



Wirsberg-Gymnasium-Würzburg

Kollegstufe 1988/90
Leistungskurs Biologie

Facharbeit

Die Laichwanderung der Lachse - Ein kritischer Überblick mit besonderer
Gewichtung der Orientierungsmechanismen

Verfasser: BJÖRN BREMBS

Tag der Ablieferung: 01. FEBRUAR 1990

Kursleiter: StR in GERHARD

Bewertung: Note

Punkte (verdoppelt)

Irene Gerhard

.....
UNTERSCHRIFT DES KURSLEITERS



Liste der verwendeten Namen

Atlantic salmon	=	Atlantischer Lachs	=	Salmo salar
Chum- oder Keta salmon	=	Hundslachs	=	Oncorhynchus keta
King- oder Chinook salmon	=	Königslachs	=	Oncorhynchus tshawytscha
Masu salmon	=	Kirschlachs	=	Oncorhynchus masou
Pink- oder Humpback salmon	=	Buckellachs	=	Oncorhynchus gorbuscha
Silver- oder Coho salmon	=	Silberlachs	=	Oncorhynchus kisutch
Sockeye- oder Red salmon	=	Blaurückenlachs	=	Oncorhynchus nerka

Verzeichnis der Abkürzungen

Biol. Rev. = Biological Reviews

Can. J Fish. Aquat. Sci = Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences

Can. J. Zool. = Canadian Journal of Zoology

DNS = Desoxyribonukleinsäure

et al. = et alii

J. Fish. Biol. = Journal of Fish Biology

J. Fish. Res. Bd. Can = Journal of the Fisheries Research Board of Canada

J. Mar. Biol. Assoc = Journal of the Marine Biology Association

J. Physiol. = Journal of Physiology

LFI = Lachsforschungsinstitut

pers. Mitt. = persönliche Mitteilung

Progr. Fish. Cult = Progressive Fish Culturist

Rep. Inst. Freshw. Res. Drott. = Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm, Sweden

Sov. J. Mar. Biol = Soviet Journal of Marine Biology

Symp. = Symposium

Trans. Am. Fish. Soc. = Transactions of the American Fisheries Society

US Fish. Bull = US Fisheries Bulletin

Die Laichwanderung der Lachse - Ein kritischer Überblick mit besonderer Gewichtung
der Orientierungsmechanismen

Inhaltsverzeichnis

I Der Ablauf der Lachswanderung	3
A Prolog	3
B Lebenszyklus der Lachse	3
1. Die adulten Lachse	3
2. Die Entwicklung der Junglachse	4
C Wanderwege der Lachse	5
II Die Steuerung der Lachswanderung	6
A Die Lachswanderung als Orientierungsverhalten	6
1. Biorhythmen und Lachswanderung	7
2. Allgemeines zur Orientierung.....	7
B Fernorientierung	8
1. Magnetische Stimuli.....	8
2. Mechanische, thermische und chemische Stimuli	9
3. Optische Stimuli	12
C Nahorientierung	18
1. Geruchshypothese	19
2. Pheromonhypothese.....	24
3. Das "buckelige" Problem	26
4. L. P. Hansens Experimente	26
5. Schlußfolgerungen und Ausblicke	30
III Diskussion	32
A Entstehung einer Laichwanderung der Lachse aus evolutiver Sicht	32
1. Zufall schafft Selektionsdruck selbst.....	32
2. Stetige Perfektion der Orientierungsmechanismen	33
3. Zusammenfassung der ultimativen Ursachen der Lachswanderung.....	33
B Epilog	35

I. Der Ablauf der Lachswanderung

A. Prolog

Nur selten stieg bei der Erforschung von Leben und Verhalten einer Tierart mit fortschreitenden Erkenntnissen die Zahl der offenen Fragen dermaßen, wie im Fall der Orientierungsabläufe der wandernden Lachse. Mit den drei wissenschaftlichen Grundfragen, dem **WAS**, dem **WIE** und dem **WOZU** (die Frage **WARUM** ist wohl eher philosophischer Natur), soll versucht werden, dieses Phänomen zu durchleuchten. Der Hauptteil der Arbeit wird behandeln, **WIE** Lachse es schaffen, über z. T. mehr als 5000 km mit fast sonnambuler Sicherheit in ihr Heimatgewässer zurückzufinden. Diese Frage beschäftigt die Wissenschaftler seit sie vor fast 170 Jahren (TREVIRANUS 1822) gestellt wurde (siehe dazu Übersichtsarbeiten von NIKOLSKI 1963, HASLER 1966, HARDEN JONES 1968, NORTHCOTE 1978, MCCLEAVE et al. 1984, STABELL 1984, SMITH 1985), doch erst heute beginnt man nähere Erkenntnisse über die extrem komplexen Mechanismen zu gewinnen, die ein "*homing*" der Lachse ermöglichen. Um die Fragestellung überhaupt angehen zu können, sollte man sich zuerst mit dem Lebenszyklus und den Wanderwegen der Lachse befassen, da nur durch Kenntnis der *zeitlichen Abläufe* der Verhaltensweisen und der *räumlichen Dimensionen*, innerhalb derer sie sich abspielen, ein Verständnis dieser Vorgänge zustande kommen kann.

B. Lebenszyklus der Lachse

1. Die adulten Lachse

Lachse, die nach einem Sommer im Meer zum erstenmal in ihr Flußsystem aufsteigen, werden als "*grilse*" bezeichnet. Die Hauptaufstiegszeit reicht normalerweise von Anfang August bis Ende September, die Laichzeit liegt meistens, je nach Breitengrad, im Frühwinter (November-Dezember), kann aber auch bis Februar dauern. Hierzu ist zu bemerken, daß sich sowohl bei den *annualen* als auch bei den *diurnen* Wanderzeiten große lokale Unterschiede herausgebildet haben, die *genetisch* determiniert zu sein scheinen¹ (STABELL 1984, BORGSTRÖM & HANSEN 1987). Als kaltstenotherme, polyoxybionte Lebewesen bevorzugen Lachse die Forellen- und Äschenregion ihrer Heimatflüsse als Laichplätze:

Die Temperatur des Wassers steigt selten über 20°C, es ist klar und sauber, mäßig schnellfließend und mit reinem, kiesigem Grund. Sobald die Weibchen einen geeigneten Ort für ihre Brut gefunden haben, beginnen sie mit dem Ausheben der Laichgrube. Hat das Weibchen den Nestbau abgeschlossen, beginnt das Männchen mit der Werbung, die ständig von Rivalenkämpfen unterbrochen wird.

Schließlich steht das stärkste Männchen mit seiner Partnerin Seite an Seite mit geöffnetem Maul dicht über der Laichgrube und Eier und Samen werden ausgestoßen. Unterbrochen von weiteren Rivalenkämpfen erfolgt die Eiablage in mehreren Schüben, in denen das Weibchen gerade vor der ersten eine neue Laichgrube gräbt, und mit dem ausgeworfenen Kies die alte Nestmulde zwangsläufig zudeckt (BORGSTRÖM & HANSEN 1987). Nach der Eiablage verjagt das Weibchen das Männchen und deckt auch die letzte Grube zu. Manchmal kann es eine Woche dauern, bis das Weibchen alle Eier (500-2000 Eier pro kg Körpergewicht) abgelegt hat. Die Hauptaktivitätszeit ist dabei die Nacht.

Gegen Ende der Laichzeit sind die überlebenden Lachse² blaß, erschöpft, anfällig für Infektionen und haben bis zu 30-40% ihres Körpergewichts verloren. Die nun als "*kelts*" bezeichneten Lachse lassen sich entweder von der Strömung ins Meer treiben oder überwintern in tiefen Gumpen, um erst im Frühling ins Meer zurückzukehren. Dort erholen sich die Lachse schnell: Gewichtszunahmen von 1 kg pro Woche sind nicht selten (GRZIMEK 1970). Nach ein bis zwei Jahren steigen sie dann ein zweites Mal, in seltenen Fällen auch ein drittes Mal zum Laichen ins Süßwasser auf.

2. Die Entwicklung der Junglachse

Nur etwa 40-50% (HOLLE 1973) der dotterreichen Eier sind wirklich befruchtet und nicht aus allen werden später Jungfische. Wenn die Lachse gegen April/Mai aus den Eiern schlüpfen, bleiben die ca. 1,3 cm langen "*alevins*", wie sie jetzt, im larvalen Stadium genannt werden, noch in der Kiesgrube, bis sie ihren Dottersack aufgebraucht haben. Mit 3-5 cm kämpfen sie sich als "*fry*" durch den Kies und an die Wasseroberfläche, wo sie ihre Schwimmblasen füllen (SMITH 1985). Danach kann eine Wanderung in *Kinderstuben* (MERKEL 1980) (*nursery areas*) folgen. Im dritten Stadium der Ontogenese, wenn die Lachse eine Länge von 5-13 cm erreicht haben, werden sie als "*parr*" bezeichnet, bilden schon kleine Reviere (BORGSTRÖM & HANSEN 1987) und stellen ihre Nahrung von Insektenlarven auf Kleinfische um.

Mit mehr als 13 cm treten die Lachse in ihr viertes und letztes Süßwasserstadium, in dem sie "*smolt*" genannt werden. In diesem Stadium erfolgt - durch eine Steigerung der Kapazität zur *Osmoregulation* - die körperliche Umstellung auf den Salzgehalt des Meeres. Mit ca. 20 cm Länge wandern die *smolts* dann, meist alle innerhalb eines Monats des Frühlings/Frühsummers (BORGSTRÖM & HANSEN 1987), ihren Weidegründen entgegen.³ Dieses Schlüsselstadium im Leben eines Lachses, die sogenannte "*Smoltifikation*" ist, wie das gesamte Wachstum aller poikilothermen Lebewesen, stark von der Temperatur ihres Milieus abhängig⁴ und wird durch Geschlechtshormone, höchstwahrscheinlich Thyroxin (SCHOLZ 1980, HASLER & SCHOLZ 1983) gesteuert. Nach der Jugendzeit im Süßwasser folgt meist das Abwandern für 1-7 Jahre (HASLER 1966) ins offene Meer, wo sie bei einer Wachstumsleistung von bis

zu 1 kg pro Monat (GRZIMEK 1970) Fettvorräte für die Rückwanderung anlegen. Mit Beginn der sexuellen Reifung setzt der Lachs dann zum *homing* an.

C. Wanderwege der Lachse

Heute kennt man das Phänomen der *Ortstreue* von vielen Tierarten. 1922 wies CALDERWOOD durch die Markierung atlantischer Lachse nach, daß sie nach einem mehrjährigen Aufenthalt im Meer den Fluß zum Laichen aufsuchten, den sie als smolt verlassen hatten (zit. n. TOFT 1975). Die damals viel diskutierte Elternstromtheorie ("*Parent-stream-theory*") hatte damit den ersten Beleg erhalten. Unzählige spätere Markierungsversuche befähigten Wissenschaftler sogar, anhand der Fundorte die Wanderrouen der Lachse kartographisch zu erfassen. Z. B. schlossen sich 1966 die auf Lachsforschung spezialisierten Wissenschaftler der Nordatlantik-Anrainer zur Forschungsgemeinschaft "*Joint Working Party of North Atlantic Salmon*" zusammen. In einer großangelegten Aktion wurden bis 1977 über 100.000 Lachse markiert und anhand der Wiederfangorte die in Abbildung 1 dargestellte Karte erstellt (SCHMIDT-LUCHS 1981).

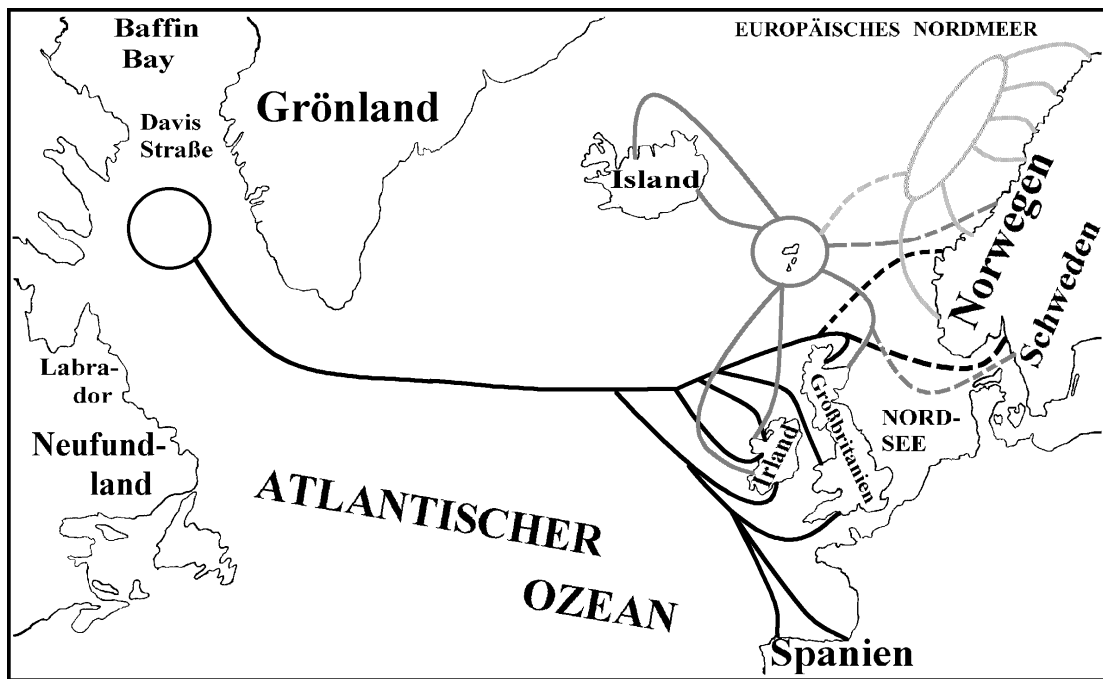









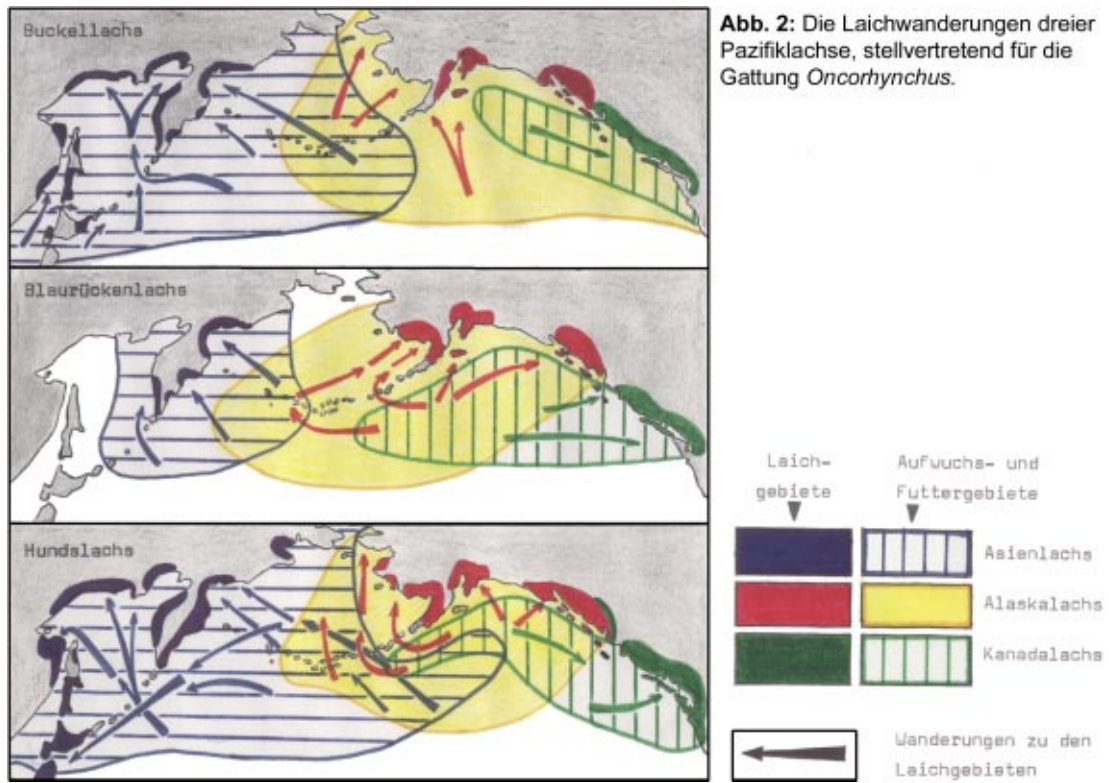


Abb. 1: Wanderwege der europäischen Lachse:

- | | | | |
|---|---|--|---|
|  | Hauptwanderweg der Lachse aus IR, GB, F, ES |  | Hauptfanggebiet West-Grönland, Labrador-See, 60-70° nördlicher Breite |
|  | Nebenwanderwege der Lachse aus N und S. |  | Hauptfanggebiet Färöer-Inseln |
|  | Hauptwanderweg der Lachse aus IS, IR, GB |  | Hauptfanggebiet Norwegen-See und Europäisches Nordmeer |
|  | Nebenwanderwege der Lachse aus N und S. | | |
|  | Hauptwanderwege der Lachse aus N | | |
|  | Nebenwanderwege der Lachse aus N. | | |

Dieses bewährte Prinzip wurde nun auch auf andere Lachsarten angewandt, so daß man schließlich Karten mit den Wanderrouten von pazifischen Lachsen erstellen konnte. (Abb.2)



Die Zahl der Fehlgänger ("straying") liegt bei *natürlich reproduzierenden* Lachsstämmen zwar nur bei 0-3,4% (STABELL 1984), aber es kann dennoch immer wieder einmal vorkommen, daß einige stark aus dem Rahmen fallen, wie der Fang eines am Handangerfjord markierten Lachses vor der Küste von Boulogne verdeutlicht.

II. Die Steuerung der Lachswanderung

A. Die Lachswanderung als Orientierungsverhalten

Als sehr nützliche Einteilung der Ethologie hat sich die Trennung von *ultimativen* und *proximativen* Ursachen erwiesen (SCHÖNE 1980, MERKEL 1980, SMITH 1985). Während Erstere den adaptiven Wert, die evolutiven Vorteile eines Verhaltens beinhalten (d. h. mit **WOZU** erfragt werden), versteht man unter Letzteren die Kontrollmechanismen, die das Verhalten steuern (d. h. die Grundfrage **WIE**).

1. Biorhythmen und Lachswanderung

Bei der Konditionierung von Tieren auf eine bestimmte Himmelsrichtung, kann z. B. die Sonne als richtende Größe herangezogen werden. Um ständig den richtigen Kurs beizubehalten, muß das Tier eine *innere Uhr* besitzen, um die scheinbare Bewegung der Sonne über den Himmel kompensieren zu können. Kleine Abweichungen der Periodizität der endogenen Rhythmen von den natürlichen Vorbildern erfordern eine ständige Anpassung an exogene *Zeitgeber* (z. B. die Tageslänge, die Gezei-

tenrhythmen oder der jahreszeitliche Temperaturwechsel). In welchem Maß die Aktivitäts- oder Migrationszeiten von endogenen Rhythmen oder exogenen Zeitgebern abhängen, soll hier nicht behandelt werden.⁵

Festzuhalten bleibt jedoch, daß endogene Biorhythmen exogene Zeitgeber zur Entfaltung ihrer vollen Leistungsfähigkeit benötigen und daß sie für Tierwanderungen unerläßlich sind, da sie z. B. über Hormone die Motivation der Lachse steuern (s. Anm. 1), oder bestimmte Kompaßkurse beizubehalten helfen, etc.

2. Allgemeines zur Orientierung

SCHÖNE (1980) definiert: "Der Begriff Orientierung im Raum beschreibt die Fähigkeit der Tiere, (...) Lage und Bewegungen des Körpers, von Körperteilen und auch von anderen Objekten, auf Größen **räumlicher Art** zu beziehen." Diese Definition ist dann nur noch mit dem Einschub "...**räumlicher und zeitlicher Art**..." zu komplettieren, um den *gesamten* Begriff Orientierung, wie er für uns relevant ist, zu erfassen.

SMITH (1985) betont den Unterschied zwischen Orientierung und Navigation, die häufig, meist wohl aus Nachlässigkeit, synonym verwendet werden: "...Navigation in contrast, refers to a situation in which an animal determines the position of a given point in space. When a navigating animal is displaced it can adjust to a new heading, corrected for the displacement." Lachse scheinen dazu nicht in der Lage zu sein (GROOT 1965).

Wichtig könnte die Unterteilung des homing der Lachse in *Fern- und Nahorientierung*⁶ sein (HASLER 1966, HARDEN JONES 1968). Als Fernorientierung wird hierbei die Orientierung im offenen Meer bezeichnet, allgemein die Orientierung auf ein Ziel zu, "das die Tiere sensorisch nicht wahrnehmen können" (SCHÖNE 1980). Analog dazu meint man mit Nahorientierung die Orientierung der Lachse innerhalb der Mündungsgebiete und in den Flußsystemen. Es wird angenommen, daß die Lachse für beide Orientierungsarten verschiedene Methoden verwenden (BERTMAR & TOFT 1969, PETERS 1971). Fließende Übergänge zwischen beiden Extremen sind zu erwarten (s. dazu SCHOLZ et al. 1972, STASKO et al. 1973, GROOT et al. 1975).

Da die Wissenschaftler bei der Erforschung der nun zu behandelnden Fernorientierung aus technischen Gründen häufig mit Lachsen zur Zeit anderer Wanderstadien (fry, smolt) experimentierten, muß im folgenden beachtet werden, daß der Rückschluß von Fähigkeiten der Junglachse auf ebensolche der adulten Tiere nur bedingt zulässig sein kann.

B. Fernorientierung

Wie bereits zu Beginn erwähnt, ist man heute dank intensiver Forschungen in der Lage, *einige* der Faktoren und Stimuli zu verstehen, die sich diese Fische zu Nutzen machen. Es wird angenommen, daß eine *komplexe Hierarchie von Stimuli* besteht, in der stets ein subalternen Mechanismus eingesetzt

wird, wenn der Stimulus für den Präferenzmechanismus dem Individuum einmal zeitweise nicht zur Verfügung stehen sollte.

1. Magnetische Stimuli

Magnetismus ist der noch am wenigsten erforschte Faktor. Das Erdmagnetfeld besitzt mehrere, für wandernde Tiere nützliche Eigenschaften. Am geläufigsten dürfte die Polarisation des Feldes in Nord- und Südpol sein. Die Inklination des Magnetfeldes zur Erdoberfläche wird von Rotkehlchen und anderen Vögeln zur Orientierung herangezogen (WILTSCHKO & WILTSCHKO 1972, Viehmann 1979). Auch könnte die Intensität oder die Deklination (Winkel zwischen geographisch und magnetisch Nord) der Orientierung (s. Abb. 3) dienen. Magnetorezeptive Tiere scheinen der diurnen, lunaren und annualen Zyklen der magnetischen Feldstärke als Zeitgeber für ihre endogenen Rhythmen zu bedürfen (DUBROV 1978).

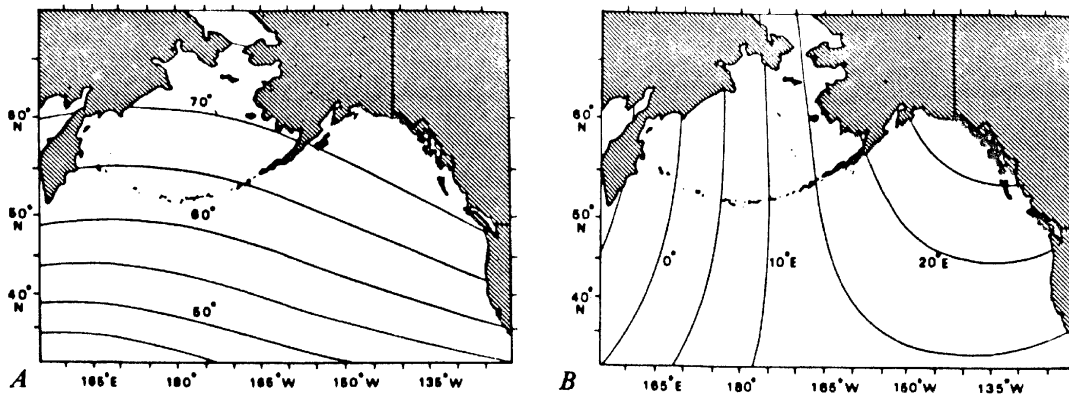


Abb. 3: A: Inklination des Erdmagnetfeldes im Nordpazifik; B: Deklination des Erdmagnetfeldes im Nordpazifik

Bei Lachsen konnte noch kein Magnetorezeptor entdeckt werden. Jedenfalls haben 3 der 12 von VARANELLI & MCCLEAVE (1974) getesteten atlantischen parrs bei vierfach verstärktem Magnetfeld intensiviertere Aktivität gezeigt. QUINN (1980) testete zwei Rassen von Sockeye fry, die aus zwei verschiedenen Flüssen stammten in einem runden Tank mit vier Auslässen, die es ihnen erlaubten, zwischen vier Richtungen zu wählen. Am Ende jedes Auslasses war eine Falle angebracht, um die Fische nach Beendigung des Versuches zu zählen. War der Tank nach oben hin offen und kein zusätzliches Magnetfeld eingeschaltet, wählten sie die für ihre Rasse richtige Kompaßrichtung. War der Tank oben zugedeckt, orientierten sie sich immer noch richtig. Aber sobald Helmholtzspulen an den Tank gestellt wurden, *auch wenn sie abgeschaltet waren*, änderten die Lachse ihre Richtung. Drehten die eingeschalteten Spulen die Richtung des Magnetfeldes um 90°, so korrigierten die Fische ihre Kompaßrichtung um 79° bis 122°. Wurden die Fische aber in einem offenen Tank mit den eingeschalteten Spulen getestet, zeigten sie wieder die korrekte Kompaßreaktion. Diesen eben aufgeführten Versuch könnte man geradezu als Paradigma für eine Hierarchie der Orientierungsmechanismen deuten:⁷ Ist die Sonne sichtbar, wird der Sonnenkompaß dem Magnetfeldkompaß vorgezogen. Eine Existenz von Ma-

agnetorezeptoren irgendeiner Art war mit diesem Versuch durchaus vereinbar und eine Magnetfeldorientierung bei Lachsen rückte zumindest in den Bereich des Möglichen. Hinzu kommt noch, daß Magnetkompaßorientierung anscheinend auch bei erwachsenen Lachsen möglich zu sein scheint (CHURMASOV & STEPANOV 1977, STEPANOV et al. 1979). Völlig im Dunklen liegt jedoch, *wie* die Lachse das Magnetfeld nutzen und nach welchen Eigenschaften desselben sie sich orientieren (*wenn* sie es nutzen).

Ein zu dem eben beschriebenen sehr ähnlich aufgebauter Versuch, demonstriert dies ganz deutlich (QUINN & GROOT 1983): Diesmal wurde mit Chum fry experimentiert. Sie orientierten sich im offenen wie im bedeckten Tank korrekt, solange das Erdmagnetfeld unverändert blieb. Wurden die Spulen eingeschaltet, so daß sich das Magnetfeld im Inneren des Tankes um 90° im Uhrzeigersinn drehte, so änderten die Lachse ihre Kompaßrichtung um 25° gegen den Uhrzeigersinn!

2. Mechanische, thermische und chemische Stimuli

Die nun auszuführenden drei Stimuli - Meeresströmungen, Temperatur und Salzgehalt - sollen, da sie einen geschlossenen Komplex bilden, gemeinsam behandelt werden.

Als ein Beispiel für mechanische Stimuli könnten die Gezeiten dienen, die mit ihrer periodischen Wiederkehr ein perfekter Zeitgeber für endogene Rhythmen wären (SMITH 1985). Auch könnte der barometrische Druck bei der *Aktivität* der Fische eine Rolle spielen (ALLEN 1959, PETERSON 1972). Ein Hinweis auf einen auslösenden Charakter von mechanischen Stimuli könnte die Tatsache sein, daß mehrere anadrome Fischarten, darunter auch Lachse, vorzugsweise bei Hochwasser in ihre Heimatströme aufsteigen (HUNTSMAN 1948, HAYES 1953, ALABASTER 1970). Allerdings, und das ist bereits ein Exempel für eine Vernetzung von mechanischen, thermischen und chemischen Faktoren, verändert sich mit dem Wasserstand natürlich auch die Temperatur und die chemische Zusammensetzung des Fließgewässers, so daß wohl nicht nur mechanische Stimuli bei diesem Verhalten auslösend wirken.

Meeresströmungen können in zweierlei Hinsicht nützlich für den wandernden Fisch sein: Einerseits können sie den Fisch zu bestimmten Regionen hintragen, was mit einer großen Krafteinsparung verbunden wäre, andererseits könnten sie als Orientierungshilfen dienen, als "Landmarken" in gewisser Weise. Auch hier muß betont werden, daß die beiden Alternativen sich nicht gegenseitig ausschließen. Eine interessante Annahme, die auf der ersten Möglichkeit beruht, wurde von ISAKSSON (1980) gemacht: Er nimmt an, daß die Lachse Süd-Islands mit einer Meeresströmung nach Ost-Grönland treiben und mit dieser auch wieder zurückkehren, da die Strömung vor Grönland abbiegt und wieder nach Island zurückfließt. Messungen der Geschwindigkeit des Stromes ergaben, daß er dazu ungefähr ein Jahr braucht. Auffällig ist dabei, daß die Mehrzahl der Lachse, die in Süd-Island laichen, genau ein Jahr im Meer verbracht hat.

Die zweite Möglichkeit zu *beweisen*, dürfte schlechterdings unmöglich sein. Es erscheint jedoch plausibel, daß Fische nicht nur mit einer positiven oder negativen Rheotaxis reagieren, sondern sich auch

in einem konstanten Winkel zur Strömung fortbewegen können müßten (Abb. 4). Im Vergleich zu einer Orientierung an der Sonne z. B., hätte dies den Vorteil, daß eine Zeitkompensation unterbleiben könnte (HARDEN JONES 1968, ARNOLD 1974). Allerdings ergibt sich für den einzelnen Fisch das Problem der Richtungsbestimmung der Strömung, das ohne feste Bezugspunkte eigentlich unmöglich ist. ROYCE et al. (1968) machten hierzu den Vorschlag, daß diese Fische vielleicht die Trennungslinien zwischen in verschiedene Richtungen bewegte Wassermassen wahrnehmen könnten.

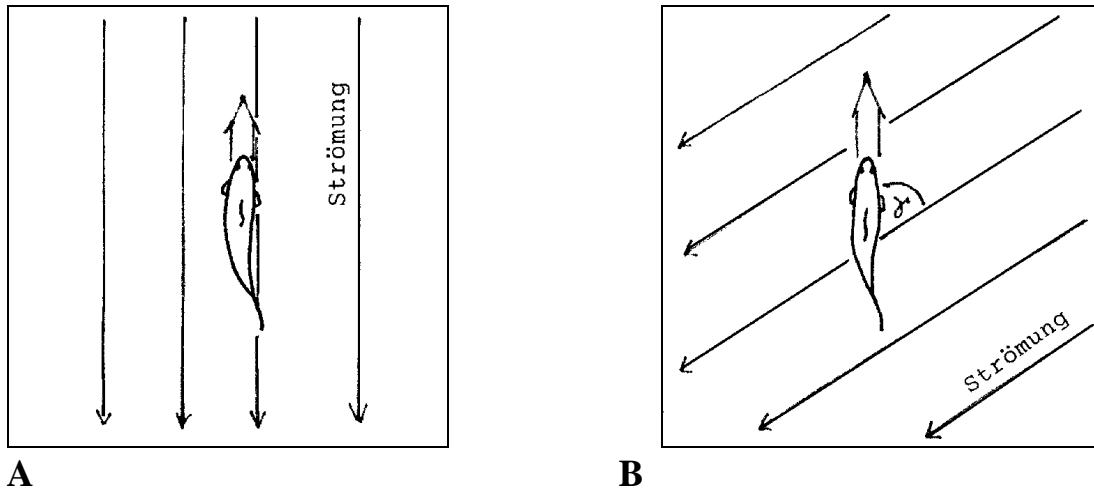


Abb. 4: A Fisch, positive Rheotaxis zeigend; B Fisch, einen konstanten Winkel γ zur Strömung einhaltend.

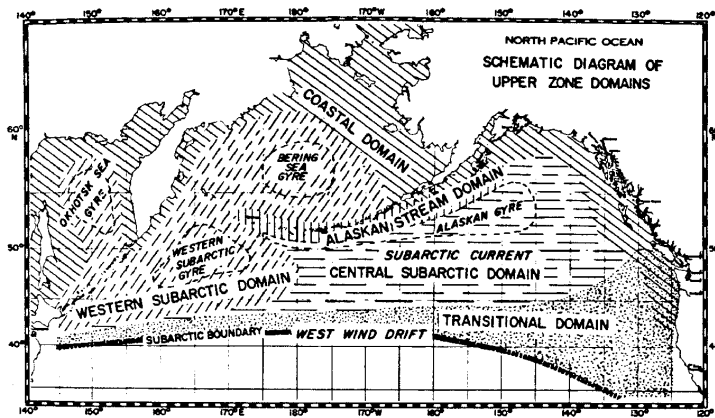
Aber außer durch ihre Richtung sind Meeresströmungen noch durch ihre Temperatur und chemische Zusammensetzung charakterisiert. Auch wenn es keine Beweise für eine Orientierung von Lachsen an bestimmten Temperaturgradienten gibt,⁸ so ist dennoch zu beachten, daß jeder Meeresstrom seine eigene, teilweise klimabestimmende (Golf-Strom!) Temperatur hat. In Kombination mit der chemischen Zusammensetzung und der Richtung eines Stromes (so sie denn für den Fisch erkennbar ist), könnte auch sie noch für den Fisch wichtige Information über den Strom, in dem er sich momentan befindet, beinhalten.

Daneben stellen auch die chemischen Stimuli, im *Verband* mit den bereits beschriebenen Faktoren, eine wichtige Informationsquelle dar. Der Fisch gewinnt diese hauptsächlich mit seinem hochentwickelten Geruchssinn (s. Tafel 1). Z. B. könnte der Salzgehalt, der je nach Meeresstrom stark schwanken kann, für den Lachs von Wichtigkeit sein. Für die nun folgenden Schilderungen sollte man sich die verschiedenen Charakteristika von Meeresströmungen immer im Gedächtnis behalten.

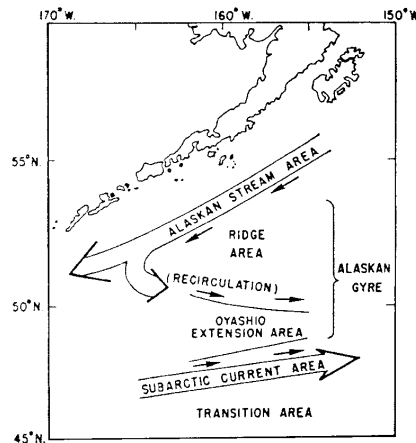
Literatur	Lachsart	Substanz	Schwellenwert	Beobachtungen
Wisby (1952)	O. kisutch	Morpholin	10 ⁻⁶ ppm	Konditionierte Fische
Alderdice et al. (1954)	O. kisutch	Alarmsubstanz von Robben und Seelöwen	1:80-10 ⁹	
McBride et al. (1962)	O. nerka	Extrakt aus Zooplankton	0,01ppm	
Tarrant (1966)	O. nerka Walbaum	Eugenol	0,18ppm	Konditionierte Fische

Tafel 1: Schwellenwerte verschiedener, in Wasser gelöster Substanzen. (Aus: Smith, 1985)

Blaurückenlachse aus Bristol Bay, Alaska scheinen während ihrer Aufwuchszeit nahe den Aläuten von wärmeren, salzigeren Wassermassen davon abgehalten zu werden, ihren Präferenzbereich nach Süden hin zu verlassen (FAVORITE 1969b). (s. Abb 5a) Im Norden der "subarktischen Grenze" hat das Wasser



Oben: Abb. 5a: Schematische Darstellung der Aufwuchsgebiete von Blaurückenlachsen (*O. nerka*) im Nordpazifik



Rechts: Abb. 5b: Schematische Darstellung der Meeresströmungen im nordöstlichen Pazifik

ein verhältnismäßig niedrigen Salzgehalt, 32 bis 34 ppm, und die Blanklachse leben vor allem in der *Oyashio Extension Area* und in der subarktischen Strömung (FRENCH & MCALISTER 1970). (s. Abb. 5b) Sobald die Entwicklung der Gonen einsetzt, sammeln sich die jungen Lachse im Alaskan-Strom mit seinen niedrigeren Temperaturen und Salz-Werten (Aggregation). In der nordöstlichsten Ecke ihres Aufwuchsgebietes werden die Lachse dann, für Mai/Juni von kalten, salzigen Wassermassen daran gehindert, durch die Fischgänge der Aläuten in die Bering-See zu gelan-

Nähere Erläuterungen, s. Text. gen (FUJII 1975). Anfang Juni verschwindet das kalte Wasser dann aufgrund von Springfluten und Wellengang wieder, und macht wärmerem, weniger salzigem Platz, so daß die Lachse weiterwandern können. In der Bering-See befinden sie sich dann in einer Zone niedrigen Salzgehalts (FUJII 1975, LEGGET 1977). In Küstennähe könnten die Süßwasserzonen der Ästuarien dann ebenfalls eine Rolle beim homing spielen (FAVORITE 1969a).

Diese Studien zeigen, wie differenzierteste Mechanismen beim homing der Lachse ineinandergreifen. Genau diese fundamentale Differenziertheit macht eine gezielte experimentelle Untersuchung so schwierig. Diese Meeresströmungen könnten ebensogut zufällig mit den Wanderwegen zusammen-

fallen; solange es keine gesicherten Beweise gibt, steht dieses so hochkomplexe und interessante Feld Spekulationen weit offen (SMITH 1985).

3. Optische Stimuli

Das Licht ist wohl der für Fische am günstigsten in ihrem Sinne zu nutzende Umweltfaktor. Allerdings sind auch die optischen Stimuli unter Wasser nur stark eingeschränkt zu perzipieren: Erstens besteht selbst bei spiegelglatter Oberfläche für den Fisch nur ein sehr eingegengtes "Fenster zur Außenwelt" (s. Abb 6). Zweitens reduziert die Streuung des Lichts die Sicht in größeren Tiefen, selbst bei glasklarem Wasser, auf ein Minimum.

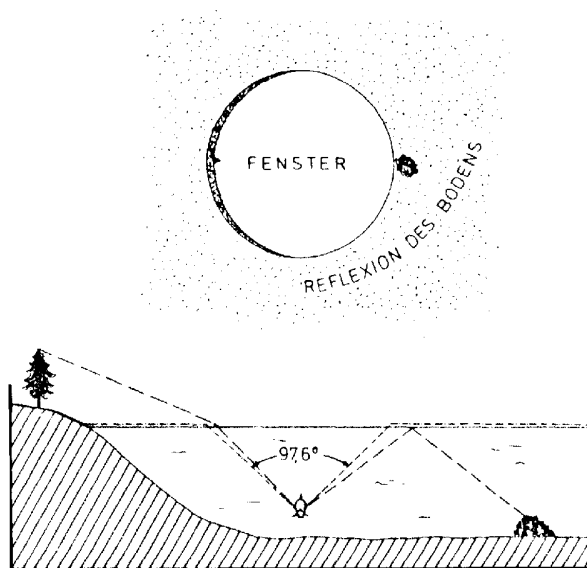


Abb. 6: Der Blick aus dem Wasser. Oben: Das SNELLIUS'sche Fenster in der Wasseroberfläche, durch das Licht von außen hereinfällt. Unten: Innerhalb eines Winkels von 97,6° kann der Fisch die gesamte, über dem Wasser liegende Hemisphäre - zusammengepreßt - sehen. Ausserhalb des Fensters werden die vom Boden reflektierten Objekte gesehen.

Der wohl bekannteste Orientierungsmechanismus, der bereits bei vielen Tieren nachgewiesen wurde, ist der weiter oben schon des öfteren erwähnte *Sonnenkompaß*. Mit ihm ist der Fisch erwiesenermaßen (HASLER 1971, SCHWASSMANN & BRAEMER 1961, SCHWASSMANN & HASLER 1964, GOODYEAR & BENNET 1979, LOYACANO et al. 1977, WINN et al. 1964) dazu *in der Lage*, unter Kompensation des Sonnengangs im Laufe des Tages, eine bestimmte Kompaßrichtung einzuschlagen. (s. Abb. 7) Allerdings muß der Fisch neben der Tageszeit noch die Jahreszeit "wissen", da sich der Gang des Azimuths (Punkt an dem eine senkrecht von der Sonne gezogene Linie den Horizont schneidet) jahreszeitlich, aufgrund der Höhe der Sonne und damit der unterschiedlichen Wege, die sie im Laufe eines Jahres während einer Photoperiode zurücklegt, ändert. (s. Abb. 8) Dabei kämen ihm seine annualen Bio-rhythmen sehr zustatten. Ferner müßte der Fisch eine Information über die geographische Breite besitzen, da sich die Höhe der Sonne ja auch noch mit der Breite ändert. Hier würde ihm eine Perzeption des Inklinationswinkels des geomagnetischen Feldes nützen. Sie ist jedoch nicht unbedingt erforderlich, da durch Integration der Sonnenhöhe über die Jahreszeit eine Breitenangabe möglich wäre.⁹

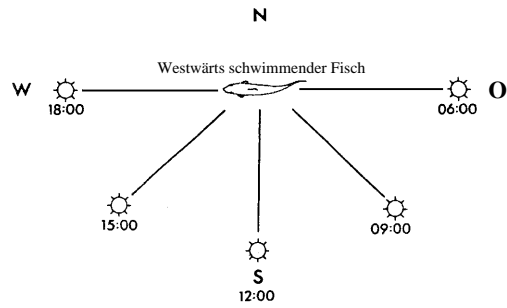


Abb. 7: Schematische Darstellung der Orientierung eines westwärts wandernden Fisches an der Sonne (zur Zeit der Tagundnachtgleiche). Seine westliche Richtung einzuhalten gelingt ihm durch eine durchschnittliche Änderung seines Winkels zur Sonne um (hier) $15^\circ/h$.

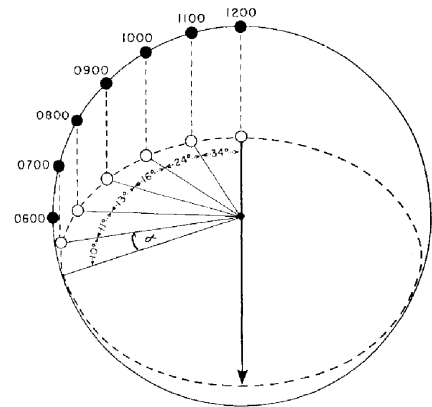


Abb. 8a: Bewegung der Sonne im Sommer in mittleren Breiten

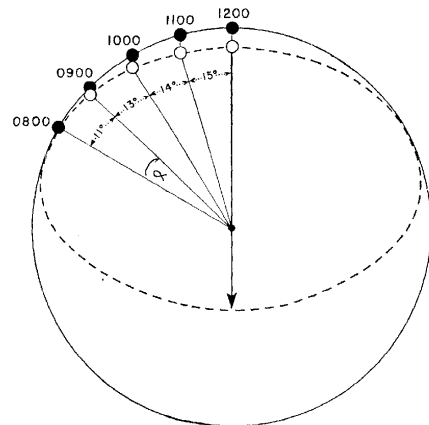


Abb. 8b: Bewegung der Sonne im Winter in mittleren Breiten

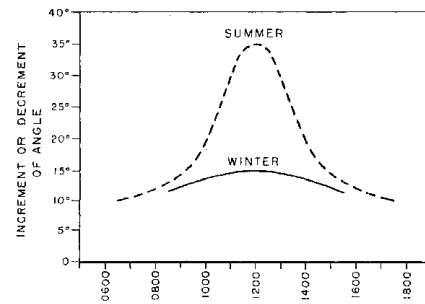


Abb. 8c: Veränderung des Winkels α im Laufe des Tages

Im Zusammenhang mit der Sonnenhöhe macht sich eine weitere Eigenschaft des Wassers negativ bemerkbar: Wie Abbildung 9 veranschaulicht, wird dem Betrachter unter Wasser durch die Lichtbrechung ein höherer Sonnenstand vorgetäuscht. Neben diesen Problemen ergibt sich jedoch ein weiteres: Wann ist die Meeresoberfläche einmal so glatt, daß sich dem Unterwasserlebewesen das in Abbildung 6 illustrierte "SNELLIUS'sche Fenster" darbietet? Vermutlich bestimmen die Fische dann die Position der Sonne anhand des Winkels der einfallenden Sonnenstrahlen (SMITH 1985).

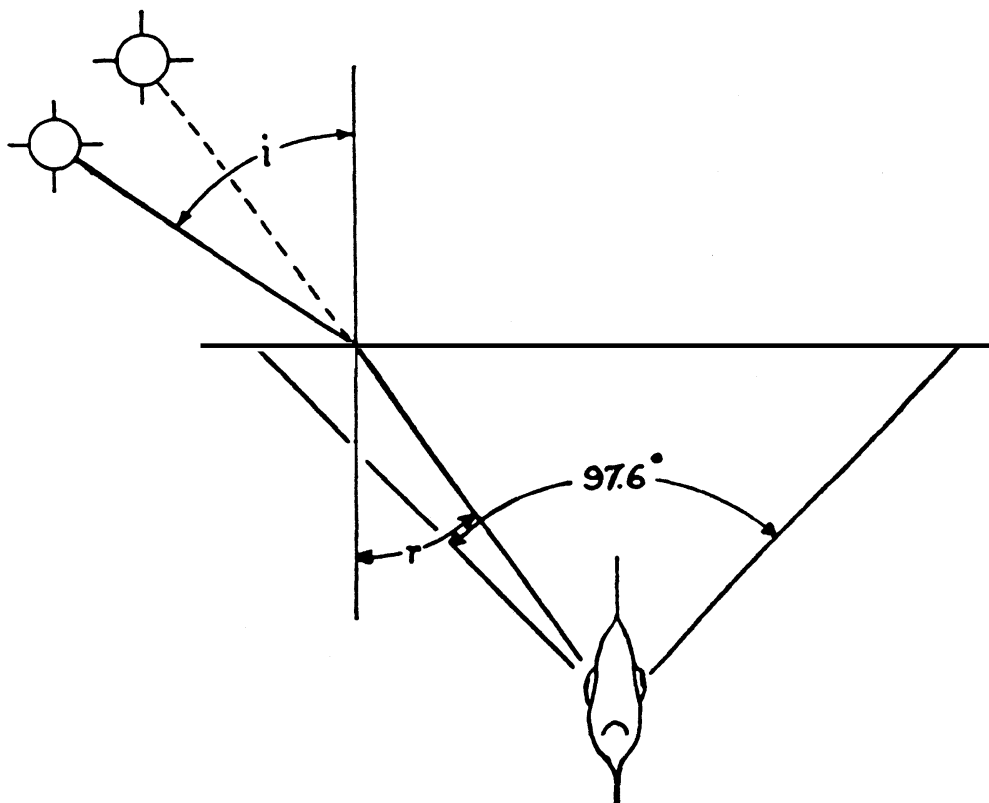


Abb. 9: Brechung des Lichts an der Wasseroberfläche, eine größere Sonnenhöhe vortäuschend

Um die Sonnenkompaß-Theorie zu beweisen, experimentierte man mit konditionierten Tieren. (s. Abb. 10) Flüchteten sie, wenn alle 16 Fächer geöffnet waren, zu jeder Tageszeit in das, auf welches sie trainiert waren so war damit bewiesen, daß die getestete Tierart zumindest in der Lage ist, eine zeit-

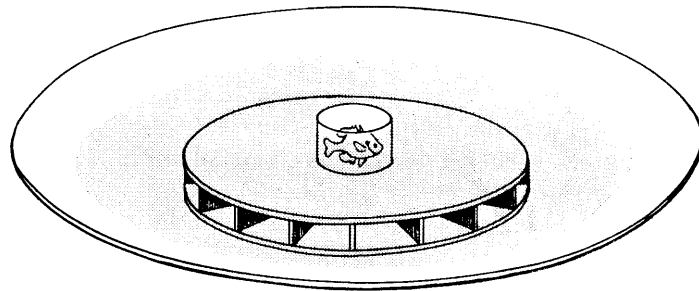
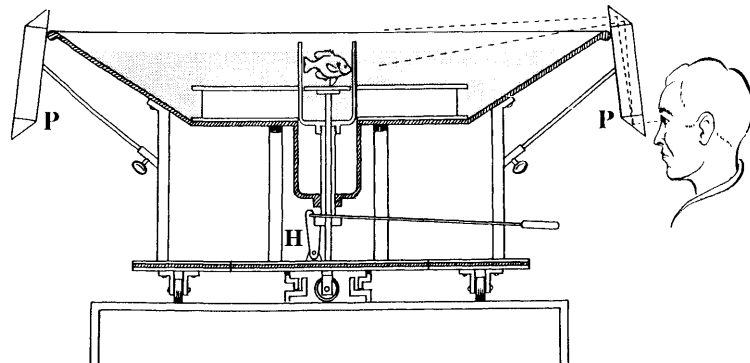


Abb. 10: Versuchsaufbau um Fische auf eine Kompaßreaktion zu konditionieren. Oben: Blick auf das Becken mit 16 Fächern, die den Fischen als Versteck geboten wurden. Unten: Aufriß der Konstruktion. In einem Versuchsdurchgang wurden die Fische in die Mitte des Beckens gesetzt und erschreckt, so daß sie in das einzig offene Fach flüchteten, das bei allen Versuchen in der selben Himmelsrichtung lag. Das Becken wurde nach jedem Durchgang rotiert um jegliche Orientierung an eventuellen Unregelmäßigkeiten auszuschließen. Nach der Konditionierung wurden dann alle Fächer geöffnet und der Fisch nicht erschreckt. P Beobachtungssperiskop; H Hebel um den Fisch frei zu



kompensierende Sonnenkompaßorientierung zu benutzen. (Es ist selbstverständlich, daß bei diesen Tests die Sonne, oder ein künstliches Licht, für die Fische stets sichtbar sein mußte) Die Bestätigung der Fähigkeit der Benutzung eines Sonnenkompasses wurde in vielen Versuchsreihen wiederholt erbracht (s. dazu z. B. WINN et al. 1964, HASLER 1966, GOODYEAR & BENNET 1979).

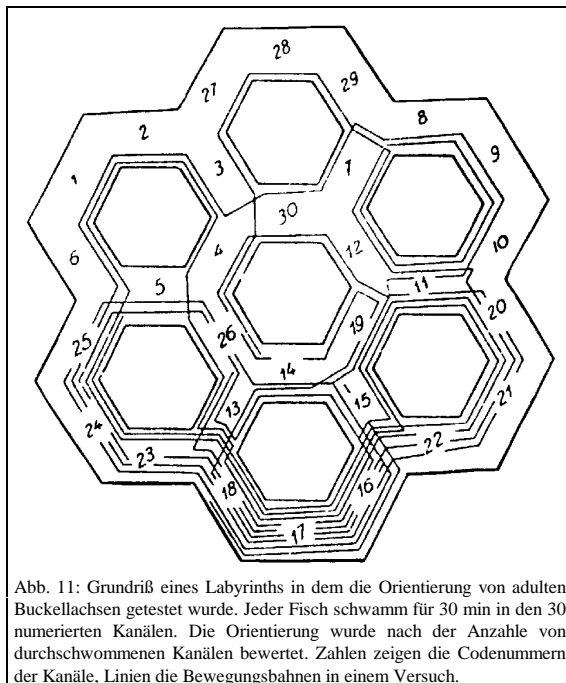


Abb. 11: Grundriß eines Labyrinths in dem die Orientierung von adulten Buckellachsen getestet wurde. Jeder Fisch schwamm für 30 min in den 30 nummerierten Kanälen. Die Orientierung wurde nach der Anzahl von durchschwommenen Kanälen bewertet. Zahlen zeigen die Codenummern der Kanäle, Linien die Bewegungsbahnen in einem Versuch.

Wurden Buckellachse, die gewöhnlich an der Küste entlang durch die Kuril-Straße ins O-chotskische Meer wandern, eingefangen und in einem Labyrinth (s. Abb. 11) auf ihre Orientierung getestet, zeigten sie bei klarem Wetter die Orientierungsrichtung, die für eine Weiterwanderung entlang der Küste von dem Platz ab, an dem sie gefangen wurden, korrekt gewesen wäre (CHURMASOV & STEPANOV 1977). Wurden die Fische blind gemacht, orientierten sie anscheinend nach dem Zufallsprinzip, ein weiterer Hinweis auf einen Sonnenkompaß. STEPANOV et al. (1979) verglichen die Orientierung von Buckellachsen an der Sonne mit der an einem künstlichen Licht (s. Abb. 12).

Die Fische zeigten auch unter diesen Bedingungen die angemessene Zeitkompensation. Trotz dieser Menge an erfolgreichen Versuchen, muß man jedoch im Auge behalten, daß die Lachse sowohl in der Nacht als auch bei bewölktem Himmel unbeirrt weiterwandern (ROYCE et al. 1968), was Zweifel auf

den Sonnenkompaß als *Hauptorientierungsmechanismus* wirft und wiederum einen alternierenden Einsatz verschiedener, vielleicht noch unbekannter Orientierungsmechanismen nahelegt.

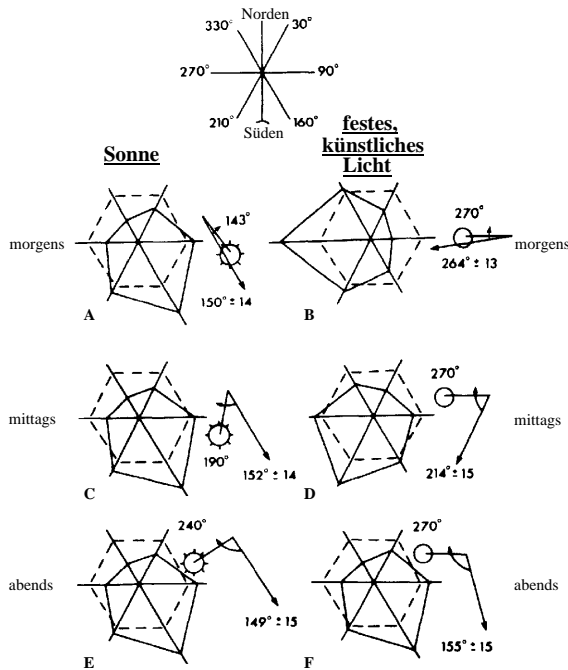


Abb. 12: Graphische Darstellung der Orientierungsvektoren von Buk-kellachsen aus Versuchen mit dem in Abb. 11 beschriebenen Labyrinth. A, C und E: Orientierung an der Sonne bei klarem Wetter; B, D und F: Orientierung an einer meridianfest angebrachten Glühbirne im geschlossenen Raum. Gestrichelte Linien deuten eine Orientierung gleichmäßig nach allen Richtungen an, durchgezogene Linien zeigen die erzielten Resultate.

Zu einer Orientierung bei Nacht an den Sternen wurde nur ein einziger Planetarium-Versuch (JOHNSON & FIELDS 1959) durchgeführt, der ohne Erfolg war. Allerdings muß beachtet werden, daß

dabei mit Lachsen experimentiert wurde, deren Gonaden bereits voll entwickelt waren, in einem Stadium also, in dem sie sich schon im Süßwasser aufhalten und wahrscheinlich die Mechanismen der Nahorientierung benutzen würden. Versuche zu einer Orientierung am Mond wurden bisher noch keine veröffentlicht. Daß der Mond jedoch eine Rolle bei der Synchronisation der endogenen Rhythmen und damit bei der körperlichen Reifung spielt, läßt das Diagramm in Abbildung 13 ahnen (SMITH 1985).

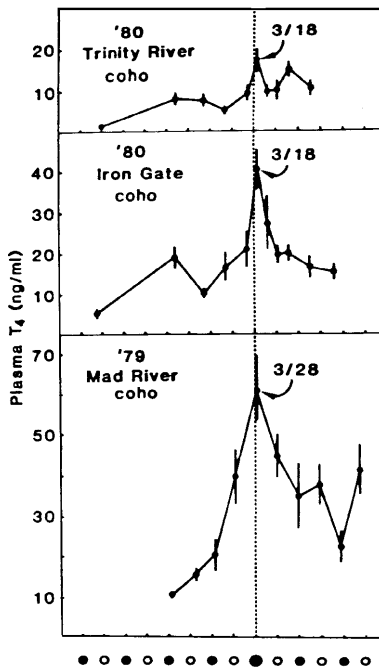


Abb. 13: Plasma Thyroxin Werte in Smolts dreier verschiedener, kalifornischer Coholachsstämme (*Oncorhynchus kisutch*), dargestellt in Relation zu den Mondphasen. Schwarze Kreise Neumond, weiße Kreise Vollmond.

Ein besonderes Charakteristikum des Lichts ist die Polarisierung (s. Abb 14). Versuche von GROOT (1965) und BRAEMER (1959) zeigten, daß Lachse ihre Richtungen direkt nach dem Verschwinden der Sonne unter dem Horizont sehr präzise einhalten können. Da die Polarisation zu diesem Zeitpunkt am stärksten ist, sind diese Ergebnisse indirekte Hinweise auf eine Orientierung am Polarisationsmuster des Himmels.

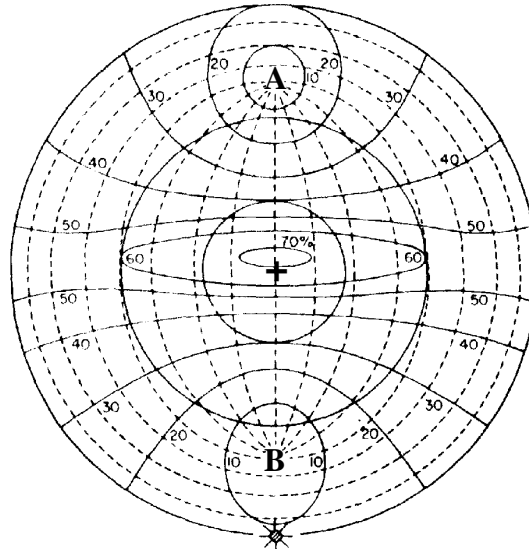


Abb. 14: Polarisationsmuster des Himmelslichtes bei horizontalem Sonnenstand, vom Standpunkt eines bei + stehenden Betrachters aus gesehen. Die durchgezogenen Linien verbinden Orte gleichen Polarisationsgrades (=Anteil des polarisierten Lichtes in % des Gesamtlichtes der betreffenden Stelle). Die gestrichelten Linien verbinden Orte gleichen Polarisationswinkels (= Winkel des E-Vektors zum Horizont). A und B sind die beiden Himmelsstellen, an denen kein polarisiertes Licht auftritt. Die beiden konzentrischen Kreise um den Zenith (+) verbinden die Punkte, an denen der Winkel Punkt-Betrachter-Horizont 30° , resp. 60° beträgt.

Versuche, einen direkten Nachweis einer solchen Orientierung zu erbringen, wurden erfolgreich von DILL (1971) durchgeführt. Er deckte den Versuchsaufbau (Abb. 10) immer mit einer Polarisationsfolie ab. Als die Lachse auch dann die richtigen Fächer aufsuchten, galt die *Fähigkeit* einer Orientierung am polarisierten Licht, wie an Abbildung 15 erläutert, als bewiesen. Die Orientierungsweise an polarisiertem Licht käme, außer kurz nach Sonnenuntergang, immer dann zum Zuge, wenn die Sonne durch Wolken verdeckt ist. Es ist jedoch zu bedenken, daß allein die Fähigkeit das Polarisationsmuster

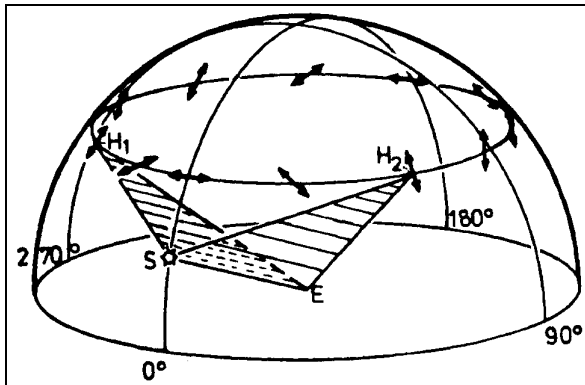


Abb. 15: Orientierung nach der Polarisation des blauen Himmelslichtes. Die Polarisationsrichtungen der betrachteten Himmelsorte H_1 und H_2 , hängen vom Standort des Betrachters E und von der Position der Sonne S zum Betrachter ab. Der E-Vektor steht, vom Betrachter aus gesehen, senkrecht zur Einfallsrichtung des Sonnenlichts zum Himmelsort H . Das heißt, er ist senkrecht zu einer Dreiecksfläche orientiert, die durch die Punkte E , S , H bestimmt wird. Erkennt nun der Betrachter die Polarisationsrichtung an an den beiden Himmelsorten, kann er mit Hilfe des Polarisationsmusters seine Kompaßrichtung bestimmen.

wahrzunehmen, noch nicht dazu zwingt, dieses zur Orientierung heranzuziehen.

Auch wenn vor allem für den letzten Stimulus so überwältigendes Beweismaterial erarbeitet wurde, ist dennoch zu bedenken, daß die Mechanismen der Fernorientierung über so große Distanzen nur sehr ungenau funktionieren. Die breite Streuung der wiedergefangenen Lachse aus einem Versuch von L. P. HANSEN (1980) an der norwegischen Küste (s. Abb. 16) legt dies nahe.

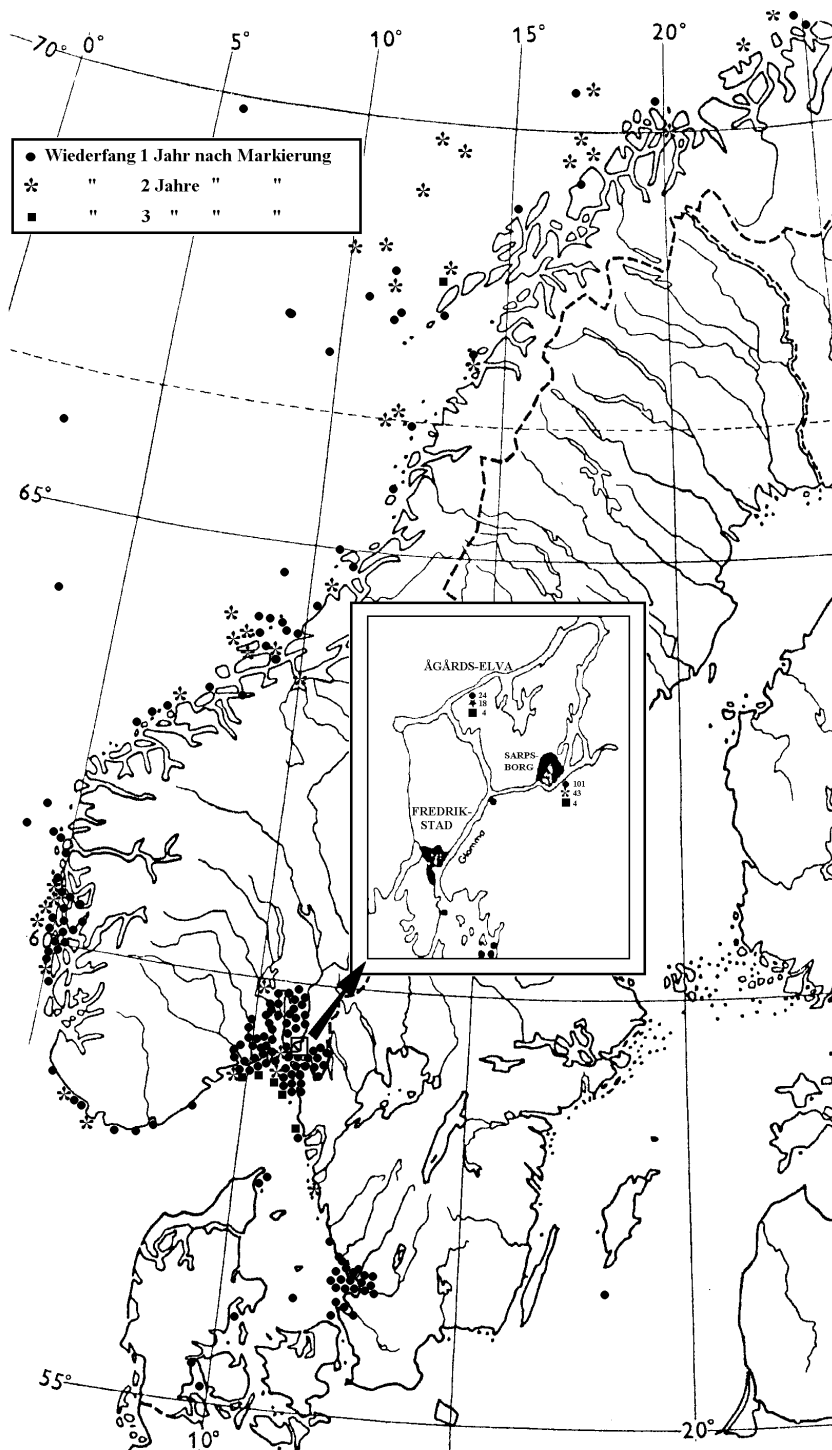


Abb. 16: Geographische Verteilung der Wiederfangorte von Lachsen, die als smolt in der Glomma ausgesetzt worden waren.

C. Nahorientierung

Einen etwas höheren Erkenntnisstand kann die Wissenschaft bei der Nahorientierung aufweisen. Hier scheint dem Geruchssinn der Fische die größte Bedeutung zuzukommen, wie bereits Buckland (1880) vermutete. Experimentell wurde die Bedeutung des Geruchssinnes zuerst von CRAIGIE (1926) getestet und für essentiell befunden. Heute stehen sich nunmehr **zwei** conträre Hypothesen gegenüber, die

"Home Stream Odour Hypothesis" von ARTHUR DAVIES HASLER und die "Pheromone Hypothesis" von HANS NORDENG.

1. Geruchshypothese

Die "Geruchshypothese" legten zuerst HASLER & WISBY (1951) vor. Sie wurde später mehrfach aktualisiert und modifiziert (WISBY & HASLER 1954, HASLER 1966, HASLER & SCHOLZ 1983). Die Hypothese besteht aus drei Hauptteilen: ① Jeder Fluß hat durch Substanzen aus dem Gestein, dem Sediment, den Pflanzen und anderem Material in ihm, seinen eigenen, charakteristischen Geruch; ② im Zusammenhang mit der Smoltifikation werden die Lachse auf eben diesen *Geruchscodes* geprägt ("Single Imprinting"); und ③ dient beim homing der Geruch des Heimatflusses dann, im Ästuargebiet, als auslösender Reiz für die Rheotaxis und als Information um den Geburtsort wiederzufinden.

Von der immensen Anzahl von Versuchen, die zur Verifizierung dieser Hypothese durchgeführt wurden, sollen nur die klassischen und vielfach zitierten hier schematisch dargestellt werden.

Tafel 2: Versetzungsexperimente mit gezüchteten atlantischen Lachsen, die nicht in ihrem Heimatfluß ausgesetzt worden waren. (Aus: Stabell, 1984)

Exp. Nr.	Region	Jahr	Anz. Ausg.	Wiederf. (%)	% in HF	% in and.	% straying
1	Norwegen	1957-62	22675	2,73	0,09	0,02	16,0
2	Norwegen	1970-76	60795	1,80	0,16	0,05	24,8
3	Norwegen	1959-62	7795	1,89	0,13	0,03	16,7
4	Norwegen	1970-76	24860	0,82	0,04	0,02	33,3
5	Norwegen	1970-76	18054	2,61	0,32	0,06	14,7
6	N. Brunsw	1968-69	16600	1,40	0,60	0,00	00,0
7	N. Brunsw	1969	9990	0,98	0,08	0,00	00,0
8	Nov. Scot.	1968-69	9930	1,65	0,47	0,00	00,0
9	Nov. Scot.	1961-70	80805	0,40	0,20	0,001	00,6
10	N. Brunsw	1969	17950	0,45	0,35	0,00	00,0
11	N. Brunsw	1968-69	174800	1,23	0,19	--	--
12	N B + N S	1968-69	34700	0,10	0,003	--	--
13	N. Brunsw	1963-70	85434	0,31	0,26	--	--
14	Island	1965	1000	--	8,2	--	--
15	Island	1966	2496	1,92	1,52	0,40	20,8
16	Island	1971	3775	4,66	4,40	0,21	4,6
17	Island	1972	6612	6,00	5,84	0,17	2,8
18	Island	1973	11530	10,29	10,10	0,18	1,8
19	Island	1975	2000	0,65	0,35	0,25	41,7
20	Island	1975	4000	2,40	1,63	0,65	28,6
21	Island	1975	2000	2,45	2,25	0,05	2,2
22	Island	1975	3873	5,03	3,90	0,13	3,2

Am häufigsten zum Beleg für die Richtigkeit der Geruchshypothese wurden Versetzungsversuche angeführt. In diesen in großer Anzahl (z. B. ROSSELAND 1965, STASKO et al. 1973) durchgeführten Versuchen, wurden aufsteigende Lachse gefangen, abgestreift, die Eier künstlich erbrütet und die jungen Lachse als smolts in einem anderem Fluß(system) ausgesetzt. Die in diesen Fluß zurückkehrenden, markierten Lachse wären dann der Beweis für den Wahrheitsgehalt der Hypothese (RUSSEL 1937, SCHOLZ et al. 1973, 1975, HASLER et al. 1978, ROSSELAND 1978).

Gegen diese Interpretation der Zahlen wurden jedoch Einwände vorgebracht: Es scheint z. B. der Trend zu beobachten zu sein, daß der Prozentsatz der Fehlgänger (*Straying Rate*) höher war als bei natürlich reproduzierenden Lachsstämmen - ein Hinweis darauf, daß vielleicht etwas nicht einwandfrei war (Tafel 2). Ferner können bei der künstlichen Befruchtung der Eier Populationshybriden entstanden sein, da die Fische meist vor Erreichen ihres eigentlichen Laichgebiets gefangen wurden (manchmal sogar bereits im Mündungsgebiet), so daß eine Vermischung von verschiedenen Populationen aufgetreten sein kann (STABELL 1984). Letzteres wäre eine Erklärung für die geringere Orientierungspräzision, unter der Annahme das homing wäre angeboren.¹⁰

Tafel 3: Verteilung von markierten, Morpholin-geprägten (M), Phenylethylalkohol-geprägten (PEA), sowie von natürlich geprägten Kontroll-Lachsen (K) auf verschiedene Flüsse. In Fluß 7 und 8 wurde zur Aufstiegszeit PEA eingeleitet, in Fluß 10 wurde Morpholin eingeleitet.

Fluß	1974			1975		
	M	PEA	K	M	PEA	K
1 Stony Creek	1	0	4	0	0	12
2 Annapee River	0	2	7	6	1	37
3 Three Mile Creek	2	1	1	0	0	2
4 Kewaunee River	0	0	0	0	0	0
5 Nuclear Power Plants	1	0	4	0	0	2
6 Molash Creek	0	0	2	0	0	0
7 Two Rivers Breakwater	3	118	15	3	192	12
8 East & West Twin Rivers	0	15	7	3	8	21
9 Stocking Site	1	0	7	0	0	1
10 Little Manitowoc River	207	6	24	452	14	52
11 Fisher Creek	0	0	3	0	0	1
12 Sheboygan River	1	0	3	0	0	3

Eine andere Gruppe von Versuchen war die Prägung von smolts auf den synthetischen und für die Fische weder abstoßend noch anziehend wirkenden Stoff Morpholin (C_4H_9NO) (HASLER 1966,

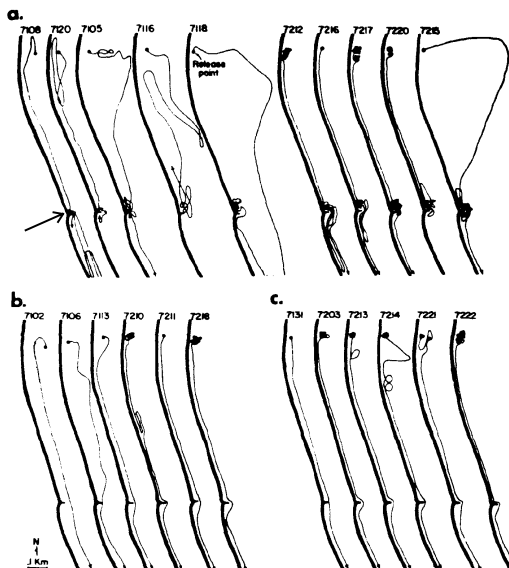


Abb. 17: Wanderwege von Coholachsen aus dem Oak Creek, die nach Norden versetzt wurden und dann auf ihrem Weg nach Süden verfolgt wurden. Der Pfeil kennzeichnet die Stelle, an der Morpholin eingeleitet wurde. a: Wanderwege auf Morpholin geprägter Lachse bei Einleitung von Morpholin. b: Wanderwege auf Morpholin geprägter Lachse ohne Einleitung von Morpholin. c: Wanderwege nicht auf Morpholin geprägter Lachse bei Einleitung von Morpholin.

HASLER et al. 1978).¹¹ Auch mit PEA (Phenylethylalkohol, C_8H_9OH) wurde experimentiert. Man verfuhr meistens (z. B. SCHOLZ et al. 1976, COOPER et al. 1976) folgendermaßen: Junglachse verschiedener Stämme wurden während der Smoltifikation in Wasser mit Morpholin, PEA oder in reinem Wasser gehalten und danach markiert ins Meer entlassen. In den darauffolgenden Jahren wurden dann, bei Einleitung der Stoffe in bestimmte Flüsse während der Hauptaufstiegszeiten, möglichst viele Fische wiedergefangen und die Ergebnisse ausgewertet. Anhand der Zahlen konnten dann Tabellen, wie auf Tafel 3 dargestellt, angefertigt werden. Sie zeigen, daß auf Morpholin geprägte Lachse den Fluß, in dem Morpholin und die auf PEA geprägten,

denjenigen, in dem dieser Stoff eingeleitet wurde bevorzugt, unabhängig davon, aus welchem Fluß sie ursprünglich stammten.

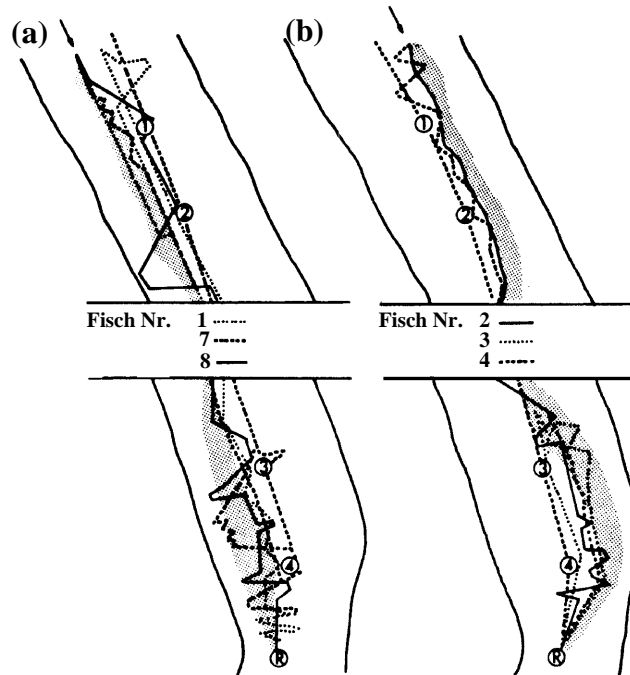


Abb. 18: Wanderwege auf Morpholin geprägter Lachse in ihrem Heimatfluß. (a) Morpholineinlaß in der linken Flußhälfte; (b) Morpholineinlaß in der rechten Flußhälfte.

Weitere Versuche beschäftigten sich mit der Ultraschall-Verfolgung von Lachsen auf ihrem Weg an einer Stelle vorbei, an der Morpholin oder eine der anderen synthetischen Substanzen eingeleitet wurde (MADISON et al. 1973, SCHOLZ et al. 1973, JOHNSEN & HASLER 1980), um anhand der kartographischen Erfassung der eingeschlagenen Kurse die Reaktionen der Lachse zu beobachten (Abbildungen 17+18). Häufig wurden auch die neuronalen Reaktionen des Bulbus Olfactorius (Abb. 19) bei der

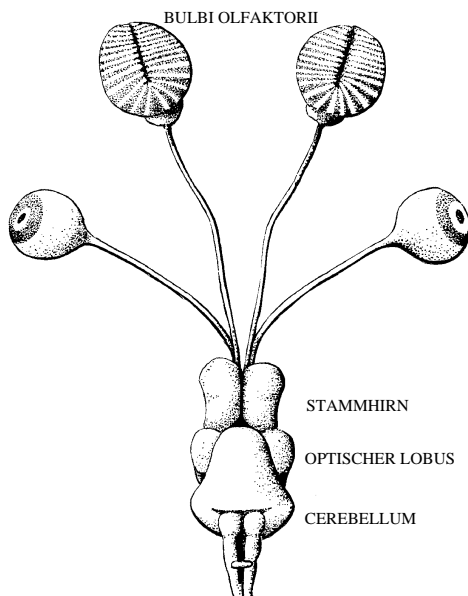


Abb. 19: Gehirn eines Fisches. Mit Riechkolben, Augen und den dazugehörigen Nerven.

Rezeption von natürlichem Flußwasser des Elternstroms oder anderen Flüssen, bzw. von Morpholin o.ä., wenn die Fische zuvor auf eine diese Substanzen geprägt worden waren, mit einem EEG geprüft (HARA et al. 1965; UEDA et al. 1967; OSHIMA et al. 1969a, b; COOPER & HASLER 1976; HASLER & SCHOLZ 1978).

Wie aus den Abbildungen 17 + 18 ersichtlich, gaben erstgenannte Versuche Belege für die Prägungshypothese, wohingegen die Resultate der EEG-Experimente weniger eindeutig waren (SMITH 1985), die Theorie nach TOFT (1975) jedoch stützten. Wie es scheint, so könnte bei solchen Versuchen nicht die Höhe der Reaktion, sondern überhaupt das Auftreten jedweger Aktionspotentials über die Relevanz der überprüften

Flüssigkeit entscheiden. So muß z. B. nicht die getestete Substanz, die den höchsten Peak ergab, den Geruch des Heimatflusses repräsentieren, sondern wenn der Fisch überhaupt auf Wasser seines natürlichen oder aufgeprägten Heimatflusses *auffallend* reagiert, so kann dies bereits die Hypothese stützen (z. B. Abb. 20) (SMITH 1985).

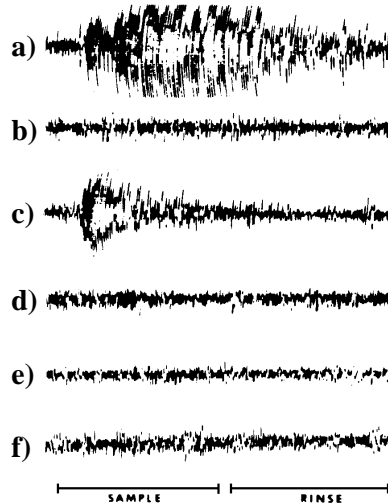


Abb. 20: Elektroenzephalogramme von
 a) Morpholin-geprägten Lachsen
 b) Nicht Morpholin-geprägten Lachsen
 c) Lachsen, die auf Oak Creek- Wasser mit Morpholin geprägt waren
 d) Lachsen, nur auf Oak Creek Wasser geprägt
 e) Phenylethylalkohol-geprägten Lachsen
 f) Lachsen, auf N-b-hydroxyethyl-morpholin geprägt
 Als Probe diente Morpholin.

Schließlich zeigten SCHOLZ et al. (1973) zeitliche Zusammenhänge zwischen der Intensität des Aufstiegs, der Präzision in der Orientierung und EEG-Reaktionen auf Morpholin auf. (s. Abb. 21) In einem von zwei weiteren Laborversuchen trainierte HASLER (1966) Lachse auf die Unterscheidung von zwei Gerüchen (Abb. 22), im anderen testete er Lachse auf die verschiedenen Reaktionen, die unterschiedliche Gerüche auslösen. (s. Abb. 23) Das positive Ergebnis des ersten Versuchs stellte die physiologische Grundvoraussetzung für den zweiten und damit - bei einer adäquaten Wahl der Gewässerproben - für ein homing nach der Geruchshypothese dar. (Weitere Versuche siehe HASLER & SCHOLZ 1983)

Unter der Annahme, daß der Geruch, auf den die smolts geprägt wurden, mit der Entfernung vom Ort der Einprägung durch die zunehmende Verdünnung immer schwächer wird und schließlich *unter einen Grenzwert* sinken muß, unterhalb dessen der Fisch ihn nicht mehr registriert, erweiterte HARDEN JONES (1968) die "Single Imprinting Hypothesis" zur "Sequential Imprinting Hypothesis". Sie besagt, daß sich der seewärts wandernde Lachs eine bestimmte Sequenz von olfaktorischen Stimuli einprägt und diese dann bei der Rückkehr in umgekehrter Reihenfolge zur Orientierung einsetzt. Die Erfahrung, daß Zuchtanstalten eine höhere Wiederfangquote im Aussetzungsfluß erzielen können, wenn sie die Lachse weiter flußaufwärts aussetzen, als gewöhnlich (ERIKSSON et al. 1981), stützt diese Hypothese. Später erkannte man, daß die Präzision, mit

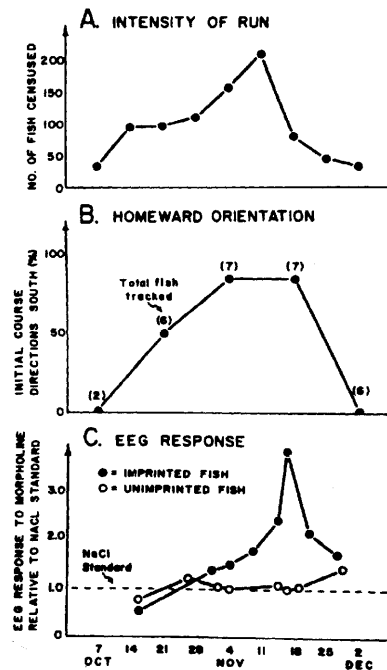


Abb. 21 A-C: Zeitliche Zusammenhänge zwischen der Anzahl der heimkehrenden Lachse, der Präzision in der Orientierung und EEG Reaktionen auf Morpholin.

der die Lachse ihren Geburtsort wiederfinden, mit der Größe des Flusses in dem er liegt, abnimmt (QUINN 1984, QUINN & FRESH 1984).

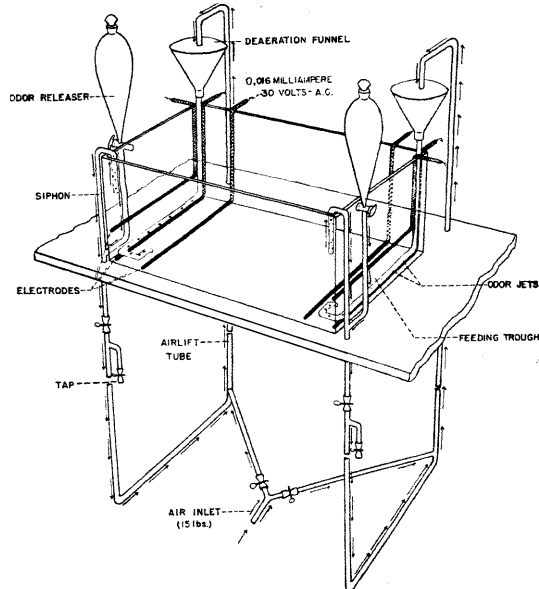


Abb. 22: Versuchsaufbau um Fische auf eine Unterscheidung von zwei Gerüchen zu trainieren. Die beiden Gefäße an den Seiten des Tanks beinhalten Wasser mit verschiedenen Gerüchen. Wird das Ventil eines Schlauches unter einem der Gefäße geöffnet, vermischt es sich mit dem Wasser aus dem Überlaufrohr (Siphon) und wird per Luftdruck in den Tank gepumpt. Wenn die Lachse zum einen Geruch hinschwimmen, werden sie mit Futter belohnt. Wählen sie den anderen, werden sie mit leichten Elektroschocks bestraft (Electrodes). Jedes Versuchstier wurde zuvor blind gemacht, um jegliche Assoziationen von Belohnung und Strafe mit Bewegungen der Experimentatoren auszuschließen.

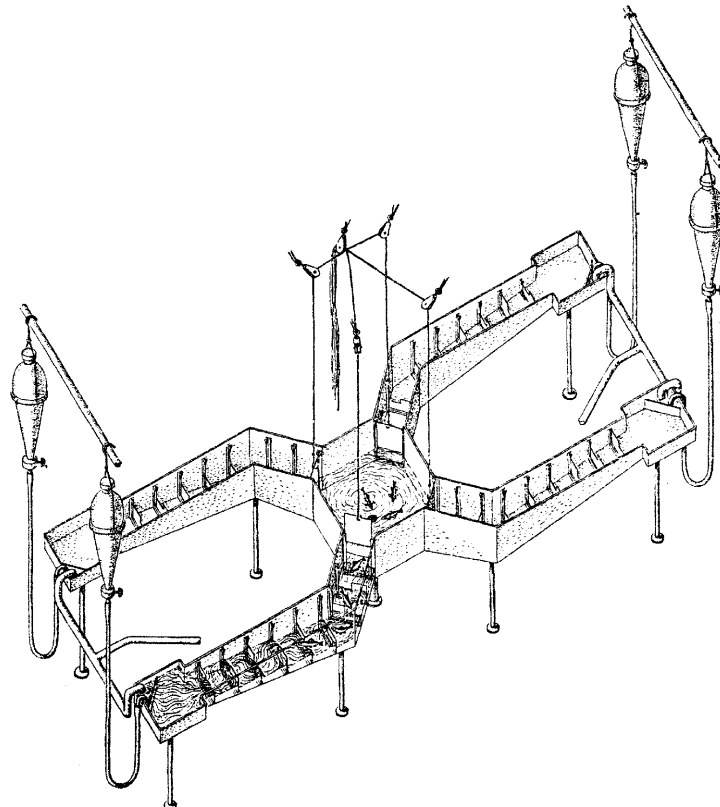


Abb. 23: Versuchsaufbau um Reaktionen von Fischen auf verschiedene Gerüche zu testen. In den vier Armen fließt Wasser einen zentralen Behälter zu, wo es aufgefangen wird und das überschüssige Wasser abläuft. Hat man die Versuchstiere in den Tank gesetzt, läßt man aus einem oder mehreren der über den Seitenteilen angebrachten Behälter, einen bestimmten Geruchstoff ins Wasser laufen. Ob der jeweilige Geruch die Fische attrahiert, abstößt oder überhaupt keinen Effekt hat, wird aus der Zahl der Fische in den vier äußersten Bassins geschlossen.

2. Pheromonhypothese

Die *Pheromonhypothese*, zuerst vorgelegt 1971 von H. NORDENG, ging aus einer Beobachtung von White (1934a, b) hervor, der feststellte, daß eine Aussetzung von Junglachsen in einem lachslosen Fluß, adulte Lachse zum Aufstieg in dieses Gewässer veranlaßte (s. a. SOLOMON 1973). Sie geht davon aus, daß die Elternstromorientierung laichbereiter Lachse innerhalb eines Fjordsystems durch populationsspezifische Geruchsspuren ("Odour Trails") seewärts wandernder smolts initiiert und gesteuert wird. 1977 modifizierte NORDENG die Hypothese, um sie auch für die Fernorientierung gelten zu lassen. Auch daß populationsspezifische Gerüche von Junglachsen vor der Smoltifikation zur Bildung der Odour Trails beitragen könnten, ging nachträglich in die Theorie mit ein. Es wird angenommen, daß die Zusammensetzung dieser Pheromone genetisch programmiert ist und sie von der Schleimhaut der Epidermis ausgesondert werden¹² (NORDENG 1977). Plausibel wird diese Hypothese, wenn man das Migrationsmuster der Lachse z. B. des Salangenflusses in Norwegen betrachtet (s. Abb. 24), in dem eine deutliche zeitliche Überlappung von seewärts wandernden smolts und heimwärts wandernden, laichreifen Lachsen zu erkennen ist (NORDENG 1977). Diese Hypothese ist gleichbedeutend damit, daß die Steuerung der gesamten Lachswanderung ererbt und nicht erworben ist.

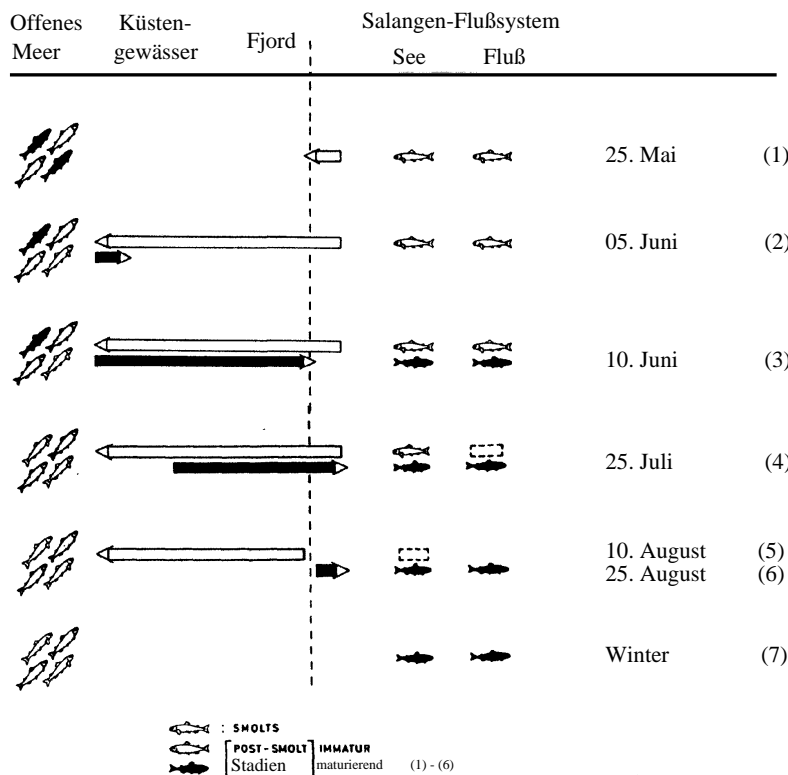


Abb. 24: Jährliches Wanderungsmuster der atlantischen Lachse des Salangenflusses in Nordnorwegen. Die Stationen (1)-(6) der Wanderung wurden auf den nächsten Tag im Monat gerundet, dessen Datum ein Vielfaches der Zahl 5 darstellt. Die Zahlen wurden in den Jahren 1951-1958, sowie 1962-1967 erstellt. (1) Start der Wanderung der smolts gen Meer. Die ersten Lachse können in ungefähr 10 Tagen im Aufwuchsgebiet ankommen und dort das homing der adulten Lachse initiieren (2). Ungefähr 15 Tage nach Beginn der Smoltwanderung, können bereits die ersten Lachse ihren Heimatfluss erreicht haben (3). Die Smoltwanderung endet im oberen Flußlauf (4) und im Ästuargebiet sowie in den unteren Teilen des Flußsystems (5), wenn sich die Flußabwärtswanderung der smolts und die Wanderung flußaufwärts der laichreifen Lachse im Fluß für ungefähr 45 Tage (3-4) und im Ästuargebiet für circa 60 Tage (3-5) überlappt haben. Die letzte Phase des Aufstiegs (5-6) vollzieht sich ohne entgegenkommende smolts. Die smolts und die adulten Lachse tauschen also während dieser Zeit ihre Lebensräume. Die Überwinterung der überlebenden Lachse folgt sodann dem Laichen (7)

Experimentell getestet wurde diese Hypothese vor allem durch Überprüfung der EEG-Reaktionen des Bulbus Olfactorius (s. Abb. 19) auf Wasser, von dem man annahm, populationsspezifische Düfte zu enthalten. Die Diskussion um diese Art der Untersuchung wurde bereits angedeutet (S.20). Auch wenn die Ergebnisse, zum Teil durch die unterschiedliche Art der Durchführung,

wieder differieren, scheinen sie doch die Vermutung zu stützen, daß diese Pheromone von einer Anzahl von Salmonidenarten¹³ produziert und auch von Artgenossen erkannt werden können (HÖGLUND & ÅSTRAND 1973; DÖVING et al. 1974; SELSET & DÖVING 1980; STABELL 1982; OLSÉN 1985a, b, 1986; GROOT et al. 1986; QUINN & TOLSON 1985). Ethologische Studien wurden hierzu von QUINN & HARA (1985) sowie von QUINN & BUSACK (1985) vorgelegt: Sie zogen Silberlachs aus dem befruchteten Laich einer einzigen Paarung auf und testeten sie gruppenweise in getrennten Tanks, in denen die Fische jedoch die Möglichkeit besaßen, zwischen den einzelnen Tanks zu wählen. Die Fische zeigten dabei *eindeutig* die Tendenz sich in den Tanks aufzuhalten, in denen sich zuvor Geschwister befunden hatten. Dabei war es ohne Belang ob die Geschwister getrennt oder zusammen aufgewachsen waren. Auch STABELL (1987) konnte zeigen, daß der Geruch der eigenen Population deutlich anziehender wirkt als populationsfremder Geruch. Dasselbe Resultat konnte im Herbst 1988 mit Junglachsen des Indalsälven und des Dalälven in einer Versuchserie des LFI Älvkarleby, Schweden erzielt werden (CARL FOLKE, HÅKAN OLSÉN, LARS KARLSSON und SVANTE WINBERG, unpubl. Res.). Man nimmt nun an, daß dieses Phänomen sowohl zur Schulenbildung beiträgt (s. Anm. 3) als auch die Grundlage der Odour Trails bildet. Außerdem spricht die von Jahr zu Jahr sinkende *Straying-Rate* beim homing von Zuchtlachsen zu ihren Zuchtanstalten für eine Anpassung an den Wanderweg und damit für eine genetisch kontrollierte Heimwärtswanderung (z. B.: Kollafjördur Fish Farm, Island: 1966-20,8%; 1971-4,4%; 1972-2,8%; 1973-1,8%; aus: STABELL 1984). Hier wäre auch die bei der Behandlung der Prägungshypothese bereits angesprochene Kritik an den Versetzungsversuchen als stützender Faktor zu erwähnen, da eine Populationshybridisierung die Orientierungsfähigkeit der Lachse unter dem Gesichtspunkt einer genetisch festgelegten Reaktion auf Pheromone natürlich beeinträchtigen müßte. Letzteres bekräftigen Aussagen des LFI Älvkarleby, Schweden (pers. Mitt.), nach denen das *Straying* im Laufe der letzten Jahrzehnte, in denen die meisten der skandinavischen Lachsstämme nur noch durch vermehrtes Aussetzen von gezüchteten Lachsungen am Leben gehalten werden konnten, zugenommen haben soll. Diesen Effekt verstärken wohl auch die Millionen entkommener Zuchtfische aus den Norwegischen und Englischen Lachsfarmen, einer Industrie, die zu den Wirtschaftszweigen zu rechnen ist, die auf der Welt die größten Zuwachsraten zu verbuchen haben (Sendung ARD: "Studio 1" 13.12.1989) und somit den Forschungsarbeiten an Wildstämmen durch Verbastardierung ein schnelles Ende setzen könnte.

Allerdings scheint der Mechanismus,¹⁴ wie er nun auch arbeitet, nicht allzu genau zu funktionieren, wie neueste Versuche des "Spey District Fishery Board" ergaben. Unter anderem fing man vier Lachsweibchen in der Mündung des Spey, markierte sie mit Sendern und verfolgte ihre Wege im Fluß. Das überraschende Ergebnis: Der erste Fisch verließ nach 20 km Wanderung den Fluß, der zweite nach 30 km, der dritte nach 50 km und der vierte bemerkte seinen Irrtum nach 60 km und schwamm ins Meer zurück. Anscheinend bereitet also nicht nur die Auswahl des korrekten Seitenarms eines Flusses, sondern sogar die des ganzen Flusssystemes den Lachsen erhebliche Schwierigkeiten.

3. Das "buckelige" Problem

Zusätzliches Kopfzerbrechen bereiten den Wissenschaftlern die Buckellachse. Die Lachse wandern als fry im Frühjahr sofort ins Meer und laichen im darauffolgenden Jahr. Es besteht also ein Zweijahreszyklus mit zwei Laichzügen getrennter Populationen in geraden und ungeraden Jahren. (HARDEN JONES 1968, STABELL 1984) Die Tiere laichen also in einem Fluß, der keine verwandten Jungtiere mehr enthält. Folglich galten die Buckellachse bis 1976 als lebender Beweis für die Geruchshypothese: Ohne *Odour-Trails* dürften eigentlich keine Lachse aufsteigen. Das wohl bemerkenswerteste Versetzungsexperiment mit diesen Tieren wurde von BAMS (1976) am Tsolum River in Britisch-Columbien durchgeführt. Er verglich die Präzision beim homing von in den Tsolum River versetzten Buckellachsen des Kakweiken River (KK) mit der Präzision von Hybriden der beiden Stämme (TK). Nach der Geruchshypothese dürften die Gene der Tsolum-Lachse keinen Einfluß auf die Orientierungspräzision der TK-Hybriden haben, da die Identifizierung des Elternstroms erlernt ist. Nach der Pheromonhypothese müßten die TK-Hybriden eine deutlich höhere Quote beim Wiederfinden des Tsolum River zeigen. Tatsächlich waren die Wiederfangquoten der TK-Hybriden im Tsolum River fast identisch mit denen des natürlich reproduzierenden Tsolum-Stammes (TT), während die reinerbigen KK-Lachse die bereits angesprochenen hohen *straying-rates* für versetzte Lachse aufwiesen (BAMS 1976). Diese Versuche demonstrieren die Dichotomie der Lachswanderung: Auf der einen Seite macht der Lebenszyklus der Buckellachse ein homing nach der Pheromonhypothese eigentlich unmöglich, auf der anderen Seite haben "*locally adapted genes*" (BAMS 1976) einen großen Einfluß auf die Präzision, mit der die Tiere ihren Heimatfluß wiederfinden.

Trotzdem ist auch heute noch das Heer der Lachsforscher in zwei Lager gespalten: Die Anhänger der *Odour Hypothesis* auf der einen Seite, die Vertreter der Pheromonhypothese auf der anderen; da die *Single Imprinting Hypothesis* zur Erklärung anscheinend ausreichend war, geriet die *Sequential Imprinting Hypothesis* fast in Vergessenheit. Hinzu kam noch, daß sie durch EEG-Tests kaum nachzuweisen war (OSHIMA et al. 1969a, b; BODZNICK 1975).¹⁵

Diese Positionen sollten jedoch noch einmal kritisch überprüft werden, da ein Norwegischer Forscher mit Namen LARS PETTER HANSEN 1987 mit zwei überraschenden Versuchen aufwartete.

4. L. P. Hansens Experimente

Im ersten Versuch (HANSEN et al. 1987a) zog man befruchtete Eier des Lachsstammes der Imsa in Norwegen in Imsa-Wasser bis zur Smoltifikation auf. Danach (1981) setzte man sie in Netzen im Meer vor Bergsagel, 4 km von der Mündung der Imsa entfernt, aus. 1982 wurden 200 von ihnen durch eine Durchtrennung des Riechnervs anosmisch gemacht und mit 197 Kontrolltieren mit intakten Riechnerven markiert ins Meer bei Skudeneshavn, 90 km von der Mündung der Imsa entfernt, ausgesetzt. Um zu verhindern, daß die anosmischen Lachse den Kontrolltieren nachschwimmen, entließ man sie im Abstand von 24 Stunden; zuerst die Kontrolltiere, dann die anosmischen. Die letzten 100 markierten Lachse wurden direkt ins Meer bei Bergsagel entlassen. Beide Gruppen wurden in Arealen

ausgesetzt, die sowohl wilde smolts als auch adulte Lachse passieren (HANSEN & JONSSON unpubl. dat.). Die Aktion wurde auch in der Zeit durchgeführt, in denen beide Altersgruppen sich in dem Gebiet aufhielten. Nach der Pheromonhypothese sollten zumindest die Kontrolltiere den *Odour-Trails* ihrer Stammesgenossen folgen und in die Imsa aufsteigen. Da sie in Imsa-Wasser aufgezogen worden waren, müßten sie - der Geruchshypothese folgend - ebenfalls in die Imsa aufsteigen. Mit ihren Eltern als wilde Lachse des Imsa-Stammes sollten sie gleichfalls korrekt aufsteigen (BAMS 1976). Doch wie Abbildung 26 zeigt, taten dies die wenigsten. Es waren nicht einmal große Unterschiede im Wandermuster zu konstatieren. Sie scheinen vielmehr, in Ermangelung adäquater, olfaktorischer Reize mit einer negativen Rheotaxis reagierend (CRAIGIE 1926, DELACY et al. 1969, ARNOLD 1974, ISAKSSON 1980), von einer küstennahen Meeresströmung nordwärts getrieben worden zu sein, um dann, als die Laichzeit nahte, die Flüsse nach dem Zufallsprinzip auszuwählen. Von den 15 in Flüssen gefangen Lachsen waren 5 anosmisch, ein Zeichen dafür, daß der fehlende Geruchssinn keinen Einfluß auf die Motivation der Tiere hatte, Süßwasser aufzusuchen (HANSEN et al. 1987a). Letzteres widerspricht obengenannter Annahme, was die Details der Orientierungsmechanismen noch undurchschaubarer macht.

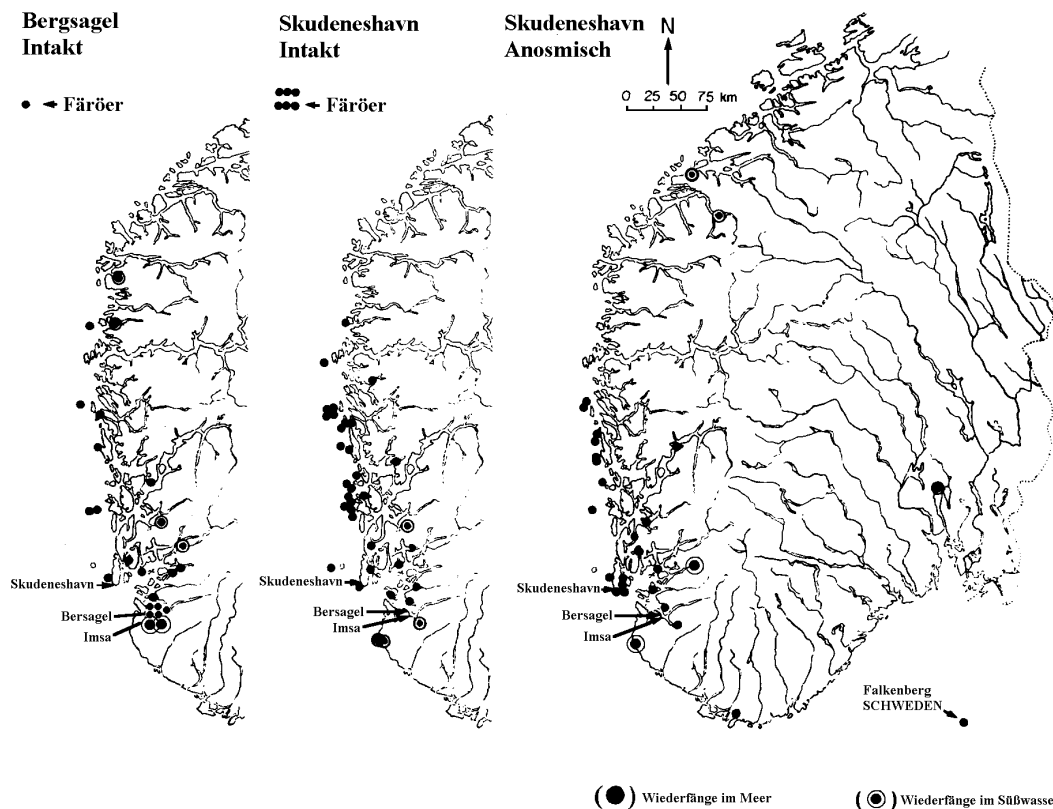


Abb. 26: Geographische Verteilung der Wiederfangorte von drei Gruppen atlantischer Lachse, die bei Bergsagel, bzw. bei Skudeneshavn ausgesetzt worden waren.

Im zweiten Versuch (HANSEN et al. 1987b) wurden Lachse dreier verschiedener Stämme in Imsa-Wasser zu 2-jährigen smolts aufgezogen; aus Alta, Imsa und Figgjo. (s. Abb. 27) Nach einer individuellen Markierung wurden die drei Gruppen 48 Stunden vor der Aussetzung auf Wasser aus Imsa,

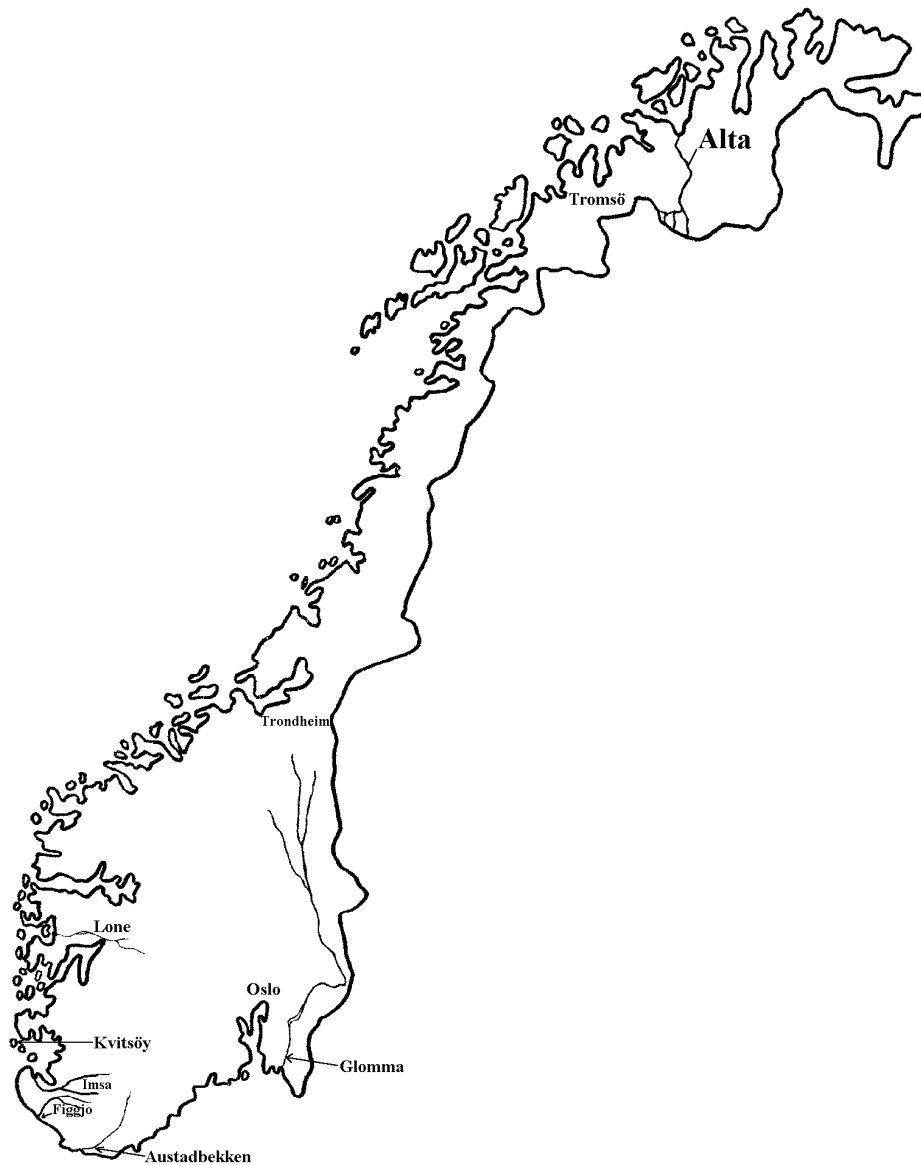


Abb. 27: Herkunfts- und Aussetzungsorte der Lachse bei den Versuchen von HANSEN et al.

Figgjo und Glomma geprägt. Zwei Stämme wurden in Tanks mit Wasser der drei Flüsse nach Kvitsøy gebracht und nach einer Gewöhnung an Salzwasser von 18 Stunden, dort ausgesetzt. Die übrigen Fische wurden drei Tage später in einem Tank mit Imsa-Wasser in der Imsa ausgesetzt.

Parallel dazu lief ein Experiment mit Lachsen aus dem Fluß Lone (s. Abb. 27), die in Imsa-Wasser zu einjährigen smolts aufgezogen und im lachslosen Fließchen Austadbekken ausgesetzt worden waren.

Die Resultate waren aufsehenerregend: Das Migrationsmuster war bei allen Lachsen ähnlich, unabhängig von Herkunft und Aufzucht. Die Lachse des Lone-Stammes wurden allesamt in der näheren Umgebung vom Austadbekken wiedergefangen (s. Abb. 28), obwohl sie dort, nach der Pheromonhypothese, eigentlich gar nicht sein dürften, da keine *Odour-Trails* vorhanden sind. Bei einer *Straying-Rate* von 14,3% wurden jedoch die meisten in naheliegenden Flüssen gefangen, die sie ja möglicherweise aufgrund der Fernorientierung aufgesucht hatten, jedoch nach Bemerkungen ihres Irrtums vielleicht

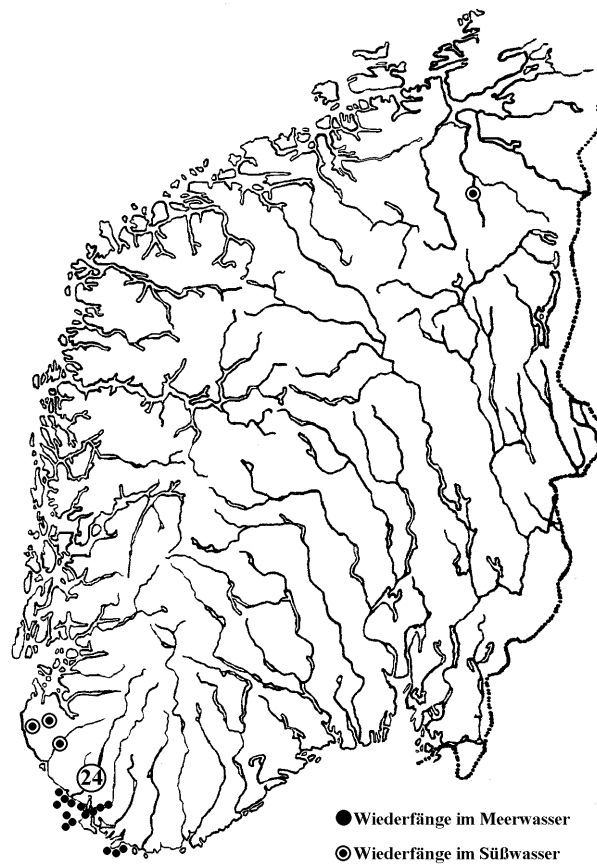


Abb. 28: Geographische Verteilung der Orte, an denen markierte Lachse aus den Versuchen von L. P. Hansen (1987) wiedergefangen wurden.

wieder verlassen hätten. Von den in der Imsa ausgesetzten smolts kehrte die Mehrzahl in die Imsa zurück. Allerdings betrug die *Straying-Rate* 9,6%. Die Fische des Imsa-Stammes kehrten zu

Tafel 4: Wiederfänge von adulten Atlantiklachsen der Stämme Imsa, Figgjo und Alta. Die Fische wurden in Imsa-Wasser aufgezogen und auf Wasser von Imsa, Glomma und Figgjo 48 Stunden vor der Aussetzung ins Meer, geprägt. (Aus: Hansen et al. 1987b)

Stamm	Geprägt	Ausgesetzt	Anzahl	Wiederfänge in					
				Imsa	Figgjo	Alta	Glomma	and.	Meer
Imsa	Imsa	Imsa	1934	63	2	0	0	5	145
Alta	Imsa	Imsa	1943	4	0	0	0	1	111
Figgjo	Imsa	Imsa	1930	46	1	0	0	3	157
Imsa	Imsa	Kvitsøy	966	1	3	0	0	6	63
Imsa	Glomma	Kvitsøy	969	1	1	0	0	8	58
Imsa	Figgjo	Kvitsøy	971	1	3	0	0	4	52
Alta	Imsa	Kvitsøy	939	0	0	0	0	2	41
Alta	Glomma	Kvitsøy	962	0	1	0	0	1	33

91% in den Fluß ihres genetischen Ursprungs zurück. Für die Fische aus Figgjo und Alta ergaben sich 2% bzw. 0%. Von den bei Kvitsøy in die Wanderwege der wilden Lachse gesetzten Fischen, wurden 87,5% in anderen Flüssen gefangen, als auf welche sie geprägt worden waren. 90,6% wurden in anderen Flüssen gefangen, als es ihr genetischer Ursprung erfordert hätte. (HANSEN et al. 1987b) (s. Tafel 4; Die Orte, an denen Imsa-Lachse, die in der Imsa entlassen worden sind, wiedergefangen wurden,

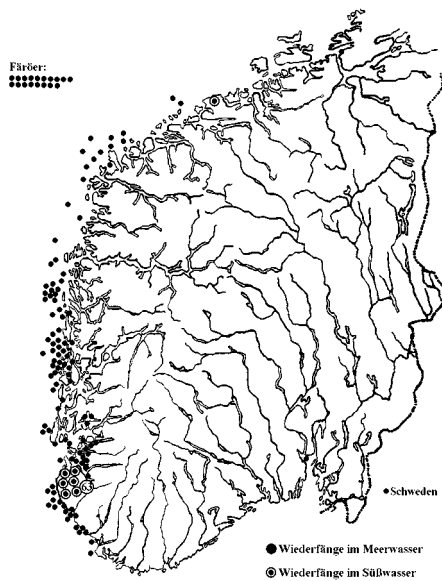


Abb. 29

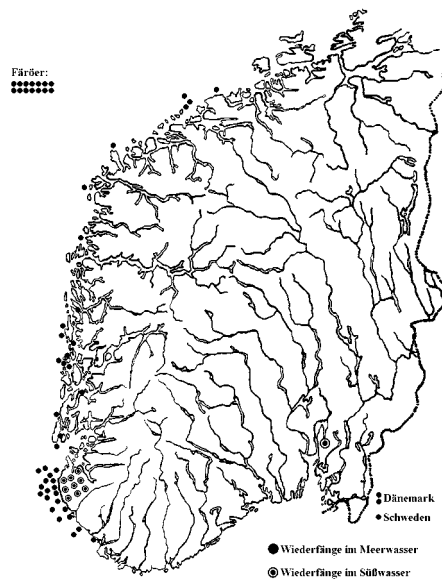


Abb. 30

sind auf Abbildung 29 dargestellt, bzw. auf Abbildung 30, wenn sie in die Wanderwege der wilden Imsa-Lachse bei Kvitsjöy entlassen worden waren.)

Zwar sind auch bei diesen Versetzungsversuchen die Einwände der Vertreter der Pheromonhypothese zu beachten, die wirklich wichtigen Resultate sind jedoch nicht wegzudiskutieren: ① Die Mehrzahl der auf einen bestimmten Fluß geprägten Lachse, die aber *nicht* in diesem Fluß ausgesetzt worden waren, kehrten nicht dorthin zurück, wohingegen diejenigen Fische, die *im* Fluß ausgesetzt waren (also einen Teil ihrer Smolt-migration in diesem Fluß verbracht hatten), zum überwiegenden Großteil auch dort aufstiegen, unabhängig davon, aus welchem Fluß sie ursprünglich stammten. ② Es wurde beobachtet, daß Lachse in einen lachsleeren Fluß aufsteigen.¹⁶ ③ Und schließlich mißlang es Lachsen eines Stammes, die auf Wasser ihres Heimatflusses *geprägt* worden waren, aber nicht in ihren Fluß, sondern in die Wanderwege ihrer wilden Stammesgenossen (also wahrscheinlich in deren *Odour-trails*) ausgesetzt worden waren, ihren Heimatfluß wiederzufinden.

5. *Schlußfolgerungen und Ausblicke*

Es scheint, die Neigung des Menschen die phänomenale Welt in Gegensatzpaare aufzuteilen, ist ein angeborener Denkwang der urtümlichsten Art. Wie sonst ließe es sich erklären, daß manche Menschen nicht davon ablassen können in Entweder-Oder-Kategorien zu denken? Auch bei der Lachswanderung ist es wohl noch so, daß man davon ausgeht, das homing der Lachse wäre entweder durch die Geruchs- oder durch die Pheromonhypothese zu erklären. Die Forschung war bisher vor allem darauf ausgerichtet, festzustellen, welche der beiden die zutreffende sei. Die soeben aufgeführten Versuche belehren uns eines Besseren: Das homing der Lachse ist anscheinend weder durch die Pheromonhypothese noch durch die singuläre Geruchshypothese zu erklären. Dies sollte uns vor Augen führen, daß die Natur häufig anders geordnet ist, als uns unsere apriorischen Denkwänge glauben machen wollen. Sie besteht eben meist nicht aus Einzelphänomenen, die wir nach der Bildung von dis-

junktiven Hypothesen der einen oder der anderen zuordnen können. Sie bildet vielmehr komplexe Strukturen aus, die sich uns als *multifaktorielle* Problemgefüge darstellen, die zumeist *nicht* monokausal zu deuten sind.¹⁷

Wie L. P. HANSEN betont, wurde mit seinen Versuchen die Möglichkeit einer sequentiellen Prägung der smolts im Zusammenhang mit der Abwanderung ins Meer (HARDEN JONES 1968) nicht ausgeschlossen. Aber man könnte noch weiter gehen: Warum die beiden Haupthypothesen aus den Erwägungen herauslassen, nachdem sie sich in anderen Versuchen so hervorragend bewährt hatten? So könnte die hohe Präzision der Ortstreue mit der sequentiellen Geruchshypothese, die erst durch eine gleichberechtigte Orientierung an Pheromonen effizient genug wird, erklärt werden. Oder vice versa. Auch ein von äußeren Gegebenheiten abhängiger, zeitlicher Wechsel zwischen den Orientierungsweisen, wie es möglicherweise in der Fernorientierung der Fall ist, wäre durchaus denkbar. So könnten für streunende Fische, die aus welchem Grund auch immer, ihren Heimatfluß nicht gefunden haben, intraspezifische Pheromone ein Hinweis darauf sein, daß dieser Fluß zum Laichen geeignet ist (SMITH 1985), denn die Tatsache, daß die Aussetzung von Junglachsen in einem lachslosen Fluß, erwachsene Lachse anzieht, steht immer noch unwidersprochen. Eventuell bleibt die Orientierung an Pheromonen solange inaktiv, bis das heimatliche Flußsystem erreicht ist und wird dann zur Findung des Seitenarms mit der eigenen Population herangezogen. Auch hier wäre die umgekehrte Reihenfolge denkbar. Auf jeden Fall kann die Rezeption von populationsspezifischen Stoffen immer noch von großer Bedeutung bei der Schulenbildung sowohl bei der Wanderung zum Meer, als auch bei der Rückkehr in den Heimatstrom sein. Während der Laichzeit könnte die Anziehungskraft der Pheromone ins Gegenteil umschlagen und das Risiko der Inzucht bedeutend verringern. Es stellt sich jedoch die Frage, ob eine gleichberechtigte Anwendung, bzw. ein Alternieren von angeborenen und erworbenen Orientierungsmechanismen überhaupt möglich ist.¹⁸

Diese Spekulationen ließen sich natürlich beliebig fortsetzen; fest steht zumindest, daß ein intakter Geruchssinn für eine erfolgreiche Migration unerlässlich ist (z. B. HASLER & WISBY 1951, WISBY & HASLER 1954, HASLER 1966, SCHOLZ et al. 1975, TOFT 1975).

III. Diskussion

Doch lassen wir diese Spekulationen einmal ganz außer acht. *Wäre eine hundertprozentige Präzision bei der Lachswanderung überhaupt wünschenswert?* Würde eine Fehlorientierung mehrerer Tiere nicht zur Ausbreitung der Art und damit zur *Konkurrenzvermeidung* beitragen? Im Zusammenhang mit den Wanderzeiten und -rhythmen wurde bereits deutlich, daß zur Konkurrenzvermeidung sogar Pseudospecies gebildet wurden, die andere Wanderzeiten bevorzugten, um einer Konkurrenz zu entgehen. (s. Anm. 1)

A. Entstehung der Laichwanderung der Lachse aus evolutiver Sicht

Hier drängt sich die Frage auf, warum die Lachse eigentlich wandern müssen und **WOZU** dieser gigantische Aufwand betrieben wird, die Lachse sicher zu ihrem Geburtsort zurückzuführen.

Die Beantwortung dieser Frage ist jedoch kaum auf dem experimentellen Weg erreichbar, handelt es sich doch um einen historischen Vorgang, der die Generationenlänge des Menschen bei weitem überschreitet; ja es ist sogar wahrscheinlich, daß das System der Lachswanderungen, wie wir es heute vorfinden, schon in fast demselben Erscheinungsbild etabliert war, bevor es überhaupt einen Homo sapiens gab. Die Lösung des Problems mit Hilfe eines Versuches scheidet also aus. Aus ebendiesem Grund gibt es kaum Publikationen über den evolutiven Aspekt in der Lachswanderung, so daß der letzte Teil dieser Arbeit auf *allgemeinen* evolutionstheoretischen Veröffentlichungen, sowie *im Detail* auf eigenen, rein spekulativen Überlegungen des Verfassers beruhen muß.

Ginge man methodisch korrekt vor, so müßte man zunächst klären, ob es sich bei der Laichwanderung der Lachse um die Wanderung von ursprünglich im Salzwasser lebenden Fischen ins Süßwasser handelt, oder vice versa. Aufgrund der klaren Verwandtschaftsverhältnisse (sämtliche stationären Salmonidenarten sind Süßwassertiere), kann man diese Frage jedoch als beantwortet betrachten und sofort zum Wesentlichen übergehen.

1. Zufall schafft Selektionsdruck selbst

Ein großes Problem der Selektionstheorie Darwins bestand darin, daß ihr häufig angelastet wurde, die Auswahlkriterien seien nur von der *Umwelt* diktiert. Dies hat Darwin jedoch nie behauptet. Vielmehr schafft ein *zufällig* durch Mutation (im weitesten Sinne) entstandenes Verhaltensmuster erst diesen immensen Selektionsdruck, der nötig ist, um z. B. eine neue Art entstehen zu lassen. In unserem Fall schuf das Abwandern eines (oder einzelner) aus welchen Gründen auch immer nicht mehr standorttreuen, revierbildenden Individuums den Selektionsdruck, der fortan alle Mutanten (bzw. Rekombinanten) bevorzugte, die es irgendwie verstanden, trotz der immer weiter werdenden Wege, wieder zurückzufinden.¹⁹

Eine Vorbedingung für diese Hypothese wären Präadaptionen, die - durch ihr zufälliges Zusammenreffen (Rekombination) - zunächst die Salzwasserresistenz des (oder der) abwandernden Fische(s) garantierten. Erst später, als die Wanderwege immer länger wurden (s. Anm. 19), waren Mutationen

oder das Zusammentreffen weiterer Präadaptionen für eine Lerndisposition (Prägung), das Erkennen populationsspezifischer Geruchsspuren oder die Anwendung eines Sonnenkompasses erforderlich.

2. Stetige Perfektion der Orientierungsmechanismen

Die Evolution arbeitet nach dem uralten Prinzip der zufälligen **Kombination** zufälliger **Mutationen** erblicher Anlagen in Verbindung mit der **Selektion** der Lebentüchtigsten ("*Survival of the fittest*") im Laufe der Generationen. Diesem Prinzip zufolge, nach dem eine Art, wenn sie einen bestimmten, der Art einen adaptiven Vorteil verschaffenden Verhaltenstypus angenommen hat, stets den Weg der ständigen, schrittweisen Vervollkommnung jener Strukturen und Leistungen einschlägt, die dieses Verhalten fördern, steigerten sich die Orientierungsmechanismen der Lachse zu einer Komplexität, deren Perfektion unser Fassungsvermögen zu übersteigen scheint.²⁰

Wenn man an den gewaltigen Weg denkt, den die Evolution seit Jahrmilliarden zurückgelegt hat, an die Vielfalt der Formen, die sie hervorgebracht hat, und an die Leistungsfähigkeit ihrer Lebewesen, so ist man fast versucht denselben Fehler zu begehen, wie die Vitalisten des 19. Jahrhunderts, die eine teleologische "Lebenskraft" hinter der Evolution vermuteten. Moderne Molekularbiologie verhindert jedoch, diesem Kapitalparalogismus aufzusitzen, denn auf welches Ziel sollte eine *völlig zufällige* Änderung z. B. einer Nukleotidsequenz (bei einer Punktmutation) eines Teils der DNS hinarbeiten? Nur der Selektionsdruck verhilft einem zunächst *neutralen Erbfehler*, denn nichts anderes sind diese Mutationen, zum adaptiven Wert. "Das ganze Konzert der belebten Natur ist aus störenden Geräuschen hervorgegangen", sagt JAQUES MONOD (1971) so treffend.

3. Zusammenfassung der ultimativen Ursachen der Lachswanderung

Der Selektionsdruck, der einer Abwanderung ins Meer ihren Wert verschafft, war das höhere Nahrungsangebot im Meer und die besseren Laichbedingungen im Süßwasser. Die Vorteile des höheren Nahrungsangebots sind offensichtlich: Schnelleres Wachstum (noch unterstützt von der insgesamt höheren Wassertemperatur) und vermehrte Eierproduktion. Die Laichbedingungen ergeben sich aus dem sauerstoffreichen Wasser der Oberläufe der Flüsse, sowie aus dem günstigen Ablegen der Eier in den schützenden Kies. Abgesehen davon ist es offensichtlich *grundsätzlich* schwierig, mit dem Lebensraum auch das Fortpflanzungsgebiet zu wechseln. Alle Arten, die einen drastischen Habitatswechsel in ihrem Leben durchmachen, kehren zur Fortpflanzungszeit in das Habitat zurück, aus dem sie phylogenetisch herkommen. (Schlamm-springer, Lungenfische, Aale, Meeresschildkröten, sämtliche Amphibienarten &c.)

B. Epilog

Nachdem nun geklärt ist, *warum* Lachse wandern, können wir uns abschließend noch der zu Beginn dieses Abschnitts gestellten Frage zuwenden. Warum steigt der Lachs ausgerechnet in seinen *Heimatfluß* auf, und nicht in irgendeinen anderen? Aus der Sicht des einzelnen Fisches ist diese Frage sehr einfach zu beantworten. Seine eigene Existenz ist Beweis genug für die Eignung seines Heimat-

flusses. Aus der Sicht der Art jedoch, würde ein zufallsorientierter Aufstieg in die umliegenden Flußsysteme eine *übermäßig schnelle* Ausbreitung zur Folge haben, die ihrerseits wieder zu einer *zu geringen* Populationsdichte führen könnte, und damit zum Aussterben der Art.²¹ Einen *geringen Prozentsatz* einer Population an andere Flüsse abzugeben, ist jedoch, da dies Konkurrenz vermeiden hilft und, dadurch eine Durchmischung des Genpools garantiert wird, ebenfalls das Risiko negativer Inzuchterscheinungen drastisch herabsetzt, von essentieller Notwendigkeit, da eine zu große Populationsdichte ebenfalls zum Aussterben der Population führt. Wie man sieht, wäre eine hundertprozentige Präzision beim homing der Lachse nicht nur unzweckmäßig sondern sogar schädlich.

Anmerkungen:

- 1 Man geht hier von der Annahme aus, daß sich im Laufe der Zeit, innerhalb von Arten (z. T. in Seitenarmen ein und desselben Flußsystems) Rassen herausgebildet haben, die zur Konkurrenzvermeidung andere Wanderzeiten und -rhythmen entwickelt haben. (Näheres siehe CLEAVER 1964 sowie STABELL 1984.) So sind in manchen Gewässern das ganze Jahr über aufsteigende Lachse zu bemerken, in anderen nur zu ganz bestimmten Jahreszeiten. (GRZIMEK 1970) Teilweise können auch von passionierten Anglern, die ein Leben lang an dem betreffenden Fluß gelebt haben und doch ein Interesse an der Entdeckung von Aktivitätszeiten haben müßten, keine näheren Angaben gemacht werden. Schließlich spielt natürlich auch die Länge eines Flusses bzw. der Abstand des Laichgebietes vom Mündungsgebiet eine entscheidende Rolle. In einem langen Fluß, sprich, wenn das Laichgebiet weit von der Mündung ins Meer entfernt liegt, muß der Lachs früher aufsteigen, als in einem kürzeren Fluß, in dem er weniger lange unterwegs ist. Das Wissen um die Länge des Flusses scheint den Lachsen angeboren zu sein (BORGSTRÖM & HANSEN 1987). Wann sie mit dem Aufstieg beginnen müssen, bestimmen auf "Weisung" der Gene die Geschlechtshormone.
- 2 Hier liegt der große Unterschied zwischen **atlantischen** (*Salmo salar*) und **pazifischen** Lachsen Gattung *Oncorhynchus*): Während ungefähr 4-6% der atlantischen Lachse ins Meer zurückkehren, sterben die pazifischen Lachse nach der Paarung alle ab.
- 3 Hier spielen offensichtlich intraspezifische Pheromone zur Synchronisation der Biorhythmen und zur Schulenburg eine bedeutende Rolle, wie aus Versuchen von STABELL (1987) und anderen, auf die später noch ausführlicher eingegangen werden wird, hervorgeht.
- 4 In Versuchen an der Washington University in den USA brachte man Silberlachse soweit, bereits nach 6-7 Monaten ins Meer abzuwandern, statt, wie üblich, nach 18-30 Monaten. (DONALDSON & JOYNER 1983) Zum Vergleich dazu: In Nordnorwegen kann ein Lachs bis zu 7 Jahre brauchen, bis er ins Meer ziehen kann. (SÖMME 1941)
- 5 Siehe dazu Arbeiten von WOODHEAD (1966), BLAXTER (1970), SCHWASSMANN (1971), THORPE (1978) und GODIN (1982).
- 6 Bereits hier muß darauf hingewiesen werden, daß schon in diesem Punkt die Meinungen der Wissenschaftler auseinandergelien. Die Anhänger der noch zu besprechenden "*Pheromone Hypo-*

thesis" sind große Kritiker einer solchen Unterteilung; ihrer Meinung nach ist die Lachswanderung als "*single process*" (z. B.: STABELL 1984), anzusehen.

⁷ Und nicht nur dafür! Er würde auch zeigen, daß die Natur ihre Kinder, a priori sozusagen, von Magnetstürmen und ähnlichen, nicht voraussagbaren Störungen des Magnetfeldes unabhängig machen könnte, in dem sie nur diese Tiere selektierte, die es vermögen, zwischen Sonnen- und Magnetfeldkompass zu alternieren, da wandernde Fische, die durch einen Magnetsturm die Orientierung verlieren, vielleicht gar nicht zur Fortpflanzung kämen, und somit ihre Gene nicht weitergeben könnten.

⁸ Geradezu überraschend sind die Versuche von BULL (1936), der es fertigbrachte, 18 Fischarten auf Temperaturänderungen von 0,03°C bis 0,07°C zu konditionieren. Die physiologischen Voraussetzungen für eine Orientierung an Temperaturgradienten wären somit gegeben.

⁹ Dazu müßten die annualen Biorhythmen der Lachse allerdings von der Sonnenhöhe als Zeitgeber unabhängig sein.

¹⁰ Gerade bei diesem Aspekt kommt die Dichotomie der Lachswanderung voll zum Ausdruck. (Dies wird später noch ausführlicher zu behandeln sein) So alt diese Versuche auch sind (seit 1957, so ROSSELAND 1965), so erbittert wird jedoch immer noch um ihre Gültigkeit gekämpft. Vor allem die Interpretation der Zahlen steht im Mittelpunkt der Kontroverse, da diese, wohl durch Unterschiede in der Art der Durchführung, eine recht große Variabilität aufweisen. Manche geben recht eindeutig Belege *für* die Prägungshypothese (z. B. JENSEN & DUNCAN 1971, MIGHELL 1975) wohingegen andere jedoch eher anfällig für die soeben angeführten Einwände sind (z. B. STASKO et al. 1973, ROSSELAND 1978, JESSOP 1976). Eine endgültige Entscheidung konnte trotz des nun schon jahrzehntelang andauernden Disputs noch immer nicht erzielt werden.

¹¹ Allerdings gab es auch andere Stimmen: HARA & MACDONALD (1975) und HARA & BROWN (1979) stellten die Geruchsneutralität von Morpholin in Frage, da ihre Versuche anzudeuten schienen, Morpholin irritiere als nicht spezifische Substanz das Riechepithel. Diese Behauptungen sind jedoch weiterhin umstritten und noch nicht völlig widerlegt (STABELL 1984, SMITH 1985).

¹² SELSET (1980) sowie SELSET & DÖVING (1980) glauben jedoch Beweise dafür gefunden zu haben, daß die Pheromone in der Galle produziert werden und über den Darm ausgesondert werden. Es wird momentan im Labor versucht, einen Stoff zu isolieren, bisher nur mit Teilerfolgen (LFI Älvkarleby, pers. Mitt.). Es ist noch immer nicht feststellbar, auf welche Stoffe die Lachse ansprechen.

¹³ Seeforelle (*Salmo trutta*), Meersaibling (*Salvelinus alpinus*) und atlantischer Lachs (*Salmo salar*). Über die Relevanz intraspezifischer Pheromone bei den pazifischen Lachsen wird noch diskutiert, da die zeitliche Überlappung bei dieser Lachsfamilie nicht so ausgeprägt ist. (Abb. 25)

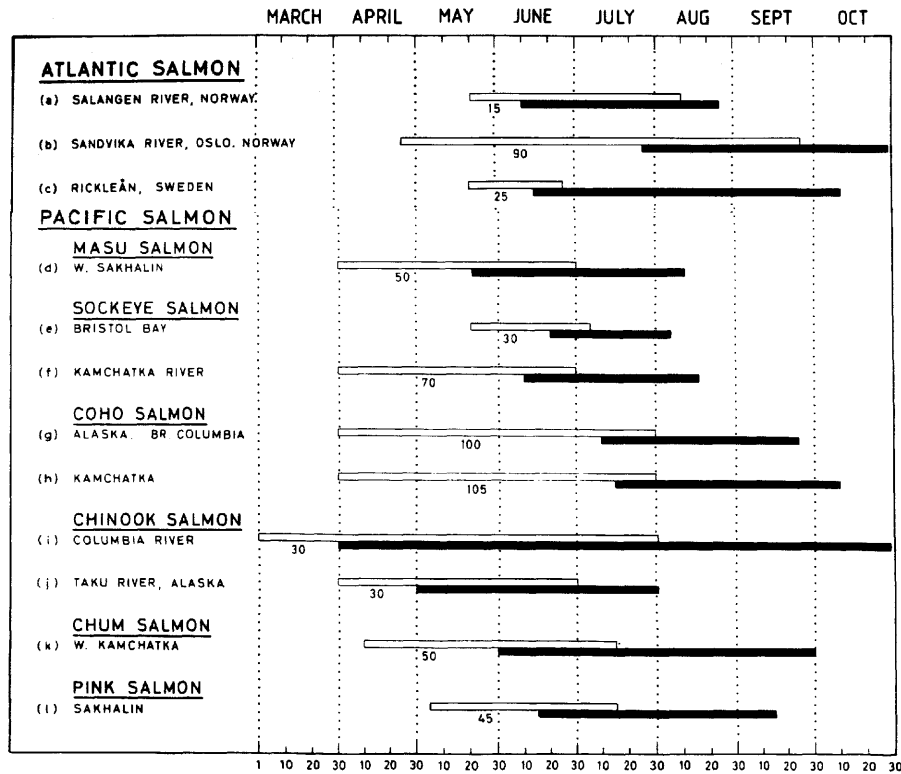


Abb. 25: Wanderschemata von absteigenden smolts und aufsteigenden Lachsen aus verschiedenen Flußsystemen. Offene Balken: Smolt; Schwarze Balken: Aufsteigende Lachse.

¹⁴ Die Orientierung an im Wasser gelösten Substanzen interpretierte man lange Zeit als eine Kombination von Osmo-, bzw. Chemotropotaxis mit einer positiven Rheotaxis, die den Lachs sicher an sein Ziel führen müßte. Hierzu betonte HASLER (1960), daß sich dabei der Fisch jedoch nicht für allzulange Zeit in einer solchen Duftwolke aufhalten könnte, da eine ständige Reizung seiner Riechorgane, auch bei zunehmender Reizstärke, eine Ermüdung derselben und damit deren Funktionsausfall zur Folge haben müßte. Auch scheint der Abstand zwischen den Nasenöffnungen zu gering, um eine sichere Orientierung zu gewährleisten. Versuche von TOFT (1975), der Lachse einseitig anosmisch machte und keinen Unterschied in der Präzision des homing zu Kontrolltieren feststellen konnte, sprechen ebenfalls gegen diese Annahme. Überhaupt ist dies einer der dunkelsten Punkte in beiden Hypothesen. Eine solche Orientierung müßte durch eine Art Kinese oder Taxis zu erklären sein (FRAENKEL & GUNN 1940, 1961), aber sämtliche Versuche zur Klärung des Mechanismus schlugen bisher fehl (s. SMITH 1985).

¹⁵ Dieser Wissenschaftlerstreit ist fundamentaler als er auf den ersten Blick zu sein scheint. Es ist der wohl schon Jahrhunderte alte Streitpunkt bis zu welchem Grad Verhaltensweisen ererbt oder erlernt

sind. Am Beispiel der Lachswanderung tritt das Erbe-Umwelt-Problem ganz deutlich hervor. Während die Anhänger der Pheromonhypothese die gesamte Wanderschaft der Lachse für genetisch programmiert und die intraspezifischen Geruchsspuren im Wasser als Schlüsselreize für einen AAM interpretieren, der die Heimwärtswanderung auslöst und richtet, sehen die Verfechter der Geruchshypothese die Lachswanderung als einen typischen Fall der klassischen Prägung an, mit sensibler Phase während der Smoltifikation und interpretieren den Geruch des Heimatgewässers als Schlüsselreiz für einen EAM (bzw. EAAM), der die positive Rheotaxis auslöst und den Lachs sicher an sein Ziel führt. Dies erklärt, weshalb erst in jüngster Zeit die Fronten zu bröckeln scheinen.

¹⁶ Der Umstand, daß das Flüsschen Austadbekken keine Lachse beherbergt, verhindert auch, das Aufsteigen von Lachsen in diesen Fluß mit einer Assoziation der Versuchstiere mit wilden, eingeborenen Lachsen, dem *Schooling*, zu erklären. Dieses *Schooling* wurde meistens zur Erklärung herangezogen, weshalb die Lachse aus den Versetzungsexperimenten überhaupt in den Fluß, auf den sie geprägt worden waren, aufsteigen.

¹⁷ Ganz im Gegenteil kann die erfahrbare Natur sogar so geordnet sein, daß sie für uns grundsätzlich nicht mehr logisch-kausal erklärbar ist. Den schlagendsten Beweis liefert uns hierfür der Korpuskel-Welle-Dualismus des Lichts.

¹⁸ Eine letzte Möglichkeit wäre, daß man zu leichtfertig über die Unterschiede zwischen den Arten hinweggesehen hat und die Widersprüche zwischen den Versuchen nur scheinbare sind. Die Literatur daraufhin zu durchsuchen und zu vergleichen, ob die bisher aufgetretenen Widersprüche nur darauf beruhten, daß (und wenn ja, welche) Salmonidenarten sich unterschiedlich orientieren, ist jedoch nicht Ziel dieser Arbeit.

¹⁹ Aus obengenanntem Grund kann auch die Frage *weshalb* die Wege immer länger wurden, nur spekulativ erörtert werden. Man könnte zum Beispiel dahingehend argumentieren, daß sich im Zuge der Kontinentaldrift die Laichplätze und die angestammten Aufwuchsgebiete immer weiter voneinander entfernten und die Tiere somit zwangsläufig lernen mußten zu wandern. Man könnte jedoch genauso gut behaupten, die Lachse folgen Nahrungsschwärmen, was man sogar nachweisen könnte. Damit verschiebt man aber das Problem nur auf eine andere Ebene, denn weshalb wandern die Nahrungstiere? Man könnte durch Messungen der Wärme, des Sauerstoffgehalts und des Nahrungsaufkommens versuchen herauszubekommen, ob es vielleicht simple Präferenzgebiete sind, in denen die Lachse aufwachsen, oder untersuchen, ob die Lachse sich einfach mit Meeresströmungen treiben lassen oder ganz anderen Reizen folgen. Es leuchtet ein, die Zahl der denkbaren Möglichkeiten ist groß. Darum und weil die *theoretisch meßbaren* Faktoren entweder noch nicht gemessen oder *praktisch*

unmeßbar sind, sollen hier nur Überlegungen angestellt werden, die zu weniger leicht anfechtbaren Ergebnissen führen.

²⁰ Die soeben aufgeführte spekulative Hypothese ist einem Gedankengang von MONOD (1971) zur Beschreibung eines weniger speziellen Aspekts der Evolution entlehnt.

²¹ Abgesehen davon ist es noch nicht einmal garantiert, ob die anderen Flußsysteme überhaupt zum Laichen und als Kinderstube für die Junglachse geeignet sind.

LITERATURVERZEICHNIS

- ADRIAN ED, LUDWIG C (1938)** Nervous discharges from the olfactory organs in fishes. *J Physiol*, London 94: 441-460
- ALABASTER JS (1970)** River flow and upstream movement and catch of migratory salmonids. *J Fish Biol* 2: 1-13
- ALDERDICE DF, BRETT JR, IDLER DR, FAGERLUND U (1954)** Further observations on olfactory perception in migrating adult coho and spring salmon-properties in the repellent in mammalian skin. *Fish Res Bd Can Progr Rept Pac Coast St* 98: 10-12
- ALLEN GH (1959)** Behaviour of chinook and silver salmon. *Ecology* 40: 108-113
- ARNOLD GP (1974)** Rheotropism in fishes. *Biol Rev* 49: 515-567
- BAMS RA (1976)** Survival and propensity for homing as affected by presence or absence of locally adapted paternal genes in two transplanted populations of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). *J Fish Res Bd Can* 33: 2716-2725
- BERTMAR G, TOFT R (1969)** Sensory mechanisms of homing in salmonid fish I. Introductory experiments on the olfactory sense in grilse of Baltic salmon (*Salmo salar*). *Behaviour* 35: 235-241
- BLAXTER JHS (1970)** Response of fish to light. In: Kinne O (ed) *Marine Ecology*, vol I. Wiley Interscience, New York, p 681
- BODZNICK D (1975)** The relationship of the olfactory EEG evoked by naturally occurring stream waters to the homing behavior of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walbaum). *Comp Biochem Physiol* 52A: 487-495
- BORGSTRÖM R, HANSEN LP (1987)** Fisk i ferskvann - Ökologi og Resursforvaltning, Landbruksforlaget, Oslo: 50-167
- BRAEMER W (1959)** Versuche zu der im Richtungsgehen der Fische enthaltenen Zeitschätzung. *Verh Dtsch Zool Ges Anz* 23, Suppl 276-288
- BRAEMER W (1960)** A critical review of the sun-azimuth hypothesis. *Cold Spring Harbor Symp. Quant Biol* 25: 413-427
- BUCKLAND J (1880)** Natural history of British fishes. Unwin, London
- BULL HO (1936)** Studies on conditioned responses in fish VII Temperature perception in teleosts. *J Mar Biol Assoc UK* 21: 1-27
- CALDERWOOD WL (1922)** The homing of the salmon. *Scottish Naturalist* 123/124: 37-43
- CARTHY JD (1958)** An introduction to the behaviour of invertebrates. Allen und Unwin, London. 380 pp
- CHURMASOV AV, STEPANOV AS (1977)** Sun orientation and guideposts of the humpback salmon. *Sov J Mar Biol* 3: 55-63
- CLEAVER JC (1964)** Origins of high seas sockeye salmon. *US Fish Bull* 63: 445-476
- COOPER JC, HASLER AD (1976)** Electrophysiological studies of morpholine-imprinted coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J Fish Res Bd Can* 33: 688-694
- COOPER JC, SCHOLZ AJ, HERRALL RM, HASLER AD, MADISON DM (1976)** Experimental confirmation of the olfactory hypothesis with homing, artificially imprinted coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *J Fish Res Bd Can* 33: 703-710
- CRAIGIE EH (1926)** Preliminary experiments upon the relation of the olfactory sense to the migration of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* Walbaum) *Trans R Soc Can* 5: 215-224
- DE LACY AC, DONALDSON LR, BRANNON EL (1969)** Homing behavior of chinook salmon. *Univ Wash, Seattle, Res Fish* 300: 59-60
- DILL PA (1971)** Perception of polarized light by yearling sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J Fish Res Bd Can* 28: 1319-1322
- DONALDSON LR, JOYNER T (1983)** Lachse und Forellen als Zuchtfische. *Spektr d Wiss (Scient Amer)* 9: 82-91
- DÖVING KB, NORDENG H, OAKLEY B (1974)** Single-unit discrimination of fish odour released by char (*Salmo alpinus* L.). *Comp Biochem Physiol* 47A: 1051-1063
- DUBROV AP (1978)** The geomagnetic field and life. Plenum, New York.
- ERICSSON C, HALLGREN S, UPPMAN S (1981)** Lekvandring hos odlad lax (*Salmo salar*) utsatt som smolt i Ljusnan och dess mynningsområde. *LFI Schweden, Rep* 3: 16 pp. (Schwedisch, engl. Zusammenfassung)
- FAVORITE F (1969A)** Fishery Oceanography-II Salinity front at the entrance to Washington's straight of Juan de Fuca. *Comm Fish Rev* 31(8-9): 36-40
- FAVORITE F (1969B)** Fishery Oceanography-IV Ocean salinity and distribution of Pacific salmon. *Comm Fish Rev* 31 (10): 29-32
- FRAENKEL GS, GUNN DL (1940)** The Orientation of animals. 1stedn. Oxf Univ Press, Oxford
- FRAENKEL GS, GUNN DL (1961)** The Orientation of animals. 2nd edn. Dover Publ, New York
- FRENCH RR, MCALISTER WB (1970)** Winter distribution of salmon in relation to currents and water masses in the northeastern Pacific Ocean and migrations of sockeye salmon. *Trans Am Fish Soc* 99: 649-663
- FUJII T (1975)** On the relation between the homing migration of western Alaska sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) and Oceanic conditions in the eastern Bering Sea. *Mem Fac Fish Hokkaido Univ* 22: 99-192
- GODIN J-GJ (1982)** Migrations of salmonid fishes during early life history phases: daily and annual timing. In: Brannon EL, Salo EO (eds) *Proceedings: salmon and trout migratory behavior symposium*. Univ Washington Press, Seattle, pp 22-50
- GOODYEAR CP, BENNET DH (1979)** Sun-compass orientation of immature bluegill. *Trans Am Fish Soc* 108: 555-559
- GRAU EG, DICKHOFF WW, NISHIOKA RS, BERN HA, FOLMAR LC (1981)** Lunar phasing of the thyroxine surge preparatory to seaward migration of salmonid fish. *Science* 211: 607-609
- GROOT C (1965)** On the orientation of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) during their seasonal migration out of lakes. *Behav Suppl* 14, p 198
- GROOT C (1972)** Migration of yearling sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) as determined by timelapse photography of sonar observations. *J Fish Res Bd Can* 29: 1431-1444
- GROOT C, SIMPSON K, TODD J, MURRAY PD, BUXTON GA (1975)** Movements of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in Skeena River estuary as revealed by ultrasonic tracking. *J Fish Res Bd Can* 32: 233-242
- GROOT C, QUINN TP, HARA TJ (1986)** Responses on migrating adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) to population-specific odours. *Can J Zool* 64: 926-932
- GRZIMEKS TIERLEBEN (1970)** Enzyklopädie des Tierreichs, vol IV Fische, Kindler Verlag
- HANSEN LP (1980)** Tagging and release of Atlantic salmon *Salmo salar* L., in River Glomma. *Fauna (Oslo)* 33: 89-97 (Auf Norwegisch, Englische Zusammenfassung)
- HANSEN LP, DÖVING KB, JONSSON B (1987A)** Migration of farmed adult Atlantic salmon with and without olfactory sense, released on the Norwegian coast. *J Fish Biol* 30: 713-721
- HANSEN LP, JONSSON B, ANDERSEN R (1987B)** Salmon ranching experiments in the River Imsa: Is homing dependent on sequential imprinting of the smolts? In: Brannon E, Jonsson B (eds) *Salmonid migration and distribution symposium*, Trondheim, June 1987, pp 12

- HARA TJ, UEDA K, GORBMAN A (1965) Electroencephalographic studies of homing salmon. *Science* 149: 884-885
- HARA TJ, BROWN SB (1979) Olfactory bulbar electrical responses of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) exposed to morpholine during smoltification. *J Fish Res Bd Can* 36: 1186-1190
- HARA TJ, MACDONALD S (1975) Morpholine as olfactory stimulus in fish. *Science* 187: 81-82
- HARDEN JONES FR (1968) *Fish Migration*. Arnold, London
- HASLER AD (1966) *Underwater guideposts*. Univ Wisc Press, Madison, 155 p
- HASLER AD (1971) ORIENTATION AND FISH MIGRATION. In: Hoar WS, Randall DJ (eds) *Fish Physiology*. vol VI. Academic Press, London, New York, pp 429-510
- HASLER AD, HORRALL RM, WISBY WJ, BRAEMER W (1958) Sun orientation and homing in fishes. *Limnol Oceanogr* 3: 353-361
- HASLER AD, SCHOLZ AT (1978) Olfactory imprinting in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). In: Schmidt-Koenig K, Keeton WT (eds) *Animal migration, navigation and homing*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp 356-369
- HASLER AD, SCHOLZ AT (1983) Olfactory imprinting and homing in salmon. Springer, Berlin Heidelberg, New York
- HASLER AD, SCHOLZ AT, HORRALL RM (1978) Olfactory imprinting and homing in salmon. *Am Sci* 66: 347-355
- HASLER AD, WISBY WJ (1951) Discrimination of stream odours by fishes and its relation to parent behaviour. *Am Nat* 85: 22-238
- HAYES FR (1953) Artificial freshets and other factors controlling the ascent and population of Atlantic salmon in La Have River, Nova Scotia. *Fish Res Bd Can Bull* 99, 47 pp
- HIRSCH PJ (1977) Conditioning of heartrate of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) to odours. PhD Diss, Univ Wisc, Madison
- HOLLES TIER ENZYKLOPÄDIE (1973) vol III, Holle Verl, Baden Baden
- HÖGLUND LB, ÅSTRAND M (1973) Preferences among juvenile char (*Salvelinus alpinus* L.) to intraspecific odours and water currents studied with the Fluvarium technique. *Rep Inst Freshw Res Drotttn* 53: 21-30
- HUNTSMAN AC (1948) Freshets and Fish. *Trans Am Fish Soc* 75: 257-266
- ISAKSSON A (1980) Salmon ranching in Iceland. In: Thorpe, JE (ed.). *Salmon ranching*. Academic Press, London, pp. 131-156
- JENSEN AL, DUNCAN RN (1971) Homing of transplanted coho salmon. *Prog Fish Cult* 33: 216-218
- JESSOP BM (1976) Distribution and timing of tag recoveries from native and nonnative atlantic salmon (*salmo salar*) released into Big Salmon River, New Brunswick. *J Fish Res Bd Can* 33: 829-833
- JOHNSEN PB, HASLER AD (1980) The use of chemical cues in the upstream migration of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch* Walbaum). *J Fish Biol* 17: 67-73
- JOHNSON DE, FIELDS PE (1959) The orientation of sexually mature male salmon to simulated star patterns. *Coll Fish Univ Washington Tech Rep* 48, 10 pp
- LEGGET WC (1977) The ecology of fish migrations. *Annu Rev Ecol Syst* 8: 285-266
- LOYACANO HA, HAPPELL JA, GAUTHREAUX A (1977) Sun-compass orientation in juvenile largemouth bass *Micropterus salmoides*. *Trans Am Fish Soc* 106: 77-79
- MADISON DM, SCHOLZ AT, COOPER JC, HORRALL RM (1973) Olfactory hypotheses and salmon migration: a synopsis of recent findings. *Tech Rep Fish Res Bd Can* 414: 1-35
- MCBRIDE JR, IDLER DR, TOMLINSON N (1962) Olfactory perception in juvenile salmon. I. Observations on response of juvenile sockeye to extracts of food. *J Fish Res Bd Can* 19: 327-334
- MCCLEAVE JD, ARNOLD JJ, NEILL WH (1984) *Mechanisms of migration in fishes*. Plenum publ Corp.
- MERKEL FW (1980) *Orientierung im Tierreich*. Gustav-Fischer-Verl., New York, pp 261
- MIGHELL J (1975) Some observations of imprinting of juvenile salmon in fresh and saltwater. 1975 Symposium on Salmon Homing. *Nat Mar Fish Serv Seattle Washington*
- MONOD J (1971) Zufall und Notwendigkeit. *Philosophische Fragen der modernen Biologie*. R Piper & Co Verl, München, p 110
- NIKOLSKI GV (1963) *The ecology of fishes*. Academic Press, London, 352 pp.
- NORDENG H (1971) Is the local orientation of anadromous fishes determined by pheromones? *Nature (London)* 233: 411-413
- NORDENG H (1977) A pheromone hypothesis for homeward migration of anadromous salmonids. *Oikos* 28: 155-159
- NORDENG H (1989) Migratory systems in anadromous salmonids. In: International symposium on charrs and Masu salmon, Sapporo 1988. *Physiol Ecol Japan, Spec Vol. 1: x-x* (Die Arbeit war zu dem Zeitpunkt, als der Verfasser sie erhielt, noch nicht veröffentlicht)
- NORTHCOTE TG (1958) Effect of photoperiodism on response of juvenile trout to water currents. *Nature (London)* 181: 1283-1284
- NORTHCOTE TG (1978) Chapter 13: migratory strategies and production in freshwater fishes. In: Gerking SD (ed) *Ecology of freshwater fish production*, Wiley, New York pp 326-359
- OLSÉN KH (1985A) Chemoreceptive behaviour in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). Response to conspecific scent and nitrogenous metabolites. PhD Thesis Dep Zoophysiol Uppsala Univ. *Acta Universitatis Uppsaliensis* 9
- OLSÉN KH (1985B) Chemoattraction between fry of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) studied in a Y-maze fluvarium. *J Chem Ecol* 11(8): 1009-1017
- OLSÉN KH (1986) Chemoattraction between juveniles of two sympatric stocks of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) and their gene frequency of serum esterases. *J Fish Biol* 28: 221-223
- OSHIMA K, HAHN WE, GORBMAN A (1969A) Olfactory discrimination of natural waters by salmon. *J Fish Res Bd Can* 26: 2111-2121
- OSHIMA K, HAHN WE, GORBMAN A (1969B) Electroencephalographic olfactory responses in adult salmon to waters traversed in the homing migration. *J Fish Res Bd Can* 26: 2123-2133
- PETERS M (1971) Sensory mechanisms of homing in salmonids: a comment. *Behaviour* 39: 18-19
- PETERSON DA (1972) Barometric pressure and its effects on spawning activities of rainbow trout. *Progr Fish Cult* 34: 110-112
- QUINN TP (1980) Evidence for celestial and magnetic compass orientation in lake migratory sockeye salmon fry. *J Comp Physiol* 137: 243-248
- QUINN TP (1982) A model for salmon navigation in the high seas. In: Brannon EL, Salo EO (eds) *Salmon and trout migratory behaviour symposium*. School Fish, Univ Washington, Seattle pp 229-237
- QUINN TP (1984) Homing and straying in Pacific salmon. In: McCleave et al. (1984) pp 357-362
- QUINN TP, BUSACK CA (1985) Chemosensory recognition of siblings in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) *Anim Behav* 33: 51-56

- QUINN TP, FRESH K (1984) Homing and straying in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) from Cowlitz River hatchery, Washington. Can J Fish Aquat Sci 41: 1078-1082
- QUINN TP, GROOT C (1983) Orientation of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) after an internal and external magnetic field alternation. Can J Fish Aquat Sci 40: 1598-1606
- QUINN TP, HARA TJ (1985) Sibling recognition and olfactory sensitivity in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) Can J Zool 64: 921-925
- QUINN TP, TOLSON GM (1985) Evidence of chemically mediated population recognition in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) Can J Zool 64: 84-87
- ROSSELAND L (1965) Marking of salmon smolt. In: Status of the year 1965, Roy Nor Soc Sci, The Museum, 20 pp.
- ROSSELAND L (1978) Experiences from smolt releases in hydro dynamic regulated rivers. In: The Biological Effects of Hydrodynamic Regulation in Reservoirs and Salmon Rivers. (eds. Gunnerød TB, Mellquist P) Norges Vassdrags- og Elektrisitetsvesen/Direktoratet for Vilt og Ferskvannsfisk, pp. 243-263 (Auf Norwegisch)
- ROYCE WF, SMITH LS, HARTT AC (1968) Models of oceanic migrations of Pacific salmon and comments on guidance mechanisms. Fish Bull, Washington 66: 443-462
- RUSSEL ES (1937) Fish migrations. Biol Rev 12: 320-337
- SCHMIDT-LUCHS CW (1981) Die Wanderwege der Lachse. In: Blinker Sonderheft "Salmoniden", Jahr-Verl., Hamburg, pp 102-105
- SCHOLZ AT (1980) Hormonal regulation of smolt transformation and olfactory imprinting in coho salmon. PhD Thes, Univ Madison, Wisc, 3963 pp
- SCHOLZ AT, COOPER JC, MADISON DM, HORRALL RM, HASLER AD, DIZON AE, POFF RJ (1973) Olfactory imprinting in coho salmon: Behavioural and electrophysiological evidence. Proc 16th Conf Great Lakes Res 1973: 149-153
- SCHOLZ AT, HORRALL RM, COOPER JC, HASLER AD, MADISON DM, POFF RJ, DALY R (1975) Artificial imprinting of salmon and trout in Lake Michigan. Wisc Dep Nat Res and Fish Manag Rep 80: 45 pp.
- SCHOLZ AT, HORRALL RM, COOPER JC, HASLER AD (1976) Imprinting to chemical cues, the basis of home stream selection in salmon. Science 192: 1247-1249
- SCHOLZ AT, MADISON DM, STASKO AB, HORRALL RM, HASLER AD (1972) Orientation of salmon in response to currents in or near the home stream. Am Zool 12(4): 654
- SCHÖNE H (1980) Orientierung im Raum. Wissenschaftl Verl Ges, Stuttgart
- SCHWASSMANN HO (1971) Biological rhythms. In: Hoar WS, Randall DJ (eds) Fish Physiol, vol VI, Academic Press, London, New York, pp 371-428
- SCHWASSMANN HO, BRAEMER W (1961) The effect of experimentally changed photoperiod on the sun orientation rhythm of fish. Physiol Zool 34: 273-326
- SCHWASSMANN HO, HASLER AD (1964) The role of the sun's altitude in the sun orientation of fish. Physiol Zool 37: 163-178
- SELSET R (1980) Chemical methods for fractionation of odourants produced by char smolts and tentative suggestions for pheromone origins. Acta Physiol Scand 108: 97-103
- SELSET R, DÖVING KB (1980) Behaviour of mature anadromous char (*Salmo alpinus* L.) towards odourants produced by smolts of their own population. Acta Physiol Scand 108: 113-122
- SMITH RJF (1985) The control of fish migration. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo
- SOLOMON PJ (1973) Evidence for pheromone-influenced homing by migrating Atlantic salmon, *Salmo salar* (L.) Nature (London) 244: 231-232
- SÖMME S (1941) On the high age of smolts at migration in northern Norway. Skrifter Norske Videnskapskad, Oslo, I. Mat Naturv Kl 16: 5p
- STABELL OB (1982) Detection of natural odourants by Atlantic salmon parr using positive rheotaxis olfactometry. In: Brannon FI, Sats EO (eds) Proceedings of the salmon and trout migratory behaviour symposium, June 1981. Univ Washington, Seattle pp 238-246
- STABELL OB (1984) Homing and olfaction in salmonids: A critical review with special references to the Atlantic salmon. Biol Rev 59: 333-383
- STABELL OB (1987) Intraspecific pheromone discrimination and substrate marking by Atlantic salmon parr. J Chem Ecol 13(7): 1625-1643
- STASKO AB, HORRALL RM, HASLER AD, STASKO D (1973) Coastal movements of mature Fraser River pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* as revealed by ultrasonic tracking. J Fish Res Bd Can 30: 1309-1316
- STEPANOV AS, CHURMASOV AV, CHERKASHIN SA (1979) Migrationdirection finding by chum [sic] salmon according to the sun. Soviet J Mar Biol 5: 92-99
- SÜLBERG H (1988) Das schwimmende Gold. In: GEO, 11(88): 88-110
- TARRANT RM (1966) Threshold of perception of eugenol in juvenile salmon. Trans Am Fish Soc 95: 112-115
- THORPE JE (1978) Rhythmic activity of fishes. Academic Press, London, New York, p 312
- TOFT R (1975) Lukt och synsinnets roll för lekvandningsbetendet hos Östersjöläx. LFI-Sweden, Report 10/1975 (Auf Schwedisch mit englischer Zusammenfassung)
- TREVIRANUS (1822) Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Ärzte, vol VI Power, Catingen (aus: Kleerekooper (1969) Olfaction in fishes. Indiana Univ Press, Bloomington p 22)
- UEDA K, HARA TJ, GORBMAN A (1967) Electroencephalographic studies on olfactory discrimination in adult spawning salmon. Comp Biochem Physiol 21: 133-143
- VARANELLI CC, McCLEAVE JD (1974) Locomotor activity of Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) in various light conditions and in weak magnetic fields. Anim Behav 22: 178-186
- VIEMANN W (1979) The magnetic compass of blackcaps (*Sylvia atricapilla*) Behaviour 68: 24-30
- WALLS GL (1942) The vertebrate eye and its adaptive radiation. Cranbrook Inst Sci Bull 19. Bloomfield Hills, Mich, p 785
- WEHNER R (1975) Space constancy of the visual world insects Fortschr Zool 23: 148-160
- WEHNER R (1976) Polarized-light navigation by insects. Scient Amer 235: 106-114
- WHITE HC (1934A) A spawning migration of salmon in E. Apple River. Annu Rev Biol Bd Can 1933: 4
- WHITE HC (1934B) Some facts and theories concerning the Atlantic salmon. Trans Am Fish Soc 64: 360-362
- WILTSCHKO W, WILTSCHKO R (1972) Magnetic compass of european robins. Science 176: 62-64

- WINN HE, SALMON M, ROBERTS N (1964)** Sun-compass orientation by parrot fishes. *Z Tierpsychol* 21: 798-812
- WISBY WJ (1952)** Olfactory responses of fish as related to parent stream behaviour. PhD Thes, Univ Wisc, Madison
- WISBY WJ, HASLER AD (1954)** The effect of olfactory occlusion on migrating silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*) *J Fish Res Bd Can* 11: 472-478
- WOODHEAD PMJ (1966)** The behaviour of fish in relation to light in the sea. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 4: 337-403

Bildnachweis

Abb. 1 : Schmidt-Luchs ; 1981

Abb. 2 : Sülberg ; 1988

Abb. 3 : Quinn ; 1982

Abb. 4 : Verfasser

Abb. 5 : French and McAlister 1970

Abb. 6 : Walls ; 1942

Abb. 7 : Smith ; 1985

Abb. 8 : Hasler ; 1966

Abb. 9 : Braemer ; 1960

Abb. 10: Hasler ; 1966

Abb. 11: Churmasov & Stepanov ; 1977

Abb. 12: Stepanov et al. ; 1979

Abb. 13: Grau et al. ; 1981

Abb. 14: Carthy ; 1958

Abb. 15: Wehner ; 1976

Abb. 16: Hansen ; 1980

Abb. 17: Scholz et al. ; 1973

Abb. 18: Johnsen & Hasler ; 1980

Abb. 19: Adrian & Ludwig ; 1938

Abb. 20: Hasler & Scholz ; 1978

Abb. 21: Scholz et al. ; 1973

Abb. 22: Hasler ; 1966

Abb. 23: Hasler ; 1966

Abb. 24: Nordeng ; 1977

Abb. 25: Nordeng ; 1989

Abb. 26: Hansen et al. ; 1987a

Abb. 27: Hansen et al. ; 1987b

Abb. 28: Hansen et al. ; 1987b

Abb. 29: Hansen et al. ; 1987b

Abb. 30: Hansen et al. ; 1987b

Ich erkläre, daß ich die Arbeit ohne fremde Hilfe angefertigt und nur die im Literaturverzeichnis angeführten Quellen und Hilfsmittel benützt habe.

30.01.1990

Björn Brembs