

FISKENES SEKUNDÆRE CIRKULATIONSSYSTEM

I Naturens Verden fra 1992 nr. 1, s. 15 rejste Jens Peter Lomholt og John Fleng Steffensen spørgsmålet om hvorvidt fisk er i besiddelse af et lymfekarsystem som det vi kender fra pattedyrene. De beskrev specielle træk ved cirkulationssystemet hos den indiske glasmalle, *Kryptopterus bichirrhis*. Hos denne art viste de at der fra visse arterier udspringer fine små kar der danner deres egne arterier, og som løber parallelt med de arterier hvorfra de opstår. Disse kar danner desuden deres eget kapillære netværk samt cirkulation af venøst (af-iltet) blod. Passende nok har

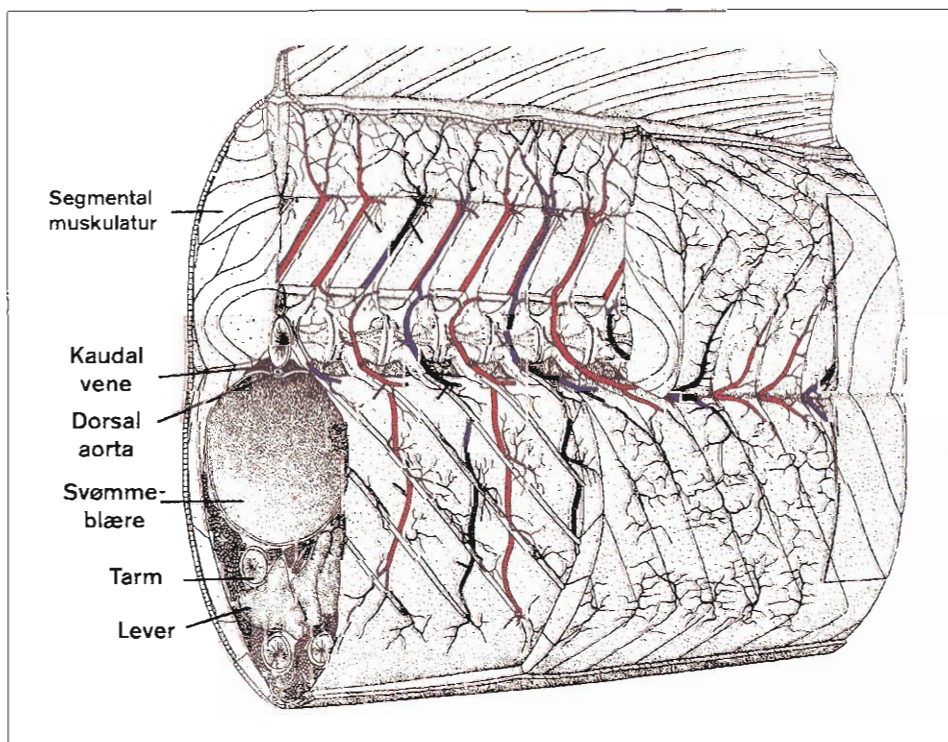
af Peter Vilhelm Skov &
John Fleng Steffensen

dette karsystem fået betegnelsen "det sekundære cirkulationssystem", medens hovedcirkulationen betegnes det primære cirkulationssystem.

Indtil videre er tilstedeværelsen af et sådant cirkulationssystem (blodkredsløb) påvist i et mindre antal fiskearter. Omkring forrige århundredeskifte forelå der allerede nogle observationer af

systemet, men på grund af karrenes fine struktur og de dengang tekniske begrænsninger var det vanskeligt at drage nogle konklusioner. Da resultaterne samtidig passede dårligt ind i datidens biologiske verdensbillede, lå det sekundære cirkulationssystem hos fisk udforsket hen indtil begyndelsen af 1980'erne.

Siden da er der sket en del på dette felt. Vi har nu en relativt solid viden om dette specialiserede cirkulationssystem, omend der er mange spørgsmål der stadig står ubesvarede hen. Samtidig med den øgede viden om det sekundære cirkulationssystem er der opnået generel enighed om at benfisk ikke har et lymfekarsystem, men at det sandsynligvis er det sekundære cirkulationssystem der varetager lymfekarsystemets funktion. Denne artikel handler om hvad der i dag vides om dette cirkulationssystemets struktur og fysiologi.

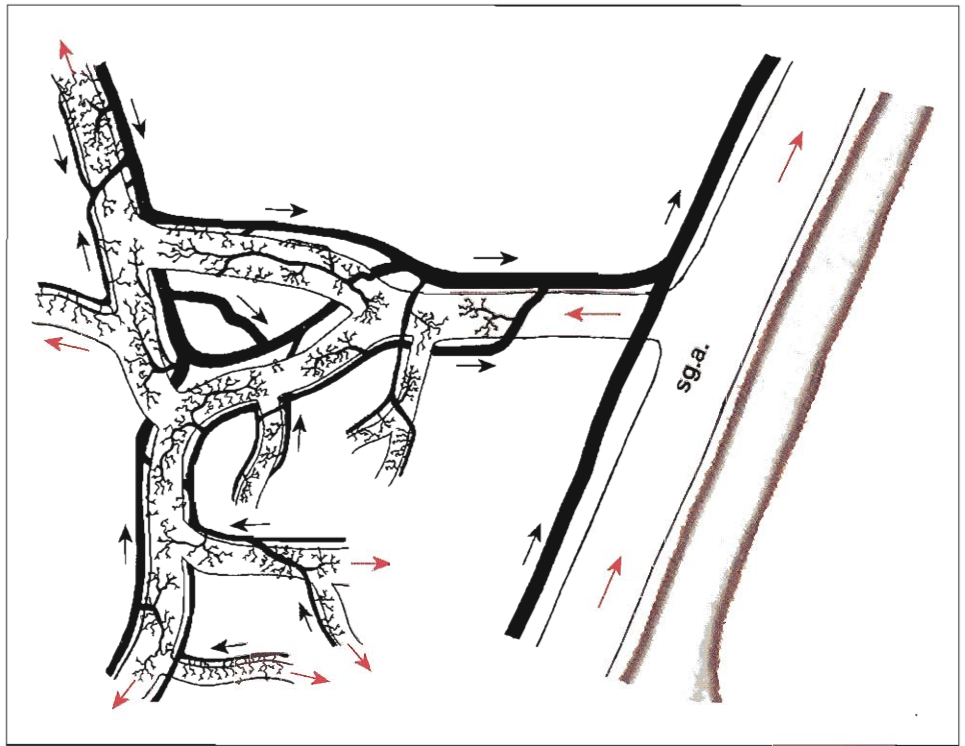


1. Udsnit af aborre der viser typisk arrangement af segmentale arterier (sg.a.), vener (sg.v.) og muskulatur hos benfisk. Kropsmuskulaturen ligger som sidestillede, W-formede segmenter hvilket tydeligt ses i det område hvor huden er fjernet. Segmentalarterier opstår fra hvert andet segment, med dorsale (D.), ventrale (V.) og laterale (L.) kar. (Modificeret fra Pollack 1957)

Langt størstedelen af den generelle viden om cirkulationssystemet har vi fra kendskab til pattedyrenes karsystem. Fiskenes cirkulationssystem adskiller sig dog på flere punkter fra de landlevende dyrs: deres hjerte er kun forsynet med et enkelt "udløb", i modsætning til det man ser hos dyr der indånder luft. Her er hjertet delt, således at lunger og kroppen forsynes adskilt og under forskelligt tryk. Hos fisk pumpes alt blodet fra hjertet gennem gællerne hvor det iltet og affaldsstoffer udskilles, inden det på den anden side af gællerne føres ud i kroppen (fig. 1). Dette sker *via* fiskens største arterie, den dorsale aorta, der ligger lige under ryghvirvlerne i hele fiskens længde. Herfra opstår blodforsyningen til hovedregionen, og et antal mindre arterier der forsyner brystfinner og de indre organer. Fiskenes kropsmuskulatur er opbygget som segmenter, som regel med ét segment pr. ryghvirvel. Hvert andet segment har sin egen blodforsyning fra den dorsale aorta. Disse blodårer kaldes derfor segmental-arterier. De løber mod ryggen (dorsalt), bugen (ventralt) eller mod siderne (lateralt) (fig. 1).

DET SEKUNDÆRE CIRKULATIONSSYSTEM

Det sekundære cirkulationssystem bliver forsynet gennem utallige små kar der opstår vinkelret fra arterierne i det primære cirkulationssystem. Disse forbindelser fra arterie til arterie kaldes *inter-arterielle anastomoser* der er små, tragtformede kar med en diameter mellem 14-20 μm der hurtigt snævrer ind til omtrent 10 μm . Disse kar kan

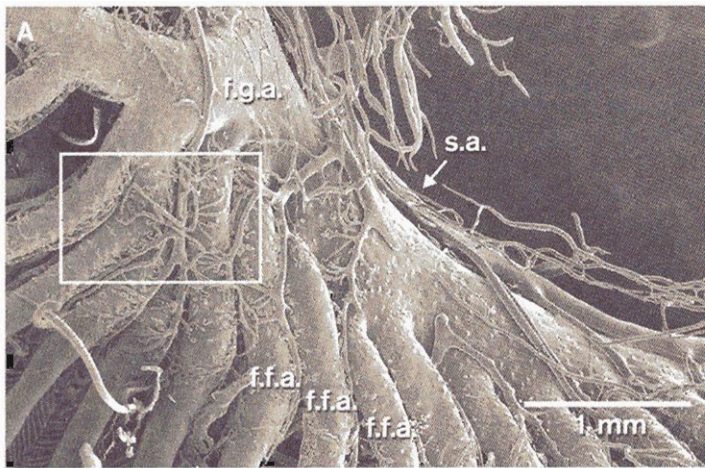


2. Skematisk illustration af det sekundære cirkulationssystem (fyldte kar) omkring forgreningerne fra en segmental-arterie (åbne kar). Pilene illustrerer det modsatte flow af de sekundære arterier der først ensrettes i det sekundære kar parallelt med hovedsegmental-arterien (sg.a.) langs neuralbuen (fig. 1). (P.V. Skov)

herefter følge et mere eller mindre snørklet forløb, førend de fusionerer med naboliggende anastomoser, hvorved de danner større, sekundære arterier (fig. 2). Segmental-arterierne forgrener sig gentagne gange jo længere de bliver. Der kan opstå anastomoser med hovedstammen, men disse opstår dog som regel i højere grad fra alle de individuelle forgreninger. Det er bemærkelsesværdigt at de anastomoser der opstår fra andre grene end hovedarterien, giver ophav til sekundære arterier; disse løber tilbage mod den sekundære arterie som løber parallelt med den primære segmentalarterie (fig. 2). Her fusionerer tilløbende sekundære arterier for at danne én stor sekundær arterie der løber mod fiskens overflade hvor

der dannes net af kapillære blodkar. Herfra drænes blodet til sekundære vener der løber tilbage til én sekundær vene under den dorsale aorta, eller til en af de fire sekundære vener der er at finde lige under huden langs fiskens sider, ryg og bug. Disse tømmer ind i det primære cirkulationssystem ved fiskens halerod gennem kaudal hjertet og ved fiskens lever-vene. Desuden opstår interarterielle anastomoser fra et antal arterier i hovedregionen. Disse forsyner sandsynligvis kapillærnettet i hovedregionen, medens anastomoser der opstår fra de fraførende gællearterier, danner sekundære kar (fig. 3A & B) der forsyner kapillærnet i fiskens mundhule.

Ser man nærmere på finstrukturen af de interarterielle anastomoser, viser

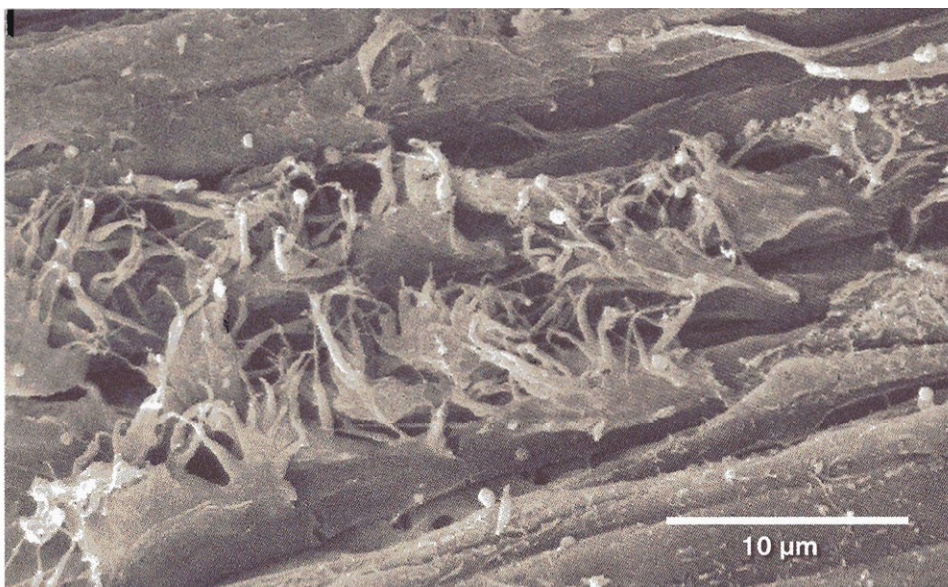


3. A: skanning-elektronmikroskopi af karafstøbning fra den fraførende gallebue-arterie (f.g.a.) og filament-arterierne (f.f.a.) hos kuglefisken *Tragulichthys jaculiferus* (fig. 6C). Overalt ses anastomoser der giver ophav til sekundære arterier (s.a.); de fusionerer til én stor, sekundær arterie der løber mod loftet af mundhulen. B: detailbillede fra det indrammede område i A. (P.V. Skov)

det sig at hver enkelt anastomose er omringet af specialiserede celler der bærer et utal af fine små udposninger. De er ca. 1 µm brede og 5-10 µm lange, disse kaldes også mikrovilli (fig. 4). Disse stikker vinkelret ind i den pri-

mære arterie og menes at have en filterende funktion, idet de udelukker langt størstedelen af de røde blodlegemer fra at komme ind i den sekundære cirkulation. Blodceller i dette system udgør derfor kun 1-2%, i modsætning

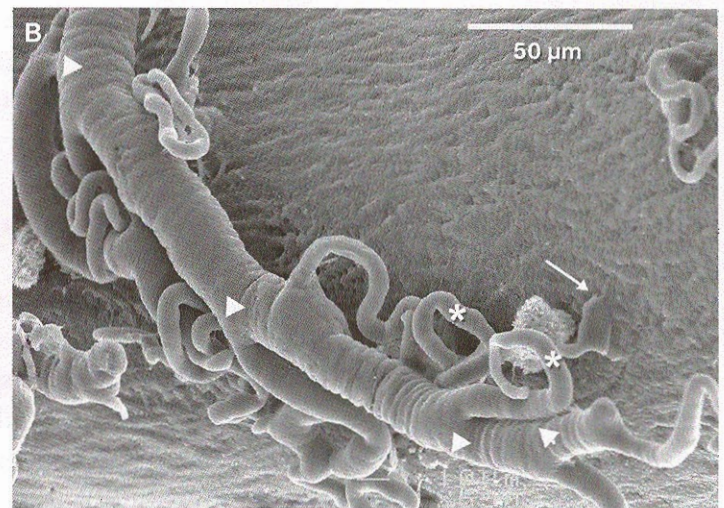
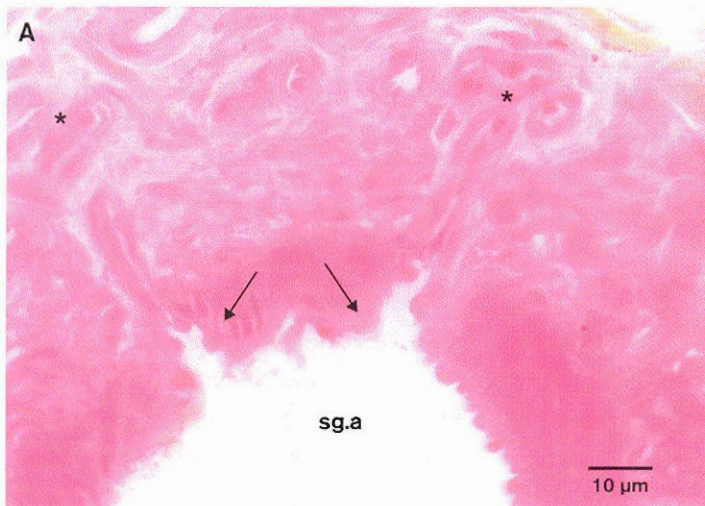
til i den primære cirkulation hvor røde blodlegemer udgør 20-30% af blodvolumenet. Fra snit og afstøbninger af blodkar ses det endvidere at både anastomoser og sekundære arterier er omkranset af glat muskulatur (fig. 5A & B). Dette tyder på at systemet har en selvregulerende kapacitet.



4. Skanning-elektronmikroskopi af indersiden af dehydreret segmentalarterie fra ålen, *Anguilla reinhardtii*. Mikrovilli omkranser alle anastomoseåbninger hvorfra de projicerer ind mod centrum af blodkarret. I denne position er de medvirkende til at forhindre størstedelen af de røde blodlegemer i at passere ind i det sekundære cirkulationssystem. (P.V. Skov)

VOLUMEN OG GENNEMSTRØMNING

Volumenet af det sekundære cirkulationssystem er kun blevet bestemt for to fiskearter: atlantehavstorsk og regnbueørred. For at bestemme blodvolumen i dyr og mennesker indsprøjtes et sporstof, og ud fra hvor meget dette sporstof fortyndes kan man beregne de såkaldte distributionsvolumen. Forsøg med indsprøjtning af radioaktivt mærkede røde blodlegemer, har vist at opblandingen i fisks primære cirkulationssystem sker inden for få minutter. Dette sker pga. systemets serieforbundne struktur. Som følge af at der er så lavt



5. A: lysmikroskopi af et 4µm tykt tværsnit af en segmental-arterie fra ålen *Anguilla reinhardtii*. Hele anastomosen ligger inden i selve karvæggen (pile). Længere ude bemærkes den "vortex" der hyppigt ses fra karafstøbninger, og som kendetegner anastomosernes snørklede struktur (*). Bemærk den glatte muskulatur (mørkere lys rød) omkring både segmental-arterien og anastomoserne. B: tilstedeværelsen af muskulatur afsløres ligeledes fra karafstøbninger, her fra aborrefisken *Lates calcarifer* hvor aftryk af ringmuskulatur ses gentagne gange langs sekundære kar (pilehoveder). (P.V. Skov).

et antal røde blodlegemer i den sekundære cirkulation, ved vi at distributionsvolumenet udelukkende er udtryk for volumen af den primære cirkulation. Bruger man derimod et andet sporstof, som ikke er begrænset til den primære cirkulation, kan man beregne ikke bare volumen af den primære cirkulation, men også det totale volumen, og dermed altså også volumen af det sekundære cirkulationssystem. Hvis der tages løbende prøver, kan man foretage beregninger af fordelingsdynamikken der kan give oplysninger om hvor hurtigt sporstoffet kommer ud i det sekundære cirkulationssystem. For torsken fandt vi at volumen af det sekundære cirkulationssystem var 1,7 ml pr. 100 g kropsvægt, mod et volumen på 3,4 ml pr. 100 g kropsvægt for det primære cirkulationssystem. Blodforsyningen til det sekundære cirkulationssystem var 0,3 ml pr. min. pr. kg, svarende til at dette system modtager ca.

3% af hjertets pumpekapacitet. Tilsvarende beregninger for regnbueørred viste et noget højere volumen, nemlig 4,8 ml pr. 100 g, medens systemet kun modtog 0,3% af hjertets kapacitet.

FYLOGENI

Traditionelt opdeles fisk i to klasser: bruskfisk (hajer, rokker og havmus) og benfisk. Benfisk underinddeles atter i de strålefinnede (*Actinopterygii*) og de kvastfinnede (*Sarcopterygii*) fisk. Der har ikke tidligere været foretaget gennemgribende undersøgelser af hvilke fiskeklasser der er i besiddelse af et sekundært cirkulationssystem. Et antal undersøgelser har fokuseret på de kar i fiskenes gæller der betegnes næringskar. Det har tidligere været antaget af disse tilhører det sekundære cirkulationssystem. De forefindes hos alle fiskearter hvorfor tilstedeværelsen af et

sekundært cirkulationssystem ligeledes blev antaget at være til stede hos alle fiskearter.

Glasmallen har kun meget få farvekorn i huden; derfor er det sekundære cirkulationssystem synligt i en levende fisk. Hos langt de fleste fiskearter er dette ikke tilfældet, og tilstedeværelsen af et sekundært cirkulationssystem må derfor påvises ved afstøbninger af blodkarsystemet (fig. 3). Ved sådanne undersøgelser aflives fisken, og der indsættes et tyndt kateter i ventral-aorta der er blodkarret mellem hjertet og gællerne. Herefter skylles fiskens cirkulationssystem igennem med fysiologisk saltvand for at rense alt blodet ud, og to-komponent akryl indsprøjtes ganske langsomt, indtil karsystemet er fyldt. Akrylen hærder i løbet af nogle timer, og fisken bades herefter i en kraftig basisk opløsning. I løbet af nogle dage er alt omkringliggende væv ætset bort. Herefter har man en tredid-

mensionel afstøbning af karsystemet der kan undersøges med lys- eller elektronmikroskopi.

Denne procedure er foretaget på 19 forskellige fiskearter, heriblandt rokker, hajer, lungefisk, stør og et antal forskellige benfisk (fig. 6). Mikroskopiske undersøgelser af disse afstøbninger viste flere interessante ting. Der er ikke noget der tyder på at bruskfiskene og de kvastfannede fisk er i besiddelse af et sekundært cirkulationssystem. Alt peger på at dette specialiserede cirkulationssystem kun er til stede hos de strålefinnede fisk. Disse har alle et sekundært cirkulationssystem der udspringer fra de fraførende gællearterier, men disse kar kun ringe forbindelse har med næringskarrene i gællerne. I kuglefisken giver de ophav til store sekundære arterier der løber langs den fraførende gællearterie, der igen giver ophav til kapillærnet i mundhulen. Disse resultater viser klart at næringskarrene ikke tilhører det sekundære cirkulationssystem. Tilstedeværelsen af disse kar kan derfor ikke tolkes som et sekundært cirkulationssystem.

Undersøgelserne viste at hos de strålefinnede fisk udspringer det sekundære cirkulationssystem fra et stort antal forskellige primære arterier, bl.a. flere forskellige arterier i hovedregionen. Der er en vis artsvariation mht. fra hvilke kar disse åbninger udspringer, og en høj variation mht. hvor mange åbninger der udspringer pr. arealenhed karvæg. Ser man på antallet af interarterielle anastomoser på segmentalarterierne, er der hos meget aktive arter, f.eks. trevally (fig. 6A), mange med op til 1.000 anastomoser pr. mm² karvæg. Hos mindre aktive arter, som kuglefisk (fig. 6C) og bentunger (fig. 6G), er der en meget lav investering med ingen eller få anastomoser på hele segmental-

arterien. Dette kan muligvis bruges til at give os et fingerpeg om dette systems fysiologiske betydning.

FYSIOLOGISK FUNKTION

Som tidligere nævnt er der bred enighed om at benfisk ikke besidder et traditionelt lymfekarsystem, men at det er det sekundære cirkulationssystem der muligvis varetager denne funktion. Denne er bl.a. er at dræne plasmaproteiner og væske, der er sivet ud af blodbanen, tilbage i cirkulationssystemet. Hovedårsagen til at der er blevet sat spørgsmålstegn ved eksistensen af et lymfekarsystem hos fisk er sandsynligvis fordi det er meget vanskeligt at lave en beskrivelse af et system der som her ender blindt. Derfor har tidligere studier af fisks lymfekar gentagne gange beskrevet dele af hvad vi nu ved er komponenter af det sekundære cirkulationssystem som hørende til lymfesystemet. Andre studier har beskrevet lymfekar i mave- og tarmsystemet hvorfra vi nu med sikkerhed kan sige at der ikke findes sekundære kar.

Det er klart at vi er ivrige for at finde en funktion til dette specialiserede karsystem, men som altid må vi være forsigtige med at drage konklusioner der ikke er videnskabeligt begrundede. Udover anatomiske uoverensstemmelser, er der flere ting der taler imod at det sekundære cirkulationssystem skulle have funktion som lymfesystem. For det første er det besynderligt at nogle fiskeklasser har et sekundært cirkulationssystem, medens andre ikke har. For det andet er der en bemærkelsesværdig variation hos de forskellige arter. Hvis systemet har funktion som et lymfesystem, burde der ikke være den

store variation i hvor vigtigt systemet er. Fra et andet aspekt af lymfekarrens funktion – nemlig optagelsen af fedtstoffer fra fordøjelsen rejser sig et nyt spørgsmål. Hvorfor er der ikke nogle sekundære kar at finde i forbindelse med mave- og tarmregionen? I pattedyr optages omkring 80% af fordøjede fedtstoffer igennem tarmens lymfekarsystem og resten gennem blodbanen. Hvis fisk ikke har et sekundært cirkulationssystem i maveregionen, og heller ikke besidder et lymfekarsystem, hvordan optages fedtstoffer så? Udelukkende gennem blodbanen? Måske, men hvordan opsamles så væske og proteiner der har forladt mave-tarmsystemets blodbaner?

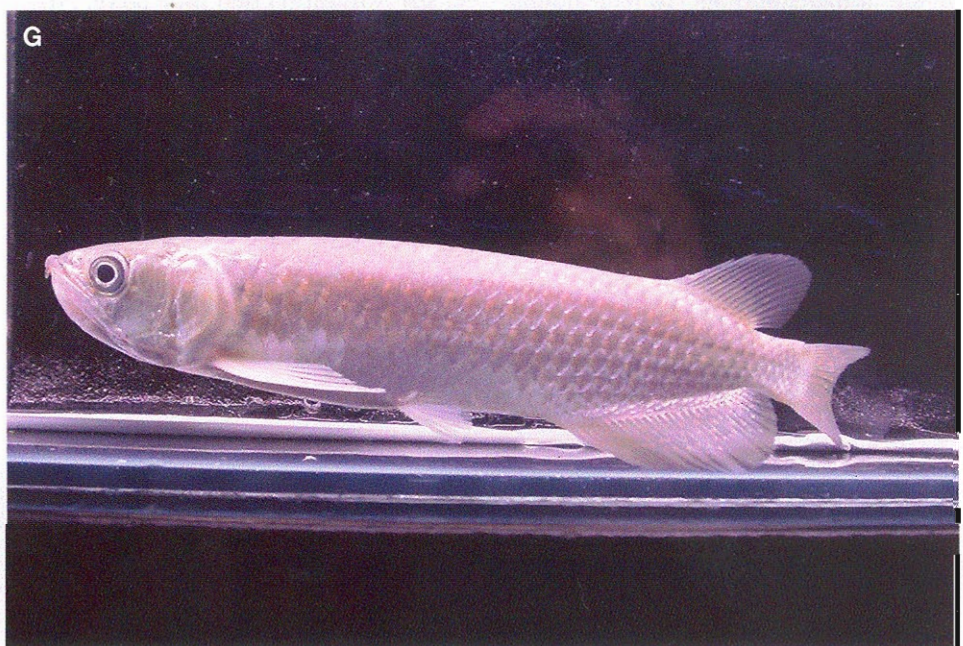
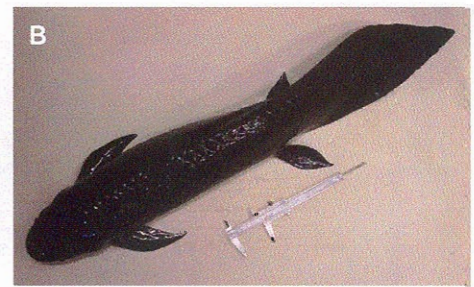
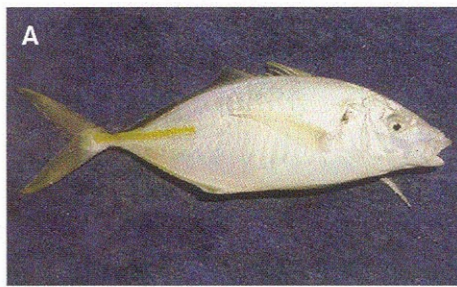
Som Lomholt og Steffensen beskrev, forsyner det sekundære cirkulationssystem finnerne i den indiske glasmalle hvor det giver ophav til kapillærnet mellem finnestrålerne. Et tilsvarende mønster, hvor det sekundære cirkulationssystem giver ophav til et kapillærnet der forsyner finnerne og huden, er beskrevet for flere andre arter. På dette grundlag er andre mulige fysiologiske funktioner blevet foreslået.

Blodprøver fra det sekundære cirkulationssystem viser at andelen af hvide blodlegemer her er en del højere end i den primære cirkulation. Hvis fisks slimlag beskadiges, koloniserer bakterier den blottede hud hvorved der dannes sår og infektion. Den fysiologiske reaktion på dette er en øget blodgennemstrømning til det pågældende område. Efterfølgende stiger gennemtrængeligheden af kapillærnet hvorved de hvide blodlegemer trænger ud i vævet og bekæmper infektionen. Da det sekundære kapillærnet forsyner fiskenes udvendige overflader, er det nærliggende at tro at det



sekundære system spiller en rolle i denne reaktion.

En anden funktion kan være at det sekundære system er involveret i udvekslingsprocesser med det omgivende miljø, f.eks. optagelse af ilt over huden. Selv om dette hudånddræt er vigtigt for mange fiskearter, er det ikke overvejende sandsynligt at det sekundære cirkulationssystem bidrager væsentligt til dette. Systemet har meget få røde blodlegemer, hvorfor transport til andre organer end huden er udelukket. Mere nærliggende er det at tro at det sekundære cirkulationssystem bidrager til bortskaffelse af affaldsstoffer. Når fisk forbruger ilt dannes kuldioxid der transporteres i de røde blodlegemer. Her omdannes kuldioxid til bikarbonat der kan udskilles til blodplasmaet af de røde blodlegemer. I venerne i det sekundære cirkulationssystem er bikarbonat-koncentrationen væsentligt lavere end i den primære cirkulation. Eftersom det sekundære cirkulationssystem opstår fra det primære, er det rimeligt at forklare dette med at der er sket en udveksling i det sekundære kapillærnet. Dette billede passer godt med vore observationer: fisk der kan opretholde høje svømmehastigheder over lang tid har den største investering i anastomoser pr. arealenhed karvæg. Dette tyder på en højere gennemstrømningshastighed i det sekundære cirkulationssystem, og derved mulighed for højere udskillelse af affaldsstoffer. Én ting er dog sikkert – jo flere informationer vi samler om dette system, jo mere tyder på at systemet spiller en stor rolle i fiskens fysiologi. Hvorvidt systemet kan have andre funktioner end dem der er nævnt her, vides endnu ikke, men kan bestemt ikke udelukkes.



6. Et udpluk af de fiskearter der blev anvendt til fylogenetisk sammenligning. A: trevally, *Pseudocaranx dentex*. B: australsk lungefisk, *Neoceratodus forsteri*. C: kuglefisk, *Trugulichthys jaculiferus*. D: epaulettehaj, *Hemiscyllium ocellatum*. E: stør, *Acipenser gueldenstaedtii*. F: rokke, *Dasyatis kuhlii*. G: bentunge, *Scleropages leichardtii*. (A-D & F-G: P.V. Skov, E: J.F. Steffensen)