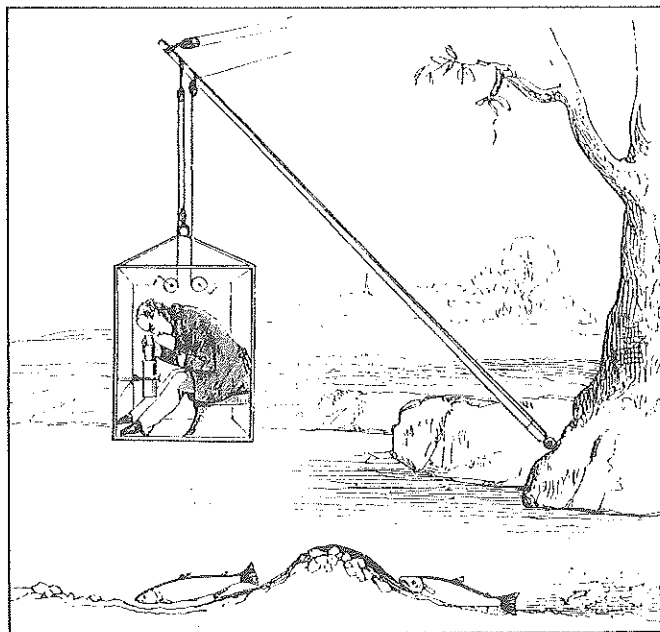




Information från

SÖTVATTENS- LABORATORIET

Drottningholm



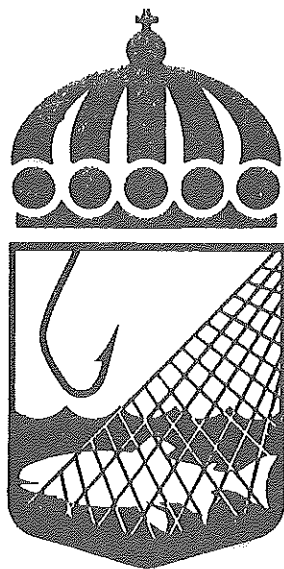
ROLAND ENGVIST

**Känner syskon av kräftyngel
igen varandra?**

Författare:

Roland Engkvist

Frejagatan 8 A
392 46 KALMAR



FISKERIVERKET

ISSN 0346-7007

KÄNNER SYSKON AV KRÄFTYNGEL IGEN VARANDRA?

Roland Engkvist

SAMMANFATTNING	1
INLEDNING	1
MATERIAL OCH METODER	3
RESULTAT	8
DISKUSSION	10
ERKÄNNANDEN	14
LITTERATUR	14
ENGLISH SUMMARY: DO JUVENILE SIBLINGS OF THE CRAY- FISH PACIFASTACUS LENIUSCULUS RECOGNIZE EACH OTHER?	17

SAMMANFATTNING

Överlevnaden hos signalkräftyngel testades i olika konstellationer av artfränder.

Överlevnaden i syskongrupper där alla kläckts tillsammans var högre än i syskongrupper där individerna kläckts åtskilt.

Överlevnaden i syskongrupper som kläckts åtskilt var högre än i grupper sammansatta av icke-syskon som kläckts åtskilt.

Resultaten antyder att signalkräftyngel känner igen varandra och att åtminstone två olika mekanismer kan ligga bakom.

INLEDNING

Hamilton (1964) framhåller att altruism (osjälviskhet) mellan släktingar skulle kunna gynnas av selektionen eftersom släktingar har fler gemensamma gener än vad slumpen skulle ge. Om mottagaren, av ett altruistiskt beteende, genom sin avkomma producerar fler gemensamma gener än vad givaren förlorar via den egna avkomman, ökar givaren på detta sätt sin andel gener i populationen "inclusive fitness". För att kunna rikta sin altruism måste naturligtvis givaren känna igen sina släktingar. Om man känner igen sina släktingar kan man också undvika inavel eller kanske till och med åstadkomma en optimal blandning av gener "optimal outbreeding" (Bateson 1980, 1982).

Man har i flera sammanhang visat att djur kan känna igen släktingar och särbehandla dem. Ett exempel är amerikansk sisel (Spermophilus beldingi) där systrar som fötts upp var för sig visar signifikant mindre inbördes aggressivitet än icke besläktade honor som fötts upp var för sig. Aggressivitet mellan hanar påverkas inte av släktskap. Dessa skillnader förklaras av djurens sociala system, där honorna bildar kolonier och hjälps åt med uppfödning av ungar, medan hanarna lever solitärt redan från tidig ålder. Honorna hjälpte sina släktingar i högre grad än de hjälpte sina icke-släktingar (Holmes & Sherman 1982).

Hos paddyngel (Bufo americanus) har man påvisat att obekanta syskon attraheras till varandra i högre grad än till bekanta icke-syskon. Detta gör att det skapas stim bestående av en hög andel syskon, vilket kan ge skydd mot viss predation (Waldman 1982, 1986).

Yngel av coho - lax (Oncorhynchus kisutch) söker sig till obekanta syskon hellre än till obekanta icke-syskon. Ynglen kan därigenom bilda stim som till stor del består av syskon, vilket kan ge "inclusive fitness" - effekter till följd av effektivare födosök och undvikande av viss predation (Quinn & Busack 1985).

De sociala insekterna (Hymenoptera) är väl undersökta i det här aktuella avseendet. Hamilton (1964) använde dem som exempel då han diskuterade utveckling av socialt och altruistiskt beteende. Han menade att eftersom arbetsbin (t ex Apis mellifera) är mer besläktade med sina syskon ($3/4$) än med eventuell avkomma ($1/2$), lönar det sig att vara arbetsbi och att därmed föda upp sina syskon. Man har dock konstaterat att bi-samhällen ofta innehåller individer med avlägset inbördes släktskap. I detta läge riskerar ett arbetsbi att hjälpa en icke-släkting, vilket talar emot Hamiltons teori.

En annan undersökning antyder emellertid att myror (Camponotus floridans) kan skilja bekanta syskon från bekanta icke-syskon. De kan då inom samhället särbehandla sina syskon, vilket också skulle stödja Hamiltons teori (Carlin et al. 1987).

En bryozo (Bugula neritina) har visat sig bilda kolonier tillsammans med syskon i högre grad än med icke-syskon, vilket antyder att det känner igen varandra. En avgörande förklaring kan man möjligen finna i djurets naturliga miljö. Under de tidiga yngelstadierna är B. neritina utsatt för fiskpredation. Fisk betar från kanterna av larvkolonier och lämnar en rest i mitten. Om kolonin består av syskon, har "kant"-djuren inte offrat sig i onödan (Keough 1984).

Igenkänning av släktingar har, mig veterligen, inte påvisats inom någon art av Decapoda. Flera undersökningar tyder dock på

att sötvattenskräftor har de fysiologiska förutsättningarna för att kunna känna igen sina släktingar. Feromoner (doftämnen) har betydelse för kommunikation av artfränders aggressivitet (Thorp & Ammerman 1978), för reproduktiv isolering (Tierny & Dunham 1982) och t ex för att kräftyngel skall hitta tillbaka till modern (ej individ-specifikt) (Little 1975). Bovbjerg (1953, 1956) visade för 2 arter, att dominansförhållanden mellan kräftor snabbt upprättas i akvariemiljö. Detta kräver igenkänning på individnivå och Bovbjerg föreslog syn och känsel (via andra antennparet) som förmedlare av igenkänning.

I denna undersökning har jag studerat signalkräftyngels förmåga att känna igen sina syskon. Idén fick jag vid ett kläckningsförsök, där jag i ett akvarium hade en ren syskongrupp av yngel. Denna visade väsentligt högre överlevnad än blandade grupper i andra akvarier, vilket möjligen kunde tyda på mindre aggressivitet och mindre tendens till kannibalism (Bovbjerg 1956) bland syskon än bland icke-syskon.

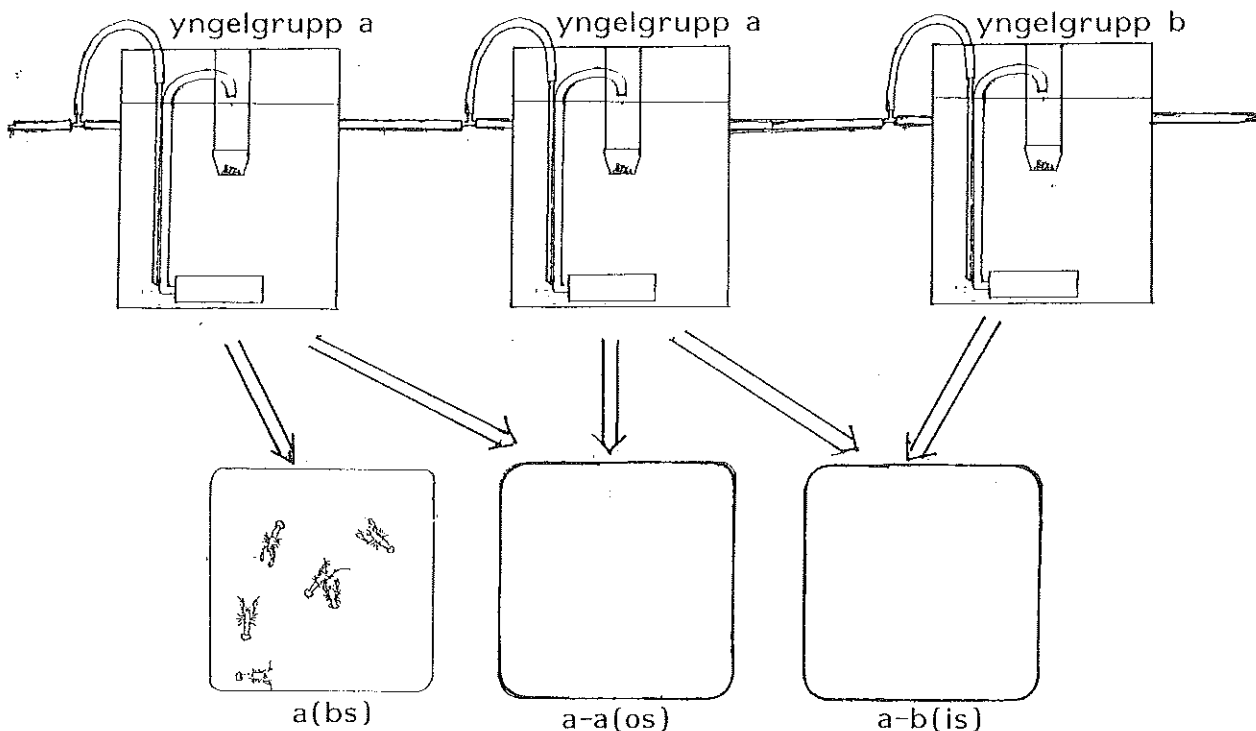
Frågan om aggressivitet och kannibalism är lägre mellan syskon än mellan obesläktade och/eller för varandra okända individer kan vara av praktisk betydelse. I samband med intensivodling av kräftor är det viktigt att minska yngelmortaliteten.

MATERIAL OCH METODER

Jag sammanförde kräftyngel i grupper med tre olika sammansättningar (Figur 1).

- Rena syskongrupper som kläckts i samma akvarium och alltså kände varandra innan experimentstarten (bekanta syskon=bs).
- Rena syskongrupper, men hälften i varje grupp kläcktes i ett akvarium och resten i ett annat. I dessa grupper var risken stor att konfronteras med obekanta syskon (obekanta syskon=os).

- Blandade grupper, med hälften av ynglen från en hona kläckta i ett akvarium, resten från en annan hona och kläckta i ett annat akvarium. Här var risken stor för konfrontation mellan icke bekanta icke-syskon (icke-syskon=is).

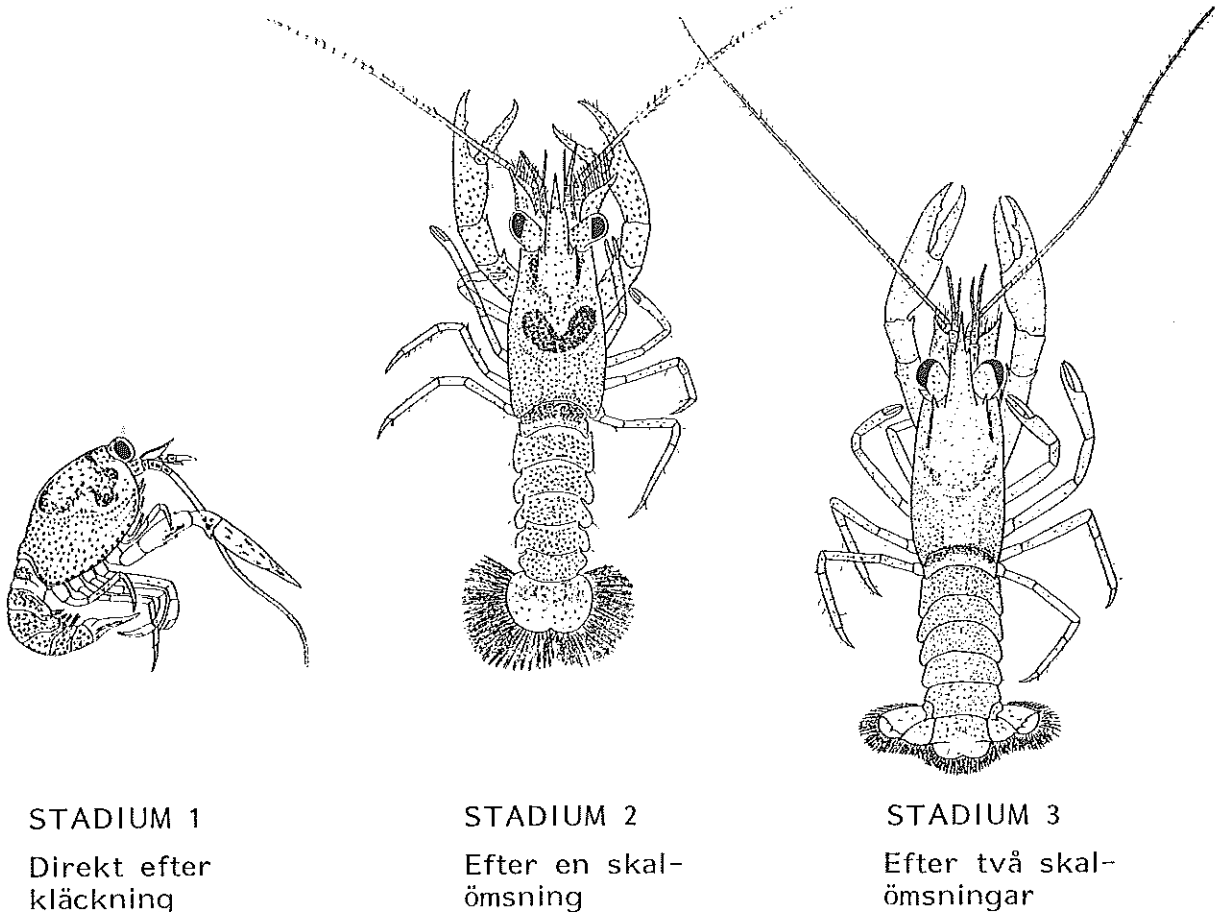


Figur 1. Översta raden visar 3 av de 20 stora kläckningsakvarierna, nämligen de som innehöll båda yngelgrupperna a och det som innehöll en yngelgrupp b. Undre raden visar 3 experimentakvarier (8x8 cm²). Schematiskt visas hur experimentgrupperna sammansattes.

Som mått på igenkänning och eventuellt differentierat beteende mellan syskon och icke-syskon använde jag antalet överlevande i respektive grupp.

Jag eftersträvade att starta experimenten med ynglen i stadium 2 (Figur 2). Tanken var att de skulle byta skal till stadium 3 under försökets gång. Vid skalbyte är ynglen känsliga för angrepp från t ex andra yngel, varför ett eventuellt differentierat beteende beroende på släktskap skulle kunna visa sig här.

I juni 1987 fick jag tio rombärande signalkräfthonor från Simon-torps Akvatiska Avelslaboratorium. Jag eftersträvade jämstora exemplar. Under tiden 11-12 juni plockades rommen bort från honorna



Figur 2. Olika yngelstadier av signalkräfta. Notera förändringen i telsons utformning mellan stadium 2 och 3 (Andrews 1907).

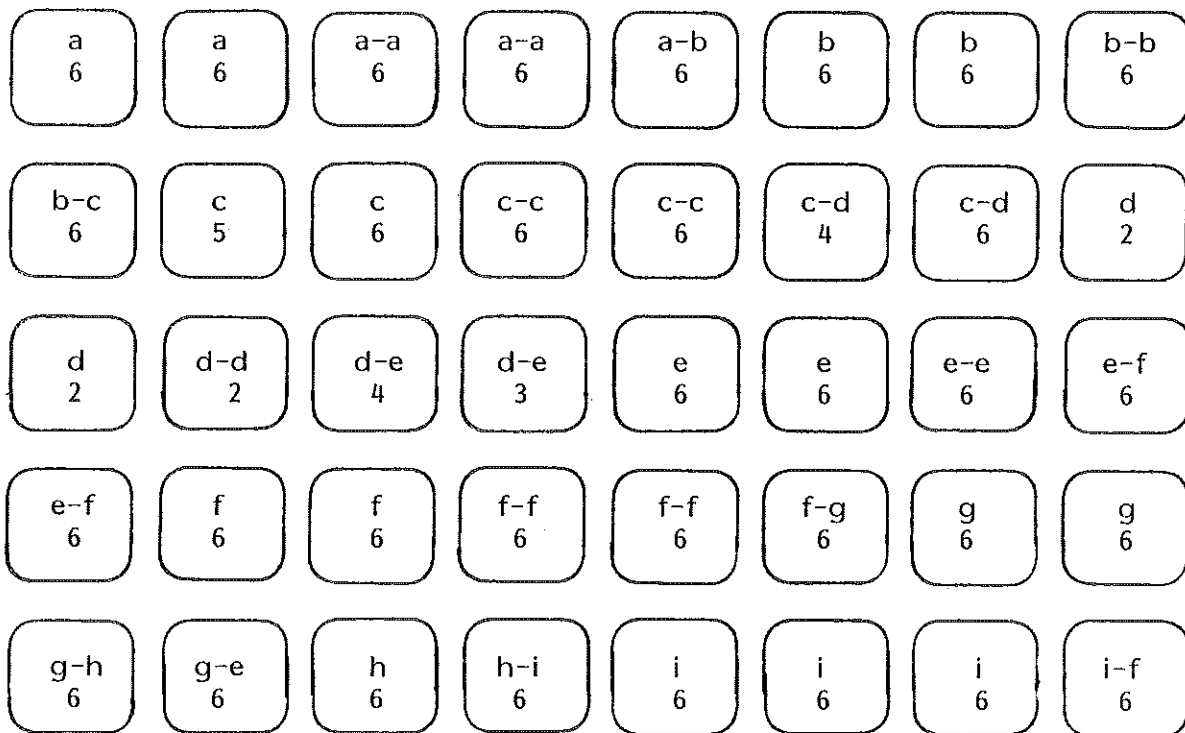
med plastskonad pincett. Varje honas romkorn räknades, vägdes och delades i 2 lika stora portioner (65-127 romkorn per portion). Varje portion fördelades slumpvis till ett av totalt tjugoto kläckningsakvarier (Figur 1). Genomgående användes Kalmar kommuns kranvatten som luftats i 3 dygn. Akvariebottnarna täcktes med skalgrus. Varje romportion placerades i en 6 x 5 cm stor plastkorg med nätbotten. Korgen hängdes ca 10 cm under vattenytan i akvariet. Luftning och vattenrening sköttes med skumgumfilter. Filtrets vattenutkast placerades ovanför korgen för att säkerställa cirkulation av syresatt vatten förbi romkornen (Figur 1). Luften togs från ett centralt system.

Kläckningstemperaturen hölls vid 12-13°C därtill i indirekt belysning med hjälp av en matt 60 W-lampa, riktad mot vitt tak, tänd mellan 04.00 och 21.00. Litet dagsljus kom in via väggventil.

Döda romkorn och yngel avlägsnades efterhand. Kläckning ägde rum mellan 21 juni och 2 juli och överlevnaden i kläckningsakvarier-
na varierade mellan 0 och 86%. Medelöverlevnad från ägg till
stadium 3 var 29%. En syskonkull kläcktes sent och kunde ej tas
med i experimentet. Fram till försöksstarten matades ynglen med
en blandning av levande vattenloppor och finfördelad spenat.

Försöksuppställningen (Figur 3) styrdes av den ojämna överlevna-
den i kläckningsakvarierna. I experimentet, som startade 20-21
juli, ingick yngel från 9 honor. De yngelkullar som kom till
användning benämnes a, b, c, d, e, f, g, h och i.

Dessa beteckningar används nedan i figurer m m för att ange vil-
ka yngelkonstellationer som avses.



Figur 3. Försöksuppställning. Varje fyrkant representerar ett
8x8 cm² försöksakvarium. Bokstäverna anger yngelkonstel-
lationen i resp akvarium.
exempel: a motsvarar bs-grupp från kull a
a-a är os-grupp från kull a
a-b är is-grupp från kullarna a och b.
Från försöksstarten sattes 6 yngel i varje akvarium.
Siffrorna anger hur många av dessa som var i stadium 2
vid försökens början. Exempel: 5 betyder 5 yngel i stadium
2 och 1 yngel i stadium 3.

Som försöksakvarier användes vita plastburkar med $8 \times 8 \text{ cm}^2$ bottenyta. I varje burk placerades 6 yngel, vilket innebar en täthet av 950 yngel per m^2 . 150 ml luftat kranvatten och 10.0 g skalgrus tillsattes varje burk. Ynglen "plockades" individuellt från kläckningsakvarierna med en upp och ned-vänd 10 ml mätpipett. Ynglen fick torka ca 30 sekunder på finmaskigt nät, varefter de lades på filtrerpapper ca 30 sekunder. Slutligen vägdes de på ett andra filtrerpapper, varvid man optiskt kunde konstatera att ytterligare vatten ej lämnade ynglen. När ynglen överförts till försöksakvarier observerades förekommande skador med stereolupp. Totalt noterades 12 skadade antenner (ur antennpar 2) samt 2 saknade chelipeder. Dessa skador bedömdes som obetydliga och ingen hänsyn togs till dem vid senare beräkningar.

Där yngeltillgången tillät, dubblerades vissa konstellationer; vilka framgår av Figur 3. Totalt användes 45 försöksakvarier och av dessa har resultaten från 40 använts. Övriga akvarier bestod av yngel i stadium 3 redan vid försöksstart och uteslöts därför ur försöket.

Ynglen matades dagligen med finfördelad spenat i överskott (0.1 g per akvarium och matningstillfälle). Dagligen noterades också överlevnad, skador samt skalbyten. Vatten byttes var tredje dag. Temperaturen under försöket hölls vid 15°C .

Försöket avslutades 2-3 augusti, alltså efter 13-14 dagar. Överlevande yngel räknades, skador (en skada=en saknad extremitet) observerades och ynglen vägdes med varje försöksgrupp för sig.

För statistiska beräkningar har tre test använts.

a) Pitmans icke-parametriska permutations-test (Lehman 1959, Bradley 1968), som testar korrelationen mellan två variabler (här släktskap och överlevnad) för varje värde på en tredje bakgrundsvariabel (i detta fall tidsspridningen av skalbyten). Dessa korrelationsvärden sammanvägs över bakgrundsvariabelns olika värden till ett sammansatt test. Testet utfördes med ett datorprogram framtaget vid Avdelningen för Matematisk Statistik, CTH och Göteborgs Datacentral.

Släktskapsvariabeln tilldelades tre olika värden; 1 för yngelgrupper av typ bs, 2 för os-grupper och 3 för is-grupper.

b) Wilcoxons "signed rank sum test" (Siegel 1956).

c) Kruskal-Wallis "one way analysis of variance" (Siegel 1956).

RESULTAT

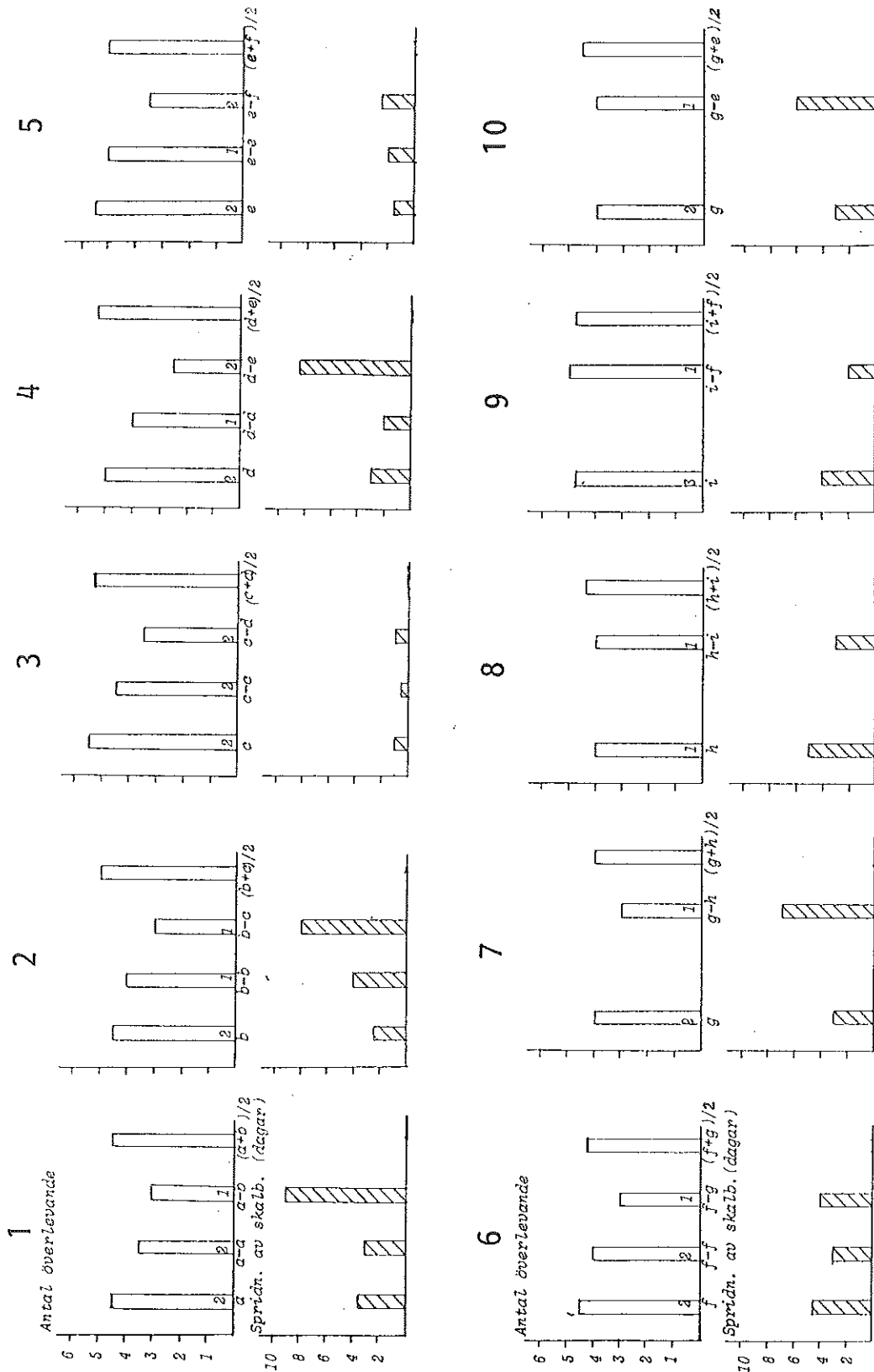
Resultatet av överlevnadsförsöket redovisas i form av stapeldiagram i Figur 4. Varje syskonkull, a-i, har ett eget diagram-par, där det övre anger antalet överlevande och det undre anger tidsspridningen av skalbyten (tid i dagar från första till sista observerade skalbyte i respektive försöksakvarium). Det ojämna kläckningsutfallet gjorde att kullarna g-i ej kunde testas mot obekanta syskon. Yngelkull d kläcktes tidigare än övriga kullar och hade vid försöksstarten i hög utsträckning redan uppnått stadium 3 (Figur 3). Dess resultat (Figur 4) avviker inte markant från övriga kullars, varför några särskilda beräkningar inte gjorts för denna kull.

Under varje diagram-par anges yngelkonstellation. Den fjärde stapeln i varje diagram anger medelvärde för ingående kullars bs-värden. För att kontrollera att de i respektive testsituation ingående yngelkullarna, inte skilde sig åt vad gäller överlevnad. I basen av staplarna för överlevnad anges antal replikat (upprepningar) av respektive yngelkonstellation.

I de fall replikat föreligger har medelvärdet av dessa använts vid konstruktion av diagram.

Med tidsspridningen av skalbyten som bakgrundsvariabel erhöles signifikant samband mellan släktskap och överlevnad (Pitman, $p < 0.01$, tvåsidigt test).

Bekanta syskon (bs) överlevde i högre grad än obekanta syskon (os) (Wilcoxon, $p < 0.05$, tvåsidigt test). Obekanta syskon överlevde i högre grad än icke-syskon (is) (Wilcoxon, $p < 0.05$, tvåsidigt test).



Figur 4. Diagram-paren 1-9 visar hur de olika yngelkonstellationerna överlevde. Det övre diagrammet i varje par visar överlevnaden, det undre visar tidspridningen av skalbyten. Diagram 10 faller utanför försöksserien, men g-e-värdet har använts vid beräkningarna. Under staplarna för överlevnad är angivet den yngelkonstellation som testats. I staplarnas bas är angivet antalet replikat av resp konstellation. Den 4:e stapeln i överlevnadsdiagrammet visar medelöverlevnaden för ingående syskonkullars bs-värden.

Vid försökets slut testades antalet skador mot släktskap i varje yngelkonstellation. Något samband kunde ej säkerställas ($0.7 > p > 0.5$, Kruskal-Wallis).

De fem försöksgrupper som vid försöksstarten redan uppnått stadium 3 och ej medräknats ovan, bestod av yngelkonstellationerna a, c, d, f och f-a, respektive och de visade en överlevnad på 6, 6, 5, 6 och 6, respektive (Tabell 1).

I Tabell 1 redovisas resultatet av de vägningar som gjordes före och efter försöket.

DISKUSSION

Resultatet av vägningarna har inte bearbetats utöver vad som framgår av resultatredovisningen. Försökstiden har varit för kort för att viktdifferenser skall kunna ge tydlig information om eventuellt differentierat beteende mellan ynglen.

De fem försöksgrupper som sattes i stadium 3 var ej slumpvis utvalda. Den höga överlevnaden poängterar dock ynglens ökade känslighet i samband med skalbyten såsom i försöksserien.

Ynglen är kläckta under en 12-dagarsperiod. När jag sammanförde olika syskongrupper medverkade detta till att det blev stor tidsspridning av individernas skalbyten i vissa akvarier. Hårdskaliga kräftor prederar lätt på skalömsande. Bovbjerg (1956) fann att omgivande hårdskaliga kräftor (Procambarus alleni) observerade skalömsande individer och anföll dessa oavsett om de tidigare varit dominanta i gruppen. Om tidsspridningen av skalbyte är större i försök där yngel av olika honor sammanförts, kan detta således bidra till att förklara varför syskon överlever bättre tillsammans än om de kombineras med icke-syskon. I materialet kan man se en tendens till samvariation mellan överlevnad och skalbytesspridning (Figur 4, diagram 1 och 2). Vid test med skalbytesspridningen som bakgrundsvariabel erhöles ändå signifikant samband mellan släktskap och överlevnad. Variationen i överlevnad kan därför bara till en del förklaras av tidsspridningen av skalbyten.

I försöksakvarierna hade ynglen tillgång till vegetabilisk föda i överskott. Ynglen behövde därför inte predera på andra yngel för sin överlevnad. Altruism mellan syskon bör i detta läge leda till högre överlevnad.

Tabell 1. Yngelvikter före och efter försöket. Individuella vikter har framräknats genom att dela resp försöksgrupps totalvikt med ingående antal individer. Replikat av resp konstellation är räknade tillsammans. De fem sista raderna hänför sig till de yngel som vid försökets början uppnått yngelstadium 3.

Yngelkonstellation	Antal		Vikt (mg)		Vikt (mg)		Procentuell	
	före	efter	Totalt före	Totalt efter	per ind före	per ind efter	ändring tot	ändring ind
a	12	9	351	390	29.3	43.3	+38.7	+47.9
a-a	12	7	381	300	31.8	42.9	-21.2	+11.1
a-b	6	3	168	100	28.0	33.3	-40.5	+18.9
b	12	9	340	348	28.3	38.7	+ 2.4	+36.6
b-b	6	4	-	160	-	40.0	-	-
b-c	6	3	-	152	-	50.7	-	-
c	12	11	405	480	33.8	43.6	+18.5	+29.1
c-c	12	9	362	410	30.2	45.6	+13.3	+51.1
c-d	12	7	381	273	31.8	39.0	-28.3	+22.6
d	12	10	389	343	32.4	34.3	-11.8	+5.90
d-d	6	4	190	138	31.7	34.5	-27.0	+8.83
d-e	12	5	347	178	28.9	35.6	-48.7	+23.2
e	12	11	292	358	24.3	32.5	+22.6	+33.9
e-e	6	5	160	170	26.7	34.0	+6.25	+27.3
e-f	12	7	330	297	27.5	42.4	-10.0	+54.3
f	12	9	329	374	27.4	41.6	+13.7	+51.7
f-f	12	8	348	350	29.0	43.8	+0.72	+50.9
f-g	6	3	176	140	29.3	46.7	-20.4	+59.4
g	12	8	322	327	26.8	40.9	+1.60	+52.5
g-h	6	3	167	123	27.8	41.0	-26.3	+47.5
g-e	6	4	147	140	24.4	35.0	-4.50	+43.4
h	6	4	154	132	25.7	33.0	-14.4	+28.3
h-i	6	4	160	158	26.7	39.5	-1.30	+47.9
i	18	14	491	565	27.3	40.4	+15.1	+47.8
i-f	6	5	170	218	28.3	43.6	+28.2	+54.0
d	6	5	190	170	31.7	34.0	-10.5	+7.26
a	6	6	260	278	43.3	46.3	+6.92	+6.92
f	6	6	240	302	40.0	50.3	+25.8	+25.8
f-a	6	6	280	309	46.7	51.5	+10.3	+10.3
c	6	6	260	270	43.3	45.0	+3.93	+3.93

Sammantaget antyder resultaten att det finns någon form av igenkänning och därav följande differentierat beteende mellan signalkräfttyngel.

I litteraturen diskuteras huvudsakligen fyra funktionella (proximata) mekanismer bakom släkt-igenkänning (Getz 1981, Blaustein & O'hara 1981, Beecher 1982, Holmes & Sherman 1983, Lacy & Sherman 1983):

- A) Geografisk närhet; då det för en art finns stark korrelation mellan geografisk närhet och släktskap kan denna mekanism ge en säker bestämning. Här är det inte individen som känns igen utan platsen den befinner sig på, som kan vara t ex ett fågelbo (Burger 1974, Birkhead 1978).
- B) Association; d v s någon form av inläring av släktingars egenskaper genom umgänge. För säkert resultat kräver mekanismen att den man umgås med under ett tidigt stadium i livet verkligen är genetisk släkting. Mekanismen anges som den vanligaste inom djurvärlden. Det kan handla om inläring av läten och om dofter. Måsungar (Larus spp.) lär sig föräldrarnas läten (Beer 1970) och ungarna av brun rått (Rattus norvegicus) känner igen modern på doftämnen i hennes faeces (Leon 1978).
- C) Jämförelse av fenotyper "phenotype matching"; enligt denna modell kan djur känna igen släktingar som de inte träffat förut. Djuret jämför artfränders fenotyper med en inlärd mall. Mallen kan ha lärts in i kontakt med syskon eller genom inläring av den egna fenotypens egenskaper. Exempel som stöder förekomsten av denna mekanism finns från bl a amfibier (Bufo americanus) (Waldman 1986) och däggdjur (Spermophilus beldingi), (Holmes & Sherman 1982). Precisionen i denna mekanism är beroende av mallens komplexitet.
- D) Igenkänningsalleler "recognition alleles"; kräver nedärvning av ett gensystem som påverkar a) någon igenkänningsbar (fenotypisk) egenskap, b) igenkänning av denna egenskap och c) den sociala responsen som konsekvens av igenkänning (Hamilton

1964). Hamilton uttrycker själv viss tveksamhet till om en sådan "supergen" kan komma fram genom selektion. Dawkins (1976) belyser problematiken med begreppet "greenbearded genes". Gensystemet skall ge bäraren av genen grönt skägg, samt se till att han känner igen och särbehandlar andra bärare av grönt skägg. Mekanismen anses svår att påvisa experimentellt, då det är svårt att utesluta inlärningseffekter.

Mekanism B kan förklara varför bekanta syskon överlevde i högre grad än obekanta syskon och icke-syskon. Mekanism C kan förklara varför obekanta syskon överlevde i högre grad än icke-syskon.

Har signalkräftan användning för igenkänningsmekanismer? Sötvattenskräftor är mest kända för att hålla artfränder på avstånd i konkurrens om föda och skyddade boplatser och inte för kärvänlighet (Bovbjerg 1956, Appelberg 1986). Jag menar dock att det under vissa omständigheter kan finnas evolutionärt utrymme för igenkänningsmekanismer. I goda naturliga bestånd kan vuxna signalkräftor finnas i en täthet av 2 individer (varav en hona) per m² (Shimizu & Goldman 1983). Hon bär rommen, 50-260 romkorn per hona (Abrahamsson 1971), fäst vid pleopoderna under abdomen. När ynglen kläcks till yngelstadium 1 (Figur 2) sitter de fast hängande under modern (Andrews 1907). Efter någon vecka sker skalbyte till stadium 2, varefter ynglen kan röra sig fritt. Under detta stadium börjar ynglen utforska omgivningen med början på och invid honan. Vid fara flyr ynglen in under honans abdomen. Ynglen befinner sig nu i ett kritiskt stadium. De skall börja söka, fånga/hitta och inta föda, vilket kan kräva ett visst mått av aggressivt beteende, samtidigt som de umgås mycket tätt med framför allt syskon. Det är dock inte långt till närmaste icke-syskonkull och sannolikheten torde vara stor för sammanstötningar.

Under senare delen av yngelstadium 2 (varar ett par veckor) blir ynglen oberoende av modern, vilket kan sägas markeras av att hon själv börjar predera på sin avkomma. Under stadium 2 konfronteras ynglen med syskon som byter skal från stadium 1 till stadium 2 och från stadium 2 till stadium 3 och de utgör i dessa sammanhang lätta byten för varandra. Vid skalbytet mellan stadium 2

och stadium 3 är sannolikheten stor för konfrontation med icke-syskon. Från kläckning fram t o m skalbytet 2-3 kan man tänka sig att en mekanism som minskar aggressiviteten mellan syskon skulle kunna gynnas av selektionen.

För att ytterligare testa sambandet mellan släktskap och altruistiskt beteende bör fler experiment genomföras. Man kan till exempel, med metod enligt Bovbjerg (1953), observera och jämföra aggressivt beteende mellan syskon och mellan icke-syskon.

Resultaten av experiment kan naturligtvis inte överföras direkt på liv i naturlig miljö. Försöksynglen fick klara sig utan mor och i experimenten hade de inte tillgång till något skydd. Det senare problemet torde dock vara aktuellt även i naturlig miljö under den trängsel som uppstår i anslutning till kläckningen. I försöksakvarierna hade varje yngel, från början, minst två bekanta syskon omkring sig. Möjligen kan man tänka sig att effekten hade blivit starkare, och kanske mer naturnära, om man hade haft flera olika kullar tillsammans.

ERKÄNNANDEN

Jag vill tacka Torgny Bohlin som fått tåla många dumma frågor och som ändå till sist har hjälpt till att reda ut dem. Magnus Appelberg har, med sitt stora intresse för och kunnande om kräftor, varit en nödvändig källa till inspiration. Jag vill också tacka Stellan Karlsson med medarbetare vid Simontorps Akvatiska Avelslaboratorium, som inte minst bidragit med försöksdjuren. Till sist ett stort tack till personalen på högskolan i Kalmar som gav mig tillgång till lokaler och mycken annan hjälp.

LITTERATUR

Abrahamsson, S.A.A. 1971. Density, growth and reproduction in populations of Astacus astacus and Pacifastacus leniusculus in an isolated pond. *Oikos* 22:373-380.

Andrews, E.A. 1907. The young of the crayfish Astacus and Cambarus. *Smithsonian contributions to knowledge* 35:1-79.

- Appelberg, M. & T. Odelström. 1986. Habitat distribution, growth and abundance of the crayfish Astacus astacus L. in the littoral zone of four neutralized lakes. V: 1-30. In The crayfish Astacus astacus L. in acid and neutralized environments. Ph.D. Thesis, Uppsala Univ. 35 p.
- Bateson, P.P.G. 1980. Optimal outbreeding and the development of sexual preferences in Japanese quail. *Z.Tierpsychol.* 53: 231-244.
- Bateson, P.P.G. 1982. Preferences for cousins in Japanese quail. *Nature* 295:236-237.
- Beecher, M.D. 1982. Signature systems and kin recognition. *Amer. Zool.* 22:477-490.
- Beer, C.G. 1970. Individual recognition of voice in the social behavior of birds. p. 27-74. In Advances in the study of behaviour. Eds.: J.S. Rosenblatt, C.G. Beer & R.A. Hinde. Vol. 3. Academic Press, New York.
- Birkhead, T.R. 1978. Behavioural adaptations to high density nesting in the common quillmot Uria algae. *Anim.Behav.* 26:321-331.
- Blaustein, A.R. & R.K. O'hara. 1981. Genetic control for sibling recognition? *Nature* 290:246-248.
- Bovbjerg, R.V. 1953. Dominance order in the crayfish Orconectes virilis (Hagen). *Physiol.Zoöl.* 26:2.
- Bovbjerg, R.V. 1956. Some factors affecting aggressive behaviour in crayfish. *Physiol.Zoöl.* 29:2.
- Bradley, J.V. 1968. Distribution free statistics. Prentice Hall, London. 388 p.
- Burger, J. 1974. Breeding adaptations of Franklin's gull (Larus pipixcan) to a marsh habitat. *Anim.Behav.* 22:521-567.
- Carlin, N.F., B. Hölldobler & D.S. Gladstein. 1987. The kin recognition system of carpenter ants (Camponotus spp.) III, within-colony discrimination. *Behav.Ecol.Sociobiol.* 20:219-227.
- Dawkins, R. 1976. The selfish gene. Oxford University Press. 224 p.
- Getz, W.M. 1981. Genetically based kin recognition systems. *J. theor.Biol.* 92:209-226.
- Hamilton, W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour, 1-2. *J.theor.Biol.* 7:1-52.
- Holmes, W.G. & P.W. Sherman. 1982. The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels. *Amer.Zool.* 22: 491-517.

- Holmes, P.G. & P.W. Sherman. 1983. Kin recognition in animals. *Amer.Scient.* 71:46-55.
- Keough, M.J. 1984. Kin-recognition and the spatial distribution of larvae of the bryozoan Bugula neritina L. *Evolution* 38:142-147.
- Lacy, R.C. & P.W. Sherman. 1983. Kin recognition by phenotype matching. *Amer.Nat.* 121:489-512.
- Leon, M. 1978. Filial responsiveness to olfactory cues in the laboratory rat. p. 117-153. In *Advances in the study of behaviour*. Eds.: J.S. Rosenblatt, C.G. Beer, R.A. Hinde & M.C. Bysnel. Vol 10. Academic Press, New York.
- Lehman, E.L. 1959. Testing statistical hypotheses. John Wiley, New York. 369 p.
- Little, E.E. 1975. Chemical communication in maternal behaviour of crayfish. *Nature* 225:400-401.
- Quinn, T.P. & C.A. Busack. 1985. Chemosensory recognition of siblings in juvenile coho salmon (Onchorynchus kisutch). *Anim.Behav.* 33:51-56.
- Shimizu, S.J. & C.R. Goldman. 1983. Pacifastacus leniusculus (Dana) production in Sacramento river. p. 210-228. In *Freshwater crayfish V. Papers Fifth Internat.Symp.Freshw. Crayfish*, Davis, Calif. USA, 1981. Ed.: C.R. Goldman. Avi Publ.Comp., Westport, USA.
- Siegel, S. 1956. Non-parametric statistics for the behavioural sciences. McGraw-Hill, New York. 312 p.
- Thorp, J.H. & K.S. Ammerman. 1978. Chemical communication in the crayfish Procambarus acutus acutus. *Am.Midl.Nat.* 100: 471-474.
- Thierney, A.J. & D.W. Dunham. 1982. Chemical communication in the reproductive isolation of the crayfishes Orconectus propinguis and Orconectes virilis (Decapoda, Cambaridae). *J.Crustacean Biol.* 2:544-548.
- Waldman, B. 1982. Sibling association among schooling toad tadpoles. Field evidence and implications. *Anim.Behav.* 30:700-713.
- Waldman, B. 1986. Preference for unfamiliar siblings over familiar non-siblings in American toad (Bufo americanus) tadpoles. *Anim.Behav.* 34:48-53.

ENGLISH SUMMARY: DO JUVENILE SIBLINGS OF THE CRAY-
FISH PACIFASTACUS LENIUSCULUS
RECOGNIZE EACH OTHER?

The survival of juvenile crayfish Pacifastacus leniusculus was tested in groups with different combinations of relatedness. The survival of juvenile crayfish originating from the same brood was higher in batches where all individuals were hatched together, compared to the survival in batches where the individuals were hatched separate from each other.

When the juvenile crayfish were hatched separate from each other, a higher survival was noted in batches where the crayfish originated from the same brood, compared to the survival in batches composed of non-relatives.

The results indicate that juvenile crayfish do recognize each other, and that the recognition between individuals belonging to the same brood is caused by at least two different mechanisms.