

19



Fiskens behov og atferd

Jonatan Nilsson og Ole Folkedal

Havforskningsinstituttet

SAMMENDRAG

For å opprettholde god helse og velferd må fisk få dekket en rekke behov gjennom å nyttiggjøre seg av ressurser i sitt fysiske og biologiske miljø. Dette gjøres i stor grad gjennom atferd, som ved å tilpasse seg nåværende miljø eller forflytte seg til et annet miljø som bedre kan dekke behovene. Atferds-beslutninger krever kontinuerlige prioriteringer mellom mange mulige valg, hvor hjernen beslutter utfallet gitt forventet grad av følelsesmessig «belønning» og «straff». Slike evalueringer skjer på et bakteppe av både indre og ytre miljø, og forandrer seg dermed gradvis med f.eks. grad av sult og restitusjon, tid på døgnet og om miljøet oppleves som trygt eller ei. Oppfattelsen av miljøet oppdateres også stadig gjennom mer eller mindre komplekse tilvennings- og læringsprosesser. For eksempel kan fryktresponsen til en stimulus avta hvis fisk erfarer det som ufarlig, og stimuli som i utgangspunktet ikke betyr noe kan bli relevante og utløse respons dersom de assosieres med noe biologisk viktig, som mat eller fare. Slike responser varierer med arters naturlige atferd, for eksempel hvordan de jakter. Å tolke fiskeatferd som indikator for deres velferd krever derfor at en er kjent med fisken sin naturlige biologi, miljøet den lever i, og hva og hvor effektivt de evner å lære og tilpasse seg.

19.1 BEHOV HOS DYR

Alle dyr har behov som må dekkes for at de skal kunne overleve, vokse og reproducere seg. For å dekke behovene må de nyttiggjøre seg ressurser fra det fysiske miljøet, artsfrender og andre organismer, og det er helt avgjørende for dyrenes evne til å prestere at de har tilgang til det de trenger, og at de vet når, hvor og hvordan de kan få tak i ressursene. Ultimate behov er essensielle for kroppsfunksjonene og dermed overlevelse på kort sikt, dvs. dyret vil dø innen relativt kort tid dersom disse behovene ikke er dekket. Eksempler på ultimate behov er respirasjon, ernæring, termoregulering og osmotisk balanse (ionebalanse i kroppsvæskene). Proksimate behov, eller atferdsbehov, er ikke direkte livsnødvendige, men dersom de ikke dekkes vil de redusere dyret sine muligheter til å prestere, overleve og føre genene videre. Eksempler på proksimate behov er forbedring av ferdigheter og kroppskontroll (som lek hos visse dyr), utforskningsatferd som øker sannsynligheten for å finne mat og andre ressurser, sosial atferd som skaper trygghet og informasjonsdeling mellom individer, og seksuell atferd som er forutsetning for reproduksjon. Hva som behøves for å dekke en arts behov kan variere med livsstadium, som for eksempel hos anadrom laksefisk hvor behovet for osmotisk balanse hos parr eller under gyting vil dekkes av ferskvann, mens det hos post-smolt vil best dekkes av sjøvann. Behovet for å ha riktig osmotisk balanse i kroppsvæskene er likevel det samme uavhengig av miljø. På tilsvarende måte kan best mulige betingelser for å dekke et behov endre seg med fisken sin tilvenning eller erfaring, for eksempel etter akklimering til en ny temperatur, eller som et resultat av læring. Noen atferdsbehov er mer, eller utelukkende, viktige i livsfaser, som seksuell atferd. Velferdsbehov for laksefisk er gitt i **tabell 19.1**.

Tabell 19.1. Velferdsbehov til laksefisk (fra Noble et al. 2018).

Behov	Beskrivelse
Spising og ernæring	Tilgang til næringsrik og sunn mat
Respirasjon	Opptak av oksygen, og utskillelse av karbondioksid ved ventilering
Osmotisk balanse	Tilgang til vann med riktig saltinnhold og pH. Sikre at optimale konsentrasjoner av elektrolytter og ikke-elektrolytter er opprettholdt i celler, kroppsvev, og i interstitiell væske
Termisk regulering	Tilgang til temperaturer de kan tilpasse seg. Mulighet for optimalisering av metabolisme og temperatur, inkludert termisk komfort
God vannkvalitet	Fraværet av skadelige konsentrasjoner av gasser, ioner, metabolitter, toksiner, og ulike partikler
Kroppspfleie	Mulighet til å rense kroppen, klø, og fjerne parasitter
Hygiene	Ekspontert til miljø med lave konsentrasjoner av skadelige organismer (f.eks. parasitter, bakterier og virus)
Sikkerhet og beskyttelse	Mulighet for å unngå fare og fysiske skader.
Atferdskontroll	Mulighet for å holde balansen og bevege seg fritt
Sosial kontakt	Samkvem med likesinnede av samme art
Hvile	Mulighet til å innhente seg etter høy aktivitet, og mulighet for hvile og søvn
Utforskning	Mulighet for å søke etter ressurser og utforske omgivelsene fritt
Seksuell atferd	Mulighet til å migrere, utføre paringsatferd og gyte

19.2 MOTIVASJONSSYSTEMER

Hvordan vet så dyr, inklusive mennesker, om behovene deres er dekket? Og hva driver oss til å dekke behovene? Dyr, mennesker inkludert, har ingen bevisst innsikt i hvilke nivå av fysiologiske parametre, grad av fysisk utfoldelse, sosiale interaksjoner osv. som er optimale, og dermed maksimerer overlevelse og reproduktiv suksess. Hjernens sitt motivasjonssystem er en «guide» som kontinuerlig hjelper oss med dette ved å *belønne* eller *straffe* handlinger, eller mangel på handlinger, med følelser (emosjoner). «Riktige» handlinger, som sannsynligvis bidrar til å dekke et eller flere behov, belønnes med positive følelser, mens «feilaktige» handlinger, enten det er å unnlate «riktig handling» eller handling med skadelig konsekvens, straffes med negative følelser. For eksempel, når vi ikke får dekket behovet for ernæring opplever vi den negative følelsen sult, som motiverer oss til å finne mat. Vi blir da belønnet med den positive følelsen av å bli mett. Atferder som belønnes med positive følelser er de som har vært «riktige» i et evolusjonært perspektiv, dvs. har økt sannsynligheten for å føre genene videre. Negative følelser er minst like viktige som de positive. Smerte er livsviktig for å unngå fysisk skade, kvalme for å unngå forgiftning, og fysisk utmattelse for å ikke slite ut muskler og ledd. Angst/redsel hjelper med å unngå hva vi antar er farlig, og kan involvere sosiale forhold; i naturen kan det for eksempel være livsfarlig å bli utstøtt av flokken. I den moderne verden kan dog angst hos mennesker få ulykkelige utfall, hvor f.eks. full aktivering av sansene på kjøpesenteret er kontraproduktivt i forhold til behovet for årvåkenhet våre forfedre behøvde ved vannhullet blant ville dyr. Sorg kan, i hvert fall hos mennesker, ansees som en mekanisme for «passivitet», for å unngå forhastede handlinger etter en negativ omveltning i livet.

Følelser-apparatet er en mekanisme som evolusjonært sett har blitt utviklet fordi det maksimerer overlevelse og reproduksjon, ikke for å oppnå lykke eller nytelse hos individer. Det

betyr ikke at atferdene som fører til mest lykke eller minst ubehag nødvendigvis fører til positivt utfall i enhver situasjon. Det er heller ikke slik at motivasjonen bak atferd i en gitt situasjon drives av den evolusjonære suksessen - det er i hovedsak følelsene som styrer individet sin atferd. Dette er særlig tydelig for det moderne mennesket som i stor grad lever under andre forutsetninger enn de vi evolusjonært sett har adaptert oss til. Vi nyter sex selv om vi ved hjelp av preventivmidler aktivt unngår reproduksjon, trener uten å utføre nyttearbeid, mange har et stort og skadelig inntak av energirik kost, og antidepressiva benyttes til å fjerne/dempe negative følelser.

Dyr sin atferd etterstreber som sagt belønning (positive følelser) og minimering av straff (negative følelser). Summen av motivasjonene vil til enhver tid virke i favør av det antatt mest positive utfallet. Slik "nytelsemaksimering" (eller ubehagsminimering) motiverer dyret til å prioritere det som oppleves som «viktigst» i situasjonen. «Nytelse» er da en felles «valuta» for dyret sin motivasjon til å dekke sine ulike behov, og styrer hva dyret foretar seg (Cabanac's maxim, "Pleasure is the common currency"). For eksempel så kan en relativt mett fisk prioritere trygghet og skjul fra predatorer fremfor spising, imens motivasjonen for å dekke ernæringsbehovet stiger over tid og den blir mer risikovillig ovenfor predatorer. Uten en felles «valuta» for prioritering av hvilke motivasjoner som blir uttrykt, kan vi tenke at hjernen måtte hatt et utall separate «koblinger» for å dekke alle tenkelige situasjoner.

En balanse av positive og negative følelser er normalt i alle dyrs liv, og er svært sentralt i tilvenning til og mestring av de variasjoner som dyr normalt erfarer i sitt levested. Dyrevelferd kan defineres som «livskvalitet som oppfattet av dyret selv», og god velferd forutsetter bred fysiologisk og atferdsmessig kapasitet til å forutse og takle de utfordringer levestedet byr på. Om et dyr mislykkes i å dekke sine behov, og negative følelser dominerer og vedvarer, så vil dyret oppleve livskvaliteten som redusert, dvs. ha dårligere velferd. Tidsaspektet for hvor hurtig dette skjer avhenger av hvilke behov det er snakk om, og i hvor stor grad behov forblir udekket. For eksempel, for høy temperatur vil gi redusert velferd på relativt kort tidsskala sammenlignet med matmangel, og velferdsreduksjonen vil skje raskere jo høyere temperaturen er. Da fisk er vekselvarme dyr vil også temperaturen spille en sterk rolle for hvor raskt de opplever sult og behov for å spise.

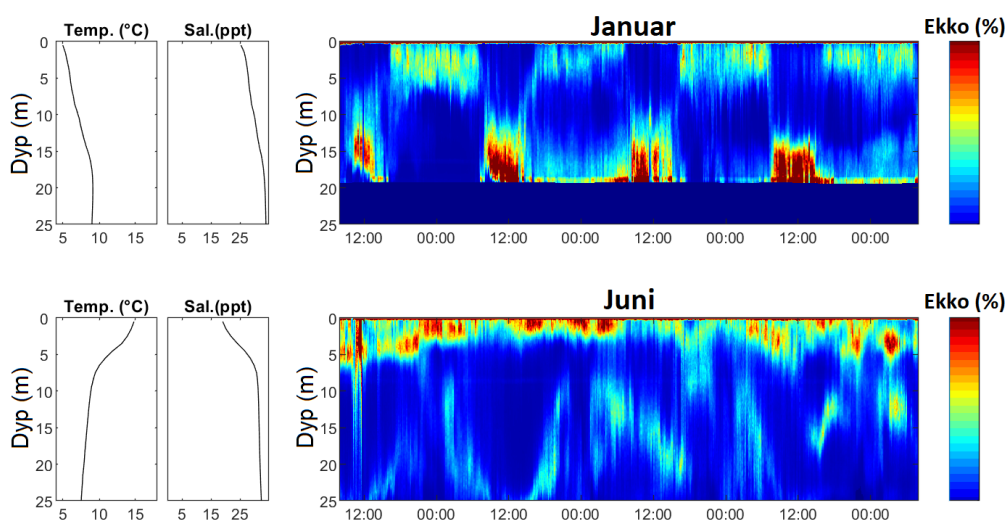
Direkte mål på et dyr sin følelsesbalanse er utfordrende, eller til og med umulig, særlig fordi fisk ikke har ansiktsuttrykk eller lager følelsesrelaterte lyder, hvert fall ikke som er intuitivt forståelige for oss mennesker. Hvordan er det da mulig å evaluere velferdstilstanden til fisk, med en velferdsdefinisjon basert på hvordan fisken føler seg? Her må vi støtte oss på kunnskap om arters behov som uttrykkes i miljøpreferanser, fysiologiske toleransegrenser og atferd, samt observasjon av miljøet. Denne kunnskapen er basis for velferdsindikatorer (VI-er), som deles inn i dyrebaserte (*direkte*) VI-er, som beskriver dyret sin tilstand og atferd, og miljøbaserte (*indirekte*) VI-er som beskriver miljøet og dermed antatt påvirkning på dyret. Velferdsindikatorer generelt og bruk av disse er beskrevet nærmere i kapittel 20. Atferd kan også være en velferdsindikator, og er på mange måter en av de beste indikatorene på fisk og andre dyr sin velferd, da atferd gir et direkte signal om hvordan dyr opplever sin situasjon. Atferd for å dekke ulike behov varierer selvsagt mellom behov, hvordan behovet er balansert i forhold til andre behov, og hva individet har av informasjon om miljøet sitt. Videre er det til dels store forskjeller i atferd mellom arter og livsstadier. Å tolke atferd som et signal på velferdsstatus krever derfor forståelse av hvorfor dyr oppfører seg som de gjør.

19.3 ATFERD

Dyr tilpasser seg endringer i sitt ytre og indre miljø gjennom regulering av både fysiologi og atferd. Via atferd kan de forflytte seg til et ytre miljø som er bedre tilpasset deres indre miljø og i større grad dekker behovene. For eksempel, som kaldblodig dyr kan fisk endre kroppstemperatur ved å svømme til kaldere eller varmere vann. Mens varmblodige dyr, som mennesker, kan bekjempe infeksjon med økt kroppstemperatur (feber), er det vist at fisk kan respondere på infeksjon ved å svømme til varmere vann og dermed øke kroppstemperaturen og immunresponsen. Dette kalles atferdsfeber (*behavioural fever*) og er påvist hos flere fiskearter, inkludert laksefisk. Endring i vann- og dermed kroppstemperatur påvirker også direkte andre kroppsfunksjoner som den metabolske raten hos fisk. Gjennom atferd kan fisken velge å posisjonere seg i de tilgjengelige miljøforholdene som optimaliserer metabolisme og vekst, gitt at det er variasjon i miljøet og at fisken vet hvilke miljøgradienter som er å velge mellom. I naturen kan fisk forflytte seg både horisontalt,

for eksempel til en annen del av havet eller fjorden, og vertikalt til et annet dyp for å skifte miljø. I oppdrettsmerder er det hovedsakelig i dybdeaksen at miljøparametere som temperatur, saltholdighet og lysnivå varierer, og laksen sitt foretrukne svømmedyp varierer både gjennom døgnet og med årstidene, med temperatur og lysnivå som de sterkeste driverne, i tillegg til fôr (**figur 19.1**). Dette fører igjen til endringer i fisketetthet (sosialt miljø) alt etter som hvor stort volum av preferert miljø som er tilgjengelig.

Figur 19.1. Laks i en oppdrettsmerd forflytter seg i dypet for å tilpasse miljøet til de behov som prioriteres. I januar er det høyest temperatur dypt i merden, og laksen står da dypt på dagtid, mens mot natten gjør behovet for atferdskontroll at de trekker mot lyset og overflaten. I juni er høyest temperatur nær overflaten, og laksen står grunt gjennom hele døgnet. Revidert fra Oppedal et al. 2022.



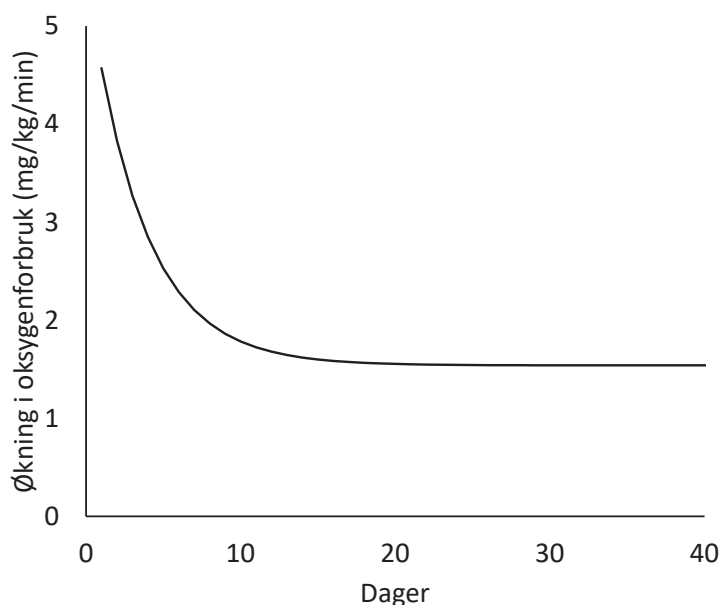
Mye av interaksjonene med både det fysiske miljøet, så vel som samspillet med andre organismer, reguleres gjennom atferd. Dyret dekker aktivt sine behov, som å regulere kroppsfunksjoner, få tak i ressurser eller å unngå trussler ved å forflytte seg, eller på andre måter endre atferd. Men, for å vite når og hvor ressurser eller farer befinner seg må dyrene ha oppdatert kunnskap om sitt levested. På hvilket grunnlag av informasjon agerer dyr og hvordan skaffes denne informasjonen tilveie?

19.4 LÆRING

Læring er sentralt for at et dyr skal kunne optimalisere sin velferd gjennom tilpasning av fysiologi og atferd til å effektivt dekke sine behov. Dette gjelder særlig i komplekse og skiftende miljøer. Dyret vil ha en tolkning av miljøet som kontinuerlig «oppdateres» basert på endringer i indre og ytre miljø. Dette fører til kunnskap om sammenhenger, og generalisering av inntrykk (objekter, lukter, lyder) som ligner hverandre, og at dyret evner å skille mellom inntrykk av ulik betydning. Enkle atferdsresponsen til de mest essensielle ressursene og farene er ofte medfødt og iboende. Et dyr vet for eksempel instinktivt at det skal spise for å stille sult, og vil som oftest spise bytter som er tilpasset arten og livsstadium. Predatører er ofte forbundet med plutselige stimuli som lyd, trykkløper eller skygger, og de fleste fisk og andre dyr responderer instinktivt på dette med anti-predator-atferd som flukt eller fryse-respons. Eksempel på dette finner vi når ørreten i bekken ser skyggen av oss og piler inn i et gjemmede, eller panikken i et forsøkskar med laks når lokket løftes. Også smerte gjennom mekanisk eller termisk påvirkning på kroppen vil føre til en direkte og refleksiv respons. Slike medfødte refleksive og umiddelbare responsen øker sannsynligheten for å slippe unna predatorer eller andre farer. Andre livsviktige preferanser og responsmønstre er medfødte, bla. for ernæring (fange og spise riktig type mat, unngå sterke farger som signaliserer at byttet er giftig), miljøer (f.eks. temperatur) og sosiale interaksjoner (f.eks. for trygghet og matsøk). Beskyttelse i form av aggresjon kan utløses av enkle nøkkelstimuli. For eksempel er buken til stingsildhanner rød, og rødfarge vekker aggresjon hos andre hanner, uavhengig om fargen sitter på en stingsild eller et annet objekt.

I komplekse miljøer som endrer seg over tid og rom er det ikke mulig å ha alle optimale responsen genetisk innprogrammert fra fødselen. De iboende responsene er lite fleksible, men deres grad av uttrykk kan modifieres gjennom erfaring. Det vil være bortkastet energi og tidsbruk å stadig over-responsere på stimuli som dyret ikke opplever som en reell fare. Hvis dyr erfarer at en stimulus aldri eller svært sjeldent etterfølges av noe skadelig vil re-

sponsen nedreguleres og eventuelt forsvinne helt. Denne nedreguleringen er en enkel og ubevisst form for læring som kalles *habituering*. Dette skjer blant annet i oppdrettsmiljøer, hvor plutselige stimuli sjeldent annonserer noe livstruende. Lakseparr som har levd med kontinuerlig lys fra klekking, og så blir satt på et lysregime med brå overgang mellom «dag» og «natt», viser en sterk fluktnespons og økt oksygenforbruk når lyset blir slått på etter deres første «natt». Responsen svekkes for hver erfaring. Etter en ukes tid gjenstår bare rundt en tredjedel av den opprinnelige responsen (målt som oksygenoverforbruk), men fisken slutter ikke helt å respondere på den brå overgangen mellom mørke og lys (**figur 19.2**). Den iboende fluktnesponsen til en kraftig endring i lysintensitet, som evolusjonært sett trolig er drevet som en respons til skygger fra predatorer, blir dermed modifisert ved å svekkes, men vil fortsatt være til stede.



Figur 19.2. Økning i oksygenforbruk hos lakseparr etter at lyset er slått på, hvor Dag 1 representerer første gang de opplever at lyset blir slått på. Basert på Folkedal et al. 2012.

Den kanskje enkleste formen for læring er *preging*, som er en påvirkning av stimuli i en avgrenset periode tidlig i et dyrs liv, og som vil påvirke atferden senere i livet. Et kjent eksempel er gåsekyllinger som får en tilknytning til og følger etter det første de ser når de klekker, som oftest er moren sin. Anadrome laksefisk synes å bli preget av luktstoffer i elven de vokser opp i, som hjelper dem å finne tilbake til samme elv for å gyte.

19.5 PREDIKTABILITET (FORUTSIGBARHET)

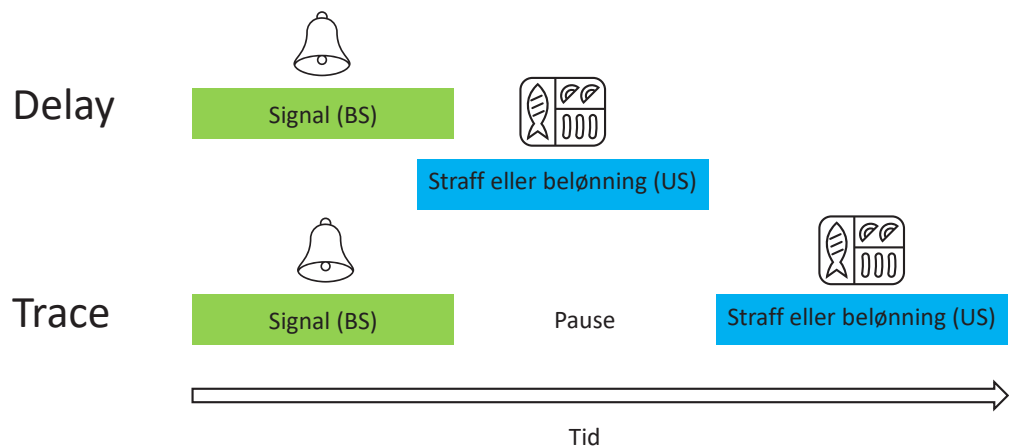
Utover medfødte responser og habituering er dyr avhengig av mer kompleks forståelse av sitt levested. Uten hukommelse-basert læring vil alt som oppleves være «nytt», hver gang, og all annen atferd enn den mest primitive ville være tilnærmet umulig å utføre. Selv ufarlige stimuli ville gjentagende blitt tolket som farlige, og kroppen/fysiologien ville blitt aktivert på et vedvarende høyt (stressende) nivå. Heldigvis gir evnen til læring forutsigbarhet eller *prediktabilitet*, hvor dyr tolker ytre signaler eller inntrykk som mer eller mindre positive, nøytrale eller negative. Objekter, lyder eller lukter kan for eksempel forbindes med mat, mens andre forbindes med fare. Evnen til generalisering av inntrykk hjelper også, for eksempel at en lyd eller lukt som ligner en tillært forbindelse med en mattype mest sannsynlig også betyr mat. Egen og andres atferd vil også kunne forutsi hva som er på vei til å skje. Å sette sammen ulike signaler til et større bilde gjør det lettere å forutsi hva som vil skje i nær fremtid, og hvordan man bør forberede seg og respondere på situasjonen.

19.5.1. Klassisk betinging

Klassisk betinging er prosessen hvor en lærer å assosiere en stimulus som egentlig ikke har noen biologisk relevans med noe som har det, enten det er belønning som mat eller straff som smerte (**figur 19.3**). Ivan Pavlov, som først beskrev denne formen for læring, ga hun-

der et lydsignal i forkant av hver fôring. Opprinnelig utløste ikke lydsignalet noen respons hos hundene, mens synet av fôr fikk dem til å produsere spytt (saliv). Når hundene etter hvert assosierte lydsignalet med fôr produserte de spytt ved lydsignal, selv om de ikke ble fôret. Klassisk betinging finner vi også hos fisk. De som har matet akvariefisk har gjerne oppdaget at fisk ofte kommer opp mot hånden før fôret er sluppet, da fisken assosierer hånden med fôr. Også oppdrettsarter som laks, torsk og kveite har vist at de raskt assosierer signaler med fôr.

Figur 19.3. I klassisk betinging signaliserer en betinget stimulus (BS) en ubetinget stimulus. En betinget stimulus har normalt liten eller ingen biologisk relevans, f.eks. et lys- eller lydsignal, mens en ubetinget stimulus har biologisk relevans som vil utløse en respons, enten det er noe belønnende som mat eller noe straffende som smerte. Når BS assosieres med US vil også BS utløse respons. BS og US kan delvis sammenfalle i tid, men med US noe forsinket, såkalt delay conditioning. Siden hjernen mottar begge stimuli på samme tid er de lette å assosiere. Når det er en pause (delay) mellom BS og US mottar ikke hjernen begge stimuli samtidig, og BS må ligge igjen som et spor i hjernen når US skjer for at de skal kunne assosieres. Denne typen betinging kalles derfor for trace conditioning, og er generelt mer krevende å lære.

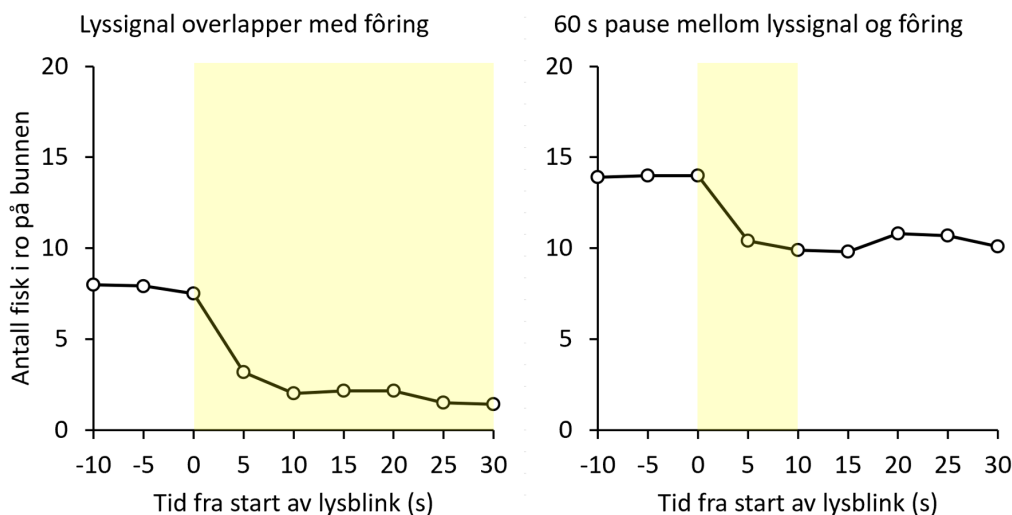


19.5.2. Forventningsatferd

Prediktive stimuli utløser i mange situasjoner *forventningsatferd*, som når oppdrettsfisk oppfatter at fôring snart vil starte. Hvordan denne forventningsatferden arter seg varierer mye mellom ulike arter, avhengig av deres naturlige jakt-strategi. Torsk som oppdager et bytte vil vanligvis svømme frem til det og spise det så snart den kan. På samme måte svømmer de direkte mot et lyssignal assosiert med fôr så snart det blir slått på. Kveite derimot, er som flatfisker flest en art som i større grad ligger og venter på eller smyger seg innpå byttet, og for dem kan en mer avventende respons være fordelaktig. Dette er likt en katt som oppdager en mus, og som senker kroppen og ligger konsentrert i ro inntil musen er nært nok til å ikke slippe unna angrepet. Hos kveite varierer også denne responsen med hvordan lyssignalet annonserer fôret. Hvis fôret faller i vannet mens lyset fortsatt er på responderer kveiten ganske umiddelbart ved å svømme opp mot overflaten. Hvis det derimot er en pause mellom signalet og fôringen, viser kveiten en mye mer forsiktig respons nær bunnen, oftest ved å snu seg rundt (**figur 19.4**). I det første tilfellet, med overlapp mellom signal og fôring, kan det være at kveiten tolker fôret som tilgjengelig når lyset er på. Mens i tilfellet med pause mellom signalene lærer kveiten at fôret ennå ikke er tilgjengelig mens lyssignalet er på, og brå bevegelser er da unaturlig og u hensiktsmessig for arten sin jaktmetode. Hos torsk spiller det ikke noen rolle om lyssignal og fôring overlapper eller om det er en pause imellom, de svømmer rett mot lyset uansett. Lignende forskjeller finner en også mellom lakseparr og post-smolt, hvor parr har en «vent til byttet kommer til meg» strategi (i elv kommer byttedyr drivende mot dem med strømmen), mens post-smolt derimot jager aktivt etter byttet. Mens post-smolt svømmer mot et lyssignal i fôringsområdet, forflytter parr seg i større grad til en plass i karet, hvor fôret vil komme drivende.

Responsen eller forventningsatferden til et signal som signaliserer fôr eller andre belønninger kan utløses av to ulike mekanismer, *sign-* eller *goal-tracking*. Ved *sign-tracking* vil dyret oppfatte signalet som selve belønningen. Det vil si at hjernen oppfatter signalet som et substitutt for belønningen, og responsen rettes mot signalet som om det var belønningen. Duer spiser korn med åpent nebb og lukkede øynene, men de drikker med lukket nebb og åpne øyne. Når duer får et lyssignal som signaliserer korn pikker de på lyset med lukkede øyne og åpent nebb, som om de spiste korn, mens de forsøker å «drikke» signalet med lukket nebb og åpne øyne dersom det signaliserer vann. Tilsvarende prøver sepiablekk-sprut å fange lyssignal med fangarmene som om det var byttet, og skytterfisk, som jakter ved å sprute en vannstråle på insekter over overflaten, spruter vann på lys over vannet som signaliserer at insekter faller ned. *Goal-tracking* er en atferd som utløses av en mer avansert oppfattelse av signalet. Dyret oppfatter da signalet for hva det egentlig er, nemlig et sig-

nal som annonserer hva som skal komme; et slags «nå er det snart mat» eller «restauranten er åpen». Responsen rettes mot den kommende belønningen, og ikke selve signalet som ved sign-tracking. I mange læringsforsøk med fisk plasseres signalet for belønning/fôr i fôringsområdet, og det er ikke lett å tolke om fisken svømmer mot signalet (sign-tracking) eller fôret (goal-tracking). Torsk responderer som nevnt alltid ved å svømme mot signalet. Hvis dette er plassert på motsatt side av fôringsområdet i et kar, eller på en annen plass i merden, kan de lære at det signaliserer fôr og svømme til fôringsområdet før fôret kommer (goal-tracking). De vil likevel alltid svømme innom signalet først (sign-tracking). Dette viser at torsk har en form for bevisst forventning om hva som skal skje og hvor, men den ubevisste og mer instinkive responsen mot signalet er raskere og skjer før den mer bevisste forventningen slår inn. For en torsk vil det som signaliserer et bytte i naturen nesten alltid være knyttet til selve byttet (synet, lyden eller lukten), og en direkte respons mot signalet vil være rask og effektiv. Sign- og goal-tracking er lite studert hos fisk, og vi vet derfor ikke så mye om hvilken respons som dominerer hos alle oppdrettsarter. Hvis en bruker signal for å aktivt lokke fisken til fôring vil det mest hensiktsmessige være å signalisere i fôringsområdet, da dette vil trekke fisken dit uansett type respons, gitt at den er motivert for å spise.



Figur 19.4. Antall kveiter som ligger i ro på bunnen fra 10 s før til 30 s etter et lyssignal som signaliserer at fôr vil falle i vannet. Gult felt viser tiden når lyssignal er på. Kveite som har lært at fôret faller i vannet samtidig som lyssignalet er på, slår samtidig på lyset ved å svømme opp mot overflaten, og få individer ligger i ro på bunnen under lyssignalet (venstre figur). Kveite som har lært at fôret faller i vannet 60 sekunder etter at lyssignalet er slått av, responderer med forsiktede bevegelser nær bunnen, men ligger mesteparten av ventetiden i ro (høyre figur). Basert på Nilsson et al. 2010.

Uavhengig av hvordan fisk eller andre dyr viser forventningsatferd kan atferden benyttes som indikator for å «lese av» hvilke motivasjonssystemer som på et tidspunkt prioriteres. En sulten fisk vil normalt vise forventningsatferd for fôr, om det utløses av tid på døgnet i et fast fôringsregime (*food entrainment*) eller et signal den assosierer med fôring (betinget respons). Slik atferd vil svekkes dersom den sultne fisken prioriterer andre og da konkurrerende motivasjonssystemer. Dette kan være trygghet fra opplevd fare (f.eks. predatorfare), eller behov for kroppslig beredskap til å takle forventede endringer i miljøet (f.eks. etter en brå temperaturendring). Redusert forventningsatferd for belønning som fôr er derfor et tegn på at dyret ikke opplever situasjonen som «optimal». Hos laks som har vært utsatt for stressorer vedvarer redusert forventningsatferd etter at stressindikatorer som forhøyet kortisolnivå og oksygenforbruk samt redusert fôrintak er tilbake til normalen. Forventningsatferden er dog raskere tilbake etter en stressende opplevelse desto mer sulten fisken er, som demonstrerer samspillet mellom konkurrerende motivasjonssystemer. Som velferdsindikator er positiv forventningsatferd (som mot fôring) sensitiv, men krever en helhetlig tolkning: Hvor mett er fisken? Er den nylig blitt forstyrret? Spiser den når fôret kommer? Vedvarer responsen over tid/måltid? Som nevnt varierer også atferd mellom arter og livsfaser innen samme art. Fisk som forventer fôr etter et signal, men hvor fôret uteblir etter signalet, kan vise frustrasjon i form av aggresjon og stress. Dette er vist hos lakseparr, noe som indikerer at de opplever et tap av forventet belønning.

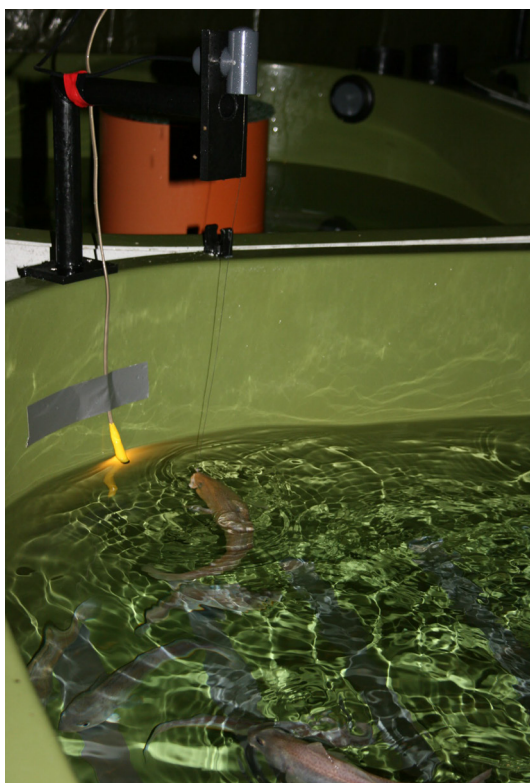
Hvis fisk og andre dyr assosierer signaler med negative konsekvenser vil responsen til signalet være flukt eller unnvikelse, eventuelt «frys-atferd». En fisk kan lære seg at et lyssignal blir etterfulgt av et elektrisk støt eller noe annet ubehagelig, og følgelig flykte fra denne risikoen. Hvis en stressor er forutsigbar for fisken, for eksempel ved at stressoren er signalisert med et signal på forhånd, kan dette redusere styrken av responsen i forhold til mer

uforutsigbare stressorer. Vel så viktig er i hvilken grad fisken har kontroll over trusselen, altså om den kan gjøre noe for å unngå eller redusere den. Tenk deg selv at du sitter i en glohet badstue. Det er behagelig og avslappende å sitte der så lenge du vet at du kan forlate den når du måtte ønske. Derimot, om døren uventet låses fra utsiden vil du trolig umiddelbart få panikk da den høye temperaturen brått oppleves truende. Fisk kan på samme måte oppfatte potensielle trusler som betydelig mindre skremmende om de vet at de kan unnslippe. For eksempel, regnbueørret ble kraftig stresset av endret vannstrøm etter å ha lært at bråstopp av vannstrømmen signaliserte at en større og aggressiv artsfrende straks ville dukke opp. Men, dersom ørreten i tillegg lærte at den kunne rømme ut gjennom en åpning som var for liten til «inntrengeren» ble den derimot ikke videre stresset.

19.5.3. Operant betinging

Mens klassisk betinging er å lære en assosiasjon mellom to hendelser, som beskrevet over, så er *operant betinging* å lære assosiasjonen mellom hva en selv gjør og konsekvensen. Dette er noe som stadig skjer naturlig i større og mindre skala hos mange dyr, men det er også eksempler hvor dyr kan trenes opp til dette, for eksempel dressering av hunder og delfiner. Ved dressering får dyrene belønning fra treneren når de utfører ønsket atferd. Operant betinging kan også skje ved at dyr utfører en atferd spontant for å så assosiere den med et belønnende utfall, helt uten påvirkning av andre. Oppdrettsfisk kan lære å føre seg selv ved å utløse fôrautomaten gjennom å for eksempel trekke i en snor, såkalt selvføring (**figur 19.5**). For at de skal lære sammenhengen mellom trekk og føring må de først spontant trekke et visst antall ganger for å lære konsekvensen av et trekk - de vet jo ikke at de blir fôret før de har prøvd. Dette gjører de av nysgjerrighet; en snor som flyter på vannet vekker interesse og fisken biter i den for å se om det er mat. Hvis denne bitingen ikke resulterer i føring eller annen belønning mister de interessen. Men om det så utløser føring og fisken assosierer trekk med fôr vil de fortsette å trekke, i det minste om de er motivert for å dekke sitt ernæringsbehov. Det er ganske naturlig å assosiere biting og trekk med munnen med fôr, da biting normalt sett er det som resulterer i spising. Torsk har vist at de også kan assosiere trekk med et ytre ID-merke (plastmerke) som er festet på ryggen med føring. I et selvføringsforsøk kom noen individer i skade for å hekte sitt ID-merke i utløser-snoren til føringsautomaten, som selvsagt først var en ubehagelig opplevelse for fisken. Likevel var det individer som forstod assosiasjonen og utelukkende benyttet merket til å trekke, i stedet for å trekke med munnen. Altså, fisken tok i bruk et kunstig «lem» da dette tilsynelatende var en mer effektiv måte å trekke på.

Figur 19.5. Torsk kan lære å trekke i en snor for å utløse fôrautomaten og føre seg selv



De ulike assosiative læringsformene kan til dels flyte inn i hverandre, som i eksemplet med regnbueørreten som lærte at stopp av vannstrøm signaliserte ankomst av en truende arts-frende (klassisk betinging), men også at løsningen var å rømme gjennom et hull for å slippe unna (operant betinging). Også sign-tracking kan føre til elementer av operant betinging, dersom fisken oppfatter at de blir føret hver gang de svømmer mot lyset. I klassisk betinging-forsøk blir fisken føret etter kondisjonerings-signalet (lyd eller lys) uavhengig av sin egen respons, men det er det ikke sikkert at fisken vet.

19.6 LÆRING I STORE GRUPPER

De fleste eksemplene nevnt i dette kapittelet stammer fra kontrollerte forsøk i liten skala og beskriver fundamentale mekanismer for hvordan atferd til individuelle fisk styres av motivasjonssystemer i symfoni med sitt indre og ytre miljø, og grad av tilvenning og læring. I store oppdrettsenheter med titusener av fisk er gruppe-responser en betydelig komponent for fiskens atferd. Samspillet mellom atferden til enkeltfisk kan her gjennom *emergens* danne komplekse gruppeatferder. For eksempel, mens mindre grupper av post-smolt i karmiljø responderer betinget på føringssignal ved å svømme inn under førautomaten, så skjer ikke nødvendigvis det samme i større grupper i laksemerder. Fisken kan like fort skjønne tegningen, men inneha større motivasjon for å opprettholde gruppeatferden som mer eller mindre påvirkes av individers trang til å respondere. Dette kan gi mer subtile responser på gruppenivå, f.eks. økt svømmehastighet. Økt forståelse av hvordan dette samspillet fungerer og hvordan gruppeatferde bedre kan benyttes som operasjonelle velferdsindikatorer er et spennende forskningsfelt for fremtiden.

19.7 LITTERATUR

19.7.1. Anbefalt litteratur

- Cabanac M. 1992. Pleasure: the common currency. *J Theor Biol* 155, 173. [doi.org/10.1016/S0022-5193\(05\)80594-6](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(05)80594-6)
- Covert J, Reynolds W. 1977. Survival value of fever in fish. *Nature* 267: 43. doi.org/10.1038/267043a0
- Fernö A, Folkedal O, Nilsson J, Kristiansen TS. 2020. Chapter 7: Inside the fish brain: cognition, learning and consciousness, pp 149. In: Kristiansen TS, Fernö A, Pavlidis MA, van de Vis H (Eds.). *Springer The welfare of fish*. doi.org/10.1007/978-3-030-41675-1_7
- Folkedal O, Torgersen T, Nilsson J, Oppedal F. 2010. Habituation rate and capacity of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr to sudden transitions from darkness to light. *Aquaculture* 307, 170. doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.06.001
- Nilsson J, Kristiansen TS, Fosseidengen JE, Fernö A, van den Bos R. 2008. Sign- and goal-tracking in Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Animal Cognition* 11, 651. <https://doi.org/10.1007/s10071-008-0155-2>
- Korte M, Oliver B, Koolhaas JM. 2007. A new animal welfare concept based on allostasis. *Physiol Behav* 92, 422. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2006.10.018>
- Lieberman DA. 2000. *Learning: behavior and cognition*. Belmont, Ca: Wadsworth. ISBN-13: 978-0534174002
- Millot S, Nilsson J, Fosseidengen JE, Bégout M-L, Fernö A, Braithwaite VA, Kristiansen TS. 2014. Innovative behaviour in fish: Atlantic cod can learn to use an external tag to manipulate a self-feeder. *Anim Cogn* 17, 779. doi.org/10.1007/s10071-013-0710-3
- Nesse RM. 1991. What good is feeling bad - The evolutionary benefits of psychic pain. *Sciences* 31, 30. doi.org/10.1002/j.2326-1951.1991.tb02346.x
- Oppedal F, Dempster T, Stien LH. 2011. Environmental drivers of Atlantic salmon behaviour in sea-cages: A review. *Aquaculture* 311, 1. doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.11.020

Spruijt BM, van den Bos R, Pijlman FTA. 2001. A concept of welfare based on reward evaluating mechanisms in the brain: anticipatory behaviour as an indicator for the state of reward systems. *Appl Anim Behav Sci* 72, 145. [doi.org/10.1016/S0168-1591\(00\)00204-5](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(00)00204-5)

Vindas M, Folkedal O, Kristiansen TS, Stien LH, Braastad BO, Mayer I, Øverli Ø (2012). Omission of expected reward agitates Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Anim Cogn* 15, 903. doi.org/10.1007/s10071-012-0517-7

19.7.2. Referanse til figurer og tabeller

Folkedal O, Stien LH, Torgersen T, Oppedal F, Olsen RE, Fosseidengen JE, Brathwaite VA, Kristiansen TS. 2012. Food anticipatory behaviour as an indicator of stress response and recovery in Atlantic salmon post-smolt after exposure to acute temperature fluctuation. *Physiol Behav* 105, 350. doi.org/10.1016/j.physbeh.2011.08.008

Nilsson J, Kristiansen TS, Fosseidengen JE, Stien LH, Fernö A, van den Bos R. 2010. Learning and anticipatory behaviour in a "sit-and-wait" predator: The Atlantic halibut. *Behav Proc* 83, 257. doi.org/10.1016/j.beproc.2009.12.008

Noble C, Nilsson J, Stien LH, Iversen MH, Kolarevic J og Gismervik K. 2018. Velferdsindikatorer for oppdrettslaks: Hvordan vurdere og dokumentere fiskevelferd. 312 pp. ISBN: 978-82-8296-556-9

Oppedal F, Stien LH, Bui S, Oldham T, Barrett L. 2022. Chapter 22 - Physical prevention control of sea lice. In: Treasurer J, Bron J, Bricknell I (eds.), *Sea lice biology and control*. 5M publishing, 493. DOI [10.52517/9781789182194](https://doi.org/10.52517/9781789182194)

ILLUSTRASJONER OG FIGURER

Følgende har bidratt med figurer eller bilder til kapittel 19. Bidragsyterne beholder sine eventuelle copyrightrettigheter uten forkortelse.

Jonatan Nilsson: Tabell 19.1, figur 19.2, 4,5.

Frode Oppedal: 19.1.

Ole Folkedal: 19.3.

