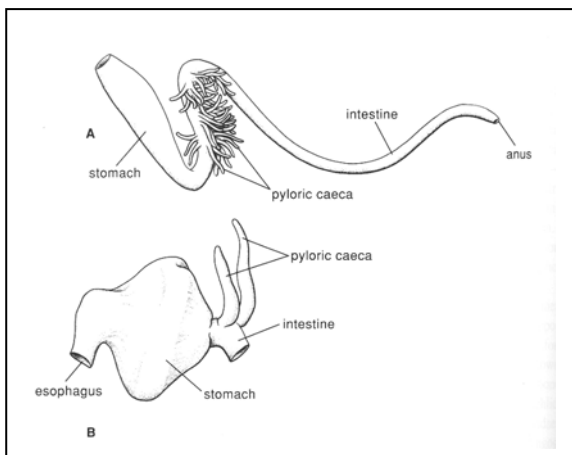
Differente morfologia delle branchie in specie filtratrici di plancton e in specie macrofaghe

7.1.5 Forma e dimensione dello stomaco e dell'intestino

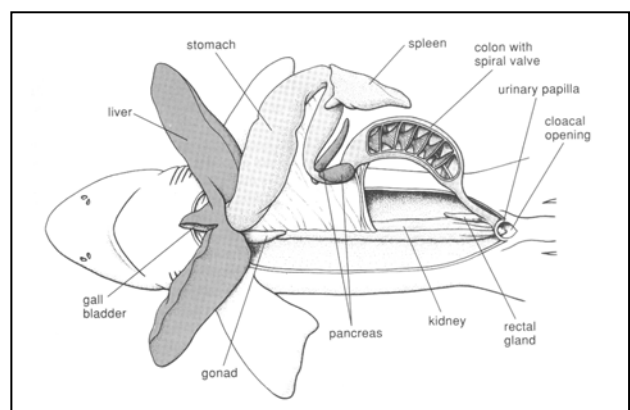
La cavità boccale si apre nella faringe che prosegue con un esofago molto elastico contenente cellule secernenti una sostanza mucosa che favorisce l'avanzamento del bolo verso lo stomaco. Esso può assumere forme diverse (a sifone, fusiforme, a sacco, ripiegato ad U, ecc.) ed essere talvolta dotato di una sviluppata muscolatura, simile al ventriglio degli uccelli, oppure di una sorta di "cieco" che funge da deposito per il cibo. In alcune famiglie (Ciprinidi, Scaridi per esempio) lo stomaco è completamente assente, così che l'esofago sbocca direttamente nell'intestino dove si svolge tutta la digestione. Nel caso degli erbivori lo stomaco ha una muscolatura sottile e mantiene un pH basso per favorire la digestione delle fibre. Nei detritivori lo stomaco ha una muscolatura sviluppata idonea a macinare quanto ingerito.

I processi digestivi iniziati nello stomaco proseguono quindi nell'intestino medio, dove avviene il riassorbimento dei prodotti ultimi della digestione. E' interessante notare come anche il tubo digerente risente del tipo di dieta adottata: generalmente è di dimensioni maggiori e più circonvoluto nelle specie erbivore rispetto a quelle carnivore (anche 10 volte più lungo), poiché la digestione del materiale fibroso è più difficoltosa rispetto a quello proteico; i pesci predatori hanno invece un tubo digerente piuttosto corto e diritto, lungo quanto il pesce stesso. Questa disposizione è tipica dei Pesci Cartilaginei, come gli squali, in cui si osserva inoltre la "valvola spirale", ossia la mucosa intestinale che si avvolge in numerose spire per aumentare la superficie assorbente. Soluzione del resto generalizzata nelle forme ancestrali e che si ritrova ancor oggi nei pesci ossei più primitivi, quali i Dipnoi e gli Acipenseridi, mentre è scomparsa nei Teleostei, nei quali, invece, sono frequenti in numero variabile a seconda delle specie, le appendici piloriche, cioè dei diverticoli della parete intestinale che, aumentando la capacità assorbente dell'intestino, contribuiscono anche a tamponare la reazione acida del bolo alimentare in uscita dallo stomaco.

Infine, nell'intestino terminale i residui non assorbiti vengono avviati verso l'apertura anale, che in tutti gli Osteitti è separata dalle vie urogenitali. Negli elasmobranchi, gonodotti e intestino si aprono invece in una cloaca.



Stomaci di pesci ossei



Lo stomaco dei selaci, con la valvola a spirale

7.2 Adattamenti comportamentali

A causa della grande varietà nella dieta dei pesci, molti autori ritengono conveniente analizzare i diversi comportamenti alimentari descrivendo le maggiori categorie trofiche. In questo tipo di approccio una certa enfasi è data alla descrizione delle strategie di alimentazione, alle modalità sensoriali usate e alla relazione tra comportamento alimentare e habitat.

7.2.1 Categorie trofiche o strategie alimentari

Detritivori. In genere bentonici, sono pesci che si nutrono dei detriti organici che si depositano sul fondo (materiale accumulato sul fondo: particolato organico animale o vegetale, sedimento, batteri, protozoi, muco dei coralli) tramite un meccanismo di smistamento a livello bucco-faringeo. Nei detritivori è presente spesso una certa eterodonzia, cioè i denti sono di forma diversa, probabilmente in relazione alle loro varie abitudini alimentari che li portano a cacciare prede, come pure a cibarsi di invertebrati più o meno coriacei. Il cefalo (*Mugil cephalus*) nuota in prossimità del fondo aspirando all'interno della cavità buccale (ampia con il labbro superiore particolarmente pronunciato e munita di piccoli denti) piccoli organismi (molluschi) ed alghe, incluso detrito. Detritivori sono anche alcuni blennidi e gobidi delle barriere coralline.

Erbivori. Possono essere riconosciute tre categorie di erbivori, Filtratori, Raschiatori, Brucatori.

- Filtratori. Si nutrono principalmente di fitoplancton, comprese diatomee, dinoflagellati alghe brune e verdi. I denti sono del tutto assenti oppure ridotti. La bocca terminale funziona da imbuto, filtrando, dalla corrente d'acqua che passa attraverso le branchie, il nutrimento. Appartengono a questo gruppo i cosiddetti piccoli pelagici, Clupeiformi (sardine, acciughe etc.) che come descritto precedentemente, hanno evoluto particolari filamenti a livello degli archi branchiali (branchiospine) a formare un efficace filtro in grado di trattenere il plancton.

- Raschiatori. Specie che si nutrono delle alghe epilitiche, tappezzanti le rocce e la vegetazione sommerse, come *Pseudotropheus tropheops* e *Tilapia mossambica*, che raschiano le alghe incrostanti con le mascelle munite di sottili denti conici disposti in otto file, di cui quelli più esterni sono brevi e a due punte, gli altri a tre punte. Alcuni pesci d'acqua dolce hanno evoluto caratteristiche particolari per meglio adattarsi a questo genere di alimentazione come nel genere *Plecostomus*. Questi presentano un disco ventrale adesivo con il quale si ancorano saldamente al substrato e poi con i loro denti "raschiano" le alghe dalla superficie delle rocce circostanti. Tra le specie marine, ricordiamo *Sparisoma cretense*, presente anche nelle acque italiane e *Siganus luridus*, presente nel Mediterraneo orientale.

- Brucatori. Le specie che mangiano regolarmente fanerogame marine e alghe presentano un'ampia varietà di adattamenti nella forma della bocca e nei denti atti a migliorare le capacità di presa. Le specie più conosciute sono presenti nelle acque, dolci e marine tropicali. La carpa (*Ctenopharyngodon idella*) non ha denti nella bocca, ma, dopo aver afferrato le alghe dal substrato, le strappa con violenti e rapidi movimenti della testa. I pesci erbivori, quali *Tilapia rendalli*, *T. zillii* e *Hoplochromis similis*, si nutrono dei germogli e delle piante dalle foglie tenere. La loro dentatura è costituita allo scopo da tre-quattro serie di denti a tre punte, con cui afferrano saldamente i vegetali fluttuanti, recidendoli poi con un'altra serie di grandi denti posti all'esterno a forma di lama. Il "pascolo" preferito può essere costituito esclusivamente da alghe, come avviene per la specie marina mediterranea salpa (*Sarpa salpa*), che possiede una bocca piccola, con labbra spesse, munita di sottili denti taglienti atti a falciare.

Carnivori: Numerosi pesci sono carnivori, nutrendosi di animali vivi con una grande varietà di modalità e adattamenti. Possiamo così distinguere planctofagi, cacciatori all'agguato, cacciatori mimetici (o all'inganno), cacciatori all'inseguimento, trituratori e bentofagi.

- Planctofagi. Le branchie di numerosi pesci pelagici hanno funzione filtrante. Alcuni selaci provvisti di branchie strettamente ravvicinate trattengono il plancton sulle appendici spinose delle arcate branchiali (branchiospine). Lo squalo elefante si nutre esclusivamente di piccoli organismi planctonici, che trattiene nella bocca filtrando l'acqua (circa 1000 tonnellate d'acqua per ora, nuotando a 2 nodi) attraverso le lamelle ossee branchiali. Tra i pesci ossei, le aringhe (*Clupea arengus*) hanno branchie lunghe e sottili che fuoriescono dalle aperture opercolari e trattengono gli organismi planctonici. Nei nostri mari anche l'acciuga (*Engraulis encrasicolus*) e la sardina (*Sardina pilchardus*) sono filtratori, nutrendosi sia di zooplancton (piccoli crostacei, larve di molluschi, ecc.) che di fitoplancton.

Specie timide e mimetiche, come i Signatoidei (pesce ago, pesce trombetta, cavalluccio marino) si nutrono di organismi dello zooplancton; essi hanno una bocca di dimensioni ridotte munita di denti piccolissimi, oppure priva di denti, all'estremità del muso allungato e tubiforme. Altra specie zooplanctonica è la castagnola, *Chromis chromis*, che caccia di giorno in gruppi di numerosi individui.

- Cacciatori all'agguato. Sono pesci particolarmente modificati per mimetizzarsi sul fondo ed attaccare ingannando in varie maniere la preda. Negli Scorpenidi, perfettamente mimetizzati sui fondali rocciosi grazie alle pinne, ad escrescenze presenti sul capo e sul corpo e ai colori, la bocca si fa grande e telescopica per protendersi a scatto e risucchiare la preda. La rana pescatrice (*Lophius* spp.), si mimetizza sul fondale presentando delle caratteristiche peculiari: delle due pinne dorsali la prima è costituita da 6 lunghi raggi dei quali il primo, mobile e molto lungo, recando all'estremità una espansione carnosa che simula una potenziale "esca", serve ad attirare le prede; la seconda, localizzata nella metà posteriore del corpo, è costituita da 11-12 raggi riuniti; le pinne pettorali sono evidenti e molto robuste mentre quelle ventrali, di inserzione giugulare, rimangono totalmente nascoste quando l'animale è posato sul fondo (queste ultime servono, sui fondi molli, a scavare una buca per adagiarsi e mimetizzarsi meglio). Numerose le protuberanze sulla superficie del corpo e di rilievo la frangia di appendici carnose, intorno al corpo, che contribuiscono a renderne indefiniti i contorni e a esasperare il mimetismo.

Gli Stomatidi, fra i più comuni abitanti delle profondità marine, presentano sotto la mandibola un barbiglio luminescente con funzione di esca. Il muso degli appartenenti a questa famiglia è corto con mascelle lunghe, e con notevole capacità di apertura, munite di denti aguzzi sia brevi che lunghi.

Un predatore come il pesce pietra (*Synanceia verrucosa*) affida la sua sopravvivenza alla capacità di catturare le prede mimetizzandosi sul fondale roccioso e alla repentinità dell'attacco, lasciando così poche possibilità l'ignara preda. D'altra parte nulla potrebbe fare nel caso venisse individuato da un predatore più grosso: la sua forma goffa e per nulla idrodinamica non gli permetterebbe certo di fuggire veloce; la sua spiccata territorialità, che lo spinge ad allontanare i suoi simili, consente in tal modo al cacciatore di concentrarsi unicamente su di lui, lasciandogli ben poche vie di scampo.

La sogliola e gli altri Pleuronettiformi, che hanno la parte del corpo rivolta verso l'alto, pigmentata, mutano colorazione a seconda del fondale su cui si posa. Il muso è leggermente prominente con la bocca piccola ed arcuata; i denti di piccole dimensioni sono presenti solo sulle mascelle del lato cieco (sinistro) mentre sono assenti o rudimentali sul lato destro dell'animale. La specie si nutre di piccoli organismi bentonici, vermi e molluschi.

- Cacciatori all'aspetto. Sono predatori che basano la loro strategia sulla sorpresa, ma senza adottare particolari modificazioni morfologiche. Rimangono immobili vicino al substrato o si nascondono in anfratti del fondo. La cernia bruna, così come le specie congeneri, è una specie solitaria e

sedentaria. Ha una mandibola prominente con denti piccoli e acuti su entrambe le mascelle. Vivendo solitaria si annidano spesso fra le rocce, cacciando durante il giorno e risucchiando con un rapido scatto della bocca una notevole varietà di prede (crostacei, piccoli pesci, seppie e polpi). Altri esempi di cacciatori di questo tipo sono *Serranus* spp., alcuni Gobidi e, in acque dolci, il luccio.

- Cacciatori all'inseguimento. Appartengono a questo gruppo efficaci ed abili nuotatori, rapidi nei movimenti. Lo squalo smeriglio, per esempio, presenta un corpo fusiforme ed affusolato con il muso appuntito. Ha la coda muscolosa dai lobi quasi uguali e una piccola seconda pinna dorsale. Nuota rigido flettendo soltanto la coda rinforzata dai muscoli delle chiglie ed è capace di raggiungere velocità consistenti. I denti inferiori sono spesso stretti e più aguzzi, usati per forare e trattenere la preda, mentre i larghi e seghettati denti superiori si spingono in avanti e la testa ruota in modo da rimuovere un pezzo di carne dalla preda. Gli squali hanno sviluppato una particolare capacità di "sentire" anche a grande distanza la preda grazie a stimoli di tipo chimico (*Carcharinus melanopterus*), alle vibrazioni da essa prodotte (*C. falciformis*) o grazie ad una sofisticata capacità di sentire i campi elettrici (*Sphyrna* spp., *Scyliorhinus canicola*).

Tra i pesci ossei, la ricciola *Seriola dumerilii*, il più grande dei carangidi del Mediterraneo, ha corpo affusolato, agile e slanciato. La bocca è munita di denti piccoli e appuntiti disposti su di una sola fila. E' una specie spiccatamente piscivora che si spinge fino in bassi fondali per inseguire cefali e altri pesci. Altri predatori pelagici sono la leccia (*Lichia amia*) che presenta un corpo slanciato e compresso lungo i fianchi, con un profilo particolarmente appuntito, il tonno, gli sgombri. Anche i dentici (*Dentex dentex*) hanno una bocca, grande e protrattile, armata su entrambe le mascelle di denti ben sviluppati, che fanno di questa specie un attivo predatore di pesci e molluschi.

- Bentofagi. Le specie che si cibano di prede che vivono sul o nel fondo si distinguono diverse categorie trofiche: quelle che disturbano la preda sul fondo (Triglidae *Mullus* spp.), quelle che aspirano il substrato e lo filtrano (*Lethrinops furcifer*), quelle che attaccano direttamente la preda (i labridi *Thalassoma pavo* e *Labrus merula*, o gli sparidae *Sparus aurata* e *Diplodus vulgaris*). Il primo gruppo presenta dei bottoni sensoriali di cellule con funzione gustativa distribuiti non soltanto nella cavità boccale e faringea, ma anche sul muso, sulle guance e sui barbigli particolarmente sviluppati. I barbigli sono organi a funzione prevalentemente tattile, che si trovano presso la bocca in vario numero (la triglia ne ha due) brevi lunghi, semplici o ramificati. Il genere *Mullus* esplora il fondo con i suoi barbigli sottili e con questi individua le prede. Possiede piccoli denti conici nella mandibola e non ha quasi denti nella mascella superiore, mentre sul vomere e sui palatini ve ne sono molteplici che formano una superficie irta di piccole punte, atte a trattenere i policheti e gli altri organismi che trova sul fondo. Analogo comportamento di ricerca attiva nel substrato mobile hanno le specie della famiglia dei Triglidae.

Alcuni pesci come ad esempio i muggini ispezionano continuamente il fondo, ingerendo lo strato più superficiale del substrato; le branchie di questi animali sono munite di particolari appendici che trattengono il materiale organico quando il flusso di fango passa attraverso le branchie.

- Trituratori. Come già riferito in precedenza le specie che adottano questa strategia alimentare hanno bocche munite di dentature specializzate a tritare alimenti duri (molluschi, coralli, alghe calcaree, echinodermi etc.). Una specializzazione a questa particolare forma di alimentazione è data dalla presenza di potenti muscoli mandibolari e di un cranio raccorciato e robusto.

Necrofagi: alcuni pesci si nutrono di organismi morti o feriti, inclusi quelli catturati da altri pesci o intrappolati in rete o ami. La ricerca di questo cibo è legata a recettori chimici, olfattivi e pressori. Fra queste specie *Squalus acanthias* riesce a sentire da grandi distanze il pesce rimasto intrappolato nelle reti e a predarlo. Tra le specie che si cibano di pesci morti o feriti nei pressi del fondo, solo i Myxinidae (Agnati) sono però "necrofagi" abituali. Sono prettamente bentonici con occhi assenti o

ridotti, e il cibo (pesci morti o feriti ma anche gasteropodi) viene individuato grazie a recettori chimici e attaccato tramite la bocca modificata.

Succhiatori: a questa categoria appartengono le lamprede caratterizzate da una bocca a ventosa e da una struttura a forma di pistone (lingua) armata di tre o quattro piastre dentarie. La lampreda marina si nutre in modo caratteristico fissandosi con la ventosa orale al corpo di un pesce e con i movimenti della lingua robusta, ne erode la pelle cibandosi del sangue e dei muscoli delle vittime. Durante questa operazione, il sangue delle ferite è mantenuto fluido da una sostanza anticoagulante contenuta nella saliva.

Altre strategie alimentari sono quelle sviluppate dai pulitori e dagli onnivori. Tra i primi troviamo dei labridi che grazie a dei piccoli dentini conici acuminati strappano gli ectoparassiti dalla pelle di altri pesci.

Gli onnivori poi non hanno una dieta mirata, e si cibano di qualsiasi cosa capitata loro a tiro. La bocca e la dentatura di queste specie sono poco specializzate ma idonee alla cattura, alla triturazione, a strappare.

7.2.2 Variazioni della dieta durante la crescita

La dieta delle diverse specie varia con la taglia dell'animale e quindi con l'età. E' il caso ad esempio del nasello (*Merluccius merluccius*). Questa specie, molto abbondante nelle nostre acque, ha una dieta basata, nell'età giovanile, soprattutto su piccoli crostacei planctonici, quali *Meganyctiphanes norvegica*, *Lophogaster typicus* e *Pasiphaea* spp. In una fase intermedia, in seguito ad un aumento delle dimensioni della bocca e ad un cambiamento delle abitudini di vita, la dieta si sposta su crostacei bentonici di dimensioni maggiori quali *Alpheus glaber* e *Chlorotocus crassicornis*, e su pesci quali sardine e alici. Da adulto la dieta è mirata soprattutto ai pesci, quali sardine e alici, ma anche centracantidi e giovanili di nasello (cannibalismo). Altre evidenti variazioni della dieta sono legate alla stagione.

8.0 CICLI BIOLOGICI

I cicli biologici, cioè la successione di fasi di vita dalla nascita alla morte, sono estremamente vari e complessi nei pesci. Ogni individuo segue delle modalità di accrescimento, differenziamento e riproduzione nel corso della propria vita che sono caratteristici della specie di appartenenza: la fase iniziale di differenziamento e di accrescimento che precede la riproduzione può essere più o meno lunga, la riproduzione stessa può avvenire una volta sola o più volte, ad ogni evento riproduttivo possono essere prodotte poche uova grandi o molte uova piccole, ecc..

Ogni fase o carattere del ciclo biologico mostra quindi un'elevata variabilità e il possesso di un carattere può limitare il campo di variazione di qualche altro carattere anche perché essi hanno dei costi in termini energetici e quindi quanto utilizzato per una funzione (es. riproduzione) non è più disponibile per un'altra funzione (es. accrescimento somatico).

Inoltre, la morfologia generale di un organismo, risultato della sua storia evolutiva, può limitare il campo di variazione di tutti i caratteri del ciclo biologico.

Le diverse specie hanno quindi di fronte un'ampia gamma di cicli biologici possibili, l'adozione dell'uno rispetto all'altro è il risultato di fattori legati alle caratteristiche ambientali, ai vincoli filogenetici (la storia evolutiva della specie) e probabilmente al caso.

La selezione naturale favorisce quei caratteri che danno agli individui che li posseggono un maggior successo riproduttivo nel corso della propria vita, inteso come contributo relativo alle generazioni

successive. Quindi le diverse componenti del ciclo biologico, influenzando la fecondità e la sopravvivenza degli individui sono “controllate” dalla selezione naturale.

L'effetto di quest'ultima sarà quello di favorire quei cicli biologici che massimizzano il successo riproduttivo (fitness) degli individui attraverso il raggiungimento di compromessi vantaggiosi tra le diverse fasi del ciclo vitale.

Nei prossimi paragrafi verranno descritte le diverse componenti dei cicli biologici e le strategie adottate dai pesci ossei e cartilaginei.

8.1 Riproduzione

La grande variabilità nei cicli vitali dei pesci è in buona parte in relazione con aspetti che riguardano la riproduzione.

Il periodo pre-riproduttivo può essere più o meno lungo: alcune specie iniziano a riprodursi precocemente (ad esempio *Mullus barbatus* alla fine del primo anno), mentre altre adottano una strategia che prevede di ritardare la riproduzione in una fase più avanzata (ad esempio specie del genere *Sebastes* si riproducono a partire dai 10 anni di età). Le specie precoci hanno una minore longevità e quindi un tasso di accrescimento delle popolazioni maggiore rispetto alle specie tardive. Le specie come quelle sopra citate che si riproducono più volte nel corso della loro vita sono dette **iteropare** ed è questa la condizione più frequente tra i Teleostei e i condroitti. Nelle specie dette **semelpare** la riproduzione è spostata al termine del ciclo vitale e la prole viene prodotta simultaneamente in un unico evento riproduttivo, come avviene ad esempio nei salmoni del genere *Oncorhynchus*.

8.1.1 Fecondità e dimensioni delle uova

L'energia disponibile per la riproduzione può essere allocata in maniera diversa in un range di possibilità che va dalla produzione di un numero elevatissimo di uova piccole e pelagiche (da alcune migliaia fino a diversi milioni), che è la condizione più diffusa nei Teleostei, fino alla fecondazione interna e alla **viviparità**, che prevede il contributo materno allo sviluppo degli embrioni.

I pesci cartilaginei hanno bassa fecondità ma un'elevata quantità di riserve alimentari allocate per singolo embrione. La quantità di uova o embrioni prodotta ogni anno da un singolo individuo può variare, a seconda della specie, tra una decina fino a qualche centinaio. La gestazione nelle specie vivipare varia da 6 mesi a 2 anni, mentre le uova schiudono nel giro di 2-12 mesi.

La **fecondazione** è interna, i maschi sono infatti dotati di organi copulatori, i **gonopodi** per il trasferimento degli spermatozoi negli ovidotti delle femmine. Alcune specie producono poche uova bentoniche (es. gattuccio, tutte le razze) e questa sembra essere la condizione ancestrale, altre hanno adottato la ovoviviparità, le uova vengono trattenute negli ovidotti fino alla schiusa (es. squalo balena) e infine, altre specie ancora sono vivipare, le femmine danno alla luce individui autosufficienti. Nella viviparità, diffusa in 40 famiglie di elasmobranchi, si distinguono due condizioni differenti, a seconda del tipo di contributo materno al nutrimento degli embrioni. Nei Lamnidi (es. *Lamna nasus*, *Isurus oxyrinchus*, *Alopias vulpinus*) non c'è connessione tra placenta ed embrioni e quest'ultimi vengono alimentati attraverso la secrezione di sostanze nutritive che sostituiscono il tuorlo (latte uterino), oppure i giovanili si alimentano di uova morte, di altri embrioni o di tessuti materni (es. squalo martello).





Nei Carcarinidi (*Carcharinus spp.*, *Mustelus spp.*, etc.) e negli Sfirnidi (*Sphyrna spp.*) si forma una placenta per il nutrimento diretto degli embrioni. Esiste quindi nei Selaci un continuum di condizioni che prevedono un contributo crescente di **cure parentali** da parte della femmina.

Nei Teleostei viceversa predomina la fecondazione esterna e la produzione di numeri elevati di uova piccole e planctoniche da cui si originano larve anch'esse planctoniche. La strategia di molte specie è quella di massimizzare la fecondità attraverso la riduzione delle dimensioni medie delle

uova. Questa strategia prevede un cospicuo dispendio energetico a causa della notevole produzione di gameti che si rende necessaria per far fronte all'alto tasso di mortalità che caratterizza le fasi planctoniche. A questo svantaggio, però, si contrappongono alcuni vantaggi poiché una larva pelagica può:

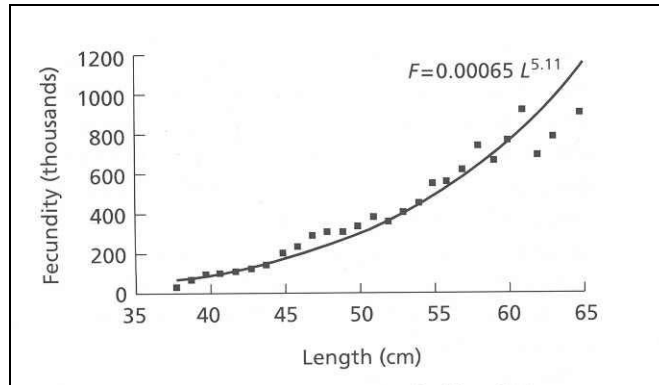
- sfuggire ai predatori, se cresce lontano da essi (es. i pesci di scogliera o delle barriere coralline depongono uova pelagiche in zone dove sono presenti forti correnti che le trasportano a largo, evitando così alle larve che ne fuoriescono di entrare in contatto con i potenziali predatori);
- sfruttare l'alta produttività biologica dell'ambiente pelagico;
- favorire un migliore sfruttamento delle risorse, qualora queste siano scarse, evitando fenomeni di competizione tra giovani e adulti;
- permettere alla specie una maggiore dispersione incrementando le possibilità che i giovani possano giungere in tutte le aree colonizzabili dalla specie stessa.

Meno diffuse tra i pesci ossei sono le strategie riproduttive che prevedono la deposizione di poche uova, relativamente grandi, da cui si sviluppano larve o giovani ben formati o la viviparità. La produzione di uova bentoniche è comunque diffusa in alcune famiglie anche mediterranee: Centranchidae (es. Spicara: *Spicara smaris*), Pomacentridae (es. Castagnola: *Chromis chromis*), Balistidae (es. Pesce balestra: *Balistes carolinensis*).

<p>Re di triglie (<i>Apogon imberbis</i>): fecondazione interna, il maschio cova le uova in bocca</p>	<p>Cavalluccio marino (<i>Hippocampus hippocampus</i>): il maschio cova le uova in una tasca incubatrice</p>
	
<p>Castagnole (<i>Chromis chromis</i>): uova bentoniche</p>	<p><i>Sebastes spp.</i>: viviparità</p>
	

Nei Teleostei marini vi è una vasta gamma di comportamenti adottati dai genitori per salvaguardare la prole. Alcune specie depongono le uova al riparo, in anfratti del substrato o in nidi precedentemente costruiti dagli stessi genitori, altre adottano una vera e propria cura parentale con un genitore, di solito il maschio, che sorveglia le uova o addirittura le trasporta con sé (es. *Apogon imberbis*, *Hippocampus hippocampus* etc.).

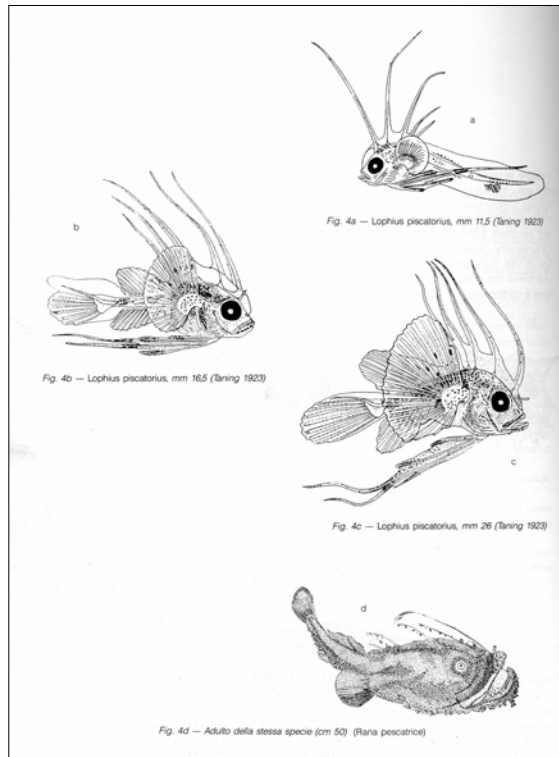
La fecondità aumenta con la taglia secondo una relazione del tipo $F=aL^b$, dove F è la fecondità L è la lunghezza del pesce e a e b sono costanti.



Relazione tra fecondità e lunghezza per *Micromesistius australis* (Gadidae)

Nei cosiddetti **depositori parziali** le uova possono essere rilasciate a gruppi (batch) un pò per volta (episodi successivi) nel corso del periodo riproduttivo. Un esempio ben conosciuto è quello del merluzzo atlantico (*Gadus morhua*) le cui femmine emettono ad intervalli di 3 giorni 50.000-250.000 uova per un periodo di circa 50 giorni. In questo modo aumenta la probabilità che almeno un gruppo di uova e larve incontrino condizioni ambientali vantaggiose per accrescersi. La strategia opposta è quella dei **depositori totali** che si riproducono in un solo evento nella propria stagione riproduttiva.

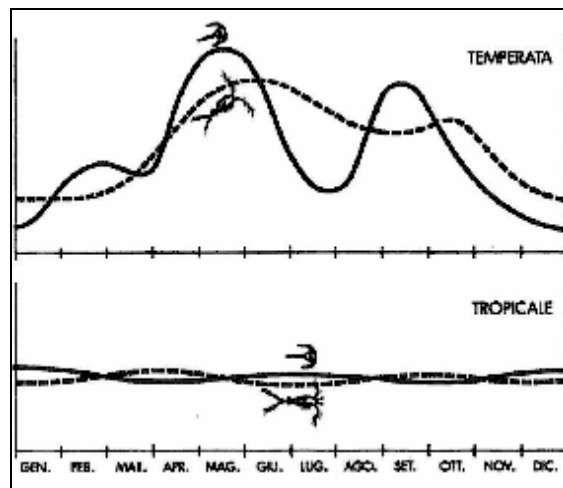
Le larve hanno adattamenti anatomici che favoriscono il galleggiamento e quindi la vita pelagica. In particolare sono molto sviluppate le pinne e spesso sono presenti spine e altre strutture che aumentano la superficie del corpo .



Larve di rana pescatrice *Lophius piscatorius* (Lophiidae)

8.1.2 Periodi riproduttivi

Nelle regioni temperate la riproduzione avviene durante un periodo ben definito dell'anno (periodo riproduttivo) che può durare alcuni mesi. In Mediterraneo la maggior parte delle specie si riproduce nei mesi invernali e primaverili, altre hanno periodi che si prolungano fino ai mesi estivi con picchi di riproduzione concentrati però in periodi più circoscritti. Nelle aree tropicali le specie evidenziano periodi riproduttivi generalmente più estesi nel corso dell'anno. Queste differenze sono probabilmente determinate dalle differenze latitudinali nel ciclo di produzione fitoplanctonica (p. primaria) e zooplanctonica. Nelle aree temperate si hanno due picchi di produzione nel corso dell'anno, in primavera e autunno, mentre nelle aree tropicali la produzione non mostra variazioni nel corso dell'anno. Il vantaggio adattativo per le specie temperate con uova pelagiche di riprodursi in inverno-primavera, cioè in concomitanza o appena prima dei periodi di picchi di produzione planctonica, è quello di garantire alla propria prole nella fase larvale, generalmente zooplanctofaga, disponibilità trofica sufficiente a ridurre i rischi di mortalità per denutrizione. Per diverse specie atlantiche (aringa, platessa, merluzzo) la data in cui si ha il picco riproduttivo, e cioè la percentuale massima di individui in fase riproduttiva, può variare di anno in anno nell'arco di pochissimi giorni. Nelle aree tropicali questo potenziale vantaggio viene meno e si riduce la stagionalità nella riproduzione.



Picchi di produzione fitoplanctonica e zooplanctonica nei mari temperati e tropicali

8.1.3 Aree riproduttive e di nursery

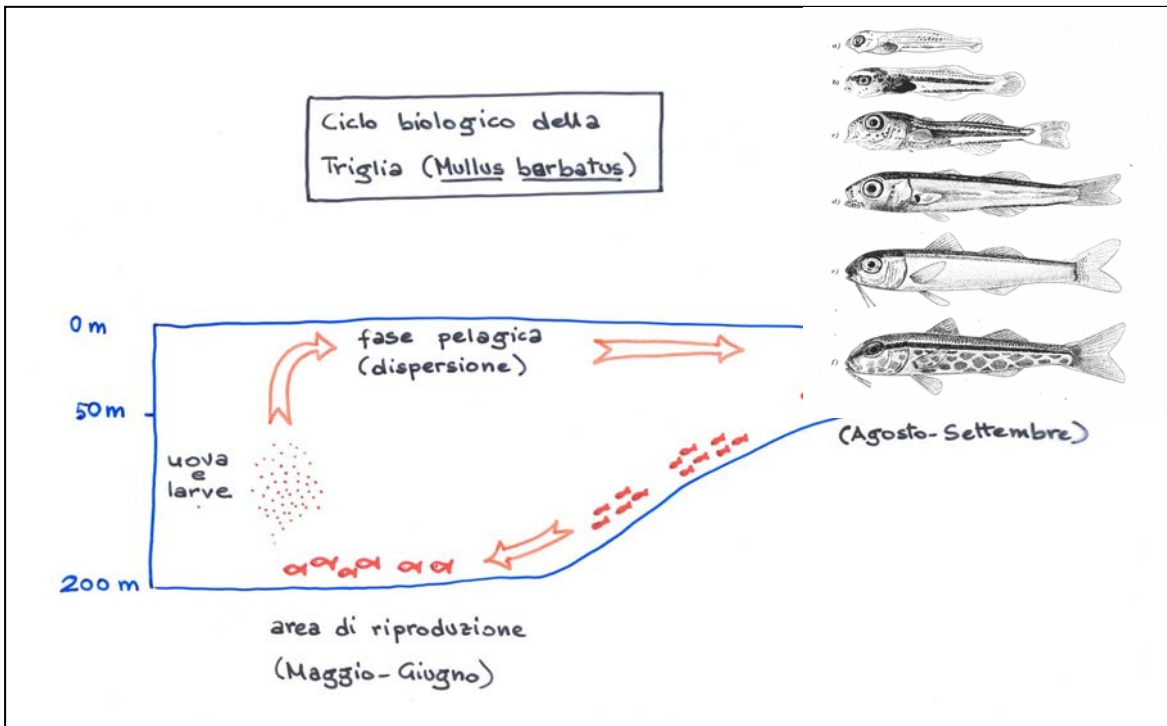
Le aree di riproduzione delle diverse popolazioni nelle aree marine temperate sono ben definite e sono riutilizzate ad ogni stagione riproduttiva. Le uova e le larve pelagiche sono trasportate dalle correnti, spesso per distanze considerevoli verso le cosiddette aree di nursery dove i giovanili, completata la metamorfosi, trascorrono il primo periodo di vita. Le aree di nursery si trovano in corrispondenza di zone particolarmente favorevoli per l'accrescimento in relazione alle caratteristiche delle acque e alla disponibilità di risorse trofiche. In generale le aree di distribuzione dei giovanili sono ben separate dalle zone di distribuzione del resto della popolazione, ciò riduce anche la possibile competizione per le risorse tra generazioni diverse. Con la crescita i giovanili abbandonano le aree di nursery per riunirsi progressivamente con la popolazione di appartenenza. La posizione delle aree di riproduzione e di nursery è quindi determinata dal sistema di correnti prevalente nell'area geografica in cui è distribuita la popolazione e tende a rimanere stabile nel tempo.

Un esempio è quello costituito dal ciclo biologico della triglia di fango *Mullus barbatus*, riportato nella figura seguente, in cui le aree di nursery sono poste sulle sabbie costiere e le aree riproduttive nella zona profonda della piattaforma continentale. Le uova e le larve sono pelagiche e vengono

trasportate nei mesi estivi verso costa dalle correnti. Nel corso di questa dispersione le larve subiscono una metamorfosi in cui si possono riconoscere vari stadi. A circa 30 mm di lunghezza assumono una colorazione argentea, aumenta la loro efficienza nel nuoto, e migrano attivamente verso le aree costiere sabbiose dove avrà inizio la loro vita bentonica.

In autunno le giovani triglie si spostano progressivamente in profondità all'aumentare della taglia e man mano che le gonadi si sviluppano finché non raggiungono le aree riproduttive nella primavera successiva per la loro prima riproduzione.

Questo ciclo di migrazione costa-largo dei giovanili è caratteristico della maggior parte delle specie demersali mediterranee in cui si hanno aree riproduttive poste generalmente a maggiore profondità rispetto alle aree di nursery.



Ciclo riproduttivo e migrazioni della triglia *Mullus barbatus*

8.1.4 Ermafroditismo

La maggior parte delle specie di Teleostei e tutti i Condroitti presentano sessi separati, sono cioè **gonocoriche**, ciascun individuo nasce maschio o femmina e non cambia sesso per tutta la durata della propria vita.

Tuttavia nei teleostei l'ermafroditismo, cioè quella condizione sessuale che riguarda tutti o la maggior parte degli individui di una specie, in cui le gonadi dei due sessi coesistono o si sviluppano una dopo l'altra, è diffusa tra le specie di numerose famiglie. Secondo dati recenti sono oltre un centinaio le specie di teleostei ermafrodite, diffuse soprattutto tra le barriere coralline e gli ambienti mesopelagici e batipelagici. In questi habitat l'ermafroditismo manifesta i suoi vantaggi selettivi che sono riassumibili in due punti principali:

- incremento del numero di zigoti prodotti;
- aumento delle opportunità di riprodursi.

L'ermafroditismo funzionale è riscontrato in specie appartenenti ad ordini, quali i Perciformes, i Mictophyformes, etc., che non possiedono caratteristiche primitive; questo conferma come l'ermafroditismo nei teleostei abbia avuto un'origine secondaria dal gonocorismo. Inoltre, le differenze osservate nella struttura delle gonadi, insieme al fatto che l'ermafroditismo si riscontri in

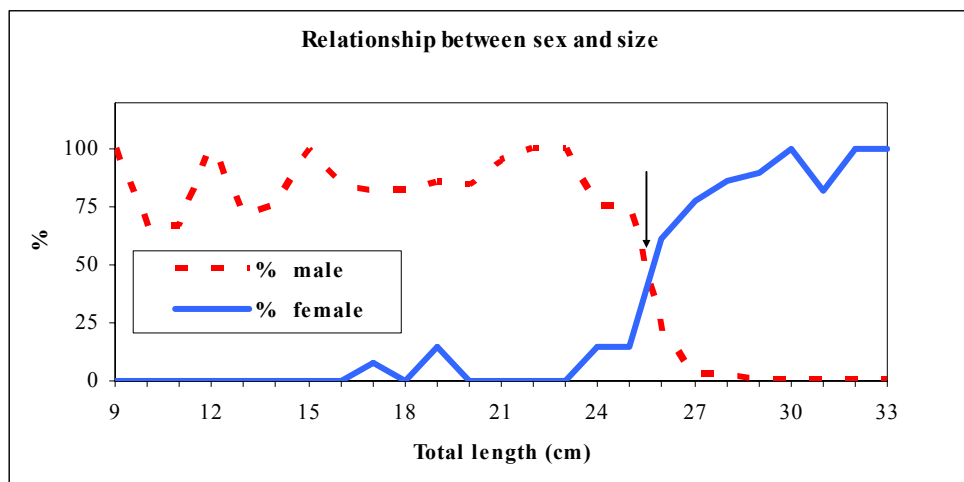
ordini non strettamente imparentati tra loro, suggeriscono che questa strategia si sia originata più volte e in modo indipendente.

L'ermafroditismo funzionale può essere distinto in **ermafroditismo sincrono** ed **ermafroditismo sequenziale** o consecutivo. Il primo rappresenta la condizione in cui le gonadi si sviluppano contemporaneamente e non sono, di regola, separate tra loro da tessuto connettivo. L'ermafroditismo sincrono è particolarmente diffuso nella famiglia dei Serranidi e segnalato anche in specie mediterranee come *Serranus cabrilla*, *Serranus hepatus* e *Serranus scriba*

L'ermafroditismo sequenziale o consecutivo prevede che, durante il ciclo vitale di una specie, un sesso si sviluppi prima dell'altro e si manifesti quindi il processo dell'inversione sessuale. Questa strategia riproduttiva, tra i Teleostei, si presenta in tutte e due le forme: l'ermafroditismo **proterandrico**, in cui la gonade maschile matura prima di quella femminile, e l'ermafroditismo **proteroginico**, in cui è, invece, la gonade femminile a svilupparsi e funzionare prima della maschile.

La proterandria è stata osservata in almeno 8 famiglie tra cui gli Sparidi e i Pomacentridi del genere *Amphiprion*, mentre la proterogenia, la forma di ermafroditismo funzionale più diffusa tra i teleostei, è stata riscontrata in specie appartenenti a 14 famiglie, fra le quali vi sono i Labridi, i Centracantidi, gli Scaridi, i Serranidi e anche Sparidi.

Nelle specie proterandriche il cambio di sesso avviene in un intervallo di taglie od età ben definito quando i testicoli cominciano a trasformarsi in ovari. Nella figura seguente è riportato un grafico che evidenzia la percentuale di femmine e maschi di *Sarpa salpa* per classe di taglia, in cui è evidente la taglia di inversione sessuale. In questa fase gli individui hanno spesso gonadi intermedie in parte maschili e in parte femminili.

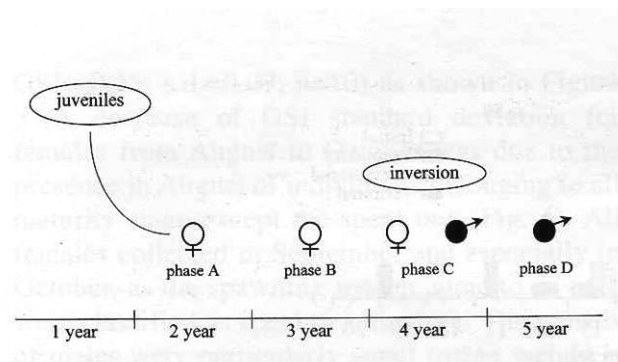


Percentuale di individui maschili e femminili per classe di taglia dello sparide *Sarpa salpa* lungo il litorale laziale

Un caso particolare di proterandria è quello del Barramundi (*Lates calcarifer*), un teleosteo distribuito lungo le coste australiane, in cui maschi e le femmine vivono rispettivamente in acque dolci e in mare utilizzando risorse ambientali differenti. I due sessi si incontrano solo al momento della riproduzione che avviene, nella stagione delle piogge, in aree di mangrovie e di estuario caratterizzate perciò da acque salmastre. Le uova e le larve sono pelagiche e vengono spinte dalle maree dentro gli stagni costiere retrodunali, i giovanili successivamente risalgono le acque interne dove si accrescono fino all'età di prima maturazione sessuale (3-4 anni) quando ridiscendono i fiumi per la riproduzione. Ad un'età di 6-8 anni cambiano sesso e migrano definitivamente in mare

Nelle specie proteroginiche la taglia di inversione sessuale può essere più variabile, dipendendo spesso da fattori di tipo sociale. Spesso la sequenza femmina-maschio è associata al territorialismo e alla difesa di harem di femmine (poliginia). E' questo il caso di molte specie di labridi, anche mediterranee che vivono in ambienti costieri rocciosi, come la donzella *Coris julis* e la donzella pavonina *Thalassoma pavo*, nella quale il maschio dominante controlla un harem di individui ermafroditi sincroni che possono accoppiarsi tra di loro oltre che con il maschio. La proteroginia riguarda anche labridi di ambienti sabbiosi come il pesce pettine *Xyrichthys novacula*, nel quale il maschio controlla territori sulle sabbie costiere, in cui vive un certo numero di femmine. L'inversione sessuale avviene a 4 anni di età e le diverse classi di età presentano colorazioni diverse (vedi fig. seguente). Questo probabilmente "aiuta" sia il maschio a selezionare le femmine più anziane e quindi con maggiore capacità riproduttiva, sia le femmine a riconoscere i maschi dominanti.

Il cambiamento di sesso è spesso associato a cambiamenti consistenti di livrea: i maschi segnalano il proprio stato sociale "dominante" attraverso una colorazione particolarmente brillante rispetto alle femmine.



Ciclo biologico di *Xyrichthys novacula* nel mar Tirreno (da Cardinale et al., 1998)



Femmina : 1 anno

Femmina : 2 anni

Intermedio : 3 anni

Maschio : 4 anni

Livree diverse di *Xyrichtys novacula* nel mar Tirreno corrispondenti a classi di età differenti

In molte specie ermafrodite consecutive ci sono degli individui che rimangono sempre nella stessa fase sessuale. Questi sono definiti “maschi primari” o “femmine primarie” se appartengono, rispettivamente, a specie proteroginiche o proterandriche. Tale fenomeno è stato osservato in alcune specie di Sparidi, di Labridi e di Centracantidi.



Serranus cabrilla (specie ermafrodita sincrona)



Serranus scriba (specie ermafrodita sincrona).



Maschio di *Coris julis* (specie ermafrodita proteroginica).



Femmina di *Thalassoma pavo* (specie ermafrodita proteroginica).

Alcune teorie spiegano il vantaggio adattativo di strategie riproduttive che prevedono l'ermafroditismo. Le più conosciute sono il **low density model** e il **size advantage model**.

Il low density model spiega la comparsa dell'ermafroditismo sincrono, che si manifesta soprattutto tra gli organismi sessili, gli animali che vivono nelle profondità marine e i parassiti. Questo modello sottolinea, per un individuo, il vantaggio di essere capace di riprodursi con un qualsiasi altro membro della propria specie, nel caso la probabilità di incontro tra due organismi di sesso opposto sia molto bassa. Negli ermafroditi sincroni i prodotti sessuali maturano contemporaneamente, consentendo, dall'incontro tra due esemplari maturi, la fecondazione di due gruppi di uova. Questa strategia riproduttiva è vantaggiosa soprattutto se la densità di individui in una popolazione è bassa oppure nel caso in cui la capacità di un organismo di produrre uova sia limitata da altri fattori. L'ermafroditismo sincrono favorisce anche l'autofecondazione, evento raro, ma particolarmente vantaggioso negli ambienti dove i contatti tra individui maturi sono piuttosto scarsi. L'autofecondazione, tranne in *Rivulus marmoratus*, è esterna ed è stata accertata mediante esperimenti condotti su esemplari di *Serranus scriba* e di *Serranus subligarius* mantenuti in acquario.

La scarsità di incontri riproduttivi è un argomento sicuramente valido per spiegare le origini dell'ermafroditismo sincrono nelle profondità marine, ma non è altrettanto efficace nel chiarirne la presenza nei pesci delle barriere coralline o delle scogliere. Queste specie, infatti, hanno popolazioni piuttosto numerose, perciò il singolo individuo non dovrebbe trovare difficoltà nel riprodursi. Generalmente, nel periodo riproduttivo, si formano delle coppie in cui ogni membro si riproduce manifestando prima un sesso e poi l'altro. Questo stratagemma, in concomitanza di bassi costi energetici, sembra incrementare notevolmente il potenziale riproduttivo di questi organismi.

Il size advantage model spiega la comparsa dell'ermafroditismo sequenziale come un fenomeno che si manifesta se un individuo si riproduce più efficientemente prima come membro di un sesso e poi dell'altro. Il modello prevede la proterogenia quando c'è una selezione sessuale che favorisce il sesso maschile nelle taglie più grandi (maggiore competitività nella riproduzione, nell'acquisire o difendere risorse etc.), mentre predice la proterandria se, invece, questa selezione avvantaggia il sesso femminile (maggiore produzione di uova).

L'inversione sessuale, tipica dell'ermafroditismo sequenziale, è un fenomeno abbastanza comune tra i Teleostei ed è da un punto di vista adattativo vantaggiosa quando, l'individuo trascorrendo parte del suo ciclo vitale come maschio e parte come femmina, ottiene un potenziale riproduttivo più elevato rispetto agli individui gonocorici, senza dover far fronte a costi energetici eccessivi dovuti al processo di inversione sessuale.

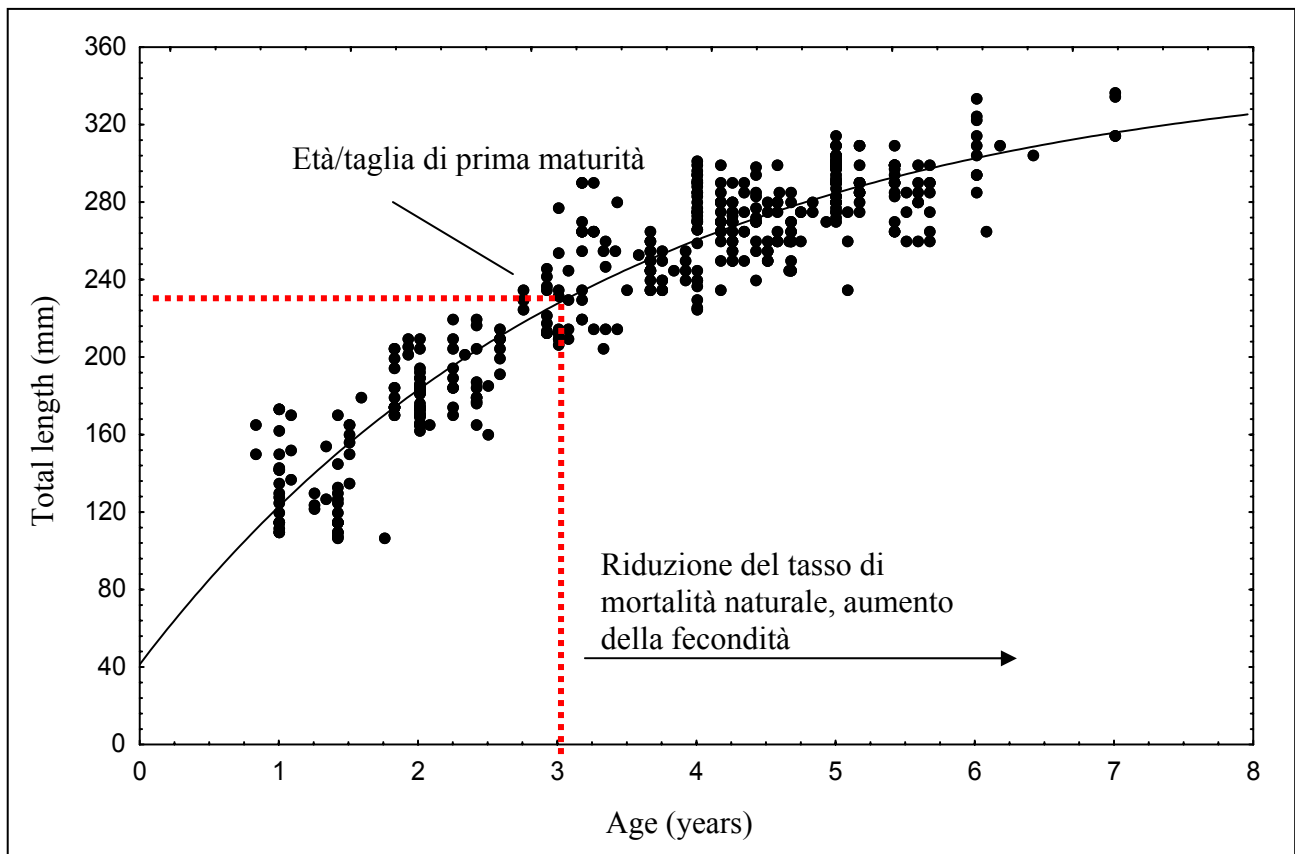
Generalmente il periodo di inversione sessuale è indotto da fattori ambientali e sociali.

8.2 Accrescimento e mortalità

I pesci sono caratterizzati da crescita indeterminata, aumentano cioè di dimensioni per tutto il corso della loro vita e cominciano a riprodursi prima del raggiungimento della loro taglia massima. L'accrescersi in maniera continua conferisce agli individui alcuni vantaggi che in definitiva ne aumentano il successo riproduttivo e cioè il numero di discendenti che vengono prodotti da essi nell'arco dell'intera vita. Può valere la pena investire le riserve di energia disponibili per accrescersi se questo determina un incremento del contributo riproduttivo futuro.

Al crescere delle dimensioni corporee diminuisce, infatti, il rischio di predazione, perché si riduce lo spettro di predatori potenziali, aumenta la fecondità e la capacità di competere per la riproduzione, si ha una maggiore tolleranza alle fluttuazioni ambientali e delle risorse trofiche e quindi in definitiva si ha un aumento del tasso di sopravvivenza e della fecondità.

L'accrescimento avviene in maniera rapida nel corso delle fasi iniziali di vita fino al raggiungimento della maturità sessuale (taglia di prima maturità) allorché il tasso di crescita si riduce bruscamente. Lo sviluppo delle gonadi, sottraendo energia disponibile per l'accrescimento somatico, riduce, infatti, il tasso di crescita.



Curva di crescita dello sparide *Sarpa salpa*. Sono evidenziate la taglia e l'età di prima maturità

8.3 Migrazioni

Sono poche le specie ittiche in cui gli individui rimangono in una stessa area per tutto il corso della loro vita (**specie sedentarie**). La maggior parte delle specie effettua movimenti su scala diversa nel corso del ciclo vitale. Questi possono essere piccoli spostamenti locali e legati ad attività che contribuiscono alla crescita, sopravvivenza e riproduzione, oppure possono essere vaste migrazioni oceaniche o tra ambienti differenti.

Con il termine **migrazione** si intende ogni movimento direzionale di massa da un'area a un'altra, che abbia caratteristiche di regolarità nel tempo o in relazione con la fase biologica.

La maggior parte delle specie ittiche compie migrazioni in relazione al ciclo riproduttivo (**migrazioni genetiche**), all'accrescimento e in alcuni casi all'alimentazione (**migrazioni trofiche**). Queste migrazioni sono stagionali e legate al tipo di strategia riproduttiva che prevede la produzione di uova pelagiche.

Affinché le larve e successivamente i giovanili abbiano possibilità di incontrare risorse sufficienti per sopravvivere è necessario che le aree in cui avviene il loro accrescimento abbiano caratteristiche idonee. La dispersione delle larve è quindi un momento cruciale nell'ambito del ciclo vitale di una specie e non avviene in maniera casuale. Ogni popolazione si riproduce in aree ben delimitate in relazione alla distribuzione delle correnti locali, in modo da assicurare che le larve vengano trasportate in una direzione ben determinata verso le aree marine in cui si concentreranno i giovanili (aree di nursery). Queste sono aree che presentano condizioni ambientali idonee e risorse trofiche abbondanti che consentono ai giovanili di accrescersi velocemente. Questi ultimi, con l'aumentare delle dimensioni tendono ad abbandonare le aree di nursery per riunirsi progressivamente con la popolazione di origine, compiendo una migrazione controcorrente. Il ciclo vitale della triglia,

mostrato precedentemente, riassume bene questo schema di migrazioni associate alla riproduzione e alla crescita. La maggior parte delle specie ittiche demersali, distribuite nelle aree temperate, si contraddistinguono infatti per la presenza di aree di riproduzione e di nursery, queste ultime poste generalmente a minore profondità.

Sono anche ben conosciute le migrazioni, spesso su larga scala, effettuate da alcune specie pelagiche di Teleostei, come il tonno (*Thunnus thynnus*) (vedi scheda che segue).

Alcune specie, dette **diadrome**, compiono migrazioni riproduttive dal mare alle acque interne o viceversa.

Si riconoscono quindi 2 tipi di migrazioni:

- **migrazioni anadrome**, se la specie migra e dal mare verso le acque interne (es. salmoni, alosa,)
- **migrazioni catadrome**, se la specie migra dalle acque interne verso il mare (es. anguilla).

La migrazione del tonno

Il tonno rosso è presente in Atlantico con due sottopopolazioni, una composta da individui che migrano lungo le coste orientali del sud e nord America e che si riproducono nel Golfo del Messico e l'altra distribuita lungo le coste occidentali atlantiche, dal Marocco alla Norvegia, che si riproduce in Mediterraneo. Le due popolazioni non sono separate ma viceversa sono frequenti le migrazioni attraverso l'Atlantico.

La migrazione da una sponda all'altra dell'Atlantico dura circa 4 mesi per compiere 9.000 Km. La media è quindi di 40 miglia al giorno.

Il tonno rosso è un animale gregario che forma branchi numerosissimi composti da individui di dimensioni simili che quindi condividono le stesse esigenze alimentari e la stessa velocità di nuoto.

La formazione di branchi riguarda soprattutto i giovanili e gli adulti in fase riproduttiva.

La riproduzione in Mediterraneo avviene a Maggio-Giugno, quando i grandi tonni di peso superiore a 100 Kg e 10 anni di età, detti "tonni di corsa" entrano da Gibilterra e seguono le diramazioni della corrente di ingresso atlantica per raggiungere le aree di riproduzione, situate nella parte occidentale del bacino, soprattutto tra Sardegna, Sicilia e penisola italiana ma anche nel mar Ionio e nell'Adriatico centro-meridionale. Al momento della deposizione dei gameti i pesci iniziano a nuotare vorticosamente e formano un enorme cilindro rotante da cui i pesci scattano a turno verso il centro. Addome contro addome, emettono i loro prodotti sessuali che la forza centripeta prodotta dal turbino di pesci concentra lungo l'asse verticale, facilitandone l'incontro e la fusione. La girandola deve aver luogo più di una volta perché gli animali non emettono tutti i loro gameti (le femmine producono decine di milioni di uova per stagione) contemporaneamente. Al termine della riproduzione questi tonni possono ritornare in Atlantico o rimanere ancora in Mediterraneo.

I tonni appena nati si accrescono rapidamente e raggiungono la maturità sessuale dopo circa tre anni ad un peso di 30 kg. A questo punto compiono grandi spostamenti all'interno del Mediterraneo e, nel periodo riproduttivo si accodano ai banchi di tonni giganti, senza però avvicinarli: anche nel momento della riproduzione di gruppo i più piccoli si mantengono alle estremità dell'assembramento. Conclusa la riproduzione i tonni fra i cinque e gli otto anni circa (130-170 cm di lunghezza), si accodano ai tonni giganti e li seguono fino in Atlantico.