

En utredning for Mattilsynet for kunnskapsstøtte om
ANATOMI OG FYSIOLOGI HOS TIFOTKREPS
 med vekt på nervesystemet og velferd

av
 Gro I. van der Meeren, Astrid K. Woll¹ og Guldborg Søvik
 Havforskningsinstituttet og Møreforskning Ålesund



Forsidefoto: Øverst til venstre, nederst til høyre: Thomas Wenneck, Havforskningsinstituttet; øverst til høyre: Havforskningsinstituttet; Midten til venstre: Børre K. Dervo, Norsk institutt for naturforvaltning; Midten til høyre: Astrid K. Woll (AKW), Møreforsking; Nederst til venstre: P.A. Jensen, Havforskningsinstituttet.

Innhold

1	INNLEDNING OG SAMMENDRAG	4
2	BAKGRUNN OG MANDAT	11
3	GENERELL INNFØRING I FYLOGENI OG ANATOMI	12
3.1	Sammendrag, fylogeni og anatomi	12
3.2	Fylogeni	12
3.3	Anatomi	13
4	FYSIOLOGI.....	14
4.1	Sammendrag, fysiologi	14
4.2	Sirkulasjon	15
4.3	Ekskresjon	16
4.4	Fordøyelsessystem.....	16
4.5	Ernæring	17
4.6	Vekst.....	18
4.7	Reproduksjon.....	19
4.8	Muskler, muskelkontroll og autotomi	21
5	NERVESYSTEM OG SANSEAPPARAT	23
5.1	Sammendrag, nervesystem og sanseapparat.....	23
5.2	Organisering av nervesystemet.....	23
5.3	Sentralt nervesystemet	24
5.4	Stimulering og nervesignaler.....	27
5.5	Sanser.....	28
6	ATFERD.....	31
6.1	Sammendrag, atferd	31
6.2	Rytmask atferd	32
6.3	Økologiske faktorer	32
6.4	Forsvar.....	33
6.5	Retningsorientert atferd	34
6.6	Ressurstilgang og utnyttelse	35
7	SMERTEREGISTRERING	36
7.1	Sammendrag, Smerteregistrering	36
7.2	Definisjoner	36
7.3	Nervesignaler.....	37
7.4	Atferd	38

8	FYSIOLOGISKE OG ATFERDSMESSIGE VELFERDSBEHOV	39
8.1	Sammendrag, fysiologisk og atferdsmessige behov	39
8.2	Respirasjon, sirkulasjonssystemet og ekskresjon	42
8.2.1	Stressignaler.....	42
8.3	Vekst.....	44
8.3.1	Stressignaler tilknyttet vekst.....	44
8.4	Reproduksjon	44
8.4.1	Stressignaler tilknyttet reproduksjonen	45
8.5	Muskelkontroll	45
8.5.1	Stressignaler tilknyttet muskelkontroll	45
8.6	Nervesystem.....	46
8.6.1	Stressignaler tilknyttet nervesystemet	46
8.7	Atferd	47
8.7.1	Stressignaler tilknyttet atferd.....	47
8.7.2	Modifisert atferd	48
9	ARTSVISE SÆRTREKK.....	50
9.1	Sammendrag, artsvisе særtrekk	51
9.2	Oversikt over fysiologi og miljøbehov for alle artene.....	54
9.3	Edelkreps	54
9.4	Sjøkreps	56
9.5	Dypvannsreke.....	57
9.6	Hummer	59
9.7	Taskekrabbe	61
9.8	Rød kongekrabbe	64
10	KILDEVURDERING	66
11	ORDLISTE OVER UTVALGTE UTTRYKK.....	66
12	LITTERATURLISTE.....	69

1 Innledning og sammendrag

Denne utredningen tar for seg kunnskap og erfaringer omkring de oppgitte artenes naturlige biologiske funksjoner og atferd. Det er lagt særlig vekt på fysiologiske og nevrologiske områder som er helt basale for overlevelse, vekst og naturlig atferd. Mye data er tilgjengelig omkring basale fysiologiske prosesser, særlig innen biokjemisk styring av fysiologiske og nevrologiske prosesser, deriblant hvordan nervesignaler produseres av biokjemiske substanser og elektriske spenninger i nervesystemet. Smerteregistrering er diskutert, men på grunn av manglende dokumentasjon på at krepsdyr har nervesystem som har smertepersepsjon som definert i Bateson (1992) er det ikke mulig å diskutere dette opp mot velferd. Velferdskriterier er derfor knyttet opp mot atferd, livsviktige behov og fysiologisk faktorer, blant annet oksygen, temperatur og lysforhold.

Kap. 1 Fylogeni og anatomi

Tifotkreps er en orden under rekken leddyr. Felles for disse er det ytre skjelett som har en kombinert funksjon, smittebarriere, muskelfeste og forsvar mot skade fra rovdyr og andre. Kroppsdelene er organisert i et hodeskjold som dekker hode og forkropp; leddelt hale, velutviklet eller redusert; fem velutviklede fotpar under hode/forkropp og en rekke mindre fotpar under halen. Størrelsen kan variere fra centimeterstore arter til krabber og krabbeliknende arter som er godt over en meter mellom klospissene.

Kap. 2 Fysiologi

Respirasjonen hos tifotkreps foregår med gjeller. Oksygen fra vannet bindes til hemocyanin i blodet. Hjertet ligger i forkroppen. En hel sirkulasjonsrunde tar opp til 40-60 sekunder. Blodet koagulerer raskt og bidrar til herding av skallet. Oksygenbehov og temperatur er tett koblet, økende temperatur medfører økende oksygenomsetning.

Ekskresjonen kan påvirke toleranse for temperatur og salinitet, med artsrelaterte variasjoner i effektiviteten. Nitrogen skilles hovedsakelig ut over gjellene, mens urinen har en viktig rolle i kommunikasjon. Når miljøforhold hemmer utskilling av nitrogen, blir blodet surere på grunn av melkesyredannelse. Dette vil over tid kvele dyret. Om utskiftingen starter igjen, fører det til et økt ammoniakknivå i vannet.

Fødevalget er bredt. Munndelene kan dele opp større biter og sortere spiselige og uspiselige deler. Fordøyelseskjertler fremmer enzymproduksjon, absorpsjon av

næringsstoffer og lagring av glykogen, fett og kalsium. Ernæringsmessige behov er protein og fett, vitaminer og mineraler.

Reproduksjon og vekst er knyttet tett sammen. Krepsdyr øker kroppsstørrelsen ved skallskifte. Mesteparten av livet er de i mellomfasene med solid skall. Det er etter skallskifte hunnene er mottakelige for parring. Hannen overfører sperm i spermatoforer, pakker som kan ligge og vente på gytingen. Det er artsavhengig hvor lang tid det tar fra skallskifte/parring til gyting, fra noen timer til ett år. Etter gyting vil eggene limes fast under halen og bli pleid frem til klekking. Varigheten av fosterutviklingen er avhengig av temperatur. Yngelpleie forekommer bare hos edelkreps.

Musklene styrer bevegelse av skallet, hjerte og tarm. Det er to hovedtyper, raske og sene muskler. De er oftest organisert i par som styrer på kroppsdelen de beveger. Sterk stimulering av nervene i gangfötter og klør fører til at musklene på hver sin side av en naturlig bruddflate nær kroppen trekker seg fra hverandre så ekstremiteten faller av. Dette kalles autotomi og er en naturlig forsvarsreaksjon. Tapte ekstremiteter blir regenerert.

Kap. 3 Nervesystem og sanseapparat

Organiseringen av nervesystemet til tinfotkreps ligner mye på organiseringen hos børstemark mens det er svært ulikt nervesystemet hos virveldyr. Det er enkelt oppbygd med en langsgående nervestreng gjennom kroppen og nerveknuter (ganglier) sentralt plassert i hode (hjernegangliet), ved svelget og i hvert kroppsledd for de langstrakte artene. Hos krabbeformete arter er det ingen utpreget nervestreng men to større ganglier; sentralt i kroppen og hjernegangliet. Fra gangliene strekker nervetrådene seg ut til de ulike kroppsdelenene. Hver kroppsdelen er relativt selvstyrt, mens sentral overstyring er relativt svak. Hjernegangliet er det mest avanserte gangliet, med mottak, prosessering og samordning av sanseinntrykk. Her foregår det også en livslang nydannelse av nevroner ved luktreionene. Hjernegangliet er knyttet til antenner, øyne og kroppens nervestreng, mens det sentrale "kroppsgangliet" hos krabbene og "langhalekrepsgangliene" hovedsakelig styrer muskelmotorikken. Gangliene ved svelget styrer fordøyelse og sekresjon i tillegg til nevrohormoner.

Nervesignalstoffer er for en stor del like for alle dyr med nervesystem. Biokjemisk virker de på samme måte, men mange har til dels avvikende funksjoner, sammenliknet med virveldyr; for eksempel er nevromotoriske nervesignaler hos pattedyr sensoriske nervesignaler hos krepsdyr.

Synet er meget følsomt for variasjon i lysintensitet. Det er av mindre betydning enn lukt og smak og krepsdyr har ikke flerfargesyn.

Lukt og smaksregionene i hjernegangliet er best utviklet, og lukt og smak er også de viktigste sansene. De korte antennene er krepsdyrenes nese og svært følsomme, både for luktintensitet og kjemiske sammensetninger. Følsomme smakshår finnes på kropp, munnleder og føtter. Noen **følehår** reagerer på hydrodynamiske vibrasjoner og andre på berøring. Det er ikke funnet reseptorer for temperatur og lyd.

Kap. 4 Atferd

Atferden er artsspesifikk og avhengig av livsstadiet. Indre responser på ytre impulser er tilpasset artens nisje i økosystemet. Beiteatferd og forsvarsreaksjoner er medfødt.

Tifotkreps er naturlig tilpassningsdyktige men med noen grunnleggende medfødte fellestrekk. De har alle rytmisk atferd som særlig påvirkes av årstid (vandringer, skallskifte, gyting og klekking), lys (matsøk) og temperatur (finjusterer atferd). Lys og temperatur sammen gir sterke impulsene for atferden.

Miljøet har en betydelig effekt, der den naturlige biotopen har en klar profil i forhold til vannkvalitet, skjul, føde og, for noen, bunnsstrat. Rovdyr finnes alle steder i naturen, men krepsdyr er beskyttet av skallet i seg selv, pigger og utvekster og en rask reaksjonsevne. Typiske trekk ved de omtalte artene er at de er sterkt knyttet til skjul, utviser et diskret matsøk når rovdryrpresset er lavest eller forekommer i store tettheter for å forsvare seg.

Tifotkreps kan orientere seg på en liten skala med syn, lukt og smak, mens lukt, lys, strøm og magnetisme kan utnyttes for retningsbasert vandring over lange distanser.

Kap. 5 Smerteregistrering

Det finnes ikke er dokumentasjon på at emosjonelle prosesser eller nervesentre for slikt er utviklet hos krepsdyr. De følgende **definisjonene** på begrepene smerte og smertesansing, lidelse, frykt og uro kan bedre relateres til denne dyregruppen.

Smertesansing er et fysiologisk fenomen som hos pattedyr produseres i et begrenset sett av nervefibre (nosiseptorer) som følger nervebaner i ryggraden og har utløpere til thalamus i hjernen (signalsystem). *Smertepersepsjon* er bevisstheten om sansingen av smerten (tolkning av signal). Det er viktig å skille de to begrepene. *Lidelse* er kroppslig eller sanset opplevelse av at omgivelsene mangler nødvendige kvaliteter for å opprettholde organismens funksjoner eller liv. *Frykt og uro* er følelser som er knyttet til

det limbiske system i hjernen, og til atferdskondisjonering ved fryktinduserende læringsprosesser. Slike hjerneregioner knyttet til læring og følelse mangler hos krepsdyr. Krepsdyr har nosiseptorer men ikke thalamus eller tilsvarende hjernestruktur. Det er derfor ikke mulig ut fra faglig dokumentasjon å si at krepsdyr kan registrere smerte, frykt og uro. **Unnvikelsesatferd** er ofte antatt å bunne i følelser som smerte, angst og uro. Samtidig er det en livsnødvendig reaksjon som trigges hos alle levende organismer av skadelige eller truende omgivelser, også organismer uten organisert nervesystem. Ingen studier har vist at tiftokreps kan lære å unnvike farer siden den refleksbaserte, medfødte unnvikelsesresponsen er så sterk. Krepsdyr kan derimot kondisjoneres til redusert respons på i utgangspunktet fluktfremkallende situasjoner.

Kap. 6. Fysiologiske og atferdsmessige velferdsbehov

En grunnleggende viktig **miljøfaktor** er vannkvalitet. **Oksygentilgang** er essensielt. Oksygenmangel og høy temperatur er godt dokumentert som skadelige faktorer. Oksygenmangel endrer blodets syre-baseforhold og leder til opphopning av **ammoniakk** i blodet. I siste instans kveles dyret. Artstoleransen er forskjellig. Noen tiftokrepsarter lever i miljø med naturlig høy ammoniakkonsentrasjon. Disse har prosesser for avgiftning. Det er ulikt i hvor stor grad artene kan oppholde seg i luft. Selv om **gjellene** klapper sammen er de mer eller mindre grad beskyttet mot uttørring av ryggskjoldet. Oppbevaring i en begrenset tid i fuktig og kjølig miljø kan skje uten skadelige langtidseffekter.

Temperatur har en sterk effekt på hjerteaktivitet, forbrenning og bevegelse. Høy konsentrasjon av Mg^{2+} i blodet virker bedøvende mens lav konsentrasjon motvirker kuldeeffekten på aktivitet. Vedvarende opphold utenfor temperaturtoleransgrensen fører til oksygenmangel og kvelning. Ulike arter har ulik temperaturtoleranse.

Vekstsyklusen påvirkes av temperatur, men det er i selve skallskiftefasen og mens skallet er mykt at dyrene er svært sårbare. I denne fasen må de ha beskyttelse i form av isolasjon og skjul. Utenom temperatur kan skallskiftesyklusen påvirkes av skader. Tap av øyne framskynder syklusen.

Reproduksjon påvirkes av temperatur, sammen med daglengde, årstid, parasitter, forurensing, sosial status og ernæringsstatus. Hunner kan reabsorbere innrogn eller kaste utrognen for eksempel ved ugunstige miljøforhold eller av andre årsaker som man per i dag ikke har kartlagt.

Muskelfunksjoner påvirkes av temperatur, men også sanseintrykk. Truende situasjoner kan føre til muskellåsing, så dyret inntar en fryst positur. Når klør eller føtter kommer i klem eller brekker, vil kraftige muskelkontraksjoner ved den naturlige bruddsonen i foten føre til autotomi; ekstremiteten faller av. Dette er en livsviktig reaksjonsevne i naturen og kan også forekomme under koking av levende dyr.

Nervesystemet til krepsdyr er i mange henseende svært robust, tåler store påkjenninger uten å ødelegges og er derfor mye nyttet i forskning på grunnleggende elektronevrologiske og biokjemisk styrte nerveprosesser. Nervesystemet er følsomt for sansesignaler, først og fremst knyttet til lukt og smak, men også lysintensitet. Ytre stimulans er viktig for vedlikehold av nervesystemet og nydanning av nerveceller, som er særlig knyttet til lukt og syn. Endringer i levemiljø endrer raten av nydanning, der det ekstreme er bortfall av prosessen i stimulansfrie miljøer. **Luktesansen** er spesielt viktig. Tap av luktesansen hemmer dyret i forhold til næringssøk, rovdyr og sosialt.

Tifotkreps har tre naturlige **atferdsreaksjoner** på truende situasjoner, flukt, frysing og angrep. Ved brå **endringer av lys, lukt eller strømmønster** vil langhaleartene gjerne benytte kraftige haleslag for å flykte. I en fastlåst posisjon og for krabber er frysing eller aggressiv atferd alternativet. **Sultnivået** vil påvirke atferden. Et sultent dyr vil være mer ubeskyttet ute på næringssøk. Under **angrep** og ved **skader** benyttes autotomi som en virksom reaksjon, da angriperen sitter igjen med en fot eller klo mens offeret flykter.

Atferdsmodifisering inntreffer i mange tilfeller. Mange atferdsreaksjoner er imidlertid medfødte og endrer seg bare ut fra dyrets fysiologiske tilstand, reproduktiv status, og fase i skallskiftesyklusen. Reaksjonsmønster knyttet til sanseintrykk og vannmiljø er artsspesifikk og lite fleksibel. Det samme gjelder valg av levemiljø, døgnaktivitetsmønster, sosial atferd, behov for og utnyttelse av skjul, eventuelt stimopptreden, samt atferd i truende situasjoner. Likevel er tifotkreps også adaptive og kan tilpasse seg sine omgivelser. Ved skader kan ulike føtter få utvidet bruksområde. **Kondisjonering** er dokumentert i forhold til liten skala geografisk "kartlegging", arts/individgjenkjennelse, næringsvalg, forsvarsrespons og tidsfordeling mellom skjul og næringssøk. Det er mulig å desensitivere krepsdyr så reaksjonen blir svekket, ikke forsterket av stimulanser. Kondisjoneringen kan være rask.

Kap. 7 Artsvise særtrekk

De seks artene som er i fokus her er alle typiske representanter for tifotkreps. De har også sine artstypiske særtrekk, der edelkreps, taskekrabbe og hummer er mest

undersøkt. De har ulike preferanser for dyp, der dypvannsrekene går dypest, hummer og krabbe helt til overflaten og edelkreps bare lever på grunt vann i innsjøer. Edelkreps og hummer er mest varmekjær, men begge med et svært vidt toleranseområde, fra nær frysepunktet til ca. 30° C. Edelkreps har behov for ferskvann med tilstrekkelig høy pH, mens de marine artene foretrekker salinitet tilsvarende kyst og havnivå (30-40 ‰), høyest for dypvannsreker, sjøkreps og rød kongekrabbe.

Bare edelkreps har yngelpleie. Det er stor forskjell på fekunditet, der taskekrabber legger opp til 3 millioner egg av gangen, mens reker og edelkreps bare produserer noen få hundre egg. Hummer bruker to år på en syklus fra parring til klekking mens de andre artene som er studert, bruker ett år.

Dypvannsreker, rød kongekrabbe og taskekrabbe utfører gytevandringer mens kongekrabben og trolig hummer vandrer til dypere vann om vinteren.

Bare reker opptrer alltid i flokk på bunnen eller i stim i vannsøylen. Rød kongekrabbe samler seg i hauger med flere hundre dyr når de ikke beiter. Resten av artene er solitære. Aggresjonsnivået er høyere hos de solitære artene.

Edelkreps har på grunn av det mineralfattige ferskvannet utviklet egne teknikker for å bevare mineraler som trengs til skaloppbygging. De er svært sårbare for forurening av vannet. De har lysfølsomme organ i tillegg til øyne, en lysfølsom flekk ved roten av halen. Den største trusselen mot edelkreps er krepsepest, en sykdom som forårsakes av en innført eggsporesopp (*Aphanomyces astaci*).

Sjøkreps er følsom for lavt oksygennivå. Den lever på bløtbunn i utgravde huler, fra relativt grunt vann til flere hundre meters dyp. Sjøkreps som lever på grunt vann er nattaktive mens dyr på dypt vann er dagaktive. Den har svært lysfølsomme øyne, som lett skades av store og raske endringer i lysintensitet. Veksten er tetthetsavhengig vekst, det vil si negativt korrelert med tettheten av dyr. Infeksjon av en blodlevende dinoflagellat er dødelig.

Dypvannsreker finnes i relativt grunt vann ned til mer enn 1000 m dyp. Som tilpasning til kulde kan de regulere magnesiumbalansen (Mg^{2+}) i blodet, så blodet får langt lavere Mg^{2+} konsentrasjon enn sjøvann og dyret kan dermed fungere i vann som er underkjølt. Dette er den eneste av artene som har et kjønnsskifte fra hann til hunn etter 2 til 7 år. I Nordsjøen er det likevel en lav prosent modnes direkte som hunner.

Hummer er trolig det mest langlivete krepsdyret, med en potensiell livslengde på over 65 år. Den har lav fekunditet og lang reproduksjonsyklus. Den lever på grunt vann og

har en relativt bred toleransegrense for temperatur og salinitet. Arten har et utpreget behov for skjulesteder om dagen. Tetthet og trange leveforhold kan føre til redusert vekst, men også redusert aggresjonsnivå. Klørne må bindes i fangenskap for å unngå skader og høy dødelighet. Mest fryktet sykdom er Gaffkemi, en dødelig bakteriell blodinfeksjon som finnes naturlig i den amerikanske søsterarten. Den finnes ikke naturlig i Norge, men opptrer tidvis i hummerlagringsanlegg som også nyttes til importert hummer.

Taskekrabbe er den mest reproduktive av de aktuelle artene i norske og nordeuropeiske farvann. Som en viktig næringsorganisme er den forsket en del på og studier av den ligger til grunn for mye av den generelle kunnskapen vi har om ernæring og krepsdyrfysiologi for tempererte farvann. Betydningen av temperatur på alt fra respirasjon til atferd og naturlig sykluser er vist. Den svært høyt utviklete følsomheten for smak og lukt er også målt, og relatert til atferd. Nervesystemet til taskekrabben er organisert noe annerledes enn hos langhalekreps, men et større sentralt nerveganglion i stedet for flere små. Krabber har også et sett med optiske ganglier i øyestilkene. Det er også dokumentert fysiologiske døgnvariasjoner, både innen blodets kjemiske sammensetning og ekskresjon. Døgnvariasjonene ser ut til å være knyttet til aktivitet. Næringssøk varierer også gjennom døgnet, men det er store individuelle forskjeller på beitemotivasjonen. Det er antatt at eggpleiende hunner tar til seg svært lite mat i det halve året det tar før eggene klekkes. Mellom parring og gyting er det flere steder sett at noen krabber vandrer langt og ofte motstrøms. Det tar vanligvis et år fra parring til klekking i våre farvann.

Rød kongekrabbe er en innført art som har etablert seg sør i Barentshavet og sprer seg vestover langs norskekysten fra Finnmark. Denne Anomuraarten har et tilbakedannet fotpar, som fungerer som pusseorgan og relativt bløtt skall. Kongekrabben er en typisk kaldtvannsart, men har ikke samme temperaturreguleringsevne som rekene.

Reproduksjonssyklusen er ulik de andre artene, siden hunnen skifter skall, parrer seg og gyter i løpet av få timer. Voksen kongekrabbe vandrer til dypere vann om vinteren for å beite og har lange næringsvandringene hvert år. De er i mindre grad knyttet til en spesiell bunntype og søker helst bytteorganismer som dominerer i miljøet. Man kjenner ikke til noen sykdom i den norske bestanden, men i artens naturlige leveområde opptrer det en rhizocephalid parasitt som infiserer krabben, steriliserer den og i løpet av to-tre år fyller krabben og formerer seg ved hjelp av en eggpose som legges ut under krabbhalen.

2 Bakgrunn og mandat

Kunnskapsstøtte til Mattilsynet vedrørende anatomi og fysiologi hos tiftokreps.

Mattilsynet har i brev av 29.11.2007 bedt Havforskningsinstituttet om

”en kort redegjørelse som skal presentere, for artene hummer, taskekrabbe, kongekrabbe, reker, sjøvannskreps og ferskvannskreps: Anatomi, Fysiologi, med spesiell vekt på nervesystemet, Smerteregistrering og Fysiologiske og atferdsmessige behov i forhold til levemiljø. Dessuten beskrivelser av stressignaler for hver art ”

Siden det er mye felles i anatomi og også fysiologi og nervesystem, presenteres det først generelle kapitler om dette, fulgt opp av kapitler om smerteregistrering, stressutviklende faktorer og artsspesifikke særtrekk for hver art.

Den foreliggende utredningen bygger på dagens kunnskap, og det er vist til kvalitetsvurdering av kildene. Per i dag er de tilgjengelige data av svært ujevn kvalitet, fra meget god innsikt til helt fraværende kunnskap. Det er derfor vanskelig å gi faglig underbygde retningslinjer som er tilstrekkelig utfyllende. Det er på noen av de oppgitte områder ikke forsvarlig å trekke sikre konklusjoner. For å ha grunnlaget på plass, så er også Fylogeni og Anatomi raskt beskrevet (kap. 3), fulgt av Fysiologi (kap. 4) og nervesystemets oppbygging og signalprosesser (kap. 5) og atferd (kap. 6) er relativt godt beskrevet for enkelte arter mens det er ingen som jobber direkte med smerteregistrering (kap. 7) hos akvatiske evertebrater eller andre leddyr, så vidt denne arbeidsgruppen kan finne. Fysiologiske og atferdsmessige behov med relaterte stressreaksjoner (kap. 8) og artsmessige særtrekk (kap. 9) er presentert.

For å sikre at utredningen skal være basert på oppdatert kunnskap og den beste faglige ekspertisen, har arbeidet blitt fordelt på spesialister i og utenfor Havforskningsinstituttet, under ledelse av hovedforfatterne Gro I. van der Meeren (GIvdM)(hummer, kongekrabbe, felleskapitler), Guldborg Søvik (sjøkreps, smerteperspsjon og tekstutvikling), Havforskningsinstituttet og Astrid K. Woll (AKW)(taskekrabbe, fysiologi), Møreforskning Ålesund. Bidragsytere er Carsten Hvingel (dypvannsreke) og Anne Berit Skiftesvik (figur 9 og 10), fra Havforskningsinstituttet og Stein Ivar Johnsen (edelkreps), Norsk institutt for naturforforskning. Tore Kristiansen, Havforskningsinstituttet og Hans Petter Kjæstad, Veterinærinstituttet har vært konsulenter. Bjørn Roth, Nordconserv, har fått det til gjennomlesing før ferdigstillelse.

Bergen, 3. juli, 2008

Karin K. Boxaspen

Havforskningsinstituttet

3 Generell innføring i fylogeni og anatomi

Dette kapitlet tar utgangspunkt i et utdrag basert på Buchsbaum (1976) og Barnes(1980). Andre kilder med oppdatert kunnskap refereres til i teksten.

3.1 Sammendrag, fylogeni og anatomi

Fylogenetisk er tifotkreps er gammel orden under rekken leddyr. Fossile funn som er opp til 570 millioner år gamle er funnet.

Anatomisk har alle felles det ytre skjelett som har en kombinert funksjon, smittebarriere, muskelfeste og forsvar mot skade fra rovdyr og andre. Typisk for tifotkreps er organiseringen av kroppsdeler i et stort hodeskjold som dekker hode og forkropp; leddelt hale, velutviklet eller redusert; fem velutviklete fotpar under hode/forkropp til bevegelse og manipulering av omgivelsene og en rekke mindre fotpar under halen. Disse kan være ulike grader tilbakedannet. Størrelsen kan variere fra centimeterstore arter til krabber og krabbeliknende arter som er flere meter mellom klospissene.

3.2 Fylogeni

Systematisk hører underrekken Crustacea (krepsdyr) til rekken Arthropoda sammen med tusenbein, insekter og edderkoppdyr. Det er mer enn 30 000 arter fordelt på 8 klasser, der ordenen Decapoda, tilhørende klassen Malacostraca, er den mest spesialiserte og største med rundt 8500 beskrevne arter. Decapoda omfatter evolusjonært opp til 570 millioner år gamle infraordener som Astacidea (langhalekreps, det vil si hummer, sjø- og ferskvannskreps), reker med en opp til 416 mill år gammel opprinnelse (Caridea, Dendrobrachiata, Stenopodidea), til langt yngre infraordener som trollkrabber, trollhummer, eremittkreps (Anomura), ekte krabber (Brachyura) og languster (Palinura=Achelata) fra 250 mill år siden.. Artene som er av kommersiell interesse i Norge, er alle tilpasset tempererte eller arktiske forhold og hører til infraordnene Astacidea (aktuelt her: edelkreps *Astacus astacus*, europeisk hummer *Homarus gammarus* og sjøkreps *Nephrops norvegicus*), Caridea (i denne utredningen: dypvannsreke *Pandalus borealis*), Anomura (i denne utredningen: rød kongekrabbe *Paralithodes camtschaticus*) og Brachyura (i denne utredningen: taskekrabben *Cancer pagurus*).

Globalt, så vel som i Norge er det flest marine arter. I Norge finnes bare en ferskvannsart. Tifotkreps er bunnlevende gjennom store deler av livssyklusen. De

marine norske artene har likevel et relativt kortvarig planktonisk larvestadium, sammenliknet med mange tropiske arter. Kapittel 4 og 5 er hovedsakelig basert på undersøkelser av marine langhalekreps. Mye av dette er likevel allmenngyldig for tifotkreps. Der det er artsspesifikke avvik blir presentert i kapittel 9.

3.3 Anatomi

Felles for alle tifotkreps er det ytre skjelettet. Dette består av harde skall som er oppdelt i ryggskjold (karapax, dekker hode og forkropp) og leddelte skall som dekker resten av kroppen (føtter, antenner, hale og halefinne). Skallet er bygd opp av fire lag, hvorav det ytterste har noe fleksibilitet siden det mangler kitin, mens de to neste inneholder kitin og er forkalket (epikutikkel, exokutikkel, endokutikkel). Det ytterste laget er en viktig sperre for kitinelskende bakterier som angriper skallet dersom dette skades. Det innerste



membranaktige laget utgjør en hel hinne rundt hele dyret (fig. 1).

Figur 1. Taskekrabbe der membranen blir løftet opp.

Foto: AKW, Møreforsking

Tifotkreps har ti velutviklede bein for bevegelse på bunnen, der ofte minst et par har klør, som nyttes til å fange mat, sosiale interaksjoner og forsvar. Kroppsformen er relativt lik for hummer og kreps (Astacidea) og reker (Caridea), som er langstrakte og sylindriske med en velutviklet hale og halefinne og to relativt lange antennepar.

Kroppsformen for krabber (Brachyura) er bred og relativt flat, med en tilbakedannet, delvis sammenvokst haleklaff uten halefinne som er bøyd innunder kroppen, og et par små antenner. Kroppsformen hos kongekrabber, trollhummer og eremittkreps (Anomura) er svært variert, men rød kongekrabbe som er av interesse her, har korte antenner og en typisk krabbefasong, med mykere, men sammenvokst skall på halen, som er uten halefinne og bøyd innunder kroppen. Hos Anomura har det bakerste beinparet også blitt redusert og mistet sin betydning for bevegelse. Noen av artene er storvokste, der kongekrabben (målt mellom gangføttene) er blant verdens største krepsdyr.

Skallfargene dannes i skallet, i proteiner som binder opp i seg fargeemner, som karotenoider, ofte astaxanthin. Noen arter har artsspesifikke farger og mønstre mens andre arter har et variert fargespekter.

4 Fysiologi

4.1 Sammendrag, fysiologi

Respirasjonen skjer gjennom gjeller som er dekket av ryggskjoldet. Oksygen fra vannet bindes til hemocyanin i blodet. Hjertet i forkroppen har flere arterier som går ut i kroppen. Blodet koagulerer svært raskt og det er elementer i blodet som bidrar til herding av skallet. Oksygenbehov og temperatur er tett koblet, økende temperatur medfører økende oksygenomsetning.

Ekskresjonen opprettholder ionebalansen i blodet, som har betydning for temperatur og salinitetstoleranse. Det er artsmessige variasjoner i hvor effektiv reguleringen er. Nitrogen skilles mest ut over gjellene, mens urinen i tillegg har en viktig rolle i kjemisk kommunikasjon. Når miljøforhold hemmer utskilling av nitrogen, blir blodet surere på grunn av melkesyredannelse. Dette vil over tid kvele dyret. Når miljøforholdene tillater gjenopptak av utskiftingen, øker ammoniakknivå i vannet da dyret raskt skiller ut overskuddet..

Fødevalget varierer fra byttedyr til alger og åtsler. Munn delene kan dele opp større biter og sortere spiselige og uspiselige deler. Fordøyelseskjertler fremmer enzymproduksjon, absorpsjon av næringsstoffer og lagring av glykogen, fett og kalsium. Ernæringsmessige behov er protein og fett, vitaminer og mineraler.

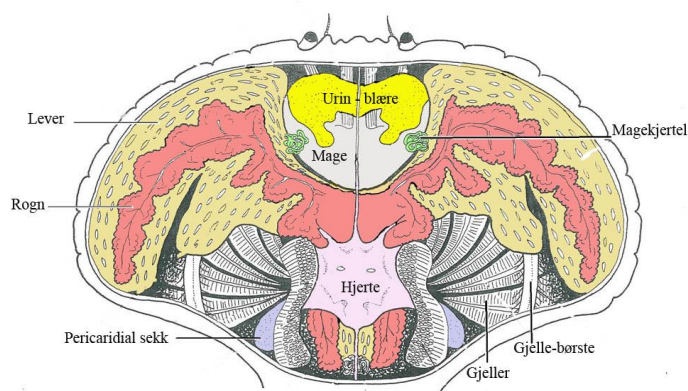
Reproduksjon og vekst er knyttet tett sammen. De aktuelle krepsdyr øker kroppsstørrelsen i sprang umiddelbart etter skallskifte. Mellomfasene, der energireserver og gonader bygges opp og det nye skallet dannes utgjør majoriteten av skallskiftesyklusen. Det er etter skallskifte hunnene er mottakelige for parring. Hannen overfører sperm pakket i spermatoforer, pakker som hunnen kan lagre lenge, opp til flere år før gytingen skjer. Varighet fra skallskifte. Parring og gyting er artsavhengig, fra få timer til ett år eller mer. Etter gyting vil eggene festes under halen og pleies til klekkingen. Hastigheten på fosterutviklingen er avhengig av temperatur. Kun edelkreps klekker yngel og har en kortvarig yngelpleie mens de andre artene klekker planktoniske larver som trekkes mot overflaten.

Musklene styrer bevegelse av skallet på kroppsdelen, hjerte og tarm. Det er to hovedtyper, raske og sene muskler. Sterk stimulering av nervene i gangføtter og klør fører til at musklene på hver sin side av en naturlig bruddflate nær kroppen trekker seg fra hverandre så ekstremiteten faller av. Dette kalles autotomi og er en naturlig forsvarsreaksjon. Tapte ekstremiteter blir regenerert.

4.2 Sirkulasjon

Basert på Martin & Hose (1995) og McMahon (1995)

Tifotkreps puster med gjeller som sitter festet ved basis av gangbeina og er fullstendig dekket av karapax (ryggskjoldet)(fig. 2). Antall gjellepar varierer med art. Arterier og



venner og samlevenen ligger inne i en sentral akse og er forbundet med hårrørsårer ut i lamellene som sitter tett oppover langs den sentrale aksene.

Figur 2. Skjematisk skisse over indre organer hos taskekrabben.

Modifisert etter Pearson (1908)

Blodet har spesielt to viktige funksjoner, transport av gass, næringsstoff og metabolitter. Oksygen fra vannet bindes til hemocyanin i blodet. Hjertet ligger i forkroppen og har flere arterier som går ut i kroppen, flest til hoderegionen og færre til bakkroppen. Hodearteriene omslutter sentralnervesystemet før de forgrener seg ut i hårrørsårer som går ut i kroppsvevet. I kroppsvevet går det over i oppsamlingskanaler og siver videre til en ventral kanal langs buken, der det ledes tilbake til gjellene, før det returnerer til hjertet (fig. 2). I store krepsdyr tar en hel sirkulasjon 40-60 sekunder. Selve blodet koagulerer svært raskt på grunn av proteinet coagulogen, som kan oppta 20 % av blodplasmaet. Agglutiner og coagulogen bidrar begge til dette. Blodet inneholder også forsvarsproteiner, i form av nevnte agglutiner, samt lysiner og opsoniner. Det er også elementer i blodet som bidrar til herding av skall etter skallskifte.

Oksygen og karbondioksyd

I akvatiske krepsdyr foregår oksygenopptak og utskillelse av CO₂ hovedsakelig gjennom gjellene ved diffusjon. Hemocyanin spiller her en viktig rolle spesielt når tilgjengelig oksygen avtar (Bradford & Taylor 1982). Oksygenbehov og temperatur er tett koblet; økende temperatur medfører økende oksygenomsetning.

4.3 Ekskresjon

Antennekjertlene

De sekretoriske kjertlene (antennekjertlene) hos tifotkreps er formet som poser som omtrent omkranser svelget. De består av væskefylte rom og labyrintaktige buktninger der mesteparten av reabsorpsjonen foregår, før selve blæren der urinen samles opp (fig. 2). Urinen slippes kontrollert ut gjennom ekskresjonsrøret som ender opp rett ved antennefestene. Den viktigste funksjonen er å opprettholde ionebalanse ved å regulere særlig Ca^{2+} og Mg^{2+} , samt vanntrykket i kroppen. Dette kan være så virksomt at mange arter er eurohaline, det vil si tolerante for større variasjoner i salinitet, og overlever godt utenfor de grenser som de selv foretrekker, særlig om de får anledning til forsiktig akklimatisering. Dette er imidlertid artsavhengig og ikke typisk for all tifotkreps. Felles for alle undersøkte arter er urinens betydning for å transportere luktsignaler som angir individets sosiale status, kjønn og seksuelle status. Nitrogen skilles også ut gjennom urinen, men dette utgjør bare en liten del av totalt utskilt nitrogen (<5 %) (Danford 2001).

Gjellene

Gjellene er hovedsete for utskillelse av nitrogen. Dette skjer som en kontinuerlig prosess ved diffusjon av NH_3 and NH_4^+ til de omgivende vannet (Regnault 1987). Over gjellene foregår også selektive transportmekanismer som er med på å opprettholde ionebalansen.

4.4 Fordøyelsessystem

Tifotkreps er omnivore og kan spise alt fra åtsler og alger til levende byttedyr. De regnes hovedsakelig som bytte- og åtseletere. De benytter klørne og gangbein til å holde fast og eventuelt grovfordele maten, men er ikke avhengig av disse for å få tilstrekkelig føde (fig. 3).



Figur 3. Taskekrabbe som spiser på et blåskjell.

Foto: AKW, Møreforsking

All oppdeling, både grov og fin kan også foretas av munndelene, der 3. par maxillipeder er aktive med å få tak i maten. Tredje par maxillipeder og mandiblene samarbeider å om den videre bearbeidelsen av maten der mandiblene holder fast og biter stykker av føden og maxillipedene sjonglerer og holder maten fast, renses vekk ufordøyelige partikler og smaker på maten før den går til svelget eller forkastes. Maten går så gjennom svelget og inn i fortarmen (paven), som er tykkvegget, forsterket og muskuløs. Maten blir i varierende grad malt opp her, avhengig av art (fig. 2).



Figur 4. Taskekrabbe med velfyllt levermasse. Rogn kan skimtes som rødlige felt

Foto: AKW, Møreforskning

Etter fortarmen kommer en mellomtarm som ender opp i endetarmen. Fordøyelses-kjertlene, ofte kalt levermassen (hepatopancreas), ligger i forkant av mellomtarmen (fig. 2 og 4). De fremmer enzymproduksjonen, absorpsjon og lagring av glykogen, fett og kalsium.

4.5 Ernæring

Ernæring hos tiftokreps er etter hvert blitt bedre kjent gjennom fórutvikling i oppdretts-sammenheng. Dette er i seg selv et stort tema. Her nøyer vi oss med en oppsummering av de viktigste næringsementene, basert hovedsakelig på Wickins & Lee (2002).

Krepsdyr har et relativt høyt proteinbehov, siden protein inngår i muskeloppbygging, og lagres dessuten som energi. Krepsdyr mister minst 50% av proteinlageret ved skallskifte. Lipid- og sterolbehovet er mindre, og behovene mindre kartlagt. Hos tiftokreps opptrer både nøytralt, lagret fett; fosfolipider som inngår i membraner og transportprosesser og langkjedede flerumettede fettsyrer som de ikke kan syntetisere selv. Fettsyrene (deriblant PHA og DHA) er viktige for vekst, overlevelse, stressmestring, immunforsvar og nerveutvikling (se Wickins & Lee (2002), Beltz et al. 2007). Tilgang på karbohydrater er normalt lav i akvatisk miljø og det er ikke kjent om hvor viktig det er. Det er store variasjoner mellom undersøkte arter hvor godt de utnytter karbohydrater. Både protein, fett og karbohydrater blir effektiv fordøyd, fra 75 % til over 90 %. Behovene varierer mellom ulike arter. Betydning av fiber i kosten har er heller ikke kjent, men kitin er viktig for skallet. Undersøkte krepsdyrarter bryter ned

kitin fra maten enten med enzym- eller bakteriell fordøyelse. Det er store ulikheter mellom artene i effektiviteten, men der er generelt lav, < 30 %. Når det gjelder vitaminer så er det behov for 11 vannløselige og fire fettløselige vitaminer (se oppramsing i Wickins & Lee (2002); Conklin 1997). Betydningen av dem er lite kjent. Mineraler har marine dyr tilgang til delvis fra sjøvann direkte, men må også tilføres gjennom kosten, særlig for ferskvannssarter. Mineralene inngår i enzymer, proteiner, skallet. Osmoregulering og nerveaktivitet. Likevel er det ikke noe om grenseverdier for behov og forgiftning; hvordan mineraler påvirker hverandre; hvordan de fordøyes og hvordan opptak påvirkes av vannkvalitet som temperatur og pH-verdi.

4.6 Vekst

(Basert på Waddy et al. 1995)

Vekst hos krepsdyr er ikke en kontinuerlig prosess, men foregår trinnvis. Det er bare rett etter skallskifte at kroppen kan utvide seg i lengde og bredde før det nye skallet blir for hardt. Veksten forårsakes av aktiv svelging av vann for å øke det indre vanntrykket i den grad at hele dyret sveller opp. I perioden mellom to skallskifter foregår en kontinuerlig oppbygging av kroppsvev, og også kjønnsprodukter og energireserver i fordøyelseskjertlene. Skallskiftesyklusen er delt inn i fem trinn, der trinn A er den raske svellingen (fig. 5).



a)

b)

c)

Figur 5. Rød kongekrabbe under skallskifte. a) Stadium E, det gamle skallet blir forlatt b) stadium A, bløt og blank kongekrabbe som strekkes ut vha indre vanntrykk. c) tomt taskekrabbeskall forlatt etter et skallskifte.

Trinn B, også kortvarig, beskriver tiden mens skallet stivner, gjerne i kombinasjon med at dyret spiser opp det gamle skallet for å gjenvinne mineraler. I trinn C foregår vevsoppbyggingen og mineraliseringen av skallet, og denne fasen varer 40- 60 % av

skallskiftesyklusen. I trinn D bygges det nye skallet opp innenfor det ytre skallet. Det er i denne fasen tapte kroppsdeler og skader i skallet blir regenerert eller reparert. Som for det forrige trinnet, kan dette vare så lenge som 40-60 % av skallskiftesyklusen. Noen arter har et maksimalt antall skallskifter, og når de har gått gjennom alle, vil de stanse opp i trinn D. Hvor lenge tiftokreps blir i trinn C og D er også miljøbettinget. Trinn E er selve skallskiftet. Dette trinnet starter opp med at dyret svelger vann og sveller opp (Wahle & Fogarty 2006).

Reabsorpsjon av kalk og produksjon av skallskiftehormoner fører til at skallet blir svakere og en skjøl i bakkant av karapax sprekker opp (fig. 8). Til slutt vil membranen under denne skjølten revne og fra da er prosessen irreversibelt. Dyret rygger ut av det gamle skallet ved å dra bakkroppen ut først, deretter alle gangføttene og gjellene og til slutt hodet med øyne og antenner. Til sammen vil trinn A, B og E kun vare noen få dager. I denne livsfasen er dyret aller mest sårbart og verneløst.

Krepsdyr bygger altså regelmessig opp et nytt kroppskall og har som nevnt, evnen til å regenerere tapte kroppsdeler. Dette foregår hyppigere hos unge dyr enn gamle.

Selv påført tap av bein og klør er ikke uvanlig og kalles autotomi (kap. 4.8 og 8.5.1).

4.7 Reproduksjon

Alder og tidspunkt for kjønnsmodning varierer mye mellom ulike arter og er vanskelig å tidfeste eksakt. Kjønnsmoden tiftokreps bruker en kombinasjon av luktsignalisering (feromoner) og atferd for å kommunisere parringsstatus. Tiftokreps opptrer bare i par tett oppunder selve parringsakten. For de fleste artene vil hunnene veksle mellom å prioritere energi, mineraler, proteiner og sporstoffer til å utvikle nytt skall og gjennomføre skallskifte, for så å utvikle gonadene (eggstokkene) mellom skallskiftene, mens noen arter har modne gonader ved skallskifte og gyter kort tid etter. De opptrer som par umiddelbart før og under hunnens skallskifte, da parringen oftest skjer (fig. 6).

Hannene kan i den anledning opptre territorielt om de har tilgang på ressurser som hunnen tiltrekkes av, som et godt skjul mens den skifter skall. Også stor størrelse vil være positivt for en hanns parringssuksess. Dominante hanner kan stå for en relativt stor andel av parringene, og store hanner kan befrukte et større antall hunner enn små hanner (MacDiarmid & Sainte-Marie 2006). Bortsett fra for reker, som har kjønnskifte, er de fleste artene særkjønnet hele livet.



a)

b)

c)

Figur 6. Parring hos kongekrabbe. Hannen holder fast på hunnen før skallskifte (a), hunnen har skiftet skall og ligger på rygg under hannen under selve parringen (b). Hannen holder fast på den myke hunnen også etter parring for å forsvare henne mot rovdyr og andre parringsvillige hanner (c).

Hunnens ovariepar ligger relativt høyt opp i kroppen mot ryggsiden og vil når de er modne fylle mye av karapax (fig. 2, 7).

Figur 7. Velutviklete ovarier i en taskekrabbehunn.

Foto: AKW, Møreforsking.



To eggledere fører ned og ut ved basis av det tredje fotparet og er utstyrt med spermlommer nær kjønnsåpningen. Hannens testis munner ut ved det femte fotparet, helt bak ved halefestet der de to første pleopoder (haleføtter) er omdannet så de til sammen kan danne et spermoverføringsrør. Under parringen overfører hannen spermpakker (spermatoforer) inn i hunnens spermlommer. Når eggene er modnet og blir gytt, så presses sperm ut sammen med eggene, som befruktes mens de overføres fra gonadene og ut til undersiden av halen (fig. 8). Der fester de seg til haleføttene og blir hengende fram til klekking. Antall egg varierer mye mellom artene, fra noen hundre rekeegg til mange hundretusen egg per hunnkrabbe.



Figur 8. Utrogn hos taskekrabbe (øverst, nygytt rogn, plommemassen gir en rød farge), rød kongekrabbe, reke og hummer (venstre til høyre, klekkeklar utrogn, øyepigmentet gjør eggene mørke). Legg merke til forskjellen i relativ eggstørrelse og -antall.

Foto: AKW, Møreforsking (taskekrabbe), Møreforsking (reke).

En kald periode har vist seg å være viktig for fosterutviklingen, mens larver og yngel trenger artsspesifikk salinitet- og temperaturnivåer for å utvikle seg og overleve (Wickins & Lee 2002). Bortsett fra for edelkrepsen (se kap. 9.3), vil de andre artene klekke planktoniske larver som gjennomgår artsspesifikke antall skallskifter før de når metamorfose og bunnskår som små versjoner av de voksne.

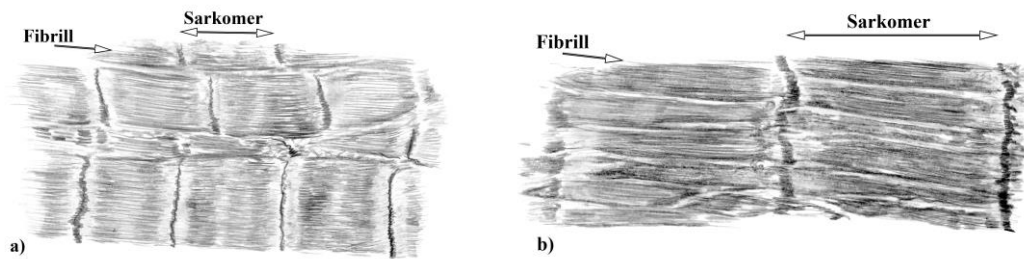
4.8 Muskler, muskelkontroll og autotomi

Basert på Govind (1995)

Musklene ligger fullstendig innesluttet av og er festet til kroppsskallet og har som hovedfunksjon å styre dette. De er organisert i funksjonelle grupper fordelt over hode, kropp, hale og føtter, og ofte i antagonistiske par.

Muskler er også inkorporert i hjertet og tarmen. Tifokreps har striert muskulatur, satt sammen av proteinene myosin og actin og samlet i fiberbunter (myofibriller). Inne i myofibrillene er filamentene lineært organisert i sarkomerer, der muskelproteinene myosin og actin er organisert vekselvis så muskelen får et tverrstripet utseende (fig. 9).

Tifotkreps har en usedvanlig stor variasjon i lengden på sarkomerene, fra 2 til 20 μm . Sarkomerlengden er nær knyttet til sammentrekningshastigheten til muskelen.



Figur 9. Skjematisk tegning av fiberbuntene i muskulatur hos tiftokreps. Det er vist tre sarkomer til venstre og to til høyre. Raske fibre (a) er korte og har et mer markert stripet utseende enn de lange, seine fibre (b).

Tegning: Anne Berit Skiftesvik, Havforskningsinstituttet. (etter Bevingut et al. 1993).

Muskelfibrene hos tiftokreps finnes derfor i ekstremversjonene raske og seine, og i mellomformer. Raske fibre reagerer på en depolariseringsimpuls med en markert spenningstopp som er stabil under stimulansen. De seine fibre har en økende, kontinuerlig spenningsoppbygging under stimulering. Muskelstrukturen dannes tidlig i livssyklusen og det er lengde og omkrets som vokser over tid. Også ved regenerering av en tapt ekstremitet, vil den nye ekstremiteten få en eksakt replika av den opprinnelige muskelkomposisjonen.

Musklene reguleres av bevegelsesnerver som enten hemmer eller stimulerer sammentrekninger, direkte på muskelfibrene eller indirekte gjennom nerveterminaler som finnes fordelt utover muskelfiberen. Det er relativt få bevegelsesnerver som samspiller med hver muskel, men kombinasjonen av raske og sene synapser og sterke og svake signalsynapser gir en god kontroll over muskelfunksjonen.

Autotomi

Selvpåført tap av bein og klør er ikke uvanlig og kalles autotomi. Dette skjer enten på grunn av problemer under skallskifte, i kamp mot artsfeller eller som et forsvar mot rovdyr. Kommer en fot eller klo i klem eller brekker av lenger ute, så vil nerveimpulsen føre til at muskler i foten aktiveres og river opp en naturlig skjøt nær fotfestet inn mot kroppen. De ytre leddene av foten faller av, mens det i skjøten nærmest kroppen er en membran som lukker såret og raskt stanser blødningen. Tapte ekstremiteter, antenner og halefinner kan regenereres til et visst punkt, men ikke øynene.

5 Nervesystem og sanseapparat

Basert på Beltz (1995)

5.1 Sammendrag, nervesystem og sanseapparat

Organiseringen av nervesystemet til tifotkreps likner mye på organiseringen av nervesystemet hos børstemark mens det er svært ulikt nervesystemet hos virveldyr. Det er enkelt oppbygd med en langsgående nervestreng gjennom kroppen og nerveknuter (ganglier) sentralt plassert i hode, bak svelget og i hvert kroppsledd for de langstrakte artene. Hos krabbeformete arter er det to større ganglier; sentralt i kroppen og framme i hodet. Fra gangliene strekker nervetrådene seg ut til de ulike kroppsdelene. Hvert ganglion produserer nervesignal og styrer sin kroppsdel, mens sentral overstyring er relativt svak. Fremst i hode er det største gangliet (hjernegangliet) knyttet til antenner, øyne og kroppens nervestreng, mens det sentrale "krabbegangliet" og de mange "langhalekrepsgangliene" hovedsakelig styrer muskelmotorikken. Ganglier ved svelget styrer fordøyelse og sekresjon i tillegg til nevrohormoner. Hjernegangliet er det mest avanserte gangliet, med mottak, prosessering og samordning av sanseintrykk. Her foregår det også en livslang nydannelse av nevroner ved luktregionene.

Nervesignalstoffer er for en stor del like for alle dyr med nervesystem. Biokjemisk virker de på samme måte, men mange har til dels avvikende funksjoner, sammenliknet med virveldyr; for eksempel er nevromotoriske nervesignaler hos pattedyr sensoriske nervesignaler hos krepsdyr.

Synet er meget følsomt for variasjon i lysintensitet. Det er av mindre betydning enn lukt og smak og krepsdyr har ikke flerfargesyn.

Lukt og smaksregionene i hjernegangliet er best utviklet, og lukt og smak er også de viktigste sansene. De korte antennene er krepsdyrenes nese og svært følsomme, både for luktintensitet og kjemiske sammensetninger. Følsomme smakshår finnes på kropp, munnleder og føtter. Noen hår reagerer på hydrodynamiske vibrasjoner og andre på berøring. Det er ikke funnet reseptorer for temperatur og lyd.

5.2 Organisering av nervesystemet

Nervesystemet hos leddyr viser mange fellestrekk med børstemark, som de står nærmest utviklingsmessig. Det er antatt at de to gruppene har felles opprinnelse, eller at

leddyr er videreutvikling av en tidlig børstemark. Fosterutviklingen, fosterstadier, leddelingen, fordeling av ekstremiteter og nervesystemet har mange likheter. Det er store forskjeller mellom disse to gruppene og ryggradsdyrene, men det finnes også markerte forskjeller mellom børstemark og krepsdyr. Begge dyregrupper har en viss grad av nerveopphopning framme i hodet, men krepsdyrene har mindre enhetlige segmenter enn børstemark og flatormer. Det er også forskjeller mellom tifotkreps på hvor utviklet den fremre nerveopphopningen er.

Felles for nervesystemet til tifotkreps er dets relativt enkle oppbygging, som følger kroppens segmenter, og store nevroner (fig. 10). Fremst i hodet er nevronene samlet i et særlig stort ganglion, "hjerneganglion". Hos tifotkreps med velutviklet hale er dette mer utpreget enn hos tifotkreps med tilbakedannet hale (krabbeformet tifotkreps). Hos førstnevnte finnes 15 ganglier som ligger sentralt og strekker seg langs hele kroppen (den sentrale nervestrengen): to mindre ganglier på begge sider av svelget og hjernegangliet fremst i hodet, ett større og fem mindre ganglier langs hovedkroppen og seks ganglier nedover i halen. Hos krabbeformede tifotkreps er gangliene færre og ligger mer sentralt i forkroppen (Sandeman et al. 1993). Hvert ganglion styrer og kontrollerer hovedsakelig det kroppssegmentet det ligger i, noe som fører til en høy grad av segmentvis nervekontroll og en mindre grad av overstyrende kroppsfunksjoner.

5.3 Sentralt nervesystem

Et sentralt nervesystem (CNS) finnes i alt fra helt enkle livsformer som maneter til mennesket med dets komplekse hjerne med det limbiske system ("følelseshjernen") og tykk, foldet hjernebark (Barnes 1980). Nervesystemet hos artropoder, inkludert krepsdyr, er organisert på tilsvarende måte som nervesystemet til børstemark. Leddyr og børstemark hører til de protostomere dyrene som skiller seg fra de deuterostome dyregruppene, alle virveldyr og noen få virvelløse dyregrupper, allerede ved de tidligste celledelingene i det befruktede egget (Barnes 1980).

Krepsdyrets hjerneganglion er imidlertid mye enklere sammensatt enn pattedyrhjernen og er hovedsakelig knyttet til sanseapparatet som omfatter lukt, smak, kontakt og synsoppfattelse, og organisering av disse inntrykkene. De mangler for eksempel helt det limbiske system og hjernebark. Nervesignalproduserende celler er lokalisert flere steder i det sentrale nervesystemet. Hormoner som styres nevrologisk kontrollerer livsrytmen,

for eksempel døgnrytmer, skallskiftesyklusen osv. Spesielt viktig er de nervesignalproduserende cellene lokalisert i forbindelse med

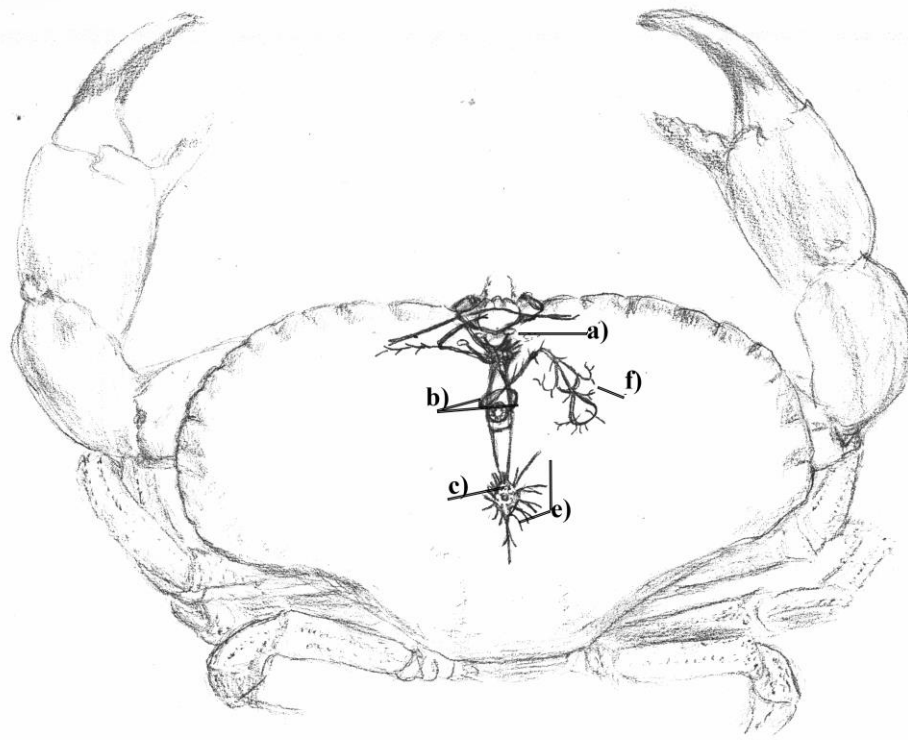
- Hjernegangliet,
- Baksvelgsgangliet
- Det sentrale kroppsgangliet
- Optisk ganglion (hos noen arter)

Hjernegangliet består av en rekke større nervebunter, organisert i ulike deler (protocerebrum, deutocerebrum og tritocerebrum). Her finnes det mest bevegelsesnerver og nerveforbindelser (internevroner), men også sansenerver opptrer i organiserte sentre. Hovedfunksjonen til disse er først og fremst mottak av sanseinntrykk, men også videre prosessering og samordning av ulike inntrykk. I disse regionene i hjernegangliet skjer en markert og livslang nydannelse av nerveceller (Sullivan et al. 2007a). På begge sider av svelget ligger det to små ganglier, som er involvert i styringen av nevrohormoner og fordøyelsesprosessen.

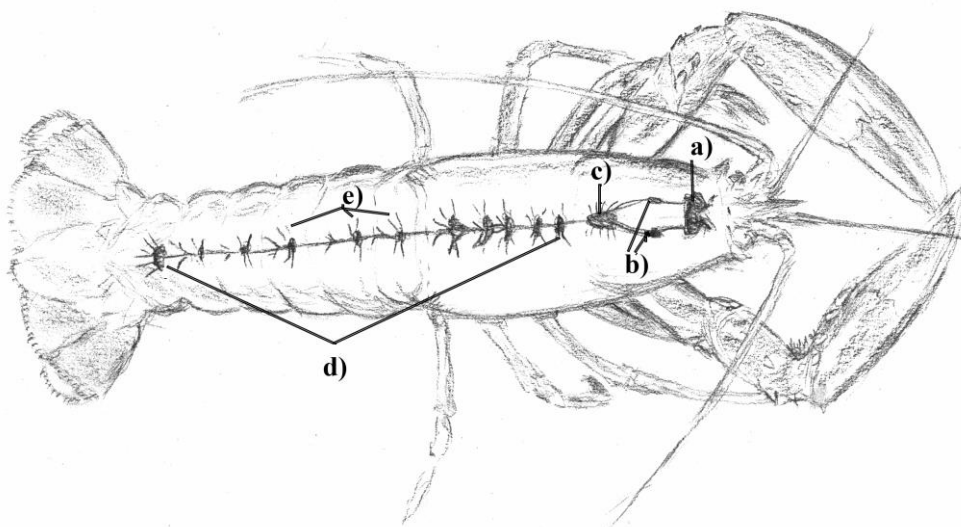
Bak dette paret, i bakkant av munnen ligger et nytt relativt stort ganglion, som er tilknyttet styring av munddelene og gjellene. Likedan så vil hvert av de følgende gangliene være tilknyttet gjeller, kroppsvegg og muskler innenfor det kroppssegmentet de ligger i. (fig. 10).

Fra den sentrale nervestrengen som går gjennom kroppen, strekker de perifere nervene seg til ekstremitetene og kroppen ellers. Disse utløperne går hovedsakelig ut fra gangliet i hvert kroppsledd. Det er i gangliene selve nervecellekjernen ligger, mens axonet (utløper fra nervesenteret) strekker seg frem til målorganet. Dette gjelder for alle typer nerver, både bevegelsesnerver og sansenerver. Rundt nervene ligger det et beskyttende lag av bindevev, ”nervehinne”.

Krepsdyrets hjerneganglion er komponert av mange nerver og har oppstått etter sammensmeltingen av flere hodesegmenter som i dagens tifotkreps opptrer som ett stort segment (fig. 11).



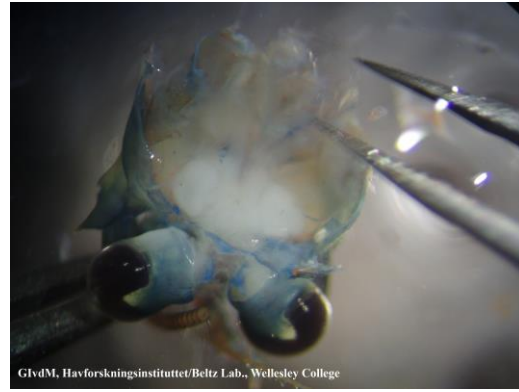
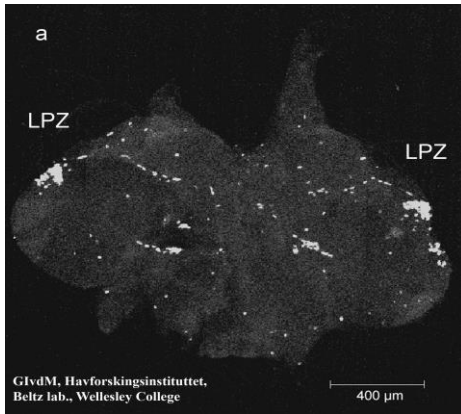
A)



B)

Figur 10. Skisse over nervesystemet hos krabbeformete krepsdyr (A) og langhalekreps(B), med taskekrabbe og hummer som modeller. (a) hjernegangliet, (b) svelgganglier, (c) baksvelggangliet, (d) det sentrale kroppsgangliet, (e) taxoner, (f) fordøyelsessystemnerver. Merk at det sentrale kroppsgangliet er samlet i et punkt hos krabben mens det er et mindre ganglion for hvert kroppsledd/footpar hos langhalekrepsen. Nervetrådene strekker seg fra disse gangliene til resten av kroppen

Tegning: Anne Berit Skiftesvik, Havforskningsinstituttet (etter Barnes (1980) (hummer) og Pearson (1908) (krabbe))



a)

b)

Figur 11. a) Konfokalt fluoriserende mikroskopbilde av hjerneganglie og b) hjernegangliets plassering hos en ung hummer fotografert under lupe . De lyse cellene i bildet til venstre er nydannete celler, merket med BrdU og fluorescens.

Preparering: Gro. I. van der Meeren (GvdM), Havforskningsinstituttet/ Beltz Lab, Wellesley College, MA, USA

5.4 Stimulering og nervesignaler

Selve funksjonen til nervecellen er ensartet for alle levende dyr fra ryggradsløse arter til pattedyr, med en hvilespenning på 60-80 mV mye basert på forskjeller i ionekonsentrasjonen av kalium på inn- og utsiden av cellen. Hos tiftokreps vil også kalsium og magnesium ha en viss betydning.

Krepsdyr har også helt spesifikke og unike peptider som virker som signalstoffer.

Pattedyr har andre, tilsvarende peptider som virker på tilnærmet samme vis. Samme nervecelle kan fungere med forskjellige kombinasjoner av nervesignalstoff, og disse kombinasjonene kan føre til artsspesifikk atferdsrespons.

Innen aktive nervesignalstoffer (nevrottransmittorer) er det likevel mye likt på tvers av dyreriket. Substanser, som for eksempel acetylcholin, glutamat, serotonin, dopamin og histamin for å nevne noen, er funksjonelle nervesignalstoffer for alle levende dyr som er undersøkt. Hos pattedyr vil for eksempel nervesignalstoffet acetylcholin virke nevromotorisk, mens det hos leddyr, inkludert børstemark, krepsdyr og insekter, vil påvirke/påvirkes av sensoriske nerveimpulser. Muskelbevegelse styres derimot av en kombinasjon av glutamat, som virker aktiverende (depolariserende) og fremmer sammentrekning, og aminosyrer (GABA) virker hemmende (hyperpolariserende) og får muskelfiberen til å slappe av.

Aminene serotonin, dopamin og histamin har alle en plass i nervesystemet hos tiftokreps og har effekt både fysiologisk og atferdsmessig.

Signalstoffet serotonin har en universal påvirkning på nydannelse av nerveceller hos både virveldyr og virvelløse dyr (Goergen et al. 2002; Sullivan et al. 2007b). Hos mennesker vil serotonin også virke inn på emosjonelle sentre i hjernen, der en sammenheng mellom serotoninmangel og depresjon er sett (Asberg et al. 1976).

Krepsdyr har ikke utviklet de hjernesentra som er forbundet med emosjonelle følelser, så alt som er dokumentert for denne gruppen er at serotonin har en stor betydning for utvikling, opprettholdelse og funksjon av nervesystemet.

Nervesignaler som er forbundet med smertere registrering diskuteres i kapittel 7.

5.5 Sanser

I tillegg basert på Atema & Voigt (1995) og Glantz & Barnes (2002)

Synet er hovedsakelig knyttet til øynene: fasettøyne der lysinntrykk fanges opp og sendes gjennom nervetaxon inn til sentralt liggende nervesentre i øyestilk og hjerneganglion (fig. 12). Det finnes også arter med lysfølsomme celler i hjernegangliet og i halefinnen (se kap. 5.7, Wilkins & Larimer 1975). Det er usikkert hvor viktig syn er for akvatiske krepsdyr.

Det er sett endring i kroppsstillinger på grunn av synlige impulser, både i form av forsvarsstilling på grunn av skygger og bevegelse og jaktrespons på bevegelige byttedyr heller enn stillestående.

Øynene er følsomme for endringer i lysstyrke, og noen arter kan også endre denne følsomheten fra natt til dag.

Figur 12. Nærbilde av hode til en hummerunge, med fasettøyne plassert ytterst på øyestilkene.



Øyekonstruksjonen tilsier likevel at synet vil ha en dårlig romlig

oppløsning. Hver fasett har en synsvinkel som er omtrent 1 % av menneskenes synsfelt og har kun én eller to typer fotoreseptorer med en maksimum følsomhet for blågrønne

lysbølger rundt 500 λ . Med så få ulike fotoreseptorer kan ikke farger oppfattes eller øynene kan kun skille mellom to farger. Oppbyggingen av øyefasettene har en form som kan tillate oppfatning av polarisert lys, og navigering ved hjelp av polarisert lys (lysbølger som svinger om et plan) er kjent fra nærstående arter.

Kjemisk kommunikasjon, lukt og smak, er den mest effektive kommunikasjonsformen i akvatiske miljøer der det ofte er mye naturlig støy og dårlig sikt. Gjennom føleorgan (sensiller, hårlignende organ) som går igjennom og ut av skallet, kan krepsdyr fange opp kjemiske impulser fra omgivelsene (fig. 13).



Figur 13. Antenner: taskekrabbe (a), rød kongekrabbe (b) og dypvannsreke (d). Smaks og følehår på halen til en hummerunge (c). Legg merke til smakshårene på taskekrabbens munnleder (a).

Foto: (a),(b): AKW, Møreforskning, (c): GvdM, Havforskningsinstituttet, (d) Møreforskning.

Disse finnes særlig tett på antennene, de ytre leddene på føttene og munndelene.

Krepsdyr danner seg et kart over sine omgivelser hovedsakelig basert på lukt.

Det er særlig antennene som fungerer som krepsdyrets nese, med evne til å plukke opp svært fine detaljer fra vannets kjemi. De er svært følsomme og av stor betydning både for å orientere seg mot skjul, finne mat og i forhold til andre dyr. Se kap. 9.7 om følsomheten som er målt hos taskekrabbe (Haugland 1996).

Resten av kropps- og fotreseptorene nyttes helst på kort hold for å smake seg fram til og identifisere byttet på bunnen.

Vannstrømmen til og fra gjellehulene styrer krepsdyret med spesialtilpassete munnleder (2. maxilliped), oftest bakfra og forover, men også forfra og bakover gjennom gjellehulen, eller i smale vinkelsektorer inn mot gjellehuleåpningen. Dermed kan det lukte på utvalgte seksjoner av vannet rundt seg for retningsorientering.

Mekanoreseptorer finnes det tre ulike varianter av, indre (registrerer balanse, bevegelse, kroppsstilling og likevekt), skallorienterte (registrerer trykk mot skallet) og ytre følere (registrerer kontakt med objekter nær kroppen). Mekanisk kontakt kan igjen deles opp i to hovedgrupper, hydrodynamisk og berøring.

Indre følere er balanseorgan (statocyster) som sitter nær antennefestet og består av mer eller mindre åpne sekker. Dette er taktile sanseorgan. Inne i sekkene er veggene dekket av sansehår og fritt i sekkene ligger statolitter (ofte små sandkorn). Disse påvirkes av tyngdekraften og sansehårene er fylt med nerver som registrerer om de er i kontakt med statolittene eller ikke. Statolittene må erstattes ved hvert skallskifte, siden statocystene blir fornyet i denne prosessen.

Andre indre mekanoreseptorer er muskelreseptor organene. Disse reseptorene finnes i forkroppen og ryggsiden av halen, ved halefestet og i munnledningene. De registrerer både raske, sterke og seime, rolige bevegelser separat og registrerer dermed all muskelaktivitet.

Registrering av ytre impulser er stort sett knyttet til føleorgan som går gjennom skallet, ofte følehår. Disse finnes over hele kroppen, på halen, føttene, klørne og antennene.

Disse gir nerveimpulser når de blir bøyd og retter seg ut igjen.

Noen av disse er kontaktløse reseptorer, som registrerer lavfrekvente hydrodynamiske vibrasjoner, som for oss oppfattes som lyd, mens andre oppfanger både ordinære vannstrømmer og trykkbølger som oppstår av bevegelse i nærheten. Det er ikke påvist noe hørselsorgan hos akvatiske krepsdyr. Andre reseptorer reagerer på direkte kontakt, enten fra gjenstander eller fra flytende partikler.

Temperaturreseptorer er ikke kjent hos krepsdyr selv om temperatur er en viktig faktor.

6 Atferd

Basert på Dunham (1983) og Factor (1995)

6.1 Sammendrag, atferd

Atferden er artsspesifikk og avhengig av livsstadiene. Indre responser på ytre impulser er utviklet så arten passer i sin nisje i økosystemet. Tifotkreps er ofte naturlig tilpasningsdyktige og har stor plastisitet i sin atferd, men med noen grunnleggende fellestrekk. De har alle rytmisk atferder som særlig påvirkes av årstid (vandring, skallskifte, gyting og klekking), lys (matsøk) og temperatur (finjusterer atferd). Av eksterne stimuli er det lys og temperatur som sterkest påvirker atferden til krepsdyrene.

Miljøet har en betydelig effekt, der den naturlige biotopen har en klar profil når det gjelder vannkvalitet, skjul, føde og, for noen, bunnssubstrat. Rovdyr finnes alle steder i naturen, men krepsdyr er beskyttet av skallet i seg selv, pigger og utvekster og en rask reaksjonsevne. Helt naive dyr vil flykte raskere og gjemmes seg mer enn artsfeller som har erfaring med sine omgivelser. Typiske trekk ved de omtalte krepsdyrene er at de er sterkt knyttet til skjul, utviser diskret matsøk når rovdyrpresset er lavest eller forekommer i store tettheter for å forsvare seg. Tifotkreps kan orientere seg på en liten skala med syn, lukt og smak, mens lukt, lys, strøm og magnetisme kan utnyttes for retningsbasert vandring over lange distanser.

Atferd er et fysisk resultat av kombinasjoner av ytre inntrykk, fysiologisk tilstand og erfaring. Atferden avgjør dyrets evne til å overleve, vokse og formere seg. Atferden vil endre seg med dyrets utvikling fra larve til voksen (fig. 14).



Figur. 14. Hummerunge (pil) som graver ut skjul under en stein som forsvar mot rovdyr.

Fra Akvariet i Bergen.

Ytre inntrykk er alt som skjer i miljøet rundt dyret, fra lysforhold, temperatur og magnetiske felt til inntrykk som lukt, smak og direkte berøring. Den fysiologiske tilstanden påvirkes av hormonnivå, næringsbehov og helsetilstand, mens erfaring kan finjustere evnen til å skaffe seg mat, sosial omgang og geografisk orientering i fin skala. Atferden er artsspesifikk, men kan organiseres i noen felles hovedområder: rytme, økologiske faktorer, ressurstilgang og utnyttelse, retningsorientert atferd og modifisert atferd.

6.2 Rytmisk atferd

Det er kjent at tiftokreps påvirkes av en rekke rytmiske faktorer, både årstider, månefaser, tidevann og døgn.

Årstider påvirker ikke bare vekst og parringsatferd, gjennom å styre skallskiftehyppighet og tidspunkt, men også atferd som er sterkt knyttet til de ulike stadiene i skallskiftesyklusen. Vintersolverv har en overstyrende kraft til å sette ”kalenderen” rett i forhold til sommer- og vintersesongen. Årlige temperatursvingninger finstiller tidspunkt for skallskifte, parring, gyting og klekking.

Månefasen påvirker tidspunkt for gyting, klekking og skallskifte hos larver og yngel (Ferrero et al. 2002). Også parringssesonger opptrer i tilknytning til månefaser, så spredte hanner og hunner søker sammen på rett tid.

Månefasen er også knyttet til tidevannet, som har en stor effekt på tiftokreps som lever på grunt vann og tidvis beiter i fjæra. Tidevannet påvirker både korte vandringar inn og ut av fjæra og graving av skjulesteder i selve fjæresonen.

Lys har en sterk påvirkning på døgnvariasjonen til atferden av alle livsstadiene. Det har stor betydning for å avgjøre perioder for vertikal migrasjon for pelagiske larver, så vel som aktiv bevegelse for å finne mat og sosial omgang eller å oppholde seg mer inaktivt i skjul for å skjerme seg fra rovdyr.

6.3 Økologiske faktorer

Miljøet har en betydelig effekt på atferden til individuelle dyr, så vel som artsspesifikk atferd. Atferden som arten har utviklet for å tilpasse seg et livsmiljø, gjenspeiler miljøets spesielle sammensetning.

Ressurstilgang som er begrenset i rom og tid, som mattilgang og gode skjul, stimulerer til utvikling av komplekse evner til å tolke omgivelsene mest mulig effektivt, ikke bare gjennom direkte fysiske stimulanser men også gjennom andre individers atferd.

Muligheten for å parre seg er avhengig av å velge ikke bare rett tid, geografisk posisjon og dyp, men også å gjenkjenne en potensiell parringsklar partner. Det finnes arter som lever i faste par, men disse finnes bare i miljøer der det innebærer en spesielt stor risiko å bevege seg fritt. De fleste tifotkreps er solitære og søker sammen kun for parring. Kjemisk signalisering og defensiv atferd benyttes av hunner for å signalisere at de er tilgjengelige. For hanner innen mange arter vil rask vekst og evnen til å etablere gode skjulesteder der hunnen kan skifte skall før parring, være avgjørende. Utvikling av tydelige dominanssymboler som store klør og et høyt aggresjonsnivå er derfor knyttet til den reproduktive suksessen.

Sted og tidspunkt for gyting, eggutvikling, klekking og bunnslåing påvirkes av både bunnforhold, strømmønster, temperatur og larvenes utviklingsmuligheter. Dette er artsspesifikke mønster som kan avgjøre utbredelsen av arten, men som i små skala kan gjenkjennes i gytevandringer, oppkonsentrering av eggbærende hunner i gitte områder, sesongmessig klekking, larvedrift og valg av sted for bunnslåing av yngelen. Her finner vi også store forskjeller mellom marine og ferskvannarter.

Tifotkreps, som andre dyr, har behov for tre grunnleggende ressurser: mat, vern og parringspartner. De to første er et konstant behov som de har gjennom hele livet og som kontinuerlig påvirker atferden.

6.4 Forsvar

Beskyttelse mot rovdyr er essensielt for all tifotkreps. Til tross for skall og klør, så er særlig de små tifotkrepsene sårbare og har bruk for ytterligere beskyttelse i form av fysisk skjulested eller opptreden i større tettheter (fig. 15 og 16). I begge tilfeller vil sosial kommunikasjon være viktig for å styre atferden til hvert individ så det unngår å utsette seg for unødig fare og energisløsing.

Ved vern i felleskap, opptrer individene i sosiale flokker der mengden individer er så stor at det for enkeltindividene er bare små sjanser for å bli fanget. Slike arter er gjerne ikke så aggressive, har mindre påfallende klør, men kan ha pigger og skallform som beskytter mot rovdyr. Noen arter er også delvis pelagiske og kan svømme opp fra bunnen, slik som reker om dagen (Shumway et al. 1985).

Figur 15. Vaktsom sjøkreps i utgangen av hulen sin med alle sanser i bruk. Merk hvordan de korte antennene (nesen) og øynene er løftet opp og de lange antennene sveiper omgivelsene mens klørne er spredt i forsvarsstilling.



Vern av eget skjul er så viktig at solitære arter som er avhengig av dette, ofte har en aggressiv atferd, selv om vern av større territorier er uvanlig.



a)



b)

Figur 16. Kongekrabbeunger er dekket med skarpe pigger (a) og (b) beskytter seg på dagtid ved å samle seg i en haug (også kalt "pod").

Foto (b): AKW, Møreforskning

6.5 Retningsorientert atferd

Det er påvist en rekke faktorer som tiftokreps benytter for å orientere seg geografisk. På en liten skala nyttes sanselige "landemerker" som lukt og smak. Lukt, lysretning, strømmønster og jordmagnetisme blir også utnyttet over større arealer. Lydorientering er bare kjent fra landlevende tiftokreps, som har hørselssans i motsetning til de akvatiske artene. Det er ikke kjent om de aktuelle tiftokrepsartene kan oppfatte polarisert og ultrafiolett lys, som benyttes til orientering hos insekter.

Særlig er lukt viktig når en tiftokreps skal orientere seg i omgivelsene. De kan styre vannsirkulasjonen rundt hodet når vann pumpes over gjellene. For å gi fra seg sine egne kjemiske signaler, kan de sende ut en vannstrøm forover der de blander inn kjemiske forbindelser som angir for eksempel dominans og parringsstatus. Men for orientering nyttes både munnleder, gjeller og haleføttene for å vifte vannstrømmen bakover langs

dyret, så det strømmer nytt vann inn mot hodet kontinuerlig. Med munndelene og gjellene kan vannstrømmen finstyres så detaljert at smale vinkler i en full halvsirkel foran hodet kan luktes separat og i serie. Dermed kan tifotkreps plukke opp en retningsbestemt lukt og bevege seg i rett retning. Ved å vurdere intensiteten mellom høyre og venstre side, kan den rette opp om den kommer skjevt i forhold til målet. Selv om kursen får en vinglete form, blir hovedretningen rett (Weissburg & Dusenbery 2002). Dette er en så automatisk prosess at den kan programmeres inn i roboter (Ishida et al. 2001).

Det er også påvist i de krepsdyrartene som er undersøkt, at de har en magnetisk retningsans som, sammen med geografiske holdepunkter, benyttes til å navigere på bunnen (Lohmann & Lohmann 2006).

6.6 Ressurstilgang og utnyttelse

Ulike atferdsstrategier oppstår ut fra hvilken ressurs som står på spill, siden matsøk vanskelig lar seg kombinere med vern av et skjulested eller kamp/beiling i forbindelse med parring. Arter som lever solitært har ofte utviklet konkurransestrategier som går ut på å kjempe om et fysisk skjul mot rovdyr, med artsfeller og andre dyr. For å lykkes i en slik konkurranse er morfologisk størrelse, høyt aggresjonsnivå og solide våpen (klør, antenner, skallformer) viktige

faktorer (fig. 16).



Figur 16. Taskekrabbehann med velutviklede klør. Foto: AKW, Møreforskning.

Matsøk er for mange arter en risikabel atferd. Små arter eller livsstadier opptrer ofte som infauna, de lever konstant i skjul inne i bunnen og beiter på andre dyr som de kommer over der.

Tidspunktet for matsøk utenfor skjul er gjerne lagt til den tiden på døgnet med lavest rovdyrpress. Mange fiskearter og fugler er visuelle jegere. Nattaktive tifotkreps vil derfor utnytte næringsressurser som ved dagtid er for risikable å oppsøke.

7 Smertereregistrering

7.1 Sammendrag, smertereregistrering

Det finnes ikke kunnskap om emosjonelle prosesser hos krepsdyr. De følgende definisjonene på begrepene smerte og smertesansing, lidelse, frykt og uro kan bedre relateres til denne dyregruppen. Smertesansing er et fysiologisk fenomen som hos pattedyr produseres i et begrenset sett av nervefiber (nosiseptorer) som følger nervebaner i ryggraden og har utløpere til thalamus i hjernen.

Smertepersepsjon er bevisstheten om sansingen av smerten. De to begrepene smertesansing og smertepersepsjon (signalet og tolkningen) må holdes adskilt. Lidelse beskrives som kroppslig eller sanset opplevelse av at omgivelsene mangler nødvendige kvaliteter for å opprettholde livsfunksjonene. Frykt og uro er følelser knyttet til det limbiske system i virveldyrhjernen ("følelsehjernen") og til atferdskondisjonering ved fryktinduserende læringsprosesser. Krepsdyr mangler helt slike hjernerregioner. Krepsdyr har nosiseptorer og velutviklede nervebaner men ikke noe thalamus og limbisk system. Det er derfor ikke mulig å fastslå om krepsdyr kan registrere smerte, frykt og uro.

Unnvikelsesatferd er ofte antatt å bunne i følelser som smerte, angst og uro og vil trigges av blant annet skadelige eller truende omgivelser. Dyr som ikke fjerner seg fra en sanset risiko vil ikke kunne overleve i naturen. Unnvikelsen skjer også vanligvis før det truende inntrykket er så sterkt at det fremkaller sterke reaksjoner. Det er vist at kondisjonering til en tilsynelatende risikofyllt situasjon kan redusere fryktreaksjonen. Vi har imidlertid ikke funnet studier som viser tillæring til situasjonsbestemt fryktreaksjon utenom den naturlige, medfødte vikkende reaksjonen.

7.2 Definisjoner

Dyrevenloven § 2 pålegger oss et ansvar for at dyr som vi henter ut fra deres naturlige miljø, ikke skal lide unødige (Anon 2002). I den nye dyrevelferdslov, som skal ta hensyn til dyrenes emosjonelle tilstand (§ 1) står det blant annet at "Dyr skal behandles godt og beskyttes mot fare for unødige påkjenninger og belastninger. Det skal tas hensyn til dyrs fysiske og mentale behov ut fra deres egenart og dyrs evne til å ha positive og negative opplevelser". Tifotkreps omfattes av eksisterende lov (§ 2). Også i europeisk sammenheng blir det hevdet at hummer og krabbe har smertefornemmelse og derfor

skal ha full dyrevernsbeskyttelse (EFSA 2005). Dokumentasjonen bak dette vedtaket har vi ikke funnet. Kunnskap til grunnleggende miljøkrav må ligge til grunn for krav og forskrifter til hold og røyking også for tifoekreps.

Det er viktig å definere begrepene. Ofte blir begrepene angst, frykt, lidelse og uro feilaktig sett på som synonymmer. Definisjoner av smerte og lidelse er gitt i Braastad & Opperman Moe (2005), men bare basert på virveldyr og knyttet til emosjonelle opplevelser som styres av prosesser og hjernedeler som mangler hos krepsdyr. Definisjonene lar seg derfor vanskelig benytte på virvelløse dyr. Det er ikke utformet definisjoner som ikke baseres på virveldyr, men nedenfor er noen generelle definisjoner som vi legger til grunn for diskusjonen:

Smertesansing er et fysiologisk fenomen som hos pattedyr produseres i et begrenset sett av nervefiber (nosiseptorer) som følger nervebaner i ryggraden og har utløpere til thalamus i hjernen (Chapman 1987).

Smertepersepsjon er bevisstheten om sansingen av smerten, og det er viktig å skille de to begrepene smertesansing og smertepersepsjon (signalet og tolkningen). Bateson (1992) definerer sju kriterier for smertepersepsjon: tilstedeværelse av nosiseptorer, hjernestruktur for sansing, direkte kontakt inn til hjernestrukturen (nervebaner), opioidreseptorer og opioide substanser, nosiseptive responser som kan hemmes analgetisk, evne til å lære å unngå skadelige stimuli og endring av naturlig atferd etter smertefulle stimuli. De første fem er fysiologiske og nevrologiske og de tre siste er atferdsmessige kriterier.

Lidelse kan beskrives som kroppslig eller sanset opplevelse av at omgivelsene mangler nødvendige kvaliteter for å opprettholde organismens funksjoner eller liv (Fraser 1995).

Frykt og uro er beslektede følelser men med kraft, som er knyttet til det limbiske system i virveldyrhjernen og som ofte er undersøkt gjennom atferdskondisjonering ved fryktinduserende læringsprosesser (LeDoux 2003).

7.3 Nervesignaler.

Alle dyr, inkludert mennesker, styres i utgangspunktet av sansesignaler som følger fikserte innstillinger i nervesystemet, der ulike stimuli har separate kanaler inn til mottakssentrene (Chapman 1987). Den evolusjonære betydningen av å ha nosiseptive prosesser er så sterk at reseptorene og de nevrokjemiske prosessene som utnyttes er tilnærmet genetisk lik fra mark til mennesker (Julius & Basbaum 2001). Det er styrken

på disse signalene som utløser en gitt atferd. Om alle sanseintrykk blir oversvømt av samtidige og sterke utløsende signaler, oppstår en ekstrem reaksjon. Det er likevel ikke mulig å si om dette føles som smerte hos krepsdyr. Det er heller ikke gjort noen forsøk på å måle i hvilken grad krepsdyr har smertere registrering, og det er ikke klart hvordan dette eventuelt skal kunne utføres.

Nervesystemet har en felles opprinnelse langt tilbake i tiden, og felles for alle dyregrupper er mange av de kjemiske substansene som påvirker det (Beltz 1995). Dette betyr ikke at disse kjemiske substansene har samme effekt på nervesystemet til alle dyregruppene. Opioider som finnes universalt, er funnet å ha en viktig stimulerende funksjon inn mot immunsystemet både hos virveldyr og virvelløse dyr, og samtidig er de knyttet til smertere registrering hos virveldyr (Salzet 2001). Krepsdyr, som alle leddyr, har nosiseptorer og velutviklede nervebaner, men ikke noe thalamus eller tilsvarende hjernestruktur.

7.4 Atferd

Positive stimuli gir læringseffekt hos tifotkreps. Unnvikelsesatferd er ofte antatt å bunne i følelser som smerte, angst og uro og vil trigges av blant annet skadelige eller truende omgivelser (Julius & Basbaum 2001). Oppdrettede og uerfarne krepsdyr viser høy grad av unnvikende atferd og opptrer konstant med høy forsvarsreaksjoner (Mills et al. 2005, van der Meeren 1993). Det er klart at et dyr som ikke fjerner seg fra en sanset risiko ikke vil kunne leve lenge i naturen, og unnvikelsen skjer vanligvis før det trusselen er så sterk at den smerter eller blir skadelig. Det er vist at kondisjonering til en tilsynelatende risikofyllt situasjon kan redusere fryktreaksjonen (Hermitte & Maldonado 2006). Det har imidlertid ikke vært mulig å finne studier som viser tillæring til en situasjonsbestemt fryktreaksjon utenom den naturlige, medfødte avvikende reaksjonen.

Det er i dag ingen dokumentasjon som tilsier at tifotkreps lærer av negative erfaringer eller har evne til å smerteperspeksjon i henhold til kriteriene til Bateson (1992). De 10 kriteriene for oppfatning av smerte, lidelse, angst og skader, som er gitt i EFA (2005) er også bare delvis oppfylt. Det er derfor vanskelig å foreslå emosjonelle behov for de aktuelle artene.

Velferdsbehovene som kan dokumenteres dreier seg derfor om miljørelaterte, fysiologiske og atferdsmessige behov.

8 Fysiologiske og atferdsmessige velferdsbehov

8.1 Sammendrag, fysiologisk og atferdsmessige behov

Vannkvalitet og temperatur er grunnleggende viktig for tiftokreps. Vedvarende opphold utenfor temperaturløstoleransen fører til oksygenmangel og kvelning. Oksygenmangel og unaturlig høy temperatur er skadelig. Oksygenmangel endrer blodets syre-baseforhold, leder til opphopning av melkesyre i blodet og i siste instans kveles dyret. Oppbevaring i en begrenset tidsperiode i fuktig og kjølig miljø kan skje uten skadelige effekter, men det er ulikt mellom arter i hvor stor grad gjellene er beskyttet mot uttørring. Gjellene vil klappe sammen og minske oksygenopptaket samtidig som ekskresjonen av ammonia og CO₂ hindres. Noen tiftokrepsarter lever i miljø med naturlig høy ammoniakk-konsentrasjon. Disse har prosesser for avgiftning som ennå ikke er fullt ut forstått. Temperatur har en positiv korrelert effekt på hjerteaktivitet, forbrenning og bevegelse. Forhøyet Mg²⁺ konsentrasjon i blodet virker bedøvende. Kaldtvannsararter balanserer lav temperatur med senket Mg²⁺ konsentrasjon i blodet så dyrenes aktivitetsnivå opprettholdes.

Vekst- og reproduksjonssyklusen påvirkes også av temperatur. I skallskiftefasen og mens skallet er mykt at dyrene er svært sårbare. De tåler lite forstyrrelser og er forsvarsløse mot rovdyr av utenfor skjulet. Skjul eller annen isolasjon er helt nødvendig for overlevelse. Utenom temperatur kan skallskiftesyklusen påvirkes av skader. Tap av øyne framskynder syklusen, men er ikke lenger akseptert som vekstfremmer. Reproduksjon påvirkes i tillegg av daglengde, årstid, parasitter, forurensing, sosial status og ernæringsstatus. Hunner kan reabsorbere innrogn eller kaste utrognen for eksempel ved ugunstige miljøforhold eller av andre årsaker som man per i dag ikke har kartlagt.

Muskelfunksjonen påvirkes ikke bare av temperatur, men også sanseintrykk. Truende situasjoner kan føre til muskellåsing, så dyret inntar en fryst positur. Når klør eller føtter kommer i klem eller brekker, vil kraftige muskelkontraksjoner ved den naturlige bruddsonen i foten føre til at foten faller av, autotomi. Dette er en livsviktig reaksjonsevne i naturen. Dette er nevrologisk stimulert reaksjon som også kan forekomme under koking av levende dyr.

Nervesystemet til krepsdyr er i mange henseende svært robust, tåler store påkjenninger uten å ødelegges og er derfor mye nyttet i forskning på

grunnleggende elektronevrologiske og biokjemisk styrte nerveprosesser. Det er dokumentert hvor følsomt nervesystemet er for sansesignaler, først og fremst knyttet til lukt og smak, men også lysintensitet. Ytre stimulanser er viktig for vedlikehold av nervesystemet gjennom nydannelse av nerveceller, særlig knyttet til lukt og til dels syn. Endringer i levemiljø endrer raten av nydanning, der det ekstreme er bortfall av prosessen i helt stimulansfrie miljøer. Luktesansen er spesielt viktig, og tap av luktesansen hemmer dyret i å orientere seg i forhold til næringsøk, rovdyr og sosialt, ofte med økt aggresjon som resultat.

Tifotkreps har tre naturlige reaksjoner på truende situasjoner, flukt, frysing og angrep. Ved brå endringer av lys, lukt eller strømmønster vil artene med velutviklet halefinne gjerne benytte kraftige haleslag for å flykte. I en fastlåst posisjon og for krabber er frysing eller aggressiv atferd alternativet.

Under angrep benyttes autotomi som en virksom reaksjon, da angriperen sitter igjen med en fot eller klo mens offeret flykter.

Sultnivået vil påvirke atferden. Et sultent dyr vil være mer ubeskyttet ute på næringsøk.

Atferden kan i mange tilfeller modifieres til en viss grad. Mange atferdsreaksjoner er imidlertid medfødte og endrer seg bare ut fra dyrets fysiologiske tilstand, reproduktiv status, og fase i skallskiftesyklusen.

Reaksjonsmønster knyttet til sanseintrykk og vannmiljø er artsspesifikk og lite fleksibel. Det samme gjelder valg av levemiljø, døgnaktivitetsmønster, sosial atferd, behov for og utnyttelse av skjul, eventuelt stimopptreden, samt atferd i truende situasjoner.

Likevel er tifotkreps også adaptive og kan tilpasse seg sine omgivelser. Liten skala geografisk "kartlegging", arts/individgjenkjennelse, beiteatferd, næringsvalg, forsvarsresponser og tid i skjul kan endre seg raskt med kondisjonering. Det er mulig å desensitivere krepsdyr så de reagerer mindre på en gitt stimulans. Ved skader, kan ulike ekstremiteter få endret bruksområde.

Tabell 1. Oversikt over dokumenterte miljøfaktorer som påvirker fysiologiske og neurologiske prosesser hos tiftokreps. Atferdsrelaterte responser er tatt med. Dokumentasjonen er gitt i kap. 4 og 6 og van der Meeren (2005).

Påvirkningsfaktor	Vannkvalitet			
	Temperatur		Salinitet	Oksygen
Beskrivelse av negativ faktor	Lav	Høy	Utenfor toleransefelt	< 6 mg L ⁻¹ positiv relatert til temperatur
Fysiologisk respons	Senket sirkulasjon og forbrenning	Økt sirkulasjon og forbrenning	Endret sekresjon	Anaerob forbrenning, endret syre-baseforhold i blodet
Effekt på nervesystem og sanser	Påvirker biokjemiske prosesser, desensitiverer nervesystemet	Påvirker biokjemiske prosesser	Endret følsomhet for luktecellene	Påvirker biokjemiske prosesser
Atferdsymptom				
Lett påvirkning	Redusert aktivitet	Uro	Uro	Passiv
Sterk påvirkning	Passiv	Flukt	Flukt	Passiv
Konsekvenser				
Lett påvirkning	Ingen negative	Kvelning	Kvelning, Redusert luktesans	Kvelning
Ekstrem påvirkning	Død	Død	Død	Død

Påvirkningsfaktor	Andre påvirkninger				
	Ute av vann		Lydbølger	Lukt og smak	Lys og skygge
Beskrivelse av faktor	Mørkt, trekkfritt, kjølig	Sol, trekk, varme	Brå, kortvarige	Føde, Rovdyr, Artsfeller	Skarpt lys/ brå endringer
Fysiologisk respons	Redusert forbrenning, endret syre-baseforhold i blodet	Kvelning ved uttørring av gjellene, anaerob forbrenning	Trigger fluktespons, sterk muskelkontraksjon	Trigger matsøk/forsvarrespons, Økt muskelkontraksjon	Trigger forsvarrespons, sterk muskelkontraksjon
Effekt på nervesystem og sanser	Desensitiverer nervesystemet, Luktesansen blir redusert, Lyd kan neppe oppfattes	Lukt og lyd vil ikke neppe oppfattes	Akutt reaksjon i den bølgefølsomme delen av nervesystemet	Akutt reaksjon i den luktfølsomme delen av nervesystemet	Akutt reaksjon i den lysfølsomme delen av nervesystemet
Atferdsymptom					
Lett påvirkning	Passiv	Søker mørke	Flukt	Passiv / Rolig bevegelse	Søker skjul
Sterk påvirkning	Passiv	Passiv	Flukt	Aggresjon / Flukt	Flukt
Konsekvenser					
Lett påvirkning	Kvelningsprosessen når ikke skadelig nivå	Kvelning	Økt forbrenning	Økt forbrenning	Økt forbrenning
Sterk påvirkning	Kvelning om det varer lenge	Død	Økt forbrenning	Økt forbrenning, Aggresjon gir skaderisiko	Økt forbrenning

8.2 Respirasjon, sirkulasjonssystemet og ekskresjon

Respirasjon og sirkulasjonssystemet er sterkt samregulert. Det er vanlig at vannpumpingen over gjellene i perioder opphører når dyrene er i ro i vann med høyt O₂-nivå. Det skjer sjeldent hos dyr som er aktive eller opplever oksygenfattig miljø. Effektivt oksygenopptak er nært knyttet til oksygenbehov og påvirkes av flere faktorer: fysiologisk tilstand generelt, atferd, aktivitetsnivå, endringer i oksygenmetning og temperatur.

Temperatur har også en sterk effekt på hjerteaktivitet, forbrenning og bevegelse (Mantel & Farmer 1983; Morrill & Spicer 1993). Blodets forsvarsproteiner, agglutinin, lysiner og opsoniner er temperaturfølsomme.

8.2.1 Stressignaler

Forandringer i syre-base balansen (forhøyet innhold av CO₂ eller melkesyre i blodet)

Tifotkreps' evne til å tolerere oksygenfattig miljø styres av en redusert hjerterytme, balansert mot et økt slagvolum. Blodet dirigeres vekk fra de mer perifere kroppsdelene som halen til de mer sentrale delene i kroppen, særlig buksiden. Dette fører til et kortere omløp mellom hjerte og gjeller.

Når dyrene er stresset, er de ikke lenger i stand til å kompensere for et lavt oksygeninnhold i vannet ved bruk av ventilasjonsraten. Dette kan medføre at oksygenopptaket blir for lite til å opprettholde en fullstendig forbrenning der sluttproduktet CO₂ blir utskilt via gjellene.

Dyrene går da i større eller mindre grad over til anaerob ånding hvor melkesyre dannes. Dette medfører at blodets pH synker, det vil si dyrets syre-base balanse forskyves (Taylor & Whitely 1989). Anaerob ånding med påfølgende senking av pH skjer også dersom oksygenverdien i vannet synker under en viss artsspesifikk kritisk grense (Aldrich & Regnault 1990). Over tid medfører mangelen på oksygen at dyrene kveles. Syre-base balansen kan til en viss grad bli kompensert ved at kalsiumkarbonat fra skallet løses opp og kalsium- og karbonationene trekker inn i blodet (DeFur et al. 1980; Hagerman & Uglow 1982) eller ved en intracellulær / extracellulær Na⁺/H⁺ (NH₄⁺) og Cl⁻/HCO₃⁻ utveksling (Cameron 1981). Det er ikke kjent hvordan dette fungerer hos de aktuelle artene i denne utredningen.

Opphold i luft

Krepsdyr har generelt en viss evne til å tåle lagring i luft. Hos hummer og krabbe er toleransen for dette høyere enn for sjøkreps og reker. Både sjøkreps og reker lever på dypere og mer stabilt vann i forhold til temperatur og salinitet. De har derfor ikke hatt bruk for å utvikle evnen til å oppholde seg i luft.

Når dyrene oppholder seg ute av vann, kollapser gjellene og hindrer dermed et effektivt opptak av oksygen og utskillelsen av CO₂ og ammoniakk. Mangel på tilgjengelig oksygen medfører anaerob ånding, som beskrevet ovenfor. Hummer og krabbe kan imidlertid oppholde seg flere dager i luft dersom luftfuktigheten er høy og temperaturen lav, blant annet ved at metabolismen nedsettes, det vil si behovet for oksygen blir mindre og produksjonen av avfallstoffer avtar. Både ammoniakk, melkesyre og CO₂ vil allikevel akkumuleres i blodet. Mengden vil avhenge av tid, temperatur og luftfuktighet. Når dyrene gjenutsettes i vann vil ammoniakk og CO₂ igjen bli skilt ut via gjellene. Melkesyre overføres via andre metabolske reaksjoner tilbake til CO₂ eller det blir nytt til å resyntetisere sukker i form av glykogen (Taylor and Whitley 1989).

Ekskresjon. opphoping av avfallsstoffer i blodet (ammoniakk)

Utskillelse av ammoniakk skjer over gjellene. Dersom konsentrasjonen av ammoniakk i vannet blir høy, for eksempel ved dårlig utskifting av vannet under transport, vil utskillelsen hindres og ammoniakken akkumuleres i blodet (Hosie et al. 1991).

Konsentrasjonen kan bli så høy at den blir giftig for dyrene og medfører dødelighet, enten akutt eller sakte over noen dagers periode (Uglow & Hosie, 1995).

Flere av krepsdyrene lever til dels i miljøer hvor ammoniakkkonsentrasjonen kan bli høy. Dette gjelder for eksempel taskekrabben som kan ligge nedgravd i sanden, og sjøkreps som lever i huler gravd i sand og leirebunn. Man tror det finnes kompensierende prosesser for avgifting av ammoniakk i krepsdyr. Renault (1994) identifiserte flere muligheter. For eksempel er det mulig at det foregår en utskillelse og avgiftning av ammoniakken via urinen. Per i dag vet man imidlertid for lite om disse prosessene til å trekke konklusjoner for de ulike artene denne utredningen omhandler.

Temperatur

Ved ekstreme temperaturer, både i øvre og nedre toleranseområder, er det svikt i oksygenomsetningen som er den begrensende faktoren for dyrene (Frederich et al.

2000; Pörtner et al. 2000). Magnesiumioner (Mg^{2+}) kan i høye doser nyttes som anestesi i marine virvelløse dyr (Pantin 1949). Kombinasjonen kulde og sjøvannslignende Mg^{2+} konsentrasjon i blodet fører til senking av dyrets aktivitetsnivå, inkludert hjerterytmen (Walter & Uglow 1981). Kuldetolerante arter har utviklet en evne til å regulere den naturlige Mg^{2+} konsentrasjonen i blodet til langt under sjøvannets Mg^{2+} konsentrasjon (Tentori & Lockwood 1990). Uten denne evnen, vil temperaturer i ytterkanten av toleranseområdet for den aktuelle arten føre til oksygenmangel og kvelning.

8.3 Vekst

Skallskifte foregår raskt. Om ikke forholdene ligger til rette, kan det bli utsatt. Ved en rask forbedring av miljøforholdene kan det settes raskt i gang. Det er bare prosessen i trinn E som er irreversibel. (se kap. 4.6)

8.3.1 Stressignaler tilknyttet vekst

Under selve skallskiftet utsettes hele dyrekroppen for en enorm belastning, da muskler, indre organer og nerver må trekkes gjennom til dels svært trange kanaler i det gamle, rigide skallet. Dette ser man særlig i klørne hos langhalekreps- og krabbeformede arter, der mye av muskelmassen er tilbakedannet for at det i det hele tatt skal være mulig. Krepsdyret er svært sårbart i denne fasen, det kan nesten ikke bevege seg i de første timene etter skallskiftet og tåler ikke noen slags fysiske forstyrrelser, og vil være defensiv og inaktiv i tiden rett før og under skallskiftet (Atema & Voigt 1995; Waddy et al. 1995).

Tap av øynene fører til en endring i hormonsyklusen som styrer skallskiftet og dermed hyppigere skallskifter (Wickins & Lee 2002).

Om det oppstår skader på ekstremiteter innenfor bruddskjøten for autotomi (se kap. 4.8) fører det til blødning. Det kan da være fare for at dyret kan blø i hjel.

8.4 Reproduksjon

Eggproduksjonen blir også styrt gjennom et nettverk av faktorer som temperatur, daglengde, årstid, parasitter, forurensing, sosial status og ernæringsstatus. Av disse faktorene er temperatur svært viktig. Temperaturen betydning for vellykket klekking kan være avgjørende for artens geografiske utbredelse (Waddy et al. 1995).

8.4.1 Stressignaler tilknyttet reproduksjonen

Hunnen kan reabsorbere innrogn eller kaste utrognen for eksempel ved ugunstige miljøforhold eller av andre årsaker som man per i dag ikke har kartlagt (fig. 17).



Figur 17. Dypvannsreke med innrogn i hode, som kan sees som den mørke massen bak øynene.

8.5 Muskelkontroll

8.5.1 Stressignaler tilknyttet muskelkontroll

En truende situasjon kan utløse ulike reaksjoner, derav en som gir en låsing i muskulaturen, så dyret ”fryser” i én posisjon (fig. 18). Dette er kjent, men ikke studert hos store tiftokreps. For virvelløse dyr er atferden bare beskrevet i insektartikler (se omtale i Grandcolas (1998)). Frysing er en særlig utpreget antipredatorreaksjon hos insektarter med solitær livsstil.

Figur 18. Taskekrabbe på land som har låst alle muskler og inntatt forsvarsposisjon som ”fryst”. Merk skummet den produserer som holder gjelleåpningene fuktige.

Foto: A.K.W, Møreforskning



Autotomi forårsakes av muskelreaksjoner i ekstremitetene som oppstår når føtter eller klør, eller nervesystemet som styrer dem, utsettes for en meget kraftig stimulans, som fastklemming, bruddskader og ved levende koking. I naturen er denne atferden viktig for overlevelsessevnen.

8.6 Nervesystem

Nervecellene til krepsdyr er svært robuste og vil fortsette å respondere selv om de blir fjernet fra selve dyret, så lenge de tilføres oksygenrikt substrat med liknende oppbygning som blodet (Saver et al. 1999, Neumann et al. 2000). En enkel nervecelle, så vel som et komplett ganglion som blir dissekert ut av dyret, vil fortsatt reagere på kjemiske impulser med naturlige spenningsfall/stigning. Nerveutvikling som synapseutvikling og cellenydanning fortsetter. Tifotkreps er derfor en mye nyttet modellart for nevrologiske studier.

Over tid er likevel graden av nydanning av nerveceller i hjernegangliet hos et levende krepsdyr svært følsom for miljøpåvirkning, som lys, habitat og matkvalitet (Sullivan et al. 2007a).

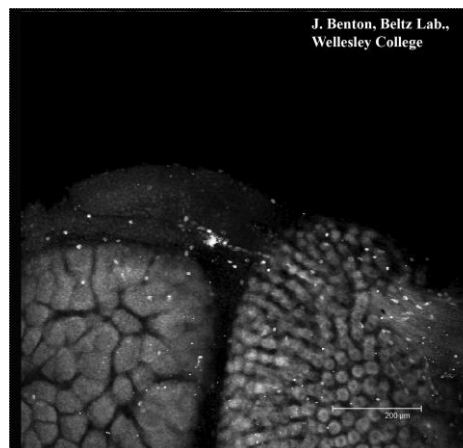
I akvatiske miljøer er det ofte mye naturlig støy og dårlig sikt. Kjemisk kommunikasjon er derfor den mest effektive måten for kommunikasjon. Individ- og artsgjenkjennelse er påvirket av luktesansen (Karavachnic & Atema 1998; Zelandt Schneider et al. 1999), men ikke synet (Kaplan et al. 1993).

8.6.1 Stressignaler tilknyttet nervesystemet

Nydanning av nerveceller hemmes og kan gå i stå om miljøet blir for impulsfattig (Sandeman & Sandeman 2000)(fig. 19). Det er ikke gjort noen grundig undersøkelse av sammenhengen mellom miljø og nervecelledanning. Selv om det er kjent at endringer i levemiljø endrer raten av nydanning, er det usikkert om det er en positiv linear korrelasjon mellom hvor optimalt miljøet er og antall nye celler dannet per døgn (Narasimhan 2006; van der Meeren et al. 2007).

Figur 19. Samling av umodne nerveceller ved luktesenteret i hjernegangliet hos en hummerunge. Cellene er merket med Bromdioksyuridin (BrdU) og fluoriserende antistoff. Gangliets struktur synes på grunn av fluoriserende merking av synapsene vha synapsin.

Preparering: GvdM, Havforskningsinstituttet/Beltz lab, Wellesley College.



Tap av luktesansen som ved tap av ”neseantennene ”(antennullaene) hemmer sosial kommunikasjon og evne til å gjenkjenne andre individer og kan føre til økt aggresjon og mer slåssing (Johnson & Atema 2005).

8.7 Atferd

Det er kjent at tifotkrepss påvirkes av en rekke rytmiske faktorer, både årstidsavhengige, månefasestyrtede, tidevannsbaserte og daglige.

Samspeillet mellom lys, temperatur og årstid vil for noen arter også føre til vandringer over lengre distanser og mellom ulike dyp.

Om krepssdyr utsettes for et lyst miljø, vil den oppsøke skygge. Uten klar skygge vil den likevel søke seg til det mørkeste området og legge seg i ro der. Uten fysiske skjul vil den benytte seg av vegger eller andre individer som skjul. Kongekrabben og rekene finner vern i å aggregere.

Siden behovet for vern mot rovdyr er så stort, er det en medfødt egenskap hos de fleste artene at de er nattaktive og unngår å opptre åpent i dagslys.

8.7.1 Stressignaler tilknyttet atferd

Når tifotkrepss blir kraftig stresset, har den tre reaksjonsmønstre, flukt, frysing og angrep. Langhalekrepss vil om mulig reagere på en slik situasjon med kraftige haleslag som sender dem raskt bakover. Om fluktmuligheten ikke er der, kan dyret fryse i en fastlåst posisjon, som kan opprettholdes over relativt lang tid, eller som en siste utvei angripe. Krepssdyr med krabbefasjonng kan løpe vekk, men velger ofte å fryse eller true med klørne. Det er ikke kjent om fluktreaksjonene er fiksert og lik for ulike stressende situasjoner eller om de er modifiserbare ut fra situasjonen.

Når en tifotkrepss er involvert i fysisk kamp med et rovdyr eller en sterkere artsfelle, vil den kunne nytte autotomi, ved aktivt å kaste av seg en eller flere føtter eller klør så den unnslipper i live (fig. 20). Blødningen blir minimal og skadene leges gjennom

regenerering av tapte ekstremiteter (se kap. 4.8).



Figur 20. Autotomi av en gangfot hos en taskekrabbe. Foten har sluppet riktig, så såret tetter seg raskt og blødningen er minimal.

Foto: AKW, Møreforskning

Endret sultnivå er hos krepsdyr vist å påvirke terskelverdien for søk, mens terskelen for deteksjon og sondering har vært upåvirket (Haugland 1996; Mackie & Shelton 1972; Pearson & Olla 1977; Zimmer-Faust & Case 1982).

8.7.2 *Modifisert atferd*

Noen kritisk viktige atferdstrekk er utviklet gjennom evolusjonær utvelgelse og er dermed medfødt og automatisk for hver art. Reaksjon på lys, kjemiske signaler og vannets fysiske egenskaper som saltinnhold og temperatur vil være den samme gang etter gang og for alle individene av arten, bare med mindre variasjoner påvirket av fysiologisk tilstand og hvor dyret er i livssyklusen. Reaksjonsmønster knyttet til sanseintrykk og vannmiljø er artsspesifikk og lite fleksibel. Det samme gjelder valg av levemiljø, døgnaktivitetsmønster, sosial atferd, behov for og utnyttelse av skjul, eventuelt stimoppreden, samt atferd i truende situasjoner.

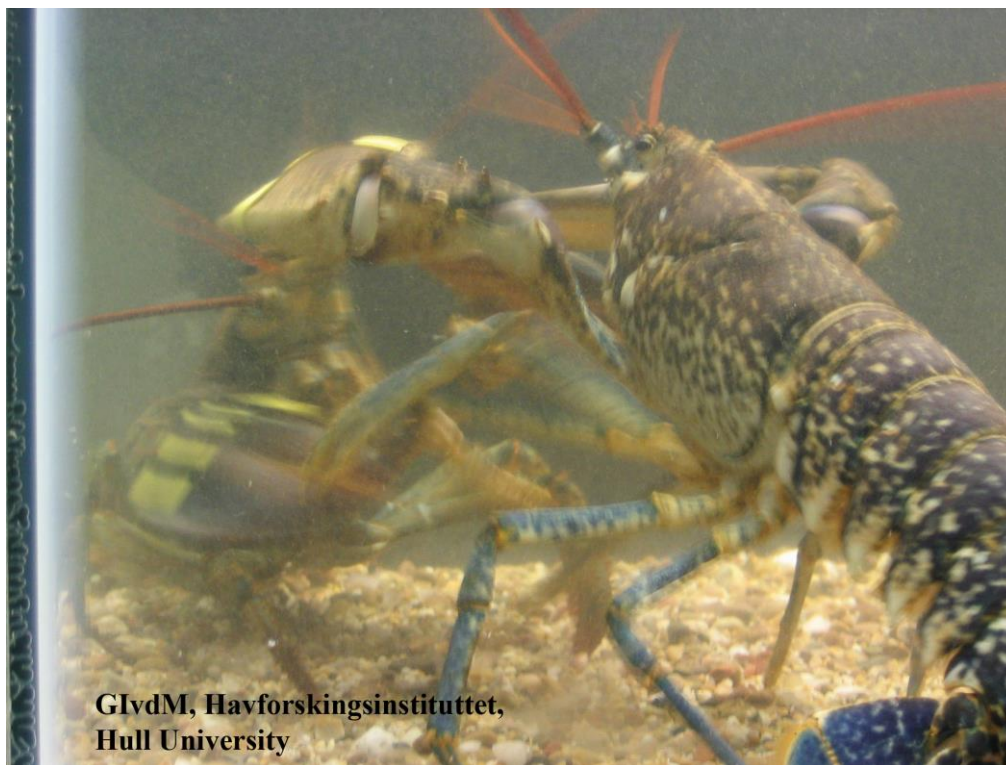
De naturlige omgivelsene er samtidig variable og dermed må også atferden være delvis fleksibel for at dyret skal kunne tilpasse seg. I slike sammenhenger viser krepsdyr en relativ stor atferdmessig plastisitet og tilpasningsevne, i den grad at enkelte tiftokrepsarter regnes som noen av de mest vellykkede invasjonarter i det akvatiske miljøet (Kinzelbach 1995; Morton 1997).

Evne til å gjøre seg kjent i et geografisk område formes av læring og erfaring.

Kjennskap til lokalisering av et gjemmede fører til raskere skjuling enn for andre som er ukjente med omgivelsene. Unger av langusterarten *Jasus edwardsii* som er holdt i fangenskap opp til et år, beiter på færre organismer enn vill languster på samme størrelse og beveger seg mindre ut av skjul enn disse (Mills et al. 2005). Mangel på kondisjonering til en kompleks og variert biotop gir en unødvendig høy grad av forsiktighet, men Hermitte & Maldone (2006) har vist at dette kan komme seg med kondisjonering over tid. Beiteatferden er også plastisk, og det er mulig å stimulere til økt dagaktivitet hos krepsdyr i fangenskap ved å fôre om dagen i stedet for om natten (Oliver et al. 2006).

Tap av eller skader på ekstremiteter med spesialfunksjoner, som gangføtter, klør og pusseklør for skallhygiene, fører til at andre ekstremiteter nyttes til samme formål for å kompensere (Dunham 1983). Sosial erfaring gjennom fysisk nærkontakt fører ofte til gjenkjennelse av egen status i forhold til andre individer og en tilpasset reaksjon i

etterkant og om situasjonen oppstår igjen (Breithaupt & Eger 2002; Karavachnich & Atema 1998)(fig. 21).



Figur 21. Kamp om dominans mellom to hummerhanner. Etter at en vinner har blitt etablert vil de gjenkjenne hverandre på lukten og unngå ytterligere kamp og risiko for skade.

Fra dominansforsøk ved Hull University, England (T. Breithaupt, ansvarlig forsker).

9 Artsvise særtrekk



Figur 22. Øverst, venstre: dypvannsreke (T. Wenneck, Havforskningsinstituttet); Øverst, høyre: rød kongekrabbe (Havforskningsinstitutt); Midten, venstre: edelkreps (Børre K. Dervo, Norsk institutt for naturforvaltning); Midten, høyre: taskekrabbe (AKW, Møreforsking); Nederst, venstre: hummer (P.A. Jensen, Havforskningsinstituttet); Nederst, høyre: sjøkreps (T. Wenneck, Havforskningsinstituttet).

9.1 Sammendrag, artsvisse særtrekk

De seks artene har ulike preferanser for livsmiljø. Dypvannsrekene går dypest, hummer og krabbe grunt og helt til overflaten og edelkreps på grunt vann i innsjøer. Edelkreps og hummer er mest varmekjær, men begge med et svært vidt toleranseområde, fra nær frysepunktet til ca. 30° C. Edelkreps har behov for ferskvann med tilstrekkelig høy pH, mens de marine artene foretrekker salinitet tilsvarende kyst og havnivå, med høyest salinitet for dypvannsreker, sjøkreps og rød kongekrabbe.

Det er stor forskjell på fekunditet, der taskekrabber legger opp til 3 millioner egg av gangen, mens reker og edelkreps bare produserer noen få hundre til vel 1500 egg. Hummer har forholdsvis få og store egg og bruker to år på en syklus fra parring til klekking mens de andre artene som er studert, bruker ett år.

Dypvannsreker, rød kongekrabbe og taskekrabbe utfører gytevandringer mens kongekrabben og trolig hummer vandrer til dypere vann om vinteren. Rød kongekrabbe samler seg flere hundre dyr i haug når de hviler.

Edelkreps har på grunn av det mineralfattige ferskvannet utviklet egne teknikker for å bevare mineraler som trengs til skalloppbygging. De er svært sårbare for forsuring av vannet. De har lysfølsomme organ i tillegg til øyne, en lysfølsom flekk ved roten av halen. Bare edelkreps har yngelpleie. Av sykdommer er særlig krepsepest, infeksjon av den innførte sporesoppen *Aphanomyces astaci*, fryktet.

Sjøkreps er følsom for lavt oksygennivå. Den lever på bløtbunn i utgravde huler, fra relativt grunt vann til flere hundre meters dyp. Sjøkreps som lever på grunt vann er nattaktive, mens dyr som lever på dypet er dagaktiv. Den har svært lysfølsomme øyne, som lett skades av store og raske endringer i lysintensitet.

Veksten er tetthetsavhengig og negativt korrelert med tettheten av dyr. Infeksjon av blodlevende dinoflagellater er dødelig.

Dypvannsrekene opptrer i flokk eller i stim ned til 1000 m dyp. De kan regulere magnesiumbalansen (Mg^{2+}) i blodet, så blodet får langt lavere Mg^{2+} konsentrasjon enn sjøvann og dyrene kan dermed fungere i vann som er underkjølt. Dette er den eneste av artene som har et kjønnskifte fra hann til hunn etter 2 til 7 år. I Nordsjøen er det likevel en lav prosent som modnes direkte som hunner.

Hummer er det mest langlivete krepsdyret, som kan bli over 65 år. Den lever på grunt vann og har en bred toleransegrense for temperatur og salinitet. Arten har

et utpreget behov for skjulesteder om dagen, lever solitært og opptrer aggressivt. Høy tetthet og lite bunnareal kan føre til redusert vekst, men også redusert aggresjonsnivå. Klørne må bindes i fangenskap for å unngå skader og høy dødelighet. Mest fryktet sykdom er Gaffkemi, en dødelig bakteriell blodinfeksjon som finnes naturlig i den amerikanske søsterarten. Den finnes ikke naturlig i Norge, men opptrer tidvis i hummerimportmottak.

Taskekrabbe er den mest reproduktive av de aktuelle artene i norske og nordeuropeiske farvann. Som en viktig næringsorganisme er den forsket en del på og studier av den ligger til grunn for mye av den generelle kunnskapen vi har om ernæring og krepsdyrfysiologi for tempererte farvann. Betydningen av temperatur på alt fra respirasjon til atferd og naturlig sykluser er dokumentert. Høyt utviklete følsomheten for smak og lukt er også påvist og relatert til atferd. Nervesystemet til taskekrabben er organisert litt annerledes enn langhalekreps, med ett større sentralt plassert kroppsganglion i stedet for flere små ganglier fordelt i leddene bakover i kroppen. Krabber har et sett med optiske ganglier i øyestilkene. De har fysiologiske døgnvariasjoner, som for blodets kjemiske sammensetning og ekskresjon. Døgnvariasjonene ser ut til å være knyttet til aktivitet. Næringsstoff varierer gjennom døgnet, mens det er store individuelle forskjeller på beitemotivasjonen. Motstrøms langdistanse vandring er registrert etter parring. Eggpleiende hunner tar til seg lite mat i et halvt år fra gyting til eggene klekkes.

Rød kongekrabbe er en innført art sør i Barentshavet og sprer seg vestover langs norskekysten fra Finnmark. Denne Anomurakrabben har et tilbakedannet fotpar, som fungerer som pusseorgan og er bløtere i skall enn de andre artene. Kongekrabben er en typisk kaldtvannsart med toleranse for varmere vann, men den mangler temperaturreguleringsevnen til rekene. Reproduksjonssyklusen er spesiell siden hunnen skifter skall, parrer seg og gyter i løpet av få timer. Voksen kongekrabbe vandrer til dypere vann om vinteren for å beite. Arten har lange næringsvandringene hvert år. De er i mindre grad knyttet til en spesiell bunntype enn de andre artene og søker helst bytteorganismer som dominerer i miljøet. Man kjenner ikke til sykdom i den norske bestanden, men i det naturlige leveområde opptrer det en rhizocephalid parasitt som infiserer krabben, steriliserer den og vil gjennom to-tre år fylle krabben og formere seg ved hjelp av en eggpose som ligger under halen på krabben. Parasitten er ikke artsspesifikk, og vil også kunne infisere trollkrabben, som naturlig forekommer i Norge.

Tabell 2 Artsrelatert oversikt over særlig viktige fysiologiske parametre, preferanser for livsmiljø, reproduksjonsdata og typiske atferdstrekk.

Fysiologiske				
Art	Opt (min/max) Temperatur °C	Opt Salinitet ‰	Opt (min. ved opt. temp.) O ₂ mm ^{L-1}	Dyp m
Edelkreps	16/24 (?/28) ¹	Ferskvann	<6 (3) ¹	0-43 ²
Sjøkreps	5/15 (??)	30-40	?	20-800
Dypvannsreke ⁹	0/5 (-1/12)	34-36	?	9-1450
Hummer	15/22 (1/32)	30-32	>6 (0,2)	0-70
Taskekrabbe ¹⁴	9/14	30/35	< 6	0-200 (max 600)
Rød kongekrabbe ¹⁵	2/7 (-2/18)	32-35	?	0-400
Biotop behov, forts				
Art	Bunntype	Lysreaksjon (fototaxi)	Avhengig av skjul	Føde
Edelkreps	Hard, bløt, blandet	Negativ	Ja ³	Jeger/Åtsler/Alger
Sjøkreps	Bløt, fint mudder/leire	Svakt negativ	Ja ⁶	Jeger/Åtsler/Detritus
Dypvannsreke ⁹	Bløt-siltholdig	Negativ	Nei	Jeger/Åtsler/Detritus
Hummer ¹¹	Hard/bløt, blandet	Negativ	Ja, utgravde huler	Jeger/Åtsler/Alger
Taskekrabbe	Hard/bløt, blandet	Negativ	Ja	Jeger/Åtsler/Detritus
Rød kongekrabbe ¹⁴	Hard- og bløtbunn	Svakt negativ	Ved skallskifte	Jeger/Åtsler/Alger
Livsmiljø og reproduksjon				
Art	Fekunditet	Ynglepleie	Sosial omgangsform	Sesongvandring
Edelkreps	Opp til 500	Ja	Solitær	Nei
Sjøkreps	100 000-500 000	Nei, Eggpleie	Solitær ⁸	Nei
Dypvannsreke ⁹	Opp til 1700	Nei, Eggpleie	Aggregerer/Stimer	Ja, gytevandring til grunnere områder
Hummer	2 000-50 000 ¹⁰	Nei, Eggpleie	Solitær ¹⁰	Mulig, til dypere vann om vinteren
Taskekrabbe	500 000- 3 000 000	Nei, Eggpleie	Solitær	Ja, hunner motstrøms etter parring ¹³
Rød kongekrabbe ¹⁵	100 000-500 000	Nei, Eggpleie	Aggregerer	Ja, til dypet om vinteren
Atferdsmessige særtrekk				
Art	Døgnaktiv	Aggresjonsnivå	Mest fryktet sykdom	Annet
Edelkreps	Nattaktiv	Middels	Krepsepest, innført ⁴	Ikke fritt larvestadium
Sjøkreps	Nattaktiv	Høyt	Blodinfiserende dinoflagellater, naturlig ⁷	Graver huler for skjul
Dypvannsreke ⁹	Pelagisk om dagen, på bunnen om natten	Lavt	?	Kjønnskifte fra hann til hunn: Barentshavet: 3-7 år; Nordsjøen: 2-3 år 1-20 % hunner direkte
Hummer ¹⁰	Nattaktiv ¹¹	Høyt	Gaffkemi, innført ¹²	Mulig, til dypere vann om vinteren
Taskekrabbe	Nattaktiv	Rel. høyt	Hematodinium sp. naturlig	Utbredelsen øker nordover
Rød kongekrabbe ¹⁵	?	Usikkert, men trolig lavt	Steriliserende Rhizocephalid parasitt, ikke kjent fra norske farvann	Introdusert til Barentshavet

Referanser: 1) Souty-grosset et al 2006; 2) Duris & Smutny 1999; 3) Johnsen & Taugbøl, 2008; 4) Söderhäll & Cerenius 1999; 5) Rice & Chapman 1981; 6) Stentiford et al. 2001; 7) Tuck et al 1997; 8) Shumway et al. 1985; 9) Agnalt et al. 2006; 10) Smith et al. 2001; 11) Martin & Hose 1995; 12) Howard 1982; 13) Chartois et al. 1994; 14) Kovacheva et al. 2006

9.2 Oversikt over fysiologi og miljøbehov for alle artene

En oversikt over miljøfaktorer i forhold til fysiologiske krav og miljøbehov er presentert i tabell 2 for artene edelkreps, sjøkreps, dypvannsreke, hummer, taskekrabbe og rød kongekrabbe (fig. 22). En mangler kunnskap om en del av disse faktorene, enten ved at det ikke er foretatt undersøkelser eller at disse ikke er publisert eller er manglende dokumentert.

9.3 Edelkreps

Stein Ivar Johnsen

Edelkreps var inntil nylig den eneste registrerte arten av ferskvannskreps i Norge (fig. 23). I 2006 ble imidlertid den nordamerikanske arten signalkreps (*Pasifastacus leniusculus*) påvist i en dam i Brevik, Telemark (Johnsen *et al.* 2007). Denne ble imidlertid forsøkt fjernet i mai 2008. Edelkreps finnes hovedsaklig i Sørøst-Norge, men har også etablert seg i noen få vann i Hordaland og utenfor Trondheim. Det er sjelden at edelkreps blir over 13 cm (målt fra pannehornets spiss til enden av midterste halevifte), men det er registrert edelkreps på 17-19 cm. Det antas at edelkrepsen kan bli rundt 20 år (Taugbøl & Skurdal 1996). Mer biologiske og økologiske data er presentert i tab. 2. Nedenfor er det lagt vekt på de mest særpregede trekkene ved edelkreps.



Figur 23. Edelkreps, Astacus astacus, i Einavann.

Vekst

Veksten foregår gjennom skallskifter. Ca 20 % av kalsiumet fra det gamle skallet reabsorberes og lagres i de såkalte krepsesteinene (gastrolitter) i magen (Willig & Keller 1973). Denne kalken brukes til å bygge opp det nye skallet. For å dekke kalsiumbehovet, er edelkrepsen i tillegg avhengig av å ta opp en del kalk fra vannet og gjennom dietten (blant annet ved å spise det gamle skallet).

Fordøyelse

I motsetning til de marine artene har ikke ferskvannskreps gastrisk mølle i magen, men må findele maten kun med munndelene (Barnes 1980).

Rekruttering

Larvestadiet er ferdig før klekking. Klekkingen skjer i slutten av juni og begynnelsen av juli, avhengig av temperaturforholdene. Etter klekking henger yngelen fast på moren.

Yngelen forlater moren omlag tre uker etter klekking for å begynne sitt eget selvstendige liv. De har da skiftet skall to ganger og er ca 13 mm lange (Taugbøl & Skurdal 1996). På denne tiden endrer også moren atferd og vil spise sine egne barn hvis de ikke fjerner seg (Gydemo 1989).

Sansing

For noen ferskvannskrepsarter er det påvist at det indre tidsuret deres påvirkes av lyset selv om øynene er tildekket, gjennom et lysfølsomt felt i halen (Wilkins & Larimer 1975).

Vannkvalitet

Ferskvannskreps er av de mest forsuringfølsomme organismene, og generelt vil pH under 6 føre til forsuringsskader (Appelberg & Odelstrøm 1990). Det har vært antatt at rogn- og yngelstadiene er de mest utsatte, da den utlagte rogn i større grad løsner fra morens haleføtter, samt at nyklekket yngel får problemer med første skallskifte (Appelberg 1984, Appelberg & Odelstrøm 1990). Undersøkelser fra forsurede lokaliteter i Norge tyder imidlertid på at større individer kan ha større dødelighet ved forsuring enn mindre individer (Taugbøl 2005). Dette kan ha en sammenheng med at kalsifiseringsproblemene øker med kroppsstørrelsen til krepsen.

Sykdom

Krepsepest *Aphanomyces astaci* Shikora (Saprolegniaceae) hører til de såkalte eggsporesoppene (Oomycota) i riket Stramenopila. Arten stammer fra Nord-Amerika og er en spesialisert krepseparasitt som har utviklet evnen til å trenge gjennom krepsens kutikula (skall) for å snylte næring fra krepsen (Unestam 1972, Söderhäll & Cerenius

1999). Nordamerikansk kreps har utviklet et naturlig immunforsvar mot parasitten, og evner å kontrollere infeksjonen til begrensede områder i skallet. Ferskvannskreps fra alle andre kontinent enn Nord Amerika har derimot ikke utviklet et slikt naturlig forsvar mot parasitten. Da *A. astaci* uforvarende ble introdusert til Europa for omlag 150 år siden resulterte det i en massedød av ferskvannskreps. Dette sykdomsbildet fikk snart betegnelsen krepsepest (Söderhäll & Cerenius 1999).

9.4 Sjøkreps

Guldborg Søvik

Sjøkreps er utbredt fra Vest-Finnmark til Middelhavet og Adriaterhavet (fig. 24). Den finnes også utenfor vestkysten av Marokko og i et område rett sør for Island. Sjøkreps kan bli opptil 8 cm lang i ryggskjoldet, men individer med ryggskjoldlengde over 6 cm er sjeldne. Levetiden kan være opptil 15 år.

Mer biologiske og økologiske data er presentert i tab. 2. Nedenfor er det lagt vekt på de mest særpregede trekkene ved sjøkreps.



Figur 24. Sjøkreps, *Nephrops norvegicus*.

Sansing

Sjøkreps har svært lysfølsomme øyne, og selv kort eksponering for lys (< 1 minutt) kan ødelegge en stor del av netthinnen (Gaten et al. 1990).

Respirasjon

Lav oksygenmetning i vannet over lengre tid fører til økt dødelighet, vist gjennom en større andel døde dyr i fangstene (Eriksson & Baden 1997, Gerhardt & Baden 1998).

Habitat og vannkvalitet

Sjøkreps lever på bløtbunn av sandblandet mudder eller leire der den graver forgreinede huler som kan bli opptil en meter lang med en diameter på opptil 10 cm. Hulene kan gå 20-30 cm ned i sedimentet (Rice & Chapman 1981). Ved lave oksygenverdier i vannet kan sjøkrepsen øke vanngjennomstrømmingen i hulene sine ved hjelp av rytmiske

bevegelser med pleopodene (svømmeføttene på bakkroppen). Ved en oksygenmetning i vannet < 25 % vil sjøkrepsen forlate hulene sine.

Lysforhold

Sjøkrepsens døgnrytme avhenger av dypet, trolig som en respons på lysintensiteten; de store nyreformede øynene tilsier at synet er viktig for krepsen under dens matsøk. På grunt vann er den nattaktiv, på litt dypere vann er den mest aktiv utenfor hulene ved morgengry og skumring, mens på dypere vann ser man størst aktivitet på dagtid (Aguzzi & Sardà 2008). Kun sjøkreps som er ute av hulene sine er tilgjengelige for trålrøskaper, slik at døgnvariasjonen i aktivitetsnivået gjenspeiles i fangstene.

Vekst

Begrenset tilgang på mat kan forekomme i områder med høye populasjonstettheter, noe som forårsaker langsommere vekst (tetthetsavhengig vekstrate) (Tuck et al. 1997; Parslow-Williams et al. 2001).

Reproduksjon

Eggbærende hunner oppholder seg i hulene sine mesteparten av tiden, og hannene dominerer derfor fangstene i eggbæringsperioden (Aguzzi & Sardà 2008).

Sykdom

I Nordsjøen og rundt Storbritannia kan sjøkreps infiseres av en parasittisk dinoflagellat (*Hematodinium* sp.) i blodet. Infiserte kreps dør (Stentiford et al. 2001).

9.5 Dypvannsreke

Carsten Hvingel

Dypvannsreker er utbredt på kontinentalsokkelen mellom 10 og 1300 m dyp, fra den nordamerikanske østkysten ved Georges Bank til Nordsjøen og nord til Davis Strait, Øst-Grønland og Barentshavet (Butler 1971)(fig. 25). Den blir opp til 35 mm lang i ryggskjoldet. Levetiden er estimert til 5-15 år, avhengig av levested. Mer biologiske og økologiske data er presentert i tab. 2.

Nedenfor er det lagt vekt på de mest særpregede trekkene ved dypvannsreker.

Figur. 25. Dypvannsreke, *Pandalus borealis*, hann øverst, hunn med utrogn nederst.



Sirkulasjon

Reker finnes lenger inn i polare

områder enn noen andre tifotkrepsarter. Det er vist at reker som tilhører infraordenen Caridæ har en god evne til å regulere magnesium-balansen (Mg^{2+}) så blodet har langt lavere Mg^{2+} konsentrasjon i blodet enn sjøvann (Frederich et al. 2000). Rekene vil derfor kunne opprettholde en høy aktivitet også i svært kaldt vann, og kan tolerere underkjølt vann.

Reproduksjon

Rekene er den eneste av artene i denne utredningen som skifter kjønn. De klekker som hanner og utvikler seg til hunner etter hvert. Dette skjer for hele bestanden i de kaldere regionene, mens i Nordsjøen vil 1-20 % av hvert kull utvikle seg direkte til kjønnsmodne hunner (Shumway et al. 1985). Senere skifter den kjønn og blir til hunn etter 2-7 år. Alder ved kjønnskifte øker jo nordligere reken lever. Reken gyter i perioden sommer til tidlig høst. Eggene ligger festet mellom beina på undersiden av hunnen til rognen klekker om våren året etter. En gjennomsnittlig hunn bærer omkring 1700 egg. Når disse klekkes, flyter larvene til de øverste vannlagene hvor de beiter på småplankton. Horisontale vandring er ikke vanlig, men eggbærende hunner har en tendens til å bevege seg mot grunnere vann rundt klekking.

Beiting og forsvar

Reker forekommer ofte mange sammen i stim. Om dagen står de ved bunnen og hviler eller beiter. Den er en opportunist som primært lever av organisk sediment, små krepsdyr, mark osv. Om natten beveger den seg opp i vannsøylen for å følge og beite på svermene av dyreplankton.

9.6 Hummer

Gro I. van der Meeren

Europeisk hummer er utbredt fra Nordland til Egeerhavet og Nord-Afrika (fig. 26). Den kan bli over 20 cm lang i ryggskjoldet, og omtrent 0,5 m lang fra hode til hale. Levetiden er beregnet til minst 65 år. Mer biologiske og økologiske data er presentert i tab 2. Nedenfor er det lagt vekt på de mest særpregede trekkene ved hummer.



Figur 26. Europeisk hummer, Homarus gammarus.

Det finnes ikke så mange fysiologiske og nevrologiske studier av europeisk hummer, mens søsterarten amerikansk hummer er en mye nyttet modellart innen begge fagfeltene. Data fra disse undersøkelsene utgjør en stor del av de generelle kapitlene 3 og 6. Det er generelt sett liten variasjon mellom arter når det gjelder fysiologiske og nevrologiske prosesser/responser så det som presenteres i denne utredningen skal være representativt. Det er likevel noen artsspesifikke trekk for hummer som vil bli presentert nedenfor.

Reproduksjon

Hummer i Norge har generelt en toårssyklus for gyting, mens bare et fåtall gyter med ett års mellomrom (Agnalt et al. 2006). Hummer kan resorbere innrogn, om miljøet blir svært dårlige, men også om forholdene er gunstigere for vekst enn formering.

Parring foregår oftest mellom en hardskallshann og en myk hunn umiddelbart etter skallskifte, men i laboratorieforsøk har man sett parring mellom hanner og hunner uten noe forutgående skallskifte (Meeren et al. 2008). Årsaken til dette er ikke kjent, heller ikke om dette er noe som også forekommer i naturen. Det ser også ut til at amerikansk

og europeisk hummer kan registrerer artsforskjeller, selv om hybrider er produsert i laboratoriet.

Luktesans

Det er kroppsavhengig hvor langt fremfor seg et krepsdyr kan orientere seg ved hjelp av lukt, og følsomheten hos hummer fører til en atferdsreaksjon på en stimulans som er 15 ganger kroppslengden framfor dyret.

Habitat

Hummer er avhengig av skjul og finnes i tilknytning til steinete bunn med mange skjulesteder. I naturen gjemmer den seg i trange ganger og huler, ofte under steiner i utgravde huler. Den er nattaktiv og unngår lyse og åpne plasser (Smith et al. 2001). Tetthetsavhengig vekst og liten plass vil føre til redusert vekst hos hummer i oppdrett (Wickins & Lee 2002).

Hummer er lite sosial og bruker mye kroppssignaler og kjemisk kommunikasjon for å forholde seg til artsfeller (Atema & Voigt 1995). Det er likevel sett at ved svært stor tetthet kan den naturlige aggresjonen reduseres noe (Mercer et al. 2001). Den er likevel så høy at klørne må bindes på lagret hummer for å unngå store skader og økt dødelighet.

Sykdom

Den fryktede hummersykdommen Gaffkemi forårsakes av den gram-positive bakterien *Aerococcus viridans* var. *Homari* og virker dempende på den bakteriedrepende evnen til blodet (fagocytosen). Bakterien er resistent for agglutinin og stimuleres av blodserum. Blodet mister evnen til å koagulere og hummeren dør innen 24 timer etter smitten (Martin & Hose 1995). Denne sykdommen kan bare smitte gjennom åpne sår, og er derfor fryktet i lagringsanlegg for levende hummer, der hummer lagret med stor tetthet skader hverandre.

9.7 Taskekrabbe

Astrid K. Woll

Taskekrabber er utbredt fra Nordland til Egeerhavet, men sprer seg for tiden nordover i Troms (fig 27). Den kan bli over 25 cm bred i ryggskjoldet. Levetiden er ca 15 år. Mer biologiske og økologiske data er presentert i tab 2. Nedenfor er det lagt vekt på de mest

særpregede trekkene ved taskekrabber.



Figur 27. Taskekrabbe, Cancer pagurus.

Foto: A.K.W, Møreforskning

Sirkulasjon

Taskekrabben har en beskjeden evne til å regulere Mg^{2+} konsentrasjonen i blodet, så aktivitet og oksygenopptak vil påvirkes negativt av lave temperaturer (Walter & Uglow 1981).

Organisering av nervesystemet

Det sentrale nervesystemet til krabben reflekterer dens kompakte form, det vil si systemet er mer kompakt enn den langstrakte nervestrengen med ganglier typisk for langhalekrepsene. Hos krabben består nervesystemet av to viktige ganglier:

- hjernegangliet som kontrollerer øynene og antennene
- Sentralt kroppsganglion og nervesamling bak svelget som kontrollerer resten av ekstremitetene.

De to gangliene er forbundet med to sentrale nervestrenger på begge sider av svelget. Forbindelsene er ganske lange siden hjerne-gangliet ligger mellom øynene helt i forkant av dyret mens det sentrale kroppsgangliet ligger mer i bakkant av dyret (fig. 10).

På den langstrakte nervestrengen mellom de to store gangliene, ligger et ganglion langs tarmen. Fra denne utløper nerven som kontrollerer tarmen.

Perifere ganglier finnes i forbindelse med hjertet og mage, begge er forbundet til det sentrale nervesystemet. Det optiske gangliet er en oppsamling av nevroner som

analyserer informasjon fra øynene og sender disse videre til hjernegangliet, som tilsvarer det sentrale nervesystemet. Det er typisk at krabber har optiske ganglier, mens det ikke opptrer hos langhalekreps.

Smak og lukt (basert på Haugland 1996)

Terskelverdier for oppfatning av et luktestoff bestemmes ut fra hvor atferdsmønster synes å inntreffe, det vil si ved den konsentrasjonen av luktestoff hvor 50 % av dyrene reagerer, eller hvor der er en signifikant økning av frekvensen til et atferdsmønster.

Det finnes tre ulike atferdsmønstre i forhold til et luktestoff: deteksjon (flikking med antenner), sondering (bevegelse av munnleder, bein, klør og hele krabben) og søk (aktiv søking mot byttet inntil bein eller klør kommer i kontakt med byttet). For taskekrabbe fant Haugland (1996) følgende terskelverdier (oppgitt i M FAA = molar frie aminosyrer/Molar Free AminoAcids) for disse atferdsmønstrene:

- terskel for deteksjon: 5×10^{-14} M FAA
- terskel for sondering: 5×10^{-9} M FAA
- terskel for søk: 5×10^{-6} M FAA

Ut fra de observerte terskelverdier ble krabbens teoretiske avstand for deteksjon, sondering og søk beregnet. Søkeavstand fra 7 til 31 m, sondering fra 205 til 970 m og deteksjonsavstand fra 6,5 til 30,7 m fra et bytte. Terskelverdien for søk ble funnet å være avhengig av sultnivå i motsetning til terskelverdiene for deteksjon og sondering. Dette betyr at en krabbe som har vært sultet over en lengre tidsperiode vil ha en høyere terskel for å starte et aktivt søk etter bytte.

Døgnaktivitet og respirasjon

Taskekrabben er nattaktiv. Døgnvariasjonene i aktivitet og dermed oksygenopptak og ekskresjon er godt dokumentert (Ansell 1973; Danford 2001). Døgnvariasjonene kan også spores i blodets kjemiske sammensetning grunnet større aktivitet om natten.

Danford (2001) undersøkte disse verdiene for ikke stresset taskekrabbe der dyrene var akklimatisert i laboratoriet til en 12:12 fotoperiode ved 12 °C (tab. 3).

Resultatene viste forskjeller på dag- og nattverdier, med høyere ekskresjon av NH_3 og NH_4^+ , senkning av pH og en økning av glukose nattetid som en naturlig følge av en høyere nattaktivitet hos krabbene. Konsentrasjonen av melkesyre viste ingen

Tabell 3. Kjemiske verdier i krabbblod (snitt \pm s.e.m.) for krabber akklimatisert i laboratoriet (12 °C og 12:12 fotoperiode). Kilde: A. Danford (2001) *) ingen signifikant døgnforskjell, **) Walter & Uglow (1981).

	Snitt over døgnet	Natt	Dag
Total ammonia (μM)	227 \pm 17,5	180 \pm 14,6	281 \pm 29,8
pH	7,68 \pm 0,01	7,72 \pm 0,01	7,61 \pm 0,01
Melkesyre (mM)			
Glukose (mM)	0,6 \pm 0,06	0,74 \pm 0,14	0,4 – 0,5
Magnesium (Mg^{2+}) mmol l ⁻¹ **) **	40 \pm 10		

døgnforskjell. Blodparametrene nyttes ofte for å dokumentere dyrest fysiologiske tilstand, som dokumentasjon på ulik miljøpåvirkning og/eller stressrelatert aktivitet eller behandling. Døgnvariasjonene (tab. 3) er ubetydelige sett i forhold til de verdier som forekommer i blodet til en sterkt stresset krabbe (Uglow et al. 1986).

Matsøk og føde

Feltforsøk med elektroniske merker og kontinuerlig overvåking har vist at det kan være store individuelle forskjeller i aktivitet og matsøk hos voksne taskekrabbe. Enkelte krabber kan være aktive hele natten, mens andre knapt beveger seg på flere dager (Skajaa et al. 1998). Individuelle forskjeller i fôropptak er også observert ved fôringsforsøk i laboratorium, hvor enkeltindivid knapt tok til seg føde mens andre forsynte seg grådige (Thorkildsen og Torsvik 2003).

Det er også en oppfatning om at krabber med utrogn ikke tar til seg føde. Howard (1982) fant en gelatinaktig plugg i endetarmen hos samtlige utrognskrabber innsamlet ved dykking (10 krabber). Pluggen manglet hos krabber som ikke hadde utrogn men var innsamlet på samme sted (20 krabber). Et annet særtrekk ved utrognskrabber er at de sjelden er å finne i egnede teiner (Woll et al. 2006) og ved dykking observeres de godt gjemt nedgravd i sanden under overheng eller under steiner (Howard 1982; Woll 2003). Manglende tilstedeværelse i egnede teiner samt pluggen i endetarmen er indikasjoner på at utrognskrabbe har et begrenset matinntak under den rundt 6 måneder lange inkubasjonstiden.

9.8 Rød kongekrabbe

Gro I. van der Meeren, basert på Kovacheva et al. (2006)

Rød kongekrabbe er en introdusert art som naturlig forekommer på kontinentalsokkelen nord i Stillehavet og Beringhavet (fig. 28). Den finnes nå som en sammenhengende bestand sør i Barentshavet og langs norskekysten sør til Troms.

Figur 28. Rød kongekrabbe, Paralithodes camtschaticus.



Kongekrabben lever fra strandlinjen og ned til 400 m dyp. Den blir over 20

cm lang i ryggskjoldet, med gangbein på over 1 m. Hanner kan leve minst 20 år. Mer biologiske og økologiske data er presentert i tab 2. Nedenfor er det lagt vekt på de mest særpregede trekkene ved rød kongekrabbe.

Sirkulasjon

Kongekrabben er en kaldtvannsart, med typisk utbredelse i arktiske farvann. Den er imidlertid ikke så ekstrem tolerant for lave temperaturer som reker, og for sørlige søsterarter (lithoide arter) er det ikke tegn til at krabber som finnes og reproduserer i den polare regionen er bedre fysiologisk adaptert enn artsfeller som lever i den subpolare regionen (Thatje et al. 2005).

Reproduksjon

Kongekrabber gyter hvert år, på grunnere vann. Lithoide krabber gyter få timer etter skallskifte og parring motsetning til langhalekreps og ekte krabber, som ikke utvikler innrognen før etter parring.

Habitat

Kongekrabben er ikke knyttet til noe spesielt habitat og opptrer både på hard- og bløtbunn.

Ernæring

Kongekrabben er omnivor, men ser ut til å foretrekke børstemark, skjell og krepsdyr.

Vandringer

Unge livsstadier lever på grunt vann fram mot kjønnsmodning, i skjul mellom tang og steiner. De kjønnsmodne samler seg i grupper etter kjønn og størrelse. De trekker også ned mot større dyp, og foretar årlige gytevandringer opp til grunt vann, mens de store deler av året beiter på dypt vann. Vandringerne kan være svært lange, opp til 170 km på et år, og 1,5 km på én dag er registrert.

Forsvar

Kongekrabben opptrer i tette kjønns- og alderssorterte ansamlinger når de ikke beiter utover bunnen. Den store tettheten, sammen med piggete gangføtter og ryggskjold gir beskyttelse mot rovdyr.

Sykdom

I det naturlige utbredelsesområdet for kongekrabben kan krabbene infiseres av en parasittisk rurart (rhizocephalid art, *Briarosaccus callosus.*) (Boschma & Hayes 1969). Denne parasitten invaderer kroppen, steriliserer krabben og legger i siste fase ut en eggpose under halen på vertedyret. Så langt er ikke denne parasitten funnet på kongekrabber i Barentshavet, men den har en verdensomspennende utbredelse og det er ikke noen miljøforhold som vil hindre den i å etablere seg. Den er ikke artsspesifikk men parasitterer en rekke lithoide arter (Hawkes et al. 1986). Parasitten vil, om den kommer til Barentshavet, også være en trussel for den naturlig forekommende trollkrabben, *Lithodes maja*.

10 Kildevurdering

I denne utredningen er all informasjonen all hovedsak basert på tilgjengelig data og materiale fra fagfellevurderte artikler og fagbøker der slike data er samlet og presentert.

Det er også referert til et fåtall godkjente doktor- og hovedfagsoppgaver. Informasjon som ikke kan spores tilbake til kvalitetsvurderte faglige undersøkelser er unngått.

Det er derfor heller ikke presentert data fra pågående eller upubliserte undersøkelser.

11 Ordliste over utvalgte uttrykk

Norske uttrykk med definisjon og engelsk/latinske definisjoner der det norske uttrykket ikke er fullt etablert.

- **Agglutiner** Forsvarsproteiner i blodet
- **Anomura** Infraorden for trollkrabber, trollhummer og eremittkreps
- **Antennulla** Lukteantenne, relativt korte antenner, virker som nese
- **Autotomi** Engelsk: *Autotomy*, aktiv avstøting av ekstremiteter
- **Axon / dentritt** Engelsk: *Axon / dentrite*, utløper fra nervecellesenteret /nerveende
- **Deuterostome dyregrupper** Dyr som i egget har radial celledannelse umiddelbart etter befruktning
- **Fagocytose** Bakteriedrepende prosess
- **Frykt** Følelse som er knyttet til det limbiske system og som ofte er undersøkt gjennom atferdskondisjonering ved fryktinduserende læringsprosesser
- **Gaffkemi** *Aerococcus viridis*, Engelsk: *Gaffchemia*, bakterier som er dødelig når de kommer i blodomløpet til hummer
- **Gangføtter og klør** Pereiopoder, ekstremiteter under forkroppen
- **Gastrisk mølle** Kalsifiserte knuter i magen, finfordeler maten
- **Gastrolitter** Kalklegemer i forkroppen til ferskvannskreps dannet av kalk hentet fra det ytre skallet i de siste faser før skallskifte
- **Gonader** Eggstokker
- **Hemocyanin** Blodmolekyl, oksygenbinder i blodet, basert på kobber i stedet for jern som i hemoglobin
- **Hemolymfe** Krepsdyrblod

- **Hepatopancreas** Fordøyelseskjertlene, gjerne kalt levermassen
- **Hjerneganglie,** Engelsk: *Cerebral ganglia/pre-oral brain* markert nerveansamling fremst i hodet
- **Hummer** Fellesbetegnelse for infraordener av marine tifotkreps, der *Homarus, Jasus, Nephrops, Palinurus, Panulirus,* og *Scyllarider* er de kommersielt viktigste.
- **Infra- og Underorden** Suborder, Infraordener, grupper og undergrupper av arter som faller inn under Malacostraca i denne utredningen
- **Karapax** Engelsk: *Carapace*, ryggskjold
- **Krabber** Brachyura, Infraorden for alle ekte krabber
- **Krepsdyr,** Crustacea, Et av flere fyla blant leddyrene
- **Krepsepest** Soppsporeinfeksjon, importert fra Amerika
- **Krepsestein** Kalklegemer i forkroppen til ferskvannskreps dannet av kalk hentet fra det ytre skallet i de siste faser før skallskifte
- **Langhalekreps** Astacidea, Infraordene hummer, sjø- og ferskvannskreps
- **Languster** Palinura og Panulira, infraorden for tropiske, kløløse hummer
- **Leddyr,** Arthropoda, Dyregruppe som omfatter ulike fyla med ytre kroppskall og flerleddet kropp som fellestrekk
- **Lidelse** Kroppslig eller sanset opplevelse av at omgivelsene mangler nødvendige kvaliteter for å opprettholde organismens funksjoner eller liv
- **Limbiske system** Sentral hjernedel hos virveldyr, ”følelshjernen”
- **Lithoide krabber** Anomurakrabber i Lithoideafamilien
- **Lysin** Forsvarsproteiner i blodet
- **Malacostraca,** Malacostraca, Storvokste tifotkreps om omfatter alle artene i denne utredningen
- **Mundeler** Mandibler, Maxillipeder
- **Myofibriller** Engelsk: *Myofibrills*, Bunter av muskelfibre
- **Nerveknute bak svelget** Engelsk: *Post-oesophagel connective-*, del av nervestrengen fram mot hjernegangliet
- **Nervesamling bak svelget** Engelsk: *Post-oral ganglionic mass*, utviklet av ovennevnte nerveknute
- **Nevrohormoner og aminer** Hormoner og aminer som påvirker nerveaktiviteten, for eks. acetylcholin, glutamat, serotonin, histonin, dopamin, proctolin, melanin og hormoner som påvirker skallskifte, utvikling av

- egg, sperm, fordøyelse og energiomsetning.
- **Nosiseptor, nosiseptiv system** Smerterelatert nervesignalmottaker, smerterelatert nervesignalsystem
 - **Opsoniner** Forsvarsproteiner i blodet
 - **Optisk nervestreng,** Engelsk: *Optic ganglion*, synsnerven
 - **Paven** Fordøyelsesorgan
 - **Polarisert lys** Lysbølger som svinger om et plan
 - **Protostomere dyregrupper** Dyr som har en spiral celledannelse umiddelbart
 - **Reker** Caridea, også Dendrobrachiata, og Stenopodidea Infraorden for dypvannsreke. Rekene tilhører underordenen Natantia mens resten av artene nedenfor tilhører underordenen Reptantia
 - **Rhizocephalid arter** Parasittiske krepsdyr, hører til rurslekten
 - **Sarkomer** Engelsk. *Sarcomere*, muskelproteinorganisering som gir muskelfiberen et tverrstripet utseende
 - **Sentralt kroppsganglion,** Engelsk: *Thoracic ganglion*, nervestrengen bakover gjennom kroppen med kontaktpunkt mot organ eller annen nerve)
 - **Smertepersepsjon** Bevisstheten om sansingen av smerten, definert av sju kriterier for smertepersepsjon: tilstedeværelse av nosiseptorer, hjernestruktur for sansing, direkte kontakt inn til hjernestrukturen (nervebaner), opioidreseptorer og opioide substanser, nosiseptive respons som kan hemmes analgetisk, evne til å lære å unngå og opphør av naturlig atferd.
 - **Smertesansing** Fysiologisk fenomen som produseres i et begrenset sett av nervefiber (nosiseptorer) som følger nervebaner ryggraden og har utløpere til thalamus i hjernen.
 - **Svømmeføtter** Pleopoder, Ekstremiteter under halen
 - **Skallskiftesyklus, stadiene A-E** Engelsk : *Moulting cycle*, utviklingen av skallet fra et skallskifte til det neste
 - **Spermatoforer** Sperm pakker
 - **Statocyst** Balanseorgan
 - **Statolitt** Mineralkorn inne i statocysten
 - **Tifotkreps,** Decapoda, En av ordenene under tifotkrepsene
 - **Uro** Følelse, lett versjon av frykt, som er knyttet til det limbiske og som ofte er undersøkt gjennom atferdskondisjonering ved fryktinduserende læringsprosesser

12 Litteraturliste

- Agnalt, A.-L., Kristiansen, T., & Jørstad, K.E. 2006. Growth, reproductive cycle, and movement of berried European lobsters (*Homarus gammarus*) in a local stock off southwestern Norway. *ICES Journal of Marine Science*, 64: 288-297.
- Anon 2002. Stortingsmelding nr. 12 (2002-2003) Om dyrehold og dyrevelferd. Landbruks og matdepartementet
- Aldrich, J.C., & Regnault, M. 1990. Individual variations in the response to hypoxia in *Cancer pagurus* (L.) measured at the excited rate. *Mar. Behav. Physiol.*, 225-235.
- Aguzzi, J. & Sardà, F. 2008. A history of recent advancements on *Nephrops norvegicus* behavioural and physiological rhythms. *Rev. Fish. Biol. Fisheries* 18: 235-248.
- Ansell, A.D. 1973. Changes in oxygen consumption, heart rate and ventilation accompanying starvation in the decapod crustacean *Cancer pagurus*. *Netherlands Journal of Sea Research*, 7: 455-475.
- Appelberg, M. 1984. Early development of the crayfish *Astacus astacus* L. in acid water. Report from the Institute of Freshwater Research, Drottningholm 61: 48-59.
- Asberg, M., Thoren, P., traskman, L., Bertiksson, L., & Ringberger, V. 1976. "Serotonin depression"—a biochemical subgroup within the affective disorders? *Science*, 191: 478-480.
- Atema, J. & Voigt, R. 1995. Behavior and Sensory Biology. I: Biology of the Lobster *Homarus americanus* (Red. J. Factor). Academic Press, San Diego: 313-348.
- Barnes, R.D. 1980. The crustaceans. I: Invertebrate Zoology. Holt-Saunders International Editions, Philadelphia, 662-671.
- Bateson, P. 1992. Assessment of pain in animals. *Animal behavior*, 42: 827-839.
- Beltz, B.S. 1995. Neurobiology and Neuroendocrinolog. I: Biology of the Lobster *Homarus americanus* (Red. J. Factor). Academic Press, San Diego: 267-289.
- Beltz, B.S., Tlusty, M.F., Bemton, J.L., & sandeman, D.C. 2007. Omega-3 fatty acids upregulate adult neurogenesis. *Neuroscience Letters*, 415: 154-158.
- Bevengut, M., Mcteague, J.M., & Govind, C.K. 1993. Fiber composition of antennal muscles in lobster (*Homarus americanus*) and crayfish (*Procambarus clarkii*). *Journal of Crustacean Biology*, 13: 256-267.
- Boschma, H., & Haynes, E. 1969. Occurrence of the Rhixocephalan *Briarsaccus callosus* Boschma in the king crab *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) in the Northeast Pacific Ocean. *Crustaceana*, 16: 97-98.
- Bradford, S.M., & Taylor, A.C. 1982. The respiration of *Cancer pagurus* under normoxic and hypoxic conditions. *J. exp. Biol.*, **97**, 273-288.
- Breithaupt, T., & Eger, P. 2002. Urine makes the difference: chemical communication in fighting crayfish made visible. *The Journal of experimental biology*, 205: 1221-1231.
- Braastad, B., & Oppermann Moe, R. 2005. Forskningsbehov innen dyrevelferd i Norge, rapport fra styringsgruppen. Norges forskningsråd, divisjon for innovasjon. 58-59.
- Buchsbaum, R. 1976. Ch. 23. The lobster and other arthropods. I: Animal Without Backbones. The University of Chicago Press: 255-268.
- Cameron, J.N. 1986. Response to reversed NH₃ and NH₄ gradients in a teleost (*Ictalurus punctatus*), an elasmobranch (*Raja erinacea*), and a crustacean (*Callinectes sapidus*): evidence for NH₄/H⁺ exchange in the teleost and the elasmobranch. *J. Exp. Zool.* 239: 183-195.
- Chapman, C.R. 1987. The physiology of pain. Red. R.A. Sternbach, Raven Press; ,: 169-202.

- Chartois, H., Latrouite, D. & le Carre, P. 1994. Stockage et transport des crustacés vivants. Rapport Interne de la Direction des Ressources Vivantes de l'IFREMER: 66 pp.
- Conklin, D.E. 1997. Vitamins. I: Crustacean Nutrition (Red. L.R. D'Abramo, D.E. Conklin, & D.M. Akiyama) *Advances in World Aquaculture*, vol. 6. World Aquaculture Society, Baton Rouge: 123-149.
- Danford, A. 2001. Effects of emersion on commercial crustacean shellfish species. Ph.D. thesis, University of Hull.
- DeFur, P. L., Wilkens, P. R. H., & McMahon, B. R. 1980. Non-equilibrium acid-base status in *Cancer productus*: role of exoskeletal carbonate buffers. *Respiration physiology*, 42: 247-261.
- Durand, F., Devillers, N., Lallier, F.H., & Regnault, M. 2000. Nitrogen excretion and changes in blood components during emersion of the subtidal spider crab *Maia squinado* (L.). *Comp. Biochem. & Physiol.*, 127A: 259-271.
- Duris, Z & Smutny, M. 1999. On depth distribution of crayfish. Short Communication in *Freshwater Crayfish* 12: 925-926.
- Dunham, D.W. 1983. The Behavior of Decapod and Stomatopod Crustaceans: An Overview. In: *Studies in Adaption*, John Wiley & Sons: 3-19.
- EFSA. 2005. Opinion of the Scientific Panel on Animal Health and Welfare on a request from the Commission related to "Aspects of the biology and welfare of animals used for experimental and other scientific purposes". *The EFSA Journal* 292, 1-46.
- Engh, E., Hem, A., & Poppe, T. 2007. Kap. 10 Smerte og ubehag. I: (Red. A. Hem, D.M. Eide, E. Engh, & A. Smith) *Kompendium for forskersdyrlære*. Veterinærhøgskolen, Oslo: Website <http://www.oslovet.veths.no/dokument.aspx?dokument=262>
- Evans, D.H., & Cameron, J.N. 1986. Gill Ammonia Transport. *Journal of Experimental Zoology*, 239: 17-23.
- Eriksson, S.P. & Baden, S.P. 1997. Behaviour and tolerance to hypoxia in juvenile Norway lobster (*Nephrops norvegicus*) of different ages. *Marine Biology* 128: 49-54.
- Factor, J. (Red) 1995. *Biology of the Lobster Homarus americanus*. *Biology of the Lobster Homarus americanus*. Academic Press, San Diego, 528 pp.
- Fanjul-Moles, M.L. 2006. Biochemical and functional aspects of crustacean hyperglycaemic hormone in decapod crustaceans: Review and update. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part C: Toxicology & Pharmacy*, 142: 390-400.
- Ferrero, E.A., Privileggi, N., Svovacicchi, T., & van der Meer, G.I. 2002. Does lunar cycle affect clawed lobster egg hatching and moulting frequency of hatchery-reared juveniles? *Ophelia*, 56 (1): 13-22.
- Fraser, A.F. 1995. An analysis of suffering. I: *The Experimental Animal in Biomedical Research Vol. 1, A Survey of Scientific and Ethical Issues for Investigators* (Red. B.E. Rollin & Kesel, M.L.), CRC Press, Boca Raton: 217-242.
- Frederich, M., Sartoris, F.J., Arntz, W.E., & Portsner, H. 2000. Haemolymph Mg(2+) regulation in decapod crustaceans: physiological correlates and ecological consequences in polar areas.
- Gaten, E., Shelton, P.M.J., Chapman, C.J., & Shanks, A.M. 1990. Depth related variation in the structure and functioning of the compound eye of the Norway lobster *Nephrops norvegicus*. *J. Mar. Biol. Ass. UK* 70: 343-355.
- Gerhardt, L. & Baden, S.P. 1998. Gender- and oxygen-related irrigation behaviour of the decapod *Nephrops norvegicus*. *Marine Biology* 131: 553-558.
- Glantz, R.M., & Barnes, J.P. 2002. Visual systems: Neural mechanisms and visual behavior. I: *Crustacean Experimental Systems in Neurobiology* (Red. K. Wiese). Springer: 203-225.
- Goergen, E.M., Bargay, L.A., Rehm, K., Benton, J.L., & Beltz, B.S. 2002. Circadian controls of neurogenesis. *Journal of Neurobiology*, 53: 90-95.

- Gomez-Jimenez, S., Uglow, R.F., & Gollas-Galvan, T. 2000. The effect of cooling and emersion on total haemocyte count and phenoloxidase activity of the spiny lobster *Panulirus interruptus*. *Fish and shellfish immunology* 10, 631-635.
- Govind, C.K. 1995. Muscles and Their Innervation. I : Biology of the Lobster *Homarus americanus* (Red. J. Factor). Academic Press, San Diego: 291-312.
- Gydemo, R. 1989. Studies on reproduction and growth in the noble crayfish *Astacus astacus* L. PhD thesis, Dep. Of zoology, University of Stockholm.
- Grandcolas, P. 1998. The evolutionary interplay of social behavior, resource use and anti-predator behavior in Zetoborinae+Blaberinae+gyniae+Diplopterinae cockroaches: a phylogenetic analysis. *Cladistics*, 14: 117-127.
- Haugland, E.K. 1996. Taskekrabbens (*Cancer pagurus* L.) terskelverdier for reaksjon på lukteekstrakt. Hovedfagsoppgave i Fiskeribiologi, Institutt for fiskeri og marinbiologi, Universitetet i Bergen: 60 s. (pluss vedlegg)
- Hawkes, C.R., Meyers, T.R., Shirley, T.C., & Koeneman, T.M. 1986. Prevalence of the parasitic barnacle *Briarosaccus callosus* on king crabs of southern Alaska. *Transactions of the American Fisheries Society*, 115: 252-257.
- Hagerman, L., & Uglow, R.F. 1985. Effects of hypoxia on the respiratory and circulatory regulation of *Nephrops norvegicus*, *Marine Biology*, 87: 273-278.
- Hall, M.R., & van Ham, E.H. 1998. The effect of different types of stress on blood glucose in the giant tiger prawn *Penaeus monodon*. *Journal of the world aquaculture society*, 29, 3, 290-299
- Hermitte, G., & Maldonado, H. 2006. Cardiovascular component of the context signal memory in the crab *Chasmognathus*. *Journal of Comparative Physiology A*, 192: 69-83.
- Hosie, D. A.; Uglow, R.F.; Hagerman, L.; Sondergaard, L., & Weile, K., 1991. Some effects of hypoxia and medium ammonia enrichment on efflux rates and circulating levels of ammonia in *Nephrops norvegicus*, 110: 273-279.
- Howard, A.E., 1982. The Distribution and Behaviour of Ovigerous Edible Crabs (*Cancer pagurus*) and Consequent Sampling Bias. *J. Cons. int. Explor. Mer.* No 40: 259-261.
- Ishida, H., Nakamoto, T., Moriizumi, T., Kikas, T., & Janata, J. 2001. Plume-tracking robots: A new application for chemical sensors. *Biological Bulletin* 200 (2): 222-226.
- Johnsen, S. I. & Taugbøl, T. 2008. Add stones, get crayfish - is it that simple? *Freshwater Crayfish* 16. In press.
- Johnsen, S., Taugbøl, T., Andersen, O., Museth, J. & Vrålstad, T. 2007. The first record of the non-indigenous signal crayfish *Pasifastacus leniusculus* in Norway. *Biological Invasions*. 9: 939-941.
- Johnson, M.E., & Atema, J. 2005. The olfactory pathway for individual recognition in American lobster *Homarus americanus*. *The Journal of Experimental Biology*, 208: 2865-2872.
- Julius, D., & Basbaum, A.I. 2001. Molecular mechanisms of nociception. *Nature*, 413: 203-210.
- Kaplan, L.J., Lowrance, C., Basil, J., & Atema, J. The role of chemical and visual cues in agonistic interactions of the American lobster. *Biological Bulletin*, 185: 320-321.
- Karavanich, C. & Atema, J. 1998. Olfactory recognition of urine signals in dominance fights between male lobsters, *Homarus americanus*. *Behavior*, 135 (6): 719-730.
- Kinzelbach, R., 1995. Neozoans in European waters. Exemplifying the worldwide process of invasions and species mixing. *Experientia* 51: 526-538.
- Kitchell, R.L., & Guinan, M.J. 1995. The nature of pain in animals. I: The Experimental Animal in Biomedical Research Vol. 1, A Survey of Scientific and Ethical Issues for Investigators (Red. B.E. Rollin & Kesel, M.L.), CRC Press, Boca Raton: 186-216.

- Kovatcheva, N., Epelbaum, A., Kalinin, A., Boris, R., & Lebedev, R. 2006. Early Life history of the Red King Crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815): Biology and Culture. Moskva, VNIRO: 116 s. Publishing
- Lohmann, K.J., & Lohmann, C.M.F. 2006. Sea turtles, lobsters, and oceanic magnetic maps. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 39 (1): 49-64.
- Lorenzon, S., Giulianini, P.G., Mazzoni, D., Scovacricchi, T., & Ferrero, E.A. 2005. Effect of different temperatures during commercial transport on physiological profiles in the American lobster *Homarus americanus*. Poster; ICC6 Glasgow 18-22 July 2005.
- LeDoux, J. 2003. The emotional brain, fear, and the amygdale. *Cellular and Molecular Neurobiology*, 23: 727-738.
- MacDiarmid, A., & Sainte-Marie, B. 2006. Reproduction. I: Lobsters Biology, Management, Aquaculture and Fisheries (Red. B. Phillips). Blackwell Publ. Ltd, Oxford: 45-77.
- Macie, A.M., & Shelton, R.G.J. 1972. A whole-animal bioassay for the determination of the food attractants of the lobster *Homarus gammarus*. *Marine Biology*, 14 (3): 217-221.
- Martin, G.G. & Hose, J.E. 1995. Circulation, the Blood and Disease. I: Biology of the Lobster *Homarus americanus* (Red. J. Factor). Academic Press, San Diego: 465-495.
- McMahon, B.R. 1995. Physiology: An integrative Approach. I: Biology of the Lobster *Homarus americanus* (Red. J. Factor). Academic Press, San Diego: 497-517.
- Mills, D.J., Gardner, C., & Oliver, M. 2005. Survival and movement of naïve juvenile lobsters returned to the wild. *Journal of Experimental marine Biology and Ecology*, 324 (1): 20-30.
- Morton, B., 1997. The aquatic nuisance species problem: a global perspective and review. I: (Red, F.M. D'Itri) Zebra Mussels and Aquatic Nuisance Species. Ann Arbor Press, Chelsea, USA: 1-54.
- Narasimhan, K. 2006. More neurons may not make you smarter. *Nature Neuroscience*, 9: 722
- Neumann, T., Kaiser, H.E., & Rath, F.W. 2000. A permanent cell line of the crayfish *Orconectes limosus* as a potential model in comparative oncology. *In Vivo*: 14: 691-698.
- Oliver, M.D., Stewart, R., Mills, D., MacDiarmid, A.B., & Gardner, C. 2005. Stock enhancement of rock lobsters (*Jasus edwardsii*): timing of predation on naïve juvenile lobsters immediately after release. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 39: 391-397.
- Pantin, C.F.A. 1946. Notes on Microscopical Techniques for Zoologists. Cambridge University press, Cambridge.
- Parslow-Williams, P.J., Atkinson, R.J.A. & Taylor, A.C. 2001. Nucleic acids as indicators of nutritional condition in the Norway lobster *Nephrops norvegicus*. *Marine Ecology Progress Series* 211: 235-243.
- Paterson, B.D., Spanoghe, P.T., Davidson, G.W., Hosking, W., Nottingham, S., Jussila, J., & Evans, L.H. 2005. Predicting survival of western rock lobsters *Panulirus cygnus* using discriminant analysis of haemolymph parameters taken immediately following simulated handling treatments. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 39, 1129-1143.
- Pearson, W.H, Sugarman, P.C., & Woodruff, D.L. 1979. Threshold for detection and feeding behavior in the Dungeness crab *Cancer magister* (Dana). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 39: 65-78.
- Pearson. P. 1908. Cancer. Liverpool marine biological comm. Memories, 16, 263 pp.
- Pörtner, H.O., van Dijk, P.L.M., Hardewig, I., & Sommer, A. 2000. Levels of metabolic cold adaption: tradeoffs in eurythermal and stenorythermal ectotherms. I: Antarctic Ecosystems: Models for Wider Ecological Understanding (Red.: H.O. Pörtner, & R. Playle). New Zealand Natural Sciences, Caxton Press, Christchurch: 109-122..
- Regnault, M. 1987. Nitrogen excretion in marine and fresh-water crustacea. *Biol. Rev.* 62, 1-24.

- Regnault, M. 1994. Effect of Air Exposure on Ammonia Excretion and Ammonia Content of Branchial Water of the crab *Cancer pagurus*. *The Journal of Experimental Zoology*, 268: 208-217.
- Rice, A.L. & Chapman, C.J. 1981. Observations on the burrows and burrowing behaviour of two mud-dwelling decapod crustaceans, *Nephrops norvegicus* and *Goneplax rhomboides*. *Marine Biology* 10: 330-342.
- Salzet, M. 2001. Neuroimmunology of opioids from invertebrates to human. *Neuroendocrinology Letters* 22: 467-474.
- Sandeman, R., & Sandeman, D. 2000. "Impoverished" and "enriched living condition influence the proliferation and survival of neurons in crayfish brains. *Journal of Neurobiology*, 45: 215-226.
- Sandeman, D.C., Scholtz, G, Sandemann, R.E. 1993. Brain evolution in decapod Crustacea. *Journal of Experimental Zoology*, 265: 112-133.
- Shumway, S. E., Perkins, H.C., Shick, D.F., & Stickney, A.P. 1985. Synopsis of biological data on the pink shrimp, *Pandalus borealis* Krøyer, 1838. NOAA Technical Report NMFS 30 FAO Fisheries Synopsis **144**. 57 p.
- Skajaa, K., Fernö, A., Loekkeborg, S., Haugland, E.K. 1998. Basic movement pattern and chemo-oriented search towards baited pots in edible crab (*Cancer pagurus* L.). *Hydrobiology*, 371-372: 143-153.
- Souty-Grosset, C., Holdich, D.M., Noël, P. Y., Reynolds, J. D. & Haffner, P. (eds.) 2006. Atlas of freshwater crayfish in Europe. Museum national d'Histoire naturelle, Paris: 187 p.
- Stentiford, G.D., Neil, D.M. & Atkinson, R.J.A. 2001. The relationship of *Hematodinium* infection prevalence in a Scottish *Nephrops norvegicus* population to seasonality, moulting and sex. *ICES Journal of Marine Science* 58: 814-823.
- Sullivan, J.M., Sandeman, D.C., Benton, J.L., & Beltz, B.S. 2007a. Adult neurogenesis: A common strategy across diverse species. *The Journal of Comparative Neurology*, 500: 574-584.
- Sullivan, J.M., Sandeman, D.C., Benton, J.L., & Beltz, B.S. 2007b. Adult neurogenesis and cell cycle regulation in the crustacean olfactory pathway: from glial precursors to differentiated neurons. *Journal of Molecular Histology*, 38: 527-542.
- Söderhäll, K. & Cerenius, L. 1999. The crayfish plague fungus: History and recent advances. *Freshwater Crayfish* 12: 11-35.
- Thatje, S., Anger, K., Calcagno, J.A., Lovrich, G.A., Pörtner, H.O., & Arntz, W.E. 2005. Challenging the cold: crabs reconquer the Antarctic. *Ecological Society of America*, 86: 619-625.
- Tentori, E., & Lockwood, A.P.M. 1990. Haemolymph magnesium levels in some oceanic Crustacea. *Compendium of Biochemistry and Physiology* 95 A: 545-548.
- Taylor, A.C., & Whiteley, N.M. 1989. Oxygen transport and acid-base balance in the haemolymph of the lobster *Homarus gammarus*, during aerial exposure and resubmersion. *J. Exp. Biol.*, 144: 417-436.
- Taylor, E. W., Whiteley, N. M., & Wheatly, M. G. 1991. Respiratory gas exchange and the regulation of acid-base status in decapod crustaceans. In: *Physiological Strategies for Gas Exchange and Metabolism*. Eds. Woakes, A. J., Grieshaber, M. K., Bridges, C. R. *Soc. Env. Biol.*, 41: 79-106.
- Taugbøl, T. 2005. Effekter av kalking på forsursrammede krepsebestander. Overvåking av 5 lokaliteter over en 10-15 års periode. NINA Rapport 98: 50 s.
- Taugbøl, T. & Skurdal, J. 1996. Ferskvannskreps i Norge. Kunnskapsstatus og forvaltningserfaring. Østlandsforskning. Rapport 13/1996: 84 s.
- Thorkildsen, S., & Torsvik, T. 2003. Individuelle forskjeller i fôropptak hos taskekrabbe. En komparativ undersøkelse mellom ulike individer og fôrtyper. Kandidatoppgave i akvatisk biologi. Høgskolen i Ålesund: 70 s. + vedlegg.

- Tuck, I.D., Chapman, C.J. & Atkinson, R.J.A. 1997. Population biology of the Norway lobster, *Nephrops norvegicus* (L.) in the Firth of Clyde, Scotland. I. Growth and density. ICES Journal of Marine Science 54: 125-135.
- Uglow, R.F., Hosie, D.A., Johnsen, I.T., & MacMullen, P.H. 1986 (Reprinted 2005). Live handling and transportation of crustacean shellfish: an investigation of mortalities. MAFF R&D Commission 1985/86; Seafish Technology SR280.
- Unestam, T. 1972. On the host range and origin of the crayfish plague fungus. Report from Institute of Freshwater Research. Drottningholm 52: 192-198.
- van der Meeren, G.I. 1993. Initial response to physical and biological conditions in naïve juvenile lobsters *Homarus gammarus* L.. Marine Behaviour and Physiology, 24: 79-92.
- van der Meeren, G.I. 2005. Utredning av Transport av Tifotkreps. Utredning for Mattilsynet, Havforskningsinstituttet, Bergen: 23 s.
- van der Meeren, G.I., Sandeman, D., Benton, J., & Beltz, B.S. 2007. Neurogenesis and exploratory behavior in juvenile lobsters maintained in different environments. Eighth International Congress of Neuroethology, Vancouver (abstract).
- van der Meeren, G.I., Chandrapavan, A., & Breithaupt, T. 2008. Sexual and aggressive interactions in a mixed species group of lobsters *Homarus gammarus*) and *H. americanus*. Aquatic Biology, 2: 191-200.
- Waddy, S., Aiken, D.E., & DeKlein, D.P.V. 1995. Control of growth and reproduction. I: Biology of the Lobster *Homarus americanus* (Red. J. Factor). Academic Press, San Diego: 217-266.
- Wahle, R.A., & Fogarty, M.J. 2006. Growth and Development: Understanding and modeling growth variability in lobsters. In: Lobsters Biology, management, Aquaculture and Fisheries (Red. B. Phillips). Blackwell Publ. Ltd., Oxford: 1-44.
- Walters, N.J., & Uglow, R.F. 1981. Haemolymph magnesium and relative heart activity in some oceanic Crustacea. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 55: 255-265.
- Weissburg, M. J., & Dusenbery, D.B. 2002. Behavioral observations and computer simulations of blue crab movement to a chemical source in a controlled turbulent flow. The Journal of Experimental Biology, 205 (21): 3387-3398
- Wickins, J.F. & Lee, D. O'C. 2002. 2. Biology. I: Crustacean farming, Ranching and Culture, 2.ed. Blackwell Science, Oxford: 9-34.
- Wilkins L.A., & Larimer, J.L. 1975. Photosensitivity in the sixth abdominal ganglion of decapod crustaceans: A comparative study. Journal of Comparative Physiology, 106 (1): 69-75.
- Willig, A. and Keller, R. 1973. Molting hormone content, cuticle growth and gastrolith growth in the molt cycle of the crayfish *Orconectus limosus*. J. Comp. Physiol. 86: 377-388.
- Woll, A.K. 2003. In situ observations of ovigerous *Cancer pagurus* (LINNEAUS, 1758) in Norwegian waters (Brachyura, Cancridae). CRUSTACEANA, 76: 469-478.
- Woll, A. K., van der Meeren, G. I., & Fossen, I. 2006. Spatial variation in abundance and catch composition of *Cancer pagurus* in Norwegian waters: biological reasoning and implications for assessment. ICES Journal of Marine Science, 63: 421-433.
- Zimmer-Faust, R.K., Tyre, J.E., Michael, W.C., & Case, J.F. 1982. Chemical mediation of appetitive feeding in a marine decapod crustacean: the importance of suppression and synergism. Biological Bulletin, 167: 339-353.