

17



Reproduksjon

Elin Kjørsvik¹, Maren Mommens², Ingun Næve^{2,3} og Birgitta Norberg⁴

¹Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet, ²AquaGen AS, ³Lerøy Seafood Group AS, ⁴Havforskningsinstituttet

SAMMENDRAG

Vellykket reproduksjon er nødvendig for at artene og deres ulike populasjoner kan fortsette å eksistere. Kjønnsmodning og gyting er den mest energikrevende aktiviteten i fiskens liv, enten det skjer én gang (semelpar fisk) eller over flere sesonger (iteropar fisk). Det reproduktive endokrine systemet i fisk kontrollerer kjønnsmodning og gytetidspunktene for å gi avkommet mest mulig optimal overlevelse. Signalstoffene i denne prosessen er hormoner som sendes med blodet (transportveien) til målorganene, som deretter responderer på mottatt signal. Kjønnsmodning og gonadeutvikling er avhengig av miljøsignaler og fiskens ernæringsstatus, og dette er faktorer som kan utnyttes for forbedring av stamfiskhold og eggproduksjon. Fiskenes fekunditet er avhengig av art, gyttemønster, størrelse, alder, næringstilgang og miljøfaktorer, og kan variere mellom færre enn 100 egg til mange millioner egg per gyttesesong.

17.1 STOR VARIASJON I REPRODUKSJONSMØNSTRER HOS FISK

Ingen andre virveldyr har så mange arter som fiskene. I dag er det registrert over 30.000 fiskearter og det oppdages flere nye arter hvert år. Benfiskene er mest tallrike (ca 98%). De første beinfiskene oppstod trolig for ca 420 millioner år siden, og nå dominerer de verdens vann- og sjøområder. Overalt hvor det finnes vann kan vi trolig finne beinfisk som lever der, enten det er i de dypeste havområdene, i arktiske innsjøer som er islagte store deler av året, eller i tropiske innsjøer/dammer som er tørrlagte i store deler av året. De er utrolig tilpasningsdyktige, og opp gjennom evolusjonen har de blitt til svært mange arter som ser svært forskjellige ut og som har forskjellig leveste; beinfiskene har erobret alle akvatiske områder på jorda med stor suksess.

Ingen andre grupper av virveldyr har større forskjeller i sin reproduksjon enn fiskene. Forskjellene mellom artene i leveste og størrelse medfører svært stor forskjell i antall egg hunnfisken kan produsere, hvordan og hvor ofte de gyter, hvor store avkom de produserer, og hvor godt de passer på avkommet. Den viktigste faktoren for at en art skal overleve, er at reproduksjonen (kjønnsmodning og produksjon av egg og melke) er vellykket og at avkommet kan overleve slik at arten fortsetter. Kunnskapen om fiskearters reproduksjon er ofte mangelfull. For å få til yngelproduksjon i fangenskap, må vi vite hva som skal til for å oppnå vellykket kjønnsmodning og at fisken utvikler egg og melke som kan gi opphav til levedyktig avkom.

De forskjellige beinfiskartene har tilpasset seg mange forskjellige miljøer for å produsere sitt avkom, mange er ekstremt tilpasset bestemte miljø eller perioder for kjønnsmodning og gytingen skjer på det mest gunstige tidspunktet for at avkommet skal finne mat og overleve.

Alder ved kjønnsmodning, dannelsen av kjønnsceller og tidspunkt for gyting påvirkes av ytre miljøfaktorer, fiskens ernæringsstatus og fiskens genetiske bakgrunn.

Miljøfaktorer som påvirker gytingen, kan variere mellom forskjellige klimasoner. I tempererte områder på den nordlige og sørlige halvkule er det de sykliske variasjonene av daglengde og temperatur gjennom de fire årstider som fungerer som signal som stimulerer kjønnsmodning i fisken. I tropiske og subtropiske områder, der daglengden varierer lite gjennom året, påvirkes gytetiden av andre miljøfaktorer, som bestemte månefaser, perioder med kraftig regn og oversvømmelser eller perioder med økt mattilgang. Den sykliske variasjonen av daglengde og temperatur gjennom året, fører til sesong-typisk gyteadfærd som kan variere mellom fiskeartene. Arter som har

årstidsbestemte gytesesonger, spiser ofte ikke i løpet av gyteperioden, mens de som kan gyte gjennom hele året også må spise for å ha nok energi til oppbyggingen av flere egg. All sesongmessig gyting er tilpasset miljø som kan gi de nyklekkede larvene optimal førtilgang og overleving, og marine fiskearter som torsk (*Gadus morhua*) og kveite (*Hippoglossus hippoglossus*) gyter om våren, mens laksefisk gyter i ferskvann om høsten.

Felles for alle arter er at de er avhengige av både «indre signaler» (for eksempel størrelse eller kondisjonsfaktor) og miljøsignaler (for eksempel lys) for å starte kjønnsmodningen til ulike perioder for at avkommet skal overleve, vokse og unngå predasjon.

I kommersielt oppdrett ønsker man å kunne produsere slakteklar fisk gjennom hele året, og det er derfor behov for å kunne produsere rogn på flere tidspunkter i året utover villfiskens naturlige gyteperiode. Til dette brukes kunstig dagslys og temperaturkontroll for å stimulere kjønnsmodning på flere tidspunkter i løpet av et år.

For å kunne kontrollere reproduksjonen på denne måten, og å sikre tilgang til yngel hele året er det nødvendig å forstå de grunnleggende mekanismene som regulerer gametogenesen - oogenese i hunnfisk og spermatogenese i hannfisk.

De fleste fiskearter er enten hunner eller hanner hele livet, de er gonokoriske. Hermafroditter kan ha ovarier og testis i forskjellige perioder, eller begge deler kan være til stede samtidig. Vi skiller mellom protogyne (fra hunn til hann, «vanligste» type hos benfisk) og protandriske (fra hann til hunn) hermafroditter. I mange fiskearter blir kjønn genetisk bestemt, enten ved at hunnen er homozygot og hannen heterozygot (XX/XY), eller ved at hunnen er heterozygot og hannen homozygot (WZ/ZZ). I andre arter vil miljøet være avgjørende for hvilket kjønn fisken utvikler.

Det er med andre ord svært mange veier til suksess for benfiskenes formering. Hvordan eggproduksjon (eggstørrelse, antall egg), befruktning og artens tidligste utvikling foregår, er tilpasset miljøet gjennom tusener av år.

17.1.1 Gytevandringer

Mange fisk har lange gytevandringer mellom områder hvor de finner mat og hvor de gyter eller parrer seg. Eksempel på dette er den atlantiske laksen (*Salmo salar*), som blir klekket i ferskvann i elva, svømmer ut i havet når den smoltifiserer, og returnerer til elva den klekket i når den skal gyte.

Typisk for marine fisk i våre farvann er den atlantisk torsken (*Gadus morhua*), hvor særlig skreien har lang gytevandring fra Svalbard/Barentshavet og sørover til Lofoten eller Møre-kysten.

Det er stor variasjon i strategiene for gytevandringer, kjønnsmodning og forplantning. Vi skiller mellom ulike grupper fisk alt etter hvor de forplanter seg og hvor de oppholder seg store deler av tida før kjønnsmodning. De fleste marine fisk blir klekket og oppholder seg i sjøvann hele livet, og de fleste ferskvannsfisk blir klekket og oppholder seg i ferskvann hele tida. Mange fisk med gytevandringer er anadrome eller katadrome, med opphold i ulike vannmiljø i bestemte perioder:

- Anadrome fisk blir klekket og vokser opp i ferskvann, vandrer til havet på næringsøk og kommer tilbake til ferskvann igjen for å gyte. Flere norske fiskearter er anadrome, som for eksempel laks, (sjø)ørret (*Salmo trutta trutta*), (sjø)røye (*Salvelinus alpinus*), tre-pigget stingsild (*Gasterosteus aculeatus*) og havniøye (*Petromyzon marinus*). Typisk for disse artene er også at ikke alle individer vandrer ut, men holder seg i ferskvann hele livet. Disse blir aldri like store som de som vandrer ut i sjøen.
- Katadrome fisk er klekket i sjøvann, men vokser opp i ferskvann, vandrer ut i havet for å gyte, og avkommet blir ført med strømmen til kystområder hvor de kan vandre opp til oppvekstområder i ferskvann. Det mest kjente eksemplet på slike arter er den europeiske ålen (*Anguilla anguilla*). Den har lang gytevandring fra Europas kyster, gyter i Sargassohavet og så driver larvene med Golfstrømmen til europeiske farvann hvor de kan vandre opp i elvene. Skrubbeflyndre (*Platichthys flesus*) kan også være katadrom, hvor yngelen i noen tilfeller svømmer opp i ferskvann eller oppholder seg i brakkvann i oppveksten.

Andre arter kan ha midlertidige opphold mellom ferskvann og sjøvann. Noen lever i ferskvann og gyter i estuarier/brakkvannsområder, slik at larvene driver ut i sjøen og yngelen svømmer etter hvert opp i ferskvann (de er amfidrome). Andre lever i elv, og svømmer oppstrøms i elva for å gyte slik at egg og yngel driver nedover elva til leveområdet (de er potadrome).

17.2 GYTING OG EGGTYPER

Alle fiskearter har bestemte gyteområder, miljøforhold eller substrater som de vil gyte under. Her er noen eksempler:

Den atlantiske laksen vender tilbake til «sin» elv for å gyte, og mange bruker så mye energi på å nå fram at de dør etter gytingen. Hunnfisken graver en gytegrep på gyteplassen i elva, og hannfisken befrukter eggene med melke før hun dekker over med grus. Laksen passer ikke på avkommet etter gyting. Det kan være mye kamp mellom hannene om hunnlaksens gunst, og hann og hunn utvikler forskjellige kjønnskarakterer under kjønnsmodningen (figur 17.1).



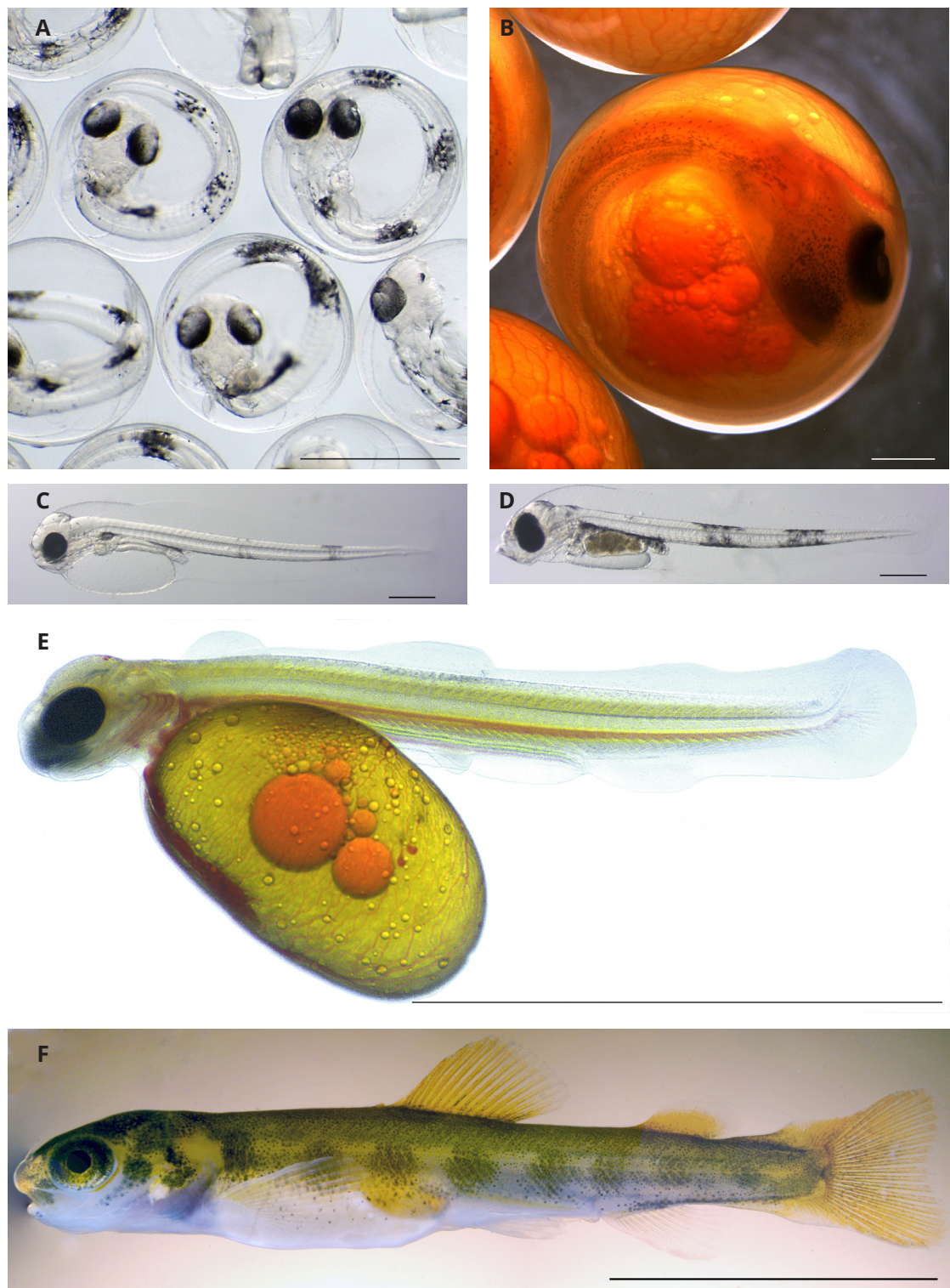
Figur 17.1. Sekundære kjønnskarakterer hos kjønnsmoden laks: Hunn (over) og hann (under).

Torsk samles i bestemte gyteområder, skreien drar fra Barentshavet/Svalbard til Lofoten/Møre, kysttorsken samles gjerne i deler av fjorden de holder til i. I de nordlige og ytre fjordområdene er det noe blanding av kysttorske og skrei som gyter sammen. I gyteområdet gyter en hann og en hunn sammen i vannmassene, og eggene blir befruktet og svever fritt i de øvre vannmassene i løpet av utviklingen (eggene er pelagiske).

De fleste fiskearter har ikke «yngel-pleie», men det er heller ikke uvanlig at særlig kystnære arter passer på avkommet, og da er det oftest hannen som forsvare eggene. Eksempler på dette er berggyllt- og rognkjeks-hannene, som inviterer hunner til å gyte i sitt revir (ofte en stein eller flat gjenstand). Eggene utvikles på bunnssubstratet (de er demersale), og hannen passer på eggene til de klekker. Berggyllt er også hermafrodit (kan skifte kjønn); alle blir først kjønnsmodne som hunner, og de store hunnene kan senere skifte kjønn og bli hanner.

Laks og torsk har ytre befruktning, dette er det vanligste mønsteret hos benfisk. Men mange arter har også indre befruktning, hos både steinbit (*Anarhichas* sp.) og uer (*Sebastes* sp.) skjer befruktningen innvendig, hvor hannen har spesialutviklet en del av bukfinnen for å befrukte eggene i hunnfisken. Igjen er det flere forskjeller mellom artene, en uer føder levende avkom, mens steinbithunnen gyter eggene noen timer etter befruktning og hannen passer på «eggklumpen» til eggene klekker (9 -10 måneder!).

Fisk kan gyte pelagiske eller demersale egg. Pelagiske egg flyter fritt i vannmassene etter gyting, demersale egg gytes og utvikles på/ved et substrat. Egg-størrelse og -morfologi er gjerne typisk for arten, og innen én art er det lite variasjon i egg-størrelse, antall/størrelse av oljedråper, embryoets morfologiske utvikling og utviklingstid fra befruktning til klekking. **Figur 17.2** viser typiske forskjeller i egg- og larvestørrelser for pelagiske og demersale fiskeegg, med atlantisk laks og torsk som eksempler.



Figur 17.2. Forskjeller i egg- og larve/ungel-størrelse mellom torsk og laks. Torsken har små og gjennomsiktige pelagiske egg og larver, og de er små og lite utviklet ved klekking. Laks gytter store, demersale egg og yngelen er godt utviklet med stor plommesekk ved klekking. Torsk klekker etter ca 13-14 dager ved 5 °C (70 døgngrader) og må begynne å jakte på små planktondyr allerede 3-4 dager (ca 20 døgngrader) etter klekking. Laks klekker ca 62 dager etter befruktning ved 8 °C (500 døgngrader), og lever gjemt i elvegrusen med næring fra plommesekken i ca 112 dager etter klekking (400 døgngrader) før den må begynne å spise. A) Torskeegg før klekking, 1,2 mm i diameter, B) Lakseegg («øyerogn») før klekking, 5,5 mm i diameter, C) Nyklekket torskelarve, 4,3 mm lang, D) startfôringsklar torskelarve tre dager etter klekking (4,5 mm lang) og rett etter første fôring med plankton. Plommesekken er fortsatt synlig, og tarmen er full av mat (rotatorier), E) nyklekket lakseyngel (17 mm lang) har stor plommesekk, et utstrakt blodårenett rundt plommen sørger for mer effektiv respirasjon, mens nyklekte torskelarver ikke har røde blodceller og fortsatt dekker oksygenbehovet med overflate-respirasjon, F) startfôringsklar lakseyngel (parr, 28 mm lang), plommesekken er ikke synlig, larvestadiet er unnagjort i plommesekkefasen og yngelen har godt utviklet fordøyelsesapparat og andre egenskaper. Målestreker: A,B = 1 mm, C,D = 0,5 mm, E,F = 10 mm.

17.2.1 Pelagiske egg

Hos marine fisk er det aller vanligste å gyte pelagiske egg (som torsk i **figur 17.2A**), uansett om den voksne fisken lever pelagisk eller er bunnlevende, om den lever oseanisk eller kystnært, tropisk eller arktisk, og uavhengig av orden/familie-inndeling. Alle fisk som gyter pelagiske egg har ytre befruktning, og eggene svever enkeltvis i de øvre vannlagene (som torsk og flyndrefisk). Noen arter er igjen et unntak fra regelen; kveite gyter på dypt vann og eggene er «mesopelagiske», de flyter i dypere vannlag, på 150 – 250 meter dyp. Pelagiske egg er små, stort sett runde og gjennomsiktige, og gjennomsnittlig størrelse for pelagiske egg er om lag 1 mm i diameter (varierer mellom 0,6 og 4,0 mm). Embryo er stort sett også gjennomsiktig gjennom hele utviklingen, med noen arts-karakteristiske pigmentmønstre på kroppen, og de klekker som små pelagiske larver som er lite utviklet, og som lever av små planktonorganismer (**figur 17.2C,D**) Plommesekken er relativt liten og de må raskt begynne å spise, selv om både syn, fordøyelse og svømmeevne fortsatt er lite utviklet. Slike små pelagiske larver har mange fiender, de tåler lite sult, og dødeligheten i naturen er svært høy. Det er derfor viktig å vokse raskt, så de kan jakte på større byttedyr, og samtidig få færre fiender.

17.2.2 Demersale egg

Nesten alle ferskvannsfisk, fisk som gyter i ferskvann, og mange marine fisker som lever i kystnære, grunne farvann har demersale egg (som laks i **figur 17.2B**). De gyter eggene i tilknytning til et substrat, og de forskjellige artene er tilpasset ulike substrater (stein, sand, alger, tømmerstokker, tomme skjell, etc.). Eggene er ofte klebrige når de blir gytt, og klistrer seg sammen eller til et substrat. Noen arter bygger reir og fisken beskytter eggene. Demersale egg er stort sett større enn pelagiske egg (0,3 – 90 mm i diameter), og de utvikles ofte i mer oksygenfattige omgivelser. Slike embryo utvikler gjerne store blodåresystemer rundt plommens overflate for å få mer effektiv utnyttelse av oksygenet i vannet, som hos lakseembryo og plommeseklarver (**figur 17.2E,F**). Når eggene blir større, blir det mer næring i plommesekken for å støtte embryoets utvikling, og det kan utvikles lengre i egget og slik bli større og mer utviklet enn pelagiske larver etter klekking. Hos noen arter med demersale egg er larvene pelagiske (feks sild). Hos andre arter med demersale egg, er eggene så store og inneholder så mye plommenæring at larvestadiet blir relativt kortere, eller avkommet blir så godt utviklet at de klekker som yngel og hopper over et larvestadium (direkte utvikling). Pigghå (*Squalus acanthias*) og mange andre bruskfisk har direkte utvikling.

17.2.3 Variasjoner i reproduksjon og en klassifisering basert på reproduksjonsmønster

Selv om det finnes nærmest uendelige variasjoner i fiskeartenes reproduksjonsmønster, er det likevel mulig å klassifisere dem i forhold til gytemønster og gyteatferd og den økologiske tilhørigheten for eggenes utvikling. Vi stiller gjerne mellom følgende modus for gyting og befruktning mellom artene (**tabell 17.1**):

Gytemønster	Hvordan	Eksempler
Ovipare (de fleste fisk)	Gyter eggene med ytre eller indre befruktning. Kort eller ingen utvikling i morfisken.	Laks, ørret, torsk, kveite, ++
Ovovivipare (indre befruktning)	Indre befruktning, og befruktete egg beholdes til eller nesten til klekking.	Guppyer (Poecilia) Uer (Sebastes) Sjøhester (Hippocampus)
	Embryo mottar næring fra eggets plommesekk.	
Vivipare (indre befruktning)	Føder fritt svømmende avkom. Fosterutvikling i hunnens genitalsystem, i ovarie-follikler eller i ovidukten (en slags placenta). Embryo mottar næring direkte fra morfisken.	Flere bruskfisk (f.eks haier)

Tabell 17.1.
Hovedgytemønster hos fisk

Forskjellene i hvordan alle de ulike artene formerer seg kan brukes til å klassifisere alle kjente fiskeslag i verden i ulike grupper for reproduksjonsstrategi, basert på artens atferd og økologiske tilhørighet under gytingen og eggutviklingen (se **tabell 17.2**):

Tabell 17.2. Reprodutive strategier hos fisk, med noen eksempler på arter i hver gruppe..

Atferdsmessig gruppe	Økologisk gruppe
Ingen yngelpleie	Gyting i åpent farvann eller på/ved substrat Torsk (pelagiske egg), sild (demersale egg)
	«Eggskjulere» Atlantisk laks
Voktere	Substratgytere Rognkjeks, berggylt
	Reirgytere Stingsild
Bærere	Ekstern eggføring Kantnål
	Intern eggføring Uer, flere haier

Innen alle de økologiske gruppene finner vi også mange undergrupper, som viser hvor spesialiserte fisk er med tanke på hvor, når og hvordan de formerer seg.

Fiskeartenes reproduksjonsstrategier viser mange spesialiseringer i tilpasninger og utvikling. De fleste fiskearter sprer eggene fritt utover, andre skjuler dem, noen passer på eggene, og noen er munnrugere eller bærer eggene på kroppen. Noen har også yngelpleie etter klekking. Når egg blir mer beskyttet mot predatorer, har utviklingen vært at fisken produserer relativt færre og større egg. Da blir det større innhold av endogen næring (større plommesekk, næringstilførsel fra morfisken) til hvert embryo; det fører til at avkom blir større og mer utviklede når de klekker, og larvestadiet kan forkortes eller elimineres helt. Større endogen næringstilgang gjør det mulig for embryo å utvikle permanente vevsstrukturer direkte, og ikke alle fiskeslag gjennomgår metamorfose fra larve til yngel.

I norsk natur finner vi fisk som passer inn i alle disse ulike undergruppene i klassifiseringen av reproduksjonsstrategier.

17.3 OPPBYGGING OG MODNING AV GONADER – ANATOMI OG HISTOLOGI

Benfiskenes reproduktive organer (gonader) er ovarier (hunner) og testes (hanner). De har gjerne to gonader, noen utvikler bare den ene. Gonadene er festet til hverandre ved den dorsale enden av bukhinna (peritonenum), og hvordan gonadene utvikles og modnes er avhengig av artens gytestrategi. Gonadene blir dannet allerede i fosterstadiet, hvor uddifferensierte stamceller migrerer til gonadeanleggene, og utvikles til enten oogonier eller spermatogonier i en prosess som kalles kjønnsdifferensiering. Kjønnsdifferensieringen er hormonelt regulert ved at aromatase fra hjernen (Cyp19b) eller ovariet (Cyp19a) katalyserer omdannelse av testosteron (T) til estradiol-17 β (E2) i fiskelarven. Mange arter har et vindu hvor kjønnsdifferensieringen kan påvirkes av ytre faktorer, noe som blir brukt som første steg i produksjon av fiskegrupper som består kun av ett kjønn (all-male eller all-female). Hos laks, torsk og kveite blir fiskens kjønn bestemt genetisk, hvor hunnene har to X-kromosomer og hannene ett X og ett Y-kromosom. Omdannelsen av T til E2 kan blokkeres i vinduet for kjønnsdifferensiering, enten ved å tilføre et overskudd av androgen (testosteronlignende hormoner) eller ved å behandle fisken med en aromatasehemmer. Da vil all yngel utvikle seg til funksjonelle hanner, men halvparten vil ha to X-kromosomer, så kalte neo-hanner. Egg som blir befruktet med melke fra neo-hanner vil alle være hunnfisk når de klekker. Siden hunnfisk ofte vokser bedre og modner senere er dette en metode som blir brukt i oppdrett av flere ulike arter, for eksempel regnbueørret, laks og kveite.

Reproduksjonen hos fisk styres av endogene rytmer, men de fleste fiskearter, særlig i tempererte strøk, er også avhengige av miljøsignaler som startsignal for kjønnsmodningen. I fangenskap vil gonadene hos mange fiskearter enten ikke modnes i det hele tatt, utvikles bare delvis, eller fisken vil ikke gyte naturlig fordi de mangler miljøsignalene og betingelsene som er nødvendige for å starte disse prosessene. For noen arter er behandling med hormoner nødvendig for at de skal utvikle gonadene og produsere egg og melke. Laks og kveite utvikler modne gonader uten hormonbehandling, men egg og melke må strykes ut gjennom urogenital-åpningen eller gonadene må dissekeres ut (se gonader av laks i **figur 17.3**). Torsk gyter naturlig når den blir holdt i store grupper i kar, men i avlssammenheng er det nødvendig å stryke fisken for å ha kontroll på kryssning mellom foreldrene.



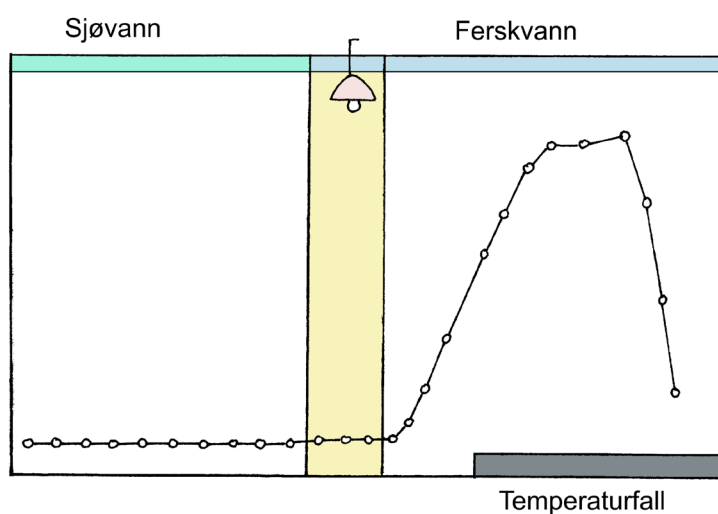
Figur 17.3. Gonader hos hunn- (øverst) og hannlaks (nederst) rett før sluttmodning.

For utvikling av gonadeveksten, måles gjerne den gonadosomatisk indeks (GSI). GSI beregnes som gonadens vekt som andel av den totale kroppsvekten, med formelen:

$$\text{GSI} = [\text{gonadevekt} / \text{total kroppsvekt}] \times 100$$

Noen bruker også å beregne GSI som andel av «sløyd vekt» i stedet for «totalvekt». GSI er et viktig verktøy for å måle utvikling av ovarier og testis i løpet av kjønnsmodningen hos fisk (se **figur 17.4**). Figuren illustrerer også at hunner må bruke mye ressurser for eggproduksjonen, og eggene utgjør stor del av kroppsvekten til hunnene (typisk GSI 18 – 25 ved gyting), mens økningen hos hannfisken utgjør en mye mindre del (typisk GSI 5 – 7 ved gyting). Modenhetsgraden kan også evalueres ved bruk av ultralyd, og ved flere andre, mer arbeidskrevende metoder (som histologi og hormonanalyser av blod). I løpet av kjønnsmodningen er det tett sammenheng mellom hormonutviklingen i blodet og fiskens GSI.

Figur 17.4. Gonadosomatisk indeks (GSI) i laks er et viktig verktøy for overvåking av kjønnsmodning hos stamfisk. Figuren viser skjematisk GSI for stamfisk med laks av begge kjønn, i forhold til tidspunkter for å starte ekstra belysning, for overgang fra sjøvann til ferskvann og for lavere vanntemperatur i løpet av kjønnsmodningen. Disse miljøendringene påvirker kjønnsmodningen og gytetidspunktet, og brukes for å styre eggproduksjonen.



17.3.1 Hunnfisk

De opprinnelige kjønnsstamcellene finnes i gonadeveggen hos begge kjønn. Utvikling av stamcellene i ovariet fram til ovulerte og gytemodne egg kalles oogenese, og består av tre faser: mitosestadiet, vitellogenese og sluttmodning/ovulering.

Disse fasene kan beskrive den generelle utviklingen av gonadene i alle fisk, og utviklingen fra stamceller til oocytter i forskjellige stadier og til modne, ovulerte egg kan beskrives ut fra spesifikke histologiske og fysiologiske markører. **Figur 17.5** viser en skjematisk fremstilling av de ulike stadiene i hunnens oocytt-utvikling, beskrevet nærmere nedenfor.

1. Mitosestadiet

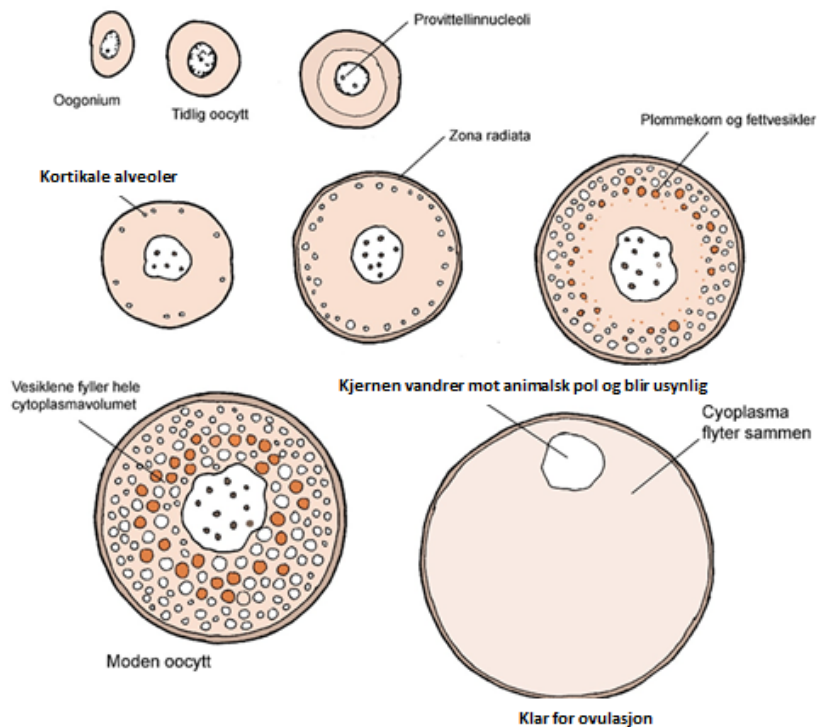
- mitotisk deling og økning i antall oogonier (diploide)
- start 1. meiosedeling (stopp i profase 1): primæroocyt

2. Vitellogenesen

- synlige kortikal alveoler innleder vitellogenesen
- lengste perioden og største veksten
- vitellogenin transport til oocytene

3. Sluttmodning

- kjernen forstørres og oppløses (Germinal Vesicle Break Down, GVBD)
- 1. meiosedeling fortsetter, 2. meiosedeling stopper ved metafase II (fortsett diploid)
- plommekulene smelter sammen, lipiddråper samles, cytoplasma som et lag rundt plommen
- oocytten sveller pga vannopptak og proteolyse av plommeproteiner
- oocytten er klar for ovulasjon



Figur 17.5. Utvikling av oocytter, fra oogonium til modent egg.

Mitosestadiet (primær vekst)

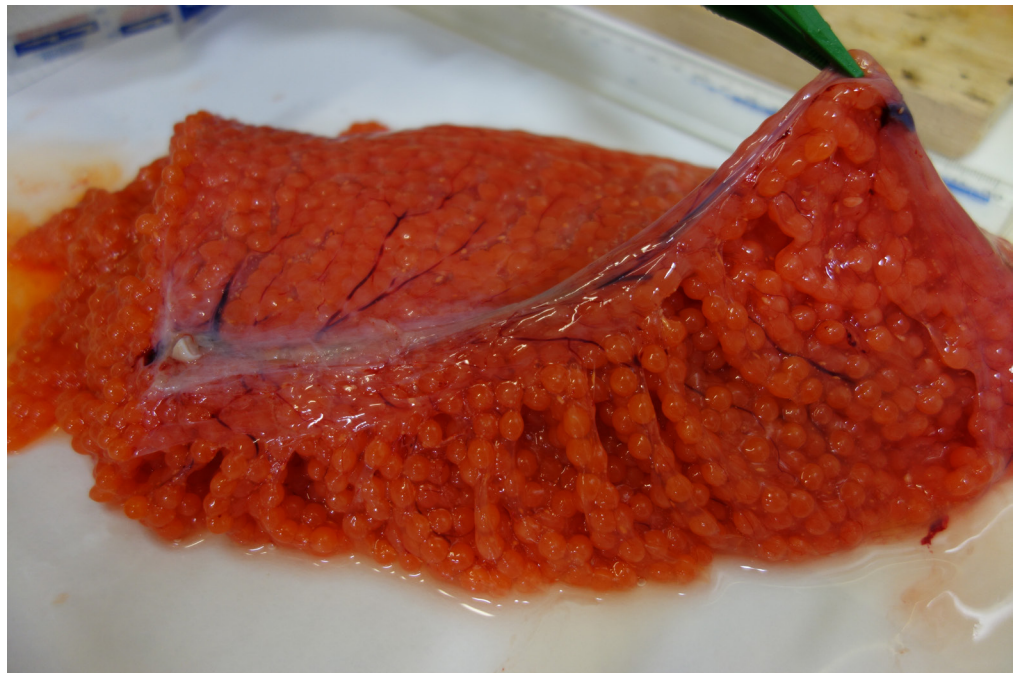
I mitosestadiet (previtellogen vekst) gjennomgår de første stadiene av kjønnsceller (oogonier) i ovariet mitotiske celledelinger (de er diploide), de øker i antall og kan være samlet i klynger. I pattedyr er antallet oogonier som kan utvikles videre til modne egg bestemt ved fødselen. Hos fisk derimot, kan økningen i antallet oogonier gjennom periodiske mitotiske celledelinger være tilnærmet ubegrenset. Fisk kan derfor produsere et høyt antall modne egg gjennom hele den voksne livssyklusen. Den kraftige økningen i antall samsvarer med starten på den sesongmessige gonadeutviklingen. I denne perioden vokser ikke ovariene særlig i størrelse, de er fortsatt små. Oogoniene starter så første meiotiske celledeling. Meiosen innebærer en reorganisering av maternal og paternal genetisk informasjon i løpet av den første meiotiske delingen, som så reduseres til et haploid i løpet av den andre meiotiske delingen. Den andre meiosedelingen avsluttes først etter befruktning. I oogoniene stopper den første meiosedelingen i profase I, og oogoniene omdannes til primæroocytter.

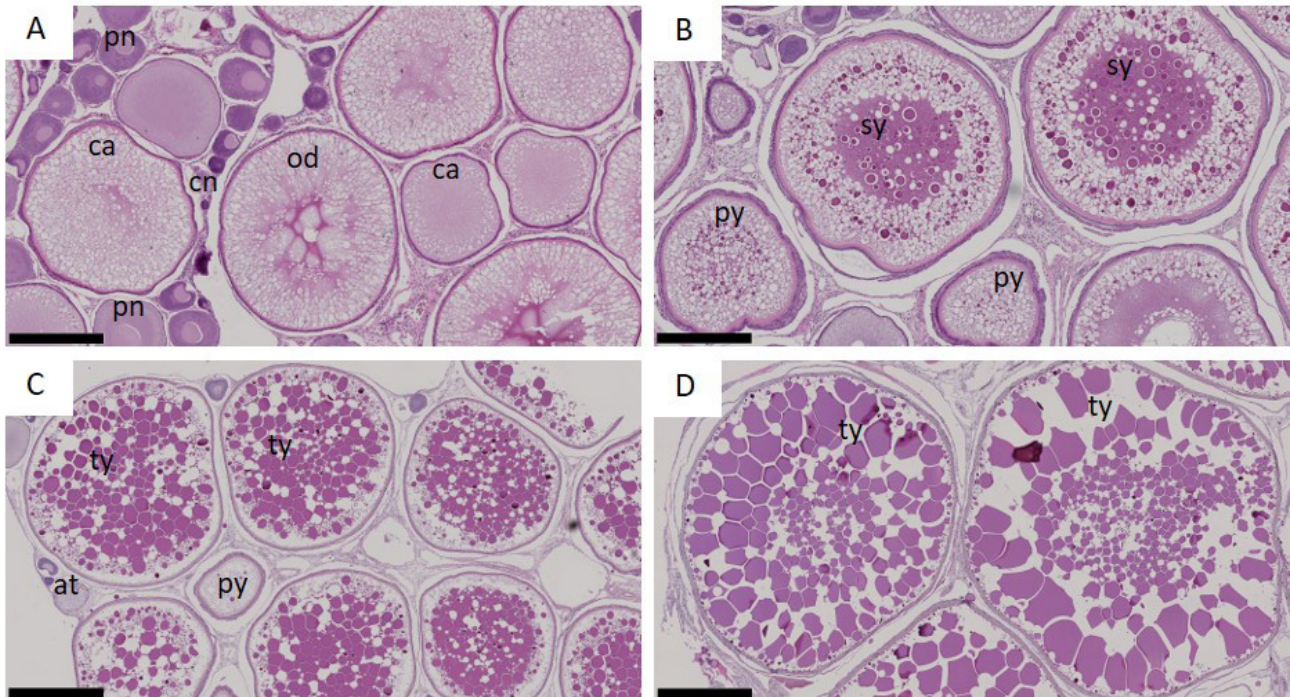
Vitellogenesen (sekundær vekst)

Primære oocytter er små og runde med stor kjerne i forhold til cytoplasma (se figur 17.5 og 17.17). I oocytene dannes det små runde mukopolysakkarider eller glykoprotein-rike strukturer, kalt kortikalkorn (eller kortikal-alveoler), som blir inkorporert i cytoplasma i modne egg, og spiller en viktig rolle i befruktningsprosessen. Disse synlige kortikalkornene markerer starten på den sekundære oocytveksten, vitellogenesen. Vitellogenesen er gjerne den lengste perioden i oocytutviklingen, og det meste av veksten innebærer transport av vitellogeniner fra leveren til oocytene. Vitellogeninene er plommeproteiner: store molekyler av fosfolipoglykoproteiner som utgjør mesteparten av proteinet og er den største kilden til lipider i eggeplommen. Vitellogeniner blir produsert i leveren etter påvirkning av E2, og fraktes med blodet til ovariet, hvor de binder til spesifikke reseptorer på oocytten, og blir tatt opp via reseptormediert endocytose (se også figur 17.12). I oocytene blir vitellogeninene omdannet til flere, mindre plommeproteiner: lipovitelliner, fosvitiner og β -komponent. Disse viktige protein- og lipid-næringsstoffene sørger for utvikling av embryo og plommeseklarver og blir lagret i plommen.

Oocytene er omgitt av et follikkellag som består av et indre lag med granulosa-celler og et ytre thecalag som består av spesielle thecaceller, fibroblaster, kollagenfibre og kapillærer og ytterst ovarieepitel (se **figur 17.12**). Mange oocytter er bundet sammen av dette laget med støttefibre og blodkapillærer, og hos laks utgjør de flere «flak» som er festet i ovarieveggen (se **figur 17.6**). Oocytten har mikrovilli som sørger for kontakt mellom cytoplasmaet og follikkelcellene via spesialiserte membranknutepunkter («tight junctions»). Follikkelveggen spiller en viktig rolle for oocyttenes vekst, modning og ovulering, samt for beskyttelse av oocytten, produksjon av hormoner og deres reseptorer, og overføring av næringsstoffer og kjemiske signalstoffer gjennom og innen follikkelcellene (som beskrevet i avsnitt 17.4 og i **figur 17.12**).

Figur 17.6. Nærbilde av lakserogn før sluttmodning, hvor folliklene med oocytter danner flere «flak». NB follikkelveggen med blodårer og små previtellogene oocytter.





Figur 17.7. Histologiske snitt fra utviklingen av oocytter i atlantisk laks i løpet av oogenesen. Oocytveksten i løpet av kjønnsmodningen kan deles inn i A) primær vekstfase før vitellogenese starter og B-D) sekundær vekstfase, når oocytterne får inkorporert plommemasse/vitellogenin.. Dannelsen av kortikalalveoler (ac i A) i oocytten danner overgangen til vitellogenese. at: atretisk oocyt, ca: kortikal alveoli stadium, cn: kromatin nucleolus stadium, od: oljedråpe stadium, pn: perinucleolus stadium, py: primær oocyt, sy: sekundær oocyt, ty: tertiær oocyt. Målestreker: A,B = 500 μ m; C,D = 1 mm. Fra Næve 2020.

Plommeproteinene samles i «plommekorn», som blir større og flere i løpet av vitellogenese, små lipiddråper kan være synlige, og oocytten øker kraftig i størrelse (**figur 17.5**). De ulike stadiene kan også identifiseres med histologiske snitt, som vist i **figur 17.7**. Oocytten forblir i profase I gjennom hele vitellogenese. Eggeskallet (zona radiata) blir dannet mellom basalmembranen og de omkringliggende follikkel-cellene, og det består av proteiner som også er syntetisert i leveren og fraktet med blodet til ovariet.

Sluttmodning og ovulasjon

Når oocytterne når en viss størrelse avsluttes vitellogenese og meiose-delningen gjenopp-tas. Da er sluttmodningen i gang (tredje rad i **figur 17.5**). Dette er synlig ved at kjernen blir større og vandrer fra sentrum mot den animalske polen (under mikropylen), og deretter går kjernen i oppløsning og blir usynlig (kalles også «Germinal Vesicle BreakDown» (GVBD)). Kromosomene samles (kondenseres), den første meiotiske spindelen dannes, og etter første meiosedeling blir det avsnørt et «pollegeme» fra den primære oocytten, og den sekundære oocytten dannes etter første meiosedeling. Den andre meiosedelingen blir stoppet igjen ved metafase II, og blir ikke avsluttet før etter befruktning (se også **figur 17.20**). Samtidig smelter alle plommekornene sammen og plommen blir ensartet, eventuelle lipiddråper samles, og cytoplasma (cellematerialet) blir synlig som et lag rundt plommen.

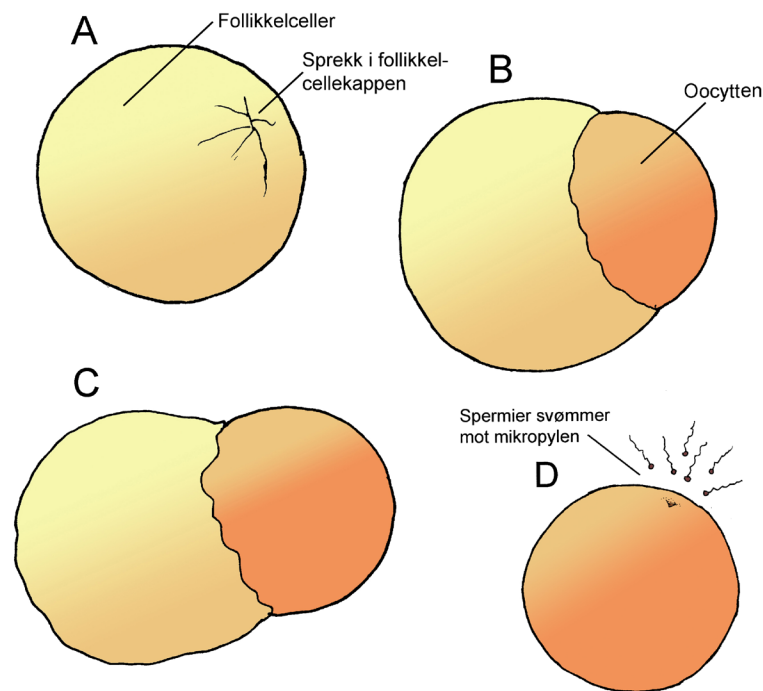
Sluttmodningen er synkronisert i ovariene til de fleste fisk, og fullføres ofte i et relativt kort tidsrom (< 24 timer for mange arter). Til slutt sveller oocytterne på grunn av vannopptak, noe som er avhengig av aktiv ionetransport med $\text{Na}^+\text{K}^+\text{ATPase}$ som øker det osmotiske trykket i oocytten. Proteolyse av plommeproteinene bidrar til den osmotiske gradienten over oocyttermembranen. Oocytterne øker i størrelse, og follikkelen sprekker opp slik at modne oocytter frigjøres (hunnfisken ovulerer, se **figur 17.8**) og ender opp som modne egg enten i ovariet (som hos torsk) eller i bukhulen (som hos laks). Nedbrytningen av plommeprotein før hydrering har mer enn én funksjon: dels bidrar dette til å lage en osmotisk gradient som gjør vannopptak mulig, dels sørger det for lett tilgjengelig energi for de tidligste embryonalstadiene etter befruktning. Plommeproteinene har noe ulik funksjon i fosterutviklingen (embryogenese); noenskal girask energi mens andre skal lagres og bli brukt når det meste av plommesekken er absorbert og larven må begynne å spise. I marine arter

som gyter pelagiske egg, skjer en nærmest total nedbryting av noen av plommeproteinene i forbindelse med sluttmodning og ovulasjon. Nedbrytningen til aminosyrer og små peptider bidrar til en osmotisk gradient som gjør at oocytten tar opp vann og øker kraftig i volum. Denne særlig sterke hydreringen i pelagiske egg gjør at egget holder seg svevende i vannmassen og dessuten blir mindre synlig for predatorer. Vanninnholdet i ovulerte pelagiske egg er ca 90%, mens demersale egg har et lavere vanninnhold (60-70%) og derved relativt mer plommenæring for det kommende fosteret.

Ovulasjonsprosessen innebærer flere trinnvise forandringer både i oocytten og i follikelcellene (**figur 17.8** og **17.12B**). Mikro villiene som forbinder oocytten med granulocellene brytes ned (follikulær separasjon), og deler av follikelveggen blir tynnere og sprekker opp fordi proteolytiske enzymer bryter den ned. Oocytten frigjøres ved sammentrekninger i den glatte muskulaturen i follikelveggen, og dette er delvis regulert av prostaglandiner. På dette tidspunktet er det også dannet en mikropyle ved den animalske polen; en åpning i eggskallet som er akkurat stor nok til at en spermie kan trenge inn og befrukte egget.

For fisk med asynkron oocytutvikling (porsjonsgytere), vil flere oocytgrupper utvikles på samme måte etter tur, enten i løpet av en definert gytesesong (tempererte farvann), eller gjennom hele året (tropiske farvann).

Figur 17.8. Figuren illustrerer ovulasjonsprosessen hos fisk, hvor A) follikelveggen (gul) blir tynnere og sprekker opp, B-C) Oocytten (oransje) har økt i størrelse og frigjøres ved muskelsammentrekninger i follikelveggen, D) de modne eggene blir frigjort til ovariet eller til bukhulen (artsavhengig), og en spermie kan trenge gjennom mikropylen ved befrukningen.



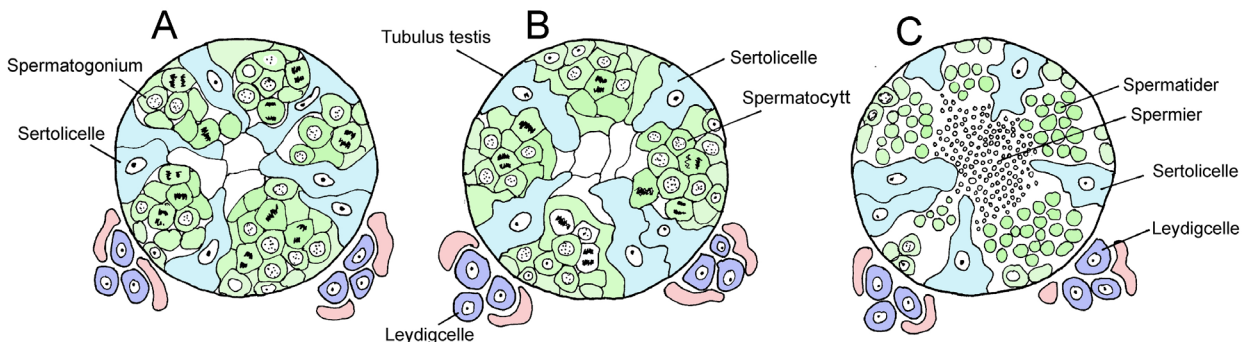
17.3.2 Hannfisk

I hannens reproduksjonssystem (testis) produseres gameter, kjønnshormoner, og sæd-komponenter som er nødvendige for en vellykket formering. Testis er som regel pærede organer, som kan være helt eller delvis slått sammen; de er gjerne avlange, er omgitt av fibrøst vev (*tunica albuginea*) og de er festet til den dorsale delen av kroppshulen (se **figur 17.3** som viser hannfisk før gyting). Som hos hunner, avspeiler den store variasjonen i reproduksjonsstrategier også store forskjeller mellom arter i hvordan testis er bygd opp og modner.

Testis består generelt av sædkanaler som er oppbygd av to deler som er adskilt av en basalmembran (se **figur 17.9**): det interlobulære vevet med Leydigcellene som produserer androgener og inneholder blodårer, makrofager, og nerve- og støttevev (tilsvarende hunnens follikellag). Leydigcellene er ofte store, avrundede celler, og støttevevet henger sammen

med *tunica albuginea* (testisveggen). Innenfor basalmembranen, i det tubulære rommet, finnes Sertolicellene (næring) og spermatogoniene (stamcellene). Disse er organisert i spermatocyster (eller cyster) hvor hver Sertolicelle omgir og støtter en gruppe av synkront utviklende spermatogonier i cysten (blære). Dette er forskjellig fra pattedyrenes spermatogenese, den er ikke-cystisk og Sertolicellene støtter opp rundt flere stadier av spermatogenesen på en gang.

Spermatogenesen hos fisk kan deles inn i tre stadier (**figur 17.9**).



Figur 17.9. Spermatogenese. Generell oppbygging av sædkanalen hos fisk, hvor hver cyste med Sertoliceller gir næring til spermatogonier som utvikles helt synkront. Leydigcellene i vevet rundt cystene produserer androgener og tilsvarer hunnens follikkel-lag. Utviklingen deles inn i tre stadier: Spermatogoniumfasen (A), meiosefasen (B) og spermatogenisk fase (C).

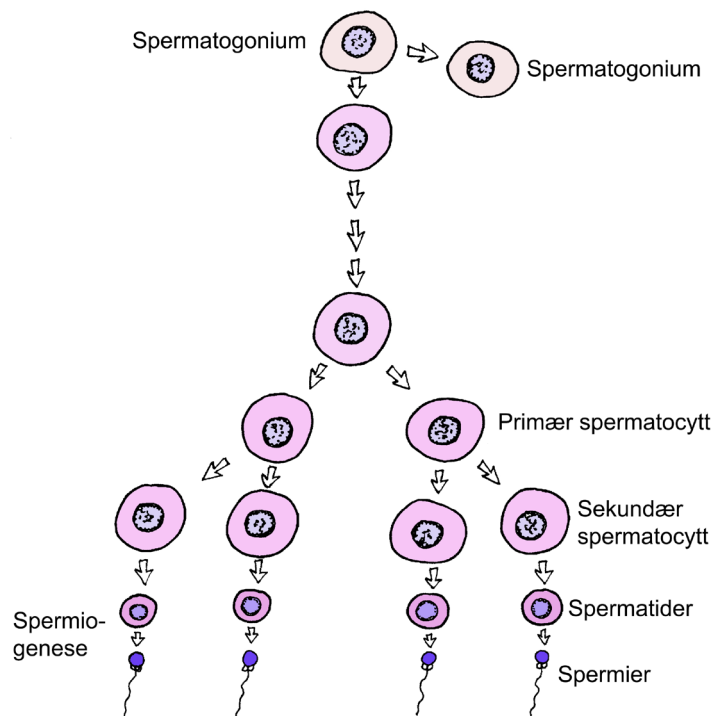
Første stadium er den mitotiske eller spermatogonium-fasen (**figur 17.9A, 17.10 og 17.11A**). Her foregår den viktigste økningen i antall spermatogonier, gjennom flere mitotiske delinger. Antall ganger spermatogoniene kan deles før de utvikles videre til spermatocytter varierer mellom fiskeartene.

Andre stadium er meiosefasen (**figur 17.14B, 17.15 og 17.16B,C**), når spermatogoniene gjennomgår to meiotiske delinger. I løpet av de to meiotiske delingene utvikles hvert spermatogonium først til to diploide spermatocytter og deretter til fire haploide spermatider.

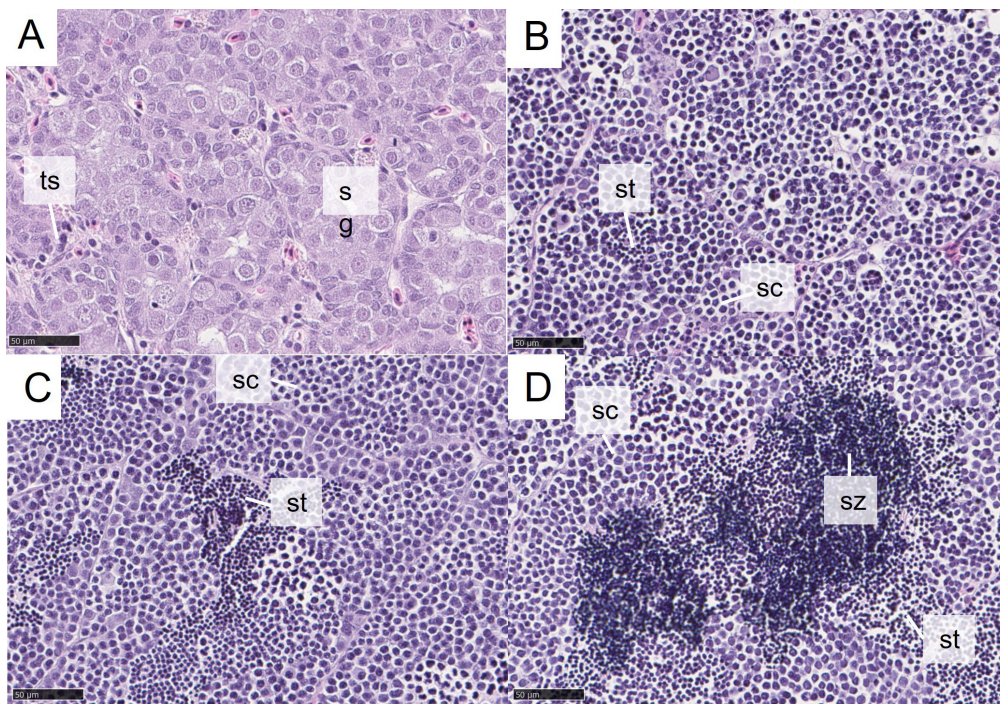
I tredje stadium, den spermatogeniske fasen (**figur 17.9C, 17.10 og 17.11D**), blir de haploide spermatidene utviklet videre til modne flagellerte spermatozoer. Den morfologiske forandringen i kjønnscellene under spermatogenesen er ganske lik mellom artene, slik som redusert størrelse (mindre cytoplasma og organeller) og utvikling av flagell.

Grunnenheten i testisepitelet er cyster dannet av Sertoliceller, hver cyste omgir og støtter én klon av spermatogonier som utvikles helt synkront. To hovedtyper av testisoppbygging er vanlig hos fisk. En type er «begrenset spermatogonial fordeling», som innebærer at cyster med tidlige, udifferensierte spermatogonier er plassert ut mot periferien i testis, nært tunica albuginea. I løpet av differensieringen migrerer disse nærmere sædkanalene hvor spermatogenesen foregår, og cystene åpnes til slutt for å frigjøre spermene. Karpfisk (*Cyprinodontiformes*) og torsk hører til de som har slik utvikling i testis. En annen type er «ubegrenset spermatogonial fordeling», hvor cyster med udifferensierte spermatogonier er spredt rundt overalt i testis, og de migrerer ikke i løpet av utviklingen. Denne typen betraktes som mer primitiv, og laksefisk hører til denne gruppen. Andre arter kan ha testis-oppbygging som en blanding av disse hovedtypene, dette gjelder for eksempel flyndrefisk.

Figur 17.10. Meiosen og utvikling fra spermatogonium til spermie. Spermatogoniene gjennomgår først mitotiske delinger og øker i antall (diploide). I neste fase gjennomgår hvert spermatogonium første meiosedeling og er opphavet til to primære spermatocytter, som så går gjennom andre meiosedeling og blir til to sekundære spermatocytter (haploide). Disse utvikles i spermatogenisk fase til spermatider og til slutt til gyteklare spermier med hale. Hvert diploide spermatogonium blir således opphav til fire haploide spermier.



Spermatogenesisen i fisk starter med et enkelt, udifferensiert spermatogonium som omgis av en eller to somatiske Sertoliceller i en cyste. I hver cyste gjennomgår disse udifferensierte spermatogoniene (**figur 17.9** og **17.11A**) et genetisk bestemt antall mitotiske delinger, samtidig som Sertolicellene øker i antall og på denne måten gir plass til den voksende kimmelleklonen. Alle spermatogoniene som har opphav i et gitt, enkelt spermatogonium er forbundet gjennom cytoplasmiske broer og er omgitt av cystdannende Sertoliceller. På denne måten formes en «kjønnselleklone», hvor alle cellene i cysten gjennomgår spermatogenesisen synkront. Spermatogoniene differensierer etter hvert til primære spermatocytter (**figur 17.9**, **17.10** og **17.11B**), som gjennomgår første og andre meiotiske deling og blir til sekundære spermatocytter og haploide spermatider (**figur 17.9** og **17.11C**). Hvert spermatogonium blir med dette opphavet til fire spermatozoer, som vist i **figur 17.10**. Antallet Sertoliceller stabiliseres under meiosen, når cysten når sitt maksimale volum.



Figur 17.11. Histologiske snitt fra testis i løpet av kjønnsmodningen hos atlantisk hannlaks i løpet av spermatogenesisen. A) I den første mitotiske delingsfasen foregår den viktigste økningen i antall spermatogonier ved mitotiske delinger før de utvikles videre til primære spermatocytter. Andre stadium er meiose fasen, når spermatogoniene gjennomgår begge de to meiotiske delingene. I løpet av de to meiotiske delingene utvikles hvert spermatogonium først til B) to diploide spermatocytter, og C) deretter til fire haploide spermatiser. I tredje spermatogeniske stadium D) blir de haploide spermatisene utviklet videre til modne flagellerte spermatozoer. sc, spermatocyt; sg, spermatogonium; st, spermatis; sz, spermatozoa; ts, testikulær somatisk celle. Målestreken tilsvarer 50 μm . Fra Næve 2020.

Spermatogenesisen avsluttes med at de cytoplasmiske broforbindelsene mellom spermatiser med felles opprinnelse blir brutt, samtidig som den tette cellekontakten mellom inntilliggende Sertoliceller blir åpnet (cysten sprekker opp), slik at spermatozoer slippes ut i lumen av sædkanalen, i en prosess som kalles spermiering. Gjennom spermieringen omdannes spermatisene til spermatozoer, med en «hale», eller flagell (**figur 17.10** og **17.11D**). I tillegg til å gi næring til spermatogoniens overlevelse og utvikling, skiller Sertolicellene ut «sædvæske» til lumen i cysten, og de er også fagocytterende – de absorberer apoptotiske (døde) spermceller eller annet cellemateriale. Spermatozoene får etter hvert evnen til bevegelse etter hvert som de føres gjennom spermkanalen, blandes med sædvæske, og blir til melke som kan strykes fra hannfisken.

17.4 ENDOKRIN REGULERING AV KJØNNSMODNING

Selv om fisk har ulike strategier for å produsere avkom, gjennomgår de alle ganske like fysiologiske prosesser for kjønnsmodning og egg-/spermie-produksjon. For å forstå hvordan utviklingen av gonader kan settes i gang og kan foregå fram mot gytemodne egg og befrukningsklar melke, må vi vite hvordan kjønnsmodningen styres og hvordan utviklingen av de ulike kjønnsstadiene blir regulert. Signalstoffene i denne prosessen er hormoner som sendes med blodet (transportveien) til målorganene, som deretter responderer på mottatt signal.

17.4.1. Hjerne-hypofyse-gonade-aksen

Reproduksjonen hos fisk blir kontrollert via den såkalte hjerne-hypofyse-gonade-aksen (Brain-Pituitary-Gonad axis; BPG-aksen), som svarer på miljømessige (eksogene) og indre (endogene) stimuli, for eksempel forandringer i fotoperiode, temperatur og ernæringsstatus (se **figur 17.12** og **17.13** for den videre beskrivelsen av gonade utviklingen i fisk).

Første trinn i våre tempererte strøk er at endringer i det omgivende miljøet, særlig daglengde, men også vanntemperatur blir oppfattet av fisken og hvis energistatus er god nok settes kjønnsmodningen i gang. Torsken skal gyte på våren, den reagerer på at dagene blir kortere i august/september, og da begynner oppbyggingen av gonader for gytingen tidlig på våren. Laksen skal gyte på høsten, og den reagerer på lengre dagslys om våren for å starte kjønnsmodningen. Verken torsk eller laks spiser i løpet av gyteperioden, og de trenger både solide kroppsreserver og god mattilgang for å bygge opp gonadene.

Hos både hunn og hann blir signalene fra miljøet oppfattet i hjernen ved at ulike signalsubstanser, særlig neuropeptider, blir transportert fra hypothalamus til hypofysen (beskrevet i kapittel 5 Endokrinologi). Flere ulike slike substanser er identifisert, med både stimulerende og inhiberende (hemmende) funksjon. Den viktigste stimulerende faktoren er «gonadotropin-frigjørende hormon» («gonadotropin releasing hormone», GnRH). Det er identifisert flere former av GnRH, fisk har vanligvis to eller tre: GnRH1, GnRH2 og GnRH3. Avhengig av art vil enten GnRH1 eller GnRH3 være den mest aktive formen som regulerer kjønnsmodning og gyting. I tillegg til GnRH er det en rekke andre signalstoffer som stimulerer modning, for eksempel secretogranin2, secretoneurin og γ -aminosmørsyre (GABA, γ -amino butyric acid). Gonadotropin hemmende hormon (Gonadotropin inhibitory hormone, GnIH), og hos noen arter dopamin (DA), er de viktigste hemmende substansene.

GnRH bindes til spesifikke reseptorer på hypofysen, som induserer syntese av gonadotropinene follikkelstimulerende hormon (FSH) og luteiniserende hormon (LH). Under gametogenesisen blir FSH utskilt fra hypofysen til blodsirkulasjonen, og FSH regulerer syntesen av vekstfaktorer og steroidhormon i gonadene. LH blir syntetisert og lagret i hypofysen, og slippes ut i blodstrømmen kort tid før sluttmodningen. Konsentrasjonen av LH i blodet vil dermed øke raskt på kort tid, men LH blir også relativt raskt eliminert slik at ikke konsentrasjonen holder seg høy over lang tid.

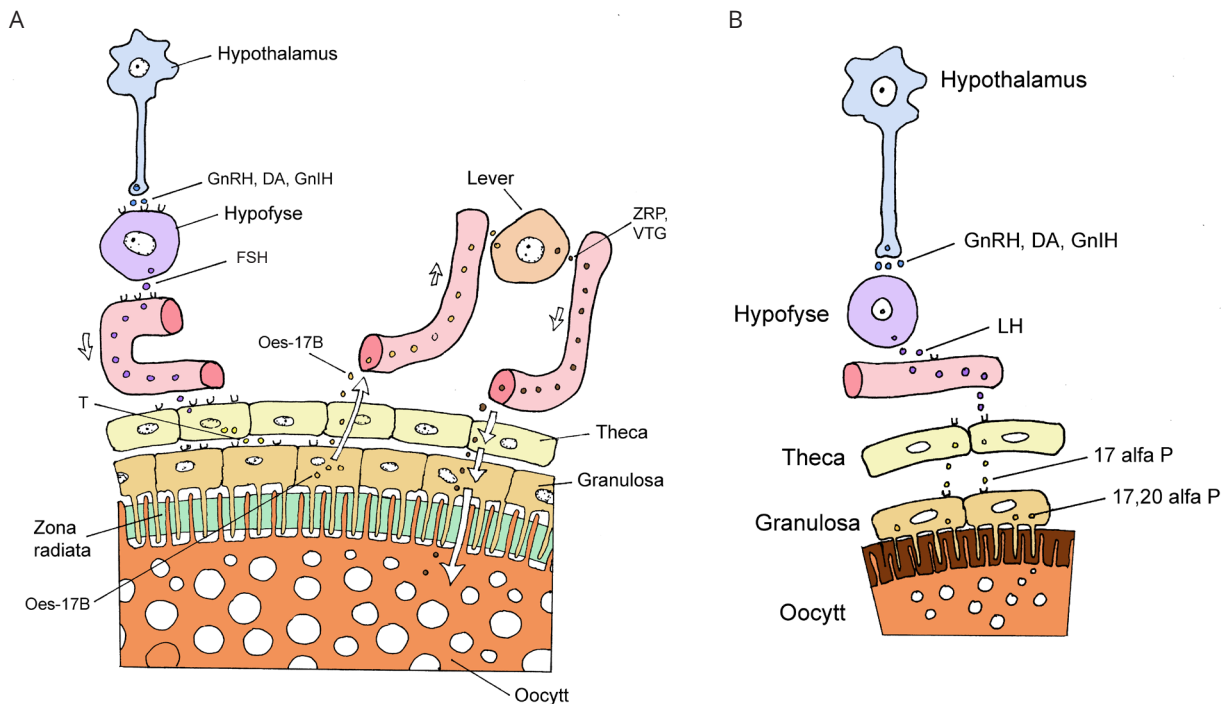
Steroidogenesisen i gonadene består i at kolesterol blir omdannet til steroidhormoner ved hjelp av forskjellige enzymer og såkalte ko-faktorer. Hormonproduksjonen i cellene er avhengig av regulering og ekspresjon av mange ulike gener. Kolesterol blir transportert inn i mitokondriene hvor enzymer (som hydroksylaser) konverterer kolestolet til pregnenolon, som fraktes fra mitokondriene til endoplasmatisk retikulum, hvor det blir omdannet til progesteron og androgener. Androgenene konverteres til østrogen ved hjelp av enzymet aromatase (cyp19).

Androgener og østrogener i fisk påvirker også utviklingen av kjønnskarakterer og gyteatferd. De vanligste androgenene i fisk er testosteron (T) og 11-ketotestosteron (11-KT). Testosteron finnes både hos hunner og hanner, mens 11-KT hovedsakelig finnes i hannfisk. For å indusere kjønnsmodningsprosesser i fisk, er 11-KT mer effektivt enn T. Det vanligst forekommende østrogenet i hunnfisk er oestradiol-17 β (E2).

17.4.2. Hunnfisk

I hunnfisk blir FSH tatt opp fra blodet og bindes til reseptorer på follikkelcellene (se også **figur 17.12**). Follikkelen er et cellelag som omgir hver oocyt i ovariet, med ett lag granulosa-celler innerst og theca-celler utenpå. Hos hunnfisken bidrar follikkelcellene til produksjon av androgener ved at kolesterol blir omdannet til testosteron (T) i theca-cellen. T blir sendt videre til granulosa-cellen, hvor aromatase katalyserer omdanning av T til østradiol-17 β (E2). E2 blir så sendt videre med blodet til leveren, og er signalet for at leveren skal produsere vitellogeniner (plomme-proteiner), som igjen blir sendt med blodet til ovariet hvor de blir inkorporert i oocytene. Disse transportveiene er også illustrert i **figur 17.12**.

Økningen i konsentrasjonene av T og E2 i blodet vil etter hvert føre til en respons på BPG-aksen, som resulterer i sekresjon av LH rett før sluttmodning. LH binder til spesifikke reseptorer på theca-cellen. Gjennom aktivering av enzymet 20 β -hydroksysteroid-dehydrogenase (20 β -HSD) induserer LH et skifte i steroidsyntesen fra østrogenet oestradiol-17 β til et progestin som virker som et modningsinduserende hormon (MIH). I mange fiskearter, inkludert laksefisk, fungerer progestinet 17 α ,20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one (17 α ,20 β -DP) som det modningsinduserende hormonet, mens noen arter har andre varianter av progestiner.



Figur 17.12. Regulering av A) vitellogenese og B) sluttmodning i hunnfisk. Oocytten er omsluttet av follikelceller, som består av ett lag theca-celler ytterst og ett lag granuloceller innenfor. Reproduksjonen er styrt via «hjerne-hypofyse-gonade-aksen» («Brain-Pituitary-Gonad axis»; BPG-aksen), og blodet (tegnet som rosa rør) er viktigste transportvei for signaler og substanser mellom organene.

A) **Vitellogenese:** Miljøendringer (som daglengde) oppfattes i hjernen og hypothalamus sender signaler (som gonadotropinfrigjørende hormon, GnRH) som bindes til reseptorer på hypofysen. Hypofysen produserer follikelstimulerende hormon (FSH), som sendes med blodet og bindes til reseptorer i follikelcellene i gonaden. Thecacellene produserer så testosteron (T) som omgjøres til estradiol-17β (Oes-17B eller E2) i granulocellene. E2 sendes med blodet til leveren som signal for å starte produksjon av vitellogeniner (VTG, plommeprotein) og zona radiata proteiner (ZRP, eggeskallproteiner). Disse oocytbyggesteinene sendes så med blodet til ovariet, hvor de blir inkorporert i oocytene via follikel-cellene. Gonadotropin-inhiberende hormon (GnIH) og, i mange arter, dopamin (DA) virker hemmende på prosessene.

B) **Sluttmodning:** Økningen av T og E2 fører til at hypofysen skiller ut luteiniserende (LH) hormon, som bindes til thecacellene rett før sluttmodningen og induserer syntese av modningsinduserende hormon som 17α,20βdihydroksy-4-pregnen-3-one (17,20 alfa P). Dette medfører etter hvert nedbrytning av vitellogenin til mindre molekyler, oocytten tar opp vann og øker kraftig i størrelse, noe som bidrar til frigjøring/ovulasjon til gyteklare modne egg (se også figur 17.8).

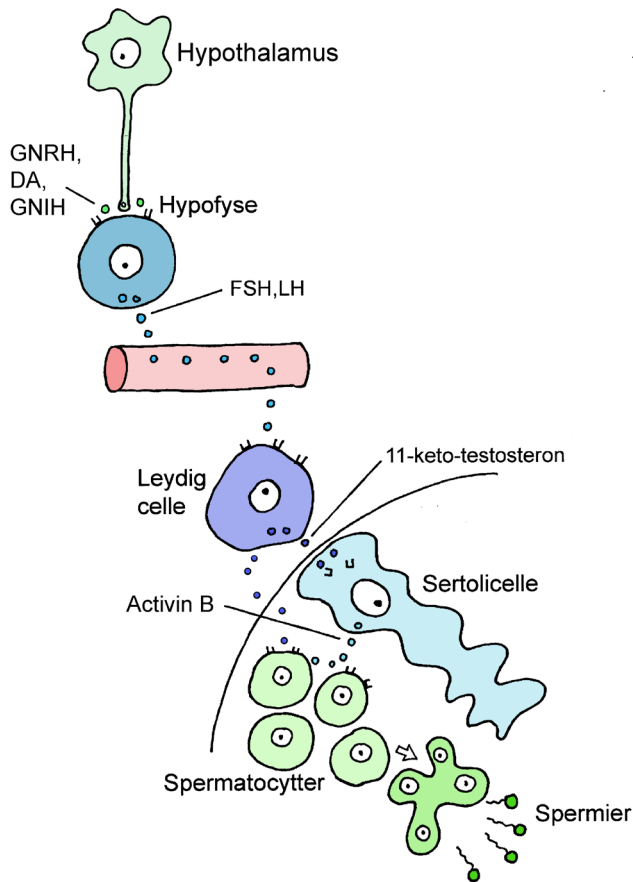
17.4.3 Hannfisk

Som i hunnfisk, er de to viktigste hypofyse-hormoner som regulerer testisutviklingen i hannfisk gonadotropinene LH og FSH, som binder til reseptorer på Leydig- og Sertolicellene i testis (se figur 17.13). I hannfisk foregår steroidproduksjonen i Leydigcellene (ytterst i sædkanalen), og dette er direkte regulert av LH og FSH, mens Sertolicellenes funksjon hovedsakelig er regulert av FSH. De viktigste produktene i Leydigcellene er androgenene 11-KT og T. Kjønnsteroider som progesteron og noe østrogen blir også produsert i testis. Alle kjønnsteroidene har spesifikke funksjoner i testisutviklingen, men utviklingen blir også regulert av andre faktorer. I spermatogenesisen er 11-KT det viktigste androgenet i fisk. FSH stimulerer 11-KT sekresjonen fra Leydigcellene, som bidrar til utvikling og modning til spermatozoer. Imidlertid er det vist i flere fiskearter at spermatogenesisen kan foregå selv ved lave plasmakonsentrasjoner av androgener, i motsetning til hos pattedyr. Flere andre parakrine og endokrine systemer, som også blir regulerte av FSH ser ut til å være aktive sammen med androgenene. Eksempler på dette er Aktivin B, vekstfaktorer som skiller ut fra Leydig- og Sertoli-cellene, og/eller små molekyler som retinsyre, prostaglandiner eller progesteron.

Akkurat som hos hunnfisk, er det et skifte i hormonproduksjonen fra 11-KT til MIH når hannene gjennomgår sluttmodningen. I de siste modningsfasene av spermatogenesisen, når spermatiser og spermatozoer er dannet i testis, kan både FSH og LH stimulere sekresjon av MIH, men når spermatisering og melkeproduksjonen nærmer seg, er produksjon av MIH i testis mer følsom for LH enn for FSH.

Figur 17.13. Regulering av spermatogenese i hannfisk.

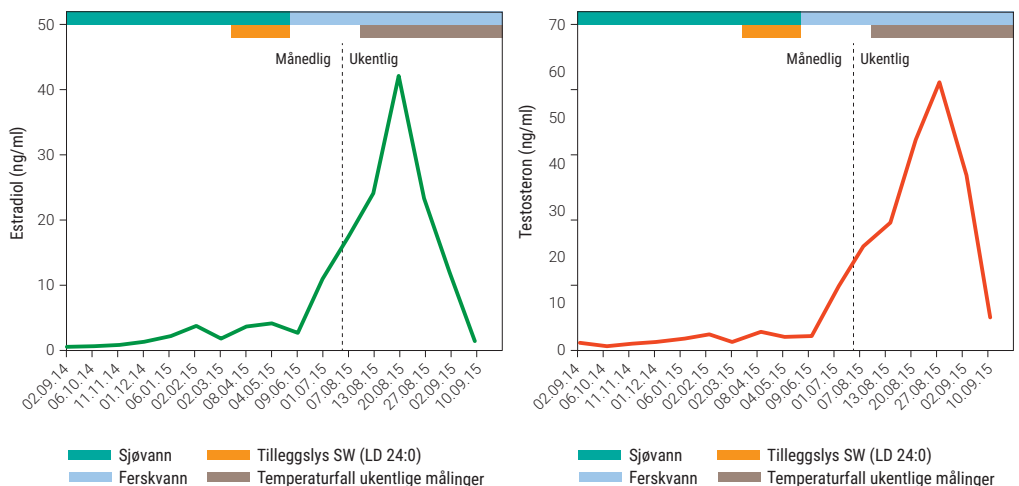
Som hos hunn-fisk, er det hypofysehormonene luteiniserende hormon (LH) og follikkelstimulerende hormon (FSH) som regulerer testisutviklingen. Disse sendes med blodet (tegnet som rosa rør) til testis og bindes til reseptorer i Leydig- og Sertoli-cellene. Leydigcellene produserer blant annet 11-keto-testosteron, som bidrar til å stimulere utvikling og modning til spermatozoer. Sertolicellene er nødvendige for å lage strukturell støtte og riktig fysiologisk miljø for utviklingen av spermatogonier til spermatozoer. Flere ulike parakrine og endokrine faktorer fra Sertolicellene er aktive, for eksempel Aktivin B som stimulerer spermatogenesisen.

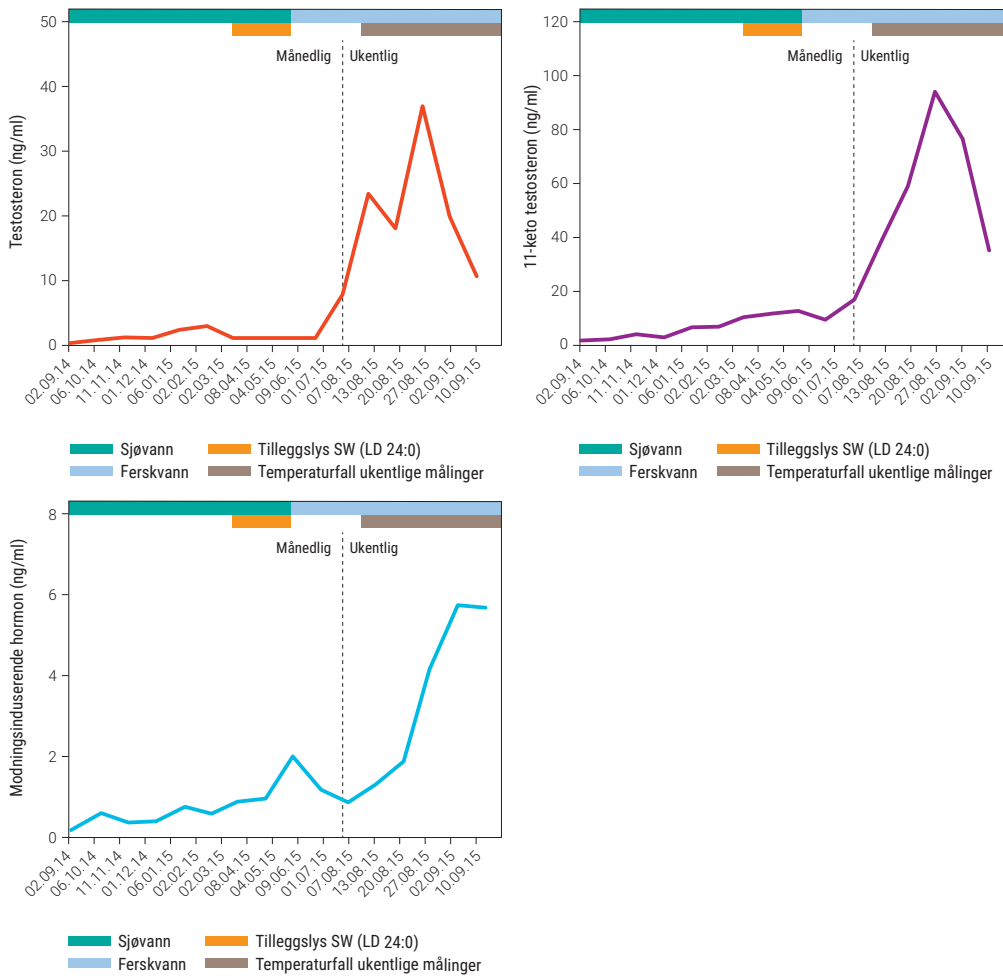


17.4.4 Kjønnsmodningen kan følges i blodet

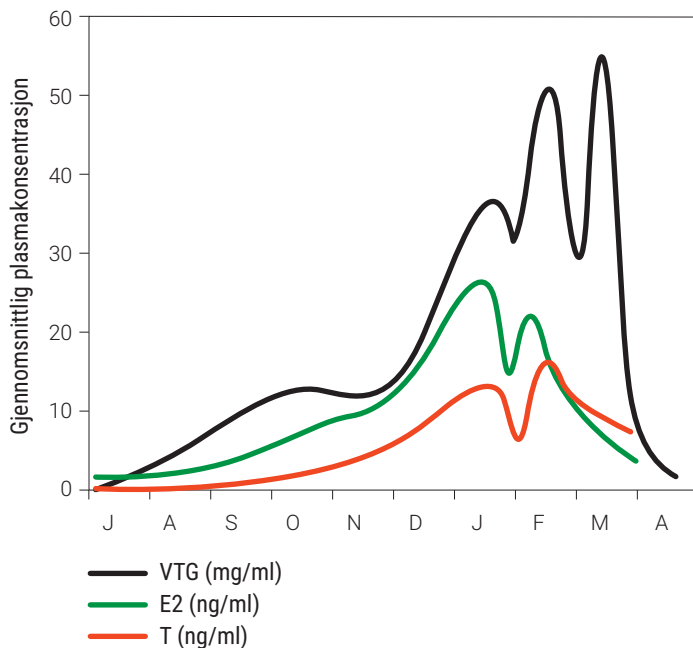
Kjønnsmodningen hos fisk kan følges gjennom blodprøver av fisken. **Figur 17.14** viser økningen i E2 og T i blodet hos hunnlaks i løpet av oppbyggingen av gonader fram til sluttmodning. Hunnlaksen modner alle sesongens egg på en gang, og får en topp i E2 og T rett før sluttmodningen av oocytterne. Hos hann-laks (**figur 17.15**) har testosteron og 11-keto-testosteron høyest konsentrasjon rett før spermienes sluttmodning, og 17a,20b-DP har maksimum ved sluttmodningen. Kveite er porsjonsgyter og har varierende hormonprofil gjennom gytesesongen (**figur 17.16**) fordi den modner en ny egg-gruppe for hver gyting i løpet av sesongen. Hunn- og hann-laksens gonader rett før sluttmodningen er vist i **figur 17.3**.

Figur 17.14. Utvikling av estradiol (5A) og testosteron (5B) i blodplasma hos stamfisk hunnlaks gjennom det siste året før kjønnsmodning gir en topp i hormonnivået rett før oocyttenes sluttmodning, etterfulgt av en rask nedgang. Fargede felt øverst viser periodene hvor laksen er i sjøvann i merd og når den ble overført til ferskvann i kar. Orange og brune felter viser når det ble brukt styrte miljøendringer for å bedre kontroll med gyteperioden. Modifisert etter Næve et al. 2018.





Figur 17.15. Utvikling av testosteron, 11-ketotestosteron og 17a,20b-DP i blodplasma hos stamfisk av hannlaks gjennom det siste året før kjønnsmodning. Testosteron og 11-ketotestosteron har høyest konsentrasjon rett før spermienes sluttmodning, og modningsinduserende hormon (17a,20b-DP) har maksimum ved sluttmodningen. Fargede felt øverst viser periodene hvor laksen er i sjøvann i merd og når den ble overført til ferskvann i kar. Orange og brune felter viser når det ble brukt styrte miljøendringer for å bedre kontroll med gyteperioden. Modifisert etter Næve et al. 2019.



Figur 17.16. Utviklingen av estradiol (E2), testosteron (T) og vitellogenin (VTG) i blodplasma hos hunnkveite viser en ganske lik utvikling som hos hannlaks fram til sluttmodning i januar/februar. Kveita er porsjonsgyter og det er flere toppler med varierende hormonnivåer gjennom gytesesongen som viser at kveita modner flere egg-grupper i løpet av gytesesongen. Etter Methven et al., 1992.

17.5 GYTING OG BEFRUKTNING

Hos de fleste fiskearter innebærer gyting frigjøring av ovulerte, modne egg for befruktning med spermceller. Gyting foregår som regel med en gytemoden hann. Hos noen arter vet vi at prostaglandiner som utskilles under sluttmodningen utløser gyteatferd hos hanner. Én spermcelle kan trenge gjennom mikropylen, og dette aktiverer og befrukter egget. Aktivering setter i gang kortikalreaksjonen og induserer herding av eggskallet.

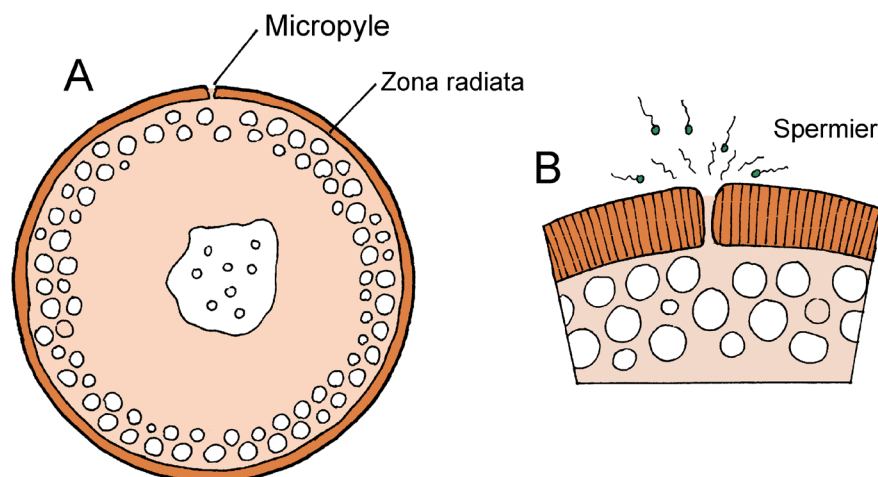
17.5.1 Befruktning

I villfisk skjer befruktning få sekunder etter gyting fordi den gjensidige gyteadferden mellom hann- og hunn-fisken sikrer at egg og spermier slippes ut samtidig. Både spermene og eggene aktiveres når de kommer i kontakt med enten sjø- eller fersk-vann, avhengig av miljøet fisken lever i. I de fleste fiskeartene aktiveres svømmebevegelsen til spermieflagellen gjennom endringen i osmolalitet mellom spermvæsken og vannet. Spermvæsken har en osmolalitet på ~300 mOsmol/kg mens sjøvannets osmolalitet er ~1100 mOsmol/kg (hyperosmotisk) og ferskvann har en maksimal osmolalitet på ca. 50 mOsmol/kg (hypoosmotisk). I noen grupper som laksefisk og størjefisk spiller også forskjellen i K^+ mellom spermvæsken og vannet en rolle i aktivering av svømmebevegelsen i tillegg til forskjellen i osmolalitet. Under aktiveringen åpnes ionekanaler i spermcellemembranen; dette fører til en innstrømming av Ca^{2+} og utstrømming av K^+ eller Na^+ , det forandrer membranladningen som igjen resulterer i en økning av cAMP (syklisk adenosin monofosfat, et intracellulært signalstoff) og frigjøring av energireservene i spermien som setter i gang bevegelsen av flagellen.

I motsetning til pattedyr, hvor spermene kan trenge inn i egget på en tilfeldig plass på overflaten, har fiskeegg en traktformet åpning i eggskallet (mikropyle) som er det eneste adgangspunktet for spermier til egget (**figur 17.17**).

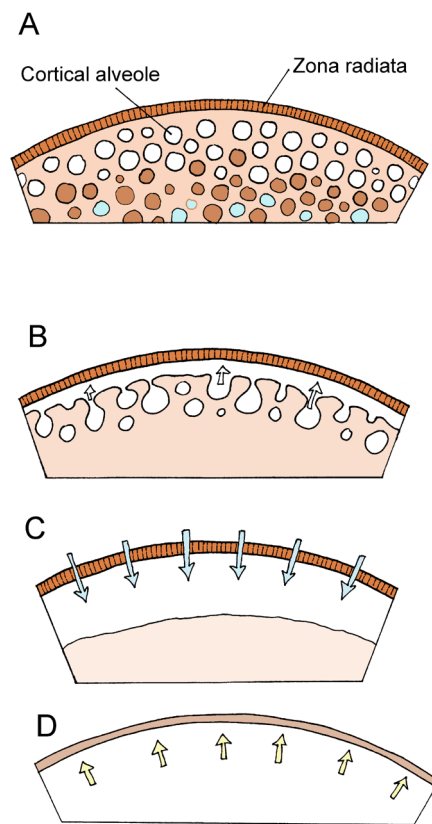
Mikropylen er så trang innerst at bare én spermcelle får kontakt med egget og smelter sammen med den ytterste membranen (vitellinmembran). I de fleste fiskeartene varer svømmeaktiviteten til spermene ikke mer enn 0.5-1 minutt og de må nå fram til mikropylen innen energireservene er brukt opp. Når sperm og egg kommer i kontakt settes det i gang en aktiveringsprosess i egget som også kan føre til en blokkering for flere spermier til egget. Et nybefruktet egg går gjennom fire prosesser under aktiveringen som beskrevet under.

Figur 17.17. Befruktning. Figuren til venstre viser tverrsnitt av et modent fiskeegg, i eggskallet (zona radiata) er det én åpning (mikropylen) hvor én spermie kan trenge gjennom.



Kortikalreaksjonen (**figur 17.18**) medfører utvikling av et perivitellinrom (væskefylt rom) gjennom svelling av egget. Etter kontakt med spermcellen utløses de kortikale alveolene (kortikalkorn) som ligger i eggets cytoplasma ut mot eggskallet. Innholdet til de kortikale alveolene tømmes ut i rommet mellom vitellinmembranen og eggskallet (chorion eller zona radiata) og består av ikke-vannløselige kolloider som ikke trenger gjennom eggskallet. Denne prosessen aktiveres av Ca^{2+} i vannet, og starter ved den animalske polen (hvor spermcellen kom inn), og kortikalalveolene utløses som en bølge over hele eggoverflaten.

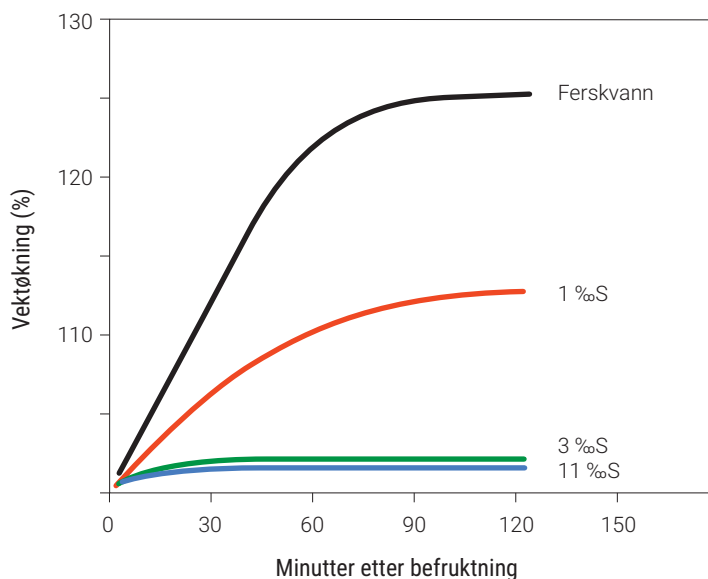
Ansamlingen av partikler på innsiden av eggeskallet gjør at det blir en osmotisk gradient mellom innsiden av eggeskallet og vannet utenfor. Dette fører til at vann strømmer inn gjennom eggeskallet og perivitellinrommet dannes mellom vitellinmembranen og eggeskallet. Hos lakseegg kan denne vanninnstrømmingen føre til at eggvolumet øker med ~20% av volumet (**figur 17.19**), mens det vanligvis er liten endring i eggdiameteren i marine pelagiske egg. Samtidig bygger det seg opp et hydrostatisk trykk mot eggeskallet, som bestemmes av skallets elastisitet. Fordi svelleprosessen er basert på en osmotisk gradient mellom egget og vannet utenfor, kan for eksempel forekomsten av saltioner i vannet føre til en ufullstendig svelling av lakseegg, noe som kan føre til dårlig overlevelse av egget etter befruktning (**figur 17.19**). Marine egg har generelt ingen stor økning i volum etter befruktning, men egg av dårlig kvalitet kan gjennomgå ufullstendig kortikalreaksjon, og ha lav befruktningsprosent og dårligere flyteevne.



Figur 17.18.

Kortikalreaksjonen. A) Kortikale alveoler ligger i periferien av cytoplasmaet på det modne egget, nær eggeskallet (zona radiata). B) Under kortikalreaksjonen tømmes kortikalalveolens innhold i rommet mellom vitellinmembranen og eggeskallet. C) Det dannes en osmotisk gradient, vann strømmer inn gjennom eggeskallet og danner perivitellinrommet, som gir beskyttelse til embryo som skal utvikles. D) Den osmotiske gradienten fører også til at vannet ikke kan strømme ut igjen, egget sveller og eggeskallet strekkes ut og herdes.

Figur 17.19. Vektøkning i lakseegg etter befruktning i henholdsvis ferskvann og i ferskvann med ulike innblandinger av sjøvann. Verdiene er uttrykt i prosent av vekten av ubefruktede egg. Etter Li et al. (1989).

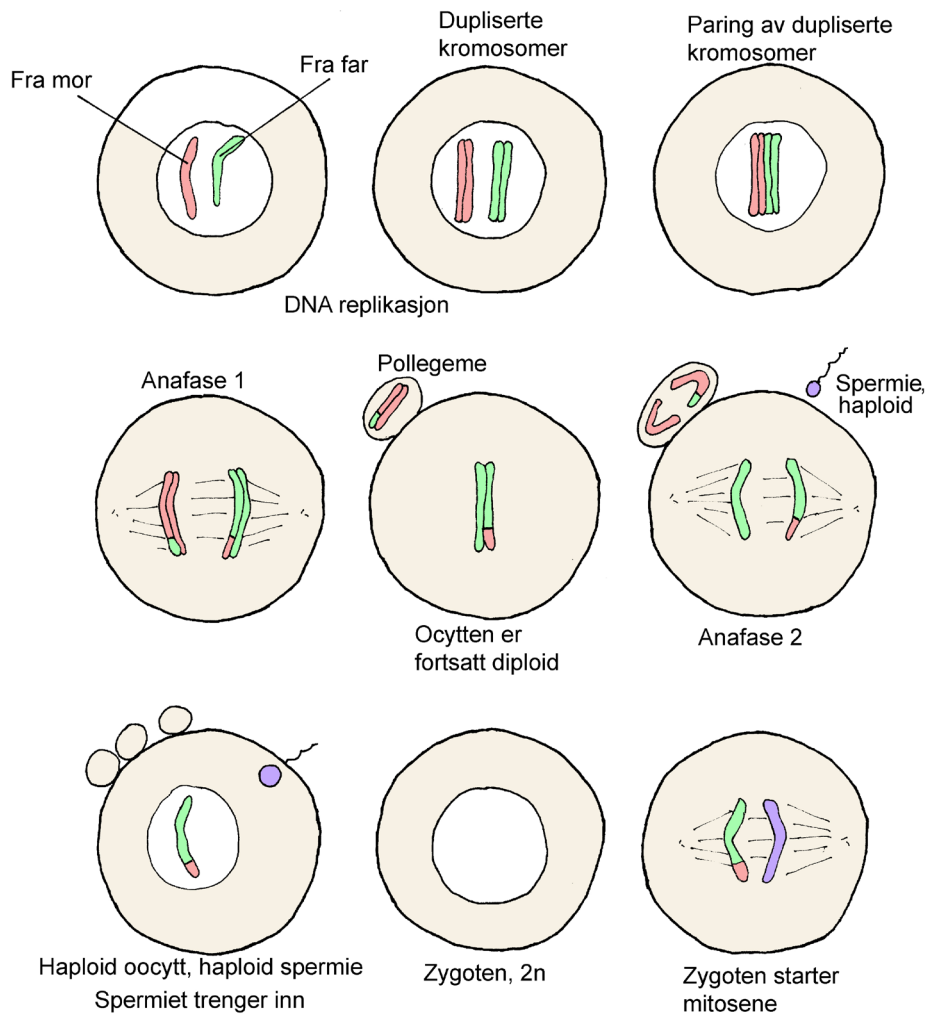


Herdingsprosessen av eggeskallet (chorion). Når egget blir gytt, er eggeskallet mykt og det er lett å ødelegge egget. Samtidig som perivitellinrommet dannes, herdes eggeskallet gjennom en enzymbasert (transglutaminase) og Ca^{2+} avhengig prosess som danner bindinger mellom proteinene som eggeskallet består av. Etter svulle- og herde-prosessen er eggeskallet blitt hardt og embryoet er nå mer beskyttet mot mekanisk påvirkning. Under selve svulleprosessen derimot er egget følsomt mot støt og bør derfor holdes i ro i minst 2-3 timer. Demersale egg har gjerne tykkere og sterkere eggeskall enn pelagiske egg.

Cytoplasmasamling mot den animale polen av egget. Etter aktiveringen skjer det en strømning av cytoplasmaet i egget mot den animalske polen, langs et komplekst nettverk av aktinfilamenter og mikrotubuli som utgjør et «cytoskjelett» langs plommemassen.

Reaktivering av meioseprosessen. I et vellykket befruktet egg reaktiveres meioseprosessen (**figur 17.20**). Dette resulterer i utstøting av det andre polarlegemet og en endelig reduksjon av cellekjernen i egget til en haploid pronukleus. Sammensmelting av den haploide pronukleus fra spermcellen og fra egget resulterer i en diploid zygote. Egget er nå befruktet og den første celledelingen starter etter et gitt tidsrom (artsspesifikt og avhengig av temperatur).

Både ubefruktede og befruktede egg går gjennom aktiveringsprosessen. Et aktivert egg kan ikke lenger befruktes og det er derfor viktig å unngå ikke planlagt egg-aktivering når f. eks lakseegg kommer i kontakt med ferskvann før selve befruktningen er utført. I noen oppdrettsarter (f.eks torsk, leppefisk og steinbit, rognkjeks) kan gyting og befruktning foregå naturlig i kar (*in vivo*) og befruktede egg kan samles opp og overføres til klekkeinkubatorer. I de fleste oppdrettsarter (laks, ørret, torsk, kveite) stryker man hunn- og hann-fisken for å kontrollere kryssing mellom utvalgte hanner og hunner. Slik *in vitro* befruktning gjennomføres enten i ovarievæsken eller etter den har blitt vasket bort for å unngå vertikal smitte mellom morfisken og avkom under befruktning. Vasking blir gjort for å unngå at eventuelle virus som befinner seg i ovarievæsken til morfisken transporteres inn i egget samtidig som spermcellen trenger inn.



Figur 17.20. Meiosen i oocytter. Den første meiosedelingen blir avsluttet når oocytten starter sluttmodningen (såkalte «Germinal Vesicle Break-down»). I meiosen i testis blir hvert spermatogonium opphav til to primære spermatocytter (fortsatt diploid) som blir til fire spermier (haploide). Fordi oocytten består av både plomme og eggeskall, er det bare litt cytoplasma med kromosomer som blir avsnørt som et lite pollegeme. Andre meiosedeling blir først avsluttet ved befruktningen; da blir et nytt pollegeme avsnørt fra cytoplasma, og samtidig gjennomgår det første pollegemet også andre meiosedeling. Meiosen i oocytter resulterer altså i ett haploid egg og tre haploide pollegemer, kjernen fra egg og spermie smelter sammen (blir diploid) under befruktningen og de første celledelingene i embryoutviklingen kan starte.

17.6 GYTESTRATEGIER OG FEKUNDITET

Noen fisk blir kjønnsmodne og gyter bare én gang i hele sitt liv, mens mange arter gyter over flere år. Vi skiller mellom:

Semelpare fisk – disse artene blir kjønnsmodne og gyter bare én gang i hele sitt liv og dør gjerne etter gyting (men noen få kan overleve). Dette gjelder for eksempel flere stillehavslaks. Vår arktiske lodde (*Mallotus villosus*) regnes også i denne gruppen, hvor hannen dør kort tid etter gyting.

Iteropare fisk gyter flere ganger over flere sesonger/år, og dette er det vanligste mønsteret hos fisk. De kan modne egg og gyte én gang per sesong/år (f.eks. atlantisk laks og sild *Clupea harengus*), eller mange ganger i hver sesong (f.eks. torsk og kveite). Flere varmtvannsarter/tropiske fisk kan gyte gjennom hele eller i store deler av året.

17.6.1 Tre hovedtyper av gonadeutvikling

Semelpare og iteropare fisk har litt forskjellig gonadeutvikling ved kjønnsmodningen. Vi skiller mellom tre hovedtyper for utvikling og modning av gonadene; synkron, gruppesynkron eller multiplert gruppesynkron (asynkron) utvikling av kjønncellene. Dette er tilpasset artenes gytestrategi, her brukes hunnfisk som eksempel, men hanner har tilsvarende forskjeller (se **figur 17.21**):

En synkron oocytvekst er karakteristisk hos arter som kun gyter en gang i livet (semelpare), som for eksempel anadrome stillehavslaks og den katadrome europeiske ålen. Her modnes alle oocytterne i ovariet samtidig, og fisken dør etter gyting.

Gruppe-synkron oocyttevekst er typisk for arter som gyter flere ganger i livet (iteropare). Slike fisker har minst to forskjellige oocyttepopulasjoner i ovariet samtidig i løpet av ovariesyklusen. Hos de som gyter én gang per sesong, utvikles de fleste oocytterne synkront fram mot gyting, og bare et lite antall forblir små, previtellogene oocytter. Disse forblir i «hvilemodus» fram til den neste sesongen, og er da opphavet til egg som skal gytes neste sesong (som hos atlantisk laks og regnbueørret, *Onchorhynchus mykiss*).

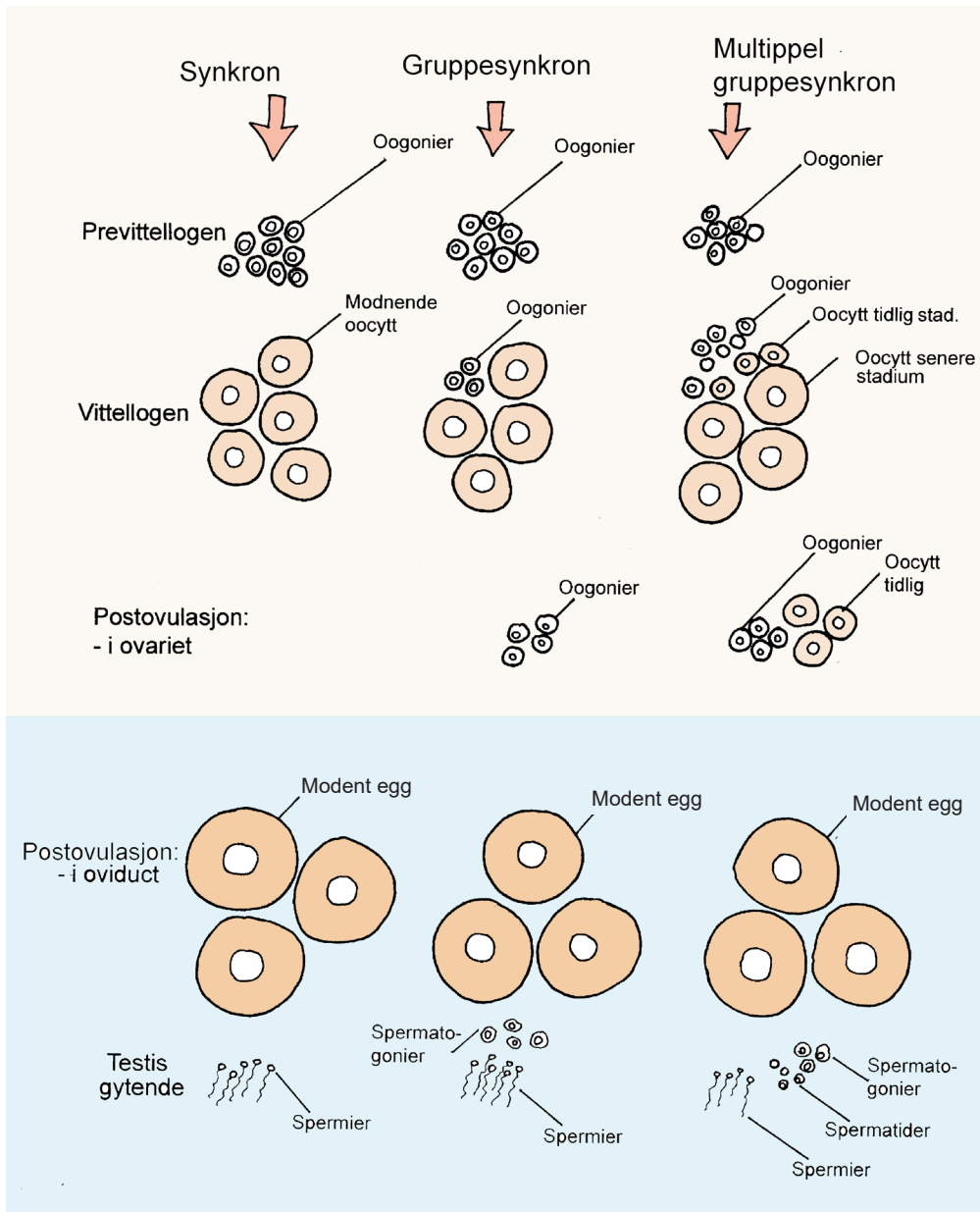
Multipel gruppe-synkron (asynkron) oocyttevekst har arter som gyter et stort antall pelagiske egg. Disse artene kan ha mer eller mindre synkron sekundær oocyttevekst opp til sen vitellogen fase. Hos disse artene varer gytingen imidlertid over en lang periode, og sluttmodning og ovulasjon skjer i porsjoner (asynkront), det vil si at bare en del av de vitellogene oocytterne modner og ovuleres til hver gyting, helt til alle vitellogene oocytter er modnet og ovulert. Det finnes mange variasjoner av disse hovedtypene av oocyttevekst mellom arter. De vitellogene oocytterne som eventuelt ikke modner eller blir gytt, blir brutt ned og resorbert. Også hos disse porsjonsgyterne er det et lite antall oocytter som forblir små, previtellogene primæroocytter, og som forblir i «hvilemodus» fram til den neste sesongen.

Hvor mange egg en hunnfisk kan produsere gjennom en sesong (fekunditet) varierer med art, gytestrategier, fiskens størrelse, kondisjonsfaktor og miljøforhold. Fekunditet kan måles som fiskens reproduktive potensiale, basert på hvor mange modnende oocytter som finnes i ovariene før gytesesongen.

Generelt er det negativ sammenheng mellom fekunditet og eggstørrelse hos fisk. Marine fisk som har små, pelagiske egg er også ofte porsjonsgytere, og de kan gyte flere millioner egg for hver gytesesong. En stor torsk kan gyte 20 ganger per sesong, med opptil 18 millioner egg per år. En gytemoden laks modner alle eggene samtidig, eggene er mye større enn hos torsken, og den gyter 10-50.000 egg i en gytesesong.

Generelt kan vi si at fekunditeten er høy hos marine fisk som gyter eggene fritt i vannmassene; den er lavere hos ferskvannsfisk, og lavest fekunditet finner vi hos fisk som har yngelpleie. Innen én fiskeart, vil fekunditeten øke med alderen og størrelsen til hunnfisken.

I dette kapitlet bruker vi laksens reproduksjon som eksempel for å beskrive de prosessene som foregår under kjønnsmodning og gyting. Laksen er iteropar, og har en synkron utvikling av de oocytterne som skal gytes, mens en rest-populasjon av små oocytter blir igjen for gonadeutvikling til neste år (tilsvarende for hanner).



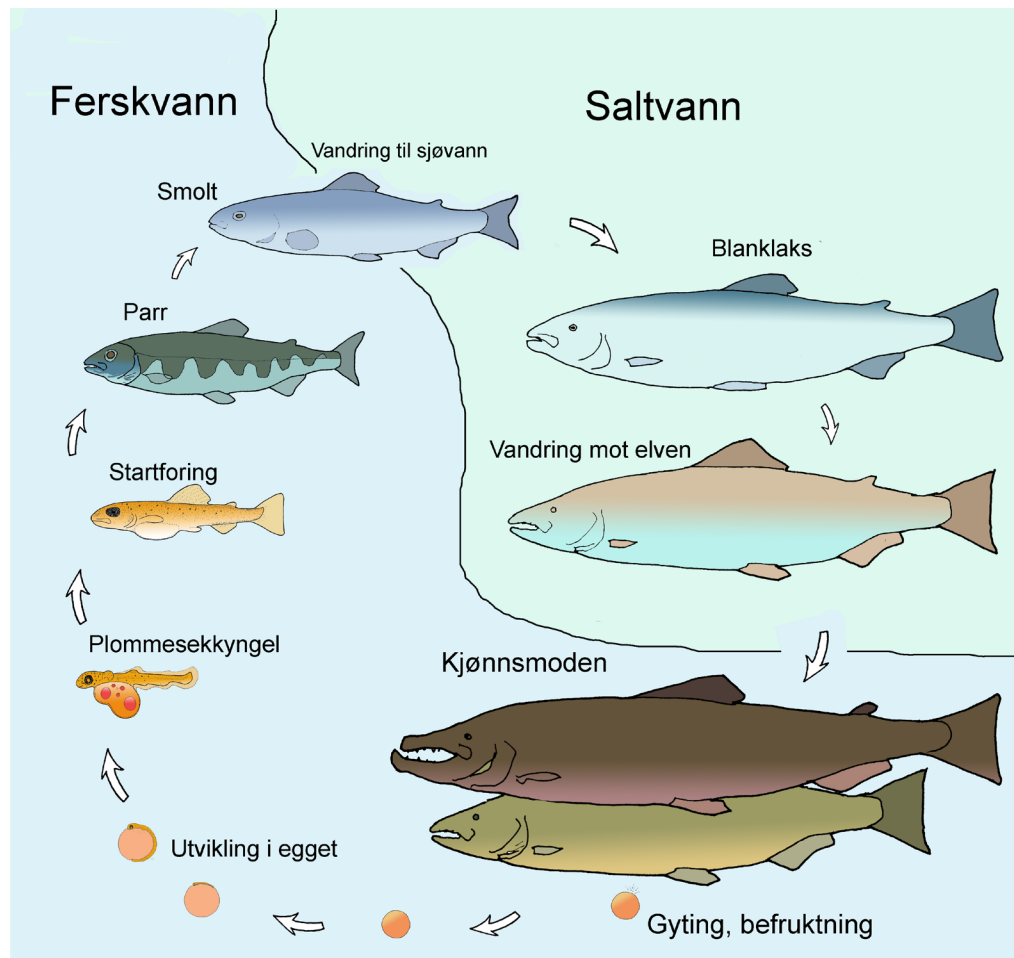
Figur 17.21. Ulike strategier for oocytutvikling og gyting (etter Pankhurst, 1998). Semelpare fisk (gyter én gang i livet, som stillehavslaks) har synkron utvikling, og modner alle oocytene samtidig. Iteropare fisk (gyter over flere sesonger) har gruppessynkron oocytutvikling. Da er det alltid en liten gruppe previtellogene oogonier som ikke utvikles, de brukes til neste sesong. De som gyter én gang per sesong (som atlantisk laks), modner alle vitellogene oocytter synkront. De som gyter flere ganger per sesong (porsjongsytere, som torsk) har multipl gruppesynkron utvikling. Alle vitellogene oocytter utvikles til et visst stadium, og med videre utvikling og sluttmodning av mindre porsjoner i gangen. Da er det alltid flere forskjellige stadier av vitellogene oocytter i ovariet i løpet av gytesesongen. Hannene viser en tilsvarende utvikling av testis, som skissert nederst i figuren. Gult felt: før ovulasjon/gyting; blått felt: etter ovulasjon/gyting.

17.6.2 Livsløpet hos vill atlantisk laks og veien mot kjønnsmodning og gyting

Vill atlantisk laks er utbredt på begge sider av Nord-Atlanteren, fra New England i USA til Ungava Bay i Canada i vest, fra Grønland og Island til østkysten fra Barentshavet og Karahavet i nord til Biscayabukta og nord-Portugal i sør. Den atlantiske laksen har ett av de mer kompliserte livsløpene blant fisk (figur 17.22). Den er anadrom, og blir klekket og har tidlig oppvekst i ferskvann, før den smoltfiserer og svømmer ut i havet for bedre næringstilgang fram til kjønnsmodning, når den etter en eller flere vintre i havet svømmer tilbake til elven den ble klekket i for å gyte. Det er stor plastisitet i livsløpet til laksen, og ikke alle gjennomfører disse lange og ressurskrevende anadrome vandringene. Noen blir i elve-utløpet eller i kystnære estuarier i ett eller to år før de vandrer opp i elva for å gyte. Da landet ble hevet etter istida, ble også noen laksepopulasjoner innestengt uten tilgang til sjøen, og disse «ikke-anadrome» laksestammene lever hele livet i ferskvann og vandrer ikke ut i sjøen i det hele tatt.

Figur 17.22. Laksens livsløp.

Laksen er anadrom, eggene klekker om våren i ferskvann og plommeseekyngelen er gjemt i grusen i fem-seks uker før de svømmer opp og må begynne å spise. Da kalles de parr og lever i ferskvann til de smoltifiserer og vandrer ut i sjøen, hvor det er bedre næringsforhold. Etter gytingen kan den voksne laksen også smoltifisere og vandre ut i sjøen igjen.



Den atlantiske laksen er iteropar, og etter gyting kan den vende tilbake til sjøvann i ett eller flere år før den kommer tilbake til elva for å gyte igjen. Dette er forskjellig fra f. eks stillehavs-laksen rød laks eller sockeye laks (sockeye salmon, *Onchorhynchus nerka*), som er semelpar og dør etter kjønnsmodning og gyting.

I løpet av høsten «graver» den gytemodne hunnlaksen ut gytegrøper i elvens gyteområder. Flere hanner kan konkurrere om hunnens gunst, og det kan bli slåssing mellom dem. Eggene blir gytt og befruktet av melke fra én eller flere hanner, og så dekker hunnen dem til med grov grus som gir beskyttelse fram til de klekker. Inkubasjonstiden fram til klekking er avhengig av temperaturen, jo kaldere vann jo lengre tid tar det til klekking. Eggene klekker om våren, og plommeseekyngelen lever i grusen i fem – seks uker fram til plommesekken er nesten oppbrukt og den må begynne å spise. Da kalles de parr og lever i elva i ett eller flere år, før de enten tilpasser seg til et liv i sjøvann (smoltifiserer) og svømmer ut i sjøen om våren, eller de blir kjønnsmodne som parr og blir i elva. Disse tidlig modne hannene kan «snike» seg til å befrukte egg når par av større hanner og hunner, som har gjennomført en vandring til sjøen og tilbake til elva, gyte sammen. Etter gytingen kan de også smoltifisere og vandre ut i sjøen. Laksens smoltifisering omfatter store fysiologiske endringer for å tilpasse seg overgangen fra ferskvann til sjøvann, og smolten får et sølvskimrende ytre (se også kapittel 10 og 21).

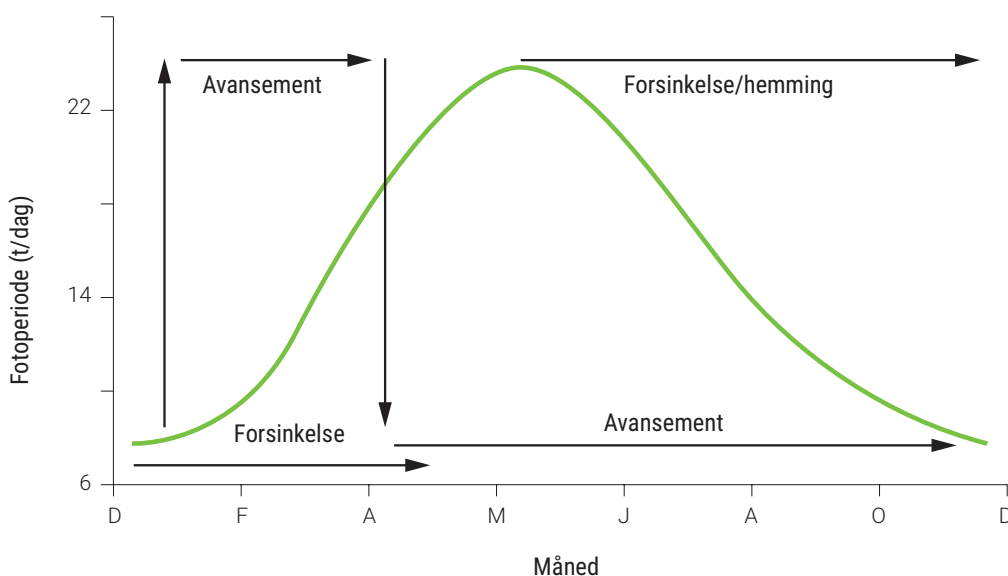
17.6.3 Fotoperiode og temperatur i forhold til kjønnsmodning og gyting, med atlantisk laks som eksempel

Fisk som lever i tempererte strøk (som atlantisk laks og all fisk i norske farvann) opplever tydelige sesongvariasjoner, og reproduksjonen er tilpasset miljøfaktorer som sikrer at yngelen klekker på et mest mulig gunstig tidspunkt for overlevelse. Det har lenge vært kjent at endringer i daglengden påvirker tidspunktet for kjønnsmodningen hos laksefisk og hos

andre fiskearter. Fisk registrerer endringer i daglengde gjennom å produsere og frigjøre hormonet melatonin fra den lysfølsomme pinealkjertelen, som ligger under et delvis gjennomslukt område i skalletaket (pinealvinduet). Melatonin skilles ut når det er mørkt, og produksjonen reduseres kraftig når kjertelen blir utsatt for lys. De fleste fiskeartene har endogene melatoninrytmer, som blir justert og synkronisert av lys. Laksens pinealvindu reagerer imidlertid direkte på endringer i lysforholdene, noe som gjør arten veldig motakelig for endringer i daglengde i fangenskap. Mekanismene for hvordan fotoperiode og melatonin påvirker reproduksjonsprosessen er fortsatt ikke helt kartlagt.

Fotoperiode

Hos atlantisk laks kan lang daglengde eller kontinuerlig lys tidlig på året framskynde gytetidspunktet, mens kort daglengde på samme tidspunkt kan utsette gytetidspunktet (se **figur 23**). Lang daglengde fra midtsommer og utover kan derimot utsette gytetidspunktet mens kort daglengde om våren/tidlig sommer framskynder tidspunktet.



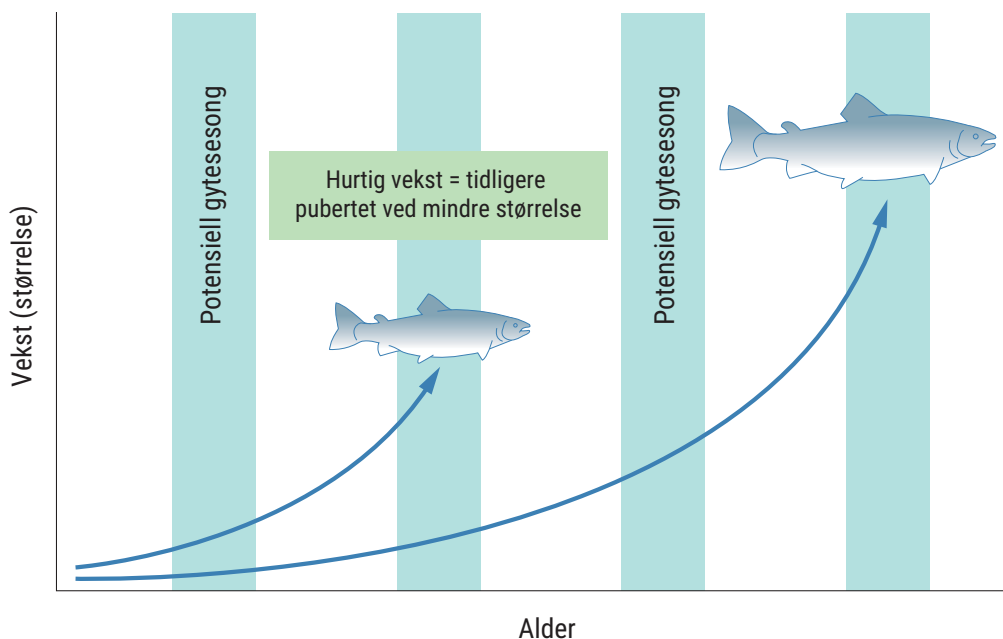
Figur 17.23. Effekten av daglengde på kjønnsmodning i laksefisk. Den grønne linjen representerer den årlige sykliske daglengden i et nordlig temperert område. Ved lysstyring kan lang daglengde eller kontinuerlig lys tidlig på året framskynde gyting, mens kort daglengde på samme tidspunkt kan utsette gytetidspunktet. Kort daglengde om våren/tidlig sommer framskynder gytingen, mens lang daglengde fra midtsommer kan utsette gytingen (etter Taranger et al. 2010).

Bruk av framskyndende lyssignaler kan enten aksellerere kjønnsmodningen og gytetidspunktet eller alternativt utsette kjønnsmodningen til neste sesong. Det er forholdet mellom tidspunktet for skiftet i daglengden og den fysiologiske forutsetning fisken har til å gjennomgå kjønnsmodning og gyting som bestemmer om fisken gyter denne sesongen eller venter til året etter.

For den ville laksen krever det mye energi å bygge opp rogn og melke og å gjennomføre lange gytevandring, og laksen kan bruke så mye som 50-70% av sine energireserver til dette. Tilstrekkelige energiressurser er derfor nødvendig for en vellykket reproduksjon. Hos hunner blir mye av energien brukt til å produsere lipidrike egg, mens hannene bruker mindre energi på produksjon av melke og mer energi på gyteatferd og utvikling av sekundære kjønnskarakterer. Både hos parr som blir kjønnsmoden i ferskvann og hos laks som modner i sjøvann, er det energireservene om våren før kjønnsmodning som påvirker om fisken skal kjønnsmodne og gyte om høsten.

Den fysiologiske forutsetningen for å starte gonademodning bestemmes av faktorer som størrelse, vekstrate, fettreserver og status for det hormonale signalsystemet som regulerer kjønnsmodningen (hjerne-hypofyse-gonade akse). Jo bedre fysiologiske forutsetninger fisken har jo enklere blir det å stimulere framskyndet gyting. Er dette ikke tilfellet kan en utsettelse av modningen til neste år forbedre den fysiologiske forutsetningen i et større antall fisk og dermed øke sjansen for at flere fisk blir kjønnsmodne (**figur 17.24**). Oppdrettsfisk har bedre førtilgang enn villfisk, noe som fører til at de kan oppnå den fysiologiske forutsetningen for å bli kjønnsmoden tidligere enn villfisk.

Figur 17.24. Grunnprinsippet mellom somatisk vekst, alder og vekt ved kjønnsmodning i fisk. Pilene viser forskjellige vekstrater og de blå søylene viser potensielle gytesesonger (etter Ove Skilbrei, HI i Taranger et al. 2010).



Temperatur

Temperatur er en annen viktig faktor som påvirker laksens reproduksjon. En økning i sjøtemperaturen kombinert med stort næringsinntak øker forekomsten av tidlig modne hanner, og temperaturen den første vinteren i sjøvann påvirker antallet unge fisk som kjønnsmodnes etter ett år i sjøen, både for villaksen og for laksen i merd. I naturen vender disse tilbake til elva seint på våren for å gyte, og kalles lokalt for tert eller svidde (fellesbetegnelse for moden smålaks). Vill atlantisk laks gyter når temperaturen blir lavere i elva om høsten eller vinteren. Det har også vært vist at en tydelig nedgang i vanntemperaturen kan forbedre ovulasjonsprosessen, og øke spermkvaliteten og eggenes overlevelse. En økning i temperaturen rett før gyting derimot, hemmer både ovulasjonen og spermieproduksjonen og reduserer eggenes overlevelse.

17.6.4 Genetisk bakgrunn

Genetisk bakgrunn er den tredje faktoren som påvirker alderen for når en fisk blir kjønnsmoden. I atlantisk laks og fire arter av stillehavslaks er det identifisert en sterk sammenheng mellom områder på to kromosomer (Ssa09 og Ssa25) på genene *six6* og *vgll3*, og alder ved kjønnsmodning.

Laksefisk som atlantisk laks, ørret og røye har utviklet en kompleks livsstrategi for å sikre den evolusjonære overlevelsen til arten. Jo eldre fisken er før den blir kjønnsmoden jo større blir kroppsvekten, noe som resulterer i et større antall egg og spermier under gyting, og som igjen sikrer at flest mulig avkom overlever. Men jo høyere alderen er, jo større er sjansen for at fisken dør av for eksempel predasjon eller sykdom før den har hatt mulighet til å reprodusere seg. Valget av kjønnsmodningstidspunkt er derfor et klassisk eksempel på evolusjonær avveining (trade-off). Hanner kan bli kjønnsmodne i ung alder (< 1 år) og ved lav kroppsvekt (10-30g) som såkalte dverghanner, mens de fortsatt lever i elvene de ble klekket i. Etter smoltifisering og vandring ut i havet kan hanner allerede bli kjønnsmodne den første høsten de er i sjø (~500g) som såkalte jacks, eller etter første vinteren eller når de har blitt 2-5 kg som såkalte grilse. Økt fokus på stor-smolt produksjon (> 250g) i lakseoppdrett har ført til observasjoner av kjønnsmoden post-smolt hanner før overføring til sjøen. Hunner blir vanligvis ikke kjønnsmodne før andre vinter i sjøen, fordi produksjon av egg er mer energikrevende enn produksjon av spermier.

Den store tilpasningsevnen og plastisiteten som laksen viser gjennom sitt livsløp, og påvirkningen av lys og temperatur i forhold til kjønnsmodning blir utnyttet av stamfiskprodusenter. Ved å endre tidspunkt for ulike lys- og temperaturstimuli, kan kjønnsmodningen justeres til å passe etterspørselen etter befruktete egg i akvakulturindustrien. Dette bidrar også til en høyere produksjonskapasitet i stamfiskanlegg for laks.

17.6.5 Stamfiskhold og eggproduksjon av atlantisk laks

I sjøvannsfasen, blir laksen holdt i merd og vokser til en slaktestørrelse på 4,5–6 kg i løpet av 12–18 måneder. For stamfiskproduksjon, blir de beste stamfiskkandidatene valgt ut manuelt når de har nådd slaktevekt, og de blir så holdt ett år ekstra i sjøvann. En laksehunn produserer ca 1500–3000 egg per kg kroppsvekt, det vil si en fekunditet på 15000–30000 egg for en hunnfisk på 10 kg. Hannens produksjonskapasitet av sperm er om lag $1,6 \times 10^{10}$ spermatozoer per ml melke, og gjennomsnittlig 12 ml melke per hannfisk. Under kommersielle forhold er det ansett som tilstrekkelig med en hann per 10 hunner. For å optimalisere eggproduksjonen i et begrenset produksjonsareal, er det derfor nødvendig å identifisere kjønn på den modnende stamfisken før de blir overført til ferskvann. En erfaren person kan identifisere kjønn med ganske stor sikkerhet, men ultralyd blir nå brukt i større grad.

I løpet av det siste året i sjø, blir stamfisken føret med et eget stamfiskfôr, som er energirikt og inneholder marine oljer for å oppfylle stamfiskens næringskrav og for å oppnå et optimalt næringsinnhold i eggene for best mulig produksjon av egg og melke og god overlevelse hos avkommet. Det er også ønskelig å påvirke timingen av kjønnsmodningen, som kan gjøres ved å bruke ekstra kontinuerlig belysning i løpet av den andre vinteren i sjøvann. Kontinuerlig lys fra mars til midtsommer, og et lysregime etter overføring til ferskvann med 8 timers lys og 16 timers mørke (8:16 LD), kan forkorte tida til sluttmodning med om lag en måned, mens den kan bli forlenget en måned med å bruke kontinuerlig lys til midtsommer. Større endringer av kjønnsmodningstidspunkt for å produsere egg og melke i flere sesonger gjennom året er utfordrende, og det krever land-basert stamfiskproduksjon med nøye kontroll av både temperatur og lysforhold.

Overføring av stamfisk til ferskvann finner sted i løpet av våren eller sommeren, fire til sju måneder før planlagt stryking av egg og melke. Vill laks spiser ikke i løpet av gytevandringen i elva, og stamfisk blir heller ikke føret etter at de er overført til ferskvann. I ferskvannsfasen er styring av både lys og temperatur mulig.

I de siste ukene før planlagt gyting kan man ved hjelp av lys og temperaturstyring finjustere ønsket tidspunkt for gyting. I laks brukes en kombinasjon av kort daglengde og reduksjon av vanntemperatur til å simulere en kunstig høst for å stimulere eggløsning og sluttmodning av spermene (se **figur 17.4**). Motsatt strategi, med økt daglengde og temperatur brukes for å simulere en kunstig vår får å stimulere sluttmodning i ørret.

17.6.6 Avl

Et avlsprogram forutsetter at man har lukket livsyklusen til oppdrettsarten, dvs at det ikke er avhengig av å bruke villfanget stamfisk, men er basert på oppdrettet stamfisk. Under stamfiskproduksjonen identifiseres fisk med de beste egenskapene (avlskandidater) og man bruker dem som foreldre til den neste generasjonen. Typiske avlsmål er forbedret tilvekst, økt sykdomsresistens og filetfarge, og kvalitet. Gode avlskandidater finner man gjennom registrering av de ønskede egenskapene under yngel/smolt- og slaktefiskproduksjon. Tilleggsmål under slakt inkluderer mål for filetkvalitet som filettutbytte, farge og fasthet av fileten. I lakseavl gjennomføres det i tillegg tester for sykdomsresistens mot de vanligste virussykdommene.

Tidligere avlsarbeid baserte seg utelukkende på fenotyperegistrering, dvs de egenskapene man kan observere direkte hos et individ som vekt eller dødelighet pga virussykdom. I moderne avl er det i tillegg tatt i bruk genotyping av et individ, den informasjonen som ligger i genene (DNA). Kombinasjon av begge metodene gjør at seleksjonen av gode avlskandidater har blitt mer presis. Dette øker muligheten for større avlsframgang mellom generasjoner og det reduserer faren for innavl. I kommersiell eggproduksjon har hver foreldrefisk gått gjennom en nøye fenotypisk og genotypisk analyse for å bli godkjent som foreldrefisk ved befruktning av egg til neste generasjonen avlsfisk.

17.6.7 Stamfiskernæring

Under kjønnsmodningen begynner fisk å investere i produksjon av egg- og sperm-celler, eventuell kjønnsdrakt og gyteadferd istedenfor vekst. Årstidsbaserte gytere slutter eller reduserer fôrintaket i gytelsesongen og investerer energireservene de har bygget opp tidligere for å bli kjønnsmodne (som atlantisk laks og torsk). Kontinuerlige gytere fortsetter å spise under gytingen og trenger derfor ikke å redusere energireservene (for eksempel sea bream). Vill laksefisk slutter å spise før de starter gytevandringen opp i elvene til gyteplas-

sene sine. En enganggyter (semelpar) som stillehavslaksen (*Oncorhynchus spp.*) bruker opp > 70% av sine energireserver på gytevandring, dannelse av kjønnsceller og gyteadfærd. Like mye kan atlantisk laks, som gyter flere ganger gjennom livet sitt (iteropar) investere i gyting, noe som fører til høy dødelighet.

I atlantisk laks er det to tidsvinduer gjennom året som er kritiske for avgjørelsen om å kjønnsmodne eller en utsettelse til neste år. Nivået av lipidreserver om høsten året før det naturlige gytetidspunktet til laksen er det første kritiske tidspunktet, og dette avgjør om den tidlige fasen av gametogenesen initieres. Det andre kritiske tidspunktet er om våren, omtrent seks måneder før forventet gyting. I hunner avgjør dette tidspunktet om den senere fasen av gametogenesen, det vil si størrelsesveksten av eggene (vitellogenese) starter. Derfor er høye vekstrater gjennom vinteren og våren helt avgjørende for å nå terskelen av lipidreserver som vil resultere i gyting den følgende høsten. Tilveksten og lipidnivåene i muskel er derfor høyere om våren og sommeren i laks som kommer til å modne om høsten enn i laks som ikke kommer til å modne. Om sensommeren avtar tilveksten og appetitten i gyteklar fisk, mens umoden fisk fortsetter å spise. De kritiske tidsvinduene i anadrom fisk som laks er spesielt viktige fordi næringstilgangen i elvene under deres gytevandring er begrenset i forhold til næringstilgangen i sjøen. Derfor er det viktig til å unngå at gytevandringen starter uten tilstrekkelige energireserver.

I en vårgytende fisk som torsk er det fôrtilgangen om høsten året før som danner terskelen for gyting våren etter. Eget stamfiskfôr brukes ofte under stamfiskproduksjon for å sikre at ernæringsstatusen til fisken er god nok til å gå gjennom den energikrevende kjønnsmodningen og for å sikre en optimal mengde og kvalitet av egg og spermier. Under kjønnsmodning investerer stamfisken næringsstoffer fra muskel og lever i utvikling av egg og spermier, i form av proteiner, lipider, vitaminer og andre mikro- og makro-næringsstoffer. Stamfiskfôr inneholder derfor høyere konsentrasjoner av proteiner, marine fettkilder og vitaminer, sammenlignet med vekstfôr som brukes i produksjon av slaktefisk til matproduksjon. En vanlig anbefaling fra fôrprodusentene er å gå over til stamfiskfôr mellom 9-12 måneder før forventet gytetidspunkt. Suboptimal fôrtilgang under kjønnsmodning kan føre til redusert fekunditet (antall egg per kroppsvekt) eller redusert eggkvalitet (mindre egg, høyere dødelighet).

17.6.8 Gametkvalitet

Generelt er god gametkvalitet definert som potensialet til å produsere en levedyktig yngel. Gametkvaliteten påvirkes av alder, helse og ernæringsstatusen til stamfisken, i tillegg til miljøfaktorene som stamfisken er produsert under. Bruk av hormoner for å indusere ovulasjon og spermiering og lagringsmiljøet til gametene mellom stryking og befruktning kan også påvirke gametkvaliteten. Etter befruktningen kan vannkvaliteten under inkubasjonsfasen påvirke klekkesuksessen og endelig antall levedyktig yngel. Kvantitative kvalitetsmål for sperm og eggkvalitet gjenspeiler deres spesifikke egenskaper. Eksempelvis så er potensialet spermcellen har til å befrukte et egg avhengig av svømmeaktivitet og metabolitter som driver svømmeaktiviteten. Forurensing av sperm gjennom urin og avføring kan hemme aktiveringen av spermcellene. Derfor er det i noen arter som stør vanlig med bruk av kateter for å unngå forurensing ved uttak av sperm. I laks har det blitt vanlig å dissekere ut hele testis for å unngå forurensing og for å ekstrahere så mye sperm som mulig per hannfisk.

Svømmeaktiviteten kan kontrolleres i en liten prøve aktivert sperm i vanlig mikroskop før befruktning. Det er vanlig å måle spermtettheten (antall spermier per ml) med et fotometer for å sikre et godt nok forhold mellom spermceller og egg under befruktning. Ønsket spermtetthet kan variere mellom artene. Andre kvalitetsmål som har blitt studert, men ikke anvendes i kommersiell produksjon per i dag, er kvantitative mål for svømmedyktighet som måles ved bruk av såkalt computer-assistert sperm analyse (CaSA), de kjemiske egenskapene av spermvæsken (pH og osmolalitet), antall levende spermceller per ml sperm ved hjelp av fluorescensmåling, måling av ATP-konsentrasjon og DNA-kvalitet. Kvaliteten til spermienes DNA er essensielt under sammensmelting av den haploide pronukleus fra spermiet og egget under befruktningen som resulterer i en diploid zygote. Cryopreservering av sperm blir brukt i mange oppdrettsarter for lagring av verdifull sperm og i arter hvor hann- og hunn-fisk ikke gyter synkront i fangenskap. Arts-spesifikke protokoller for cryopreservering skal sørge for at DNAet i spermene ikke skades under innfrysingsprosessen.

Kvaliteten til ubefruktete egg er i like stor grad avhengig av stamfiskens status som spermkvaliteten, men næringsstoffsammensetningen spiller en mye større rolle fordi plomme-massen i egget skal levere alle nødvendige næringsstoffer under embryonal-utviklingen og fram til larven må begynne å ta til seg eksternt føde selv. En suboptimal ernæringsstatus hos stamfisken kan påvirke deres generelle reproduksjonsevne som fekunditet og eggstørrelse, noe som igjen fører til en redusert reproduksjonssuksess til fisken. Et tydelig tegn på lav eggkvalitet er forekomsten av atretiske egg (degenererte eller reabsorpsjon av egg i ovariet). Ved domestisering av nye oppdrettsarter er det derfor viktig å utvikle et egnet stamfiskfôr tilpasset den nye arten. For eksempel kan et ubalansert forhold mellom proteiner og karbohydrater føre til lav overlevelse i ørrettyngel. I tillegg til næringsstoffene lagres også maternalt mRNA i eggene under oogenesis. Maternalt mRNA spiller en rolle under aktivisering av egget, befruktning og tidlig embryonal-utvikling fram til embryoets egne gener blir aktivert. I laksefisk brukes befruktningssprosent som et mål på eggkvalitet. I noen arter, blant annet kveite, har lav eggoverlevelse kunnet knyttes til redusert funksjon i mitokondriene, problemer med energihomeostase og proteinsyntese, noe som kan brukes for å finne gode markører for eggkvalitet. I marine arter med pelagiske, gjennomsiktige egg er også symmetrien av de første embryonale celledelingene (blastomerer) relatert til eggkvalitet, men dette er ikke pålitelig nok som enkeltfaktor til å forutsi den videre kvaliteten i embryoet og larven i kommersielle anlegg.

17.7 LITTERATUR

17.7.1 Anbefalt litteratur

- Berg OK. 1985. The formation of non-anadromous populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Europe. *J Fish Biol* 27, 805. doi.org/10.1111/j.1095-8649.1985.tb03222.x
- Bromage N, Porter M and Randall C. 2001. The environmental regulation of maturation in farmed finfish with special reference to the role of photoperiod and melatonin. *Aquaculture* 197, 63. doi.org/10.1111/j.1095-8649.1985.tb03222.x
- Brown-Peterson NJ, Wyanski DM, Saborido-Rey F, Macewicz BJ and Lowerre-Barbieri SK. 2011. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Mar Coastal Fish* 3, 52. doi.org/10.1080/19425120.2011.555724
- Dziewulska K and Domagala J. 2003. Histology of salmonid testes during maturation. *Reprod Biol* 3, 47-61.
- Døving KB og Reimers E. (ed). 1992. Fiskens fysiologi. John Grieg forlag AS, ISBN 82-533-0268-1
- Eddy FB and Talbot C. 1983. Formation of the perivitelline fluid in Atlantic salmon eggs (*Salmo salar*) in fresh water and in solutions of metal ions. *Comp Biochem Physiol Pt C* 75, 1. [doi.org/10.1016/0742-8413\(83\)90002-6](https://doi.org/10.1016/0742-8413(83)90002-6)
- Farrel AP, Stevens ED, Cech JJ, Richards JG. (ed.) 2011. Encyclopedia of Fish Physiology. From Genome to Environment. Academic Press/Elsevier Inc. ISBN: 978-0-12-374545-3
- Fleming IA and Einum S. 2010. Reproductive Ecology: A Tale of Two Sexes. *In: Aas Ø, Einum S, Klemetsen and Skurdal J. (ed) Atlantic Salmon Ecology*. Blackwell Publishing Ltd. ISBN:9781444327755, DOI:10.1002/9781444327755
- Fraser TWK, Hansen T, Norberg B, Nilsen TO, Schulz RW and Fjellidal PG. 2023. Male post-smolt maturation in Atlantic salmon can be reduced by using a short scotophase to induce smoltification. *Aquaculture* 562, 738772. doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.738772
- Hansen LP, Jonsson N and Jonsson B. 1993. Oceanic migration in homing Atlantic salmon. *Anim Behav* 45, 927. doi.org/10.1006/anbe.1993.1112
- Jonsson N, Jonsson B and Hansen LP. 1991. Energetic cost of spawning in male and female Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *J Fish Biol* 39, 739. doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb04403.x

- Klemetsen A, Amundsen PA, Dempson JB, Jonsson B, Jonsson N, O'Connell MF and Mortensen E. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* L.: a review of aspects of their life histories. *Ecol Freshw Fish* 12, 1. doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00010.x
- Kowalski RK, Cejko BI. 2019. Sperm quality in fish: Determinants and affecting factors. *Theriogenology* 135, 94. doi: 10.1016/j.theriogenology.2019.06.009
- Lowerre-Barbieri SK, Brown-Peterson NJ, Murua H, Tomkiewicz J, Wyanski DM, Saborido-Rey F. 2011. Emerging issues and methodological advances in fisheries reproductive biology. *Mar Coast Fish* 3, 32. doi.org/10.1080/19425120.2011.555725
- Lubzens E, Young G, Bobe J and Cerdá J. 2010. Oogenesis in teleosts: How fish eggs are formed. *Gen Comp Endocrinol* 165, 367. doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.05.022
- Lønning S, Kjørsvik E and Davenport J. 1984. The hardening process of the egg chorion of the cod, *Gadus morhua* L., and lumpsucker, *Cyclopterus lumpus* L. *J Fish Biol* 24, 505. doi.org/10.1111/j.1095-8649.1984.tb04821.x
- Migaud H, Bell G, Cabrita E, McAndrew B, Davie A, Bobe J, Herráez MP and Carillo M. 2013. Gamete quality and broodstock management in temperate fish. *Rev Aquaculture* 5 (Suppl 1), S194. doi.org/10.1111/raq12025
- Mobley KB, Aykanat T, Czorlich Y, House A, Kurko J, Miettinen A, Moustakas-Verho J, Salgado A, Sinclair-Waters M, Verta J-P and Primmer CR. 2021. Maturation in Atlantic salmon (*Salmo salar*, Salmonidae): a synthesis of ecological, genetic, and molecular processes. *Rev Fish Biol Fish* 31, 523. https://doi.org/10.1007/s11160-021-09656-w
- Mommens M, Storset A and Babiak I. 2015. Some quantitative indicators of postovulatory aging and its effect on larval and juvenile development of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Theriogenology* 84,170. doi.org/10.1016/j.theriogenology.2015.03.001
- Muñoz-Cueto JA, Zmora N, Paullada-Salmerón JA, Marvel M, Mañanos E and Zohar Y. 2020. The gonadotropin-releasing hormones: lessons from fish. *Gen Comp Endocrinol* 291, 113422. doi.org/10.1016/j.ygcen.2020.113422
- Pankhurst NW. 1998. Reproduction. In: *Biology of Farmed Fish* (Black KD and Pickering AD (ed), pp. 1–26. Sheffield: Sheffield Academic Press. ISBN-13: 978-0849397318
- Pavlov D, Kjørsvik E, Refsti T and Andersen Ø. 2004. Brood stock and egg production. Ch. 5, pp. 129-203 in Moksness E, Kjørsvik E and Olsen Y. (ed), *Culture of Cold-Water Marine Fish*. Blackwell Science, Blackwell Publishing Ltd, Oxford. 519 pp. ISBN: 978-0-852-38276-9
- Schulz RW, De Franca LR, Lareyre J-J, Legac F, Chiarini-Garcia H, Nobrega RH and Miura T. 2010. Spermatogenesis in fish. *Gen Comp Endocrinol* 165, 390. doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.02.013
- Sinclair-Waters M, Ødegård J, Korsvoll SA, Moen T, Lien S, Primer CR, Barson NJ. 2020. Beyond large-effect loci: large-scale GWAS reveals a mixture large-effect and polygenic architecture for age at maturity of Atlantic salmon. *Gen Select Evol* 52, 9. doi.org/10.1186/s12711-020-0529-8
- Taranger GL, Muncaster S, Norberg B, Thorsen A and Andersson E. 2015. Environmental impacts on the gonadotropic system in female Atlantic salmon (*Salmo salar*) during vitellogenesis: Photothermal effects on pituitary gonadotropins, ovarian gonadotropin receptor expression, plasma sex steroids and oocyte growth. *Gen Comp Endocrinol* 221, 86. Doi.org/10.1016/j.ygcen.2015.02.008

Thorstad EB, Whoriskey F, Rikardsen AH and Aarestrup K. 2011. Aquatic nomads: the life and migrations of the Atlantic salmon. In: Aas Ø, Einum S, Klemetsen A and Skurdal, J. (ed) Atlantic salmon ecology. Blackwell Publishing Ltd. ISBN:9781444327755, DOI:10.1002/9781444327755

Yilmaz O, Mangor Jensen A, Harboe T, Møgster M, Mangor Jensen R, Mjaavatten O, Birkeland E, Spriet E, Sandven L, Furmanek T, Berven FS, Wargelius A and Norberg B. 2022. Quantitative proteome profiling reveals molecular hallmarks of egg quality in Atlantic halibut: impairments of transcription and protein folding impede protein and energy homeostasis during early development. BMC Genomics 23, 635. doi.org/10.1186/s12864-022-08859-0

17.7.2 Referanser til figurer og tabeller

Li X, Jenssen E, Fyhn HJ. 1989. Effects of salinity on egg swelling in Atlantic salmon (*Salmo salar*). Aquaculture 76, 317. doi.org/10.1016/0044-8486(89)90084-7

Methven DA, Crim LW, Norberg B, Brown JA, Goff GP and Huse I. 1992. Seasonal reproduction and plasma levels of sex steroids and vitellogenin in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). Can J Fish Aquat Sci 49, 754. doi.org/10.1139/f92-084

Næve I. 2020. Development of non-invasive methods using ultrasound technology in monitoring of Atlantic salmon (*Salmo salar*) production and reproduction. PhD thesis, Dept of Biology, NTNU. <http://hdl.handle.net/11250/2647114>

Næve I, Mommens M, Arukwe A, Kjørsvik E. 2018. Ultrasound as a non-invasive tool for monitoring reproductive physiology in female Atlantic salmon (*Salmo salar*). Physiol Rep 6, e13640. Doi.org/10.14814/phy2.13640

Næve I, Mommens M, Arukwe A, Virtanen J, Hoque ME, Kjørsvik E. 2019. Ultrasound as a noninvasive tool for monitoring reproductive physiology in male Atlantic salmon (*Salmo salar*). Physiol Rep 7, 1. doi.org/10.14814/phy2.14167

Taranger GL, Carrillo M, Schulz RW, Fontaine P, Zanuy S, Felip A, Weltzien F-A, Dufour S, Karlsen Ø, Norberg B, Andersson E and Hansen T. 2010. Control of puberty in farmed fish. Gen Comp Endocrinol 165, 483. doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.05.004.

ILLUSTRASJONER OG FIGURER

Følgende har bidratt med figurer eller bilder til kapittel 17. Bidragsyterne beholder sine eventuelle copyrightrettigheter uten forkortelse.

Maren Mommens: 17.1

Joachim Marthinsen: 17.2C

Bruno Nunes: 17.2D

Tora Bardal: 17.2A,B,E,F

Harald Kryvi: 17.4, 17.5, 17.8, 17.9, 17.10, 17.12, 17.13, 17.17, 17.18, 17.20, 17.21, 17.22

Knut Gangåssæter, Doghouse: 17.14, 17.15, 17.16, 17.19, 17.23, 17.24

Elin Kjørsvik: 17.3, 17.6

Ingunn Næve: 17.7, 17.11