

## **Makevalg hos homarid hummer; kan de gjenkjenne sin egen art?**

**Mate choice in homarid lobsters,  
will they recognise their own species?**

Gro I. van der Meeren, Arani Chandrapavan and Thomas Breithaupt

# PROSJEKTRAPPORT



## HAVFORSKNINGSINSTITUTTET

Miljø – Ressurs – Havbruk – Kystsoner

Nordnesgaten 50, Postboks 1870 Nordnes, 5817 BERGEN  
Tlf.: 55 23 85 00 Faks: 55 23 85 31 [www.imr.no](http://www.imr.no)

Forskningsstasjonen  
Flødevigen  
4817 HIS  
Tlf.: 37 05 90 00  
Faks: 37 05 90 01

Austevoll  
havbruksstasjon  
5392 STOREBØ  
Tlf.: 55 23 85 00  
Faks: 56 18 22 22

Matre  
havbruksstasjon  
5984 MATREDAL  
Tlf.: 55 23 85 00  
Faks: 56 36 75 85

<b>Distribusjon:</b> Åpen
<b>HI-prosjektnr.:</b>
<b>Oppdragsgiver(e):</b> Intern midler, Havforskningsinstituttet Direktoratet for naturforvaltning
<b>Oppdragsgivers referanse:</b>

<b>Dato:</b> 17 november 2003
<b>Senter:</b> Senter for havbruk
<b>Seksjon:</b> Austevoll havbruksstasjon
<b>Antall sider totalt:</b> 23

<b>Rapport:</b> FISKEN OG HAVET	<b>Nr.</b> 1-2003
<b>Tittel (norsk/engelsk):</b> Makevalg hos homarid hummer; kan de gjenkjenne sin egen art? <i>Mate choice in homarid lobsters, will they recognise their own species?</i>	
<b>Forfatter(e):</b> Gro I. van der Meeren, Arani Chandrapavan, Thomas Breithaupt	

### Sammendrag:

Siden europeisk og amerikansk hummer er så like at det er vanskelig å se forskjell, og de samtidig har tilsynelatende lik atferd og livshistorie, så ble det undersøkt hvorvidt hummeren selv kunne skille på art. Hunnhummer som ble vurdert til å være nær skallskifte/gyting ble introdusert til en europeisk og en amerikansk hann i et felleskar med to skjul. Den dominerende hannen var like ofte en amerikaner som en europeer, for å se om art eller dominans var viktig. Det ble registrert hvilke hummere som slåss, besøkte hverandre, delte skjul og parret seg. Dominans viste seg å være uten betydning. De europeiske hummerne fant fram til hverandre og brukte mest tid uansett aktivitet på hverandre. Parring og parringsforsøk forekom kun mellom europeisk hummer, i likhet med fredelig deling av skjul. Amerikansk hummer var gjennomgående mindre sosialt aktiv. Det ser ut til å være en barriere mellom artene, der artsforskjeller i kjemisk kommunikasjon trolig er til stede.

### Summary:

As European and American lobsters are so similar that it is difficult to spot the difference, and as they have so many similarities in behaviour and life history, this study was initiated to test if they could make distinctions between the species when coexisting. Female European lobsters, close to moulting/spawning, were released in a tank with one European and one American male in a tank with two shelters available. The American and European males were dominant in half of the trials. Registrations were made of which lobsters were fighting, visiting another lobster, cohabitating and mating. Dominance had no importance. The European lobsters chose to interact more and for longer duration of time with each other. Mating, mating attempts and peaceful cohabitation occurred only between these lobsters. The American lobsters showed less social activity. It seems like it is a barrier between the species, where species-specific chemical communication probably is of importance.

<b>Emneord:</b> 1. Hummer 2. Introdusert art 3. Parringatferd	<b>Subject heading:</b> 1. Lobster 2. Introduced species 3. Mating behaviour
--	---

*Gro I. van der Meeren*  
.....  
prosjektleder

*Arani Chandrapavan*  
.....  
seksjonsleder

**Makevalg hos homarid hummer; kan de gjenkjenne sin egen art?**

*Mate choice in homarid lobsters, will they recognise their own species?*

## **Sluttrapport**

**Et samarbeidsprosjekt mellom Molekylærbiologisk avdeling ved Universitetet i Hull, og  
Havforskningsinstituttet, Austevoll havbruksstasjon, Norge.**

**Gro I. van der Meeren**, Havforskningsinstituttet,

Austevoll havbruksstasjon, 5392 Storebø

**Arani Chandrapavan** and **Thomas Breithaupt**, Aquatic Chemical Ecology Group,  
University of Hull, Department of Biological Sciences, Hull, HU6 7RX, U.K.



## **Innholdsfortegnelse**

<b>Sammendrag</b>	<b>5</b>
<i>English summary</i>	<b>5</b>
<b>Innledning</b>	<b>7</b>
<b>Materiell og metode</b>	<b>9</b>
<b>Resultater og diskusjon</b>	<b>13</b>
<b>Parring og kurtise</b>	<b>13</b>
<b>Felles skjul</b>	<b>13</b>
<b>Besøk til okkupert skjul</b>	<b>14</b>
<b>Aggressive interaksjoner</b>	<b>15</b>
<b>Figur 1</b>	<b>16</b>
<b>Figur 2</b>	<b>17</b>
<b>Figur 3</b>	<b>18</b>
<b>Figur 4</b>	<b>19</b>
<b>Konklusjon</b>	<b>20</b>
<b>Takk</b>	<b>21</b>
<b>Referanser</b>	<b>22</b>



## **Sammendrag**

Siden europeisk og amerikansk hummer ser så like ut at det er vanskelig å se forskjell, de samtidig har tilsynelatende lik atferd og livshistorie, og skilles naturlig av Atlanterhavet, så ble det undersøkt hvorvidt hummeren selv kan skille på art når de treffes. Hunnhummer som ble vurdert til å være nær skallskifte/gyting ble introdusert til en europeisk og en amerikansk hann i et felleskar med to skjul. Den dominerende hannen var like ofte en amerikaner som en europeer, for å se om art eller dominans var viktig. Det ble registrert hvilke hummere som slåss, besøkte hverandre, delte skjul og parret seg. Dominans viste seg å være uten betydning. De europeiske hummerne fant fram til hverandre og brukte mest tid uansett aktivitet på hverandre. Parring og parringsforsøk forekom kun mellom europeisk hummer, i likhet med fredelig deling av skjul. Amerikansk hummer var gjennomgående mindre sosialt aktiv. Det ser ut til å være en barriere mellom artene, der artsforskjeller i kjemisk kommunikasjon trolig er en del av årsaken.

Men det må ikke glemmes at dette forsøket ble utført i en standardisert og relativt unormal biotop, der hunnen hadde et valg av hanner å interferere med. Det er uvisst om en hunn som er i tidsnød for parring vil avstå eller likevel godta en amerikansk hann, om bare den er tilgjengelige. Det må også være klart at om faren for naturlig hybridisering kan se ut som å være liten, så vil den innførte amerikanske hummeren være en kilde for mulig smitte av sykdom og parasitter, opptre som konkurrent om skjul og sannsynligvis også for mat og derfor være et uønsket element i norske farvann.

## **Summary**

*As European and American lobsters are so similar that it is difficult to spot the difference, and as they have so many similarities in behaviour and life history, this study was initiated to test if they could make distinctions between the species when coexisting. Female European lobsters, close to moulting/spawning, were released in a tank with one European and one American male in a tank with two shelters available. The American and European males were dominant in half of the trials. Registrations were made of which lobsters were fighting, visiting another lobster, cohabitating and mating. Dominance had no importance. The European lobsters chose to interact more and for longer duration of time with each other. Mating, mating attempts and peaceful cohabitation occurred only between these lobsters. The American lobsters showed less social activity. It seems like it is a barrier between the species, where species-specific chemical communication probably is of importance.*

*Still, this study was done in a standardised and unnatural setting in the laboratory. The female was given a choice of males of both species. It does not give information about what could happen if a female with a limited time for mating would do, had only an American male available. However, even if the risk for natural hybridisation seems to be very small, the American lobsters should be kept out of European waters, to minimise the risk for transfer of diseases, parasites and increased competition for food and shelter.*





## **Innledning**

For 10- 15 år siden var det en betydelig investering i forskning rundt utsetting av hummer i Norge, med fokus på havbeite. Havforskningsinstituttet hadde her en ledende rolle, og innsatsen på hummer er i dag regnet som det mest vellykkede prosjektet innen PUSH programmet (Borthen et al. 1998). Gjennom dette prosjektet fikk HI bygd opp en god forskerkompetanse på hummer og hummerøkologi.

I 1999 ble det påvist amerikansk hummer langs kysten av Sør-Norge. Havforskningsinstituttet ble naturlig trukket inn for å se på utbredelse og konsekvenser. Det er i dag kjent at amerikansk hummer fremdeles påtreffes som spredte individer rundt kysten fra Oslofjorden til Sunnmøre, trolig på grunn av en rekke uavhengige utsettinger/rømninger (van der Meeren et al. 2000, K.O. Ekeli, prers.komm).

Innledende atferdsforsøk, gjennomført av HI i samarbeid med Akvariet i Bergen, har imidlertid vist at den amerikanske arten vil utkonkurrere vår egen art i kamp om skjul når de er like tunge og selv om den europeiske hummeren er lengst i kroppen (van der Meeren & Ekeli 2002). Amerikansk hummer har nemlig større klør i forhold til kroppslengde enn europeisk hummer, og dette ser ut til å være av størst betydning i en kampsituasjon.

Atferd og utnyttelse av bunnforholdene ser ut til å være lik mellom de to artene, med relativ lik total lengde, livslengde og alder ved (Cooper & Uzmann 1980; Holthuis 1991; Free 1998; Fogarty 1995; Sheehy et al. 1999). Morfologisk skiller det lite, både i form og fargevarianter. (Holthuis 1991). Atferdsmønstre som er beskrevet for amerikansk hummer har vist seg å være brukbare også for europeisk hummer (van der Meeren & Uksnøy 1997; Debuse et al. 1999). Begge arter har samme døgnrytme, avhengighet av skjul og bredt fødevalg (Factor 1995; van der Meeren 1997; Smith et al. 1998; Lavalli & Barshaw 1986; Berrill 1974; Ball et al. 2001). I laboratoriet vil yngel av begge arter velge det samme substratet til å skjule seg i (Wahle & Steneck 1991; Linnane et al. 2000).

Det er derfor lett å forvente at parringsatferden også er lik. Hos amerikansk hummer er det hunnene som oppsøker hannene i deres skjul, roer dem med feromonutskillelse og velger til slutt ut den hann med et tilfredstillende skjul-kvalitet, noe bare dominerende hanner kan tilby (Atema 1986; Atema et al. 1999). Vi har antatt at det samme er tilfelle hos den europeiske hummeren.

I akvakultur er det vist at det er mulig å krysse de to artene gjennom kunstig inseminasjon, men det er også påvist at hybridhannene kan være sterile (Adouin & Leglise

1972; Hedgecock et al 1977a; Carlberg et al 1978; Bowser & Rosemark 1981; Talbot et al 1984; Kittaka & Mercer 1992, J. Kittaka, pers.com). Utsetting av sterile hanner er et velkjent og effektivt tiltak for å redusere skadeinsektbestander i bl.a. jordbruk, og slike kan være direkte skadelig på en sårbar hummerbestand.

Om naturlig parring kan forekomme, har imidlertid aldri vært undersøkt.

Universitetet i Hull startet i 2003 med studier og sammenlikninger av disse to hummerartene, der dominansforsøk og studier av atferdsmønstre og kjemisk kommunikasjon mellom individene var i fokus. Programmet er under ledelse av dr. Thomas Breithaupt, med rådgivere i dr. Jörg Hardege, Universitetet i Hull og dr. Jelle Atema, Boston Univeristetet, USA. Havforskningsinstituttet ble invitert (saksnr. 2003/85-1, j.nr. 575/03 av 6 mars) og tok i mot en invitasjon om ta del i et delprosjektet som skulle studere om de to artene var så like at sosial omgang og valg av parringspartner kunne føre til hybridisering gjennom parring.

Det ble sett på om en europeisk hunn hadde samme eller forskjellig omgangsform med henholdsvis en europeisk og en amerikansk hann. Samtidig ble det sett på hvordan hver av hannene oppførte seg ved omgang med henholdsvis en hann av den andre arten og den europeiske hunnen. Særlig vekt ble lagt på antall og varighet av tilfeller med henholdsvis parring/kurtise, felles bruk av skjul, besøk til okkupert skjul og aggressive interaksjoner generelt.

## Materiell og metode

Universitetet i Hull dekket drift, forsøksdyr og assistent, mens Havforskningsinstituttet, Austevoll havbruksstasjon dekket lønn til en forsker, og Havforskningsinstituttets program for kystsonen, program for rekruttering av fisk og skalldyr, samt Direktoratet for Naturforvaltning bidro til å dekke reise og opphold. Forsøkene ble startet opp i laboratoriet i Hull medio juni 2003 og ble avsluttet i september 2003.

Forsøksdyrene ble innkjøpt delvis fra lokale hummermottak i Bridlington, Yorkshire og fra sentrale hummerimportører (Clearwater). Dette ga en god mulighet tilgang på egnete forsøksdyr av europeisk opprinnelse, med spesifikke størrelser, kjønn og reproduktiv status. Bridlington-mottaket ga adgang til lagertankene for å velge i hundrevis av lagrede hummere. Begrensingen lå i å få tak i nok amerikansk hummer av rett størrelse og kvalitet, da importøren viste liten forståelse for slike spesialbestillinger. Gjennom gjentatte leveranser og takket være det store utvalget i europeisk hummer, ble likevel forsøkene gjennomført i 15 replikater.

Forsøkshummerne ble holdt i enkeltrom i tre større kar, der amerikansk hannhummer ble holdt separat fra hunnene, for å hindre vannutskifting mellom disse gruppene (Foto 1).



**Foto 1.** Hummer under oppbevaring i laboratoriet. Hanner og hunner ble holdt i separate kar.

*Photo 1. Lobsters held in stock in the laboratory. Males and females were kept in separate tanks*

Også de europeiske hannene og hunnene som skulle benyttes ble holdt atskilt i ulike kar. Før forsøkene ble hummeren målt (ryggskallslengde (CL), klobredde, klodybde og klovidde) Klosmålene ble nyttet til å beregne en standard kloindeks (CI)(summen av klobredde x klodybde x klovidde for begge klørne, delt på 10). I tillegg ble pleopodanalyser gjennomført på alle for å fastslå hvor de var i skallskiftesyklusen (Aiken 1973). Hunnene ble valgt ut på

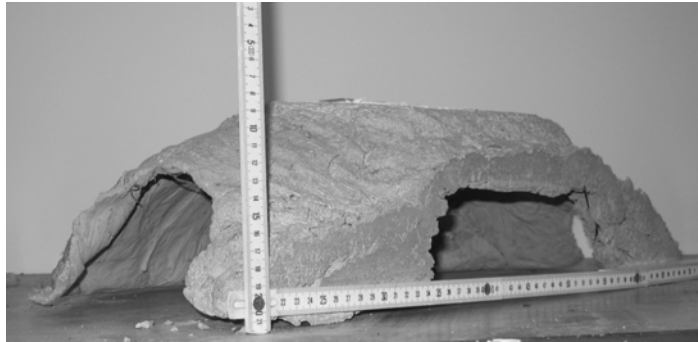
grunnlag av at de var kommet i siste fase før skallskifte (D), mens hannene kunne være i sen tilvekstfase eller tidlig siste fase (C<sub>4</sub> til D).

Forsøkene ble gjennomført i en todelt tank der en stor del av langveggene var glass for innsyn. Disse var normalt dekket av svart plast for å unngå unødvendig forstyrrelse fra forbipasserende. Skilleveggen mellom forsøksrommene holdt dyrene i de ulike forsøkene atskilt, men slapp litt vann forbi på sidene. Hvert forsøksrom var ca. 2-2,5 m langt, 1 m bredt (2,3-2,5 m<sup>2</sup>) og med 35 cm dyp (Foto 2). Bunnen ble dekket av 3-4 cm hagegrus på en grovvevd tekstil for stabilisering. Hvert rom var innredet med to betongskjul plassert langs med langveggene av glass på begge sider av tanken, 0,5 m lange, 30 cm brede og 15 cm høye (indre mål)(Foto 3). To innganger (ca. 9x12 cm) var plassert i hver ende av skjulet. I tillegg var skjulene utrustet med glassvindu i taket og var åpne inn mot glassveggene i akvariet. Vannet i tanken ble rensset av en pumpe som førte vannet gjennom et mekanisk filter og en proteinskummer, og ble delvis utskiftet ca. hver måned. Temperaturen lå på 16° C.



**Foto 2.** Forsøkskaret med to forsøksrom. Refleks i vannet viser taklyset som ga ”dagslys”, skrivebordslampene med 60W rød pærer ga ”nattbelysning”, proteinskummerne i hjørnet, pumper med filter i hver ende opprettholdt vannkvaliteten, to skjul med observasjonsåpninger i tak og side langs glassveggene i hvert kammer og en skillevegg mellom rommene kan sees. Bunnen er dekket av fin hagesingel.

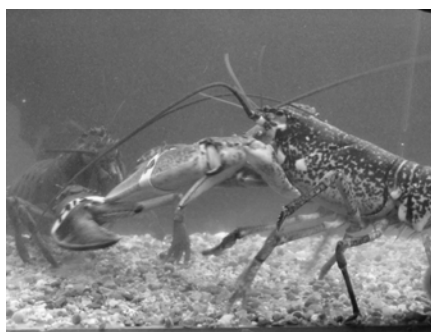
**Photo 2.** The study tank, where the reflections of the “day light” are seen on the surface. The small lamps, with 60 W red bulbs, are for “nocturnal” lumination, protein-skimmers are placed in the corners, with the pumps and filters. Two shelters with observation-windows are placed in each tank along the side window of the tank, on each side of the wall that separates the two tank units. Bottom substrate is fine garden gravel.



**Foto 3.** Et betongskjul før innsetting i forsøktankene. En inngang er helt til venstre og den andre kan skimtes til høyre gjennom sidevinduet. Takvinduet vises best på Foto 2. Målestokken er i cm.

***Photo 3.** A shelter, mounted for being placed into the tank. One entrance is to the left side and the other entrance can be seen to the right through the side-window. The window on top is visible in Foto 2. The ruler is in cm.*

Før hvert forsøk ble hannene med matchende CL, og CI, plukket ut. Matchende CI-forhold var mest avgjørende. De ble satt sammen i et 0,4 x 0,3 m akvariet for å bestemme dominansforholdet dem imellom. Videoopptak ble foretatt for dokumentasjon. Den dominerende hannen ble definert ut fra atferd, slik som høyreist gange med åpne klør mot den andre, mens den underlegne kunne gjenkjennes ved at den unngikk den dominerende hannen, krøp sammen, lå flatt langs bunnen, hadde senkete eller lukkede klør og tillot den andre å gå over seg eller bli skubbet rundt i karet (Foto 4).



**Foto 4.** Kampsituasjon mellom to hanner ved oppstart av forsøk nr. 3a og b, den amerikanske til venstre og den europeiske til høyre. Den europeiske viser den typiske høyreiste kroppsstillingen til en dominerende hann, mens den amerikanske krøker seg underdanig sammen.

***Photo 4.** Fight between two males at the onset of trial no. 3. The American lobster is to the left and the European lobster to the right. The European male is high on his legs, being dominant over the lowering and submissive American lobster.*

Etter denne testen ble begge satt ut i et forsøksrom for å etablere seg i skjul over natten, før en hunn ble satt ut til dem. Hvert slikt par av hanner ble nyttet for å testes mot to ulike hunner. Det ble imidlertid alltid satt av en natt mellom avslutningen av et forsøk før utsetting av neste hunn. Tre hunner ble nyttet to ganger hver, mot ulike hann-par, der to hadde gjennomgått et skallskifte i mellomtiden og derfor skiftet til en ny fase i reproduksjons-syklusen. Hunnene ble i tillegg til skallutviklingsgrad, også matchet med hannene i CL, i og med at den var litt mindre enn hannene. Hummerne ble avlivet etter bruk, og indre gonadestatus på hunnene ble vurdert visuelt.

Natt-dag syklus ble satt til 8,5/15,5 timer med tidsbryter, for å illudere et vanlig sommerdøgn i England. For å ha tilstrekkelig lys for nattoptak, var hvert rom utstyrt med en 60W rød lyspære som sto på kontinuerlig.

Begge forsøksrommene var utstyrt med lysfølsomme videokameraer (0,05-0,1 lux) som var koblet til en time-laps opptaksmaskin, så 24 t opptak fikk plass på en 3 t kassett (9 sek virkelig tid=1 sek på båndet). Når begge rommene ble benyttet samtidig, vekslet opptaket fra hvert rom med 45 sek mellomrom.

Hver forsøk varte i minst et døgn etter observert parring, eller fire døgn fra hunnen ble satt ut, om ikke parring forekom. De fire første timene etter hunnens utsetting, samt de to følgende nettene ble digitalt innspilt og atferden til alle tre hummerne registrert og analysert i programmet Observer. Dette var tilstrekkelig til å få testbare data. I tillegg er tre-fire døgn tatt opp på video, men ikke analysert.

Det ble lagt spesielt vekt på interaksjoner mellom de enkelte hummerne, og utvalgte aktivitetene var:

- Gjennomført parring ( antall observasjoner)
- Parringsforsøk og ensidig kurtise (antall observasjoner og varighet)
- Felles skjul (antall forekomster og varighet)
- Besøk ved skjulåpningene (antall forekomster og varighet)
- Aggresjon (antall forekomster og varighet)

Statistiske analyser ble gjennomført på individ (Fisher Exact og  $\chi^2$  –tests) og forsøk (ensidig Student t-test på log-deriverte data). Resultatene av hvert enkelt forsøk ble vurdert i de statistiske analysene, i tillegg til individuelle forskjeller.

## Resultater og diskusjon

I forsøk 1 til 4 var den europeiske hannen dominant over den amerikanske. I forsøkene 5 til 8 var den amerikanske hannen dominant. Betegnelsen "a" og "b" viser til at forsøk med ulike hunner som hvert par med hanner ble testet mot.

### Parring og kurtise

I alt ble åtte ulike hanner av hver art benyttet sammen med i alt 12 hunner. Av disse viste ni av hunnene, seks av de europeiske hannene og ingen av de amerikanske hannene en omgangsform som var seksuelt relatert (Fig. 1a-c). Dette gjaldt både vellykket parring og sleping/puffing av hunnen inn mot skjulet. Det var derfor en åpenbar forskjell i seksuell aktivitet mellom europisk og amerikansk hannhummer (Fisher Exact Probability test:  $p=0,02$ ,  $n=16$ ). Europeiske hanner hadde generelt et høyere aktivitetsnivå enn hunnene, men dette var ikke signifikant.

Det ble observert i alt fem vellykkede parringer, både i og utenfor skjul. Alle sammen skjedde innen 30 min etter at hunnen var satt ut i forsøkskaret. I de fleste tilfellene skjedde det etter at hunnen hadde tatt en kort utforsking av karet og hadde vært i kontakt med begge hannene. Det ble også sett et tilfelle der hunnen gikk rett til den europeiske hannen, uten å nærme seg den amerikanske hannen i det hele tatt.

I forsøkene der det var høyest antall seksuelt relaterte interaksjoner mellom hunnen og den europeiske hannen, hadde hunnen enten moden, nær gyteklare innrogn, eller den skiftet skall få dager før eller etter forsøket. Det ble også observert at den europeiske hannhummeren i nabotanken opptrådte opphisset og forsøkte å trenge seg inn nabokaret når parring forekom. Det ble aldri observert noen tilsvarende reaksjon fra amerikansk hummer.

### Felles skjul

I ni av 15 forsøk delte europeiske hunner og hanner skjul i mer enn 10 minutter uten å kjempe (Fig. 2 a-b). I seks tilfeller varte samlivet i fra 3 til bort i mot 7 timer (70,9 min i snitt,  $\pm 71,4$ ). Dette var signifikant forskjellig fra når amerikanske hanner delte skjul med europeiske hunner (Fischer Exact Probability test:  $p=0,008$ ,  $n=30$ ). I sju forsøk var amerikanske hanner i samskjul, med den europeiske hannen i fire og hunnen ved seks forsøk (fig. 2c). Alle uten en av de amerikanske hannene delte skjul med en hunn i mindre enn 10 minutter. Det samme var tilfellet når de var i skjul med en europeisk hann. Disse kortvarige perioder i felles skjul var alltid preget av kamp og ikke av seksuell atferd. I det ene langvarige tilfellet av felles skjul der en amerikansk hummer var involvert, ble videoen grundigere undersøkt. Det var klart at også i dette tilfellet var det en sammenhengende kamp

som pågikk inne i skjulet, mellom en på forhånd dominerende amerikansk hann og en nylig utsluppet, meget dominerende hunn (forsøk 6b). I forsøk 8b var det en meget dominerende amerikansk hann som kontinuerlig jeget de andre ut av begge skjulene, og den aggressive ”sameksistensen” dens var likelig fordelt mellom den europeiske hannen og hunnen.

### **Besøk til okkupert skjul**

Et besøk ble definert ut i fra at hummeren ikke gikk inn i skjulet, men la seg til rett utenfor åpningen, så nær at klørne rørte ved inngangen. I denne posisjonen foregikk det trolig en utveksling av kjemiske kommunikasjon mellom hummerne. I 12 av 15 forsøk oppsøkte europeiske hanner og hunner sin egen art, mens hunnene oppsøkte amerikanske hanner bare ved seks forsøk, og europeiske hanner besøkte amerikanske hanner ved sju forsøk. De amerikanske hannene oppsøkte europeiske hanner ved sju forsøk, og europeiske hunner i fem forsøk. Det var ingen statistisk forskjell i besøksmønsteret mellom art eller kjønn ( $\chi^2$ -test:  $n=30$ , f.g.= 1)(Fig. 3 a-c).

Europeiske hunner oppsøke den europeiske hannen i skjulet opp til 29 ganger i et forsøk og europeiske hanner besøkte hunner i skjul opp til 15 ganger, mot maksimalt 8 besøk til amerikanske hanner i skjul for begge kjønn. Det var ingen forskjell i besøksraten og valg av art de besøkte mellom kjønnene fra europeisk hummer ( $\chi^2$ -test:  $n=213$ , f.g.= 1). Amerikanske hanner var imidlertid ganske aktive til å besøke europeisk hummer av begge kjønn, der maksimalt antall besøk i et forsøk var 22 utenfor hos en europeisk hann og 34 besøk hos en hunn. Det var likevel en klar signifikant forskjell, da europeisk hummer oppsøkte sin egen art mye hyppigere enn den amerikanske hannen, mens den amerikanske hannen besøkte europeisk av begge kjønn omtrent likt ( $\chi^2$ -test:  $p<0,0001$ ,  $n= 324$ , f.g.= 1).

Besøk av amerikansk hummer var forholdsvis korte, med et snitt på 4.8 min ( $\pm 5,3$  min) og 10,2 min ( $\pm 12,8$  min) hos henholdsvis europeiske hanner og hunner (Fig 3c). De europeiske hummerne brukte mer tid til besøk hos sin egen art (Fig. 3a-b). Hunnene brukte 18 min i snitt, ( $\pm 43,7$  min) hos de europeiske hannene, mens de kun brukte 3,06 min ( $\pm 5,9$  min) hos amerikanske hanner. Forskjellen var likevel ikke signifikant (Student t-test:  $n=12$  (eur. hanner);  $n=6$  (am. hanner), ensidig t-test). De europeiske hanner besøkte hunnene i hele 41,6 min i snitt ( $\pm 64,3$  min). De var hos de amerikanske hannene i bare 4,6 min ( $\pm 7,1$  min). Dette var signifikant mindre tid enn de brukte på å besøke hunnene (Student t-test:  $p<0,025$ ,  $n=12$  (hunner);  $n=7$  (am. hanner), ensidig t-test). Når varigheten på besøk ble sammenliknet, så brukte likevel ikke de europeiske signifikant mer tid enn de amerikanske hannene, (Student t-test:  $n=12$  (eur. hanner);  $n=5$  (am. hanner), ensidig t-test).



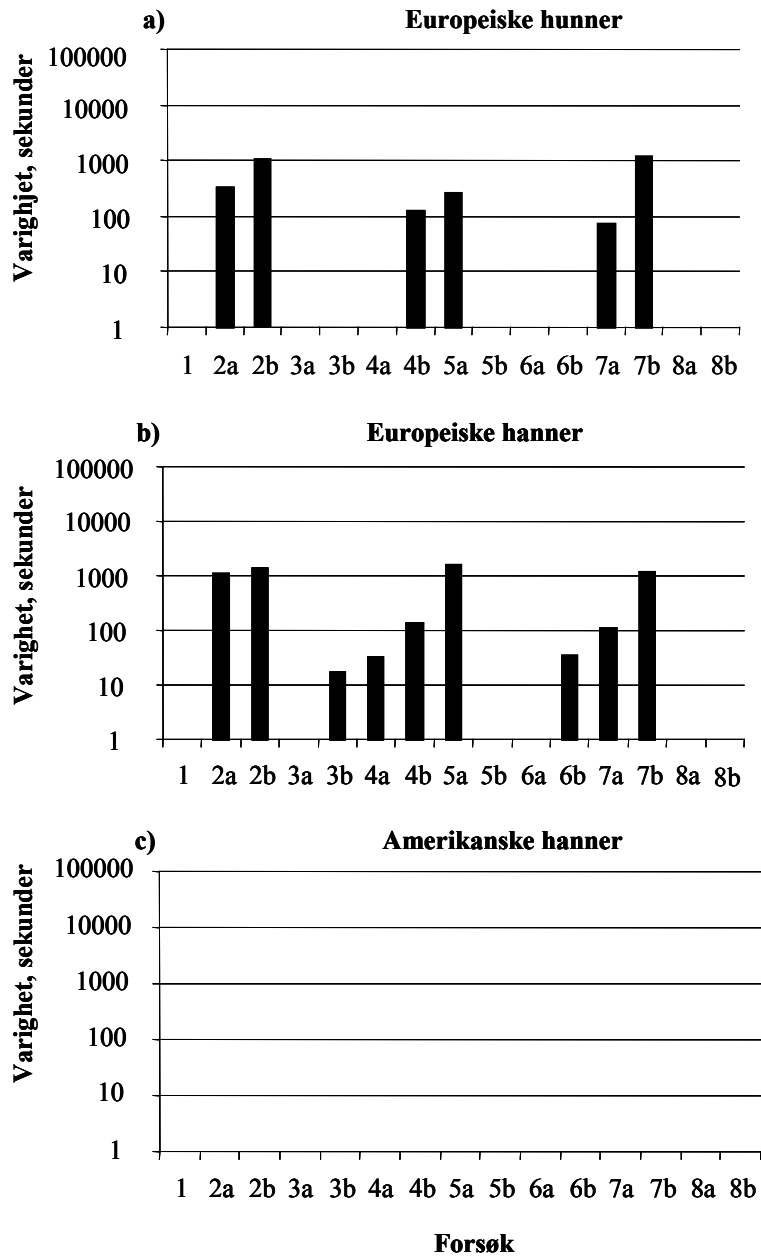
## Aggressive interaksjoner

Det var forventet at det skulle være mindre aggressiv interaksjon mellom hannene enn mellom den nyintroduserte hunnen og de to etablerte hanner. Hannene allerede hadde vært gjennom en kamp for å fastslå dominansforholdet og siden gått sammen i forsøkskaret i fra ett døgn til en uke før hunnen ble introdusert. Det er sannsynligvis dette som vises når den amerikanske hummeren bruker 1,7 ganger så mye tid på interaksjoner med den europeiske hunnen, sammenliknet med den europeiske hannen. De europeiske hannene brukte derimot nær fire ganger så mye tid, i snitt, på hunnene enn den amerikanske hannen. For hunnen vil begge hannene være ukjente når den settes ut, men den vier likevel nesten dobbelt så mye tid på den europeiske som på den amerikanske hannen.

Europeiske hanner var involvert i tilsynelatende aggressive interaksjoner i alle 15 forsøkene, der den interfererte med hunnen i 14 forsøk og den amerikanske hannen i åtte forsøk. Tilsvarende hadde hunnene interaksjoner i 14 av 15 forsøk, der de interfererte med den europeiske hannen i 12 forsøk og den amerikanske hannen i seks forsøk. De amerikanske hannene hadde aggressive interaksjoner i 13 forsøk av 15 forsøk, der de interfererte med den europeiske hannen og hunnen ved henholdsvis sju og 12 forsøk. Det var ingen forskjell i interaksjonsmønsteret (Fig. 4 a-c).

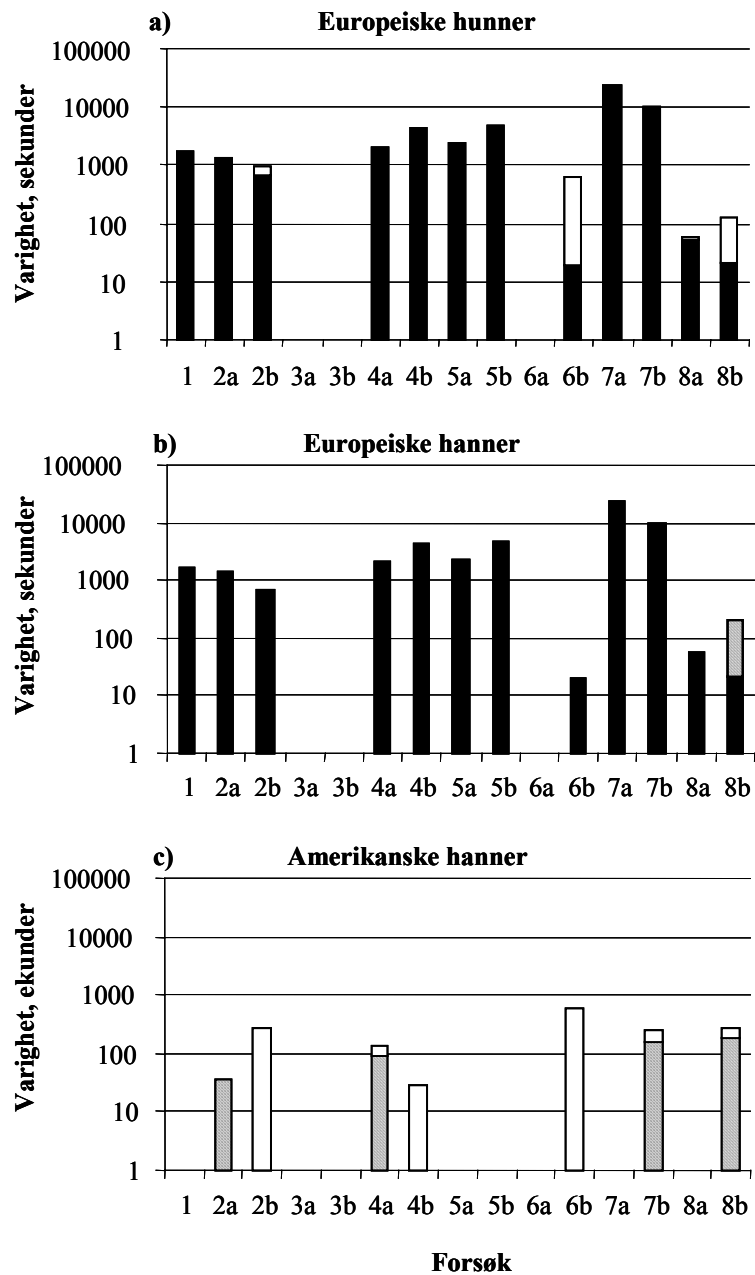
Likevel var det forskjeller i varigheten av kampene, mellom europeisk og amerikansk hummer. Europeisk hummer brukte mest tid på å kjempe med sin egen art. Varigheten av interaksjonene for de amerikanske hannene var i snitt på 2,9 ( $\pm 3,1$ ) og 4,8 ( $\pm 7,1$ ) min for henholdsvis europeiske hanner og hunner. Hunnene brukte i snitt 12,3 ( $\pm 10,3$ ) og 6,6 ( $\pm 7,3$ ) min med henholdsvis europeiske og amerikanske hanner. Denne tendensen til forskjell er likevel ikke signifikant (Student t-test:  $n=7$  (eur. hanner);  $n=12$  (hunner) og  $n=14$  (eur. hanner);  $n=9$  (am. hanner), for henholdsvis amerikanske hanner og europeiske hunner, ensidig t-test). Europeiske hanner interfererte i snitt i 12,5 ( $\pm 10,7$ ) og 3,2 ( $\pm 3,1$ ) min med henholdsvis hunner og amerikanske hanner. De europeiske hannene som involverte seg i slike interaksjoner var signifikant mer opptatt av hunnene enn av de amerikanske hannene (Student t-test:  $p<0,015$ ,  $n=14$  (hunner);  $n=8$  (am. hanner), ensidig t-test). De brukte også signifikant mer tid på interaksjonene med hunnene (Student t-test:  $p<0,015$ ,  $n=14$  (eur. hanner);  $n=12$  (am. hanner), ensidig t-test).

Det var ingen påviselig sammenheng mellom hvem hunnene oppsøkte og hannens dominansstatus. De underlegne amerikanske hannene var ofte svært passive. En slik tendens var ikke tilstede for interaksjoner mellom europeiske hummer, uansett dominansstatus.



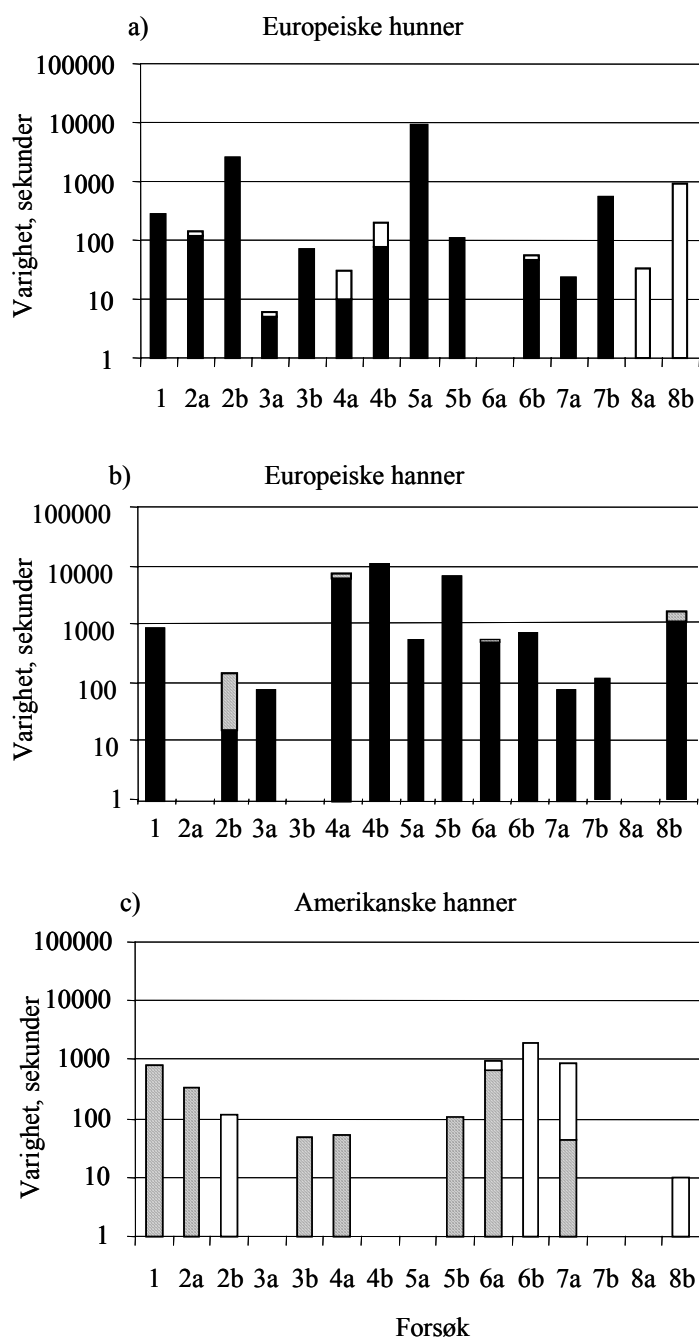
**Figur 1.** Samlet varigheten (i sekunder) av seksuelle interaksjoner innen hvert forsøk, mellom europeiske hunner og europeiske hanner (svart søyle), og europeiske hunner og amerikanske hanner (hvit søyle). Aktiviteten for henholdsvis europeiske hunner, europeiske hanner og amerikanske hanner er vist i figurene a), b) og c). Det var ikke seksuelle interaksjoner mellom amerikanske hanner og europeiske hunner. Merk at y-aksen er en logaritmisk skala.

**Figure 1.** Cumulative duration (in sec) of the sexual interactions in each trial, between: European female together with European males (black bar), or American males (White bar). The activities for females, European males and American males are shown in a), b) and c), respectively. No sexual interaction took place between American males and European lobsters. The time is shown in a log-scale.



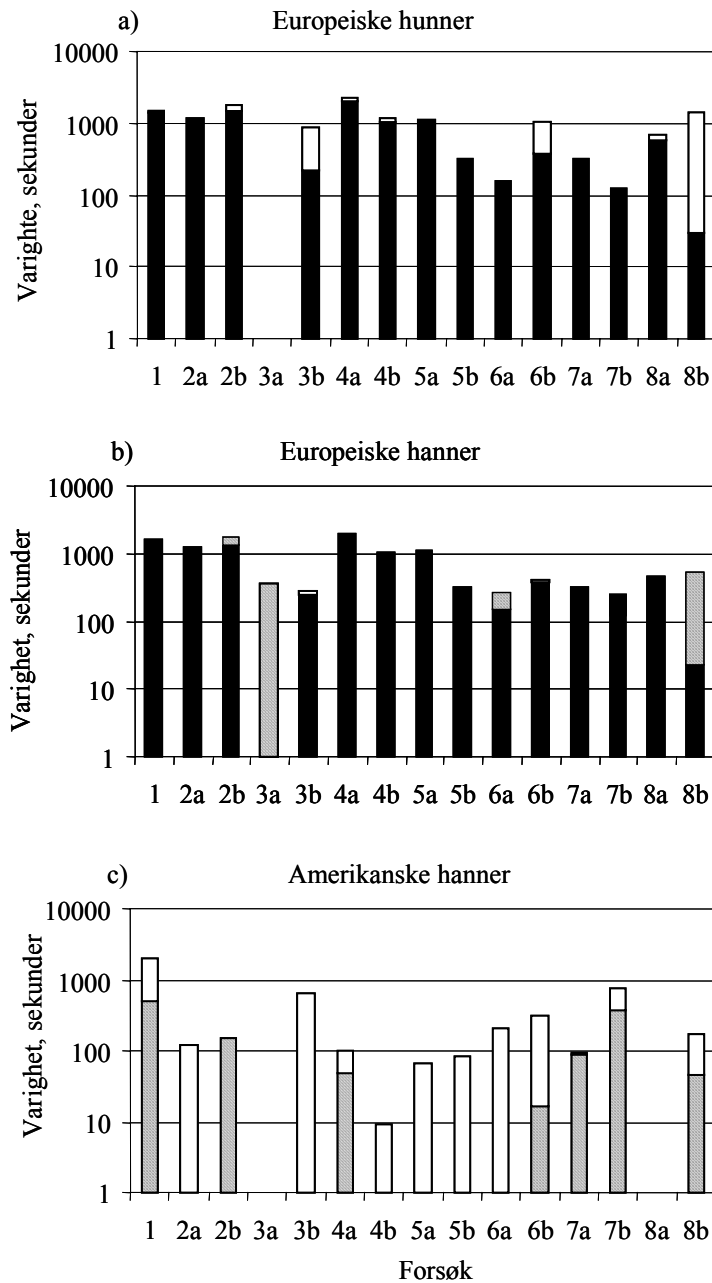
**Figur 2.** Samlet varigheten (i sekunder) av felles opphold i skjul innen hvert forsøk, mellom europeiske hunner (eur.hunn) og europeiske hanner (svart søyle), europeiske hunner og amerikanske hanner (hvit søyle), eller europeiske hanner og amerikanske hanner (stripet søyle). Fordelingen for henholdsvis europeiske hunner, hanner og amerikanske hanner er vist i figurene a), b) og c). Merk at y-aksen er en logaritmisk skala.

**Figure 2.** Cumulative duration (in sec) of cohabitation in each trial, between European female together with European males (black bar), with American males (White bar), or between European and American males (Striped bar). The activities for females, European males and American males are shown in a), b) and c), respectively. The time is shown in a log-scale.



Figur 3. Samlet varigheten (i sekunder) av besøk utenfor skjulåpningen til en annen hummer innen hvert forsøk, mellom europeiske hunner og europeiske hanner (svart søyle), europeiske hunner og amerikanske hanner (hvit søyle), eller europeiske hanner og amerikanske hanner (stripet søyle). Fordelingen for henholdsvis europeiske hunner, hanner og amerikanske hanner er vist i figurene a), b) og c). Merk at y-aksen er en logaritmisk skala.

**Figure 3. Cumulative duration (in sec) of visit to the entrance of another lobster in shelter, in each trial, between European female together with European males ( black bar), with American males (White bar), or between European and American males (Striped bar). The activities for females, European males and American males are shown in a), b) and c), respectively. The time is shown in a log-scale.**



**Figur 4.** Samlet varigheten (i sekunder) av aggressive interaksjoner innen hvert forsøk, mellom europeiske hunner og europeiske hanner (svart søyle), europeiske hunner og amerikanske hanner (hvit søyle), eller europeiske hanner og amerikanske hanner (stripet søyle). Fordelingen for henholdsvis europeiske hunner, hanner og amerikanske hanner er vist i figurene a), b) og c). Merk at y-aksen er en logaritmisk skala.

**Figure 4.** Cumulative duration (in sec) of aggressive interactions in each trial, between European female and European males (black bar), American males (White bar), or between European and American males (Striped bar). The activities for females, European males and American males are shown in a), b) and c), respectively. The time is shown in a log-scale.

## Konklusjon

I alle fire aktivitetsgruppene: Parring og kurtise, Felles skjul, Besøk ved okkupert skjul og Aggressive interaksjoner, er det påvist artsrelaterte forskjeller, der den europeiske hannen og hunnen synes å være betydelig tiltrukket av hverandre, mens den amerikanske hannen ikke klart skilte mellom kjønnene. Den viste ingen interesse for hunnen som en mulig parringspartner.

Ved sameksistens i felles skjul virker det som det mer er en kamp om skjul enn å oppsøke en mulig parringspartner. Amerikansk hummer viser en tendens til høyere hyppighet og økt tidsbruk for besøk og interaksjoner med hunnen enn med den europeiske hannen. Dette kan komme av at hunnen ble introdusert etter at de to hannene hadde gått sammen en tid, og derfor utsettes for en dominantstest. Det kan også ha en betydning at den som regel var mindre og derfor en svakere motstander enn den europeiske hannen.

Det er ikke noe som tyder på at dominansforholdet mellom hannene påvirker utfallet av omgangen mellom hannene og hunnen, slik som det er kjent fra forsøk innen hver art (Atema, 1986; Debuse et al. 1999).

Alt i alt tyder resultatene på at den europeiske eller den amerikanske hummeren gjenkjenner sin egen art og har redusert omgang med den andre. Hvordan denne artsbarrieren fungerer er ikke klart. Da begge arter har et utseende og atferd som i utgangspunktet virker svært lik, er det trolig andre sanser som spiller inn. Hos alle undersøkte krepsdyr spiller kjemisk kommunikasjon en viktig rolle, så også fordelt sosiale livet til amerikansk hummer, ikke minst i parringsammenheng (Atema et al. 1999). Dette er ikke undersøkt hos europeisk hummer, men måten hummerne søkte hverandre opp på, og til dels påvirket hverandre på begge sider av en skillevegg, tyder på at lukt har en stor betydning. Det er derfor sannsynlig at kjemiske kommunikasjon kan ha en betydelig rolle for å hindre at artene i å blande seg. Molekylærbiologene ved Hull universitet planlegger å se nærmere på dette.

Artsbarrieren er en fordel som kan begrense skadevirkninger av utsatt amerikansk hummer i europeiske farvann. Men det må ikke glemmes at dette forsøket ble utført i en standardisert og relativt unormal biotop, der hunnen i tillegg hadde et valg av hanner å interferere med. Det er uvisst om en hunn som er i tidsnød for parring vil avstå eller likevel godta en amerikansk hann, om den er den eneste tilgjengelige. Det må også være klart at selv om faren for naturlig hybridisering kan se ut som å være liten, så vil den innførte amerikanske hummeren være en kilde for mulig smitte av sykdom og parasitter, opptre som konkurrent om skjul og sannsynligvis også for mat og derfor være et uønsket element i norske farvann.

**Takk til:**

- Universitetet i Hull, ved Dr. Thomas Breithaupt, som initierte prosjektet, sto for investering i laboratorium, forsøksdyr og nødvendig programvare for analysene, og inviterte Havforskningsinstituttet til å ta ledelsen i dette eksperimentet
- Austevoll havbruksstasjon, ved Anne Berit Skiftesvik for å bevilge lønn
- Program 1: Kystressurser og økologi, ved Einar Dahl,
- Program 14. reproduksjon og tidlig livshistorie hos fisk og skalldyr, ved Olav Kjesbu,
- Direktoratet for Naturforvaltning, ved Ingrid Bysveen Mjølnerød, for å bidra til reise og oppholdsmidler.

## Referanser

- Audouin, J. & Leglise, M. 1972.** Premiers résultats d'expériences relatives aux possibilités d'acclimatation de homard américain *Homarus americanus* en France. ICES CM E:34.
- Aiken, D.E. 1973.** Proecdysis, setal development and molt prediction in the American lobster (*Homarus americanus*). Journal of Fisheries Research Board Canada 30, 1337-1344.
- Atema, J. 1986.** Review of sexual selection and chemical communication in the lobster, *Homarus americanus*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 43, 2283-2290.
- Atema, J., Breithaupt, T., LeVay, A., Morrison, J., Mallidis, M. and Edattukaran, M. 1999.** Urine pheromones in the lobster, *Homarus americanus*: both males and females recognize individuals and only use the lateral antennule for this task. Chemical Senses 24, 615-616.
- Ball, B.; Linnane, A.; Munday, B.; Browne, R.; and Mercer, J.P. 2001.** The effect of cover on in situ predation in early benthic phase European lobster (*Homarus gammarus*). Journal of Marine Biological Association, UK, 81: 639-642.
- Berrill, M. 1974.** The burrowing behavior of newly-settled lobsters *Homarus vulgaris* (Crustacea-Decapoda). Journal of the Marine Biology Association, UK, 30: 285-287.
- Borthen, J., Agnalt, A.-L., Nøstvold, E., & Sørensen, J. 1998. Havbeite med hummer – artsrapport. Norges Forskningsråd, ISBN 82-91625-09-3, 60 s.
- Bowser, P.R. & Rosemark, R. 1981.** Mortalities of cultured lobsters, *Homarus*, associated with a molt death syndrome. Aquaculture 23: 11-18.
- Carlberg, J.M., van Olst, J.C. & Ford, R.F. 1978.** A comparison of larval and juvenile stages of the lobsters *Homarus americanus*, *Homarus gammarus* and their hybrid. In: Proceedings World Mariculture Society 9: 109-122.
- Cooper, R.A., and Uzmann, J.R. 1980.** Ecology of juvenile and adult *Homarus*. In: The Biology and Management of Lobsters (Eds. J.S. Cobb and B.F. Phillips), vol. 2, 97-142. Academic Press, New York.
- Debuse, V.J., Addison, J.T., and Reynolds, J.D. 1999.** The effects of sex ratio on sexual competition in the European lobster. Animal Behaviour, 58 (5): 973-981.
- Factor, J.R. 1995.** Biology of the Lobster *Homarus americanus*. Academic Press, San Diego.
- Fogarty, M.J. 1995.** Populations, fisheries, and management. In: Biology of the Lobster *Homarus americanus* (ed. J.R. Factor), 111-137. Academic Press, San Diego.
- Free, E.K. 1998.** Reproduction in the European lobster (*Homarus gammarus* (L)). In: The European Lobster *Homarus gammarus* (L.). Proceedings from the Seminar at Kvitsøy 1995 (Eds. G.I. van der Meeren & O. Soldal). Fisker og Havet 13: 4-27.
- Hedgecock, D., Moffett, W.L., Borgeson, W. & Nelson, K. 1977a.** Progress and problems in lobster broodstock development. In: Proceedings World Mariculture Society 9: 497-506..
- Holthuis, L.B. 1991.** Marine Lobsters of the World. Key to species *Homarus americanus*, *Homarus capensis*, *Homarus gammarus*. In: An Annotated and illustrated Catalogue of Species of interest to Fisheries Known to Date (Ed. L.B. Holthuis), FAO, Fisheries Synopsis, 125 (13):57-70.
- Kittaka, J., & Mercer, J. 1982.** Growth and morphology were compared with the hybrids, *H. gammarus* and *H. americanus*. Symposium on Genetics in Aquaculture, March 29, 1982, summary.



- Lavalli, K.L. & Barshaw, D.E. 1986.** Burrows protect postlarval lobsters *Homarus americanus* from predation by the non-burrowing cunner *Tautoglabrus adspersus* but not from the burrowing crab *Neopane texani*. Marine Ecology Progress Series, 32: 13-16.
- Linnane, A., Mazzoni, D., and Mercer, J.P. 2000.** A long-term mesocosm study on the settlement and survival of the juvenile European lobster *Homarus gammarus* L. in four , natural substrata. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 249: 51-64.
- Sheehy, M.R.J., Bannister, R.C.A., Wickins, J.F., and Shelton, P.J.M. 1999.** New perspectives on the growth and longevity of the European lobster (*Homarus gammarus*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 56: 1904-1915.
- Smith, I.P., Collins, K.J., and Jensen, A.C. 1998.** Movement and activity patterns of the European lobster, *Homarus gammarus*, revealed by electromagnetic telemetry. Marine Biology, 132: 611-623.
- Talbot, P., Thaler, C. & Wilson, P. 1984.** Spawning, egg attachment and egg retention in captive lobsters (*Homarus americanus*). Aquaculture 37: 239-249.
- van der Meeren, G.I., Ekeli, K.O, Jørstad, K.E & Tveite, S. 2000.** Americans on the wrong side – The lobster *Homarus americanus* in Norwegian waters. ICES CM 2000/U:20, 13 s.
- van der Meeren, G.I., & Ekeli, K.O. 2002.** Samkvem mellom europeisk hummer (*Homarus gammarus*) og amerikansk (*Homarus americanus*); Habitatvalg; Aktivitet; Dominans; Sosiale interaksjoner. Sluttrapport, Norges forskningsråd, Prosjekt no. 144720/720, Oslo 2002.
- van der Meeren, G.I. 1997.** Preliminary acoustic tracking of native and transplanted European Lobsters *Homarus gammarus* in open sea lagoon. Marine and Freshwater Research, vol. 48: 915-921.
- van der Meeren, G.I., and Uksnøy, L. 2000.** A comparison of claw development and dominance between wild and cultured male European lobster *Homarus gammarus*. Aquaculture International, 8(1): 77-94.
- Wahle & Steneck 1991.** Recruitment habitats and nursery grounds of the American lobster *Homarus americanus*: A demographic bottleneck? Marine Ecology progress Series, 69: 231-243.