

4



Fiskens sensoriske system

Ian Mayer, Romain Fontaine, Marco Vindas

Norges miljø-og biovitenskapelige universitet (NMBU)

SAMMENDRAG

Teleostfisk har et velutviklet sansesystem, som på mange måter er likt i form og funksjon som det man finner hos høyere virveldyr. Mens fisker deler de samme sansene som høyere virveldyr (syn, hørsel, taktil, smak og lukt), kan de bli modifisert av tilpasninger til vannmiljøet. I tillegg har fisk en unik sansestruktur, kjent som en sidelinje, som gjør dem i stand til å registrere trykkendringer og bevegelse i vannet. Sidelinjen omtales som den sjette sansen for fisk, og er en forlengelse av deres hørselssans. Hvert av disse sanseorganene er utstyrt med sensoriske nerveender som oppdager endringer i kroppen og i deres ytre miljø. Denne informasjonen videresendes til sentralnervesystemet og hjernen, som kan sette i gang en passende fysiologisk eller atferdsmessig respons. Deteksjon og integrering av sensorisk informasjon gjør at fisken kan reagere og tilpasse seg endringer i miljøet, samt reagere raskt på skadelige situasjoner.

4.1. NERVE OG ENDOKRINSYSTEM HOS FISK

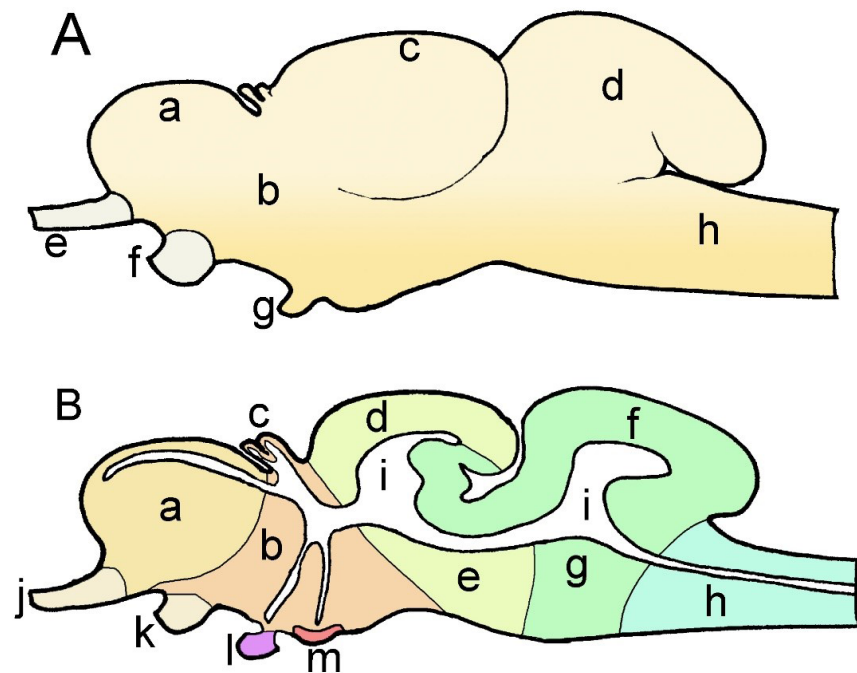
Informasjon oppfattet av sanseorganene, spesielt det som er knyttet til det ytre miljøet, videresendes til sentralnervesystemet. Etter integrering reguleres passende responser fra de forskjellige effektororgan og vev av både nerve og endokrinsystem.

4.1.1 Nervesystemet hos fisk

Som i alle vertebrater har teleostfisk et godt utviklet nervesystem for koordinering av kroppsaktiviteter, samt integrering av disse aktivitetene på riktig måte med stimuli fra miljøet. Mens nervesystemet er uavhengig av det endokrine systemet, samarbeider de ofte i kontrollen av kroppsfunksjoner. De overfører begge signaler til effektororganer, de som overføres av nervesystemet er raske elektriske impulser, mens signaler som overføres av det endokrine systemet er langsommere og formidlet av sirkulerende hormoner. Kombinert koordinerer og integrerer disse signalene en rekke viktige kroppsaktiviteter som i stor grad er avhengige av miljøstimuli, som oppfattes av fiskens sanseorganer. Nervesystemet i fisk kan deles inn i tre deler, sentralnervesystemet, det perifere nervesystemet og det autonome nervesystemet. Nervesystemet består av to typer celler, nervecellene og gliacellene. Nervecellene er kjent som nevroner som er funksjonelle enheter i stand til å lede nerveimpulser.

Sentralnervesystemet representerer cerebrospinalsystemet, bestående av hjernen og ryggmargen. Den grunnleggende funksjonen til hjernen og ryggmargen er å koordinere sensoriske stimuli med responser fra muskler og kjertler. De er plassert i beskyttende beinete strukturer, henholdsvis skallen og vertebral kolonnen, og er omgitt av et system med to membraner kalt hinner, en intern (endomeninx) og en ekstern (ectomeninx), adskilt av et tynt lag fettvev. Hjernen og ryggmargen har indre rom, henholdsvis ventriklene og ependymalrøret, hvor cerebrospinalvæsken sirkulerer. Cerebrospinalvæsken produseres av fire høyt vaskulariserte områder av hjernen, kalt choroide plexus. Funksjonen til cerebrospinalvæsken er å distribuere næringsstoffer og å fjerne metabolitter. Fiskehjernen er i hovedsak en utvidelse av den fremre enden av ryggmargen, og er hovedsenteret for integrering. Den er delt inn i flere anatomisk og funksjonelt distinkte deler, alle tett sammenkoblet, men hvor hver del tjener som det primære senteret for å integrere bestemte typer svar og aktiviteter. Flere av disse sentrene eller delene er primært forbundet med en type sensorisk oppfatning som syn, hørsel eller lukt (olfaction). Hjernen kan deles inn i fem regioner, fra kranial til kaudal: telencephalon, diencephalon, mesencephalon, metencephalon og myelencephalon (**figur 4.1**).

Figur 4.1. Hjerne, skjematisk figur. A) Sett fra siden, B) Snittet i medialplanet. A) viser de fem hoveddelene a: telencephalon; b: mellomhjernen (diencephalon); c: optisk tektum (tectum opticum) i midthjernen (mesencephalon); d: lillehjernen (cerebellum) i bakhjernen (metencephalon); e: nerve olfactorius, f: nerve opticus, g: hypofyse og h: forlengede marg (medulla oblongata). I medialsnittet, B) viser a: telencephalon; b: mellomhjernen (diencephalon), med c: epifysestructurer; d: optisk tektum; e: basale mellomhjernen (mesencephalon); f: lillehjernen; g: basale bakhjernen (metencephalon); h: forlengede marg. Ellers i: det sentrale ventrikkelssystem; j: n. olfactorius; k: n. opticus; l: hypofyse, og m. saccus vaculosus.



Telencephalon, som i fisk er relativt mindre enn hos pattedyr, dannes hovedsakelig av olfaktoriske lapper (lobes) og olfaktoriske pæreformede strukturer (bulbs) og av telencephaliske lapper. I fisk er olfaktoriske lappene og bulbusene, forbundet med olfaktoriske kanaler av variabel lengde i henhold til art. Telencephalon mottar hjernenerve I (olfaktorisk nerve) og hovedfunksjonen er relatert til lukt. De fiskene som hovedsakelig er avhengige av lukt i søken etter mat eller sosiale aktiviteter, har relativt forstørret lukte lapper. Telencephalon koordinerer også en rekke andre viktige funksjoner, inkludert migrasjon, foreldreomsorg og avlsadferd.

Diencephalon består av epitalamus, talamus og hypothalamus. Den bakre delen av epitalamus projiserer oppover og danner pinealorganet (epifysen), som er lysfølsomt og i tillegg har en neuroendokrin funksjon (se pkt. 2.3). Under hypothalamus ligger hypofysen, en viktig endokrin kjertel. Et par optiske nerver går inn i hjernen i den antero-dorsale delen av diencephalon, når disse krysser hverandre, dannes et optisk chiasma foran diencephalon. Diencephalon mottar også olfaktorisk informasjon fra telencephalon. Hovedfunksjon til diencephalon er å koordinere innkommende og utgående meldinger i kontrollen av homeostasen, gjennom hypofysen. Diencephalon er også viktig for å motta og integrere sanse informasjon.

Mesencephalon, som er den mest iøynefallende delen av hjernen når kranietaket løftes, dannes av dorsale optiske lapper og ventral tegmentum. Hovedfunksjonen til mesencephalon er integrering av visuell informasjon og koordinering med motorfunksjonen og de andre sansene. Den mottar de fleste fibrene fra synsnerven, som gir opphav til den vanlige oculomotoriske nerven (hjernenerve III). Diencephalons ventrikel fortsetter i mesencephalon i en smal kanal, kalt Sylvius akvedukt. Fisk som spiser ved hjelp av synet, inkludert laksefisk, har spesielt store optiske lapper.

Metencephalon består av lillehjernen, som er den mest variable strukturen i fiskehjernen, og den inneholder sin egen ventrikel. Hovedfunksjonen til metencephalon er kontroll av balanse, svømming, muskelspenning og orientering i rommet, som oppnås ved å integrere informasjon fra den laterale linjen med informasjon fra det indre øre og musklene.

Myelencephalon dannes hovedsakelig av den forlengede marg, dekket dorsalt av den bakre choroid plexus. Ved foten av den forlengede marg finnes to store nevroner, Mauthner-cellene, deres aksoner strekker seg gjennom hele lengden av ryggmargen. Disse cellene er motoriske koordinatører som videregir flere sensoriske impulser hovedsakelig

fra det laterale linjesentret mot svømmemuskulaturen. De er relatert til rask fluktrrespons, kjent som Mauthner startle response (se pkt. 4.1). Myelencephalon kontrollerer også ventilasjonshastigheten og styrer funksjoner relatert til smak, taktile og laterale akustiske systemer.

Ryggmargen strekker seg bakover hele fiskens lengde, fra den forlengede marg, inne i nevralkanalene i vertebral kolonnen. I svært utviklede teleosts, inkludert atlantisk laks, ender den i en endokrin kjertel, urofysen. Et tverrsnitt av ryggmargen viser to adskilte regioner, en sentral sone av grå substans (overvekt av nevrone kjerner) i en omvendt Y-form helt omgitt av hvit substans (myeliniserte aksoner). Sentrum av grå substans er okkupert av en sentral kanal, som er fylt med cerebrospinalvæske.

Det perifere nervesystemet

Foruten hjernen og ryggmargen, er andre nervevev kjent som det perifere nervesystemet. Perifert nervesystem består av nerver som stammer fra hjernen (hjernenenerver) og ryggmargen (spinalnerver), og spesielle sanseorganer. Det er ti par nerver (hjernenenerver) med utspring fra hjernen som primært formidler sensorisk informasjon til hjernen. Spinalnerverne oppstår direkte fra ryggmargen og er ordnet metamerisk på hver side av ryggmargen. Hver spinalnerve inneholder to røtter: en bakre (posterior) sensorisk rot med ganglion og fremre (anterior) motorrot. Den bakre roten består for det meste av sensoriske fibre fra nerveceller i spinalnerveganglionen og forbinder den med sentralnervesystemet. Motorfibre derimot som passerer gjennom fremre rot, har sine cellelegemer i ryggmargens grå materie. Spinalnervene utfører ulike funksjoner som muskelkontraksjon, kjertelsekresjon etc.

Det autonome nervesystemet

Det autonome nervesystemet består av sympatiske og parasympatiske ganglioner og nerver, og regulerer flere ubeviste funksjoner. De fleste indre organer er innover av fibre fra begge systemene, og responsene som produseres er ofte, men ikke alltid, antagonistiske. I fisk styrer og regulerer det autonome nervesystemet en rekke viktige kroppsfunksjoner, inkludert kontroll av pupillensåpningen, blodtrykk, blodstrøm gjennom gjeller, hjerterytelse, gastrisk motilitet, funksjon av svømmeblære og sekresjon av katekolaminer fra kromaffin. Det autonome systemet er nært knyttet til hjernen og ryggmargen og binder til muskler, innvoller, kjertler og sirkulasjonssystemets kar. Det sympatiske systemets ganglia er arrangert metamerisk på begge sider av ryggmargen og forbundet med sympatiske fibre, mens de parasympatiske ganglia ligger i nærheten av organet de innoverer.

4.1.2 Det endokrine systemet hos fisk

Det endokrine systemet er et sett av organer eller vev av ulik opprinnelse, struktur og plassering, det de sekreter kalles hormoner. Hormonene kommer over i blodet og transporteres til målorganer hvor de initierer en fysiologisk respons etter binding til deres spesifikke reseptor. Hormoner er signalmolekyler som regulerer mange viktige fysiologiske og adferdsmessige funksjoner, inkludert vekst, reproduksjon, stressrespons, vann- og mineralbalanse, med mere. I teleostfisk, som hos andre vertebrater, er det et nært forhold mellom det endokrine systemet og nervesystemet, og ofte virker de sammen for å kontrollere og regulere forskjellige kroppsfunksjoner og prosesser (nevroendokrin integrasjon), inkludert integrert signalering fra sanseorganene. Hovedsakelig formidler det endokrine systemet fire typer effekter: kinetisk (f.eks. pigmentmigrasjon), metabolsk (f.eks. karbohydratbalanse), morfogen (f.eks. seksuell differensiering og modning) og adferdsmessig (f.eks. Reproductiv adferd, aggresjon, migrasjonsadferd).

De fleste hormoner kan klassifiseres som enten aminosyrebaserte hormoner (amin, peptid eller protein) eller steroidhormoner. Den førstnevnte, som for eksempel veksthormon og gonadotropiner, er vannløselige og virker på overflaten av målceller via sekundære budbringere. Sistnevnte, som er lipidløselig, beveger seg gjennom plasmamembranene til målceller (både cytoplasmisk og cellekjernen) for å virke inni kjernen. Det er to grunnleggende typer hormonsignalering, endokrin og parakrin. Endokrine signaler bruker sirkulasjonssystemet til å transportere ligander via blodstrømmen til målorganer som ligger langt unna, mens parakrin signalering virker direkte på naboceller. Dermed er dette nøkkelforskjellen mellom endokrin og parakrin signalisering. Hormoner i endokrin signalering er vanligvis fortynnet og er tilstede i lavere konsentrasjon når de virker på målceller, mens i parakrin

signalering er konsentrasjonen av ligander svært høy. Videre er responsen i endokrin signalering rask, mens parakrin signalering viser en langsommere respons.

4.2. SYN OG FOTORESEPSJON HOS FISK

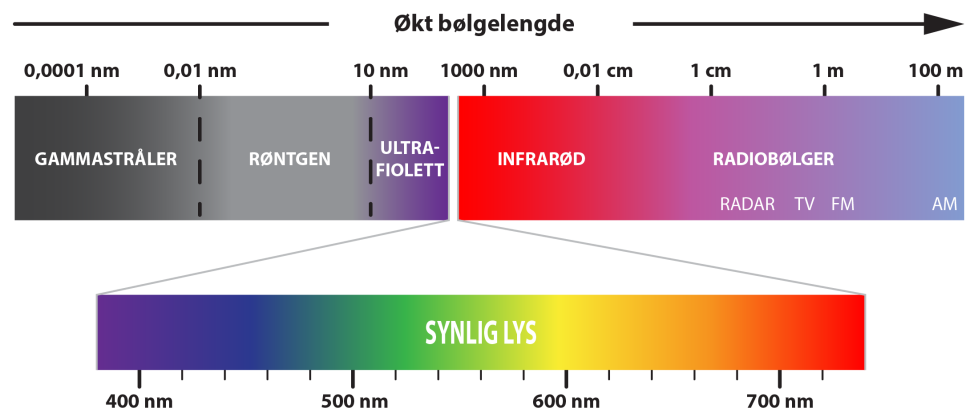
4.2.1 Introduksjon om lysets og fotoperiodens rolle i fiskebiologiske systemer

Definisjoner av lys og fotoperiode

Lys er en elektromagnetisk stråling. Strålinger er karakterisert av en bølglengde (eller frekvens, **figur 4.2**), og avhengig av bølglengden, kan strålinger oppfattes eller ikke av sensoriske strukturer. For eksempel kan menneskeøyet oppfatte elektromagnetisk stråling med bølglengder mellom 400 (fiolett) og 700 (rød) nm og alle regnbuens farger som finnes i mellom. Lys er også karakterisert ved intensitet som tilsvarer mengden lys, som igjen kan måles på forskjellige måter. Lumens måler intensiteten som sendes ut, mens lux spesifiserer lysintensiteten som måles i et gitt område. Begge refererer til intensitet slik det oppfattes av menneskelig øye. Bølglengdene i midten av vårt visuelle område (grønn, oransje og gul) ser lysest ut for øynene våre. De i hver ende av spekteret (blå og dyp rød) får et mer dimmet utseende. I kontrast til dette refererer PAR (photosyntetic active radiation) til området lysplanter benytter til fotosyntese (400-700 nm) og identifiserer det totale antall fotoner som sendes ut innenfor dette området, mens PPF (photosynthetic photon flux density) refererer til antall fotoner innenfor dette området som når et gitt område hvert sekund.

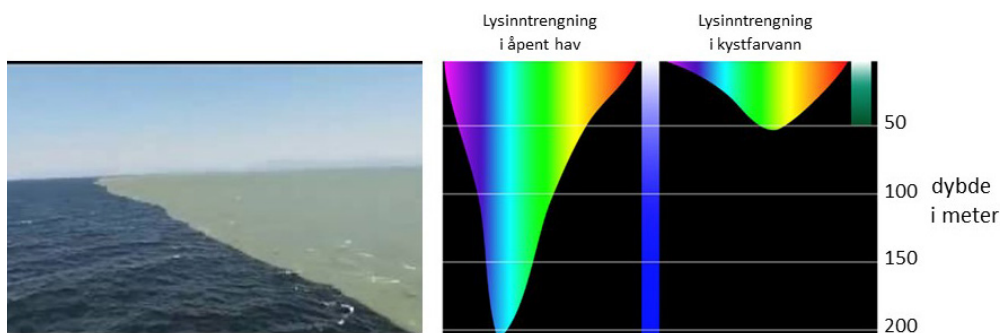
Fotoperioder karakteriserer den daglige varigheten av lys som kommer fra solen. Den naturlige fotoperioden avhenger av årstiden (kort fotoperiode om vinteren og lang fotoperiode om sommeren) og jordens breddegrad. Photoperiod er et veldig pålitelig signal, da det er relativt støyfritt og preget av forutsigbare rytmer konstant fra ett år til et annet.

Figur 4.2. Diagram som viser fargene i det menneskelige visuelle spekteret assosiert med den tilsvarende bølglengden og en indikasjon på bølgefrequensen.



Lys i vannmiljøet

Mens lydbølger beveger seg lengere og raskere gjennom vann enn luft, er det motsatt for lysbølger. Faktisk absorberes lyset av vannet, noe som innebærer at jo lenger lys beveger seg gjennom vann, jo svakere blir det. Interessant nok absorberes ikke alle bølglengder på samme måte, noe som resulterer i vannets visuelle farge (figur 4.3). I tillegg, jo flere partikler som er tilstede i vannet, desto raskere blir lyset spredt og absorbert. For eksempel, i gjørmete, turbulente eller svært algekonsentrerte vann, kan lyset raskt avta.



Figur 4.3. Venstre: To forskjellige vanntyper med ulik sammensetning (gjørme, alger, ...) som absorberer lys forskjellig og dermed fremstår visuelt i ulike farger. Høyre: Lyspenetrasjon i hav- og kystvann, her vises det forskjellige penetrasjonsmønstre for de forskjellige bølgelengdene fra National Oceanic and Atmospheric Administration (med rettigheter, NOAA).

Lysintensiteten avtar raskt i dypere vann. Mellom 100 og 1000 meter dyp blir selv det klarreste vannet en skumringssone, under 1000 meter, vil det være helt mørkt. Likevel lever mange fisk noe av (eller all) sin levetid på enda større dyp. Dette er sikkert grunnen til at syn ofte er langt mindre viktig for mange fisk enn lyd, berøring, smak og elektrorepsjon.

Oppfattelse av lys hos fisk

For å regulere et bredt spekter av adferd, som for eksempel søken etter mat (foraging) og flukt fra predatorer, er mange fiskearter hovedsakelig avhengige av synet, som er basert på lyssignalintegrasjon av øynene. I tillegg kan lysets varighet og intensiteten også oppfattes på andre måter enn av synet for å synkronisere spesifikke fysiologiske hendelser eller adferd.

Faktisk kan disse registreres av ikke-billedannende fotodetektorer i pinealkjertelen og av dype fotoreseptorer i andre vev som hjernen. Disse to fotofølsomme strukturene kan reagere på ulike lysintensiteter eller varigheter (f.eks. fotoperiode), slik at dyr, inkludert fisk, kan synkronisere sin biologiske rytme med både daglige og sesongmessige endringer. Faktisk er mange biologiske funksjoner i fisk regulert, i det minste delvis, av lys. Dette gjelder for eksempel reproduksjon. For eksempel initierer zebrafisk og medaka parring etterfulgt av gyting umiddelbart etter tilstedeværelse av lys. I tillegg reproducerer medaka når de utsettes for lang fotoperiode (14 timer lys per dag) mens de slutter å reproducere under kort fotoperiode (10 timer per dag).

Hos laks er lys et viktig miljøsignal som brukes i akvakultur for å stimulere smoltifisering, de anatomiske og fysiologiske transformasjonene forbereder en ferskvannsparr til å bli en veltilpasset sjøvann-smoltlaks. I mange oppdrettsanlegg oppdrettes lakseparr under kontinuerlige lysforhold (24 timer), slik at oppdretterne kan føre dem konstant, noe som resulterer i raskere vekst. Etter at fisken har nådd en viss størrelse, brukes et vintersignal (12t lys / 12t mørke) i flere uker for å indusere smoltifisering.

Fotisk informasjon (lys) formidles via to typer signal. Det første signalet er en nevralt melding fra fotoreseptive strukturer, som overfører fotisk informasjon, først og fremst lysintensitet og spektralfarge, til spesifikke signalsentre i hjernen. Det andre signalet er en endokrin melding, via hormonet melatonin, som overfører fotisk informasjon til perifert vev via blodstrømmen, og dermed gir fotoperiodisk informasjon for kontroll av både daglige og sesongmessige rytmer.

Effekt av lysforurensning: Kunstig lys om natten, som stammer fra menneskelig aktivitet (f.eks. gatelys og kontorbygg i byer), påvirker biologiske rytmer og adferd hos fisk. Faktisk tiltrekkes mange fisk av kunstig lys i mørket, og beveger seg mot lyskilden. Funksjonelle forklaringer på denne adferden inkluderer at de unngår predatorer og øker effektiviteten ved føring. Det er også påvist lysforurensning som påvirker laksevandring og reproduksjon av flere fiskearter.

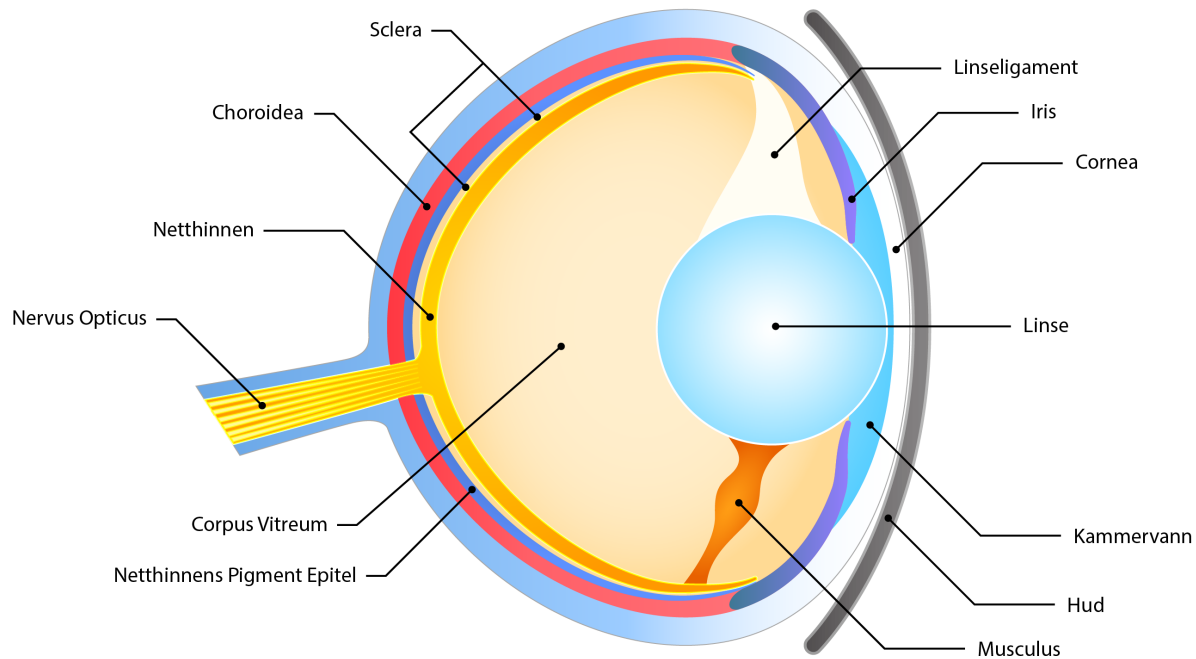
4.2.2 Fiskeøyet

Fisk har velutviklede visuelle evner som samsvarer med andre vertebrater. Med tanke på det ekstreme mangfoldet av vannmiljøer (dype åpne hav, kystvann, elver, innsjøer), er det ikke overraskende at fiskens visuelle systemer er mangfoldige som følge av tilpasning til forskjellige habitater og livsstil. For eksempel har noen fisk øynene på siden, mens andre slik som flatfisker har dem på toppen av kroppen. Fiskeøyne skiller seg også litt fra andre

vertebrater. Fisk har ikke et lacrimal system (produserer tårer) da de ikke trenger tårer for å holde øyet hydrert, og det mangler også øyelokk. Noen fiskearter har imidlertid en forlengelse av skinnet, som er tynt og gjennomsiktig, som helt eller delvis dekker øyet. Noen haier har en membran som kan trekkes ned over øyet som antas å beskytte øyet under føring.

Anatomi

Fiskeøyets anatomi er i utgangspunktet den samme som hos andre virveldyr (figur 4.4).



Figur 4.4. Øye, skjematisk figur av snitt gjennom midten.

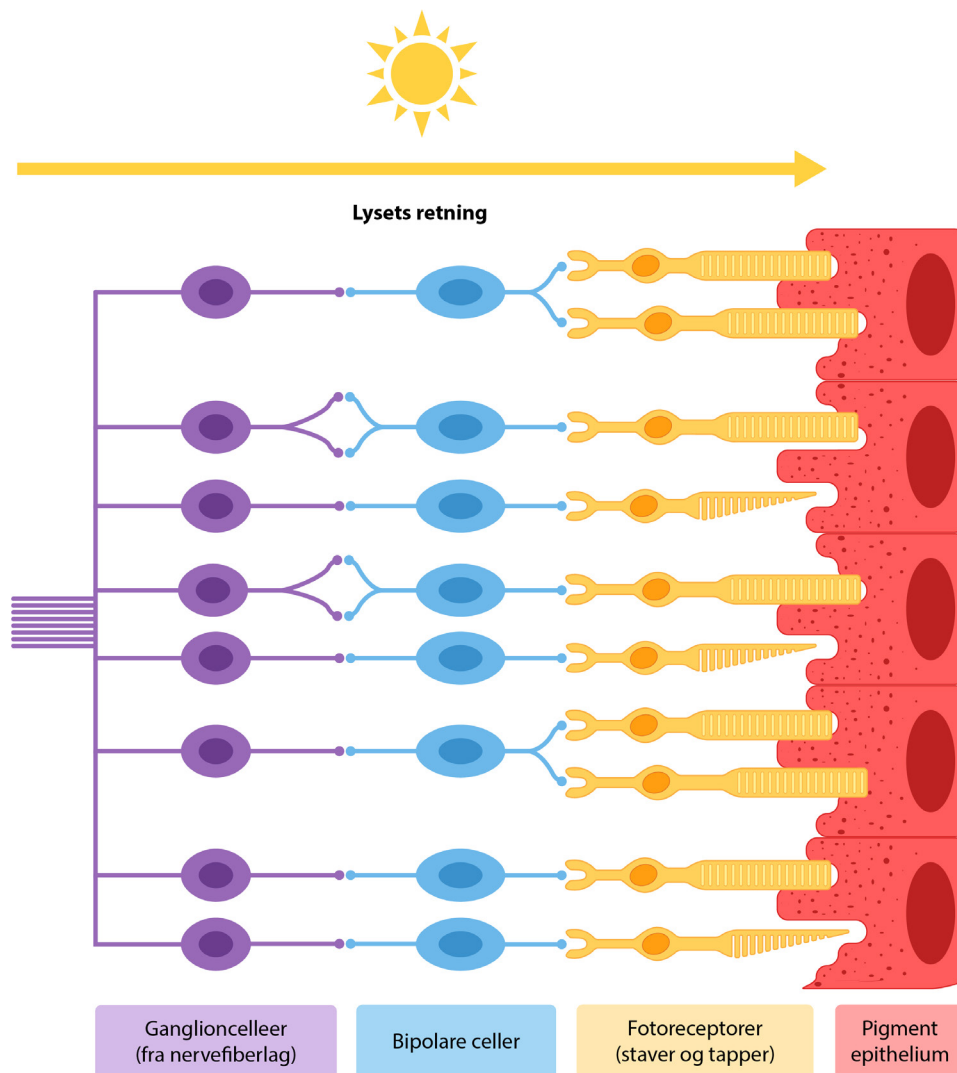
Sclera / hornhinnen

Øyets ytre kappe dannes av sclera i den bakre delen og av hornhinnen foran linsen. Sclera-sammensetningen er som hos pattedyr, og består hovedsakelig av tett uregelmessig bindevev kalt kollagen. Imidlertid inneholder fiskesklera i tillegg brusk og bein, som ofte er gjennomsiktige, og bidrar til fargen på øyet. Noe som er interessant, er at hos unglaks, varierer fargen på sclera i henhold til sosial status (dominerende versus underordnet) og endres i henhold til livshendelser som aggresjon og føring.

Hornhinnen består av et flerlagsepitel med basalmembran. Den er gjennomsiktig, slik at maksimal mengde lys kan slippe gjennom. Sammen med linsen gjør hornhinnen det vanligvis mulig å vise et skarpt bilde av det ytre miljøet på netthinnen. I motsetning til hos terrestriske virveldyr spiller ikke fiskehornhinnen en viktig rolle i lysbrytningen, da brytningsindeksen i vannmiljøet er relativt nær aqueous humour. Dermed utføres det meste av refraksjonen i linsen hos fisk som diskutert nedenfor. Fiskehornhinnen (Cornea) har også en rekke andre spesialiserte funksjoner, inkludert beskyttelse av linsen. Den har også en rolle i vedlikehold av ionebalansen.

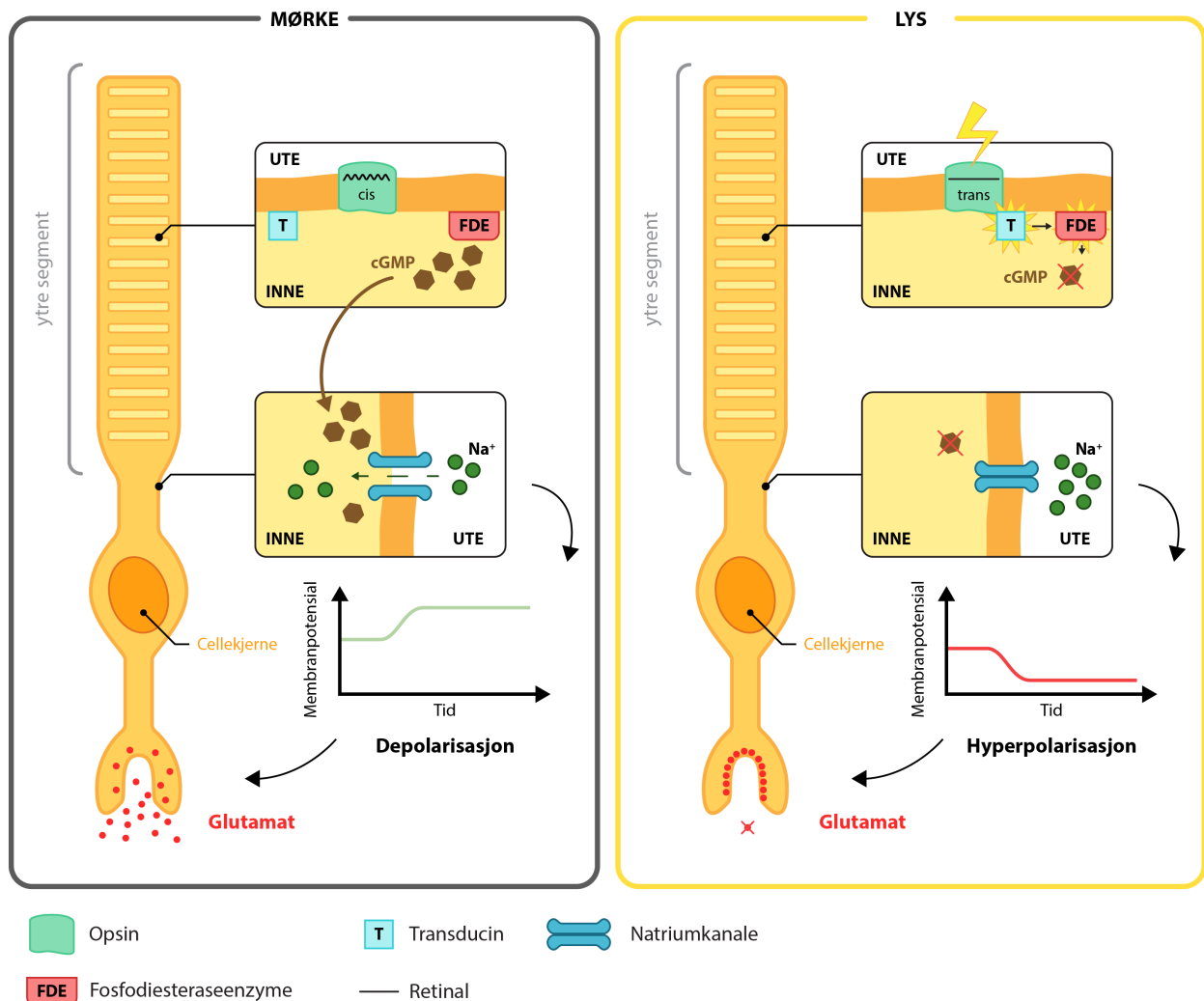
Choroid / netthinnen

Liggende på sclera, er choroid laget av høyt vaskularisert bindevev og leverer næringsstoffer til netthinnen. Netthinnen er det lysfølsomme laget som mottar og konverterer lyset til et elektrisk signal. Netthinnen er en svært konservert struktur hos virveldyr, og består av tre lag (figur 4.5): et fotoreseptorlag som inneholder lysfølsomme celler (dvs. stavceller (staver) og tappceller (tapper)), et indre nukleært lag som inneholder cellelegemene til prosesserende nevroner, og et ganglioncellelag som inneholder cellelegemene til ganglionceller og deres projeksjoner.



Figur 4.5. Histologi av virveldyrenes netthinne organisert i flere lag. Lyset går gjennom det pigmenterte epitelet og aktiverer fotoreseptorcellene (rhodes og kjegler) på vei. Når de er aktivert, overfører fotoreseptorcellene informasjonen til mellomliggende bipolare celler som deretter overfører signalet til ganglioceller. De ganglioceller sender signalet til hjernen via synsnerven

Fototransduksjon forekommer i det ytre segmentet av tapp og stavcellenes fotoreseptorer (**figur 4.6**). Mens stavene bare oppdager tilstedeværelsen av lys og derfor måler lysintensiteten, er tappene spesifikke for og oppdager distinkte farger. De ytre segmentmembranene til fotoreseptorene absorberer lysfotoner gjennom fotopigmentmolekyler som består av en opsin (G-proteinkoblet reseptor) og en lysabsorberende kromofor (kalt retinal) bundet til opsin. Mens rhodopsin er tilstede i stavene og transduserer svakt lys, er fotopsiner spesielt tilstede i tappene og genererer fargesyn. Disse opsin-kromoforkompleksene konverterer lysinformasjonen til et kjemisk signal, en prosess som kalles fototransduksjon. Bipolare og ganglionceller forvandler deretter disse kjemiske signalene til elektriske signaler som fraktes av den optiske nerven til optisk lapp i hjernen hvor den elektriske informasjonen oversettes til et bilde.



Figur 4.6. Fototransduksjonskaskaden i vertebrate fotoreseptorer. (A-B) Ved lysabsorpsjon omdannes cis retinal kromofor, som er funnet i membranen til det ytre segmentets skiver av fotoreseptorcellene og bundet til rhodopsin, til trans retinal og dissosierer fra rhodopsin. Dette aktiverer transduksjonen (G-protein), som igjen aktiverer fosfodiesterasen (PDE). PDE nedbryter cGMP og reduserer konsentrasjonen, noe som fører til kationkanaler som lukking av natriumkanaler (Na^+). Cellemembranen hyperpolariseres, og glutamatetsocyttose stoppes.

Fototransduksjonskaskade i virveldyrfotoreseptorer: I staver, for eksempel (**figur 4.6**), vil det i mørket, strømme positivt ladede natriumioner (Na^+) inn i stavcellene gjennom ionkanaler som aktiveres av syklisk guanosinmonofosfat (cGMP). Denne tilstrømningen av positivt ladede ioner fører til at cellene forblir i en depolarisert tilstand, noe som fører til kontinuerlig frigjøring av den eksitatoriske neurotransmitteren glutamat. Inne i stavceller finnes rhodopsin, et molekyl som består av to proteiner som kan absorbere lys: opsin og retinal. Når retinal absorberer et lysfoton, endres strukturen og modifiseres fra en bøyd (*cis*) form til sin lineære (*trans*) isomer. Denne isomeriseringen av retinal aktiverer opsin, og igangsetter en kaskade av hendelser som starter med aktiveringen av et protein kalt transducin. Transducin aktiverer deretter fosfodiesteraseenzymet (PDE) som omdanner cGMP til GMP, noe som resulterer i lukking av natriumkanalene i fotoreseptormembranen. Som et resultat blir membranen hyperpolarisert og dermed stoppes frigjøringen (eksocytose) av glutamat. Lignende mekanismer finner også sted i Tappcellene.

Interessant nok finnes andre typer opsin-kromoforkomplekser i fiskenetthinnen som følge av fiskens naturlige habitat. Mens rhodopsiner finnes i marine arter, finnes porfyropsiner i ferskvannarter. I tillegg har fisk som lever i skumringssonen (under 500 meter) ofte crysopsiner i stedet, da disse er spesielt følsomme for den blå enden av det visuelle lysspekteret (eksitasjon ved 478 nm).

Mange teleosts (benete fisk) og de fleste elasmobranchs (haier og rokker) har en reflekterende overflate i øyet, tapetum lucidum. Dette reflekterende laget sender lys som har passert gjennom fotoreseptorene uten å bli detektert tilbake gjennom fotoreseptorlaget for å øke retinal følsomhet. To typer tapetum lucidum finnes i fiskeøyne. I elasmobranchs består tapetum lucidum av guaninkrystaller og ligger i choroid. Den andre typen, hovedsakelig funnet i teleosts, består av enten guaninkrystaller eller melanoid lipider, og ligger i pigmentepitelet i netthinnen (bak stavene og tappene).

Linse/iris

Den indre delen av øyet, som er foran linsen, er delt inn i to seksjoner av linsen og iris. I den fremre delen er det en væske som kalles "Aqueous Humour" og i den bakre delen er rommet fylt med en væske kalt "Vitreous Humour", som utgjør det meste av øyelegemet. Iris er det pigmenterte muskelforhenget nær øyets forside, mellom hornhinnen og linsen, som perforeres av en åpning som kalles pupillen. I motsetning til pattedyr trekker ikke iris seg sammen hos teleosts, og den beveger seg veldig sakte hos elasmobranchs.

Linsen til teleostfisk er ganske forskjellig fra den som finnes i andre vertebrater. For det første, i motsetning til det vi finner hos pattedyr, er den nesten sfærisk. For det andre har den en høyere refraktivindeks (lett bøyningsevne, 1,65) enn for noen annen gruppe virveldyr. For det tredje har linsen en fiksert form, noe som betyr at den ikke kan justere for fokus på nære eller fjerne objekter slik vi mennesker kan. I stedet beveger fiskelinsen seg bakover eller fremover takket være muskler som kalles retractors i teleosts eller protractors i haier og rokker. Det er interessant at hos noen dypvannsfisk er øynene veldig store (noen ganger lik 50% lengden på hodet som for eksempel i *Myctophium rissoi*), med store linser, men små netthinner. Ved å konsentrere en stor mengde lys på en liten overflate, øker dette i stor grad øynenes følsomheten for lys.

Farge og kontrastsyn

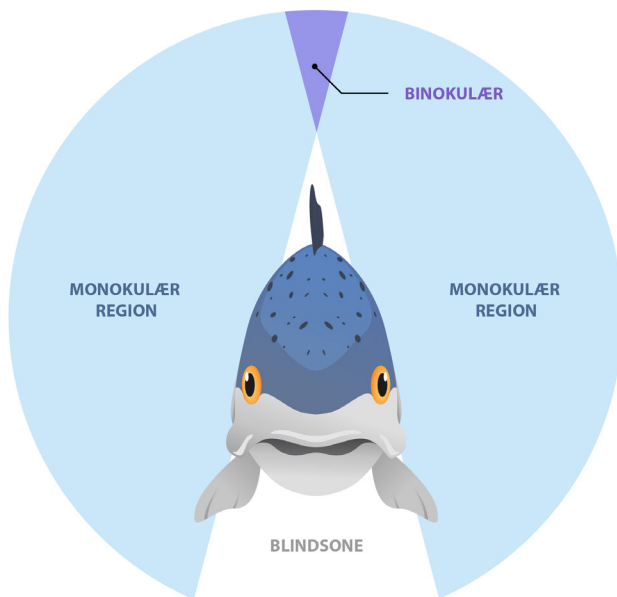
Dypvannsfisk eller sterkt nattaktive haier har alle stav-netthinner og er derfor helt fratatt fargesyn, mens de fleste haier bare har monokromatiske tapper og dermed ikke har noen ekte fargesyn. I motsetning til dette har rokker tapp-dikromater og flere teleostfisk har et trikromatisk fargesyn. For eksempel har gullfisk (*Carassius auratus*) øyne med tre lysfølsomme topper på 455 nm (blå), 530 nm (grønn) og 630 nm (rød).

Fisk er eksperter på å visualisere forskjeller i luminans (lystetthet) som gjør et objekt gjenkjennelig. Faktisk hos mange fisk er det en økning i stav:tappcelleratio, som betyr at fisken har flere stavceller (sensitiv for lysintensitet). I tillegg kan flere fiskearter se ultra-violet (UV) lys som skaper en enda sterkere kontrast mellom objekter og deres bakgrunn. Noen fisk er faktisk tetrakromatiske og har en fjerde type kjegle som er følsom for UV-lys som vist hos brunørret (*Salmo trutta*).

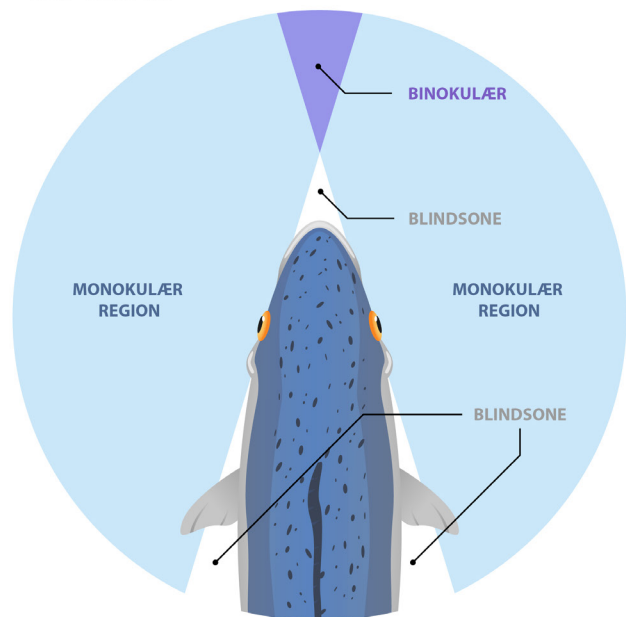
3D-syn

Fordi de ofte lever i komplekse omgivelser og kan bevege seg i alle retninger, samt ofte være aktive predatorer, må fisken prosessere informasjon om avstander og størrelser på gjenstander de ser (andre dyr, steiner, røtter, etc.) .

Vertikal sone



Horisontal sone



Figur 4.7. Fremstilling av binokulært og monokulært syn hos fisk

I likhet med andre virveldyr har fiskeøyet seks muskler som roterer og vipper øyet, selv om bevegelse av øyet ofte er relativt begrenset hos fisk. Siden øynene til de fleste fisk er plassert på sidene av hodet, er binokulært syn lite tilgjengelig, begrenset til et lite felt foran og over hodet (figur 4.7). Fisk har derimot et bredt felt av monokulært syn, som ofte dekker nesten 360 grader, samt ganske godt 3D-syn. Fisk kan se forskjell på to- og tredimensjonale former. Dette antar man skyldes fiskens høye kapasitet til å skille små forskjeller i lysintensiteter (kontraster).

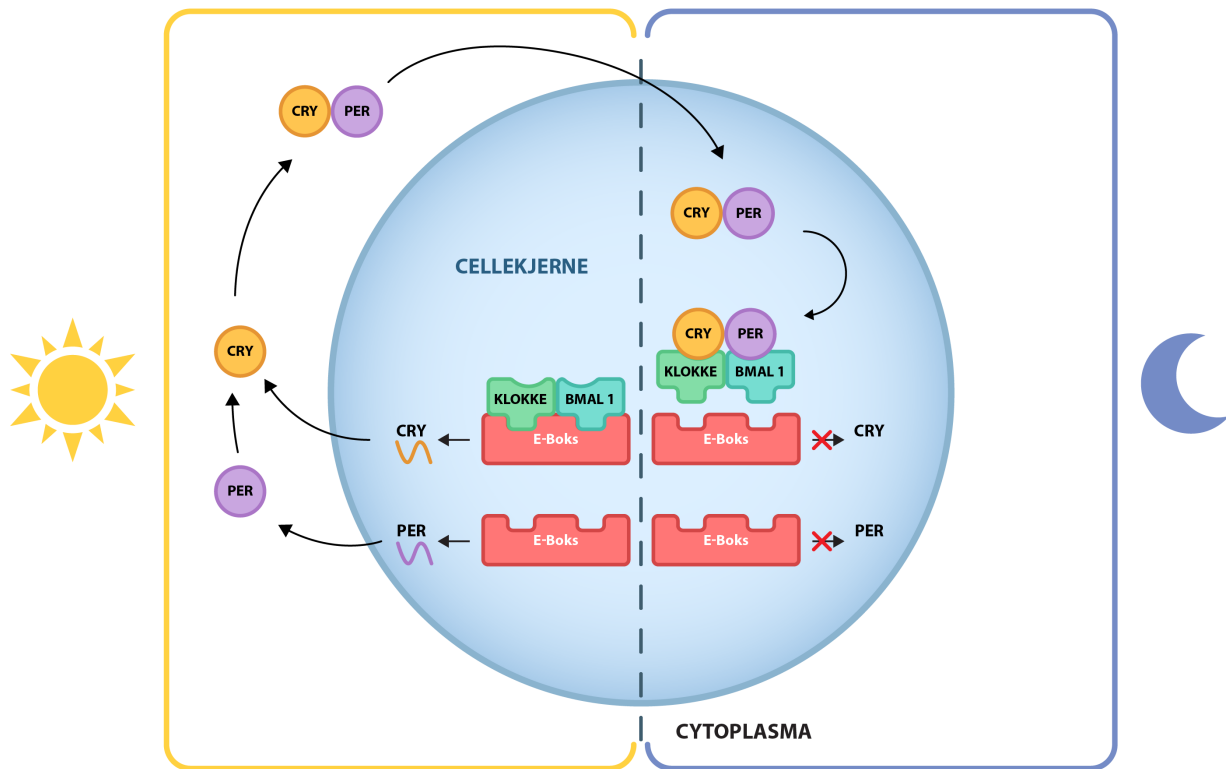
Ikke-visuelle oppgaver

Selv om syn ved hjelp av staver og tapper tydelig er viktig hos de fleste vertebrater, er ikke-visuell fotodeteksjon, utført ikke minst delvis av øynene, også viktig for riktig timing av mange viktige biologiske prosesser. Disse inkluderer fysiologiske og adferdsmessige rytmer (søvn, migrasjon) og cellulære prosesser (f.eks. cellesyklus og DNA-reparasjon). Dette oppnås ved regulering av lysfølsomme gener og ved å stille inn den sirkadiske klokken (også kalt sirkadisk oscillator, som er en internt drevet 24-timers rytme som tilbakestilles hver dag av solens lys).

Hos pattedyr overføres fotisk informasjon fra øyets netthinne til den suprachiasmatiske kjernen (SCN) i den hypothalamiske regionen i hjernen som fører til en sentral sirkadisk klokke, som deretter koordinerer tidspunktet for de fleste (om ikke alle) perifere klokker. Hos fisk derimot, inkludert atlantisk laks, kan fotoreceptorcellene i både netthinnen og pinealorganet detektere lys direkte og uttrykke sirkadiske klokkegener. De krever dermed ikke en sentralisert lysfølsom struktur for å kontrollere sirkadisk regulert gentranskripsjon. Celler og organer kan bli innblandet direkte av lysstimuli ved hjelp av visuelle og ikke-visuelle opsiner. Dette er tilfelle for netthinnen i fisk som har vist seg å uttrykke mange av disse opsinene. Som visuelle opsiner er ikke-visuelle opsiner syv-transmembrane-domeneproteiner knyttet til G-proteiner. Derfor kan opsiner regulere lysinduserte gener og klokkegener ved hjelp av de klassiske, veletablerte nedstrømsveiene.

Genregulering av det sirkadiske klokkesystemet hos fisk er hovedsakelig basert på zebrafiskstudier og ser ut til å være lik det som er beskrevet hos andre virveldyr. Det er en selvopprettholdende sløyfe, hvor klokkegenuttrykk periodisk undertrykkes av deres proteinprodukter (figur 4. 8). CLOCK og BMAL proteiner danner en heterodimer som aktiverer uttrykket av Periode (*Per*) og Cryptochrome (*Cry*). Samtidig med økningen danner PER -

og CRY-proteinene også en heterodimer som går tilbake i kjernen og interagerer med CLOCK-BMAL-komplekset for å hemme Per og Cry-genuttrykk, og derved generere omtrent en 24-timers molekylær oscillator. Siden zebrafiskstudiene har også dette klokkegensystemet begynt å bli karakterisert hos laksefisk. I atlantisk laks som viser robust klokkestyrt oppførsel, ble alle genene involvert i dette systemet funnet å være tilstede i hjernen. Noe som er interessant, er at i denne studien ble det funnet en lang fotoperiode for å endre den daglige rytmen i uttrykket av disse genene, noe som viser at fotoperiode spiller en viktig rolle i reguleringen.



Figur 4.8. Sirkadisk transkripsjon-translasjon tilbakekoblingsløyfe. Under dagslys danner CLOCK og BMAL1 en heterodimer og binder seg til E-bokser i kjernen for å fremme uttrykket av Per og Cry-genene. Per og Cry mRNA blir deretter translert til proteiner i cellen cytoplasma. PER og CRY danner en heterodimer og returnerer i kjernen for å hemme sitt eget uttrykk ved å binde seg til og inaktivere CLOCK: BMAL1-komplekset.

4.2.3 Fiskens pineal

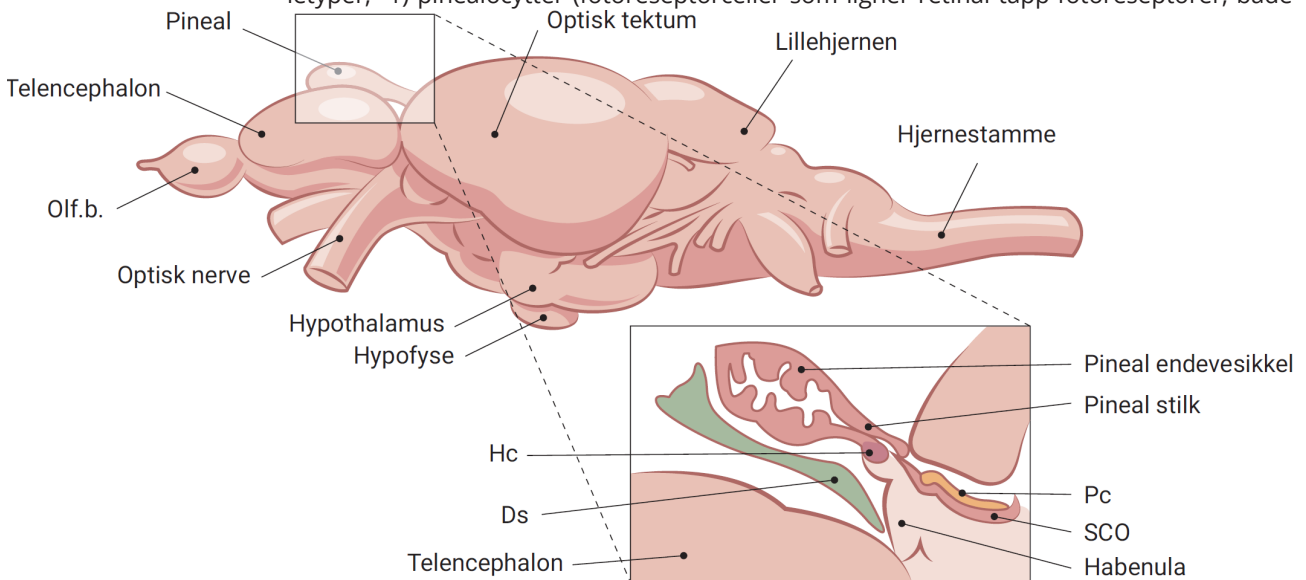
Anatomi

Pinealorganet er en forlengelse av hjernen, og er en av de første strukturene som utvikler seg i teleostfisk. I for eksempel zebrafiskembryoet, utvikler det seg og reagerer på lys på mindre enn en dag. I likhet med andre lavere vertebrater ligger pinealorganet på den dorsale overflaten av telencephalon i fisk. Området av skallen over pinealorganet mangler ofte melanoporer som danner et område uten pigment (pinealvinduet), noe som gjør at pinealorganet kan fungere som en funksjonell, ikke-bildedannende fotodetektor. Selv om pinealorganet ikke er et funksjonelt øye, har studier på ung blind hulefisk (*Astyanax mexicanus*) vist at denne kjertelen kan fornemme lys og at lyssignalet kan integreres av hjernen gjennom pinealen for å regulere fisken adferd. Det blir derfor ofte referert til som det tredje øyet.

Det er interessant at mens øynene til dypvannsfisk er noe anderledes enn hos overflatefisk, er derimot pinealens struktur veldig bevart. Pinealorganet består av pinealkjertelen og parapinealorganet. Mens parapineal er tilstede under tidlig utvikling, forblir den rudimentær i voksefisk. Pinealkjertelen derimot vokser til å danne en relativt stor vesikkel som hos noen arter kan dekke telencephalon, slik vi for eksempel kan se hos gjedda (*Esox Lucius*). Pinealkjertelen er ofte delt inn i tre forskjellige strukturer som er koblet til hverandre: pinealendevessiklet, pinealstengelen og dorsalsekken (*saccus dorsalis*). De viktigste strukturene

for oppfattelse av lys er endevesiklet og pinealstengelen. Endevesiklet er den hule sekken med et sentralt lumen og representerer den helt fremste delen av pinealkjertelen. Pinealstengelen er en lang og tynn tubulær struktur med et lumen som forbinder endevesiklet til hjernen (**figur 4.9**). Pineal lumen er dermed kontinuerlig med den tredje ventrikkelen i hjernen.

Strukturelt ligner pinealepitelet en forenklet netthinne, og består for det meste av tre celletyper; 1) pinealocytter (fotoreseptorceller som ligner retinal tapp-fotoreseptorer, både



Figur 4.9. Oppsettet presenterer plasseringen av pinealorganet og pinealepitelet

på strukturelt og funksjonelt nivå), 2) glia (støtte) celler og 3) ganglionceller (andre ordens nevroner). Pinealocytter etablerer synaptiske kontakter med ganglionceller. Likt som i netthinne inducerer lys en hyperpolarisering av pinealocytter som hemmer frigjøringen av neurotransmittere. Under svake lysforhold (dvs. om natten) depolariseres pinealocytter og frigjør eksitatoriske neurotransmittere som stimulerer ganglioncellene og viderefremidler et elektrisk signal via aksonene gjennom pinealstengelen til hjernen, og informerer den om fravær av lys.

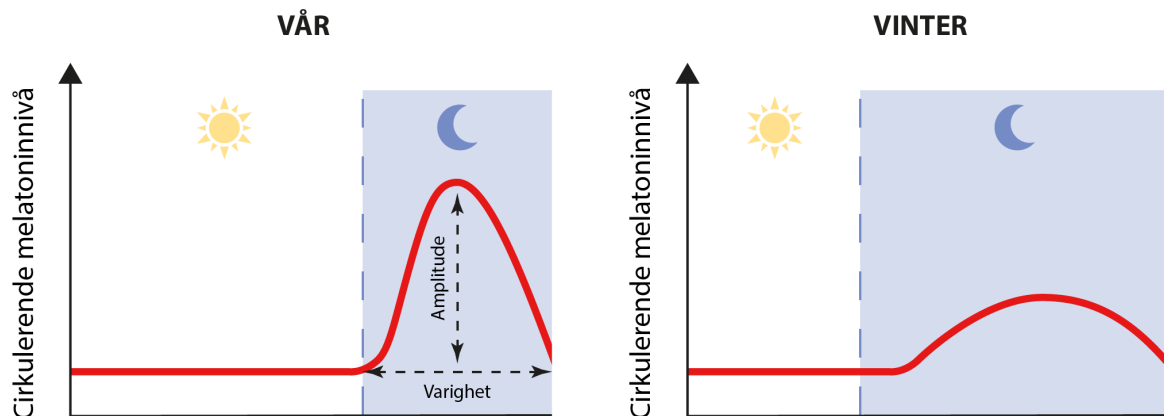
Pinealepitelet suppleres av flere blodkar som ikke trenger inn i epitelet, men forblir utenfor basale lamina i det perivaskulære rommet. Med få unntak, er blodkapillærene fenesterte kapillærer (med små porer) i fiskens pineal. Det er derfor ingen blod-hjernebarriere, og pinealepitelet er utsatt for et hemalt miljø i basal delen, og for cerebrospinalvæske i sin apikale del mot pineal lumen.

Pinealocytter: Pinealocytter representerer fotoreseptordelen av pinealepitelet, og ligner i mange aspekter retinale fotoreseptorer. De har maskineriet for fototransduksjonskaskaden, inkludert kromoforer og forskjellige typer opsiner. Imidlertid er de forskjellige i deres kinetiske respons på lys. Det tar mer tid for pinealtappene å bli hyperpolarisert av lys og returnere tilbake til hviletilstand etter en stimulus. De er derfor mer presise i å måle gradvise lysintensitetsendringer fremfor de raske endringene som netthinne kan oppfatte. I tillegg har pinealocytter også maskineriet for biosyntese av melatonin, nøkkelhormonet som formidler fotisk informasjon hos alle vertebrater.

Melatoninhormon: En tidstakerer

I fisk videregir pinealorganet fotisk informasjon via både nevralt og hormonelle signaler. I tillegg til å produsere og frigjøre eksitatoriske neurotransmittere til hjernen, produserer pinealocytter også hormonet melatonin, som frigjøres i en uttalt døgnrytme, med lave nivåer i løpet av dagen og høye nivåer om natten. I fisk, inkludert atlantisk laks, reflekterer varigheten av det nattlige melatoninsignalet den rådende fotoperioden, som endres sesongmessig, mens amplituden er avhengig av temperatur (**figur 4.10**). Som sådan gir

melatoninrytmen fisken både daglig og kalendertid. Det er nå anerkjent at pinealorganet og melatonin spiller en viktig rolle i kontrollen av mange biokjemiske, fysiologiske og adferdsmessige prosesser som viser daglig eller årlig rytmemønster. Viktige daglige rytmer hos fisk inkluderer vertikal migrasjon, lokomotorisk aktivitet, adferdsaktivitet og fôring, mens viktige årlige rytmer inkluderer horisontal migrasjon, utvikling, vekst og reproduksjon. Dessuten, ettersom melatonin er kjent for å interagere med de nevroendokrine veiene som kontrollerer smoltifisering, har det blitt foreslått at melatonin også spiller en rolle i tidspunktet for smoltifisering, en viktig sesongrytme hos laksefisk, som er sterkt påvirket av både fotoperiode og temperatur (Nisembaum et al. 2021).



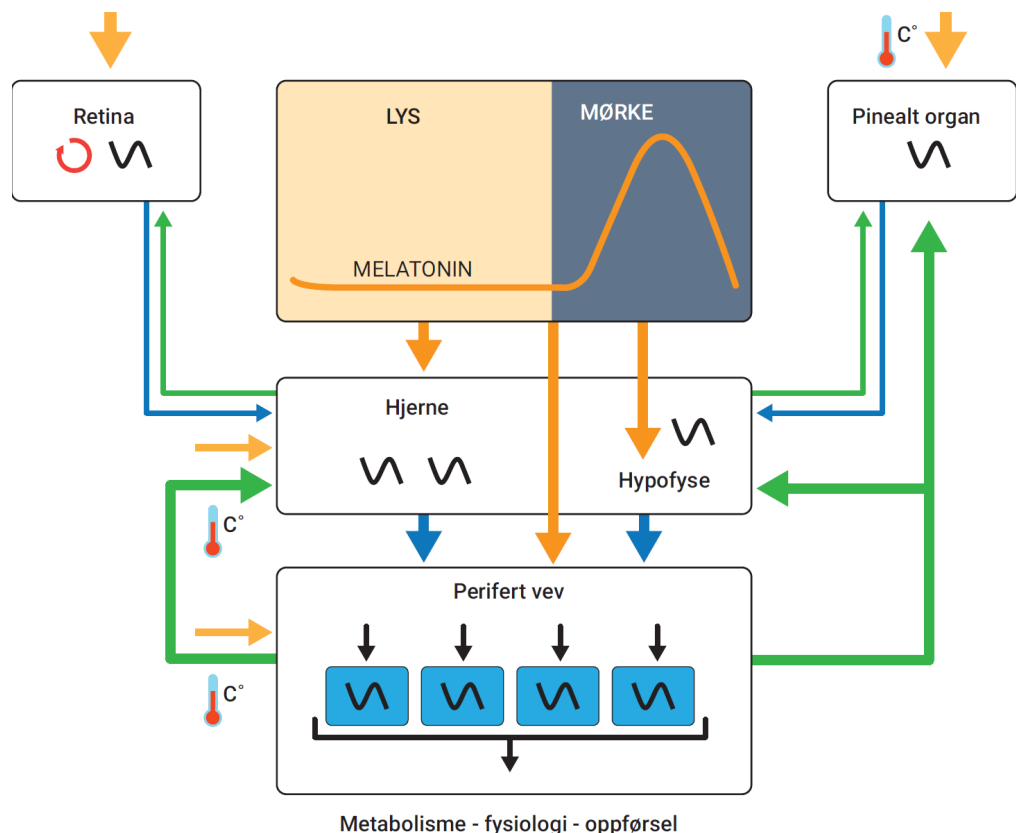
Figur 4.10. Skjematiske fremstillinger av daglige og sesongmessige svingninger i melatoninnivåene i plasma der fotoperioden regulerer varigheten av melatoninproduksjonen mens temperaturen modulerer amplituden.

Melatonin (N-acetyl-5-metoksytryptamin) produseres fra aminosyren tryptofan i flere trinn. Biosyntesen av melatonin starter med omdannelse av tryptofan til 5-hydroksytryptofan av enzymet tryptofanhydroksylase (TPOH). Hydroksytryptofan blir deretter dekarboksylert av den aromatiske aminosyren dekarboksylase til serotonin. Arylalkylamin N-acetyltransferase (AANAT) omdanner serotonin til N-acetylserotonin. Og til slutt vil, hydroksyindol-O-metyltransferase (HIOMT) metylere N-acetylserotonin til melatonin. Pinealocytter inneholder alle disse enzymene. AANAT er bare tilstede om natten da lys induserer defosforilyring og nedbrytning, i motsetning til HIOMT som ikke viser noe døgnrytmemønster. Dermed kan AANAT betraktes som det rent begrensende enzymet for melatoninproduksjon. Det finnes to AANAT i fisk: AANAT1 som er nært beslektet med AANAT funnet i høyere vertebrater og spesifikt uttrykt i netthinnen, og AANAT2 som er spesielt uttrykt i fisken pineal.

Mens melatonin produseres i ulike vev hos fisk, inkludert pineal, netthinnen og tarmen, viser studier av pinealectomy (fjerning av pineal) tydelig at den markante nattlige økningen i sirkulerende melatoninnivåer er en funksjon av pinealproduksjon. Studier utført på forskjellige arter, inkludert regnbueørret og europeisk havabbor, tyder imidlertid på at øynene også deltar (i mindre grad) i sirkulerende melatoninproduksjon. Likevel anses produksjonen fra andre vev, slik som netthinnen, hovedsakelig å være for lokal (parakrin) bruk. I fisk, i motsetning til pattedyr, fungerer hver enkelt fotoreseptorcelle (pinealocyt) i pineal som en komplett cellulær sirkadisk oscillator. Med andre ord inneholder en enkelt fotoreseptorcelle alle komponentene i en molekylær sirkadisk klokke, analog med SCN hos pattedyr, inkludert inngang (fotoresepsjon) og utgang (melatonin). Under konstante forhold opprettholder den sirkadiske klokken svingninger med en periode på omtrent 24 timer (derav begrepet sirkadisk), mens fotoperioden synkroniserer denne rytmiske aktiviteten til nøyaktig 24 timer.

Hos pattedyr er den sentrale sirkadiske klokken innblandet av SCN etter å ha mottatt fotisk informasjon fra netthinnen. I motsetning oppfattes fotisk informasjon av atlatisk laks og andre fisk av både netthinnen og pineal organet. Samspillet mellom disse to lysfølsomme organene, via både nevralt og hormonelle veier, utgjør det sirkadiske systemet hos fisk (**figur 4.11**).

Figur 4.11. Skjematisert oversikt over the sirkadiske systemet i fisk. I teleost er sirkadisk system laget av mer eller mindre potente selvdrevne enheter (-) fordelt i sentrale og perifere områder. Enhetene er sammenkoblet via nerver (blå piler) og / eller hormonelle veier (grønne og røde piler). De synkroniseres direkte og/eller indirekte til de naturlige variasjonene i fotoperiode og temperatur gjennom fotoreseptorer (gule piler) og termoreseptorer (termometre) lokalisert i netthinnen, pinealkomplekset, dyp diencephalon og hud. Pinealorganet har en sentral posisjon i nettverket gjennom sin rytmiske produksjon av melatonin. Hormonet når flere områder (røde piler), og fungerer sannsynligvis som en leder / modulator av rytmer. (etter Nisembaum et al. 2021).



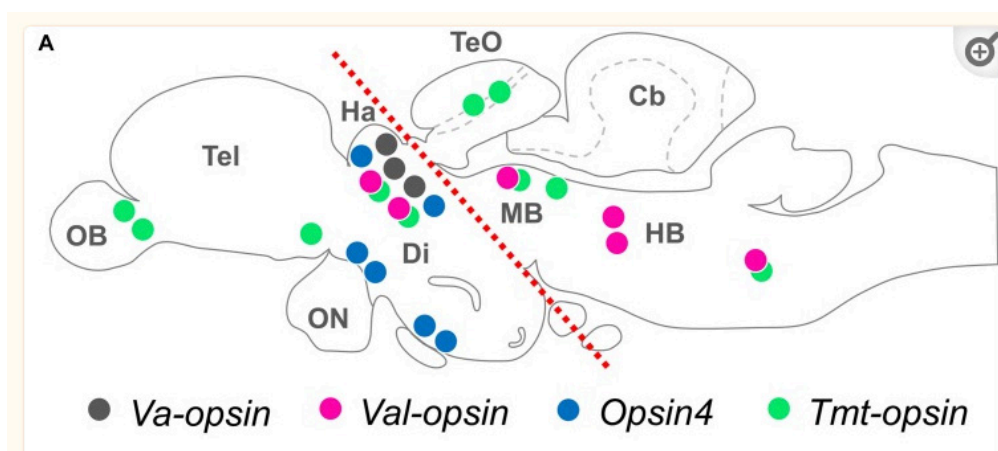
I poikilotermiske vertebrater, som fisk, kan temperaturen i omgivelsene dypt påvirke biologiske rytmer. Siden lys og temperatur ofte er to nært koblede miljøfaktorer, er det kanskje ikke så overraskende å se at deres integrasjonsveier deler noen av de samme molekylære komponentene. For eksempel har AANAT-aktivitet vist seg å være temperaturavhengig i fisk. Således, da melatonin bare utskilles om natten og undertrykkes av lys, er varigheten av fotoperioden relatert til varigheten av melatoninproduksjonen. I tillegg finjusterer temperaturen melatoninnivåene ved å modulere produksjonsnivået. Derfor, gjennom sin varighet og amplitude, gir melatoninutskillelse klar informasjon om tid på dagen og året. Dette tillater synkronisering av mange rytmiske biologiske hendelser.

4.2.4. Dype fotoreseptorer

I tillegg til fotoreseptive strukturer som ligger i øynene og pineal, er det sterke bevis på at andre vev kan oppdage og reagere på lysstimuli hos fisk og andre vertebrater. Mens lys kan trenge inn i dype vev i små fisk med lite pigmentering, vil lyspenetrasjonen sannsynligvis være mindre uttalt hos større fisk som atlantisk laks, spesielt hvis den er svært pigmentert. Som nevnt tidligere, hos disse dyrene, ligger sirkadiske klokkeelementer i de fleste celler og vev som ser ut til å være direkte lysresponsive, uten noe tilsynelatende behov for øyne eller pinealorgan, de klassiske lysresponsive strukturer. Denne lysintegrasjonen utføres via ikke-visuelle opsiner. I zebrafisk for eksempel kan alle vev som undersøkes inneholde flere ikke-visuelle opsiner. Mens hjertet og leveren bare har noen få typer, uttrykker hjernen og netthinnen nesten hele settet av ikke-visuelle opsiner.

Synlig lys penetrerer lett dypt inn i hjernen til en voksen fisk. Penetrasjonshastigheten varierer med bølgelengden, med høyere effektivitet for høyere bølgelengder (700-750 nm). Fiskehjernen ser ut til å inneholde mange lysfølsomme elementer, og disse lyssensorene kalles dype hjernefotoreseptorer. Dype hjernefotoreseptorer er celler som ligger i hjernen, de uttrykker ikke-visuelle opsiner som gjør dem direkte følsomme for lys. Disse dype hjernefotoreseptorene spiller forskjellige roller i reguleringen av dyrenes fysiologi og adferd, slik som bevegelse hos zebrafisk og europeisk ål, eller sesongmessige endringer i masu laks. Zebrafisk uten øyne og pineal ble observert å øke motoraktiviteten etter eksponering for mørke.

Fire underfamilier av ikke-visuelle opsiner, som er nært beslektet med visuelle opsiner, er å finne i dype hjernefotoreseptorer: encephalopsin / panopsin / tmt-opsin (Opsin3), melanopsin (Opsin4), nevropsin (Opsin5) og vertebrate ancient (VA) -opsin som først ble funnet i atlantisk laks. Disse opsinerne er beskrevet i ulike områder av fiskehjernen (**figur 4.12**). Den store ikke-visuelle fotopigmentdiversiteten er overraskende, da man forventer at det å oppdage fotoner er en rolle som kan utføres av bare noen få om ikke bare ett fotopigment. Noe data på absorpsjons- og vevsspesifikke uttrykk har blitt rapportert, som antyder at denne diversiteten kan brukes til differensialregulering (forskjellig vev eller annen tid) og for å sikre et bredt spekter av spektral følsomhet slik at ingen fotoner mistes. Mens vertebrate visuelle opsiner er følsomme for rødt, grønt og blått spektrum av lys, har dype hjerneopsiner tydelig spektral følsomhet for blågrønt spektrum og noen for UV. En studie utført på atlantisk laks viste imidlertid at bare ett hjerneområde (den laterale tubulære kjernen i hypothalamus) som uttrykker melanopsiner, aktiveres spesifikt av rødt lys, mens alle de andre opsinuttrykkende hjernegruppene stimuleres av flere farger.



Figur 4.12. Illustrasjon av hjernesnitt fra fullvoksen fisk, kartlegging av lokalisering av opsineres uttrykk i zebrafiskhjerne (med rettigheter, Hang et al. 2016).

4.3. HØRSEL

4.3.1 Oppfattelse av lyd og mangfoldet av hørselssystemer hos fisk

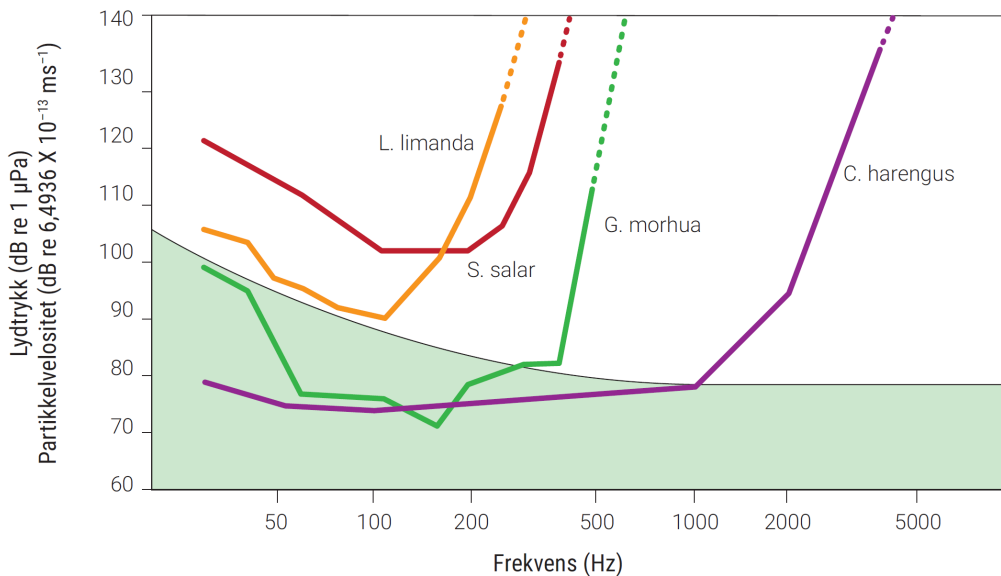
I teleostfisk innebærer hørsel ikke bare deteksjon av lyd, men også evnen til å reagere på lyden adferdsmessig. Hørsel gir fiskene informasjon, ofte fra store avstander, i det store mangfoldet av miljøer, og fra alle retninger rundt dyret. Å forstå lydens fysikk er viktig i vår forståelse av hvordan fisk oppdager og reagerer på endringer i sitt akustiske miljø. Lyd er en bølgeform som beveger seg gjennom et medium ledsaget av en overføring av energi. Disse bølgene består av vekslende avvik i trykk, noe som forårsaker lokale områder med kompresjons og rarefaction (reduksjon av et mediums tetthet). Dette kalles lydtrykk. Individuelle partikler av mediumet beveger seg imidlertid ikke med bølgen, men vibrerer frem og tilbake, og overfører den oscillerende bevegelsen til naboene. Dette kalles partikkelbevegelse. Partikkelbevegelsesdeteksjon skiller seg fra trykkdeteksjon på flere måter. Det begrenser det detekterbare frekvensområdet til noen få hundre hertz (Hz), begrenser de detekterbare lydintensitetene til høyere nivåer, og forkorter også avstander over hvilke lyder som kan oppdages. Deteksjonen av den akustiske scenen (ofte referert til som lydbildet), som er ensemblet av lyden i omgivelsene, gjør det mulig for fisk å bestemme retningen til en lyd (lydkildelokaliserings), og reagere på riktig måte. Lyd brukes til kommunikasjon mellom fisk, parringsadferd, påvisning av byttedyr og rovdyr, orientering og vandring og habitatvalg. Dermed kan alt som forstyrrer fiskens evne til å oppdage og reagere på biologisk relevante lyder redusere overlevelse og robusthet i individer og populasjoner.

Fiskene har utviklet et enormt mangfold av indre ører og tilhørende hørselsstrukturer. Til tross for den høye diversiteten i indreøret, kan en grunnleggende ørestruktur identifiseres i alle teleostfisk, inkludert atlantisk laks. Det indre øret består av tre halvsirkulære kanaler (horisontale, fremre og bakre) og otolith-endeorganer (sacculæ, lagena og utricle) som inneholder tette sensoriske strukturer, kalt otolitter. Det halvsirkulære systemet brukes til likevektsorientering i tredimensjonalt rom, mens otolith-systemet brukes til hørsel og deteksjon av lineær akselerasjon. Grunnlaget for otolith-systemet er sensorisk makula, som

består av mange hårceller og en overliggende tett kalkholdig karbonat otolith. Standardmodellen er at otolithstrukturene fungerer som differensialakselerometre; Det vil si at når en fisk blir utsatt for partikkelbevegelse, beveger kroppen, sammen med sansesellene, seg med vannet, mens de langt tettere otolithene beveger seg i en annen amplitude og fase. Dette resulterer i bøyning av cilia på den apikale overflaten av sensoriske celler, frigjøring av neurotransmitter og sending av et signal til hjernen gjennom et afferent nevron. Denne mekanismen, som involverer påvising av otolithenes bevegelse, vil spesifikt tillate fisken å oppdage bevegelse av partikler. Partikkelbevegelse er svært retningsbestemt og gir en potensiell mekanisme for å bestemme kilderetning. Mens deteksjon av partikkelbevegelse er den dominerende hørselsmekanismen i all fisk, inkludert atlantisk laks, kan enkelte grupper av fisk også detektere lydtrykk. Fisk som er i stand til å oppdage lydtrykk, benytter en slags transduksjonsmekanisme som er i stand til å konvertere det mottatte lydtrykket til partikkelbevegelse som de indre ørene deretter kan oppdage, noe som øker den generelle hørselsfølsomheten sterkt. Typiske trykkdeteksjonsmekanismer involverer den gassfylte svømmeblæren, enten koblet direkte til eller i nærheten av de indre ørene, eller spesialiserte gassfylte vesikler som ligger i suprabranchialkammeret nær de indre ørene. Alternativt, i noen grupper av fisk (Otophysan fisk), overføres vibrasjonene av svømmeblæren til det indre øret gjennom en mekanisk kobling av 1-4 par små bein ossikler (Weberian apparat). Dermed har de fiskene som har en slags tilhørende hørestruktur, slik som et Weberian-apparat eller en svømmeblære nær eller koblet til det indre øret, større hørselsfølsomhet siden øret ikke bare stimuleres direkte av partikkelbevegelseskomponenten i lyden, men også indirekte av partikkelbevegelsen som utstråles fra gassboblen til øret som svar på lydtrykk (Popper & Hawkins, 2018). Disse fiskene, med økt hørselsfølsomhet, slik som Atlanterhavssild, har blitt omtalt som hørselsspesialister (**figur 4.13**). I motsetning til dette er arter som atlantisk laksen, til tross for at de har en svømmeblære, bare følsomme for partikkelbevegelse siden svømmeblæren er plassert lenger unna øret. Disse artene er referert til som hørende generalister (**figur 4.13**). Mens tidligere studier klassifiserte fisk som enten hørende generalister eller spesialister, ligger fiskens hørselsfølsomhet i virkeligheten langs et kontinuum, fra hos atlantisk laks, som bare er i stand til å oppdage lyder i området 100-300 Hz, til hørselsspesialister som Atlanterhavssild, som har et utvidet hørselsområde opp til 2000 Hz (**figur 4.14**).



Figur 4.13. Representasjon av kontinuumet foreslått for fiskehørsel for å erstatte spesialist- og generalistkonseptene. Dette hørselskontinuumet starter med fisk som bare kan oppdage partikkelbevegelse (inkludert atlantisk laks) eller lydtrykk, til fisk som kan oppdage både partikkelbevegelse og lydtrykk.

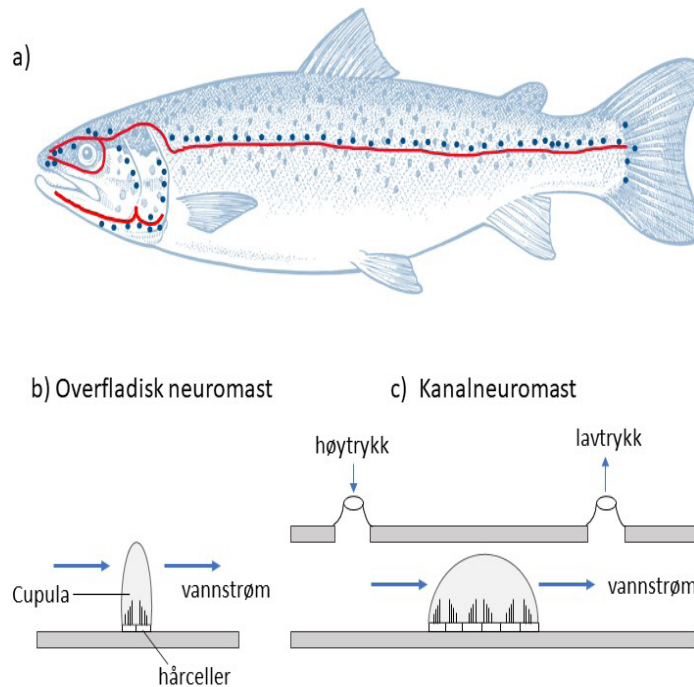


Figur 4.14. Audiogrammer av flere forskjellige fiskearter. X-aksen viser frekvenser som er testet, og y-aksen det laveste lydnivået fisken registrerer ved den frekvensen. Jo lavere terskler (y-akse), jo mer følsom er fisken for en lyd. Dermed har *Clupea harengus* best hørsel av alle disse artene over et bredere spekter av frekvenser, og er følsom for både lydtrykk og partikkelbevegelse. Derimot er *Salmo salar* bare følsom for partikkelbevegelse og kan bare oppdage lyder i området 100–300 Hz (etter Popper and Hawkins, 2019)

4.3.2 Det laterale linjesystemet

Den laterale linjen er et sensorisk system langs fiskens kropp som gjør det mulig å oppdage hydrodynamiske signaler, både vannbevegelser og trykkgradienter. I de fleste teleostfisk, inkludert atlantisk laksen, er sidelinjen vanligvis synlig som en rad med små porer langs kroppen og hodet. Disse porene fører til den underliggende laterale linjekanal. Den minste funksjonelle enheten i lateralinjen er nevromasten, en sensorisk struktur som består av et hårcelleepitel og en cupula som binder cilia-bunter av hårcellene med vannet som omgir fisken (**figur 4.15**). Hårcellene er like i funksjon og morfologi som de i det auditive og vestibulære systemet hos vertebrater, og fungerer som mekanoreseptorer. Vannbevegelser forårsaker avbøyninger av cupula som resulterer i skjæring av cilia-bunter som fører til en endring i hårcellenes membranpotensial. Det er to hovedtyper av nevromasts i teleostfisk, kanalnevromaster og overfladiske nevromaster. De overfladiske nevromastene kan fordeles over nesten hele fiskekroppen, inkludert hodet og kaudalfinnen, mens kanalnevromastene er innebygd i lateralinjen som åpner for miljøet gjennom en rekke porer. Laterallinjesystemet kan variere betydelig mellom fiskearter, spesielt i antall og plassering av overfladiske nevromaster, samt antall, størrelse og plassering av porene i lateralinjen.

Figur 4.15. Lateralinjesystemet i atlantisk laks. a) sidelinjens posisjon (rød) og overfladiske nevroaster (blå), b) overfladisk nevroast og c) kanalnevroast (fra Mayer)



The lateral line system in Atlantic salmon. a) Position of the lateral line (red) and the superficial neuromasts (blue), b) superficial neuromast, and c) canal neuromast.

Lateralinjesystemet reagerer på nærfelts vannforskyvninger produsert av lyd-kilder, og på små vannstrømmer satt opp av fiskens egen bevegelse som reflekteres fra statiske gjenstander. Impulsene som genereres i kanalene i lateralinen overføres av ansikts (VII), akustisk (VIII), glossopharyngeal (IX) og vagus (X) nerver. De fleste fibre som kommer fra lateralinen ender i statoakustiske områder av medulla oblongata av myelencephalon og i metencephalon i hjernen. Deteksjon og sentral integrasjon av hydrodynamiske signaler via nevroast sensoriske organer er av spesiell betydning i kontrollen av såkalt skoleadferd, hvor fisk svømmer i en sammenhengende formasjon med mange andre fisk, samt i påvisning av nærliggende bevegelige gjenstander, for eksempel byttedyr, samt rovdyr.

4.3.3. Antropogene eller menneskeskapt påvirkninger på fiskens hørsel

Støyforurensning

Siden begynnelsen av den industrielle revolusjonen har det vært en stigende økning i støy som mennesker etterlater i vannet. Disse antropogene eller menneskeskapt lydene er fra et bredt spekter av kilder, og kan defineres som enten kontinuerlige eller impulsive lyder. Kontinuerlige lyder produseres av skipsfart (både kommersielle og fritidsbåter), vindturbiner i drift og boring på havbunnen. Impulsive lyder, som ofte er av kort varighet og høy amplitude, inkluderer seismiske luftpistoler, kjøring med kjøretøy som hamrer stålper til havbunnen (stålpedriver) og undervannsekspløsjoner. I løpet av sin marine fase blir atlantisk laks utsatt for alle de ovennevnte menneskeskapt lydene. I tillegg til en allerede høy konsentrasjon av skipsfart og olje- og gassplattformer, vil kystfarvannene rundt Nord-Europa sannsynligvis være vitne til en rask økning i vindparker, noe som resulterer i intens støy fra stålpedrivere under bygging, og kontinuerlig støy fra vindturbiner når de er i drift. Atlantisk laks er kjent for å oppdage lavfrekvente akustiske stimuli under 380 Hz, samtidig med de dominerende frekvensene som produseres under nedsetting av stålper (100 til 2 kHz). Byggestøyen fra offshore vindparker har derfor potensiale til å interagere med de to migrasjonstadiene i livssyklusen til atlantisk laks. Spesielt kan kjøring av stålpedrivere i kystnære områder forsinke eller forhindre migrasjon av voksen atlantisk laks til natale elver, med potensielle konsekvenser for gyting.

Det har vært en rekke studier på virkningen av menneskeskapt støy hos fisk, inkludert laksefisk. Mens eksponering for akutte svært intense lyder, som seismiske luftpistoler og un-

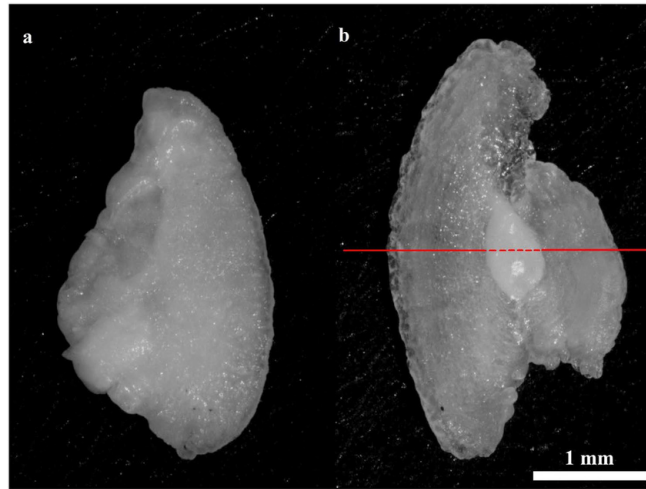
dervannsekspløsjoner, kan føre til død eller alvorlige skader lokalt, er det større bekymring når fisk eksponeres for ulike kroniske lyder på lavt nivå, som kan detekteres av fisken. Slike lyder kan føre til midlertidig hørselshemming, adferdsmessige eller fysiologiske endringer, inkludert stresseffekter, eller forhindre at de oppdager andre biologisk viktige lyder. For eksempel har menneskeskapt støy fra ulike kilder vist seg å inducere forhøyede kortisolnivåer i både atlantehavstorsk og gilthead brasme, mens akvakulturstøy har vist seg å påvirke oksidativ status og immunfunksjon hos gilthead brasme negativt. For atlantisk laks vil en av de mer alvorlige konsekvensene av menneskeskapt støy sannsynligvis være dens innvirkning på en rekke viktige adferder, inkludert migrasjonsadferd, som får laksen til å bevege seg bort fra sine vandringsruter, eller svekker homingadferd som kan ha en negativ innvirkning på gytesuksess. Men, mens eksponering for både kontinuerlig og impulsiv lyd nå er rapportert å endre både adferdsmessige og fysiologiske responser hos mange fiskearter, virker resultater fra studier som involverer laksefisk, inkludert atlantisk laks, ufullstendige. For eksempel klarte ikke simulert lydeksponering av stålpedriver å fremkalle merkbare adferdsmessige eller fysiologiske responser hos post-smolt atlantisk laks, det ble heller ikke ble registrert observerbare adferdsendringer hos den nært beslektede ørreten (*Salmo trutta*), etter eksponering for lyd fra dette kjøretøyet. Dette er i samsvar med en tidligere studie som viste at ung atlantisk laks heller ikke viste unngåelsesdferd som respons på en 150 Hz lyd, 30 dB over definerte bevissthetsreaksjonsterskler.

En forklaring på denne tilsynelatende ufølsomheten for menneskeskapt støy hos atlantisk laks kan forklares av denne laksens sensitive hørsel. Laksefisk er hørende generalister (**figur 4.13**), og sammenlignet med andre teleostfisker, inkludert atlantisk torsk (*Gadus morhua*), er de spesielt lydfølsomme, primært på grunn av mangel på en slags form for tilhørende hørselsstrukturer. Mangelen på slike mekanismer reduserer fiskens sensitivitet og båndbredde for å detektere en støystimulering, noe som resulterer i en dårligere evne til å skille spesifikke akustiske signaler fra bakgrunnsstøy. Dette vil til en viss grad forklare mangelen på respons vist av atlantisk laks til menneskeskapt støy. Mange av resultatene fra litteraturen, som viser at atlantisk laks er ufølsom til menneskeskapt støy, bør derimot tolkes med en viss varsomhet. For det første bruker de fleste av disse studiene oppdrettsfisk i fangenskap i motsetning til villfisk, og det er allment anerkjent at tamfisk på mange måter skiller seg fra sine ville artsfreder, inkludert i adferdsmessige og fysiologiske responser. For det andre ble de fleste av disse studiene utført i tanker og andre begrensede innkapslinger, der lydbildet er svært forskjellig fra det fisken opplever i naturen, spesielt når det gjelder størrelsen på partikkelbevegelse i forhold til lydtrykk.

Akvakulturpraksis

Det rapporteres ofte at mesteparten av oppdrettslaks fra klekkeri, både atlantisk og stillehavslaks, viser nedsatt hørselsevne sammenlignet med deres ville artsfreder. Dette har nå blitt tilskrevet akvakulturinduserte endringer i strukturen og sammensetningen av otolithene til oppdrettslaks. Otolitter er kalsiumkarbonatstrukturer som danner labyrinthene i indreøret hos vertebrater, inkludert teleost fisk. De er primitive og konserverte sanseorganer som bidrar til hørsel, balanse, gravitasjonsfølelse og lineær akselerasjon, og er dermed avgjørende for overlevelse. Vanligvis består sagittale otolitter av aragonitt, en polymorf kalsiumkarbonat, de er kjemisk inerte med høy renhet. Noen ganger dannes imidlertid otolitter helt eller delvis av vateritt, en annen, mindre tett polymorf av kalsiumkarbonat. Slike otolitter er kategorisert som unormale. Oppdrettslaks ser ut til å være spesielt utsatt for å produsere vaterittformen. I en fersk studie ble otolithsammensetningen i villaks (samlet inn fra 21 elver over hele Norge) sammenlignet med atlantisk laks (hentet fra fire kommersielle settefiskanlegg). Denne studien viste at nivået av vaterittstatning i otolithene var over 10 ganger høyere i oppdrettslaksen sammenlignet med villfisken (figur 4.16). Ved å bruke en mekanistisk modell for otolithoscillasjon som respons på lyd, viste den samme studien at de gjennomsnittlige nivåene av vaterittutskifting resulterte i et 28-50% tap av otolithfunksjonalitet over det meste av laksefiskens kjente hørselsområde og gjennom hele livssyklusen. I tillegg, jo større nivå av vaterittutskifting som skjer i otolithene, desto mer alvorlig blir hørselshemmingen. Tetthetsforskjellene mellom vateritt og aragonitt kan også påvirke hørselsretningen spesifikt.

Figur 4.16. Sagittale otolitter fra en oppdrettet atlantisk laks. Den venstre otolitten (a) er helt aragonitt. Høyre otolitt (b) er ca. 90 % vateritt etter område, og den røde linjen markerer grensen mellom aragonittkjernen (stiplet) og den omkringliggende vateritten (heltrukken). (med rettigheter, Reimer et al. 2016)



Årsaken til otolittavvik i teleosts er fortsatt uklar. Nylige studier har indikert at rask vekst, som er et karakteristisk forhold i moderne klekkeri, kan være den primære årsaken til unormale otolitter. En tidligere studie av norsk laks oppdrettet i settefiskanlegg viste høy frekvens av unormale otolitter samt høy grad av vateritterstatning med økende vekst. Derfor kan miljøfaktorer som resulterer i økt metabolsk aktivitet være viktige for dannelsen av vaterittotolitter. Dette er imidlertid på ingen måte konkluderende, og andre faktorer enn veksthastighet kan også være ansvarlig for forekomst av unormale otolitter i klekkeriopdrettet fisk, for eksempel genetik, hva de spiser, eller eksponering for utvidede eller konstante lysregimer. Disse faktorene er ikke koblet fra siden oppdrettsfisk føres i dagslys, og lakseklekkerier i økende grad bruker utvidede fotoperioderegimer.

Den utbredte forekomsten av hørselshemming som nå finnes hos oppdrettslaks, reiser en rekke bekymringer, inkludert implikasjonene for dyrevelferd. Den største bekymringen er imidlertid at hørselshemming påvirker effekten av utsetting-programmer basert på fisk i fangenskap. Hvert år slippes millioner av oppdrettslaks ut i europeiske elver for å kompensere for den pågående nedgangen i ville bestander. Dessverre er atlantisk-laksesmolt fra oppdrettsanlegg preget av lav overlevelse etter utsetting, med høy predasjonsrate under den første elv- og fjordvandringen. I tillegg er det også dokumentert at disse klekkeriopdrettede fiskene vanligvis har lavere havoverlevelse enn villfisk. Forekomsten av unormale otolitter hos oppdrettsfisk, noe som resulterer i redusert hørselsfølsomhet, vil sannsynligvis være en medvirkende faktor til den lave overlevelsen av klekkeriopdrettet laks etter utsetting tilbake i naturen. Det største problemet med redusert hørselsfølsomhet er nok relatert til nedsatt evne til å unngå rovdyr. De viktigste undervannspredatorene til unglaks produserer lyd i infralydområdet, under 20Hz, mens unglaks viser bevissthetsresponser ved 5–10 Hz, og unngåelsesresponser på rundt 10 Hz. Nedsatt hørsel ved disse frekvensene hos oppdrettslaks, som følge av overdreven vaterittavsetning, vil sannsynligvis føre til redusert rovdyr unngående adferd.

Den svekkede hørselen hos oppdrettslaks kan også være en medvirkende årsak til den lave marine overlevelsen som rapporteres for oppdrettslaks sammenlignet med villfisk. Siden otolitter er viktige for både gravitasjonsfølelse og lineær akselerasjon i vannsøylen, kan unormal utvikling gjennom vaterittavsetning svekke migrasjonsadferden. Teoretisk sett kan uregelmessigheter i otolittene påvirke både svømmeytelse og navigasjonseffektivitet, noe som påvirker laksens evne til å komme tilbake til sine gyteelver. Dette funnet støttes av en fersk norsk studie som undersøkte retur-ratene for ulike grupper atlantisk lakse-smolt fra oppdrettsanlegg. Denne studien rapporterte at de laveste avkastningsratene korresponderte med de gruppene med høyest frekvens av unormale otolitter, noe som tyder på at unormale otolitter kan ha negative konsekvenser for marin overlevelse. I en tidligere studie ble det imidlertid funnet at unormale otolitter ikke signifikant påvirket evnen til hjemovervandring hos chum laks (*Oncorhynchus keta*), noe som tyder på at de negative funksjonelle effektene av otolittavvik kan kompenseres av andre faktorer. Dette støtter teorien om at laksefisk, inkludert atlantisk laks, sannsynligvis bruker flere sanseorganer som i kombinasjon gir den høye presisjonen som trengs for vandring hjemover.

4.4. RØMNINGSRESPONS HOS FISK

4.4.1 Skremmerespons

I naturen er rovdyr-byttedyrinteraksjoner avgjørende for å bestemme individets styrke, og over tid utgjør de en evolusjonær rase der rovdyrets angrepsytelse og unnvikende oppførsel av byttet blir modifisert og avansert innenfor artsgrensene. Et presist sikte på byttet, eve til å snike seg på, samt hurtighet i angrepet er avgjørende for et rovdyr, mens for et bytte er det viktig å gjenkjenne rovdyret og dets angrep tidlig nok til å lykkes med å unngå predasjon ved å utføre en unnvikende respons. På denne måten representerer predasjon en viktig selektiv kraft hos dyr for finjustering av sensorimotoriske systemer, samt utviklingen av adferdsstrategier for å øke overlevelsen. I atlantisk laks, som for de fleste fisk, er rovdyrunngåelse en kritisk viktig adferdsrespons de tidlige stadiene i livet.

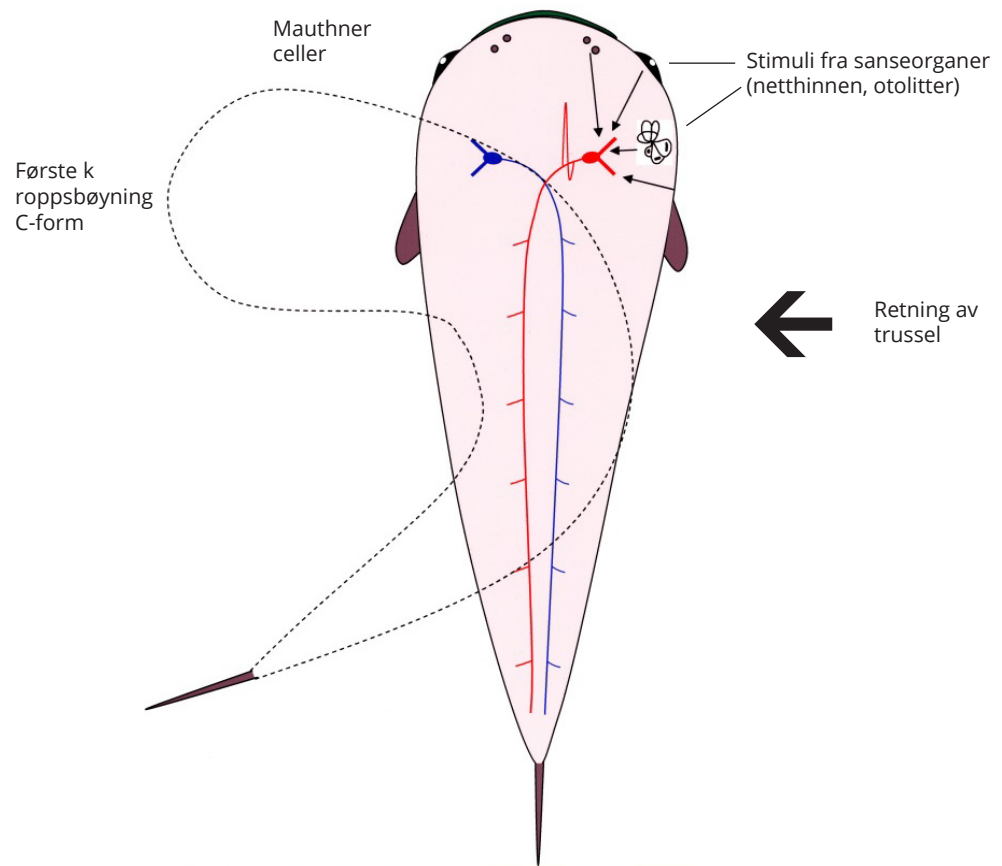
Det er to hovedtyper av angrepsdterferd som er kjent hos fisk. I den første typen angrep vil et angripende rovdyr akselerere raskt fremover mot byttet, og skape frontale buebølger som består av en innledende trykkøkning (kompresjon) forbundet med vannakselerasjon vekk fra rovdyret. Den andre typen angrep innebærer rovdyrfisk som åpner en stor munn og suger inn vann og byttet. I motsetning til et angripende rovdyr, er sugemetode predasjon modellert som innledende vannbevegelse mot rovdyret assosiert med trykkreduksjon (rarefraction). Når det gjelder akustiske signaturer, er den viktigste utfordringen for en byttefisk å oppdage og tolke et nært forstående angrep fra vannakselerasjoner og trykkendringer riktig med minimal forsinkelse, og å reagere raskt og adaptivt ved fryseadferd eller, mer vanlig, rask flukt vekk fra rovdyret. Et typisk frontangrep fra en rovfisk produserer komplekse hydrodynamiske og akustiske stimuli med frekvenskomponenter under 100-Hz, for det meste i infralydområdet (< 20 Hz).

Det er godt etablert at fisk har en ekstraordinær evne til å utføre hurtigstartende og kortvarig rømningsadferd, kalt skremmerespons, for å unngå rovangrep. Selv om skremmeresponser kan utløses av syn og lateral linjestimulering, synes den viktigste stimulansen for å fremkalle denne adferden hos fisk å være akustiske stimuli som aktiverer det indre øret. På grunn av sin større tetthet og treghet vil otolitten ligge bak de akustiske vibrasjonene i de myke delene av fisken, og dermed forårsake relativ bevegelse mellom otolithmembranen og de underliggende hårcellene. Som følge av dette bøyes de apikale hårbuntene til hårcellene og hårcellene stimuleres. I hovedsak fungerer otolithorganene i fiskens indre øre som lavfrekvente og retningsfølsomme akselerasjonsdetektorer. Det er tidligere vist at otolithorganene i fisk er svært følsomme for akselerasjonskomponenten i infralyd ned til minst 0,1 Hz.

Som respons på rovdyrangrep vil byttet sette i gang en rask høyakselererende alarmrespons, som er beskrevet å foregå i tre trinn: trinn 1) det "forberedende" -stadiet, der kroppen bøyer seg raskt med minimal translasjon av massesenteret; trinn 2) det "fremstøtet", steget frem når fisken akselererer bort fra sin opprinnelige posisjon; og trinn 3) der fisken enten fortsetter å svømme eller begynner å glide. Trinn 1 involverer ett av to forskjellige motormønstre: under den mer vanlige C-starten tar kroppen form som en 'C', mens i S-starten bøyer kroppen seg til en 'S' form. Skremmeresponsen er en kompleks oppførsel som involverer høyt spesialiserte sanseorganer og nevralt nettverk, og initieres når en av to gigantiske spinalnevroner, kalt Mauthner-cellene (M-celler), aktiveres. M-cellene integrerer hjernestammenevner, som mottar et bredt spekter av direkte sensorisk informasjon (**figur 4.17**). De kobles direkte til spinal motornevroner som innerverer de fleste kontra- og ipsi laterale kroppsmuskler. Når en av M-cellene når sin terskel, utløser actionsspotensialet en sammentrekning av kontra lateral sidemuskulatur og samtidig en inhibering av ipsi lateral kroppsmuskulatur. Konsekvensen av disse tvillingresponsene er en innledende C-bøying av fiskekroppen til venstre eller høyre, i motsatt retning av rovdyrangrepet. Så sett fra et økologisk perspektiv vil det å kunne utføre raske rømningsresponsen i en retning vekk fra rovdyret, øke rømningsuksessen.

Når M-cellene mottar multimodale sensoriske innspill, kan skremmen responsen initieres av en rekke forskjellige typer sensoriske stimuli, inkludert mekanoakustiske, auditive og visuelle signaler. Siden visuelle stimuli trigger M-cellene via en lengre signalvei enn mekano-akustiske stimuli, er fluktforsinkelsen til en visuell stimulus lengre enn den er til en mekano-akustisk stimulus. Minste adferdsforsinkelse til en mekanisk stimulus varierer fra 5 til 20 ms, selv om lengre ventetid (80–120 ms) også kan oppstå når trusselnivået er lavere.

Figur 4.17. Diagrammatisk illustrasjon av skremmerespon- sen hos fisk som viser de to Mauthner-cellerne i hjerne- stammens rømningsnettverk. Mauthner-celler og deres hjernestamme-homologer, integrerer nevralt innspill fra sensoriske organer. Når de aktiveres, stimulerer de kontra lateral kroppsmuskulatur og driver skremmerespons adfer- den, noe som resulterer i en C-bøyning vekk fra trusselkilden (etter Hegvik, 2014)



Siden den hydrodynamiske støyen fra fisk under en angrepsrespons hovedsakelig er i infralydområdet (< 20Hz), er partikkelbevegelse og ikke lydtrykk den viktige lydparameteren som initierer en skremmerespons hos fisk. Dette er i samsvar med den kjente hørselsfølsomheten til atlantisk laks som bare er følsom for lave lydfrekvenser generert av partikkelbevegelse. Dette støttes av tidlige studier som rapporterte at ung atlantisk laks viste flukt- og unngåelsesrespons på 10 Hz-stimulering, mens høyere frekvenser (150 Hz) ikke klarte å fremkalle en unngåelsesrespons.

Det er betydelige forskjeller i rømningsresponsen mellom fiskearter. For eksempel ble skremmeresponsen studert hos alevins av tre sameksisterende laksefiskarter, arktisk røye, brunørret og atlantisk laks, etter et simulert rovdyrangrep. Mens alle tre artene viste en lignende skremmerespons, ble skremmeresponsen for arktisk røye umiddelbart etterfulgt av et oppadgående svømmeutbrudd, mens ørret og atlantisk laks utførte et raskt svømmeutbrudd mot bunnen.

4.4.2 Luktesans (olfaction) og kjemiske alarmsignaler

Mens den raske skremmeresponsen er den primære forsvarsmekanismen som brukes av fisk for å unngå et rovangrep, kan fisk vise en alternativ anti-rovdyr mekanisme, basert på utslipp av alarmstoffer. Alarmstoffer (alternativt kalt alarmferomoner) er viktige semiokjemikalier som brukes av mange dyrearter for å varsle artsfrender eller andre relaterte arter forestående fare, for eksempel tilstedeværelsen av et rovdyr. Responsen på alarmstoffer er en medfødt og stereotypisk oppførsel preget av enten et forsøk på å flykte fra trusselen eller forsøke å få overtaket i et defensivt angrep. Adferdsresponsen fremkalt av alarmstoffer er både arts- og kontekst-avhengig. Kilden til disse alarmstoffene ble funnet å være store epidermale celler, kalt klubbceller. Disse cellene har ingen kanaler som fører fra cellene til utsiden, og den eneste måten alarmsignalene kan frigjøres er gjennom fysisk skade på huden. Mens de opprinnelig ble antatt å være begrenset til superordenen Ostariophysi (64% av alle ferskvannsarter), har lignende epidermale klubbceller nå blitt identifisert i en rekke andre grupper av fisk. Selv om laksefisk, inkludert atlantisk laks, ser ut til å mangle slike spesialiserte epidermale celler, fremkaller de fortsatt uttalte anti-rovdyrresponsen som svar på hudekstrakter fra artsfrender.

Mens det er stor variasjon i strukturen av olfaktoriske organer blant fiskene, kommer vann generelt inn i olfaktorisk kammer gjennom den fremre narisåpningen og forlater kammeret gjennom den bakre naris. De olfaktoriske sensoriske nevronene (OSN) befinner seg i det olfaktoriske sensoriske epitelet, som finnes på overflaten av det olfaktoriske epitelet (den olfaktoriske rosetten). Det er tre populasjoner av OSN: de cilierte sensoriske nevronene, de mikrovilløse sensoriske nevronene og kryptcellene. Disse tre typene projiserer til forskjellige regioner av den olfaktorisk pæreformede strukturen. I den olfaktoriske pæreformede strukturen gjør OSN-aksonene synaptisk kontakt med relénevroner i aggregeringer av synapser kalt "glomeruli". Spesielle sett med relénevroner sender separate bunter av olfaktorisk kanal til høyere hjernesentre. De forskjellige kanalbuntene formidler spesielle adferdsmønstre, inkludert responser på alarmstoffer. Spesielt i laksefisk har det blitt funnet at alarmstoffer aktiverer cilierte sensoriske nevroner som projiserer til medial olfaktorisk kanal.

En økende mengde bevis viser at kjemiske alarmsignaler kan gi verdifull trusselvurderingsinformasjon til fisk under naturlige forhold. For eksempel har ung atlantisk laks vist seg å uttrykke sterke anti-rovdyrresponser på spesifikke alarmsignaler fra artsfrender i naturlige bekker, både natt og dag. Dette støttes av observasjonen om at vill ung atlantisk laks viste en to ganger reduksjon i størrelsen på deres forsvarte beiteområder da de gjentatte ganger ble eksponert for artfrenders spesifikke alarmsignaler, selv i bekker med sterk strøm (40-50 cm s⁻¹).

Oppdagelsen av at kjemiske alarmsignaler kan gi trusselvurderingsinformasjon til fisk under naturlige forhold, åpnet muligheten for å bruke alarmstoffer i fiskeriforvaltningen. Suksessen til dagens restockings-arbeid for fisk for de fleste fiskearter, inkludert atlantisk laks, blir ofte hemmet av dårlig overlevelse etter utsetting av ung oppdrettsfisk fra klekkeriene. Som et resultat av klekkeriseleksjon, kombinert med mangel på økologisk relevant erfaring, viser fisk fra oppdrettsanleggene svekkede adferdsresponser, inkludert anti-rovdyradferd sammenlignet med deres ville artsfrender. I tillegg til fugler er ung atlantisk laks et potensielt byttedyr for en rekke piscivorøse fiskearter. Adferdsmessig er oppdrettslaks spesielt sårbar for rovdyr, spesielt de første dagene etter utsetting, før læring og tilegnelse av kritisk overlevelsesadferd, inkludert anti-rovdyradferd. For eksempel har det blitt rapportert at opptil 49% av eksperimentelt utsatte unge atlantiske laks ble spist i løpet av de første 2 dagene etter utsettelsen. Det er foreslått at en metode for økt potensiell overlevelse etter utsetting er å øke betingelsene oppdrettsfisk har til å gjenkjenne rovdyr før utsetting. Ervervet rovdryrgjenkjenning, gjennom eksponering for alarmstoffer, er nå påvist for flere laksefiskarter, inkludert atlantisk laks. For eksempel ble det undersøkt om eksponering for et spesifikt alarmstoff fra samme artsindivider kunne lette læringen hos vill ung atlantisk laks under helt naturlige forhold. Laks eksponert for alarmstoffet (artsfrendespesifikk skinnestrakt) under kondisjoneringforsøkene viste en signifikant økning i anti-predatorrespons. Til tross for et økende antall studier som viser rovdryrgjenkjenning hos fisk, er det bare noen få studier som har forsøkt å vurdere potensielle fordeler etter utsetting, og disse antyder blandede resultater. Disse ufullstendige resultatene tjener til å indikere at mekanismene som formidler rovdryrgjenkjenning blant byttedyr, er ekstremt komplekse. Videre tyder et voksende bevis på at hvor lenge byttedyr beholder innlært rovdryrgjenkjenning er like viktig som hva byttedyret lærer. Denne høyt plastiske retensjonen (minnevinduet) kan gi adaptive fordeler under variable forhold. I denne sammenheng resulterer moderne klekkerimiljøer i fenotyper som har redusert læring og / eller lagring av lært informasjon.

4.5. SMERTEOPPFATTELSE – NOCICEPTION HOS FISK

4.5.1 Kriterier for nociception og smerte

Smerte kan defineres som en ubehagelig sensorisk og følelsesmessig opplevelse forbundet med faktiske eller potensielle vevskader. Det er viktig å forstå at det er en høy individuell emosjonell komponent innblandet i hvordan dyr prosesserer og opplever smerte, og det er derfor vanskelig å vurdere hvordan eller om andre dyr opplever smerte slik som mennesker gjør. Samtidig kan nociception defineres som den nevralt prosessen med deteksjon og behandling av potensielle vevskadestimuli, og dette er basert på aktivering av nociceptorer, som er reseptorene som aktiveres som respons på skadelige stimuli.

Det anses nå at de fleste dyr har kapasitet til nociception, spesielt siden de viser nosisep-

tive tilbaketrekingsrefleks vekk fra potensielt skadelige stimuli. Det er diskuteres imidlertid fortsatt om noen dyr, slik som fisk, er i stand til å oppleve smerte. Med andre ord kan nociception føre til tilbaketrekingsresponser regulert av spinalreflekser uavhengig av en emosjonell hjernebehandlingskomponent (dvs. smerte). Derfor anses et dyr å oppleve smerte hvis de endrer fremtidige adferdsbeslutninger og motivasjonsendringer som svar på en skadelig / smertefull opplevelse. Dette er basert på det faktum at en negativ psykologisk opplevelse av smerte vil resultere i læring, minnedannelse og endret strategisk beslutningstaking under og etter hendelsen. For å studere kapasiteten til smerte hos dyr, har forskere utviklet følgende liste over kriterier:

- Har dyret nociceptorer?
- Er det funksjonelt ekvivalente hjernestrukturer tilnærmet de som er nødvendige for smerte hos mennesker?
- Finnes de nødvendige vevsveiene mellom nociceptorer og hjernestrukturer som behandler smertefulle stimuli?
- Er det et lignende sett med molekylære signaler aktivert under nociception, for eksempel opioider?
- Reduserer smertestillende midler nociceptive responser?
- Viser dyret unvikende adferd?
- Viser dyret avvik av normal oppførsel?

Disse kriteriene vil bli diskutert nærmere for å karakterisere evnen til smerte hos laksefisk. Det meste av forskningen som er utført hittil er gjort på regnbueørret (*Oncorhynchus mykiss*), og svært lite på laks. Disse to artene er imidlertid svært nært beslektet og deler de samme leveområdene, så funn hos regnbueørret anses dermed å være gjeldende også for laks.

4.5.2 Nociceptorer

Vanligvis er nociceptorer frie nerveender og vanligvis av to fibertyper:

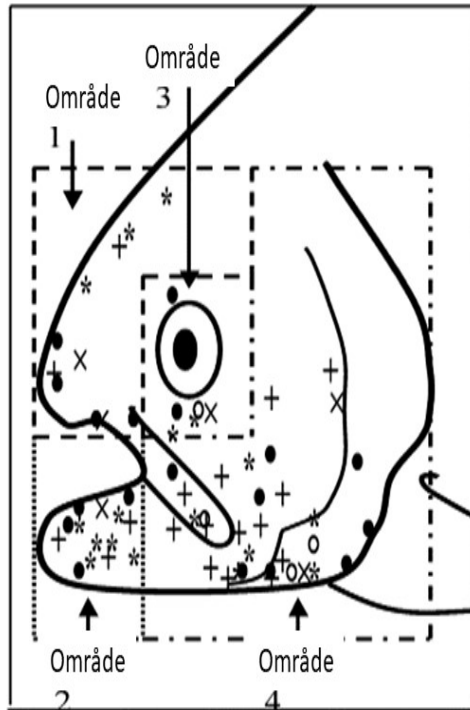
- Myelinerte A-delta ($A\delta$) fibre som varierer fra 2 til 14 μm i diameter. De er raskt reagerende mechanonociceptorer (med en hastighet på 5 til 30 m / s) og signaliserer akutte nociceptive stimuli. De reagerer hovedsakelig på mekaniske stimuli, men noen reagerer på termiske stimuli.
- C-fibre er mindre og varierer fra 0,2 til 3 μm i diameter. De utfører stimuli langsommere (med en hastighet på 0,3 til 1,2 m / s) og underbygger langsiktige nociceptive stimuli. Omtrent en tredjedel av C-fibre hos pattedyr er polymodale og reagerer på skadelige kjemikalier i tillegg til mekaniske og termiske stimuli.

Nociceptorer koder informasjon om modaliteten av stimulus, intensitet og varighet til nocifensive refleksentre i sentralnervesystemet. På denne måten formidler nociceptorer tilbaketrekingsresponser og letter langsiktige adferdsendringer, spesielt når de signaliserer kronisk skadelige stimuli.

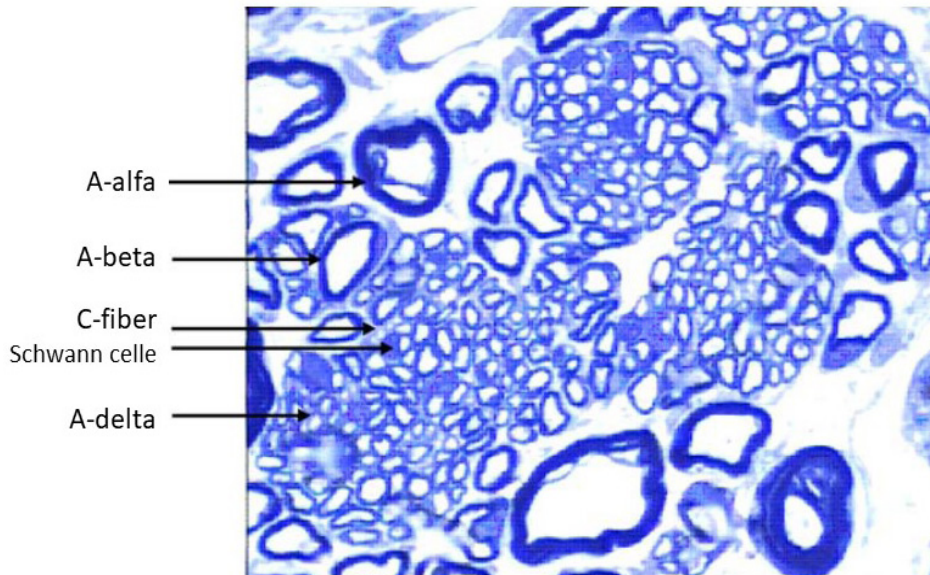
Karakteriseringen av nociceptorer i regnbueørret ble først beskrevet i 2002 av Lynne Sneddon og kolleger. Denne gruppen fant at ørret-nociceptorer, i likhet med pattedyr, var sammensatt av langsomme (som fortsetter å reagere på en stimulus) og raske (som bare fyrer ved utbrudd eller forskyvning av stimuli) adapterende mekanoreseptorer, polymodale, mekanotermiske og mekanokjemiske nociceptorer i C- og $A\delta$ -fibre (figur 18). Det er imidlertid noen forskjeller mellom fisk og pattedyr:

- Bare ca 4-5% er innervert av C-fibre i ørreten, mens det hos pattedyr er ca. 50-65%. Det er interessant at i ørret, er de polymodale $A\delta$ -receptorene funksjonelt ekvivalente med pattedyrs C-fibre.
- Generelt, på grunn av et høyere antall $A\delta$ -ceptorer, er signalering av skadelige stimuli raskere hos laksefisk, sammenlignet med pattedyr.
- mekaniske og varme terskler til nociceptorer i regnbueørretens skinn, er lavere over hele kroppen enn hos pattedyrene. Dette antyder at fiskeskinnreseptorer er mer følsomme for mekanisk skade enn pattedyr.
- Den termiske øvre terskelen for ørret nociceptorer er ca. 33 °C og er ikke responsiv under 4 °C. Mens pattedyrs nociceptorer har større enn 40 °C og ca. 4 °C høye og lave terskler.

Disse forskjellene illustrerer hvordan livets historie og økologi former nociception (og muligens smertegrenser) mellom arter, spesielt når man sammenligner mellom land og akvatiske dyr, siden førstnevnte lever i et mer svingende miljø med individer som blir utsatt for større endringer i temperaturer og kjemikalier (dvs. skadelige gasser).



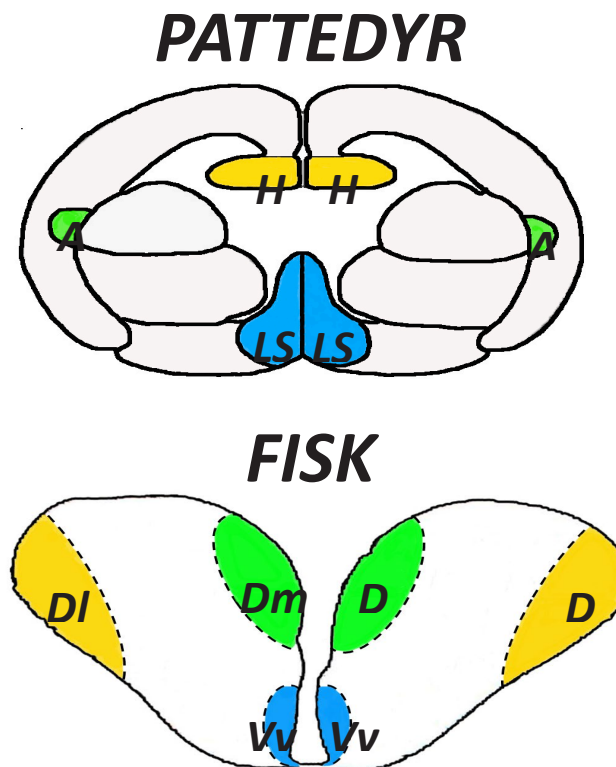
Figur 4.18. A. Illustrasjon av plasseringen av de fem ulike reseptortypene på hodet til regnbueørreten. Fast tilpasning av mekanoreseptorer (*); sakte tilpasning av mekanoreseptorer (+); polymodale nociceptorer (●); mekanotermiske nociceptorer (○) og mekanokjemiske reseptorer (×). (med rettigheter, Sneddon 2003) B. Seksjon av regnbueørretrigeminusnerven erbasert på tilstedeværelsen av Aδ- og C-fibre (med rettigheter, Sneddon 2002).



4.5.3 Hjernestrukturer

De viktigste hjerneområdene hvor nociception forekommer hos pattedyr er pons, medulla, thalamus og cortex. Mens det er godt etablert at laksefisk har en pons, medulla og thalamus funksjonell ekvivalent med pattedyrhjernen, er det noe debatt om eksistensen av et cortex-ekvivalent område. Det vil si, i motsetning til pattedyr, mangler fiskens telencephalon et 6-lags pallium. I stedet inneholder framdelen av hjerne områder aggregater av nevroner. Det er viktig at det har blitt funnet at flere telencephaliske områder har kortikale funksjoner. For eksempel har fiskens dorsomedial (Dm) og dorsolaterale (DI) pallium, samt den ventrale delen av ventral telencephalon blitt karakterisert som funksjonelle ekvivalenter med pattedyrets limbiske strukturer: henholdsvis amygdala, hippocampus og laterale septum (**figur 4.19**). Spesielt har limbiske strukturer vært assosiert med læring, minne, følelsesmessige responser og smerteoppfattelse og prosessering. Faktisk er det en vanlig antagelse at dyr som har velutviklede limbiske strukturer, som de fleste husdyr, faktisk er i stand til å oppleve smerte. Det er nå rikelig med forskning som bekrefter at fisk (inkludert laksefisk) faktisk har velutviklede limbiske strukturer, og det hevdes derfor at de er i stand til komplekse adferdsmessige og fysiologiske responser, for eksempel smerteoppfattelse.

Figur 4.19. Telencephalic transversal visning som viser oss plasseringen av funksjonelt ekvivalente limbiske strukturer mellom pattedyr og fisk (illustrert ved matchende farger mellom pattedyr og fisk). Hvor H er hippocampus, A amygdala, LS laterale septum, DI dorsolaterale pallium, Dm dorsomedial pallium og Vv den ventrale delen av ventral telencephalon. Bilde kreditt: Marco Vindas.



4.5.4 Nociception-signalveier

Det er godt dokumentert hos pattedyr at trigeminalkanalen (i hodet) og spinothalamuskanalen (i kroppen) er de viktigste signalveiene som er involvert i prosessering og videreføring av nociceptive stimuli. På samme måte, som for de ovennevnte hjernestrukturene, er disse kanalene også tilstede i fisk. Faktisk ble nociceptorene som først ble beskrevet i øret karakterisert i trigeminuskanalen til denne arten.

4.5.5 Molekylære signaler assosiert med nociception

Det er få studier på laksefisk som har utført undersøkelser på molekulære signaler assosiert med nociception. Derimot fant studier utført ved bruk av eddiksyre, som en potensielt skadelig stimulus, at membranbundne reseptorer reagerer på ekstracellulære lavere pH-konsentrasjoner (dvs. syre) som fører til åpning av natriumkanaler, som formidler endret oppførsel og fysiologi. Det som er interessant er at denne mekanismen forhindres ved bruk av smertestillende legemidler.

Det anses at eksistensen av opioidsystemet er en avgjørende faktor for å bestemme om

nociception kan forekomme. Hos fisk (inkludert laksefisk) og pattedyr finnes opiatreseptorer i hjernesentre som behandler nociception. Disse finnes i ryggmargen, hjernestammen og thalamus. Opioider har en analgetisk/smertestillende effekt i både sentrale og perifere nociceptive systemer. Opioider hemmer presynaptisk nevrotransmitterfrigjøring, som blokkerer nociceptoraktivitet og signaloverføring.

4.5.6 Analgesi

Opioider legemidler, som morfin, produserer analgesi ved å identifisere og feste til opioidreseptorer. Særlig viste regnbueørret behandlet med morfin en reduksjon i smertelignende oppførsel. Det vil si ørret som ble utsatt for potensielt smertefulle stimuli (dvs. eddiksyreinjeksjoner i leppene) viste suspendert føring, økt ventilasjonshastighet og mer uregelmessig oppførsel, for eksempel gnidning av det berørte området. Eddiksyreinjisert morfinbehandlet ørret viste imidlertid normal adferd. Det er viktig å nevne at sham-injisert ørret og morfinbehandlede kontroller (dvs. ikke injisert med eddiksyre), viste normal oppførsel.

4.5.7 Atferdsrespons på skadelige stimuli

Når de opplever nociceptive stimuli, er det vanlig at dyr reagerer med en umiddelbar tilbaketrekningrespons (dvs. refleksrespons) vekk fra de skadelige stimuliene. Men for å betrakte dette som smerte, må dyret vise en mer kompleks og lengre reaksjon som fører til læring og hukommelse, noe som resulterer i endringer i fremtidig adferd. For eksempel har skadet blekksprut, *Doryteuthis pealeii*, en høyere terskel for å unngå rovdyr, sammenlignet med ikke-skadet blekksprut. Det er interessant at når skadet blekksprut ble behandlet med smertestillende, viste de ikke økt rovdyrunngåelse, som førte til en lavere total overlevelse (19%), sammenlignet med overlevelseshastigheten for ubehandlet skadet blekksprut (45%). Dette illustrerer hvordan en potensielt smertefull opplevelse fører til en endring i adferd som til slutt øker dyrets evne til overlevelse. Spesielt, som nevnt ovenfor, endrer ørret som opplever en potensielt smertefull stimuli sin oppførsel ved å redusere føring (i opptil 3 timer), øke ventilasjonshastigheten og gni det berørte området. I tillegg viser ikke smerte berørt ørret neofobi, og i motsetning til det overnevnte blekkspruteksemplet viser de ikke anti-rovdyradferd i kontrollerte laboratorieforsøk. Derfor ser det ut til at skadeopplevelser avleder oppmerksomheten mot fryktstimuleringen, på samme måte som rapporter om mennesker som underpresterer i flere oppgaver når de har smerter. Å åpenbart unnlate å reagere på rovdyr kan ha ugunstige konsekvenser i et naturlig habitat. Imidlertid kan disse kostnadene oppveies av at berørt fisk fremmer smertelindring, unngår ytterligere skade og fremmer helbredelse til det berørte området. Det er imidlertid lite informasjon om hvordan fisk, som opplever mulige smertefulle stimuli, reagerer under naturlige vilkår. Spesielt ser man at adferdsendringer forhindres av smertestillende medikamenter, noe som er bevis på at disse endringene er en respons på nociception / smerte.

4.6. TREKKATFERD OG HOMING HOS ATLANTISK LAKS

4.6.1 Trekkatferd og homing

I likhet med de fleste laksefisk, er atlantisk laks anadrom (se **kapittel 21**). Det beskriver en fisk født i ferskvann som tilbringer mesteparten av livet i saltvann og deretter returnerer til ferskvann for å gyte. Som en anadrom art passerer den atlantiske laksen gjennom flere habitatoverganger og står overfor store fysiologiske utfordringer i løpet av livet, den mest kritiske er de fysiologiske kravene til å kunne osmoregulere i både ferskvann og marine miljøer. Selv om dette fortsatt debatteres, er det generelt akseptert at laksefisk utviklet seg fra en ferskvanns-forfader. Utviklingen av anadromi har lenge fascinert biologer, og en rekke teorier har blitt foreslått. En av de mer plausible er "det beste av to verdner" (ferskvann og marint) teorien, der det "beste" av ferskvannsmiljøet innebærer redusert predasjon på egg og ungfisk fordi embryoene utvikler seg i det beskyttede grusmiljøet, til de dukker opp i en stor nok størrelse til aktivt å unngå elveboende virvelløse rovdyr. Siden mattilgang er den viktigste begrensende faktoren for ferskvannsmiljøet når laksen vokser, innebærer det "beste" i den marine verden høyere vekstrater i havene, på grunn av den rike matkilden i de svært produktive oppstrømningsområdene i Nord-Atlanteren. Siden 1970-tallet har det blitt foreslått at hendelser hvor hele genomet ble duplisert og som doblet antall gener kan ha gitt opphavet til laksefisk med det genetiske materialet som muliggjorde utvikling av anadromi. Dette støttes av bevis som bekrefter at gen duplisering i laksefisk skjedde før utviklingen av anadromi.

Livssyklusen til atlantisk laks er preget av to hoved migrasjonskomponenter: 1) nedstrøms

migrasjon av smolt og påfølgende havmigrasjon av postsmolt til atlantiske beiteområder, og 2) returmigrasjon av voksne til deres fødestedssever for gyting. Selv om de fleste atlantiske laksebestander foretar marine vandring, fullfører noen bestander, inkludert landlåste bestander, hele livssyklusen i ferskvann, mens andre bare kan foreta korte vandring til brakkvann i elvemunninger. Det er også stor variasjon i alder på smolt og tidspunkt for smoltutvandring, både innenfor og mellom bestander. Dette bemerkelsesverdige mangfoldet i livshistoriemønstre antas å være under både genetisk og miljømessig kontroll.

Smoltifisering og nedstrøms migrasjon

Før nedstrøms smoltutvandring gjennomgår unglaks en parr-smolt-transformasjon, eller smoltifisering, som innebærer en rekke forberedende morfologiske, biokjemiske, fysiologiske og adferdsmessige endringer som tjener til å på forhand tilpasse dem til livet i det marine miljøet (se **kapittel 10**). På slutten av smoltifiseringen vil laksungen, som nå kalles smolt, starte sin nedstrøms vandring til kysten, som avhengig av breddegrad oppstår når som helst mellom vår og forsommer. De endringene som er vanskeligst å oppnå under smoltifisering er fysiologiske, endringer som gjør at smolten kan osmoregulere i sjøvann. Disse fysiologiske endringene er primært under hormonell kontroll, og uttalte endringer i sirkulasjonsnivåene av en rekke hormoner er bevitnet under parr-smolttransformasjon, inkludert veksthormon, prolaktin, kortisol og skjoldbruskhormonene. Perioden med toppsmoltifisering, før oppstart av aktiv nedstrøms migrasjon, korresponderer med markerte adferdsendringer. Særlig en endring fra positiv til negativ reotaxis (nedstrøms orientering), samt redusert agonistisk og territoriell adferd og økt innlærings (Schooling) adferd. De adferdsmessige og fysiologiske endringene som kulminerer i topp beredskap for nedstrøms migrasjon og sjøvannsinntrengning oppstår over en begrenset tidsperiode, og omtales som "det fysiologiske smoltvinduet".

Mens tidspunktet for smoltifisering først og fremst er under kontroll av fotoperioden, utløses det nøyaktige tidspunktet for nedstrøms smoltmigrasjon av en rekke miljøfaktorer, inkludert vannutslipp og temperatur. Fotoperiode og temperatur er de viktigste eksterne synkroniseringene av et tidtakingssystem som virker gjennom sensorer plassert i forskjellige organer og vev. Pinealorganet er sentralt i dette fotoperiod-responderende systemet, og dets fotoreceptorceller er i stand til å integrere både lys og temperaturinformasjon (se punkt 1.3). Endringer i pineal-melatonin-sekresjon profiler gjenspeiler nøyaktig endringer i rådende fotoperiod og temperaturforhold. Selv om de eksakte signalveiene fortsatt ikke er fullt ut forstått, er det klart at melatonin, gjennom et komplekst samspill med pakken av hormoner som kontrollerer smoltifisering, spiller en sentral rolle i tidspunktet for smoltifisering. Den relative betydningen av de ulike miljøfaktorene ved initiering av nedstrøms smoltutvandring varierer mellom ulike bestander. Sluttresultatet derimot, er at nedstrøms migrasjon og overgang til sjøvann korresponderer med det tidspunktet da miljøforhold, og byttedyrtilgjengelighet, er på det mest optimale for smoltoverlevelse (det økologiske smoltvinduet □). I for eksempel Norge, kommer smolt fra de over 400 lakseelvne langs kysten ut i sjøen når sjøvannstemperaturen er 8°C eller varmere. Dette innebærer at smolt fra elver i sør starter sin vandring flere uker tidligere enn bestandene i nord. En av de økende bekymringene for fremtidige klimaendringer er at det kan føre til et misforhold mellom de fysiologiske og økologiske smoltvinduene, noe som påvirker smoltbestandenes langsiktige overlevelse.

Selv om tidspunkt for smoltutvandring har utviklet seg til å korrespondere med optimale miljøforhold, opplever smolt som migrerer fra elva til kystvann fortsatt betydelig dødelighet, først og fremst på grunn av predasjon, men også på grunn av den fysiologiske og metabolske utfordringen de har ved å migrere lange avstander til drastisk endrede miljøer. I tillegg tilsvarer smoltens vandringstid den tiden i laksens livssyklus hvor den er mest utsatt for lakselus (*Lepeophtheirus salmonis*) angrep, som har blitt dramatisk mer betydelig som følge av vekst i storskala lakseoppdrett. En fersk studie på akustisk telemetri som overvåker fjordvandringen til vill-postsmolt fra fire elver over to fjordsystemer på Vestlandet, rapporterte en dødelighet på mellom 19-68% noe som generelt samsvarer med tidligere resultater som rapporterte dødelighet på mellom 8-71% under smoltutvandring over en rekke norske elver. Nyere telemetristudier har også bekreftet variasjoner både innad i og mellom bestander når det gjelder tidspunkt for smoltutvandring, og at bestander med lengre fjordvandring opplevde lavere overlevelse og hadde høyere varians i hvor lenge de oppholdt seg i fjorden.

Marin post-smolt migrering

Når post-smolten forlater kystvannet, migrerer de til beiteområdene sine i Nord-Atlanteren (se **kapittel 21**). Mens detaljer om vandringsmønstrene til postsmolt til deres havbeiteområder fortsatt mangler, har nyere telemetristudier avslørt ny informasjon. Til tross for at laks fra forskjellige geografiske områder benyttet seg av forskjellige migrasjonsruter og havområder, migrerte de konsekvent til og samlet seg i svært produktive områder ved grensene mellom store frontale vannmasser der grener av den nordatlantiske strømmen ligger ved siden av kalde polare farvann. Studier hvor laks er merket, viser at norsk og dansk laks raskt vandrer til frontale områder i Nord-Atlanteren mellom Island og Svalbard, irske bestander migrerer hovedsakelig vestover mot Sør- og Øst-Grønland, og dekker avstander opp til 2,400 km. Migrasjonen av laks fra forskjellige geografiske steder til forskjellige havfrontområder i Nord-Atlanteren innebærer at disse bestandene sannsynligvis vil bli påvirket av forskjellige økologiske forhold, noe som kan bidra til variasjon i vekst og overlevelse innenfor bestanden. Mens vill atlantisk laks allerede står overfor mange trusler, er det økende bekymring for at forventede klimaendringer kan påvirke ville bestander ytterligere. Siden global oppvarming vil føre til at grensen mellom atlantisk og arktisk farvann beveger seg lenger nord, vil dette føre til en økning i avstanden og tiden det tar for laksen å reise til sine beiteområder. Økte vanntemperaturer vil også øke energiforbruket den enkelte fisk bruker per avstandsenhet når de vandrer fra hjem-elven mot beiteområdene. De sørligste populasjonene, som de i Irland, er mer utsatt enn de nordligste populasjonene, da migrasjonsavstandene sannsynligvis vil bli lengre.

Returmigrasjon og homing

Atlantisk laks kommer tilbake til sine natale elver for å gyte etter 1-5 år på sjøen, de fiskene som kommer tilbake etter bare en vinter på sjøen kalles grilse. Evnen til å returnere til fødesteder (natale elver) for reproduksjon kalles homing, og er et grunnleggende adferdstrekk hos laksefisk. Homing er et svært adaptivt kjennetegn ved laksens adferd, og bidrar til å forbedre laksens evne til overlevelse. Retur til hjemelva sikrer derfor at gytende voksne vil kunne finne egnede partnere, og finne habitater som er gunstige for både reproduksjon og overlevelse av yngelene. Som sådan har homing lagt til rette for etablering av mange reproduktivt isolerte, lokalt tilpassede bestander av atlantisk laks. Homing hos anadrom laksefisk, inkludert atlantisk laks, kan betraktes som bestående av to trinn: 1) et marint stadium når voksen laks vandrer tilbake fra sine beiteområder til kystområdene i sine natale elver, og 2) et ferskvannsstadium, når den modne laksen vandrer oppstrøms den natale elven til gyteplassene der den ble født.

Returvandringen fra beiteområdene er en aktiv prosess, med voksen laks som svømmer både med og mot havstrømmer, med en estimert vandringshastighet på 50-100 km/døgn. Selv om de eksakt nærmeste faktorene som initierer starten på hjemvandring i atlantisk laks fortsatt er ukjente, er det genetisk knyttet sammen og korresponderer med begynnelsen av kjønnsmodningen. En rekke mekanismer har blitt foreslått for hvordan laks er i stand til å navigere under havvandringen tilbake til sine natale elver. Havvandrende laks er avhengig av å bruke forskjellige naturlige signaler, inkludert reotaxis med hensyn til strømflyt, polariserte lysmønstre, jordens magnetfelt og muligens andre signaler. Økende bevis viser at langdistanssemigranter, i en rekke dyregrupper, inkludert laksefisk, bruker jordens magnetfelt som et slags «magnetisk kart» for å vurdere deres plassering langs trekktruten og orientere seg deretter. Evnen til å fornemme jordens magnetfelt i laks skyldes forbindelsen av magnetitt med ionekanaler i reseptorceller i luktesystemet, hvor den geomagnetiske informasjonen omdannes til nervesignaler. Dette støttes av tilstedeværelsen av magnetittkrystaller i reseptorceller av olfaktoriske lameller i laks.

En rekke hypoteser har blitt foreslått for å forklare hvordan laksen kommer hjem til fødselsstrømmen. I alle tilfeller spiller olfaction den primære rollen i homing mekanismen. Den mest utbredte hypotesen er den olfaktoriske imprintinghypotesen som foreslår at lukt som er spesifikk for fødselsstrømmen, blir innprentet i luktesystemet før og under nedstrøms smoltmigrasjon, og de tilbakevendende voksne henter denne luktinformasjonen som et signal for homing når de vandrer tilbake til fødselsstrømmen. En alternativ hypotese er feromonhypotesen som sier at laks som kommer tilbake, styres av populasjonsspesifikk lukt eller feromoner som slippes ut av laksunger på fødselsstedet og langs migrasjonsruten. Disse to mekanismene, begge basert på olfaction, bør betraktes som komplementære snarere enn gjensidig utelukkende.

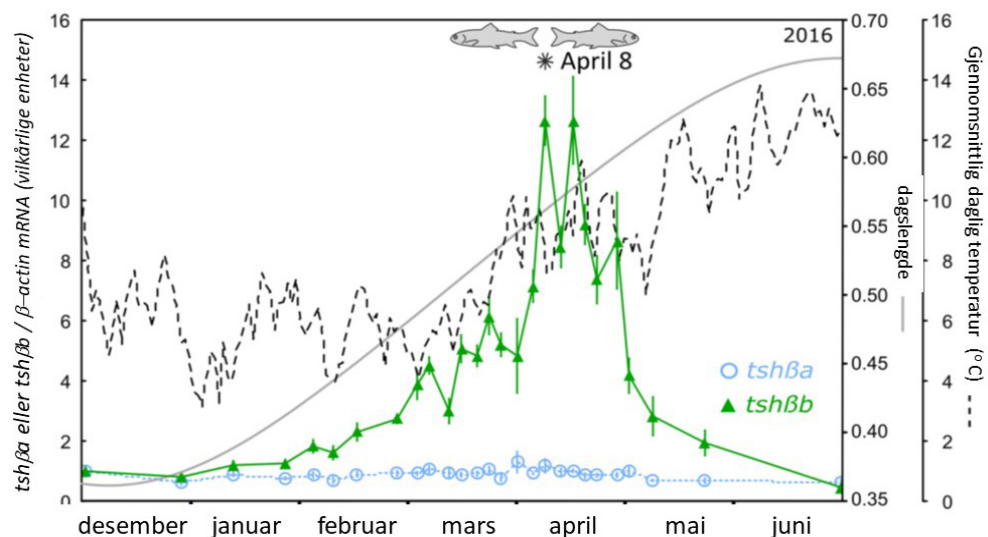
Nevroendokrin involvering i olfaktorisk imprinting og homing migrasjon

Økende bevis støtter en viktig rolle i det nevroendokrine systemet i utviklingen av migrasjonsmekanismer, med hjerne-hypofyse-skjoldbruskkjertelen (BPT) og hjerne-hypofyse-gonad (BPG) akser som spiller ledende roller under henholdsvis juvenile olfaktorisk imprinting og voksen homing migrasjon. Initiering av homingmigrering hos voksen laks induserer aktiveringen av BPG-aksen. Spesielt øker gonadotropinnivåene i olfaktorisk pæreformet struktur og andre olfaktoriske relaterte hjernegrupper under homing migrasjon. Økningen i olfaktorisk følsomhet i denne perioden er korrelert med økningen i både gonadotropiner (GTHs) og guanylcyklase, en kjemoreseptor som er aktiv i olfaktorisk system.

Selv om parr-smolttransformasjon reguleres av et komplekst sett med flere endokrine hormoner, anses BPT-hormonene å spille den sentrale rollen i olfaktorisk imprinting under nedstrøms vandring hos unglaks. Mens skjoldbruskhormonene er involvert i reguleringen av en rekke av disse prosesser, fra metabolisme, vekst til morfologiske endringer (silvering), spiller de en nøkkelrolle i å forbedre olfaction og er involvert i olfaktorisk imprinting (Nevitt et al. 1994). Den nåværende oppfatningen er at økninger i skjoldbruskhormonene tyrosin (T4) og trijodyronin (T3) under smoltifisering stimulerer cellevekst av det olfaktoriske epitelet i neshulen og utviklingen av olfaktoriske reseptornevroner som letter olfaktorisk imprinting. Olfaktoriske reseptorer detekterer og binder luktmolekyler som aminosyrer eller feromoner i en prosess som er bredt definert som chemoreception. Når den er bundet, konverterer en biokjemisk prosess luktsignalet til et elektrisk signal som overføres til hjernen, og spesielt til den olfaktoriske pærelignende strukturen der minnet er lagret. I tillegg prolifererer reseptornevronene i epitelet under skjoldbrusk-kjertelbølger, og cellene selv overlever og forblir sensitive for de imprinted kjemikalene. Det er også vist at T4-administrering til chum-laksunger stimulerer N-metyl-D-aspartatreseptor-subenhet NR1 mRNA-nivåer, som spiller en viktig rolle i dannelsen av minner og gjenfinning hos høyere virveldyr og hos fisk.

Produksjonen av skjoldbruskhormonene stimuleres av hypofysehormonet tyrotropin (eller skjoldbruskstimulerende hormon, TSH). TSH består av to underenheter, alfa-underenheten (*tsh α* , i likhet med gonadotropiner) og en spesifikk beta-underenhet (*tsh β*), som gir hormonspesifisiteten. Som en følge av teleost-spesifikke hele genom dupliserte teleosts, inkludert laksefisk, har to *tsh β* paraloger, *tsh $\beta\alpha$* og *tsh $\beta\beta$* , vist seg å inneholde en slående funksjonell divergens, med en kraftig uttrykkstopp av *tsh $\beta\beta$* , men ikke av *tsh $\beta\alpha$* , under smoltifisering. Mer spesifikt topper *tsh- $\beta\beta$ -uttrykket* seg på slutten av parr-smolt-transformasjonen, på det tidspunktet smolten endrer seg fra å vise positiv til negativ rheotaxisadferd, tilsvarende starten på aktiv nedstrøms migrasjonsadferd (figur 4.20). Det er foreslått at *tsh $\beta\beta$* paralog har en spesifikk rolle i begynnelsen av smoltifiseringsrelatert nedstrøms migrasjonsadferd, muligens mediert av stimulering av hjernen DIO2 og T₃-produksjon.

Figur 4.20. Profil av hypofysen *tsh $\beta\alpha$* og *tsh $\beta\beta$* transkripsjoner i atlantisk laks gjennom smoltifiseringsperioden (2016). Atlantisk laks parr produsert ved CNSS ble i desember overført til forsøkstankene under naturlig elvevann, temperatur og fotoperiode, og med sirkulær vannføring. Messenger RNA-nivåer av *tsh $\beta\alpha$* og *tsh $\beta\beta$* paraloger ble målt ved qPCR. Resultatene er gjennomsnitt \pm s.e.m (n = 8 individuelle hypofyser per prøvetakingsgruppe). Fotoperiode og gjennomsnittlig daglig vanntemperatur er angitt. Fiskens svømmeadferd og rheotaxis ble observert på dagtid. Fisk positiv (fisk mot vannstrømmen) eller negativ (fisk vendt nedstrøms) rheotaxis ble observert på dagtid. *Angir dato for inversjon av fiskerheotaxis fra positiv til negativ (med rettigheter, Fleming et al. 2019).



4.6.2 Forvilling

Homing er et fundamentalt grunnleggende livshistorie- trekk hos anadrome laksefisk og formidler en rekke evolusjonære fordeler. Homing øker evnen til overlevelse fordi returnering til elven hvor fisken er født øker sannsynligheten for at moden fisk lykkes med å finne make og å finne gunstige habitater, både for gyting og yngeloverlevelse. Homing tilpasses svært godt og det overføres helsefordeler til de mange lokalt tilpassede populasjonene. Mens atlantisk laks kommer tilbake med høy grad av troskap til sin natale elv, forviller en liten prosentandel av fisken seg til naboelver. Forvillingsraten ligger på 7,7%, og for atlantisk laks er det rapportert 10,1%, med merkbare forskjeller mellom ulike laksepulasjoner. Mens forvilling noen ganger blir omtalt negativt som en mislykket tilbakekomst "failure to home", anses det nå å være et viktig evolusjonært trekk ved laksefiskens biologi og supplementerer homing. Forvilling beskytter mot ugunstige endringer i habitatkvalitet, og muliggjør kolonisering av nye habitater samt rekolonisering av tidligere habitater etter utryddelse av lokale populasjoner. Tidligere har det blitt foreslått at forvilling og homing begge har alternative evolusjonære livshistorie egenskaper som øker levedyktighet, med homing som gir overlevelsersfordeler til populasjoner som har utviklet seg for å maksimere de spesifikke miljøforholdene i deres natale elv, mens forvilling tjener til effektivt sikring mot ustabilitet i habitatet, inkludert kolonisering av nye habitater. En rekke studier har indikert tilstedeværelsen av en arvelig komponent til både homing og forvilling oppførsel, selv om de spesifikke gener og genetiske prosesser som er involvert ikke er fullt ut forstått. Flere genetiske mekanismer er potensielt viktige, inkludert kontroll over imprinting og olfaction og seksuell modning.

Det har vært mye rapportert at oppdrettslaksefisk fra klekkeri, etter å ha blitt satt ut som smolt, ikke bare har lavere overlevelse i sjø, men også forviller seg mer enn deres ville artsfrender. En rekke studier er utført av Jonsson og kolleger på Imsa-bestanden. I en tidligere studie ble det rapportert at forvillingsraten, over flere år, for oppdrettslaks og vill atlantisk laks var henholdsvis 15,4% og 5,8%. I en nyere studie rapporterte de samme forfatterne forvillingsrater på henholdsvis 88% og 28% for oppdretts- og villfisk, mens hybrider viste middels forvillingsrate. Mens forvillingsraten varierer fra år til år, har det blitt foreslått at den økte frekvensen av forvillet fisk rapportert i denne gamle studien delvis kan skyldes det gradvise tapet av homing-evne under domestiseringsprosessen i klekkerier. Det er interessant at blant hybrider, ga det å ha en vill mor økt homing nøyaktighet (36% forvillet fisk) sammenlignet med å ha en vill far (64% forvillet fisk). Denne observasjonen støtter hypotesen om at mors arv er viktigst for homing evne. Det ble foreslått at denne sterkere seleksjonen for homing hos hunner skyldes at hunnene må finne et egnet gytehabitat, mens hannene bare søker hunner, og habitatplassering er mindre viktig.

En rekke teorier har blitt foreslått for å forklare de høyere forvillingsratene av klekkerioppdrettet fisk. En av de mer plausible teoriene er basert på ufullstendig imprinting hos ung fisk. Som beskrevet tidligere er juvenil olfaktorisk imprinting nært forbundet med endringer i hormonnivåer under smoltifisering, spesielt økningene i T3/T4. Mangelen på sosiale og miljømessige stimuli under klekkeriforhold resulterer generelt i at fisk viser lavere hormonnivåer og redusert olfaktorisk aktivitet sammenlignet med villfisk. Under disse forholdene er klekkerioppdrettet fisk allment antatt å ha redusert imprinting i forhold til villfisk.

4.7. MILJØMESSIGE OG MENNESKESKAPTE EFFEKTER PÅ SENSORISK FYSIOLOGI

Miljøfaktorer, spesielt temperatur, virker på alle fysiologiske systemer, inkludert sensorisk fysiologi. Mest kritisk er temperatur, da den har en direkte, termodynamisk effekt på biokjemiske reaksjonshastigheter, og endrer ikke bare den absolutte reaksjonshastigheten, men også interaksjoner mellom forskjellige fysiologiske prosesser og responser. I lys av den kritiske betydningen av miljøfaktorer på fysiologiske prosesser, er det økende bekymring over virkningen av forventede klimaendringer. Mens mest bekymring har vært rettet mot global oppvarming, er klimaendringer også pådriver for andre miljøendringer, spesielt deoksygenering (hypoksi) og havforsuring. Klimaendringsmodeller forutsier at havets pCO₂ vil overstige 900 ppm innen 2100 fra dagens nivåer på \approx 400 ppm, noe som fører til en reduksjon i havets pH (havforsuring), mens havtemperaturen vil øke mellom 3-5 °C (verste utfall) i samme tidsperiode. Temperaturavhengigheten til kjemiske reaksjoner betyr at nivåene av tilgjengelig oksygen i kystvann vil reduseres, spesielt når de kombineres med økte nivåer av

næringsutslipp og eutrofiering, noe som fører til en økning i størrelsen og antall hypoksiske soner. I vannmiljøet er global oppvarming, havforsuring og hypoksi naturlig knyttet til hverandre, og med en rekke andre stresserelementer, spesielt menneskeskapte forurensninger som bare forventes at øker over tid på grunn av akselererende global økonomi. Økte miljøsvingninger og klimaendringer vil fortsatt gi store utfordringer for marine organismer, og vil påvirke fisk på alle nivå av biologisk organisering, fra individ- til bestandsnivå, og påvirke fysiologiske og økologiske prosesser på en rekke direkte og indirekte måter.

Anadrome fisker som atlantisk laks er spesielt utsatt for global oppvarming, da overgangene mellom ferskvann og marine habitater er finjustert til bestemte miljøsignaler. Stigende vanntemperaturer vil påvirke atlantisk laks i alle stadier av livssyklusen. Spesielt forventes global oppvarming å akselerere en rekke utviklingsstadier, inkludert embryoutvikling, klekking og yngel-oppkomst og parr-smolttransformasjon. Stigende temperaturer i elvene vil øke vekstraten hos laksunger, noe som resulterer i at yngel tidligere oppnår smoltstørrelse. Det er rapportert at smoltalderen har gått ned de siste årene samtidig med økende vanntemperaturer. Stigende elvetemperaturer påvirker tidspunktet for nedstrøms smoltutvandring, med smolt som migrerer til havet tidligere på året. Denne tidligere smoltutvandringen kan føre til et misforhold mellom timing av smoltens overgang til sjø og gunstige forhold i sjøen. Ikke bare har dette vært involvert i svekket smoltkvalitet, men det kan også muligens påvirke optimale olfaktoriske imprintingprosesser under nedstrøms migrasjon, noe som igjen kan påvirke homingadferden til returnerende voksne negativt.

Klimaendringer har en negativ innvirkning på populasjoner av atlantisk laks gjennom svekket sensorisk fysiologi. De tre viktigste stressfaktorene for klimaendringer, global oppvarming, hypoksi og havforsuring, har alle vist seg å endre kinematikken til rovdyr-byttedyrinteraksjoner hos fisk på grunn av endringer i aerobt omfang og utholdenhet, med potensielle effekter på økologiske nivåer. Spesielt har forhøyet temperatur vist seg å påvirke mange komponenter i rømningsresponsen, inkludert kinematikk og maksimal svømmeytelse, på grunn av endringer i aerobt omfang og utholdenhet. Temperatur kan også påvirke rømningsresponsen hos fisk gjennom effekt på ulike ikke-lokomotoriske komponenter i rømningsresponsen, som respons, fluktrespons, reaksjonsavstand og direksjonalitet fra trusselen. For eksempel, hos regnbueørret akklimatisert i 2 uker ved forskjellige temperaturer (5–25°C), viste de fiskene som ble utsatt for den høyeste temperaturen kortere rømningsforsinkelser.

Hypoksi er kjent for å redusere sensorisk ytelse i ulike vertebrate taxa, inkludert fisk. Som en konsekvens kan enhver effekt av hypoksi på sensorisk ytelse og olfaktorisk mediert skremmerespons også gjenspeiles i redusert rømningsytelse. I tillegg kan hypoksi begrense fiskens evne til å komme seg etter anaerob aktivitet, og dermed begrense dens potensialet til å engasjere seg i «repeterende utbrudd» av aktivitet seinere. Nyere informasjon indikerer at den viktigste negative effekten av hypoksi på olfaktorisk mediert rømningsrespons hos fisk er gjennom svekket rømningsrespons og direksjonalitet.

Menneskeskapt forsurening av innsjøer, elver og hav kan ha en dramatisk innvirkning på strukturen og funksjonen til akvatiske økosystemer, og påvirke både biologiske og økologiske prosesser, inkludert sensorisk fysiologi hos atlantisk laks. Historisk sett har problemet med forsurening hovedsakelig vært knyttet til ferskvannssystemer påvirket av sur nedbør. Nå har nyere oppmerksomhet vendt fokuset mer på trusselen om forsurening i marine økosystemer, hvor økt CO₂-opptak fra atmosfæren fører til at havets pH avtar med en samtidig økning i oppløst CO₂. Både naturlige og menneskeskapt forurensningskilder (sur nedbør) kan føre til senket pH i omgivende vann i ferskvannssystemer. En rekke studier har rapportert at luktesans-mediert adferd svekkes under forhold med svak forsurening hos ferskvannsfisk, inkludert kjemosensorisk alarmrespons. For eksempel ble det rapportert at under svakt sure forhold (pH; 6.0) viste ung atlantisk laks nedsatt evne til å reagere på kjemiske alarm signaler (alarmstoffer fra hudekstrakter) fra artsfrender. Flere faktorer som virker individuelt eller kollektivt kan forklare en slik kjemosensorisk svekkelse. Forsuring kan i seg selv kjemisk forstyrre alarm signalene og påvirke fiskens luktesansfunksjoner. Alternativt kan forskjeller i lokale miljøforhold påvirke den biokjemiske sammensetningen eller mengden kjemiske alarm signaler produsert av epidermalt vev, eller begge deler, noe som fører til variasjoner i alarmrespons. Det ble foreslått at svekkede luktesansmedierte responser gir nedsatt adferd mot rovdyr, med konsekvenser for fysisk styrke og overlevelse.

Samlet sett kan effektene av klimaendringer på rømningsresponsen oppstå gjennom redusert muskelytelse og / eller forstyrrelse av hjernen og sensoriske funksjoner. I alle disse tilfellene, siden rømningsresponsen er adferd som er direkte relatert til overlevelse (anti-rovdyradferd), vil disse effektene sannsynligvis være grunnleggende drivere for endringer i marine samfunn, noe som påvirker fysisk styrke både på individ- og populasjonsnivå.

Flere stressfaktorer

Til dags dato er det få studier som har undersøkt effekten av flere stressfaktorer på fiskens sensoriske fysiologi. Mens de fleste studier som undersøker virkningen av klimaendringer på rømningsresponsen har fokusert på en enkelt miljøparameter, er det mer realistiske scenariet at fisk vil bli utsatt for flere stressfaktorer. I tillegg til global oppvarming blir hypoksi (lave nivåer av oppløst oksygen) raskt mer utbredt globalt på grunn av klimaendringer og menneskeskapt påvirkning, som eutrofiering. Oppvarming og hypoksi er sannsynlig å forekomme i de fleste akvatiske økosystemer, spesielt i kystfarvann. Videre er oksygen mindre løselig i varmere vann, noe som øker sannsynligheten for at disse to miljøstressorene forekommer sammen. De få studiene som har undersøkt kombinert effekt av temperatur og hypoksi på rømningsrespons hos fisk, rapporterte at endringer i respons primært var temperaturavhengige, og at hypoksi hadde minimal tilleggseffekt. I tillegg til miljøstressorer knyttet til klimaendringer, kan fisk også bli samekspontert for antall alternative biotiske eller abiotiske påkjenninger som miljøgifter, som i kombinasjon kan påvirke adferdsresponsen negativt, inkludert rømningsresponsen. Det er nå godt etablert at eksponering for en rekke menneskeskapt forurensninger, inkludert plast, legemidler, plantevernmidler og metaller, kan ha en negativ effekt på adferdsresponsen i fisk, inkludert rømningsresponsen. For eksempel resulterte sub-dødelig eksponering av den tropiske fisken *Astyanax aeneus* til organofosfat insektmidlet *ethoprophos* i en svekket rømningsrespons sammenlignet med kontroller etter eksponering for et simulert rovdyrangrep. I en annen studie viste klekkeri oppdrettet atlantisk laksesmolt utsatt for det angstdempende stoffet Oxazepam modifiserte adferdsresponsen, inkludert økt risikotaking (dristighet) og redusert anti-rovdyradferd. I tillegg til å påvirke rømningsresponsen, kan eksponering for miljøgifter forstyrre smoltifiseringen. For eksempel svekker eksponering av ung atlantisk laks for miljømessige østrogener ionreguleringen i både ferskvann og sjøvann, og forstyrrer endokrine veier som er kritiske for smoltutvikling og olfaktoriske imprinting mekanismer.

4.8 LITTERATUR

4.8.1 Anbefalt litteratur

- Bleckman H and Zelick R. 2009. Lateral line system of fish. *Integr Zool* 4, 13. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2008.00131.x>
- Brown C, Laland K, Krause J. 2011. *Fish cognition and behavior*. (Ed. Culum Brown). John Wiley & Sons.
- Davie A, Minghetti M and Migaud H. 2009. Seasonal Variations in Clock-Gene Expression in Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Chronobiol. Int.* 26, 379 <https://doi.org/10.1080/07420520902820947>
- Domenici P and Hale ME. 2019. Escape responses of fish: a review of the diversity in motor control, kinetics and behaviour. *J Exp Biol* 222, 1 <https://doi.org/10.1242/jeb.166009>
- Falcón J and Zohar Y. 2014. Photoperiodism in Fish. *Encyclopedia of Reproduction* (Second Edition) 6, 400
- Graham CT and Harrod C. 2009. Implications of climate change for the fishes of the British Isles. *J. Fish Biol.* 74, 1143 <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02180.x>
- Keefer ML and Caudill CC. 2014. Homing and straying by anadromous salmonids: a review of mechanisms and rates. *Rev Fish Biol Fisheries* 24 <https://doi.org/10.1007/s11160-013-9334-6>

- Ladich F and Schulz-Mirbach T. 2016. Diversity in fish auditory systems: One of the riddles of sensory biology. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 4, 1. <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00028>
- Leduc AOHC, Roh E, MacNaughton, Benz F, Rosenfeld J and Brown GE. 2010. Ambient pH and the Response to Chemical Alarm Cues in Juvenile Atlantic Salmon: Mechanisms of Reduced Behavioral Responses. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 139, 117 <https://doi.org/10.1577/T09-024.1>
- Keefer ML and Caudill CC. 2014. Homing and straying by anadromous salmonids: a review of mechanisms and rates. *Rev. Fish. Biol. Fish.* 24, 333 <https://doi.org/10.1007/s11160-013-9334-6>
- McCormick SD. 2012. Smolt Physiology and Endocrinology. *Fish Physiol* 32, 199 <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396951-4.00005-0>
- Mouritsen H. 2018 Long-distance navigation and magnetoreception in migratory animals. *Nature* 558, 50 <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0176-1>
- Nisembaum LG, Martin P, Lecomte F and Falcon J. 2021. Melatonin and osmoregulation in fish: A focus on Atlantic salmon *Salmo salar* smoltification. *J. Neuroendocrinol.* 33, e12955 <https://doi.org/10.1111/jne.12955>
- Popper AN and Hawkins AD. 2018. The importance of particle motion to fishes and invertebrates. *J Acoust Soc Am* 143, 470 <https://doi.org/10.1121/1.5021594>
- Popper AN and Hawkins AD. 2019. An overview of fish bioacoustics and the impacts of anthropogenic sounds on fishes. *J. Fish Biol.* 94, 692. <https://doi.org/10.1111/jfb.13948>.
- Rikardsen AH et al. 2021. Redefining the oceanic distribution of Atlantic salmon. *Scientific Reports* 11:12266. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-91137-y>
- Salmenkova EA. 2017. Mechanisms of homing in salmonids. *Biol. Bull. Rev.* 4, 287. <https://doi.org/10.1134/S2079086417040077>
- Thorstad EB, Whoriskey F, Rikardsen AH and Aarestrup K. 2011. Aquatic nomads: The life and migrations of the Atlantic salmon. In *Atlantic Salmon Ecology* (Eds Aas Ø. et al.) p. 1–32, Blackwell Publishing Professional
- Thorstad EB, Bliss D, Breau C, Damon-Randall K, Sundt-Hansen LE, Hatfield EMC, Horsburgh G, Hansen H, Maoiléidigh NO, Sheehan T and Sutton SG. 2021. Atlantic salmon in a rapidly changing environment - Facing the challenges of reduced marine survival and climate change. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 31, 2654. <https://doi.org/10.1002/aqc.3624>
- Ueda H. 2018. Sensory mechanisms of natal stream imprinting and homing in *Oncorhynchus* spp. *J. Fish Biol.* 95, 293. <https://doi.org/10.1111/jfb.13775>

4.8.2. Referanse til figurer og tabeller

- Fleming MS et al. 2019 Functional divergence of thyrotropin beta-subunit paralogs gives new insights into salmon smoltification metamorphosis. *Sci Rep* 9, 4561 <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40019-5>
- Hang CY, Kitahashi T and Parhar IS. 2016. Neuronal Organization of Deep Brain Opsin Photoreceptors in Adult Teleosts. *Frontiers in Neuroanatomy* 10, 48. <https://doi.org/10.3389/fnana.2016.00048>
- Hegvik S. 2014. Acoustic startle responses in European sprat (*Sprattus sprattus* L.) and diploid versus triploid Atlantic salmon fry (*Salmo salar* L.). Masters thesis, University of Oslo, 58 pp.

- Nisembaum LG, Martin P, Lecomte F and Falcon J. 2021. Melatonin and osmoregulation in fish: A focus on Atlantic salmon *Salmo salar* smoltification. *J. Neuroendocrinology*. 33, e12955 <https://doi.org/10.1111/jne.12955>
- Popper AN and Hawkins AD. 2019. An overview of fish bioacoustics and the impacts of anthropogenic sounds on fishes. *J. Fish Biol.* 94, 692-713. <https://doi.org/10.1111/jfb.13948>.
- Reimer T, Dempster T, Warren-Myers F, Jensen AJ and Swearer SE. 2016. High prevalence of vaterite in sagittal otoliths causes hearing impairment in farmed fish. *Sci Rep* 6, 25249 <https://doi.org/10.1038/srep25249>
- Sneddon LU. 2003. Trigeminal somatosensory innervation of the head of a teleost fish with particular reference to nociception. *Brain Res*, 972, 44. [https://doi.org/10.1016/S0006-8993\(03\)02483-1](https://doi.org/10.1016/S0006-8993(03)02483-1)
- Sneddon LU. 2002. Anatomical and electrophysiological analysis of the trigeminal nerve in a teleost fish, *Oncorhynchus mykiss*. *Neurosci Lett*, 319, 167. [https://doi.org/10.1016/S0304-3940\(01\)02584-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3940(01)02584-8)

ILLUSTRASJONER OG FIGURER

Følgende har bidratt med figurer eller bilder til kapittel 4. Bidragsyterne beholder sine eventuelle copyrightrettigheter uten forkortelse.

Harald Kryvi: 4.X

Knut Gangåssæter: 4.X

Fra Bengt F: Hvem har tegnet 4.1, 4.3, 4.10, 4.12, 4.16, 4.17, 4.18?

Anthony Peltier: 4.2, 4.4, 4.5, 4.6, 4.7, 4.8, 4.9, 4.11, 4.13, 4.14

Ian Mayer: 4.15

Marco A. Vindas: 4.19