

# 6



# Fiskenes evolusjonære historie

Arve Lynghammar

UiT Norges arktiske universitet

## SAMMENDRAG

Diversiteten av fiskeartene vi ser i dag er et resultat av en utvikling som har foregått parallelt gjennom mer enn 500 millioner år. De siste 20 årene har det årlig blitt beskrevet i underkant av 400 arter, og per 2022 regner vi med at det finnes 36 213 arter av fisk i akvatiske habitater rundt om i verden. Hele 18 319 av disse er funnet i ferskvann, og det store antallet skyldes hovedsakelig noen få, store grupper. Ulike kilder vil operere med ulikt antall arter på verdensbasis, eller innad i gruppene. Det kan selvsagt skyldes tidens gang siden det stadig blir beskrevet nye arter, men en annen viktig årsak er at man ikke alltid er enig i hva en art er og hvor grensen skal gå. Dette bunner ut i et av de største spørsmålene innenfor biologi, nemlig hva en art er. Dersom en art består av to komponenter som er litt forskjellige, men ikke nok til å definere disse som ulike arter, kunne man dele disse opp i underarter eller populasjoner. Men da skyves bare problemstillingen, for hva er i så fall en underart eller populasjon?

Gjennom tidene har mange forsøkt seg på en universell definisjon, men uten å lykkes med å finne noe som dekker alle organismegrupper. For fisk, der hovedregelen er seksuell reproduksjon (med to kjønn involvert), er det noe lettere selv om grensene ofte er uklare også her. Den kanskje mest brukte artsdefinisjonen er Mayr's biologiske arts-konsept fra 1942: «Arter er grupper av faktiske eller mulig reproduserende naturlige populasjoner, som er reprodusert isolert fra andre slike grupper». Men heller ikke dette konseptet passer i alle sammenhenger, og i praksis blir en art definert av autoriteter og konsensus. Det betyr at spesialister innenfor hver artsgruppe definerer hvor grensen går mellom to arter og det vitenskapelige kollegiet godtar (eller ikke!) gjennom sine publikasjoner.

I dette kapitlet skal vi se på de opprinnelige ryggstrengdyrene som etter hvert utviklet seg til det vi i dag kaller fisk, før vi går gjennom hovedgruppene av verdens fiskearter. Fokuset vil ligge på hovedforskjellene, og målsetningen er at leseren skal bli i stand til å si noe om en hvilken som helst fiskeart og plassere denne i riktig hovedgruppe. Underveis tar vi noen avstikkere for å forklare enkelte konsepter eller karakterer i detalj. Vær oppmerksom på at oppfatningen rundt slektskapsforholdene endres raskt, og kan være forskjellig mellom ulike kilder. Antall arter innenfor hver gruppe er dermed vanskelig å fastslå eksakt, og oppgitt antall må derfor ansees som omtrentlig. Hensikten med kapitlet er ikke å gi en fasit, men å presentere nålevende utviklingslinjer, kjennetegn og diversiteten innenfor det vi kaller fisker.

## 6.1 TAKSONOMI OG SYSTEMATIKK

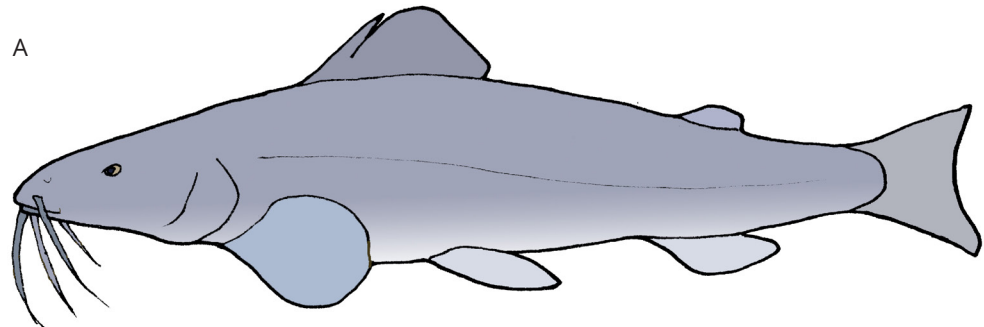
Begrepene taksonomi og systematikk brukes ofte om hverandre, men har litt ulik betydning. Taksonomi omhandler kategorisering og selve navngivningen (nomenklatur) til de ulike gruppene og artene. Systematikk handler om de ulike gruppenes forhold til hverandre. Et mye brukt klassifikasjonssystem omfatter nivåene rike, rekke, klasse, orden (suffiks -iformes), familie (suffiks -idae), slekt og art – huskeord RiReKOFSA. I tillegg har man ofte behov for en finere inndeling, for eksempel over-, under- eller infraklasse. Problemet med å definere hva som er hva er like aktuelt her som for artene, og man vil derfor se at taksonomiske navn kan være plassert på ulike nivåer alt etter hvilken kilde man bruker. For eksempel kan gruppa kjevede fisk (Gnathostomata) være klassifisert som infrarekke, overklasse, underklasse – eller ikke ha noen rang i det hele tatt. Av denne grunn forsøkes det i dette kapitlet å redusere fokuset på konkret taksonomisk rang, og etablerte navn er beholdt der det er mulig. Det anbefales å bruke de fylogenetiske trærne aktivt for å orientere seg i mylderet av taksonomiske nivåer. I hovedsak følges det som er beskrevet i publikasjonene til Nelson og Betancur et al. (se referanseliste).

I hovedsak grupperer man arter eller grupper etter en samlet vurdering av morfologiske (hvordan noe ser ut) molekylære (DNA) karakterer. Her er det en forutsetning at karakterene – og dermed organismene selv – har felles evolusjonært opphav. Men selv om karakterer kan se like ut, kan de ha oppstått uavhengig av hverandre. Ett eksempel på dette er øyne hos blekksprut og virveldyr, og dette kalles konvergente karakterer fordi de har utviklet seg fra ulike evolusjonære utgangspunkt. Det er risiko for at konvergente karakterer blir feiltolket, noe molekylære metoder avslører veldig lett. På den annen side kan karakterer med felles evolusjonært opphav ha blitt omdannet til noe nytt, for eksempel fiskenes brystfinner som har blitt menneskets armer. Bukfinnerne tilsvarer føttene hos oss. Dette kalles homologe karakterer fordi de har lignende plassering og felles evolusjonært opphav, men har ikke nødvendigvis samme funksjon. I sum gjør disse evolusjonære krumspringene at slektskapsforhold i enkelte tilfeller kan være vanskelig å forstå.

Morfologi har vært og er fortsatt det bærende elementet for å beskrive arter (**boks 6.1**). Den svenske biologen Carl von Linné satte dette i system (**boks 6.2**), og etablerte såkalt binær nomenklatur. En art blir plassert i en slekt via et slektsnavn, og en slekt inneholder én eller flere arter med en unik kombinasjon av karakterer. Så får den et artsnavn, som skiller den fra andre arter innad i slekten. Slekts- og artsnavn utgjør det vitenskapelige navnet og har som regel latinsk eller gresk opphav. Ofte er navnet beskrivende for morfologien eller leveviset, for eksempel atlantisk laks (*Salmo salar*). Slektsnavnet *Salmo* betyr laks og artsnavnet *salar* er sannsynligvis fra det latinske ordet «salire» som peker på evnen til å hoppe opp fosser.

Bruk av vitenskapelige navn er svært viktig, for det sikrer at man har en felles forståelse av hvilken art som omtales. Alle land har sine egne trivialnavn, og i tillegg har man lokale navn. Disse kan være tvetydige. Det engelske navnet «catfish» kan for eksempel bety både malle (Siluriformes) og steinbit (Anarhichadidae) (**figur 6.1**). Der danskene snakker om «stenbider» menes ikke steinbit som i Norge, men rognkjeks (*Cyclopterus lumpus*). For å tydeliggjøre at det er snakk om et artsnavn, skal det utheves. I vanlig maskinskrevet tekst betyr utheving *kursiv*, men dersom teksten ellers er i kursiv skal det vitenskapelige navnet ikke være i kursiv. Dersom man skriver for hånd, er det vanlig å streke under det vitenskapelige navnet (ja, det er faktisk noen som fremdeles skriver for hånd!).

**Figur 6.1.** A) Malle, Siluriformes og B) steinbit Anarhichadidae representert ved flekksteinbit (*Anarhichas minor*). Begge kan i engelsk dagligtale omtales som «catfish», og det kan skape forvirring.



### Boks 6.1. Hvordan beskriver man en art?

I prinsippet kan hvem som helst beskrive en art. Alt som kreves er en beskrivelse, et artsnavn og at dette publiseres et tilgjengelig sted som i et vitenskapelig tidsskrift eller en bok. Men i praksis er det ikke så enkelt. Før man kan starte prosessen med nytt navn og beskrivelse må man gå gjennom tidligere litteratur. Ikke så sjelden har arten blitt beskrevet tidligere, for så å bli avskrevet som et såkalt synonym. Synonymer betyr at samme art har blitt beskrevet under to (eller flere) ulike navn. Rognkjeks/rognkall og rødnebb/blåstål (*Labrus mixtus*) er gode eksempler fordi hannen er svært ulik hunnen. Her ble hannen og hunnen beskrevet som ulike arter, men etter hvert som man lærte mer om biologien skjønte man at det var samme art. I slike tilfeller velger man det vitenskapelige navnet som ble publisert først.

Selv om det kan virke fristende å oppkalle en art etter seg selv, er det ikke god kulture. Flere arter har fått sine vitenskapelige navn fra betydningsfulle personer, der navnet da blir «latinifisert». Et eksempel er sørlig ålebrosmme (*Lycenchelys sarsi*), der Robert Collett kalte opp arten etter sin gode venn G. O. Sars som samlet den inn på en av sine ekspedisjoner.

Man må argumentere så godt som mulig for at den nye arten er tilstrekkelig ulik nærstående arter. Det kan være morfologiske eller genetiske karakterer, aller helst en kombinasjon av disse. Typemateriale, dvs. konkrete individer som knyttes til navnet, må samles inn og konserveres. Disse individene må deponeres i et naturhistorisk museum og være tilgjengelig for andre forskere i all fremtid. En holotype utpekes som det faktiske individet som representerer arten, sammen med paratyper som f.eks. viser ulike kjønn eller størrelser. Disse bør fordeles ved ulike naturhistoriske museer som en forsikring dersom holotypen av en eller annen grunn skulle bli ødelagt.

Til slutt må navnet godkjennes av ICZN – Den internasjonale komiteen for zoologisk nomenklatur. Viktige kriterier for godkjenning er at navnet ikke er i bruk fra før, og at grammatikken er riktig. I dag er det mest vanlig å publisere nye arter i fagfelleverderte, internasjonale tidsskrifter. Ved at andre spesialister innenfor artsgruppa leser gjennom og «kontrollerer» at argumentasjonen holder vann, unngår man at arter endrer status i tide og utide (se også **boks 6.2**). Med andre ord, det tar tid å beskrive en ny art og man må ha solid kunnskap både om artens biologi og taksonomiske historie.

### Boks 6.2. Hvorfor står det av og til et navn og et årstall bak vitenskapelige navn?

Egentlig skal dette alltid være med når man henviser til en art, for å være sikker på hva man mener. Navnet sier noe om hvem som beskrev arten – autor – og årstallet angir når beskrivelsen ble publisert. Noen ganger står autor og årstall i parentes, og det er ikke tilfeldig. Ta for eksempel atlantisk torsk, *Gadus morhua* Linneaus, 1758. Dette sier oss at arten ble beskrevet av Carl von Linné i 1758 – som er tidspunktet da hans 10. bind av *Systema Naturae* ble utgitt. Dersom man i etterkant av beskrivelsen finner ut at slektsnavnet er feil, dvs. den hører bedre hjemme i en annen slekt, settes autor og årstall i parentes. Hyse ble opprinnelig beskrevet av Linné og plassert i samme slekt som torsk (*Gadus*). Men det viste seg at den hørte bedre hjemme i slekten *Melanogrammus*. Derfor er riktig skrivemåte hyse *Melanogrammus aeglefinus* (Linneaus, 1758).

Noen ganger er det komma mellom autor og år, andre ganger ikke. Dette er for å vise at man henviser til en konkret beskrivelse av en art, og ikke en «vanlig» referanse. Egentlig burde man jo ha med referanse til beskrivelsen av arter i referanselista, men det gjør man sjelden i praksis. Dersom man har komma mellom autor og år skal det ikke være komma mellom forfatter og år i «vanlige» referanser, og motsatt.

Selv om morfologi fremdeles er viktig for å beskrive arter og slektskapsforhold, vil det i dag være naturlig eller til og med nødvendig å inkludere molekylære metoder for å beskrive en art (**boks 6.1**). Tidlige og unge livsstadier kan se annerledes ut enn de voksne, det kan også være forskjeller mellom hanner og hunner – eller mellom populasjoner. Noen arter kan ha en type utseende når de er i live, og endre seg mye etter en tur i fryseboksen eller etter fiksering i sprit. Såkalte kryptiske arter kan defineres som to eller flere arter beskrevet som én. Disse ser tilsynelatende like ut, og i mange tilfeller er det nødvendig å gå dypere til verks – til molekylært nivå.

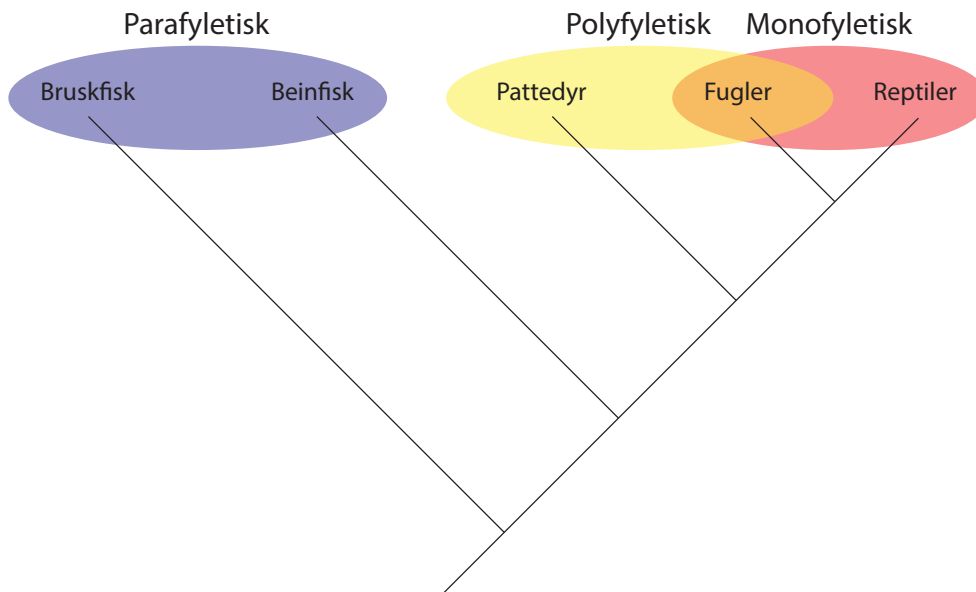
Utviklingen innenfor molekylære metoder er rivende, og man får stadig mer informasjon ut fra en liten vevsprøve. Inntil for få år siden var det vanligste å se på enkeltgener, og det finnes for eksempel en stor database kalt Barcode of Life ([www.boldsystems.org](http://www.boldsystems.org)). Her har en liten del av mitokondrie-DNAet, kalt CO1, blitt karakterisert fra tusenvis av arter og individer. De aller fleste arter kan skilles fra hverandre ved bruk av dette genet, men også her er det en utfordring å vurdere hvor forskjellig genene må være for å avgjøre om man ser på én eller flere arter. Enkeltgener gir midlertid ikke nødvendigvis det hele bildet fordi ulike gener i en fisk kan ha ulik evolusjonær historie. En årsak kan være hybridisering (individer fra ulike arter som reproduserer med hverandre) på ett eller annet tidspunkt. Derfor er det viktig å se på mer enn ett gen for å avgjøre slektskapsforhold. Fullsekvensering av mitokondrie-DNAet, eller til og med sekvensering av hele genomet (arvematerialet) blir stadig billigere, og det vil antakelig gi svar på mange uløste spørsmål i årene som kommer. Selv om man får stadig bedre metoder for å analysere DNA, vil det likevel være viktig å vite noe om morfologien. Man kan for eksempel ikke bruke DNA for å undersøke fossiler.

Problemet med artsavgrensning blir altså ikke borte med bruk av molekylære metoder, men i mange tilfeller kommer man noe lenger og flere kryptiske arter har i de siste årene blitt avdekket. Når man vet hva som er hva, dukker det som regel også opp morfologiske karakterer som skiller artene.

Grupper som har felles evolusjonært opphav og der alle påfølgende utviklingslinjer er inkludert, kalles monofyletiske grupper (**figur 6.2**). Innenfor taksonomien er dette gullstandard, man ønsker å definere enhetlige grupper. I figuren er alle de navngitte gruppene monofyletiske – vel å merke hver for seg. For eksempel har alle pattedyr et felles evolusjonært opphav – en felles «stamfar». Dersom man grupperer fugler og reptiler er disse også monofyletiske fordi de har felles evolusjonært opphav, og det er ingen avledede grupper. Det vi til daglig omtaler som fisk, er derimot parafyletisk. Gruppen består av dyr med felles evolusjonært opphav, men både pattedyr, fugler og reptiler er avledet fra fisk og dermed er ikke «fisk» et enhetlig begrep.

En tredje kategori er polyfyletiske grupper. Disse har i dag en mer hypotetisk betydning og beskriver en gruppe med felles karakterer, men som har ulikt evolusjonært opphav. Dersom man for eksempel grupperte varmblodige virveldyr med vinger, ville pattedyrgruppa flaggermus og fugler sammen utgjøre en polyfyletisk gruppe.

De fleste fylogenetiske trærne som er vist i dette kapitlet viser bare slektskapsforhold (topologi), og lengden på grenene er ikke proporsjonal med antall karakterendringer (fylogram) eller tid (kronogram). I fylogenetiske trær kan man speile grenene om sin egen akse uten å endre topologien. For eksempel kan fugler og reptiler i **figur 6.2** bytte plass, men vil likevel vise samme slektskapsforhold. Den monofyletiske gruppa fugler og reptiler kan også bytte plass med pattedyr uten at topologien endres.

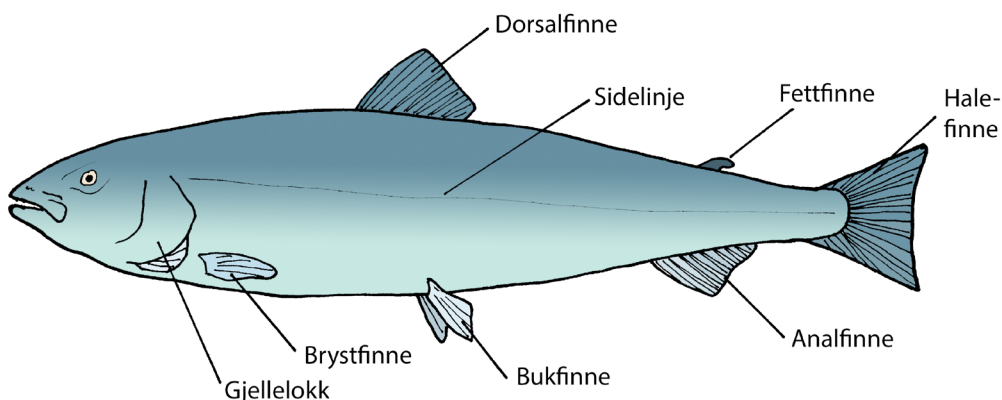


**Figur 6.2.** Para-, poly- og monofyletiske grupper. Fisk har felles evolusjonært opphav, men er definert som en parafyletisk gruppe fordi noen – men ikke alle – avledede grupper er inkludert. Polyfyletiske grupper er satt sammen på bakgrunn av lignende karaktertrekk, men uten å ha felles evolusjonært opphav. For enhetlige grupper ønsker man fortrinnsvis monofyletiske grupper som har felles opphav og inkluderer avledede grupper.

Systematikk og taksonomi er ikke bare viktig for å rekonstruere den evolusjonære historien. Med kunnskap om slektskap kan man også overføre kunnskap fra en kjent art til en ukjent, nært beslektet art. Arter er også den grunnleggende enheten for bevaring og forvaltning. Dersom man ikke har riktig oppfatning av skillelinjene kan man risikere at arter desimeres eller dør ut fordi de ikke har fått nødvendig vern og beskyttelse.

## 6.2 KARAKTERER OG TERMINOLOGI

Fisk kan innta svært mange ulike former. Som regel har de tydelig avsatt hode, og langt de fleste er såkalt strømlinjeformet der tykkelsen er størst litt foran midten (**figur 6.3**). Muskler er festet til skjelettet og sammen med finnene sørger dette for fremdrift eller annen bevegelse. Finnene stives opp av finnestråler, som kan ha ulik stivhetsgrad. De fleste fisker har én eller flere dorsalfinner (ryggfinner), en analfinne (gattfinne) og en halefinne. Disse finnene omtales som uparede. I tillegg har de aller fleste parede bryst- og bukfinner. Plassering av finner er viktig både for å avgjøre den taksonomiske plasseringen, og livsstilen til arten.



**Figur 6.3.** Ytre trekk hos atlantisk laks (*Salmo salar*). Denne arten har bare bløtstråler, fettfinna mangler finnestråler. Dorsalfinne og analfinne omtales også som hhv. ryggfinne og gattfinne.

I likhet med viktigheten av entydige artsnavn må man ha entydige navn på karaktertrekk for å kommunisere med andre. En karakter kan nærmest være hva som helst, men innenfor systematikken brukes begrepet som regel om kjennetegn som enten indikerer en likhet eller ulikhet mellom arter og grupper. Kjernen i systematiske oversikter og evolusjonære

historier kan summeres i to begreper. Det første er plesiomorfe karakterer. Begrepet er relativt, og beskriver en konservativ karakter i den forstand at den dukket opp på et tidlig evolusjonært stadium. For ryggstrengdyr vil selve ryggstrengen være en plesiomorf karakter. Som regel er plesiomorfe karakterer delt mellom veldig mange arter og grupper. Det andre begrepet, apomorfi, er også relativt og beskriver en avledet karakter. For eksempel er piggstrålefinner hos benfisk en apomorf karakter, altså noe som har oppstått relativt sent. Begge begrepene vil være sentrale i dette kapitlet, og blir omtalt som hhv. konservative og avledede trekk. I forlengelsen av disse begrepene kan man snakke om konservative og avledede arter eller artsgrupper. Dette er viktig å forstå for å lese fylogenetiske trær på riktig måte. I **figur 6.4** kan man se slektskapsforholdet mellom ulike grupper innenfor ryggstrengdyrene Chordata. I denne sammenhengen vil Actinopterygii og Sarcopterygii være mest avledet, fordi disse gruppene er en videreutvikling av tidligere utviklingslinjer.

### 6.3 FISKENES EVOLUSJONÆRE UTVIKLING

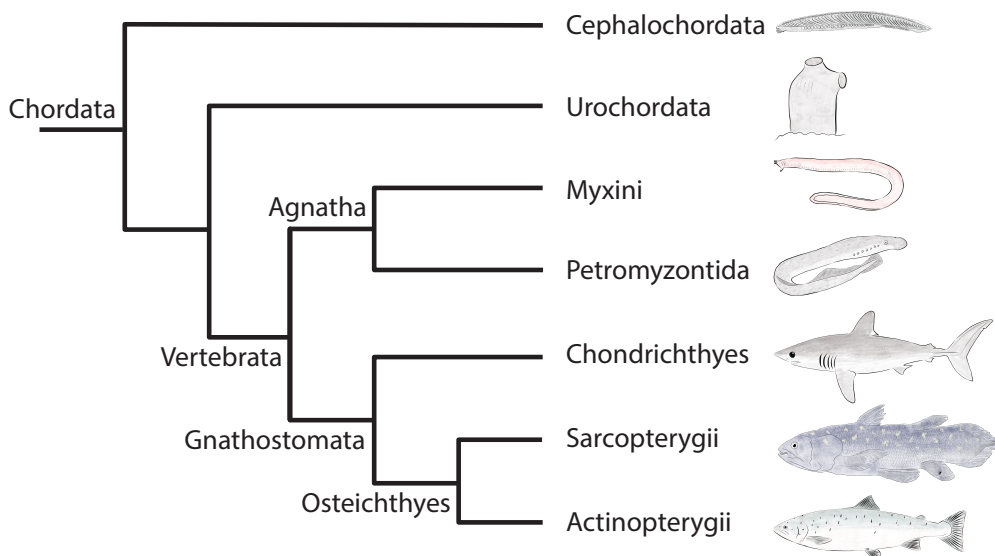
For å forstå overgangene fra konservative til avledede trekk, må man starte med begynnelsen. De tidlige ryggstrengdyrene oppstod sannsynligvis sammen med svært mange andre dyregrupper under den kambriske eksplosjonen for mer enn 530 millioner år siden. Alle disse artene og gruppene har siden den gangen utviklet seg til nye grupper og arter, og slik pågår det fremdeles (**figur 6.4**). Det som kan gjøre systematikk forvirrende, er at videreutviklingen har pågått parallelt og at noen arter (faktisk de fleste) har dødd ut underveis. Mange tilfeldigheter må inntreffe for at en utdødd organismegruppe skal gi informasjon om de evolusjonære sammenhengene. For det første må organismen dø av seg selv, og ikke bli spist opp av predatorer eller åtselere. Så må den dekkes til slik at den fossiliseres og ikke råtner. Videre må fossilet bli funnet og gravd opp av paleontologer, og slike serier av hendelser skjer svært sjelden. Til slutt må funnet tolkes, det er heller ingen lett oppgave dersom man bare har et fragment av et fossilt ben fremfor seg. For eksempel er det beskrevet en ålelignende, kjeveløs gruppe som kalles conodonter. Gjennom vitenskapshistorien har disse blitt klassifisert som alt fra planter, alger og evertebrater (også kalt invertebrater), før man til slutt ble enige om at dette var en vertebrat. Det er altså et svært fragmentert puslespill å legge, og stadig vekk finner man nye biter som enten bidrar til å forstå den evolusjonære historien eller som bidrar til mer forvirring!

Evolusjon foregår gradvis over tid. Flere prosesser foregår i samspill, der mutasjoner og naturlig utvalg står sentralt. Arvematerialet – DNA – er enkelt fortalt «oppskriften» på hvordan en organisme skal se ut. Lange, doble tråder bestående av fire nukleotider kalt adenin, tymin, cytosin og guanin (hhv. A, T, C og G) er kveilet i noe som kan minne om en spiraltrapp, og rekkefølgen av disse nukleotidene avgjør hvilken aminosyre som skal produseres. Tre bokstaver angir en aminosyre, og en kjede av aminosyrer som foldes på en bestemt måte blir til et protein. Dersom en av bokstavene blir kopiert feil – som skjer iblant – får man en mutasjon. Som regel er mutasjoner skadelige og blir ikke videreført, men i sjeldne tilfeller kan de føre til nye egenskaper og kanskje fordeler som gjør at varianten er bedre tilpasset omgivelsene. Når man snakker om en godt tilpasset art eller variant, mener man som regel de som får flere avkom enn sine slektinger – naturlig utvalg. Flere bokstavkombinasjoner kan midlertid gi den samme aminosyra. Da får man en såkalt «stille mutasjon» og ingen endring i selve proteinet. Denne endringen kan være nyttig for forskere, siden sekvensering av genet vil vise endringen. Denne «feilen» vil bli videreført til kommende generasjoner og man kan bruke dette for å si noe om slektskapsforhold.

Selv om fiskenes 500 millioner års evolusjonære historie, pluss egenskapene som tidligere livsformer opparbeidet seg er ganske lang tid, kan vi ikke forklare dagens diversitet med enkle mutasjoner i enkelte proteiner. Det som virkelig har skapt omveltninger og nye egenskaper er såkalt genduplisering, der hele eller deler av arvematerialet har blitt fordoblet (**boks 6.3**).

## 6.4 REKKE: RYGGSTRENGDYR (CHORDATA)

Som **figur 6.4** viser er alle fisker ryggstrengdyr, men ikke alle ryggstrengdyr er fisk. For å forstå hvordan karakterene har utviklet seg er det nødvendig å først presentere basale ryggstrengdyr, selv om de ikke regnes som fisk. Det som i første rekke skiller ryggstrengdyr fra evertebratene er en brusaktig ryggstreng som bidrar til å stive av kroppen. Endetarmsåpningen er ikke lenger på enden, men foran halen. Svelget har laterale åpninger for filtrering av plankton og næring fra vannet. I senere utviklingslinjer vil disse konstruksjonene omdannes til gjeller for gassutveksling («pusting»). Et rørformet sentralnervesystem (ryggmargen) ligger dorsalt for ryggstrengen, i motsetning til evertebratene der dette ligger ventralt. Disse karakterene er ikke nødvendigvis til stede i alle livsstadier.



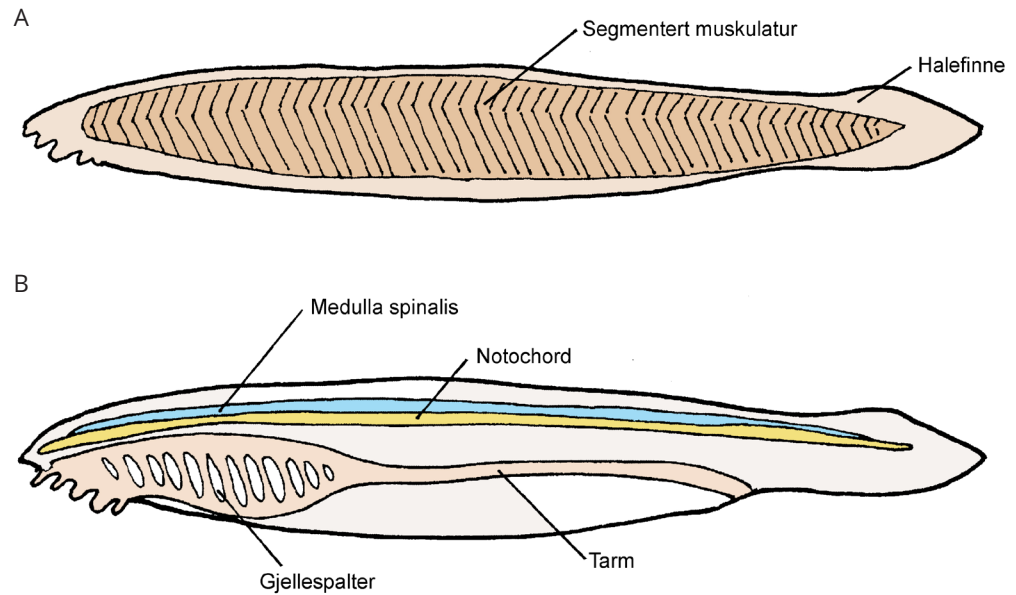
**Figur 6.4.** Fylogenetisk tre som viser hovedgruppene innenfor Chordata.

### 6.4.1 Underrekke: Lansetter (Cephalochordata)

Til tross for det mye brukte navnet lansettfisker, er de ikke å regne som fisker. Et mer moderne navn er derfor lansetter. I denne gruppa, som bare inneholder ca. 30 arter, er ryggstrengen (notokorden) til stede hele livet (**figur 6.5**). Hos lansettene når ryggstrengen hodet, men de mangler hodeskalle. Ryggmargen (medulla spinalis) er noe forstørret i hode-regionen, og fungerer som en primitiv form for hjerne. Lansettene har separate kjønn, og kan ha opptil 25 par gonader. De kan ikke se bilder, men kan oppfatte lys/mørke. Stort sett ligger de delvis nedgravd i sedimentene og inntar næring ved å filtrere vann som tas inn via munnen og sendes ut via gjellespaltene. Med en maksimal lengde på 8 cm og svært tynn hud, klarer de seg både uten hjerte og hemoglobin (proteiner som transporterer oksygen i blodet). Det er også viktig å legge merke til at her utvikles segmentert muskulatur, som man senere finner igjen hos fisk.



**Figur 6.5.** Lansetter. Hoderegionen er til venstre, der tentaklene hjelper til med å føre maten inn. A) Legg merke til at myomerene (muskelsegmentene) ikke er W-formet som vi kjenner fra benfisker som laks, men enklere V-formet. Finner er lite utviklet. B) Notokorden går langs hele kroppen, like under medulla spinalis (ryggmargen). Gjellespaltene i svelget benyttes for filtrering av næring og vil i avledede grupper utvikles til et respirasjonsorgan.

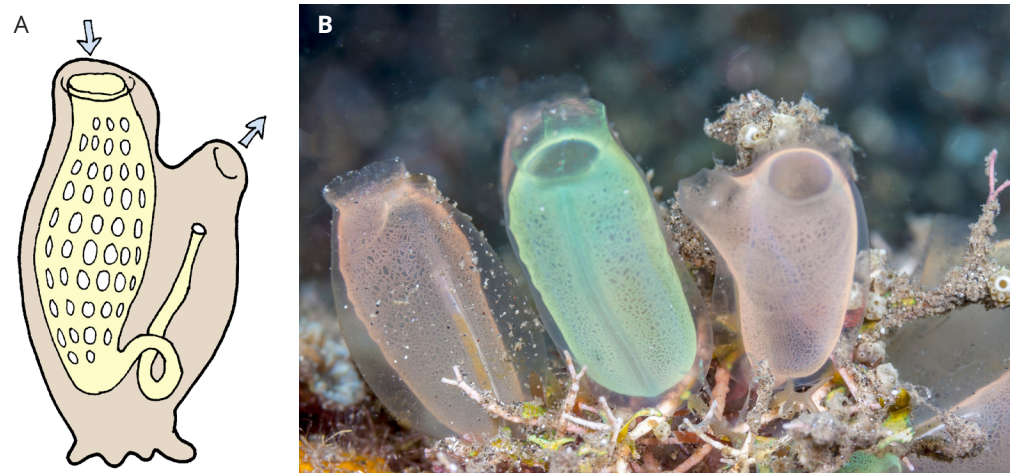


#### 6.4.2 Underrekke: Kappedyr (Urochordata eller Tunicata)

Som det ene vitenskapelige navnet antyder, er halen verd å legge merke til i denne gruppa (uro = hale). De pelagiske larvene mister halen i de fleste gruppene, og dermed har de voksne hverken en hale eller den karakteristiske ryggstrengen (**figur 6.6**). De omtrent 2 000 artene er marine og stort sett hermafroditter (har både hanlig og hunnlig reproduksjonssystem). Innenfor kappedyrene finnes det tre klasser:

- Salper (Thaliacea) har pelagisk voksenstadium og kan leve solitært (enkeltvis) eller i kolonier. Ved hjelp av cilier kan de bevege seg noe i vannsøyla
- Sjøpunger eller sekkdyr (Ascidacea) bunnslår og blir fastsittende filterspisere, enten solitært eller i kolonier
- Halesekkdyr (Larvacea) er også pelagiske, og som det norske og vitenskapelige navnet antyder beholder disse halen som voksne

**Figur 6.6.** De voksne sjøpungene minner ikke mye om et ryggstrengdyr, fordi larvene mister ryggstrengen under metamorfosen og de inntar et sedentært leveste som filterspisere. A) Vann tas inn via hullet på toppen, og blir etter filtreringen sendt ut via hullet på siden. B) Voksne sjøpunger *in situ*.



#### 6.4.3 Underrekke: Vertebrater (Vertebrata, også kalt Craniata)

Begge navnene på gruppa viser til viktige karakterer. Artene har et indre skjelett bygd opp av brusk eller ben som er til stede også hos de voksne, og hodets viktige sanseorganer er beskyttet av en hodeskalle (kranium). Finnestråler dukker opp, immunsystemet forbedres og et hjerte dannes bestående av atrium (forkammer) og ventrikkel (hjerterammer).

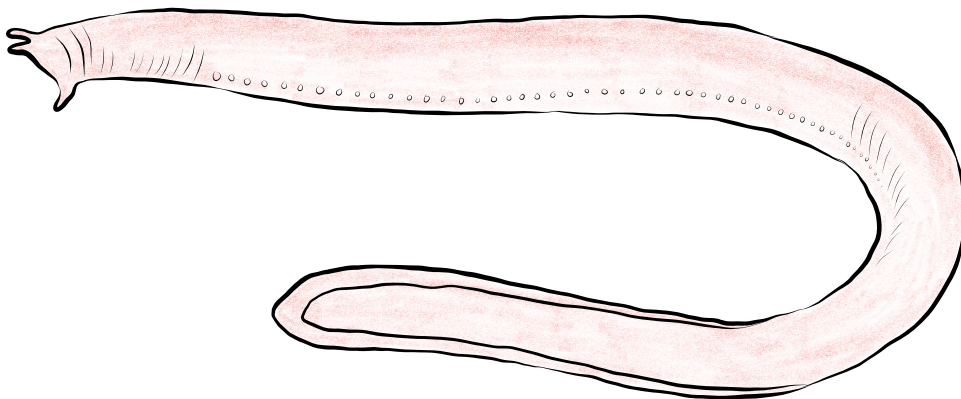
#### 6.4.4 Infrarekke: Kjeveløse fisk (Agnatha)

Mye er omdiskutert når det gjelder de kjeveløse fiskene, både når det gjelder deres slekt-skap innad i gruppen, men også hvorvidt de skal regnes som fisk i det hele tatt. At slimålene er mer konservative enn niøyene er det enighet om, men årsaken er det ikke enighet om. Niøyene har altså flere fellestrekk med kjevede fisk, og det ville i utgangspunktet være naturlig å plassere slimålene som en søstergruppe til niøyer og kjevede fisk. Men det er også mulig at slimålene har mistet sine mer avledede trekk, og det ville bety at de kjeveløse fiskene danner en monofyletisk søstergruppe til de kjevede fiskene. Foreløpig er den siste teorien som har best støtte (**figur 6.4**).

De to utviklingslinjene skilte sannsynligvis lag allerede for 500 millioner år siden, og har følgende fellestrekk: ålelignende kroppsform, bruskskjelett, én enkel neseåpning og én gonade. De har hverken kjeve eller parede finner (bryst- og bukfinner). Finnene er støttet opp av brusks-tråler, huden mangler skjell, og gjellene er sekk-lignende.

*Klasse: Slimål (Myxini)*

Navnet på gruppa kommer fra gresk og betyr «slimete». Det er ikke så rart, siden de på kort tid kan skille ut store mengder slim. En angripende predator med gjeller vil fort få problemer, fordi slimet legger seg på gjellene og hindrer oksygenopptaket. Når slimålene (**figur 6.7**) skal kvitte seg med eget slim, slår de knute på seg selv og glir det av. Den svært fleksible ryggraden av brusks muliggjør dette. Uten kjeve er det vanskelig å innta føde, som er åtsler (**figur 6.8**). Men også her utnytter slimålene sin fleksibilitet. De tar tak med horntennene på tunga, slår knute på seg selv (overhåndsknop) og spenner fra. Øynene er tilbakedannet, og nålevende arter kan bare skille lys fra mørke – luktesansen er derfor viktig. På bakre del av kroppen er det en hudfold som utgjør en slags halefinne. Mye av livet tilbringes nedgravd på bløtbunn i tempererte farvann. De er såkalte osmokonformere, som betyr at kroppsvæsken har omtrent samme osmotisk trykk som sjøvannet den lever i. Sidelinjeorgan er bare til stede hos juvenile. Videre har ørene til slimål bare én semisirkulær kanal. Denne videreutvikles etter hvert til det indre øret hos kjevede fisk og får også en viktig funksjon for å holde balansen. Både ovarier og testikler er til stede, men er ikke funksjonelle samtidig – de er såkalt sekvensielle hermafroditter. De legger opp til 30 relativt store egg. På verdensbasis regner man med det er 88 arter, disse er utelukkende marine.



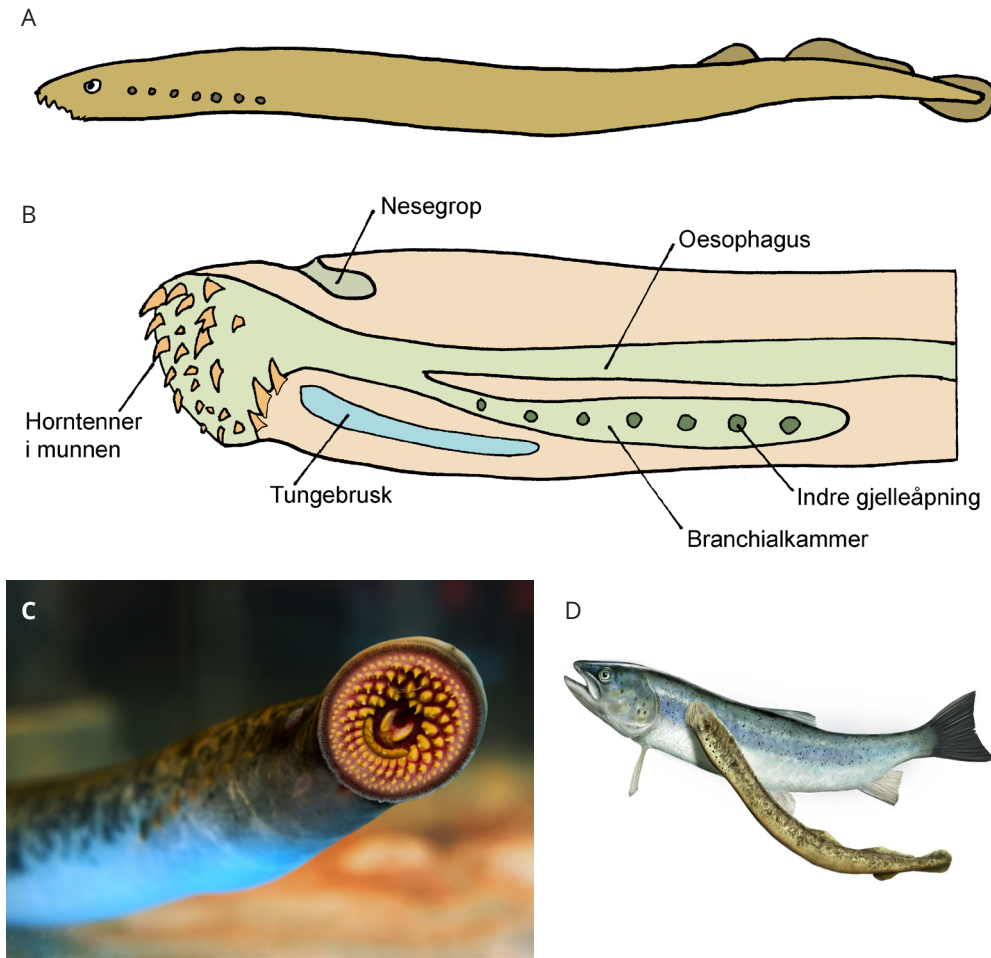
**Figur 6.7.** Slimål (Myxini) har fått sitt navn etter de tallrike slimkjertlene som sitter lateralt langs kroppen, her synlig som små sirkler. På kort tid kan disse produsere store mengder slim som kan tette gjellene til predatorer.

**Figur 6.8.** Fra bløtbunn i Trondheimsfjorden, her er det tydelig at slimålen har vært på ferde. Nede til venstre er en sei med seigt skinn, oppe til høyre er en sild som har tynnere skinn.



*Klasse: Niøyer (Petromyzontida)*

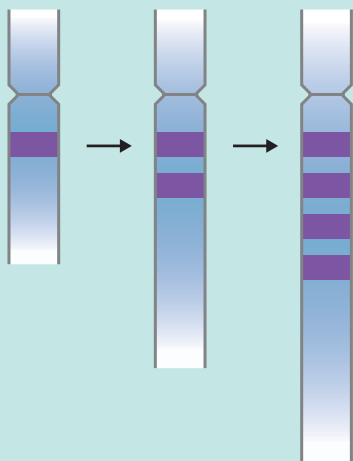
«Stein-slikker» er en omtrentlig oversettelse av det vitenskapelige navnet. Det kommer av adferden på gyteplassen, der niøyene bærer vekk grus under bygging av rede i elva der eggene legges. Til tross for det norske navnet, har ikke niøyene ni øyne. Den har et godt utviklet øye og syv gjelleåpninger på hver side, samt én neseåpning (**figur 6.9**). Noen arter lever hele livet i ferskvann og andre er anadrome, som betyr at de parrer seg og gyter i ferskvann. Etter en viss tid i ferskvann etter klekking, vandrer de ut i havet på næringssøk. Niøyene er osmoregulatorer, som betyr at kroppsvæskenes osmotiske trykk er noenlunde stabilt uavhengig av om de befinner seg i fersk- eller saltvann (se kapittel 9 for detaljer). Finnene er noe mer utviklet enn hos slimålene, og de har én eller to dorsalfinner samt to semisirkulære kanaler. Kjønnene er separate (gonokoristisk) og de legger fra noen hundre til tusenvis av små egg. De unge niøyene kalles ammosøtes-larver, og har et levevis som minner mye om lansettenes. Noen av ferskvannsartene forblir ammosøtes-larver frem til metamorfosen (en signifikant forvandling fra larve til juvenil), der de kjønnsmodnes og reproducerer like etter uten å innta føde i kjønnsmoden tilstand. Larvefasen kan hos disse artene vare i mange år. Andre arter har et kortere larvestadium, og inntar et parasittisk levevis etter metamorfosen der de suger seg fast på fisker. Disse niøyene kan være både anadrome og ferskvannslevende, og kan sitte fast i lang tid før de slipper taket og søker mot gyteplassene i ferskvann. I motsetning til f.eks. atlantisk laks, søker ikke niøyene tilbake til elva de ble født i. Ammosøtes-larvene frigjør feromoner som signaliserer at elva er et godt oppvekststed, og det tiltrekker seg voksne individer i gytmodus. Alle niøyer dør etter gyting. På verdensbasis regner man med det er 43 anadrome og rene ferskvannsarter.



**Figur 6.9.** A) Njøylene har fått sitt navn på grunn av de syv gjelleåpningene, øyet og neseåpningen. Rygg- og halefinner er noe mer utviklet enn hos slimålene, men fremdeles mangler parede finner. B) Detalj av munnpartiet og C) foto av munnpartiet. D) Illustrerer hvordan nøyer kan suge seg fast på fisk, her en atlantisk laks.

**Boks 6.3 Helgenomduplisering**

Genduplisering er en prosess hvor nytt genetisk materiale dannes ved at en større eller mindre del av genomet dupliseres – slik at antall gener fordobles (**figur 6.10**). Helgenomduplisering (whole genome duplication, WGD) er en mer omfattende prosess, der hele genomet dupliseres. Selv om mange detaljer enda er uklare, er det i dag konsensus om at man innenfor ryggstrengdyrene har hatt minst fire slike hendelser.



**Figur 6.10.** Duplisering av gener på et kromosom. I første runde dupliseres det aktuelle genet, og en videre duplisering resulterer i totalt fire kopier av det samme genet.

Forfedrene til ryggstrengdyrene hadde en kopi av hvert gen, og slik er det fremdeles hos f.eks. lansettene. Man antar at det for omkring 500 millioner år siden inntraff to gendupliseringer innenfor en relativt kort tidsperiode (**figur 6.11**). Den første WGD (1R) resulterte i to identiske utgaver (paraloger) av alle gener, mens den andre WGD (2R) hadde potensiale til å gi fire kopier av hvert gen. Lenge mente en at kjeveløse fisk (Agnatha) var gjenværende eksempler på WGD 1R, mens fisk med kjeve (Gnathostomata) utviklet seg etter WGD 2R. Et alternativt scenario er at utviklingen av både kjeveløse og kjevede fisk foregikk etter den andre WGD (2R). Årsaken til at hendelsesforløpet er vanskelig å avdekke, er at disse fiskene også har gjennomgått ulike episoder med duplisering på kromosomnivå. Derfor er det vanskelig å vite om genene man undersøker kommer fra slike mindre kromosomdupliseringer eller helgenomduplisering.

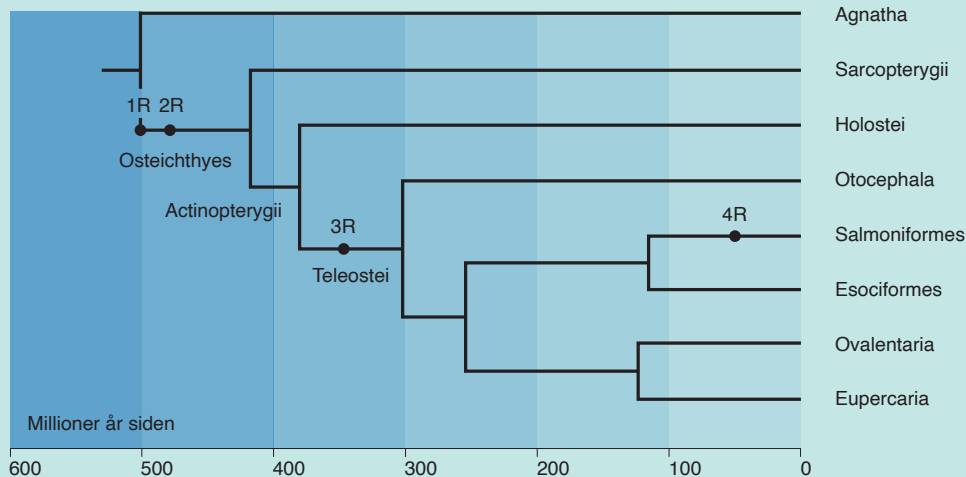
Etter 2R delte benfiskene (Osteichthyes) seg i to utviklingslinjer, kjøttfinnefisk (Sarcopterygii, som også inkluderer tetrapoder og dermed mennesker) og strålefinnefisk (Actinopterygii). Spesielt interessant i denne sammenheng er dannelsen av egentlige benfisker (Teleostei) for omkring 300 millioner år siden, da disse etter hvert skulle bli den mest artsrike gruppen fisk i moderne tid. Egentlige benfisker gjennomgikk en tredje WGD (3R), hvor det teoretiske antallet kopier av hvert gen økte til åtte. Et annet navn på denne hendelsen er «teleost-specific duplication 3R», eller Ts3R. Videre helgenomdupliseringer ser ut til å ha vært sjeldne, men vi kjenner til at laksefisk, Salmonidae, gjennomgikk en fjerde WGD (4R) for omkring 50 millioner år siden. Denne kalles også «Salmonid-specific fourth vertebrate whole-genome duplication» (Ss4R), og medførte at antall kromosomer økte fra 25 til 50 hos laksefisk. Senere har kromosomer blitt splittet og slått sammen. Overflødig genmateriale har blitt selektert bort, men selv i dag finnes halvparten av genene i atlantisk laks i to kopier.

I utgangspunktet vil en duplisering av gener være fordelaktig. Aldringsprosessen vil etter hvert medføre skader på det genetiske materialet slik at proteiner og prosesser ikke lenger fungerer som de skal. Ved å ha flere kopier av samme gen, er sannsynligheten mindre for at samme skade oppstår på begge kopiene.

De dupliserte genene kan også danne utgangspunkt for nye og mer spesialiserte funksjoner. Flere forskere har foreslått at nye egenskaper som oppstår som følge av mutasjoner i paraloger fra genduplisering, spiller en betydelig rolle som drivkrefter i evolusjonen. En slik type endring heter *sub-funksjonalisering*. Det skjer når de ulike kopiene fordeler de opprinnelige funksjonene mellom seg. Eksempler på dette kan man finne i hemoglobin, hvor  $\alpha$ -kjeden er utviklet fra en duplisert kopi av  $\beta$ -kjeden. En finner også forskjellige varianter hemoglobiner som har høy eller lav affinitet til oksygen gjennom ulik sensitivitet til  $H^+$ / $CO_2$  gjennom BOHR- og ROOT-effektene (se kapittel 8). Disse variantene kan uttrykkes i ulike livsstadier, årstider eller ved miljøpåvirkninger slik at arter kan utvikle ulike toleransegrenser. En annen type tilpasning finner man i det som kalles *neo-funksjonalisering*. Det skjer når en av paralogene muteres slik at det utvikles helt nye funksjoner som ikke var til stede i det opprinnelige genet. Dette øker det evolusjonære spillerommet betydelig, sammenlignet med enkeltmutasjoner. Et typisk eksempel kan man finne i den antarktiske fisken *Lycodichthys dearborni*, hvor en paralog av genet sialinsyre syntase (en komponent i glykoprotein-sekret i mage-tarm og kjønnsorganer) er utviklet til en type III antifrys-protein som binder seg til iskrystaller. Dette senker frysepunktet og hindrer vekst av iskrystaller, som ellers ville fått dødelig utfall for fisk som lever i sjøvann som holder minusgrader.

I mange tilfeller vil det imidlertid ikke være behov for så mange kopier av ett gen. I slike tilfeller ser vi ofte at genene vil mutere og senere bli inaktivert. Dette kalles *non-funksjonalisering*. Tap av gener gjennom non-, sub-, og neo-funksjonalisering i ulike populasjoner har over tid skapt genetisk distanse mellom grupper og lagt til rette for utviklingen av nye arter.

På grunn av de ekstra gendupliseringene vi ser i teleoster generelt (3R), og laksefisk spesielt (4R), er tilpasningsevnen svært stor og har bidratt til høy genetisk variasjon og tilpasninger til mange ulike miljøer. Tilpasningsevnen blir også utnyttet kommersielt i oppdrett, hvor avl på spesielt atlantisk laks har blitt en suksess.



**Figur 6.11.** Helgenomdupliseringer innenfor ryggstrengdyrene. Tallene 1–4R viser plasseringen av slike hendelser, med omtrentlig tidsangivelse. Kun et utvalg utviklingslinjer er vist, se resterende fylogenetiske trær i inneværende kapittel for utfyllende oversikt.

#### 6.4.5 Infrarekke: Kjevede fisk (Gnathostomata)

Devontiden (416–359 millioner år siden) blir kalt for fiskenes tidsalder. I denne perioden utviklet svært mange arter seg, og det var storhetstiden for mange grupper innenfor det som kalles fisker. I dette kapittelet skal vi ikke bruke så mye tid på utdødde utviklingslinjer. Men det må gjøres ett unntak, og det er panserhaiene (Placodermi). Dette var en svært variert gruppe der mange viktige karakterer dukket opp, men alle artene døde ut mot slutten av perioden.

Dannelsen av kjever åpnet opp for en rekke nye måter å leve på, både når det gjelder inntak av føde og forsvar. Der dyrene tidligere var forvist til filterspising, detritivori, parasittisme og inntak av små bytter, åpnet det seg nå opp muligheter for å fange større bytter som så kunne deles opp. Som en følge av dette, dukket også magesekk opp slik at større mengder føde kunne lagres. Dannelsen av kjever påvirket også forsvars-strategiene og de kraftige, pansrede hodene hos f.eks. panserhaiene ble gradvis redusert i bytte mot mer mobilitet.

Spørsmålet om hvordan et så viktig evolusjonært trekk som kjever kunne oppstå, har vært debattert i vitenskapelige kretser i et par hundre år. Likevel har man ikke funnet noe fullgodt svar. Den gjeldende hypotesen er midlertid at kjevne ble dannet fra gjellebuer hos kjeveløse fisker (**boks 6.4**). En antar også at kjever har utviklet seg i flere parallelle løp i ulike utviklingslinjer. I Devontiden ble det også gjort andre svært viktige evolusjonære fremskritt. Parede lemmer, som bryst- og bukfinner dukket opp, samt tre semisirkulære kanaler i det indre øret og tenner (**boks 6.4**), bygd opp av dentin – i motsetning til horntenner hos tidligere utviklingslinjer. Evnen til å syntetisere ben dukket også opp. Årsaken til at slike store, evolusjonære endringer kunne finne sted var sannsynligvis genduplisering.

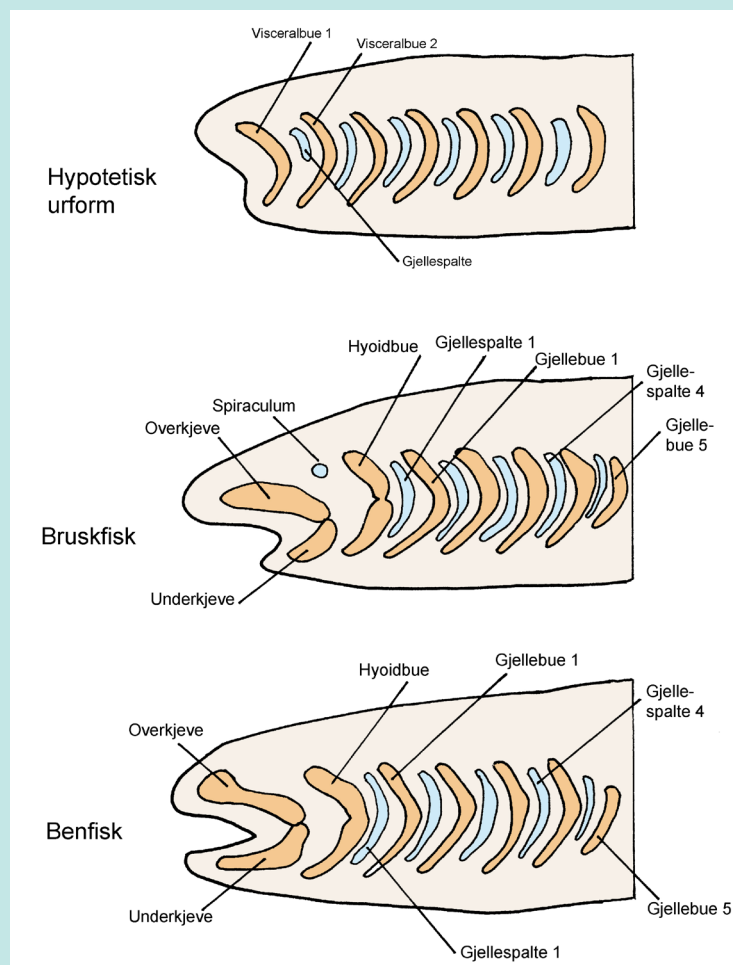
Stadig beskrives nye fossiler som flytter opprinnelsen til utviklingstrekk lenger tilbake i tid. Selv om artsantallet økte kraftig i Devontiden, regner man med at mange av de viktigste karakterene dukket opp allerede i Silurtiden (443–416 millioner år siden). Det er også vanskelig å holde oversikten siden det hele tiden beskrives nye fossiler som endrer vår oppfatning av utviklingsforløpet fra kjeveløse til kjevede fisker. En rekke konservative karakterer kjennetegner bruskfiskene, og det er lett å forestille seg at denne gruppa oppstod før benfiskene. Men utdødde grupper hadde både utvendige benplater og innvendig benskjelett, og disse oppstod antakelig før bruskfisk og benfisk skilte lag.

### Boks 6.4. Dannelsen av kjever og tenner

Dannelsen av kjever har vært gjenstand for vitenskapelig debatt i lang tid. Noe av årsaken er at man hittil ikke har funnet overgangsformer mellom kjeveløse og kjevede fisker, en av de såkalte «missing links». Så kan man selvsagt innvende at et eventuelt funn av en overgangsform bare ville skapt to nye «missing links», og slik kunne det fortsatt. Tidlige vertebrater var filterspisere, og de laterale åpningene som var en del av dette filtersystemet utviklet seg etter hvert til gjeller som er del av gassutvekslingen («pusting»).

Man antar at kjever ble dannet fra de fremste «gjellebuene» hos kjeveløs fisk (**figur 6.12**). Fremre visceralbue (gjellebue) vandret fremover og dannet etter hvert over- og underkjeve. Andre visceralbue (hyoidbue) utviklet seg til et støtteapparat for kjeve og gjellebue. Hos Elasmobranchii og noen konservative strålefinnefisk har den fremste gjellespalten blitt beholdt i form av spirakulum – som brukes for å innta oksygenrikt vann til gjellene.

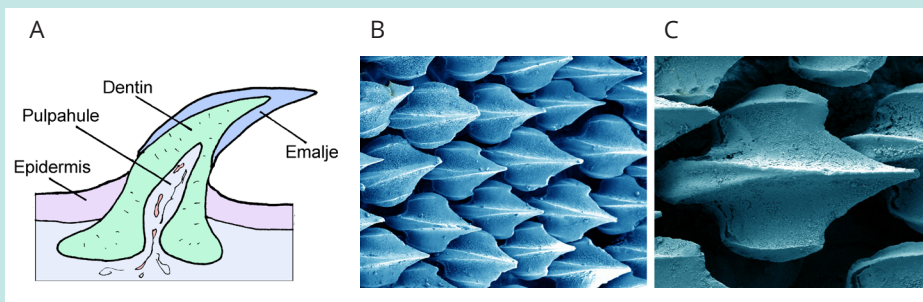
Tenner er et annet avgjørende trekk som har muliggjort stor diversitet i fødeinntak. Ulik form og plassering muliggjør mange ulike funksjoner, for eksempel spise og lange tenner for å gripe byttet, flate tenner for knusing eller sagformede for å dele byttet opp i håndterbare enheter. Dette medførte også et behov for oppbevaring av maten, og magesekken ble større. Det man først og fremst forbinder med tenner er at de befinner seg i over- og underkjeven. Men fisk kan også ha tenner en rekke andre steder som i ganen, på tunga, og i visceralbuene som blant annet danner svelgtenner. Tenneses opphav er heftet med noe usikkerhet, men er sannsynligvis avledet fra hudplatene som dekket store deler av kroppen hos panserhaiene og utviklet seg antakelig i takt med kjevene.



**Figur 6.12.**

Fra kjeveløse fisk (øverst) kan første visceralbue (gjellebue) ha vandret fremover og dannet et gripeapparat med over- og underkjeve i senere utviklingslinjer. Hyoidbuen støtter opp mellom kjeve og gjeller. Første gjellespalte finner man igjen som spirakulum hos Elasmobranchii og noen konservative strålefinnefisk.

Strukturelt er tennene hos vertebratene relativt like. Den største bestanddelen er levende og består av dentin (**figur 6.13A**). Ytterst er et tynt og hardt lag som skal tåle slitasje. Selv om begrepet emalje ofte brukes generelt om det ytterste laget på vertebrattenner, er det strengt tatt bare pattedyr og reptiler som har et slikt separat, hardt ytre lag. Ytterlaget av fisketenner og plakoidskjellene (hudtennene) hos Elasmobranchii (**figur 6.13A, B, C**) består som regel av vitrodentin, som er mer mineralisert dentin og dermed en hardere form av samme stoff. Innerst finner vi pulpa, det indre hulrommet, som inneholder blodårer. Celleutløpere går fra pulpahulen i form av tynne kanaler ut i dentinet. Tennene festes enten i sokler eller i selve knokkelen.



**Figur 6.13.** A) Skjematisk illustrasjon av fisketann. B) Plakoidskjellene (hudtennene) vi finner hos Elasmobranchii har samme struktur. C) Nærbilde av plakoidskjell.

#### 5.4.6 Klasse: Bruskfisk (Chondrichthyes)

Navnet bruskfisk er en direkte oversettelse av det vitenskapelige navnet og henviser til skjelettet. Som vi skal se senere finnes det også benfisk med bruskskjelett, men uten at disse har noe nær forbindelse med bruskfisk.

Bruskfiskene kjennetegnes ved at de har sine neseåpninger ventralt, hvor også munnen er plassert hos de aller fleste artene. Osmoreguleringen skiller seg fra benfisk ved at de er tilnærmet isosmotiske med sjøvann fordi de har høy konsentrasjon av organiske molekyler som urea og TMAO i blodet (se kapittel 9). Saltene natrium ( $\text{Na}^+$ ) og klorid ( $\text{Cl}^-$ ), som det er mer av i sjøvann, vil midlertid diffundere inn. En rektalkjertel tar hånd om dette og skiller ut overflødig salt. Tarmen er kort, men spiralformet for å øke absorpsjonsoverflaten og artene er stort sett karnivore. Lorenzinske ampuller befinner seg ventralt, og disse kan oppfatte svake elektriske spenninger fra nedgravde byttedyr.

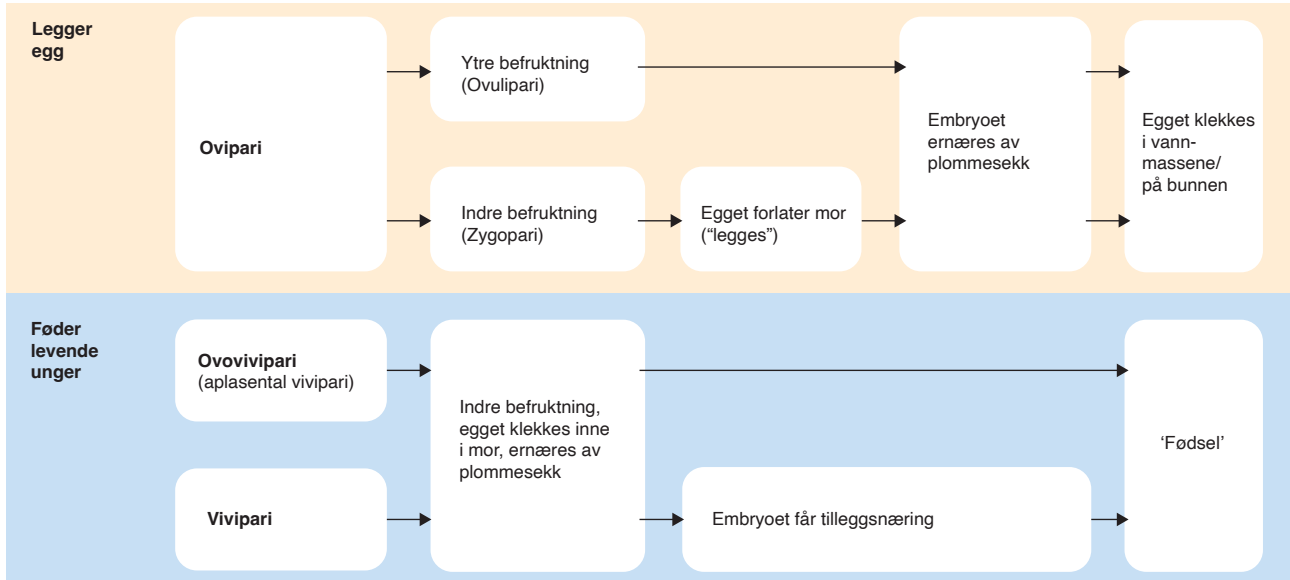
Alle bruskfisker har indre befruktning (**figur 6.14**). Hannene har et parringsorgan som kalles klasper ved hver bukfinne. Eggene er store men relativt få, og inneholder en næringsrik plommesekk. Omtrent en tredjedel av artene legger egg som utvikler seg på havbunnen, såkalt zygotar ovipari (egget er en zygote når det forlater mor). Noen skate-arter legger egg som utvikles i hele tre år på bunnen før de klekkes. To tredjedeler føder levende unger, der noen i likhet med de ovipare artene bare har plommesekk tilgjengelig. Dette kalles ovovivipari eller aplasental vivipari. Andre som føder levende unger er vivipare, der ungene (fostrene) får tilleggsnæring fra mor. Det kan være i form av ubefruktede egg (oofagi), søsken (embryofagi), eller «livmormelk» som er en næringsrik væske skilt ut fra livmorveggen. Hos noen arter kobles plommesekken sammen med livmoren og danner en slags navlestreng. Ungene som klekkes/fødes er i stand til å innta relativt store bytter med det samme, og er ikke avhengige av å treffe planktonblomstringen slik mange benfisk er. Se kapittel 15 for ulike reproduksjonsstrategier hos fisk.

Den klart vanligste reproduksjonsstrategien for benfisk er ovulipar ovipari, der egget (ova) forlater mor før det befruktes i vannmassene – ytre befruktning.

I tillegg til få og store avkom, er bruskfiskene generelt storvokste, bruker lang tid på å bli kjønnsmodne og lever lenge. Verdens største fisk tilhører denne gruppa, nemlig den planktonspisende hvalhaien (*Rhincodon typus*) som kan bli opp mot 18 meter lang. Kragehaien



(*Chlamydoselachus anguineus*) har den lengste drektighetstiden man kjenner hos virveldyrene, hele 3,5 år! Den lengstlevende vertebraten er også verd å nevne. Håkjerringa (*Somniosus microcephalus*, **figur 6.15**) er estimert til å bli minst 272 år gammel.



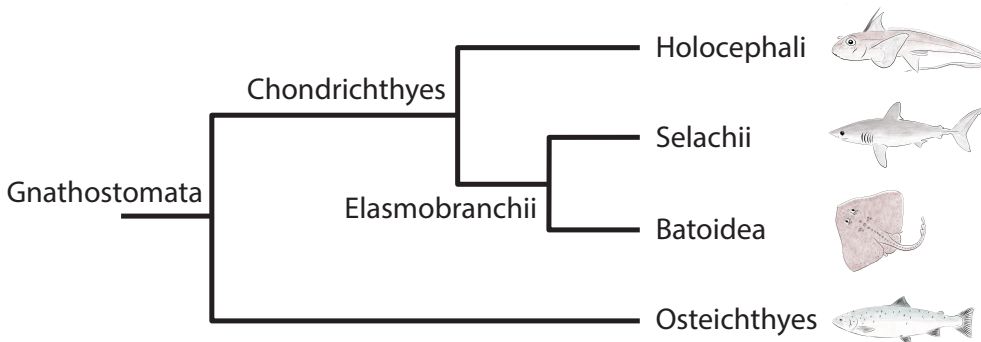
**Figur 6.14.** Generell oversikt på reproduksjonsstrategier hos fisk. Omtrent 98 % av benfiskene har ytre befruktning, altså ovipar ovulipari. Hos bruskfiskene, som alle har indre befruktning, finner man både ovipar zygopari, ovovivipari og vivipari.

**Figur 6.15.** Håkjerring (*Somniosus microcephalus*) er den lengstlevende vertebraten man kjenner til. Legg merke til den heteroserke halen der den øvre delen er større enn den nedre, ventrale brystfinner og bukfinner langt bak på kroppen.



Kombinasjonen av disse egenskapene gjør at bruskfiskene regnes å være *K*-selektert (i motsetning til *r*-selekterte arter som produserer mange egg, er relativt småvokste, kjønnsmodnes tidlig og har korte liv). I utgangspunktet betyr det at populasjonene er relativt stabile fra år til år, fordi abiotiske faktorer har mindre påvirkning på overlevelsen. Men etter at effektive fangstredskaper som trål ble innført, har uttaket over tid vært større enn tilveksten. Derfor opplever mange bruskfisk populasjonsnedgang, og mange arter er regnet som utrydningstruet.

Langt de fleste artene er marine, men omtrent 5 % lever i ferskvann. De nålevende artene er delt i to hovedgrupper, Holocephali og Elasmobranchii (**figur 6.16**) og på verdensbasis finnes det 1 592 arter.

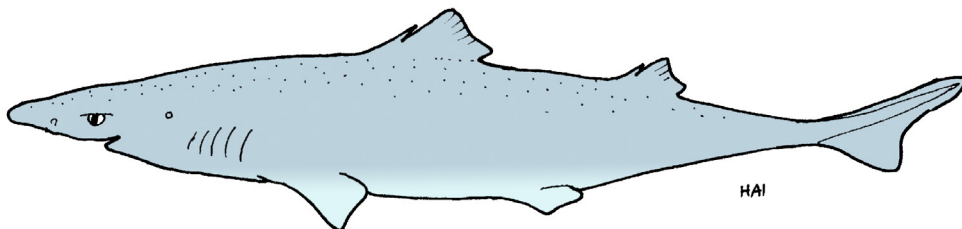


**Figur 6.16.** Slektskapsforhold innad i bruskfiskene (Chondrichthyes), med benfisk (Osteichthyes) som utgruppe.

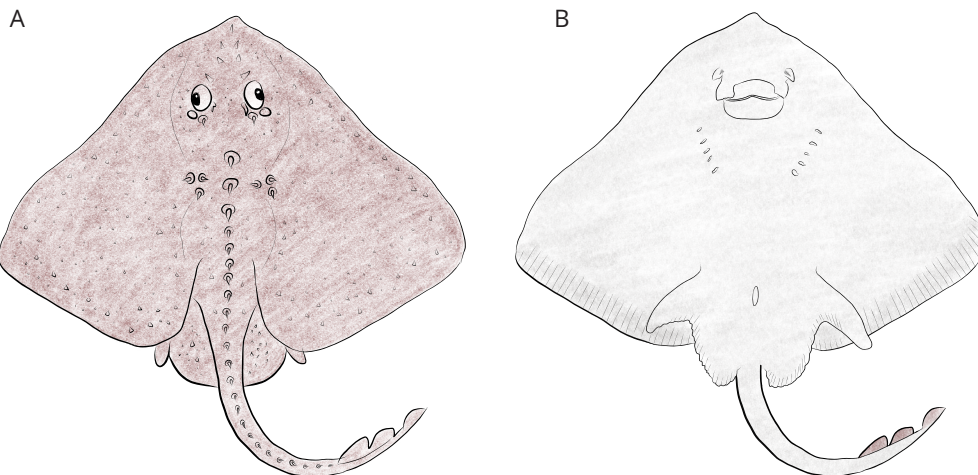
*Underklasse: Haier, skater og rokker (Elasmobranchii)*

Dette er den største gruppa innen bruskfiskene, og huden er mer eller mindre dekket av hudtenner – såkalte plakoidskjell (se boks 6.4). Noen plakoidskjell er små og bidrar sannsynligvis til mer stillestående svømming, mens andre er sterkt modifisert og brukes som forsvar (figur 6.17 og 6.18) eller under parring. Tennene er organisert i flere rekker, som kontinuerlig skiftes ut etter hvert som de slites ned eller faller av. Overkjeven er ikke fastvokst i kraniet, dette gjør at munnen kan skytes noe fremover når den åpnes. Et spirakulum (sprøytehull eller pusteåpning) er til stede på hver side av hodet, der oksygenrikt vann kan tas inn. Pelagiske arter som svømmer mye, er mindre avhengig av spirakulum og ventilerer gjellene ved å holde munnen åpen (RAM-ventilering). Disse har derfor mindre, eller tilbakedannede spirakulum. Bentske arter som ligger mye i ro har derimot store spirakulum. Når vannet har passert gjellene går det ut igjen mellom de 5 – 7 gjellespaltene.

Gruppa kan grovt deles i to. Den ene består av de klassiske haiene (Selachii), med strømlinjeformet kropp og gjellespalter lateralt (figur 6.17). Den andre, skater og rokker (Batoidea, se også boks 6.5), er dorso-ventralt sammentrykt og har gjellespaltene ventralt (figur 6.18). Elasmobranchii består av 1 535 arter.



**Figur 6.17.** En typisk hai er strømlinjeformet med 5 gjellespalter lateralt og heteroserk haleform. Mellom øyet og gjellespaltene sitter spirakulum, der vann tas inn for å ventilere gjellene. Noen arter, som denne, har en pigg i forkant av hver dorsalfinne som kan brukes til forsvar.



**Figur 6.18.** A) Skater og rokker er dorso-ventralt sammentrykt med øyne og spirakulum dorsalt. Omdannede plakoidskjell går langs ryggen og bakover til halen hos mange av artene og sørger for beskyttelse mot predatorer. Dersom den føler seg truet, kan den krølle seg sammen som en ball, på lignende måte som piggsvin gjør. B) Neseåpninger, munn og gjellespalter sitter ventralt.

**Boks 6.5. Er det forskjell på skater og rokker?**

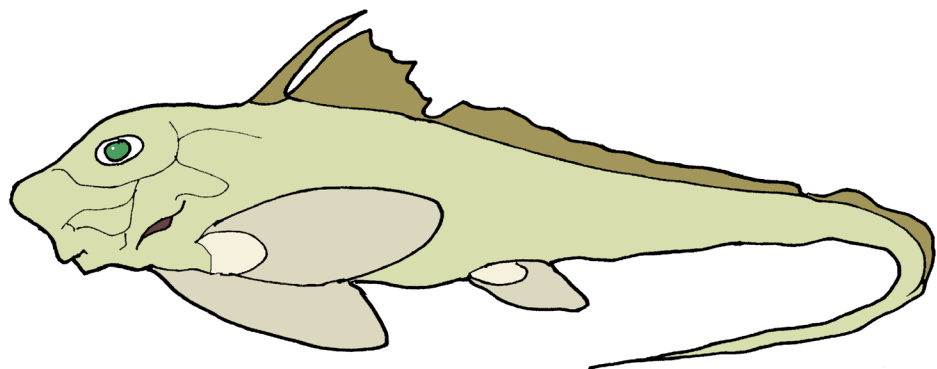
Svaret er både ja og nei. Biologisk sett tilhører skatene orden Rajiformes, de legger alle egg og bukfinnene består av en fremre og en bakre lobe (**figur 6.18B**). Halen er relativt tykk. Rokkene består av flere ordener der de kanskje mest kjente artene er de pelagiske djevlerokkene (Myliobatiformes). De fleste av disse føder levende unger, og bukfinnen består av bare én lobe. Halen er ofte tynn og piskeformet, og mange arter har én stor bakoverrettet pigge på halen. Australiske Steve Irwin, kjent som «krokodillejegeren», ble drept av piggrokke-arten *Bathytoshia brevicaudata*, som har en stor og giftig pigge på halen.

I dagligtale er det midlertid noe annerledes. Svenskene og danskene bruker henholdsvis begrepene rocka/rokke, slik det også var i Norge noen tiår tilbake. I Storbritannia er det et visst skille der de storvokste artene som storskate (common skate, *Dipturus intermedius*) og spisskate (longnosed skate, *Dipturus oxyrinchus*) omtales som skater (skates), mens de litt mindre artene kloskate (starry ray, *Amblyraja radiata*) og piggs skate (thornback ray, *Raja clavata*) omtales som rokker (rays).

**Underklasse: Helhoder (Holocephali)**

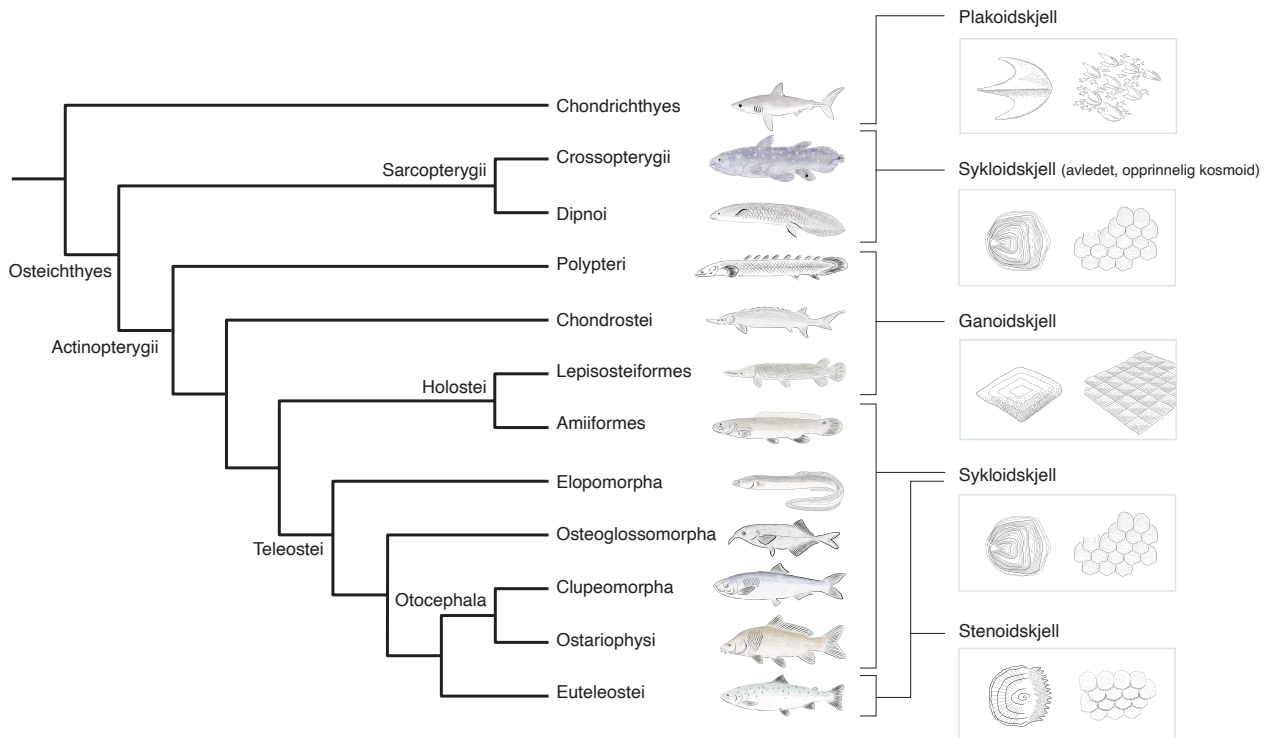
Bare i underkant av 60 arter er kjent fra denne gruppa, som også kalles havmus. Det fremste kjennetegnet er at overkjeven er sammenvokst med kraniet, slik navnet antyder (holo = hel, cephalus = hode). Den første ryggfinnen er høy og kan heves og senkes, med en stor pigge i forkant (**figur 6.19**). Mange av artene har piskeformet hale som kan regnes som difyserk, som betyr at den er symmetrisk – men mangler de avstivende hypuralene som de egentlige benfiskene (Teleostei) har i sin homoserk halefinne. Noen av artene har imidlertid heteroserk halefinne. Hodet er stort, med store øyne og forgrenet sidelinje. Tennene kan ikke skiftes ut, og består av seks knuseplater. Huden mangler skjell. Spirakulum er bare til stede på embryostadiet og forsvinner tidlig. I stedet er det et relativt mykt gjellelokk som dekker de fire gjellespaltene. Artene mangler ribben og magesekk, fordøyelseskanaalen består primært av svelg og en spiraltarm. I tillegg til en klasper ved hver bukfinne, har kjønnsmodne hanner en piggesatt «kølle» i pannen. Denne brukes for å holde hunnen fast under parring. De nesten seksti artene finnes stort sett på dypt vann i tempererte områder, og er utelukkende marine.

**Figur 6.19.** Havmus kjenntegnes av en stor pigge i forkant av den høye første ryggfinnen, og et relativt mykt gjellelokk. Fremdriften står de store brystfennene for, da de fleste artene i gruppa har piskeformet hale som primært brukes som stabilisator.

**6.4.7 Overklasse: Benfisk (Osteichthyes)**

Fra å ha et relativt lett bruskskjelett fikk benfiskene et noe tyngre og stivere skelett av ben, og neseåpningene gikk fra å være ventrale til dorsale. Gjellene er beskyttet av et forbenet gjellelokk, som også muliggjør pumping av vann for ventilering av gjellene. Gassblærer dukker også opp, i første omgang som respirasjonsorgan. Etter hvert utviklet gassblæra seg til å bli et oppdriftsorgan, men den kan også bidra til å bedre hørselen eller produsere lyd. Hos konservative benfisker er gassblæra åpen (fysostom), men som oftest lukket (fysoklist) i senere utviklingslinjer. Noen avledede arter har ikke gassblære, hos disse er den tilbakedannet. Øresteiner, såkalte otolitter, dukker også opp og befinner seg ved de tre semisirkulære kanalene. Disse hjelper fisken med å vite hvordan den er orientert i vannet

(balanse) men oppfatter også akselerasjon og lyd. **Figur 6.20** viser hovedgruppene innenfor benfiskene. De aller fleste gruppene er relativt artsfattige, Otocephala og Euteleostei inneholder brorparten av artene.



**Figur 6.20.** Slektskapsforhold innenfor benfisk (Osteichthyes), som er søstergruppen til bruskfisk (Chondrichthyes). Til høyre er skjelltypene illustrert. De skjellklede bruskfiskene (Elasmobranchii) har plakoidskjell, og benfiskene får stadig tynnere skjell i de mer avlede gruppene. I Euteleostei finner man både sykloid- og stenoidskjell, se tekst for detaljer.

#### 6.4.8 Klasse: Kjøttfinnefisk (Sarcopterygii)

Finnene har en basis støttet opp av knokler og muskler (sarx = kjøtt, pterygos = vinge/finne). Skjellene er store og tykke, og opprinnelig hadde gruppa såkalte kosmoide skjell. Skjellene hos de nålevende artene har midlertid mistet sitt kosmin-lag og er noe tynnere – sykloidiskjell. I likhet med bruskfiskene inneholder kroppsvæsken urea og nitrogenforbindelser, som har ulik funksjon innad i gruppa – og tarmen er spiralformet. Halefinnens form er difyserk. Rygggraden når langt ut på halefinna hos kjøttfinnefiskene og det er ofte en liten, nærmest separat lobe med finnestråler helt ytterst. I dag kjenner man bare til 8 arter, disse er å finne både i salt- og ferskvann.

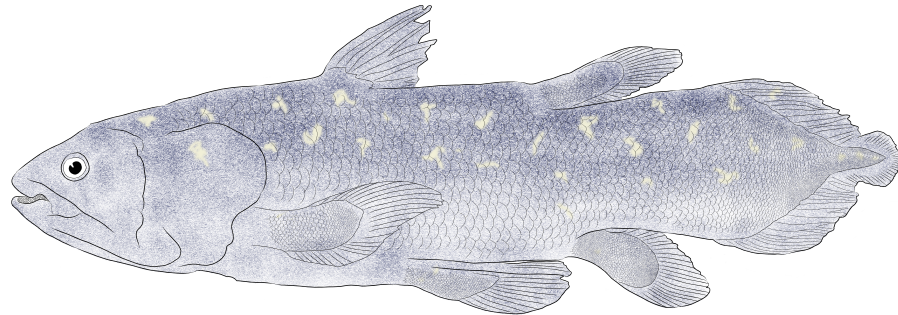
##### *Kvastfinnefisk (Crossopterygii, Coelacanthiformes)*

I fiskebøker publisert før andre verdenskrig kunne man lese om en gruppe fisker som var godt kjent i fossile lag med opphav i perioden fra Devon til Perm. De vitenskapelige kretsene kjente ikke til noen nålevende arter, før det dukket opp en 1,5 m lang blåfisk (*Latimeria chalumnae*, **figur 6.21**) utenfor Sør-Afrika i 1938. Fisken ble ikke konservert, og bare skinnet ble tatt vare på. Skissen av fisken var likevel ikke til å ta feil av, her hadde man med et «levende fossil» å gjøre. En storstilt jakt på et nytt eksemplar ble satt i gang, og det ble utlovet dusør til den som kunne skaffe en komplett kvastfinnefisk. For å gjøre en lang historie kort, tok det hele 14 år før et nytt eksemplar dukket opp – denne gangen ved Komorene. Til alt overmål hadde dette individet mistet en dorsalfinne, slik at den tilsynelatende bare hadde én. Dermed ble den regnet som en annen art enn den første. Etter hvert viste det seg å være samme art, men den hadde fått en skade i oppveksten. Så sent som i 1997 ble et individ som faktisk var en annen art oppdaget på et fiskemarked i Sulawesi.

Grunnen til den store interessen for kvastfinnefisker var den antatte nære forbindelsen til tetrapodene som pattedyr og dermed menneskene tilhører. Antakelsen var riktig, men

lungefiskene – som også tilhører kjøttfinnefiskene – ser ut til å være enda nærmere beslektet med tetrapodene. Siden oppdagelsen har naturhistoriske museer verden over kjempet om å sikre seg et eksemplar til samlingen. Men de er ikke tallrike, bare noen hundretalls individer er så langt kjent for vitenskapen.

**Figur 6.21.** Blåfisk *Latimeria chalumnae*. Legg merke til kjøttfylt finnebasis og difyserk halefinne.



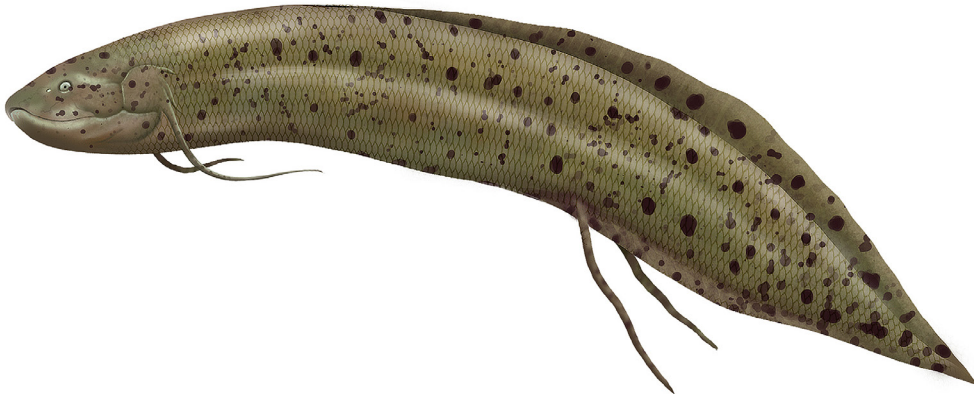
Kvastfinnefiskene lever på et par hundre meters dyp i saltvann. Kroppsvæskens innhold av urea og nitrogenforbindelser har sannsynligvis med osmoregulering å gjøre – og er nær isosmotisk med sjøvann. Gassblæra er fettfylt og bidrar til nøytral oppdrift, og gruppa har ett par otolitter. Nakkevirvlene er fleksible i vertikalretningen, i motsetning til andre fisker der virvlene er mest fleksible i horisontal retning. Man vet ikke så mye om biologien til denne gruppa, men de kjønnsmodnes sannsynligvis etter rundt 15 år og føder levende unger (ovovivipari). Drektighetstiden kan være opp mot tre år. To arter er beskrevet på verdensbasis.

#### Lungefisk (*Dipnoi*)

Lungefisker (**figur 6.22**) har vært plassert i ulike grupper, fra reptiler til amfibier. Grunnen til dette er den uvanlige og todelte gassblæra, som igjen er delt inn i mange små kamre. Overflatearealet blir derfor stort, og gassblæra fungerer på lignende måte som lungene hos pattedyr. Blodstrømmen går ikke direkte til gjellene fra hjertet som hos andre fisk, men til gassblæra. Lungefiskene har to par otolitter og finnes på varme steder med én art i hhv. Australia og Sør-Amerika, og fire arter i Afrika – totalt seks arter.

Generelt er de voksne obligate luftpustere, som betyr at de kun kan puste luft og vil drukne dersom de holdes under vann over tid. Vanligvis stiger de til overflaten og trekker luft omtrent hvert tiende minutt. De juvenile har derimot ytre gjeller som brukes for respirasjon under vann. Som hos kvastfinnefiskene inneholder kroppsvæsken urea og andre nitrogenforbindelser, men siden de lever i ferskvann handler det ikke om å være i osmotisk likevekt med omgivelsene. Når leveområdene tørker inn i perioder av året kapsler lungefisker seg inn i en vanntett kokong (den søramerikanske arten legger seg bare i gjørme). Da unngås dehydrering, og bare en liten åpning for munnen beholdes. Gassutveksling foregår med noen inn- og utpust et par ganger i timen. I denne perioden hverken spiser eller drikker lungefiskene, og metabolismen senkes. Muskelmasse (proteiner) forbrennes og under nedbryting av aminosyrene som proteiner er bygd opp av, dannes det giftige stoffet ammoniakk ( $\text{NH}_3$ ). Vanligvis skiller fisk ut ammoniakk via urin og gjellene til omgivelsene, men siden kokongen er tett vil det akkumuleres. Derfor omdannes stoffet til urea, som er mindre skadelig. Når det begynner å regne, kommer de ut av kokongen og kan kvitte seg med nitrogenforbindelsene.

Den australske arten skiller seg fra de andre artene ved at den har en enkel gassblære, de juvenile mangler ytre gjeller og at den ikke kan ligge i dvale. Videre er denne arten såkalt fakultativ luftpuster som betyr at den bruker gjellene til å puste under vann, men kan puste luft dersom oksygeninnholdet i vannet blir for lavt.



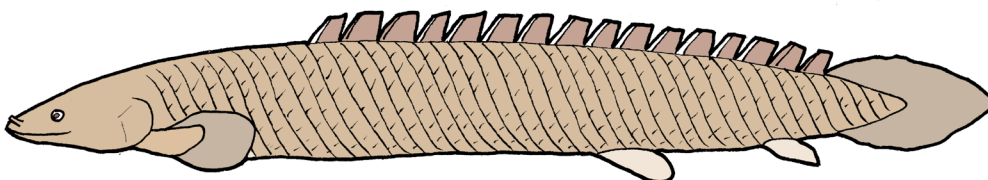
**Figur 6.22.** Lungefisk Dipnoi har kjøttfylte pærede finner, store sykloidskjell og puster hovedsakelig med lunger. Her illustrert med en av de afrikanske artene.

#### 6.4.9 Klasse: Strålefinnefisk (Actinopterygii)

Finnene er støttet opp av stråler (actino = «har stråler») som er bundet sammen med en tynn membran, og kontrollert av innvendige muskler. Dette muliggjør stor fleksibilitet ved bevegelse under vann. Overflatearealet av finnene kan derfor være stort uten at vekten øker tilsvarende. I tillegg kan finnene legges inntil kroppen og det vil redusere turbulens hos hurtigsvømmende arter som for eksempel tunfisker (*Thynnus* spp.). Den store diversiteten hos fisk er å finne i denne gruppa, med sine 34 540 arter som er utbredt i fersk- og saltvann, fra overflata til mer enn 8 000 meters dyp. Strålefinnefisk har tre par otolitter.

##### *Bikirer (Polypteri)*

Fossile bikirer har hittil bare blitt funnet i lag estimert til å være ca. 95 millioner år gamle, som er betydelig yngre enn for størene (se under) som på sin side kan spores tilbake til Devontiden for 400 millioner år siden. Likevel regnes bikirene som de mest konservative strålefinnefiskene, og med tiden forventer man funn av fossiler som kan bekrefte hypotesen. De har 5–18 «pigger» (som ikke må forveksles med piggstråler), med korte bløtstråler bundet sammen med en membran (**figur 6.23**). Ganoidskjellene er relativt tykke med lite overlapp. I likhet med havmus og kjøttfinnefisk har brystfinnene en kjøttfylt basis, men dette skyldes sannsynligvis konvergent evolusjon og ikke på grunn av slektskap. Halen er heteroserk, og tarmen er spiralformet. Gruppa lever i varme innsjøer og elver i Afrika som ofte inneholder lite oksygen. De kan derfor i likhet med lungefiskene puste med en vaskularisert, todelt gassblære. Larvene har midlertid eksterne, trådformete gjeller. Måten bikirene puster på er unik, da muskler i «lungen» presser den brukte lufta ut via gjelleåpningen. Diameteren på kroppen vil dermed reduseres. Nå musklene så slapper av, trekkes ny oksygenrik luft inn via spirakulum. Spirakulum sitter på toppen av hodet, og åpnes og lukkes ved hjelp av hengslede knokler i hodeskallen. Selv om den kan trekke luft via munnen, foretrekkes spiraklene siden den da kan holde seg skjult under vannoverflaten og ha visuell kontroll på omgivelsene. Man kjenner til 16 arter, alle lever i ferskvann.



**Figur 6.23.** Bikirer har en rekke «pigger» på ryggen med utspringende bløtstråler som utgjør dorsalfinnene. Disse «piggen» må ikke forveksles med piggstrålene man finner hos piggfinnefisk (Acanthopterygii).

##### *Stører og spadestører (Chondrostei)*

Disse kan ved første øyekast minne om haier (**figur 6.24**). Dette forsterkes av det vitenskapelige navnet, som betyr «brusk-ben». Skjelettet er altså bygd opp av brusk, men dette er også et resultat av konvergent evolusjon siden forfedrene hadde benskjelett. Tarmen er spiralformet og halen er tydelig heteroserk, og noen arter har beholdt spirakulum. Det som gjør at gruppa plasseres sammen med strålefinnefisker er den dorsale plasseringen av neseåpninger, gjellelokk i stedet for gjellespalter, finnestråler og at den har en gassblære-

re. Huden er stort sett naken hos størene, med unntak av fem rekker av benplater langs kroppen og noen ganoidskjell på haleroten og øvre del av halefinna. Spadestørene, eller rettere sagt spadestøren, er helt naken. Det finnes i underkant av 30 arter, der noen lever i ferskvann og noen er anadrome.

Frem til nylig fantes det to arter spadestør. En planktonspiser i nordamerikanske elver (*Polyodon spathula*) som kan bli litt over to meter lang og 80 kilo tung, og en fiskespiser i Kina (*Psephurus gladius*) med maksimal lengde på 7 meter og vekt på et halvt tonn. Men det siste levende individet av kinesisk spadestør ble sett i 2003, og i 2020 ble den erklært utryddet. Den var anadrom, men byggingen av vannkraftverk i elvene gjorde at den ikke lenger nådde gyte plassene. Av samme grunn, og delvis på grunn av den ettertraktede rognen som gir såkalt «russisk kaviar», sliter også flere av størene. Oppdrettet stør står nå for nesten all kaviarproduksjon i dagens marked, der Kina er den dominerende aktøren.

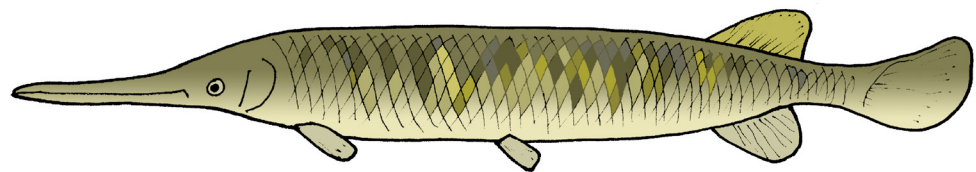
**Figur 6.24.** Stør kan ved første øyekast minne om bruskfisk med sin heteroserke halefinne. Men finnestråler, beinplater langs kroppen, dorsale neseåpninger og gjellelokk av ben avslører at de tilhører strålefinnefiskene.



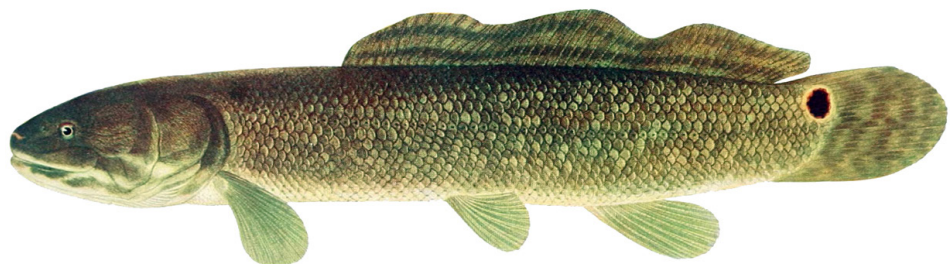
#### Pansergjedder og dynnfisk (*Holostei*)

Dette er en heterogen gruppe, som noen ganger blir plassert i separate grupper. Den heteroserke halen er beholdt, men ingen av artene har spirakulum. Gassblæra, som er åpen, kan brukes til å puste luft. Det er en stor fordel siden de lever i varme, grumsete innsjøer i Nord- og Mellom-Amerika. Tarmen er spiralformet. Pansergjeddene *Lepisosteiformes* (**figur 6.25**) kan nå lengder på tre meter og har karakteristiske lange kjever besatt med skarpe tenner. De to gruppene har stort sett de samme strukturelle karakterene, bortsett fra skjellene. Forfedrene hadde ganoidskjell, som pansergjeddene har beholdt. Dynnfisk *Amiiformes* derimot, har via konvergent evolusjon utviklet store elasmoider skjell (**figur 6.26**). Totalt omfatter gruppa ni arter, alle i ferskvann eller brakvannsområder.

**Figur 6.25.** Pansergjeddene (*Lepisosteiformes*) har en lang, tannbesatt kjeve og ganoider skjell som gir et panseraktig utseende. Stor overflate i haleregionen gjør denne gruppa til utmerkede sprintere.



**Figur 6.26.** Dynnfisk (*Amia calva*) kjennetegnes av sin lange dorsalfinne og massive hodeskalle. De sykloide skjellene er store og tarmen er spiralformet. Halen er heteroserk, men dette er lettest å observere i skjelettet.



#### 6.4.10 Infraklasse: Egentlige benfisker (Teleostei)

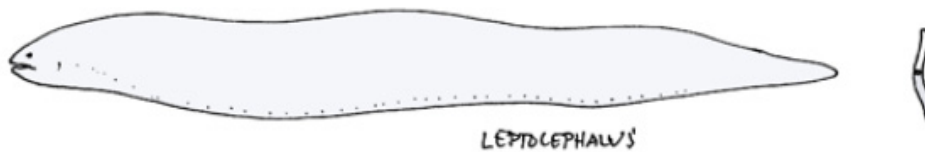
Der de konservative benfiskene deler mange karakterer med bruskfiskene, har de egentlige benfiskene såkalt homoserk halefinne. Øvre og nedre del er like store, og finnen stives av med benplater som kalles hypuraler. Tarmen har gått fra kort og spiralformet til å være lengre og rett. I kjeveregionen skjer det også endringer, her blir maxille og premaxille (ben i overkjeven) langt mer fleksible og dette åpner opp for et bredere spekter av fødeinntak. Ingen av gruppene omtalt så langt omfatter plantespisere, men disse dukker opp hos de egentlige benfiskene. Skjellene blir tynnere og overlapper hverandre, og kalles elasmoide. De konservative gruppene har sykloide skjell, og avledede grupper (Acanthopterygii) har som regel stenoide skjell (uttales «tenoid»), som begge er en type elasmoidskjell.

##### Ålefisker (*Elopomorpha*)

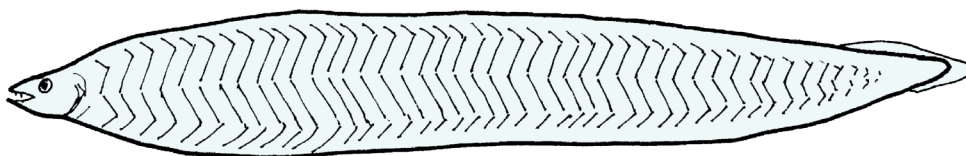
Navnet på denne gruppa er litt misvisende. Selv om ål (*Anguilla anguilla*, **figur 6.27**) hører til gruppa, er også de populære sportsfiskene tarpon (*Megalops* spp.) og bonefish (*Albula* spp.) inkludert. De har alle en enkel dorsalfinne, sykloide skjell og åpen gassblære, men det som definerer gruppa er den karakteristiske larven. De såkalte leptocephalus-larvene er ofte lange og tynne (**figur 6.28**), og kan være opp til 1,5 m lange hos noen av artene. Disse mangler hemoglobin, siden oksygen kan diffundere direkte inn i den tynne kroppen. Mye tyder på at de også kan innta næring gjennom huden, i form av oppløst organisk materiale som aminosyrer. Under metamorfosen krymper leptocephalus-larvene og forvandles til åler eller «vanlig» fiskeform. Det finnes ca. 1 100 arter på verdensbasis der noen er katadrome (lever i ferskvann, men vandrer ut i havet for å gyte), noen foretrekker grunt brakkvann mens andre lever i dyphavet.



**Figur 6.27.** En representant for ålefiskene er europeisk ål (*Anguilla anguilla*), legg merke til at bukfinnen mangler. Den definerende karakteren for gruppa er de tynne og gjennomsiktige leptocephalus-larvene (**figur 6.28**).



**Figur 6.28.** Leptocephalus-larver har svært lite hode og tynn kropp, oppe til høyre vises et tverrsnitt. Noen arter kan ha larver med lengde opp mot 1,5 m. Under metamorfosen krymper de, og blir til en «vanlig» fisk.

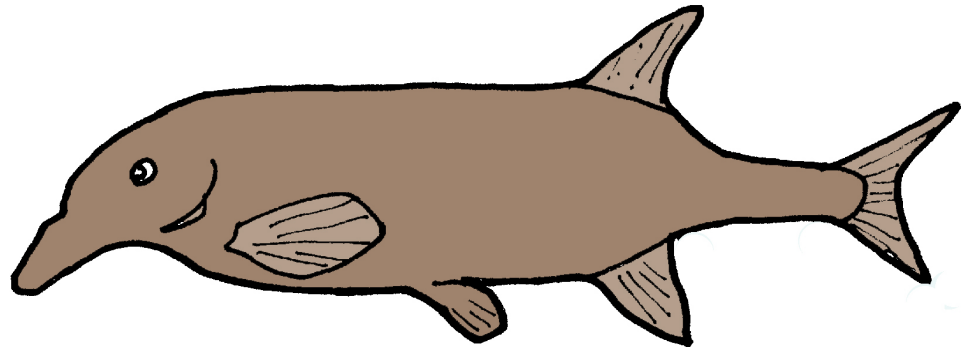


##### Bentunger (*Osteoglossomorpha*)

Bentungene omfatter blant annet elefantfiskene (Mormyridae, **figur 6.29**) som har den relativt største hjernen hos fisk, og arapaima (*Arapaima gigas*) som er en av verdens største fisker med sine nesten 200 kilo. Gruppa kjennetegnes ved sin tannbesatte tunge (osteon = ben, glossa = tunge), enkle dorsalfinne og sykloide skjell. Gassblæra er åpen, og kan brukes for å puste luft. Arapaimaen er såkalt obligat luft-puster som betyr at den vil drukne dersom den ikke kommer seg til overflata. Gruppa er representert i store deler av verden med unntak av Europa, og alle de 253 artene lever i ferskvann.



**Figur 6.29.** Elefantfiskene Mormyridae har relativt sett stor hjerne, og er sannsynligvis noen av de mest intelligente av fiskene.

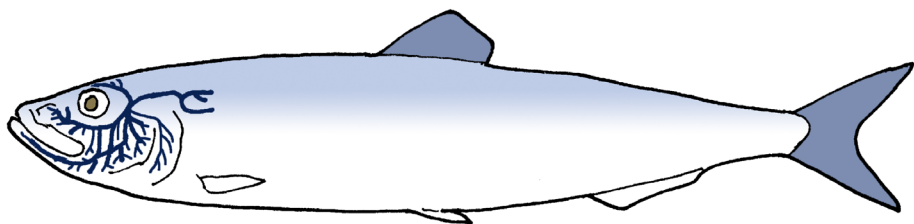


#### *Otocephala*

Denne gruppa har ikke noe etablert norsk navn. Men «oto» kjenner vi igjen fra otolitt og betyr øre. «Cephalus» betyr hode, men navnet «ørehode» er ikke så velklingende. Uansett er dette en gruppe med god hørsel, enkel dorsalfinne, sykloidskjell og åpen gassblære. For å gjøre det litt enkelt kan de to undergruppene kan grovt deles med bakgrunn i hvordan hørselen fungerer. Gassblærer kan fungere som en lydforsterker. Hos sildelignende fisker (*Clupeomorpha*), er gassblæra forlenget og strekker seg til det indre øret via en gasskanal. Den andre gruppa har heller ikke noe etablert norsk navn, og benevnes som *Ostariophysi*. *Ostar* betyr «lite ben» og *physi* betyr «blære», og henspiller på de modifiserte ryggvirvlene (Weberske knokler) som forbinder gassblæra med det indre øret.

*Clupeomorpha* består i hovedsak av stimdannende, pelagiske planktonpisere og omfatter blant annet sild (*Clupea harengus*, **figur 6.30**) som er viktig i norsk fiskeri, og ansjoveta (*Engraulis ringens*) som er en av verdens viktigste kommersielle fisk målt i biomasse. De er strømlinjeformede og kan svømme over lengre tid, og har såkalt motlys-kamuflasje. Ryggen er mørk sett ovenfra mot det mørkere dypet, og buken er lys mot den lysere overflata. Skjellene faller lett av, men dette er en liten pris å betale dersom en predator skulle ta et jafs. På verdensbasis finnes det 439 arter som hovedsakelig er marine, men rundt 80 av disse lever i ferskvann.

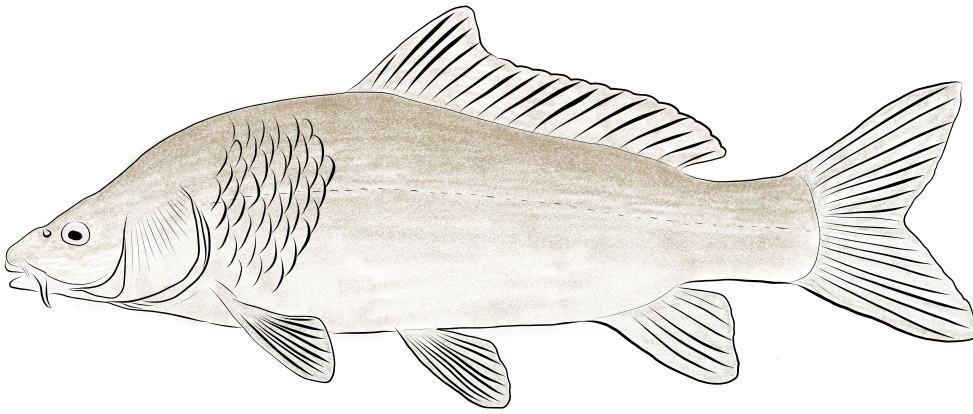
**Figur 6.30.** Sild (*Clupea harengus*) er en av de viktigste kommersielle fiskeartene i Norge, og har vært det i lang tid. Skjellene dekker hele kroppen, men faller lett av. Sildefisk kjennetegnes bl.a. på at sidelinjesystemet er godt utviklet på hodet, men det mangler langs kroppssiden. Her vist etter injisering av fargestoff i systemet.



*Ostariophysi* er en divers og artsrik gruppe, men kjennetegnes av de Weberske knoklene og at gassblæra er todelt. I tillegg kan artene skille ut feromoner som kalles «schreckstoff». Dersom en fisk blir angrepet vil disse feromonene frigjøres fra huden og utløse en fryktreaksjon hos andre individer i gruppa. Karpefisker (*Cypriniformes*, 4 928 arter), karpelaksene som inkluderer pirayaer (*Characiformes*, 2 331 arter) og maller (*Siluriformes*, 4 130 arter) er de viktigste gruppene, men også elektriske åler hører til her.

De mest oppdrettede artene i verden, i tillegg til karpe (*Cyprinus carpio*, **figur 6.31**) er sølvkarpe (*Hypophthalmichthys molitrix*) og gresskarpe (*Ctenopharyngodon idellus*), der sistnevnte troner øverst. Disse er lønnsomme i oppdrett fordi de i stor grad er plantespisere. Karpefisker sebrafisk (*Danio rerio*) må også nevnes her, da den er svært viktig som modellorganisme innenfor forskning og spesielt innenfor utvikling av legemidler. Sebrafisk (samt noen andre arter) har blitt genmodifisert for å lage fluoriserende (lysende!) varianter som selges under den patenterte merkevaren GloFish. Genmodifisert akvariefisk er midlertid ulovlig å holde i Norge.

Ostariophysi omfatter omtrent 28 % av alle verdens fiskearter, og hele 68 % av alle ferskvannsarter. De fleste av de 11 696 artene lever derfor i ferskvann, men i overkant av hundre av disse er marine. Totalt i gruppa Otocephala finnes det i overkant av 12 000 arter, hvor brorparten altså lever i ferskvann.



**Figur 6.31.** Karpe (*Cyprinus carpio*) er en svært viktig art i asiatisk – og dermed globalt – oppdrett. Skjellene dekker normalt hele kroppen, men enkelte varianter kan for eksempel være delvis skjellkledd («speilkarper») eller nesten nakne («lærkarper»).

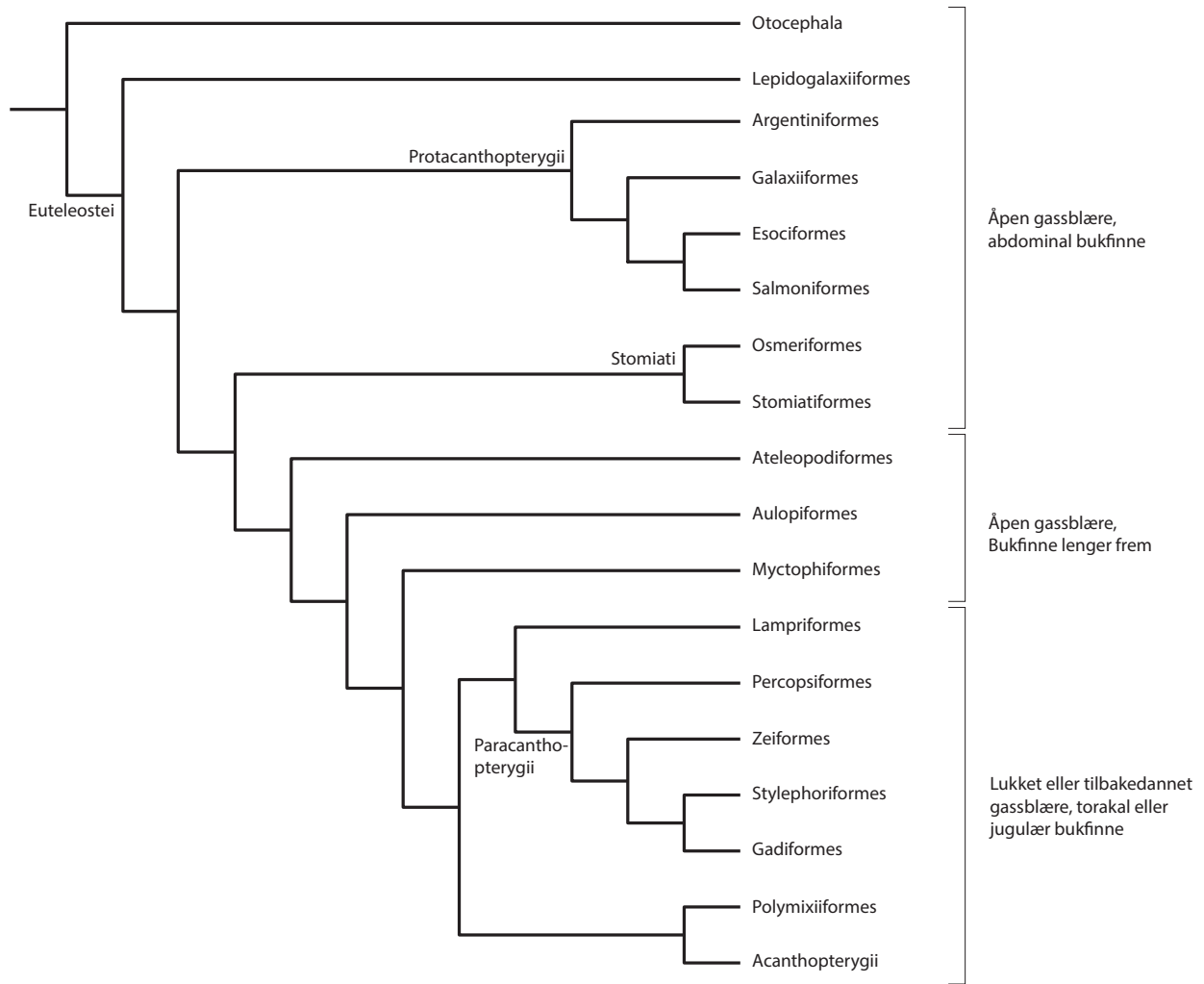
#### 6.4.11 Kohort: Ekte benfisker (Euteleostei)

De resterende strålefinnefiskene mangler tydelige kjennetegn ut over skjelettkarakterer i haleregionen, og at de ikke tilhører noen av de hittil omtalte gruppene.

Grovt kan man dele Euteleostei i tre hovedgrupper selv om moderne klassifisering er noe mer komplisert: Protacanthopterygii, Paracanthopterygii og Acanthopterygii (**figur 6.32**). Sentralt i disse navnene er Acanthopterygii (acanthos = pigg), som altså betyr «pigginne-fisk». Dette er den mest avlede gruppa av fiskene. Prefiksene «pro» og «para» betyr henholdsvis «før» og «ved siden», og avslører dermed at Protacanthopterygii primært har konservative karakterer, og Paracanthopterygii har en kombinasjon av konservative og avlede karakterer. Før vi går videre med resterende grupper må ordenen Lepidogalaxiiformes kort nevnes. Dette er søstergruppa til resterende grupper i Euteleostei, og består av kun én art, *Lepidogalaxias salamandroides*. Utbredelsen er begrenset til Vest-Australia der denne opp til 7 cm lange arten i likhet med lungefisk kan overleve tørkeperioder begravd i sanden.

##### *Underkohort: Protacanthopterygii*

Det er noe uenighet om hvilke undergrupper som skal inkluderes her. Artene har en rekke konservative trekk til felles, som enkel dorsalfinne, myke finnestråler (bløtstråler), brystfinner ventralt, bukfinner abdominalt (på buken), sykloidskjell og åpen gassblære. Mange har også fettfinne. I denne gruppa finner man vassildfamilien (Argentiniformes), laksefisker (Salmoniformes, **figur 6.33–6.35**) og gjedder (Esociformes, **figur 6.36**). Flere arter er viktige i oppdretts-sammenheng, særlig i Nord-Europa. I Norge står atlantisk laks (*Salmo salar*, **figur 6.33**) for det meste av matfiskproduksjonen (1 546 121 tonn). Stillehavsarten regnbueørret (*Oncorhynchus mykiss*) – som ofte kalles «ørret» – utgjør en betydelig mindre andel (88 831 tonn). Røye (*Salvelinus alpinus*, **figur 6.34**) oppdrettes også, men i liten grad (501 tonn). Tallene er hentet fra Fiskeridirektoratets statistikk for 2021. Kunstig befruktning og klekking av ørret (*Salmo trutta*, **figur 6.35**) har lange tradisjoner i Norge i forbindelse med utsettinger, men det er en beskjeden produksjon av matfisk. Man regner i dag med at det er 431 arter i Protacanthopterygii, og disse er anadrome, marine eller ferskvannsarter.



**Figur 6.32.** Slektskapsforhold innenfor Euteleostei. Man kan grovt dele denne gruppa i Protacanthopterygii, Paracanthopterygii og Acanthopterygii basert på finne-plassering og finnestråle-type, men det er flere unntak å ta hensyn til. Til høyre vises utviklingen fra åpen til lukket gassblære, og bukfinnenes tilsvarende forflytning.



**Figur 6.33.** Atlantisk laks (*Salmo salar*) er den viktigste oppdrettsarten i Norge, den er også svært populær som sportsfisk.

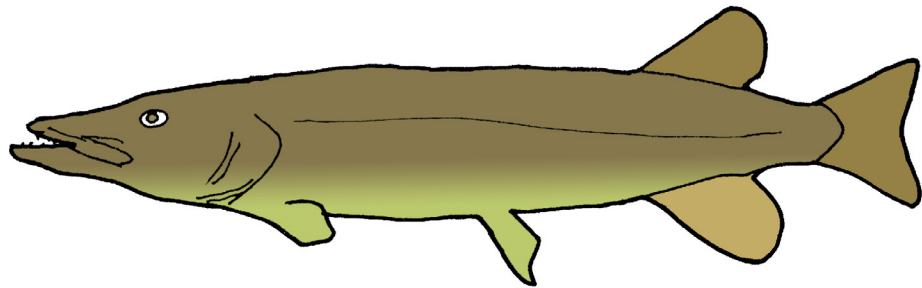


**Figur 6.34.** Røye (*Salvelinus alpinus*) har nordlig utbredelse og fins i både stasjonære og anadrome former.



**Figur 6.35.** Ørret (*Salmo trutta*) er en art mange har stiftet bekjentskap med. Legg merke til brystfinnene som sitter ventralt, og bukfinnene abdominalt på buken.

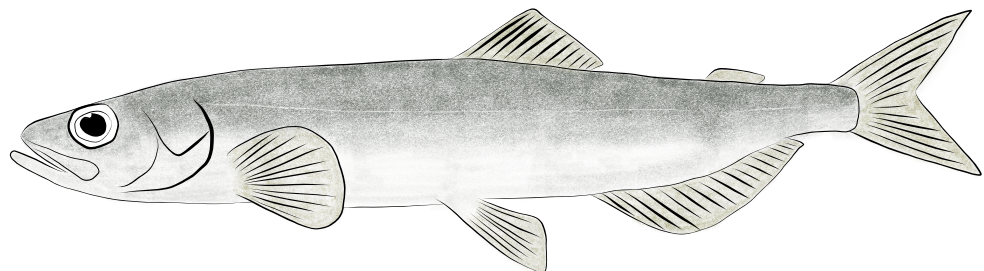
**Figur 6.36.** Gjedde (*Esox lucius*) holder seg skjult blant vegetasjonen og kan foreta svært raske utfall mot et bytte på grunn av den torpedoformede kroppen med stort overflateareal i haleregionen. Den minner mye om pansergjeddene (figur 6.25), men disse står altså langt fra hverandre evolusjonært.



*Underkohort: Stomiati*

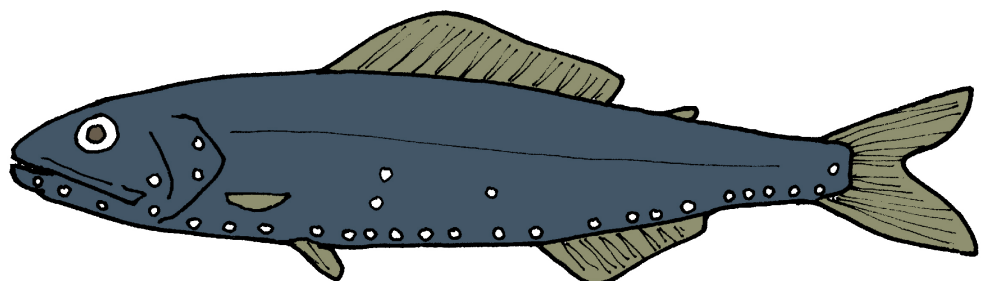
Tidligere ble lodder (Osmeriformes, figur 6.37) regnet som del av Protacanthopterygii, men molekylære undersøkelser støtter ikke lenger dette og de er nå plassert i en gruppe som kalles Stomiati. Likevel kan man kjenne igjen mange av de konservative trekkene, som plassering av de parede finnene, bløtstråler og som regel en fettfinne. I denne gruppa finner man også artene man regner som de mest tallrike og mest utbredte fiskene på kloden – lysfisker (*Cyclothone* spp.). Disse er mesopelagiske fisker som beveger seg opp i vannsøyla for å beite på plankton på natta, og ned igjen på dagen. For å bedre kamuflere seg mot den lysere overflata har mange av disse artene lysorganer på buken. Det finnes rundt 497 arter der de fleste er marine, men noen er ferskvannarter eller anadrome.

**Figur 6.37.** Lodde (*Mallotus villosus*) er svært viktig for atlantisk torsk i Barentshavet og det settes årlig av en egen kvote for å sikre næringsgrunnlaget for torsken.



Mellom Stomiati og Paracanthopterygii finner vi rundt 600 arter i tre undergrupper, som blant annet inneholder Aulopiformes (ingen norske arter), mesopelagiske lysprikkfisker (Myctophiformes, figur 6.38) og sildekonge, laksestørje og sølvkveite (Lampriformes). Sistnevnte gruppe har utskytbar munn, en karakter som i prinsippet er forbeholdt de mest avledede artene, piggfinnefiskene. Dette gjelder også sanktpetersfisk (figur 6.39), og er eksempler på unntak fra «reglene».

**Figur 6.38.** Lysprikkfisker er små, men tallrike. For å redusere silhuetten mot den noe lysere overflata har disse artene (i likhet med flere andre grupper) lysorganer på buken.



*Divisjon: Paracanthopterygii*

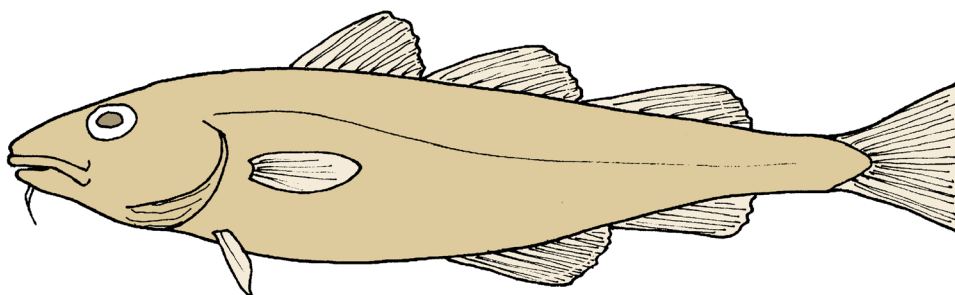
Dette er også en omdiskutert gruppe, med mange ulike teorier og stadige endringer. Det fokuseres derfor her på karakterer som er felles for den undergruppa som inneholder 93 % av artene, som er orden torskfisker (Gadiformes). Med andre ord vil man finne piggstråler innenfor Paracanthopterygii, men bare hos relativt få arter (sanktpetersfisker, Zeiformes, figur 6.39).

Å være plassert ved siden av piggfinnefiskene (Acanthopterygii) betyr at karakterene er en blanding mellom konservativ og avledet. De konservative karakterene er bløtstråler og sykloide skjell. Avlede trekk er to til tre dorsalfinner, brystfinner plassert høyt på siden (lateral) og bukfinner plassert i brystregionen (torakalt) eller halsregionen (jugulært). Bukfinnene kan altså befinne seg foran brystfinnene. En annen viktig ting som endres, er at gassblæra mister forbindelsen til fordøyelseskanalen etter metamorfosen. Det betyr at trykket, eller volumet i gassblæra, må reguleres med hjelp av sirkulasjonssystemet.

Innenfor torskefiskene finner man mange viktige kommersielle fiskebestander, som atlantisk torsk (*Gadus morhua*, **figur 6.40**) og stillehavsarten alaskatorsk (*Gadus chalcogrammus*). På 2000-tallet ble det satset stort på oppdrett av atlantisk torsk i Norge. Det fikk man ikke helt til, mye på grunn av høye produksjonskostnader og bakteriesykdommen Francisellose. I tillegg viste det seg at torsken hadde en tendens til å rømme fra merdene. I de senere år har det igjen blitt satset på torskoppdrett, og produksjonen stammer hovedsakelig fra klekkede yngel produsert i fangenskap. Grunnen til at torskoppdrett er attraktivt er at tilgangen på villfanget torsk for konsum er svært sesongbasert. Markedet oversvømmes under Lofotfiskeriene i februar-april og lite fersk fisk er tilgjengelig resten av året selv om etterspørselen er høy. I 2021 ble det produsert 1 622 tonn oppdrettet torsk i Norge. I tillegg gjør man forsøk på levendelagring av torsk, det vil si at torsken fanges og «oppbevares» i merd for å ha fersk fisk tilgjengelig i større deler av året. Totalt i Paracanthopterygii er det 668 arter som hovedsakelig er marine, men tolv av disse lever i ferskvann.



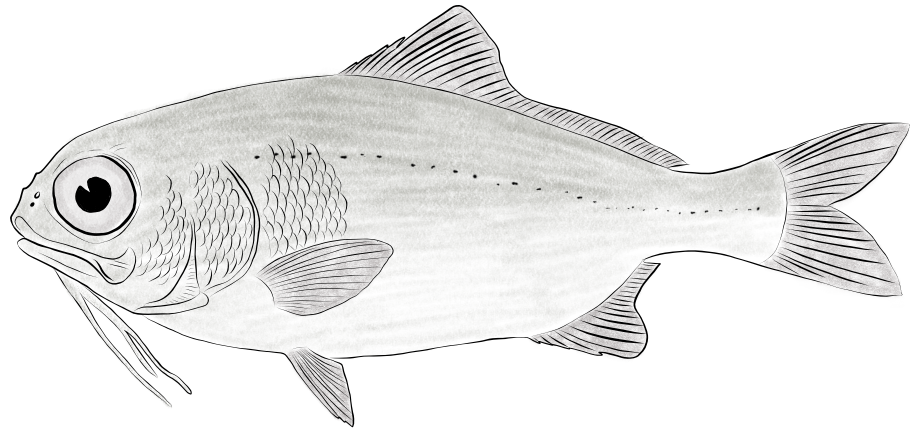
**Figur 6.39.** Sanktpetersfisk (*Zeus faber*) er kanskje mest kjent fra varmere strøk som Middelhavet, men har i de senere årene også vært vanlig å treffe i norske farvann.



**Figur 6.40.** Atlantisk torsk (*Gadus morhua*) har de fleste et forhold til. Skjeggtråden på haka er karakteristisk, men ikke unik for atlantisk torsk da flere arter har dette.

Mellom Paracanthopterygii og Acanthopterygii befinner det seg en gruppe med bare 11 arter. Denne gruppa har samme rang, divisjon Polymixiipterygii. Alle er marine og kjenntegnes av de to lange skjeggrådene på haka som har gitt gruppens engelske navn, «beard-fishes» (**figur 6.41**).

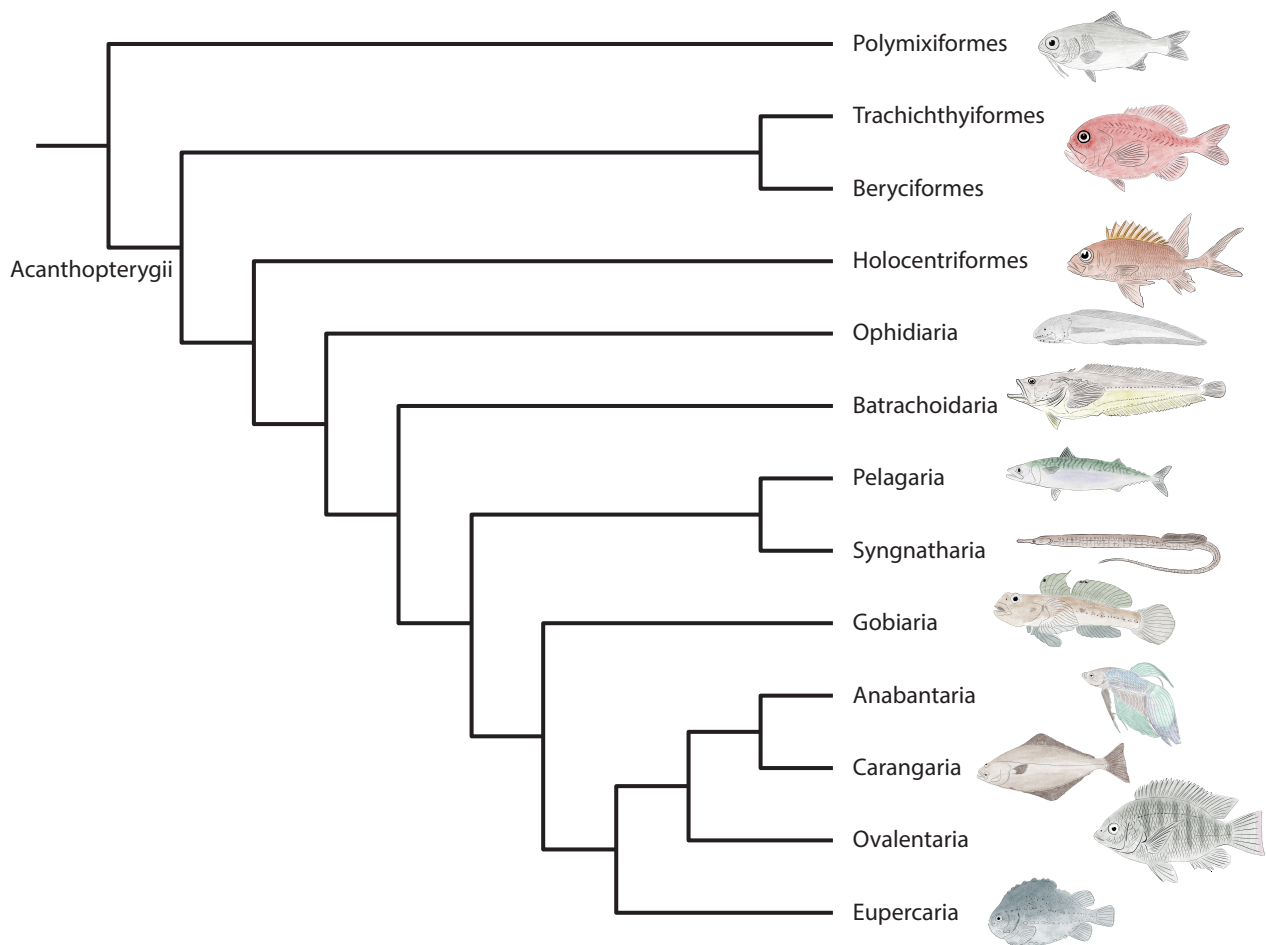
**Figur 6.41.** *Polymixia nobilis* har to lange skjeggråder på haka og er helt skjellkledd.



*Divisjon: Acanthopterygii (Piggfinnefisk)*

Også i denne gruppa (**figur 6.42**) har det de siste årene blitt store endringer, og ennå er mye uavklart. Likevel er det noen karakterer som er mer eller mindre felles for artene. Finnene har både pigg- og bløtstråler, brystfinnene sitter lateralt, bukfinnene langt frem, de har vanligvis stenoide skjell og lukket eller tilbakedannet gassblære. En viktig endring fra mer konservative utviklingslinjer er økt mobilitet i overkjeven, altså maxille og premaxille. Det gjør at mange arter kan «skyte ut» munnen, og med det skape et vakuum som suger inn byttet. Rundt halvparten av alle beskrevne fiskearter er piggfinnefisker, og graden av diversitet og tilpasninger er høy. Som tidligere nevnt, skaper tilbakedannelse eller tap av karakterer forvirring. For eksempel er det mange arter som har mistet piggstrålene eller bukfinnene. Mange av endringene er bare forankret i genetiske karakterer, og det er i mange tilfeller vanskelig å finne gode morfologiske karakterer som definerer gruppene.

I et forsøk på å gi en omtrentlig oversikt over de ulike gruppene av piggfinnefisk – men uten å gå for dypt inn i definerende karakterer – er det i det følgende valgt å legge vekt på den taksonomiske rangen «serie», som ligger høyere enn orden. Ordenene innenfor hver serie har høy statistisk støtte for monofyletiske grupper, men innad i hver serie er det fremdeles uavklarte slektskapsforhold. De mest konservative piggfinnefiskene er ikke tillagt en serie og betegnes her derfor bare som konservative piggfinnefisker.



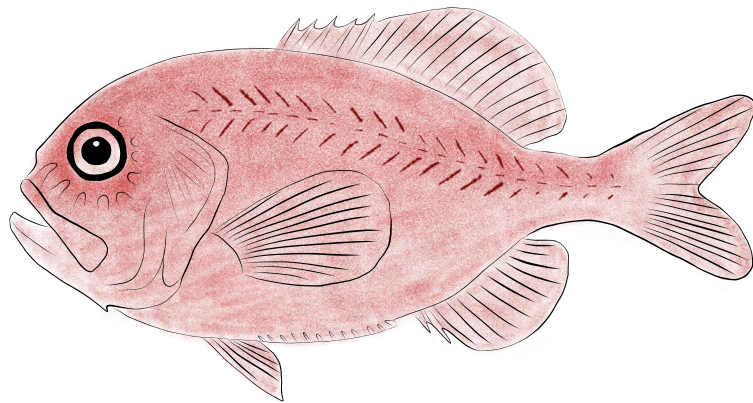
**Figur 6.42.** Slektsskapsforhold innenfor Acanthopterygii, piggyfinnefisker. Artene her har i utgangspunktet piggystrålefinner og lukket eller tilbakedannet gassblære.

#### Konservative piggyfinnefisker

Denne gruppa består primært av marine dypvannsarter innenfor ordenene Beryciformes og Trachichthyiformes. Kroppsformen er kort og lateralt sammentrykt, og øynene er generelt store. En av artene, «orange roughy» (*Hoplostethus atlanticus*, **figur 6.43**) har en viss kommersiell interesse særlig utenfor New Zealand. Fiskene oppholder seg nær undersjøiske fjell på rundt 1 000 meters dyp, vokser sent og bruker 20–30 år på å kjønnsmodnes. Aldersestimatene spriker en del, men de når sannsynligvis en alder over 100 år. Det ulykksalige var at man på 1970-tallet trodde denne arten vokste raskt og fikk mange avkom, men så var realiteten det motsatte. På 1990-tallet hadde bestandene stort sett kollapset, og historien er et godt eksempel på mislykket fiskeri. I starten var fangstene eventyrlige, men siden fiskeriet ikke var bærekraftig, kollapset det etter relativt kort tid. Bestandene viser tegn til forbedring i dag, men er ennå langt fra historiske nivåer. Totalt er det 202 arter i gruppa, alle er marine.



**Figur 6.43.** «Orange roughy» (*Hoplostethus atlanticus*) er en høyt skattet matfisk, men livshistorien gjør den sårbar for overfiske.

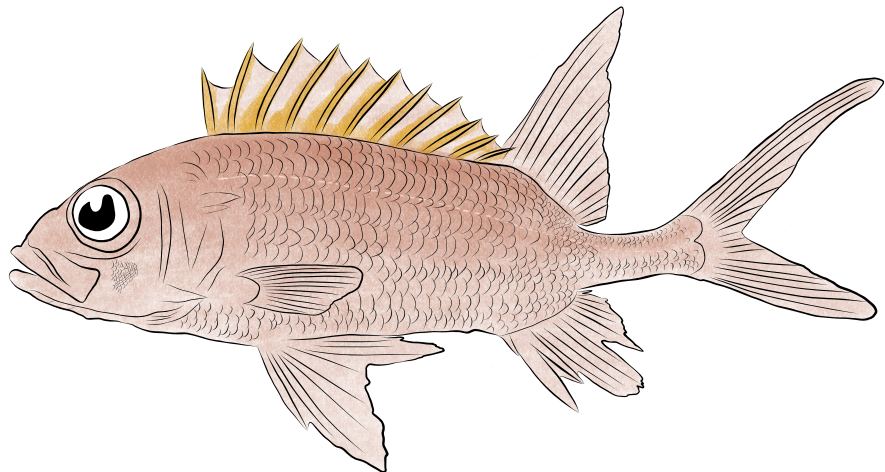


Orden: Holocentriformes

Store piggstråler i rygg-, buk og analfinne kjennetegner denne gruppa (**figur 6.44**). Noen arter har også pigger på forgjellelokket som kan være giftig. Selv om de holder til rundt korallrev på grunt vann, er øynene relativt store siden de er nattaktive. Rundt 90 arter, alle marine.

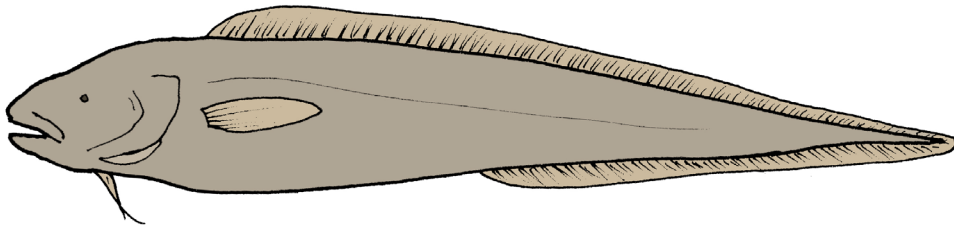
**Figur 6.44.** Holocentriformes (A og B) kjennetegnes blant annet av sine kraftige piggstråler.

A



## Serie: Ophidiaria

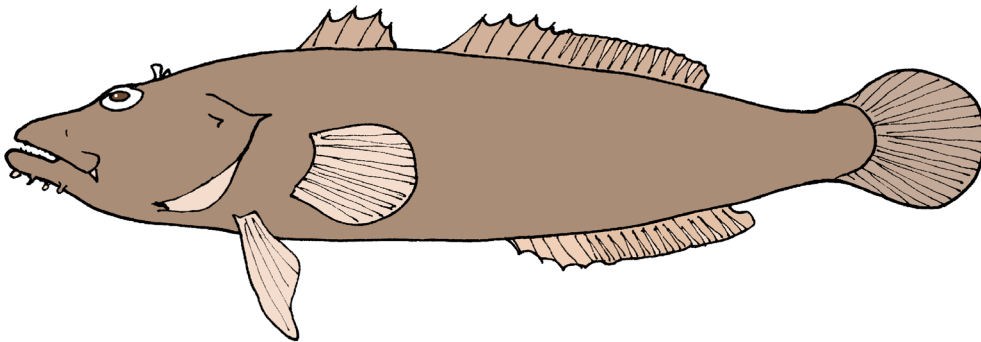
De aller fleste artene har sammenhengende rygg- og analfinne, dvs. det er ingen definert halefinne. Noen har skjell, men de fleste er nakne. Flere arter mangler bukfinner, noen mangler til og med brystfinner. Her finner vi parasitter og kommensalister, blant annet snyltefisk (*Echiodon drummondii*) som lever i tarmen på sjøpølser uten å gjøre noen skade. Dypvannsfisken *Abyssobrotula galathea* (figur 6.45) er å finne i denne gruppa, en av få fiskearter funnet dypere enn 8000 m. Totalt 562 arter som hovedsakelig er marine, men rundt 10 av disse kan finnes i brakk- eller ferskvann.



**Figur 6.45.** *Abyssobrotula galathea* er den fiskearten vi kjenner til som lever aller dypest. Øynene er svært små og blir antakelig lite brukt nede i dypet.

## Serie: Batrachoidiaria (paddefisker)

Denne gruppa er mest kjent for sin evne til å produsere lyd ved hjelp av gassblæra, da hannene lokker hunnene til redet de har laget. Hodet er stort og gir et ulkelignende utseende (figur 6.46), de fleste artene mangler skjell. Noen arter har fire sidelinjer og lysorganer, andre har giftig pigg på gjellelokket som gir svært smertefulle stikk. Totalt 84 arter som stort sett er marine, men to lever i ferskvann.

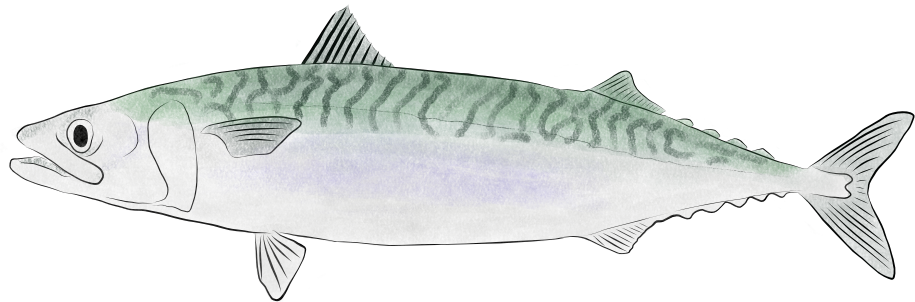


**Figur 6.46.** Paddefisker har stort hode og kan lage lyd med gassblæra.

## Serie: Pelagiaria

Som navnet antyder, lever de fleste artene i denne gruppa pelagisk. Det er ingen morfologiske enkeltkarakterer som definerer gruppa, slektskapet er basert på molekylære karakterer. Kroppsformen varierer fra strømlinjeformet til høy, men de fleste har relativt smal halerot og smal halefinne som gjør at de kan svømme energieffektivt over lengre tid. De kanskje mest kjente artene er makrell (*Scomber scombrus*, figur 6.47) og tunfisker (*Thynnus* spp.) – der alle i sistnevnte gruppe kan ha høyere kroppstemperatur enn omgivelsene. Totalt 286 arter, der alle så nær som en er marine.

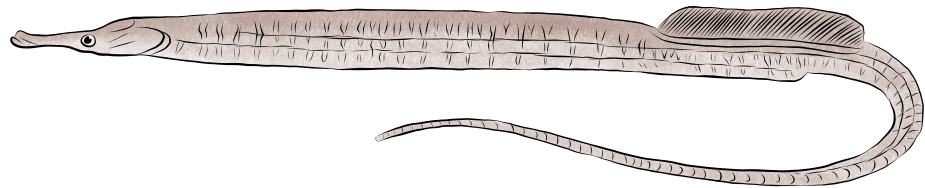
**Figur 6.47.** Makrell (*Scomber scombrus*) er en effektiv svømmer med strømlinjeformet kropp, tynn halerot og halvmåneformet halefinne. Småfennene som befinner seg på haleroten reduserer turbulens.



Serie: Syngnatharia

De fleste artene i denne gruppa er lange og tynne, med lange og tynne «pipette»-snuter. Andre arter er strømlinjeformet eller sterkt dorso-ventralt sammentrykt. Flere av gruppene praktiserer yngelpleie. Hos nålefiskene (Syngnathidae), som blant annet omfatter sjøhester (*Hippocampus* spp.) og stor havnål (*Entelurus aequoreus*, **figur 6.48**), tar hannen seg av rugingen. Eggene kan plasseres utenpå hannens kropp, eller i rugeposer. Totalt 685 arter der de fleste er marine og lever på grunt vann ved kysten, men 37 kan entre brakkvann enten fra sjøen eller ferskvann, og 18 er rene ferskvannsararter.

**Figur 6.48.** Stor havnål (*Entelurus aequoreus*) er ikke tilpasset langvarig svømming, den mangler til og med halefinne. Derimot er den godt skjult blant ålegress, tang og tare.



Serie: Gobiaria

Yngelpleie er utstrakt i denne gruppa, som hos Kurtidae inntar en svært uvanlig form. Hannene har et søkk i panna, der eggene blir oppbevart og tilført oksygen via farens nettverk av kapillærårer ytterst i huden. De aller fleste artene i denne gruppa er småvokste, med maksimal lengde under 10 cm. Da er det ikke så overraskende at noen av de minste fiskene vi kjenner til også befinner seg her. *Schindleria brevipinguis* lever blant annet på Det store barriererevet i Australia. Disse har indre befruktning og man har dokumentert en gravid hunn som målte 8,4 mm og veide under 2 mg. I åtte år var dette den minste vertebraten man kjente til, helt til det i 2012 dukket opp en frosk på Ny-Guinea som bare blir rundt 7,7 mm lang. Totalt kjenner man til 2 723 arter i gruppa, i salt- fersk- og brakkvann. Kutlingfamilien (Gobiidae, **figur 6.49**) er en av de aller mest artsrike fiskefamiliene, med over 2 000 arter.



**Figur 6.49.** Svartkutling *Gobius niger* er svært vanlig langs norskekysten. Den skiller fra andre kutlingarter blant annet ved at fjerde stråle i første dorsalfinne er lengst, svarte prikker langs sidelinja og en kraftig halerot.

Serie: Anabantaria

Grappa består av to ordener. Synbranchiformes er ålelignende og mangler bukfinner. Gjellene er dårlig utviklet, og oksygen inntas i svelget eller i tarmen. Den andre ordenen, Anabantiformes, kjennetegnes av et såkalt labyrintorgan. Dette respirasjonsstøtteorganet består av en kompleks benstruktur dekket av kapillærårer. Luft inntas i munnen, og oksygenet i denne luften diffunderer inn i labyrintorganet og fordeles videre i kroppen med blodet. For begge ordenene betyr dette at de klarer seg fint i oksygenfattige innsjøer. Flere kjente akvariefisker tilhører denne gruppa, for eksempel den siamesiske kampfisken *Betta splendens* (figur 6.50) og andre guramier. Totalt er det 411 arter som hovedsakelig lever i ferskvann i tropiske og subtropiske strøk.



**Figur 6.50.** Siamesisk kampfisk (*Betta splendens*) er en populær akvariefisk på grunn av sine overdådige lange finnestråler. Hanner kan ikke dele akvarium, da de er svært aggressive mot hverandre.

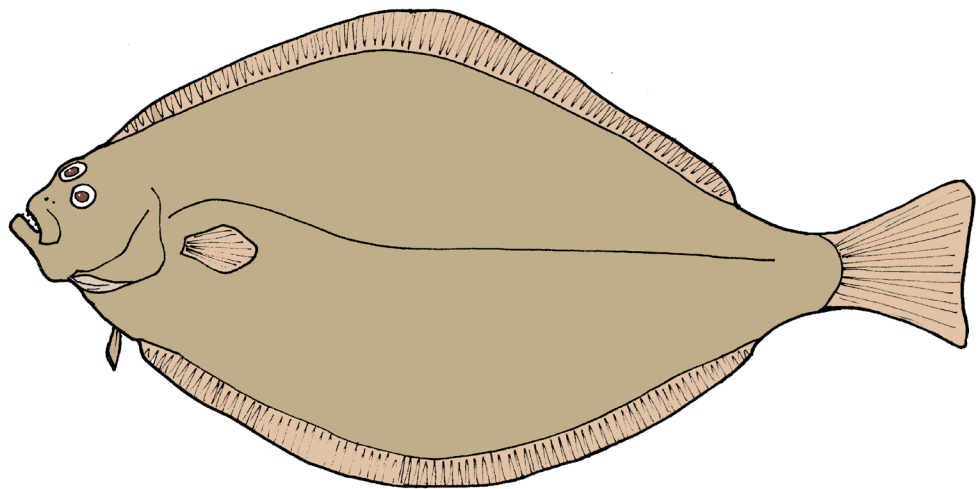
Serie: Carangia

Denne gruppa har noen felles morfologiske trekk, f.eks. et relativt lavt antall ryggvirvler. Likevel er molekylære karakterer hovedgrunnen til at disse er gruppert sammen, og slektskapsforholdene innad i gruppa er ikke helt avklart. Den mest karakteristiske ordenen er flatfisker (Pleuronectiformes). Disse blir født som «vanlige» fisker, men begynner etter hvert å svømme på siden og det ene øyet vandrer over til motsatt side av hodet. Flyndrefamilien (Pleuronectidae) har øynene på høyre side av hodet, og er såkalt høyrevendt. Varer (Scophthalmidae og Bothidae, **figur 6.51**) er venstrevendte – men det hender at enkeltindivider vender seg "feil" vei, og særlig gjelder det noen av artene i flyndrefamilien. Rygg- og gattfinnen følger nesten hele kroppens lengde, og kroppen er svært komprimert lateralt. Bukhulen er nokså liten, og de aller fleste artene mangler gassblære siden de stort sett er bentiske.

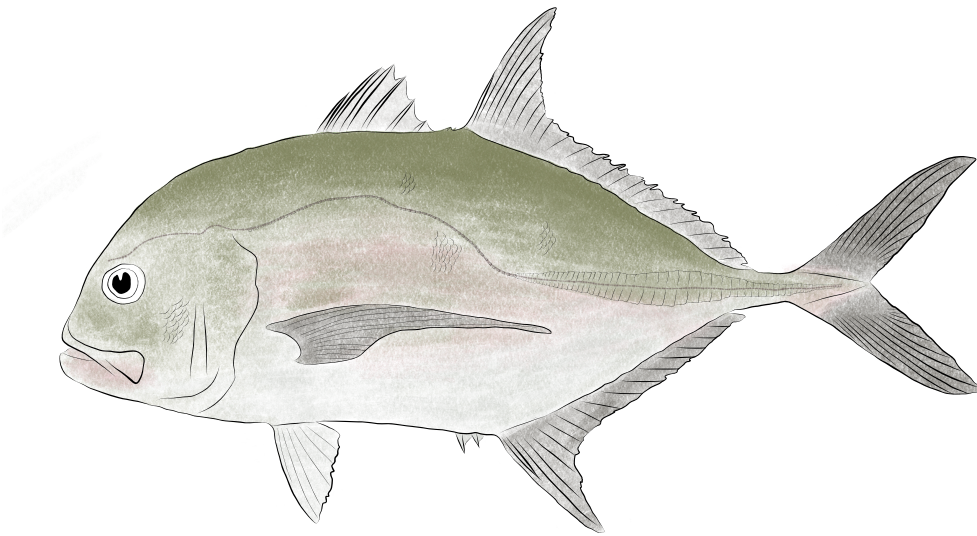
Flere arter har økonomisk interesse, i Norge først og fremst rødspette (*Pleuronectes platessa*) og kveite (*Hippoglossus hippoglossus*). Førstnevnte har lang historie i norsk oppdrett, og i starten av 1900-tallet ble egg klekket og yngel satt ut i Trondheimsfjorden med målsetning om å styrke bestanden. Forsøkene hadde minimal effekt og ble avsluttet etter kort tid. I de senere år har rødspette fått fornyet interesse som oppdrettsfisk, men har ennå ikke blitt kommersialisert slik oppdrettet kveite er.

Oppdrett av piggvar (*Scophthalmus maximus*) startet først i Skottland i 1970-årene. Arten er attraktiv fordi den oppnår høy pris, men produksjonskostnadene er også høye – for eksempel er filet-utbyttet betydelig lavere sammenlignet med atlantisk laks. I dag er Kina den suverent største produsenten, men Spania produserer også en betydelig andel. I Norge er det én aktør, som produserer rundt 250 tonn årlig. Det meste av piggvarproduksjonen er landbasert.

**Figur 6.51.** Flyndrer klekkes som «vanlig» fisk, men legger seg etter hvert over på siden. Hos flyndrefamilien havner begge øynene på høyre side og hos varfamilien, som illustrert her, havner øynene på venstre side.

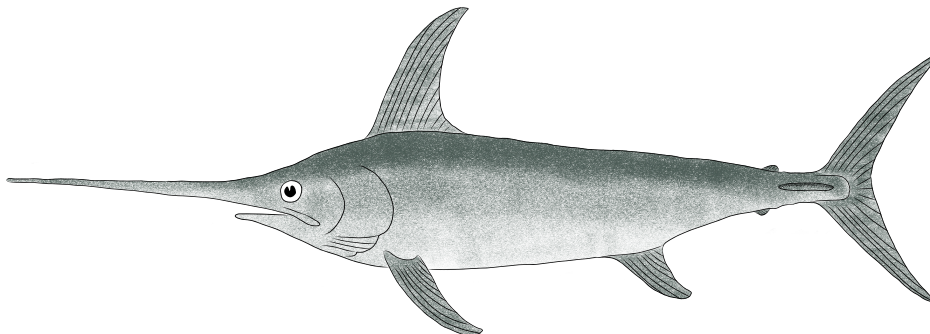


Serien omfatter også den stort sett marine ordenen Carangiformes, der de fleste artene er gode svømmere og tilknyttet den pelagiske sonen, som de populære sportsfiskeartene mahi-mahi (*Coryphaena hippurus*) og Giant trevally (*Caranx ignobilis*, **figur 6.52**). Av mer kuriøse arter finner man her sugefisk eller «sharksuckers» (Echeneidae), der ryggfinnen er omdannet til en sugekopp. Sugefiskene varierer fra 17 til 100 cm i lengde, og kan haike med ulike verter som haier, benfisk eller havskilpadder.



**Figur 6.52.** Giant trevally (*Caranx ignobilis*) er nokså kort og høy, men den smale haleroten og sterkt gaffeldelte halefinna avslører den som en dyktig svømmer.

Den siste hovedgruppa i denne serien omfatter også kjente og populære sportsfisker som barrakudaer (Sphyrnidae), sverdfisk (Xiphiidae, **figur 6.53**) og marliner (Istiophoridae). Sverdfisker og marliner kjennetegnes av sin lange og spisse overkjeve, disse artene er også blant de raskeste i havet. Totalt inneholder Carangia 1 103 arter, nesten 800 av disse er flatfisker. De aller fleste er marine, med noen få i ferskvann eller brakkvann.



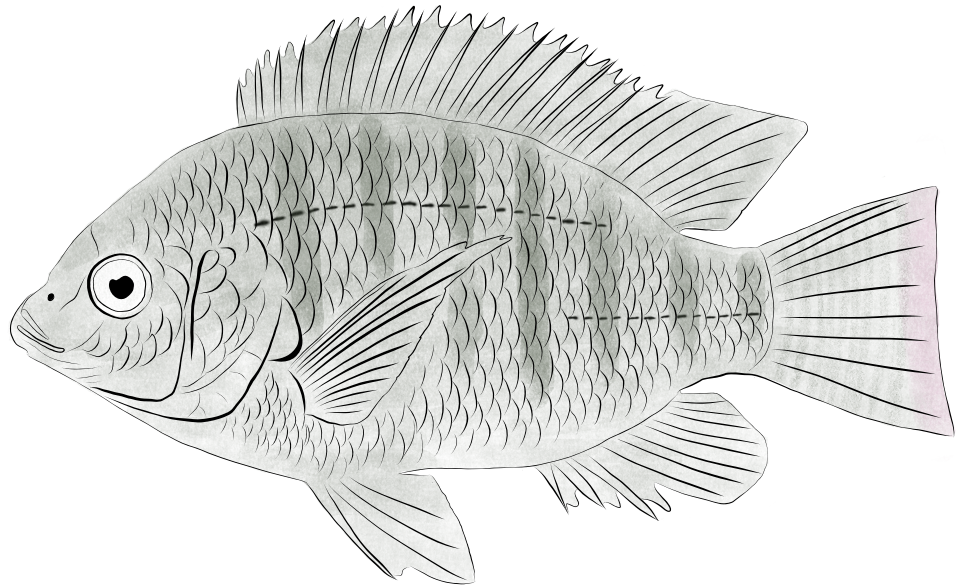
**Figur 6.53.** Sverdfisk (*Xiphias gladius*) er godt tilpasset et pelagisk liv med mørk dorsalside og lys ventralside. Med en smal halerot, halvmåneformet halefinne og overkjeve som danner et «sverd» jakter den på mindre, pelagiske byttefisker.

Serie: Ovalentaria

Også dette er en artsrik serie, hovedsakelig gruppert på bakgrunn av molekylære karakterer. Totalt er det 5 866 arter som omfatter både marine, ferskvanns- og brakkvannsarter. Likevel er slektskapsforholdet innad i serien ikke helt avklart. På grunn av de mange artene er det også høy diversitet, og det er vanskelig å generalisere karakterer eller økologi. Tre ordener kan kort nevnes:

Orden Cichliformes inneholder familien ciklider (Cichlidae) som er en interessant gruppe av flere årsaker. Et godt kjennetegn er den todelte sidelinja (**figur 6.54**). Familien er kjent for sin «adaptive radiasjon», et fenomen der en utviklingslinje relativt hurtig tilpasser seg ulike livsstiler og resulterer i mange arter med ulik økologi og morfologi. Riftdalen i Afrika, der man blant annet finner Malawisjøen og Tanganyikasjøen, huser nær 1 000 ulike ciklidearter som inntar de fleste nisjer og trofiske nivåer. Tilapia (*Oreochromis niloticus*, **figur 6.54**) er blant de mest oppdrettede artene i verden, fordi den i stor grad er herbivor og kan vokse i vann med dårlig kvalitet (f.eks. lite oksygen).

**Figur 6.54.** Tilapia (*Oreochromis niloticus*) er en av verdens mest oppdrettede arter og familien kjennetegnes ved sin todelte sidelinje.

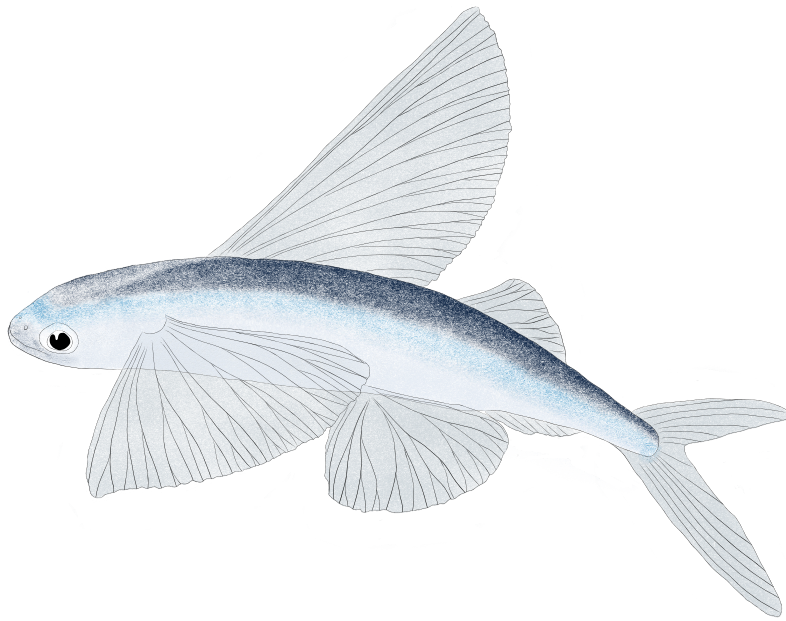


Orden Cyprinodontiformes forekommer primært i ferskvann. Mange av artene er populære å holde i akvarier på grunn av de fargerike hannene, særlig flere arter av molly (*Poecilia* spp.). En art i samme slekt, som underlig nok ikke kalles molly, men guppy (*Poecilia reticulata*, **figur 6.55**) er i tillegg til å være populær akvariefisk en viktig modellorganisme for forskning innen økologi, evolusjon og adferdsstudier. I samme orden finner man *Fundulus heteroclitus* som også er en viktig modellorganisme for forskning. Denne ble den første fisken i verdensrommet i 1973.

**Figur 6.55.** Guppy (*Poecilia reticulata*) føder levende unger og gjennomgår to generasjoner per år, og det gjør dem velegnet som modellorganisme innen forskning. Gjennom avl har man også fått frem svært fargesterke individer, og dette gjør dem populære som akvariefisk.



Orden Beloniformes finnes både i salt- og ferskvann, men de aller fleste lever epipelagisk (nær overflaten) i varmere strøk. Den (foreløpig) andre fiskearten som nådde verdensrommet, medaka (*Oryzias latipes*), befinner seg i denne gruppa. Som modellorganisme har den særlig blitt brukt til toksikologi-undersøkelser. En kuriøs familie er flyvefisker (Exocoetidae, **figur 6.56**), som med sine forstørrede bryst- og bukfinner kan foreta glideflyvninger for å unngå predatorer.



**Figur 6.56.** Flyvefisk (Exocoetidae) har svært forstørrede bryst- og bukfinner. Sistnevnte finner befinner seg mye lenger bak enn hva man ville forvente hos en piggfinnefisk, det øker overflatearealet og dermed svevetiden. Halefinnas nedre lobe er lengre enn den øvre, dette muliggjør et ekstra «fraspark» idet den forlater vannet.

Serie: Eupercaria

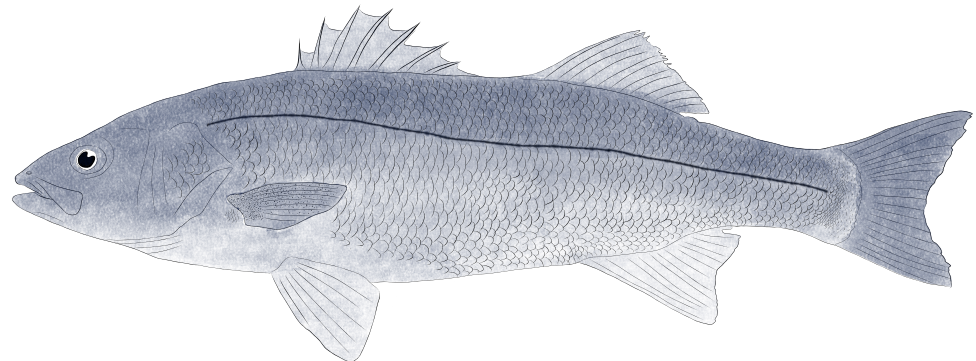
Denne siste gruppa er svært artsrik og divers. Det er derfor ikke mulig å gi noen grundig oversikt her, men de viktigste ordenene nevnes. Serien har totalt 6 544 arter, som er å finne marint, i ferskvann og brakkvann.

Orden Perciformes har som regel to dorsalfinner (aldri fettfinne) der den fremre har piggstråler og bakre har bløtstråler. Noen har sammenvokste dorsalfinner med en fremre piggstråledel og en bakre bløtstråledel. De har stenoidskjell og toraiske bukfinner med én piggstråle og fem bløtstråler. Brystfinnerne har som regel vertikal basis og sitter lateralt, gassblæra er lukket. Piggstråler finner vi også i analfinnen. Abbor (*Perca fluviatilis*) kjenner mange til fra innsjøer, og den marine slektningen havabbor (*Dicentrarchus labrax*, **figur 6.57**) er en av de viktigste oppdrettsartene i Middelhavet. Videre kan man nevne de rødfargede medlemmene av uerfamilien (Sebastidae), som er av kommersiell interesse i Norge. Flere arter er godt tilpasset kalde farvann, som isfiskfamilien (Channichthyidae) i Antarktis og ulker (Cottidae) som er representert med mange arter langs norskekysten og i arktiske strøk.

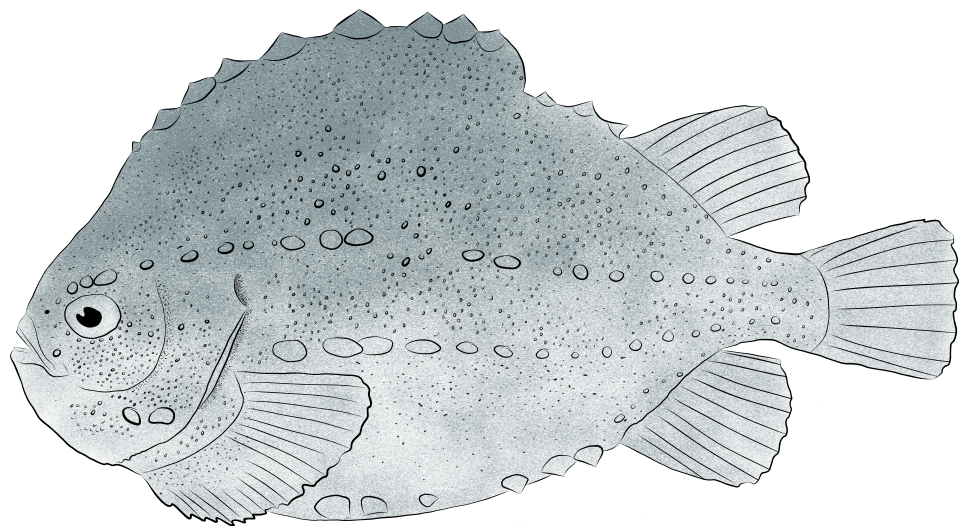
Noen arter skiller seg utseendemessig fra de andre, som rognkjeksfamilien (Cyclopteridae). Rognkjeks (*Cyclopterus lumpus*, **figur 6.58**) har i flere år vært av økende interesse fra oppdrettsnæringen. Den kan i motsetning til leppefisk (se under) spise lakselus (*Lepeophtheirus salmonis*) ved lave temperaturer, som det jo ofte er langs kysten av Norge og særlig i nord.



**Figur 6.57.** Havabbor (*Dicentrarchus labrax*) er en viktig oppdrettsart i Middelhavs-området. Den kan karakteriseres som en generalist både når det gjelder svømmeferdigheter, habitater og diett.

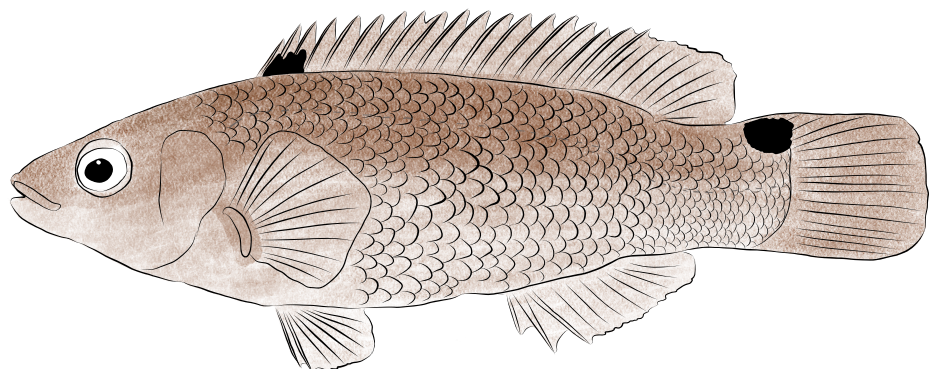


**Figur 6.58.** Rognkjeks (*Cyclopterus lumpus*) var lenge mest kjent for sin velsmakende kaviar, men har i de senere år fått en stadig viktigere rolle som lakselus-spiser i områder som er i kaldeste laget for leppefisk.

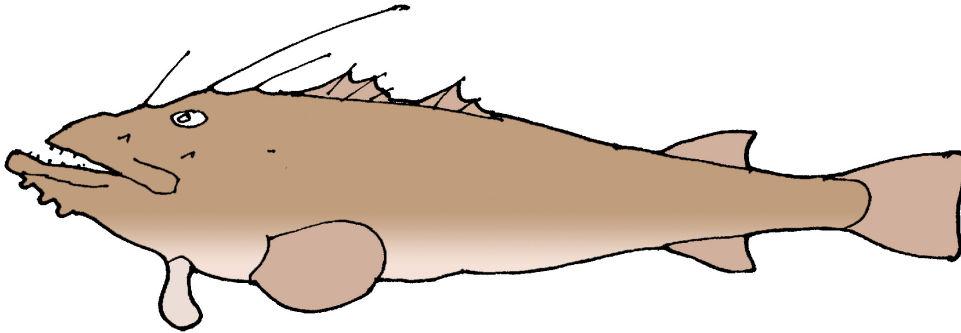


Orden Labriformes (leppefisker) har velutviklede svelgtenner, og flere arter har komplekse livshistorier i form av kjønnskifter. Mange er protogyne, som betyr at de i løpet av livet kan endre kjønn fra hunn til hann. Leppefisk har vært en del av norsk oppdrettsindustri siden 1988, da disse brukes som lakselus-spisere. Bergnebb (*Ctenolabrus rupestris*, **figur 6.59**) er mest brukt, men også grønngylt (*Symphodus melops*) og berggylt (*Labrus bergylta*) fiskes med stor fortjeneste til dette formålet. Det foregår også noe oppdrett på berggylt, men foreløpig i begrenset skala. De 567 artene er marine.

**Figur 6.59.** Bergnebb (*Ctenolabrus rupestris*) er den leppefisk-arten som brukes mest som lakselus-spiser i norske oppdrettsanlegg.



Orden Lophiiformes (marulker) kjennetegnes ved at første dorsalfinnestråle er omdannet til en «fiskestang» hos de fleste artene. Mange har svært stor munn, som breiflabb (*Lophius piscatorius*, **figur 6.60**). Her finner man også dypvannsbreiflabber som Ceratiidae, der hannen er svært liten og fungerer mest som en spermfabrikk. Noen kobler seg på sirkulasjonssystemet til hunnen og livnærer seg på dette viset. Det er fristende å kalle dette parasittisme, men hunnen er tross alt avhengig av hannen for å kunne reproducere. Kommensalisme vil derfor være en mer riktig betegnelse for forholdet. Alle de 388 artene er marine, de fleste på dypt vann.



**Figur 6.60.** Breiflabb (*Lophius piscatorius*) lokker til seg intetanende byttedyr med sine frie dorsalfinnestråler med «agn» ytterst. Når byttedyret er nært nok, åpnes munnen hurtig og byttet blir sugd inn.

Orden Chaetodontiformes har en høy og kort kroppsform, og sterkt sammentrykt lateralt. Sammen med den lille, spisse munnen er disse fargerike fiskene godt tilpasset finmanøvrering på tropiske korallrev.

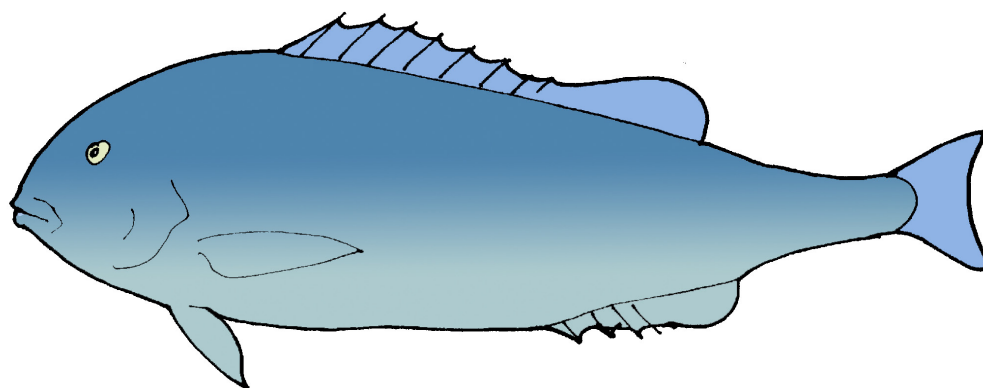
Orden Tetraodontiformes blir regnet som en av de mest avlede gruppene, og kjennetegnes av få knokler i kraniet (tapt eller sammenvokst). Piggfinnefisk har som regel rundt 26 ryggvirvler, Tetraodontiformes kan ha så få som 16. Her finner vi avtrekkerfiskfamilien (Balistidae) som kan beskytte seg med en «avtrekker» dannet av de to første dorsalfinnestrålene. Piggsvinfiskfamilien (Diodontidae) kan «blåse» seg opp ved å fylle vann i magesekken. Dermed ser de større ut enn de er, og piggene på huden stikker ut. Siden gruppa har få ben, har piggsvinfiskene benfrie fileter. Men man må vite hva man gjør, for fiskeretten «fugu» kan inneholde giften tetrodoksine som kan ta livet av et menneske. Månefiskfamilien (Molidae, **figur 6.61**) holder rekorden som verdens største benfisker, *Mola alexandrini* kan nå en vekt på 2 300 kg. Samtidig er dette den fiskearten som har høyest fekunditet (antall potensielle avkom) med 300 millioner egg. De totalt 437 artene er primært marine, med et titalls i ferskvann.

**Figur 6.61.** Månefisk (*Mola* spp.) er noen av verdens største benfisker. På dansk heter den «klumpfisk», og det passer nok bedre enn det norske. På tross av kroppsformen lever den primært pelagisk i overflata, der den blant annet spiser maneter.



Orden Spariformes (**figur 6.62**) er å finne i tropiske og tempererte farvann. Noen dukker også opp jevnlig langs norskekysten, for eksempel havkaruss (*Spondyliosoma cantharus*) og flekkpagell (*Pagellus bogaraveo*). Gyllen havkaruss (*Sparus aurata*), også kalt dorade, er hovedsakelig utbredt i Middelhavet. Den er såkalt protandrøs hermafrodit, som betyr at de fødes som hanner og utvikler seg til hunner etter noen år. Det bedrives et visst fiskeri på ville bestander, men arten har større kommersiell interesse i oppdrett. Prisene er gode, overlevelsesraten er høy og de befinner seg relativt lavt i næringskjeden. I dag bedrives oppdrett i de fleste Middelhavslandene, samt på Den arabiske halvøy.

**Figur 6.62.** Spariformes omfatter noen hundre arter (alt etter hvordan man regner tilhørighet) og er utbredt i tropiske og tempererte strøk.



## 6.5 OPPSUMMERING

Dersom man ser på de store linjene, har bruskfiskene (Chondrichthyes) bruskskjelett og neseåpninger ventralt. Benfisk (Osteichthyes) har skjelett og gjellelokk av ben, neseåpninger dorsalt, samt gassblære. Konservative benfisk har bløte finnestråler, sykloidskjell, åpen gassblære, bukfinner abdominalt og brystfinner ventralt. Avledede benfisk har piggstråler, stenoidskjell, lukket gassblære, bukfinner torakalt eller jugulært og brystfinnene sitter lateralt.

Det er vanskelig, for ikke å si umulig, å presentere de over 36 000 nålevende fiskeartene innenfor rammene av ett kapittel i en bok. Bildet blir ytterligere komplisert av utdødde arter og utviklingslinjer, der funn av fossiler gir oss glimt av en svunnen tid. Noen ganger skaper det mer forvirring, men biter faller også på plass. For å toppe det hele er det stadig endringer i systematikken på grunn av nye molekylære metoder, og særlig gjelder det innenfor piggfinnefiskene Acanthopterygii. Detaljene blir man kanskje aldri enige om, men hovedlinjene består enn så lenge.

## 6.6 ANBEFALT LITTERATUR

Betancur RR, Wiley EO, Arratia G, Acero A, Bailly N, Miya M, Lecointre G, Orti G. 2017. Phylogenetic classification of bony fishes. *BMC Evol Biol*, 17, 1. DOI 10.1186/s12862-017-0958-3

Facey EF, Bowen BW, Collette BB, Helfman GS. 2022. *Diversity of fishes – Biology, Evolution and Ecology*. John Wiley and Sons Ltd. ISBN 978-1-119-34191-8

Gregory TR. 2008. *Understanding evolutionary trees*. *Evol.: Educ. Outreach*, 1, 2. DOI 10.1007/s12052-008-0035-x

Kryvi H og Poppe T. 2021. *Fiskeanatomi* (2. utg.). Fagbokforlaget. ISBN 9788245037333

Nelson JS, Grande TC, Wilson MVH. 2016. *Fishes of the World* (5. utg.). John Wiley & Sons, Inc. Hoboken, New Jersey. ISBN 9781118342336

### Nettsider

Fishbase er en nær komplett oversikt over verdens fiskearter, med mye informasjon: <http://www.fishbase.org>

Catalog of fishes gir en oppdatert oversikt på korrekt vitenskapelig navn og autor: <https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>

The ETYFish Project forklarer hva de vitenskapelige navnene på fisk betyr: <https://etyfish.org/>

Shark References inneholder blant annet nær alle vitenskapelige artikler som omhandler en gitt bruskfisk-art, både utdødde og nålevende: <https://shark-references.com/>

Artsdatabanken inneholder oppdatert rødlistestatus, artskart og artsnavnebase: <https://artsdatabanken.no>

## 6.7 KREDITERING AV FIGURER

Harald Kryvi: 6.1A, 6.3, 6.5A, 6.5B, 6.6A (illustrasjon), 6.9A, 6.9B, 6.12, 6.13A, 6.13B, 6.13C, 6.17, 6.19, 6.23, 6.25, 6.28, 6.29, 6.30, 6.36, 6.38, 6.40, 6.45, 6.46, 6.51, 6.60, 6.62

Arve Lynghammar: 6.1B, 6.2, 6.4, 6.7, 6.8, 6.14, 6.15, 6.16, 6.18A, 6.18B, 6.20, 6.21, 6.31, 6.32, 6.35, 6.37, 6.39, 6.41, 6.42, 6.43, 6.44A, 6.47, 6.48, 6.52, 6.53, 6.54, 6.56, 6.57, 6.58, 6.59

Shutterstock: 6.6B (bilde), 6.09C, 6.9D, 6.27, 6.44B, 6.55

Knut Gangåssæter, Doghouse: 6.10, 6.11

Wikipedia: 6.26

Depositphoto: 6.22, 6.24, 6.27, 6.44B, 6.50, 6.61

Bengt Finstad: 6.33

Svein Tore Nilsen: 6.34

Robert Patzner: 6.49