

Plivaći mjehur i kontrola plovnosti kod riba

Kučina, Matea

Master's thesis / Diplomski rad

2020

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Split / Sveučilište u Splitu**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:226:586493>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-11-25**



Repository / Repozitorij:

[Repository of University Department of Marine Studies](#)



UNIVERSITY OF SPLIT



SVEUČILIŠTE U SPLITU
SVEUČILIŠNI ODJEL ZA STUDIJE MORA
PREDDIPLOMSKI STUDIJ MORSKO RIBARSTVO

Matea Kučina

**PLIVAĆI MJEHUR I KONTROLA PLOVNOSTI KOD
RIBA**

Završni rad

Split, rujan 2020.

SVEUČILIŠTE U SPLITU
SVEUČILIŠNI ODJEL ZA STUDIJE MORA
PREDDIPLOMSKI STUDIJ MORSKO RIBARSTVO

PLIVAĆI MJEHUR I KONTROLA PLOVNOSTI KOD
RIBA

Završni rad

Predmet: Ribarstvena biologija i ekologija

Mentor:

Izv. prof. dr. sc. Josipa Ferri

Student:

Matea Kučina

Split, rujan 2020.

Sveučilište u Splitu
Sveučilišni odjel za studije mora
Preddiplomski studij Morsko ribarstvo

Završni rad

PLIVAĆI MJEHUR I KONTROLA PLOVNOSTI KOD RIBA

Matea Kučina

Sažetak

U ovom radu analiziran je plivaći mjehur i kontrola plovnosti. Raspravljena je morfologija, anatomija plivaćeg mjehura te njegova uloga i važnost u životu riba. Nadalje je obrađena njegova hidrostatska uloga i načini kontrole plovnosti. Objasnjeno je stil života riba, mijenjanje dubine. Obrađena je i tema strategije uzgona za različite načine života, život na dnu i održavanje plovnosti u središnjem dijelu vodenog stupca. Na samom kraju rada opisana je metabolička aktivnost i učinak pojedinačnog koncentriranja, resorpcija plina, neuspjeh i kontrola povećanja plivaćeg mjehura.

(17 stranica, 6 slika, 4 literaturna navoda, izvorni jezik: hrvatski)

Ključne riječi: plivaći mjehur, kontrola plovnosti, hidrostatska uloga

Mentor: Izv. prof. dr. sc. Josipa Ferri

Ocjenjivači: 1. Doc. dr. sc. Marin Ordulj
2. Izv. prof. dr. sc. Vida Šimat
3. Izv. prof. dr. sc. Josipa Ferri

University of Split
Department of Marine Studies
Undergraduate study Marine Fisheries

BSc Thesis

SWIM BLADDER AND CONTROL OF BUOYANCY IN FISH

Matea Kučina

Abstract

In this thesis, the swim bladder and the buoyancy control are analyzed. The morphology and anatomy of the swim bladder, its role, and importance in fish life are discussed. Moreover, its hydrostatic role and buoyancy control method are addressed. The lifestyle of fish is explained, and its changes of the depth. A thematic strategy dealing with different life strategies, benthic life, and maintaining navigability in the middle water column was also covered. At the end of the paper, metabolic activity, and the effect of individual concentration, gas resorption, failure and control of swimming bladder inflation are described.

(17 pages, 6 figures, 4 references, original in: Croatian)

Keywords: swim bladder, buoyancy control, hydrostatic role

Supervisor: Josipa Ferri, PhD / Associate Professor

Reviewers:

1. Marin Ordulj, PhD / Assistant Professor
2. Vida Šimat, PhD / Assistant professor
3. Josipa Ferri, PhD / Associate Professor

SADRŽAJ

1. UVOD	1
2. RAZRADA TEME.....	3
2.1. Građa plivaćeg mjehura	3
2.1.1 Sekretorni i resorpcijski dio plivaćeg mjehura	4
2.1.2. Slojevi stijenke plivaćeg mjehura	5
2.2. Plovnost i kretanje	6
2.3. Gustoća i stil života	7
2.3.1. Ribe velike gustoće	7
2.3.2. Mijenjanje dubine	8
2.4. Metabolička aktivnost i pojedinačni koncentrirajući učinak	8
2.4.1. Utjecaj pojedinačnog koncentriranja	9
2.4.2 Protustrujna koncentracija.....	10
2.4.3. Resorpcija plina	12
2.4.4. Neuspjeh povećanja plivaćeg mjehura.....	12
2.4.5. Kontrola povećanja plivaćeg mjehura.....	13
3. ZAKLJUČAK	16
4. LITERATURA	17

1. UVOD

Riblji ili plivači mjehur je organ za ravnotežu, disanje, sluh i proizvodnju zvuka, a smješten je između probavnog sustava i bubrega (Slika 1). Potječe od neparnih dorzalnih izraslina prednjeg crijeva. Ribama je izuzetno koristan kao hidrostatski organ, pa tako smanjenjem mjehura riba tone prema dnu, a njegovim širenjem podiže se prema gornjim, plićim slojevima vode (Harden Jones, 1957). Preciznije, stiskanjem prednjeg dijela mjehura pomoću mišića, spušta se prednji dio ribe, a stiskanjem stražnjeg dijela mjehura, spušta se repni dio. U normalnim uvjetima dizanje i spuštanje u vertikalnoj vodenoj masi odvija se postepeno bez štete za ribu, no ako se riba naglo izvuče na površinu, pogotovo iz velikih dubina gdje je tlak velik, isto može biti pogubno za organizam. Prilagođavanjem obujma plina u plivačem mjehuru riba može plivati na određenoj dubini uz vrlo malu potrošnju mišićne snage, a samim time štedi dragocjenu energiju (Harden Jones, 1957).

Građa plivačkog mjehura povezuje se s razvojem pluća, pa tako kod nekih koštunjača mjehur može funkcionirati kao pluća, a takve ribe žive u močvarama i bazenima gdje je koncentracija ugljičnog dioksida velika, a kisika ima malo. Plivači mjehur nije u potpunosti modificiran kao pluća, ali može pohraniti kisik u razdoblje njegove nestašice i time ima funkciju skladišta kisika (Harden Jones, 1957).

Nadalje, plivači mjehur može djelovati i kao organ osjeta odnosno poslužiti za proizvodnju zvuka koja je vrlo raširena među ribama. Riba za proizvodnju zvuka koristi plin plivačkog mjehura, i to stiskanjem mišića oko mjehura koji je podijeljen na dvije ili tri komorice. Prolaskom plina iz jedne komorice u drugu preko pregrada proizvodi se zvuk (Harden Jones, 1957).

Hrskavičnjače i veći dio koštunjača nemaju plivači mjehur, ali je on naročito dobro razvijen kod riba s velikom specifičnom težinom (teškom skeletnom građom), te je veći kod slatkovodnih nego morskih koštunjača. Može biti podijeljen u dva ili tri dijela, koja su međusobno povezana (Helfman i sur., 2009).

Velik broj koštunjača posjeduje zrakovod ili pneumatski kanal (*ductus pneumaticus*), preko kojeg je plivači mjehur povezan s jednjakom. Tako se ribe s plivačim mjehurom, ovisno posjeduju li pneumatski kanal dijele na dvije skupine *Physostomi* (fizostome, zrakovodice) i *Physoclisty* (fizoklisti, bezzrakovodice). Kod fizostoma embrionalna veza s crijevima može ostati prisutna kao pneumatski kanal, koristi se za prijenos zraka koji se može ispuštati u vodu ili gutanje vode po površini i njen prijenos u plivači mjehur. Kod koštunjača ta veza je u potpunosti izgubljena u ranoj fazi razvoja (Helfman i sur., 2009).



Slika 1. Plivaći mjehur odvojen iz tijela ribe (izvor: https://hr.wikipedia.org/wiki/Riblji_mjehur).

2. RAZRADA TEME

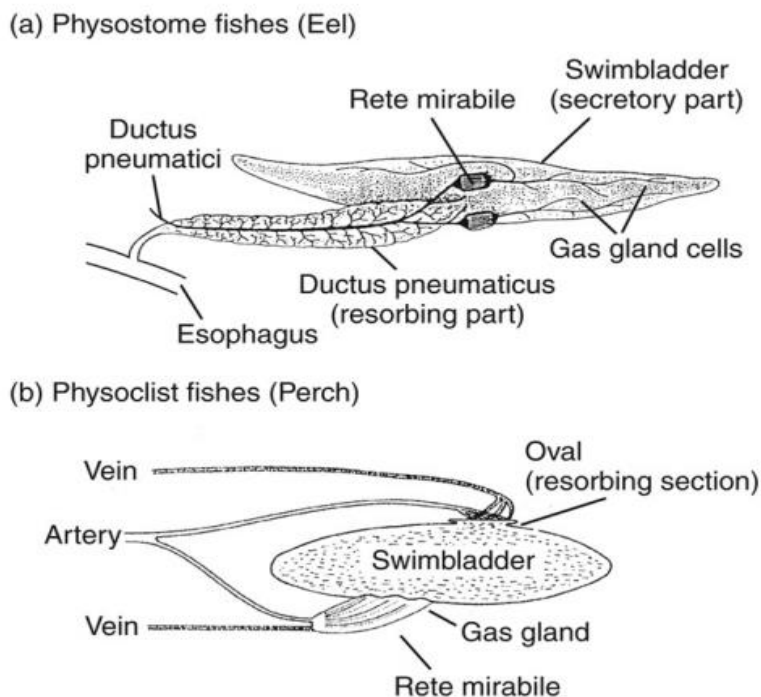
2.1. Građa plivaćeg mjehura

Plivaći mjehur nastaje kao leđna izbočina jednjaka. Proteže se između probavila i bubrega duž cijele leđne strane trbušne šupljine. Ispunjen je plinom i bogat krvnim žilama (Helfman i sur., 2009).

Plivaći mjehur i jednjak kod zrakovodica ostaju povezani pomoću zrakovoda te se taj kanal otvara u ždrijelo, a kroz njega se mjehur puni zrakom. Ako mjehur nije povezan s jednjakom, kao kod bezzrakovodica, onda one ne gutaju zrak, jer imaju plinsku žlijezdu koja iz krvi preuzima plinove kojima puni mjehur (HDBI, 2008).

Stijenka plivaćeg mjehura ima kapilarna razgranjenja ili čudesnu mrežicu *rete mirabile*, u kojima krv teče u suprotnom smjeru od smjera u arterijama i venama. Kod nekih zrakovodica čudesne mrežice su posebno građene i tvore tzv. crveno tijelo. Crvena tijela mogu osloboditi iz krvi kisik, dušik i ugljični dioksid, te ih provesti u šupljinu plivaćeg mjehura. U čudesnoj mrežici se tako događa jedinstvena pojava, oslobađanje kisika iz oksihemoglobina. Plinove u plivaćem mjehuru čine 83% dušik, 15% kisik i 21% ugljični dioksid (HDBI, 2008).

Struktura plivaćeg mjehura jedne fizostome, vrste *Anquilla anquilla* je prikazana na Slici 2a. Kod jegulje zrakovod predstavlja resorpcijski dio plivaćeg mjehura. Struktura plivaćeg mjehura jedne fizokliste, vrste *Perca fluviatilis* je prikazana na Slici 2b. Čudesna mrežica ove vrste je u prisnom dodiru s plinskom žlijezdom. Oval predstavlja resorpcijski dio mjehura.



Slika 2. Položaj mjehura kod bezzrakovodica i zrakovodica: a) fizostome-zrakovodice (*esophagus*-jednjak, *swim bladder*-plivaći mjehur, *secretory part*-sekretorni dio, *gas gland cells*-stanice plinske žlijezde, *ductus pneumaticus*-pneumatski kanal), b) fizokliste-bezzrakovodice (*vein*-vena, *artery*-arterija, *gas gland*-plinska žlijezda, *oval*-oval, resorpcijski dio) (izvor: Pelster, 2011).

2.1.1 Sekretorni i resorpcijski dio plivaćeg mjehura

Strukturna raznolikost u općoj morfologiji plivaćeg mjehura je izuzetna. Dvije fiziološke pojave povezane s funkcijom plivanja i održavanja plovnosti: izlučivanje i resorpcija plina, ne nastaju na istom mjestu (Pelster, 2011).

Stoga svaki plivaći mjehur mora imati sekretorni dio i resorpcijski dio koji privremeno može biti odvojen od sekretornog dijela. Na primjer kod Cypridae plivaći mjehur sastoji se od dvije komore, dijela s debelom stijenkom u kojoj se taloži plin i dijela s tankom stijenkom u kojoj se plin resorbira. Kod jegulja kao fizostoma pneumatski kanal predstavlja resorpcijski dio plivaćeg mjehura. Sfinkterom je odvojen od sekretornog dijela plivaćeg mjehura, a otvaranje prednjeg dijela funkcionalno je zatvoreno (Slika 2a), što znači da jegulja ne može gutati zrak na površini da bi ispunila plivaći mjehur (Pelster, 2011). Kod drugih riba poseban dio

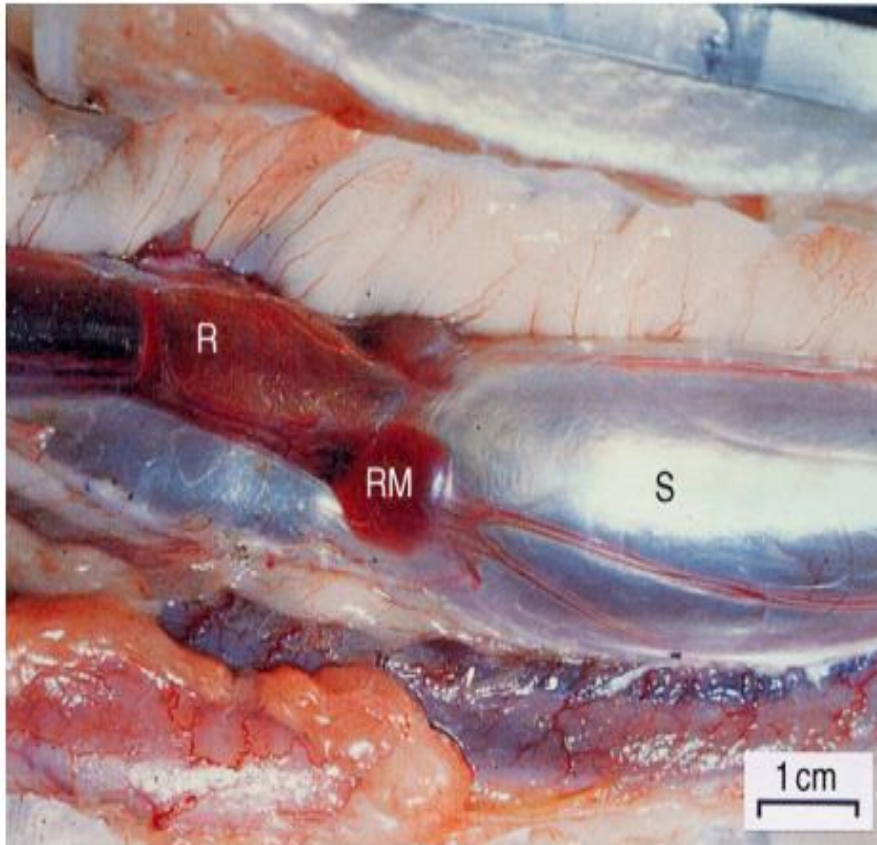
resorpcijskog dijela plivaćeg mjehura, oval (Slika 2b) može se zatvoriti mišićnom aktivnošću (Pelster, 2011).

Arterijska opskrba prolazno se odvaja od cirkulacijskog sustava tvoreći arterijske kapilare, te teče paralelno s venskim kapilarama koje se vraćaju iz epitela plivaćeg mjehura. Taj sustav se zove *rete mirabile* (Slika 3), a opskrba krvlju resorpcijskog dijela plivaćeg mjehura je odvojena i zaobilazi *rete mirabile* (Pelster, 2011).

2.1.2. Slojevi stijenke plivaćeg mjehura

Stijenka sekretornog dijela plivaćeg mjehura sastoji se od više slojeva tankog tkiva, unutarnjeg epitela plivaćeg mjehura, sluznica *muscularis*, *submucosa* i *tunica externa* (Pelster, 2011). *Tunica externa* predstavlja gustu kapsulu vezivnog tkiva. *Submucosa* je obično impregnirana gvaninskim kristalima ili može sadržavati slojevite lipidne membrane, što čini stijenku plivaćeg mjehura relativno nepropusnom za plinove kako bi se smanjio difuzijski gubitak plinova izvan sekretornog dijela. Uglavnom se sastoji od glatkih mišićnih stanica koje kontrakcijom prenose plin iz sekretornog dijela u resorpcijski dio (Pelster, 2011).

Resorpcijski dio plivaćeg mjehura sastoji se od tankih membranskih struktura s velikom mrežom krvnih žila (Slika 3). Za izlučivanje plina u plivaći mjehur važne su takozvane stanice plinske žlijezde u epitelu plivaćeg mjehura. Plinske žlijezde čine stanice specijalizirane za proizvodnju kiselih metabolita (Pelster, 2011).



Slika 3. Plivaći mjehur europske jegulje sa sekretornim odjeljkom (S) i pneumatskim kanalom modificiranim u resorpcijski dio (R). Dvije *rete mirabile* (RM) nalaze se pored mišića sfinktera koji razdvaja sekretorni i resorpcijski dio. *Ductus pneumaticus* je funkcionalno zatvoren tako da jegulja ne može gutati zrak na vodenoj površini kako bi napunila plivaći mjehur (izvor: Pelster, 2011).

2.2. Plovnost i kretanje

Posjetitelji akvarija mogu primijetiti da neke ribe mogu ostati gotovo nepomične u vodi, dok druge potonu čim prestanu plivati. Ove prve moraju biti vrlo blizu gustoći vode u kojoj žive, a ove druge su očito gušće od vode u kojoj žive (Pelster, 2011). Neke ribe ne prilagođavaju plovnost i gušće su od slatkovodne i morske vode. Mnoge imaju plivaći mjehur ispunjen plinovima, a neke akumuliraju spojeve niske gustoće, dovoljno velike da odgovaraju gustoći vode.

Kako riba pliva njen plivaći mjehur komprimiran je hidrostatskim tlakom. Da bi zadržale plovnost kada plivaju dublje moraju izlučivati plin u plivaći mjehur, a tijekom uspona moraju apsorbirati plin ili ga izbaciti iz plivaćeg mjehura (Pelster, 2011).

Izlučivanje plina u plivaći mjehur zahtjeva aktivnost stanica plinske žlijezde koje zakiseljuju krv i uzrokuju smanjenje njene sposobnosti prenošenja plina. Smanjenje kapaciteta za prenošenje plina je povezano s posebnim svojstvima hemoglobina, tako da se njihova sklonost za kisikom vidljivo smanjuje u prisutnosti kiseline (Pelster, 2011).

Rootovim efektom, važnim korakom u ovom procesu izlučivanja plina, povećava se parcijalni tlak plina. Funkcionalni plivaći mjehur zahtijevao je tako razvoj nekoliko neovisnih značajki koje su bile sjedinjene kako bi se omogućilo izlučivanje plinova pod velikim pritiscima, kao što je dubina od nekoliko tisuća metara (Pelster, 2011).

2.3. Gustoća i stil života

2.3.1. Ribe velike gustoće

Ribe koje veći dio vremena provode odmarajući na dnu obično nemaju prilagodbe plovnosti, a i gušće su od vode u kojoj žive. Za takve vrste negativna plovnost može biti povoljna na dva načina: stvaraju se sile trenja između ribe i dna koje sprečavaju pomicanje ribe vodenim strujama te se sprečava bilo koje podizanje zbog vode koja teče preko konveksne dorzalne površine riba (Pelster, 2011). Takve vrste su Selachians kao što su npr. *Scyliorhinus* i *Raja*, te listovi Pleuronectiformes koji imaju gustoću oko 1075 kg/m^3 (Pelster, 2011). S druge strane, i ribama koje stalno plivaju također nedostaju prilagodbe uzgona, a i gušće su od vode u kojoj žive Selachians. Velika većina Teleostei ima plivaći mjehur (Pelster, 2011).

U većini slučajeva plivaći mjehur zauzima oko 7% (slatkovodne koštunjače) ili 5% (morske koštunjače) volumena tijela, što ribi daje gustoću vrlo blisku vodi u kojoj živi. Međutim, kod nekih koštunjača koje žive na dnu, plivaći mjehur je smanjen, ali ne i eliminiran. Na primjer, neke vrste glavoča koje naseljavaju morske kamene bazene imaju plivaći mjehur koji zauzima samo 1-2% tjelesnog volumena i gušći su od vode. Ostali primjeri uključuju soma koji živi na dnu poput dvodihalice *Clarias* s malim plivaćim mjehurom od kojeg se stvara zanemariv doprinos uzgonu, ali ipak ostvaruju vrijednu funkciju

kao dio Weberovog aparata, što pojačava oštrinu sluha kod njih i ostalih pravih koštunjača Ostarophysi (Pelster, 2011).

2.3.2. Mijenjanje dubine

Ovisnost o plivaćem mjehuru u kontekstu plovnosti uzrokuje porast problema za vrste koje koriste značajan raspon dubina. Stijenka plivaćeg mjehura je fleksibilna, tako da se plivaći mjehur smanjuje kako se riba pomiče na veće dubine, gdje je tlak veći. Kad se riba vraća na manje dubine mjehur se ponovno širi (Pelster, 2011).

U većini slučajeva promjene volumena mijenjaju se prema Boyleovom zakonu. Tlak se povećava za oko 1 atm na svakih 10 metara. Dakle, spuštanjem s površine na 10 metara prepolovljuje se obujam plivaćeg mjehura, spuštanjem na 90 metara (tlak 10 atm) smanjuje se plivaći mjehur na 1/10 površinskog volumena.

Da bi promijenila dubinu na kojoj ima neutralnu plovnost, riba mora dodavati plin u plivaći mjehur ili ga uklanjati iz mjehura. Neke koštunjače, npr. losos i šaran imaju otvorenu vezu između plivaćeg mjehura i crijeva. To im omogućuje ispuštanje plina i prilagodbu na manje dubine, ali naravno ne mogu progutati zrak kako bi se prilagodili većoj dubini, osim kad se nalaze na površini. Naprednije koštunjače, npr. bakalar imaju zatvoren plivaći mjehur i mogu mijenjati količinu plina u samom mjehuru samo izlučivanjem plina iz krvi ili njegovom resorpcijom u krv. Ti procesi se obično odvijaju kroz specijalizirane dijelove plivaćeg mjehura, koji su prethodno spomenuti, a koji su bogati krvnim žilama (Pelster, 2011).

Iz navedenog se može zaključiti da su ribe različite, odnosno da imaju različite prilagodbe na plovnost (Pelster, 2011), pa navedeno traži dodatna ispitivanja prednosti različitih strategija uzgona prilikom različitih načina života.

2.4. Metabolička aktivnost i pojedinačni koncentrirajući učinak

Izlučivanje plina je difuzijski proces iako izraz "izlučivanje plina" sugerira da su za ispunjenje plinom potrebni sekretorni događaji poput egzocitoze i kretanja plinova koji su ovisni o ATP-u.

Plin se prenosi u lumen plivaćeg mjehura samo pasivnom difuzijom duž djelomičnog gradijenta tlaka plina. Visoki parcijalni tlak plina potreban za utvrđivanje gradijenta difuzije između krvi i lumena plivaćeg mjehura uspostavljen je s dva mehanizma: smanjenjem efektivne provodnosti plina u krvi i naknadnom protustrujnom koncentracijom plinova u protustrujnom sustavu *rete mirabile* (Pelster, 2011).

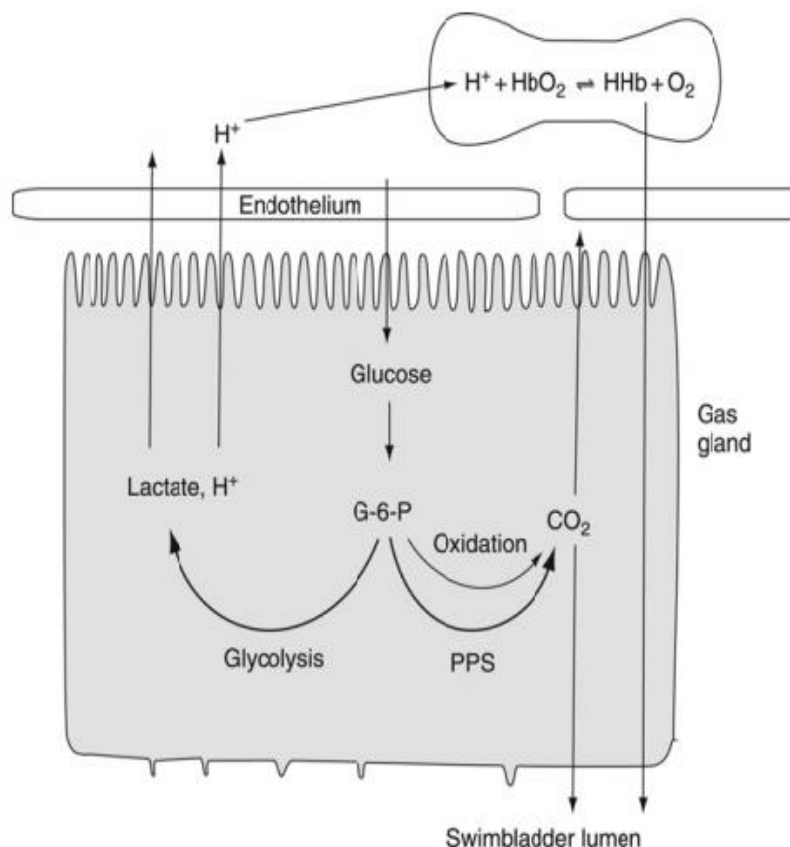
2.4.1. Utjecaj pojedinačnog koncentriranja

Smanjenje djelotvornog kapaciteta plinova u krvi postiže se metaboličkom aktivnošću epitelnih stanica plinske žlijezde. Iako je plivači mjehur obično izložen visokom PO_2 (plinska analiza arterijske krvi), stanice plinske žlijezde stvaraju kisele metabolite anaerobno i ispuštaju ih u krv. Glukoza u krvi je pritom glavno gorivo, a unutarne zalihe glikogena nemaju veliku važnost. Pokazalo se da tkivo plinske žlijezde raznih vrsta riba *in vitro* i *in vivo* stvara velike količine laktata, čak i kod hiperbaričnog tlaka kisika (Pelster, 2011).

Kvantitativna analiza metabolizma laktata i glukoze u aktivnom plivaćem mjehuru europske jegulje otkrila je da se oko 70-80% glukoze iz krvi pretvara u laktat. Niska gustoća mitohondrija i relativno niska aktivnost enzima ciklusa limunske kiseline i respiratornog lanca sugeriraju da je aerobni metabolizam glukoze od manjeg značaja (Pelster, 2011).

Usporedba metabolizma glukoze i izmjena O_2 i CO_2 u plivaćem mjehuru europske jegulje također sugerira da samo 1% glukoze uklonjene iz krvi oksidira. Unatoč tome, stanice plinske žlijezde stvaraju značajne količine CO_2 , no najveći dio ovog CO_2 nastaje dekarboksilacijom glukoze u pentozno fosfatni put (Pelster, 2011). Sažetak metaboličkih putova uključenih u metabolizam glukoze, temeljen na rezultatima dobivenim od europskih i američkih jegulja (Slika 4).

Krajnji proizvodi metabolizma glukoze su mliječna kiselina i CO_2 , a oba se oslobađaju u krvi. Zbog stvaranja značajnih količina CO_2 u stanicama plinskih žlijezda očekuje se da PCO_2 u tim stanicama premaši PCO_2 vrijednosti u krvi, a također i u lumenu plivaćeg mjehura. Stoga CO_2 lako difundira, snižavajući pH u krvi, ali i u lumen plivaćeg mjehura puneći plivači mjehur s CO_2 (Pelster, 2011).



Slika 4. Prisutni koncept metabolizma glukoze u tkivu plinske žlijezde. Glukoza se uzima iz krvi i uglavnom se pretvara u laktat, unatoč činjenici da je tkivo plinske žlijezde djelomično izloženo visokom tlaku kisika. Mali dio glukoze pretvoren je u CO_2 u pentozno fosfatnom putu. Samo vrlo mali dio glukoze oksidira aerobnim metabolizmom. CO_2 proizveden u stanici difundira niz gradijent parcijalnog tlaka u lumen plivaćeg mjehura, kao i u krv, gdje pridonosi zakiseljavanju krvi. Protoni se izlučuju u krv, zakiseljuju eritrocite i na taj način smanjuju nosivost hemoglobina. Oslobađa se kisik s hemoglobina i difundira niz gradijent parcijalnog tlaka u lumen plivaćeg mjehura. Laktat se ispušta u krv i doprinosi učinku ispiranja (*gas gland*-plinske žlijezde, *oxidation*-oksidacija, *glycolysis*-glikoza, *lactate*-laktat, *glucose*-glukoza, *endothelium*-endotel, *swim bladder lumen*-lumen plivaćeg mjehura) (izvor: Pelster, 2011).

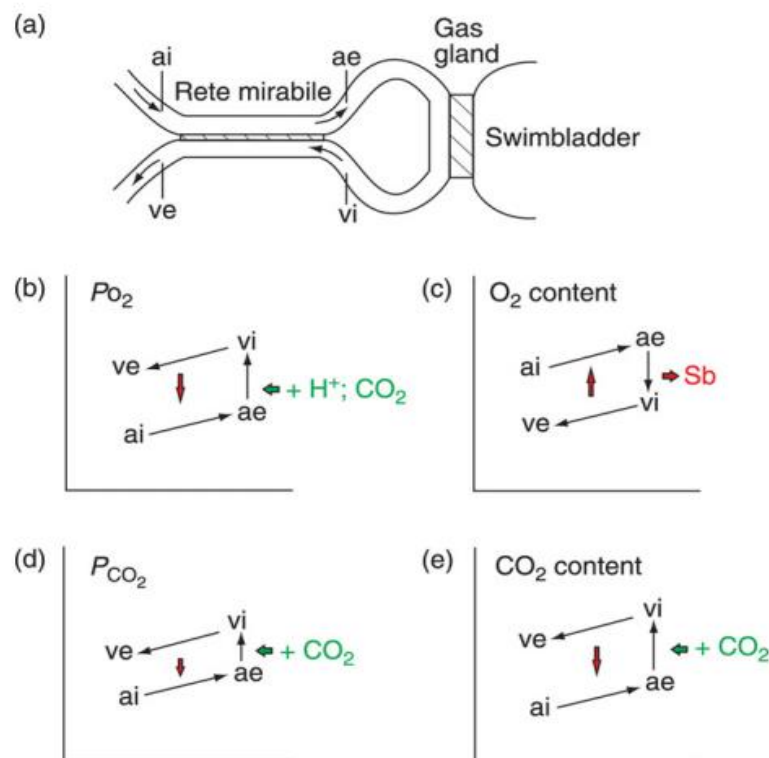
2.4.2 Protustrujna koncentracija

Protustrujni sustav karakterizira vrlo blizak kontakt arterijskih krvnih žila s venskim žilama. U plivaćem mjehuru, u *rete mirabile*, arterijske kapilare okružene su s nekoliko

venskih kapilara i obratno. Difuzijska udaljenost između venskih i arterijskih žila je mala, a duljina i broj žila unutar *rete mirabile* određuju ukupnu površinu kontakta (Pelster, 2011).

Parcijalni tlak plina u venskoj krvi vraćajući se iz tkiva u srce je veći nego u arterijskoj krvi koja teče u tkivo. Molekule plina će difundirati natrag iz venskih žila na arterijsku stranu, što uzrokuje povećanje parcijalnog tlaka plina na arterijskoj strani *rete mirabile* i smanjenje djelomičnog tlaka na venskoj strani. U plivačem mjehuru s aktivnim stanicama plinske žlijezde koje izlučuju kiselinu, dolazi do zakiseljavanja u krvi, uzrokujući znatno povećanje PO_2 u krvi (Pelster, 2011).

Prema tome, kisik će difundirati u plivači mjehur, ali PO_2 u venskoj krvi se vraća u ostatak *rete mirabile* i dalje će biti veći nego u arterijskoj krvi. Molekule kisika će difundirati nazad duž parcijalnog gradijenta tlaka od venskih do arterijskih kapilara *rete mirabile*, uzrokujući porast PO_2 . Tako je kisik koncentriran u plivačem mjehuru na kraju *rete mirabile* povratnom difuzijom i protustrujnom koncentracijom (Pelster, 2011). Slika 5 ilustrira učinak protona, oslobađanje CO_2 i koncentraciju CO_2 , PO_2 i PCO_2 u kapilarama plivačkog mjehura.



Slika 5. Shematski prikaz plivačkog mjehura s tkivom plinske žlijezde i *rete mirabile*, izlučivanje protona i oslobađanje CO_2 . Stanice žlijezde zakiseljuju krv, što rezultira uključivanjem Rootovog efekta i porastom PO_2 (b) u krvi. Difuzija kisika u plivači mjehur smanjuje udio kisika u krvotoku plivačkog mjehura. Zbog povišenog PO_2 u krvi, vraćajući se u

rete mirabile, kisik se difuzijom vraća natrag u arterijsku stranu i koncentriran je u protustrujnom sustavu (c). Ispuštanje CO₂ iz plinske žlijezde i zakiseljavanje krvi zbog oslobađanja protona povećava PCO₂ (d). U krvi u kombinaciji s povećanjem koncentracije CO₂ (e). Zbog povišenog PCO₂ u krvi koja se vraća u *rete mirabile*, ostatak CO₂ difundira natrag u arterijsku stranu i koncentriran je u protustrujnom sustavu (izvor: Pelster, 2011).

2.4.3. Resorpcija plina

Za smanjenje ukupnog volumena plina u plivačem mjehuru tijekom uspona, plin se mora prenijeti iz sekretornog dijela plivačkog mjehura do resorpcijskog ili ovalnog dijela.

U resorpcijskom ili ovalnom dijelu plivačkog mjehura plinovi se resorbiraju u krv difuzijom, duž parcijalnog gradijenta tlaka. Ukupni parcijalni tlak plina u arterijskoj krvi nakon prolaska kroz škrge je blizu ambijenta tj. ispod ili blizu jedne atmosfere, stoga je parcijalni tlak plina veći u plivačem mjehuru nego u krvi. U ovalnom ili resorpcijskom dijelu plivačkog mjehura plinovi difundiraju u bogato vaskularizirane epitele koji pokrivaju ovaj dio mjehura i u krv. Kad krv koja sadrži ove resorbirane plinove uđe u škrge, plinovi difundiraju u okolnu vodu (Pelster, 2011).

Međutim, različita topljivost plina rezultira različitim stopama uklanjanja, a to se ne odnosi samo na istjecanje plinova kroz zid plivačkog mjehura, također se odnosi na resorpciju plinova u krv. Kao rezultat toga, uglavnom topljiviji plinovi CO₂, a donekle i O₂, brže se resorbiraju, ostavljajući iza sebe manje topivih internih plinova. Stoga CO₂ stvara do oko 20-30% novonastalog plina, ali pod uvjetima stabilnog stanja, ne doprinosi više od 1-2% plivačem mjehuru europske jegulje (Pelster, 2011).

2.4.4. Neuspjeh povećanja plivačkog mjehura

Neuspjeh u napuhavanju plivačkog mjehura može imati ozbiljan utjecaj. Kod mnogih vrsta, tijekom ranog razvoja postoji kratak vremenski okvir dostupan za povećanje plivačkog mjehura. Ako se početno punjenje ne dogodi unutar ovog perioda, atrofijom pneumatskog kanala, plivačkog mjehura ili daljnjom diferencijacijom prednjeg dijela više nije moguće povećanje plivačkog mjehura (Pelster, 2011).

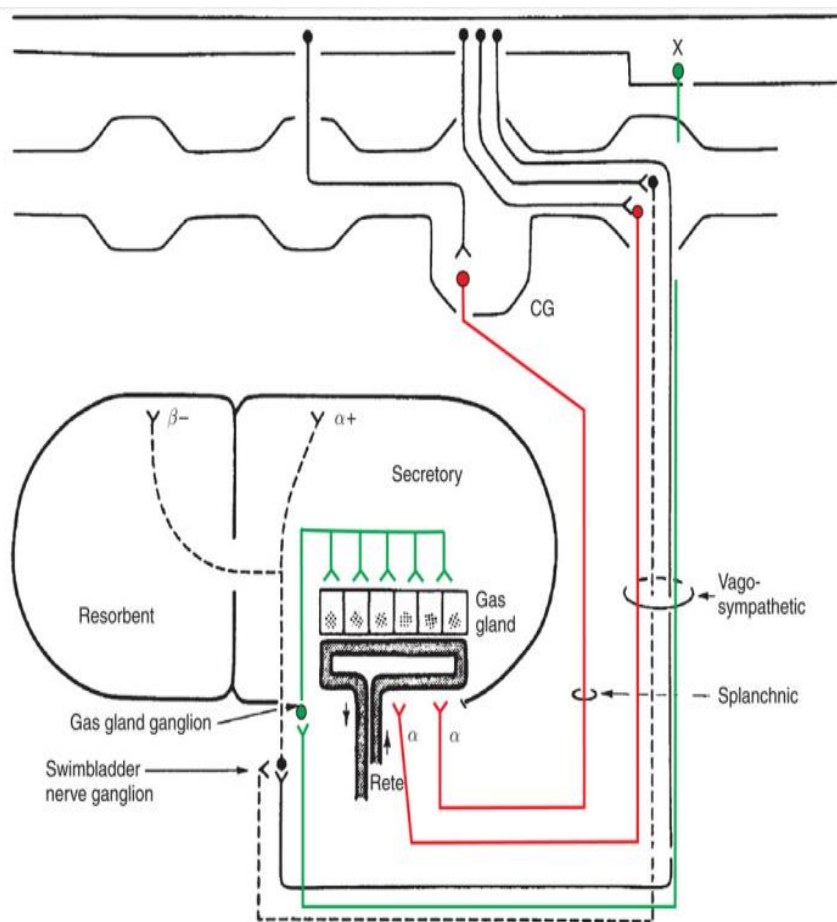
U uzgoju ribe, neispravni plivači mjehur predstavlja ozbiljan problem jer smanjuje stopu rasta i povećava smrtnost. Manjak povećanja plivaćeg mjehura često je povezan s deformacijom kralježnice i održivost ličinki je smanjena. Može postojati nekoliko razloga nepovećanja plivaćeg mjehura. U uzgoju ribe tanko ulje ili lipidni film na vodenoj površini podrijetlom iz hrane koja sadrži lipid, ne može dopustiti pravilnu površinsku aktivnost ličinki, što je potrebno za prvo punjenje plivaćeg mjehura kod nekih vrsta. Bakterijske infekcije ili genetsko oštećenje također može biti odgovorno za neuspjeh napuhavanja plivaćeg mjehura. Drugi mogući razlog mogla bi biti prehrana. Na primjer, povećanje razine hormona Triiodothyronina kod ženki prugastog lubina *Morone saxatilis*, neposredno prije mrijesta, potiče povećanje plivaćeg mjehura i stopu preživljavanja potomstva (Pelster, 2011).

2.4.5. Kontrola povećanja plivaćeg mjehura

S fleksibilnom stijenkom plivaćeg mjehura status neutralne plovnosti može se održati samo ako se može zadržati konstanta usprkos promjenjivom hidrostatskom tlaku (Pelster, 2011). To znači da se za vrijeme spuštanja mora odlagati plin, a za vrijeme uspona plin se mora resorbirati.

U skladu s tim potreban je sofisticirani upravljački sustav za podešavanje volumena plivaćeg mjehura u stvarni položaj i aktivnost plivanja ribe u vodenom stupcu. Kao što je već spomenuto, dva su parametra ključna za prilagodbu taloženja plinova, metabolička aktivnost stanica plinske žlijezde i protok krvi kroz plivači mjehur (Pelster, 2011).

Karakteristike razmjene unutar *rete mirabile* i vezanje kisika za hemoglobin ključni su za izlučivanje plina. Ti parametri se ne mogu izmijeniti lako ili brzo, stoga se ne mogu promijeniti u kratkom roku. Pored toga, proces resorpcije plina mora se regulirati putem kontroliranja stanica glatkih mišića koje čuvaju vezu između sekretornog i resorpcijskog dijela plivaćeg mjehura i na taj način može se kontrolirati prijenos plina iz jednog dijela plivaćeg mjehura u drugi. Kod odraslih riba tkivo plivaćeg mjehura autonomno se inervira (Pelster, 2011). Vagatomija ili kolinergički blokatori negativno utječu na taloženje plinova. U drugu ruku, kolinergička stimulacija povećava stvaranje laktata u stanicama plinske žlijezde, što bi pojačalo zakiseljavanje krvi. Adrenergijski učinci na stanice plinske žlijezde su pretpostavljeni, ali adrenergijski živci nisu dokazani u blizini stanica plinske žlijezde (Slika 6).



Slika 6. Shematski prikaz koji sažima trenutno znanje o inervaciji plivaćeg mjehura za plivaći mjehur riba usnača koji se najvjerojatnije može prenijeti na druge vrste poput plivaćeg mjehura jegulje (*resorbent*-resorpcijski, *gas gland ganglion*-ganglion plinske žlijezde, *swim bladder nerve ganglion*- ganglion živca plivaćeg mjehura, *secretory*-sekretorni, *gas gland*-plinska žlijezda, *vagosympathetic*-vagosimpatičan, *splanchnic*-crijevni) (izvor: Pelster, 2011).

2.4.6. Funkcija plivaćeg mjehura tijekom vertikalnih migracija

Poznato je da neke pelagične ribe poput vrsta porodice Myctophidae vrše svakodnevne vertikalne migracije, hrane se u gornjim slojevima vode, a noću se vraćaju u dubine kako bi izbjegle predatore. Nedavna istraživanja otkrila su da europske jegulje tijekom migracija zbog mrijesta s europske obale u Sargaško more izvođe i vertikalne migracije. Na dubini od 200 metara jegulje su izložene hidrostatskom tlaku od 21 atm, dok se na 800 metara tlak povećava na 81 atm. Prema tome na dubini od 800 metara volumen plivaćeg mjehura bit će smanjen na

oko 25% volumena uspostavljenog neutralnom plovnosti na 200 metara. Svakodnevne vertikalne migracije zahtijevaju uklanjanje plina za vrijeme migracija prema gore i početak izlučivanja plina tijekom migracija prema dolje. Za početak izlučivanja plina potrebna je dovoljna opskrba glukozom, a isto tako opskrba glukozom bitna je za proizvodnju CO₂ i kisika potrebnog za punjenje plivaćeg mjehura. Teorijska analiza stanja europske jegulje otkrila je da u razdoblju 5-6 mjeseci bez unosa hrane raspoložive zalihe glukoze neće biti dovoljne za svakodnevno punjenje plivaćeg mjehura. Kisik potreban za punjenje plivaćeg mjehura premašio bi mirovanje ili čak aktivnu potrošnju kisika. U skladu s tim može se očekivati da su jegulje u gornjim slojevima vode blizu neutralne plovnosti, a tijekom migracije u veće dubine javlja se negativna plovnost. Negativna plovnost mora se nadoknaditi plivanjem i to povećava ukupnu potrebu za energijom (Pelster, 2011).

3. ZAKLJUČAK

Plivaći mjehur je hidrostatski organ, organ za disanje i ravnotežu. Također može djelovati kao organ osjeta ili organ za proizvodnju zvuka. Ima ulogu u vertikalnoj migraciji. Neke ribe vrše svakodnevne migracije, hrane se u gornjim slojevima vode, te se vraćaju u dubinu kako bi izbjegle predatore. Pomoću njega riba se podiže ili spušta u vodenom stupcu, može plivati na određenoj dubini uz vrlo malu potrošnju energije. Hrskavičnjače i veći dio koštunjača nemaju plivajući mjehur za razliku od riba s velikom specifičnom težinom. Postoji strukturalna raznolikost između plivaćih mjehura, ali neke značajke mogu biti iste. Svaki plivaći mjehur mora imati sekretorni dio i resorpcijski dio, koji povremeno može biti odvojen od sekretornog dijela. Plivaći mjehur, komora ispunjena zrakom je izvrstan mehanizam za smanjenje gustoće ribe bez dodavanja težine. Da bi riba zadržala plovnost kad pliva u dubinu mora izlučivati plin u plivaći mjehur, slično tijekom uspona mora apsorbirati plin ili ga izbaciti iz plivaćeg mjehura.

4. LITERATURA

- Harden Jones FR. 1957. The swimbladder. U: Margaret E. Brown (ur.), The psychology of fishes, Volume II. Academic press, New york, str. 305-311.
- Helfman GS, Facey ED, Bowen BW, Collette BB. 2009. Form, function and ontogeny. U: Helfman G, Douglas FE (ur.), The diversity of Fishes: Biology, Evolution and Ecology, Second edition. Wiley-Blackwell, UK, str. 68-70.
- Hrvatsko društvo za biološka istraživanja, HDBI 2008. Dostupno sa: http://www.ribehrvatske.com/demo/index.php?option=com_content&view=article&id=394&Itemid=54, pristupljeno: travanj, 2020.
- Pelster B. 2011. Buoyancy, locomotion and movement in fishes. U: Farrell (ur.), Encyclopedia of fish psychology: From genom to enviroment. Academic press, San Diego, str. 517-534.
- Pelster B. 2011. Swimbladder Function and Buoyancy Control in Fishes. Reference Module in Life Sciences. doi:10.1016/b978-0-12-809633-8.03063-6