

2



Fiskenes anatomi

Harald Kryvi

Universitetet i Bergen

SAMMENDRAG

Fiskene er virveldyr som lever i vann hele livet, og som respirerer med gjeller. Det er en stor og variert gruppe, med omkring 32 000 beskrevne arter. En grov inndeling av fisk er å skille mellom kjeveløs fisk, bruskfisk, og benfisk. Kjeveløse fisk er enklest bygget; de har ingen eller bare helt små virvelstrukturer, slik at ryggstrengen, notokorden, er den viktigste sentrale avstivningen. Kjeveløse fisk består av to grupper, slimål og niøyer. Gruppen bruskfisk er større, med nærmere 1200 arter. Bruskfisk har skjelett av brusk, tannete plakoidskjell i huden, og alltid spiraltarm. Bruskfisk har indre befruktning, og produserer få egg. De har tydelig snute, med både neseåpninger og munn ventralt på snuten. Benfiskene utgjør resten av fiskene; de har benknokler i skjelettet, flate skjell i huden, gjellelokk, og tydelige ryggvirvler. Den desidert største og mest vellykkede gruppen er teleostene, definert ved knokler i halen og i hodeskjelettet. Fisk er preget av livet i vann ved at de fleste er strømlinjeformet, med velutviklet muskulatur som gir fremdrift, og halefinne. Skjelettsystemet består av et kranium, virvelsøylen og finneskjelettet. Uparete finner er ryggfinne(r), halefinne og analfinne. Parete finner er brystfinner og bukfinner. Gjeller hos all fisk er organisert i gjellebuer, med tallrike tynne utvekster, gjellelameller, som sitter på plater, gjellefilamenter; dette gir meget effektiv gassveksling. Fiskenes fordøyelsessystem varierer relativt lite. Fisk har firekamret hjerte, som pumper blod mot gjellene for oksygenering. Blodceller produseres hovedsakelig i milt, hodenyre og thymus hos teleoster, og i milt, thymus, Leydig's organ og epigonalorgan hos bruskfisk. Nyrer, som produserer urin, blodceller og hormoner, ligger alltid helt dorsalt i bukhalen. Nervesystemet består av hjernen, i kraniet; den er femdelt som hos andre vertebrater. Ryggmargen ligger dorsalt i ryggstøylen, columna vertebralis, beskyttet av virvlene. Fisk har hormonproduserende organer noenlunde tilsvarende det man ser hos andre vertebrater, og i tillegg noen som finnes kun hos fisk.

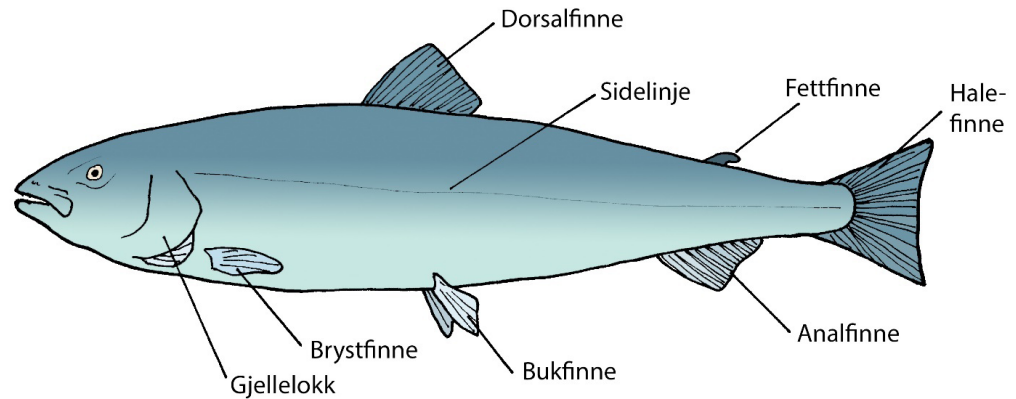
2.1 ANATOMISK TERMINOLOGI

Eksakt terminologi er viktig for nøyaktige beskrivelser i fiskekroppen. Først retninger: kranial betyr mot hodeenden eller foran; anterior er samme retning. Kaudal betyr mot halen eller bak, posterior er samme retning. Dorsal er mot ryggen, eller opp; ventral mot buken, eller ned. Lateral er ut mot siden, medial er mot midten. Plan er tenkte flater som kan dele fisken. Medialplanet deler i to like halvdeler; det er dermed bare ett medialplan. Sagittalplan er parallellt plan med medialplanet. Transversalplan er loddrett og deler i fremre og bakre deler, mens horisontalplan er vannrett og deler i øvre og nedre deler.

2.2 GENERELLE ANATOMISKE FORHOLD

De fleste fisk er ganske strømlinjeformet, med et konisk hode anteriort, og kropp som smalner av mot halen posteriort. Fiskenes levesett avspeiles av formen, således er sedate bunnfisk mindre strømlinjeformet enn pelagiske hurtigsvømmere. Omtalen videre er sentrert om laksefisk (**figur 2.1**).

Figur 2.1. Ytre trekk hos en laks som beskriver finner, gjellelokk og sidelinje.



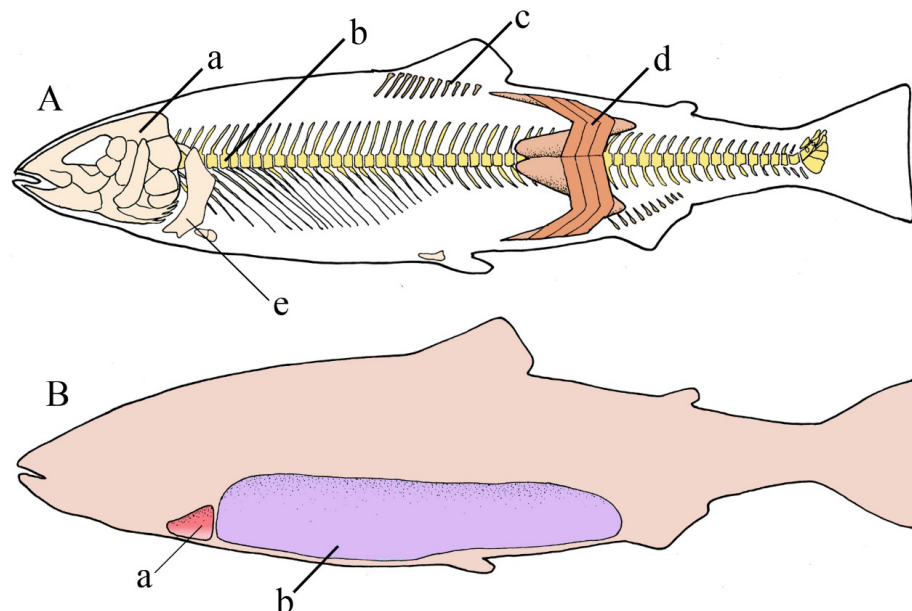
På hodet sees munn, øyne, dorsale nesegroper, og gjellelokk. Av finner er noen parete, det er brystfinner og bukfinner; og de andre uparete, det er ryggfinner, analfinner og halefinnen. Plassering av de parete finner sier en del om hvorvidt en teleost er opprinnelig eller avansert. Laks har brystfinner ganske ventralt, og bukfinner langt kaudalt, det er primitivt. Eksempelvis har leppefisk brystfinnerne mer dorsalt, og bukfinnene mer kranialt, det er avansert. Det vi kaller hale, er området kaudalt for bukhulen; dvs. det er mer enn selve halefinnen.

I det indre er fiskene stivet opp av skjelettsystemet (**figur 2.2**), som består av hardt benvev. Skjelettsystemets hoveddeler er kraniet (hodeskallen), ryggspylen (columna vertebralis), og skjelettet i finnene. Muskulaturen er festet til skjelettet. Den store lateralmuskulaturen brukes til fremdrift, og er svært regelmessig organisert.

Fisk har to viktige hulrom. Det største er bukhulen, abdomen, der ligger en rekke organer: Det meste av fordøyelseskanaalen, lever, pankreas, milt, nyrer, svømmeblære, urinblære og gonader. Det andre hulrommet ligger anteriort for abdomen og huser hjertet, det heter perikardialhulen (hjerterposen).

Figur 2.2. Hovedkomponenter i fisken. A: Skjelettsystemet.

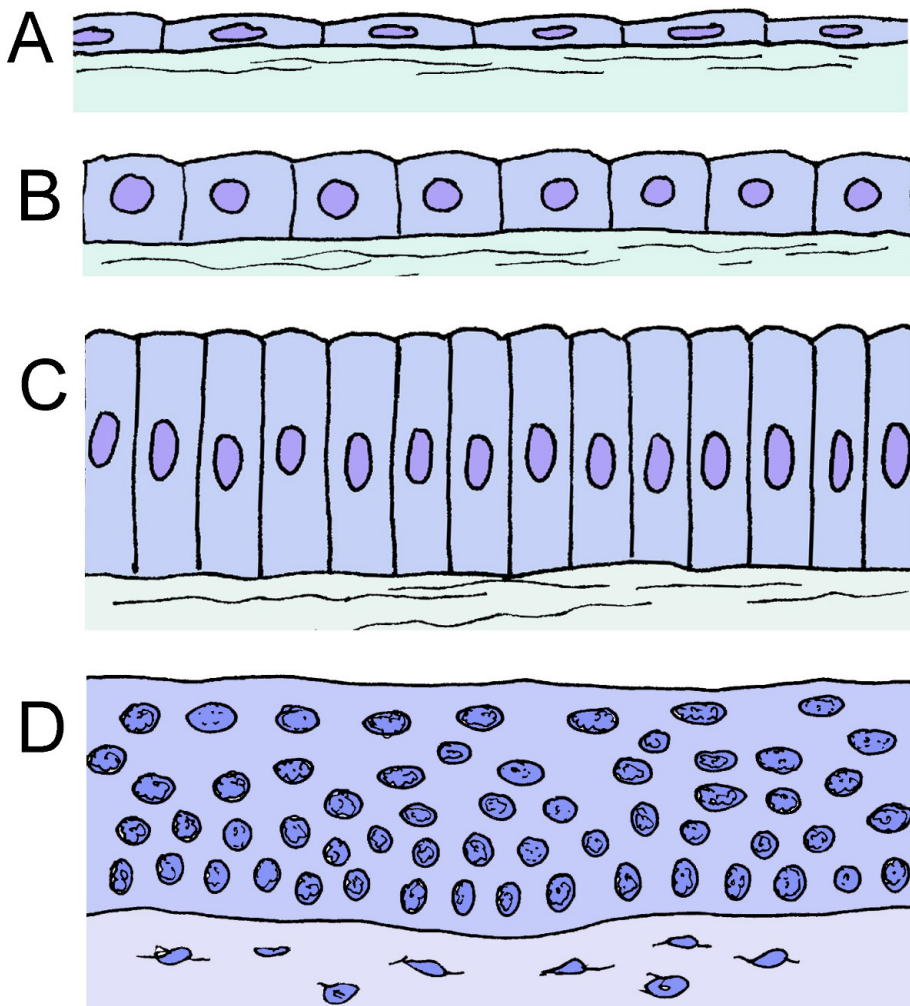
Her sees a: hodeskallen, kraniet, b: ryggspylen, columna vertebralis; c: petrygioforer til ryggfinne; D: muskelsegmenter; og e: skulderbuen. B: De store hulrom: a: perikardialhulen hvor hjertet ligger, og b: bukhulen, abdomen.



2.3 VEVSTYPER

Vev er definert som 'grupper av celler og substansen mellom dem, som ser noenlunde lik ut og som har noenlunde samme funksjon' (**figur 2.3**). Læren om vevstypene kalles histologi, eller mikroskopisk anatomi. De fleste celler måler ca. 10 µm i diameter, men dette varierer en del. Grundig kjennskap til vevene er viktig i diagnostisering av de fleste fiskesykdom-

mer. Man skiller mellom 4 hovedtyper av vev: epitelvev, støttevev, muskelvev og nervevev. *Epitelvevene* dekker alle fiskens overflater, både ytre og indre. De kjennetegnes av at det er svært lite substans mellom cellene, og at det ikke går blodkar der. Epitelvevene kan bestå av bare ett lag, det kalles enlaget; eller de kan ha flere lag: flerlagete. Alt etter formen på det ytterste cellelaget kalles epitelvev for plateepitel, kubisk epitel eller sylindrisk epitel. Enlaget plateepitel finnes inne i blodkar; enlaget kubisk epitel finnes i svømmeblære og nyre, og enlaget sylinderepitel finnes i det meste av fordøyelseskanalen og i urinveiene.



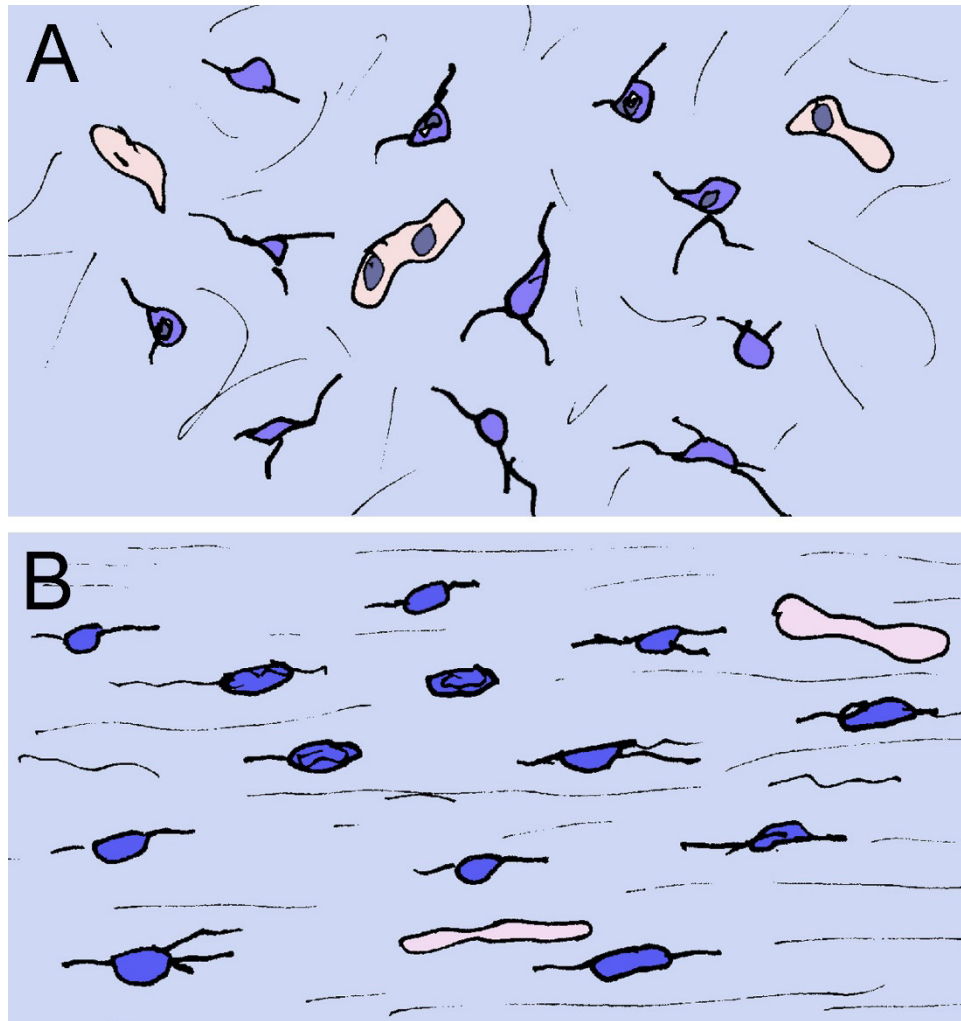
Figur 2.3. Epitelvevene, skjematiske: A: Enlaget plateepitel; B: Enlaget kubisk epitel, C: Enlaget sylinderepitel, og D: Flerlaget plateepitel.

Flerlaget epitel har navn etter det ytterste laget, det er nesten alltid flerlaget plateepitel, som finnes i hud, munnhule, spiserør og i baktarm.

Støttevevene kjennetegnes av at cellene ligger spredt, og at det er substansen mellom cellene, intercellulærsubstansen, som definerer vevet. Det kan være fibre, og salter, i tillegg til væske. Den vanligste intercellulære fiber er proteinet kollagen, som er svært strekkfast og som utgjør en betydelig del av dyrenes tørrvekt. En annen viktig fibertype er elastin.

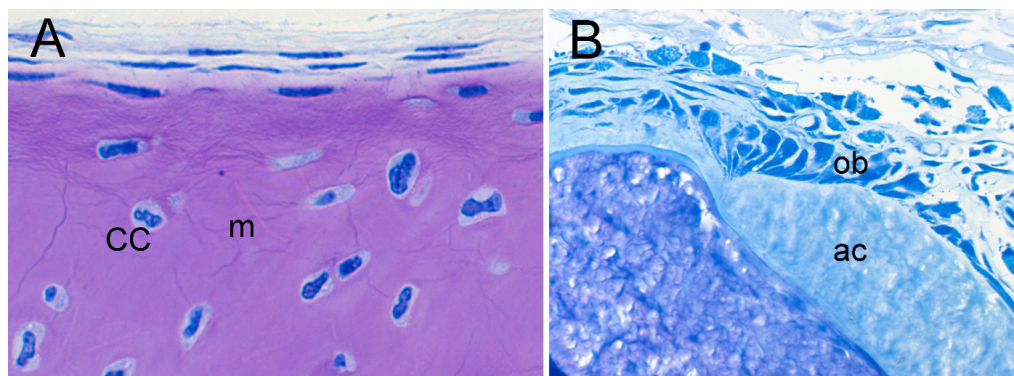
Man skiller mellom 4 typer støttevev. *Bindevev* (**figur 2.4**) har celler som kalles fibroblaster; de har ganske varierende form; og kollagene fibre (av en type som kalles kollagen I), enten i et uryddig mønster, som i løst bindevev, eller mer strukturert, som i fast bindevev. Løst bindevev finnes i alle organer, mens fast bindevev særlig finnes i hud, svømmeblære og i diverse hinner i fiskene. Elastisk bindevev har lite kollagen, men elastiske fibre mellom cellene. Hos fisk finnes elastisk bindevev stort sett i bulbus arteriosus i hjertet, og i de to blodkarene aorta ventralis og aorta dorsalis. Fettvev hører også inn under bindevevene. Fettceller er store, med fettvakuole som fyller det meste av cellen, og lite substans mellom cellene.

Figur 2.4. Bindevev, skjematisk. A: løst bindevev, B: fast bindevev. Cellene, som kalles fibroblaster, er mørk blå, og collagenfibrene mellom dem er lys blå. Kapillærer er rosa.



Bruskvev (figur 2.5) har rikelig av kollagen II mellom cellene, oftest uten spesiell retning på fibrene. Kollagen II-fibrene er tynnere enn kollagen I. I brusk er det hverken blodkar eller nerver. Brusk dannes fra kondroblaster, og cellene i voksen brusk kalles kondrocytter.

Figur 2.5. Brusk og benvev. A: Brusk, med cc: kondrocytter i m: matrix. B: Ben, del av virvel med ac: acellulært ben, dannet av ob: osteoblaster.

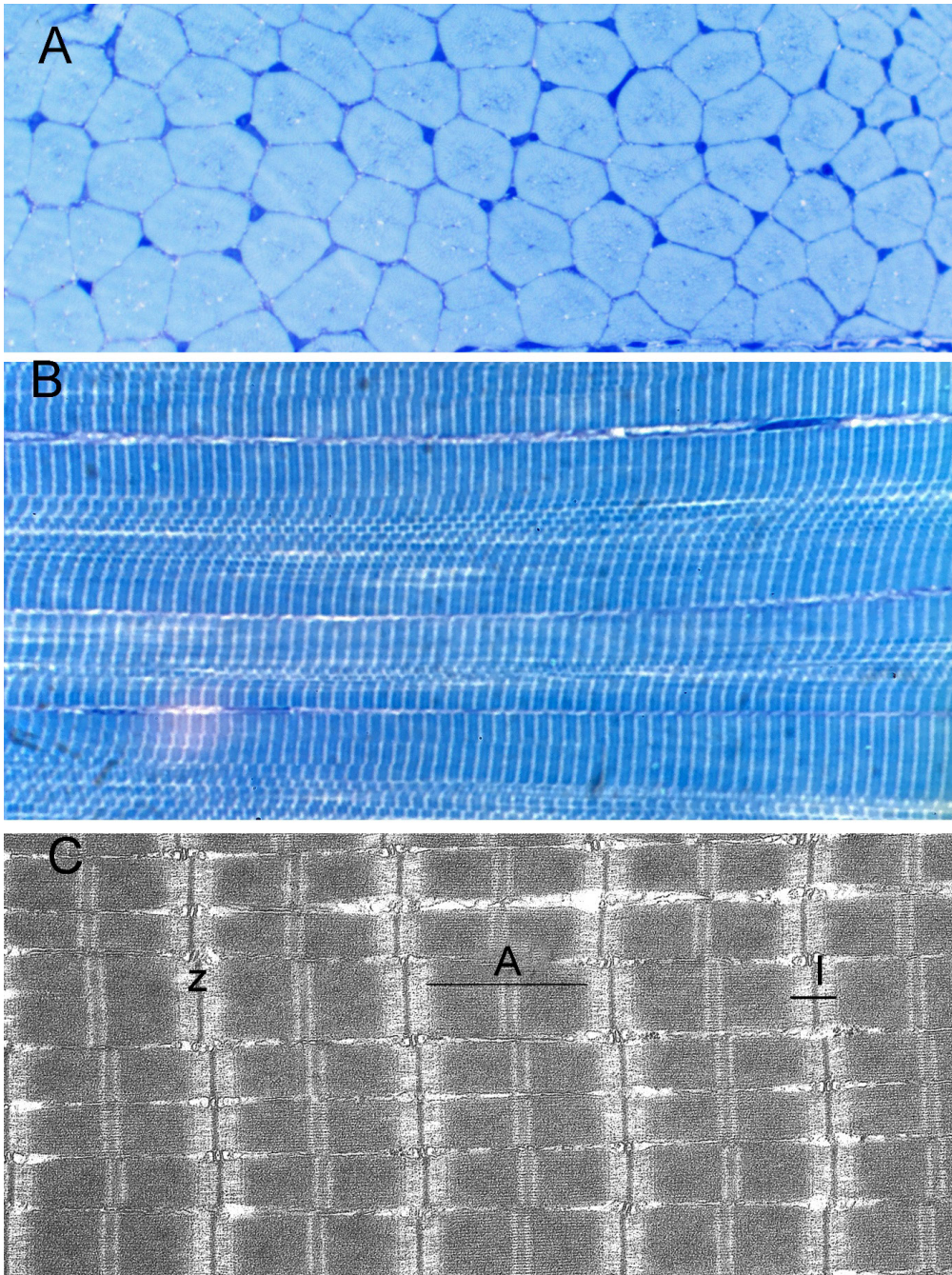


Benvev har også rikelig med kollagenfibre, og i tillegg et mineral av Ca og P: hydroxyapatitt. Det gjør benvev sterkt. Mange fiskeknokler er imidlertid ganske tynne, og derfor bøyelige. Benvev dannes av osteoblaster, og cellene i benvevet kalles osteocytter. Hos avanserte teleoster mangler osteocyttene; dette kalles acellulært ben.

Blodvev har ikke mye støttefunksjon, men har god avstand mellom cellene: plasma.

Muskelvevene (figur 2.6) kjennetegnes av at cellene kan forkorte seg, kontrahere, og derved gjøre arbeid. De aktive proteinene i muskelceller er myosin og aktin. Den enkleste mus-

keltypen er glatt muskulatur, med lange spisse celler uten noe tydelig indre mønster. De andre to muskeltypene har aktin og myosin ordnet i svært regelmessig mønster, slik at det gir striper på tvers av cellenes lengderetning: de er tverrstripet. Hjertermuskelceller har en kjerne pr. celle. Den tredje muskeltypen, skjelettmuskulatur, er organisert i store enheter, skjelettmuskelfibre, som har ganske mange kjerner.

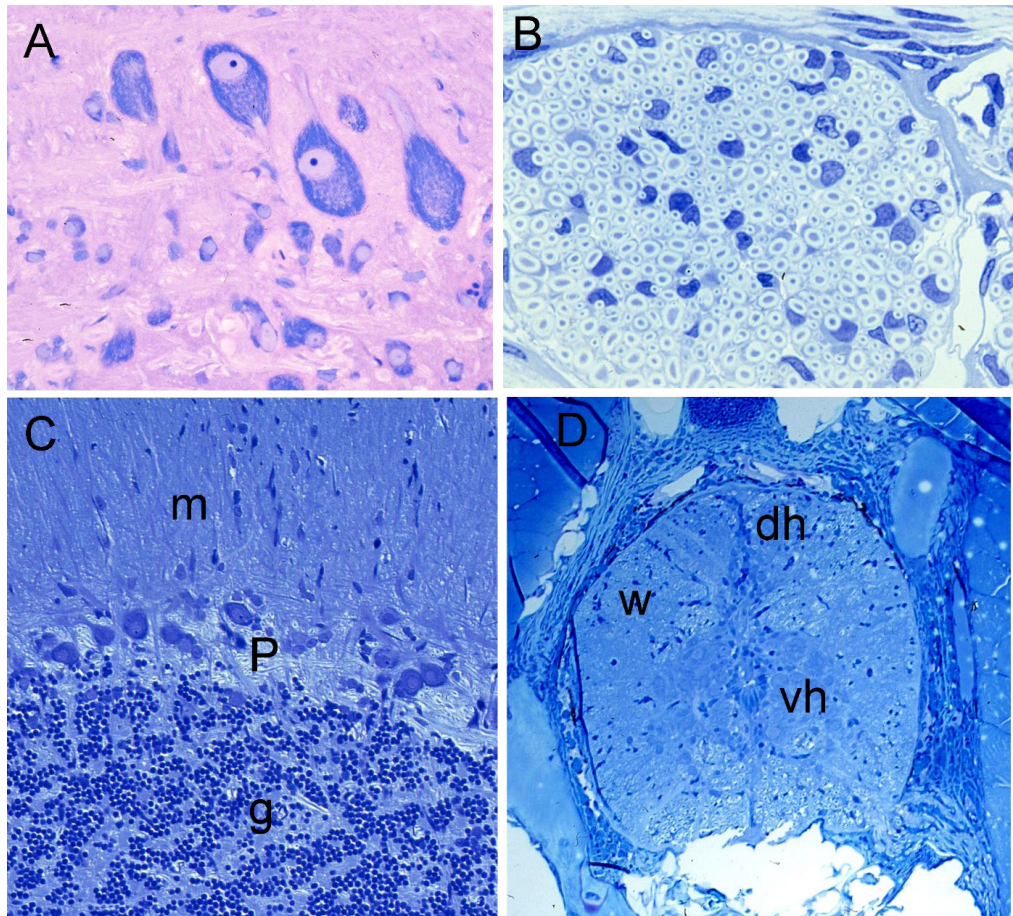


Figur 2.6. Tverrstripet muskulatur; A: Tverrsnitt av muskelfibrene, lysmikroskopi. B: Lengdesnitt; med tydelig tverrstriping. Lysmikroskopi. C. Elektronmikroskopisk bilde, med alternerende A-bånd av myosinfilamenter, og I-bånd av aktinfilamenter, festet til Z-plater.

Den siste hovedtypen av vev er nervevev (**figur 2.7**). Det består av høyt spesialiserte celler, med lange utløpere. Disse utløperne kan formidle impulser og sende dem videre til naboceller. Slike ledende nerveceller kalles nevroner. Kjerneområdet kalles perikaryon. Utløpere sender impulser enten inn mot perikaryon, de kalles dendritter; eller ut fra perikaryon, den kalles akson eller neuritt. Nerveceller som ikke sender impulser kalles gliaceller; de isolerer, ernærer og støtter nevronene.

Figur 2.7. Noen eksempler på nervesystemets histologi:

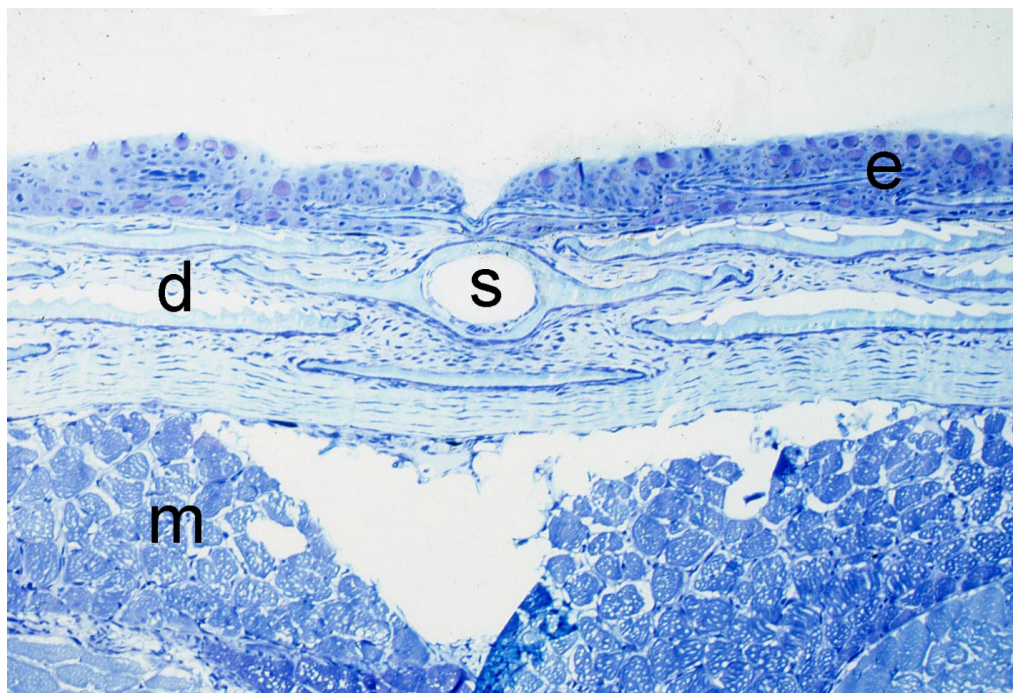
A. Store perikaryer fra medulla oblongata (den forlengede marg). Merk granulert cytoplasma, og lys kulerund kjerner med markert nucleolus. B. Tverrsnitt av nerve, med gliaceller som danner tykke runde myelinskjeder, (Schwanns celler). Merk bindevevet som omgir nerven. C. Eksempel på nervecellelev fra cerebellum (lillehjernen), organisert i tre lag. Det er m: Molekylærlaget med hovedsakelig dendritter og aksoner; og g: Granulært lag, med svært mange perikaryer, og P: et lag med store perikaryer: de kalles Purkinjeceller. D. Tverrsnitt av medulla spinalis. Hos teleoster er det lite markert forskjell på grå substans og hvit substans, w. Grå substans: dh: dorsalhorn, som er sensorisk; og vh: ventralhorn, som er motorisk.



2.4 HUD

Huden er fiskens ytre beskyttelse, og er et viktig sanseområde (**figur 2.8**). Hud består av to eller tre lag. Ytterst ligger epidermis, deretter dermis, og dypest kan det være et tredje lag, hypodermis.

Figur 2.8. Hud, tverrsnitt ved sidelinjen, med e: epidermis; d: dermis, med skjell i flere lag; s: snitt midt gjennom et skjell. Nederst m: rød muskulatur. Hvit muskulatur er såvidt med i de nederste hjørnene.



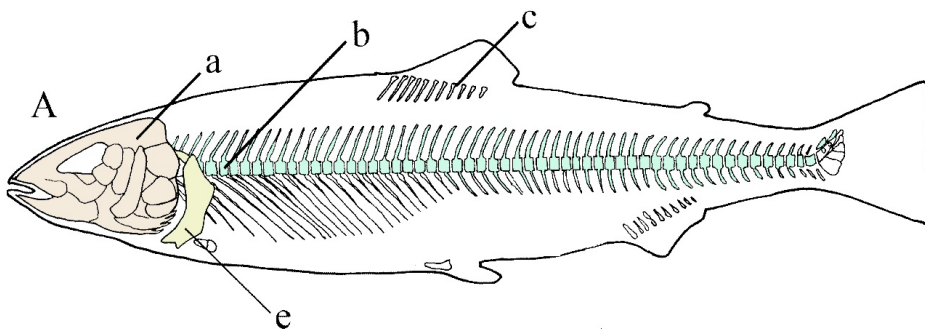
Epidermis består av flerlaget plateepitel. I tillegg til epidermiscellene er det alltid slimceller: all fisk er sleip i huden. Det kan både gjøre dem glatt og dermed vanskelig å gripe, og det gir beskyttelse mot infeksjoner fordi slimet virker bakteriedrepende. I epidermis kan det være forskjellige pigmentceller, og utløpere fra sensoriske nevroner. Fiskenes epidermis har ikke noe ytre lag av døde celler slik landlevende vertebrater har. Epidermis har ikke blodårer, men ofte pigmentceller.

Dermis ligger under epidermis, det er av fast bindevev, med kollagenfibrene i tette lag som danner et regelmessig mønster, gjerne skrått i forhold til fiskene lengdeakse. Dermis har blodårer, nerver og diverse pigmentceller. En viktig del av dermis er fiskeskjell. Det er små plater av benvev, med en ytre mineralisert del som ligger på en dypere plate av fast bindevev. Skjellene ligger skrått, med den kaudale ende rettet ut mot epidermis. De overlapper på en slik måte at opptil 4 lag skjell ligger oppå hverandre, og bare den helt kaudale ende vises utenpå. Denne delen er gjerne pigmentert. Skjell kan være av to typer: Sykloid, som er det opprinnelige, og ctenoid, som er mer avansert. Sykloid er enkel, og avrundet i formen. Ctenoide skjell har pigger i den kaudale randen, og en ganske bølgete kranial rand. Laks har sykloide skjell, mens leppefisk har ctenoide. En del flyndrer kan ha sykloide på undersiden, og ctenoide på oversiden. Pigmentcellene kan styres særlig av hormoner fra hypofysen, og av nervesystemet, slik at fisk kan gjøre seg mørkere, eller lysere.

Hypodermis, det dypeste laget, består av løsere bindevev og fettceller.

2.5 SKJELETTSYSTEM

Fiskenes skjelettsystem beskytter viktige organer, det avstiver hele dyret, det danner ut-spring og feste for skjelettmuskulaturen, og det er med på å sørge for fremdrift (**figur 2.9**). Skjelettsystemet er bygget opp av notokordvev, bruskvev og benvev. Det deles gjerne i de tre hoveddelene kranium, columna vertebralis (ryggraden), og finneskjelett. Selve benet i knoklene kan dannes enten ved at knoklene dannes direkte fra bindevev, eller de kan dannes fra bindevev via brusk og til sist benvev.



Figur 2.9. Skjelettsystemets hoveddeler, skjematisk: a: kraniet; b: virvelsøylen, columna vertebralis; c: pterygioforer til ryggfinnen; e: skulderbuen.

Fiskenes hodeskalle, kranium, består av mange knokler, som til dels er bevegelige i forhold til hverandre. Kranieskjelettet deles i to områder: Nevrokraniet, som beskytter hjerne og sanseorganer; og viscerokraniet, som fungerer i fødeopptak og respirasjon.

Nevrokraniets hoveddeler anlegges i brusk, og er fire grupper av knokler. Forrest: ethmoid-gruppen, deretter sphenoid-, otisk-, og mest kaudalt occipital-gruppen. Dette nevrokraniet er delvis åpent dorsalt, men der legges på to flate tak, frontale og parietale. Hos bl.a. laksefisk består den del av disse knoklene av brusk livet ut. To av knoklene som danner ganetaket, kan ha tenner. Samlet sett beskytter nevrokraniet hjernen, øynene og likevektsapparatet. Hjernen er forbundet med ryggmargen gjennom en åpning i occipitalgruppen: foramen magnum.

De øvrige hodeknoklene utgjør viscerokraniet: Kjever og gjelleapparatet. Disse er organisert i områder med knokkelbuer, visceralbuer, med den første helt fremme og de andre påfølgende bakover. Her er de fleste knoklene bevegelige, noe som er svært viktig både i fødeopptak og respirasjon. Første visceralbue danner over- og under-kjeve. Overkjeven består av opptil 7 knokler som ligger i to rader. Opptil 4 av knoklene kan ha tenner. Den ytre

rand i overkjeven starter med premaxillare og maxillare, som begge har tenner hos laks. Det at premaxillare er bevegelig er et av kjennetegnene for teleoster. Hos avanserte teleoster er maxillare relativt liten, og ikke tannbærende. Overkjeven ender i quadratum, den øvre knokkel i kjeveleddet. Underkjeven starter fortil med den tannbærende knokkelen dentale, og ender i anguloarticulare, den siste ledder mot quadratum i kjeveleddet. De to dentale på hver side er også forbundet i et bevegelig ledd; det gir mulighet for stor økning av munnvolumet, slik fisk gjør når de snapper bytte.

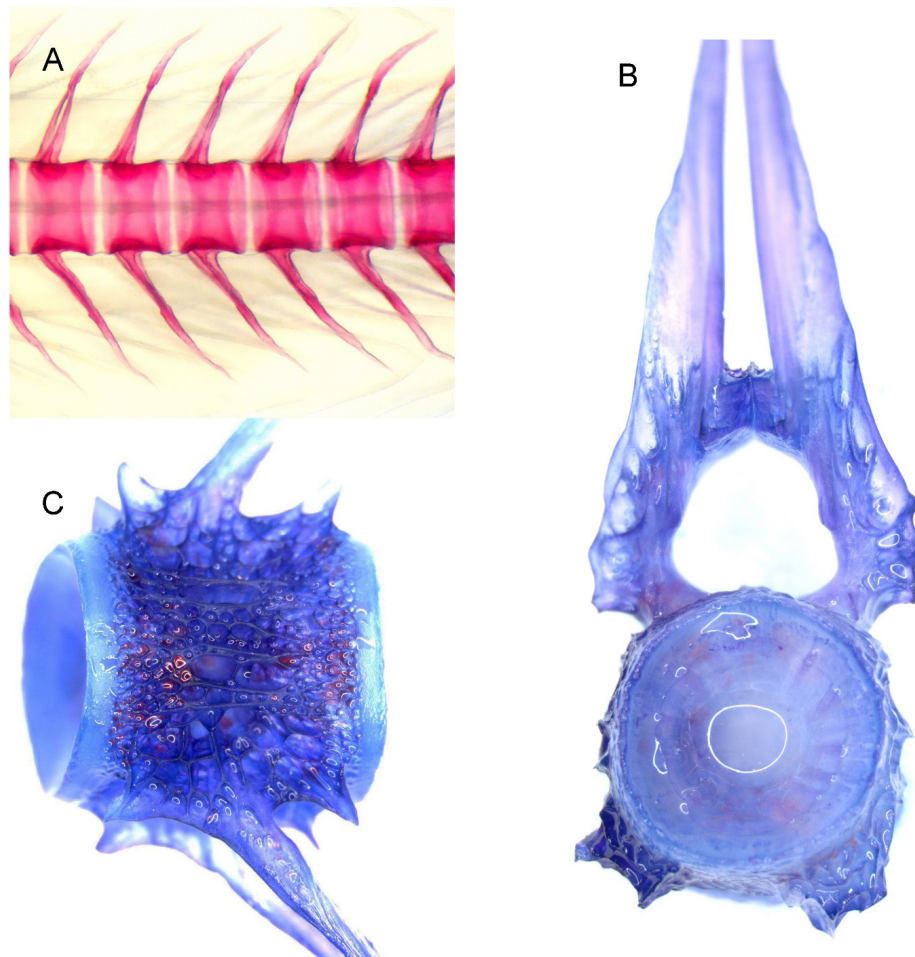
Annen visceralbue kalles hyoidbuen, den danner den solide anteriore veggen i første gjellespalte, og hele gjellelokket, operkulum. Øverst ligger en stor knokkel, hyomandibulare; den ledder mot kraniet. Hyomandibulare ledder i tillegg mot gjellelokket; med resten av hyoidbuen; og også ned mot kjeveleddet. Gjellelokket består alltid av fire knokler, som ikke varierer særlig i form. Øverst ligger operkulum, den ledder mot hyomandibulare. Nedfor operkulum ligger suboperkulum og interoperkulum; og mest anteriort, og utenpå disse, ligger preoperkulum. Gjellelokkets posteriore rand består av en membran, branchiostegalmembranen, som er stivet opp av lange knokler, branchiostegalstråler. Disse ledder mot hyoidbuen.

Medialt for gjellelokket ligger gjellene, det er 3. til 7. visceralbue. Teleoster har i prinsipp fire gjellebuer med gjellefilamenter. Hver gjellebue består av fire knokler, hvorav den øverste ofte har tenner. Femte gjellebue består ofte bare av en knokkel, den er også tannbærende, ofte med både store og kraftige tenner: svelgbenstenner.

2.5.1 Axialskjelettet

Fiskens langsgående avstiving er ryggraden, columna vertebralis (**figur 2.10**). Den gir styrke fordi den er dannet i benvev, og smidighet, fordi den består av en serie like enheter, vertebra: virvlene. Mellom virvlene ligger en elastisk pute som står under trykk, den er av notokordev.

Figur 2.10. Virvler i columna vertebralis. A: Fra hale i yngel, ca 1000 dgr. Virvlene består av virvellegemet, som ser kvadratisk ut fra siden, og med dorsale nevrallbuer og ventrale hemalbuer. B: Virvel, voksen fisk, fra abdomen, sett bakfra, med det tydelige sylindrisk virvellegeme og velutviklet nevrallbue. C: Virvel fra halen, sett fra siden, med tydelige sprosser på overflaten, og begynnelsen av både nevrall- og hemal-buene.



Anlegget til ryggstøyle er en langsgående elastisk stav, notokorden. Tidlig består denne av store, vakuoliserte celler omgitt av en kraftig vegg, notokordskjeden. Etter hvert (hos laks ca. ved klekking) dannes selve virvlene, i benvev. Virvlene består av en sentral enhet, corpus vertebralis, den har form som et timeglass. På corpus er det alltid en dorsal pigg, nevralbuen. Ryggmargen går gjennom nevralbuen. Ventralt, i haleområdet, er det en tilsvarende pigg, hemalbue. Lenger anteriort, over bukhalen, ligger ribber, som forsterker bukveggen. Ribbene møtes aldri helt ventralt hos fisk: de har ikke brystben. Inne i corpus vertebralis ligger notokordvev, som er under trykk. Mellom virvlene danner notokordskjeden en sterk, men bøyelig vegg; en slags mellomvirvelskive. Takket være dem er fiskenes rygg bøyelig; det er grunnlaget for de vanlige svømmebevegelserne.

Mange fisk har flere aksiale knokkelsett enn de som er nevnt her. Dorsalt mellom kraniet og første ryggfinne ligger de uparete supraneuralier; de kan ikke beveges, og har uklar funksjon. Inne i både myoseptene og i selve muskulaturen kan det ligge såkalte fiskeben: De dorsolaterale epineuralier, og ventrolaterale epipleuralier. Særlig epineuraliene er plagsomme for produksjon av laksefileter, de fjernes vanligvis manuelt. Spesielt sildefisk har et rikt utviklet sett av fiskeben.

2.5.2 Finesskjelett

Fisk har vanligvis to sett parete finner: brystfinner og bukfinner. Bukfinner er alltid plassert ventralt, og kan ligge langt kaudalt, det er et opprinnelig trekk; eller mer kranialt, som er et avansert trekk. Særlig torskefisk har bukfinner langt kranialt. De uparete finnene er dorsalfinne (ryggfinne) og analfinner (gattfinner). I tillegg kommer halefinnen, den er oftest ganske fremtredende.

Finnene er avstivet av finnestråler, som kan være av to typer. Enten er de myke, det kalles lepidotricher. De har tallrike ledd (og er derfor bøyelige), og i tillegg forgrenet - og alltid parete. Den andre typen er stiv, og kalles piggstråler, de er uparete og uleddet. Begge typene ledder mot knokler dypere i fisken, pterygioforer. En rekke mindre muskler sikrer kontroll og bevegelighet av finnene. Pigger i finner er et avansert trekk, og fungerer sannsynligvis mest som beskyttelse. Halefinnen, som aldri har piggstråler, kan ha mange forskjellige former, det avspeiler leveste og særlig bevegelsesmønster hos fisken. Teleostenes hale er nesten alltid dorsoventralt symmetrisk på utsiden, men gjerne asymmetrisk i det indre skjelettet. Særlig laksefisk har sterk indre asymmetri i halen, ved at columna bøyer opp i dorsal retning.

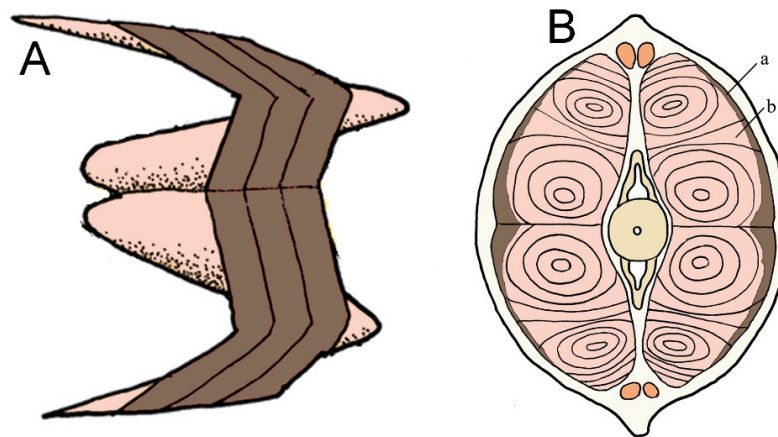
En type finner er ganske annerledes enn det som er nevnt her, det er fettfinner. De er merkelige; de består av bindevev, og har hverken fett, basale muskler, eller finnestråler. De fleste fisk med fettfinner har dem dorsalt (eks. laksefisk). Hvilken nytte fisk har av en finne som ikke er bevegelig, er ikke lett å bli klok på.

2.6 MUSKELSYSTEM

Som hos alle andre vertebrater har fiskene tre typer muskelceller: glatt, hjerte- og skjelett-muskulatur. Her skal bare skjelettmuskulaturen omtales. Det er den delen av fiskene som har desidert størst økonomisk verdi.

Den største skjelettmuskelen er den laterale, eller svømmemuskulaturen (**figur 2.11**). Sett i et tverrsnitt ser man at den dorsale og ventrale halvdel er skilt av et horisontalt septum, og de to siders muskulatur er også skilt ved bindevev, der nevralt- og hemalbuene ligger. I tverrsnitt ser man også straks at muskulaturen er todelt. Et lag av røde muskelfibre ligger mest lateralt. Dette laget er rødt på grunn av god blodforsyning, de har også rikt med mitokondrier og opplagsnæring (fett og glykogen). De er utholdende, spesialisert for langvarig arbeid. Hovedmassen av muskulaturen er ganske annerledes: den kalles hvit muskulatur, og har svært få blodkar, få mitokondrier og lite opplagsnæring. De er sterke, hurtige, med svært liten utholdenhet. Som man kan tenke seg, viser fordelingen av røde og hvite fibre noe om leveste til fiskene: Svømmere som makrell, sild og laks har større andel av røde fibre enn mer sedate fisk som gjedde, breiflabb og mange flyndrer. Generelt avspeiler også fordelingen det forhold at svømming i lav hastighet, med lav motstand, krevder relativt lite energi, mens rask svømming er mye mer krevende fordi motstanden i vannet øker sterkt.

Figur 2.11. Lateral muskulatur, svømmemusklene. A: Tre myotomer, sett fra siden. Den mest laterale muskulaturen er den røde; merk at den dypere hvite muskulaturen har en mer komplisert organisering. B: Tverrsnitt av haleområdet, med a: rød muskulatur; b: hvit muskulatur.



Lateral muskulaturen er organisert strengt regelmessige segmenter, noenlunde like mange som der er ryggvirvler. Muskulaturen i hvert segment kalles myotom, og bindevevet som skiller segmentene kalles myosept. Hver myotom har W-form sett fra siden, med to spisser som peker i i kaudal retning. Dypere inn bøyer myotomen i både kranial og kaudal retning, og selve muskelfibrene er organisert i et meget komplisert mønster, der kun et fåtall av fibrene er orientert nøyaktig langs fiskens lengdeakse. I haleområdet er myotomene dorso-ventralt symmetriske, men over buken er den hypaxiale delen noe enklere formet.

Sett under ett kan man si at den laterale muskulatur har utspring i kraniet, og har feste i haleknoklene. Det siste kan ofte skje via bindevevsdrag (sener). Muskulaturen fester også til huden ved hjelp av sener.

Andre viktige muskelgrupper finnes i hodet, til finnene og i halen.

I hodet dominerer den store kjevemusklene, brukt for å bite, det er m. adductor mandibulae. Den har mange utspring litt dorsalt, og – merkelig nok flere fester både på over- og underkjeve. Denne muskelen er stort sett alltid velutviklet. I tillegg finnes i hoderegionen en rekke spesielle muskler for bevegelse av øyne, hyoidbuen, gjellelokket og ikke minst gjellene.

Også finnenes bevegelser er nøye styrt. Muskelgruppene har utspring på pterygioforene, og feste på finnestrålene, og kan reise finnene, senke dem, og bevege dem fra side til side.

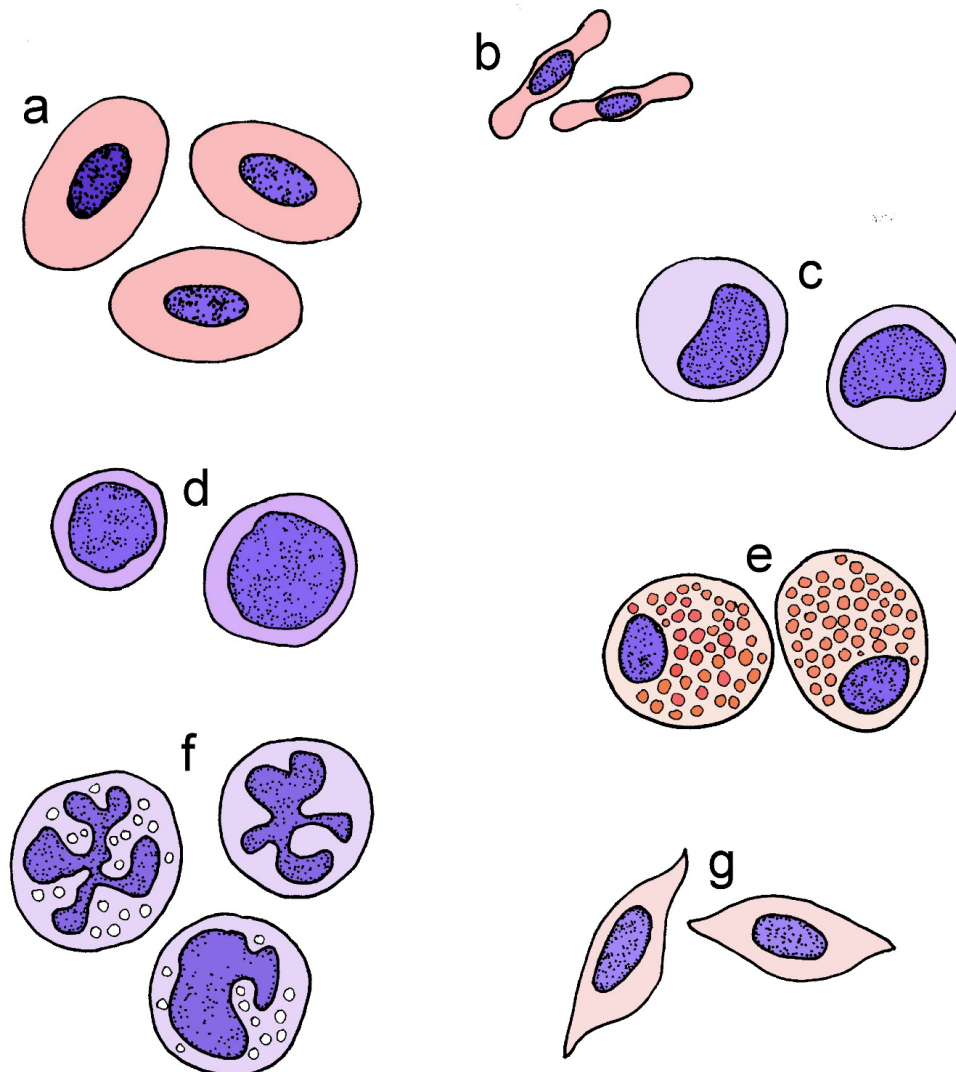
2.7 SIRKULASJONSSYSTEMET

Sirkulasjonssystemet består av blod, hjertet og blodårene: arterier og vener. Blodet transporterer gasser, næringsstoffer, avfallsstoffer og hormoner rundt i kroppens organer. Blod består av en væske: plasma; og i den flyter blodceller. De viktigste blodproduserende (hematopoietiske), også kalt lymfoide organer, er nyre, milt og tymus. I tillegg finnes lymfoide vev i gjeller og ved analåpningen. Se også kapittel 8 Sirkulasjonssystemet i fisk.

2.7.1 Blodceller

Den mest tallrike typen av blodceller er de røde, erytrocyttene (**figur 2.12 a, b**). De er flate ovaler, ca. 8 x 12 µm, og de har en tett, oval kjerne. Erytrocytter inneholder hemoglobin, som frakter oksygen. De dannes i milt og hodenyre, lever noen måneder og filtreres til slutt ut i milten.

Av hvite blodlegemer, leukocytter, finnes mange typer. De er viktig i forsvar mot forskjellige sykdomsagens, samt for koagulasjon (**figur 2.12 c**).



Figur 2.12. Blodceller, meget skjematisk. Vanligst er a: erythrocytter; de ser ut som ovaler i utstryk. I snitt, b, ser man at de er ganske flate. Leukocytter: c: monocytter; d: lymfocytter; e: eosinofile granulocytter; f: neutrofile granulocytter (også kalt polymorfer). Trombocytterne, som bidrar i koagulasjon, er tegnet i g.

Lymfocytter er sfæriske og har relativt stor, mørk kjerne (**figur 2.12 d**). De produseres i milt, tymus og hodenyre. Lymfocytterne skiller ut antistoffer.

Granulocytter har ofte svært bisarr kjerneform og kalles derfor polymorfnukleære, eller bare polymorfer. Cytoplasma inneholder runde granula, som i prinsipp er lysosomer, som kan ta opp og destruere fremmed agens. Alt etter hvilke fargestoffer de kan farges med, inndeles de i eosinofile, neutrofile (**figur 2.12 e,f**) og basofile granulocytter.

Monocytter har stor, ofte bønneformet og eksentrisk kjerne, og er fagocytterende: de tar opp fremmede partikler. Monocytter kan forlate blodbanen, og kalles da fagocytter.

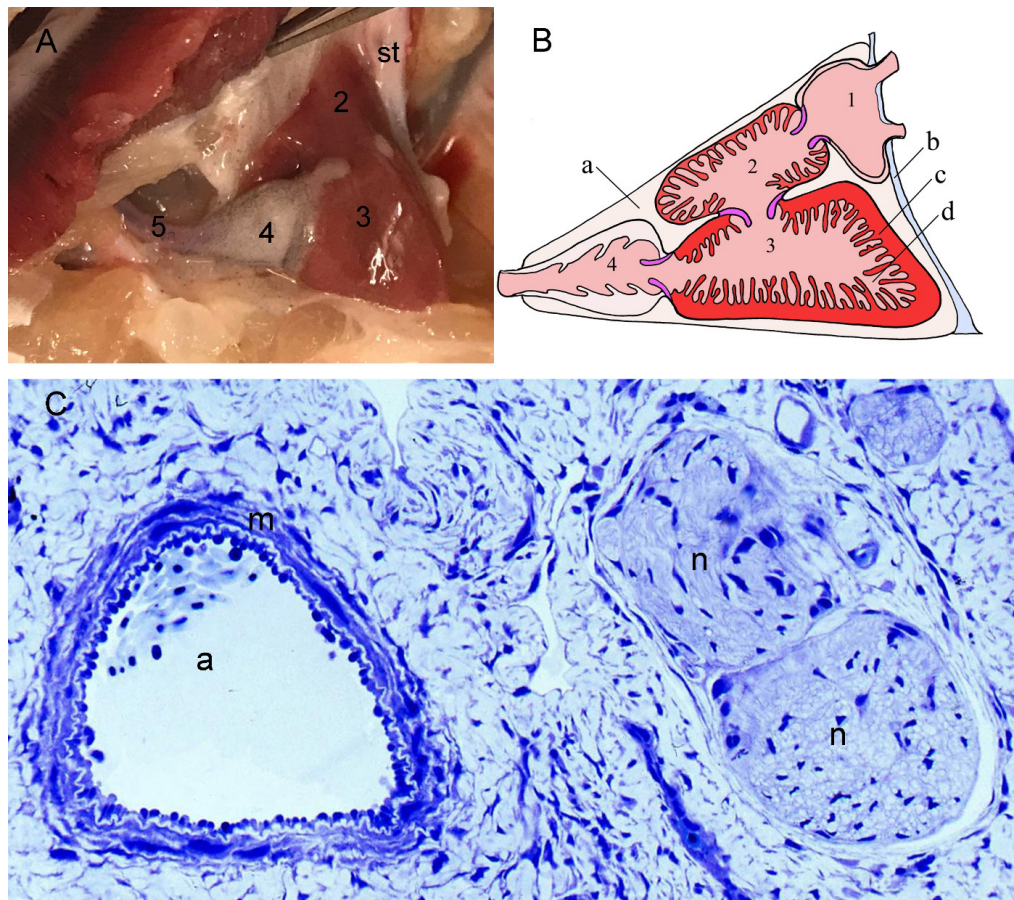
Trombocytter (**figur 2.12 g**) virker i koagulasjonsprosesser i forbindelse med blødninger.

2.7.2 Hjertet

Hjertet ligger i en egen sekk, perikardialhulen (**figur 2.13**). Den ligger umiddelbart foran bukhulen, bare skilt ved en vegg av fast bindevev, septum transversum. Lateralt for hjertet ligger den store skulderbueknokkelen cleithrum, en på hver side. Hjertet består av fire avdelinger. Følger man blodets gang er det sinus venosus, deretter atriet, ventrikkel og til sist bulbus arteriosus. Hjerterveggen har tre lag: Ytterst epicard, som er enlaget plateepitel og noe bindevev; deretter myokard, som er hjertemuskelvevet; og innerst endokard, som er enlaget plateepitel på noe bindevev. Det enlagde plateepitelet innerst i både hjerte og alle blodkar kalles endotel.

Figur 2.13. Blodkarsystemet.

A. Hjertet, in situ, med åpnet hjertesekk. Hjertets bakvegg er st: septum transversum. Sinus venosus sees ikke, men 2: atrium, 3: ventrikkel, og 4: bulbus arteriosus er tydelig, dessuten 5: aorta ventralis. B. Skjematisk medialsnitt av hjertet, med a: perikardialhulen; b: septum transversum. Blodets gang er 1: sinus venosus; 2: atrium; 3: ventrikkel og 4: sinus venosus. C. Tverrsnitt av en liten arterie, a. i veggen sees tydelig m: muskellag av glatt muskulatur. Den hvite foldete streken innenfor muskellaget er den indre elastiske membran. Til høyre sees n: snitt av to nerver.



Septum transversum, skilleveggen anteriort i bukhulen, danner også posterior vegg i hjertets første kammer, sinus venosus. Sinus venosus har ganske tynn vegg, med ufullstendig myokardlag. Fire vener munner ut her: to v. cardinalis caudalis, og to v. hepaticae. Fra sinus venosus renner blodet inn i atriet, de er skilt ved en klaff. Atriet har ganske tynn vegg, med tallrike indre folder med myokard, de kalles trabekler. Atriet pumper blodet inn i ventrikkelen, og her er også en klaff. Ventrikkelen er hovedpumpen, mye kraftigere enn atriet, med svært tallrike trabekler. En del teleoster, bl.a. laksefisk, har et kraftig ytre lag i ventrikkelen, compactum. Fra ventrikkelen pumpes blodet inn i bulbus arteriosus. Den er hvit, og består av elastisk bindevev, og har rikelig med indre klaffer.

Hjertet er forsynt av både sympatiske og parasympatiske nerver. De ender særlig på pacemakerceller i sinus venosus. I tillegg kan hjertet aktiveres av adrenalin og noradrenalin.

2.7.3 Blodkar

Blodkar er bygget av flere lag (**figur 2.13 c**): Innerst det enlagete plateepittedet, som kalles endotel; deretter en indre elastisk membran. Så følger et midtlag, som er av glatt muskulatur (eller elastisk bindevev i de aller største arteriene), og ytterst en ufullstendig elastisk membran. – På ferskt materiale er arteriene gjerne noe grålig, i motsetning til venene, som gjerne er kraftig rød, fordi arterievegger er tykkere enn venevegger. Svært ofte ligger vener og arterier ganske tett sammen.

Fra hjertet pumpes blodet inn i den korte aorta ventralis. Den avgir 4 grener pr side til gjellene: a. branchialis afferens. Etter å ha passert gjellene samles blodet i a. branchialis efferens, som sender blodet fremover i a. carotis communis, og bakover i aorta dorsalis (delvis via aorta lateralis, en pr. side). Aorta dorsalis legger seg tett opp mot columna, og omgis av nyrevev.

Fra aorta dorsalis avgår både parete og uparete arterier, her nevnes de viktigste. De uparete er til fordøyelseskanaalen: a. coeliaca, a. mesenterica cranialis og a. mesenterica caudalis. De parete er a. renalis til nyrene, a. vesicalis til svømmeblære, og a. testicularia/ovarica til gonadene. Til den laterale muskulatur avgis tallrike a. segmentalis. Dorsalaorta fortsetter

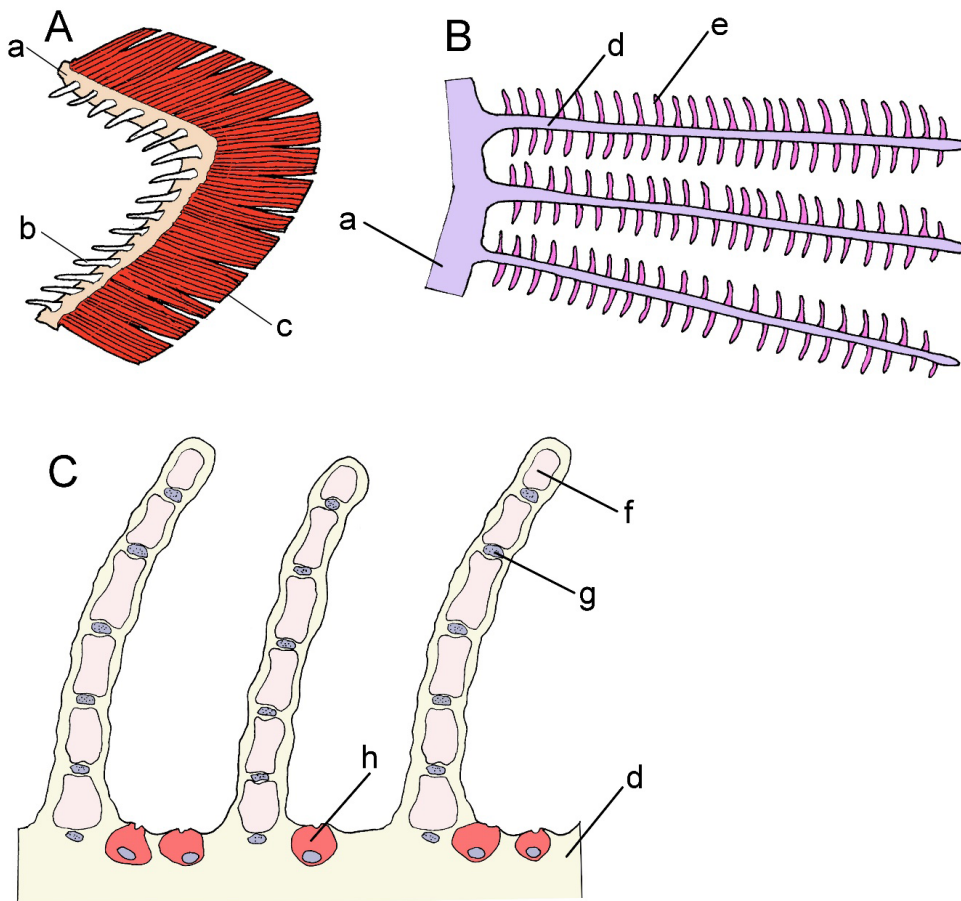
i halen som a. caudalis, den ligger i åpningen i hemalbuen, dorsalt for tilsvarende vene fra halen: v. caudalis.

Årene som sender blod fra kapillærnettets tilbake mot hjertet kalles vener. I periferien ligger de ofte sammen med arteriene, og har tilsvarende navn. De største venene er v. cardinalis communis, de munner i sinus venosus, en pr. side. De mottar blod fra v. cardinalis cranialis, fra hodet, og v. cardinalis caudalis, fra nyrer, muskulatur og hud. Blod fra fordøyelseskanal og milt sendes til kapillærnettets i lever via v. portae hepatis. Blodet fra lever sendes til sinus venosus direkte i to korte årer, v. hepaticae. Blod fra halen renner i a. caudalis, ventralt for a. caudalis, ofte inn i nyren gjennom v. portae renalis.

2.8 RESPIRASJON: GJELLER

Fisk sikrer tilgang på oksygen i gjellene (**figur 2.14**). Der kvitter fisken seg også med CO₂ og ammoniakk. Regulering av saltbalanse skjer også i gjellene.

Gjellene er organisert med fire knokkelbuer pr side, bakerst i munnulen; de kalles gjellebuer. Hver gjellebue består av fire knokler: pharyngobranchiale, epibranchiale, ceratobranchiale og hypobranchiale. De danner en v-formet bue, med spissen pekende kaudalt.



Figur 2.14. Gjeller, skjematisk. A. Første gjellebue, med a: buen; b: gjellegitterstaver, og c: holobranchen med alle gjellefilamentene. B: Sagittalsnitt, med tre gjellefilamenter; a: del av gjellebuen, og d: gjellefilament, og e: gjellelamell. C: Snitt av tre gjellelameller, her vises f: blodrommet, og g: pillarcelle. Nede på d: gjellefilamentet sitter h: Ionocyt (kloridcelle). Ionocytene kan også finnes høyere opp på lamellene.

På hver gjellebue er det to rader av posteriore utvekster, gjellefilamenter, som er avlange, horisontale flak avstivet av brusk. Hver rad kalles en hemibranch (grener), og begge radene til sammen heter holobranch. På gjellefilamentene sitter tett i tett med vertikale vevsflak, gjellelameller, både på opp- og ned-side. Gjellelamellene er ganske enkelt bygget, med epitel og en indre avstiving av spesialiserte endotelceller, pillarceller, som gir nødvendig mekanisk styrke. Dette gir en stor overflate, med mulighet for effektiv gassveksling. I gjellelamellene renner blodet i motsatt retning i forhold til vannstrømmen.

Basalt på lamellen sitter både slimceller, og ionocytter (tidligere kalt kloridceller), som aktivt kan transportere særlig NaCl inn eller ut av cellen alt etter behov.

Sikring av jevn vannstrøm over gjellene kan skje ved flere mekanismer. Det enkleste er at fisk svømmer med åpen munn, det kalles RAM ventilering. Ellers kan gjellelokket drive vannstrømmen. Det skjer ved at gjellelokket bevegtes ut lateralt, samtidig som branchiostegalmembranen presses mediallyt. Da vil vann suges inn gjennom munnåpningen. Så presses gjellelokket mediallyt, og munnen stenges av klaffer i over- og underkjeven slik at vann presses ut under gjellelokket.

Gjellene har muskulatur som kan strikke eller samle radene av gjellefilamenter.

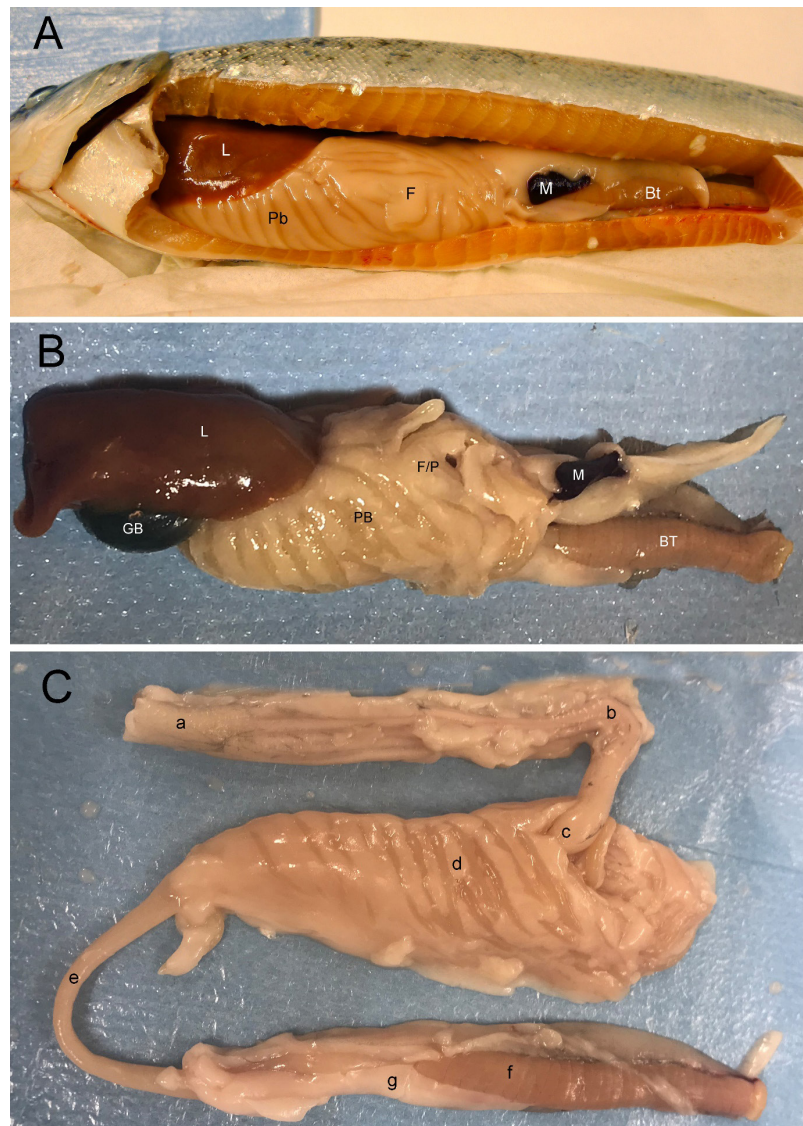
Helt anteriort, mediallyt på gjellelokket, ligger en liten gjelledannelse, pseudobranchien (pseudogren). Det er en delvis tilbakedannet hemibranch, i fremre vegg av første gjellespalte.

Til gjellene kommer blod i fire avganger pr side fra aorta ventralis; de kalles a. branchialis afferens. Blodet fra gjellen samles i a. branchialis efferens, en pr gjellebue, og alt samles til slutt i aorta dorsalis. Første gjellebue er styres av n. glossopharyngeus; de øvrige av n. vagus.

2.9 FORDØYELSESORGANER

Fordøyelsesorganene er munnhule, svelg, spiserør, magesekk, midttarm og baktarm, og i tillegg to kjertler: Lever og pankreas (bukspyttkjertel) (**figur 2.15**). Se også kapittel 11, Mage-tarm-kanalens fysiologi og funksjon og kapittel 12 Fordøyelse og opptak.

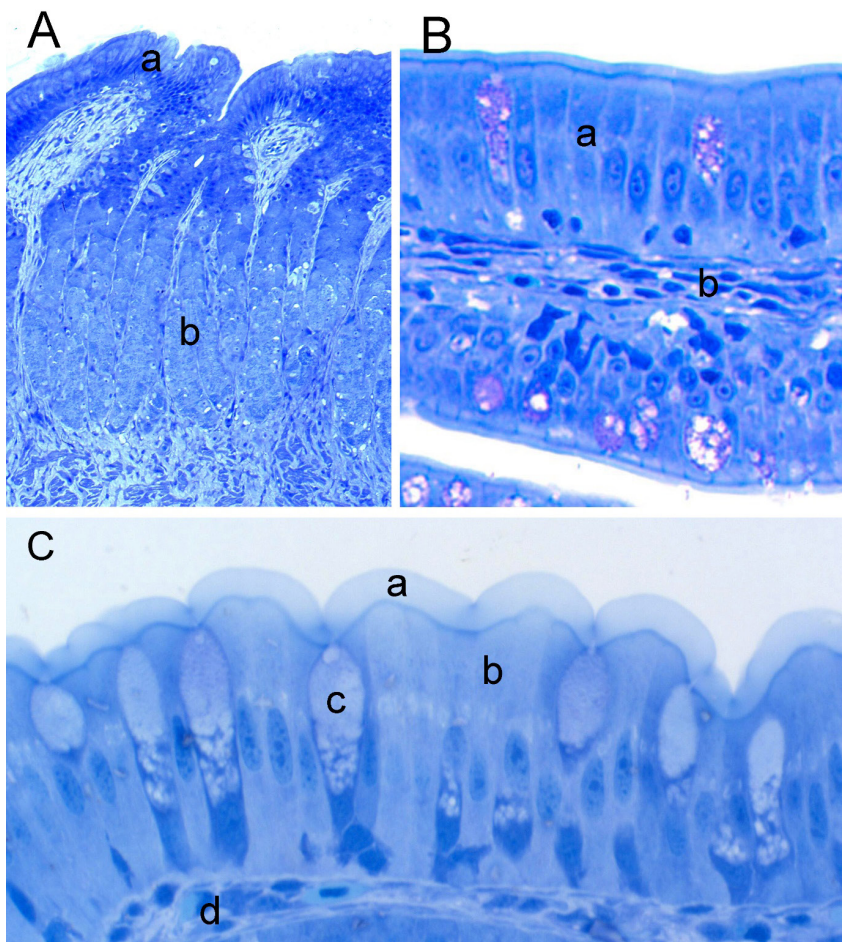
Figur 2.15. Fordøyelses-systemet. A) Situs viscerum, bukorganene slik de ligger når man åpner. Man ser L: lever; Pb: pylorusblindsekker; F: fettvev; M: milt og Bt: baktarm. B) Organene tatt ut, med L: lever; GB: galleblære; Pb: pylorusblindsekker; F/P: fettvev mellom blindsekkene; M: milt, og BT: baktarm. C) Fordøyelseskana-len: a: øsofagus; b: magesekk; c: pylorus; d: pylorusblindsekker; e: midttarm; f: baktarm og ved siden av ligger g: fettvev.



Munnhulen er dekket av flerlaget plateepitel med et stort antall slimceller og smaksløker. Fisk har ikke egne spyttkjertler. Ganske mange av knoklene i munnhulen kan ha tenner, se avsnittet om skjelettsystemet. Tenner i over- og under-kjeven benyttes for å gripe byttet, mens svelgbenstenner beforder føden bakover og kan til en viss grad bearbeide den. Fra svelg sendes føden gjennom det korte, men kraftige spiserøret, øsofagus (oesophagus). Nedover øsofagus forandres muskeltypen i veggen fra skjelettmuskulatur til glatt muskulatur.

Fra ca. midten av øsofagus ligger fordøyelseskanalen inne i bukhulen, abdomen. Der er fordøyelsesorganene forbundet med den dorsale bukvegg med tynne bindevevdrag, mesenterier, hvor arterier, vener og nervene ligger. Alle organer i bukhulen er dekket av et enlaget plateepitel, peritoneum (**figur 2.15**). Veggen i fordøyelseskanalen består nå av fire lag: Ytterst serosa: epitel og noe bindevev. Deretter muscularis, stort sett glatt muskulatur i to lag; langsgående ytterst og sirkulært innerst. Det sirkulære er alltid det tykkeste. Begge lag er styrt via n. vagus. Innenfor muscularis ligger submucosa, det er bindevev, både løst og fast. I submucosa er det vanlig med tallrike eosinofile granulære celler. Helt innerst ligger mucosa (**figur 2.16**), det er enlaget sylinderepitel som står på løst bindevev, lamina propria. Mucosa er sterkt foldet, ofte i meget intrikate mønstre.

Variasjonen mellom de forskjellige segmentene gjelder stort sett det indre epitelet. Øsofagus har et karakteristisk, høyt flerlaget plateepitel, hvor det nest ytterste laget består av slimceller. Magesekk, ventriculus, er u-formet hos de fleste fisk, men noen grupper har rett magesekk (eks. gjedde), andre mer y-formet (eks. sild og ål). Magesekken har enlaget sylinderepitel, organisert i to deler. Inn mot hulrommet er magesekken dekket av høye slimceller, og fra det laget vokser tallrike rør, krypter, ned mot submucosa (**figur 2.16 a**). Her er epitelcellene av en annen type, kalt hovedceller; de produserer saltsyre og fordøyelsesenzymet pepsinogen. Magesekken er skilt fra det neste avsnittet, midttarmen, med en ringmuskel, sfinkter (musculus sphincter pylori).



Figur 2.16. Mikroskopi av mucosa i fordøyelseskanalen. A: Magesekk, med a: overfladiske slimceller, og b: hovedcellene. B: Fra midttarm: del av en tarmtott med a: sylindriske tarmepitelceller, og b: lamina propria, det indre løse bindevev. Rosa celler er slimceller. C: Overflateepitel i, midttarm, med a: børstesøm (mikrovilli) på b: epitelcellen, dessuten spredte c: slimceller.

I midttarmen skjer næringsopptaket, der er epitelet mindre variabelt, og består av høye sylinderceller med velutviklet børstesøm (av microvilli) inn mot lumen (**figur 2.16 b,c**). I tillegg har epitelet spredte slimceller. Andelen av slimceller øker i baktarmen. Forrest i midttarmen munner kanal fra både lever (gallegang) og pankreas. Like etter dette området har mange fisk utvekster på tarmen, pylorusblindsekker (pyloric caecae). Blindsekkene øker det indre areal av midttarmen betydelig. Antallet blindsekker varierer fra noen få (som hos flyndrer) til opp mot ett tusen.

Fordøyelseskanaalen er forsynt av tre uparete arterier: a. coeliaca, a. mesenterica cranialis og a. mesenterica caudalis. Venøst blod fra magesekk og tarm (og milt) sendes til leveren i v. portae hepatis.

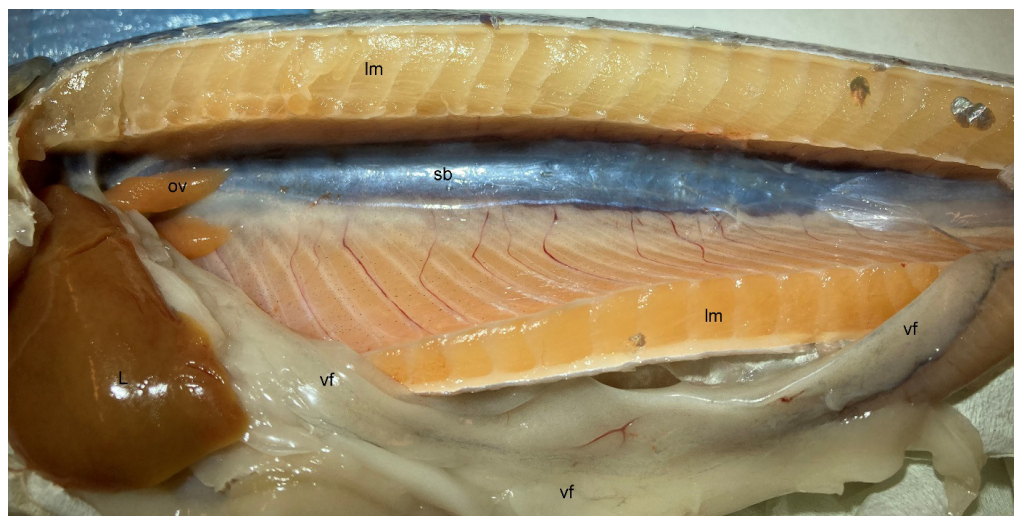
To kjertler hører til fordøyelsessystemet: Lever og pankreas (bukspyttkjertel). Begge dannes som utvekster fra den embryonale tarmen. Leveren (hepar), det sentrale metabolske organet, ligger alltid helt kranialt i bukhulen. Fargen på lever varierer sterkt, mye preget av fettinnhold. Laks har relativt liten lever, den er rødbrun på farge; cellene har ganske lavt fettinnhold. En annen ytterlighet er torskefisk, som har stor, blek lever, der har cellene høyt innhold av fett. Leveren omsetter og lagrer næringsstoffer, og produserer galle. Gallen samles i egne kanaler, den lagres i galleblæren og sendes så til midttarm i egen kanal. Galleblæren ligger ofte delvis dekket av pankreasvev. Lever ligger tett opptil septum transversum, men er ikke sammenvokst med det. To eller tre korte vener fører blod fra lever direkte til sinus venosus, gjennom septum transversum. Lever får arterielt blod fra a. coeliaca, gjennom grenen a. hepatica.

Den andre kjertelen er pankreas. Hos teleoster er den ganske uryddig ordnet; det er ikke et kompakt organ, men spredte cellegrupper i mesenterier, langs blodkar, på bukorganer, og blandet inn i abdominalt fettvev. Dette kalles pancreas diffusum. Særlig hos fisk med pylorusblindsekker, som laks, ligger pankreascellene gjerne mellom blindsekkene. Pankreas produserer diverse fordøyelsesenzymer (eksokrint vev), og hormoner (endokrint vev). Enzymene sendes via ductus pancreaticus til midttarm der den munner sammen med gallegangkanalen. Hormonene eksporteres med blodet via v. portae hepatis.

2.10 SVØMMEBLÆRE

Svømmeblæren er en gassfylt blære som ligger dorsalt i bukhulen, dvs. umiddelbart ventralt for nyrene (**figur 2.17**). Se også kapittel 7 Svømmeadferd og oppdrift. Funksjonen til svømmeblære er å gi oppdrift i vannet. Fisk med velregulert svømmeblære har derfor ikke behov for å bruke energi på å holde sin posisjon i vannmassene. Men de må streve litt for å holde balansen, for svømmeblæren ligger noe lavere enn fiskens tyngdepunkt: fisk som besvimer, ligger på siden, eller med buken opp.

Figur 2.17. Bukorganer, med fordøyelseskanaalen og milten fjernet, her sees sb: svømmeblære omgitt av lm: lateral muskulatur. Ellers er L: lever; OV: ovarium og vf: visceralt fettvev.

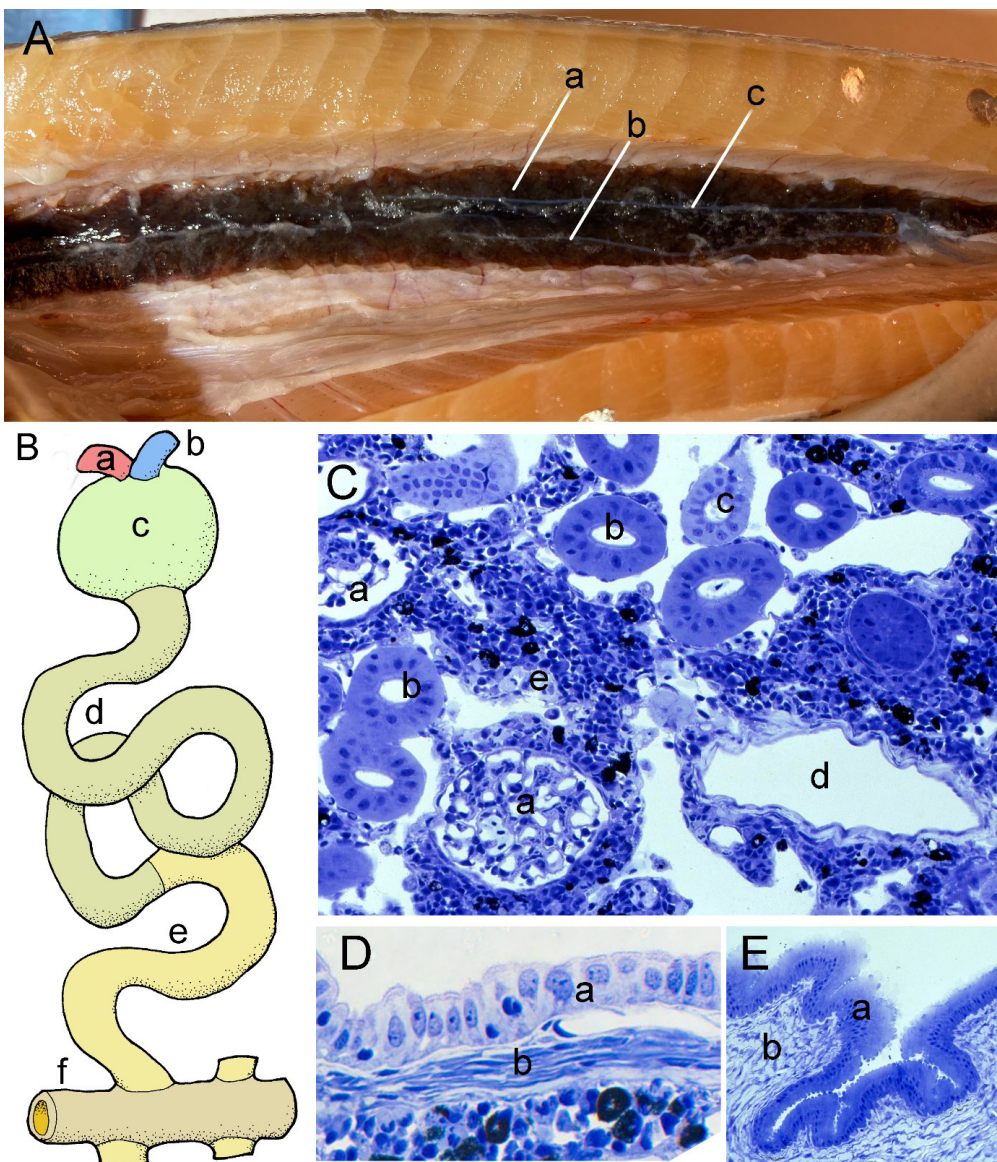


Svømmeblæren dannes som en dorsal utvekst fra embryonal øsofagus. Kanalen mot øsofagus kan bestå hos voksen fisk, det kalles fysostom svømmeblære (åpen). Hvis kanalen tilbakedannes, kalles det fysoklist svømmeblære (lukket). Svømmeblærens indre epitel er enlaget kubisk epitel. Veggen ellers varierer mellom fysostome og fysokliste fisk. Hos fysostome er det liten sjanse for at blæren kan sprekke, for de har intakt kanal ut i svelget. Veggen er derfor ganske tynn, det er glatt muskulatur og noe bindevev. Fysoklist svømmeblære, derimot, må kunne tåle betydelig overtrykk, og består av tykke lag av fast bindevev.

Fysokliste fisk, og noen fysostome, har en avansert mekanisme for å regulere gassmengden i svømmeblæren. Det kalles gasskjertel, og består av to deler. Like nedenfor epitelet i kjertelen ligger tett med parallelle kapillærer, hvor tilførende (efferente) og fraførende (afferente) kapillærer ligger inntil hverandre. Dette opplegget kalles rete mirabile, og gir mulighet for effektiv diffusjon av gasser mellom tilførende og fraførende kapillærer. Kapillærene fortsetter inn i epitelet, og der er det lav pH, det fører til at oksygen frigjøres fra hemoglobinet i de røde blodcellene, og diffunderer inn i blæren.

2.11 NYRE

Nyrene hos fisk ligger alltid fastvokst til columna, dorsalt i bukhulen (**figur 2.18**). Opprinnelig anlegges en nyre pr side, men de vokser vanligvis ganske fullstendig sammen til ett organ. Nyrene er alltid mørk fiolett på farge.



Figur 2.18. Nyre. A. Nyre in situ, svømmeblæren er fjernet. Her er a: nyren, b: høyre ureter, og c: venstre ureter. B. Nefron, skjematisk, med a: arterie; b: vene; c: glomerulus; d: proximaltubulus; e: distaltubulus og f: samleør. C. Mikroskopisk snitt av nyre, med a: glomerulus; b: proximaltubulus; c: distaltubulus og d: vene. D. Veggen i urteter med a: lavt sylinderepitel, og b: glatt muskulatur. E. Del av veggen i urinblære, bestående av a: høyt sylinderepitel, og b: bindevev.

Nyrene har tre funksjoner: De produserer urin, blodceller, og hormoner. Her skal bare urinproduksjon beskrives. Om nyrer i osmoregulering og ioneregulering se også kapittel 9 Ione- og osmoregulering, om nyrer i fiskens immunologi se kapittel 14 Fiskens immunsystem. Den funksjonelle enheten for urinproduksjon er nefronet, som finnes i et stort antall i nyrene. Hvert nefron består av to deler: En enhet som filtrerer plasma fra blodet, og en annen enhet som modifierer konsistensen av det utpressede plasmaet. Filtrasjonsenheten kalles glomerulus. Det er et kapillærnøste, som er dekket av spesialiserte epitelceller, podocytter. Blodet kommer fra a. renalis. Podocytterne er utstyrt med tallrike fingerlignende utvekster, som legger seg tett inntil nabocellenes utvekster, slik at det dannes en sil, hvor plasma kan presses ut. Blodceller kan ikke passere denne silen.

Det utpressede filtratet kalles preurin. Preurinen renner inn gjennom et rør, tubulus, som består av flere segmenter, med litt forskjellig struktur og funksjon. I alle segmenter består veggen av enlaget epitel, høyt kubisk til lavt sylindrisk. Den første delen, proximaltubulus, har epitelceller med velutviklet børstesøm: mikrovilli. Også proximaltubulus kan igjen inndeles i segmenter, hvor del I gjerne har rikelig med vesikler i cytoplasma, mens del II mangler disse. Tubulus fortsetter i distaltubulus, hvor epitelcellene ikke har børstesøm. Deretter følger samletubulus, som til slutt munner inn i samleør. Sammensetning av en- og to-verdige ioner reguleres i passasjen gjennom de forskjellige segmentene.

Samlerørene drenerer til ureter, urinlederen, en pr side; de er lys grålig og ofte lett synlige på nyrenes ventralflate. Ureterne smelter sammen til en, som fører urinen i ventral retning, ned mot urinblæren. Mange fisk har todelt urinblære. Blæreveggen består av indre enlaget sylinderepitel og kraftige og uryddige lag av glatt muskulatur. Urinrøret munner separat på urogenitalpapillen.

2.12 GONADER: OVARIER OG TESTIS

Gonadene er kjønnskjertlene, de produserer kjønnsceller og kjønnshormoner, se også kapittel 17 Reproduksjon i fisk. Gonadeanleggene kan ligge både ganske kranialt i bukhulen, som hos laks, og lenger kaudalt, som hos torsk. Felles for begge kjønn er at gonadene er ganske små hos ikke kjønnsmoden fisk, og at de vokser til betydelig størrelse under kjønnsmodningen. Noen fisk, f.eks. hannlaks, satser alt på en eneste sesong, og dør etter gyting. Mange hunnlaks klarer flere sesonger.

Gonadene henger i egne mesenterier i bakre bukvegg (**figur 2.17**); i mesenteriene løper årer og nerver. Særlig årene vokser til betydelig størrelse under kjønnsmodningen. Utvikling av kjønnsceller starter med at spesielle celler, urkjønnsceller, vandrer fra embryonal tarm og inn i gonadeanlegget. For begge kjønn gjelder at utviklingen av kjønnscellene er nøyte styrt av hormoner (videre lesing i kapittel 17).

Hunnlig utvikling: Urkjønnscellene deles og utvikler seg til oogonier; de er større og mer avrundet. De deler seg igjen til oocytter, som starter en meget komplisert og omfattende modning, hvor størrelsen øker svært, opptil flere millioner ganger i forhold til utgangscellen. De modnende oocytterne dekkes av celler: follikkelceller, som legger seg på i to lag: Thecaceller ytterst, og granuloceller innerst inn mot oocytten. Næringen som kreves for oocytutviklingen kommer fra lever, sendes i blodbanen, og transporteres gjennom follikkelcellene.

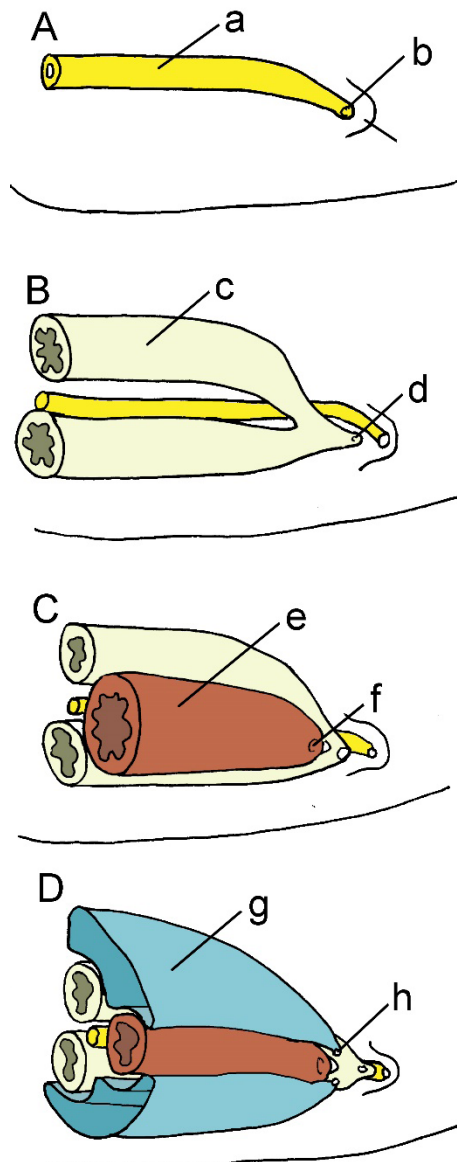
Oocytterne akkumulerer næring, og utvikler en ytre beskyttelse. Den ytre beskyttelse kalles zona radiata, ('eggeskall'), den er uten celler, dannet av tynne fibriller i et roterende mønster rundt cellen. I zona radiata er det tett i tett med åpne kanaler, som sikrer transport av stoffer inn til og ut fra oocytten. I disse kanalene ligger mikrovilli, vanligvis i par, en fra oocytten og en fra granulocellen pr kanal. Zona radiata har en eneste åpning, micropyle, akkurat stor nok til at en spermie kan passere.

Kjernen øker proporsjonalt med oocytten ellers under modningen. Den har et antall mørke provittellinnukleoli, og ofte en ganske rufsete kjernemembran. I cytoplasma utvikles perifert karbohydratholdige vesikler, kortikale alveoler, og ellers fylles cellen med runde plommekorn av varierende størrelse.

Vanligvis hos teleoster sendes modne oocytter ut gjennom en separat kanal, oviducten, under gyting. Hos noen få fisk, bl.a. laks, er denne kanalen ikke fullstendig, slik at modne oocytter slippes ut i bukhulen før de klemmes ut gjennom gonoporen (kjønnsåpningen) bak ved gattet (**figur 2.19**). Oocytten er diploid under hele denne utviklingen. Meiose (reduksjonsdeling) starter i løpet av oocytutviklingen, og fullføres først ved befruktning.

Straks etter gyting sveller egget sterkt, og det er mottakelig for en spermie en svært kort periode. Straks en spermie har kommet gjennom micropylen, stenges den av.

Hannlig utvikling: Urkjønnscellene vandrer inn i testisanlegget. Testis er bygget opp av en rekke rør, tubuli testis, som starter blindt og som alle drenerer til en felles kanal, ductus spermaticus, en pr. side. Modningen av spermene skjer i det indre epitelet i tubuli testis. Fra urkjønnscellene skjer serier av celledelinger, inkludert meiose, reduksjonsdelingen. Hele denne prosessen kalles spermatogenese, og den siste modningen kalles spermiogenese. I løpet av denne utviklingen skjer kraftig fortetning av kjernematerialet, og det meste av cytoplasma snøres av. Den ferdige spermie har kulerund kerne, noen få mitokondrier, og en relativt lang flagell. Mengden av opplagsnæring i en slik celle er svært begrenset, slik at spermene kun er i stand til å svømme raskt i litt over ett minutt.



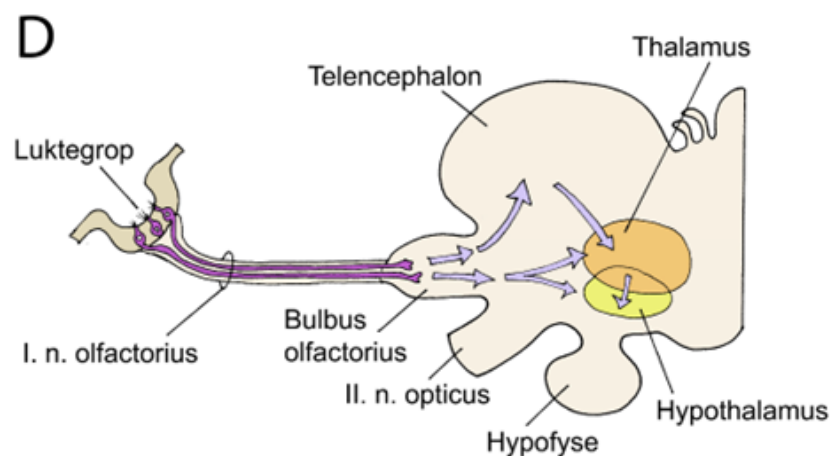
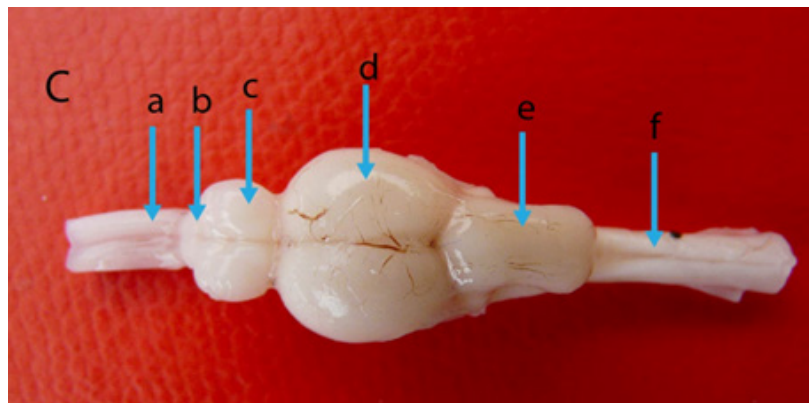
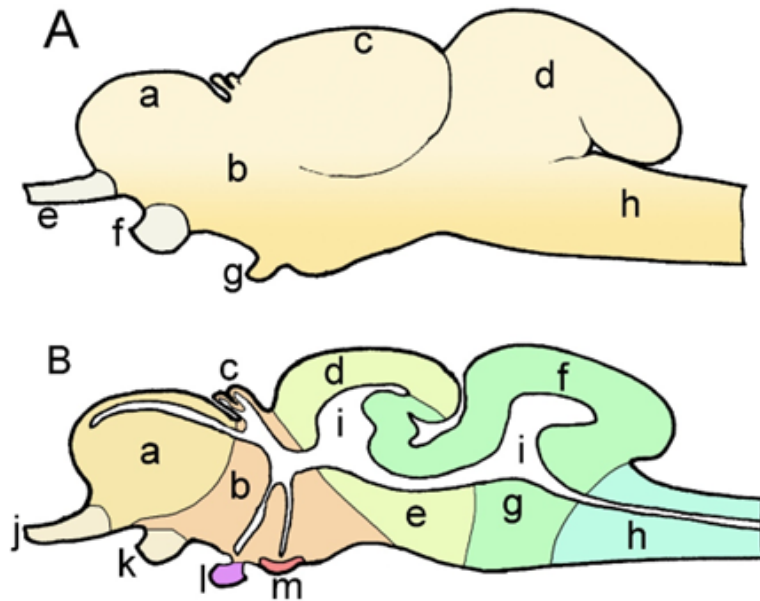
Figur 2.19. Strukturer som har åpning ved gattet; skjematisk sett, skrått fra siden. A) viser a: ureter og b: urinåpningen. B) viser c: gonader, med d: gonopore, åpningen ut. C) viser e: baktarm, og f: analåpningen. D) viser bukhulen, med h: abdominalporer.

2.13 NERVESYSTEMET

Fiskenes nervesystem kan deles i to hoveddeler: Sentralnervesystemet (CNS), og det perifere nervesystemet (**figur 2.20**). Se også kapittel 3 Fiskens autonome nervesystem, kapittel 4 Fiskens autonome nervesystem og for stress se kapittel 18 Stress i fisk.

Sentralnervesystemet består av hjerne (encephalon), og ryggmarg (medulla spinalis) (**figur 2.7 D**). Det perifere nervesystemet deles i hjernenervene, det er 10 pr side; og spinalnerve, et par pr segment av ryggmargen.

Figur 2.20. Hjerne, skjematisk figur. A) Sett fra siden, B) Snittet i medialplanet. A) viser de fem hoveddelene a: telencephalon; b: mellomhjernen (diencephalon); c: optisk tektum (tectum opticum) i midthjernen (mesencephalon); d: lillehjernen (cerebellum) i bakhjernen (metencephalon); e: nerve olfactorius, f: nerve opticus, g: hypofyse og h: forlengede marg (medulla oblongata). I medialsnittet, B) viser a: telencephalon; b: mellomhjernen (diencephalon), med c: epifysestrukturer; d: optisk tektum; e: basale mellomhjernen (mesencephalon); f: lillehjernen; g: basale bakhjernen (metencephalon); h: medulla oblongata. Ellers i: det sentrale ventrikkelssystem; j: n. olfactorius; k: n. opticus; l: hypofyse, og m. saccus vaculosus. C) Foto av en laksehjerne sett fra oven. a: n. olfactorius, b: bulbus olfactorius, en utvekst i anterior del av telencephalon, c: telencephalon, d: optisk tektum, e: lillehjernen, f: den forlengede marg. Foto: Trygve Poppe. D) Lukt. N. olfactorius, luktenerven, sender impulser fra luktegroppen til bulbus olfactorius, som er en utvekst av telencephalon. Meldingene fra luktenerven sendes videre til andre deler av hjernen.



Gjennom det perifere nervesystemet formidles impulser fra de ytre og indre miljøer inn til sentralnervesystemet; de kalles sensoriske, eller afferente nerver. De perifere nervene formidler også impulser ut fra CNS; de kalles efferente, eller motoriske nerver. De aller fleste av disse ender på muskelceller, men noen ender på kjertelceller.

I sentralnervesystemet skjer tolkningen av sensoriske meldinger, der lagres adferdsmønstre, og der gjøres beslutninger om eventuelle bevegelser. Fra sentralnervesystemet styres også en del kjertler.

Sentralnervesystemet, hjernen. Hjernen ligger godt beskyttet i kraniet. Hjernen består av fem deler med til dels litt utydelige grenser. Regnet forfra ligger først telencephalon. Hos laksefisk er den anteriore delen en utvekst som kalles lukteloben bulbus olfactorius, som mottar signalene fra luktegroppene via luktenervene, n. olfactorius, før signalene går videre til andre deler av hjernen som talamus, telencephalon og ikke minst hypothalamus for videre behandling og planlegging av respons (**figur 2.20d**). Hos laks ligger bulbus nært telencephalon, mens den hos andre grupper (bl.a. karper og maller) ligger helt ute i luktegroppen. Den øvrige delen av telencephalon omfatter mange funksjoner, som inkluderer flere elementer i det limbiske systemet (se kapittel 4, 5 og 18). Telencephalon hos teleoster er ikke hul slik den er hos andre vertebrater.

Deretter følger mellomhjernen, diencephalon; den er kort dorsalt og større ventralt. Diencephalon har dorsale utvekster, epifysestrukturer kalt corpus pineale (pinalkjertelen) og corpus parapineale. Pinalkjertelen påvirkes av lyset og lager melatonin som hjelper til med å styre døgnrytmene. Ventralt ligger, regnet forfra, synsnervekrysningen, hypofysen, og saccus vasculosus. Saccus vasculosus er ett godt vaskularisert organ som ligger like bak hypofysen og skiller seg klart ut med sin røde farge under disseksjon. Den antas å spille en viktig rolle som sensor for sesongvariasjoner som endringer i daglengder. Ellers består diencephalon av integrasjonssentrene talamus og hypothalamus.

Neste avsnitt, midthjernen, mesencephalon, har en velutviklet dorsal del bestående av to store lobes, synshjernen, optisk tektum (tectum opticum). Deretter følger bakhjernen (metencephalon), med den dorsale lillehjernen (cerebellum), som integrerer bevegelser; og til slutt den forlengede marg (medulla oblongata), som inneholder mange kjerner for hjerne-nervene.

Den andre delen av sentralnervesystemet, medulla spinalis, ligger i åpningen i nevralkolonne i columna. I det indre er det ordnet slik at perikaryene er samlet i et omvendt Y-formet område sentralt, og aksonene ligger omkring. De sentrale perikaryene kalles grå substans, og aksonene omkring dem kalles hvit substans.

Det perifere nervesystem består av 10 par hjernenerver, og et par spinalnerver pr. segment i ryggmargen. Hjernenervene, som alle er forskjellige, omtales nøyer i kapitlet om nervesystemet.

Medulla spinalis kommuniserer ved spinalnervene, et par pr. segment. Som hos alle vertebrater er hver spinalnerve forbundet med medulla spinalis ved to nervebunter, som kalles røtter: radix dorsalis og radix ventralis. Inn gjennom radix dorsalis sendes all informasjon fra det som kalles generelle sanser, som er smerte, temperatur, og berøring. I hovedsak kommer dette fra sansing i huden. I tillegg sendes informasjon til hjerte og glatt muskulatur gjennom radix dorsalis. I radix ventralis sendes meldinger ut til skjelettmuskulatur. Spinalnervene deler seg igjen like lateralt for columna i to grener; ramus dorsalis og ramus ventralis; de forsyner epaxial og hypaxial muskulatur og huden over.

2.14 SANSEORGANER

Man skiller mellom generelle sanser, og spesielle sanser. De generelle sansene er smerte, temperatur og berøring, de er i hovedsak knyttet til hud. De spesielle sansene er lukt, syn, smak, hørsel, likevekt, elektro, og sidelinje. Alle disse har egne sanseorganer. Se også kapittel 4 Fiskens sensoriske system.

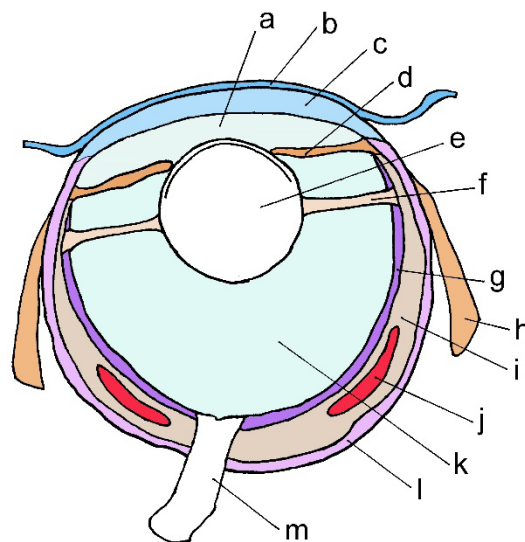
Luktesansen er lokalisert i luktegropper, dorsalt på snuten. Fisk flest har to åpninger for luktegroppen, men en del grupper har bare en.

Synssans er svært viktig for nesten all fisk, selv de som lever på dypt vann. Øyet har samme prinsipielle oppbygning som alle andre vertebrater, med de tre lagene sclera, uvea og retina. Fiskenes linse er helt kulerund (**figur 2.21**).

Sclera, den ytre kapsel, er av bruske. Helt lateralt går brusken over i et gjennomsiktig parti av fast bindevev, det er cornea, der slippes lyset inn. Innenfor sclera ligger uvea, med årehinnen, choroidea, som ernærer det indre av øyet. Linsen henger i tynne tråder, zonulatråder, som har utspring i uvea. Foran linsen danner uvea iris, med pigmenterte celler, som ligger rundt pupillåpningen. Det innerste av lagene i øyet er retina, som har de lysregistrerende cellene: staver, og tapper. Impulsene fra øyet sendes til tectum opticum i mesencephalon via n. opticus. Øyet er stort sett fylt med en geleaktig væske, corpus vitreum (glasslegemet).

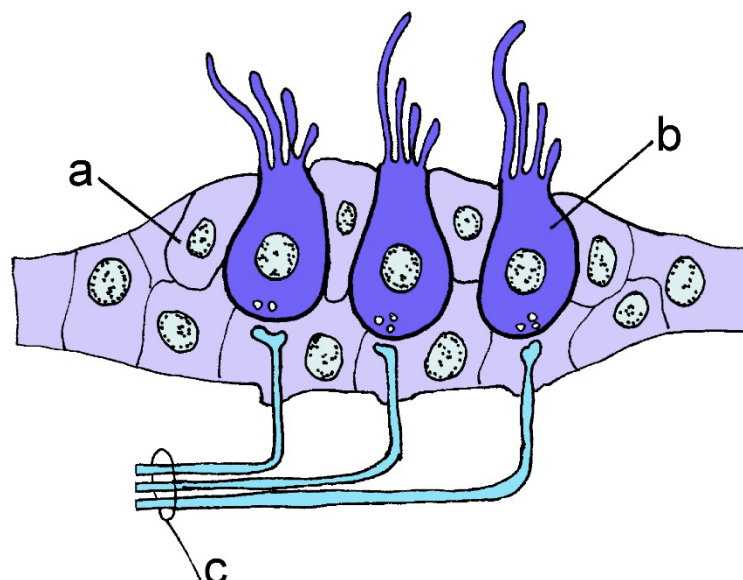
Øyet beveges av 6 ytre skjelettmuskler, alle innervert av hjernenerver.

Figur 2.21. Øye, skjematisk figur av snitt gjennom midten, med a: fremre kammer; b: laterale epitel: konjunktiva; c: stroma i kornea; d: iris; e: linse; f: linseligament; g: retina; h: ytre bevegelsesmuskel; i: choroidea; j: corpus choroidale; k: corpus vitreum (glasslegemet); l: sclera; og m: n. opticus.



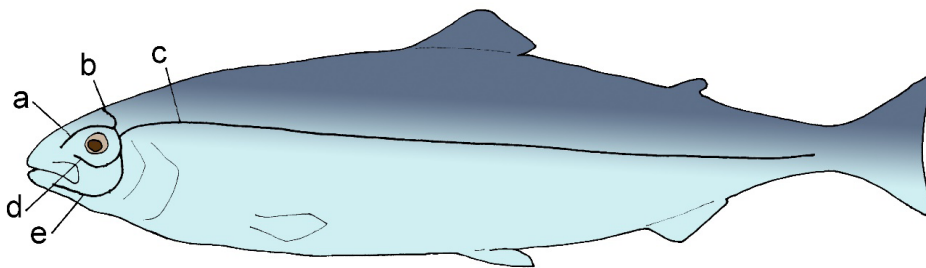
Flere av fiskenes sanseorganer har samme type sanseceller, hårceller. Hårcellene er pæreformet, og har et antall mikrovilli på apical ende, den som vender ut mot overflaten.

Figur 2.22. Hårceller i laterallinjen. Gruppe av hårceller i laterallinjen, med a: støttecelle; b: hårcelle; og c: nervebunt.



Likevektssansen er lokalisert i et hulrom dannet av kraniets otiske knokler. Sanseapparatet består av to blærer, sacculus og utriculus, og tre tynne kanaler som alle utgår fra utriculus. I både sacculus og utriculus ligger ørestener, otolitter; de er dannet av kalsiumkarbonat. Dette sanseapparatet registrerer stilling og akselerasjoner. I tillegg tyder mye på at fiskenes hørselssans ligger i det indre øret.

Laterallinjesystemet har også hårceller (**figur 2.22 og 2.23**). Dette systemet registrerer vibrasjoner i vannet, og består av et sett kanaler som ligger i hudens dermis. Hårcellene sitter i grupper, dypt i sidelinjen. Det mest vanlige mønster for sidelinjen er en over øyet, en under, en på underkjeven og en langs fiskens lateralside. Elektrosans er også en hårcellesans. Det består av nedvekster fra epidermis, hvor hårcellene sitter. Smakssans er enkelt bygget; det er grupper av smaksceller som ligger i knipper i epitel, særlig i munnhulen, på tungen, i svelg og på skjeggtråder.



Figur 2.23. Sidelinjesystemet, med kanalene vist i a: canalis supraorbitalis; b: canalis supratemporalis; c: canalis lateralis; d: canalis infraorbitalis; e: canalis mandibularis.

2.15 ENDOKRINE ORGANER

Endokrine organer eller kjertler produserer virkestoffer, hormoner, som sendes ut til målorganene via blodbanen. Endokrine organer har derfor ikke utførselskanaler, til gjengjeld er de svært godt forsynt med kapillærer. Hos fisk finnes mange av de samme endokrine organer som hos andre virveldyr, men i tillegg finnes noen som spesifikke for fisk. Se også kapittel 5 Endokrinologi i fisk.

Flere av de endokrine organene har tilknytning til nervesystemet. Det gjelder hypofysen, som er ventral utvekst på diencephalon, pinealkjertelen, som er en dorsal utvekst på diencephalon; og urofysen, som er konsentrert i kaudal ende av medulla spinalis.

I nyrene ligger suprarenal- og interrenal-celler i hodenyren, og stanniuslegemer mer midt i nyren. I pankreas ligger de endokrine cellene spredt som Langehanske øyer, eller samlet i en klump, Brockmannslegemet. Thyroideavev (skjorlbruskkjertelvev) ligger spredt ved ventralaorta, og ultimobranchialceller i septum transversum.

Detaljene ved de enkelte endokrine organer er beskrevet i kapittel 5 Endokrinologi i fisk.

2.16 ANBEFALT LITTERATUR

Kryvi H og Poppe T. 2016. Fiskeanatomi. Vigmostad & Bjørke AS, Fagbokforlaget, Bergen, www.fagbokforlaget.no. ISBN: 978-82-450-3733-3

ILLUSTRASJONER OG FIGURER

Samtlige illustrasjoner og figurer er av Harald Kryvi. Copyrightrettigheter og eierskap beholdes uten avkortning.