RÉPONSES COMPORTEMENTALES DU BROCHET (*ESOX LUCIUS* L.) A UN EXTRAIT ÉPIDERMIQUE DE CARASSIN DORÉ (*CARASSIUS AURATUS* L.) EN OLFACTOMÈTRE.

Ph. SAGLIO (1), J.M. BLANC (2)

(1) Unité d'Ecotoxicologie Aquatique - Station de Physiologie et d'Ecologie des Poissons - INRA - 65 Rue de St Brieuc - 35042 RENNES CEDEX
(2) Unité d'Amélioration des Poecilothermes - Station d'Hydrobiologie - INRA - BP 3 - 64310 SAINT-PEE-SUR-NIVELLE

Reçu le 18 décembre 1992
Accepté le 9 février 1993

Received 18 December, 1992
Accepted 9 February, 1993

RÉSUMÉ

Les effets de solutions brutes (EE) et d'une fraction d'acides aminés libres reconstituée (FAA), issues d'un extrait épidermique de Carassin doré (*Carassius auratus* L.), ont été analysés sur l'attraction et le comportement exploratoire du Brochet (*Esox lucius* L.) en olfactomètre. Des effets significatifs ont été observés en réponse aux différentes solutions et doses testées (EE = 0,005 ; 0,05 ; 0,5 équivalent-carassin/l ; FAA = 0,5 équivalent-carassin/l). L'effet stimulant des solutions épidermiques brutes sur l'exploration varie en raison inverse de la concentration testée. L'activité de ces solutions sur l'attraction augmente avec la concentration. L'effet stimulant de la fraction d'acides aminés libres reconstituée sur l'exploration et sur l'attraction est apparu inférieur à celui observé en réponse à la solution brute. Ces résultats sont discutés à la lueur de données sur le rôle des sécrétions de la peau et des acides aminés dans la communication chimique chez les poissons.

Mots-clés : Brochet, *Esox lucius* L., Carassin doré, *Carassius auratus* L., olfactomètre, comportement, extrait épidermique, L. acides aminés.

BEHAVIORAL RESPONSES OF PIKE (*ESOX LUCIUS* L.) TO A GOLDFISH (*CARASSIUS AURATUS* L.) SKIN EXTRACT IN OLFACTOMETER

ABSTRACT

The effects of crude solutions (EE) and reconstituted free amino acid fraction (FAA) from a goldfish skin extract (*Carassius auratus* L.) were analysed on attraction and exploratory behaviour of pike (*Esox lucius* L.) in olfactometer. Significant effects were observed in response to the different solutions and concentrations tested (EE : 0.005 ; 0.05 ; 0.5 goldfish-equivalent/l ; FAA : 0.5 goldfish-equivalent/l). The stimulatory efficiency of the crude epidermic solutions on exploration was found to increase as the concentration tested decreased. Attraction to crude solutions increased with the concentration. The stimulatory efficiency of reconstituted free amino acid fraction on exploration and attraction was lower than the one observed in response to the crude solution. These results are discussed in the light of some data on the role of skin secretions and amino acids in chemocommunication of fish.

Key-words : Pike, *Esox lucius* L., Goldfish, *Carassius auratus* L., olfactometer, behaviour, skin extract, L. amino acids.

Article available at http://www.kmae-journal.org or http://dx.doi.org/10.1051/kmae:1993020

INTRODUCTION

Chez les Cyprinidés, les sécrétions de la peau apparaissent impliquées dans les relations chimiques à rôle social intraspécifique (WREDE, 1932 ; FRISCH VON, 1938 ; SCHUTZ, 1976 ; HATTINGH et COETZEE, 1975 ; PFEIFFER, 1977 ; SMITH, 1982 ; SAGLIO et BLANC, 1989). De plus, les sécrétions épidermiques semblent pouvoir constituer des médiateurs actifs dans la relation prédateur-proie chez les poissons. LEBEDEVA et CHERNYAKOV (1978) ont montré que des substances de faible poids moléculaire, présentes dans la peau du Brochet, *Esox lucius* L., agissaient comme des signaux chimiques de danger sur une espèce sympatrique, le Vairon, *Phoxinus phoxinus* L. A l'inverse, des activités électrophysiologiques ont pu être évoquées au niveau des voies olfactives et gustatives du brochet en réponse à des extraits de peau de Cyprinidés (DEVITSINA et BELOUSOVA, 1978).

Il demeure toutefois une absence de données, d'une part, sur l'impact de la perception chimique d'extraits épidermiques de cyprinidés sur le comportement de ce prédateur et, d'autre part, sur la nature précise des substances actives.

Une étude en olfactomètre a donc été menée chez le brochet en vue d'évaluer la sensibilité comportementale de ce poisson à un extrait épidermique de Carassin doré, *Carassius auratus* L. Par ailleurs, et considérant à la fois l'activité des acides aminés libres de la peau dans les relations chimiques à rôle social chez le carassin doré (SAGLIO et BLANC, 1989), et le rôle déterminant de ce type de composés dans la médiation chimiosensorielle du comportement alimentaire chez les poissons (ADAMS et JOHNSEN, 1986), nous avons également évalué l'influence relative des acides aminés libres dans la réponse du brochet à l'extrait épidermique de Carassin.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Poissons

A partir de reproducteurs issus d'un étang du sud-ouest (Landes), la reproduction du brochet a été provoquée en février 1988 par injection d'un extrait hypophysaire de Carpe (4 mg/kg).

Jusqu'à une longueur de 70 mm, les alevins puis les juvéniles ont été nourris *ad libitum* avec du zooplancton vivant (Artemia, Daphnies, Gammares). Des juvéniles ont alors été maintenus, à faible densité (2 à 3 brochets/aquarium), dans 4 aquariums (200x50x40 cm) remplis à 200 l et recevant une alimentation constante (débit 2 l/min) en eau déchlorée. Chaque aquarium, isolé de l'extérieur par des rideaux de plastique noir, était éclairé (rampe néon) de 8 h 00 à 22 h 00. Les brochets ont été nourris (environ 10 % du poids vif) quotidiennement à 12 h 00 avec des poissons de petite taille (< 40 mm : Gambusie, *Gambusia affinis* B. et G. ; juvéniles de Gardon, *Rutilus rutilus* L., et de Vairon). Les valeurs de température et de pH de l'eau au cours de l'expérience ont été respectivement de 16-17°C et de 7,5-7,8.

Les tests olfactométriques ont été menés au cours des mois de septembre et d'octobre sur des brochets d'une longueur totale de 120 à 150 mm, gardés naïfs vis-à-vis du carassin doré.

Dispositif olfactométrique

Les brochets ont été observés dans 4 olfactomètres identiques (Fig. 1). Chaque olfactomètre est composé d'un aquarium, identique aux aquariums d'élevage par les dimensions, l'éclairement et le débit, mais subdivisé longitudinalement en 7 zones (28 x 50 cm) par six lignes tracées sur le fond et sur la vitre latérale d'observation. L'eau introduite en zone 1 est évacuée (par trop-plein) en zone 7. Une zone d'ombre (abri) est créée à l'extrémité aval par une plaque de plastique noire disposée horizontalement au-dessus de la zone 7.

Le comportement du poisson était suivi directement par l'intermédiaire d'une hotte latérale d'observation.

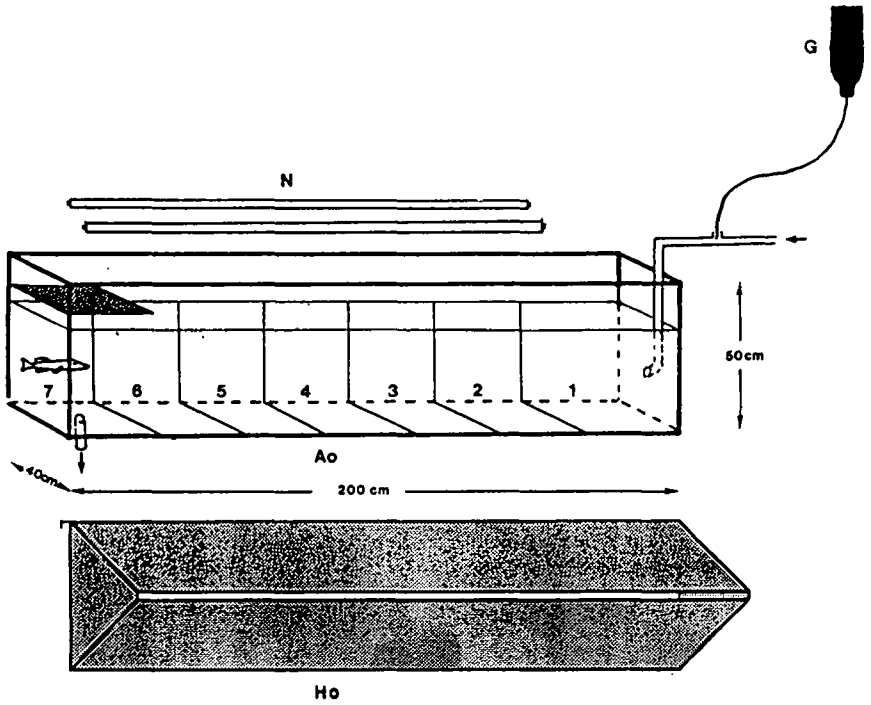

Figure 1 : Dispositif olfactométrique.

Ao = Aquarium d'observation
Ho = Hotte d'observation
G = Goutte à goutte de solution
N = Rampe néon

Figure 1 : Olfactometric device.

Ao = Observation aquarium
Ho = Observation hood
G = Dripping solution
N = Neon tubes

Protocole d'observation

Le brochet, introduit dans l'olfactomètre au minimum une semaine auparavant, était alimenté jusqu'au jour précédant le test.

Le test proprement dit, mené entre 9 h 00 et 12 h 00, est composé de 2 périodes consécutives d'observation de 10 minutes chacune. Pendant la première période (contrôle), aucune stimulation chimique n'est appliquée.

Au cours de la deuxième période, 1 litre de solution test est introduit en continu (débit : 0,1 l/min., perfuseur Souplix, R30, Laboratoire Bruneau) dans l'arrivée d'eau, en zone 1. L'activité de la solution est évaluée par ses effets sur :

— l'exploration (E) : nombre de zones parcourues.
— l'attraction : A(1+2) : nombre d'arrêts, d'une durée minimum de 30 sec. dans la partie amont (zones 1+2) de l'olfactomètre.
(DA) : nombre de déplacements rapides vers l'amont, suivis d'immobilisation.

L'activité de chacune des 4 solutions tests a été évaluée 4 fois, une fois par olfactomètre. Les tests ont porté sur 8 brochets différents. Chaque brochet a été testé 2 fois avec des solutions différentes, à un intervalle d'une semaine.

Solutions testées

Un extrait épidermique a été réalisé en avril 1988 à partir de 30 carassins dorés (10 cm, poids moyen 15 g), issus d'une production extensive en petits étangs de 200 m².

Cet extrait a été obtenu par grattage antéro-postérieur de la surface des parties latéro-dorsales du corps. Les carassins étaient anesthésiés (phénoxy-éthanol) au moment de l'extraction, puis sacrifiés par immersion prolongée dans la même solution anesthésique, immédiatement après l'opération. L'extrait recueilli était aussitôt congelé, puis lyophilisé. La quantité totale d'extrait épidermique lyophilisé obtenu a été de 3,18 g, ce qui correspond à une quantité moyenne de 106 mg par équivalent-carassin (Ec).

L'extrait a été testé à 3 concentrations : 0,005 ; 0,05 et 0,5 Ec/l. Ces valeurs représentent les concentrations au niveau de l'arrivée d'eau.

Les teneurs en acides aminés libres de l'extrait épidermique ont été analysées au moyen de la même méthode que celle précédemment utilisée (SAGLIO et FAUCONNEAU, 1988).

Une fraction reconstituant les teneurs en acides aminés libres de l'extrait a été réalisée (produits SIGMA) et testée à une dose correspondant à 0,5 Ec/l.

Les teneurs relatives en acides aminés libres correspondant à 1 Ec sont indiquées dans le tableau I.

Tableau I : Teneurs en acides aminés libres de l'extrait épidermique de Carassin doré.

Table I : Free amino acid content in goldfish skin extract.

Nombre de poissons (poids moyen : 15 g)	30
Quantité totale d'extrait collecté (g. de lyophilisat)	3.18
Quantité d'extrait collecté par poisson (mg de lyophilisat par équivalent-carassin)	106

ACIDES AMINÉS	µM par g LYOPHILISAT	µg par EQUIVALENT CARASSIN
Taurine	25.78	341
Acide aspartique	0.83	11
Thréonine	1.09	13
Sérine	2.23	24
Acide glutamique	2.42	37
Glycine	3.98	31
Alanine	3.12	29
Valine	1.24	23
Méthionine	0.55	8
Isoleucine	0.75	10
Leucine	0.93	12
Tyrosine	0.99	18
Phénylalanine	0.81	14
Lysine	1.86	28
Histidine	2.28	37
Arginine	1.72	31
TOTAL	50.58	667

Traitement des données

Les données ont fait l'objet d'une transformation racine carrée et d'un traitement par une analyse de variance à deux voies (solution testée x olfactomètre) (SNEDECOR et COCHRAN, 1967). Les solutions testées ont été comparées sur la base de leur plus petite différence significative (p=0,05). L'effet de l'extrait épidermique a été précisé par l'étude de la régression de chaque réponse comportementale sur le logarithme népérien de la concentration d'extrait : Ln(0,005) = -5,298 ; Ln(0,05) = -2,996 ; Ln(0,5) = -0,693.

RÉSULTATS

Les activités olfactométriques des différents traitements sont représentées dans le tableau II.

Tableau II : Activité olfactométrique des solutions testées.

p.p.d.s. : plus petite différence significative (p=0,05) ; EE : extrait épidermique ; FAA : fraction d'acides aminés libres reconstituée ; Ec/l : concentration, en équivalent-carassin, de la solution test (1 l) ; E : nombre de zones parcourues ; A (1+2) : nombre d'arrêts, d'une durée minimum de 30 sec., dans la partie amont (zones 1 et 2) de l'olfactomètre ; DA : nombre de déplacements rapides vers l'amont suivis d'immobilisation ; a à d : indices pour l'expression de différences significatives. A l'intérieur de chacune des variables, deux traitements avec la même lettre ne diffèrent pas significativement.

Table II : Olfactometric activity of the solutions tested.

l.s.d. : least significant difference (p=0.05) ; EE : epidermic extract ; FAA : reconstituted free amino acid fraction ; Ec/l : concentration, in goldfish-equivalent, of the test solution (1 l) ; E : number of zones covered ; A (1+2) : number of stays, lasting a minimum of 30 s., in the upstream part (zones 1 and 2) of the olfactometer ; DA : number of upstream fast start reactions, followed by immobilization ; a to d : letter indices for significant differences. Within each variable, two treatments with the same letter do not differ significantly.

REPONSE COMPORTEMENTALE	ppds	contrôle	EE 0.5 Ec/l	EE 0.05 Ec/l	EE 0.005 Ec/l	FAA 0.5 Ec/l
√E	0.571	1.62 a	2.62 b	2.77 bc	3.73 d	3.26 cd
√A (1+2)	0.641	0.00 a	3.28 d	2.43 c	1.75 b	2.25 bc
√DA	0.623	0.85 a	3.59 c	3.11 bc	2.82 b	3.14 bc

p.p.d.s. = $t\sqrt{(2V/n)}$

où t = variable de Student à 15 degrés de liberté = 2.131
V = carré moyen résiduel (olfactomètre + erreur)
n = nombre de mesures par traitement = 4

l.s.d. = $t\sqrt{(2V/n)}$

where t = Student's variable at 15 degrees of freedom = 2.131
V = residual mean square (olfactometer + error)
n = number of observations per treatment = 4

Pendant la première période d'observation, le brochet demeure le plus souvent immobile sous l'abri aval disposé en zone 7. Comparées au contrôle (eau déchlorée), les 4 solutions testées présentent des effets significatifs.

Les régressions des réponses comportementales sur la concentration (log) d'extrait épidermique sont représentées sur la figure 2.

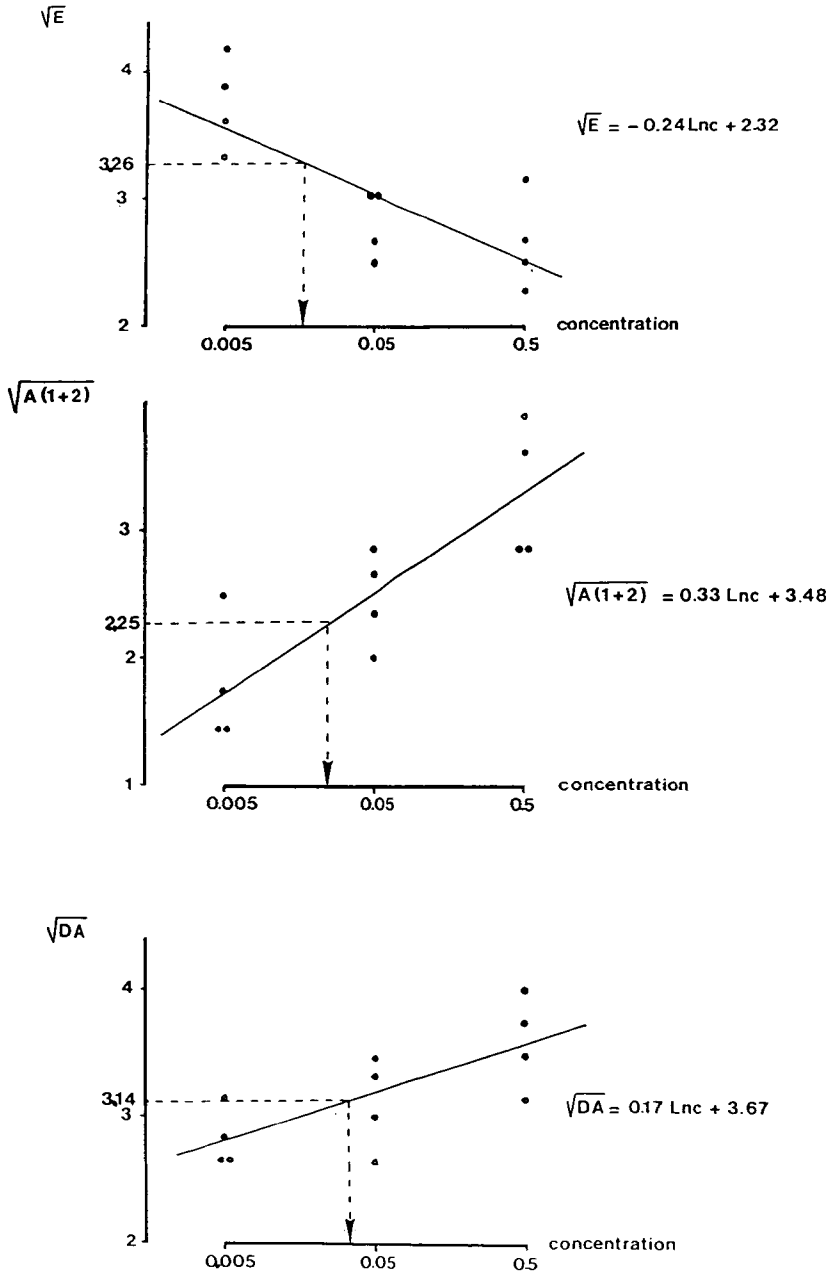

Figure 2 : Régression des réponses comportementales sur la concentration de l'extrait épidermique.

Lnc = Logarithme népérien de la concentration.

Figure 2 : Regression of behavioral responses on the concentration of skin extract.

Lnc = Neperian logarithm of the concentration.

On observe, lorsque la concentration augmente, une diminution de l'activité exploratoire (E) et une augmentation de l'attraction (A(1+2) et DA). Dans tous les cas, les régressions sont très significatives ($p<0,01$) et elles ne présentent pas par ailleurs d'écart sensible par rapport à la linéarité ($p>0,05$). De plus, les équations de ces régressions permettent de calculer, d'après les réponses provoquées par la fraction d'acides aminés libres reconstituée (0,5 Ec/l), la concentration équivalente d'extrait épidermique. Les valeurs obtenues sont 0,020 (d'après $\sqrt{E}=3,26$), 0,025 (d'après $\sqrt{A(1+2)}=2,25$) et 0,041 (d'après $\sqrt{DA}=3,14$) et ne diffèrent pas significativement entre elles. Globalement, l'activité provoquée par la fraction d'acides aminés libres reconstituée (à 0,5 Ec/l) apparaît donc comparable à celle produite par une concentration d'extrait épidermique d'environ 0,03 Ec/l.

DISCUSSION

Ces observations préliminaires montrent que de faibles doses de frottis épidermique d'un cyprinidé peuvent agir sur l'intensité et l'orientation des déplacements du brochet en olfactomètre.

Une telle sensibilité chimique chez le brochet froisse quelque peu son image traditionnelle de "visuel prédominant". En effet, des observations en milieu contrôlé sur le comportement alimentaire de ce poisson ichtyophage ont très tôt révélé l'importance déterminante des stimulations visuelles (HOOGLAND *et al.*, 1956) et mécaniques, ou vibratoires (WUNDER, 1927). En outre, des études neuroanatomiques comparées soulignant le faible plissement des rosettes olfactives ont contribué à retarder le développement de recherches sur le rôle comportemental de l'olfaction chez le brochet, poisson dès lors considéré comme microsmatique (WUNDER, 1957). A ce jour, l'influence relative des différents canaux sensoriels dans la relation prédateur-proie chez le brochet demeure totalement inexplorée dans le contexte du milieu naturel et il nous paraît difficile de concevoir que la séquence comportementale alimentaire, particulièrement complexe chez cette espèce, ne puisse reposer que sur des stimuli visuels et mécaniques. Dans sa globalité, le comportement alimentaire du brochet recouvre la recherche et le choix du site de chasse (poste d'affût), le repérage et l'évaluation des caractéristiques de la proie, l'attaque ("saut de capture"), la préhension, l'ingestion ou la régurgitation. Cette séquence peut se dérouler en eaux turbides (MAUCK et COBLE, 1971), dans des zones de prolifération de macrophytes, et donc dans des conditions environnementales où la portée des signaux visuels peut être limitée. Les observations de RADISHCHEVA *et al.* (1990) ont montré que le repérage visuel était déterminant au cours de la phase initiale d'alimentation planctonique chez le brochet. Toutefois, dès 45 jours, le juvénile apparaît capable de s'alimenter dans l'obscurité, ceci soulignant l'influence probable de stimuli chimiques. Dans le cadre de cette étude, nous avons pu observer une nette augmentation de la fréquence des mouvements oculaires du brochet au cours de l'écoulement de la solution d'extrait épidermique dans l'olfactomètre. Ces mouvements devront être ultérieurement quantifiés avec précision dans la mesure où ils reflètent l'existence d'interrelations fonctionnelles entre le sens chimique et la vision chez ce poisson.

L'activité locomotrice du brochet induite par l'extrait épidermique de Carassin doré pose le problème de l'origine cytologique des sécrétions impliquées. Chez le carassin, comme chez les autres Cypriniformes, deux types de cellules sécrétrices épidermiques peuvent émettre des substances actives dans la communication chimique intraspécifique. Des cellules profondes ("club cells") qui, en cas de lésion, libèrent une substance provoquant la fuite des congénères (FRISCH VON, 1938 ; SCHUTZ, 1956 ; PFEIFFER, 1963 ; SAGLIO et LE MARTRET, 1982). A l'inverse, les sécrétions des cellules épidermiques superficielles ("mucous cells"), émises en permanence dans l'environnement aquatique, présentent un effet attractif sur les congénères (WREDE, 1932 ; HATTINGH et COETZEE, 1975 ; SAGLIO et LE MARTRET, 1982)

La méthode d'extraction épidermique utilisée ici aboutissant à la lésion de ces deux types cellulaires (SAGLIO et BLANC, 1989), l'influence relative des sécrétions muqueuses superficielles du carassin sur les réponses comportementales du brochet en olfactomètre pourra être évaluée par le test d'un extrait obtenu par simple lavage de la peau (parties latéro-dorsales, afin d'éviter une contamination de l'extrait par des produits d'excrétion).

L'influence des acides aminés sur le comportement observé en réponse à des extraits alimentaires a été démontré chez de nombreuses espèces de poissons carnassiers (PAWSON, 1977 ; ATEMA *et al.*, 1980 ; HARADA et IKEDA, 1984 ; HARADA et MATSUDA, 1984 ; OLSEN *et al.*, 1986). Chez le brochet, cette étude montre que les acides aminés libres de l'épiderme pourraient constituer des signaux actifs dans la détection chimique de la proie. Leurs effets sur le comportement de ce poisson devront être confirmés par le test d'une gamme de concentrations. Ceci pourrait permettre, en particulier, d'évaluer l'influence éventuelle des acides aminés libres dans la relation inverse constatée entre la concentration en extrait épidermique et l'intensité des déplacements. De plus, l'interprétation de cette relation nécessitera des mesures complémentaires portant sur l'effet de plus faibles concentrations d'extrait. A la dose de 0,5 Equivalent-carassin/l, soit une concentration proche de 10^{-6} mole, la fraction reconstituée à partir des acides aminés libres isolés dans l'extrait épidermique du carassin doré présente un effet significatif sur le comportement exploratoire et sur l'orientation du brochet en olfactomètre. Cependant, l'effet stimulant de cette fraction est inférieur à celui observé en réponse à l'extrait brut et des analyses chimiques complémentaires demeurent nécessaires afin de déterminer l'ensemble des composés impliqués dans le phénomène. Ces premières observations soutiennent néanmoins l'hypothèse selon laquelle les acides aminés libérés par les sécrétions épidermiques et les produits d'excrétion de cyprinidés vivant en banc pourraient constituer des indicateurs chimiques de la présence de proies et donc influencer la distribution et la stratégie alimentaire de ce prédateur. D'autres expérimentations apparaissent nécessaires pour explorer cette éventualité et pour préciser l'influence relative de l'olfaction dans les relations sociales intra et interspécifiques chez le brochet.

D'un point de vue appliqué, la détermination de formulations chimiques naturelles, d'effet attractif ou phagostimulant chez le brochet, pourrait permettre de favoriser le développement et l'élevage de ce poisson en milieu contrôlé.

BIBLIOGRAPHIE

ADAMS M.A., JOHNSEN P.B., 1986. Chemical control of feeding in herbivorous and carnivorous fish. 45-61 *in* DUVALL D, MULLER-SCHWARZE & SILVERSTEIN R.M. (eds) *Chemical signals in Vertebrates 4 : Ecology, Evolution and Comparative Biology*. New York : Plenum Press.

ATEMA J., HOLLAND K., IKEHARA A., 1980. Olfactory responses of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) to prey odors : chemical search image. *J. Chem. Ecol.*, *6*, 457-465.

DEVITSINA G.V., BELOUSOVA T.A., 1978. On the participation of the trigeminal system in odor reception in fish. *J. Ichthyol.*, *18*, 1, 114-119.

FRISCH K. VON, 1938. Zür Psychologie des Fisch-Schwarmes. *Naturwissenschaften, 26*, 601-606.

HARADA K., IKEDA I., 1984. Feeding attractants in chemical constituents of lake Prawn for Oriental weatherfish. *Bul. Jap. Soc. Sci. Fish., 50*, 617-622.

HARADA K., MATSUDA H., 1984. Feeding attractants in chemical constituents from the mid-gut gland of squid for juvenile yellowtail. *Bul. Jap. Soc. Sci. Fish., 50*, 623-626.

HATTINGH J., COETZEE N., 1975. Possible stimuli for social behaviour in three species of freshwater fish. *Zool. Afric., 10*, 219-221.

HOOGLAND R., MORRIS D., TINBERGEN N., 1956. The spines of sticklebacks (*Gasterosteus* and *Pygosteus*) as means of defense against predators (*Perca* and *Esox*). *Behav., 10*, 206-236.

LEBEDEVA N.E., CHERNYAKOV Y.L., 1978. On chemical signal of danger in the system "predator-victim" among fishes. *Zhurnal Evolyutsionnoi Biokhimii Fiziologii, 14*, 392-397.

MAUCK W.L., COBLE D.W., 1971. Vulnerability of some fishes to northern pike (*Esox lucius*) predation. *J. Fish. Res. Bd. Canada 28*, 957-969.

OLSEN K.H., KARLSSON L., HELANDER A., 1986. Food search behavior in Artic char, *Salvelinus alpinus* (L), induced by food extracts and amino acids. *J. Chem. Ecol., 12*, 1987-1998.

PAWSON M.G., 1977. Analysis of a natural chemical attractant for whiting *Merlangius merlangus* L. and cod *Gadus morhua* L. using a behavioral bioassay. *Comp. Biochem. Physiol., 56A*, 129-135.

PFEIFFER W., 1963. The fright reaction in North American fish. *Can. J. Zool. 41*, 69-77.

PFEIFFER W., 1977. The distribution of fright reaction and alarm substance cells in fishes. *Copeia, 4*, 653-665.

RADISHCHEVA O.L., DEVITSINA G.V., KASUMYAN A.O., 1990. The sensory basis of the feeding behavior of very young pike, *Esox lucius. Vopr. Ikhtiol. 30*, 6, 994-1 003.

SAGLIO Ph., BLANC J.M., 1989. Intraspecific chemocommunication in immature goldfish, *Carassius auratus* L. : attraction in olfactometer to free amino acid fractions from skin extracts. *Biol. Behav., 14*, 132-147.

SAGLIO Ph., FAUCONNEAU B., 1988. Free amino acid content in the skin mucus of yellow and silver eel, *Anguilla anguilla* L. *Comp. Biochem. Physiol., 91A*, 101-104.

SAGLIO Ph., LE MARTRET M.A., 1982. Communication intraspécifique d'origine phéromonale chez le Carassin doré immature (*Carassius auratus* L.). II Etude en olfactomètre de l'activité comportementale d'extraits d'origine épidermique. *Biol. Behav., 3*, 221-234.

SCHUTZ F., 1956. Vergleichende Untersuchungen über die Schreckreaktion bei Fischen und deren Verbreitung. *Z. Vergl. Physiol., 38*, 84-135.

SMITH R.J.F., 1982. The adaptive significance of the alarm substance-fright reaction system *in* HARA T.J. (ed) *Chemoreception in fishes*, 327-342. Amsterdam, Elsevier.

SNEDECOR G.W., COCHRAN G.C., 1967. Statistical methods. 6th ed. Ames (USA), Iowa University Press.

WREDE W., 1932. Versuche über den Artduft der Elritzen. *Z. Vergl. Physiol., 17*, 510-519.

WUNDER W., 1927. Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme Verschiedener Knochenfischarten. *Z. Vergl. Physiol., 6*, 67-98.

WUNDER W., 1957. Die Sinnersorgane der Fische. *Allg. Fisch. Ztg., 82*, 1-24.