

Sinnesphysiologische Betrachtungen über die Orientierung der Meerestiere bei ihren Wanderungen*)

Vortrag, gehalten auf dem Helgoländer Symposion 1.—3. 5. 1960**).

Von Hennig Stieve

Der Meeresraum erscheint uns einförmig mit wenig hervortretenden Marken, im Vergleich zum Land mit seinen spezifischen festen Marken und Gliederungen. Die Gliederung des Meeresraumes ist zudem einem starken Wechsel unterworfen. Es fällt uns daher schwer, im Meere die Orientierungsmarken zu erkennen, die den Tieren zur Orientierung bei ihren Wanderungen dienen. Die Tatsache der regelmäßigen Wanderungen beweist jedoch, daß die wandernden Meerestiere die geeigneten Marken und Richtungen im Meere finden.

Über Vorkommen und Art dieser Wanderungen hat Herr Prof. BÜCKMANN in seinem Vortrag gesprochen. Herr Prof. DIETRICH hat uns anschließend gezeigt, welche physiko-chemische Gliederung der Meeresraum besitzt. Meine Aufgabe ist es nun, über zwei daran anschließende biologische Fragen zu sprechen:

1. Welche physikalischen und chemischen Größen und welche Unterschiede dieser Größen können die Tiere im Meer erkennen?
2. Welche dieser Marken verwenden die Meerestiere zur Orientierung bei ihren Wanderungen?

Diese beiden Fragen sind durchaus voneinander verschieden.

Die Verhaltensphysiologie hat uns gezeigt, daß das Tier aus der Zahl der möglichen perzipierbaren Reize wenige, möglichst eindeutige Reizkombinationen auswählt und als Schlüsselreize für bestimmte Reaktionen verwendet (vgl. TINBERGEN, 1956). Dieses Prinzip wird sicher auch bei den Wanderungen im Meer seine Gültigkeit haben.

Ob ein perzipierbarer Reiz oder eine Reizänderung mit einer Reaktion eines Tieres beantwortet wird, und welcher Art und Richtung die Reaktion des Tieres ist, hängt von verschiedenen Faktoren ab. Zunächst ist die „innere Stimmung“ des Tieres (im weitesten Sinne) hierfür von Bedeutung (vgl. HOAR, 1953 und 1954). So kann man eine Abhängigkeit der Reaktionen vom

*) Herrn Prof. Dr. A. D. HASLER danke ich für sein Entgegenkommen, das Manuskript durchzusehen.

**) Bei der Abfassung des Manuskripts wurde auch später veröffentlichte Literatur berücksichtigt.

Hormonhaushalt beobachten. Die amphidromen Fische z. B. wandern mit oder gegen den Strom, je nach der Jahreszeit (VERWEY, 1960). Bei ihnen wird hormonal eine Umkehr der Wanderrichtung bewirkt, ebenso wie bei den Süd-Nord-, Nord-Süd-Ziehern unter den Fischen. Hierher gehört auch die triviale Tatsache, daß Tiere nur dann wandern, wenn sie in der physiologischen Stimmung sind. In verschiedenen physiologischen Zuständen kann dasselbe Tier auf die gleichen Reize in völlig unterschiedlicher Weise reagieren.

Welche Rolle die Reizauswahl für eine verhaltensphysiologische Reaktion spielt, kann folgendes Beispiel zeigen: Manche Tiere verhalten sich bei einer Reaktion wie farbenblind, während sie bei einer anderen auf Farbunterschiede reagieren (vgl. TINBERGEN, 1956).

Auch die Wahl des ökologischen Optimum, z. B. der Vorzugstemperatur, hängt von der Stimmung, also von inneren Faktoren ab. Dies ist nur eine Umschreibung der Tatsache, daß Tiere z. B. auf verschiedenen Entwicklungsstufen unterschiedliche ökologische Bedingungen aufsuchen.

Die Reaktionen auf bestimmte Reize hängen außerdem von den Umweltfaktoren ab. Bei gegebenen Lichtverhältnissen kann das Plankton auf das Licht zu oder von ihm weg wandern. Die Wanderrichtung wird von Faktoren wie Temperatur, Salzgehalt usw. bestimmt (vgl. v. BUDDENBROCK, 1952 und Zusammenfassung bei PARDI und PAPI, 1961).

Nur mit größter Vorsicht kann man aus den durch eine Wanderung aufgesuchten Bedingungen auf die Faktoren schließen, die dem Tier dabei zur Orientierung dienen. Die Bedingungen, die durch eine Wanderung erreicht werden, brauchen bei der Orientierung der Wanderung keine Rolle zu spielen. In vielen Fällen ist dies trivial. In manchen Fällen wird jedoch stillschweigend vorausgesetzt, daß die durch die Wanderung aufgesuchten Bedingungen auch bei der Orientierung die entscheidende Rolle spielen müssen. Wenn Fische für ihre Laichplätze eine bestimmte Temperatur aufsuchen, so braucht die Orientierung auf dem Wanderwege nicht auf Temperaturwahrnehmung zu beruhen. Es ist denkbar, daß die Orientierung nach anderen Meßgrößen vorgenommen wird, und daß bei Erreichen bestimmter Bedingungen, z. B. einer bestimmten Temperatur, der Wandertrieb zum Erlöschen kommt.

Zur Orientierung dienen Reize, die von den Sinnesorganen unmittelbar perzipiert werden, wohingegen für die Art der schließlich aufgesuchten ökologischen Bedingungen auch mittelbare Reaktionen eine ausschlaggebende Rolle spielen können, die nicht notwendig über die Sinnesorgane zu wirken brauchen.

Über die Orientierung der wandernden Tiere im Meer ist noch sehr wenig bekannt. Auch die ethologischen Untersuchungen an diesen Tieren sind bisher noch sehr spärlich. Daher muß dieses Referat lückenhaft bleiben, und es enthält manche Spekulation.

Zunächst möchte ich einige Angaben über die Leistungen der Sinnesorgane machen, um die Meßgeräte, die den Meerestieren zur Verfügung stehen, soweit dies mir zur Zeit möglich ist, physikalisch zu charakterisieren und um einen Vergleich mit den Angaben von Herrn Prof. DIETRICH zu ermöglichen. Bei dieser Aufzählung wird in Kauf genommen, daß von den genannten Sinnesleistungen möglicherweise einige keine oder nur eine sehr untergeordnete Rolle für die Orientierung spielen.

Die Leistungsfähigkeiten der einzelnen Sinne sind von Tierart zu Tierart in weiten Grenzen verschieden. Deshalb sind die wenigen Zahlen, die zur Ver-

fügung stehen, auch kaum repräsentativ. Zudem stammen viele nicht von Meerestieren. Die meisten der folgenden Angaben beziehen sich auf Fische als die wichtigsten Wanderer unter den Meerestieren.

Die kleinsten von einem Sinnesorgan erkennbaren Reizgrößen lassen sich nur sehr schwer angeben. In der Regel ist es nur möglich zu sagen, bis zu einer bestimmten Reizgröße konnte eine Reaktion des Tieres noch nachgewiesen werden, bei geringeren Reizen reagierte das Tier nicht mehr. Dies ist natürlich nicht identisch mit der Aussage, das Tier könne einen kleineren Reiz nicht erkennen. Die wirkliche Reizschwelle kann wesentlich tiefer liegen.

Die niedrigsten Schwellenwerte für ein Sinnesorgan werden in Dressurversuchen gemessen. Ich habe mich daher bemüht, die Zahlenangaben im wesentlichen solchen Versuchen zu entnehmen. Vermutlich sind viele der angegebenen Schwellenwerte noch viel zu hoch. Die Angaben der Unterschiedsschwellen beziehen sich auf plötzliche Reizänderungen oder Simultanvergleiche bei scharfen Grenzen. Die Unterschiedsschwellen werden um ein Vielfaches gröber, wenn räumlich bzw. zeitlich allmähliche Reizänderungen betrachtet werden.

Die Lichtempfindlichkeit des Auges ist äußerst hoch. Zur Erregung eines einzelnen Sehelements (Stäbchen) des menschlichen Auges ist ein einziges absorbiertes Lichtquant hinreichend. Auf ein bestimmtes Areal der Netzhaut des Auges müssen jedoch gleichzeitig mehrere Quanten fallen, damit im menschlichen Auge eine Lichtempfindung ausgelöst wird (BAUMGARDT, 1952). Es ist nicht anzunehmen, daß die so definierte Lichtempfindlichkeit anderer Augen größer ist. Die Lichtmenge, die das Auge als Ganzes treffen muß, ist natürlich wegen des Verlustes u. a. im reizleitenden System größer. Die Empfindlichkeit technischer Lichtmeßgeräte erreicht jedoch nicht die des menschlichen Auges.

Die minimale Reizleistung beträgt für das menschliche Auge unter optimalen Bedingungen, gemessen bei der Wellenlänge, für die das Auge seine höchste Empfindlichkeit besitzt, etwa $6 \cdot 10^{-17}$ Watt (AUTRUM, 1948). Das ist eine außerordentlich kleine Energiemenge. AUTRUM gibt, um dies zu veranschaulichen, folgendes Beispiel: Wenn man annimmt, daß die Welt seit rund 10 Milliarden Jahren ($3 \cdot 10^{17}$ sec) existiert, dann hätte eine Energiequelle, der in dieser Zeit ständig die Leistung von $6 \cdot 10^{-17}$ Watt entnommen worden ist, heute nur 15 Wattsekunden abgegeben. Diese Energie entspricht derjenigen, die eine 15 Watt-Glühlampe abgibt, wenn sie 1 sec lang brennt. Für viele Linsenaugen kann man wohl einen ähnlichen Wert annehmen.

Nach Messungen an Landtieren läßt sich auch für viele Komplexaugen der Arthropoden ähnliche Lichtempfindlichkeit wie für das menschliche Auge vermuten.

Als Anpassung an das Sehen unter schlechten Lichtverhältnissen sind folgende Veränderungen am Linsenauge anzusehen:

Die Öffnung des Auges ist relativ vergrößert, ebenso die Linse.

Die Sehelemente sind länger und weitaus zahlreicher und zu größeren funktionellen Einheiten zusammengefaßt.

Die Zahl der Stäbchen ist gegenüber der der Zapfen vermehrt.

Ein Tapetum ist ausgebildet.

Diese Anpassungen können die Empfindlichkeit des Auges schätzungsweise auf nicht mehr als den zwanzigfachen Wert steigern.

Als Anpassung an das Leben in tieferen Wasserschichten ist auch die folgende Tatsache zu werten: Bei verschiedenen untersuchten Fischarten zeigt sich, daß das Maximum der spektralen Empfindlichkeit in Beziehung zur Meeres-tiefe, in der die betreffenden Tiere leben, steht (WALD, BROWN und BROWN, 1957). Bei tiefer lebenden Arten ist das Maximum in den Bereich kürzerer Wellenlängen gerückt als bei den höher lebenden Fischen. Das Maximum verschiebt sich von 500 m μ bei dicht unter der Wasseroberfläche lebenden Tieren nach 480 m μ bei Tieren in 400 m Tiefe. Dies stimmt mit der spektralen Energieverteilung des Lichts im Meere überein.

Für Krebse gilt vermutlich dasselbe (FISHER und GOLDIE, 1959).

Die Unterschiedsschwelle, d. h. der Unterschied zweier gleichzeitig einwirkender Intensitäten mit scharfer Grenze gegeneinander, beträgt beim Wirbeltierauge unter günstigen Umständen ca. 0,02 bis 1 % (vgl. v. STUDNITZ, 1952). In der Nähe der Schwelle und bei sehr hohen Intensitäten ist der Wert weitaus größer. Natürlich spielt es auch eine erhebliche Rolle, ob die Grenze fließend ist. Bei Vergleich zweier Intensitäten in zeitlicher Folge ist die Schwelle ebenfalls größer. Dies alles hat für das Erkennen der Lichtrichtung Bedeutung.

Bei den bisher untersuchten Komplexaugen ist die Unterschiedsschwelle höher, nämlich 10 bis 30 % (vgl. v. BUDDENBROCK, 1952).

Farbunterscheidungsvermögen ist für verschiedene Fische, Krebse und Cephalopoden nachgewiesen worden (vgl. v. BUDDENBROCK, 1952).

Eine Reihe von Arthropoden kann die Ebene des polarisierten Lichts wahrnehmen (vgl. STOCKHAMMER, 1959). Bisher wurde diese Fähigkeit außerdem für einen Cephalopoden (*Octopus*, MOODY und PARRISS, 1961) nachgewiesen und für einen Süßwasserfisch (*Pterophyllum*, WATERMAN, 1958) wahrscheinlich gemacht. (Für die zuletzt genannten Tiere ist es allerdings nicht nachgewiesen, daß sie sich nach polarisiertem Licht orientieren können.)

Als Richtwert kann man annehmen, daß das menschliche Auge in sehr klarem Ozeanwasser in Tiefen bis zu 700 m noch Licht wahrzunehmen vermag, in trübem Ozeanwasser in bis zu 150 m Tiefe. Im Küstenwasser beträgt die Tiefe, in der noch Licht wahrgenommen wird, je nach Trübungsgrad, 50 bis 100 m. Im Ozeanwasser ist in 500 m Tiefe das Licht noch nachweislich gerichtet (SVERDRUP et al., 1942). Nach GRUNDFEST (1932) und CLARKE (1936) könnte der Fisch *Lepomis* im Sargassomeer in 430 m Tiefe mittags noch Tageslicht sehen.

Nach WATERMAN (1955) ist in flachem, klarem Wasser 5 bis 6 m unter der Oberfläche die Polarisation des Himmelslichts praktisch unverändert erkennbar. In größeren Tiefen ist das Streulicht, in klarem Wasser, zu einem großen Anteil linear polarisiert, senkrecht zur Brechungsebene. Dies stellt die Voraussetzung für eine Orientierung nach polarisiertem Licht im Wasser dar.

Auch die absolute Helligkeit kann zu einem gewissen Grade wahrgenommen werden.

Es ist durchaus fraglich, ob die optische Wahrnehmung bei der Wanderung der Meerestiere die gleiche fundamentale Bedeutung besitzt wie bei der Raumorientierung der Landtiere.

Die Tageswanderungen des Plankton in vertikaler Richtung werden durch den Lichtwechsel verursacht. Ob allerdings der Absolutwert des Lichts hierfür bestimmend wirkt oder die Intensitätsänderung, ist noch nicht geklärt. Man ist geneigt anzunehmen, daß in der Regel die gemeinsame Wirkung von Phototropismus und negativem Geotropismus die Wanderung bestimmt, modifiziert

durch Temperatur, Salzgehalt, Nahrungshunger u. a. (CUSHING, 1951 und BAINBRIDGE, 1961).

Allgemein hat das Licht für viele Meerestiere eine Bedeutung bei der Wahl der Wassertiefe, in der sie sich aufhalten. Die Wahl des Biotops richtet sich oft nach dem Absolutwert der Helligkeit.

Die Lichtrichtung kann direkt zur Richtungsorientierung verwendet werden, wie bei dem Plankton, das auf Licht zu oder von ihm weg wandert. Sie kann aber auch dem Tier, wenn es ein Zeitschätzungsvermögen besitzt, zum Auffinden einer bestimmten Himmelsrichtung dienen (s. u.).

Die Chemorezeption besitzt für die Wanderung der Fische sicher eine zentrale Bedeutung, wie vor allem HASLER und seine Mitarbeiter gezeigt haben (vgl. HASLER, 1954 und 1960a).

Die mächtige und differenzierte Ausbildung der Nase und der zugehörigen nervösen Zentren bei vielen Fischen werden schon lange als Hinweis gewertet auf die große Bedeutung dieses Organs für die Fische. Verschiedene organische Substanzen können noch in sehr großer Verdünnung wahrgenommen werden. So können nach Untersuchungen von HASLER und WISBY (1951) Lachse z. B. Morpholin noch in Verdünnung von mindestens $1 \cdot 10^{-10}$ Mol/l erkennen. TEICHMANN (1957) hat für den Aal angegeben, daß dieser Phenyl-äthylalkohol (Rosenduft) in ca. $3 \cdot 10^{-17}$ m Lösung noch wahrnimmt. Damit man sich davon eine Vorstellung machen kann, gibt TEICHMANN an, dies entspräche 1 cm³ Phenyl-äthylalkohol, gelöst in der 58fachen Wassermenge des Bodensees.

Manche Fische besitzen ein hohes Duftunterscheidungsvermögen und können verschiedene Tierarten (auch Evertibraten) und Pflanzenarten am Duft deutlich voneinander unterscheiden (HASLER, 1957 und WALKER und HASLER, 1949).

HASLER und WISBY (1951) zeigten für den Süßwasserfisch *Hyborhynchus notatus*, daß er das Wasser zweier verschiedener (natürlicher) Bäche am Geruch voneinander unterscheiden kann. Diese Fische (*Hyborhynchus*) können Gerüche, auf die sie dressiert wurden, noch nach langer Zeit wiedererkennen. Dies geschieht um so sicherer, je jünger die Tiere sind, wenn die Dressur erfolgt (HASLER, 1957 und 1960). Vermutlich gilt dies auch für Lachse. Diese Tiere können anscheinend nach Jahren den Geruch ihrer Heimatgewässer wiedererkennen.

Für den Hydrographen sind einige Wasserkörper an bestimmten, in ihnen enthaltenen Planktonformen zu erkennen. Es ist daran zu denken, ob nicht die Fische diese verschiedenen Wasserarten an ihrem Duft unterscheiden und sich danach orientieren können.

Auch für Crustaceen (z. B. *Crangon*, *Eupagurus* und *Carcinus*) sind für einige Riechstoffe sehr niedrige Schwellenwerte angegeben, z. B. für Cumarin 10^{-6} ‰ (vgl. v. BUDDENBROCK, 1952).

Die Geschmackswahrnehmung ist nicht so hoch empfindlich. Für die Orientierung spielt sie vermutlich nur eine geringe Rolle. Immerhin kann *Phoxinus* den Geschmack von Saccharose noch in Konzentrationen von $2 \cdot 10^{-5}$ m erkennen und verschiedene Zucker geschmacklich voneinander unterscheiden (TRUDEL, 1929).

Für Tintenfische ist ebenfalls eine ziemlich tiefliegende Schwelle für chemische Reize nachgewiesen worden (GIERSBERG, 1926).

Die Differenzen im Salzgehalt werden wahrscheinlich bei den meisten

Fischen ebenfalls durch die Nase oder den Geschmackssinn wahrgenommen. BULL (1938) fand, daß alle von ihm untersuchten Meeresfische (über 40 Arten) bei scharfen Grenzen Unterschiede im Salzgehalt von 0,5 ‰ Salzgehalt und weniger wahrnehmen. Besonders gut ist das Unterscheidungsvermögen von *Gobius flavescens*, der Differenzen von 0,06 ‰ Salzgehalt feststellen kann.

Salzgehalt, osmotischer Druck und Dichte des Seewassers hängen voneinander ab. Wie weit die Dichte des Wassers von Fischen wahrgenommen werden kann, z. B. an der beim Schwimmen aufzuwendenden Arbeit, ist nicht bekannt. Vermutlich werden vom Fisch Unterschiede des Salzgehaltes wesentlich empfindlicher registriert als solche von osmotischem Druck und Dichte.

Dagegen können die Arthropoden vermutlich osmotische Druckdifferenzen und planktische Arthropoden Unterschiede der Dichte besser erkennen als Salzgehaltsdifferenzen.

Der Salzgehalt des Meerwassers in seiner räumlichen Verteilung ist von großer Bedeutung für die Wanderungen, besonders natürlich in Küstennähe. Die Lage der Laichplätze z. B. von Kabeljau, Wittling und Scholle hängt vom Vordringen des salzreichen Wassers in die Küstennähe ab (BÜCKMANN, 1953). Vermutlich ist auch bei einer Reihe anderer Fische, wie Aal, Stichling und Lachs, der Salzgehalt für die Wanderung bedeutungsvoll.

Für die jahreszeitlichen Wanderungen der Garnele nimmt BROEKEMA (1941) an, daß der Salzgehalt die entscheidende Rolle spielt. Der osmotische Druck des Blutes (der ja auch von der Temperatur abhängt) wird durch Veränderung des Salzgehalts im Sommer wie im Winter annähernd konstant gehalten. Die Tiere suchen im Winter Gebiete mit höherem Salzgehalt auf als im Sommer. So wird der Unterschied des osmotischen Druckes im Blut und im umgebenden Medium nicht zu groß.

Ob aber bei all diesen Wanderungen die Orientierung nach dem Salzgehalt erfolgt, ist damit nicht gesagt.

Auch Veränderungen der Wasserstoffionenkonzentration können recht genau wahrgenommen werden. Bei vielen untersuchten marinen Fischarten fand BULL (1940), daß sie eine Abnahme um 0,04 bis 0,10 pH-Einheiten feststellen können.

BULL (1928 und 1936) zeigte außerdem, daß viele marine Fische geringe Temperatursprünge von 0,03 bis 0,07° C erkennen können. Wahrscheinlich kann auch die absolute Höhe der Temperatur wahrgenommen werden. Die absolute Höhe und Stabilität der Temperatur bestimmen die Lage der Laichplätze verschiedener Fische (AURICH, 1940). Das Aufsuchen wärmeren bzw. kälteren Wassers erfolgt aber wahrscheinlich nicht nach der Höhe der Temperatur. Vermutlich verursacht diese mittelbar ein Erlöschen des Wandertriebes. Eine Orientierung nach der Temperatur kann wahrscheinlich nur auf der Wahrnehmung von Temperaturdifferenzen bzw. -gradienten beruhen.

Bei Fischen mit Weber'schem Apparat ist die Unterscheidungsschwelle für den hydrostatischen Druck sehr niedrig. DIJKGRAAF (1941 und 1942) gibt an, daß *Phoxinus* eine Druckabnahme von 0,5 cm und eine -zunahme von 1,0 cm Wassersäule wahrnehmen kann. Das bedeutet eine Druckunterscheidung von 0,5 bis 1,0 ‰.

Bei Krebsen ist die Druckwahrnehmung vermutlich weitaus geringer.

Falls Fische überhaupt die Absoluthöhe des Druckes wahrnehmen können, ist die Empfindlichkeit hierfür sicher viel geringer als die für die Druckunterscheidung. Da über das Erkennen der absoluten Höhe des Druckes keine An-

gaben vorliegen, ist es schwer, die Bedeutung der Druckwahrnehmung für die Tiefeneinstellung der Meerestiere im Wasser abzuschätzen.

Die Schallwahrnehmung der Fische ist gut. Der Hörbereich umfaßt ungefähr 20 bis 7000 Hz bei Fischen mit Weber'schem Apparat, bei den übrigen ist er kleiner (vgl. LOWENSTEIN, 1957). Fische besitzen ein reiches Ton- und Schallstärke-Unterscheidungsvermögen.

Die Bedeutung der Schallperzeption für die Orientierung ist vermutlich nicht groß. Doch mag man daran denken, daß vielleicht einige Fische mit Hilfe von Schallerzeugung und Gehör eine Bestimmung des Abstands vom Meeresboden nach Art einer Echolotung vornehmen können.

Die Vertikalrichtung, d. h. die Richtung der Schwerkraft kann von den Meerestieren wahrgenommen werden.

Es ist schon wiederholt diskutiert worden, ob Tiere die Richtung des Magnetfeldes der Erde wahrnehmen können. Die Möglichkeit ist nicht ganz von der Hand zu weisen, doch fehlt es bisher noch an experimentellem Material, das eine Beurteilung dieser Frage von der physiologischen Seite her gestattet. In letzter Zeit sind allerdings Experimente bekannt geworden, die auf die Möglichkeit einer Beeinflussung der Orientierung von Tieren (z. B. Schnecken) durch Magnetfelder hinweisen (u. a. BROWN et al., 1960 a und b).

Die Richtung der Strömung wird von vielen Meerestieren wahrgenommen. Bei den hierauf physiologisch genauer untersuchten Reaktionen konnten die Tiere die Strömung nur erkennen, wenn sie dabei den Boden visuell oder taktil wahrnehmen konnten (vgl. v. BUDDENBROCK, 1952). Das Seitenlinienorgan spielt dabei offenbar nur eine untergeordnete Rolle. Änderungen der Strömungsrichtung und passive Rotationsbewegungen können von Fischen mit Hilfe des Bogengangsystems, auch im freien Wasser, genau registriert werden.

Die zahlenmäßigen Angaben über die Strömungswahrnehmung sind sehr spärlich. Von *Blennius* wird angegeben, daß er Änderungen der Richtung der Strömung erkennen kann, wenn sie größer sind als 90° (BULL, 1935). Möglicherweise sind die Unterschiedsschwellen für andere Fische aber weitaus geringer.

Beschleunigungen eines vorhandenen gleichmäßigen Stroms zwischen 5 und 40 cm/min ergaben nach BULL (1957) in Dressurversuchen an 40 Fischarten keine Reaktionen, sowohl bei Bodenfischen als auch bei frei schwimmenden. Das deutet darauf hin, daß die rectilineare Strombeschleunigung nicht oder nur schlecht wahrgenommen wird, wenn sie nicht mit optischen Reizen gepaart auftritt.

Häufig stellen sich die Fische bei der Wanderung rheotaktisch mit oder gegen eine Strömung ein. Viele Fische können offenbar auch im freien Wasser, selbst im Dunkeln, die Richtung des Stromes erkennen (BOLSTER, 1957). Eine Erklärung wird gesucht in der Art der auftretenden Turbulenzen (NEAVE, 1955).

Bei der Wahrnehmung von Strömungen in Flüssen spielt möglicherweise das Seitenlinienorgan eine Rolle, das als Ferntastsinn über die Lage von Hindernissen und Untiefen unterrichten kann.

In diesem Zusammenhang ist die Bedeutung des Geruchs für die Orientierung in der Strömung interessant. Eine Reihe von Tieren (z. B. *Nassa*, HENSCHEL, 1933) orientiert sich nur nach einem Strom, der Duftstoffe enthält, nicht aber nach einem duftstoff-freien.

Noch eine denkmögliche Methode der Stromwahrnehmung, die diskutiert worden ist (DEELDER, 1952), möchte ich erwähnen: Das Magnetfeld der Erde erzeugt im strömenden Meerwasser eine elektrische Spannung (senkrecht zur Strömungsrichtung), der Spannungsgradient kann die Größenordnung von $0,1 \mu\text{V}/\text{cm}$ betragen (persönliche Mitteilung von Herrn Prof. K. KALLE). Es ist denkbar, daß Fische diese Spannung wahrnehmen und aus ihr die Strömungsrichtung erkennen können.

Die höchste Empfindlichkeit gegenüber elektrischen Spannungsgradienten wurde bisher von LISSMANN (1958) an dem im Süßwasser lebenden elektrischen Fisch *Gymnarchus* nachgewiesen. Dieser Fisch erkennt Hindernisse an der Verzerrung des von ihm selbst erzeugten elektrischen Feldes. Er kann noch Spannungsgradienten von ca. $0,03 \mu\text{V}/\text{cm}$ wahrnehmen. Aber auch andere Fische haben relativ niedrige Schwellen (KOKUBO, 1934, und UZUKA, 1934).

Bei der hydrographischen Orientierung (s. u.) ist das Erkennen der Richtung einer Strömung von großer Bedeutung. Für viele Fischwanderungen sollen konstante Meeresströmungen der Orientierung dienen, dagegen wird die unregelmäßige, turbulente Strömung von den Fischen gemieden, z. B. werden bei Dorsch, Hering und manchen Coregonen durch solche Wirbel Schwärme zerstreut (SCHEURING, 1929 und 1930).

Sprungschichten im Meer, an denen sich in der Regel mehrere hydrographische Eigenschaften des Wassers plötzlich ändern, können von den Tieren wahrgenommen werden. Für die Wahrnehmung ist folgender Effekt bedeutungsvoll: Ein an sich unterschwelliger Reiz kann dadurch überschwellig werden, daß mit ihm gleichzeitig ein andersartiger Reiz einwirkt. Bei den Schwellenangaben wurden Arbeiten herangezogen, bei denen reine, einfache Reizsituationen vorlagen. Durch geeignete Kombination mehrerer Reize kann die Schwelle demgegenüber in einigen Fällen noch erniedrigt sein.

Neben der Temperatur- und Chemorezeption kann möglicherweise auch das Seitenlinienorgan nach Art eines Echolotes die Fische über die Lage einer Sprungschicht informieren. An der Grenze zweier sich verschieden bewegender Wassermassen treten Turbulenzen auf. Diese können vermutlich auch mit Hilfe des Seitenlinienorgans wahrgenommen werden. Copepoden können Sprungschichten an der Dichtedifferenz erkennen (HARDER, 1956).

Über die Bodenbeschaffenheit können sich die Meerestiere mit Hilfe von optischen, taktilen und chemischen Sinnen orientieren. Gegebenenfalls ist auch ein Erkennen der Resonanzeigenschaften des Bodens mit Hilfe von Schallerzeugung und Gehör möglich (HASLER). Die Bodenbeschaffenheit hat für die Orientierung bei der Wanderung nur insofern Bedeutung, als sie z. B. die Ankunft am Reiseziel erkennen läßt.

Diese Angaben, verglichen mit denen von Herrn Prof. DIETRICH über die hydrographische Gliederung des Meeres, lassen ahnen, in welcher Weise der Meeresraum den Tieren gegliedert erscheinen mag.

GRIFFIN (1953) unterscheidet drei Grundtypen der Orientierung (zit. nach HASLER, 1960a):

1. Die Orientierung im bekannten Territorium an örtlichen Landmarken und die Verwendung von Erkundungsausflügen in unbekannten Gebieten.

Diese Orientierung spielt bei den Wanderungen der Meerestiere nur eine geringe Rolle, lediglich bei sehr kurzen Wanderungen könnte sie von Bedeutung sein.

2. Die Orientierung nach konstanten Kompaßrichtungen in unbekanntem Gebiet (Richtungsfinden, KRAMER, 1953).

Wahrscheinlich orientieren sich viele Wanderer wenigstens zum Teil nach der Himmelsrichtung, z. B. die Nord-Süd-Zieher unter den Fischen und die Garnele (VERWEY, 1960). HASLER und seine Mitarbeiter (1958) stellten bei dem im Mendotasee/Wisconsin lebenden Süßwasserfisch *Roccus* eine Orientierung nach der Himmelsrichtung mit Hilfe des Sonnenstandes beim Aufsuchen der Laichplätze fest.

3. Die Orientierung in unbekanntem Gebiet durch echte Navigation.

Echte Navigation ist bisher nur für Vögel (MATTHEWS, 1955) einwandfrei nachgewiesen worden. Ob sie auch von den Meerestieren angewandt wird, ist noch nicht erwiesen.

Der Sonnenstand wird oft für die Wahrnehmung und Bestimmung der Kompaßrichtung verwendet. PARDI und PAPI (Zusammenfassung 1961) haben dies für verschiedene marine Arthropoden nachgewiesen. HASLER und seine Mitarbeiter (vgl. HASLER, 1960 und BRAEMER, 1960) haben für eine Reihe von Süßwasserfischen und für junge Lachse gezeigt, daß sie die Fähigkeit eines Richtungsfindens mit Hilfe des Sonnen-Kompaß-Mechanismus besitzen. Daß Fische einen solchen Mechanismus zur Wanderorientierung verwenden, ist bisher nur für *Roccus* von HASLER et. al. (1958) nachgewiesen worden (s. o.).

Für einige Arthropoden ist nachgewiesen, daß sie aus der Polarisierung des Himmelslichts die Himmelsrichtung bestimmen können (Zusammenfassung STOCKHAMMER, 1959). Eine Sternorientierung, wie sie für den Vogelzug beschrieben wird (SAUER, 1957), spielt bei den Meerestieren sehr wahrscheinlich keine Rolle.

Die Richtungsbestimmung mit Hilfe des direkten Sonnenlichts wie des polarisierten Himmelslichts setzt voraus, daß die Tiere die Zeit messen können, also eine sog. innere Uhr besitzen. Für eine Orientierung nach dem Magnetfeld der Erde wäre dies nicht notwendig. Die Tiere kalkulieren bei der Bestimmung der Himmelsrichtung den Tages- und Jahresrhythmus der Sonne ein. Bei einigen Tieren (*Talitrus*, *Tylos latocilli*) wurde von PAPI und PARDI gezeigt, daß sie nicht nur aus dem Stand der Sonne, sondern daneben erstaunlicherweise auch aus dem des Mondes die Himmelsrichtung erkennen können. Diese Tiere müssen also außer der Sonnenzeit auch die Mondzeit kennen.

Die Lunarperiodik ist ja für viele Meerestiere, insbesondere für die der Gezeitenzone, von großer Bedeutung. Das zeigen so auffallende Erscheinungen wie die Kenntnis der Himmelsrichtung aus dem Stand des Mondes und die Abhängigkeit der Wanderintensität des Aales von der Mondphase (JENS, 1953) und das ebenfalls von der Mondphase abhängige auffällige Laichverhalten des südkalifornischen Fisches *Leurestis tenuis* (WALKER, 1952) und vieles andere mehr.

Die Wanderrichtungen werden wohl in der Mehrzahl angeboren sein, besonders dort, wo es sich um große Wanderungen handelt, die nur einmal oder wenige Male im Leben ausgeführt werden. Bei den kleinen und häufigen Wanderungen, bei denen die Himmelsrichtung von der speziellen Lage des Biotop (z. B. Himmelsrichtung des Ufers) abhängt, gibt es angeborene (z. B. *Talitrus*), aber vermutlich auch erlernte Richtungen, wie das Beispiel der am Flußufer lebenden Spinne *Arctosa* (PAPI, 1955) zeigt.

Bei der Orientierung der wandernden Meerestiere haben zwei Bezugssysteme Bedeutung:

1. Das bereits beschriebene geographische Bezugssystem. Dieses ist geographisch auf der Erdoberfläche fixiert (Kompaßrichtung, Bodentopographie usw.).

2. Das zweite, vermutlich nicht minder wichtige Bezugssystem ist das hydrographische. Die Tiere orientieren sich nach hydrographischen Marken.

Das hydrographische Bezugssystem zeigt gegen das geographische häufig Verschiebungen. Die wechselnde Richtung der Gezeitenströme, die zur Orientierung verwendet werden, ist dafür ein Beispiel.

Für hydrographische Orientierung gibt es viele Beispiele, wie das der Scholle, die ihre Laichplätze gegen den Reststrom hin aufsucht (VERWEY, 1960). Auch langsame Änderungen der hydrographischen Verhältnisse beweisen diese Orientierungsart. Für ihre Laichplätze verlangen viele Fische (z. B. Dorsch und Schellfisch) bestimmte, von hydrographischen Faktoren (Temperatur, Salzgehalt) abhängige Bedingungen. Mit den im Laufe der Jahre sich ändernden hydrographischen Verhältnissen werden die Laichplätze verlegt (BÜCKMANN, 1953).

Für die hydrographische Orientierung spielt der Strom eine wichtige Rolle (VERWEY, 1960). Die wandernden Tiere orientieren sich in bestimmter Richtung zu einer Strömung.

Hinzu kommen außerdem die chemischen und physikalischen Wassereigenschaften, die es einem Tier ermöglichen, verschiedene Wasserkörper zu kennen. So kann es entscheiden, ob es sich in der für seine Wanderung richtigen Wassermasse befindet.

Auch Sprungschichten können möglicherweise der hydrographischen Orientierung dienen. Ein Tier könnte sich z. B. bei seiner Wanderung nahe einer Sprungschicht halten oder es könnte über oder unter einer Sprungschicht eine bestimmte Wassermasse finden, deren Bewegung es für seine Wanderung ausnützt.

Ob eine Orientierung der Wanderung nach physikalischen oder chemischen Gradienten möglich ist, ist häufig diskutiert worden (LISSMANN, 1954, und HASLER, 1960b). Meiner Ansicht nach ist eine Orientierung nach Gradienten nur durch suchendes oder zufälliges Hin- und Herschwimmen bei langsamer Wanderung möglich.

Für die Wanderung kann man drei Arten der Fortbewegung unterscheiden, die sinnesphysiologisch ganz verschiedene Aufgaben an das Tier stellen:

1. Bei der Wanderung durch aktive Bewegung des Tieres muß dieses Richtung und Weg selbst finden.

2. Beim passiven Transport im fließenden Wasser braucht das Tier sich um den Weg überhaupt nicht zu kümmern.

3. Die dritte Möglichkeit ist die, daß das Tier aktiv eine bestimmte Strömung oder bewegte hydrographische Zone aufsucht, in der es dann passiv in der gewünschten richtigen Weise transportiert wird. Hier muß das Tier in der Lage sein, das richtige Vehikel zu finden, um die Transportrichtung braucht es sich im Extremfall nicht mehr zu kümmern.

Die Grenzen der drei Wanderarten gegeneinander sind nicht scharf. Vermutlich werden die drei Arten oft kombiniert verwendet. Wie weit der dritte Weg von den wandernden Meerestieren beschritten wird, läßt sich noch nicht sicher sagen. Ein Tier könnte so auch bei weiten Wanderungen ans richtige Ziel gelangen, wenn es den geeigneten Strom aufsuchen kann. Denkbar wäre

immerhin, daß auch der Aal auf seinem weiten Rückweg von Europa in das Sargassomeer durch die Wahl der geeigneten Strömung von diesem Transport Gebrauch macht.

VERWEY und seine Mitarbeiter (1960) haben diesen Mechanismus für eine Reihe von Tieren beschrieben (Garnele, Glasaal und vielleicht auch Seezunge), die sich durch einen sog. Tiden-Transportmechanismus entweder nur mit der Ebbe oder nur durch die Flut transportieren lassen. Z. B. suchen die Glasaale bei Flut das Oberflächenwasser auf und bei Ebbe die Bodennähe. Dazu müssen diese Tiere Ebbe und Flut voneinander unterscheiden können. Nach CREUTZBERG (1959) ist dies bei den Aalen mit Hilfe des Geruchssinnes möglich. Durch Transport in beiden Richtungen können sich die Tiere ungefähr an der Stelle halten und damit in konstantem Salzgehalt. Ob eine Ebbe- oder eine Flutwanderung stattfindet, hängt von Faktoren wie Salzgehalt und Temperatur ab. Die Garnele soll Ebbe und Flut nicht an dem sich ändernden hydrostatischen Druck unterscheiden, sondern bei Tage sehen, daß die Wasseroberfläche näher kommt und bei Nacht während des Schwimmens wahrnehmen, daß das Wasser fällt.

Geruchsstoffe, Temperatur und Salzgehalt des vorbeiströmenden Wassers sind für die Wanderrichtung von Bedeutung bei Tieren, die den Tiden-Transportmechanismus anwenden.

Die Orientierung der verschiedenen Wanderungen der Meerestiere erfolgt in sehr unterschiedlicher Weise. Vermutlich werden für die Orientierung der Wanderungen im Meere vor allem folgende erkennbare Größen von Bedeutung sein:

1. Die Richtung des Lichts (unmittelbar und für das Finden einer Kompaßrichtung)
2. Geruchsstoffe
3. Salzgehalt
4. Temperatur
5. Strömungen
6. Sprungschichten
7. Die Bodenbeschaffenheit

} Möglicherweise auch deren Gradienten

Einwandfrei nachgewiesen ist bisher eine Orientierung von Wanderungen nach der Himmelsrichtung unter Benutzung der Lichtrichtung (*Roccus*, *Talitrus*) und eine Geruchsorientierung (*Salmo*, *Anguilla*).

Ob außer den erwähnten, für die Tiere erkennbaren Marken die Tiere auch noch andere äußere Bedingungen wahrnehmen können und diese zur Orientierung verwenden, läßt sich heute nicht sagen. Möglicherweise finden sich hier noch andere Orientierungsprinzipien, die uns bisher verborgen sind.

Literaturverzeichnis

- Aurich, H. J., 1940: Die Verbreitung der pelagischen Fischbrut in der südlichen Nordsee während der Frühjahrsfahrten 1926—1937 der deutschen Forschungsschiffe „Poseidon“ und „Makrele“. Helgol. Wiss. Meeresunters. **2**, 183—225.
- Autrum, H., 1948: Über Energie und Zeitgrenzen der Sinnesempfindungen. Naturwiss. **35**, 361—369.
- Bainbridge, R., 1961: Migrations. In: The physiology of crustacea Bd. **II**, 431—463. Acad. Press New York and London.
- Baumgardt, E., 1952: Sehmechanismus und Quantenstruktur des Lichtes. Naturwiss. **39**, 388—393.

- Bolster, G. C., 1958: On the shape of herring schools. J. du Conseil Intern. Expl. Mer **23**, 228—234.
- Braemer, W., 1960: Versuche zu der im Richtungsfinden der Fische enthaltenen Zeitschätzung. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **1959**, 276—288.
- Broekema, M. M. M., 1941: Seasonal movements and the osmotic behaviour of the shrimp, *Crangon crangon* L. Arch. Néerl. de Zool. **6**, 1—100.
- Brown, F. A. jr., Brett, W. J., Bennett, M. F., and Barnwell, F. H., 1960: Magnetic response of an organism and its solar relations. Biol. Bull. **118**, 367—381.
- Brown, F. A. jr., Webb, H. M., and Brett, W. J., 1960: Magnetic response of an organism and its lunar relationship. Biol. Bull. **118**, 382—392.
- Buddenbrock, W. v., 1952: Vergleichende Physiologie. Bd. **I**. Sinnesphysiologie. Verlag Burkhäuser, Basel.
- Bückmann, A., 1953: Fischbrut- und Evertbratengrossplankton auf der Forschungsfahrt der „Gauss“ im Februar—März 1952. Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch. N. F. **13**, 154—162.
- Bückmann, A., 1960: Nachweis und Vorkommen von Wanderungen bei Meerestieren. Helgol. Symposion 1960: Tierwanderungen im Meere.
- Bull, H. O., 1928: Studies on conditioned responses in fishes I. J. Marine Biol. Ass. U. K. **15**, 485—533.
- Bull, H. O., 1935: The formation of a conditioned motor response in *Blennius pholis* L. to a change in direction of current flow. Rept. Dove Marine Lab. **3**, 35—48.
- Bull, H. O., 1936: Studies on conditioned responses in fishes. Part VII. Temperature discrimination in teleosts. J. Marine Biol. Ass. U. K. **21**, 1—27.
- Bull, H. O., 1938: Studies on conditioned responses in fishes. Part VIII. Discrimination of salinity changes by marine teleosts. Rept. Dove Marine Lab. **5**, 19.
- Bull, H. O., 1940: Studies on conditioned responses in fishes. Part IX. The discrimination of hydrogen-ion changes by marine teleosts. Rept. Dove Marine Lab. **7**, 21.
- Bull, H. O., 1957: Behaviour: Conditioned responses. Chapter III in: The physiology of fishes, 211—288. Acad. Press, New York.
- Clarke, G. L., 1936: The depth, at which the fish can see. Ecology **17**, 452—456.
- Creutzberg, F., 1958: Use of tidal streams by migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.). Nature **181**, 857—858.
- Creutzberg, F., 1959: Discrimination between ebb and flood tide by migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) by means of olfactory perception. Nature **184**, 1961—1962.
- Cushing, D. H., 1951: The vertical migration of planctonic crustacea. Biol. Rev. **26**, 158—192.
- Deelder, C. L., 1952: On the migration of the elver (*Anguilla vulgaris* Turt.) at sea. J. Cons. Intern. Explor. Mer **18**, 187—218.
- Dietrich, G., 1960: Welche Gradienten der hydrographischen Faktoren stehen in der Nordsee den marinen Organismen zur Orientierung bei ihren Wanderungen zur Verfügung? Helgol. Symposion 1960: Tierwanderungen im Meere.
- Dijkgraaf, S., 1941: Über die Bedeutung der Weber'schen Knöchel für die Wahrnehmung von Schwankungen des hydrostatischen Druckes. Z. vergl. Physiol. **28**, 389—401.
- Dijkgraaf, S., 1942: Über die Druckwahrnehmung bei Fischen. Z. vergl. Physiol. **30**, 39—66.
- Fisher, L. R. and Goldie, E. H., 1959: The eye pigments of an euphausiid crustacean *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars). **XV**. Intern. Congr. Zool. 1958. Proc. London 1959, 533—535.
- Giersberg, H. und Giersberg, K., 1926: Über den chemischen Sinn von *Octopus vulgaris*. Z. vergl. Physiol. **3**, 827—838.
- Griffin, D. R., 1953: Sensory physiology and the orientation of animals. Amer. Sci. **41**, 209—244.
- Grundfest, H., 1932: The sensibility of the sun-fish, *Lepomis*, to monochromatic radiation of low intensities. J. Gen. Physiol. **15**, 307—328.
- Harder, W., 1956: Verhalten von Organismen gegenüber Sprungschichten. Anim. Biol. **33**, 227—232.
- Hasler, A. D., 1954: Odour perception and orientation in fishes. J. Fish. Res. Board Canada **11**, 107—129.
- Hasler, A. D., 1957: The sense organs: olfactory and gustatory senses of fishes. Chapter II in: The physiology of fishes, Vol. **II**, 187—209. Acad. Press, New York.
- Hasler, A. D., 1960: Magnetic orientation in migrating fishes. Erg. Biol. **23**, 94—115.

- Hasler, A. D., 1960b: Perception of pathways by fishes in migration. In: Perspectives in marine biology, 451—467. Univ. Calif. Press, Berkeley and Los Angeles.
- Hasler, A. D. and Wisby, W. J., 1950: Use of fish for the olfactory assay of pollutants (phenols) in water. Trans. Am. Fish. Soc. **79**, 64—70.
- Hasler, A. D. and Wisby, W. J., 1951: Discrimination of stream odors by fishes and its relation to parent stream behaviour. Am. Naturalist **85**, 223—238.
- Hasler, A. D., Horrall, R. M., Wisby, W. J., and Braemer, W., 1958: Sun-orientation and homing in fishes. Limnology and Oceanography **3**, 353—361.
- Henschel, J., 1933: Untersuchungen über den chemischen Sinn von *Nassa reticulata*. Wiss. Meeresunters. Kiel **21**, 133—159.
- Hoar, W. S., 1953: Control and timing of fish migration. Biol. Rev. **28**, 437—452.
- Hoar, W. S., 1954: The behaviour of juvenile Pacific salmon, with particular reference to the sockeye (*Oncorhynchus nerca*). J. Fish. Res. Board Canada **11**, 69—97.
- Jens, G., 1953: Über den lunaren Rhythmus der Blankaalwanderung. Arch. f. Fischereiwiss. **4** (1952/53), 94—110.
- Kokubo, S., 1934: On the behaviour of catfish in response to galvanic stimuli. Sci. Reports Tohoku Imp. Univ. **9**, 87—96.
- Kramer, G., 1953: Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindeorientierung verwendet? J. ornithol. **94**, 201—219.
- Lissmann, H. W., 1954: Direction finding in fish. Advanc. Sci. **11**, 69—71.
- Lissmann, H. W., 1958: On the function and evolution of electrical organs in fish. J. exp. Biol. **35**, 156—191.
- Lowenstein, O., 1957: The sense organs: The acoustico-lateralis system. Chapter II in: The physiology of fishes, Vol. **II**, 155—186. Acad. Press, New York.
- Matthews, G. V. T., 1955: Bird navigation. Cambridge (Engl.) Univ. Press.
- Moody, M. F. and Parris, J. R., 1961: The discrimination of polarized light by *Octopus*: A behavioural and morphological study. Z. vergl. Physiol. **44**, 268—291.
- Neave, F., 1955: Notes on the seaward migration of pink and chum salmon fry. J. Fish. Res. Board Canada **12**, 369—374.
- Papi, F., 1955: Astronomische Orientierung bei der Wolfsspinne *Arctosa perita* (Latr.). Z. vergl. Physiol. **37**, 230—233.
- Papi, F., 1955: Experiments on the sense of time in *Talitrus saltator* (Mont.). Experientia **11**, 201.
- Papi, F. e Pardi, L.: 1953: Ricerche sull' orientamento di *Talitrus saltator* (Montague) (Crustacea-Amphipode). II. Sui fattori che regolano la variazione dell' angolo di orientamento nel corso del giorno. L'orientamento di notte. L'orientamento diurno di altre popolazioni. Z. vergl. Physiol. **35**, 490—518.
- Papi, F., Serretti, L. e Parrini, S., 1957: Nuove ricerche sull' orientamento e il senso del tempo di *Arctosa perita* (Latr.) (Aranea Lycosidae). Z. vergl. Physiol. **39**, 531—561.
- Pardi, L., 1954: Über die Orientierung von *Tylos laticilli* (Isopoda terrestria). Z. Tierpsych. **11**, 175—181.
- Pardi, L. und Papi, F., 1952: Die Sonne als Kompaß bei *Talitrus saltator* (Mont.). Naturwiss. **39**, 262—263.
- Pardi, L. e Papi, F., 1953: Ricerche sull' orientamento di *Talitrus saltator* (Montague) (Crustacea-Amphipoda). I. L'orientamento durante il giorno in una popolazione del litorale tirrenico. Z. vergl. Physiol. **35**, 459—489.
- Pardi, L. and Grassi, M., 1955: Experimental modification of direction-finding in *Talitrus saltator* (Montague) and *Talorchestia deshayesii*. Experientia **11**, 202—204.
- Pardi, L. und Papi, F., 1961: Kinetic and tactic responses. In: The Physiology of crustacea, 365—399. Acad. Press New York and London.
- Sauer, F., 1957: Sternorientierung nächtlich ziehender Grasmücken (*Sylvia atricapilla*, *bohin und cucurra*). Z. Tierpsych. **14**, 29—70.
- Scheuring, L., 1929: Die Wanderungen der Fische I. Erg. Biol. **5**, 405—691.
- Scheuring, L., 1930: Die Wanderungen der Fische II. Erg. Biol. **6**, 4—304.
- Stockhammer, K., 1959: Die Orientierung nach der Schwingungsrichtung linear polarisierten Lichtes und ihre sinnesphysiologischen Grundlagen. Erg. Biol. **21**, 23—56.
- Studnitz, G. v., 1952: Physiologie des Sehens. Retinale Primärprozesse. (Probl. d. Biol. Bd. 3) Geest & Portig, Leipzig.
- Sverdrup, H. U., Johnson, M. W., and Fleming, R. H., 1942: The oceans — their physics, chemistry and general biology. Prentice-Hall, New York,

- Teichmann, H., 1957: Das Riechvermögen des Aales (*Anguilla anguilla* L.). Naturwiss. **44**, 242.
- Teichmann, H., 1959: Über die Leistung des Geruchssinnes beim Aal (*Anguilla anguilla* L.). Z. vergl. Physiol. **42**, 206—254.
- Tinbergen, N., 1956: Instinktlehre. P. Parey, Berlin-Hamburg
- Trudel, P. J., 1929: Untersuchungen über Geschmacksreaktionen der Fische auf süße Stoffe. Z. vergl. Physiol. **10**, 367—409.
- Usuka, K., 1934: Some notes on the behaviour of the catfish *Parasilurus asotus*, as seen through the responses to weak electric currents. Sci. Reports Tokohu Imp. Univ. **8**, 369—381.
- Verwey, J., 1957: A plea for the study of temperature influence on osmotic regulation. Coll. Internat. Biol. Marine. Année biol. **33**, 129—149.
- Verwey, J., 1958: Orientation on migrating marine animals and a comparison with that of other migrants. Arch. Néerl. Zool. **13**, (Suppl.) 418—445.
- Verwey, J., 1960: Über die Orientierung wandernder Meerestiere. Helgol. Wiss. Meeresunters. **7**, 51—58.
- Wald, G., Brown, P. K., and Brown, P. S., 1957: Visual pigments and depths of marine fishes. Nature **180**, 969.
- Walker, B. W., 1952: A guide to the grunion (*Leurestis tenuis*). Calif. Fish. and Game **38**, 409—420.
- Walker, T. J. and Hasler, A. D., 1949: Detection and discrimination of odours of aquate by the bluntnose mirrow (*Hyborhynchus notatus*). Physiol. Zool. **22**, 45—63.
- Waterman, T. H., 1954: Polarization patterns in submarine illumination. Science **120**, 927—932.
- Waterman, T. H., 1955: Polarization of scattered sunlight in deep water. Deep Sea Res. Suppl. **3**, 426—434.
- Waterman, T. H., 1958: The problem of polarized light sensitivity. XXV. Intern. Congr. Zool., 537—539.
- Waterman, T. H., 1960: Polarized light and plancton navigation. In: Perspectives in marine biology, 429—450. Univ. Calif. Press, Berkeley and Los Angeles.
- Wisby, W. J. and Hasler, A. D., 1954: Effects of olfactory occlusion on migrating silver salmon (*O. kisutch*). J. Fish Res. Board Canada **11**, 472—478.

Anschrift: Dr. H. Stieve, Hamburg 13, Von-Melle-Park 10, Zoologisches Staatsinstitut