Agonističko ponašanje slatkovodnih rakova

Dragičević, Paula

Undergraduate thesis / Završni rad

2015

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:313394

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-29**

Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

AGONISTIČKO PONAŠANJE SLATKOVODNIH RAKOVA

AGONISTIC BEHAVIOUR IN FRESHWATER CRAYFISH

SEMINARSKI RAD

Paula Dragičević
Preddiplomski studij biologije
(Undergraduate Study of Biology)
Mentor: izv. prof. dr. sc. Ivana Maguire

Zagreb, 2015.

SADRŽAJ

1. UVOD.....2

2. AGONISTIČKO PONAŠANJE.....3

2.1. Formiranje hijerahije.....5

2.2. O čemu ovisi uspjeh u borbi? - razlozi i ishodi borbe.....6

2.3. Efekt pobjednika i efekt gubitnika.....8

3. UTJECAJ KEMIJSKIH SPOJEVA NA AGONISTIČKO PONAŠANJE.....12

4. ZAKLJUČAK.....13

5. LITERATURA.....14

6. SAŽETAK.....16

7. SUMMARY.....16

1. UVOD

Istraživanje ponašanja životinja počelo je prije nešto manje od 100 godina. Ono je pokazalo da je ponašanje, slično kao anatomiju i fiziologiju životinja, oblikovala evolucija, ali istovremeno mnoga ponašanja pokazuju nevjerojatnu mogućnost prilagodbe i fleksibilnost koja omogućuje pojedinim organizmima učenje i promjene tijekom života. Na ponašanje utječu mnogi vanjski podražaji (npr. miris, okus, prijetnje drugih životinja) i mnogi unutarnji podražaji (npr. glad, strah). U današnje vrijeme sve se više istražuje kako su geni i okoliš oblikovali ponašanje životinje (http://www.nature.com/scitable).

Etološka istraživanja igraju važnu ulogu u razumijevanju uloge organizama u ekosustavu. Znanje o ponašanju životinja pomaže ne samo u shvaćanju pojedinog organizma, već i u shvaćanju kako on potencijalno može utjecati na druge organizme te kako oni mogu utjecati na njega. Ovo se odnosi i na slatkovodne rakove, koji mogu biti glavni predator u mnogim ekosustavima, zbog čega mogu imati velik utjecaj na ekosustav (Oltmann, 2010).

Slatkovodni rakovi su, zbog svoje visoke razine društvenih interakcija na terenu i u laboratoriju, vrlo pogodna skupina beskralježnjaka za etološka istraživanja. Njihovi sustavi komunikacije su jednostavne organizacije, ali još uvijek dovoljno razvijeni za testiranje jednostavnih hipoteza koje se tiču komunikacije životinja. Slatkovodni rakovi bili su izvrstan modelni organizam proučavanja elektrofiziologa, zbog čega je njihov živčani sustav vrlo dobro istražen te je dostupna velika količina podataka o živčanoj aktivnosti rakova, kao i načinima istraživanja iste. Kod slatkovodnih rakova možemo pratiti razne obrasce ponašanja. Na primjer, ponašanje pri traženju hrane i izboru staništa, kretanju, korištenju skloništa, reproduktivno ponašanje, ponašanje mladih rakova i agonističko ponašanje (Schuster, 2003).

2. AGONISTIČKO PONAŠANJE

Slatkovodni rakovi su životinje koje se natječu za resurse potrebne za rast, preživljavanje i reprodukciju te mogu tijekom tih aktivnosti biti i agresivni. Kad su hrana, partneri za parenje, skloništa i ostali važni resursi ograničeni, jedinke iste vrste doći će u kompeticiju za njih. Takva interakcija naziva se intraspecijska kompeticija i pojavljuje se u dva oblika:

a) jedinke uzimaju zajedničke, ograničene resurse, ali ne dolazi do direktne interakcije među njima, što rezultira time da niti jedna jedinka ne dobiva dovoljno resursa za rast, preživljavanje i reprodukciju

b) jedinke dolaze u direktnu interakciju, gdje se obje aktivno bore za određeni resurs, što najčešće uključuje agresivne interakcije i rezultira time da jedna jedinka dobiva dovoljno ograničavajućih resursa za rast, preživljavanje i reprodukciju, a druga ne (http://www2.cedarcrest.edu/academic/bio/jcigliano/Ecol/Crayfish_Lab_07.pdf)

Agonističko ponašanje odnosi se na agresiju, prijetnje, popuštanje i izbjegavanje koji se često javljaju prilikom susreta dviju jedinki iste vrste, a regulirano je hormonima. Agonističko ponašanje je odlučujući faktor fitnesa i događa se kad su resursi neravnomjerno raspodijeljeni, tako da dominacija nad protivnikom rezultira dobitkom resursa za pobjednika (Seebacher i Wilson, 2007).

Mnogi deseteronožni rakovi ističu se mnoštvom različitih, stereotipskih obrazaca ponašanja. Interakcija započinje kad dvije životinje priđu jedna drugoj na udaljenost od jedne duljine tijela jedinke i otvoreno reagiraju na prisutnost protivnika. Životinja koja prilazi naziva se inicijatorom. Agonističke nterakcije u slatkovodnih rakova odvijaju se u više faza. Kako interakcija napreduje, životinje mogu pokazivati agonističke oblike ponašanja različite jačine. Na primjer, životinja može uzmicati od svog protivnika, pokazivati prijetnju bez napada i bez korištenja kliješta, koristiti kliješta da bi uhvatila protivnika ili kliještima napadati protivnika sa ciljem oštećivanja ili otkidanja njegovih tjelesnih privjesaka, što ponekad dovodi do smrti. Borba završava kad se jedna životinja okrene ili ode dovoljno daleko da je razmak između protivnika veći od jedne duljine tijela (Hock i Huber, 2006).

Borbe se od vrste do vrste mogu znatno razlikovati, kao i borbe različitih jedinki iste vrste. Tipična borba započinje pokazivanjem širokog spektra različitih prijetnji pri prvom kontaktu. Pritom životinja podiže anteriorni dio tijela i širi kliješta te takvim stavom prijeti

protivniku. Borba se nastavlja s periodima ritualne agresije, nasrtaja i suzdržane upotrebe kliješta tijekom hrvanja, a prerasta u agresivnu borbu s neobuzdanom upotrebom kliješta kojoj je cilj ozlijediti i otjerati protivnika (sl. 1.). Borbe postaju intenzivnije što dulje traju. U nekim slučajevima ne dolazi do borbe ni do agresivnih interakcija jer se jedna životinja povuče. (http://caspar.bgsu.edu/~courses/Ethology/Labs/CrayfishAgon/)

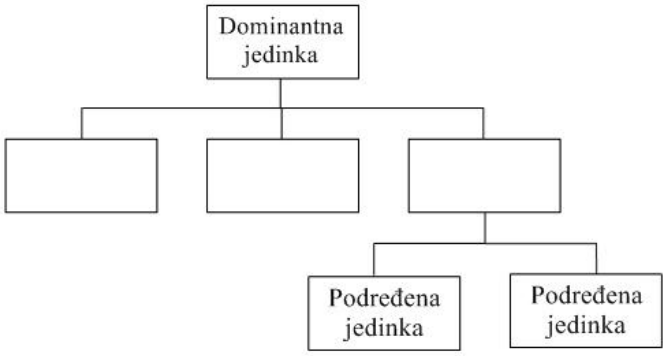
	1. Prijetnje kliještima
	2. Hrvanje i suzdržana upotreba kliješta
	3. Agresivna borba s neobuzdanom upotrebom kliješta
	4. Uspostavljena dominacija

Slika 1. Faze u borbi dvaju slatkovodnih rakova (prilagođeno prema http://caspar.bgsu.edu/~courses/Ethology/Labs/CrayfishAgon/)

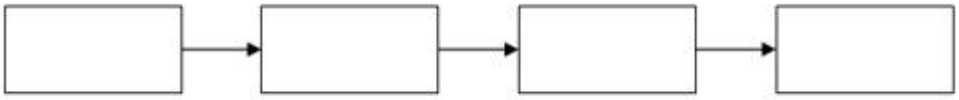
2.1. Formiranje hijerarhije

Skupina slatkovodnih rakova svojim će agonističkim interakcijama stvoriti hijerarhiju dominacije. Hijerarhija dominacije je oblik društvene organizacije u kojoj neke životinje u grupi dobiju visok društveni (dominantni) status, koji je obično posljedica agresije, dok druge životinje dobiju niski status, tj. podređene su.

Hijerarhije dominacije mogu biti razgranjene (eng. branching), što znači da nekoliko članova grupe može imati isti status (sl. 2.). Drugi oblik hijerarhije dominacije je linearan, što znači da svaki član grupe ima svoj status koji ne dijeli s drugim članovima (sl. 3.). Slatkovodni rakovi imaju linearnu hijerarhiju dominacije ili gotovo linearnu hijerarhiju dominacije (http://www.mta.ca/~raiken/Courses/3401/Labs/lab3.pdf).



Slika 2. Shema razgranjene hijerarhije (http://www.mta.ca/~raiken/Courses/3401/Labs/lab3.pdf)



Slika 3. Shema linearne hijerarhije (http://www.mta.ca/~raiken/Courses/3401/Labs/lab3.pdf)

Ako je u borbi dvaju rakova jedan očigledno jači, gubitnik će se brzo povući, čime se smanjuje vjerojatnost da ponovno dođe do borbe između te dvije jedinke. Međutim, ako su protivnici usklađeni i dorasli jedan drugome, bit će potrebno nekoliko borbi kako bi se uspostavio odnos dominacije. Nakon što se takav odnos uspostavi, ti se rakovi više neće

boriti, budući da podređena jedinka izbjegava dominantnu tako što se povlači, skriva, ostaje nepokretna i pokazuje plaho ponašanje (Martin i Moore, 2007).

Nakon borbe, uspostavljena dominacija između protivnika traje duže vrijeme. U nekim svojtama sam ishod borbe nije bitan, nego rakovi koji češće sudjeluju u borbama imaju višu hijerarhijsku poziciju. Za razliku od kralježnjaka, koji uče od koga su izgubili, a koga su pobijedili, rakovi prepoznaju stanje agresije kod druge jedinke i zbog toga formiraju hijerarhije dominacije (Goessmann *i sur*, 2000). Kad se uspostavi hijerarhija, smanjuje se agresivnost članova grupe i na taj način se unutar vrste smanjuje potencijalno opasno ponašanje koje može uzrokovati međusobno ozlijeđivanje jedinki (Hock i Huber, 2007).

U istraživanju koje su 2000. godine objavili Goessmann, Hemelrijk i Huber, utvrđeno je da su prve borbe slatkovodnih rakova vrste *Astacus astacus* prilikom formiranja hijerarhije često bile duge i intenzivne. Na početku, rakovi su se borili suzdržano, ali što su više pobjeđivali, počeli su u borbe ulaziti bez prethodne procjene snage protivnika i svojih izgleda u toj borbi. Posljedično formiranje hijerarhije rezultiralo je smanjenjem očite agresije. Odnosi dominacije u grupi naginjali su linearnosti i stabilnosti, a dominantni rakovi bili su voljniji inicirati borbe. Međutim, dominantni rakovi su zbog efekta pobjednika povećali agresivnost te postali manje svjesni rizika koje borba uključuje. Računalni model pokazao je da je takva povećana agresivnost raka potencijalno povezana s prostornom raspodjelom, budući da je dominantni rak uglavnom okružen s više prijetnji i mora biti češće spreman na borbe, nego podređeni rakovi koji se uglavnom drže ruba grupe (prostora).

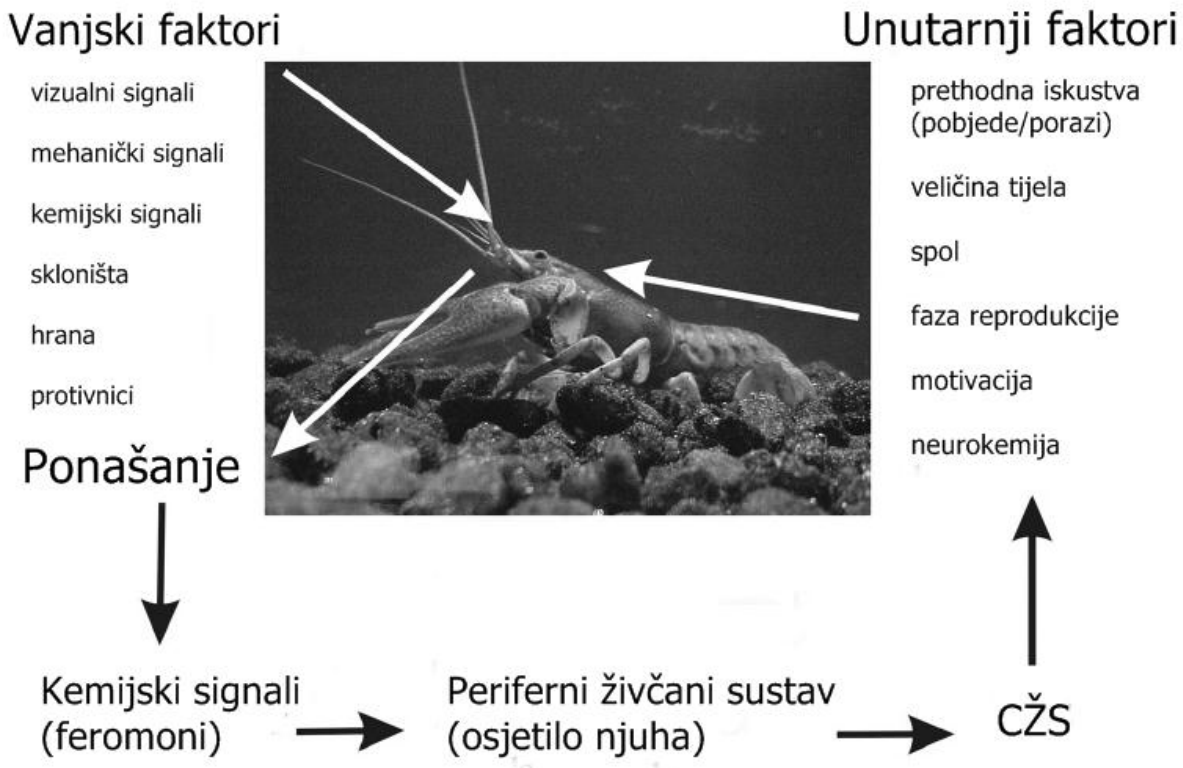
Grupa rakova u svakom je slučaju uspostavila linearnu ili gotovo linearnu hijerarhiju. Napadi su se usmjeravali na protivnike sličnoga ranga, a ne na one nižeg ranga (Goessmann *i sur*, 2000).

2.2. O čemu ovisi uspjeh u borbi? – razlozi i ishodi borbe

Susret dvaju slatkovodnih rakova slične veličine u slučaju borbe za neki resurs vodi ka agonističkim interakcijama, koje se postepeno pojačavaju dok se jedan od protivnika ne povuče. Dominantnom jedinkom smatra se ona koja može pridobiti vrijednije resurse i tako povećati svoj fitnes (Martin i Moore, 2007). Cilj agonističkog ponašanja je prisvojiti resurse, a pobjednika određuje sposobnost za borbu i vrijednost resursa za kojeg se bori. Na primjer,

rak koji posjeduje neki resurs, ustrajnije će se boriti da ga zadrži jer je već uložio energiju u njegovo „osvajanje“.
(http://www2.cedarcrest.edu/academic/bio/jcigliano/Ecol/Crayfish_Lab_07.pdf)

Uspjeh u borbi ovisi o mnogim unutarnjim i vanjskim faktorima (sl. 4.). Unutarnji faktori koji utječu na agresivnost su veličina tijela, prehrana, stadij presvlačenja, spol, stadij reprodukcije, glad i prethodna iskustva. Vanjski faktori su status i prepoznavanje jedinki, dostupnost resursa, prethodno boravište i blizina skloništa (Goessmann *i sur*, 2000).



Slika 4. Prikaz faktora koji utječu na agonističko ponašanje raka (CŽS – centralni živčani sustav)
(Preuzeto i prilagođeno iz Moore 2007.)

Fizički veći slatkovodni rakovi uglavnom imaju više uspjeha u borbama i agresivniji su, no veće tijelo nije uvijek garancija pobjede. Povećane šanse za pobjedu imaju rakovi koji iniciraju borbu, za razliku od rakova koji se moraju braniti, ali to je slučaj samo ako je borba kratkotrajna ili ako su protivnici jednake veličine. Inicijatori imaju prednost koju gube ako ne uspiju utjecati na povlačenje protivnika te se na taj način šanse za pobjedu oba protivnika ujednačavaju, a ishod borbe ovisi o daljnjim prikazima prijetnji među rakovima te o

vizualnim informacijama koje protivnici dobiju jedan o drugome (Hazlett i Rubenstein, 1973).

Okolišni faktori, kao što su nedostatak hrane, prisutnosti skloništa i partnera za parenje potiču kompeticiju te mogu potaknuti još veću agresivnost dominantnih rakova. Sklonište je bitan pokazatelj dominacije raka i vrlo bitan resurs. Dominantni rakovi traže skloništa koja su okružena s najviše ostalih resursa te skloništa koja su velika i otvorenija, čime pokazuju svoju dominaciju (Batzer *i sur*, 2011). Borbe u blizini skloništa su dugotrajnije i jačeg intenziteta, na temelju čega je zaključeno da sklonište ima veću vrijednost za fitnes nego hrana. Isto tako, detritus kao hrana ima veću vrijednost za rakove nego makrofiti koji su nejednoliko raspodjeljeni i manje hranjive vrijednosti (Bergman i Moore, 2003). Warren (2009) je provela istraživanje koje je pokazalo da reproduktivno aktivni mužjaci provode više vremena u agonističkim interakcijama nego reproduktivno aktivne ženke. Također, borbe mužjaka bile su jačeg intezniteta od borbi ženki. Sukladno tome, zaključeno je da se mužjaci ponašaju agresivnije od ženki kako bi povećali vjerojatnost za višekratno parenje, a time i brojnije potomstvo.

Zulandt, Zulandt-Schneider i Moore su 2008. godine objavili rezultate istraživanja u kojem su ispitivali kako promatranje agonističkih interakcija dvaju rakova utječe na raka promatrača kod vrste *Orconectes rusticus*. Pretpostavili su da tako rak promatrač može sakupiti informacije o potencijalnim budućim protivnicima i da će gledanje borbe u raku promatraču potaknuti dodatnu agresivnost, što bi posljedično uzrokovalo njegov veći broj pobjeda. Nakon odgledane borbe, rak promatrač bio je suprotstavljen drugom raku iste veličine koji nije sudjelovao u borbama kako ne bi bio pod utjecajem efekta pobjednika ili efekta gubitnika. Suprotno očekivanjima, rak promatrač u toj borbi nije započinjao borbu, u borbi je sporije napredovao i trebalo mu je dulje da završi borbu. Osim toga, rakovi promatrači iz pokusa u tim su borbama puno češće gubili (Zulandt *i sur*, 2008).

2.3. Efekt pobjednika i efekt gubitnika

Međusobni društveni odnosi u mnogim životinjskim skupinama oblikuju se ponavljanjem agonističkih interakcija. Na rezultat interakcije ne utječu samo individualne razlike između rakova, već i ishodi prethodnih agonističkih interakcija. Ponašanje rakova u borbi i njihova prošla iskustva u uskoj su vezi. Jednom kad se odnosi u hijerarhiji uspostave,

više ne ovise o mogućnostima jedinke, nego o dotadašnjim iskustvima u borbi. Ponašanje jedinke tada je pod utjecajem efekta pobjednika ili efekta gubitnika (Hock i Huber, 2006).

Efekti pobjednika i efekti gubitnika odnose se na vjerojatnost pobjeđivanja koja ovisi o prošlim agonističkim uspjesima jedinke – nedavne pobjede povećavaju šanse za buduće pobjede, dok gubici smanjuju te šanse. Takva promjena ponašanja pokazuje da borbena sposobnost jedinke nije smanjena, nego je promijenjena samo njezina percepcija sebe, tj. jedinka više ne vjeruje u svoju snagu te ima iskrivljenu percepciju rizika borbe i šanse za pobjedu. Jedno od objašnjenja je da podređene jedinke prihvaćaju svoj položaj kako bi izbjegle napade dominantnih jedinki u budućnosti (Hock i Huber, 2007).

Odvijanje borbe ovisi o nizu odluka sudionika, između ostaloga: kada započeti borbu, biti agresivniji, uzvratiti ili se povući. Na te odluke utječe iskustvo sakupljeno u prošlim borbama. Nedavni pobjednici redovito iniciraju nove agonističke interakcije, a odgađanje povlačenja iz borbe pojačava intenzitet borbe (Hock i Huber, 2007). To ima veliko značenje pri formiranju hijerarhije – jedinka koja na početku pobijedi, ima veće šanse da ostane više rangirana, a jedinka koja na početku izgubi, vjerojatnije će ostati na nižim pozicijama u hijerarhiji (Goessmann *i sur*, 2000).

Efekt pobjednika i efekt gubitnika relativno je jednostavno pratiti u agonističkoj interakciji dvaju rakova, ali kako ga pratiti u grupi? Hemelrijk i suradnici (2000) pomoću niza modela istražili su međuovisnosti između interakcija s ciljem dominacije, prostorne raspodjele jedinki i ostalih čimbenika kao što su raspodjela resursa i agresija specifična za određeni spol. Na taj način uočili su više stupnjeva i oblika agresivnog ponašanja, ali nisu se koncentrirali na same osobine i dinamiku interakcija te njihov utjecaj na nastajanje socijalnih struktura. Drugi model ponudio je Dugatkin (1997), u istraživanju kako efekt pobjednika i efekt gubitnika utječu na socijalnu strukturu zajednice. Kad je u obzir bio uzet samo efekt pobjednika, mogla se uočiti jasna hijerarhijska struktura jer je svaka jedinka imala različit broj pobjeda, a jedinka s najviše pobjeda bila je rangirana na vrhu hijerarhije. Međutim, ako bi se uzeo u obzir samo efekt gubitnika, dolazi se do samo jedne dominantne jedinke koja je pobijedila u svim borbama za dominaciju. Još uvijek nije sasvim jasno kako je nastala konačna hijerarhijska struktura i kako odluka jedinke hoće li se povući ili inicirati borbu utječe na nastajanje hijerarhije (Hock i Huber, 2006).

Neka su istraživanja utvrdila da efekt pobjednika traje vrlo kratko ili uopće nije prisutan, dok su druga ustanovila da su oba efekta prisutna i dugotrajna. Chase i suradinici su u istraživanju iz 1994. zaključili su da efekt pobjednika, ako je prisutan, relativno brzo nestaje, za razliku od efekta gubitnika koji traje duže. Neka objašnjenja ovakvog obrasca su:

a) za jedinku je mnogo važnije da uoči svoje nedostatke i nemogućnost pobjede, nego da zapamti prošle pobjede

b) podređena jedinka mora uvidjeti svoju podređenost kako ne bi trošila energiju na agresivno ponašanje tijekom narednih gubitaka

c) efekt pobjednika ne može napredovati bez paralelne evolucije efekta gubitnika (Hock i Huber, 2006).

Efekt pobjednika je vrlo bitan u nastajanju hijerarhijskih pozicija, pogotovo u pozicioniranju jedinki na vrhu hijerarhije, stoga je važno utvrditi koliko efekt pobjednika traje i koliko je izražen u jedinci. Ako je pobjedom u borbi dobitak velik, hijerarhijske pozicije će se formirati i odvojiti vrlo brzo te će se pobjednik izdvojiti kao jasna alfa jedinka. To će, nakon niza pobjeda, uzrokovati povećanu agresivnost jedinke, koja će u svakoj sljedećoj borbi imati veće šanse za pobjedu. Drugim riječima, što je više pobjeda, jači je efekt pobjednika i jedinka ima još veće šanse za pobjedu (Hock i Huber, 2006).

Međutim, ako je efekt gubitnika slab, ostale jedinke u skupini također će biti pod utjecajem efekta pobjednika i imati veliku šansu za pobjedu nad alfa jedinkom, čime se smanjuje razlika u agresivnosti gubitnika i pobjednika, tj. manje je rakova koji se u borbi povlače. Snažni efekt pobjednika također znači da će u grupi rakova agresivnost biti visoka, pa to u opasnost dovodi status alfa jedinke, koju ostale niže rangirane jedinke mogu ponekad pobjediti. Takvi sustavi, u kojima efekti pobjednika i gubitnika nisu ujednačeni, imaju nestabilne hijerarhijske strukture (Hock i Huber, 2006).

Snažan efekt gubitnika povećat će broj nisko rangiranih jedinki u grupi. Gubitkom početnih borbi u grupi rakova smanjuju se šanse za pobjedu u narednim borbama.Takvi rakovi nisu prijetnja za dominantnije jedinke, čime olakšavaju održavanje hijerarhije, jednom kada je uspostavljena. Nisko rangirane jedinke više ne mogu pobijediti u borbama, a osim toga njihova agresivnost stalno se smanjuje. Čak i ako pobijede, to neće imati dovoljno velik utjecaj da bi nadmašilo prethodne gubitke u borbi. Posljedično, visoko rangirane jedinke gube priliku da se rangiraju još više jer ih podređene jedinke ograničavaju tako što im ne daju prilike za borbu, nego se povlače (Hock i Huber, 2006). Ponekad je efekt gubitnika toliko izražen da se efekt pobjednika uopće ne može prepoznati ili ne postoji. Na razini grupe, efekti pobjednika i gubitnika utječu na formiranje hijerarhijskog sustava, zbog čega se smanjuje količina borbi budući da je već poznato koja jedinka je sposobna sačuvati svoje resurse. Jedno od objašnjenja jest da je cilj formiranja hijerarhije smanjenje konflikata u budućnosti. Podređene jedinke zbog efekta gubitnika gube manje pri borbama, tj. imaju malo za izgubiti

pa je tako njihov „trošak“ smanjen, dok dominantne jedinke svoj „trošak“ također smanjuju time što u borbu ulažu manje energije te im se smanjuju rizici ozljeđivanja (Hock i Huber, 2009).

Kad su efekt pobjednika i efekt gubitnika jednakih jačina, hijerarhija u grupi je stabilnija i jasnije prepoznatljiva nakon svake nove agonističke interakcije. Početne borbe ne definiraju odmah rang jedinke u hijerarhiji, kao što je to slučaj u prethodna dva omjera efekta pobjednika i efekta gubitnika. Suprotno tome, rangovi se formiraju polako tijekom više borbi, a efekti pobjednika i gubitnika definiraju agresivnost jedinki, te se stvara linearan hijerarhijski sustav (Hock i Huber, 2006).

Rezultati istraživanja koje su objavili Seebacher i Wilson (2007) pokazali su da na vrstu *Cherax dispar* ne utječe efekt pobjednika i efekt gubitnika. U jedinki ove vrste iskustvo prethodne pobjede ne povećava šanse za ponovne pobjede protiv nepoznatih jedinki u budućnosti, a efekt pobjednika postoji samo između poznatih jedinki, tj. jedinki koje su se već sukobile. To znači da je vjerojatnost sljedeće pobjede veća samo u slučaju ako se „pobjednik“ sukobi s jedinkom koju je već prethodno pobijedio. Slično tome, rakovi koji su u prošloj borbi izgubili, nemaju veće izglede izgubiti i u sljedećoj, protiv nepoznatih jedinki (Seebacher i Wilson, 2007).

3. UTJECAJ KEMIJSKIH SPOJEVA NA AGONISTIČKO PONAŠANJE

Slatkovodni rakovi koriste kemijske signale za komunikaciju u vodi. U istraživanju koje su proveli Bergman i Moore (2005), izložili su rakove vrste *Orconectes rusticus* četirima različitim mirisima. Raku je bilo podraženo samo osjetilo njuha te nije mogao vidjeti otkuda miris dolazi, a svaki je rak, tijekom istraživanja, dobio samo jedan miris. Rakovi su bili izloženi mirisu dominantnog raka, podređenog raka, raka koji nije sudjelovao u borbama i mirisu vode iz akvarija koja nije sadržavala rakove. Nakon pet dana izloženosti mirisu, rak je stavljen u akvarij s drugom jedinkom koja prethodno nije bila izložena nikakvom mirisu kako bi se moglo pratiti njegovo ponašanje. Rakovi koji su bili izloženi mirisu dominantnog raka ponašali su se kao podređeni rakovi te su izgubili većinu borbi, ali su se borili intenzivnije u odnosu na rakove izložene drugim mirisima. Suprotno tome, rakovi koji su bili izloženi mirisu podređenog raka pobijedili su u više borbi, ali su se borili manjim intenzitetom (Bergman i Moore, 2005).

Izloženost različitim kemijskim spojevima može u većoj ili manjoj mjeri utjecati na agonističko ponašanje slatkovodnih rakova. Serotonin igra važnu ulogu u agresivnosti slatkovodnih rakova. U istraživanju koje su objavili Huber i suradnici (1997) uočeno je da serotonin injiciran u hemolimfu podređenih rakova potiče u njima poriv da izazovu dominantne rakove na borbu. Osim toga, serotonin kod rakova smanjuje vjerojatnost povlačenja iz borbe te potiče dugotrajnije agonističke interakcije. Jedinke koje su dominantne ili agresivnije imaju povećanu razinu serotonina (Huber *i sur*, 1997).

Izloženost mužjaka visokoj, subletalnoj dozi herbicida metolaklora, negativno utječe na sposobnost raka da inicira borbu ili pobijedi (Cook, 2008). Metolaklor oštećuje osjetila, zbog čega rak više ne može primati kemijske signale iz okoline te postaje manje agresivan i manje dominantan. Rakovi su u prirodi izloženi većim koncentracijama metolaklora tijekom proljeća kada obilne padaline ispiru herbicide s poljoprivrednih zemljišta i unose ih u vodotoke. U takvim uvjetima sve su agonističke interakcije posredovane kemijskim signalima koji su pod utjecajem metolaklora, što utječe na formiranje stabilne hijerarhijske dominacije. Istraživanje nije provedeno na ženkama, no smatra se da bi povećana koncentracija metolaklora kod ženki uzrokovala smanjenu sposobnost obrane skloništa te posljedično smanjeni reproduktivni uspjeh, odnosno manju uspješnost nošenja jaja do izlijeganja juvenilnih rakova (Cook, 2008).

4. ZAKLJUČAK

Agonističko ponašanje slatkovodnih rakova, kao i svako životinjsko ponašanje, vrlo je složeno. Nizom agonističkih interakcija, koje mogu biti različitog intenziteta, rakovi formiraju linearne ili gotovo linearne hijerarhije dominacije. U određivanju ishoda borbe važnu ulogu imaju vanjski i unutarnji faktori te efekt pobjednika i efekt gubitnika. Pobjednici postaju dominantni rakovi i dobivaju kvalitetnije i/ili brojnije resurse. Gubitnici postaju podređeni rakovi u hijerarhiji te se njihove šanse za rast, preživljavanje i reprodukciju smanjuju.

Dosadašnje spoznaje još uvijek nisu dostatne da bi se u potpunosti moglo razumjeti agonističko ponašanje. Stoga je potrebno provesti i ponoviti brojna istraživanja različitih komponenata agonističkog ponašanja da bi se ono moglo temeljito opisati, shvatiti i u konačnici, predvidjeti. Razlog takve složenosti su mnogi faktori koji utječu na agonističko ponašanje, počevši od samog mjesta gdje se istraživanje odvija. Iz dosadašnjih radova moguće je zaključiti da rezultati istraživanja agonističkog ponašanja variraju ovisno o tome odvija li se istraživanje na terenu ili u laboratoriju. Na primjer, borbe na terenu, tj. u prirodi, su kratkotrajnije i mogu biti raznih intenziteta, ovisno o prisutnosti resursa kao što su hrana i sklonište. Istraživanje na terenu pokazalo je da posjedovanje skloništa ne povećava jedinki šansu za pobjedu, nego ishod borbe ovisi prvenstveno o veličini tijela. Takav rezultat proturječan je rezultatu dobivenom u istraživanju u laboratoriju, gdje je zaključeno da posjedovanje skloništa povećava šansu za pobjedu (Martin i Moore, 2007).

Nadalje, potrebno je podrobnije istražiti utjecaj vanjskih faktora na agonističko ponašanje slatkovodnih rakova. Budući da agonističke interakcije izravno utječu na formiranje hijerarhije i strukture zajednice rakova, bitno je uvidjeti koji okolišni faktori smanjuju ili potiču agresiju u jedinci te na koji način djeluju. Slatkovodni rakovi važna su karika u vodenim ekosustavima, gdje su često izloženi kemikalijama koje mogu istovremeno utjecati na njihovu fiziologiju i ponašanje. Iz tog razloga rakovi mogu poslužiti kao indikatori čistoće ekosustava (Cook, 2008).

Nekoliko radova bavilo se istraživanjem poveznice između cirkadijalnog ritma i agresivnosti rakova. Međutim, to područje još nije dovoljno istraženo da bi se mogli donositi čvrsti zaključci. Smatram da bi rezultati nekih radova možda bili drugačiji da je u obzir uzeta ovisnost agresivnosti raka o dobu dana. (http://scienceblogs.com/clock/2009/02/01/circadian-rhythm-of-aggression/)

5. LITERATURA

Batzer E, Busch M, Neuman N, Quach V (2011). Social Hierarchies and Shelter Preference Within *Orconectes virilis* Populations. *Collection(s) of Biological Station, University of Michigan (UMBS)*

Bergman DA, Moore PA (2005). Prolonged exposure to social odours alters subsequent social interactions in crayfish (*Orconectes rusticus*). *Anim Behav* **70**: 311–318.

Bergman DA, Moore PA (2003). Field observations of intraspecific agonistic behavior of two crayfish species, *Orconectes rusticus* and *Orconectes virilis*, in different habitats. *Biol Bull* **205**: 26–35.

Cook ME (2008). Environmental and social factors influence communication used during crayfish agonistic interactions. Magistarski rad: 1 – 75. *Bowling Green State University (BGSU)*

Goessmann C, Hemelrijk C, Huber R (2000). The formation and maintenance of crayfish hierarchies: behavioral and self-structuring properties. *Behav Ecol Sociobiol* **48**: 418–428.

Hazlett BA, Rubenstein DI (1973). Examination of the Agonistic Behaviour of the Crayfish *Orconectes Virilis* By Character Analysis. *Behaviour* **50**: 193–215.

Hock K, Huber R (2009). Models of winner and loser effects: a cost-benefit analysis. *Behaviour* **146**: 69–87.

Hock K, Huber R (2007). Effects of fighting decisions on formation and structure of dominance hierarchies. *Mar Freshw Behav Physiol* **40**: I–XVII.

Hock K, Huber R (2006). Modeling the acquisition of social rank in crayfish: winner and loser effects and self-structuring properties. *Behaviour* **143**: 325–346.

Huber R, Smith K, Delago A, Isaksson K, Kravitz EA (1997). Serotonin and aggressive motivation in crustaceans: Altering the decision to retreat. *Proc Natl Acad Sci* **94**: 5939–5942.

Martin AL, Moore PA (2007). Field observations of agonism in the crayfish, *Orconectes rusticus*: Shelter use in a natural environment. *Ethology* **113**: 1192–1201.

Moore PA (2007). Agonistic Behavior in Freshwater Crayfish: The Influence of Intrinsic and Extrinsic Factors on Aggressive Encounters and Dominance. *Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems: Crustaceans as Model Organisms:* 90-114.

Oltmann J (2010). Crayfish Behavior and differential response to Environmental Conditions. at <http://www.wpi.edu/Pubs/E-project/Available/E-project-042910-111436/unrestricted/MQP_FINAL_TURN_IN_1110_April_29.pdf>.

Schuster GA (2003). Biology of Freshwater Crayfish. *Trans Am Fish Soc* **132**: 258-281.

Seebacher F, Wilson RS (2007). Individual recognition in crayfish (*Cherax dispar*): the roles of strength and experience in deciding aggressive encounters. *Biol Lett* **3**: 471–474.

Warren A (2009). Male Dominance and Sexual Selection in the Crayfish: A study using *Orconectes quinebaugensis*. *VDM Publishing House Ltd.*

Zulandt T, Zulandt-Schneider RA, Moore PA (2008). Observing agonistic interactions alters subsequent fighting dynamics in the crayfish, *Orconectes rusticus*. *Anim Behav* **75**: 13–20.

http://caspar.bgsu.edu/~courses/Ethology/Labs/CrayfishAgon/

http://www2.cedarcrest.edu/academic/bio/jcigliano/Ecol/Crayfish_Lab_07.pdf

http://www.mta.ca/~raiken/Courses/3401/Labs/lab3.pdf

http://www.nature.com/scitable

http://www.scienceblogs.com/clock/2009/02/01/circadian-rhythm-of-aggression/

6. SAŽETAK

Slatkovodni rakovi vrlo su pogodni modeli za istraživanje agonističkog ponašanja. Agonističko ponašanje je ponašanje koje uključuje agresivnost, obranu i izbjegavanje borbe. Slatkovodni rakovi agresivne su životinje, a njihove česte borbe igraju važnu ulogu u formiranju njihove društvene strukture. Rakovi se međusobno bore za resurse kao što su hrana, sklonište i partneri, koji su im potrebni za uspješan rast, preživljavanje i reprodukciju.

U ovom radu ukratko je opisano agonističko ponašanje slatkovodnih rakova te faktori koji na njega utječu. U određivanju ishoda borbe ulogu imaju razni vanjski i unutarnji faktori te iskustva raka u prošlim borbama iz kojih izlaze kao pobjednici (efekt pobjednika) ili gubitnici (efekt gubitnika). Borbe mogu biti različitih intenziteta, a svaka rezultira pobjednikom (dominantni rak) i gubitnikom (podređeni rak). Nizom borbi formira se linearna hijerarhija dominacije, na čijem je vrhu alfa rak.

7. SUMMARY

Freshwater crayfish are very suitable models in studying agonistic behaviour. Agonistic behaviour is a type of behaviour which involves aggression, defence and avoiding fights. Crayfish are aggressive animals and their frequent fights play an important role in formation of their social structure. Crayfish fight each other to gain resources such as food, shelter and mates, which they need for successful growth, survival and reproduction.

In this work, agonistic behaviour has been shortly described, along with the factors that affect it. Various intrinsic and extrinsic factors define the battle outcome as well as experience gained in previous fights (known as the winner effect and the loser effect). Fights are characterised by different intensities and each of them generates the dominant crayfish and its subordinate. The alpha crayfish is on the top of the linear dominance hierarchy, created by a series of battles.