

“Fight, flight or freeze” Tonische immobiliteit bij haaien

Fight, flight or freeze
Tonic immobility in sharks

¹E. De Swaef, ¹M. Vercauteren, L. Pieraets, A. M. Declercq

Vakgroep Pathologie, Bacteriologie en Pluimveeziekten, Faculteit Diergeneeskunde,
Universiteit Gent, Salisburylaan 133, 9820 Merelbeke, België
¹gedeelde eerste auteur

andclerc.declercq@ugent.be

A BSTRACT

Tonische immobiliteit (TI) is een niet-aangeleerde en omkeerbare toestand van motorische onbeweeglijkheid die bij verscheidene terrestrische en aquatische diersoorten, zoals haaien, kan worden uitgelokt. TI is van oorsprong een natuurlijk gedrag dat bij haaien kan worden uitgelokt door plaatselijke druk uit te oefenen ter hoogte van de vinnen en de dieren op de rug te draaien, waarna ze een verslapping van de spiertonus vertonen en tijdelijk niet meer reageren op omgevingsstimuli. Deze toestand kan mogelijk een effect hebben op de fysiologie van de dieren. TI zou bij haaien de ventilatie-efficiëntie verminderen en bijgevolg verscheidene bloedparameters beïnvloeden, stressrespons induceren en de osmolariteit van het bloed verstoren. Desalniettemin kent TI bij haaien wetenschappelijke en diergeneeskundige toepassingen bij (klinisch) onderzoek, bloedafname en wondbehandeling. Tonische immobiliteit bij haaien is echter een enigmatisch fenomeen en verdient verder interdisciplinair onderzoek.

SAMENVATTING

Tonic immobility (TI) is an inherited and reversible status of motoric immobility that can be provoked in a variety of terrestrial and aquatic animal species, including sharks. In sharks, this behavior, which is originally natural behavior, can be induced by putting external pressure on the fins and turning the animal on its back, after which the sharks will display reduced muscle tone and will temporarily not respond to environmental stimulation. It can be expected that this state has an effect on the physiology of the animal. In sharks, it can induce lowered ventilation efficiency with impact on blood parameters, it can cause a stress response and disrupt the osmolarity of the blood. Nonetheless, this TI state in sharks has its applications in scientific and veterinary (clinical) research, blood sampling and wound treatment. However, tonic immobility in sharks remains an enigmatic phenomenon that should be studied in detail using an interdisciplinary approach.

INLEIDING

Haaien behoren tot de klasse van de kraakbeenvissen of Chondrichthyes (Weigmann, 2016). De meeste haaien zijn predatoren, hoewel enkele soorten ook opportunistische aaseters of zelfs filtervoeders zijn (bijvoorbeeld de reuzenbekhaai (*Megachasma pelagios*)) (Camhi et al., 1998). Hoewel de meeste soorten

toppredatoren zijn, kunnen haaien zelf ook ten prooi vallen aan onder meer orka's (*Orcinus orca*) (Hughes, 2009; Jorgensen et al., 2019). De jachttechniek van de orka's bestaat erin de witte haai (*Carcharodon carcharias*) uit te putten en vervolgens op het gepaste moment in de zij te beuken zodat de haai op de rug draait (Pyle et al., 1999; Hughes, 2009). De aanvaller houdt hierbij de omgedraaide haai voor een bepaalde

tijd vast, waardoor de haai in een soort van motorisch onbeweeglijke toestand of tonische immobiliteit (TI) gaat en de orka zijn prooi kan verorberen (Pyle et al., 1999; Hughes, 2009; Brooks et al., 2011). Verder zou TI een rol spelen in het paringsritueel bij haaien (Pratt en Carrier 2001; Kunze en Simmons 2004; Brunnschweiler en Pratt, 2008; Williamson et al., 2018). Tonische immobiliteit gaat gepaard met heel wat fysiologische veranderingen, waardoor deze toestand niet zonder gevaar is voor het dier in kwestie. Tonische immobiliteit blijft een van de minst bestudeerde en meest enigmatische fenomenen in de biologie van haaien en verdient verder interdisciplinair onderzoek (Brooks et al., 2011).

In dit artikel wordt een overzicht gegeven van de functie en fysiologie van TI bij haaien en de mechanismen die TI kunnen uitlokken. Hierbij worden de huidige hiaten in de kennis van TI in kaart gebracht. Verder worden bestaande biologische en diergeneeskundige toepassingen van TI in het onderzoeksdomein beschreven.

TONISCHE IMMOBILITEIT EN UITLOKENDE FACTOREN BIJ HAAIEN

Tonische immobiliteit (TI) is een niet-aangeleerde en omkeerbare toestand van motorische onbeweeglijkheid die ontstaat als reactie op een dreiging waaraan het dier niet meer kan ontsnappen (Volchan et al., 2011). In deze toestand wordt niet meer gereageerd op (schadelijke en pijnlijke) omgevingsprikkels (Hennig en Dunlap, 1976; Gallup, 1977; Thompson et al., 1981; Wells et al. 2005; Brooks et al., 2011; Williamson et al., 2018). Tonische immobiliteit komt voor bij verscheidene terrestrische en aquatische diersoorten, zoals konijnen (Ewell en Cullen, 1981), varkens (Erhard et al., 1999), kippen (Fogelholm et al., 2007) en goudvissen (*Carassius auratus*) (Richardson et al., 1977). Bij het merendeel van deze diersoorten speelt TI een rol in predator-prooi-interacties, waarbij de dieren (prooi) proberen op te gaan in hun omgeving en zo aan de aandacht van de predator te ontsnappen (Gallup, 1977; Watsky en Gruber, 1990; Henningsen, 1994; Brooks et al., 2011; Williamson et al., 2018). Ook bij de mens lijkt dit fenomeen te bestaan (Volchan et al., 2011) en werd dit beschreven als reactie op seksueel misbruik (Burgess en Holmstrom, 1976; Möller et al., 2007) en bij verschillende (natuur)rampen (Leach, 2004).

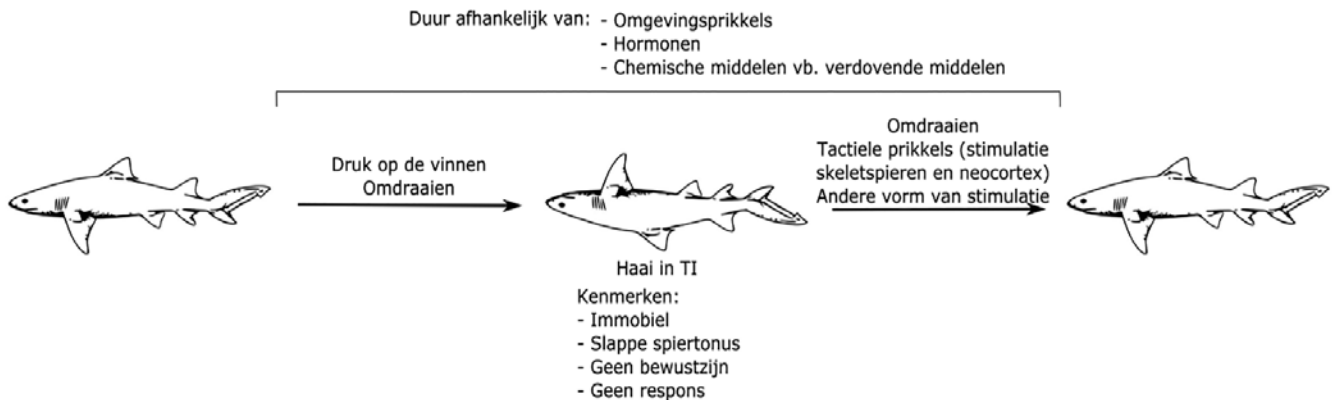
Met betrekking tot haaien werd TI reeds waargenomen bij verscheidene soorten, waaronder de citroenhaai (*Negaprion brevirostris*) (Watsky en Gruber, 1990; Rasmussen en Gruber, 1993; Murchie et al., 2009; Brooks et al., 2011), gladde hondshaai (*Mustelus canis*) (Whitman et al., 1986), witte haai (*Carcharodon carcharias*) (Pyle et al., 1999), zebrahaai (*Stegostoma tigrinum syn. S. fasciatum*) (Kunze en Simmons, 2004; Brunnschweiler en Pratt, 2008;

Williamson et al., 2018), zwartpuntrifhaai (*Carcharhinus melanoptera*) (Davie et al., 1993), tijgerhaai (*Galeocerdo cuvier*) (Holland et al., 1999; Heithaus, 2001) en verpleegsterhaai (*Ginglymostoma cirratum*) (Pratt en Carrier, 2001). De exacte werking van dit complex, natuurlijk fenomeen is nog niet geheel opgeklaard (Benoff en Siegel, 1976; Hennig en Dunlap, 1976; Woodruff et al., 1976; Gallup, 1977; Gallup et al., 1980; Henningsen, 1994). Onderzoek naar de inductie en reversie van TI bij haaien werd tot nu toe bijna uitsluitend waargenomen of uitgevoerd in laboratoria of in een gecontroleerde omgeving, zoals in aquaria (Henningsen et al., 1994; Brooks et al., 2011). In het wild is het vaak moeilijk om haaien op te sporen, te volgen en hun natuurlijke gedrag te bestuderen, niet in het minst omdat heel wat soorten op grote dieptes leven en nachtactief zijn (Camhi et al., 1998). Bovendien kunnen niet alle soorten in laboratoriumcondities worden gehouden, wat resulteert in een bias in de huidige kennis die gebaseerd is op slechts een beperkt aantal soorten in experimentele situaties terwijl er een grote diversiteit aan haaien in de oceanen bestaat (Schluessel et al., 2008; Kempster et al., 2012).

Tonische immobiliteit bij haaien kan optreden door de dieren in de normale fysiologische beweging te beperken en/of door ze in een afwijkende houding te brengen (Gallup, 1977; Gallup et al., 1980; Watsky en Gruber, 1990; Davie et al., 1993). Dit kan door plaatselijke druk uit te oefenen ter hoogte van de rug- (Whitman et al., 1986), borst- of staartvin (Williamson et al., 2018) en het dier hierbij op de rug te draaien (Whitman et al., 1986; Watsky en Gruber, 1990; Henningsen, 1994) (Figuur 1). Bij het optreden van TI wordt het dier immobiel (Watsky en Gruber, 1990; Henningsen, 1994) en reageert het niet meer op schadelijke of pijnlijke stimulatie (Williamson et al., 2018). Verder zou TI bij haaien ook ontstaan door water in de kieuwkamer te pompen (Wells et al., 2005).



Figuur 1. Voorbeeld van hoe een zebrahaai tijdens een duik in TI wordt gebracht door druk uit te oefenen op de staart (Foto: Christine Dudgeon).



Figuur 2. Schematisch overzicht van de kenmerken van TI en hoe TI geïnduceerd en omgekeerd kan worden. Bovendien worden enkele factoren vermeld die de duur kunnen beïnvloeden.

In tegenstelling tot bij terrestrische dieren, ontspannen de spieren van aquatische dieren tijdens TI (Henningsen, 1994; Williamson et al., 2018). Bovendien vertraagt de ademhalingsfrequentie, wordt de ademhaling dieper en reageert het dier niet meer op omgevingsprikkel (Brooks et al., 2011).

TI treedt relatief snel op (in minder dan één minuut) (Whitman et al., 1986; Henningsen, 1994) en houdt minder dan een minuut tot uren aan bij haaien die niet verder worden vastgehouden (Watsky en Gruber, 1990; Henningsen, 1994). Tonische immobiliteit kan tevens onderbroken worden door de omgedraaide haai opnieuw in een normale houding te brengen (Henningsen, 1994). De inductie- en tijdsduur van de TI-toestand zijn individueel- en soortafhankelijk (Davie et al., 1993; Henningsen, 1994; Brooks et al., 2011; Williamson et al., 2018) (Figuur 2).

Het ontwaken uit TI kan versneld of vertraagd worden door bepaalde omgevingsstimuli, zoals geluid of een elektrische shock, maar ook door hormonen en chemische middelen (Hennig en Dunlap, 1976; Woodruff et al., 1976; Gallup, 1977). Zo wordt bij het gebruik van verdovende middelen een verlenging van de TI-duur waargenomen. Waarschijnlijk reduceren de verdovende middelen zowel angst alsook het cholinergisch systeem dat een mogelijke rol speelt bij TI-inductie (Woodruff et al., 1976; Gallup, 1977). Bij andere diersoorten kunnen visuele prikkels de duur van de TI-toestand beïnvloeden. Zo verlengt de nabijheid van een predator de duur van TI bij kippen (Gallup, 1977). Ook kunnen hormonen, zoals scopolamine en fysostigmine, een effect hebben op de duur van TI, hoewel hier in de literatuur uiteenlopende resultaten over worden beschreven (Woodruff et al., 1976).

INVLOED VAN TONISCHE IMMOBILITEIT OP DE FYSIOLOGIE VAN HAAIEN

Er is weinig bekend over de effecten van TI op de fysiologie van haaien (Brooks et al., 2011; Williamson et al., 2018). Er wordt gesuggereerd dat TI weinig blij-

vende negatieve gevolgen induceert, gezien de lage spierspanning en diepe ritmische ventilatie (Watsky en Gruber, 1990). Indien waterstroom over de kieuwen wordt gegarandeerd, blijven bij zwartpuntrifhaaien bovendien de hartslag en bloeddruk behouden tijdens TI (Davie et al., 1993). Hoewel de dieren in een coma-achtige toestand verkeren, waarbij ze niet meer reageren op omgevings- en pijnprikkel (Hennig en Dunlap, 1976; Gallup 1977; Thompson et al. 1981; Wells et al. 2005; Brooks et al., 2011; Williamson et al., 2018), is het niet bekend of ze effectief pijn noch stress ondervinden (Brooks et al., 2011; Williamson et al., 2018). Tijdens TI verlaagt de ventilatiefrequentie, wat net zoals de respiratiefrequentie bij zoogdieren, gepaard gaat met veranderingen ter hoogte van het hart en de bloedsomloop (Davie et al., 1993; Brooks et al., 2011). Klemm (1971, 1976) beschreef de werking van een immobiliteitsreflex-controlesysteem ter hoogte van de hersenstam dat een inhiberende werking heeft op de skeletspieren bij konijnen. Het specifieke TI-werkingsmechanisme bij haaien is nog niet opgehelderd, maar werd wel reeds aangetoond bij ratten, konijnen en kikkers (Carli, 1971; Klemm, 1971; Klemm, 1976). De vraag blijft echter of de daling in ventilatie en hartslag een rechtstreeks effect is van TI volgens de theorie van Klemm (1976) of dat dit een gevolg is van het omdraaien van de dieren, en de anatomische inversie op die manier een bemoeilijkte ademhaling en veranderingen ter hoogte van het cardiorespiratoir stelsel induceert.

Tot op heden werd er slechts één studie uitgevoerd waarin de effecten van TI op de fysiologische homeostase bij elasmobranchen, meer bepaald jonge citroenhaaien, werden onderzocht (Brooks et al., 2011). In deze studie werden de bloedparameters van citroenhaaien die een half uur tot drie uur in TI-toestand werden gehouden, vergeleken met deze van een groep citroenhaaien die vrij konden zwemmen (niet in TI-toestand). Uit de resultaten van deze studie blijkt dat TI een stressvolle gebeurtenis is, waarbij verscheidene bloedparameters worden verstoord (Brooks et al., 2011). Fysiologische veranderingen in het bloed

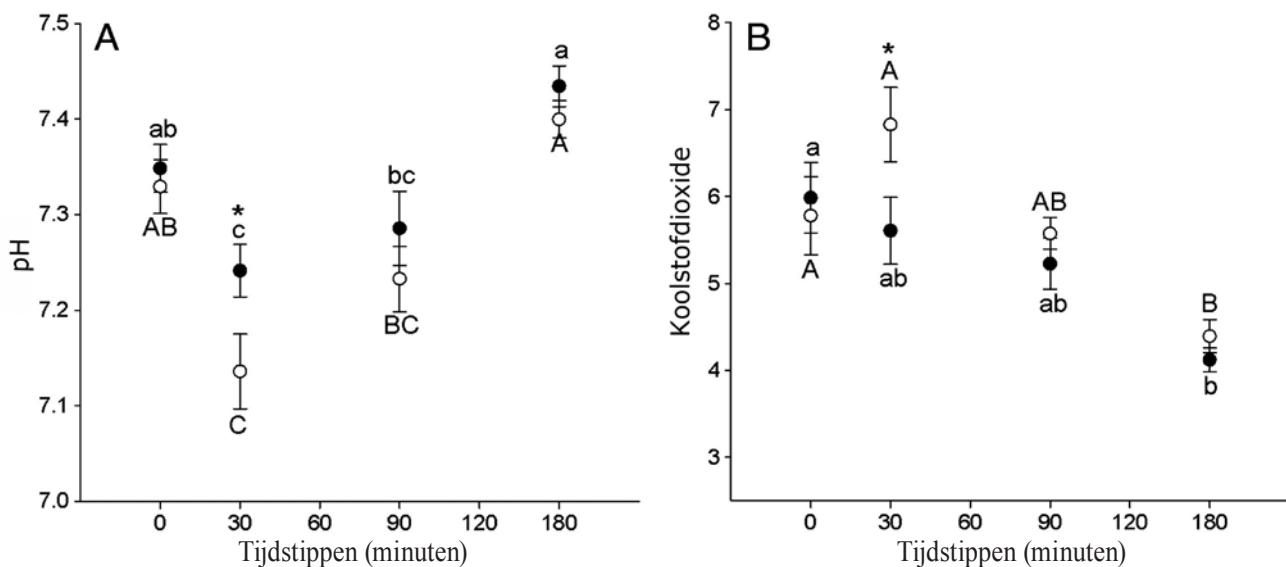
kunnen worden opgedeeld in drie grote groepen: 1. pH- en koolstofconcentraties, 2. stresshormonen en 3. bloedsmolariteit.

In de studie van Brooks et al. (2011) vertoonden de citroenhaaien in TI in het eerste half uur een significante daling van de bloed-pH-waarde en een significante stijging van koolstofdioxideconcentraties in vergelijking met de soortgenoten die vrij konden zwemmen. Tonische immobiliteit bij jonge citroenhaaien verstoort bijgevolg de efficiëntie van de ventilatie op korte termijn (Brooks et al., 2011). Dit is waarschijnlijk te wijten aan de minder efficiënte manier van buccale pompventilatie tijdens TI, in tegenstelling tot ramventilatie die wordt uitgeoefend bij vrij zwemmen (Brooks et al., 2011): bij haaien kan een onderscheid gemaakt worden tussen twee ventilatietechnieken: buccale pompventilatie en ramventilatie (Carlson en Parsons, 2001). Buccale pompen zijn wangspieren die actief het water over de kieuwen pompen om zo voldoende zuurstof uit het water te kunnen onttrekken. Deze ventilatietechniek laat het dier toe gedurende een langere tijd in stilstand te blijven (Roberts, 1978). Ramventilatie is de passieve stroming van water over de kieuwen die ontstaat bij beweging van het dier. Sommige haaien, zoals de witte haai, zijn obligaat ramventilerend, waardoor deze nagenoeg continu in beweging moeten blijven (Carlson en Parsons, 2001; Klimley, 2013). De witte haai in TI-toestand kan als obligaat ramventilerend dier niet terugvallen op het

buccaal pompen en kan het gebrek aan ventilatie bijgevolg niet compenseren. Zonder ingrepen, zoals kunstmatige ventilatie, zal zijn ademhaling na een tijd bijgevolg stilvallen (Brooks et al., 2011), wat tot de dood kan leiden. De meeste haaien, onder andere ook citroenhaaien, kunnen afhankelijk van hun activiteit beide ventilatietechnieken toepassen (Carlson en Parsons, 2001; Klimley, 2013), waarbij ramventilatie efficiënter zou zijn (Brooks et al., 2011). In de studie van Brooks et al. (2011) werden de significante verschillen in bloed-pH-waarde en koolstofdioxideconcentraties bij de finale staalname (na drie uur) genivelleerd, wat erop wijst dat citroenhaaien geslaagde compensatiemechanismen in werking stellen om gasuitwisseling te bevorderen (Figuur 3). Een van die compensatiemechanismen wordt in de verhoogde ventilatiesnelheid (via buccaal pompen) gezien bij dieren in TI. Een verhoogde ventilatiesnelheid tijdens TI zorgt voor een verhoogde passage van water over de kieuwfilamenten, wat de capaciteit van gasuitwisseling stimuleert (Butler en Metcalfe, 1989; Carlson en Parsons, 2003; Hawkins et al., 2004).

Naast de veranderingen in bloed-pH-waarde en koolstofdioxideconcentraties werden in de studie van Brooks et al. (2011) ook verhoogde bloedglucosewaarden gevonden bij dieren in TI-toestand, wat aangeeft dat de dieren chronische stress ondervonden.

In de laatste jaren is de interesse voor het onderzoek naar stressreacties bij aquatische dieren toege-



Figuur 3. Variatie in bloedgasconcentraties (Y-as) bij jonge citroenhaaien (*Negaprion brevirostris*) als respons op het in bedwang houden van de dieren. De tijdstippen waarop de staalnames werden genomen zijn voorgesteld op de X-as. Volle punten (●) stellen de dieren voor die vrij konden zwemmen tussen de tijdstippen van de staalnames in en de lege punten (○) stellen de dieren voor die in tonische immobiliteit (TI) werden gehouden. De data stellen de gemiddelde bloedchemiewaarden voor van (A) pH en (B) koolstofdioxide. De asterisks (*) geven de statistisch significante verschillen aan tussen dieren in TI- en niet in TI-toestand op een bepaald tijdstip (gepoolde t-test, $\alpha=0.05$). Verschillen in hoofdletters geven statistische verschillen weer tussen de tijdstippen van staalname voor behandelingen waarbij TI werd aangehouden; verschillen in kleine letters voor deze waarbij geen TI werd toegepast (ANOVA, $\alpha=0.05$) (naar: Brooks et al., 2011).

nomen; de kennis daaromtrent is bijgevolg nog zeer beperkt (Petitjean et al., 2019). Ook bij haaien werd nog maar weinig onderzoek uitgevoerd en al zeker niet in combinatie met TI. Concrete resultaten over hoe TI inspeelt op het stressmechanisme (of omgekeerd) ontbreken bij de haai, maar er werden reeds verscheidene studies uitgevoerd bij andere diersoorten. Onderzoek bij de kip toonde aan dat langdurige TI vergelijkbaar is met chronische stress, waarbij hoge concentraties stresshormonen (glucocorticoiden) worden vrijgesteld (Duan et al., 2014; Fu et al., 2014). Dit resulteert in de inhibitie van de proteïnesynthese en activatie van proteolyse ter hoogte van de skeletspieren. Bij langdurige TI kunnen een verandering in de samenstelling van actine-myosineketens, een vermindering van “heat-shock”-proteïnen en een verstoring van het glucosemetabolisme ontstaan (Fu et al., 2014). Dit heeft spieratrofie en vertraagde groei tot gevolg (Duan et al., 2014; Fu et al., 2014). Glucocorticoiden spelen ook bij haaien een cruciale rol in de primaire stressrespons, gezien ze door de metabolisatie van leverglycogeen een voldoende toevoer van energie verzekeren (Barton, 2002; Busch en Hayward, 2009; Skomal en Bernal, 2010). De primaire stressrespons wordt gekarakteriseerd door een cascade van catecholaminen en corticosteroiden die een reeks fysiologische en fysieke adaptaties uitlokken om de “vecht-of-vluchtreactie” te activeren en de kans op overleving te vergroten (Romero, 2004; Busch en Hayward, 2009; Skomal en Bernal, 2010). Sommige van deze aanpassingen (zoals het openzetten van de kieuwbloedvaten) dienen om de kieuwperfusie en de capaciteit tot gasuitwisseling te stimuleren (Randall, 1982; Skomal en Bernal, 2010). Deze aanpassingen verhogen echter ook de ionenpermeabiliteit in de kieuwen, wat tot een verstoring van de elektrolytenbalans kan leiden (Randall, 1982; Gonzalez en McDonald, 1992). Deze imbalance resulteert in een continue diffusie van ionen via de kieuwen naar het bloed, wat door zoutexcretie van de rectale klier en de nieren wordt veroorzaakt (Shuttleworth, 1988). In de studie van Brooks et al. (2011) lokte TI bij citroenhaaien een verstoring van de elektrolytenbalans uit. De plasmawaarden van magnesium, natrium en calcium waren significant verhoogd, daar waar de kaliumwaarden net een significante daling kenden (Brooks et al., 2011). Dit wijst erop dat de verhoogde permeabiliteit van de kieuwen en de hormonale cascade die dit proces veroorzaakt, toch een belangrijk effect hebben tijdens TI.

Naast de bovengenoemde gevolgen heeft TI ook invloed op de spieren. Algemeen zorgt TI bij haaien voor een relaxerende spiertonus, dit in tegenstelling tot bij terrestrische dieren (Whitman et al., 1986; Henningsen, 1994; Williamson et al., 2018). Een belemmering van bepaalde tactiele en proprioceptieve functies, zoals druk ter hoogte van de vinnen en dorsale inversie, zou inhiberende spinale neuronen activeren en zo het motorisch systeem verlammen

(Klemm, 1976). Tonische immobiliteit kan worden versterkt via het limbisch systeem dat in angstsituaties epinefrine vrijstelt (Klemm, 1976). Inhibitie van TI zou optreden door tactiele prikkels, die een activering van de neocortex en skeletspier veroorzaken (Klemm, 1976). Concrete aanwijzingen van hoe TI inspeelt op de spierwerking bij de haai ontbreken maar er werden wel reeds verscheidene studies uitgevoerd bij andere diersoorten (Klemm, 1976).

FUNCTIES VAN TONISCHE IMMOBILITEIT

Bescherming

Haaien kunnen ten prooi vallen aan orka's (Hughes, 2009; Jorgensen et al., 2019). De jachttechniek van orka's bestaat erin de haai uit te putten, op de rug te draaien en zo een bepaalde tijd vast te houden, waardoor de haai in een coma-achtige TI-toestand belandt (Pyle et al., 1999; Hughes, 2009; Brooks et al., 2011). Deze TI-toestand zou een finaal stadium van een defensieve cascade zijn als respons op de aanwezigheid van een predator (Ratner, 1967; Zlotkin en Gruber, 1984; Davie et al., 1993; Brooks et al., 2011; Williamson et al., 2018). De cascade zou starten met een periode van vrijwillige immobiliteit die bedoeld is om de kans om opgemerkt te worden, te verlagen. Daarna zou deze toestand overgaan in een “vecht-of-vluchtreactie”, waarbij het niet kunnen vluchten het ontstaan van TI zou teweegbrengen (Marx et al., 2008), hetgeen in bovenstaand voorbeeld zoveel betekent als het fataal ten prooi vallen aan de orka's (Hughes, 2009). Haaien kunnen zelf uit TI ontwaken indien ze niet meer op de juiste manier in bedwang worden gehouden (Henningsen, 1994). Wanneer de situatie echter te lang wordt aangehouden, bijvoorbeeld door een orka tijdens de jacht, en de impact op hun fysiologie te groot wordt, kan TI tot sterfte leiden.

Voortplanting

Tonische immobiliteit kan een belangrijke functie uitoefenen tijdens het paringsritueel bij haaien (Whitman et al., 1986; Davie et al., 1993; Williamson et al., 2018). Verschillende haaien, waaronder de zandbankhaai (*Carcharhinus plumbeus*), de citroenhaai en de hondshaai (*Scyliorhinus canicula*) zijn haaisoorten die inwendig bevruchten en TI gebruiken tijdens het paringsritueel (Whitman et al., 1986). Hierbij bijt het mannetje zich vast in de pectorale (bijvoorbeeld bij de verpleegsterhaai), caudale (bijvoorbeeld bij de zebrahaai) of dorsale (bijvoorbeeld bij de grote blauwe haai (*Prionace glauca*)) vin om het vrouwtje om te draaien. Eenmaal op haar rug, bereikt het vrouwtje TI en brengt het mannetje zijn claspers in de cloaca, waardoor de bevruchting kan plaatsvinden (Klimley, 2013). De exacte reden voor dit gedrag tijdens de paring is tot op heden niet achterhaald. De vrouw-

tjes ontwaken spontaan na de paring maar het is nog niet duidelijk wat het onderliggende mechanisme is. Waarschijnlijk is de tijdsduur waarin de haai in TI wordt gehouden van groot belang. Zolang de buccale pompventilatie dit aankan, blijft de vitaliteit van het dier gegarandeerd. Dieren die obligaat ramventilerend zijn, vertonen vermoedelijk een ander voortplantingsgedrag of gebruiken compenserende mechanismen (in beweging blijven tijdens copulatie indien deze door TI moet worden geleid). Dit fenomeen werd echter nog niet nader onderzocht bij haaien.

TOEPASSINGEN VAN TONISCHE IMMOBILITEIT BIJ HAAIEN

“Shark repellents”

Er is behoefte aan een goedkoop en effectief haaiwerend middel voor onder andere duikers, zwemmers en surfers. Bovendien is er nood aan een methode om bijvangst van haaien in de commerciële visserij te reduceren (Hart en Collin, 2015). In de twee gevallen kan het haaiwerend middel een verschillende vorm van eenzelfde technologie aannemen, maar beide zijn gebaseerd op de basisneurobiologie van de gevoelsorganen, i.e. zicht, gehoor, chemoreceptie (geur en smaak), en elektroreceptie (ampullae van Lorenzini) van de haaien en op de invloed ervan op hun gedrag (Hart en Collin, 2015). Onderzoek naar het ideale haaiwerend middel of “shark repellent” is volop in ontwikkeling. Idealiter houden “shark repellents” de haaien op afstand of dienen ze een aanval door een haai te voorkomen (Zlotkin en Gruber, 1984; Watsky en Gruber, 1990). Het gebruik ervan wordt belemmerd door de fysische beperkingen en technische en logistieke moeilijkheden om dergelijke producten of toestellen in een open, mariene omgeving in te zetten en door de onvoorspelbare interactie met een complex wezen als de haai (Hart en Collin, 2015). Bovendien is het onderzoek naar “shark repellents” voor wetenschappers niet zonder gevaar, zeker voor wat meer agressieve haaiensoorten betreft. Door de dieren in TI te brengen, wordt onderzoek vereenvoudigd. De efficiëntie van dergelijke haaiafstotende middelen wordt getest door de reactie van haaien te observeren wanneer ze in contact worden gesteld met het product, waarbij toxiciteit, ontwaken uit TI en eetinhibitie bij agressieve haaien worden nagegaan (Zlotkin en Gruber, 1984).

Er werden reeds verschillende “repellents” onderzocht (Hart en Collin, 2005). Als chemische “repellent” werden onder meer rottend haaienvlees en kopersulfaat (al dan niet gecombineerd als koperacetate) getest (Springer, 1955; Hodgson en Mathewson, 1978). Verder werden toxines afgescheiden door vissen van het genus *Pardachirus* (pardaxines, mosesines en pavoninines) effectief bevonden tegen bepaalde haaiensoorten en konden eveneens haaien wekken uit een

toestand van TI (Tachibana et al., 1984; Tachibana et al., 1985; Tachibana en Gruber, 1988). Pardaxinesecreties blijken echter thermolabiel en verliezen deels hun activiteit tijdens vriesdrogen (Primor en Zlotkin, 1975; Clark en George, 1979). Ook sodiumdodecylsulfaat (SDS) en lithiumdodecylsulfaat (LDS) blijken een sterke aversie bij verscheidene haaiensoorten te induceren (Hart en Collin, 2015). Het gebruik van dergelijke chemische middelen in een open mariene omgeving is echter niet gewenst. In recenter onderzoek naar haaiafstotende middelen wordt gefocust op componenten die een biologische relevantie voor haaien hebben, zoals chemische componenten uitgescheiden door natuurlijke vijanden (Hart en Collin, 2015). Zo werden kairomones (feromonen uitgescheiden door de Amerikaanse krokodil (*Crocodylus acutus*), een natuurlijke predator van de citroenhaai) (Rasmussen en Schmidt, 1992) en necromones (semiochemische stoffen uitgescheiden door dode dieren) (Yao et al., 2009; Stroud et al., 2014) succesvol ingezet om haaien uit TI te wekken. De uitdaging bij deze chemische “repellents” blijft echter het isoleren van stoffen die niet toxisch zijn en bovendien in lage concentraties effectief zijn, zodat ze nog steeds werkzaam blijven wanneer ze in het water terechtkomen (Hart en Collin, 2015).

Naast chemische “repellents” werd ook onderzoek gedaan naar elektrische en magnetische pulsen, visuele en akoestische “repellents” (Hart en Collin, 2015).

Tonische immobiliteit bij haaien en de link met diergeneeskunde

Tonische immobiliteit wordt beschreven als een voor mens en haai veilige manier om haaien in bedwang te houden tijdens het diergeneeskundig onderzoek in dierentuinen, onderzoeksinstellingen en aquaria (Henningsen, 1994; Clayton en Seeley, 2019). Deze techniek kan worden gebruikt bij pijnloze procedures, zoals een algemeen klinisch onderzoek en bij ingrepen, zoals bloedafname en wondbehandeling (Zlotkin en Gruber, 1984; Henningsen, 1994; Williamson et al., 2018). TI werd ook uitgelokt voor het toedienen van dwangvoeding en vloeistoftherapie na een periode van lang vasten of ziekte bij haaien in gevangenschap (Henningsen, 1994).

Elke manipulatie kan stress veroorzaken, waardoor de kans op automutilatie, onder andere kieuwbeschadigingen en wonden, vergroot. Het gebruik van TI als anesthesiemiddel werd beschreven door Kessel en Hussey (2015) bij implantatieprocedures. Verder onderzoek naar deze methode zou ook diergeneeskundige handelingen bij haaien, zoals hoger beschreven, kunnen verbeteren. Bij tal van andere diersoorten werd reeds een verband tussen pijnreductie en TI vastgesteld (Baker et al., 2019).

Het blijft echter noodzakelijk de ventilatie bij haaien te controleren en te stabiliseren, opdat TI geen fatale afloop zou hebben. Na het onderzoek kan de TI

onderbroken worden door de haai terug om te draaien en/of los te laten (Henningsen, 1994).

DANKWOORD

De auteurs willen in het bijzonder Christine Dudgeon bedanken voor het delen van Figuur 1.

REFERENTIE

- Baker B., Machin K., Schwan-Lardner K. (2019). When pain and stress interact: Looking at stress-induced analgesia and hyperalgesia in birds. *World's Poultry Science Journal* 75 (3), 457-468.
- Barnett A., Redd K.S., Frusher S.D., Stevens J.D., Semmens J.M. (2010). Non-lethal method to obtain stomach samples from a large marine predator and the use of DNA analysis to improve dietary information. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 393, 188-192.
- Barton B.A. (2002). Stress in fishes: a diversity of responses with particular reference to changes in circulating corticosteroids. *Integrative Comparative Biology* 42, 517-525.
- Baum J.K., Myers R.A., Kehler D.G., Worm B., Harley S.J., Doherty P.A. (2003). Collapse and conservation of shark populations in the northwest Atlantic. *Science* 299, 389-392.
- Benoff F., Siegel P. (1976). Genetic analysis of tonic immobility in young Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Animal Learning & Behaviour* 4 (2), 160-162.
- Brooks E.J., Sloman K.A., Liss S., Hassan-Hassanein L., Danylchuk A.J., Cooke S.J., Mandelman J.W., Skomal G.B., Sims D.W., Suski C.D. (2011). The stress physiology of extended duration tonic immobility in the juvenile lemon shark, *Negaprion brevirostris* (Poey 1868). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 409 (1-2), 351-360.
- Brunschweiler J.M., Pratt H.L. Jr. (2008). Putative male-male agonistic behaviour in free-living zebra sharks, *Stegostoma fasciatum*. *Open Fish Science Journal* 1, 23-27.
- Burgess G.H., Beerkircher L.R., Cailliet G.M., Carlson J.K., Cortés E., Goldman K.J., Grubbs R.D., Musick J.A., Musyl M.K., Simpfendorfer C.A. (2005). Is the collapse of shark populations in the northwest Atlantic Ocean and Gulf of Mexico real? *Fisheries* 30, 19-26.
- Burgess A.W., Holmstrom L.L. (1976). Coping behavior of the rapevictim. *American Journal of Psychiatry* 133, 413-418.
- Busch D.S., Hayward L.S. (2009). Stress in a conservation context: a discussion of glucocorticoid actions and how levels change with conservation-relevant variables. *Biological Conservation* 142, 2844-2853.
- Butler P.J., Metcalfe J.D. (1989). Cardiovascular and respiratory systems. In: Shuttleworth T.J. (editor). *Physiology of Elasmobranch Fishes*. Springer-Verlag, New York, p. 1-42.
- Camhi M., Fowler S.L., Musick J.A., Bräutigam A., Fordham S.V. (1998). *Sharks and their Relatives - Ecology and Conservation*. IUCN/SSC Shark Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Carlson J.K., Parsons G.R. (2001). The effects of hypoxia on three sympatric shark species : physiological and behavioral responses. *Environmental Biology of Fishes* 61 (4), 427-433.
- Carlson J.K., Parsons G.R. (2003). Respiratory and hematological responses of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, to acute changes in dissolved oxygen. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 294, 15-26.
- Carli G. (1971). Sub-cortical mechanisms of rabbit hypnosis. *Archives Italiennes De Biologie* 109, 15-26.
- Clark E., George A. (1979). Toxic soles, *Pardachirus marmoratus* from the Red Sea and *P. pavoninus* from Japan, with notes on other species. *Environmental Biology of Fishes* 4 (2), 103-123.
- Clayton L., Seeley K.E. (2019). Sharks and medicine. In: Miller R.E., Lamberski N., Calle P.P. (editors). *Fowler's Zoo and Wild Animal Medicine Current Therapy*. Volume 9, Elsevier Inc. Missouri, p. 338-344.
- Davie P.S., Franklin C.E., Grigg G.C. (1993). Blood pressure and heart rate during tonic immobility in the black tipped reef shark, *Carcharhinus melanoptera*. *Fish Physiology and Biochemistry* 12(2), 95-100.
- Duan Y., Fu W., Wang S., Ni Y., Zhao R. (2014). Effects of tonic immobility (TI) and corticosterone (CORT) on energy status and protein metabolism in pectoralis major muscle of broiler chickens. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular & Integrative Physiology* 169, 90-95.
- Dudgeon C.L., Lanyon J.M., Semmens J.M. (2013). Seasonality and site fidelity of the zebra shark, *Stegostoma fasciatum*, in southeast Queensland, Australia. *Animal Behaviour* 85 (2), 471-481.
- Erhard H. W., Mendl M., Christiansen S. B. (1999). Individual differences in tonic immobility may reflect behavioural strategies. *Applied Animal Behaviour Science* 64 (1), 31-46.
- Ewell A.H., Cullen J.M. (1981). Tonic immobility as a predator-defense in the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Behavioral and Neural Biology* 31, 483-489.
- Fitzpatrick R., Abrantes K.G., Seymour J., Barnett A. (2011). Variation in depth of whitetip reef sharks: does provisioning ecotourism change their behaviour? *Coral Reefs* 30, 569-577.
- Fogelholm J., Inkabi S., Höglund A., Abbey-Lee R., Johnson M., Jensen P., Henriksen R., Wright D. (2019). Genetical genomics of tonic immobility in the chicken. *Genes* 10, 341.
- Fu W., Duan Y., Wang S., Ni Y., Grossmann R., Zhao R. (2014). Comparative proteomic analysis of the breast muscle response to chronic corticosterone administration in broiler chickens showing long or short tonic immobility. *Poultry Science* 93, 784-793.
- Gallup G.G.Jr., Boren J.L., Suarez S.D., Wallnau L.B., Gagliardi G.J. (1980). Evidence for the integrity of central processing during tonic immobility. *Physiology & Behavior* 25 (2), 189-194.
- Gallup G.G.Jr. (1977). Tonic immobility: The role of fear and predation. *The Psychological Record* 27 (Suppl 1), 41-61.
- Godin A.C., Worm B. (2010). Keeping the lead: how to strengthen shark conservation and management policies in Canada. *Marine Policy* 34, 995-1001.
- Gonzalez R.J., McDonald D.G. (1992). The relationship between oxygen consumption and ion loss in a freshwater fish. *Journal of Experimental Biology* 163, 317-332.

- Hammerschlag N., Gallagher A.J., Lazzarè D.M. (2011). A review of shark satellite tagging studies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 398, 1-8.
- Hart N.S., Collin S.P. (2015). Sharks senses and shark repellents. *Integrative Zoology* 10(1), 38-64.
- Hawkins L.A., Armstrong J.D., Magurran A.E. (2004). Predator-induced hyperventilation in wild and hatchery Atlantic salmon fry. *Journal of Fish Biology* 65, 88-100.
- Heithaus M.R. (2001). The biology of tiger sharks, *Galeocerdo cuvier*, in Shark Bay, Western Australia: sex ratio, size distribution, diet, and seasonal changes in catch rates. *Environmental Biology of Fishes* 61, 25-36.
- Hennig C.W., Dunlap W.P. (1976). The effect of distance between predator and prey and the opportunity to escape on tonic mobility in *Anolis carolinensis*. *The Psychological Record* 26, 313-320.
- Henningsen A.D. (1994). Tonic immobility in 12 elasmobranchs: use as an aid in captive husbandry. *Zoo Biology* 13 (4), 325-332.
- Hodgson E.S., Mathewson R.F. (1978). Electrophysiological studies of chemoreception in elasmobranchs. In: Hodgson E.S., Mathewson R.F. (editors). *Sensory Biology of Sharks, Skates, and Rays*. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., p. 227-267.
- Hoffmayer E.R., Parsons G.R. (2001). The physiological response to capture and handling stress in the Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*. *Fish Physiology and Biochemistry* 25, 277-285.
- Holland K.N., Wetherbee B.M., Lowe C.G., Meyer C.G., (1999). Movements of tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) in coastal Hawaiian waters. *Marine Biology* 134, 665-673.
- Hughes J. (2009). The whale that ate jaws. Nature untamed. *National Geographic Channel 2*. <https://blog.nationalgeographic.org/2011/11/25/nat-geo-wild-the-whale-that-ate-jaws/>
- Jorgensen S.J., Anderson S., Ferretti F., Tietz J.R., Chapple T., Kanive P., Bradley R.W., Moxley J.H., Block B.A. (2019). Killer whales redistribute white shark foraging pressure on seals. *Scientific Reports* 9 (1), 6153.
- Kempster R.M., McCarthy I.D., Collin S.P. (2012). Phylogenetic and ecological factors influencing the number and distribution of electroreceptors in elasmobranchs. *Journal of Fish Biology* 80, 2055-2088.
- Kessel S.T., Hussey N.E. (2015). Tonic immobility as an anaesthetic for elasmobranchs during surgical implantation procedures. *Canadian Journal of Fisheries and Aquaculture Science* 72, 1-5.
- Klemm W.R. (1971). Evoked responses in brain motor areas during the immobility reflex ("animal hypnosis"). *Physiology & Behavior* 6(2), 137-144.
- Klemm W.R. (1976). Identity of sensory and motor systems that are critical to the immobility reflex ("animal hypnosis"). *Journal of Neuroscience Research* 2(1), 57-69.
- Klimley P.A. (2013). Body design and swimming modes. In: Klimley P.A., Oerding S. (editors). *The Biology of Sharks and Rays*. The University of Chicago Press, Chicago USA, p. 51-82.
- Kunze K., Simmons L. (2004). Notes on reproduction of the zebra shark, *Stegostoma fasciatum*, in a captive environment. In: Smith M., Warmolts D., Thoney D., Hueter R.E. (editors). *The Elasmobranch Husbandry Manual: Captive Care of Sharks, Rays and their Relatives*. Ohio Biological Survey, Columbus, p. 493-497.
- Leach J. (2004). Why people 'freeze' in an emergency: temporal and cognitive constraints on survival responses. *Aviation Space and Environmental Medicine* 75, 539-542
- Mandelman J.W., Skomal G.B. (2008). Differential sensitivity to capture stress assessed by blood acid-base status in five carcharhinid sharks. *Journal of Comparative Physiology B* 179, 267-277.
- Manire C., Hueter R., Hull E., Spieler R. (2001). Serological changes associated with gill-net capture and restraint in three species of sharks. *Transactions of the American Fisheries Society* 130, 1038-1048.
- Marx B.P., Forsyth J.P., Gallup G.G., Fusé T., Lexington J.M. (2008). Tonic immobility as an evolved predator defence: implications for sexual assault survivors. *Clinical Psychology: Science and Practice* 15, 74-90.
- Möller A., Söndergaard H.P., Helström L. (2017). Tonic immobility during sexual assault – a common reaction predicting post-traumatic stress disorder and severe depression. *Acta Obstetrica et Gynecologica Scandinavica* 96, 932-938.
- Murchie K.J., Schwager E., Cooke S.J., Danylchuk A.J., Danylchuk E.E., Goldberg T.L.,
- Suski C.D., Philipp D.P. (2009). Spatial ecology of juvenile lemon sharks (*Negaprion brevirostris*) in tidal creeks and coastal waters of Eleuthera, the Bahamas. *Environmental Biology of Fishes* 89, 95-104.
- Otway N.M. (2015). Serum biochemical reference intervals for free living sand tiger sharks (*Carcharias taurus*) from east Australian waters. *Veterinary Clinical Pathology* 44, 262-274.
- Petitjean Q., Jean S., Gandar A., Côte J., Laffaille P., Jacquen L. (2019). Stress responses in fish: From molecular to evolutionary processes. *Science of the Total Environment* 684, 371-380.
- Powell R.A., Proulx G. (2003). Trapping and marking terrestrial mammals for research: integrating ethics, performance criteria, techniques, and common sense. *Institute of Laboratory Animal Resources Journal* 44, 259-276.
- Pratt H.L., Carrier J.C. (2001). A review of elasmobranch reproductive behavior with a case study on the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*. *Environmental Biology of Fishes* 60, 157-188.
- Primor N., Zlotkin E. (1975). On the ichthyotoxic and hemolytic action of the skin secretion of the flatfish *Pardachirus marmoratus* (Soleidae). *Toxicon* 13(4), 227-231.
- Pyle P., Schramm M.J., Keiper C., Anderson S.D. (1999). Predation on a white shark (*Carcharodon carcharias*) by a killer whale (*Orcinus orca*) and a possible case of competitive displacement. *Marine Mammal Science* 15(2), 563-568.
- Randall D. (1982). The control of respiration and circulation in fish during exercise and hypoxia. *Journal of Experimental Biology* 100, 275-288.
- Rasmussen L.E.L., Gruber S.H. (1993). Serum concentrations of reproductively-related circulating steroid hormones in the free-ranging lemon shark, *Negaprion brevirostris*. *Environmental Biology of Fishes* 38(1), 167-174.
- Rasmussen L.E.L., Schmidt M.J. (1992). Are sharks chemically aware of crocodiles? In: Doty R.L., Müller-Schwarze D. (editors). *Chemical Signals in Vertebrates* 6. Plenum Press, New York, p. 335-342.
- Ratner S.C. (1967). Comparative aspects of hypnosis. In: Gordon J.E. (editor). *Handbook of Clinical and Experi-*

- mental Hypnosis*. Macmillan Publishing, New York, p. 550-587.
- Richardson E.J., Shumaker M.J., Harvey E.R. (1977). The effects of stimulus presentation during cataleptic, restrained and free-swimming states on avoidance conditioning of goldfish (*Carassius auratus*). *The Psychological Record* 27, 63-75.
- Roberts J.L. (1978). Active branchial and ram gill ventilation in fishes. *Biological Bulletin* 148, 85-105.
- Romero L.M. (2004). Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends in Ecology and Evolution* 19, 249-255.
- Schluessel V., Bennett M.B., Bleckmann H., Blomberg S., Collin S.P. (2008). Morphometric and ultrastructural comparison of the olfactory system in elasmobranchs: the significance of structure-function relationships based on phylogeny and ecology. *Journal of Morphology* 269, 1365-1386.
- Shuttleworth T.J. (1988). Salt and water balance - extra renal mechanisms. In: Shuttleworth T.J. (editor). *Physiology of Elasmobranch Fishes*. Springer-Verlag, New York, p. 171-194.
- Skomal G.B. (2007). Evaluating the physiological and physical consequences of capture on post-release survivorship in large pelagic fishes. *Fisheries Management and Ecology* 14, 81-89.
- Skomal G.B., Bernal D. (2010). Physiological responses to stress in sharks. In: Carrier J.C., Musick J.A., Heithaus M.R. (editors). *Sharks and their Relatives II—Biodiversity, Adaptive Physiology and Conservation*. CRC Press Taylor Francis Group, Boca Raton, p. 457-488.
- Springer S. (1955). Laboratory experiments with shark repellents. In: *Proceedings of the Seventh Annual Gulf and Caribbean Fisheries Institute*. Coral Gables, University of Miami, Institute of Marine Science, Florida. p. 159-164.
- Stroud E.M., O'Connell C.P., Rice P.H., Snow N.H., Barnes B.B., Elshaer M.R., Hanson J.E. (2014). Chemical shark repellent: Myth or fact? The effect of a shark neomone on shark feeding behavior. *Ocean and Coastal Management* 97, 50-57.
- Tachibana K., Gruber S.H. (1988). Shark repellent lipophilic constituents in the defence secretion of the Moses sole (*Pardachirus marmoratus*). *Toxicon* 26 (9), 839-853.
- Tachibana K., Sakaitani M., Nakanishi K. (1984). Pavoninins: shark-repelling ichthyotoxins from the defense secretion of the Pacific sole. *Science* 226 (4675), 703-705.
- Tachibana K., Sakaitani M., Nakanishi K. (1985). Pavoninins, shark-repelling and ichthyotoxic steroid n-acetylglucosaminides from the defense secretion of the sole *Pardachirus pavoninus* (Soleidae). *Tetrahedron* 41 (6), 1027-1037.
- Thompson R.K.R., Foltin R.W., Boylan R.J., Sweet A., Graves C.A., Lowitz C.E. (1981). Tonic immobility in Japanese quail can reduce the probability of sustained attack by cats. *Animal Learning and Behavior* 9, 145-149.
- Voegeli F.A., Smale M.J., Webber D.M., Andrade Y., O'Dor R.K. (2001). Ultrasonic telemetry, tracking and automated monitoring technology for sharks. *Environmental Biology of Fishes* 60, 267-281.
- Volchan E., Souza G.G., Franklin C.M., Norte C.E., Rocha-Rego V., Oliveira J.M., David I.A., Mendlowicz M.V., Coutinho E.S.F., Fiszman A., Berger W., Marques-Portella C., Figueira I. (2011). Is there tonic immobility in humans? Biological evidence from victims of traumatic stress. *Biological Psychology* 88 (1), 13-19.
- Watsky M.A., Gruber S.H. (1990). Induction and duration of tonic immobility in the lemon shark, *Negaprion brevirostris*. *Fish Physiology & Biochemistry* 8 (3), 207-210.
- Weigmann S. (2016). Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. *Journal of Fish Biology* 88 (3), 837-1037.
- Wells R.M.G., McNeil H., MacDonald J.A. (2005). Fish hypnosis: induction of an atonic immobility reflex. *Marine Behaviour and Physiology* 38, 71-78.
- Whitman P.A., Marshall J.A., Keller E.C. Jr. (1986). Tonic immobility in the smooth dogfish shark, *Mustelus canis* (Pisces, Carcharhinidae). *Copeia* 1986 (3), 829-832.
- Williamson M.J., Dudgeon C., Slade R. (2018). Tonic immobility in the zebra shark, *Stegostoma fasciatum*, and its use for capture methodology. *Environmental Biology of Fishes* 101(5), 741-748.
- Williamson M.J., Kavanagh A.S., Noad M.J., Kniest E., Dunlop R.A. (2016). The effect of close approaches for tagging activities by small research vessels on the behavior of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *Marine Mammal Science* 32, 1234-1253.
- Woodruff M.L., Hatton D.C., Frankl M.B., Meyer, M.E. (1976). Effects of scopolamine and physostigmine on tonic immobility in ducks and guinea pigs. *Physiological Psychology* 4(2), 198-200.
- Yao M., Rosenfeld J., Attridge S., Sidhu S., Aksenov V., Rollo C.D. (2009). The ancient chemistry of avoiding risks of predation and disease. *Evolutionary Biology* 36 (3), 267-281.
- Zlotkin E., Gruber S.H. (1984). Synthetic surfactants: a new approach to the development of shark repellents. *Archives of Toxicology* 56 (1), 55-58.