

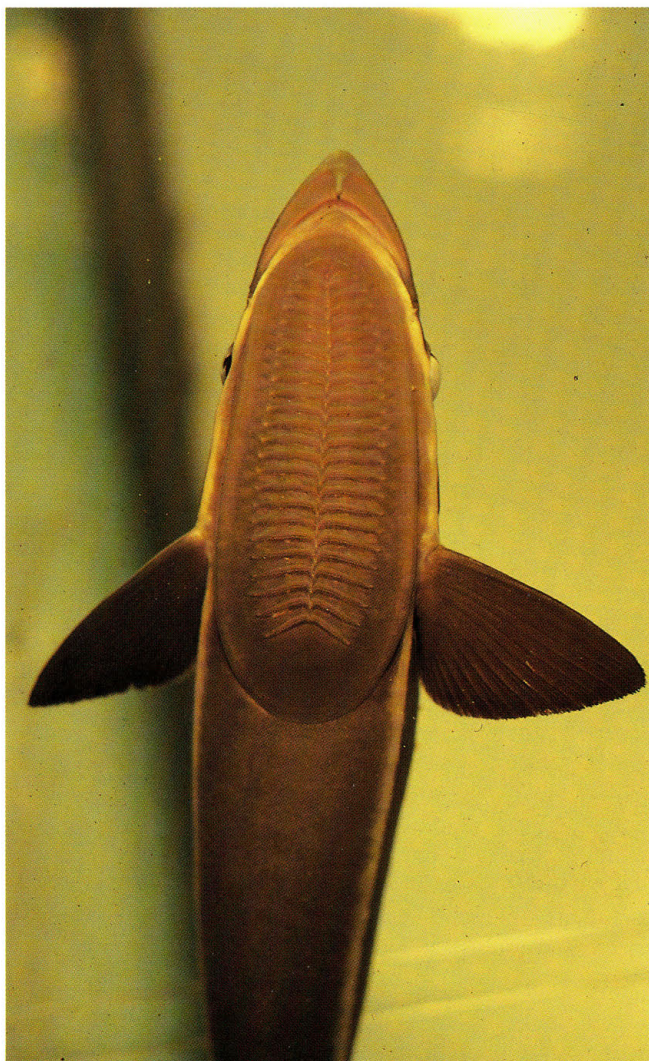
# Hvad koster det fisk at trække vejret

AF JENS PETER LOMHOLT OG JOHN FLENG STEFFENSEN

Fisk ånder ved hjælp af gæller. Gennem koordinerede bevægelser af mundhule, svælg og gællelåg skabes en mere eller mindre kontinuerlig, ensrettet vandstrøm over gællerne, hvorved der sikres en stadig tilførsel af iltrigt vand. Blodet, som strømmer gennem de meget tyndvæggede gæller, optager en del af denne ilt og afleverer samtidig kuldioxid.

Da vandstrømmen over gællerne er betinget af muskelarbejde, koster det fisken energi at opretholde denne vandstrøm. Åndedrætsmuskulaturens stofskifte eller iltforbrug kan betegnes som fiskens åndings- eller ventilationsomkostning.

Vand har en række egenskaber, som gør, at vandåndende dyrs betingelser for at ånde eller respirere afviger væsentligt fra luftåndende dyrs. Luft indeholder ca. 21% ilt, dvs. 210 ml pr. liter luft. Til sammenligning indeholder luftmættet vand kun 6-10 ml ilt pr. liter, alt afhængig af temperaturen, idet iltens opløselighed i vand falder med stigende temperatur. Dette udgør en komplikation for fiskene, idet stigende temperatur samtidig bevirker en øgning i stofskiftet og dermed iltbehovet for disse vekselvarme dyr. Hertil kommer, at vandets mætning med ilt kan udvise store svingninger i mange typer af vandige miljøer, et forhold, som er blevet ekstra aktuelt i vore forureningsplagede tider. Alt i alt udgør vand altså et iltfattigt miljø sammenlignet med luft. Konsekvensen af dette er, at fiskene må pumpe eller ventilere langt mere end de luftåndende dyr for at få tag i en given mængde ilt. Når hertil kommer, at vand har langt højere vægtfylde og viskositet end luft, ligger det nær at slutte, at fi-



*Fig. 1. Sugefisk fastsuet til akvariets glasvæg ved hjælp af sugeskiven på hovedets overside. De tværstillede lameller er omdannede finnestråler i en oprindelig rygfinne. Sugeskiven og lamellerne er således indrettet, at de »bider sig fast«, når fisken påvirkes af en bagudrettet kraft. Selv en død sugefisk sidder fast, hvis man trækker den i halen.*

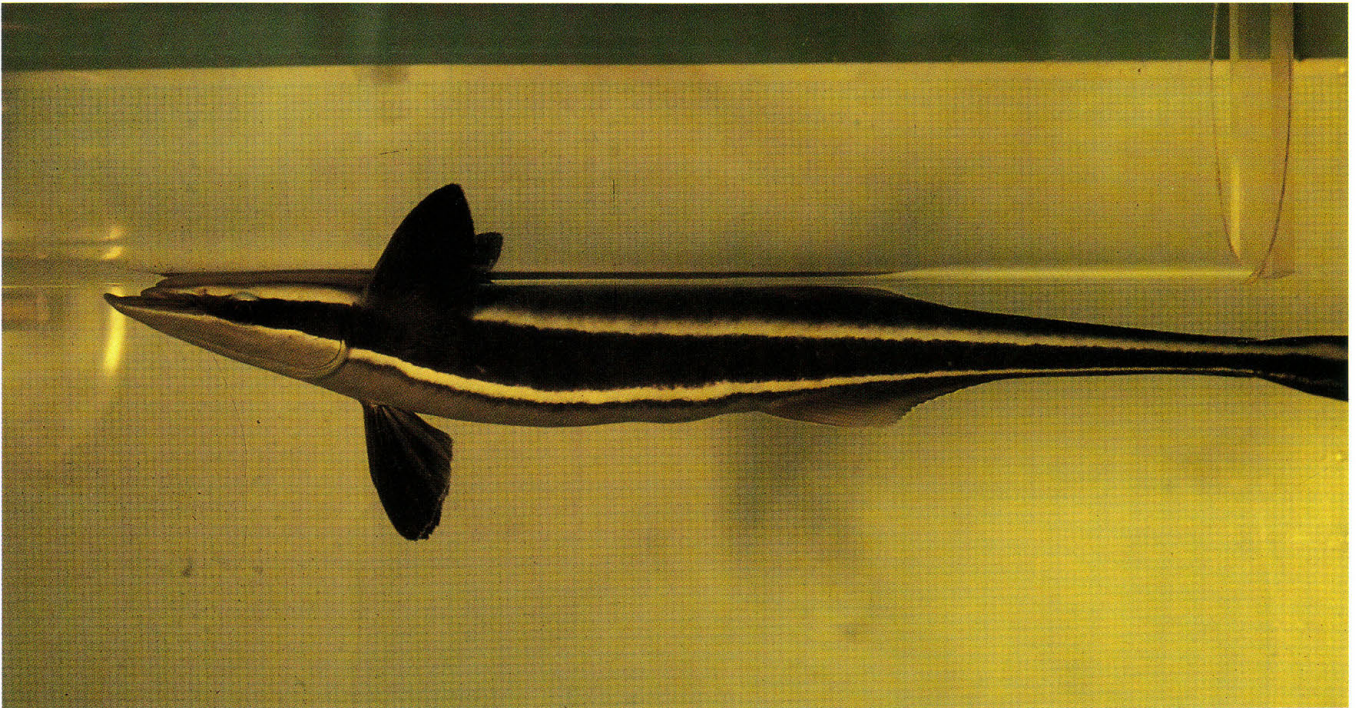


Fig. 2. Sugefisk siddende på et stort plastrør ophængt i akvariet. Lige til venstre for snuden anes enden af et rør, hvorigennem en kraftig vandstrøm er rettet mod fisken. De tilbringer næsten al deres tid siddende på denne måde uden at vise aktive gællebevægelser. Hvis vandstrømmen afbrydes, begynder de øjeblikkelig at pumpe vand over gællerne. Ved fodring hopper de af og viser sig som særdeles hurtige svømmere.

skene må have en langt større ventilationsomkostning end de luftåndende dyr.

### Fisk i hvile

Angivelserne i den fysiologiske litteratur angående ventilationsomkostningen hos fisk er meget varierende, men de fleste lære- og håndbøger anfører en hvileværdi på 10-20% af hvilestofskiftet som det rimeligste skøn, selvom visse forfattere har fremført værdier på 50-70%. Til sammenligning kan nævnes, at ventilationsomkostningen hos et menneske i hvile er ca. 2%.

Disse værdier for ventilationsomkostning hos fisk refererer til en situation, hvor fisken ånder i veliltet vand. Betydningen af størrelsen af ventilationsomkostningen kommer for alvor frem, når man vil overveje fiskenes energiomsætning, når de udsættes for iltfattigt vand og således tvinges til at øge vandstrømmen over gællerne. Hvis det er rigtigt, at ventilationsomkostningen er så høj, kan man meget vel tænke sig, at fiskene kan komme ind i en »ond cirkel«. Øget ventilation giver ganske vist en øget tilførsel af ilt til gællerne, men det koster så meget, at det meste af denne ilt

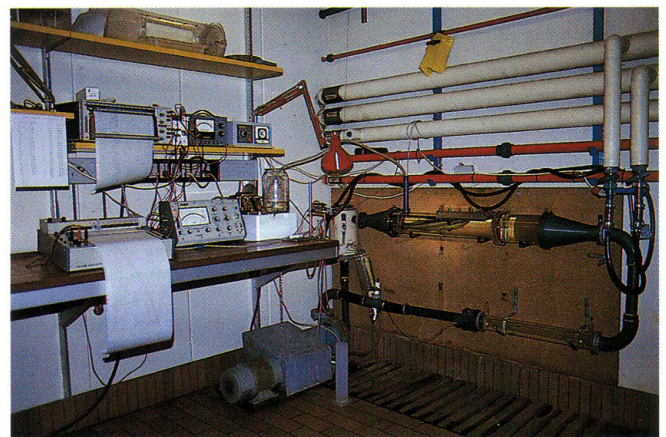


Fig. 3. Sugefisk siddende i strømrespirometret. Motor og pumpe, som sørger for vandcirkulationen, ses på gulvet under bordet. På bordet og hylderne en del af det apparatur, som styrer og registrerer vandhastighed, temperatur og iltindhold.

forbruges af respirationsmuskulaturen og således ikke kan komme resten af fisken til gode. Sagt med andre ord vil den høje ventilationsomkostning kunne udgøre en begrænsende faktor for fisk, som udsættes for iltfattigt vand, og for den sags skyld også for fisk under høj aktivitet.

Den eksperimentelle påvisning af størrelsen af fiskenes ventilationsomkostning har været forbundet med problemer, som kan udtrykkeserved, at det er umuligt at få en fisk til under et givet sæt betingelser at ændre sin ventilation på kommando. Derfor har forskellige fremgangsmåder været forsøgt, men disse kan alle udsættes for alvorlig kritik. For eksempel har man vist, at iltforbruget går ned, når en fisk bedøves, så respirationsbevægelserne standser, og fisken i stedet ventileres kunstigt ved hjælp af en pumpe. Faldet i iltforbrug er da taget som udtryk for respirationsmuskulaturens stofskifte. Imidlertid tyder meget på, at de anvendte bedøvelsesmidler har en kraftig farmakologisk virkning på de små blodkar i gællerne, så mønsteret i blodgennemstrømningen i disse forstyrres. Faldet i iltforbrug kan meget vel være resultatet af en forstyrrelse af gællernes optimale funktion. Lignende indvendinger kan gøres mod forsøg, hvor man med lokalbedøvelse har stoppet respirationsbevægelserne. En sådan lokalbedøvelse kan nemlig næppe undgå at påvirke de muskler, som skal sørge for at holde gællerne i den rigtige stilling. Da gasudvekslingen i gællerne til syvende og sidst er betinget af de geometriske forhold, dvs. den rette fordeling af vandstrømmen over gællerne, kan der igen meget vel blot være tale om, at gællefunktionen og dermed fiskens iltoptagelse er undertrykt.

Vores egen beskæftigelse ved fiskenes ventilationsomkostning er baseret på, at vi blev opmærksomme på eksistensen af en fisk, som man faktisk kan få til at ændre sin ventilation på kommando uden at bruge nogen forstyrrende indgreb. Denne fisk er hajsugefiskene (*Echeneis naucrates*), en slægtning til den mere kendte *Remora remora*. Sugefiskene har navn efter en stor sugeskive på oversiden af hovedet, i virkeligheden en omdannet rygfinne (fig. 1). I naturen tilbringer de en stor del af tiden fastsugt til større fisk og havskildpadder. Når disse æder, hopper sugefiskene af og lever så at sige af smulerne fra de riges bord. Sugefiskene forekommer i varme have over hele verden. Hajsugefiskene, som vi har arbejdet med, er fanget ved Floridas østkyst.

Når sugefisken sidder fast på en anden fisk, som bevæger sig hurtigt gennem vandet, ophører

dens aktive åndedrætsbevægelser, og den får vandstrømmen over sine gæller »gratis« ved blot at åbne munden. I akvarier kan man få sugefisken til at benytte dette »gratis« åndedræt ved at rette en kraftig vandstrøm mod dens hoved. Fig. 2 viser en sugefisk, som sidder på et plastrør ophængt i akvariet. Umiddelbart foran snuden på fisken udmunder et rør fra en kraftig pumpe. I denne situation reagerer sugefisken, som om den sidder på en anden fisk, der svømmer gennem vandet. Så snart vandstrømmen afbrydes, begynder den at pumpe vand som enhver anden fisk.

Sugefisken anbringes nu i et strømrespirometer (fig. 3), som egentlig er beregnet til måling af iltforbrug hos fisk ved forskellige svømmehastigheder, altså en trædemølle eller kondicykel til fisk, om man vil. En pumpe kan sende vandet rundt med den ønskede hastighed. Iltforbruget måles ved at registrere faldet i iltindhold i det kendte rumfang vand i systemet. Efter hver måling ledes en del af vandet gennem en kunstig lunge, som bringer vandets iltindhold tilbage til udgangsniveauet, hvorefter en ny måling kan påbegyndes. Systemet omfatter udstyr til kontrol og registrering af vandets iltindhold, temperatur og strømningshastighed. Det hele styres af en computer efter et i forvejen fastlagt program.

Det er nu muligt at måle sugefiskens iltforbrug, når den ventilerer aktivt, og når den betjener sig af passiv ventilation, blot ved at ændre vandhastigheden. Fig. 4 viser et eksempel på resultatet af et sådant forsøg. Ved vandhastigheder på ca. 4 og 10 cm pr. sekund er åndedrætsfrekvensen ca. 70 pr. minut og iltforbruget ca. 116 milligram ilt pr. kg kropsvægt pr. time. Øges vandhastigheden til 15 cm pr. sekund, falder iltforbruget. Åndingsfrekvensen er den samme, men størrelsen (amplituden) af åndedrætsbevægelserne bliver mindre. Ved vandhastigheder på 17 til 20 cm pr. sekund er åndingsfrekvensen uregelmæssig, men ved hastigheder over ca. 21 cm pr. sekund går åndedrætsbevægelserne helt i stå, åndingsfrekvensen falder til nul, og iltforbruget falder yderligere til ca. 110 mg pr. kg pr. time. Forskellen mellem iltforbruget under aktiv og passiv ventilering er ca. 5%, og i gentagne forsøg har det varieret fra 4 til 6%. Disse forsøg med uforstyrrede sugefisk uden indgreb af nogen art peger altså på, at ventila-

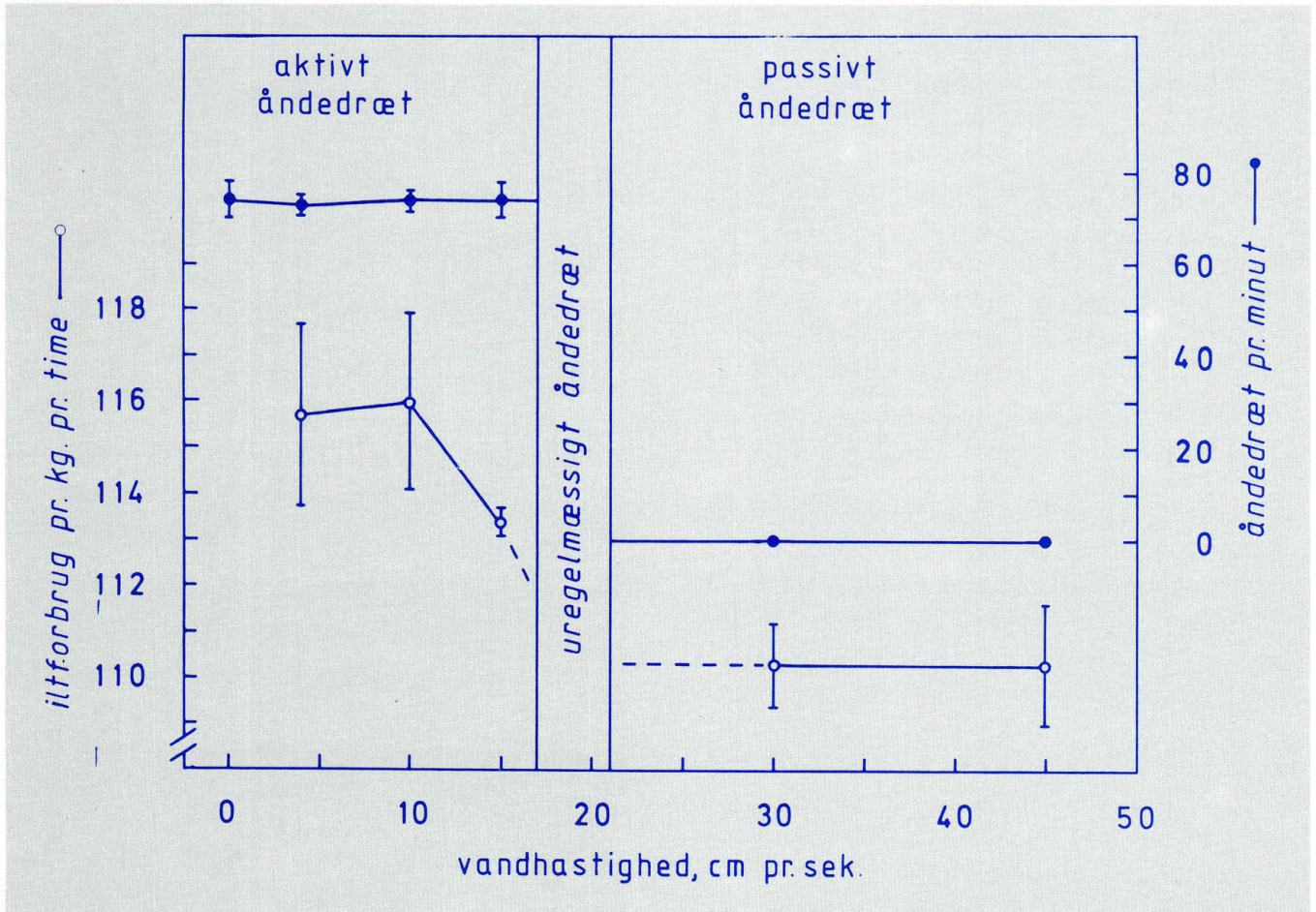


Fig. 4. Åndedrætsfrekvens og iltforbrug hos en sugefisk som funktion af vandhastigheden.

tionsomkostningen hos fisk er en del lavere, end hvad der hidtil har været antaget.

Som omtalt ovenfor har man anset en høj ventilationsomkostning hos fisk som en naturlig følge af vandets ugunstige egenskaber som respiratorisk miljø. At vand er iltfattigt i forhold til luft står fast, og dermed at fisk er nødt til at ventilere mere end luftåndende dyr. Forholdet udjævnes dog noget af den kendsgerning, at fiskene optager en større procentdel af den ilt, der er til stede i åndingsmediet end f.eks. pattedyr. Det er ikke ualmindeligt, at fisk kan udnytte 80% af den ilt, der er i åndingsvandet, mens et menneske kun udnytter ca. 25% af ilten i indåndingsluften. Tilbage står den enorme forskel i vægtfylde og viskositet mellem vand og luft. Det er dog ikke sikkert, at man umiddelbart kan slutte heraf, at arbejdet med at ventilere nødvendigvis må være meget større hos fisk end hos pattedyr. Muskelar-

bejdet i forbindelse med ventilation af pattedyrlungen går ikke kun til at overkomme luftens inertie og viskositet, men nok så meget til at overvinde stivheden i brystkassen og lungerne. Brystkassens mekaniske egenskaber er imidlertid ikke kun betinget af dens funktion med hensyn til at bevæge lungerne, men også af hele pattedyrets mekaniske situation som et landlevende dyr, der må bære sin egen vægt. Fisken derimod lever i vand, som har en vægtfylde næsten lig dens egen således at den bæres oppe af vandet. Man kan derfor meget vel tænke sig, at de mekaniske egenskaber af fiskenes åndedrætsapparat er helt anderledes, så der ikke kræves så stor muskelforbrug til dets bevægelse. Os bekendt foreligger en nærmere mekanisk analyse af fiskenes åndedrætsapparat dog ikke.

Vi har brugt denne særlige reaktion hos sugefisken som et redskab til at belyse et problem, ven-

tilationsomkostningens størrelse, som er af interesse i forbindelse med fiskenes respirationsfysiologi i mere bred almindelighed. Den store danske fysiolog August Krogh gjorde for mange år siden opmærksom på vigtigheden af, hver gang man konfronteres med et fysiologisk problem, at søge at finde netop det forsøgsdyr som bedst muligt kan give svar på ens spørgsmål. Vi finder, at sugefisken er et godt eksempel på, at en i sig selv mærkværdig og stærkt specialiseret fisk kan bidrage til at belyse et problem af betydning for fisk som sådan.

### Svømmende fisk

Det har været hævdet, at sugefiskens overgang fra aktiv til passiv ånding sker ved én bestemt vandhastighed uafhængig af vandets iltindhold. Når den aktive ventilation er ophørt, regulerer sugefisken mundåbningens størrelse i forhold til vandstrømmens hastighed. Jo højere vandhastighed, jo mere lukker den munden i. Denne justering af mundåbningen hævdes også at være uafhængig af vandets iltindhold. Da meningen med ventilationen er at tilgodese fiskens iltbehov, lyder det umiddelbart besynderligt, at den udelukkende skulle regulere mængden af vand over gællerne uden hensyn til, hvor meget ilt dette vand indeholder. Det almindelige er da også, at fisk øger vandstrømmen over gællerne som svar på nedsat iltindhold i åndingsvandet.

Vi undersøgte hos tre sugefisk sammenhængen mellem vandets iltindhold og den vandhastighed, hvor fiskene skifter fra aktivt til passivt åndedræt. Fig. 6 viser klart, at jo mindre ilt, der er i vandet, jo mere fart skal der på vandstrømmen, før åndedrætsbevægelserne standser. Endvidere fandt vi, at en sugefisk, som praktiserer passivt åndedræt ved en bestemt vandhastighed, vil regulere mundåbningen som svar på ændringer i vandets iltindhold (fig. 5).

Disse observationer gav anledning til et forsøg med regnbueørreder, som gør det muligt også at udtale sig om ventilationsomkostningen hos en svømmende fisk. Når en regnbueørred svømmer med tilstrækkelig høj hastighed, vil åndedrætsbevægelserne gå i stå, og gællerne ventileres passivt på lignende måde som hos en sugefisk. Ligeledes er den hastighed, hvor overgangen sker, betinget

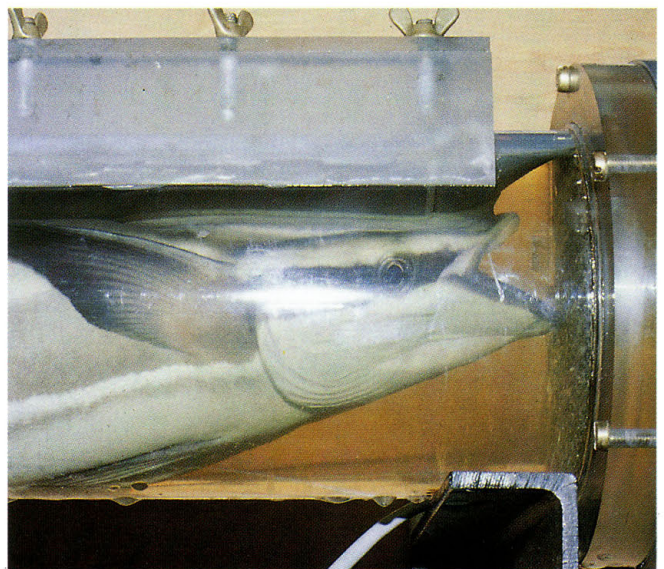
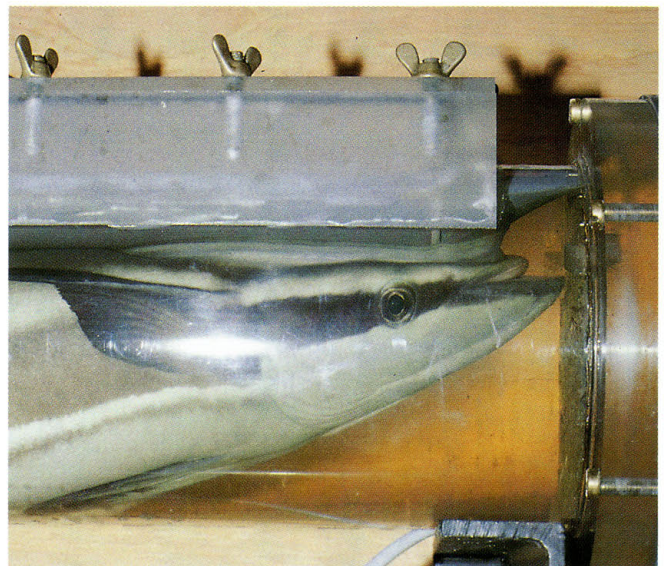


Fig. 5. To billeder af den samme sugefisk, som praktiserer passivt åndedræt ved den samme vandhastighed men ved to forskellige iltindhold. Øverst er iltindholdet højt, og fisken åbner ikke munden ret meget. Nederst er iltindholdet lavere, og munden er vidt åben. Hvis iltindholdet bliver endnu lavere, vil fisken overgå til aktiv ventilering.

af vandets iltindhold. Højere iltindhold i vandet betyder, at åndedrætsbevægelserne går i stå ved en lavere svømmehastighed. Fisken bliver nu sat til at svømme med en bestemt hastighed i strømrespirometret, og ved at ændre iltindholdet kan man få den til at skifte mellem aktivt og passivt åndedræt og måle iltforbruget i de to situationer.

Ligesom hos sugefisken ser man et fald i iltforbruget, når åndedrætsbevægelserne standser.

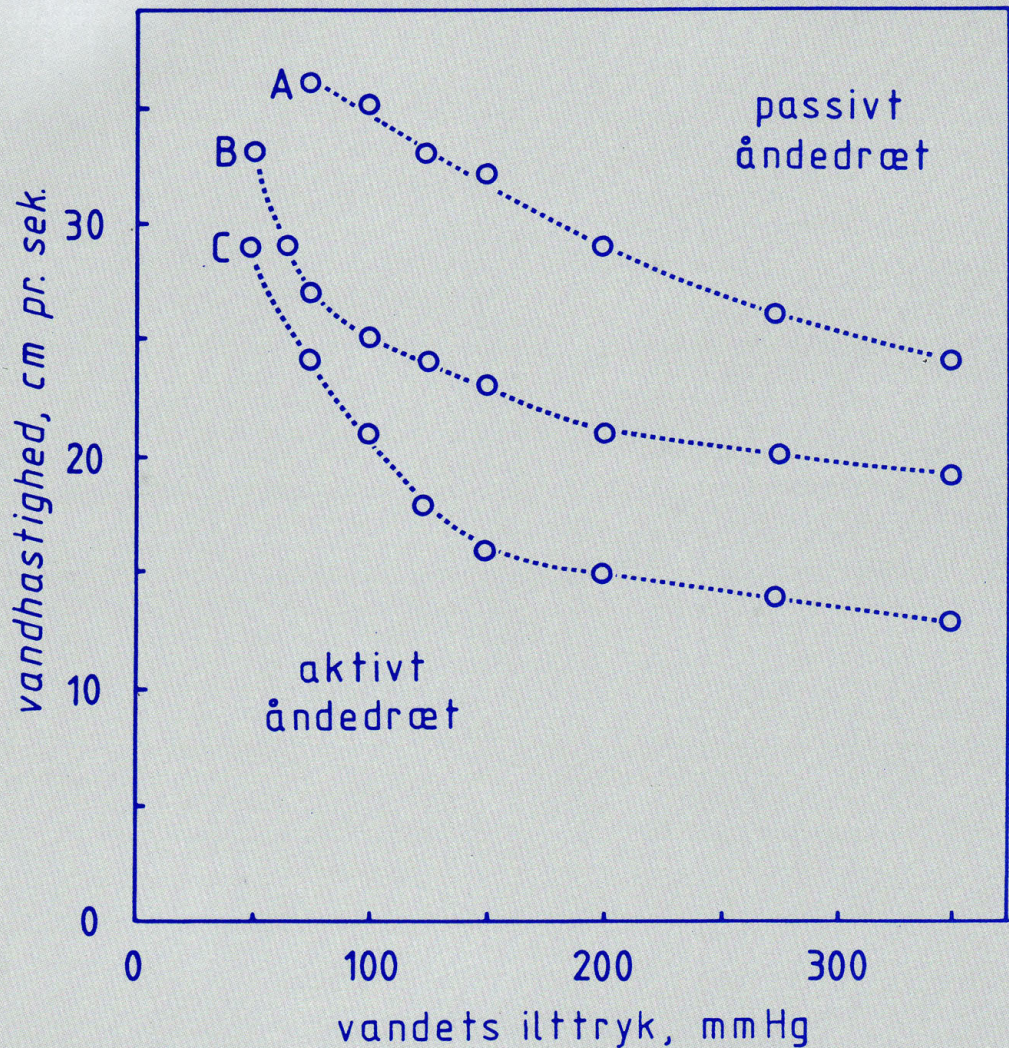


Fig. 6. Vandhastighed hvorved 3 sugefisk A, B og C skifter fra aktivt til passivt åndedræt som funktion af vandets ilttryk. At vandet har ilttryk  $x$  mmHg betyder, at det vil være i ligevægt med en atmosfære, hvor ilten har partialtrykket  $x$  mmHg. Vand i ligevægt med atmosfærisk luft vil have et ilttryk på ca. 150 mmHg.

Dette fald er ca. 10% af fiskens samlede iltforbrug og er altså udtryk for den energi, fisken sparer, ved at gå over til passivt åndedræt. Når fisken bevæger gællelågene ud og ind, vil der opstå hvirvler i vandet. Det bevirker, at fisken vil yde mere modstand mod bevægelsen gennem vandet. Når åndedrætsbevægelserne standser, bliver vandstrømmen forbi fisken mere regelmæssig, og modstanden mod bevægelsen gennem vandet falder. Man kan sige, at fisken bliver mere strømlinjet, således at det koster mindre energi at svømme med en vis hastighed. Faldet i iltforbrug ved overgang til passiv ventilation skyldes dels denne effekt, og dels at åndedrætsmuskulaturens iltforbrug til arbejde falder bort.

Vi kan ikke direkte måle størrelsen af de to bi-

drag til faldet i iltforbrug, men vi kan sige så meget, at åndedrætsmuskulaturens iltforbrug må være mindre end det observerede fald på 10% af det samlede iltforbrug. Det betyder, at udgiften til at pumpe vand også hos de svømmende fisk er forholdsvis lav og mindre, end man hidtil har regnet med.

#### Litteraturhenvisninger:

- Steffensen, J.F. and Lomholt, J.P. (1983). Energetic cost of active branchial ventilation in the sharksucker, *Echeneis naucrates*. *The Journal of Experimental Biology* 103, 185-192.
- Steffensen, J.F. (1984). The transition between branchial pumping and ram ventilation in fishes: its energetic consequences and dependence on water oxygen tension. *The Journal of Experimental Biology*, 114, 141-150.
- Steffensen, J.F., Johansen, K. and Bushnell, P.G. (1984). An automated swimming respirometer. *Comparative Biochemistry and Physiology* 79A, 437-440.