

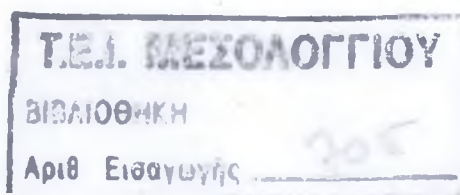
ΤΕΙ ΜΕΣΣΟΛΟΓΓΙΟΥ
ΣΤΕΓ ΤΜΗΜΑ ΙΧΘΥΟΚΟΜΙΑΣ - ΑΛΙΕΙΑΣ

ΕΙΣΗΓΗΤΗΣ: ΓΕΩΡΓΙΟΣ ΤΣΙΠΑΣ

ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

ΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ ΤΩΝ ΟΡΜΟΝΩΝ ΚΑΙ ΤΗΣ ΦΩΤΟΠΕΡΙΟΔΟΥ ΣΤΟΝ
ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟ ΚΥΚΛΟ ΤΩΝ ΟΣΤΕΪΧΘΥΩΝ

ΙΩΑΝΝΗΣ ΔΙΑΜΑΝΤΟΠΟΥΛΟΣ
ΧΡΗΣΤΟΣ ΔΕΛΗΖΩΝΑΣ
ΓΕΩΡΓΙΑ ΣΟΥΡΛΑ



ΑΠΡΙΛΙΟΣ 1999

Εγκρίνεται :



Δρ. Τσίπρας Γεώργιος.

Μεσοδόγγι

21 - 5 - 99.

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

ΕΙΣΑΓΩΓΗ.....	1
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1.....	2
1 ΕΝΔΟΚΡΙΝΙΚΟ ΣΥΣΤΗΜΑ ΚΑΙ ΟΡΜΟΝΕΣ.....	2
1.1 ΕΙΣΑΓΩΓΗ.....	2
1.2 ΔΕΚΤΕΣ ΟΡΜΟΝΩΝ.....	2
1.3 ΟΡΜΟΝΙΚΗ ΙΕΡΑΡΧΙΑ & ΕΛΕΓΧΟΣ ΤΗΣ ΑΝΑΔΡΑΣΗΣ.....	4
1.4 ΟΡΜΟΝΕΣ ΤΗΣ ΥΠΟΦΥΣΗΣ.....	9
1.4.1. Νευροϋποφυσικές ορμόνες.....	9
1.4.2. Αδενοϋποφυσικές ορμόνες.....	9
1.5 ΜΗ ΥΠΟΦΥΣΙΚΟΙ ΕΝΔΟΚΡΙΝΕΙΣ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ.....	11
1.5.1 Στεροειδείς ορμόνες.....	12
1.5.2 Παράγωγα της τυροσίνης.....	14
1.5.3 Πεπτιδικές ορμόνες.....	15
1.5.4 'ΟΡΜΟΝΕΣ ΤΩΝ ΙΣΤΩΝ'.....	17
1.7 ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ.....	21
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2.....	24
2 ΟΡΜΟΝΕΣ ΚΑΙ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟΣ ΚΥΚΛΟΣ.....	24
2.1 Η ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗ ΩΣ ΚΥΚΛΙΚΟ ΓΕΓΟΝΟΣ.....	24
2.2 ΟΡΓΑΝΑ ΕΛΕΓΧΟΥ ΤΗΣ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗΣ.....	26
ΑΞΟΝΑΣ ΥΠΟΘΑΛΑΜΟΥ - ΥΠΟΦΥΣΗΣ - ΓΟΝΑΔΩΝ.....	26
2.2.1. Υποθάλαμος.....	26
2.2.2. Υπόφυση.....	28
2.2.3. Μηχανισμοί ανάδρασης του υποθαλάμου, της υπόφυσης και των γονάδων.....	28
2.2.4. Γοναδοτροπίνες.....	30
2.2.5. Γοναδικά στεροειδή.....	33

2.3 ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗ ΚΑΙ ΚΙΝΗΤΟΠΟΙΗΣΗ ΤΩΝ ΑΠΟΘΕΜΑΤΩΝ ΤΩΝ ΙΣΤΩΝ.....	41
2.4 ΕΙΣΑΓΩΓΗ ΣΤΗΝ ΩΟΡΡΗΞΙΑ.....	45
2.5 ΓΕΝΕΤΙΚΕΣ ΦΕΡΟΜΟΝΕΣ.....	47
2.6 ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ.....	55
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3.....	57
3 ΕΠΔΡΑΣΕΙΣ ΤΗΣ ΦΩΤΟΠΕΡΙΟΔΟΥ ΣΤΟΝ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟ ΚΥΚΛΟ.....	57
3.1. ΑΜΕΣΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ.....	57
3.2. ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΙΚΕΣ ΕΠΔΡΑΣΕΙΣ ΣΤΟΝ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟ ΚΥΚΛΟ	57
3.2.1. Θερμοκρασία.....	57
3.2.2. Φωτοπερίοδος.....	59
3.3. ΚΥΚΛΟΙ ΦΩΤΟΣ.....	61
3.3.1. Φωτοπερίοδος ως προβλέψιμος ρόλος.....	61
3.3.2. Η ένταση του φωτός ως προβλέψιμος παράγοντας.....	65
3.4. ΕΠΑΝΑΔΡΑΣΤΗΡΙΟΠΟΙΗΣΗ ΤΩΝ ΓΟΝΑΔΩΝ.....	67
3.5 ΕΛΕΓΧΟΣ ΤΗΣ ΠΑΛΙΝΔΡΟΜΗΣΗΣ ΤΩΝ ΓΟΝΑΔΩΝ.....	71
3.6 ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΙΚΟΣ ΧΕΙΡΙΣΜΟΣ ΤΗΣ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗΣ.....	72
3.6.1. Μέθοδοι ελέγχου.....	72
3.6.2. Ενδογενείς ρυθμοί της αναπαραγωγής.....	76
3.6.3. Αλληλεπιδράσεις του περιβάλλοντος και των ενδογενών ρυθμών.....	77
3.6.4. Περιβαλλοντικές επιδράσεις στην ωορρηξία και την ποιότητα των γαμετών.....	78
3.6.5. Ποιότητα φωτός.....	79
3.6.6. Ατομική διακύμανση της αντίδρασης.....	80
3.7 ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ.....	81
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ.....	84

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Στα περισσότερα ψάρια η αναπαραγωγή είναι ετήσιο γεγονός και επηρεάζεται από αρκετούς παράγοντες. Ο σκοπός αυτής της πτυχιακής εργασίας είναι να παρουσιάσει τον τρόπο με τον οποίο επιδρούν οι ορμόνες και η φωτοπερίοδος στην αναπαραγωγή, καθώς στους ιχθυογεννητικούς σταθμούς και σε εργαστήρια για εμπορικούς και ερευνητικούς σκοπούς, αυτοί κυρίως οι παράγοντες χειρίζονται και μελετώνται μαζί με την θερμοκρασία.

Έτσι, το ΠΡΩΤΟ ΚΕΦΑΛΑΙΟ αναφέρεται στον τρόπο λειτουργίας των ορμονών, στα κυριότερα μέρη ελέγχου της σύνθεσης και έκκρισης τους, τις επιδράσεις στις διάφορες φυσιολογικές λειτουργίες με έμφαση στην αναπαραγωγή.

Το ΔΕΥΤΕΡΟ ΚΕΦΑΛΑΙΟ αναφέρεται στην αναπαραγωγή ως κυκλικό γεγονός και στον ενδοκρινικό έλεγχο που υποβάλλεται στις διάφορες φάσεις της, από τα αρχικά στάδια μέχρι την ολοκλήρωση της.

Το ΤΡΙΤΟ ΚΕΦΑΛΑΙΟ αναφέρονται τόσο οι επιδράσεις της φυσικής όσο και της τεχνητής φωτοπεριόδου στον αναπαραγωγικό κύκλο.

Τελειώνοντας θέλουμε να ευχαριστήσουμε τον καθηγητή μας κ. Τσιπά για την εισήγηση του θέματος της πτυχιακής εργασίας και για την βοήθεια που μας πρόσφερε.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1

1 ΕΝΔΟΚΡΙΝΙΚΟ ΣΥΣΤΗΜΑ ΚΑΙ ΟΡΜΟΝΕΣ

1.1 ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Οι ορμόνες συντίθενται σε ειδικά κύτταρα και ακολουθώντας την ροή του αίματος δρουν σε συγκεκριμένα όργανα ή κύτταρα. Αυτά μπορεί να είναι κατώτεροι ορμονοπαραγωγικοί αδένες ή μη ενδοκρινικά επιδρόντα όργανα. Έτσι οι ορμόνες μπορεί να απελευθερώνονται στο κυκλοφορικό σύστημα και να στοχεύουν όργανα σε μακρινά σημεία του σώματος (ενδοκρινικό αποτέλεσμα). Μερικές ακόμη ορμόνες μπορεί να έχουν τοπικές επιδράσεις που οφείλονται στην ανάμιξη των ορμονών από τα ορμονοπαραγάγα κύτταρα με αυτές των κυττάρων της κοντινής περιοχής (παρακρινικό αποτέλεσμα). Άλλες μπορεί να εισέρχονται ή να εξέρχονται στο περιβάλλον, όπου μπορούν να δρουν σαν χημικοί αγγελιοφόροι μεταξύ των ζώων (φερομονικό αποτέλεσμα).

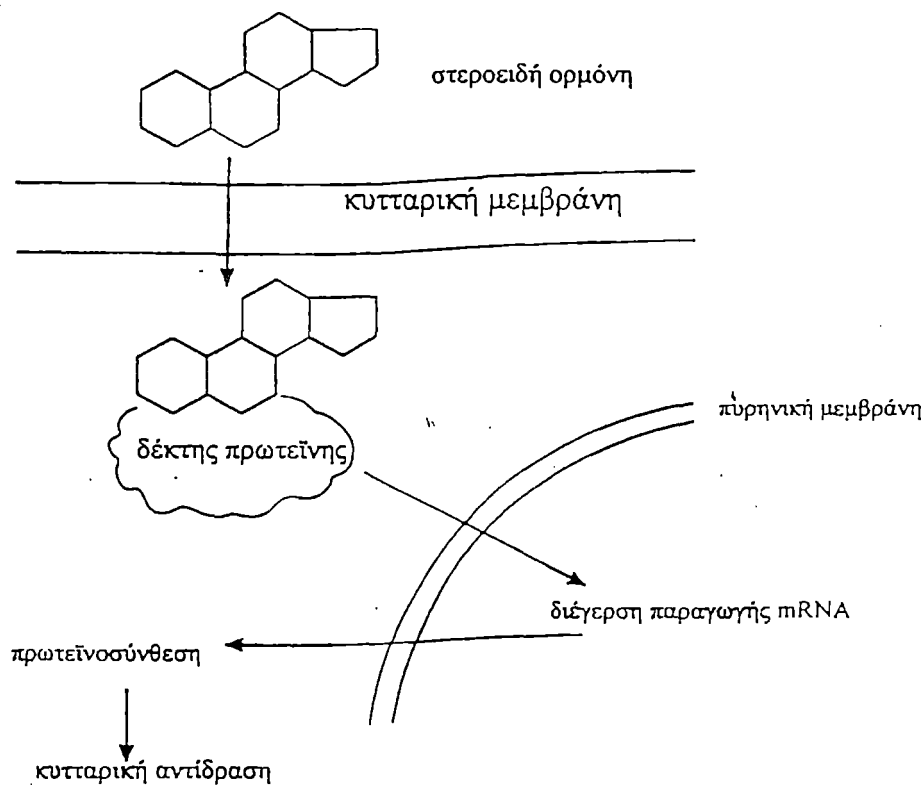
1.2 ΔΕΚΤΕΣ ΟΡΜΟΝΩΝ

Από την στιγμή που οι ορμόνες απελευθερώνονται στο αίμα είναι ξεκάθαρο ότι θα υπάρχει ένα ευρύ φάσμα από αυτές που θα κυκλοφορούν ταυτόχρονα. Συνεπώς πρέπει να υπάρχει κάποιος τρόπος ώστε η ορμόνη και το συγκεκριμένο όργανο «στόχος» ή όργανα «στόχου» να αναγνωρίζουν η μια το άλλο ή άλλα. Τα κύτταρα των οργάνων έχουν δέκτες για κάθε ορμόνη και η αναγνώριση επιτυγχάνεται όταν η ορμόνη δεσμευτεί σ' αυτά τα συγκεκριμένα μέρη. Οι δέκτες είναι συγκεκριμένοι για κάθε μία ορμόνη και οι έλξεις αυτών είναι μέγιστη γιατί οι συγκεντρώσεις των κυκλοφορούντων ορμονών είναι συχνά πολύ μικρές (λίγα ng/ml πλάσμα του αίματος).

Τρεις κύριες ομάδες ορμονών αναγνωρίζονται με βάση την χημική δομή. Αυτές οι ορμόνες έχουν μια πεπτιδική ή γλυκοπεπτιδική δομή, μια σειρά από ορμόνες που

προέρχονται από το αμινοξύ της τυροσίνης, στεροειδείς και συγγενικές ορμόνες. Οι πεπτιδικές ορμόνες αποτελούνται από αλυσίδες αμινοξέων που συνδέονται μαζί με συγκεκριμένες σειρές, όπου τα γλυκοπεπτίδια με ένα πεπτίδιο και υπόλειμμα υδατάνθρακα. Οι στεροειδείς ορμόνες είναι συχνά ενωμένες με ειδικές πρωτεΐνες όταν μεταφέρονται διαμέσου του κυκλοφορικού συστήματος π.χ. οι γεννητικές στεροειδείς ορμόνες με την γλοβουλίνη.

Οι στεροειδείς ορμόνες διαφέρουν από τις πεπτιδικές στο ότι πρέπει να εισέλθουν στα κύτταρα που στοχεύουν ώστε να ασκήσουν την επίδραση τους. Οι στεροειδείς ορμόνες είναι διαλυμένα λιπίδια και μπορούν να διαρρηγνύουν κάθετα την κυτταρική μεμβράνη σχετικά εύκολα. Καμιά φορά εισέρχονται στο κύτταρο «στόχος», οι ορμόνες ενωμένες με συγκεκριμένους κυτταροπλασματικούς πρωτεϊνοδέκτες. Το σύμπλοκο ορμόνης-δέκτη τότε εισέρχεται στον πυρήνα του κυττάρου όπου προκαλεί μια σειρά διαδικασιών που επιφέρουν αλλαγές στην πρωτεϊνοσύνθεση (Εικ.1.1).



Εικόνα 1.1: Μετατροπή των ενδοκρινών μηνυμάτων διαμέσου των κυτταρικών μεμβρανών και των ενδοκυτταρικών γεγονότων που γίνονται σε αντίδραση στην ενεργοποίηση του δέκτη από τις στεροειδείς ορμόνες.

1.3 ΟΡΜΟΝΙΚΗ ΙΕΡΑΡΧΙΑ & ΕΛΕΓΧΟΣ ΤΗΣ ΑΝΑΔΡΑΣΗΣ¹

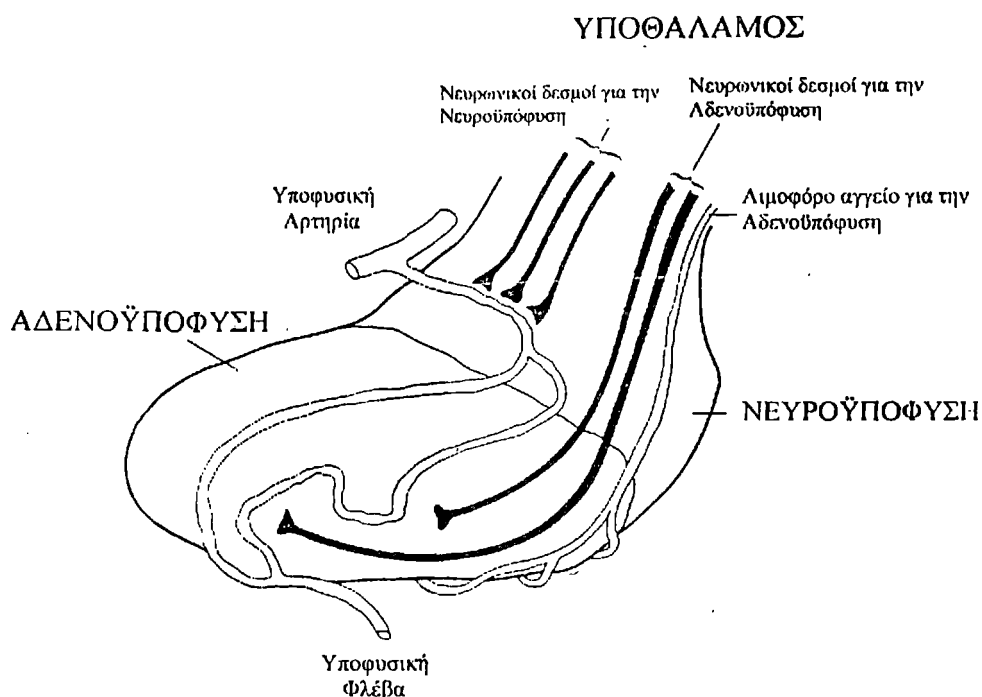
Η απελευθέρωση των ορμονών γίνεται συχνά σαν αποτέλεσμα εσωτερικών σημάτων που λαμβάνονται από τα περιφερειακά όργανα και μεταφράζονται στα κέντρα του εγκεφάλου διαμέσου του κεντρικού νευρικού συστήματος. Μέσα στον εγκέφαλο υπάρχουν συνδέσεις με τον υποθάλαμο, που είναι το κύριο κέντρο ελέγχου απελευθέρωσης ενός μεγάλου αριθμού ορμονών. Η διέγερση του υποθαλάμου αρχίζει την σύνθεση και την απελευθέρωση μιας σειράς ορμονών και αγγελιοφόρων ουσιών. Αυτές οι αγγελιοφόρες ουσίες είναι μικρού μοριακού βάρους πεπτίδια που αποτελούνται από μικρό αριθμό αμινοξέων. Η σύνθεση γίνεται, βέβαια, στα νευρικά κύτταρα μέσα στον υποθάλαμο και τα πεπτίδια απελευθερώνονται μετά την διέγερση αυτών των κυττάρων. Αυτά τα υποθαλάμια νευροπεπτίδια επιδρούν πάνω στην παραγωγή και την απελευθέρωση ορμονών από την υπόφυση.

Η υπόφυση είναι ένας ενδοκρινής αδένας που βρίσκεται ακριβώς κάτω από την υποθαλαμική περιοχή του εγκεφάλου που συνδέεται με τον 'υποφυσιακό μίσχο' (hypophysial stalk). Ο αδένας αυτός αποτελείται από 2 λοβούς, τον πρόσθιο, η αδενούπόφυση, και τον οπίσθιο, η νευροϋπόφυση. (Εικ. 1.2) Στους τελεόστεους οι ιστοί της νευροϋπόφυσης και της αδενούπόφυσης είναι αλληλεμπλεκόμενοι.

Ο υποφυσιακός μίσχος περιέχει νημάτια που ξεκινούν από τα κυτταρικά σωματίδια των νευροεκκριτικών κυττάρων, που βρίσκονται στον υποθάλαμο, και καταλήγουν στην νευροϋπόφυση και την αδενούπόφυση. Σε πολλά ψάρια ο μίσχος ουσιαστικά είναι απών και σε άλλα μπορεί να 'ναι πολύ μακρύς.

Οι 2 λοβοί της υπόφυσης προέρχονται από διαφορετικά εμβρυϊκά νημάτια και μπορούν να διαφέρουν στο τρόπο σύνδεσης τους με τον υποθάλαμο. Η σύνδεση μεταξύ του υποθαλάμου και της νευροϋπόφυσης είναι νευρωνική, όπου τα υποθαλάμια νευροπεπτίδια μπορούν να φτάνουν στα κύτταρα στόχους στην αδενούπόφυση είτε διαμέσου μιας νευρωνικής διαδρομής είτε διαμέσου μιας σειράς αιμοφόρων αγγείων που σχηματίζουν συστήματα αιμοφόρων αγγείων όμοια με αυτά των ανώτερων σπονδυλωτών (Εικ. 1.2). Νευρωνικές συνδέσεις ξεκινούν από τον υποθάλαμο ώστε να μπορεί να εκκρίνει ορμόνες στο τριχοειδές σύστημα μέσα στην νευροϋπόφυση και όταν αυτές οι εκκρίσεις φτάσουν να δραστηριοποιούν τα κύτταρα

¹Ανάδραση είναι η διαδικασία επιστροφής ενός τμήματος ενέργειας εξόδου στην είσοδο ενός συστήματος που μεταφέρει ποσότητα πληροφοριών.



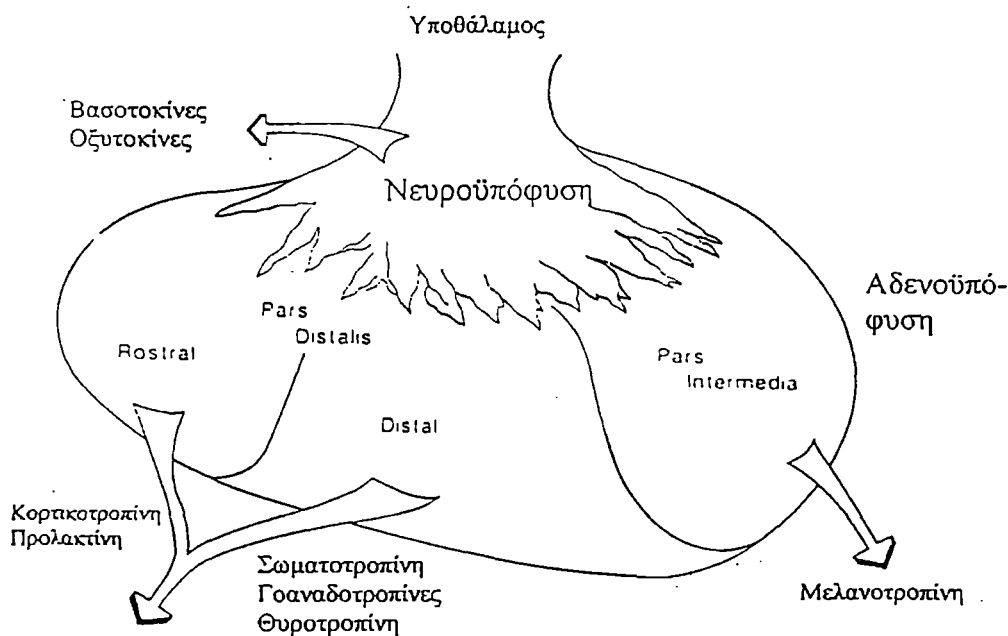
Εικόνα 1.2: Γενική δομή της υπόφυσης που δείχνει τους πιθανούς νευρωνικούς δεσμούς μεταξύ του υποθαλάμου και διαφόρων περιοχών της υπόφυσης.

της αδενοϋπόφυσης. Υπάρχει ακόμη η πιθανότητα ενός τρίτου δρόμου ενεργοποίησης μέσω της ροής του αίματος, όπου μικρός αριθμός αιμοφόρων αγγείων φαίνεται να οδηγούν κατευθείαν από τον υποθάλαμο στην αδενοϋπόφυση, αλλά έτσι και αλλιώς αυτό το μονοπάτι έχει σημασία για την μεταφορά νευροεκκριτικών προϊόντων που δεν έχει ιδιαίτερα ερευνηθεί καλά (Εικ. 1.2).

Αν και ένα τριχοειδές δίκτυο των αιμοφόρων αγγείων φαίνεται να υπάρχει σε ορισμένα είδη, όμως η παρουσία του δεν είναι καθολική. Οι τελεόστεοι για παράδειγμα ελλείπει υποθαλάμιου-υποφυσιακού συστήματος τριχοειδών αγγείων οι νεύρωνες από τον υποθάλαμο οδηγούν απευθείας στην αδενοϋπόφυση. Επομένως καθώς πιστεύεται, ότι ένας δρόμος τριχοειδών αγγείων μπορεί να είναι ένα σημαντικό απεκκριτικό σύστημα από τον υποθάλαμο και την νευροϋπόφυση στην αδενοϋπόφυση σε μερικά είδη, όμως η λειτουργική του σημασία είναι αμφίβολη. Στους τελεόστεους, τα κύτταρα της αδενοϋπόφυσης φαίνεται να ενεργοποιούνται με απευθείας νευρωνικές συνδέσεις που ξεκινούν από τον υποθάλαμο και είναι γενικά

παραδεκτό ότι είναι ο κυριότερος, αν όχι ο μοναδικός, δρόμος μεταφοράς πληροφοριών μεταξύ του υποθάλαμου και της υπόφυσης στους τελεόστεους ιχθύς.

Η αδενούποφυση είναι το μέρος σύνθεσης, αποθήκευσης και απελευθέρωσης διαφόρων πεπτιδικών ορμονών (Εικ. 1.3). Η αδενούποφυση γενικά πιστεύεται ότι αποτελείται από τα ακραία μέρη (pars distalis), το μέρος όπου εκκρίνονται οι περισσότερες ορμόνες, και τα ενδιάμεσα μέρη (pars intermedia). Τα ακραία μέρη μπορούν να χωριστούν σε 2 περιοχές. Αυτός ο διαχωρισμός βασίζεται στην ανατομία και στις περιοχές των διαφορετικών εκκριτικών κυτταρικών τύπων. Σε είδη που έχουν τριχοειδές αποχετευτικό σύστημα, τόσο τα ακραία όσο και τα ενδιάμεσα μέρη στέλνουν αίμα που έχει περάσει από το δίκτυο των αιμοφόρων αγγείων που περιβάλλουν την νευροϋπόφυση, αλλά είναι τα κύτταρα των ακραίων μερών που έχουν το μεγαλύτερο εφοδιασμό σε νευρώνες απευθείας από τον υποθάλαμο.



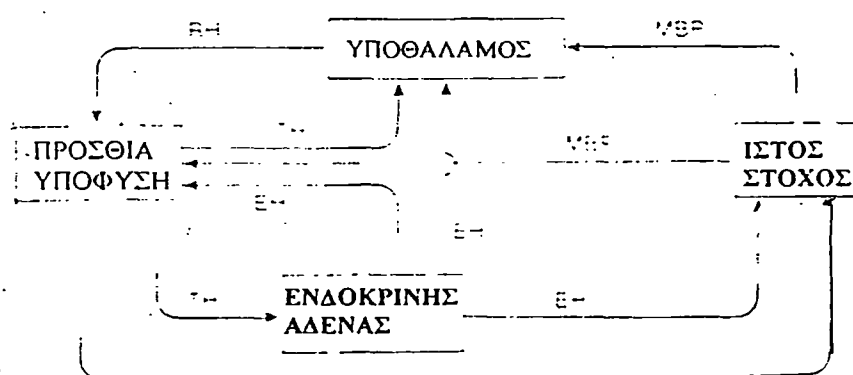
Εικόνα 1.3: Δομή της υπόφυσης σε έναν τελεόστεο ιχθύ που δείχνει τα πιθανά μέρη σύνθεσης και απελευθέρωσης των διαφόρων υποφυσικών ορμονών.

Οι ορμόνες που απελευθερώνονται στο κυκλοφορικό σύστημα από την νευροϋπόφυση δεν παράγονται εκεί, αλλά μεταφέρονται από το μέρος παραγωγής του υποθάλαμου στο μέρος απελευθέρωσης με την μορφή κόκκων συμπυκνωμένης μεμβράνης (διαμέτρου 200 nm). Η μεταφορά είναι νευρωνική και οι κόκκοι απελευθερώνουν τις ορμόνες τους από τις καταλήξεις των νευρώνων σε απόκριση με τον συγκεκριμένο ερεθισμό των νευρώνων.

Τα υποθαλάμια νευροπεπτίδια που ελέγχουν την απελευθέρωση των ορμονών από την αδενούπόφυση μπορούν να έχουν απελευθερωτική (απελευθερωτική ορμόνη [RH] ή παράγοντας [RF]) ή ανασταλτική (ανασταλτική ορμόνη [IH] ή παράγοντας [IF]) δράση. Η αλληλεπίδραση μεταξύ αυτών των παραγόντων παίζουν σημαντικό ρόλο στον έλεγχο της ανάδρασης και στην έκκριση αρκετών ορμονών της υπόφυσης. Όπως φαίνεται και από το όνομα τους οι απελευθερωτικοί παράγοντες διεγείρουν την σύνθεση και την έκκριση ορμονών από την αδενούπόφυση, και οι υποφυσικές ορμόνες κατόπιν μεταφέρονται στα όργανα στόχους στο κυκλοφορικό σύστημα.

Οι υποφυσικές ορμόνες μπορούν να δρουν όχι μόνο στα όργανα στόχους, αλλά μπορούν να έχουν αναδραστικό αποτέλεσμα πάνω στον υποθάλαμο προκαλώντας αναστολή της έκκρισης του παράγοντα RF. Αυτό, διαδοχικά, θα καταλήξει στο σταμάτημα της απελευθέρωσης υποφυσικών ορμονών και αποτελεί ένα αρνητικό σύστημα ανάδρασης.

Ο έλεγχος της ανάδρασης δεν γίνεται μόνο διαμέσου των άμεσων επιδράσεων των υποφυσικών ορμονών στον υποθάλαμο, αλλά υπάρχουν αρκετές πιθανές σειρές επαναλαμβανόμενων εντολών ανάδρασης ή μηχανισμών. Για παράδειγμα, αν η υποφυσική ορμόνη ερεθίζει την απελευθέρωση μιας ορμόνης από ένα περιφερειακό όργανο στόχος, αυτή η ορμόνη μπορεί να παρέχει να παρέχει το σήμα ανάδρασης στον υποθάλαμο και/ή στα εκκριτικά κύτταρα της ίδιας της υπόφυσης.



Εικόνα 1.4: Σχηματικό διάγραμμα που δείχνει μερικούς πιθανούς τρόπους δράσης αρνητικής ανάδρασης στο ενδοκρινικό σύστημα. EH: τελική ορμόνη MBP: μεταβολίτης ή προϊόν αποσύνθεσης RH: απελευθερωτική ορμόνη TH: τροπική ορμόνη.

Επιπλέον, οι ορμόνες που απελευθερώνονται από τα περιφερειακά όργανα στόχους θα παράγουν μεταβολικές αλλαγές στα δικά τους κύτταρα στόχους και όργανα, και τα τελικά προϊόντα αυτών των μεταβολικών αντιδράσεων μπορούν να λειτουργήσουν σαν σήματα ανάδρασης στον υποθάλαμο και την υπόφυση.

Εκτός από τις συνδέσεις μεταξύ του υποθάλαμου και του αδένου της υπόφυσης, υπάρχουν ακόμη νευρωνικές συνδέσεις από τον υποθάλαμο που εφοδιάζουν με νεύρα μερικά ενδοκρινή όργανα ή κύτταρα στην περιφέρεια. Δεσμοί αυτού του είδους υπάρχουν στην γαστρεντερική έκταση και στον ιστό της χρωμαφίνης που βρίσκεται κοντά στα νεφρά.

Ο ιστός της χρωμαφίνης είναι μια ενδοκρινής διάταξη μετατροπής που ανταλλάσσει τα νευρικά σήματα από τον υποθάλαμο με ισοδύναμα χημικά σήματα που μπορούν να διασπείρονται μέσω του κυκλοφορικού συστήματος. Ο ιστός της χρωμαφίνης βρίσκεται κοντά στα νεφρά γειτονικά στα μεγάλα αιμοφόρα αγγεία, τα οπίσθια κύρια αιμοφόρα αγγεία, που διοχετεύουν το φλεβικό αίμα (περιέχει CO_2) που επιστρέφει από το σώμα απευθείας στην καρδιά. Οι κατηχολαμίνες, που είναι χημικοί αγγελιοφόροι που απελευθερώνονται από τον ιστό της χρωμαφίνης, μπορούν να διασκορπίζονται σε διάφορα μέρη του σώματος διαμέσου της γενικής κυκλοφορίας.

Οι κατηχολαμίνες βρίσκονται γενικά στην κυκλοφορία μόνο σε πολύ μικρές συγκεντρώσεις, αλλά στις συγκεντρώσεις του πλάσματος αυξάνονται βαθμιαία σε ανταπόκριση με τις έκτακτες περιστάσεις. Οι νευρωνικοί δεσμοί μεταξύ του υποθάλαμου και του ιστού της χρωμαφίνης εξασφαλίζουν μια ταχεία απελευθέρωση κατηχολαμινών κατά την διάρκεια μιας επείγουσας κατάστασης. Το γεγονός ότι οι κατηχολαμίνες απελευθερώνονται στο αίμα που διοχετεύεται στην καρδιά εξασφαλίζει ότι αυτές οι ορμόνες θα μεταφερθούν αστραπιαία σε όλα τα μέρη του σώματος. Επομένως, ο χρόνος μεταξύ μιας επείγουσας κατάστασης και αυτού που θα χρειαστούν οι κατηχολαμίνες να έρθουν σε επαφή με τα επηρεαζόμενα όργανα και ιστούς που είναι ευαίσθητοι σ' αυτές είναι συγκριτικά μικρός. Συνεπώς, το σύστημα αποτελείται από νευρωνικούς και ορμονικούς μεταφορείς είναι καλά κατασκευασμένο, ώστε να επιδρούν άμεσα και να διασπείρονται ευρέως στους ιστούς στόχους.

1.4 ΟΡΜΟΝΕΣ ΤΗΣ ΥΠΟΦΥΣΗΣ

Οι ορμόνες της υπόφυσης αποτελούνται από μια σειρά από πεπτίδια που έχουν ποικιλία αποτελεσμάτων σε άλλα ενδοκρινικά όργανα και ιστούς του σώματος. Οι ορμόνες της υπόφυσης χωρίζονται ευρέως σε 2 ομάδες τις νευροϋποφυσικές και αδενϋποφυσικές ορμόνες, με βάση τα μέρη σύνθεσής και έκκρισής τους. Οι νευροϋποφυσικές ορμόνες συντίθεται στον υποθάλαμο και μεταφέρονται στην νευροϋπόφυση για να απελευθερωθούν, όπου και οι αδενϋποφυσικές ορμόνες συντίθεται και απελευθερώνονται από τα κύτταρα της αδενϋπόφυσης.

1.4.1. Νευροϋποφυσικές ορμόνες

Σε μια ομάδα σπονδυλωτών είναι γνωστό ότι παράγουν ένα σύνολο 10 περίπου ενεργών νευροϋποφυσικών πεπτιδίων, που τα περισσότερα από αυτά έχουν εντοπιστεί σε διάφορα είδη ψαριών. Αυτά τα μικρά πεπτίδια μπορούν να χωριστούν σε 2 ομάδες με βάση τη δομή τους. Η μια αποτελεί την οικογένεια της βαζοτοκίνης και η άλλη, την οικογένεια της οξυτοκίνης. Ο ακριβής ρόλος των νευροϋποφυσικών ορμονών δεν έχει εξακριβωθεί, αλλά φαίνεται ότι εμπλέκονται τόσο στην ισορροπία αλάτων και νερού όσο και στον συντονισμό κάποιων αναπαραγωγικών λειτουργιών.

1.4.2. Αδενϋποφυσικές ορμόνες

Οι αδενϋποφυσικές πεπτιδικές ορμόνες συμπεριλαμβανομένων των γοναδοτροπινών (GTH), της αυξητικής ορμόνης (GH), της φλοιότροπου ορμόνης (ACTH), της θυρεότροπου ορμόνης (TSH), της προλακτίνης και μελανότροπος ορμόνη (MSH). Η πλειοψηφία αυτών των ορμονών συντίθεται και εκκρίνονται από ειδικούς τύπους κυττάρων σε διάφορα μέρη στα ακραία μέρη (pars distalis), αλλά η MSH φαίνεται να προέρχεται από τα κύτταρα που βρίσκονται στα ενδιάμεσα μέρη (pars intermedia).

Η διάκριση και η ανάπτυξη των διαφόρων ορμονοπαραγωγικών κυττάρων δεν είναι σύγχρονη. Στην ιριδίζουσα πέστροφα, *Oncorhynchus mykiss*, για παράδειγμα, ομάδες κυττάρων ικανές για την παραγωγή προλακτίνης και MSH εμφανίζονται πρώτες στην υπόφυση του εμβρυονικού ψαριού λίγες μέρες μετά την γονιμοποίηση

του αυγού. Τα κύτταρα που συνθέτουν και εκκρίνουν GH και ACTH είναι τα γαλακτοκύτταρα που εμφανίζονται, και αυτά που εκκρίνουν TSH εμφανίζονται λίγο πριν την εκκόλαψη. Στην ιριδιζουσα πέστροφα, κύτταρα ικανά να παράγουν GTH δεν εμφανίζονται στην υπόφυση μέχρι μερικές μέρες αφού το ψάρι έχει εκκολαφθεί, αλλά λίγο πριν από την στιγμή που η φυλετική διαφοροποίηση λάβει χώρα. Η σειρά με την οποία τα διάφορα ενδοκρινή κύτταρα εμφανίζονται, και οι ρυθμοί με τους οποίους αυτά διακρίνονται, φαίνεται, εντούτοις, να ποικίλουν από είδη σε είδη.

Η MSH εμπλέκεται στις διαδικασίες που στις χρωματικές αλλαγές των ψαριών. Η ACTH έχει δομικές ομοιότητες με την MSH, αλλά η σύνθεση και απελευθέρωση της περιορίζεται στα ακραία μέρη της αδενούποφουσης. Η απελευθέρωση της ACTH ελέγχεται τόσο από υποθαλάμιους παράγοντες όσο και από αρνητικές αναδραστικές επιδράσεις με την έκκριση κορτικοστεροειδών ορμονών από το συκώτι.

Η υπόφυση των ψαριών είναι γνωστό εδώ και πολλά χρόνια παράγει γοναδοτροπικές ορμόνες, αλλά υπάρχει αβεβαιότητα πόσες γοναδοτροπίνες (GTH) συντίθενται και εκκρίνονται. Οι γοναδοτροπίνες προέρχονται από τα κύτταρα των ακραίων μερών, και υπάρχουν 2 γοναδοτροπίνες, GTH-I και GTH-II, που παράγονται από 2 διαφορετικούς τύπους κυττάρων.

Ο πρώτος τύπος που εκκρίνεται στα πρώτα στάδια ζωής των ψαριών εμπλέκεται στον έλεγχο της φυλετικής διαφοροποίησης. Η GTH-I ακόμη εκκρίνεται κατά τα αρχικά στάδια του αναπαραγωγικού κύκλου και εμπλέκεται στις φυσιολογικές διαδικασίες σχετικές με την μορφοποίηση των ωοκυττάρων και την βιτελογένεση (παραγωγή λεκίθου) στα θηλυκά ψάρια. Ο δεύτερος τύπος γοναδοτροπίνης φαίνεται να συμμετέχει στην τελική ωρίμανση των γαμετών, και σε διαδικασίες σχετικές με την απελευθέρωση των γαμετών και την γεννοβολία.

Η προλακτίνη έχει μερικές μεταβολικές λειτουργίες που αφορούν την αποθήκευση και τον μεταβολισμό των λιπιδίων και εκκρίνεται από κύτταρα των ακραίων μερών της αδενούποφουσης. Ο κύριος ρόλος της όμως έχει σχέση με την ισορροπία αλάτων και νερού.

Η προλακτίνη επιδρά στις μετακινήσεις νερού και νατρίου μεταξύ των μεμβρανών των βραγχίων, των νεφρών και της ουροδόχου κύστης, του δέρματος και του εντέρου. Εξάλλου, η πρόωπη εμφάνιση των κυττάρων της προλακτίνης στους τελεόστεους των γλυκών νερών, και η καθυστερημένη εμφάνιση των όμοιων κυττάρων στους θαλάσσιους τελεόστεους, δείχνει ότι η προλακτίνη παίζει κάποιο

ρόλο στην ισορροπία αλάτων και νερού στα ιχθύδια που αναπτύσσονται στο γλυκό νερό.

Η αυξητική ορμόνη (GH), όπως φαίνεται από το όνομά της, παίζει κεντρικό ρόλο στην ρύθμιση των αναπτυξιακών διαδικασιών. Άρα, η GH, με την μεσολάβηση των αναπτυξιακών παραγόντων (εκκρίνονται από το συκώτι) και άλλων ενδοκρινών παραγόντων (π.χ. θυρεοειδών ορμονών, ινσουλίνης), ελέγχει τόσο την σκελεπτική ανάπτυξη όσο και την σύνθεση πρωτεϊνών των ιστών. Υπάρχουν ακόμη βάσιμες ενδείξεις ότι η GH παίζει σημαντικό ρόλο στην ισορροπία αλάτων και νερού, μέσω των αλλαγών των κυτταρικών τύπων και των ενζυμικών συστημάτων που εμπλέκονται στην ιονταλλαγή και στην ωσμωρύθμιση. Αυτός ο ρόλος της GH φαίνεται να είναι πιο καθοριστικός κατά την μετανάστευση ψαριών από γλυκά σε θαλάσσια περιβάλλοντα.

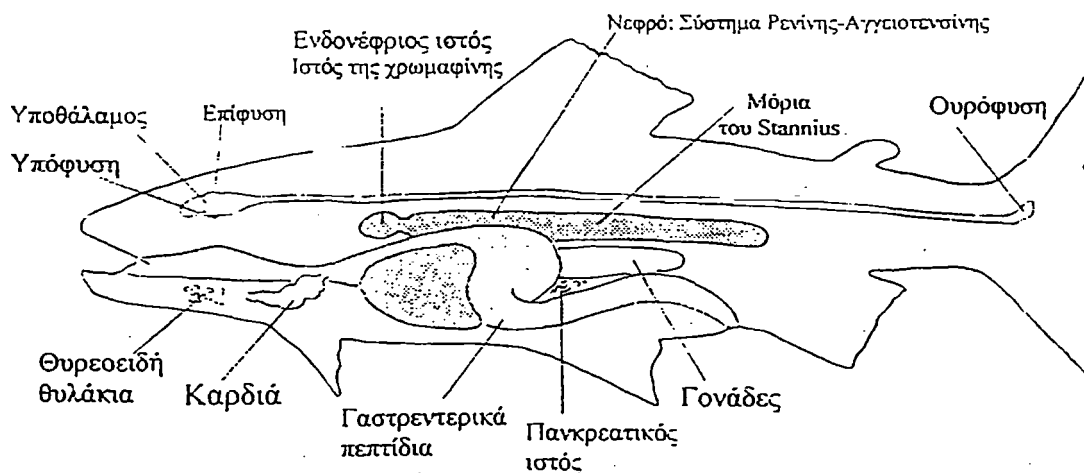
Καθώς οι αδενούποφυσικές ορμόνες, προλακτίνη και αυξητική ορμόνη, μπορούν να επηρεάσουν τις μεταβολικές επιδράσεις των θυρεοειδών ορμονών, η απελευθέρωση αυτών εμφανίζεται να ελέγχεται ευρέως από έναν τρίτο ενδοκρινή παράγοντα - την θυρεότροπο ορμόνη (TSH) που παράγεται στην αδενούπόφυση από τα κύτταρα των ακραίων μερών.

1.5 ΜΗ ΥΠΟΦΥΣΙΚΟΙ ΕΝΔΟΚΡΙΝΕΙΣ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ

Μαζί με τον υποθάλαμο και την υπόφυση αναπτύσσεται ένα σύστημα που επιτρέπει τον συντονισμό των φυσιολογικών διαδικασιών στα περιφερειακά όργανα και ιστούς. Η πλειοψηφία των υποφυσικών ορμονών επηρεάζουν την παραγωγή και απελευθέρωση των ενδοκρινικών παραγόντων από άλλους αδένες και όργανα (π.χ. γονάδες, ενδονέφριος ιστός, θυρεοειδής αδένας), αλλά μερικές από τις υποφυσικές ορμόνες ασκούν άμεσες επιδράσεις πάνω στις φυσιολογικές λειτουργίες σε ένα εύρος ιστών.

Αν και πολλά ενδοκρινικά περιφερειακά όργανα (Εικ. 1.5) επηρεάζονται από τις υποφυσικές ορμόνες, άλλες μορφές διέγερσης και αναστολής είναι ευρέως διαδεδομένες. Επιδράσεις στους ενδοκρινείς αδένες και όργανα είναι πιθανές, για παράδειγμα, διαμέσου των νευρωνικών συνδέσεων από τον υποθάλαμο, ή διαμέσου

χημικών αγγελιοφόρων από πηγές διαφορετικές από την υπόφυση, π.χ. θρεπτικά συστατικά ή ποικιλία μεταβολιτών.



Εικόνα 1.5: Σχηματικό διάγραμμα που απεικονίζει την τοποθεσία των διαφόρων ενδοκρινικών οργάνων στα ψάρια.

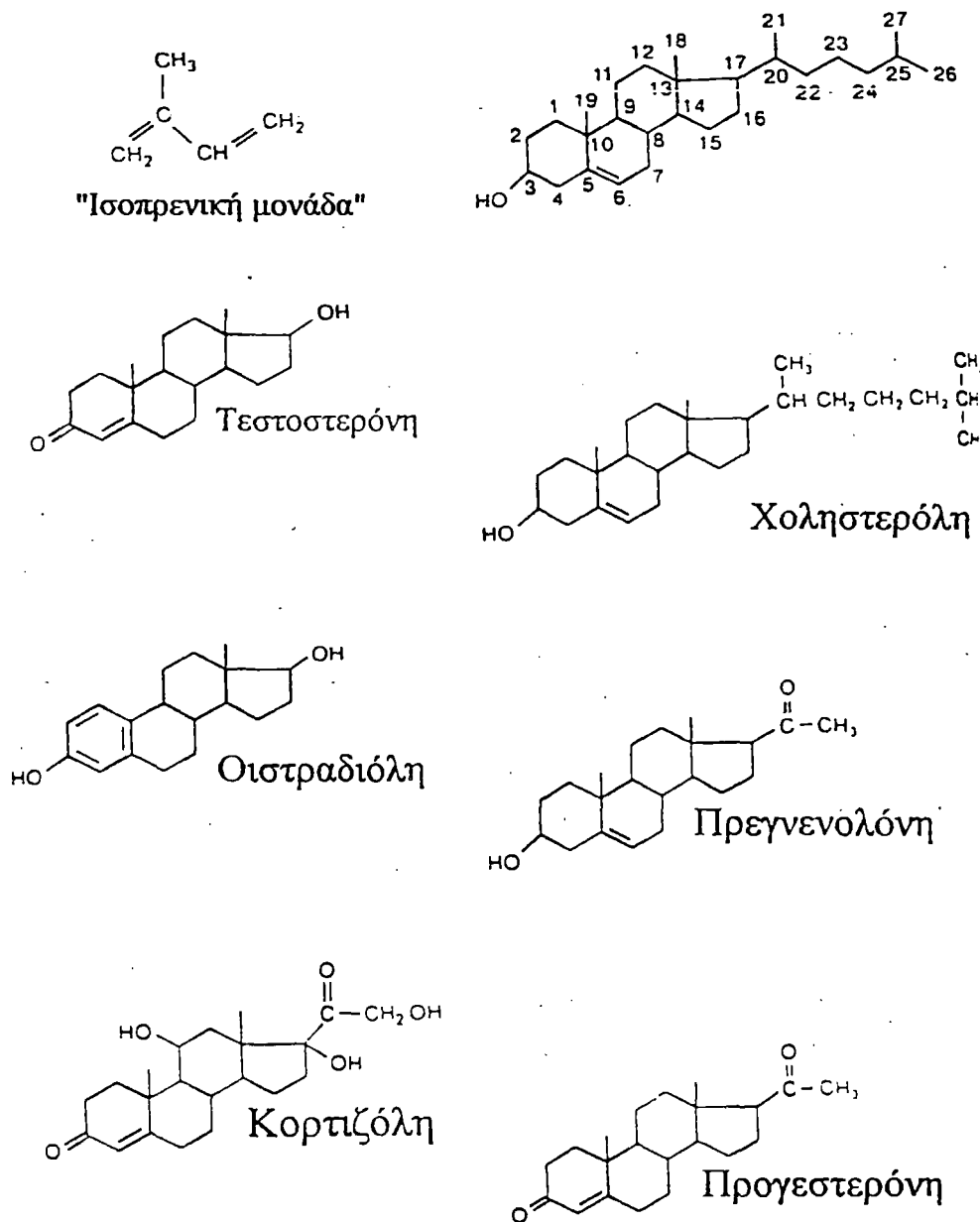
1.5.1 Στεροειδείς ορμόνες

Οι στεροειδείς ορμόνες αποθηκεύονται σε πολύ περιορισμένες ποσότητες στα μέρη παραγωγής τους (π.χ. γονάδες, ενδονέφριος ιστός) και συντίθενται όταν είναι απαραίτητες. Η χοληστερόλη, μία ένωση με 27-C, είναι η βασική πρόδρομη ουσία για όλες τις στεροειδείς ορμόνες.

Το πρώτο βήμα για την παραγωγή στεροειδών περιλαμβάνει την μετατροπή της χοληστερόλης σε πρεγνενολόνη, μία ένωση με 21-C. Όλες οι στεροειδείς ορμόνες μπορούν να προέρχονται από την πρεγνενολόνη διαμέσου μιας σειράς χημικών βημάτων (Εικ. 5.11). Οι διάφορες στεροειδείς ορμόνες χωρίζονται ευρέως :

1. Προγεστερόνη, ένωση με 21-C, που δρα τόσο σαν ισχυρή γεννητική θηλυκή ορμόνη όσο και να μετατρέπεται σε άλλα στεροειδείς.
2. Τα στεροειδείς με 21-C του ενδονέφριου ιστού π.χ. κορτιζόλη.
3. Οι αρσενικές γεννητικές ορμόνες (ανδρογόνα), που είναι ουσίες με 19-C π.χ. τεστοστερόνη.
4. Οι θηλυκές γεννητικές ορμόνες (οιστρογόνα) που είναι ουσίες με 19-C π.χ. οιστραδιόλη.

Επομένως η χοληστερόλη και η πρεγνενολόνη είναι τα αρχικά συστατικά για την παραγωγή των στεροειδών, αλλά ποια ορμόνη θα παραχθεί στα συγκεκριμένα ενδοκρινικά κύτταρα εξαρτάται από τους τύπους ενζύμων που υπάρχουν σ' αυτά.



Εικόνα 1.6: Η βασική χημική δομή της χοληστερόλης και των δομών μερικών από των στεροειδών ορμονών που παράγονται από αυτή.

Διαφορετικοί τύποι ενζύμων θα τροποποιήσουν την μοριακή δομή των στεροειδών σε διαφορετικά σημεία, οδηγώντας σε μια σειρά πιθανών τελικών προϊόντων από μια μόνο πρόδρομη ουσία. Για παράδειγμα, τα κύτταρα που περιέχουν ένζυμα

υδροξυλάσης μπορούν να εισάγουν μια υδροξυλική ομάδα (-OH) στα στεροειδείς σε συγκεκριμένα άτομα C του μορίου τους - μια 17-υδροξυλάση οδηγεί στην εισαγωγή μιας υδροξυλικής ομάδας (-OH) στο 17^ο άτομο C και μια 11-υδροξυλάση στο 11^ο άτομο C. Η κορτιζόλη, για παράδειγμα, έχει υδροξυλικές ομάδες τόσο στον 11^ο C όσο και στον 17^ο C, ενώ η τεστοστερόνη και η οιστραδιόλη έχουν υδροξυλικές ομάδες στον 17^ο C, αλλά όχι στον 11^ο C.

Οι κορτικοστεροειδείς ορμόνες του ενδοεφριου ιστού παίζουν σημαντικό ρόλο στην ρύθμιση της ισορροπίας αλάτων και νερού και στον μεταβολισμό των υδατανθράκων και των πρωτεϊνών. Στην πλειοψηφία των τελεόστεων, η κορτιζόλη είναι η κύρια κορτικοστεροειδής ορμόνη, όμως υπάρχουν και άλλες όπως η κορτικοστερόνη, η 11-δισόξυκορτικοστερόνη και η 11-δισόξυκορτιζόλη που παράγονται στον ενδοεφριο ιστό.

Τα κορτικοστεροειδή, και συγκεκριμένα η κορτιζόλη, εμπλέκονται στις «αντιδράσεις stress» που εμφανίζονται στα ψάρια όταν βρίσκονται σε δυσμενείς συνθήκες.

Τα γοναδοστεροειδή, ανδρογόνα και οιστρογόνα, έχουν μια ποικιλία αναπαραγωγικών λειτουργιών. Αυτές περιλαμβάνουν την διέγερση της παραγωγής βιτελογενίνης στο συκώτι, την ανάπτυξη δευτερευόντων φυλετικών χαρακτηριστικών και την έναρξη ενός αριθμού αλλαγών στην συμπεριφορά σχετικά με την γεννητική δραστηριότητα διαμέσου του συκωτιού, όπου εκεί γίνεται η αποσύνθεση των ορμονών. Συχνά τα στεροειδή είναι συνδεδεμένα με ένα θειικό ιόν ή με γλυκυρονικό οξύ, και μετά εκκρίνονται στην χολή ή στα ούρα. Ο μεταβολισμός των στεροειδών σε θειικά ή γλυκυρονίδια οδηγεί σε αυξημένη διαλυτότητα των συστατικών στο νερό και επομένως στοχεύει στην αύξηση της ευκολίας με την οποία εκκρίνονται.

1.5.2 Παράγωγα της τυροσίνης

Οι ενδοκρινείς παράγοντες που προέρχονται από το αμινοξύ της τυροσίνης είναι οι κατηχολαμίνες, που παράγονται από τον ιστό της χρωμαφίνης στο νεφρό και οι θυρεοειδείς ορμόνες.

Οι θυρεοειδείς ορμόνες αποτελούνται από μια σειρά σφαιρικών, ή σχεδόν σφαιρικών, θυλακίων (με διάμετρο 50-500 μm) που τα τοιχωματά τους αποτελούνται από ένα μονό στρώμα κυβοειδών ή κιονοειδών κυττάρων. Στα ψάρια τα θυλάκια

από ένα μονό στρώμα κυβοειδών ή κιονοειδών κυττάρων. Στα ψάρια τα θυλάκια γενικά δεν συναθροίζονται ώστε να σχηματίσουν ένα συμπαγή αδένα, αλλά συγκεντρώνονται σε μικρές ομάδες στους ιστούς της φαρυγγικής περιοχής. Τα κύτταρα του θυρεοειδή ιστού είναι ικανά να δεσμεύουν ανόργανο ιώδιο και να το χρησιμοποιούν για την σύνθεση θυρεοειδών ορμονών θυροξίνη (T_4) και τριωδοθυρονίνη (T_3).

Οι θυρεοειδείς ορμόνες αποθηκεύονται στη κεντρική κοιλότητα του θυλακίου μαζί με μία γλυκοπρωτεΐνη, την θυρογλομπουλίνη. Τόσο η σύνθεση όσο και η απελευθέρωση των θυρεοειδών ορμονών ελέγχεται από την θυρεότροπο ορμόνη (TSH) που εκκρίνεται από την αδενούπόφυση. Οι θυρεοειδείς ορμόνες απελευθερώνονται στο αίμα διαμέσου της ενζυματικής δράσης στην θυρογλομπουλίνη και τα προϊόντα της διάσπασης ανακυκλώνονται. Οι θυρεοειδείς ορμόνες ενωμένες με συγκεκριμένες πρωτεΐνες του πλάσματος μεταφέρονται στους διάφορους ιστούς του σώματος. Οι θυρεοειδείς ορμόνες έχουν μια σειρά από επιδράσεις στην ανάπτυξη, την κυτταρική και οργανική διαφοροποίηση και τον μεταβολισμό, αλλά οι περισσότερες από αυτές επιτυγχάνονται σε συνεργασία με άλλους ενδοκρινικούς παράγοντες.

1.5.3 Πεπτιδικές ορμόνες

Επιπλέον των πεπτιδικών ενδοκρινικών παραγόντων του υποθαλάμου και της υπόφυσης, πεπτίδια που έχουν ορμονική λειτουργία παράγονται σε ένα αριθμό άλλων ιστών όπως η καρδιά, τα έντερα και συνεργαζόμενα όργανα τους, τα μόρια του Stannius και την ουρόφυση.

Γαστρεντερικές ορμόνες

Η γαστρεντερική περιοχή είναι το μέρος παραγωγής και απελευθέρωσης πολλών πεπτιδικών ορμονών, οι περισσότερες από τις οποίες δρουν στο έντερο και στα σχετιζόμενα όργανα μ' αυτό. Επομένως η πλειοψηφία αυτών των πεπτιδίων ελέγχει και συντονίζει τις πεπτικές διαδικασίες, διαμέσου επιδράσεων στην γαστρεντερική δραστηριότητα, την έκκριση ενζύμων ή των μηχανισμών απορρόφησης θρεπτικών συστατικών.

Εξάλλου, η απελευθέρωση αυτών των ορμονών διεγείρεται από την παρουσία συγκεκριμένων θρεπτικών ουσιών στην κοιλότητα της γαστρεντερικής περιοχής παρά από σήματα που προέρχονται από την υπόφυση και τον υποθάλαμο.

Παγκρεατικές ορμόνες

Αν και το πάγκρεας μπορεί να θεωρηθεί μέρος της γαστρεντερικής περιοχής, οι εκκρίσεις από παγκρεατικούς ιστούς δεν εμπλέκονται άμεσα σε πεπτικές λειτουργίες. Το πάγκρεας μπορεί να χωριστεί στο εξωκρινές πάγκρεας, που παράγει ένζυμα και άλλα πεπτικά υγρά, και το ενδοκρινές πάγκρεας, που παράγει και εκκρίνει μια σειρά πεπτιδικών ορμονών.

Οι παγκρεατικές ορμόνες έχουν σημαντικές ρυθμιστικές λειτουργίες σχετικά με τον μεταβολισμό των θρεπτικών και την ανάπτυξη. Οι κύριες ορμόνες που παράγονται από το ενδοκρινές πάγκρεας είναι η ινσουλίνη και το γλυκογόνο (ή πιο σωστά μια σειρά πεπτιδίων από την οικογένεια του γλυκογόνου). Αυτές οι ορμόνες μπορούν να διεγείρουν τον μεταβολισμό και να έχουν μια ποικιλία αναβολικών δράσεων. Άλλες πεπτιδικές ορμόνες μπορούν να παράγονται και να εκκρίνονται από το ενδοκρινές πάγκρεας π.χ. σωματοστατίνες. Οι σωματοστατίνες φαίνεται να έχουν ανασταλτικές ή κατασταλτικές, παρά διεγερτικές, επιδράσεις σε ένα εύρος διαδικασιών σχετικές με τον μεταβολισμό και την ανάπτυξη.

Το γλυκογόνο φαίνεται να έχει σημαντικό ρόλο στην ρύθμιση του μεταβολισμού των υδατανθράκων στο συκώτι. Η ινσουλίνη επίσης φαίνεται να παίζει σημαντικό ρόλο στον μεταβολισμό των υδατανθράκων στα ψάρια. Ακόμη, υπάρχουν ξεκάθαρες ενδείξεις ότι η ινσουλίνη επηρεάζει τόσο τον μεταβολισμό των πρωτεϊνών όσο και την πρωτεϊνοσύνθεση. Η κύρια διέγερση για την απελευθέρωση της ινσουλίνης από τα ενδοκρινή κύτταρα του πάγκρεας είναι η πρόσληψη τροφής. Τόσο οι υδατάνθρακες όσο και τα αμινοξέα προκαλούν την απελευθέρωση ινσουλίνης, αλλά μερικά αμινοξέα (π.χ. αργινίνη, λευκίνη, λυσίνη) είναι πιο ισχυροί διεγέρτες έκκρισης της παρά οι υδατάνθρακες (π.χ. γλυκόζη).

Ινσουλινοειδείς αυξητικοί παράγοντες

Μια σειρά πεπτιδίων με παρόμοια δομή με την ινσουλίνη παράγονται στο συκώτι. Η σύνθεση και η απελευθέρωση αυτών των πεπτιδίων γίνεται με την διέγερση από

την αυξητική ορμόνη. Τα πεπτίδια αυτά έχουν σημαντικές λειτουργίες στον συντονισμό της αύξησης και της διαφοροποίησης των ιστών.

Κολπικό νατριουρετικό πεπτίδιο (ANP)

Αυτή η πεπτιδική ορμόνη απελευθερώνεται από τους καρδιακούς ιστούς σε αντίδραση της επέκτασης των μυοκυττάρων. Αυτό το πεπτίδιο εμπλέκεται στην ρύθμιση της ποσότητας του αίματος (blood volume) και στην ισορροπία αλάτων και νερού. Η ANP έχει ευρεία διανομή, μπορεί να βρεθεί σε πολλούς ιστούς, όπως αυτούς του εγκεφάλου.

Σωματίδια του Stannius

Τα σωματίδια αυτά είναι σφαιρικά και βρίσκονται στην οπίσθια νεφρική περιοχή και απαντά στους ανώτερους οστεϊχθύες. Τα σωματίδια συνθέτουν και εκκρίνουν γλυκοπεπτιδικές ορμόνες που ελέγχουν την ιοντική ισορροπία των σωματικών υγρών. Είναι περισσότερο ενεργά στα θαλασσινά ψάρια και είναι τώρα γνωστό ότι τα σωματίδια του Stannius είναι τα βασικά όργανα που επιδρούν στα σωματικά φορτία του ασβεστίου.

Ουροτασίνες

Στο ουραίο άκρο του νωτιαίου μυελού στους ελασματοβράγχχιους υπάρχει μια νευροεκκριτική και νευροαιματική περιοχή γνωστή ως *ουρόφυση*. Η ουρόφυση είναι ένα νευροεκκριτικό όργανο που απελευθερώνει 2 τουλάχιστον βιολογικά ενεργά πεπτίδια- την ουροτασίνη I και ουροτασίνη II- στα αιμοφόρα αγγεία στην κοντινή σ' αυτήν περιοχή. Οι ουροτασίνες επηρεάζουν την ιοντική και παίζουν κύριο ρόλο στον οσμορυθμιστικό έλεγχο.

1.5.4 'ΟΡΜΟΝΕΣ ΤΩΝ ΙΣΤΩΝ'

Όλες οι ορμόνες που αναφέρθηκαν ως τώρα συντίθενται και εκκρίνονται από καθορισμένα όργανα ή ιστούς. Η απελευθέρωση αυτών οδηγεί συχνά στην έναρξη φυσιολογικών αλλαγών σε μακρινά μέρη από την περιοχή απελευθέρωσης τους. Μερικές ορμόνες, ωστόσο, ασκούν επιδράσεις σε ιστούς τόσο κοντά όσο και μακριά

από το σημείο απελευθέρωσης τους. Ο τελευταίος τύπος δράσης είναι γνωστός ως παρακρινικό αποτέλεσμα. Υπάρχουν, επιπλέον των «κλασσικών» ορμονών, ένας αριθμός μειγμάτων που ασκούν σημαντικές επιδράσεις μέσω τοπικών, ή παρακρινικών, δράσεων στους ιστούς. Αυτές οι ορμόνες μπορούν να θεωρηθούν ως 'ορμόνες των ιστών'. Ο διαχωρισμός μεταξύ των «κλασσικών» ορμονών και των ορμονών των ιστών, όμως, δεν είναι ξεκάθαρος, αφού οι ορμόνες των ιστών μπορούν να απεκκρίνονται στο αίμα και να μεταφέρονται σε μακρινά μέρη πριν ασκήσουν τις ρυθμιστικές τους δράσεις.

Οι ορμόνες των ιστών περιλαμβάνουν έναν αριθμό αγγειοενεργών συστατικών που μπορεί να έχουν αγγειοδιασταλτικά- βραδυκίνη, ισταμίνη- ή αγγειοσυσταλτικά- αγγιοτασίνη, σεροτονίνη- αποτελέσματα. Επιπροσθέτως, ως ορμόνες των ιστών μπορούν να θεωρηθούν τα εικοσανοειδή, μία ετερογενής ομάδα συστατικών που προέρχονται από ακόρεστα λιπαρά οξέα με 20-C στα οποία θα αναφερθούμε εκτενέστερα παρακάτω.

Ισταμίνη

Η ισταμίνη, που είναι παράγωγο της βιομετατροπής του αμινοξέος της ιστιδίνης, δρα ως αγγειοδιασταλτικό και οδηγεί σε αυξημένη τριχοειδή διαπερατότητα. Αυτές οι δράσεις οδηγούν σε τοπικά πρηξίματα των μυών και σε μείωση της πίεσης του αίματος ως μέρος της φλεγμονικής αντίδρασης.

Η ισταμίνη που απελευθερώνεται από τα κύτταρα των στομαχικών τοιχωμάτων προκαλεί την έκκριση γαστρικού υγρού.

Αγγιοτασίνη

Στα θηλαστικά η διατήρηση της πίεσης του αίματος και η ρύθμιση της ισορροπίας των αλάτων και νερού ελέγχεται από το σύστημα *ρενίνης-αγγιοτασίνης*. Η ρενίνη σχηματίζεται στο νεφρό και απελευθερώνεται στο αίμα όπου δρα στο πολυπεπτιδικό αγγιοτασιγόνο για να σχηματιστεί η αγγιοτασίνη, που ανεβάζει την πίεση του αίματος και την κατακράτηση νατρίου από το νεφρό.

Σεροτονίνη

Η σεροτονίνη, ή 5-υδρόξυθρυπταμίνη, είναι παράγωγο του αμινοξέος της θρυπτοφάνης και έχει ευρέα διανομή στους νευρικούς ιστούς.

Η σεροτονίνη είναι ισχυρός αγγειοσυστολέας και απελευθερώνεται από τα αιμοπετάλια σε περιοχές με καταστροφή αιμοφόρων αγγείων. Η τοπική αγγειοσυστολή που προκαλεί η σεροτονίνη παρέχει μια προσωρινή επικάλυψη του αιμοφόρου αγγείου μέχρι να πήξει το αίμα που θα καλύψει αποτελεσματικά την καταστρεμμένη περιοχή.

Εικοσανοειδή (Eicosanoids)

Τα εικοσανοειδή προέρχονται από πολυακόρεστα λιπαρά οξέα με 20-C, και αυτά τα εικοσανοειδή παράγονται με ενζυματικό μετασχηματισμό της ω6 σειράς λιπαρών οξέων. Περισσότεροι, αν όχι όλοι οι ιστοί αντιδρούν θετικά στα εικοσανοειδή, και τις περισσότερες φορές τα εικοσανοειδή θα δράσουν ως παρακρινικά μεσολαβητικά διαλύματα (paracrine mediators) των αντιδράσεων. Κάτω από ιδιαίτερες συνθήκες, όμως, όπως μιας εκτεταμένης καταστροφής των ιστών, μεγάλες ποσότητες αυτών θα απελευθερωθούν στο γενικό κυκλοφορικό σύστημα.

Υπάρχουν 2 κύρια ενζυμικά μονοπάτια για την παραγωγή εικοσανοειδών από λιπαρά οξέα - το μονοπάτι της κυκλοξυγενάσης και το μονοπάτι της λιποξυγενάσης. Ο μεταβολισμός των λιπαρών οξέων διαμέσου της κυκλοξυγενάσης οδηγεί στην παραγωγή προστανοειδών- προσταγλανδινών, θρομβοξανών (thromboxanes) και προστακυκλινών (prostacyclin). Λευκοθρίνες (leukotrienes) και λποξίνες σχηματίζονται με την δράση των ενζύμων της λιποξυγενάσης.

Έτσι, μικρές αλλαγές στην δομή των εικοσανοειδών έχουν σημαντικές μεταβολές στην βιοδραστηριότητα, καθώς οι νευρικοί υποδοχείς για τα εικοσανοειδή είναι εξαιρετικά επιλεκτικοί. Γενικά, μπορεί να ειπωθεί ότι τα εικοσανοειδή που προέρχονται από την ω6 σειρά των λιπαρών οξέων είναι πολύ περισσότερο βιολογικά ενεργά από αυτά των ομόλογων τους της ω3 σειράς. Επιπλέον, μείγματα που είναι φαινομενικά πολύ όμοια μπορούν να ασκήσουν αντιενεργειακά αποτελέσματα, οπότε μια ισορροπία μεταξύ των διαφορετικών εικοσανοειδών απαιτείται για την διατήρηση της ομοιόστασης. Συνεπώς, ανισορροπία κατά την συγγενή παραγωγή μιας τάξης εικοσανοειδών προς μια άλλη μπορεί να οδηγήσει σε καίριες επιδράσεις που αφορούν παθολογικές αλλαγές στους επηρεαζόμενους ιστούς.

Τα πρώτα ορατά αποτελέσματα των εικοσανοειδών επηρεάζουν τις λείες δομές των μυών. Όλοι οι λείοι μύες στο καρδιαγγειακό, αναπαραγωγικό, αναπνευστικό και

γαστρεντερικό σύστημα είτε διεγερτικά είτε ανασταλτικά επηρεάζονται από τα διάφορα εικοσανοειδή.

Οι πιο σημαντικές συνέπειες, εμφανίζονται ως φλεγμονώδεις και άνοσες (immune) αντιδράσεις. Μερικές από τις προσταγλαδίνες προάγουν την φλεγμονώδη δράση με αυξανόμενη αγγειακή διαπερατότητα και αγγειοδιαστολή. Οι λευκοθρίνες ακόμη δρουν ως μεσάζοντες των φλεγμονωδών αντιδράσεων, όπου οι λιποξίνες προωθούν την αρτηριακή διαστολή και έχουν αποφασιστικές συνέπειες στους λείους μύες. Μερικές θρομβοξανές είναι πολύ ισχυρά προσυγκεντρωτικά μέσα, που σημαίνει, ότι προκαλούν την συγκέντρωση αιμοπεταλίων, που κολλάνε μεταξύ τους σχηματίζοντας μια συμπαγή μάζα. Επιπλέον, αυτά τα εικοσανοειδή προκαλούν ισχυρή συστολή των αιμοφόρων αγγείων. Άρα η υπερπαραγωγή λευκοθρινών και θρομβοξανών είναι δηλητηριώδης.

Στα ψάρια, είναι ο ρόλος που οι προσταγλαδίνες παίζουν στις αναπαραγωγικές διαδικασίες που έχει μελετηθεί με μεγάλη προσοχή. Οι ωθήκες και τα ωθυλάκια των ψαριών παράγουν προσταγλαδίνες κατά την διάρκεια των τελευταίων σταδίων της ωρίμανσης, λίγο πριν την στιγμή της ωορρηξίας. Η αύξηση της σύνθεσης των προσταγλαδινών από τους ωθηκικό ιστό εξαρτάται από το προγεστογόνο, και αυτή η αύξηση, διαδοχικά, προκαλεί με παθολογική- φυσιολογική δράση την ωορρηξία. Όσο οι παραγόμενες προσταγλαδίνες αυξάνονται από τον ωθηκικό ιστό, υπάρχει μια αύξηση στο πλάσμα του επιπέδου των εικοσανοειδών. Οι κυκλοφορούμενες προσταγλαδίνες φαίνεται να δρουν στον εγκέφαλο και να διεγείρουν την θηλυκή σεξουαλική συμπεριφορά. Ακολουθώντας την ωορρηξία, μερικές προσταγλαδίνες μπορεί να απελευθερωθούν στο περιβάλλον και είναι γνωστό ότι οι προσταγλαδίνες είναι ισχυρά οσφρητικά διεγερτικά. Έτσι, οι προσταγλαδίνες μπορούν να δράσουν ακόμη και ως γεννητικές φερομόνες προκαλώντας τα αρσενικά να επιδεικνύουν ερωτροπική διάθεση και άλλες σεξουαλικές συμπεριφορές.

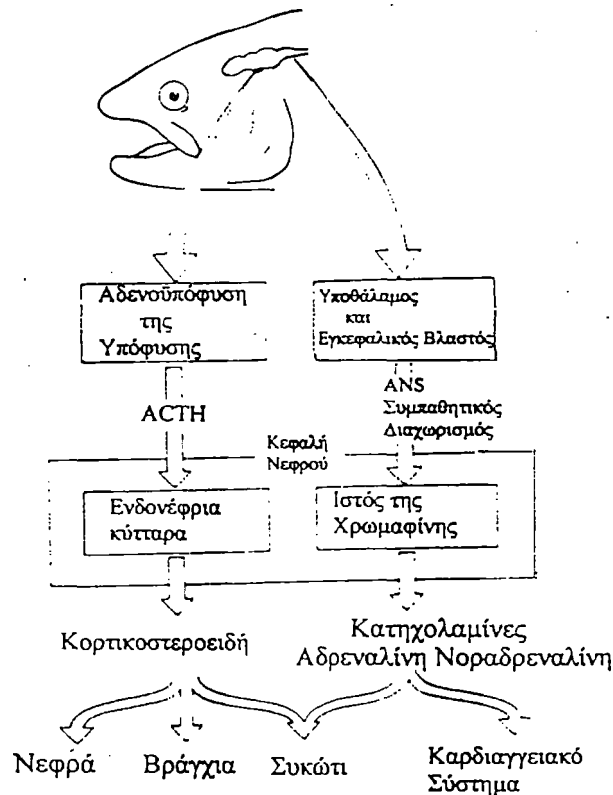
1.6. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Στα πολύπλοκα πολυκύτταρα ζώα, όπως τα ψάρια, ο συντονισμός και έλεγχος μπορεί να επιτευχθεί είτε με την απελευθέρωση ρυθμιστικών ουσιών στο αίμα (ορμόνες) ή διαμέσου νευρικών μηχανισμών. Αυτοί οι 2 τρόποι ελέγχου φαίνεται να είναι ξεχωριστοί, αλλά είναι σαφές ότι είναι στενά συνδεδεμένοι στον υποθάλαμο.

Κάθε μια από τις ορμόνες επενεργεί σε μια περιοχή ή σε ένα συγκεκριμένο όργανο του σώματος που αποκαλείται όργανο-στόχος. Η συγκέντρωση της ορμόνης στο αίμα, εξάλλου, καθορίζει αν θα υπάρξει μείωση ή αύξηση της παραγωγής της. Τούτο το μήνυμα φτάνει ξανά στον υποθάλαμο (ανάδραση) ο οποίος μπορεί να εκκρίνει διεγερτικές ορμόνες (νευροπεπτίδια) που ελέγχουν μια ορισμένη λειτουργία ή διεγείρουν την έκκριση ορμονών από άλλους ενδοκρινείς αδένες π.χ. την αδενούποφυση. Οι ορμόνες της υπόφυσης χωρίζονται ευρέως σε 2 ομάδες τις νευροϋποφυσικές και τις αδενούποφυσικές με βάση τα μέρη σύνθεσης και έκκρισης τους. Οι νευροϋποφυσικές ορμόνες συντίθενται στον υποθάλαμο και μεταφέρονται στην νευροϋπόφυση για να απελευθερωθούν, όπου οι αδενούποφυσικές ορμόνες συντίθενται και απελευθερώνονται από τα κύτταρα της αδενούπόφυσης.

Οι ορμόνες αντιστοιχούν σε διάφορους τύπους οργανικών μορίων:

- Πρωτεΐνες μικρού μοριακού βάρους, αποτελούνται από λίγα αμινοξέα όπως η βαστοκίνη και η οξυτοκίνη και οι ομόλογες τους.
- Πρωτεΐνες μεγάλου μοριακού βάρους, αποτελούνται από πολλά αμινοξέα, όπως η ινσουλίνη.
- Παράγωγα λιπαρών οξέων, όπως οι προσταγλανδίνες.
- Στεροειδείς, όπως οι γεννητικές ορμόνες και οι ορμόνες των επινεφριδίων.



Εικόνα 1.7.: Κεντρική σύνδεση και αλληλεπίδραση μεταξύ του νευρικού και ενδοκρινούς συστημάτων που απεικονίζονται με την εμπλοκή του άξονα υποθαλάμου- υπόφυσης- νεφρού στην αντίδραση stress στα ψάρια

Όσον αφορά τους δεσμούς μεταξύ του ενδοκρινικού και νευρικού συστήματος με σκοπό την παραγωγή και έκκριση χημικών αγγελιοφόρων ουσιών, επιβεβαιώνεται από το γεγονός ότι οι νευρώνες εφοδιάζουν με νεύρα την νευροϋπόφυση της υπόφυσης απελευθερώνοντας ενεργά μείγματα (πεπτιδικές ορμόνες) στο αίμα.

Είναι σαφές ότι ίδια, ή παρόμοια μίγματα είναι ικανά να λειτουργήσουν ως ρυθμιστικές ουσίες τόσο στο νευρικό όσο και στο ενδοκρινικό σύστημα. Επίσης, υπάρχουν πολλές ομοιότητες στους μηχανισμούς παραγωγής, απελευθέρωσης και δράσης των ορμονικών και νευροδιαβιβαστικών ουσιών. Σε καμιά περίπτωση αυτό δεν εξηγείται καλύτερα παρά με τις διάφορες ομάδες ρυθμιστικών πεπτιδίων.

Υπάρχουν τουλάχιστον 4 διαφορετικές μέθοδοι με τις οποίες τα πεπτίδια δρουν ως ρυθμιστικές ουσίες: ενδοκρινείς, παρακρινικές, νευρωνικές και νευροενδοκρινικές.

1. **Ενδοκρινική δράση:** τα πεπτίδια παράγονται σε ειδικά κύτταρα και απελευθερώνονται στο αίμα, έτσι εξασφαλίζεται η διανομή τους στα κύτταρα στόχους και όργανα.

2. *Παρακρινική δράση*: εκκρίσεις από διασκορπιζόμενα κύτταρα που οι αντιδράσεις τους φαίνονται στα γειτονικά κύτταρα, δίνοντας την δυνατότητα μιας μορφής τοπικού ελέγχου.
3. *Νευρωνική δράση*: η χημική μεταφορά σημάτων πάνω από την νευρική σύναψη είναι εδώ και πολλά χρόνια γνωστή με τις κατηχολαμίνες και την ακετυλοχολίνη που θεωρούνται νευροδιαβαστές. Είναι τώρα γνωστό ότι ένας αριθμός αμινοξέων, παραγώγων των αμινοξέων και πεπτιδίων μπορούν να εκτελέσουν νευροδιαβιβαστική λειτουργία. Τα νευροπεπτίδια συχνά λειτουργούν σε μεγαλύτερες αποστάσεις και για μεγαλύτερες χρονικές περιόδους από τους κλασσικούς νευροδιαβαστές.
4. *Νευροενδοκρινική δράση*: όταν ένα πεπτίδιο εκκρίνεται από ένα νεύρο καταλήγοντας στο αίμα, μπορεί να δράσει σε μακρινούς στόχους-ιστούς και έχοντας ορμονική δράση. Για παράδειγμα, νευροενδοκρινικές δράσεις αυτού του τύπου γίνονται με τα πεπτίδια της νευροϋπόφυσης

Ένας σημαντικός παράγοντας για τα ρυθμιστικά πεπτίδια είναι ότι βρίσκονται τόσο σε ενδοκρινικά κύτταρα όσο και σε νευρώνες. Έτσι η ίδια ουσία μπορεί να δρα ως ορμόνη, παρακρινικός παράγοντας ή νευροδιαβιβαστής. Τέλος υπάρχουν ορμόνες που μπορούν να εκκρίνονται στο περιβάλλον και να δρουν ως χημικοί αγγελιοφόροι μεταξύ των ζώων έχοντας φερομονική δράση.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2

2 ΟΡΜΟΝΕΣ ΚΑΙ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟΣ ΚΥΚΛΟΣ

2.1 Η ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗ ΩΣ ΚΥΚΛΙΚΟ ΓΕΓΟΝΟΣ

Για να είναι βέλτιστη η επιβίωση των γόνων, ο χρόνος ωορρηξίας από ένα ώριμο, ενήλικο άτομο είναι στενά συνδεδεμένος με τους κύκλους διαθεσιμότητας της λείας που καταναλώνεται από τους εκκολαπτόμενους γόνους. Η διαθεσιμότητα της λείας για τις λάρβες και τα ανήλικα άτομα των ειδών των ψαριών των πιο εύκρατων και κρύων περιοχών διαφέρει σε εποχιακή βάση. Έτσι αυτά τα ψάρια έχουν συχνά μια ξεχωριστή γεννητική περίοδο ρυθμισμένη χρονικά ώστε να εκκολάπτονται τα αυγά και οι γόνοι να είναι έτοιμοι να καταναλώσουν την εξωγενή τροφή η οποία είναι σε αφθονία.

Επομένως, σε πολλά είδη των εύκρατων και κρύων νερών η αναπαραγωγή είναι ετήσια. Η αναπαραγωγή είναι στο τελικό στάδιο όταν μια σειρά προκαταρτικών γεγονότων στην διάρκεια των οποίων οι γαμέτες αναπτύσσονται και οι γονάδες αυξάνονται σε μέγεθος έχουν γίνει. Σε γενικές γραμμές ο ετήσιος κύκλος μπορεί να χωριστεί σε 3 κύριες περιόδους ή φάσεις :

1. Η μεταωορρηξιακή περίοδος όταν οι γονάδες είναι μικρές και εμφανίζονται να είναι σε φάση ηρεμίας.

2. Η προωορρηξιακή περίοδος στην οποία οι γονάδες αρχίζουν την παραγωγή γαμετών (γαμετογένεση) και η παραγωγή και ενσωμάτωση της λεκίθου στα ωοκύτταρα (βιτελογένεση).

3. Η ωορρηξιακή περίοδος που περιλαμβάνει την ωρίμανση και τελειοποίηση των γαμετών, σ' αυτήν την φάση μεσουρανά η ωορρηξία, με την απελευθέρωση των γαμετών και την γονιμοποίηση των αυγών.

Επομένως, η ανάπτυξη των γονάδων αποτελείται από μια σειρά αλληλένδετων φάσεων, που καθεμία απαιτεί ακριβή συντονισμό και έλεγχο για την παραγωγή βιώσιμων γαμετών την κατάλληλη στιγμή του χρόνου για να ακολουθήσει η επιβίωση των ιχθυδίων. Η παραγωγή των γαμετών περιλαμβάνει μια μεγάλη σειρά

κυτταρικών διαιρέσεων (γαμετογένεση). Στην περίπτωση της ανάπτυξης του θηλυκού γαμέτη περιλαμβάνεται ακόμη η κατασκευή και ενσωμάτωση της λεκίθου στα αναπτυσσόμενα ωοκύτταρα (βιτελογένεση). Μετά την βιτελογένεση περιλαμβάνονται 4 φάσεις που αφορούν την τελική ωρίμανση των ωοθηκών :

- 1) Φάση IV, οι ωοθήκες περιέχουν βιτελογενετικά ωοκύτταρα μόνο, το ψάρι δεν έχει ξεκινήσει την ωορρηξία
- 2) Φάση V, οι ωοθήκες περιέχουν βιτελογενετικά και υαλώδη ωοκύτταρα, αλλά τα υαλώδη ωοκύτταρα δεν μπορούν να εξέλθουν με απαλή πίεση, δηλαδή τα υαλώδη ωοκύτταρα δεν υφίστανται ωορρηξία. Κατά την διάρκεια της τελικής ωρίμανσης το μέγεθος των ωοκυττάρων αυξάνεται σημαντικά εξαιτίας της ενυδάτωσης τους και γίνονται εξαιρετικά διαφανή και γι' αυτό καλούνται υαλώδη.
- 3) Φάση VI, οι ωοθήκες περιέχουν βιτελογενετικά και υαλώδη ωοκύτταρα, και τα υαλώδη μπορούν να εξέρχονται εύκολα με απαλή πίεση, δηλαδή τα υαλώδη ωοκύτταρα υφίστανται ωορρηξία
- 4) Φάση VII, οι ωοθήκες είναι ισχαιμικές και άδειες από ωοκύτταρα, το ψάρι είναι εξαντλημένο από γενετικό υλικό.

Κατά την διάρκεια των πρώιμων σταδίων της γοναδικής ανάπτυξης η ωογονία συνδέεται με ένα αριθμό προθυλακικών (pre-follicular) κυττάρων και είναι σ' αυτά που οφείλεται η διαίρεση του ωοθυλακίου. Οι γαμέτες τείνουν να αυξάνουν σχετικά λίγο σε μέγεθος κατά την διάρκεια των αρχικών σταδίων ανάπτυξης. Στα σαλμονοειδή, για παράδειγμα, τα ωοκύτταρα αυξάνουν την διάμετρο τους από 50 μμ περίπου σε 500-1000 μμ πριν την αρχή της βιτελογένεσης. Η ενσωμάτωση της λεκίθου κατά την φάση της βιτελογένεσης οδηγεί σε αύξηση της διαμέτρου των ωοκυττάρων στα 5 000 μμ (5 mm) περίπου. Δηλαδή, υπάρχει μια τεράστια αύξηση του μεγέθους του ωοκυττάρου κατά την διάρκεια της βιτελογένεσης. Η πλειονότητα της αύξησης οφείλεται στην ενσωμάτωση της λεκίθου που συντίθεται εξωγενώς στο κυτταρόπλασμα του ωοκυττάρου.

Η λέκιθος ξεχωρίζει από την βιτελογενίνη, ένα σύμπλοκο λιποφώσφοροπρωτεΐνης-ασβεστίου με M.B. 440 000 περίπου που από την λήψη της εξαρτάται η ανάπτυξη των ωοκυττάρων. Η βιτελογενίνη συντίθεται στο συκώτι και

απελευθερώνεται στο αίμα. Η βιτελογενίνη μεταφέρεται στην ωοθήκη με το αίμα, όπου διασπάται από τα ωοκύτταρα σε 2 κυρίως συστατικά - την φωσβιτίνη (M.B. 35 000) και την λιποβιτελίνη (M.B. 390 000)- με τα οποία σχηματίζονται τα λεκιθικά αποθέματα. Οι διαδικασίες ανάπτυξης των γαμετών και των γονάδων, συνήθως, γίνεται βαθμιαία και η προωορρηξιακή περίοδος του αναπαραγωγικού κύκλου αρχίζει συχνά μερικούς μήνες νωρίτερα από την ακριβή χρόνο ωορρήξιας. Αυτό σημαίνει, ότι το ψάρι «προβλέπει» την περίοδο ωορρηξίας μερικούς μήνες νωρίτερα.

2.2 ΟΡΓΑΝΑ ΕΛΕΓΧΟΥ ΤΗΣ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗΣ.

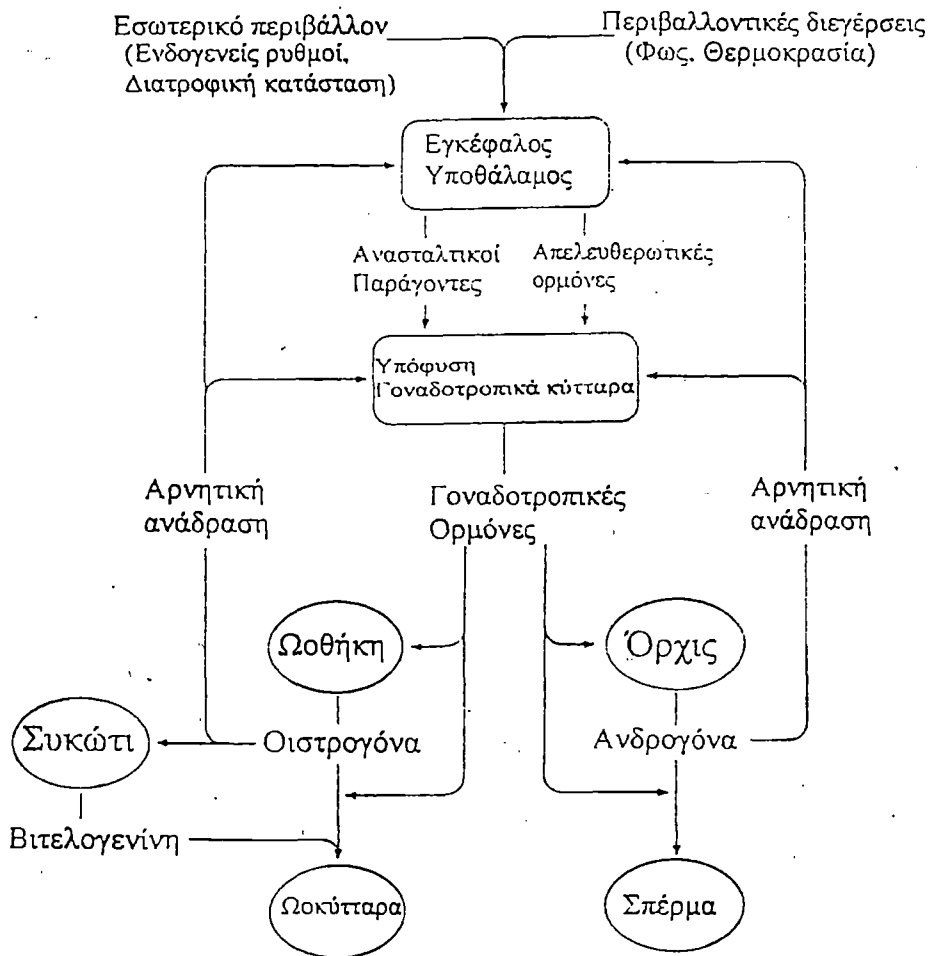
ΑΞΟΝΑΣ ΥΠΟΘΑΛΑΜΟΥ - ΥΠΟΦΥΣΗΣ - ΓΟΝΑΔΩΝ

Εφόσον, οι εποχιακές αλλαγές της φωτοπερίοδου είναι γνωστό ότι έχουν δυσκολονόητες επιδράσεις πάνω στο ενδοκρινικό σύστημα και εν τέλει πάνω στον αναπαραγωγικό κύκλο, είναι σχετικά λίγα γνωστά για τον ενδοκρινικό έλεγχο των αρχικών φάσεων του κύκλου. Επομένως, πληροφορίες σχετικά με τον ενδοκρινικό έλεγχο της γαμετογένεσης, τα αρχικά στάδια του ωοθηκικού κύκλου και της διαδικασίας μετασχηματισμού των ωογόνων σε ωοκύτταρα είναι περιορισμένες. Περισσότερα όμως γνωρίζουμε για την εμπλοκή της υπόφυσης και των γοναδικών ορμονών στον έλεγχο της βιτελογένεσης, της ωρίμανσης των ωοκυττάρων και της ωορρήξιας.

2.2.1 Υποθάλαμος

Εποχιακές μεταβολές στην φυσική φωτοπερίοδο παρατηρούνται με τις αισθήσεις και η ενοποίηση των αισθητήριων εισαγωγών στα κεντρικά μέρη οδηγεί σε αλλαγές στους ρυθμούς παραγωγής και έκκρισης ορμονών από τον υποθάλαμο. Στις υποθαλάμιες ορμόνες συμπεριλαμβάνονται τόσο του απελευθερωτικού γοναδοτροπίνης (GnRH ή GnRF) όσο και του ανασταλτικού γοναδοτροπίνης (GRIF) παράγοντες που έχουν ανταγωνιστικές επιδράσεις στην σύνθεση και απελευθέρωση των γοναδοτροπινών (GTH) από τα γοναδοτροπικά κύτταρα της αδενούπόφυσης.

Τα νευροεκκριτικά του υποθαλάμου παράγουν τους απελευθερωτικούς και ανασταλτικούς παράγοντες που περνούν από τις νευρωνικές συνδέσεις μεταξύ του υποθαλάμου και της υπόφυσης για να επηρεάσουν τα γοναδοτροπικά κύτταρα. Η GnRH του υποθαλάμου είναι μια ορμόνη που αποτελείται από υπολείμματα (residues) 10 αμινοξέων (δηλαδή δεν είναι δεκαπεπτίδιο), ενώ η ντοπαμίνη είναι γνωστό ότι ασκεί ανασταλτικό αποτέλεσμα στην έκκριση GTH από την υπόφυση. Είναι, επομένως, πιθανόν ότι η ντοπαμίνη, μια κατηχολαμίνη, που προέρχεται από το αμινοξύ της τυροσίνης, είναι υποθαλάμιος GRIF.



Εικόνα 2.1: Ο άξονας υποθαλάμου- υπόφυσης- γονάδων που δείχνει τους κύριους ενδοκρινείς παράγοντες που εμπλέκονται στον έλεγχο του αναπαραγωγικού κύκλου.

2.2.2. Υπόφυση

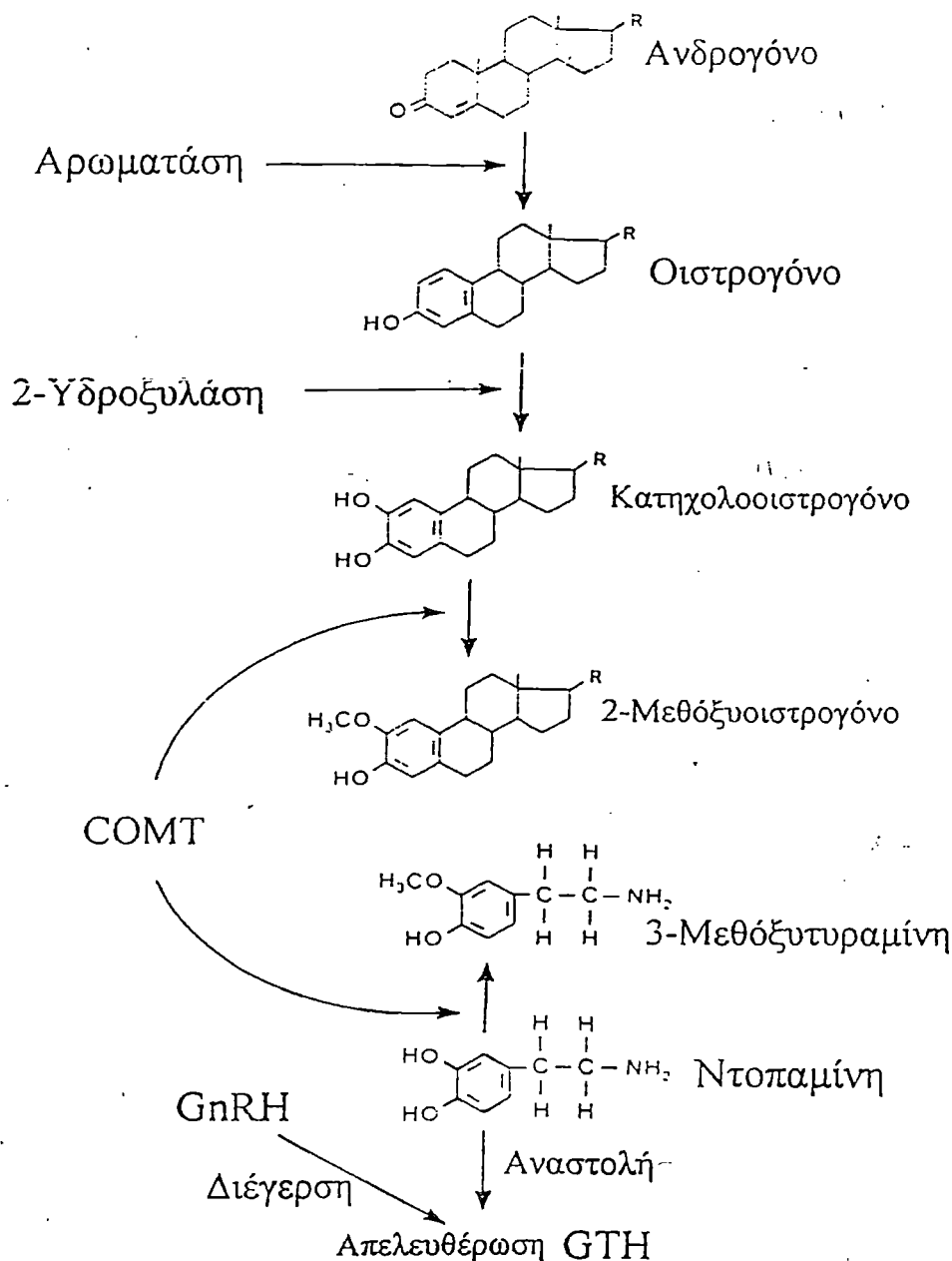
Το επόμενο επίπεδο ελέγχου ανήκει στην υπόφυση, όπου οι εποχιακές μεταβολές στην μορφολογία και στην δραστηριότητα των γοναδοτροπικών κυττάρων έχουν αναφερθεί για πολλά είδη ψαριών.

Η διέγερση των γοναδοτροπικών κυττάρων από την GnRH καταλήγει στην έκκριση GTH στο αίμα, αλλά είναι γνωστό ακόμη ότι η GnRH διεγείρει την αύξηση σύνθεσης και απελευθέρωσης της αυξητικής ορμόνης GSH από τους ιστούς της υπόφυσης. Η GTH και οι αυξητικές ορμόνες εκκρίνονται στο αίμα φτάνοντας στους ιστούς των γονάδων και καλύπτουν συγκεκριμένους δέκτες. Η διέγερση των γοναδικών ιστών από αυτές τις ορμόνες, ιδιαίτερα την GTH, οδηγούν στην αυξημένη παραγωγή και έκκριση στεροειδών γενετικών ορμονών - οιστρογόνων και ανδρογόνων (Εικ 2.1).

2.2.3. Μηχανισμοί ανάδρασης του υποθαλάμου, της υπόφυσης και των γονάδων

Οι στεροειδείς ορμόνες προκαλούν μια σειρά από επιδράσεις, συμπεριλαμβανομένου του ελέγχου της ανάδρασης κατά την παραγωγή και απελευθέρωση GTH από την υπόφυση. Ο έλεγχος της ανάδρασης ασκείται από τις στεροειδείς ορμόνες που πιστεύεται ότι μεσολαβούν με έμμεσο τρόπο στις ανταγωνιστικές σχέσεις μεταξύ των GnRH και GRiF παράγοντες. Έχει υποθεθεί ότι ο έλεγχος της ανάδρασης της έκκρισης GTH από την υπόφυση γίνεται με τον ακόλουθο τρόπο.

Ορμόνες απελευθερώνονται από τους ιστούς που συνθέτουν στεροειδή (στεροειδογένεση) φτάνουν στις κεντρικές περιοχές μέσω του αίματος, όπου δρουν με την βοήθεια ενζύμων. Η μετατροπή των στεροειδών καταλήγει στην παραγωγή μείγματος κατηχολοιστρογόνων. Τα κατηχολοιστρογόνα μετασχηματίζονται σε 2-μεθυλοόξυοιστρογόνο με την δράση του ενζύμου της κατηχολοιστρογονομεθυλτρανσφεράσης (COMT) (Εικ. 2.2). Η COMT μπορεί ακόμη να χρησιμοποιεί την ντοπαμίνη σαν υπόστρωμα, αλλά η έλξη του ενζύμου είναι μεγαλύτερη για τα κατηχολοιστρογόνα παρά για την ντοπαμίνη. Επομένως, όταν τα υπάρχοντα κατηχολοιστρογόνα, χρησιμοποιούνται προνομαικά ως υπόστρω-



Εικόνα 2.2: Μία πιθανή αρνητική ανάδραση που περικλείει τον άξονα υποθαλάμου- υπόφυσης- γονάδων ασκώντας έλεγχο στους ρυθμούς παραγωγής και απελευθέρωσης γοναδοτροπινών.

μά, η ντοπαμίνη θα μείνει αναλλοίωτη. Τότε η ντοπαμίνη που έμεινε θα ασκήσει ανασταλτική επίδραση στα γοναδοτροπικά κύτταρα της υπόφυσης.

Στην απουσία κατηχολοοιστρογόνων η COMT θα χρησιμοποιήσει την ντοπαμίνη ως υπόστρωμα που θα υποβαθμιστεί σε 3-μεθυλοξυτυραμίνη (3-MT). Αυτή με την σειρά της θα οδηγήσει στην απώλεια της ανασταλτικής δράσης της ντοπαμίνης στην απελευθέρωση GTH, επιτρέποντας την δράση του GnRH παράγοντα. Επομένως είναι

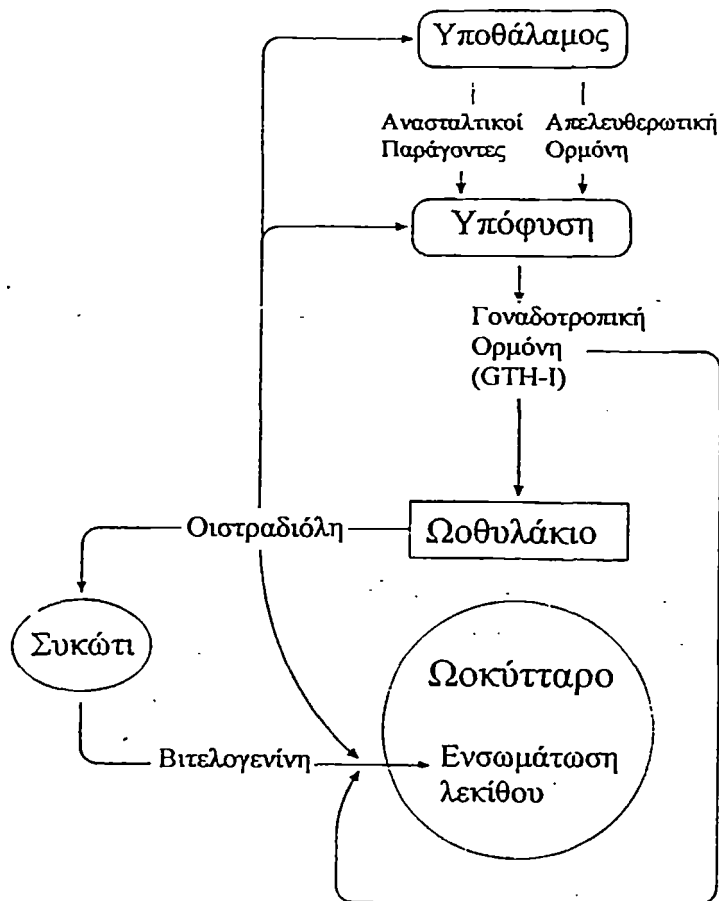
φανερό ότι τα επίπεδα των στεροειδών ορμονών που κυκλοφορούν στο αίμα ασκούν αναδραστικό έλεγχο στην έκκριση GTH διαμέσου των ενζυμικών μετασχηματισμών που λαμβάνουν χώρα στις κεντρικές περιοχές των ιστών. Πιστεύεται λοιπόν ότι το κλειδί στην όλη διαδικασία είναι το υπόστρωμα που χρησιμοποιεί το ένζυμο COMT.

Η ντοπαμίνη μπορεί, ωστόσο, να μεταβολίζεται διαμέσου άλλων μονοαμινοξειδωτικών και οι κύριοι μεταβολίτες που περιλαμβάνονται είναι το διυδροξυφενυλακετικό οξύ (DOPAC) και το ομοβανλικό οξύ (HVA). Έτσι τα είδη των ψαριών μπορεί να διαφέρουν στα κύρια προϊόντα μεταβολισμού της ντοπαμίνης. Στον εγκέφαλο και στους ιστούς της υπόφυσης του αρσενικού χρυσόψαρου, *Carassius auratus*, το DOPAC φαίνεται να είναι ο κύριος μεταβολίτης παρά η 3-MT ή το HVA.

Στο χρυσόψαρο, έχει φανεί ότι η ντοπαμίνη μπορεί να μεσολαβήσει τόσο στην απελευθέρωση του GnRH παράγοντα κεντρικά, όσο και να δράσει στην υπόφυση. Άρα, δεν είναι παράλογο να υποθέσουμε ότι μια μείωση στην ανασταλτική δράση της ντοπαμίνης στις λειτουργίες της υπόφυσης σε συνδυασμό με τον ενδογενή GnRH παράγοντα διεγείρει την απελευθέρωση GTH από τα γοναδοτροπικά κύτταρα. Επιπλέον, τόσο ο μεταβολισμός της ντοπαμίνης όσο και η απελευθέρωση GnRH παράγοντα μπορούν να επηρεαστούν από τις γενετικές φερομόνες. Μια φερομόνη προκαλεί την μείωση της ανασταλτικής δράσης της ντοπαμίνης που σε συνδυασμό με την αύξηση του ρυθμού απελευθέρωσης GnRH παράγοντα, μπορεί να είναι υπεύθυνη για την απότομη άνοδο των GTH που παρατηρείται στο αρσενικό χρυσόψαρο μετά την έκθεση του με ένα ώριμο θηλυκό.

2.2.4. Γοναδοτροπίνες

Υπάρχουν εποχιακές μεταβολές στα επίπεδα των GTH που κυκλοφορούν στο αίμα, με 2 σαφείς μέγιστες συγκεντρώσεις των GTH στον ορό του αίματος που παρατηρούνται συχνά στους θηλυκούς ιχθύς. Η πρώτη μετρήσιμη αύξηση των GTH στον ορό γίνεται στα αρχικά στάδια του κύκλου ωρίμανσης, όταν ξεκινά η βιτελογένεση. Το συμπέρασμα πολλών αναλύσεων είναι ότι η αύξηση στην έκκριση

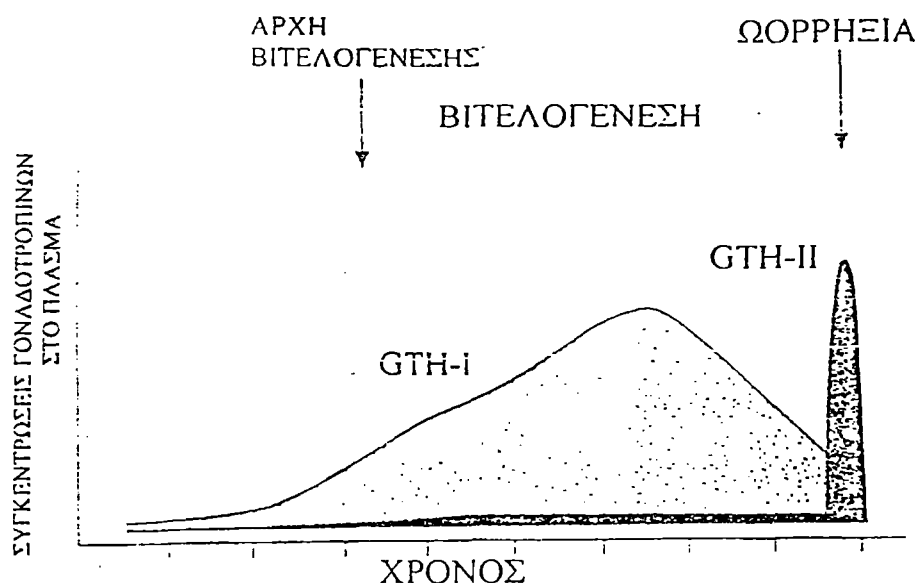


Εικόνα 2.3: Ο ρόλος του άξονα υποθαλάμου- υπόφυσης- γονάδων στον ενδοκρινικό έλεγχο της βιτελογένεσης και την ενσωμάτωση της λεκίθου στα αναπτυσσόμενα ωοκύτταρα.

GTH οδηγεί στην παραγωγή οιστραδιόλης και στην απελευθέρωση της από τους ωοθηκικούς ιστούς. Αυτό το γεγονός, διαδοχικά, διεγείρει την σύνθεση βιτελογενίνης και την απελευθέρωση της από το συκώτι από την οποία εξαρτάται η ανάπτυξη των ωοκυττάρων (Εικ. 2.3).

Η δεύτερη μέγιστη τιμή των GTH στον ορό έχει σχέση με την τελική ωρίμανση των ωοκυττάρων και την ωορρηξία .

Η στήριξη του παραπάνω συμπεράσματος για την ανάμιξη των 2 μέγιστων τιμών της συγκέντρωσης των GTH στον έλεγχο της βιτελογένεσης και στην ωρίμανση των ωοκυττάρων έρχεται από πειράματα στα οποία οι διαδικασίες που συμβάλλουν στην ωρίμανση και ο χρόνος ωορρηξίας μεταβάλλονται διαμέσου των μεταβολών της



Εικόνα 2.4: Σχηματική αναπαράσταση των πιθανών αλλαγών στις κυκλοφορικές τιμές των θεωρούμενων βιτελογενετικών (GTH-I) και συμβαλλόντων (GTH-II) στην ωρίμανση γοναδοτροπινώγστα θηλυκά ψάρια κατά την διάρκεια της πορείας του αναπαραγωγικού κύκλου.

φωτοπεριόδου. Σε πολλές περιπτώσεις όπου οι GTH δεν αυξάνονται απότομα-πιθανόν εξαιτίας της απουσίας των κατάλληλων άμεσων διεγέρσεων στην αιχμαλωσία-η ωορρηξία μπορεί να προκληθεί με μια σειρά ενεσιακών θεραπειών που περιλαμβάνουν την υπόφυση των τελοοστέων ή μείγματα GTH, θηλαστικές γοναδοτροπίνες όπως η H.C.G., GnRH των θηλαστικών ή των τελοοστέων ή ανάλογα τους και ανταγωνιστές της ντοπαμίνης που παρέχονται σε συνδυασμό με φαρμακευτικά δείγματα GnRH.. Η δόση της ορμόνης στα θηλυκά άτομα γίνεται σε 2 στάδια, μία προδόση και μία τελική μετά την ολοκλήρωση της βιτελογένεσης και όταν τα αυγά βρίσκονται στο στάδιο της διάπαυσης. Η προδόση είναι το 10% της συνολικής δόσης. Η συνολική δόση είναι περίπου 2,5-3 mg (1 αδένας) υπόφυσης ανά kg βάρους του θηλυκού. Μεταξύ προδόσης και δόσης πρέπει να παρεμβάλλονται τουλάχιστον 14 ώρες, ενώ το μέγιστο είναι 24 ώρες. Στα αρσενικά άτομα γίνεται μόνο μια τελική δόση ορμόνης κατά το χρόνο που τα θηλυκά λαμβάνουν την τελική δόση. Η δόση αυτή συνίσταται να είναι 1 -1,5 mg (½ αδένας) υπόφυσης ανά kg βάρους του αρσενικού. Ως διαλύτης για την ορμόνη της υπόφυσης χρησιμοποιείται 0,6-0,7% NaCl. Όσον αφορά την χρησιμοποίηση της ανθρώπινης γοναδοτροπίνης

H.C.G. τα μόνα ψάρια που έχουν αντιδράσει θετικά είναι τα *Ictalurus punctatus*, *Mugil cephalus* και οι ασιατικοί κυπρίνοι. Η δόση ποικίλει από 700-6000 I.U/kg. Υπό αυτές τις συνθήκες, υπάρχουν μεταβολές στον χρόνο που εμφανίζονται οι μέγιστες τιμές των GTH που φανερά αναμειγνύονται στις χρονικές αλλαγές των υπόλοιπων διαδικασιών που συμβάλλουν στην ωρίμανση των ωοκυττάρων. Δηλαδή, μπορούμε να συμπεράνουμε ότι οι μεταβολές στις τιμές των GTH στο αίμα, εμπλέκονται :

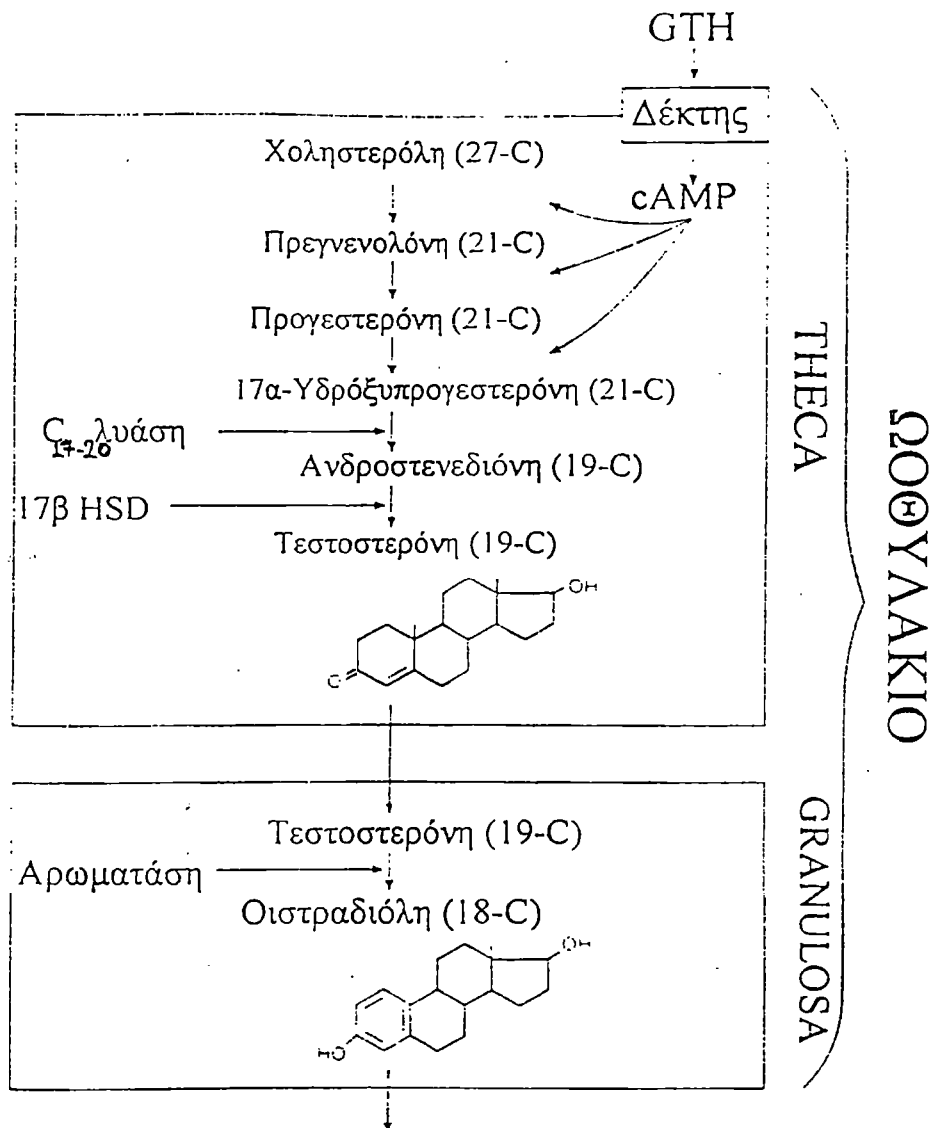
- α) στην έναρξη της βιτελογένεσης,
- β) στην ανάπτυξη των ωοθηκών,
- γ) στον χρόνο ωρίμανσης των ωοκυττάρων και της ωορρηξίας (Εικ. 2.4)

2.2.5. Γοναδικά στεροειδή

Ακολουθώντας στενά τις μεταβολές των GTH στον ορό, που συμβάλλουν στην ωρίμανση, φαίνεται ότι κατά την διάρκεια των αρχικών σταδίων του αναπαραγωγικού κύκλου υπάρχουν αυξήσεις στις τιμές των γοναδικών στεροειδών ορμονών που κυκλοφορούν στο αίμα. Στα θηλυκά σαλμονοειδή, για παράδειγμα, οι τιμές της οιστραδιόλης στον ορό μπορούν να αυξηθούν από λίγα ng ml⁻¹ σε ένα ανώριμο ψάρι σε 15-20 ng ml⁻¹ κατά την διάρκεια της πιο ενεργής περιόδου της βιτελογένεσης. Η παραγωγή της οιστραδιόλης γίνεται στο ωοθυλάκιο, υπό τον έλεγχο των GTH.

Σύνθεση της οιστραδιόλης

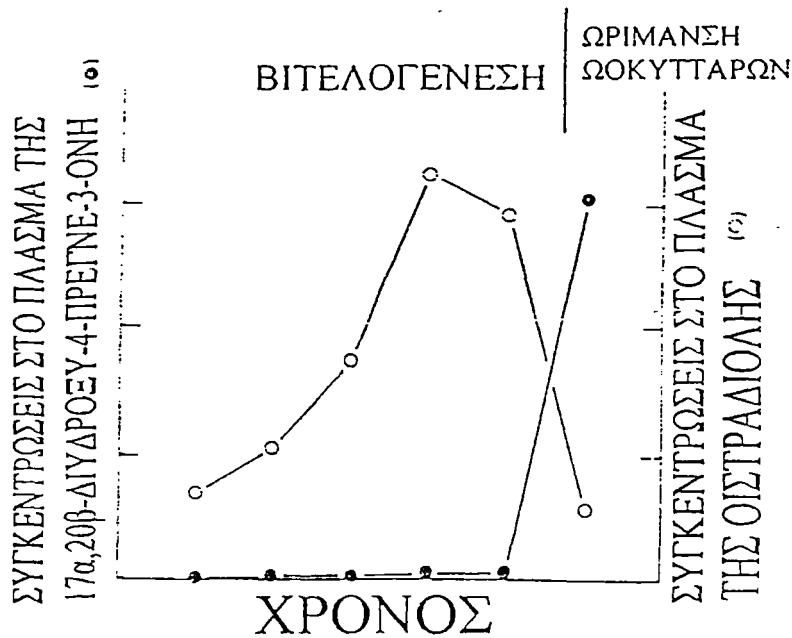
Το ωοθυλάκιο αποτελείται από 2 κυτταρικές στρώσεις - την θηκική (theca) και την κοκκώδη (granulosa) - αλλά καμία από τις στρώσεις δεν είναι ικανές για την παραγωγή οιστραδιόλης *de novo* (εξαρχής). Τα κύτταρα του θηκικού στρώματος μπορούν να συνθέσουν το στεροειδές ανδρογόνο τεστοστερόνη χρησιμοποιώντας την χοληστερόλη ως πρόδρομη ουσία. Η ικανότητα των θηκικών κυττάρων για να παράγουν τεστοστερόνη αυξάνεται κατά την διάρκεια της βιτελογενετικής φάσης του



Εικόνα 2.5: Το μοντέλο των ‘2 στρωμάτων’ που δείχνει την ανάμιξη του θηκικού και του κοκκώδους στρώματος του ωοθυλακίου στην σύνθεση στεροειδών κατά την διάρκεια της βιτελογένεσης.

ωοθηκικού κύκλου. Η αυξανόμενη ικανότητα παραγωγής οφείλεται στις διεγερτικές επιδράσεις των GTH στα κύτταρα του θηκικού στρώματος (Εικ. 2.5).

Τα κύτταρα του κοκκώδους στρώματος του ωοθυλακίου δεν χρησιμοποιούν την χοληστερόλη ως πρόδρομη ουσία για την στεροειδογένεση. Ωστόσο, είναι αυτά τα κύτταρα που περιέχουν το ένζυμο αρωματάση, που είναι βασικό για την παραγωγή οιστραδιόλης από την τεστοστερόνη. Μια από τις επιδράσεις της αυξητικής ορμόνης είναι ότι προκαλεί τους γοναδικούς ιστούς να αυξάνουν την σύνθεση του ενζύμου



Εικόνα 2.6: Γραφική παράσταση που απεικονίζει τις αλλαγές στα κυκλοφορικά επίπεδα της οιστραδιόλης και της MIS στα θηλυκά ψάρια κατά την διάρκεια της βιτελογένεσης και των τελευταίων σταδίων ωρίμανσης των ωοκυττάρων.

αρωματάση. Δηλαδή, τα αποτελέσματα της αυξητικής ορμόνης και των GTH που εκκρίνονται από την υπόφυση είναι συνεργατικά.

Η σύνθεση οιστραδιόλης, λοιπόν, από τα κοκκώδη κύτταρα εξαρτάται από την παροχή της τεστοστερόνης από τα θηκικά κύτταρα και την αρωματάση που απαιτείται για την σύνθεση της οιστραδιόλης από την τεστοστερόνη. Άρα, τόσο οι θηκικές όσο και οι κοκκώδεις κυτταρικές στρώσεις απαιτούνται για την παραγωγή οιστραδιόλης από την χοληστερόλη.

Δράσεις των γοναδικών στεροειδών

Τα γοναδικά γενετικά στεροειδή ασκούν έλεγχο πάνω στις φάσεις ανάπτυξης των γονάδων. Επιπλέον, αυτές οι ορμόνες εμπλέκονται στην εμφάνιση και ανάπτυξη των δευτερευόντων φυλετικών χαρακτηριστικών. Αυτές, μπορεί ακόμη να προκαλέσουν ένα αριθμό γενικευμένων συνεπειών στο μεταβολισμό και στην κινητοποίηση των αποθεμάτων των ιστών.

Στα θηλυκά ψάρια, η οιστραδιόλη εκκρίνεται από το ωοθυλάκιο προκαλώντας τους ιστούς του συκωτιού να παράγουν την βιτελογενίνη και την πρωτεϊνική μεμβράνη των αυγών. Αυτά τα συστατικά εκκρίνονται στο αίμα και τα κυκλοφοριακά επίπεδα μπορούν να φτάσουν την μέγιστη τιμή των 50 ng ml^{-1} στον ορό κατά την διάρκεια της πιο ενεργής φάσης της συσσωμάτωσης της λεκίθου στα αναπτυσσόμενα ωοκύτταρα. Η βιτελογενίνη φαίνεται να απορροφάται από τα ωοκύτταρα μέσω της πινοκύτωσης, με πρόσληψη που διεγείρεται από τις GTH και πιθανόν από τις θυρεοειδείς ορμόνες και την ινσουλίνη.

Η συσσωμάτωση της λεκίθου οδηγεί στην εκτόπιση του πυρήνα προς την περιφέρεια του ωοκυττάρου - βλαστικό κυστίδιο - (germinal vesicle). Με το τέλος της βιτελογένεσης το μέγεθος των ωοκυττάρων έχει αυξηθεί αξιοπρόσεκτα, αλλά τα μεταβιτελογενετικά ωοκύτταρα εξακολουθούν να είναι φυσιολογικά ανώριμα.

Ωρίμανση των ωοκυττάρων

Η ωρίμανση των ωοκυττάρων απαιτεί την διάρρηξη του πυρηνικού περιεχομένου, δηλαδή την καταστροφή του βλαστικού κυστιδίου (germinal vesicle breakdown), και την εξώθηση του πρώτου πυρηνικού σωματίου. Πιστεύεται ότι οι διαδικασίες που συμβάλλουν στην ωρίμανση των ωοκυττάρων αρχίζουν με την δεύτερη απότομη άνοδο των GTH που συμβαίνει προς το τέλος του ωοθηκικού κύκλου (Εικ. 2.4).

Η αντίδραση που συμβάλλει στην ωρίμανση των ωοκυττάρων παρουσία των GTH απαιτεί την παραγωγή ενός δευτερεύοντος εκτελεστικού οργάνου (effector), ή διεγερτική ωρίμανσης στεροειδής ορμόνη (maturation inducing hormone) MIS, από τον ιστό του ωοθυλακίου (follicular tissue). Υπάρχουν βάσιμες αποδείξεις ότι η στεροειδής ορμόνη $17\alpha,20\beta$ -διυδροξύ-4-πρεγνεν-3-όνη ($17,20P$) είναι η MIS σε αρκετά σαλμονοειδή, στα κυπρινοειδή, στην γλώσσα και στους περισσότερους τελεοστέους. Υπάρχουν και άλλα στενά συνδεδεμένα προγεστεγόνα με την $17,20P$ που έχουν αυτό το ρόλο σε άλλα είδη ψαριών π.χ. η $17,20\beta,21$ -διυδροξύ-4-πρεγν-3-όνη ($17,20\beta,21P$) στα Sciaenidae, *Micropogonias undulatus* και την διάστικτη θαλάσσια πέστροφα *Cynoscion nebulosus*.

Η περίοδος που ακολουθεί την δεύτερη απότομη άνοδο της έκκρισης GTH από την υπόφυση, υπάρχει ένας μετασχηματισμός στα βιοσυνθετικά μονοπάτια από τους γοναδικούς ιστούς σε σχέση με την παραγωγή προγεστεγόνων. Στα θηλυκά

σαλμονοειδή αυτός ο μετασχηματισμός ακολουθείται από μια απότομη άνοδο στον ορό των επιπέδων της 17,20P από συγκεντρώσεις που αυξάνουν από 0,5 ng ml⁻¹ κατά την διάρκεια της βιτελογένεσης σε επίπεδα των 50-70 ng ml⁻¹ την στιγμή ωρίμανσης των ωοκυττάρων. Απότομη αύξηση, επίσης, παρατηρήθηκε όταν χορηγήθηκε με ένεση ανθρώπινης γοναδοτροπίνης χορίου H.C.G σε θηλυκές γλώσσες του είδους *Pleuronectes platessa* (Scott & Canario, 1990).

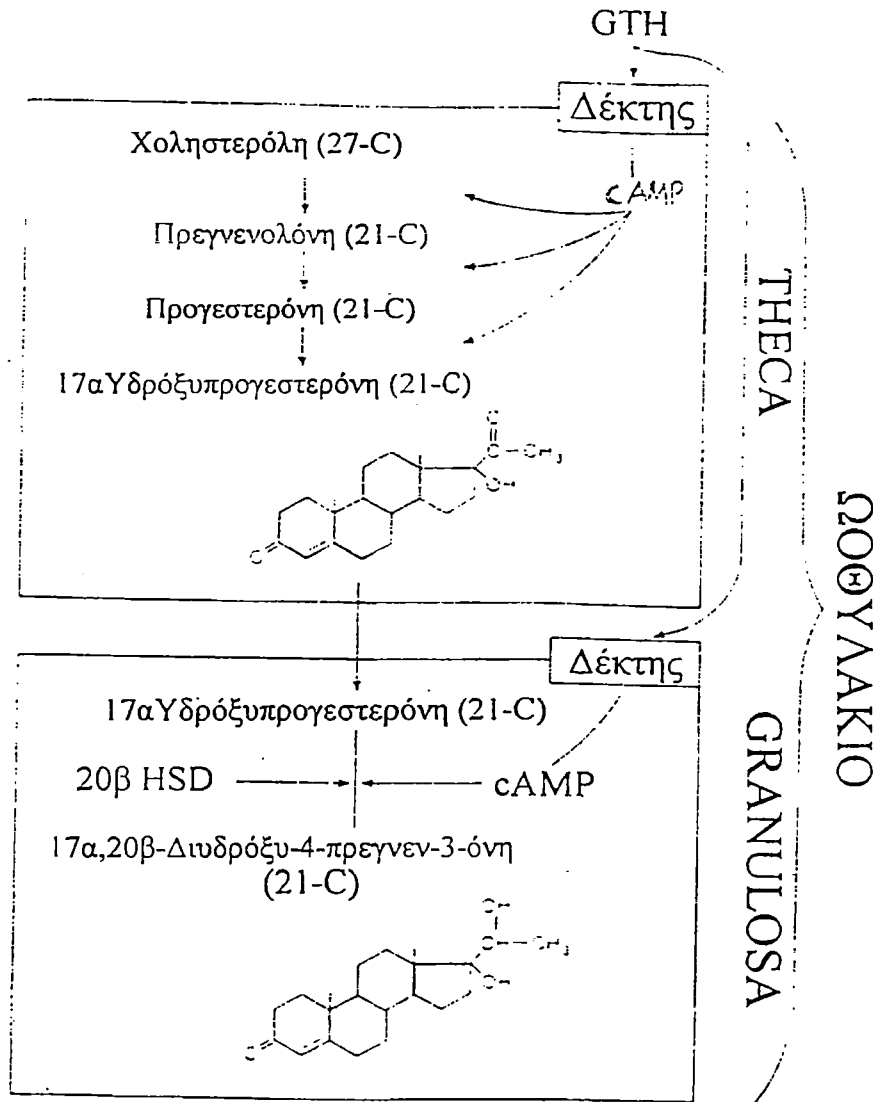
Την ίδια στιγμή που η σύνθεση προγεστερόνων αυξάνει, υπάρχει μία αξιοσημείωτη μείωση στην παραγωγή οιστραδιόλης από τους ιστούς του ωοθυλακίου και τα επίπεδα της κυκλοφοριακής οιστραδιόλης μειώνονται δραματικά (Σχ. 9.17). Οι ανώτατες τιμές της 17,20P συμπίπτουν με την στιγμή καταστροφής του βλαστικού κυστιδίου στο ωοκύτταρο που στα σαλμονοειδή λαμβάνει χώρα 2-4 μέρες πριν την ωορρηξία.

Τα αρχικά στάδια παραγωγής της 17,20P από το ωοθυλάκιο περιλαμβάνουν την σύνθεση της 17α-υδροξυπρογεστερόνης (17αOH-P) από την χοληστερόλη στο θηκικό στρώμα. Αυτή ακολουθείται από την μεταφορά της 17αOH-P στην κοκκώδη στρώση όπου συντίθεται η 17,20P παρουσία του ενζύμου 20β-υδροξυστεροειδοϋδρογενάση (20β-HSD) (Εικ. 2.7).

Η έκθεση των κυττάρων του κοκκώδους στρώματος στις GTH προκαλεί την αύξηση της *de novo* σύνθεση του ενζύμου 20β-HSD, αυξάνοντας έτσι την ικανότητα τους να παράγουν και να εκκρίνουν 17,20P. Για να υπάρξει μια αυξανόμενη παραγωγή της MIS πρέπει η κοκκώδη στρώση να λάβει αυξημένες ποσότητες της πρόδρομης ουσίας 17αOH-P από την θηκική στρώση του ωοθυλακίου. Γιατί η 17αOH-P είναι ενδιάμεσο προϊόν στην σύνθεση τεστοστερόνης από την χοληστερόλη στην θηκική στρώση (Εικ. 2.5), η παραγωγή της MIS περιλαμβάνει μια φάση από την παραγωγή και έκκριση τεστοστερόνης, σε έκκριση 17αOH-P από τα κύτταρα της θηκικής στρώσης.

Στεροειδογένεση στα αρσενικά

Οι διαδικασίες της σπερματογένεσης και της σπερμιογένεσης φαίνεται ότι σε μεγάλο βαθμό είναι υπό τον έλεγχο των ανδρογόνων τεστοστερόνη και 11-κετοστερόνη. Η παραγωγή και έκκριση των ανδρογόνων, ωστόσο, μειώνεται σημαντικά κατά την διάρκεια της σπερμιογένεσης (ωρίμανση και απελευθέρωση



Εικόνα 2.7: Το αναπτυσσόμενο μοντέλο των '2 στρωμάτων' που απεικονίζει την ανάμιξη του θηκικού και κοκκώδους στρώματος του ωοθυλακίου στην σύνθεση της MIS. (cAMP = κυκλική μονοφωσφορική αδενοσίνη)

σπέρματος από τις γεννητικές κύστες και τη μεταφορά του στον σπερματικό αγωγό).

Η σπερμιογένεση φαίνεται ότι εξαρτάται από τα προγεστογόνα (προγεστερόνη, 17,20P, 17α-υδροξυπρογεστερόνη), και στα αρσενικά σαλμονοειδή η MIS φαίνεται ότι είναι η 17,20P. Οι τιμές των προγεστογόνων στον ορό αυξάνονται κατά την διάρκεια της σπερμιογένεσης, όπως και η κινητικότητα του σπέρματος. Η αύξηση της

κινητικότητας δεν φαίνεται να άμεσα στην επίδραση των προγεστογόνων στο σπέρμα. Η επίδραση της 17,20P είναι έμμεση διαμέσου της επίδρασης στο pH των υγρών του σπερματικού αγωγού που περιβάλλει το σπέρμα. Ούτε η τεστοστερόνη, ούτε η 11-κετοστερόνη, τα 2 πιο σημαντικά ανδρογόνα στους τελεόστεους, φαίνεται να επηρεάζουν το pH του σπερματικού αγωγού και την κινητικότητα του σπέρματος.

Η έκθεση του σπέρματος στα προγεστογόνα αποτυγχάνει να επηρεάσει την κινητικότητα, αλλά η κινητικότητα αυξάνεται, αν το pH του διαλύματος που περιβάλλει το σπέρμα αυξηθεί από 7,4 σε 8. Εξωγενής εφαρμογή προγεστογόνων σε αρσενικά ψάρια μπορεί να οδηγήσει το pH των υγρών του σπερματικού αγωγού να γίνει πιο αλκαλικό (αύξηση pH από 7,4-7,5 σε 8,5). Επομένως η δράση της 17,20P γίνεται διαμέσου της αύξησης του pH του σπερματικού αγωγού. Πρόσφατες μελέτες, μάλιστα, σε χρυσόψαρα έδειξαν ότι τα επίπεδα της 17,20P στο αίμα αυξάνονται σε αντίδραση σε εργαστηριακές θεραπείες που αυξάνουν τόσο τις τιμές των GTH στο αίμα όσο και την ποσότητα του σπερματικού υγρού και σπέρματος όταν υπόκεινται π.χ. σε ένεση H.C.G.

Το διεγερτικό ωρίμανσης προγεστογόνο συντίθεται πιθανόν στα σπερματικά κύτταρα, παρά στους περιβάλλοντες ιστούς των όρχεων. Η πρόδρομη ουσία για την παραγωγή 17,20P είναι η 17αOH-P, η οποία δρα πάνω στο ένζυμο 20β-HSD. Ο ιστός των όρχεων μπορεί να συνθέτει ανδρογόνα, και επομένως, μπορεί να παράγει την ενδιάμεση ουσία 17αOH-P. Η ενζυμική δραστηριότητα της 20β-HSD, όμως, είναι περιορισμένη στο σπέρμα. Οπότε η σύνθεση της 17,20P γίνεται στα σπερματικά κύτταρα, από την 17αOH-P που διαχέεται από τον περιβάλλοντα ιστό των όρχεων.

Μηχανισμοί ανάδρασης στους γοναδικούς ιστούς

Όταν ένας απομονωμένος ιστός των γονάδων εκτίθεται στις GTH, διεγείρεται η παραγωγή ανδρογόνων. Η προσθήκη 17,20P κατά την επώαση (incubation) οδηγεί τόσο στην αναστολή παραγωγής GTH όσο και σε αξιοσημείωτη μείωση της μετατροπής της εξωγενούς 17αOH-P σε τεστοστερόνη και 11-κετοστερόνη. Δηλαδή, η 17,20P έχει ανασταλτικό αποτέλεσμα στα ένζυμα (π.χ. C₁₇₋₂₀λυάση) που εμπλέκονται στην βιοσύνθεση ανδρογόνων από την 17αOH-P.

Στα αρσενικά η εναλλαγή μεταξύ ανδρογόνων και έκκρισης προγεστογόνων που προηγείται και ελέγχει την σπερμιογένεση προχωρεί ως εξής. Η απότομη άνοδος GTH που λαμβάνει χώρα πριν την σπερμιογένεση οδηγεί σε μια σημαντική αύξηση στην μετατροπή της χοληστερόλης πρώτα σε 17αOH-P και μετά σε ανδρογόνα στον ιστό των όρχεων. Ο αυξανόμενος ρυθμός σύνθεσης τόσο της 17αOH-P όσο και των ανδρογόνων οδηγεί στην διάχυση τους έξω από τον ιστό των όρχεων. Οποιαδήποτε ποσότητα 17αOH-P φτάσει στα γεννητικά κύτταρα δρα ως υπόστρωμα για την σύνθεση 17,20P. Η 17,20P που εκκρίνεται από τα γεννητικά κύτταρα και εισέρχεται στους ιστούς των όρχεων θα έχει ανασταλτικό αποτέλεσμα (αρνητική ανάδραση) στα ένζυμα που συμμετέχουν στην σύνθεση ανδρογόνων. Το τελικό αποτέλεσμα αυτού του μηχανισμού ανάδρασης είναι μια απότομη αύξηση των προγεστογόνων και μια ταυτόχρονη δραστηρική μείωση στην σύνθεση και έκκριση ανδρογόνων κατά την περίοδο που ακολουθεί αμέσως μετά την απότομη άνοδο των GTH.

Αν υποτεθεί ότι οι μηχανισμοί ελέγχου της βιοσύνθεσης των στεροειδών είναι οι ίδιοι τόσο στα θηλυκά όσο και στα αρσενικά ψάρια, μια σειρά από παρόμοιων επιχειρημάτων μπορούν να ειπωθούν, ώστε να εξηγηθεί η μετατροπή οιστραδιόλης σε 17,20P που εκκρίνεται από τους ωοθηκικούς ιστούς πριν το ξεκίνημα της ωρίμανσης των ωοκυττάρων και την ωορρηξία. Επομένως, είναι προφανές ότι η απότομη άνοδος GTH διεγείρει την αυξανόμενη παραγωγή 17αOH-P από την χοληστερόλη στο θηκικό στρώμα του ωοθυλακίου. Υπάρχουν ακόμη οι GTH που διεγείρουν την αύξηση της δραστηριότητας του ενζύμου 20β-HSD στο κοκκώδες στρώμα.

Αυξημένοι ρυθμοί παραγωγής της 17αOH-P στο θηκικό στρώμα οδηγεί σε κορεσμό των ενζύμων (π.χ. C₁₇₋₂₀λυάση) που συμμετέχουν στην βιοσύνθεση της τεστοστερόνης. Έτσι, τόσο η τεστοστερόνη όσο και η 17αOH-P αρχίζουν να διαχέονται έξω από τα κύτταρα του θηκικού στρώματος. Η τεστοστερόνη που φτάνει στα κύτταρα του κοκκώδους στρώματος χρησιμοποιούνται ως υπόστρωμα για την παραγωγή οιστραδιόλης ενώ η 17αOH-P που εισέρχεται στο κοκκώδες στρώμα θα επιδράσει στην σύνθεση 17,20P. Άρα, σε αυτό το αρχικό στάδιο τόσο η οιστραδιόλη όσο και η 17,20-P παράγονται και εκκρίνονται από το κοκκώδες στρώμα.

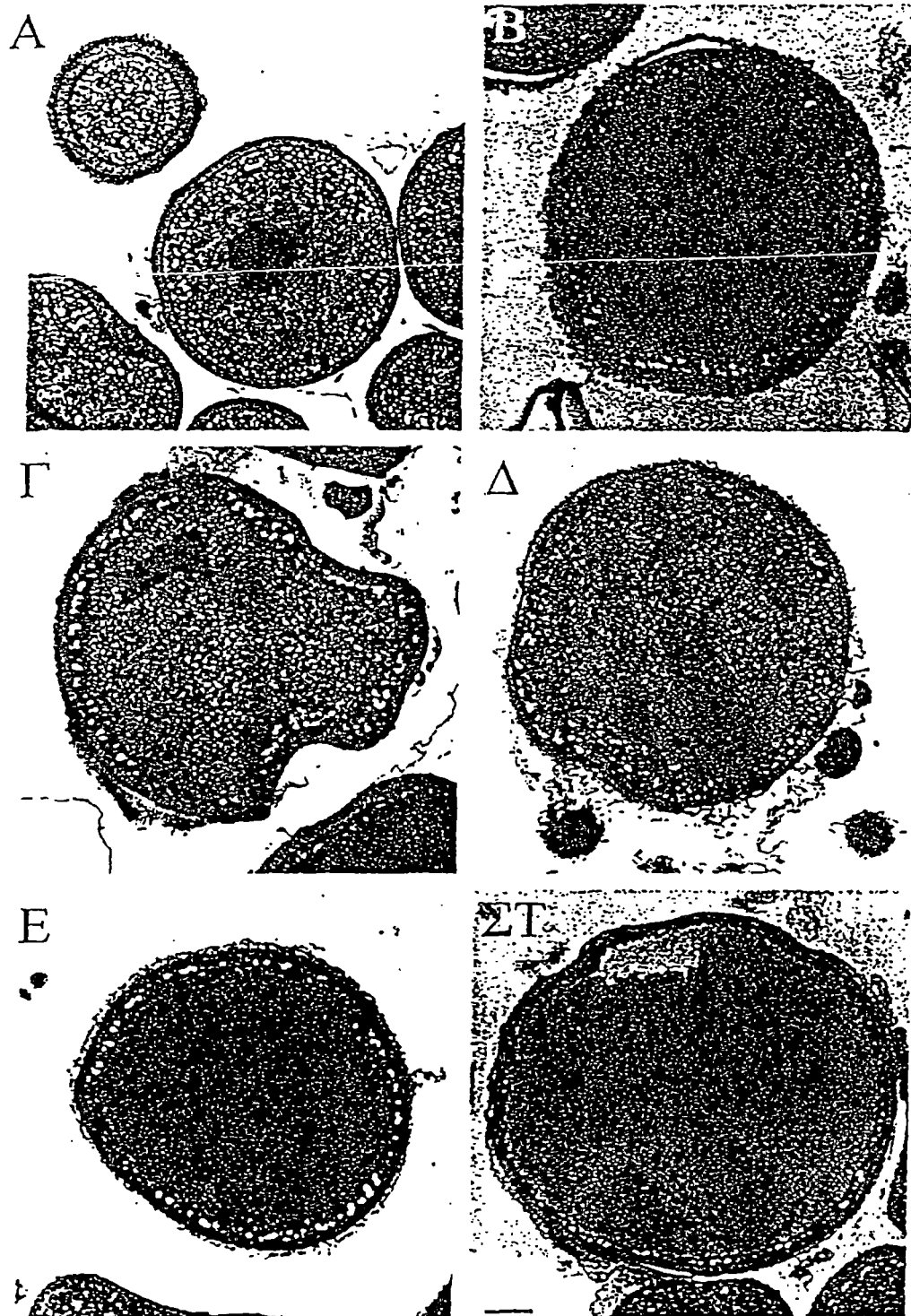
Οποιαδήποτε 17,20P που διαχέεται πίσω στα κύτταρα του θηκικού στρώματος θα έχει ανασταλτική δράση στα ένζυμα (π.χ. C₁₇₋₂₀λυάση) που συμμετέχουν στην

σύνθεση τεστοστερόνης από την 17αΟΗ-Ρ. Ένα αποτέλεσμα αυτής της δράσης είναι η αύξηση της διαθεσιμότητας της 17αΟΗ-Ρ που εκκρίνεται από το θηκικό στρώμα. Η αναστολή της σύνθεσης τεστοστερόνης οδηγεί ακόμη σε απότομη μείωση των ποσοτήτων τεστοστερόνης που φθάνουν στα κύτταρα του κοκκώδους στρώματος.

Η αναστολή στην σύνθεση τεστοστερόνης και η ακόλουθη μείωση της διάχυσης της από το θηκικό στρώμα, επιδρά με μια σημαντική πτώση στην παραγωγή οιστραδιόλης από το κοκκώδες στρώμα. Εξάλλου, οι ποσότητες της 17αΟΗ-Ρ που φτάνουν στα κύτταρα του κοκκώδους στρώματος οπότε και οι ρυθμοί σύνθεσης και έκκρισης της ΜΙS 17,20Ρ αυξάνεται αξιοσημείωτα. Το τελικό αποτέλεσμα είναι μια απότομη αύξηση στην παραγωγή και έκκριση προγεστογόνων που συνοδεύεται από απότομη μείωση της σύνθεσης και έκκρισης οιστραδιόλης από το ωοθυλάκιο (Εικ.. 2.7).

2.3 ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗ ΚΑΙ ΚΙΝΗΤΟΠΟΙΗΣΗ ΤΩΝ ΑΠΟΘΕΜΑΤΩΝ ΤΩΝ ΙΣΤΩΝ

Πολλά θαλασσινά ψάρια των εύκρατων και κρύων νερών γεννούν την άνοιξη ή νωρίς το καλοκαίρι, ώστε να συγχρονίζουν την εκκόλαψη των προνυμφών με την εαρινή άνθηση (bloom) του πλαγκτού. Μία συνέπεια αυτού είναι ότι η πλειοψηφία της γοναδικής ανάπτυξης, συμπεριλαμβανομένου της βιτελογένεσης, την παραγωγή λεκίθου και την ανάπτυξη των ωοκυττάρων, γίνεται τον χειμώνα. Αυτήν την εποχή του χρόνου η διατροφή μειώνεται, εξαιτίας τόσο της χαμηλής θερμοκρασίας του νερού όσο και της περιορισμένης διαθεσιμότητας τροφής. Η μειωμένη διατροφή κατά την διάρκεια του χειμώνα απαιτεί τα σωματικά αποθέματα να κινητοποιούνται, ώστε να ικανοποιούν τις γενικές μεταβολικές απαιτήσεις ενός ενήλικου ψαριού και να παρέχουν ενέργεια και ακατέργαστα υλικά για παραγωγή γαμετών και λεκίθου. Άρα, υπάρχουν αξιοσημείωτες μεταβολές σε σχετικά μεγέθη και σε χημικές εκθέσεις των διαφόρων ιστών και σωματικών οργάνων τον χειμώνα, όταν τα αποθέματα κινητοποιούνται από τις αποθηκευμένες ποσότητες και είτε μεταβολίζονται είτε εναποθέτονται στις γονάδες.



Εικόνα 2.8: Φωτεινές μικρογραφίες της ανάπτυξης των ωοκυττάρων σε αντιπροσωπευτικά δείγματα βακαλάου του Ατλαντικού. Α: βιτελογενετικά κύτταρα με κεντρικό βλαστικό κυστίδιο και κοκκώδη λέκιθο. Β: Ωοκύτταρο στα αρχικά στάδια ωρίμανσης με έκκεντρο βλαστικό κυστίδιο και κοκκώδη λέκιθο. Γ-Ε: Φάσεις τελικών σταδίων ωρίμανσης του ωοκυττάρου. ΣΤ: Υαλώδες ωοκύτταρο με εντελώς καθαρό κυτταρόπλασμα.

Για παράδειγμα, η Ατλαντική μουρούνα, *Gadus morhua*, στο Balsfjord, στην βόρεια Νορβηγία, συνεχίζει να τρέφεται κατά την περίοδο Οκτωβρίου-Ιανουαρίου και υποχρεώνει τα τροφικά αποθέματα να κάνουν δυνατή την συνεχή κατασκευή ενεργειακών αποθεμάτων των ιστών. Τα περισσότερα από τα αποθέματα αποθηκεύονται στο συκώτι με την μορφή λιπιδίων, έτσι υπάρχει μια σταθερή αύξηση τόσο του ηπατοσωματικού δείκτη ($HSI = \frac{\text{βάρος συκωτιού}}{\text{βάρος σώματος}}$) όσο και της ποσότητας των αποθηκευμένων λιπιδίων κατά την διάρκεια των χειμερινών μηνών.

Από τον Ιανουάριο μέχρι την αναπαραγωγή, τον Απρίλιο, αυτά τα ενεργειακά αποθέματα εξαντλούνται. Τα αποθέματα που συγκεντρώνονται το φθινόπωρο και στις αρχές του χειμώνα συνεισφέρουν τόσο στην ανάπτυξη των γονάδων όσο και στην χρησιμοποίησή τους ως μεταβολικά καύσιμα, αλλά η πλειοψηφία των αποθεμάτων του συκωτιού φαίνεται ότι χρησιμοποιούνται μόνο όταν τα υπόλοιπα που υπάρχουν έχουν μικρή συνεισφορά στις γονάδες. Η γοναδική ανάπτυξη φαίνεται να συνεχίζεται σε ένα σταθερό ρυθμό όλη την περίοδο μεταξύ του Νοεμβρίου και Μαρτίου, με την μεγαλύτερη αύξηση να συμβαίνει εξαιτίας της ενσωμάτωσης των λεκιθικών πρωτεϊνών στα αναπτυσσόμενα ωοκύτταρα. Οι λεκιθικές πρωτεΐνες κατασκευάζονται στο συκώτι και έπειτα μεταφέρονται στις γονάδες διαμέσου του αίματος πριν εναποτεθούν στα ωοκύτταρα.

Σε αντίθεση με τον μπακαλιάρo του Balsfjord, η γλώσσα της Ιρλανδικής θάλασσας φαίνεται να τερματίζει την διατροφή της τον Δεκέμβριο και δεν την ξαναρχίζει μέχρι τον Μάρτιο, αφού το ψάρι έχει γεννήσει. Επομένως, σ' αυτήν την γλώσσα, τόσο ο μεταβολισμός όσο και η γοναδική ανάπτυξη γίνονται κατά τον χειμώνα και υποστηρίζονται από τα ενεργειακά αποθέματα που συγκεντρώνονται κατά την διάρκεια του προηγούμενου καλοκαιριού.

Το συκώτι της γλώσσας είναι σχετικά μικρό και τα περισσότερα αποθέματα αποθηκεύονται στους μυς με την μορφή πρωτεϊνών και λιπιδίων. Χημικές αναλύσεις σε διάφορα όργανα της γλώσσας που συλλέχθηκαν κατά την διάρκεια του χειμώνα αποκάλυψαν ότι το 25% περίπου των μυϊκών πρωτεϊνών κινητοποιούνται. Η πλειοψηφία των πρωτεϊνών, προφανώς, καταναλώνονται για την παραγωγή λεκίθου και την ενσωμάτωση της στα αναπτυσσόμενα ωοκύτταρα. Μικρό μέρος των πρωτεϊνών χρησιμοποιούνται ως μεταβολικό καύσιμο.

Στα περισσότερα Pleuronectidae η μορφή των μυών είναι τέτοια ώστε να αποθηκεύονται τα περισσότερα ενεργειακά αποθέματα. Η κινητοποίηση αυτών των αποθεμάτων κατά την διάρκεια της γοναδικής ανάπτυξης οδηγεί σε σημαντικές αλλαγές στην σύνθεση των ιστών. Υπάρχει, συνήθως, μια αξιοσημείωτη μείωση του πρωτεϊνικού περιεχομένου και μια αύξηση στην συγκέντρωση νερού στην σάρκα. Σε μερικά ψάρια η μείωση μπορεί να είναι τόσο σοβαρή, ώστε τα ψάρια να φτάσουν σε μια κατάσταση γνωστή ως ζελατινοποίηση (jellying). Σε ακραίες καταστάσεις οι μύες ενός τέτοιου ψαριού μπορεί να αποτελούνται όχι πιο πολύ από 2,5-3% πρωτεΐνες, 0,05% περίπου λιπίδια και πάνω από 95% νερό.

Παρόμοια με την γλώσσα, και πολλά άλλα ψάρια των εύκρατων περιοχών, όπως η ρέγγα, *Clupea harengus*, τείνουν να σταματούν την διατροφή τους τόσο κατά τους χειμερινούς μήνες όσο και κατά την περίοδο ωρίμανσης των γονάδων. Η ενέργεια που αποθηκεύεται στα σωματικά λιπίδια και πρωτεΐνες κινητοποιούνται για να ικανοποιήσουν τις ενεργειακές απαιτήσεις κατά την διάρκεια των περιόδων νηστείας, αλλά η έκταση με την οποία τα διάφορα αποθέματα κινητοποιούνται εξαρτάται αν και κατά πόσο τα ψάρια περνούν στην αναπαραγωγική περίοδο. Τα αποθηκευμένα λιπίδια τείνουν να εξαντλούνται από όλα τα μη διατρεφόμενα ψάρια, αλλά οι πρωτεΐνες κινητοποιούνται μόνο από κείνα που εμφανίζουν γοναδική ανάπτυξη. Άρα, φαίνεται ότι τα λιπίδια χρησιμοποιούνται ως καύσιμο για να συντηρούν το μεταβολισμό, ενώ οι πρωτεΐνες κινητοποιούνται από το σώμα των ψαριών για να χρησιμοποιηθούν για την ανάπτυξη των γοναδικών ιστών.

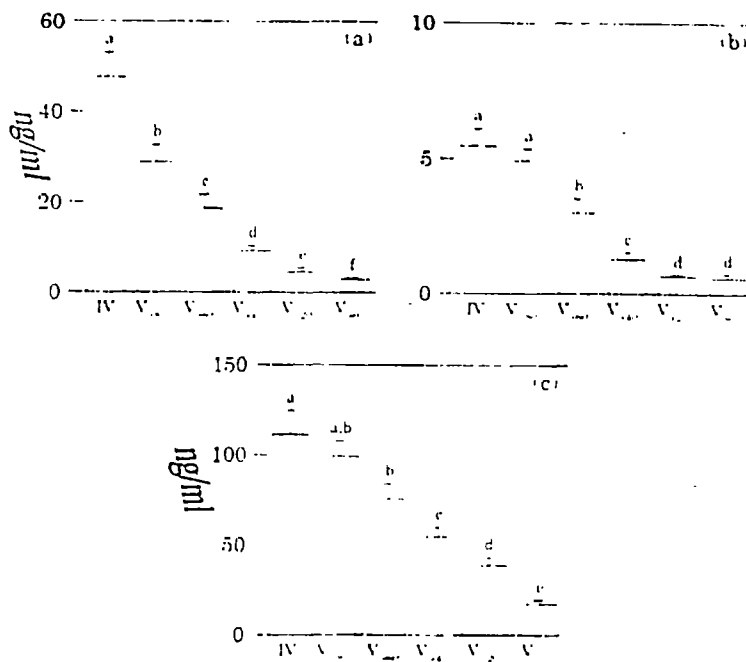
Είναι, λοιπόν, προφανές ότι οι εποχιακοί κύκλοι κορεσμού και εξάντλησης των αποθεμάτων των θρεπτικών συστατικών στους ιστούς είναι κοινοί μεταξύ των ειδών που ζουν σε εύκρατες περιοχές με εύκρατα και κρύα νερά. Οι κύκλοι κορεσμού και εξάντλησης μπορεί να είναι πιο αποφασιστικοί στα ώριμα παρά στα ανώριμα ψάρια, με τους κύκλους συχνά να παρατηρείται ότι έχουν σχέση με τις αλλαγές της γοναδικής ανάπτυξης. Ωριμα και ανώριμα ψάρια ακόμη βασίζονται σε διαφορετικά αποθέματα και σε διαφορετικές ποσότητες. Ανώριμα ψάρια τείνουν να κινητοποιούν τα λιπίδια για να υποστηρίξουν το μεταβολισμό, ενώ τα ώριμα ψάρια μπορούν να τα χρησιμοποιήσουν ως μεταβολικό καύσιμο και να κινητοποιούν τις πρωτεΐνες ώστε να αναπτύξουν σταδιακά τις γονάδες. Έτσι, η αναπαραγωγική ανάπτυξη που γίνεται κατά την διάρκεια του χειμώνα και στις αρχές της άνοιξης βασίζεται στην εξάντληση

των αποθεμάτων που συσσωρεύονται στους ιστούς το τελευταίο καλοκαίρι όταν η τροφή είναι άφθονη.

2.4 ΕΙΣΑΓΩΓΗ ΣΤΗΝ ΩΟΡΡΗΞΙΑ

Ακόμη και όταν η γαμετογένεση και η βιτελογένεση έχουν ολοκληρωθεί επιτυχώς τα ψάρια δεν είναι έτοιμα για να γεννήσουν. Η ωρίμανση των γαμετών, η ωορρηξία και η σπερματογένεση βρίσκονται υπό ενδοκρινικό έλεγχο, αλλά κατά πόσο ο αναπαραγωγικός κύκλος θα φτάσει σε καρποφορία με την εμφάνιση της γεννοβολίας καθορίζεται κατά μεγάλο μέρος από την εξωτερική διέγερση.

Κατά την διάρκεια των αρχικών σταδίων του αναπαραγωγικού κύκλου ο ρυθμός ανάπτυξης των γαμετών φαίνεται να ελέγχεται από ένα ενδογενή ρυθμό που υφίσταται μετατροπές σε ανταπόκριση με τις εποχιακές περιβαλλοντικές διεγέρσεις.



Εικόνα 2.9: Συγκεντρώσεις των ελεύθερων στεροειδών στο πλάσμα (ng ml⁻¹ +S.E.) σε θηλυκές γλώσσες ομαδοποιημένες ανάλογα με το ποσοστό των βιτελογενετικών ωοκυττάρων που παραμένουν στις ωοθήκες. Συγκεντρώσεις που εμφανίζονται με το ίδιο γράμμα δεν διαφέρουν σημαντικά μεταξύ τους. (a) Ελεύθερη 17β-οιστραδιόλη, (b) Ελεύθερη τεστοστερόνη, (c) Γλυκυρονίδιο της τεστοστερόνης.

Οι εποχιακές διεγέρσεις αυτής της φύσης μπορούν να ασκούν μια διορθωτική επίδραση στους ρυθμούς ανάπτυξης έτσι ώστε να φέρουν τα ψάρια σε κατάσταση αναπαραγωγής σε συγκεκριμένη στιγμή του χρόνου. Δεν δίνουν, όμως, απαραίτητα επαρκείς πληροφορίες για να κάνουν δυνατή την δημιουργία ακριβών προβλέψεων και σωστών ρυθμίσεων για την έναρξη των γεννητικών διαδικασιών.

Για να είναι επιτυχής η ωορρηξία είναι προφανές ότι οι σύντροφοι του ζευγαριού πρέπει να συγχρονίσουν την παραγωγή γαμετών. Αφού οι ώριμοι γαμέτες παραμένουν βιώσιμοι για περιορισμένο χρονικό διάστημα, οπότε τα τελικά στάδια ωρίμανσης των γαμετών και η απελευθέρωση τους μπορεί να καθυστερήσουν μέχρι το σχηματισμό του ζευγαριού. Με άλλα λόγια, οι διαδικασίες ωρίμανσης διεγείρονται από συγκεκριμένα πρότυπα συμπεριφοράς ή διαδικασίες ζευγαρώματος.

Δηλαδή, οι εξωτερικές ή περιβαλλοντικές διεγέρσεις που προάγουν τα τελικά στάδια της ωρίμανσης των γαμετών, μπορεί να διαφέρουν από εκείνα που ασκούσαν επίδραση σε προηγούμενα στάδια του αναπαραγωγικού κύκλου. Αυτό μπορεί να εξηγήσει, για παράδειγμα, γιατί πολλά είδη ψαριών δεν ολοκληρώνουν με επιτυχία την ωορρηξία όταν είναι σε αιχμαλωσία. Το περιβάλλον αιχμαλωσίας μπορεί να παρέχει τις διεγέρσεις που απαιτούνται για τα θηλυκά για να φτάσουν στην φάση ανάπτυξης των γονάδων όπου οι ωοθήκες περιέχουν μεταβιτελογενετικά ωοκύτταρα, αλλά μπορεί αυτές οι διεγέρσεις να είναι ανεπαρκείς για την διεγερση των τελικών σταδίων ωρίμανσης, ωορρηξίας και απόθεσης των αβγών.

Η έναρξη των τελικών σταδίων της ωρίμανσης των γαμετών μπορεί να απαιτεί την παρουσία συγκεκριμένων μοντέλων συμπεριφοράς από τους πιθανούς συντρόφους, ορισμένες περιβαλλοντικές διεγέρσεις ή όπως συμβαίνει, συχνότερα, κατάλληλοι συνδυασμοί μερικών περιβαλλοντικών και συμπεριφοράς. Για παράδειγμα, οι γενετικές ορμόνες στα υγρά των ωοθηκών των ώριμων θηλυκών μπορούν να απελευθερώνονται στο νερό και αυτές οι ορμόνες να έχουν φερομονικά αποτελέσματα. Αυτές οι γενετικές φερομόνες μπορούν να διεγείρουν τόσο την σπερματογένεση όσο και την παρουσία ερωτοτροπικής συμπεριφοράς από τα αρσενικά. Η αρσενική ερωτοτροπική συμπεριφορά μπορεί να δράσει ως ερέθισμα για να διεγείρει την γεννητική συμπεριφορά των θηλυκών, με την αποκορύφωση της απόθεσης γαμετών και την γονιμοποίηση των αυγών από το σπέρμα.

2.5 ΓΕΝΕΤΙΚΕΣ ΦΕΡΟΜΟΝΕΣ

Ένας αριθμός γενετικών ορμονών δείχνουν να λειτουργούν ως φερομόνες. Επειδή, διαφορετικές ορμόνες εμπλέκονται στον έλεγχο των διαφόρων σταδίων του κύκλου ωρίμανσης των γονάδων, αυτοί οι ενδοκρινικοί παράγοντες λειτουργούν ως χημικά μηνύματα παρέχοντας ομοειδείς πληροφορίες σχετικά με την αναπαραγωγική κατάσταση των πιθανών συντρόφων. Όχι μόνο μπορούν αυτά τα σήματα να παρέχουν πληροφορίες, αλλά οι φερομόνες μπορούν ακόμη να ασκούν φυσιολογικές επιδράσεις επηρεάζοντας τα τελικά στάδια γοναδικής ανάπτυξης στον δέκτη. Τα ανοσμικά ψάρια, όμως, δεν ανταποκρίνονται στις φερομόνες καθώς οι φερομόνες εντοπίζονται με την αίσθηση της όσφρησης.

Η πλειοψηφία των μιγμάτων που φαίνεται ότι έχουν φερομονικό αποτέλεσμα είναι τα στεροειδή ή τα παράγωγα τους και οι προσταγλαδίνες, αλλά τα οσφρητικά αισθητήρια μερικών ψαριών δείχνουν ότι είναι υπερβολικά ευαίσθητα στις απελευθερωτικές ορμόνες GnRH και στις γοναδοτροπίνες. Ωστόσο, είναι δύσκολο να καταλάβει κανείς πώς αυτοί οι υποθαλάμιοι και υποφυσιακοί παράγοντες εκκρίνονται στο περιβάλλον και ασκούν φερομονική δράση στο φυσικό πεδίο (*in situ*). Τα στεροειδή είναι σχετικά αδιάλυτα στο νερό και πριν από την έκκριση τους, συχνά, καλύπτονται από μια πιο διαλυτή μορφή, όπως τα συσσωματώματα γλυκυρονιδίων ή θειούχα παράγωγα. Άρα τα μείγματα που ασκούν φερομονικές επιδράσεις είναι γενικά τα παράγωγα των στεροειδών παρά τα στεροειδή από μόνα τους.

Έχει αποδειχτεί σ' ένα αριθμό ψαριών ότι η ουρία είναι η κύρια πηγή γενετικών φερομονών. Colombo et al. (1982), για παράδειγμα, βρήκαν ότι η ουρία από ωορρηξιακά θηλυκά του μαύρου γοβιού, *Gobio joso*, περιέχει μια φερομόνη που διεγείρει την ερωτοτροπική συμπεριφορά στα αρσενικά. Adams et al. (1987), έδειξαν ότι η ουρία των αρσενικών σμύρνων, *Petromyzon marinus*, περιείχε μια φερομόνη που προσέλκυε τα θηλυκά του ίδιου είδους. Dmitrieva et al. (1989), έδειξαν ότι η ουρία των αρσενικών του είδους *Cottocomephorus grewingkii*, περιείχε μια φερομόνη πιθανότατα ανδρογόνο που διεγείρει την ωορρηξία στα θηλυκά. Ο Yamazaki (1990) έδειξε ότι η ουρία του ώριμου θηλυκού χρυσόψαρου περιείχε μια φερομόνη που διεγείρει την αρσενική γεννητική συμπεριφορά.

Οι αντιδράσεις στις φερομόνες μπορούν να διακριθούν ευρέως σε πρωτογενείς ή απελευθερωτικές (releaser) δράσεις. Οι πρωτογενείς δράσεις αναφέρονται στην διέγερση των φυσιολογικών αλλαγών, αποτελέσματα των οποίων παρατηρούνται σε μακρόχρονες περιόδους. Οι απελευθερωτικές δράσεις, από την άλλη μεριά, οδηγούν γενικά σε άμεσα παρατηρούμενες αλλαγές στην συμπεριφορά. Οι τύποι των μειγμάτων για τις παραπάνω δράσεις συνήθως διαφέρουν. Ένα άλλο στοιχείο ακόμη είναι ότι υπάρχουν μεταξύ των ειδών διαφορές στην φύση των γενετικών φερομονών. Θα πρέπει να υπενθυμίσουμε ότι η επικοινωνία μεταξύ των ατόμων με χημικά μέσα αναφέρεται τόσο μεταξύ ατόμων του ίδιου φύλου όσο και διαφορετικού.

Η φερομονική επικοινωνία μεταξύ των φύλων οδηγεί σε ένα συντονισμό της ωρίμανσης των γαμετών ή ταυτόχρονης ωορρηξίας των ατόμων μέσα σ' ένα πληθυσμό. Για παράδειγμα, η έκθεση σε νερό όπου υπήρχαν θηλυκά του ίδιου είδους μετά την ωορρηξία διεγείρει την απότομη άνοδο των GTH και την ωρίμανση των ωοκυττάρων σε μεταβιτελογενετικά οξύδοντα γατόψαρα, *Clarias gariepinus*. Επομένως, αυτό υποδηλώνει ότι τα γατόψαρα μετά την ωορρηξία εκκρίνουν φερομόνες που τις αντιλαμβάνονται τα θηλυκά του ίδιου είδους.

Στην αρσενική ρέγκα του Ειρηνικού, *Clupea harengus pallasii*, η έκθεση σε φρέσκο γενετήσιο αδένιο (σπέρμα και σπερματικό υγρό) ή σε εκκρίματα των όρχεων μπορούν να προάγουν την σπερματογένεση και την απελευθέρωση γενετικού υλικού. Η MIS 17,20P και μερικά συσσωματώματα της είναι παρόντα στο γενετικό υγρό. Φαίνεται ότι αυτά τα μείγματα δρουν ως γενετικές φερομόνες, οδηγώντας στο συγχρονισμό ωρίμανσης και απελευθέρωσης σπέρματος από την αρσενική ρέγκα.

Οι φερομόνες που απελευθερώνονται από τα αρσενικά επηρεάζουν τα θηλυκά σε διάφορες φάσεις του αναπαραγωγικού κύκλου. Π.χ. στα οξύδοντα γατόψαρα η δραστηριοποίηση των ωοκυττάρων, η βιτελογένεση και η αύξηση των ωοθηκών προωθούνται όταν τα θηλυκά είναι σε νερό που πριν υπήρχαν ώριμα γενετικά αρσενικά. Ούτε τα ανοσμικά αλλά ούτε και τα προγεννητικά θηλυκά έλκονται από αυτήν την πηγή νερού. Τούτο φανερώνει ότι η αναγνώριση των αρσενικών φερομονών γίνεται διαμέσου της όσφρησης. Ακόμη, τα αποτελέσματα δείχνουν ότι τα θηλυκά πρέπει να βρίσκονται σε προχωρημένο στάδιο στον αναπαραγωγικό κύκλο

πριν ανταποκριθούν στις αρσενικές φερομόνες δείχνοντας αποφασισμένες αλλαγές στην συμπεριφορά.

Σε άλλα είδη όπως το zebrafish, *Brachydanio rerio*, οι φερομόνες που απελευθερώνονται από τα αρσενικά μπορούν να έχουν διεγερτικές δράσεις στα τελικά στάδια της ωρίμανσης των ωοκυττάρων και της ωορρηξίας, χωρίς να δρουν ως ελκτικοί παράγοντες. Στο zebrafish ο όρχις είναι η μία, αν όχι η μοναδική, πηγή της διεγερτικής ωορρηξίας φερομόνης, γιατί η υποβολή των θηλυκών σε ομοιογενοποιημένα προϊόντα των όρχεων δείχνει ότι προκαλούν μια δυνατή δράση ωορρηξίας. Σε αντίθεση με τα αρσενικά, τα θηλυκά zebrafish φαίνεται να παράγουν φερομόνες με ελκτικό αποτέλεσμα. Εκκρίματα του ωοθυλακίου από μεταωορρηξιακά θηλυκά zebrafish, φαίνεται να έλκουν σε μεγάλο βαθμό τα ώριμα γενετικά αρσενικά. Η ακριβής φύση, όμως, των φερομονών είναι άγνωστη.

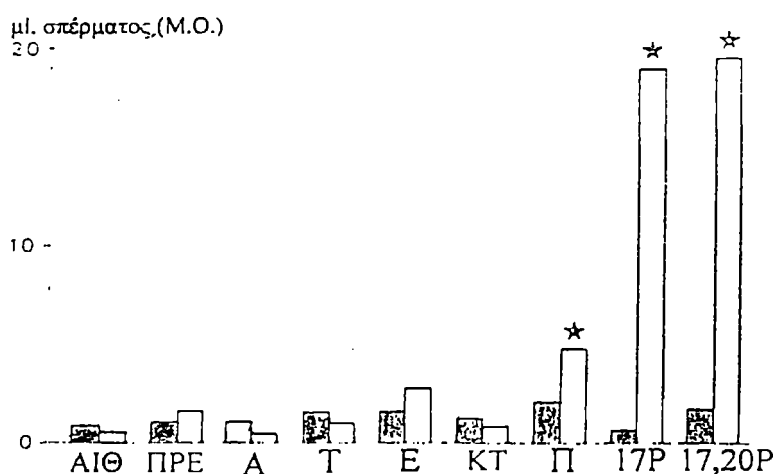
Τα θηλυκά του είδους guppy δείχνουν ότι παράγουν μια φερομόνη που είναι ελκυστική για τα αρσενικά. Τα αρσενικά guppy έλκονται από μια πηγή οιστραδιόλης είτε σε ελεύθερη είτε σε συζευκτική μορφή. Συνεπώς, φαίνεται ότι αυτό το οιστρογόνο, παρά ένα προγεστεγόνο, ασκεί φερομονικά αποτελέσματα σ' αυτό το είδος. Τα guppy είναι ζωοτόκα και επομένως, ένας από τους λίγους τελεόστεους όπου υπάρχουν εσωτερική γονιμοποίηση όσο και αποθήκευση σπέρματος. Με άλλα λόγια, η συνουσία και η μεταφορά σπέρματος γίνεται απουσία ωορρηξιακών αυγών.

Θηλυκές φερομόνες μπορούν να διεγείρουν αποφασισμένες φυσιολογικές αλλαγές στα αρσενικά μερικών ειδών. Για παράδειγμα, η έκθεση σε νερό που υπήρχαν μεταωορρηξιακά θηλυκά οδηγεί στην απότομη άνοδο GTH στα αρσενικά οξύδοντα γατόψαρα.

Παρόμοια, απότομη άνοδος των GTH, ακολουθούμενη από αύξηση της τεστοστερόνης του αίματος και αύξηση της παραγωγής σπερματικού υγρού, μπορεί να διεγείρεται στα αρσενικά χρυσόψαρα με την έκθεση τους σε νερό που υπήρχαν μεταωορρηξιακά θηλυκά του ίδιου είδους. Ίδιες συνέπειες συμβαίνουν στα αρσενικά όταν υποβάλλονται σε προωορρηξιακά θηλυκά, δεδομένου ότι τα θηλυκά είναι στο τελικό στάδιο ωρίμανσης των ωοκυττάρων του αναπαραγωγικού κύκλου. Προωορρηξιακά θηλυκά αρχίζουν να απελευθερώνουν 17,20P στο νερό 6 ώρες περίπου πριν την ωορρηξία και πιστεύεται ότι αυτή είναι η MIS που είναι υπεύθυνη

για την διέγερση των φυσιολογικών αλλαγών που είναι ορατές στα αρσενικά. Ενώ, όταν μια ποικιλία στεροειδών προστίθεται στο νερό του ενυδρείου για να δημιουργηθούν μεγάλες σχετικά συγκεντρώσεις της τάξης 5×10^{-9} M, μόνο η 17,20P και οι 2 πρόδρομες ουσίες, η προγεστερόνη και η 17α-υδροξυπρογεστερόνη (17αOH-P), αυξάνουν την ποσότητα του σπέρματος που μπορεί να εκκρίνεται την επόμενη μέρα (Εικ. 2.10). Από αυτά τα 3 προγεστεγόνα μόνο η 17,20P ασκεί αυτήν την επίδραση όταν χρησιμοποιούνται χαμηλότερες υδατικές συγκεντρώσεις.

Η 17,20P αυξάνει την παραγωγή σπέρματος διαμέσου της δράσης στο οσφρητικό σύστημα. Χρησιμοποιώντας μια εξωκυτταρική πολυσύνθετη καταγραφή από το οσφρητικό επιθήλιο των χρυσόψαρων-ηλεκτροοσφρητόγραμμα (electro-olfactogram) :EOG, ο Sorensen et al έδειξαν ότι η 17,20P είναι εξαιρετικά ισχυρός διεγέρτης της υποδεχόμενης δραστηριότητας (όριο αντίδρασης 10^{-12} M). Οι αντιδράσεις EOG ακόμη επηρεάζονται από την προγεστερόνη και από την 17αOH-P, όπως επίσης και

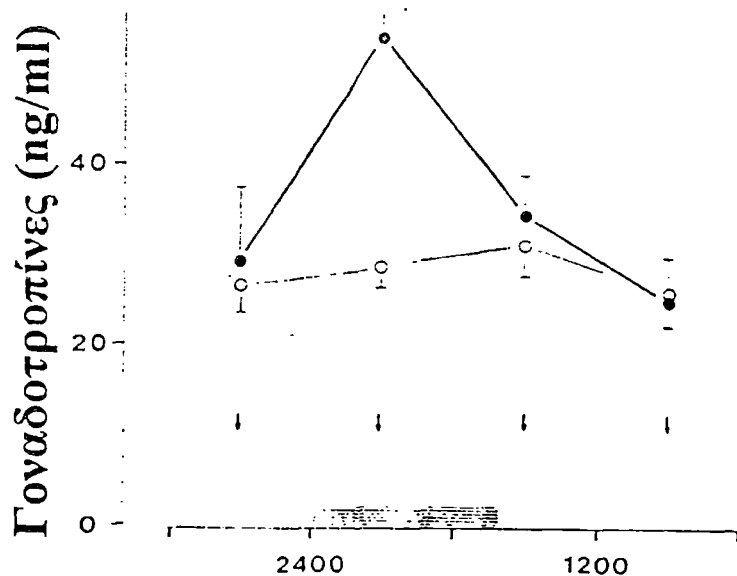


Εικόνα 2.10: Ποσότητα σπέρματος που εκκρίνεται από ομάδες χρυσόψαρων ($n = 16$) πριν (σκιασμένες στήλες) και την επόμενη μέρα (λευκές στήλες) από την έκθεση τους σε αιθανόλη (ΑΙΘ) ή στεροειδή (σε αιθανόλη) σε υδατικές συγκεντρώσεις των 5×10^{-9} M. (ΠΡΕ: πρεγνενολόνη, Α: ανδροστενεδιόνη, Τ: τεστοστερόνη, Ε: 17β-οιστραδιόλη, ΚΤ: 11-κετοστερόνη, Π: προγεστερόνη, 17Ρ: 17-α-υδροξυπρογεστερόνη, 17,20Ρ: 17α,20β-διυδροξυ-4-πρεγνεν-3-όνη).

από μεταβολίτες της 17,20Ρ, όμως όλα αυτά τα προγεστεγόνα έχουν υψηλότερα όρια δράσης από την 17,20Ρ. Μέχρι σήμερα όλα τα προγεστεγόνα που επηρεάζουν τις

EOG αντιδράσεις αυξάνουν ακόμη την ποσότητα σπέρματος όταν προστίθενται στο ενυδρείο, EOG αντιδράσεις δεν επηρεάζονται από την οιστραδιόλη, τεστοστερόνη ή τα γλυκουρονίδια τους ή από την αιτιοχολανόνη. Αν και η ανικανότητα αυτών των στεροειδών να επηρεάζουν την ποσότητα του σπέρματος όταν προστίθενται στο ενυδρείο είναι απρόσμενη καθώς έχει αναφερθεί ότι τα γλυκουρονίδια της αιτιοχολανόνης έλκουν τα θηλυκά χρυσόψαρα. Έν συντομία, αυτές οι ηλεκτροφυσιολογικές έρευνες φανερώνουν ότι τα μόνο γενετικά στεροειδή είναι ικανά να διεγείρουν το οσφρητικό επιθήλιο των χρυσόψαρων είναι η 17,20P και τα συγγενικά προγεστεγόνα και όλα αυτά τα στεροειδή φαίνεται να δρουν κατά ένα μοναδικό τρόπο στον οσφρητικό υποδοχέα.

Επιπλέον ξεκινώντας μια σειρά φυσιολογικών αλλαγών, όταν τα αρσενικά χρυσόψαρα εκτίθενται σε νερό όπου υπήρχαν μεταωρρηξιακά θηλυκά, αυτό μπορεί να προκαλέσει άμεσες αλλαγές στην συμπεριφορά τους. Με άλλα λόγια, τα αρσενικά αρχίζουν να συμπεριφέρονται όπως στα αρχικά στάδια ερωτοτροπικής συμπεριφοράς και της ωορρηξιακής διαδικασίας. Φαίνεται ότι οι προσταγλαδίνες που απελευθερώνονται από την αναπαραγωγική περιοχή των θηλυκών χρυσόψαρων σε αντίδραση με την παρουσία των ωορρηξιακών αυγών, δρουν ως απελευθερωτικές ορμόνες εξάγοντας μια ερωτοτροπική συμπεριφορά στα αρσενικά. Πρόσφατες εργασίες σε χρυσόψαρα, έδειξε ότι ένα σημαντικό συστατικό της μεταωρρηξιακής φερομόνης είναι η προσταγλαδίνη F2α (PGF2α) και οι μεταβολίτες της. Ακόμη, υπάρχει μια σημαντική απόδειξη ότι ο ακριβής χρονικός συγχρονισμός μεταξύ της ωορρηξίας και θηλυκής γεννητικής συμπεριφοράς γίνεται διαμέσου της ωοθηκικής προσταγλαδίνης PGF2α, που απελευθερώνεται στο αίμα και ασκώντας μια απότομη ηθολογική επίδραση στον εγκέφαλο. Η ηθολογική απόδειξη ότι η PGF2α παίζει κάποιο ρόλο στην παραγωγή φερομόνης είναι η αποκάλυψη ότι τα αρσενικά χρυσόψαρα δεν κάνουν διακρίσεις μεταξύ ωορρηξιακών και μη ωορρηξιακών θηλυκών που έχουν εμβολιαστεί με PGF2α. Πιο σημαντικά, αρκετές μετρήσεις της σεξουαλικής συμπεριφοράς των αρσενικών χρυσόψαρων επηρεάζεται κατά τον ίδιο βαθμό από την παραμονή σε νερό από ωορρηξιακά και από εμβολιασμένα με PGF2α θηλυκά. Τελικά, οι Sorensen & Hara βρήκαν ότι η PGF2α και οι μεταβολίτες της είναι εξαιρετικά ισχυροί διεγέρτες των δράσεων EOG του οσφρητικού επιθηλίου των χρυσόψαρων. Καθώς δεν είναι ακόμη γνωστό αν τα ωορρηξιακά ή τα εναισίμα με



Εικόνα 2.11: Τιμές των GTH στο αίμα σε ομάδες αρσενικών χρυσόψαρων ($n = 12$) από τα οποία πάρθηκε δείγμα (βέλη) μετά από δίωρη έκθεση σε θηλυκά εμβολιασμένα με προσταγλαδίνη F2α (•) ή σε καμία έκθεση σε θηλυκά (○).

PGF2α θηλυκά απελευθερώνουν PGF2α και/ή τους μεταβολίτες της, και κατά πόσο οι ενεργές ουσίες άσχετες με την PGF2α απελευθερώνονται υπό τις ίδιες συνθήκες η/οι απελευθερώμενη/ες φερομόνη/ες από τα ωορρηξιακά και εναίσια με PGF2α θηλυκά χρυσόψαρα αναφέρονται ως απελευθερωτική προσταγλαδίνης φερομόνη (PIP) από τις λέξεις prostaglandin - induced - pheromone

Ωστόσο, είναι ξεκάθαρο ότι μια σημαντική λειτουργία της PIP στα χρυσόψαρα είναι η διέγερση των σεξουαλικών συμπεριφορών των αρσενικών, πρόσφατες μελέτες έχουν δείξει ότι η PIP διεγείρει ακόμη και την απελευθέρωση GTH στα αρσενικά. Ένα σημαντικό χαρακτηριστικό της απελευθέρωσης των παραπάνω GTH από την διέγερση της PIP είναι ότι εξαρτάται από τον χρόνο της ημέρας. Ενδιαφέρον είναι εξάλλου και η έκθεση σε 17,20P που αυξάνει τις τιμές των GTH στο αίμα των αρσενικών όλες τις στιγμές της ημέρας, όμως οι μεγαλύτερες αυξήσεις γίνονται κατά την διάρκεια της σκοτόφασης.

Οι φερομονικοί ρόλοι της 17,20P και PIP στην παραγωγή σπέρματος στα χρυσόψαρα απεικονίζεται στην εικόνα 2.12 που δείχνει την φανερή τους χρονική σχέση με την φωτοπεριοδικά συγχρονισμένη αυτένεργη ωορρηξία. Βασικά, αυτό το

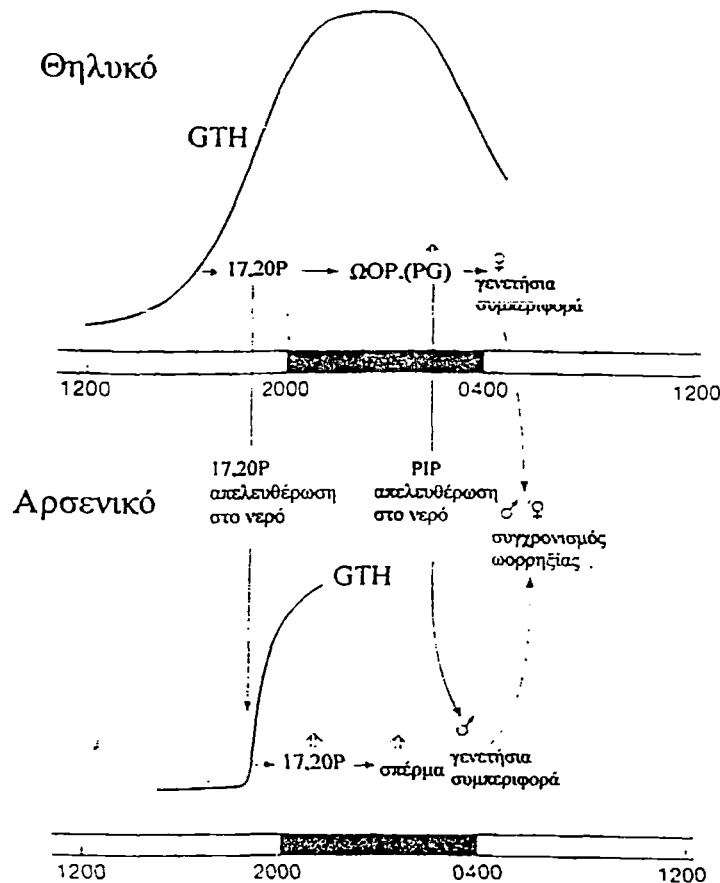
μοντέλο προτείνει ότι η 17,20P και η PGF2α, συντίθενται διαδοχικά κατά την διάρκεια της ωορρηξιακής διαδικασίας λειτουργώντας τόσο ως γοναδικές όσο και ως ηθολογικές ορμόνες στα θηλυκά, ακόμη απελευθερώνονται στο νερό δρώντας ως φερομόνες διεγείροντας τις γοναδικές και ηθολογικές αντιδράσεις στα αρσενικά.

Το αρχικά αναγνωρίσιμο γεγονός είναι μια προωορρηξιακή άνοδο των GTH, οπότε διεγείρεται αστραπιαία η σύνθεση της ωοθηκικής 17,20P που εμπλέκεται στην τελική ωρίμανση των ωοκυττάρων. Η 17,20P απελευθερώνεται στο νερό στα αρχικά στάδια της ωορρηξιακής διαδικασίας και έπειτα δρα στους αρσενικούς οσφρητικούς δέκτες οπότε αστραπιαία ανέρχονται οι τιμές των GTH στο αίμα. Η συνεπακόλουθη διέγερση της σύνθεσης της 17,20P στους όρχεις που με την σειρά της αυξάνει την ποσότητα σπέρματος μέσα σε 6 ώρες. Η υδατικώς μεταδιδόμενη 17,20P ακόμη διεγείρει ταχέως αλλαγές στην αρσενική συμπεριφορά, ωστόσο οι λειτουργίες αυτών των ηθολογικών επιδράσεων δεν είναι γνωστές.

Περίπου 10 ώρες μετά την έναρξη της προωορρηξιακής ανόδου των GTH, αυξάνεται η σύνθεση της ωοθηκικής PGF2α που διεγείρει την πτώση του ωοθηλακίου. Αυτήν την στιγμή η PGF2α εισέρχεται στην συστηματική κυκλοφορία και δρώντας στον εγκέφαλο διεγείρει την θηλυκή σεξουαλική ανταπόκριση, συγχρονίζει την γενετική συμπεριφορά με την παρουσία ωορρηξιακών αυγών. Παράλληλα απελευθερώνεται PIP στο νερό οπότε ασκεί μια διπλή δράση στα αρσενικά: α) ενεργοποίηση της αρσενικής σεξουαλικής συμπεριφοράς και β) αύξηση των αιματικών GTH ικανή για την αύξηση παραγωγής σπέρματος.

Ωστόσο η ποσότητα του σπέρματος επηρεάζεται από την υδατικώς μεταδιδόμενη 17,20P και την PIP που φαίνεται να μεσολαβούν μέσω του ίδιου ενδοκρινικού μηχανισμού, αυτές οι αντιδράσεις στους όρχεις πιθανόν προωθούν διαφορετικές αναπαραγωγικές λειτουργίες. Η αντίδραση στην 17,20P προφανώς αυξάνει την αποθήκευση απελευθερούμενου σπέρματος που προετοιμάζεται για άμεση γεννητική δραστηριότητα, ενώ η αντίδραση στην PIP αναπληρώνει την απώλεια σπέρματος ως αποτέλεσμα της απέκκριση του.

Οι γενετικές φερομόνες δείχνουν ότι επδρούν στην ερωτοτροπία και στην ωορρηξία όσον αφορά την συμπεριφορά και οι φερομόνες είναι γνωστό ότι εμπλέκονται στην ρύθμιση των ενδοκρινικών διαδικασιών που αφορούν την ανάπτυ-



Εικόνα 2.12: Μοντέλο των ορμονικών και φερομονικών παραγόντων που πιστεύεται ότι συγχρονίζουν την γοναδική ωρίμανση και την γεννητική συμπεριφορά στα χρυσόψαρα.

ξη των γονάδων και την αναπαραγωγή σε μια ποικιλία ψαριών. Υπάρχουν καθορισμένες πρωτογενείς και απελευθερωτικές φερομόνες, με τις πρώτες να ξεκινούν αργές διαδικασίες ανάπτυξης και με τις δεύτερες να προκαλούν ταχείς αντιδράσεις συμπεριφοράς.

Οι πρωτογενείς φερομόνες μπορούν να διεγείρουν μια απότομη άνοδο των GTH τόσο στα αρσενικά όσο και στα θηλυκά. Στα αρσενικά αυτό καταλήγει στην διέγερση της σπερματογένεσης και στην αύξηση σπέρματος και σπερματικού υγρού, ενώ στα θηλυκά διεγείρεται η ωορρηξία.

Οι απελευθερωτικές φερομόνες μπορούν να δρουν είτε ως έλκοντες για το αντίθετο φύλο ή καταλήγοντας σε εμφανίσεις ερωτοτροπικής και ωορρηξιακής συμπεριφοράς.

Δηλαδή οι πρωτογενείς και οι απελευθερωτικές δράσεις των γεννητικών φερομονών είναι σχεδόν σταθερές κατά την διάρκεια των τελευταίων σταδίων του αναπαραγωγικού κύκλου. Ωστόσο, υπάρχουν μερικές ενδείξεις ότι οι γενετικές φερομόνες μπορούν να επηρεάζουν τα αρχικά στάδια του κύκλου των γονάδων, όπως είναι η δραστηριοποίηση των ωοκυττάρων και η ωοθηκική ανάπτυξη στα θηλυκά.

2.6. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Η έκκριση από τον υποθάλαμο GnRH διεγείρει την απελευθέρωση GTH από την υπόφυση που επιδρούν στις γονάδες με αποτέλεσμα την παραγωγή οιστρογόνων και ανδρογόνων. Έτσι, οι μεταβολές στις τιμές των GTH στο αίμα εμπλέκονται στην έναρξη της βιτελογένεσης, στην ανάπτυξη των ωοθηκών και στον χρόνο ωρίμανσης των ωοκυττάρων και της ωορρηξίας. Παρατηρούνται 2 μέγιστες συγκεντρώσεις GTH

α) Η πρώτη στα αρχικά στάδια του κύκλου ωρίμανσης των όταν ξεκινά η βιτελογένεση. Η αύξηση στην έκκριση των GTH οδηγεί στην παραγωγή και στην απελευθέρωση οιστραδιόλης από τους ωοθηκικούς ιστούς. Αυτό διεγείρει, διαδοχικά, την σύνθεση της βιτελογενίνης και την απελευθέρωση της από το συκώτι που είναι σημαντική για την ανάπτυξη των ωοκυττάρων. β) Η δεύτερη μέγιστη τιμή έχει σχέση με την τελική ωρίμανση των ωοκυττάρων και την ωορρηξία.

Η ωρίμανση των ωοκυττάρων απαιτεί την καταστροφή του βλαστικού κυστιδίου, ενώ η αντίδραση που συμβάλλει στην ωρίμανση των ωοκυττάρων παρουσία των GTH απαιτεί την παραγωγή ενός δευτερεύοντος εκτελεστικού οργάνου, την διεγερτική ωρίμανσης στεροειδής ορμόνης MIS, που στους περισσότερους τελεοστέους είναι η 17,20P, ενώ για τα αρσενικά η σπερμιογένεση εξαρτάται από τα προγεστεγόνα.

Ακόμη και όταν η γαμετογένεση και η βιτελογένεση έχουν ολοκληρωθεί τα ψάρια δεν είναι έτοιμα να γεννήσουν. Η ωρίμανση των γαμετών, η ωορρηξία και η σπερματογένεση βρίσκονται υπό ενδοκρινικό έλεγχο, αλλά κατά πόσο ο αναπαραγωγικός κύκλος θα φτάσει σε καρποφορία με την εμφάνιση της γεννοβολίας καθορίζεται σε μεγάλο βαθμό από την εξωτερική διέγερση. Τέτοιες διεγέρσεις μπορεί να είναι περιβαλλοντικές ή συχνά κατάλληλοι συνδυασμοί μερικών περιβαλλοντικών

και ηθολογικών παραγόντων. Π.χ. γενετικές ορμόνες στα υγρά των ωοθηκών των ώριμων θηλυκών που απελευθερώνονται, υπό ορισμένες συνθήκες, στο νερό μπορούν να έχουν φερομονικό αποτέλεσμα.

Η πλειοψηφία των μιγμάτων που φαίνεται ότι έχουν φερομονικό αποτέλεσμα είναι τα στεροειδή ή τα παράγωγα τους και οι προσταγλανδίνες. Επειδή τα στεροειδή είναι αδιάλυτα στο νερό, πριν από την έκκριση τους, συχνά, καλύπτονται από μια πιο διαλυτή μορφή όπως τα ουσσωματώματα γλυκυρονιδίων ή θειούχα παράγωγα. Άρα τα μείγματα που ασκούν φερομονικές επιδράσεις είναι γενικά τα παράγωγα των στεροειδών παρά τα στεροειδή από μόνα τους. Η κύρια πηγή γενετικών φερομονών είναι η ουρία. Οι αντιδράσεις στις φερομόνες μπορούν να διακριθούν σε πρωτογενείς ή απελευθερωτικές. Οι πρωτογενείς φερομόνες μπορεί να διεγείρουν μια απότομη άνοδο των GTH τόσο στα αρσενικά όσο και στα θηλυκά ψάρια. Στα αρσενικά αυτό καταλήγει στην διέγερση της σπερματογένεσης και της αύξησης του σπέρματος, ενώ στα θηλυκά διεγείρεται η ωορρηξία. Οι απελευθερωτικές φερομόνες μπορούν να δρουν είτε ως έλκοντες για το αντίθετο φύλο ή καταλήγοντας σε εμφανίσεις ερωτοτροπικής και ωορρηξιακής συμπεριφοράς.

Οι φυσιολογικές αλλαγές που συμβαίνουν κατά την πορεία του αναπαραγωγικού κύκλου γίνονται με την μεσολάβηση ορμονικών παραγόντων και ο άξονας υποθαλάμου -υπόφυσης- γονάδων είναι ο βασικός δρόμος ενδοκρινικού ελέγχου. Μεσολαβήσεις έχουν γίνει σε διαφορετικά επίπεδα της ενδοκρινικής σειράς σε προσπάθειες να χειριστούν και να ελεγχθούν διάφορες πλευρές του αναπαραγωγικού κύκλου ψαριών που είναι σε αιχμαλωσία. Χειρισμοί που περιλαμβάνουν την θεραπεία των ψαριών με εξωγενείς ορμόνες δεν έχουν πρακτικά επιτύχει στον έλεγχο των αρχικών σταδίων του κύκλου, αλλά έχει γίνει σημαντική εμπορική χρήση ορμονικών θεραπειών για την εισαγωγή σε ωρίμανση των ωοκυττάρων και την ωορρηξία σε εκτρεφόμενους πληθυσμούς σε ένα εύρος ειδών.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3

3 ΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ ΤΗΣ ΦΩΤΟΠΕΡΙΟΔΟΥ ΣΤΟΝ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟ ΚΥΚΛΟ

3.1. ΑΜΕΣΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ

Όλα τα ψάρια γεννούν όταν οι περιβαλλοντικές συνθήκες εξασφαλίσουν μέγιστη αναπαραγωγική επιτυχία. Ωστόσο, οι γονάδες τους μπορεί να αναπτύσσονται και να ωριμάζουν κάτω από διαφορετικές συνθήκες. Οι περιβαλλοντικοί παράγοντες που κανονίζουν την γοναδική ανάπτυξη, ώστε να ικανοποιήσουν τα ψάρια να αναπαραχθούν την κατάλληλη περίοδο του χρόνου είναι οι άμεσοι παράγοντες. Αυτοί οι παράγοντες που διεγείρουν και συντηρούν την γοναδική ανάπτυξη έχουν αναφερθεί ως προβλέψιμοι παράγοντες που καθορίζουν σαφώς τον χρόνο που η ωορρηξία θα γίνει: αυτές που διεγείρουν τις τελικές διαδικασίες ωρίμανσης (π.χ. γεννητικές φερομόνες) έχουν αναφερθεί ως συγχρονιστικοί παράγοντες που καθορίζουν την σωστή στιγμή της ωορρηξίας σε αντίδραση σε συγκεκριμένες περιβαλλοντικές διεγέρσεις. Οι κανονισμοί των συνθηκών που χρησιμοποιούνται στα διάφορα αναπαραγωγικά μοντέλα των ψαριών διαφέρουν πάρα πολύ. Υπάρχουν αρκετοί άμεσοι παράγοντες που επδρούν στον αναπαραγωγικό κύκλο, όπως οι κύκλοι της σελήνης, οι μετεωρολογικοί κύκλοι, η θερμοκρασία, η φωτοπερίοδος και άλλοι. Παρακάτω γίνεται αναφορά στην θερμοκρασία και στην φωτοπερίοδο.

3.2. ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΙΚΕΣ ΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ ΣΤΟΝ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΙΚΟ ΚΥΚΛΟ

3.2.1. Θερμοκρασία

Οι περιβαλλοντικές επιδράσεις που προκαλούν την αύξηση και ωρίμανση των γαμετών φαίνονται ότι είναι περιβαλλοντικοί στην φύση. Αυτές οι περιβαλλοντικές επιδράσεις σχετίζονται συχνά με τους ετήσιους κύκλους της διάρκειας της ημέρας και τις διαφορές θερμοκρασίας. Για παράδειγμα, ψάρια με καλοκαιρινή ωορρηξία όπως ο κυπρίνος, *Cyprinus carpio*, και πολλών άλλων κυπρινοειδών, η ωρίμανση των γονάδων αρχίζει στα τέλη του χειμώνα ή αρχές της άνοιξης. Η αρχή της διαδικασίας ωρίμανσης πιστεύεται ότι προκαλείται εξαιτίας του συνδυασμού

αύξησης της διάρκειας της ημέρας και της έναρξης της εαρινής αύξησης της θερμοκρασίας του νερού. Η εποχή ωορρηξίας τελειώνει κατά την διάρκεια του καλοκαιριού. Πιστεύεται ότι το σταμάτημα της δραστηριότητας της ωορρηξίας οφείλεται, εν μέρει, στις ανασταλτικές επιδράσεις των υψηλών καλοκαιρινών θερμοκρασιών του νερού, στην διαφοροποίηση και ωρίμανση των γονάδων. Η ωορρηξία, εντούτοις, δεν ξαναρχίζει όταν η θερμοκρασία μειώνεται με την προσέγγιση του χειμώνα. Αυτό φανερώνει ότι η θερμοκρασία δεν είναι ο μόνος περιβαλλοντικός παράγοντας που ασκεί επίδραση στην αναπαραγωγή. Επομένως, πιστεύεται ότι τόσο η φωτοπερίοδος όσο και η θερμοκρασία είναι τα κύρια περιβαλλοντικά ερεθίσματα για την έναρξη του αναπαραγωγικού κύκλου σε αρκετά είδη ψαριών που ζουν σε εύκρατα γεωγραφικά πλάτη

Μερικά είδη, όπως το *Reptomucenus beniteguri*, ξαναρχίζουν την δραστηριότητα της ωορρηξίας όταν η θερμοκρασία μειώνεται κατά την διάρκεια του χειμώνα. Αυτά τα είδη έχουν 2 καθορισμένες περιόδους ωορρηξίας (Μάιο - Ιούλιο και Σεπτέμβριο - Νοέμβριο) ετησίως. Η ωορρηξία ξεκινά την άνοιξη όταν η θερμοκρασία φτάνει στους 18°C, αλλά η εαρινή ωορρηξία τελειώνει μόλις η θερμοκρασία ξεπεράσει τους 28°C. Η ωορρηξία ξεκινά τον Σεπτέμβριο όταν η θερμοκρασία του νερού πέσει από τους 27°C και η φθινοπωρινή ωορρηξία συνεχίζει όσο η θερμοκρασία μένει πάνω από τους 15°C. Άρα, η ανάπτυξη και η ωρίμανση των γονάδων αναστέλλεται σε θερμοκρασίες κάτω από 15°C και υψηλότερες από 27-28°C. Αυτό σημαίνει ότι η υδατική θερμοκρασία είναι το κύριο περιβαλλοντικό ερέθισμα τόσο για την αναστολή όσο και την έναρξη των περιόδων ωορρηξίας στο *Reptomucenus beniteguri*.

Υπό κανονικές συνθήκες το μοντέλο εποχιακής μεταβολής της διάρκειας της ημέρας φαίνεται ότι παρέχει συγκεκριμένες διεγέρσεις που καθορίζουν τον χρόνο ανάπτυξης των γονάδων, την ωρίμανση των ωοκυττάρων και την ωορρηξία σε πολλά είδη ψαριών των εύκρατων και μεγάλων γεωγραφικών πλατών. Η θερμοκρασία είναι ένας άμεσος παράγοντας που μπορεί να έχει σημαντικές επιρροές στον αναπαραγωγικό κύκλο, αλλά οι συνέπειες της είναι ορατές διαμέσου των επιδράσεων στην σειρά των φυσιολογικών διαδικασιών παρά ως συγκεκριμένο ερέθισμα ενδεικτικό των θερμοκρασιακών αλλαγών.

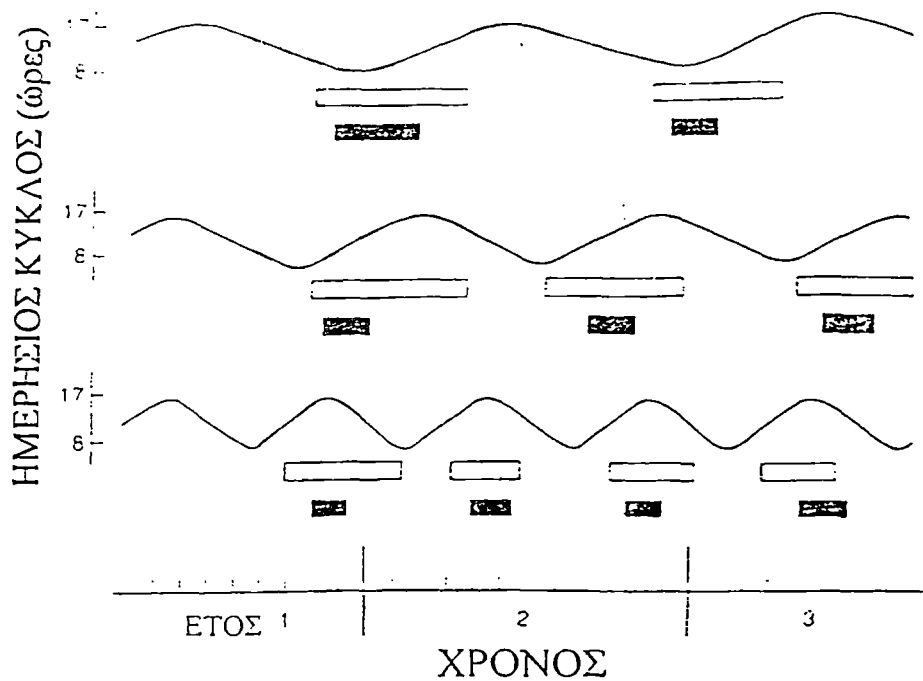
3.2.2. Φωτοπερίοδος

Η σημασία του φωτοπεριοδικού ελέγχου έχει καθοριστεί σε μερικά είδη ψαριών κυρίως όμως στα κυπρινοειδή και σε μερικά σάλμονοειδή. Τα σάλμονοειδή της βόρειας εύκρατης ζώνης, γενικά, έχουν ωορρηξία κατά την διάρκεια των φθινοπωρινών και των χειμερινών μηνών. Στα σάλμονοειδή η γαμετογένεση αρχίζει στα τέλη του καλοκαιριού εξαιτίας της εποχής ωορρηξίας. Γι' αυτά τα είδη το περιβαλλοντικό ερέθισμα που προκαλεί την έναρξη της γαμετογένεσης, την σειρά ενεργοποίησης των προβιτελογενετικών ωοκυττάρων και την τελική ωρίμανση των γονάδων που γίνεται απότομα πριν την ωορρηξία είναι η ελάττωση της διάρκειας της ημέρας. Η βιτελογένεση, εξάλλου, αρχίζει κατά την διάρκεια της άνοιξης, μερικούς μήνες πριν την ωορρηξία και η αυξανόμενη διάρκεια της ημέρας μπορεί να προκαλεί την έναρξη παραγωγής της λεκίθου και την ενσωμάτωση της στα αναπτυσσόμενα ωοκύτταρα.

Επομένως, όταν η ιριδιζουσα πέστροφα, *Oncorhynchus mykiss*, υποβάλλεται σε συνθήκες υπό τις οποίες οι ετήσιες αλλαγές στην διάρκεια της ημέρας γίνονται σε λιγότερο από 12 μήνες (π.χ. 9 ή 6 μηνών κύκλοι) το ψάρι μπορεί να διεγείρεται να έχει ωορρηξία ανά διαστήματα σε λιγότερο από 1 χρόνο (Εικ. 3.1). Παρομοίως, αν ο εποχιακός κύκλος μεταβολής της διάρκειας της ημέρας εκτείνεται σε χρονική περίοδο παραπάνω από 1 χρόνο η ωορρηξία μπορεί να καθυστερείται.

Ωστόσο, όταν το ψάρι διατηρείται υπό πειραματικές συνθήκες φωτοπεριόδου (π.χ. 12Φ12Σ-12 ώρες φως και 12 ώρες σκοτάδι) και θερμοκρασίας το ψάρι μπορεί να γεννά πλέον σε ετήσια διαστήματα. Τούτο σημαίνει ότι υπάρχει ένα ισχυρά αυτόνομο μέρος στον αναπαραγωγικό κύκλο και υπό παρατεταμένες συνθήκες αυτός ο ενδογενής ρυθμός μπορεί να έχει μια ετήσια περίπου περιοδικότητα. Δηλαδή, η περιοδικότητα του ρυθμού είναι ετήσια περίπου, είναι λοιπόν κυκλοετήσιος.

Βάσιμες ενδείξεις υποδηλώνουν ότι υπάρχουν φυλετικές διαφορές στην περιοδικότητα του ενδογενούς κύκλου ωρίμανσης, με τα αρσενικά να έχουν μικρότερο από τα θηλυκά. Ένα συμπέρασμα αυτού είναι ότι η απουσία φωτοπεριοδικών διεγέρσεων στους κύκλους των θηλυκών και αρσενικών θα μπορούσε βαθμιαία να τους αποσυγχρονίσει. Ένα ξεκάθαρο αποτέλεσμα θα ήταν ότι τα δύο φύλα θα ήταν σεξουαλικά ενεργά σε διαφορετικές στιγμές του χρόνου,



Εικόνα 3.1: Πιθανή επίδραση διαφορετικών φωτοπεριοδικών κύκλων στην αναπαραγωγική ανάπτυξη της ιριδιζουσας πέστροφας, *Onchorhynchus mykiss*. Οι ανοιχτόχρωμες στήλες υποδηλώνουν τους χρόνους όπου τα θηλυκά είναι σε κατάσταση ωορρηξίας, ενώ οι σκούρες στήλες υποδηλώνουν διαστήματα όπου τα θηλυκά είναι γυμνά από ωάρια.

δημιουργώντας ένα κακό ταίριασμα μεταξύ των χρόνων που τα βιώσιμα αυγά και το σπέρμα παράγονται.

Ο ενδογενής ρυθμός φαίνεται, επομένως, ότι υφίσταται τροποποιήσεις με αλλαγές της περικλείουσας φωτοπεριόδου, οδηγώντας σε καθυστερήσεις ή προωθήσεις στην ωρίμανση των γονάδων, ανάλογα με το απαιτούμενο πρόγραμμα, για τον σωστό εποχιακό συγχρονισμό της ωορρηξίας. Άρα, με λίγα λόγια μπορεί να ειπωθεί ότι ο βαθμός ωρίμανσης των γονάδων και ο συγχρονισμός της ωορρηξίας στα σαλμονοειδή εξαρτάται από την εισδοχή σε ένα κυκλοετήσιο ενδογενή ρυθμό με εποχιακές αλλαγές στην φωτοπερίοδο.

Ανακεφαλαιώνοντας, πολλά είδη ψαριών που ζουν σε εύκρατες περιοχές φαίνεται να βασίζουν τους ετήσιους κύκλους αναπαραγωγής στην κυκλική εποχιακή μεταβολή της διάρκειας της ημέρας. Αυτές οι κυκλικές διαδικασίες γίνονται διαμέσου ενός αριθμού ενδοκρινικών αλλαγών.

3.3. ΚΥΚΛΟΙ ΦΩΤΟΣ

3.3.1. Φωτοπερίοδος ως προβλέψιμος ρόλος

Το ετήσιο εύρος μεταβολής μειώνεται όσο πλησιάζουμε στον Ισημερινό, αν και τα φυτά τουλάχιστον μπορούν να ανταποκρίνονται σε φυσικούς ετήσιους κύκλους (± 26 min) στις $7,5^\circ\text{N}$. Δεν υπάρχουν διαθέσιμα πειραματικά δεδομένα για *osteoglossomorphs*, *characoids*, ή *gymnotoids*.

a. Cyprinoids

Μια μελέτη δείχνει ότι η παραμονή του *Cirrhinus reba* κάτω από μεγάλα μήκη ημέρας (14Φ10Σ και 18Φ6Σ σε σύγκριση με 8Φ16Σ και 0Φ24Σ) συνδέονται με την επιταχυνόμενη ανάπτυξη των γονάδων, ωστόσο υπήρχε μόνο πολύ μικρή ένδειξη για αυτά σε επόμενη μελέτη. Άλλη εργασία δείχνει επίσης ότι οι γονάδες παρέμειναν ώριμοι (με αυγά σε ωορρηξία) για αρκετές εβδομάδες κάτω από αυτές τις μεγάλες φωτοπεριόδους.

Η μοναδική άλλη πειραματική μελέτη είναι μια προεισαγωγή σε ένα μικρό είδος, το *Barbus tetrazona*. Ωριμα ψάρια που μεταφέρθηκαν από 12Φ12Σ σε (αφύσικα) μικρά μήκη μέρας (8Φ16Σ) για 3 εβδομάδες (τα φύλα κρατήθηκαν χωριστά) δεν έδειξαν σημαντική μείωση στον θηλυκό (αλλά όχι στον αρσενικό) γοναδοσωματικό δείκτη, σε σύγκριση με κείνα που ήταν σε 12Φ12Σ και εκείνων που μεταφέρθηκαν σε 16Φ8Σ. Η κατάσταση επίσης μειώθηκε κάτω από μικρά μήκη ημέρας, δείχνοντας ότι μειώθηκε η διατροφική δραστηριότητα.

β. Silouroids

Ο Sundararaj και οι συνεργάτες του συμπέραναν ότι μεγάλες φωτοπεριόδοι παίζουν ένα σχετικά ασήμαντο, ακαθόριστο ρόλο στην ανάπτυξη των γονάδων και στα δύο φύλα του *Heteropneustes fossilis*. Μικρά μήκη μέρας ίσως παίζουν κάποιο ρόλο στην υπερπήδηση της μεταγεννητικής ωθητικής αδράνειας, συνακόλουθα μεγάλη έκθεση στο φως εκτός εποχής (14Φ10Σ) ίσως επαυξάνει την ανάπτυξη των γονάδων σε απόκριση θερμών θερμοκρασιών (30°C , αλλά όχι 25°C ή 34°C) κατά την διάρκεια της προπαρασκευαστικής φάσης. Οι επιδράσεις των σκελετικών περιόδων

στην ωοθηκική ανάπτυξη στην μεταγεννητική περίοδο είναι δύσκολο να ερμηνευθούν

Δεν υπάρχει σαφής ένδειξη για την φωτοπερίοδο ως προβλέψιμο ρόλο σε ένα Ινδικό γατόψαρο, το *Mystus tengara* ή σε πληθυσμούς του *Clarias gariepinus* από το Καμερούν ή το Ισραήλ.

γ. *Cyprinodontoids*

Δεν υπάρχουν διαθέσιμες πληροφορίες για την αναπαραγωγική εποχικότητα των Γιαπωνέζικων πληθυσμών του *Oryzias latipes* από περιοχές με μικρά γεωγραφικά πλάτη (25 ως 36°N), όμως η γοναδική παλινδρόμηση σε ώριμα ψάρια δεν προκλήθηκε με έκθεση σε μικρές φωτοπερίόδους (11Φ13Σ). Αυτό έρχεται σε αντίθεση με έναν άλλο, βορειότερο πληθυσμό του *O. latipes* (41°N). Ανώριμα ψάρια από τον δεύτερο πληθυσμό μπορούσε να διεγερθεί σε ώριμο με έκθεση σε μεγάλες μέρες οποιαδήποτε στιγμή του χρόνου, εκτός από την εποχή αμέσως μετά την γεννοβολία. Σκελετικές φωτοπερίοδοι ήταν επίσης αποτελεσματικοί για το *O. Latipes* (από άγνωστη προέλευση).

Αναπαραγωγική ωριμότητα σε θηλυκά μεγάλου γεωγραφικού πλάτους (41°N) πληθυσμό του *O. latipes* μπορεί να τερματίζεται από έναν ενδογενή ρυθμό κάνοντας τα ψάρια προσωρινά αδρανή σε φωτοδιέγερση εκτός αν εκτεθούν σε μικρά μήκη εντωμεταξύ. Θα ήταν ενδιαφέρον να γίνει γνωστό αν υπάρχει κάποια μορφή ενδογενούς ρυθμού σε νοτιότερους πληθυσμούς του *O. latipes*: ώριμα θηλυκά ενός Ισημερινού πληθυσμού του *O. javanicus* έχουν έναν ενδογενή αναπαραγωγικό κύκλο (εκφράζεται κάτω από 8Φ16Σ, 12Φ12Σ, 16Φ8Σ και επίσης 24Φ0Σ), με 5 ως 7 μέρες καθημερινής απόθεσης αυγών εναλλασσόμενων με 5 ως 7 μέρες ηρεμίας, όταν οι ωοθήκες δεν περιέχουν καθόλου αυγά στην δευτερεύουσα φάση ανάπτυξης.

Η εποχιακή αλλαγή της διάρκειας της ημέρας (εύρος 1,63 ώρες), χωρίς εποχιακές αλλαγές της θερμοκρασίας, της βροχόπτωσης ή της αλατότητας συσχετιζόταν θετικά με την αναπαραγωγική δραστηριότητα και των δύο φύλων του *Anableps dowi* (ένα συγγενές είδος *Poeciliidae*). Η ερμηνεία αυτών των δεδομένων είναι περίπλοκη από το γεγονός ότι η διάρκεια της κυοφορίας δεν είναι γνωστή. Αν και δεν υπάρχει πληροφορία για την αναπαραγωγική εποχικότητα στην άγρια κατάσταση, υπάρχει κάποια ένδειξη ότι τα 2 μικρά *poeciliids* από την ίδια περιοχή -*Poeciliopsis gracilis* και *Poecilia sphenops*- ίσως είναι ικανά να αποκρίνονται στις μικρές ετήσιες

φωτοπεριοδικές μεταβολές βάσει πειραμάτων που άρχισαν τον Φεβρουάριο (6 με 7 εβδομάδες) και τον Απρίλιο (9 εβδομάδες), αντίστοιχα. Αρσενικά και θηλυκά που εκτέθηκαν στην διάρκεια του πειράματος στην μικρότερη φυσική διάρκεια της ημέρας (11,3Φ12,7Σ) έδειξαν μειωμένη αναπαραγωγική προσπάθεια, σε σχέση με άλλα ψάρια που παρέμειναν στην μεγαλύτερη φυσική διάρκεια ημέρας (12,9Φ11,1Σ).

Πειράματα με σκελετικές και συντονισμένες φωτοπεριόδους δείχνουν ότι η διάρκεια της ημέρας είναι ένας σημαντικός προβλέψιμος παράγοντας για το *Gambusia affinis* ένα poeciliid από πιο βόρεια κλίματα. Εντούτοις, αυτά και άλλα πειράματα έγιναν στην μεταγεννητική εποχή, όπως με το γατόψαρο *H. Fossilis*, εποχιακές αλλαγές στην σημασία της φωτοπεριόδου δεν μπορούν να αποκλεισθούν. Μια άλλη αναφορά δείχνει, συνοπτικά, ότι η φωτοπερίοδος (μαζί με την θερμοκρασία) μπορεί να εμπλέκονται στην ρύθμιση της δράσης των γεννητικών αδένων στο *Poecilia latipinna* στην Φλόριντα. Οι Sohn & Crews υπονοούν ότι η φωτοπερίοδος δεν είναι σημαντική για την ωρίμανση των αρσενικών σε εγκατεστημένους πληθυσμούς ενυδρείων του *Xiphophorus maculatus* που προέρχονται από το Μεξικό.

δ. Cichlids

Οι λεπτομερείς μελέτες του Moreau δεν έδειξαν ξεκάθαρη ένδειξη για κάποια συσχέτιση μεταξύ φωτοπεριόδου και των αναπαραγωγικών κύκλων είτε του *Tilapia zillii* είτε του *Oreochromis mossambicus* στην λίμνη Malagasy. Οι Balarin & Haller παραθέτουν αδημοσίευτες μελέτες που δείχνουν ότι οι μικρές φωτοπερίοδοι ίσως αναστέλλουν την ανάπτυξη των γονάδων στις tilapiines. Όμως, οι φωτοπερίοδοι δεν είχαν τέτοια επίδραση σ' έναν άγριο πληθυσμό στη Σιγκαπούρη (1°N): η αναπαραγωγική ανάπτυξη και η γέννηση δεν διέφεραν μετά από 15 εβδομάδες υπό ποικιλία φωτοπεριόδων (0Φ27Σ, 4Φ20Σ, 8Φ16Σ, 12Φ12Σ, 4Φ8Σ4Φ8Σ, 24Φ0Σ), κατά την διάρκεια των οποίων τα ψάρια αυξήθηκαν από ένα μέσο μήκος 4,27 cm ως 6,83 cm.

ε. Άλλα είδη

Οι Garg & Jain βρήκαν ενδείξεις ότι οι μεγάλες φωτοπερίοδοι μπορούν να αυξήσουν την δευτερεύουσα φάση ανάπτυξης των ωοθηκών σε ένα πληθυσμό του *Ophiocephalus punctatus*, που αναπαράγεται στην Ινδία κατά την διάρκεια των

μουσώνων. Αυτή η επίδραση είναι προφανώς λιγότερο σημαντική στα αρσενικά. Μπορεί να μεσολαβούν τα μάτια στην φωτοπεριοδική ανταπόκριση των θηλυκών.

στ. Παρατηρήσεις

Διαθέσιμα δεδομένα στα roeciliids δείχνουν ότι η φωτοπερίοδος μπορεί να παίζει κάποιο ρόλο σε κάποια είδη. Ωστόσο επιπλέον μελέτες σαφώς απαιτούνται, όχι μόνο για να συσχετίσουν εργαστηριακές παρατηρήσεις με παρατηρήσεις πεδίου. Επιπλέον, είναι σαφές ότι η αναπαραγωγή δεν είναι ένα γεγονός «όλα ή τίποτα» (ο αριθμός και το μέγεθος των γόνων μπορεί να διαφέρει με τις συνθήκες) και μελλοντικά πειράματα θα πρέπει να οργανωθούν για να παρακολουθήσουν τις όποιες περίπλοκες επιδράσεις στην κατανομή της αναπαραγωγικής προσπάθειας.

Εργασία με το *Oryzias latipes* δείχνει ότι υπάρχει μια συνεχής μεταβολή στο ρόλο της φωτοπερίόδου, που γίνεται ο μόνος σημαντικός παράγοντας σε περιοχές μεγάλου γεωγραφικού πλάτους. Η μόνη άλλη ένδειξη για φωτοπεριοδισμό δείχνει ένα μικρότερο σχετικά ρόλο στο silurid *H fossilis* και σε ένα orhiocephalid, πάλι σε κάθε περίπτωση για πληθυσμούς που βρέθηκαν κοντά στα άκρα των τροπικών.

Πολύ λίγες πληροφορίες είναι διαθέσιμες για άλλα είδη για να καθορισθεί η σημασία των αλλαγών της φωτοπερίόδου. Προκαταρτικές παρατηρήσεις που αφορούν το cyprinid *Barbus tetrazona* αυξάνουν την πιθανότητα έμμεσων επιδράσεων στην αναπαραγωγική προσπάθεια (επηρεάζοντας την τροφική δραστηριότητα, για παράδειγμα). Αυτό τονίζει την ανάγκη για πειράματα με σκελετικές και συντονισμένες φωτοπερίόδους, που θα πρέπει να επαναλαμβάνονται για μια παρατεταμένη περίοδο για είδη με σαφή εποχιακό γεννητικό κύκλο.

Εκεί που η φωτοπερίοδος βρέθηκε να έχει μια επίδραση, αυτή η ανάγκη δεν σημαίνει ότι είναι μια οικολογικά σημαντική διέγερση. Για παράδειγμα, το μικρό 'ετήσιο' (ξηρόφιλο) cyprinodontoid *Nothobranchius guentheri* βρίσκεται σε ισθημερινές περιοχές, κι όμως το μοντέλο διάπαυσης του μπορεί να επηρεαστεί από τους φωτοπεριοδικούς χειρισμούς όπως φαίνεται από τα αυγά του. Ομοίως, ισθημερινοί πληθυσμοί πουλιών και θηλαστικών δείχνουν ανταπόκριση των γεννητικών αδένων στις φωτοπερίόδους που δεν μπορούν να δοκιμαστούν στην άγρια κατάσταση. Τούτα μπορεί να αντιπροσωπεύουν μη λειτουργικές πια αλλά προσαρμοστικές αποκρίσεις, που κληρονομήθηκαν από προγόνους από περιοχές με

μεγαλύτερο γεωγραφικό πλάτος, αλλά που δεν παρουσίαζαν μειονεκτήματα επιλογής στους ισημερινούς πληθυσμούς.

3.3.2. Η ένταση του φωτός ως προβλέψιμος παράγοντας

Η υπάρχουσα φωτεινή ένταση υποβάλλεται σε ένα φυσιολογικό ετήσιο κύκλο παράλληλα με αλλαγές στην διάρκεια της ημέρας. Άλλοι παράγοντες-για παράδειγμα, η κάλυψη από νέφη, το βάθος του νερού και η θολερότητα μπορεί να επηρεάζουν την αντιλαμβανόμενη ένταση του φωτός και οι εποχιακές τους αλλαγές μπορεί να χρησιμοποιηθούν ως διεγέρσεις.

Η έκθεση στις ηλιακές ακτίνες ήταν η παράμετρος που μετρήθηκε όπου οι μεταβολές (αυξήσεις) θα μπορούσαν να συσχετισθούν με τις παροδικές και κύριες περιόδους της ανάπτυξης των γονάδων στο *Oreochromis mac macrochir* και την *Tilapia rendalli* από την λίμνη Malagasy, σε αντίθεση με τους άλλους παράγοντες που παρατηρήθηκαν (φωτοπερίοδος, θερμοκρασία, βροχόπτωση, επίπεδο λίμνης, περιεχόμενο διαλυμένων ιόντων-δυστυχώς η παραγωγικότητα της λίμνης και το διαθέσιμο της τροφής δεν παρατηρήθηκαν). Έχει προταθεί ότι οι υψηλότερες φωτεινές εντάσεις σε ρηχές μικρές λίμνες μπορεί να χρησιμοποιούνται ως προβλέψιμοι παράγοντες από διάφορες τιλάπιες (όντας έτσι υπεύθυνες για 'πρώρη' ωρίμανση), αν και υπάρχει κάποια πειραματική ένδειξη που οδηγεί σε αντίθετο συμπέρασμα. Όμως, αυτές οι υποθέσεις δεν έχουν αυστηρά ελεγχθεί: η πιθανότητα ασαφών αντιδράσεων stress και οι θερμοκρασιακές επιδράσεις, για παράδειγμα, χρειάζονται εξέταση.

Υπάρχουν ενδείξεις ότι οι χαμηλές φωτεινές εντάσεις (6 έναντι 30,5 και 54,5 lx) μπορεί να αναστέλλει την ανάπτυξη των ωοθηκών στο *Poecilia reticulata* ενώ η σωματική ανάπτυξη ήταν ανεπηρέαστη. Σε σχέση με 8Φ16Σ, 16Φ8Σ και 24Φ0Σ, σε συνεχές σκοτάδι αυξήθηκε ο γοναδοσωματικός δείκτης στα αρσενικά (με την συσσώρευση σπερματοζευγομάτων), αλλά μειώθηκε τόσο η σωματική όσο και η γοναδική ανάπτυξη στα θηλυκά σε μονοφυλετικές ομάδες αγρίων και εκτρεφόμενων αποθεμάτων του *P. Reticulata*.

Μειωμένο σε ένταση φως (10 ως 55 lx) ευνοεί το σχηματισμού της λεκίθου και την τελική ωοκυτταρική ανάπτυξη (καθώς επίσης την αυξανόμενη σωματική ανάπτυξη) στο characoid *Paracheirodon innesi* στους 25 με 30°C, συγκριτικά με

‘φυσιολογικές’ εντάσεις (900 ως 1500 lx υπό σκιά στην ύπαιθρο) είτε με ολικό σκοτάδι (0Φ24Σ).

Περαιτέρω μελέτες σαφώς απαιτούνται, όχι μόνο για τον έλεγχο του stress και των θερμοκρασιακών διαφορών, αλλά επίσης για να καθορισθούν η συνεισφορά των επιδράσεων στις φυσιολογικές τροφικές και φυλετικές συμπεριφορές.

3.3.3. Το φως ως συγχρονιστικός παράγοντας

Η ωορρηξιακή δραστηριότητα στα είδη των ψαριών συχνά παρατηρείται να περιορίζεται σε μια μικρή περίοδο της μέρας ή της νύχτας. Σε πολλά cyprinids, όπως τον *Oryzias latipes* ο συγχρονισμός της ωορρηξίας πιστεύεται ότι ρυθμίζεται από το φως: τον σκοτεινό κύκλο. Σ’ αυτά τα είδη η ώρα της ημέρας που συμβαίνει η ωορρηξία σε συλλήφθεντες πληθυσμούς μπορεί να επηρεαστεί από την δημιουργία βραχυχρόνιων χειρισμών της φωτοπεριόδου κατά την διάρκεια της αναπαραγωγικής περιόδου.

Ο συγχρονισμός του φωτός: η σκοτεινή μετάβαση μπορεί να είναι πολύ σημαντική για τον έλεγχο της ωορρηξιακής δραστηριότητας και έχει εξηγηθεί με μια σειρά πειραμάτων στο *tobinumeri dragonet*. Όταν το είδος αυτό διατηρείται σε 14Φ10Σ με καθεστώς φωτόφασης μεταξύ 05.00 και 19.00 υπήρχε μια ακμή της ωορρηξιακής δραστηριότητας στις 18.00 περίπου. Όταν η φωτόφαση προωθήθηκε 4 ώρες (περίοδος φωτός 01.00-15.00) υπήρχε μια αντίστοιχη αλλαγή στον χρόνο ακμής της ωορρηξίας, που προωθήθηκε 3-4 ώρες μέσα σε λίγες μέρες. Μια περαιτέρω αλλαγή της φωτόφασης, που οδήγησε στην επιστροφή της φωτεινής περιόδου μεταξύ 05.00-19.00, κατέληξε στην επιστροφή της ακμής της ωορρηξίας γύρω από τις 18.00.

Επιπλέον πειράματα έδωσαν ξεκάθαρες ενδείξεις ότι ο χρόνος των ‘φώτων κλειστά’ (π.χ. η έναρξη των νυχτερινών συνθηκών) έπαιζε πολύ σημαντικό ρόλο στον καθορισμό του χρόνου ωορρηξίας στο *tobinumeri dragonet*. Σε μερικά άλλα είδη, όμως, μπορεί ο χρόνος των ‘φώτων ανοιχτά’ να δρα ως ο κυριότερος συγχρονιστής της ωορρηξίας και της εναπόθεσης των αυγών.

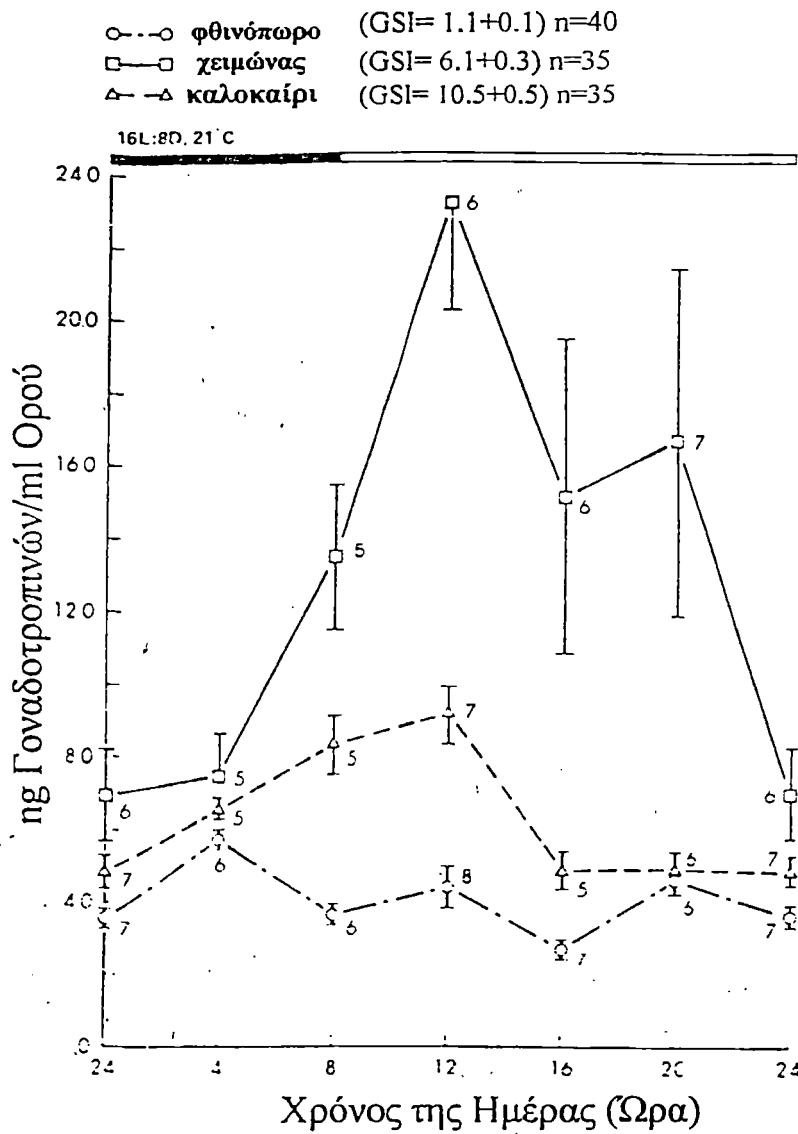
Όπως στα χρυσόψαρα, ένας εικοσιτετράωρος ρυθμός συντονίζει την ωορρηξία και ακριβώς μετά τα ‘φώτα ανοιχτά’, την εναπόθεση των αυγών cyprinodontoid *Oryzias latipes* και στο cyprinid *Brachydario rerio*.

Τα anabantoids και τα cichlids συχνά γεννούν στο τελευταίο τμήμα της φωτοπερίοδου. Τουλάχιστον σε μερικές περιπτώσεις, ίσως υπάρχει μια υφιστάμενη ενδογενής ρυθμικότητα.

3.4. ΕΠΑΝΑΔΡΑΣΤΗΡΙΟΠΟΙΗΣΗ ΤΩΝ ΓΟΝΑΔΩΝ

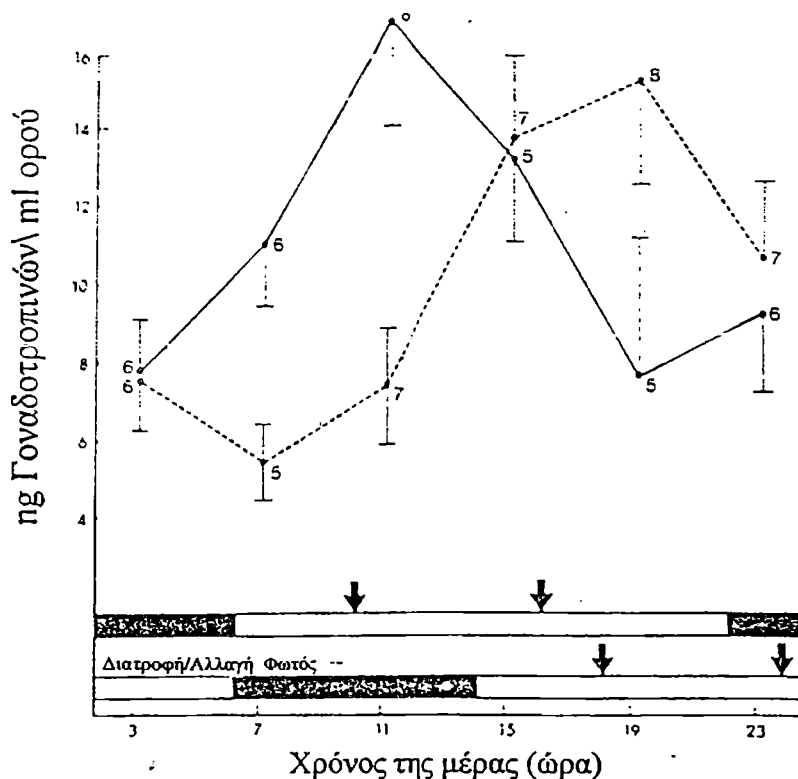
Οι επιδράσεις της φωτοπερίοδου και της θερμοκρασίας έχουν ερευνηθεί σε μια Ιαπωνική ποικιλία του κοινού κυπρίνου, ο Μαγοί κυπρίνος. Το ψάρι παρέμεινε στους 24°C μετά την ωορρηξία και έγινε ώριμο γεννητικά αμέσως και ο χρόνος που απαιτείται για την ολοκλήρωση της επαναδραστηριοποίησης εξαρτάται από την φωτοπερίοδο. Υπό 16Φ8Σ, το ψάρι ξανάρχισε να γεννά μέσα σε 3 μήνες και γεννούσε πιο συχνά και πιο ολοκληρωμένα παρά όταν ήταν υπό 12Φ12Σ. Αυξάνοντας την φωτοπερίοδο από 16Φ8Σ σε 24Φ δεν είχε περαιτέρω διεγερτικό αποτέλεσμα. Υπό 16°C, η επαναδραστηριοποίηση και η ωορρηξία συνέβησαν, όμως εν μέρει, καταγράφηκαν δε ειδικά μετά από 9 μήνες. Υπό 12Φ12Σ, τα θηλυκά μπορούσαν να διατηρούν τα αναπτυσσόμενα αυγά για μεγάλο χρονικό διάστημα και ήρθαν σε ωορρηξία αυξάνοντας την θερμοκρασία από 22 σε 25°C και την φωτοπερίοδο σε 16Φ8Σ. Αυξάνοντας την θερμοκρασία διατηρώντας την φωτοπερίοδο στις 12Φ12Σ διεγέρθηκε η ωορρηξία, αλλά με αργότερο ρυθμό. Όπως στον Ευρωπαϊκό κοινό κυπρίνο ή το γληνί, η θερμοκρασία είναι ένας ισχυρός άμεσος παράγοντας έτσι και στον Γιαπωνέζικο κυπρίνο, αλλά η φωτοπερίοδος έχει ρυθμιστικές επιδράσεις στον αναπαραγωγικό άξονα επίσης.

Εξάλλου με μεγάλη φωτοπερίοδο και υψηλή θερμοκρασία (16Φ8Σ/25°C) διεγέρθηκε η γοναδική ανάπτυξη τον χειμώνα στο *Notemigonus crysoleukas* ή shiner. Μακριά φωτοπερίοδο με κρύα θερμοκρασία ή μικρή φωτοπερίοδος με ζεστή θερμοκρασία δεν έχουν διεγερτική επίδραση, υποδηλώνοντας κάποια συνέργεια μεταξύ της μακριάς φωτοπερίοδου και της υψηλής θερμοκρασίας που μπορεί να συμβαίνει. Στα χρυσόψαρα, όμως, η μικρή φωτοπερίοδος διέγειρε την ωοθηκική ανάπτυξη κατά την διάρκεια της αρχικής φάσης ανάπτυξης τον χειμώνα σε αντίθεση με την μεγάλη φωτοπερίοδο. Ωστόσο, το ανασταλτικό αποτέλεσμα της μακριάς φωτοπερίοδου ξεπεράστηκε με την υψηλή θερμοκρασία. Στα χρυσόψαρα η μακριά φωτοπερίοδος (16Φ8Σ) διέγειρε την ανάπτυξη των γονάδων στους 12°C ή στους 20°C τον χειμώνα. Ο εγκλιματισμός στους 17 με 24°C διέγειρε μια αξιοσημείωτη αύξηση των GTH στο



Εικόνα 3.2: Τιμές των γοναδοτροπινών στον ορό στα χρυσόψαρα που υπόκεινται σε 16Φ8Σ στους 21°C το φθινόπωρο (μεικτά φύλα), το χειμώνα (θηλυκά) και το καλοκαίρι (θηλυκά). GSI: Γοναδοσωματικός δείκτης.

αίμα και επίσπευση της επαναδραστηριοποίησης των όρχεων παρά ο εγκλιματισμός τους στους 10°C, όμως η σπερματογένεση δεν λαμβάνει χώρα στους 30°C παρά τις υψηλές τιμές των GTH στο αίμα. Παρόμοια γοναδική ατρησία παρουσία υψηλών τιμών GTH έχει αναφερθεί από τους Hontela & Peter κατά τις έρευνες των ημερήσιων κύκλων έκκρισης GTH. Οι ημερήσιες διακυμάνσεις GTH,



Εικόνα 3.3: Τιμές των γοναδοτροπινών στον ορό σε ώριμα θηλυκά χρυσόψαρα που έχουν εγκλιματιστεί σε 16Φ8Σ στους 21°C και υπόκεινται σε οχτάωρη αλλαγή στην εισαγωγή φωτός και χρόνων διατροφής. Οι στιγμές διατροφής δείχνονται με βέλος.

που μπορεί να είναι μεγάλης σημασίας (Εικ. 3.3) επηρεάζονται από την φωτοπερίοδο, την θερμοκρασία και την στιγμή χορήγησης τροφής. Έκθεση 1 ή 2 εβδομάδων σε μακριά φωτοπερίοδο και υψηλή θερμοκρασία (16Φ8Σ/20°C) τον Ιανουάριο διέγειρε μεγάλες ημερήσιες μεταβολές των GTH στο αίμα και επιτάχυνε την ανάπτυξη των ωοθηκών, ενώ μια μηνιαία έκθεση σ' αυτές τις συνθήκες προξενεί την ωοθηκική ατροφία και υψηλές τιμές χωρίς μεγάλες διακυμάνσεις των επιπέδων των GTH στο αίμα. Μηνιαία έκθεση σε 12Φ12Σ/12°C διέγειρε συνεχείς διακυμάνσεις των GTH μικρής έντασης και βαθμιαία επαναδραστηριοποίηση των ωοθηκών. Σταθερά υψηλές τιμές των GTH στο αίμα μπορεί να οδηγήσουν σε ωοθηκική ατροφία μέσω της αναισθητοποίησης των ωοθηκικών δεκτών GTH.

Εκτενές διάστημα διατήρησης σε μακριά φωτοπερίοδο και υψηλή θερμοκρασία διέγειρε την ωοθηκική ατρησία στα χρυσόψαρα όχι μόνο τον χειμώνα, αλλά και την άνοιξη. Οι Billard & Breton αναφέρουν ότι μόνο οι μακριά φωτοπερίοδος και η χαμηλή θερμοκρασία είναι διεγερτικές για την γοναδική ανάπτυξη σε μακροχρόνια πειράματα σε χρυσόψαρα. Εντούτοις, η μακριά φωτοπερίοδος και η υψηλή θερμοκρασία την άνοιξη διέγειραν την γοναδική ανάπτυξη στον shiner, στο minnow (ψαράκι για δόλωμα) και στον κυπρίνο των λιμνών. Σε παρατηρήσεις στο πεδίο, διαπιστώθηκε ότι η γοναδική ανάπτυξη στον άγριο κυπρίνο επιταχύνεται ευρέως όταν η θερμοκρασία αυξάνει τον Απρίλιο.

Η σημασία της κυκλικής διέγερσης στον άξονα υποθαλάμου -υπόφυσης -γονάδων στους τελεοστέους έρχεται στο προσκήνιο. Ημερήσιοι κύκλοι έκκρισης GTH έχουν εντοπιστεί όχι μόνο στα χρυσόψαρα, αλλά ακόμα στους κυπρίνους, στις ιριδιζουσες πέστροφες και σ' άλλους τελεοστέους. Η αντίδραση των ωοθηκών στις GTH φαίνεται να ποικίλει μέσα στο 24ώρο και η ευαισθησία του άξονα υποθαλάμου -υπόφυσης -γονάδων σε περιβαλλοντικές διεγέρσεις φαίνεται να ποικίλει στις 24ώρες περιόδους επίσης. Η φωτοπερίοδος και οι στιγμές χορήγησης τροφής επηρεάζουν το κύκλο των GTH στα χρυσόψαρα (Εικ. 3.3), αλλά ο κύκλος προωθείται μόνο όταν η εισαγωγή φωτός και η στιγμή χορήγησης τροφής είναι σε συγκεκριμένο χρονικό συγχρονισμό. Ομοίως, οι υψηλοί θερμοκρασιακοί παλμοί διεγείρουν την γοναδική ανάπτυξη στα θηλυκά χρυσόψαρα μόνο όταν γίνονται σε τακτές στιγμές της μέρας. Αυτή η επίδραση μπορεί να οφείλεται στο γεγονός ότι μόνο σε τακτές στιγμές της μέρας μπορούν οι ζεστοί θερμοκρασιακοί παλμοί να προάγουν τον κύκλο των GTH στο αίμα. Αυτά τα αποτελέσματα έχουν δυναμική εφαρμογή στα συστήματα ιχθυοκαλλιέργειών και συστήνουν ότι οι επιδράσεις των περιβαλλοντικών παραγόντων μπορούν να διαφέρουν καθώς εξαρτώνται από τους ημερήσιους κύκλους έκκρισης των ορμονών και την αντίδραση των οργάνων -στόχων. Ο χρόνος της ημέρας για την χορήγηση της τροφής στα ψάρια ή η έκθεση αυτών σε ζεστούς θερμοκρασιακούς παλμούς πρέπει επομένως να επλέγεται προσεκτικά

Λίγα είναι γνωστά για τους μηχανισμούς που υπόκεινται ο άξονας του υποθαλάμου -υπόφυσης -γονάδων σε κύκλους από τις περιβαλλοντικές διεγέρσεις. Στους τελεοστέους, το όργανο της υπόφυσης δείχνει να έχει ένα ρόλο συντονισμού των διάφορων κυκλικών δραστηριοτήτων συμπεριλαμβανομένου του ημερήσιου κύκλου των ορμονών. Μεσολαβεί στην διεγερτική επίδραση της μακριάς

φωτοπεριόδου και στην ανασταλτική επίδραση της μικρής φωτοπεριόδου στους ημερήσιους κύκλους έκκρισης GTH στα χρυσόψαρα. Μια νευροενδοκρινής διάταξη μετατροπής της ευφωτικής πληροφορίας, η υπόφυση, μπορεί να έχει κάποιο ρόλο επηρεάζοντας τις φυσιολογικές και ηθολογικές διαδικασίες με την εποχιακή αλλαγή φωτεινών -σκοτεινών κύκλων.

3.5 ΕΛΕΓΧΟΣ ΤΗΣ ΠΑΛΙΝΔΡΟΜΗΣΗΣ ΤΩΝ ΓΟΝΑΔΩΝ

Παλινδρόμηση των γονάδων είναι η διαδικασία με την οποία τα ωοκύτταρα γίνονται ατηρητικά, το σπέρμα ανώριμο και οι γονάδες μειώνονται σε μέγεθος καθώς το περιεχόμενό τους αναρροφάται. Ως αποτέλεσμα, το παλινδρομημένο ψάρι επιστρέφει στην γενετική ανωριμότητα. Η παλινδρόμηση μπορεί να ξεκινήσει σε οποιοδήποτε στάδιο της γοναδικής ανάπτυξης. Σε αιγιάλωτα ψάρια, παράγοντες όπως το stress ή η φτωχή διατροφή μπορούν να προκλήσουν την παλινδρόμηση κατά την διάρκεια της επαναδραστηριοποίησης των γονάδων, είτε μειώνοντας τον αριθμό των αναπτυσσόμενων γαμετών ή τερματίζοντας τον αναπαραγωγικό κύκλο πριν οι γαμέτες ωριμάσουν. Υπό φυσιολογικές συνθήκες, η παλινδρόμηση συμβαίνει στο τέλος εποχής της ωορρηξία, εξασφαλίζοντας την αναρρόφηση των αχρησιμοποίητων γαμετών και εμποδίζοντας την έναρξη άλλου κύκλου σε ακατάλληλη στιγμή του χρόνου. Η παλινδρόμηση των γονάδων ρυθμίζεται, τελικά εν μέρει, από περιβαλλοντικούς παράγοντες.

Στον καλοκαιρινά αναπαραγόμενο Γιαπωνέζικο bitterling *Rhodeus ocellatus*, μακριές φωτοπερίοδοι και ζεστές θερμοκρασίες, άνω των 25°C, φέρνουν το είδος αυτό σ' αυτήν την κατάσταση εκτός φυσιολογικών περιόδων αναπαραγωγής. Η παλινδρόμηση μπορεί να διεγείρεται από την παραμονή σε ελαττωμένες φωτοπερίόδους, ή φωτοπερίόδους με λιγότερο από 14 ώρες φως, ειδικά στις υψηλές θερμοκρασίες. Αυτοί οι μηχανισμοί προστατεύουν το είδος αυτό από την έναρξη ενός αναπαραγωγικού κύκλου, εφόσον η θερμοκρασία είναι ακόμη υψηλή και επομένως έχοντας ώριμες γονάδες μπορεί να γεννήσει τον χειμώνα που δεν είναι η κατάλληλη περίοδος ωορρηξίας.

Οι περιβαλλοντικές διεγέρσεις που ελέγχουν την παλινδρόμηση των γονάδων ασκούν επίδραση στον άξονα υποθαλάμου- υπόφυσης- γονάδων, όπως γίνεται και με τις διεγέρσεις που ελέγχουν την επαναδραστηριοποίηση των γονάδων. Ωστόσο,

παράγοντες πέρα από την φωτοπερίοδο και την θερμοκρασία μπορούν να εμπλέκονται στην έναρξη παλινδρόμησης των γονάδων. Ο διαιτητικός περιορισμός στο εργαστήριο μπορεί να παλινδρομήσει τους όρχεις των χρυσόψαρων σε 115 μέρες αυξάνοντας την πιθανότητα ότι ο διατροφικός περιορισμός στο φυσικό περιβάλλον συνεισφέρει στην παλινδρόμηση σε συγκεκριμένες στιγμές του χρόνου.

3.6 ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΙΚΟΣ ΧΕΙΡΙΣΜΟΣ ΤΗΣ ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗΣ

Τα συστήματα υδατοκαλλιέργειας για την παραγωγή θαλάσσιων ιχθύων της εύκρατης ζώνης έχουν αναπτυχθεί τα τελευταία 30 χρόνια και τα κάποτε αξεπέραστα προβλήματα ανατροφής του γόνου έχουν τελικά εν μέρει ξεπεραστεί, ήταν προφανές ότι η προσοχή θα έπρεπε να στραφεί στον έλεγχο της αναπαραγωγικής περιόδου. Όλα τα υποψήφια είδη για καλλιέργεια έχουν μια αυστηρά καθορισμένη αναπαραγωγική περίοδο που σπάνια διαρκεί παραπάνω από 3 μήνες και πάντα στην ίδια εποχή. Όμως, τόσο για ερευνητικούς όσο και για εμπορικούς σκοπούς, είναι βασικό να υπάρχει ωτοκία όλο τον χρόνο έτσι ώστε να εξασφαλίζει την συνεχή παροχή προνυμφών. Μια ποικιλία αποτελεσματικών συστημάτων, χρησιμοποιώντας περιβαλλοντικούς χειρισμούς για τον έλεγχο του χρόνου αναπαραγωγής, πρόσφατα τέθηκαν σε χρήση, ωστόσο βασίζονται περισσότερο στον εμπειρισμό παρά στην πραγματική κατανόηση της φυσιολογίας των ιχθύων. Η βιβλιογραφία σ' αυτό το πεδίο και οι τεχνικές που χρησιμοποιούνται για να ρυθμίζουν την αναπαραγωγή σε ερευνητικά και εμπορικά αποθέματα έχει πρόσφατα επθεωρηθεί και εδώ αναφέρονται μόνο τα κυριότερα συμπεράσματα.

3.6.1. Μέθοδοι ελέγχου

Αν και δεν είναι δηλωμένο ξεκάθαρα, οι περισσότεροι από τις ερευνητικές και πρακτικές μεθόδους ελέγχου βασίζονται στην υπόθεση ότι οι εποχιακοί αναπαραγωγικοί κύκλοι στα εύκρατα είδη ψαριών ελέγχονται από κυκλοετήσιους ενδογενείς κύκλους που συγχρονίζονται με τις εποχές με τις αντιδράσεις στις περιβαλλοντικές διεγέρσεις-με την διάρκεια της μέρας και την επικρατέστερη θερμοκρασία.

Οι περισσότερες έρευνες έχουν επικεντρωθεί στην επίδραση της διάρκειας της μέρας και της θερμοκρασίας στην γαμετογένεση και την ωορρηξία, με πολλές μελέτες να χρησιμοποιούν τον χρόνο ωορρηξίας μόνο ως ένδειξη της επίδρασης γιατί η αξία του εκκολαπτόμενου αποθέματος αποκλείει την δειγματοληψία ή την βιοψία. Στις περισσότερες έρευνες, μια από τις βασικές περιβαλλοντικές παραμέτρους έχει υποστεί χειρισμό και οι υπόλοιπες διατηρούνται σχετικά σταθερές. Η πλειοψηφία των αρχικών ερευνών έχει επικεντρωθεί στα πλατύψαρα όπως είναι το καλκάνι, η γλώσσα και στο dab, αλλά πιο πρόσφατες έρευνες έχουν επικεντρωθεί στα υδατοκαλλιεργητικώς σημαντικά λαβράκι *Dicentrarchus labrax* και τστυούρα *Sparus auratus*.

1. Dab (*Limanda limanda*)

Αν και το dab είναι χαμηλής αξίας και μικρού ενδιαφέροντος για τους ιχθυοκαλλιεργητές, είναι εύκολο πειραματόζωο και για αυτό χρησιμοποιείται σε προκαταρκτικές μελέτες ώστε να αναπτυχθούν μέθοδοι που θα ήταν εφαρμόσιμες στα καλλιεργούμενα είδη όπως η γλώσσα και το καλκάνι. Σε πειράματα που διεξήχθησαν με σταθερή θερμοκρασία ($11 \pm 1^\circ\text{C}$), μια ποικιλία φωτοπεριοδικών χειρισμών προκάλεσε ριζικές μεταβολές στον ρυθμό της ωογένεσης και στον χρόνο ωορρηξίας. Οι τροποποιημένες φωτοπερίοδοι συμπεριλαμβανομένου του φυσικού εποχιακού κύκλου αλλαγής της διάρκειας της μέρας συμπιεσμένου σε μικρότερες περιόδους (6 ή 9 μήνες), ή συνεχείς περίοδοι σταθερής διάρκειας ημερήσιου φωτός με τις αλλαγές μεταξύ των διαφορετικών διαρκειών να γίνεται με απότομες ή αστραπιαίες διαβαθμίσεις. Σε μερικές περιπτώσεις, η ημέρα 24 ωρών που περιλάμβανε περισσότερες από μια περιόδους ημερήσιου φωτός, για παράδειγμα, εναλλασσόμενες τετράωρες περιόδους φωτός και σκοταδιού (4Φ4Σ) ή κοντές φωταγωγημένες περιόδους διασπαρμένες με μακρύτερες περιόδους σκοταδιού (4Φ8Σ4Φ8Σ). Αυτοί οι χειρισμοί επιτρέπουν μια παραγωγή αυγών καθ' όλο το έτος και κατέληξαν σε μερικές περιπτώσεις στην παραγωγή αυγών σε εξάμηνα διαστήματα, 3 ή 4 φορές στην σειρά. Σε μια διαδοχική σειρά πειραμάτων στα οποία η θερμοκρασία επαναλαμβανόταν κατά κύκλους μεταξύ 6 και 17°C , η επίδραση της φωτοπεριόδου ήταν ασήμαντη, αυτό αποδόθηκε είτε στο ότι τα πειράματα ξεκίνησαν κατά την διάρκεια της μεταγεννητικής περιόδου αδράνειας ή σε πολύπλοκες επιδράσεις της

φωτοπεριόδου και της θερμοκρασίας. Το συμπέρασμα από αυτές τις προκαταρκτικές δοκιμασίες ότι οι ελαττωμένες ή κοντές φωτοπερίοδοι τον φθινόπωρο διεγείρουν την γαμετογένεση στα θηλυκά *δab* και η αυξανόμενη διάρκεια φωτός που ακολουθεί την χειμερινή ισημερία μπορεί να διεγείρει τα τελευταία στάδια ανάπτυξης των ωοκυττάρων. Συμπιεσμένοι κύκλοι με παρούσες αυτές τις διεγέρσεις σε ταχεία σειρά έτσι ώστε ολόκληρη η γαμετογενετική διαδικασία να μπορεί να ολοκληρωθεί σε συντομότερο χρόνο, αλλά φαίνεται ότι η ελάχιστη διάρκεια, στους 10 με 12 °C, είναι 5 μήνες. Σ' ένα θηλυκό προκλήθηκε ωορρηξία 4 φορές σε 18 μήνες υπό 4Φ8Σ4Φ8Σ που μπορεί να το διάκρινε ως μικρή μέρα κατά την έναρξη της γαμετογένεσης αλλά ως μεγάλη μέρα κατά την διάρκεια των τελευταίων σταδίων, δεδομένου ότι 8Φ4Σ8Φ4Σ μπορεί να αντιλαμβάνεται όλες τις φορές ως μεγάλη μέρα. Εντούτοις, πρέπει να υπογραμμισθεί ότι αυτά τα συμπεράσματα βασίζονται σε περιορισμένα και εν μέρει πολύπλοκα δεδομένα, και μια πιο περιεκτική και στενά ελεγχόμενη σειρά πειραμάτων απαιτείται για να παρέχει μια πιο στέρεα βάση για θεωρητική ανάλυση.

2. Καλκάνι (*Scophthalmus maximus*)

Παρόμοια πειράματα με το καλκάνι προσδιόρισαν ότι η αναπαραγωγική περίοδος μπορεί να προωθηθεί με παραπάνω από 5 μήνες με συμπιεσμένους ετήσιους φωτοπεριοδικούς κύκλους και να καθυστερείται με εκτεταμένους κύκλους.

Ταχεία γαμετογένεση και πρώιμη ωορρηξία μπορεί να προκληθεί με παραμονή του εκτρεφόμενου αποθέματος σε 2 με 3 μήνες μικρών ημερών (6Φ18Σ) ακολουθούμενες με μεγάλες μέρες (18Φ6Σ) που μπορεί να διατηρηθούν μέχρι τα ψάρια να γεννήσουν (2 με 3 μήνες). Ψάρια που παρέμειναν σε συνεχείς συνθήκες μακριάς μέρας φαίνεται να γεννούν σε διαστήματα 6 με 8 μηνών, αν και ατομικά αποσυγχρονίσθηκαν. Αυτό φανερώνει ότι αν και οι μικρές μέρες μπορεί να διεγείρουν νωρίς την γαμετογένεση, ο πλήρης αναπαραγωγικός κύκλος μπορεί να ολοκληρωθεί με την απουσία τους. Τα περιορισμένα διαθέσιμα στοιχεία δείχνουν ότι η θερμοκρασία δεν είναι ο επικρατέστερος συγχρονιστικός παράγοντας για την αναπαραγωγή του καλκανιού, και τα περισσότερα πειράματα σκόπευαν να διατηρήσουν το απόθεμα σε θερμοκρασίες μεταξύ 10 και 16°C καθώς η γαμετογένεση επιβραδύνεται κάτω από τους 8°C και η ποιότητα των αυγών χειροτερεύει σημαντικά κάτω από τους 16°C. Όμως, φυσικοί πληθυσμοί του

καλκανιού στα κρύα νερά κοντά στις ακτές της Νορβηγίας γεννούν σε θερμοκρασίες χαμηλότερες των 8°C και είναι πιθανόν ότι ο εγκλιματισμός ή οι γενετικές διαφορές θα υπολογίζονται για τις διαφορετικές αντιδράσεις στην θερμοκρασία που αναφέρονται σε διαφορετικά αποθέματα ψαριών των ίδιων ειδών.

3. Γλώσσα (*Solea solea*)

Η θερμοκρασία εμφανίζεται να έχει αποφασιστική επίδραση στην γαμετογένεση της γλώσσας του Dover, με άγριους πληθυσμούς να δείχνουν μια σαφή ακολουθία της αναπαραγωγικής περιόδου, συσχετιζόμενη με την θερμοκρασία, κατά μήκος του Αγγλικού Καναλιού και της Βόρειας θάλασσας από το Δεκέμβριο μέχρι τον Ιανουάριο για τον νότο και από τον Απρίλιο ως τον Μάιο για τον βορρά. Φαίνεται να μην υπάρχει απελευθέρωση βιώσιμων αυγών σε θερμοκρασίες κάτω από 8 ή 9 °C ή πάνω από 12 °C, αν και συλληφθέντες πληθυσμοί μπορεί να εγκλιματιστούν σε μεγαλύτερες θερμοκρασίες και ο O'Connell έδειξε ότι η αναπαραγωγική περίοδος σε εκτρεφόμενα αποθέματα που διατηρούνται στους 13 °C (εύρος 11 με 15 °C) ήταν 32 ημέρες νωρίτερα από αυτά που κρατήθηκαν σε συνθήκες περιβάλλοντος. Η φωτοπερίοδος μπορεί πραγματικά να επηρεάσει τον ρυθμό γαμετογένεσης, εφόσον η θερμοκρασία ρυθμίζεται. Τόσο συμπεσμένοι όσο και αλλαγμένοι φάσης (phase shifted) ετήσιοι κύκλοι διάρκειας της μέρας είναι αποτελεσματικοί στην διέγερση της πρώιμης αναπαραγωγής. Προσπάθειες καθυστέρησης της ωορρηξίας με χειρισμούς της διάρκειας της μέρας δεν είναι αποτελεσματικές, όμως οι ατομικοί χρόνοι ωορρηξίας αποσυγχρονίζονται και το εύρος της ωορρηξίας μπορεί να επεκταθεί 6 μήνες στα αποθέματα που διατηρούνται για μεγάλες περιόδους υπό σταθερές συνθήκες. Οι μόνες σημαντικές προωθήσεις στην αναπαραγωγική περίοδο της γλώσσας ακολουθήθηκαν μετά την παραμόνη σε μικρές μέρες στην αρχή του αναπαραγωγικού κύκλου, και ο O'Connell προτείνει ότι υπό φυσικές συνθήκες μια φωτοπερίοδος των 13 με 15 ωρών κατά την φωτοευαίσθητη φάση στο τέλος της μεταγεννητικής περιόδου διεγείρει τον επόμενο κύκλο της γαμετογένεσης. Ωοθηκική ανάπτυξη τότε συνεχίζεται σχετικά ανεξάρτητη από την φωτοπερίοδο, αλλά υπόκειται σε ρυθμιστικό έλεγχο ή αναστολή της από την θερμοκρασία.

4. Λαυράκι (*Dicentrarchus labrax*) και τσιπούρα (*Sparus aurata*)

Οι Girin & Devauchelle προσδιόρισαν ότι η αναπαραγωγική περίοδος του λαβρακιού και της τσιπούρας μπορούσε να προωθηθεί με την παραμονή αυτών σε συμπιεσμένους ετήσιους κύκλους φωτοπεριόδου και θερμοκρασίας, αν και η επίδραση στην τσιπούρα περιπλέκεται εξαιτίας του πρωτανδρικού ερμαφροδιτισμού. Σε 2 συνεχόμενα χρόνια, οι Barnabe & Paris ήταν ικανοί να προωθήσουν την αναπαραγωγή του λαβρακιού 3 μήνες (από Δεκέμβριο- Φεβρουάριο σε Οκτώβριο-Νοέμβριο) μειώνοντας απότομα την διάρκεια της μέρας από 14 σε 8 ώρες για μια δεκαπενθήμερη περίοδο στα μέσα Σεπτεμβρίου. Αντιστρόφως, ο Zanuy et al. Ήταν ικανοί να καθυστερήσουν την αναπαραγωγή για 3 μήνες με την διατήρησή του σε μακριές μέρες (14Φ10Σ) μέχρι τον Φεβρουάριο, και κρατώντας την θερμοκρασία πάνω από 19 °C. Ένας συνδυασμός υψηλών χειμερινών θερμοκρασιών και ένας επιβραδυνόμενος φωτοπεριοδικός κύκλος διέγειρε μια ακόμη μεγαλύτερη καθυστέρηση, αν και η φωτοπερίοδος φαίνεται να είναι ο βασικός ρυθμιστής. Ο Carillo et al. μπορούσαν να προωθήσουν την αναπαραγωγή με συνεχείς μικρές μέρες και να την καθυστερήσουν με παρατεταμένη μακριά φωτοπερίοδο. Ωστόσο, ο θερμοκρασιακός έλεγχος είναι σημαντικός για συλληφθέν απόθεμα λαυρακιού καθώς η φυσική ωορρηξία σπάνια συμβαίνει πάνω από τους 15 °C, ενώ για την τσιπούρα, το κατώτερο όριο για την ωορρηξία είναι 15 °C. Εμπορικές καλλιέργειες προσπάθησαν να διατηρήσουν τα αποθέματα τους στους 16 με 20 °C. Καθυστερημένη ωρίμανση στην τσιπούρα διεγείρεται με την διατήρηση της σε μακριές φωτοπεριόδους κατά την διάρκεια του φθινοπώρου και του χειμώνα ή διατηρώντας την θερμοκρασία κάτω από τους 15 °C και η πρόωπη ωορρηξία ακολουθεί την απότομη μείωση των καλοκαιρινών ημερήσιων διαρκειών σε 9Φ15Σ.

3.6.2. Ενδογενείς ρυθμοί της αναπαραγωγής

Η συνέχιση του ετήσιου αναπαραγωγικού κύκλου υπό σταθερές περιβαλλοντικές συνθήκες και ο σχετιζόμενος αποσυγχρονισμός των ατομικών κύκλων έχει αναφερθεί στο dab, στο καλκάνι, στην γλώσσα και στο λαυράκι και τέθηκε ως ένδειξη για ενδογενείς αναπαραγωγικούς ρυθμούς. Όμως οι περισσότερες από αυτές

τις παρατηρήσεις καλύπτουν μια μοναδική εποχή μόνο και έτσι δεν ικανοποιούν εξ ολοκλήρου τα κριτήρια για τον αναμφίβολο προσδιορισμό τους, αλλά παρέχουν μια ισχυρή ένδειξη ότι οι ενδογενείς ρυθμοί είναι το θεμέλιο της αναπαραγωγικής εποχικότητας σε πολλά ψάρια.

3.6.3. Αλληλεπιδράσεις του περιβάλλοντος και των ενδογενών ρυθμών

Ο Bye έχει συνοψίσει τις υπάρχουσες πληροφορίες για την επίδραση των περιβαλλοντικών παραγόντων στους εποχιακούς κύκλους αναπαραγωγής σε μερικά καλλιεργημένα ψάρια. Αυτός καταλήγει στο συμπέρασμα ότι υπάρχει ένας ενδογενής αναπαραγωγικός κύκλος που εξασφαλίζει ότι η ωρίμανση και η ωορρηξία θα συμβούν υπό συγκεκριμένες συνθήκες, αλλά αυτός ο κύκλος μπορεί να επιταχυνθεί ή να επιβραδυνθεί με περιβαλλοντικές αλλαγές. Σε σχετικά σταθερές θερμοκρασίες, η έναρξη της ωογένεσης, ο ρυθμός ανάπτυξης, και ο χρόνος ωορρηξίας και η απελευθέρωση αυγών μπορεί να ρυθμιστεί κατά ένα μέρος από την φωτοπερίοδο, με τις σχετικές επιρροές των κοντών και μακριών ημερών που εξαρτώνται από τα είδη των ψαριών και από την φάση του αναπαραγωγικού κύκλου. Οι θερμοκρασιακές επιδράσεις τείνουν να έχουν ανασταλτικό παρά ρυθμιστικό αποτέλεσμα και φαίνεται πιθανόν ότι, υπό κανονικές συνθήκες, η γοναδική ανάπτυξη συνεχίζει σε ένα ανώτερο στάδιο και μετά αναστέλλεται μέχρι οι θερμοκρασίες να είναι κατάλληλες για την τελική ωρίμανση και ωορρηξία. Για παράδειγμα, ο Devauchelle et al., απέδειξαν ότι, στο καλκάνι, τα ωοκύτταρα είναι σχεδόν πλήρως ώριμα τον Απρίλιο, ωστόσο η ωορρηξία σπάνια συμβαίνει πριν τον Ιούνιο. Η θερμοκρασία λειτουργεί για να τερματίζει την ωορρηξία, για παράδειγμα, στην γλώσσα, όπου η ωορρηξία περικόπτεται από θερμοκρασίες πάνω από 12,5°C, αν και συνεχίζεται για 1 τουλάχιστον μήνα αν αυτές διατηρηθούν τεχνητά κάτω από αυτή την τιμή.

Για τα 5 είδη που περιγράφηκαν στην ενότητα 'μέθοδοι ελέγχου', η ελάχιστη διάρκεια μεταξύ της έναρξης των χειρισμών της φωτοπεριόδου και της πρώτης ωορρηξίας είναι 160 μέρες σε πειραματικές συνθήκες και 140 μέρες σε εμπορικές. Είναι πιθανόν ότι οι κατάλληλοι συνδυασμοί περιβαλλοντικών συνθηκών που εφαρμόζονται σε καθορισμένες στιγμές μπορούν να διεγείρουν την πλήρη ωρίμανση μέσα σε 120 μέρες έτσι ώστε οι 4 ωορρηξίες μέσα σε 12 μήνες να είναι θεωρητικά

πιθανές. Έχει προταθεί ότι το αναπαραγωγικό σύστημα των ιχθύων είναι ανεπηρέαστο σε φωτοπεριοδική επίδραση σε συγκεκριμένα στάδια ανάπτυξης, αλλά αυτό μπορεί να είναι μια παρερμηνεία του γεγονότος ότι καμιά φορά η προώθηση της γαμετογένεσης είναι σχετικά ανεπηρέαστη σε περιβαλλοντικούς χειρισμούς. Εντούτοις, φαίνεται ότι η έναρξη της γαμετογένεσης μπορεί να επηρεαστεί από το θρεπτικό καθεστώς, καθώς το χαμηλό επίπεδο αυτού του παράγοντα μπορεί να αναστέλλει την ωρίμανση σε μερικά είδη, και στο καλκάνι και στην γλώσσα τα πρώτα σημάδια της ωοθηκικής ωρίμανσης συμβαίνουν μετά από μια ξαφνική αναβάθμιση αυτής της κατάστασης. Αρκετοί συγγραφείς έχουν επισημάνει την ανάγκη να ενθαρρύνουν το απόθεμα να τρέφεται καλά μετά την ωορρηξία, έτσι ώστε να αναπτύσσεται σταδιακά η κατάσταση του πριν τον επόμενο κύκλο γοναδογένεση

3.6.4. Περιβαλλοντικές επιδράσεις στην ωορρηξία και την ποιότητα των γαμετών

Η επίδραση της θερμοκρασίας στην ωορρηξία και την αναπαραγωγή φαίνεται να είναι πιο αποφασιστική από ότι της φωτοπεριόδου. Σε είδη που ο χρόνος αναπαραγωγής έχει τροποποιηθεί με περιβαλλοντικούς χειρισμούς, η ωορρηξία μπορεί να συμβεί σε μήκη ημερών που ποικίλουν από 5Φ19Σ μέχρι 24Φ0Σ. Όμως το εύρος της θερμοκρασίας στο οποίο η βιώσιμη ωορρηξία είναι δυνατή είναι αρκετά περιορισμένο, ιδιαίτερα στη γλώσσα. Ένα κοινό χαρακτηριστικό σε όλα τα αποθέματα μεταβαλλόμενης φάσης αναπαραγωγής είναι η εκτεταμένη περίοδος ωορρηξίας και στα 2 φύλα, πολύ συχνά περισσότερη από δυλάσια διάρκεια από ότι σε φυσιολογικές συνθήκες. Αυτό εν μέρει οφείλεται στις ατομικές διαφορές στην αντίδραση σε περιβαλλοντικές αλλαγές, αλλά μπορεί ακόμα να οφείλεται ότι σε πολλές δοκιμές έχουν τα είδη διατηρηθεί σε συνεχείς μακριές μέρες κατά την διάρκεια της ωορρηξίας. Υπάρχουν μερικές ενδείξεις ότι η ωορρηξία περικόπτεται από την απότομη μείωση του μήκους της μέρας. Γενικά, τα αρσενικά είναι σε ώριμη κατάσταση για πολύ περισσότερο χρόνο από ότι τα θηλυκά, για παράδειγμα, 20 εβδομάδες σε σύγκριση με τις 7 για το λαυράκι. Αυτό δηλώνει ότι, αν και ο χρόνος της σπερματογένεσης μπορεί να τροποποιηθεί με φωτοπεριοδικούς χειρισμούς, είναι λιγότερο ακριβώς ελεγχόμενη από την ωογένεση.

Στην γλώσσα, η γονιμότητα και η ποιότητα των ωορρηξιακών αυγών φαίνεται να επηρεάζεται από μια αλληλεπίδραση μεταξύ της φωτοπερίόδου και της θερμοκρασίας αφού και τα 2 ουσιαστικά μειώνονται αν ώριμα θηλυκά υπόκεινται σε θερμοκρασίες πάνω από 10°C κατά την διάρκεια των χειμερινών φωτοπεριόδων. Αυτό επιβεβαιώθηκε από τον Ingram, που βρήκε ότι η ποιότητα των αυγών των συλληφθέντων αποθεμάτων που διατηρούνται συνεχώς στους 14 με 17 °C ήταν χαμηλή, αλλά βελτιώθηκε σημαντικά με περίοδο χαμηλών θερμοκρασιών (κάτω από 10°C) τον χειμώνα. Υπάρχουν ενδείξεις για πολλά είδη ότι κάποια εποχιακή κυκλική μεταβολή στην θερμοκρασία είναι σημαντική για την διατήρηση της καλής ποιότητας των γαμετών.

3.6.5. Ποιότητα φωτός

Αν και δεν υπάρχει αξιόπιστη δημοσιευμένη εργασία για την επίδραση της ποιότητας του φωτός (ένταση, ηλεκτρομαγνητικό φάσμα, πολικότητα, κ.α.) στην εποχιακή αναπαραγωγή των ψαριών, οι διαχειριστές των εκτρεφόμενων αποθεμάτων έχουν εμπειρικά εμπλέξει συστήματα που βελτιώνουν την δύναμη ελέγχου του φωτός. Αυτά διαφέρουν σε λεπτομέρειες για τα διάφορα είδη, αλλά γενικά φαίνεται ότι το φυσικό ημερήσιο φως είναι πιο αποτελεσματικό από το τεχνητή ακτινοβολία καθώς ο φθορίζων και ο πυρακτωμένος φωτισμός είναι ισοδύναμα αποτελεσματικά. Η ένταση του φωτισμού έχει προοδευτικά μειωθεί από τα πρώτα συστήματα που είχαν εισαχθεί, αλλά δεν υπάρχουν στοιχεία για τις επιδράσεις της έντασης, μερικώς μια υποψία ότι οι χαμηλές τιμές είναι πιο κοντά στην φυσική κατάσταση. Σε μερικές καλλιέργειες, τα εκτρεφόμενα αποθέματα σε διαφορετικές φωτοπεριόδους έχουν ανατραφεί σε παρακείμενες ακάλυπτες δεξαμενές με χαμηλό επίπεδο φωτισμού με λάμπες που βρίσκονται κάτω από το επίπεδο του νερού. Η διαρροή φωτός μεταξύ των δεξαμενών δεν φαίνεται να έχει κάποιο αποτέλεσμα, με τα ψάρια να ανταποκρίνονται μόνο σε φωτοπεριόδους μέγιστης έντασης. Τα περισσότερα συστήματα δεν εμπλέκουν βαθμιαίες αλλαγές αυγής/σούρουπου στην ένταση. Η σκοτεινή περίοδος δεν θα πρέπει να είναι με απόλυτη απουσία φωτός' η 'νυχτερινή αστροφεγγιά' είναι πιο αποτελεσματική στην επιτυχία ακριβή ελέγχου της ωρίμανσης. Για τα θαλασσινά ψάρια, οι αλλαγές μεταξύ περιόδων διαφορετικών διαρκειών του ημερήσιου μήκους δεν θα πρέπει να τελειώνουν απότομα αλλά με

προοδευτική αλλαγή 10-20 ημερών. Η ποιότητα και η ένταση του φωτισμού δεν φαίνεται να έχουν αποφασιστικό αποτέλεσμα στον χρόνο ωρίμανσης.

3.6.6. Ατομική διακύμανση της αντίδρασης

Όλες οι περιβαλλοντικές δοκιμές και οι έρευνες στο πεδίο των αλληλεπιδράσεων μεταξύ του περιβάλλοντος και της αναπαραγωγής στα ψάρια περιλαμβάνονται από την σημαντική ατομική διακύμανση της αντίδρασης σε μια συγκεκριμένη διέγερση. Αυτό απεικονίζεται στο dab στα νότια της Βόρειας θάλασσας όπου η παραγωγή αυγών γίνεται στην ίδια περιοχή από τον Ιανουάριο μέχρι τον Σεπτέμβριο, αν και η ακμή της ωορρηξίας του αποθέματος συμβαίνει τον Μάρτιο. Ομοίως, σε εμπορικά εκτρεφόμενα αποθέματα καλκανιού που υπόκεινται σε φωτοπεριοδική προώθηση του χρόνου ωορρηξίας, η αντίδραση των διαφόρων θηλυκών διαφέρει 3 μήνες ή περισσότερο. Είναι πιθανόν ότι τα άτομα είναι γενετικά προγραμματισμένα να αντιδρούν διαφορετικά σε ίδιες περιβαλλοντικές συνθήκες, καταλήγοντας σε μια ευρεία διάδοση του χρόνου ωορρηξίας η οποία μπορεί να εξασφαλίσει την επιβίωση του αποθέματος αυτά τα χρόνια που υπάρχει μια προσωρινή ανισότητα μεταξύ της ακμής της παραγωγής λαρβών και των κύριων εποχιακών ανθήσεων του ζωοπλαγκτού. Αυτό το χαρακτηριστικό έχει εξαχθεί από τους ιχθυοκαλλιεργητές που βρήκαν ότι, διατηρώντας 4 περιβαλλοντικά χειρισμένα εκτρεφόμενα αποθέματα με την ακμή των ωορρηξιακών χρόνων να γίνεται σε ένα διάστημα 3 μηνών για καθένα από αυτά, ώστε να μπορούν να παρέχουν καθ' όλο το έτος παροχές αυγών εξαιτίας της ποικίλης αντίδρασης των ατόμων του κάθε αποθέματος. Εκτεταμένες αναπαραγωγικοί περίοδοι ακόμα που προκλήθηκαν από μαζική ή τμηματική αναπαραγωγή. Αν και σε κάποια είδη, όπως τα σαλμονοειδή και η ρέγκα, παράγουν και ελευθερώνουν αβγά κάθε χρόνο την ίδια στιγμή ή σε μια σύντομη χρονική περίοδο, τα περισσότερα θαλασσινά ψάρια τείνουν να παράγουν και να ελευθερώνουν τα αβγά τους σε μικρότερες παρτίδες. Τροπικά και υποτροπικά ψάρια όπως ο τόνος και οι σαρδέλα παράγουν αβγά καθ' όλο σχεδόν το χρόνο, ενώ στις εύκρατες τα αβγά ελευθερώνονται σε αρκετές παρτίδες, σε μια περίοδο που σπάνια υπερβαίνει τις 6 με 8 εβδομάδες. Ο μπακαλιάρος και το καλκάνι είναι παραδείγματα αυτού του τύπου. Ακόμη και για την ρέγκα (όπου για τα άτομα η ετήσια απόθεση

αβγών είναι ξεχωριστό γεγονός) η διακύμανση του χρόνου ωορρηξίας των διαφόρων αποθεμάτων, όσο και των ατόμων μεσ' τα αποθέματα, παράγει μια ισοδύναμη μαζική ωορρηξία γι' αυτά τα είδη. Εποχιακή κατανομή της ωορρηξίας δημιουργεί μια συνεχή δειγματοληψία του περιβάλλοντος, αυξάνοντας έτσι την πιθανότητα ότι η αναλογία των ειδών θα συγχρονίσει την παραγωγή λαρβών με τις βέλτιστες τροφικές συνθήκες.

3.7. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Η καθιέρωση μιας αιτιολογικής σχέσης μεταξύ των περιβαλλοντικών και αναπαραγωγικών γεγονότων είναι αν όχι ακατόρθωτος, δύσκολος στόχος για την βιολογία των ιχθύων. Αν και υπό στενά ελεγχόμενες συνθήκες, είναι πιθανόν να χειρίζονται κάποιες πλευρές της αναπαραγωγής με την τροποποίηση μιας περιβαλλοντικής παραμέτρου σε απομόνωση, αυτό δεν είναι αναγκαία μια ακριβής εικόνα της ρύθμισης που γίνεται υπό φυσιολογικές συνθήκες. Ο κίνδυνος να εξαχθούν συμπεράσματα από αυτά τα πειράματα με τη μοναδική μεταβλητή για την κατάσταση που συμβαίνει στους ωκεανούς και τα ποτάμια έχει επισημανθεί από πολλούς συγγραφείς, αλλά εναλλακτικές προσεγγίσεις είναι δύσκολο να σχεδιαστούν. Στα περισσότερα ψάρια, η γοναδική ωρίμανση είναι μια σχετικά εκτεταμένη διαδικασία, ευαίσθητη σε μια αλληλουχία παραγόντων που λειτουργούν διεγερτικά και έχουν ποικίλες επιδράσεις εξαρτώμενες από την ισορροπία των παραγόντων κάθε φορά και την φυσιολογική κατάσταση του ζώου, συμπεριλαμβανομένης και της φάσης του ενδογενούς κύκλου. Αρκετοί επιστήμονες δίνουν έμφαση στις δυσκολίες που ανακύπτουν από προσπάθειες να επιβάλλουν μια καθορισμένη εξήγηση των γεγονότων που είναι πιθανά, όπου υπάρχει ένας βαθμός τυχαίας πορείας των αντιδράσεων των ψαριών. Αυτό οφείλεται μερικώς στο λάθος κατά την παρατήρηση και στην υπάρχουσα διακύμανση σε όλα τα πειράματα, ειδικότερα με ζωντανό υλικό. Εντούτοις, η κύρια αιτία είναι οι πολύπλοκες εσωτερικές και εξωτερικές διεγέρσεις που επηρεάζουν την αντίδραση και τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ αυτών και των ψαριών. Αυτές οι διεγέρσεις ποικίλουν από περίπλοκες σε προφανείς και μπορεί να είναι οι επικρατούσες, συνεργιστικές ή ανταγωνιστικές αλλά όλες μπορούν να μετρηθούν και να δείξουν ένα βαθμό

διακύμανσης ή ενόχλησης που δημιουργείται από το περιβάλλον και αυτό πρέπει να λαμβάνεται υπόψη όταν αναλύεται η αντίδραση των ψαριών στα σήματα. Άμεσες διεγέρσεις και μηχανισμοί ελέγχου μπορούν να λειτουργούν κατά έναν ιεραρχικό τρόπο με κάποιον να χρησιμοποιείται προνομιακά όταν η κατάλληλη διέγερση είναι παρούσα, ενώ απουσία αυτής άλλοι μηχανισμοί ασκούν ρυθμιστική δράση. Αυτός ο τύπος της αλληλεπίδρασης είναι δύσκολο να καθορισθεί, ειδικά σε πειραματικές έρευνες, καθώς παρουσία της προτιμώμενης διέγερσης, ο χειρισμός των δευτερευόντων διεγέρσεων, ή των δεκτών, μπορεί να μην έχει κάποια επίδραση.

Είναι επιβεβλημένο ότι οι μελλοντικές έρευνες να έχουν λιγότερη υπεραπλουστευτική άποψη για τις επιδράσεις περιβάλλοντος-ψαριών, αλλά αντ' αυτού να εξετάσουν την επίδραση των αλλαγών των μεταβλητών και να λάβουν υπόψη την φυσιολογική κατάσταση του ζώου και την πιθανή φάση του ενδογενούς κύκλου. Οι παρατηρήσεις δεν θα πρέπει να εστιάζονται σε απλό μοντέλο αιτίας-αποτελέσματος χωρίς την δημιουργία κάποιας δυνατότητας για ένα βαθμό τυχαίας πορείας σε αυτές. Είναι μη ρεαλιστικό να περιμένουμε ότι μπορούμε να καθιερώσουμε κάποιου είδους σχέσεων, αλλά είναι πιθανό να προσδιορίσουμε τα γενικά μοντέλα αλληλεπίδρασης που μπορεί να χρησιμοποιούνται προβλεπτικά ακόμη και όταν η κατανόηση τους είναι ελλιπής. Ωστόσο έχει αναμφίβολα καθορισθεί ότι η φωτοπερίοδος, η θερμοκρασία, η τροφική διαθεσιμότητα και μερικοί άλλοι περιβαλλοντικοί παράγοντες επηρεάζουν την αναπαραγωγή των ψαριών, αλλά δεν είναι δυνατό να κατασκευαστεί μια κατηγορηματική αναφορά ότι μια συγκεκριμένη διέγερση πάντα θα διεγείρει μια αντίστοιχη αντίδραση.

Έτσι σύμφωνα με τα παραπάνω η φωτοπερίοδος επηρεάζει την αναπαραγωγή των ψαριών τόσο την ανάπτυξη των γονάδων όσο και το χρόνο ωορρηξίας, αλλά δεν μπορούμε να περιγράψουμε ένα γενικό μοντέλο αντίδρασης των ψαριών καθώς εμπλέκονται κάθε φορά παράγοντες όπως η φυσιολογική κατάσταση του ζώου, ο ενδογενής ρυθμός και άλλοι. Γενικά, πάντως μπορεί να ειπωθεί ότι η φωτοπερίοδος παίζει τον κυρίαρχο ρόλο στην σεξουαλική ωρίμανση των ψαριών. Στην πλειοψηφία των ειδών των ψαριών της εύκρατης ζώνης οι φωτοπεριοδικές διεγέρσεις φαίνεται να έχουν μέγιστη σημασία στον έλεγχο των ρυθμών ανάπτυξης των γαμετών και των γονάδων. Η χρήση συμπιεσμένων και εκτεταμένων εποχιακών κύκλων φωτός, με καθεστώτα φωτός διαφορετικού μήκους φωτόφασης, παρέχει μια μέθοδο με την

οποία ο ερευνητής μπορεί να διεγείρει το εκτρεφόμενο απόθεμα ιχθύων να παράγει γαμέτες κάθε εποχή σχεδόν του χρόνου. Φωτοπεριοδικοί χειρισμοί αυτού του είδους πρόσφατα έχουν εμπορική εφαρμογή στην διέγερση παραγωγής αυγών και γόνου εκτός εποχής στην ιχθυοκαλλιεργητική βιομηχανία. Προς το παρόν αυτός ο τρόπος διαχείρισης των αποθεμάτων εκτελείται για πολύ λίγα εμπορικά σημαντικά είδη, αλλά αυτές οι τεχνικές περιβαλλοντικού χειρισμού φαίνεται ότι υπόσχονται πολλά για την χρήση τους σε άλλα είδη που ενδιαφέρουν την ιχθυοκαλλιεργητική βιομηχανία.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Jobling M., Environmental Biology of Fishes, pp.355, Chapman & Hall, London, 1995.
- Munro D. A., Scott P. A., Lam J. T., Reproductive Seasonality in Teleosts. Environmental Influences, pp.239, CRC Press, London, 1990.
- Scott P. A., Witthames R. P., Turner J. R., Canario M. V. A., Plasma concentrations of ovarian steroids in relation to oocyte final maturation and ovulation in female plaice sampled at sea, Journal of Fish Biology, 52, 128-145, London, 1998.
- Scott P. A., Liley R. N., Vermeirssen M. L., Urine of reproductively mature female rainbow trout, *Onchorhynchus mykiss* (Walbaum), contains a priming pheromone which enhances plasma levels of sex steroids and gonadotrophin II in males, Journal of Fish Biology, 44, 131-147, London, 1994.
- Kjesbu S. O., Kryvi H., Norberg B., Oocyte size and structure in relation to blood plasma steroid hormones in individually monitored, spawning Atlantic cod, Journal of Fish Biology, 49, 1197-1215, London, 1996.
- Χώτος Γ., Εργαστηριακές σημειώσεις Υδατοκαλλιεργειών Ιχθυών Γλυκών Υδάτων, Μεσολόγη, 1997.