

ΚΥΚΛΟΦΟΡΙΑ ΤΟΥ ΑΙΜΑΤΟΣ ΚΑΙ ΑΝΤΑΛΛΑΓΗ ΑΕΡΙΩΝ

Το αίμα

Το αίμα των ψαριών όπως και των υπολοίπων σπονδυλωτών, αποτελείται από κύτταρα αιωρούμενα στο πλάσμα. Διακρίνουμε δύο κατηγορίες κυττάρων: τα ερυθρά και τα λευκά αιμοσφαίρια. Τόσο τα ερυθρά όσο και τα λευκά αιμοσφαίρια προέρχονται από πρόδρομους αιμοκυτοβλάστες και παράγονται σε διάφορα όργανα αλλά ωριμάζουν μετά την απελευθέρωση τους στην κυκλοφορία. Τα αιμοποιητικά όργανα των ελασμοβράγχιων είναι το όργανο του Leydig στον οισοφάγο, ο σπλήνας καθώς και ο ιστός που περιβάλλει τις γονάδες. Τα ερυθρά αιμοσφαίρια παράγονται από τον ερυθρό πολφό του σπλήνα ενώ τα λευκά από τον λευκό πολφό και όλα τα υπόλοιπα αιμοποιητικά όργανα. Αντίθετα, τα κύρια αιμοποιητικά όργανα των τελεόστεων είναι ο σπλήνας και ο νεφρός. Ο θύμος αδένας έχει επίσης αιμοποιητικό ρόλο στα νερά ιχθύδια. Η δραστηριότητα του όμως σταματά στα ώριμα άτομα.

Ερυθροκύτταρα. Η πλειοψηφία των κυττάρων του αίματος είναι ερυθροκύτταρα (<4 million/mm³). Σε αντίθεση με τα ερυθροκύτταρα των θηλαστικών, τα ερυθροκύτταρα των ψαριών είναι εμπύρνηνα και η κύρια λειτουργία τους είναι η μεταφορά οξυγόνου δεσμευμένο από την αιμοσφαιρίνη, από τα βράγχια στους ιστούς. Το μέγεθός τους ποικίλει πάρα πολύ μεταξύ διαφορετικών ειδών. Συνήθως το μέγεθος είναι αντιστρόφως ανάλογο του αριθμού τους (Πίνακας 5) και δραστήρια είδη τείνουν να έχουν περισσότερα ερυθροκύτταρα. Το πιθανότερο είναι ότι το μικρότερο μέγεθος μειώνει και το χρόνο διάχυσης των αερίων. Ο αιματοκρίτης εμφανίζεται ακόμα πιο αυξημένος σε είδη όπως οι τόνοι που χρησιμοποιούν το *retia mirabilia* για την θερμορύθμιση των μυών τους.

Επειδή οι ανάγκες σε οξυγόνο των ψαριών ποικίλουν ανάλογα με το αναπτυξιακό στάδιο και τις περιβαλλοντικές συνθήκες, ανάλογες διακυμάνσεις παρατηρούνται και στον αιματοκρίτη τους. Για παράδειγμα στον κέφαλο (*Mugil cephalus*) έχουν παρατηρηθεί αλλαγές στον αιματοκρίτη όχι μόνο μεταξύ διαφορετικών εποχών αλλά και κατά την διάρκεια της αναπαραγωγικής περιόδου. Κατά την αναπαραγωγή έχουν επίσης παρατηρηθεί διακυμάνσεις στον αιματοκρίτη των κυπρινοειδών καθώς και της τιλάπιας

Tilapia zilli. Αξιοσημείωτο είναι ότι ο αιματοκρίτης επηρεάζεται και από ρυπαντές και μέταλλα και αυτός είναι ο κύριος λόγος που η χλωρίωση του νερού αποβαίνει επιβλαβής για τα ψάρια.

Πίνακας 5. Αιματολογικά χαρακτηριστικά διάφορων ψαριών

Είδος	Αριθμός ερυθρο-		Συγκέντρωση	Μέσος ερυθρο-
	κυττάρων (10 ⁶ /mm ³)	Αιματοκρίτης (%)	αιμοσφαιρίνης (g%)	κυτταρικός όγκος (μm ³)
<i>Squalus acanthias</i>	0,09	18,2	-	650-1010
<i>Prionage glauca</i>	-	22,3	5,70	-
<i>Opsanus tau</i>	0,69	-	6,84	-
<i>Pseudopleuronectes americanus</i>	2,21	23	5,36	107
<i>Cyprinus carpio</i>	1,43	27,1	6,40	186
<i>Mugil cephalus</i>	3,08	26,9	7,14	88
<i>Lagodon rhomboides</i>	2,66	32,9	7,59	124
<i>Cynoscion nebulosus</i>	3,25	32,2	6,99	99
<i>Pomatomus saltatrix</i>	3,85	-	13,41	-
<i>Isurus oxyrinchus</i>	-	40,8	14,30	-
<i>Thunnus alalunga</i>	-	53,0	17,20	-

Αιμοσφαιρίνη. Η αιμοσφαιρίνη είναι η αναπνευστική χρωστική που αυξάνει σημαντικά τη δυνατότητα μεταφοράς οξυγόνου από το αίμα. Για παράδειγμα στον καρχαρία *Heterodontus portjacksoni* σε θερμοκρασία 20°C, 93% του οξυγόνου μεταφέρεται από το αίμα δεσμευμένο από την αιμοσφαιρίνη και μόνο 7% είναι διαλυμένο στο πλάσμα. Σε χαμηλότερες θερμοκρασίες η διαλυτότητα του οξυγόνου στο πλάσμα αυξάνεται. Για παράδειγμα, στο ψάρι της Ανταρκτικής *Trematomus bernacchii* που ζει στους -1,5°C η διαλυτότητα της αιμοσφαιρίνης στο πλάσμα είναι 12%. Η πιο ακραία περίπτωση είναι τα ανταρκτικά ψάρια της οικογένειας των Channichthyidae, τα οποία επιβιώνουν χωρίς καθόλου αιμοσφαιρίνη με το να διατηρούν χαμηλές τις απαιτήσεις τους σε οξυγόνο και να

έχουν αναπτύξει τις κατάλληλες καρδιαγγειακές προσαρμογές (μεγαλύτερη καρδιά και αγγεία χαμηλής αντίστασης) για αποτελεσματικότερη κυκλοφορία του αίματος.

Η αιμοσφαιρίνη των ψαριών μπορεί να είναι μονομερής ή τετραμερής. Οι μονομερείς αιμοσφαιρίνες έχουν μια πολυπεπτιδική αλυσίδα και μοριακό βάρος περίπου 17.000 daltons. Απαντώνται κυρίως στους μυζίνους και το πετρόμυζον. Όλα τα άλλα ψάρια έχουν τετραμερείς αιμοσφαιρίνες, που, όπως των ανώτερων σπονδυλωτών, αποτελούνται από 2 ζεύγη αλυσίδων α και β αντίστοιχα, και το μοριακό τους βάρος είναι περίπου 65.000 daltons. Στα ψάρια συναντάμε μια πλειάδα αιμοσφαιρινών και περισσότερες από μια κυκλοφορούν ταυτόχρονα μέσα στο σώμα τους (ιριδίζουσα πέστροφα: 4 αιμοσφαιρίνες; χέλι: 2 αιμοσφαιρίνες; χρυσόψαρο: 3 αιμοσφαιρίνες). Η σημασία της σύνθεσης και χρήσης περισσότερων από μία αιμοσφαιρίνες σχετίζεται άμεσα με την προσαρμογή σε εναλλασσόμενες περιβαλλοντικές συνθήκες. Για παράδειγμα, μια από τις αιμοσφαιρίνες που συνθέτει το κατάδρομο χέλι έχει αυξημένη συγγένεια με το οξυγόνο στο θαλασσινό νερό ενώ μία άλλη στο γλυκό νερό. Οι αιμοσφαιρίνες του χρυσόψαρου από την άλλη συνδυάζονται για να ανταποκριθεί στις αλλαγές της θερμοκρασίας. Έτσι χρυσόψαρο εγκλιματισμένο στους 2°C έχει 2 διαφορετικές αιμοσφαιρίνες ενώ εγκλιματισμένο στους 20°C ή 35°C έχει 3 αιμοσφαιρίνες. Η αλλαγή στο συνδυασμό των αιμοσφαιρινών κατά τη μετάβαση από τη μία θερμοκρασία στην άλλη διαρκεί μόλις 3 ώρες! Αλλαγές στον αιμοσφαιρινικό τύπο έχουν διαπιστωθεί και στα σαλμονοειδή κατά την ανάπτυξη και μετάβαση από το γλυκό στο θαλασσινό νερό.

Η Εικόνα 25 δείχνει τις καμπύλες κορεσμού της αιμοσφαιρίνης σε οξυγόνο κάτω από διαφορετικές συγκεντρώσεις CO₂ για το ψάρι *Pseudopleuronectes americanus*. Η καμπύλη κορεσμού της αιμοσφαιρίνης και η συγγένεια προς το οξυγόνο επηρεάζεται σημαντικά από τη συγκέντρωση CO₂ και το pH (Φαινόμενο Bohr-Root). Έτσι η συγγένεια μειώνεται όσο μειώνεται το pH και αυξάνεται η συγκέντρωση του CO₂. Σε αυτή την ιδιότητα της αιμοσφαιρίνης βασίζεται και η ανταλλαγή αερίων στην περιφέρεια όπου η συγκέντρωση CO₂ είναι αυξημένη και έτσι επάγεται η απελευθέρωση του οξυγόνου και η δέσμευση CO₂. Η συγγένεια της αιμοσφαιρίνης προς το οξυγόνο επηρεάζεται επίσης από τη θερμοκρασία και το φαινόμενο είναι ιδιαίτερα αισθητό στα στενόθερμα είδη, καθώς επίσης και από την παρουσία οργανοφωσφορικών, τα οποία τροποποιούν τις αλληλεπιδράσεις του οξυγόνου με το μόριο της αίμης.

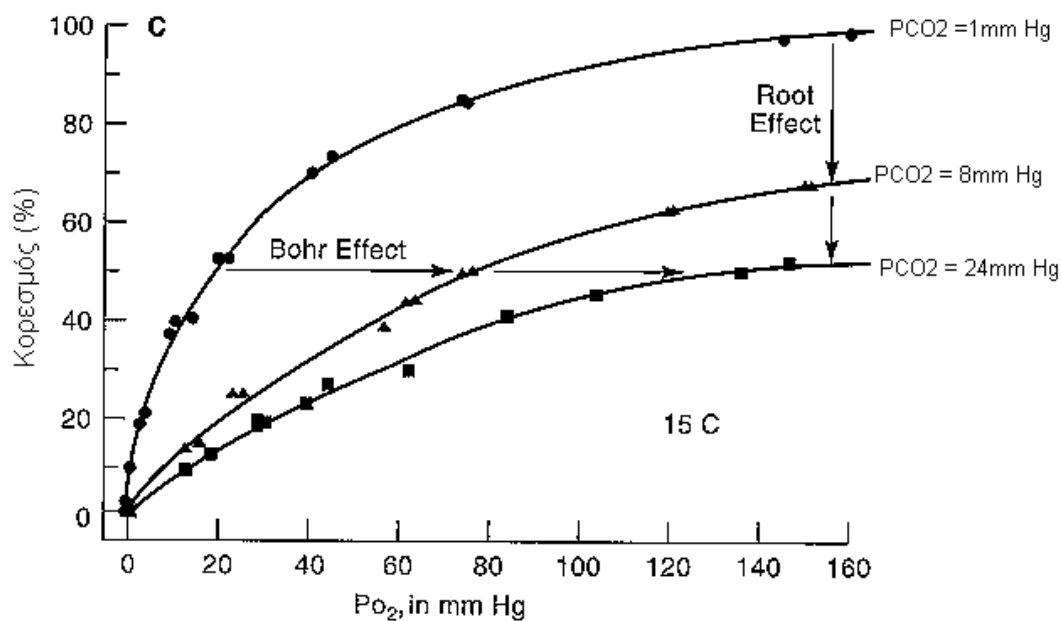
Λευκοκύτταρα. Τα λευκοκύτταρα είναι λιγότερα σε αριθμό από ότι τα ερυθροκύτταρα ($20.000-150.000/\text{mm}^3$) και διακρίνονται σε διάφορες ομάδες ανάλογα με τη μορφή και τη λειτουργία τους.

Τα λεμφοκύτταρα ποικίλουν σε μέγεθος (4,5 - 12 μm διάμετρο) από είδος σε είδος αλλά εμφανίζουν την ίδια τυπική μορφή: καταλαμβάνονται από ένα υπερμεγέθη πυρήνα με μια πολύ μικρή ζώνη κυτοπλάσματος στην περιφέρεια με ελάχιστα μιτοχόνδρια και ριβοσώματα. Παράγονται από το θύμο αδένα, το νεφρό και το λευκό φλοιό του σπλήνα και η κύρια λειτουργία τους είναι η ανοσοποίηση.

Τα θρομβοκύτταρα μπορεί να έχουν οποιαδήποτε μορφή (οβάλ, στρογγυλά, αμοιβαδοειδή). Παράγονται από το σπλήνα και η κύρια λειτουργία τους είναι η πήξη του αίματος.

Τα μονοπύρρηνα αποτελούν ένα πολύ μικρό πληθυσμό των λευκοκυττάρων ειδικευμένα στη φαγοκύτωση. Εμφανίζουν συνήθως αμοιβαδοειδείς απολήξεις.

Τα πολυμορφοπύρρηνα, τέλος, εμφανίζουν κοκκιώδες κυτταρόπλασμα. Διακρίνουμε 3 βασικούς τύπους: τα εωζινοφιλα, τα βασεόφιλα και τα ουδετερόφιλα. Τα ουδετερόφιλα είναι ο συχνότερος από τους τρεις τύπους και μάλιστα μπορεί να φτάσει μέχρι και το 25% το σύνολο των λευκοκυττάρων. Δεν απαντώνται όλοι οι πληθυσμοί πολυμορφοπύρρηνων σε όλα τα είδη ψαριών και η λειτουργία τους είναι ακόμα υπό εξέταση. Οι μέχρι τώρα ενδείξεις φανερώνουν φαγοκυτταρική λειτουργία και ευασθητοποίηση σε διάφορα αντιγόνα.



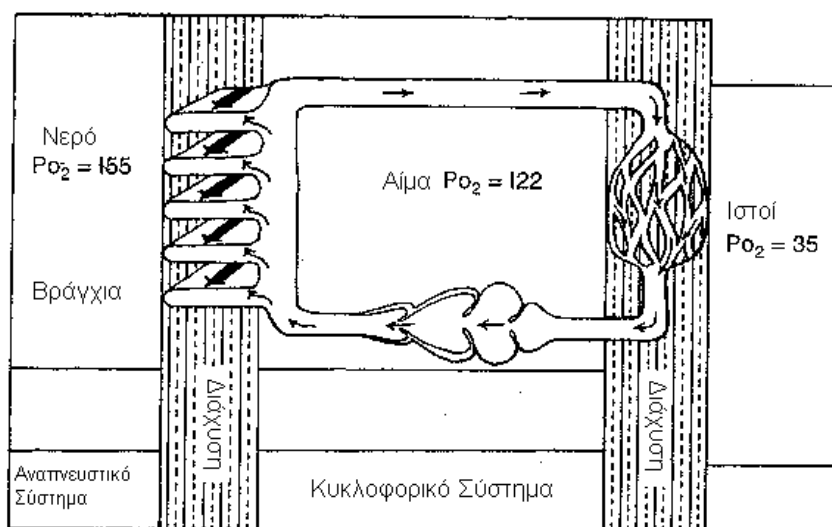
Εικόνα 25. Α. Καμπύλη κορεσμού της αιμοσφαιρίνης για το ψάρι *Pseudopleuronectes americanus* στους 15°C σε τρία διαφορετικά P_{CO_2} επίπεδα.

Κυκλοφορία αίματος

Το καρδιαγγειακό σύστημα των ψαριών είναι κλειστό και τυπικά αποτελείται από την καρδιά ενωμένη με τα βραγχιακά αγγεία και το φλεβικό και αρτηριακό σύστημα που διανέμουν το αίμα στην περιφέρεια (Εικ.26). Αντιθέτως, το κυκλοφορικό σύστημα των μυξίνων έχει μια σειρά από καρδιακούς σχηματισμούς κατά μήκος του κυκλοφορικού συστήματος. Στους δίπνευστους από την άλλη, εμφανίζεται επιπλέον το σύστημα της πνευμονικής κυκλοφορίας. Ανάλογα συστήματα απαντώνται σε ψάρια που εμφανίζουν εναλλακτικούς αναπνευστικούς μηχανισμούς, όπως αναπνευστικές κοιλότητες στο δέρμα ή στο έντερο.

Καρδιά. Η άντληση του αίματος κατά μήκος του κυκλοφορικού συστήματος των ψαριών επιτυγχάνεται από μια τετράχωρη καρδιά (Εικ.27). Οι τέσσερις χώροι είναι συνδεδεμένοι σε σειρά και αντλούν μόνο φλεβικό αίμα. Με εξαίρεση τους δίπνευστους, όλο το αίμα

κατευθύνεται προς τα βράγχια. Η καρδιά βρίσκεται σε στενή σύνδεση με τα βράγχια, και προστατεύεται από ένα περικαρδιακό περικάλυμμα, το οποίο είναι χόνδρινο και άκαμπτο στους ελασμοβράγχιους. Οι καρδιές των τελεόστεων είναι γενικά 2-5 φορές πιο ισχυρές αντλίες από ότι οι καρδιές των ελασμοβράγχιων και 10-25 φορές από ότι οι βραγχιακές καρδιές των μυζίνων.

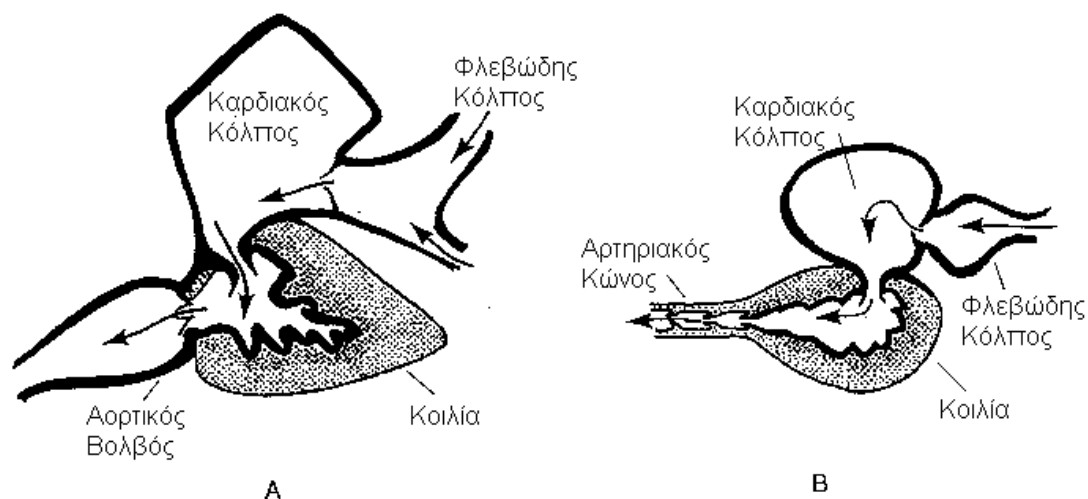


Εικόνα 26. Συνοπτικό διάγραμμα του κυκλοφορικού συστήματος των ψαριών. Οι τιμές της μερικής πίεσης οξυγόνου που εμφανίζονται αντιστοιχούν σε αυτές της ιριδίζουσας πέστροφας.

Ο πρώτος χώρος της καρδιάς των ψαριών είναι ο φλεβώδης κόλπος. Φλεβικό αίμα (μη οξυγονωμένο) από την ηπατική κυκλοφορία και τους σωλήνες του Cuvier, συγκεντρώνεται σε αυτό τον καρδιακό χώρο με τα λεπτά και εκτατά τοιχώματα, και ωθείται στον καρδιακό κόλπο μέσω μιας οπής που φέρει βαλβίδες. Ο καρδιακός κόλπος είναι πολύ μεγαλύτερος από τον φλεβώδη και επιταγχύνει τη ροή του αίματος. Βρίσκεται νωτιαία της κοιλίας, στην οποία ωθεί το αίμα μέσω της κολποκοιλιακής οπής, που φέρει δύο μεμβρανώδεις βαλβίδες. Σύμφωνα με τις μέχρι τώρα ενδείξεις, στα τοιχώματα των δύο κόλπων βρίσκονται και οι νησίδες βηματοδοτικών κυττάρων.

Η κοιλία έχει παχιά μυικά τοιχώματα και έχει σχήμα πυραμίδας στους ελασμοβράγχιους και κώνου στους τελεόστεους. Οι μύες του τοιχώματος καθώς και η γεωμετρία της κοιλίας συμβάλλουν αποτελεσματικά στην επιτάχυνση της ροής του αίματος. Τα τοιχώματα της κοιλίας αποτελούνται από δύο στρώματα. Το εσωτερικό στρώμα είναι ένα σπογγώδες

δίκτυο που αιματώνεται από το φλεβικό αίμα το οποίο και αντλεί. Το εξωτερικό, ο φλοιός, αποτελείται από πυκνό καρδιακό μυ (μυοκάρδιο), το οποίο δέχεται οξυγόνο και θρεπτικά από την στεφανιαία κυκλοφορία. Ο φλοιός είναι καλά αναπτυγμένος σε δραστήρια είδη όπως ο τόνος και η πέστροφα. Σε μια μελέτη που έγινε, σε 73 από τους 93 τελεόστεους που εξετάστηκαν ο φλοιός της κοιλίας ήταν σχεδόν ανύπαρκτος και σε γενικές γραμμές ήταν πιο νωθρά είδη σε σχέση με τα υπόλοιπα 20 που παρουσίασαν καλά αναπτυγμένο φλοιό.



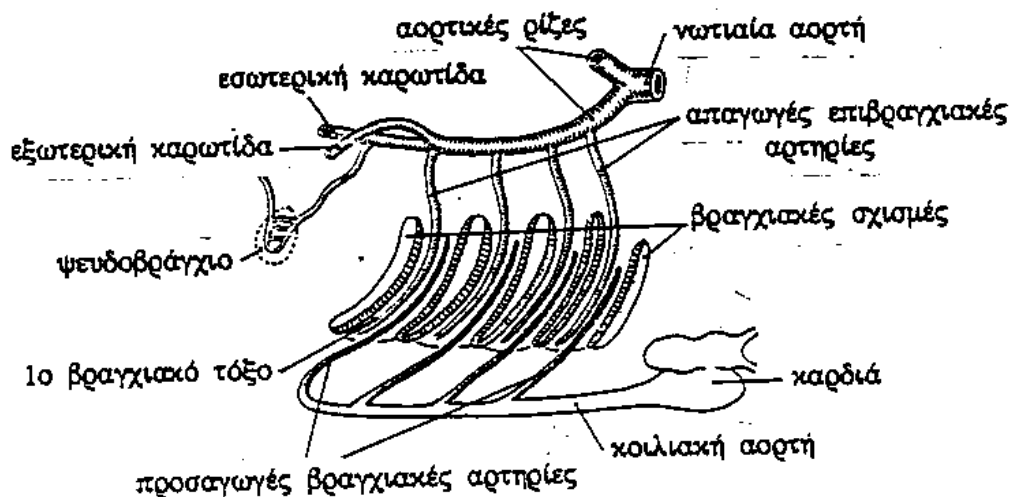
Εικόνα 27. Διάγραμμα της καρδιάς (A) μιας πέστροφας και (B) ενός καρχαρία.

Σε αντίθεση με τον καρδιακό κόλπο ή την κοιλία, ο τέταρτος καρδιακός χώρος δεν επιταγχύνει τη ροή του αίματος. Ονομάζεται αορτικός βολβός στους τελεόστεους και αρτηριακός κώνος στους μυξίνους, πετρόμυζον, ελασμοβράγχιους και ολόστεους. Τα τοιχώματα του αορτικού βολβού αποτελούνται από ελαστικό ιστό και λείους μύες και δεν φέρουν βαλβίδες. Αντίθετως, ο αρτηριακός κώνος φέρει πολλές βαλβίδες (μέχρι και 72 στους λεπισόστεους) και τα τοιχώματα του αποτελούνται από καρδιακό μυ. Οι βαλβίδες είναι διατεταγμένες σε πολλούς στοίχους και παρεμποδίζουν την ανάρροια του αίματος στην καρδιά. Ο αρτηριακός κώνος είναι λιγότερο αναπτυγμένος στους μυξίνους και το πετρόμυζον και φέρει μόνο ένα ζευγάρι βαλβίδες.

Αρτηριακό σύστημα. Το αρτηριακό σύστημα διακρίνεται σε 3 μέρη: τα προσαγωγά βραγχιακά αγγεία, τα οποία μεταφέρουν το μη οξυγονωμένο αίμα από την καρδιά στα βράγχια, τα απαγωγά βραγχιακά αγγεία, τα οποία μεταφέρουν το οξυγονωμένο αίμα από

τα βράγχια στην νωτιαία αορτή, και την νωτιαία αορτή που οι διακλαδώσεις της διανέμουν αίμα στα διάφορα όργανα.

Τα προσαγωγά βραγχιακά αγγεία. Ο αορτικός βολβός ή αρτηριακός κώνος συνεχίζεται προς τα εμπρός με την κοιλιακή αορτή, η οποία διαιρείται συμμετρικά σε τόσους κλάδους όσες και οι βραγχιακές σχισμές. Οι κλάδοι αυτοί είναι οι προσαγωγές βραγχιακές αρτηρίες οι οποίες είναι πέντε στους ελασμοβράγχιους και τέσσερις στους τελεόστεους (Εικ.28).



Εικόνα 28. Βραγχιακά αγγεία τελεόστεου

Τα απαγωγά βραγχιακά αγγεία. Στους ελασμοβράγχιους, αυτά σχηματίζουν τις επιβραγχιακές αρτηρίες. Υπάρχουν δύο αρτηρίες για κάθε βραγχιακή σχισμή, η μια μπροστά από τη σχισμή (προτρηματική αρτηρία) και η άλλη πίσω (μετατρηματική αρτηρία). Οι δύο αρτηρίες ενώνονται πριν εισέλθουν στην νωτιαία αορτή και συνδέονται κοιλιακά μεταξύ τους με μια αναστόμωση. Το ψευδοβράγχιο του φυσητήρα αιματώνεται από μόνο μια προτρηματική αρτηρία. Στους τελεόστεους, υπάρχει μόνο μια επιβραγχιακή αρτηρία αντί για δύο όπως στους ελασμοβράγχιους (Εικ.28).

Η νωτιαία αορτή. Προκύπτει από την ένωση των επιβραγχιακών αρτηριών, οι οποίες, από κάθε μεριά, εκβάλλουν σε μια αορτική ρίζα (Εικ.28). Οι δύο αορτικές ρίζες συμβάλλουν πίσω από την καρδιά και σχηματίζουν τη νωτιαία αορτή. Προς τα εμπρός, οι αορτικές ρίζες σχηματίζουν τον κεφαλικό κύκλο, ο οποίος εξασφαλίζει την ισότητα πιέσεων στις δύο καρωτίδες. Μπροστά από τον κύκλο αυτό, κάθε καρωτίδα διαιρείται σε δύο κλάδους, την

εσωτερική καρωτίδα, που πηγαίνει στον εγκέφαλο και την εξωτερική καρωτίδα που αιματώνει το πρόσωπο, τη γλώσσα και τους μαστηήριους μύες.

Η νωτιαία αορτή δίνει στον κορμό: ένα ζευγάρι υποκλείδιων αρτηριών, που αιματώνουν τα άνω μέλη (θωρακικά πτερύγια), την κοιλιακή αρτηρία προς το στομάχι, το ήπαρ και το πάγκρεας, την μεσεντέρια αρτηρία προς το έντερο, τις γεννητικές αρτηρίες, πολλά ζευγάρια νεφρικών αρτηριών, ένα ζευγάρι λαγόνιων αρτηριών προς τα πυελικά πτερύγια και τελειώνει με την ουραία αρτηρία που προστατεύεται μέσα στα αιματικά τόξα του αξονικού σκελετού. Στους τελεόστεους που τα πυελικά πτερύγια είναι τοποθετημένα κοντά στα θωρακικά, οι λαγόνιες αρτηρίες τείνουν να περιοριστούν.

Φλεβικό σύστημα. Στους ελασμοβράγχιους, ο φλεβώδης κόλπος δέχεται και από τις δύο μεριές ένα σωλήνα του Cuvier, που σχηματίζεται από την ένωση της πρόσθιας κύριας φλέβας, η οποία επαναφέρει το αίμα από το κεφάλι, και την οπίσθια κύρια φλέβα, η οποία προέρχεται από την οπίσθια περιοχή του σώματος. Κάθε σωλήνας Cuvier δέχεται κατά τη διαδρομή του μία σφαγίτιδα φλέβα, που προέρχεται από το στοματικό δάπεδο, μία πλάγια φλέβα που επαναφέρει το αίμα από το οπίσθιο μέρος του σωματικού τοιχώματος, και μία υποκλείδια φλέβα, που προέρχεται από το θωρακικό πτερύγιο. Το αίμα της ουραίας περιοχής επαναφέρεται από την ουραία φλέβα, η οποία πίσω από τα νεφρά διαιρείται σε δύο κλάδους, τις φλέβες του Jacobson. Επομένως, το αίμα από την οπίσθια περιοχή του σώματος διέρχεται μέσω των νεφρών και εξέρχεται από μία απαγωγό νεφρική φλέβα, η οποία διακλαδίζεται στις δύο οπίσθιες κύριες φλέβες. Το αίμα από τον πεπτικό σωλήνα, τον σπλήνα και το πάγκρεας συλλέγεται από την ηπατική πυλαία φλέβα και εισέρχεται στο ήπαρ. Από εκεί εξέρχονται δύο υπερηπατικές φλέβες, οι οποίες ανοίγονται κατευθείαν στο φλεβώδη κόλπο. Σε γενικές γραμμές, το ίδιο φλεβικό σύστημα συναντάται και στους οστεϊχθύες με τη διαφορά ότι παρατηρείται μια τάση περιορισμού του πυλαιονεφρικού συστήματος. Οι τρόποι νεφρικής αιμάτωσης είναι μεταβλητοί ανάλογα με το είδος, και πολλές φορές παρατηρείται άμεση επικοινωνία των οπίσθιων κύριων φλεβών ή της ηπατικής πυλαίας φλέβας με την ουραία.

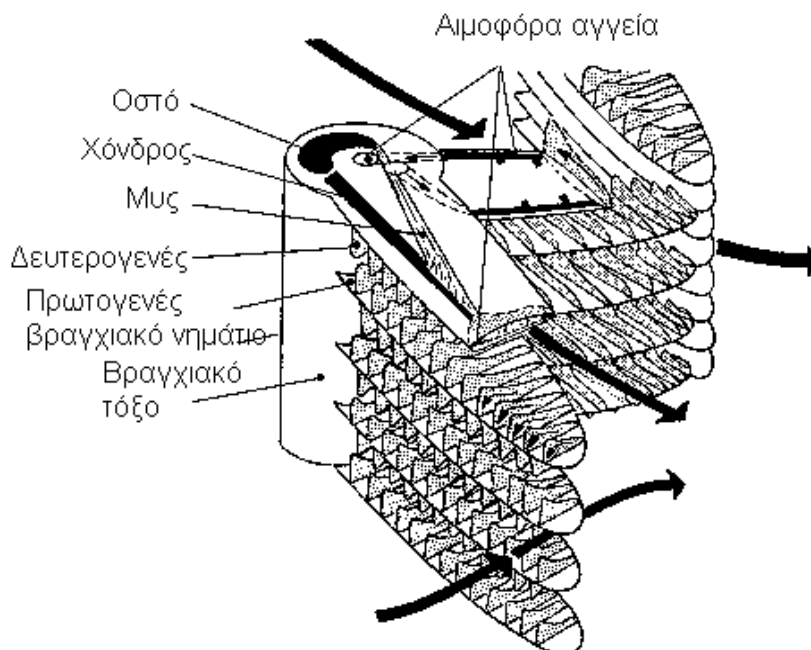
Αναπνοή

Η αναπνοή στο υδάτινο περιβάλλον παρουσιάζει διαφορετικά προβλήματα συγκρινόμενη με την αναπνοή στον αέρα. Τα περισσότερα χερσαία ζώα έχουν εσωτερικούς πνεύμονες, στους οποίους οι ανταλλαγές αερίων γίνονται με κίνηση του αέρα προς δύο κατευθύνσεις

(είσοδος-έξοδος). Αντίθετα, τα περισσότερα ψάρια έχουν εξωτερικά βράγχια, τα οποία αερίζονται με κίνηση του νερού προς μία μόνο κατεύθυνση. Το ρεύμα αυτό νερού δημιουργείται είτε με κίνηση της βραγχιακής αντλίας είτε παθητικά με απλό άνοιγμα του στόματος και του βραγχιακού επικαλύμματος. Η διηθητική δομή των βραγχίων επιτρέπει την αποτελεσματική πρόσληψη οξυγόνου από το νερό. Αυτό αποκτάει ακόμα μεγαλύτερη σημασία αν σκεφτούμε ότι η περιεκτικότητα του νερού σε οξυγόνο είναι πολύ μικρότερη από αυτή του αέρα (1-8 ml O₂/l νερού έναντι 210mlO₂/l αέρα). Η χαμηλή διαθεσιμότητα οξυγόνου στο νερό ήταν αναμφισβήτητα ένας σημαντικός παράγοντας που ώθησε στη ανάπτυξη των βραγχίων, κατασκευών που χαρακτηρίζονται από πολύ μεγάλες επιφάνειες ανταλλαγής αερίων, καθώς και τους υπόλοιπους, παράξενους μηχανισμούς που τα ψάρια έχουν αναπτύξει για την πρόσληψη οξυγόνου. Από την άλλη, η χαμηλή διαθεσιμότητα οξυγόνου θέτει και όρια στο ρυθμό πρόσληψης οξυγόνου και κατά συνέπεια στο μεταβολισμό των ψαριών.

Βράγχια

Τα βράγχια αποτελούνται από άκαμπτα οστέινα ή χόνδρινα βραγχιακά τόξα που φέρουν ζεύγη πρωτογενών βραγχιακών νηματίων. Στους καρχαρίες τα ζεύγη των πρωτογενών βραγχιακών νηματίων διαχωρίζονται με ένα σαρκώδες μεσοβραγχιακό διάφραγμα. Τα πολυάριθμα δευτερογενή βραγχιακά νημάτια που προεξέχουν προς τις δύο πλευρές των πρωτογενών νηματίων, αποτελούν τις κύριες θέσεις ανταλλαγής αερίων (Εικ.29). Τα δευτερογενή νημάτια ωστόσο, δεν αιματώνονται από το σύνολο του αίματος της βραγχιακής κυκλοφορίας. Στην ακίνητη ιριδίζουσα πέστροφα για παράδειγμα, μόνο 58% των δευτερογενών νηματίων εμποτίζονται με αίμα, ενώ κάτω από υποξικές συνθήκες (μικρή διαθεσιμότητα οξυγόνου) ή καταστάσεις stress το ποσοστό αυξάνεται στο 70%. Αντίστοιχα, σε όλα τα ψάρια λειτουργούν ανάλογοι μηχανισμοί που αυξομειώνουν την αναπνευστική επιφάνεια σύμφωνα με τις περιβαλλοντικές συνθήκες. Τα δευτερογενή νημάτια αποτελούνται από λεπτά επιθηλιακά κύτταρα στο εξωτερικό και βασική μεμβράνη και υποστηρικτικά κύτταρα στο εσωτερικό και επιτρέπουν την ροή των κυττάρων του αίματος χωρίς να επιφέρουν καμία αλλαγή στο σχήμα τους.



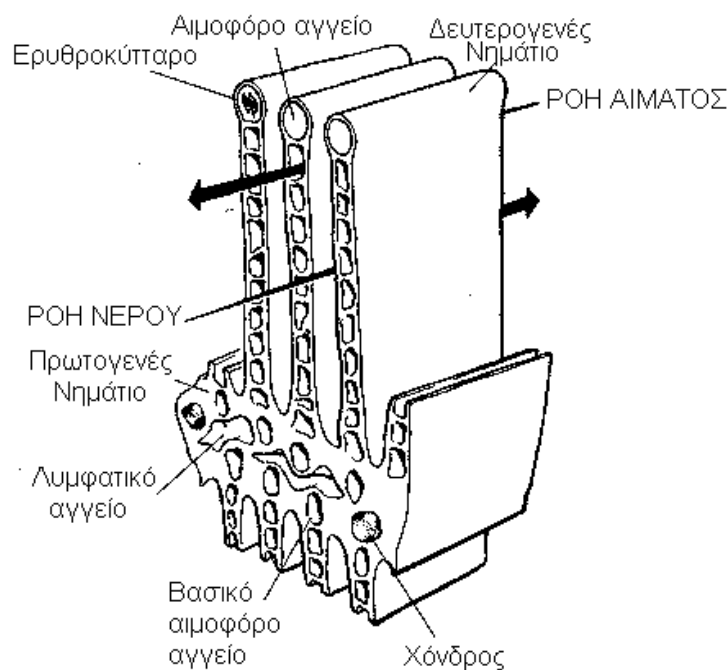
Εικόνα 29. Διάγραμμα της δομής των βραγχίων των τελεόστεων. Τα μεγάλα βέλη υποδεικνύουν την κατεύθυνση ροής του νερού. Τα μικρά βέλη δείχνουν την κατεύθυνση της ροής του αίματος.

Η πρόσληψη του οξυγόνου γίνεται με διάχυση κατά μήκος των λεπτών εξωτερικών μεμβρανών. Ο ρυθμός ανταλλαγής αερίων μεγιστοποιείται με την ταυτόχρονη ροή του αίματος και του νερού προς αντίθετες κατευθύνσεις (Εικ.30). Η αποτελεσματικότητα πρόσληψης οξυγόνου μπορεί να φτάσει μέχρι και 80% στην ιριδίζουσα πέστροφα (*Oncorhynchus mykiss*). Όταν όμως πειραματικά, δοκιμάστηκε η σύγχρονη ροή αίματος και νερού προς την ίδια κατεύθυνση για τα βράγχια του γληνιού (*Tinca tinca*), η πρόσληψη οξυγόνου μειώθηκε σε λιγότερο από 10%.

Γενικά, ο ρυθμός πρόσληψης οξυγόνου εξαρτάται από την επιφάνεια των δευτερογενών νηματίων, το πάχος του βραγχιακού επιθηλίου και την διαφορά στην συγκέντρωση οξυγόνου στις δύο πλευρές της μεμβράνης διάχυσης. Κατά συνέπεια, προκειμένου να αυξήσουν το ρυθμό πρόσληψης οξυγόνου από το νερό, τα δραστήρια είδη παρουσιάζουν αυξημένη επιφάνεια δευτερογενών νηματίων και πάρα πολύ λεπτό βραγχιακό επιθήλιο (Πίνακας 6).

Για την αύξηση της επιφάνειας των δευτερογενών νηματίων παρατηρούνται δύο κύριες λύσεις: α) η αύξηση του αριθμού των δευτερογενών νηματίων και η πυκνή τοποθέτηση

τους πάνω στα πρωτογενή νημάτια, και β) η αύξηση του μήκος των δευτερογενών νηματίων. Η δεύτερη λύση παρατηρείται σπάνια εξαιτίας του ότι συνεπάγεται πιο εύθραυστα νημάτια. Κάποια μέλη της οικογένειας των Thunnidae, ωστόσο, έχουν αναπτύξει μακριά δευτερογενή νημάτια τα οποία συμβάλλουν και συγκολλούνται στα άκρα τους για να αποφεύγεται η καταστροφή από μεγάλες ταχύτητες ροής νερού.



Εικόνα 30. Τομή ενός πρωτογενούς βραγχιακού νηματίου τελεόστεου και τριών δευτερογενών.

Στους περισσότερους οστεϊχθύες ο αερισμός των βραγχίων επιτυγχάνεται με συνδυασμένες κινήσεις της στοματικής και της βραγχιακής κοιλότητας. Στο πρώτο στάδιο, η στοματική κοιλότητα διαστέλλεται και γεμίζει νερό, το οποίο ωθείται πάνω στα βράγχια με ταυτόχρονη σύσπαση της βραγχιακής κοιλότητας και έκταση του βραγχιακού επικαλύμματος. Με τη σύσπαση της βραγχιακής κοιλότητας, το νερό ωθείται έξω από τα βραγχιακά ανοίγματα και ο κύκλος ξαχαρχίζει. Πολλές φορές παρατηρούνται σύντομες διακοπές σε αυτό τον κύκλο, που αντιστρέφουν τη ροή του νερού προκειμένου να καθαριστούν τα βράγχια από συσσωρευμένη βλέννα και άλλα προσκολλημένα σωματίδια (“βήχας”). Όσο μεγαλύτερος είναι ο όγκος του νερού που περνάει από τα βράγχια τόσο

μεγαλύτερος και ο ρυθμός διάχυσης οξυγόνου. Αυτός είναι και ο λόγος που κάποιοι καρχαρίες και ράγιες είναι εφοδιασμένοι με επιπλέον δερμικές προεξοχές που εντείνουν τη ροή του νερού στη βραγχιακή κοιλότητα.

Πίνακας 6. Σύγκριση των βραγχιικών παραμέτρων σε διάφορους τελεόστεους

Είδος	Πάχος δευτερογενούς νηματίου (μm)	Δευτερογενή νημάτια/mm	Απόσταση μεταξύ νηματίων (μm)	Απόσταση μεταξύ αίματος και νερού (μm)	
<i>Chaenocephalus aceratus</i>	35	8	75	6	
<i>Cottus gobio</i>	25	14	45	10	Οκνά
<i>Anguilla anguilla</i>	26	17	30	6	
<i>Taurulus bubalis</i>	15	14	55	3	
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	15	20	40	3	Δραστήρια
<i>Platichthys flesus</i>	10	14	70	2	
<i>Rutilus rutilus</i>	12	27	25	2	
<i>Pollachius virens</i>	7	21	40	<1	
<i>Perca fluviatilis</i>	10	31	25	<1	
<i>Clupea harengus</i>	7	32	20	<1	Υπερ-
<i>Scomber scombrus</i>	5	32	25	<1	δραστήρια

Τα ψάρια ρυθμίζουν τον όγκο νερού που περνάει από τα βράγχια με δύο κυρίως τρόπους: α) με την ταχύτητα κολύμβησης και β) με τη συχνότητα ανοίγματος του στόματος (συχνότητα αερισμού) και του όγκου νερού που αντλούν σε κάθε άνοιγμα (όγκος αερισμού ανά κύκλο). Συνήθως τα ψάρια καταφεύγουν σε ένα συνδυασμό όταν βρίσκονται σε υποξικές συνθήκες (Πίνακας 7).

Πίνακας 7. Αναπνευστικές προσαρμογές του *Mullus barbatus* (100g) σε υποξικές συνθήκες

Παράμετρος	Μονάδα	Κανονικές συνθήκες	Υποξικές συνθήκες
Συγκέντρωση O ₂ στο νερό	mg O ₂ /l	8,81	3,48
Ρυθμός πρόσληψης O ₂	mg O ₂ /h	12,05	11,94
Όγκος αερισμού	ml νερού/min	36	171
Συχνότητα αερισμού	κύκλοι /min	60	95
Όγκος αερισμού ανά κύκλο	ml νερού/κύκλο	0,60	1,80
Ποσοστό πρόσληψης οξυγόνου	%	66	39

Δερμική αναπνοή

Σε μερικά ψάρια, η ανταλλαγή αερίων γίνεται και κατά μήκος του δέρματος. Η δερμική αναπνοή είναι ιδιαίτερα σημαντική στα προνυμφικά στάδια. Για παράδειγμα οι προνύμφες του ψαριού *Monopterus albus* έχουν ένα εκτεταμένο δίκτυο αναπνευστικών αιμοφόρων αγγείων κάτω από τα επιθήλια των πτερυγίων και του λεκιθικού σάκου πριν ακόμα αναπτυχθούν τα βράγχια. Το συγκεκριμένο είδος αυξάνει την κίνηση του νερού με κατεύθυνση από πίσω προς τα εμπρός, αντίθετα με τη ροή του αίματος για τη βελτιστοποίηση της πρόσληψης οξυγόνου. Η δερμική αναπνοή αντιστοιχεί στο 96% της συνολικής αναπνοής στις προνύμφες (0,045g) του σολομού *Oncorhynchus tshawytscha*. Η βραγχιακή αναπνοή ξεπερνάει την δερμική μόνο αφού τα ιχθύδια αποκτήσουν βάρος 2,5-4,0g.

Σημαντική δερμική αναπνοή παρατηρείται και σε ενήλικα άτομα. Προσδιορισμός της δερμικής αναπνοής σε ψάρια του γλυκού νερού (*Carassius carassius*, *Perca fluviatilis*, *Salmo trutta*) έδειξε ότι η δερμική αναπνοή αντιστοιχεί στις απαιτήσεις του δέρματος σε οξυγόνο ενώ στο ψάρι *Ameivrus melas* το δέρμα λειτουργεί και σαν επιπρόσθετο αναπνευστικό όργανο παρέχοντας το 5% των αναγκών σε οξυγόνο.

Εναλλακτικοί αναπνευστικοί μηχανισμοί

Τα ψάρια έχουν αναπτύξει μια σειρά εναλλακτικών αναπνευστικών μηχανισμών για να ανταπεξέρχονται σε υποξικές συνθήκες. Ενώ κάποια είδη ανεβαίνουν στα επιφανειακά

στρώματα όπου το νερό σε επαφή με τον ατμοσφαιρικό αέρα είναι πλούσιο σε οξυγόνο, άλλα έχουν αναπτύξει την ικανότητα να αφήνουν τελείως το νερό για κάποιες περιόδους και να αναπνέουν ατμοσφαιρικό αέρα. Ψάρια που μεταναστεύουν μεγάλες αποστάσεις ή έρχονται αντιμέτωπα με περιόδους παρατεταμένης ξηρασίας έχουν αναπτύξει αναπνευστικούς μηχανισμούς που κυμαίνονται από τροποποιημένα βράγχια και αυξημένη δερμική αναπνοή έως αναπνευστικές δομές στο στόμα, το έντερο και πραγματικούς πνεύμονες.

Τροποποιημένα βράγχια. Το ψάρι *Clarias batrachus* στη Ν.Α. Ασία και τη Φλόριντα είναι ένα τυπικό παράδειγμα τροποποιημένων βραγχίων. Αυτό το ψάρι έχει παχυμένα δευτερογενή νημάτια αραιά τοποθετημένα στη νωτιαία πλευρά των πρωτογενών και διακλαδιζόμενες βολβώδεις δομές αντί για δευτερογενή νημάτια στο τρίτο και τέταρτο βραγχιακό τόξο. Αυτές οι διακλαδιζόμενες δομές μοιάζουν με “αναπνευστικά δέντρα” και εξασφαλίζουν τη διατήρηση της αναπνευστικής λειτουργίας και σε επαφή με τον αέρα. Τα κοινά βράγχια με τα πολυάριθμα και πυκνά νημάτια τείνουν να συγκολλούνται με την επαφή τους με τον αέρα, με αποτέλεσμα να μειώνεται δραστικά η αναπνευστική επιφάνεια. Απαραίτητη προϋπόθεση για τη λειτουργία των βραγχίων και εκτός νερού είναι η αυξημένη σχετική υγρασία. Το *Clarias batrachus* μετακινείται στην ξηρά μόνο όταν βρέχει ενώ το *Cebidichthys violaceus*, που ζει στην Καλιφόρνια στη μεσοπαραλιακή ζώνη, αναδύεται μόνο κατά την περίοδο της αμπώτιδας. Το *Cebidichthys violaceus* έχει συμβατικά βράγχια αλλά μειώνει τις ανάγκες σε οξυγόνο ελαχιστοποιώντας τη δραστηριότητα του και μένοντας καλυμμένο ανάμεσα σε βράχια. Πολλά ψάρια της μεσοπαραλιακής ζώνης (π.χ. Cottidae) έχουν την ικανότητα να επιβιώνουν σύντομη ανάδυση σε συνθήκες αυξημένης υγρασίας.

Δέρμα. Υπάρχουν ακόμα αμφιβολίες σε ποια έκταση τα ψάρια χρησιμοποιούν δερμική αναπνοή. Το πλέον εμπειριστατωμένο παράδειγμα είναι αυτό των χελιών (*Anguilla anguilla*), τα οποία μεταναστεύουν διανύοντας αποστάσεις και στην ξηρά υποκαθιστώντας την βραγχιακή αναπνοή με δερμική. Η αφυδάτωση του δέρματος αποφεύγεται με τον περιορισμό των μετακινήσεων στη διάρκεια της μέρας και σε όσο το δυνατόν πιο υγρές επιφάνειες όπως η βλάστηση.

Στόμα. Τα ηλεκτρικά χέλια (*Electrophorus electricus*) σε αντίθεση με τα πραγματικά χέλια είναι υποχρεωτικοί δίπνευστοι. Αυτό το ψάρι έχει μια περιοχή γεμάτη βρόγχους και εγκοπλώσεις μέσα στη στοματική του κοιλότητα όπου γίνεται η πρόσληψη του ατμοσφαιρικού οξυγόνου, ενώ τα βράγχια έχουν ατροφήσει. Το ηλεκτρικό χέλι αναδύεται σε τακτά χρονικά διαστήματα για να ανανεώσει τις προμήθειες σε ατμοσφαιρικό οξυγόνο και “πνίγεται” αν υποχρεωθεί να παραμείνει κάτω από την επιφάνεια του νερού για μεγάλο χρονικό διάστημα. Δύο ακόμα είδη που παρουσιάζουν ανάλογους αναπνευστικούς μηχανισμούς είναι το ασιατικό *Anabas testudineus* και το αμερικάνικο *Gillichthys mirabilis*. Πρόκειται για προαιρετικούς δίπνευστους που έχουν αναπτύξει αυτό τον εναλλακτικό μηχανισμό αναπνοής για να έχουν τη δυνατότητα αναζήτησης τροφής και απόδραση από τους θηρευτές εκτός νερού.

Έντερο. Τα *Hoplosternum*, *Ancistrus* και *Plecostomus* είναι τρία γένη αφρικανικών γατόψαρων που μέρος του εντέρου τους έχει εξειδικευτεί στην πρόσληψη οξυγόνου από τον αέρα που καταπίνουν. Σε αυτά τα ψάρια, όπως και σε πολλά άλλα που αναπνέουν αέρα, η αποβολή του CO₂ γίνεται σε κάποιο άλλο σημείο του σώματος και όχι μαζί με την πρόσληψη οξυγόνου. Επειδή το έντερο δεν βρίσκεται σε άμεση επαφή με το εξωτερικό περιβάλλον, η αποβολή του CO₂ γίνεται από τα βράγχια.

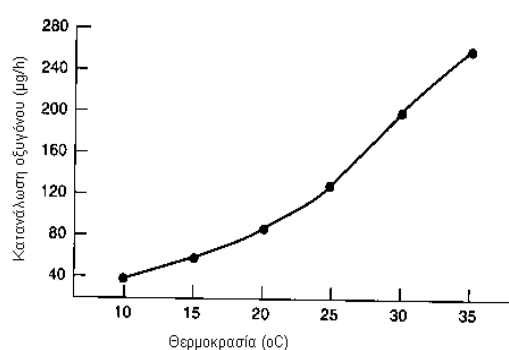
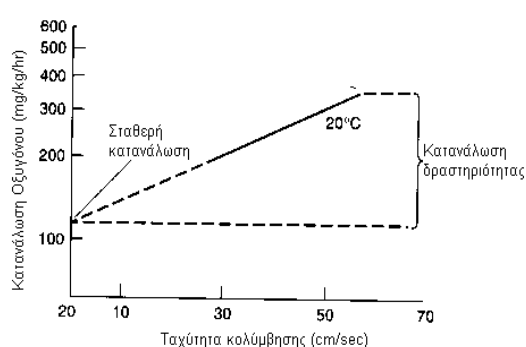
Πνεύμονες και νηκτική κύστη. Οι δίπνευστοι της Ν.Αμερικής (*Lepidoserin*) και της Αφρικής (*Protopterus*) είναι υποχρεωτικοί δίπνευστοι. Έχουν αναπτύξει πνεύμονες προκειμένου να επιβιώνουν σε παρατεταμένες περιόδους ξηρασίας θαμμένοι μέσα στη λάσπη, όταν οι υγροβιότοποι που κατοικούν ξηραίνονται ολοκληρωτικά μέχρι την επόμενη περίοδο των βροχών. Όταν στο βιότοπο τους επανέρχεται το νερό, αναγκάζονται να αναδύονται σε τακτά χρονικά διαστήματα για να αναπνεύσουν ατμοσφαιρικό αέρα. Το CO₂ απεκκρίνεται μέσω υποτυπωδών βραγχίων. Οι δίπνευστοι της Αυστραλίας (*Neoceratodus*) που δεν έχουν να αντιμετωπίσουν το ίδιο αντίξοες συνθήκες ξηρασίας, είναι προαιρετικοί δίπνευστοι και δεν μπορούν να υποστούν παρατεταμένη ανάδυση. Στα ψάρια που χρησιμοποιούν την τροποποιημένη νηκτική κύστη τους για την πρόσληψη ατμοσφαιρικού οξυγόνου είναι οι λεπισόστεοι (*Lepisosteus spp.*) το γένος *Polypterus* και η *Amia calva*.

Ανάγκες σε οξυγόνο

Τα ψάρια απελευθερώνουν την χημικά αποθηκευμένη ενέργεια απαραίτητα για να κινηθούν, τραφούν, αυξηθούν και αναπαραχθούν, κυρίως μέσω των διεργασιών του οξειδωτικού μεταβολισμού. Όταν το οξυγόνο δεν επαρκεί καταφεύγουν στον λιγότερο αποτελεσματικό αναερόβιο μεταβολισμό. Το ποσό του οξυγόνου που απαιτείται από ένα ψάρι για συγκεκριμένο χρονικό διάστημα ονομάζεται ρυθμός κατανάλωσης οξυγόνου (oxygen consumption rate). Ο ρυθμός κατανάλωσης οξυγόνου στα ψάρια εξαρτάται από τέσσερις κυρίως παράγοντες (Εικ.31):

1. το βάρος του σώματος
2. το μέτρο της δραστηριότητας
3. τη θερμοκρασία του περιβάλλοντος, και
4. την κατανάλωση τροφής.

Γενικά, τα μεγαλύτερα ψάρια χρειάζονται μεγαλύτερες ποσότητες οξυγόνου στη μονάδα του χρόνου. Όταν όμως συγκρίνουμε τις απαιτήσεις ανά μονάδα σωματικού βάρους, τότε τα μικρότερα ψάρια έχουν μεγαλύτερες απαιτήσεις σε οξυγόνο από τα μεγαλύτερα. Επιπλέον, οι απαιτήσεις αυξάνονται σε την αύξηση της θερμοκρασίας και την κατανάλωση τροφής. Για παράδειγμα, η κατανάλωση οξυγόνου από το βακαλάο (*Gadus macrocephalus*) αυξάνεται κατά 41-48% μετά την κατανάλωση τροφής.



A.

B.

Εικόνα 31. Α. Η επίδραση του επιπέδου δραστηριότητας στην κατανάλωση οξυγόνου από το *Micropterus salmoides*. Β. Η επίδραση της θερμοκρασίας στην κατανάλωση οξυγόνου από το *Gambusia affinis*