

Balıklarda Feromonlar

Gülsemin ŞEN AĞILKAYA*, Sahire KARAYTUĞ, İsa ŞEN

Mersin Üniversitesi, Su Ürünleri Fakültesi, Mersin, Türkiye

*Sorumlu Yazar: gulseminsen@mersin.edu.tr

Derleme

Geliş 27 Temmuz 2018; Kabul 08 Ekim 2018; Basım 01 Haziran 2019.

Alıntılama: Şen Ağilkaya, G., Karaytuğ, S., & Şen, İ. (2019). Balıklarda feromonlar *Acta Aqatica Turcica*, 15(2), 252-261. <https://doi.org/10.22392/actaquatr.576789>

Özet

Feromonlar aynı türün bireyleri arasında iletişimde yer alan eksternal olarak salgılanan organik bileşiklerdir. Bireylerin grup oluşturmaları ve tanınmaları, alarm iletişimi, ebeveyn-yavru tanıma, cinsel cazibe, üreme başarısı ve göç gibi senkronize edilen pek çok yaşamsal faaliyetler, balıklarda feromonlar tarafından şekillendirilmektedir. Balıkların sahip oldukları feromonları; Alarm Feromonları, Göç Feromonları, Eşey Feromonları ve İletişim (Sosyal) Feromonları olarak ayırmak ve bunların nitelikleri hakkında bilgi sahibi olmak mümkündür. Feromonlar hakkında yeterli düzeyde bilgi sahibi olunması ile su ürünleri yetiştiriciliğinde kuluçkahane yönetimi uygulamalarında feromonlardan yararlanılabilmesi mümkün olacaktır. Gelecek dönemlerde spesifik feromonların kullanımı sayesinde su ürünleri yetiştiriciliğinde hormon ve ilaç kullanımından kaynaklanan zararlar azaltılabilecektir. Kimyasal belirteçler, kanibalizm inhibitörleri, büyüme stimülatörleri, seçici cezbediciler ve yemlere eklenen feromonlar kullanılarak nesli tükenmekte olan türlerin korunması ve sürdürülebilir üretim imkânı ortaya çıkacaktır. Ayrıca feromonların, su ürünleri yetiştiriciliğinde yeni türlerin üretimi için adaptasyon çalışmalarına da katkı getireceği ileri sürülebilir.

Anahtar kelimeler: Feromon, balık, sucul, entegre zararlı yönetimi.

Pheromones in Fishes

Abstract

Pheromones are externally secreted organic compounds that are involved in the communication between the individuals of same species. Many life activities, such as group formation and recognition of individual, alarm communication, parent-child recognition, sexual attraction, as well as synchronized reproduction success and migration in fish are shaped by the pheromones. Pheromones of fishes can be classified as follows; Alarm Pheromones, Migration Pheromones, Sex Pheromones, Communication (Social) Pheromones. Having enough knowledge about pheromones, it will be possible to utilize pheromones in the implementation of incubation management in aquaculture. In the future, the use of specific pheromones will reduce the damage caused by hormone and drug use in aquaculture. Using chemical markers, cannibalism inhibitors, growth stimulators, selective attractants and pheromones added to feeds will provide protection and sustainable production possibilities for endangered species. It can also be argued that pheromones will also contribute to adaptation studies for the production of new species in aquaculture.

Keywords: Pheromones, fish, aquatic, integrated pest management

GİRİŞ

Feromonlar aynı türün bireyleri arasında iletişimde yer alan eksternal olarak salgılanan organik bileşiklerdir. Latince taşımak, transfer etmekten (pherein) köken alan feromon; “hormon taşıyan” anlamına gelmektedir. Hormonların aksine bu maddeler kan dolaşımına salınmayıp, buldukları ortama salınmaktadır (Pandey, 2005). Protozoalar gibi tek hücreli canlılardan insanlar da dahil (Wysocki ve Preti, 2010) yüksek omurgalılara kadar pek çok organizmada feromonların varlığı kanıtlanmıştır (Johnston, 2003; Wyatt, 2003, 2009). Bazı sucul organizmalarda kendi türünün bireylerini uyarmayı sağlayan doğuştan, özelleşmiş koku moleküllerine sahip olma ve bunları yaşam alanlarına salıverme yeteneği bulunmaktadır (Chung-Davidson vd., 2010). Sucul organizmalar için son derece faydalı olan özelleşmiş koku moleküllerine sahip olma durumu ve bunları diğer karışımlar arasından tespit etme yeteneğinin (Burnard vd., 2008) kimyasal bir iletişim aracı olması, sucul canlıların evrimleşmelerinden çok daha öncelere dayanmaktadır (Bassler ve Winans, 2008).

Canlı organizmalar yiyecek bulma, predatörlerden kaçma ve üreme döngülerini senkronize etme gibi yaşamları için gerekli temel ihtiyaçları; çevresel ipuçlarını algılama ve koordine etme yetenekleri olarak tanımlanabilen kimyasal algılama yoluyla gerçekleştirmektedirler. Tatlı sular, çoğunlukla bulanık ortamlar olduğundan görme duyusu balıklarda kısıtlı olabilmektedir. Bu nedenle, su bitkileri, toprak ya da diğer hayvanlar tarafından salınan kimyasal karışımların çözündüğü ortamda koku epiteli aracılığıyla gerçekleşen koklama duyusu daha avantajlı bir duyuşsal yöntem haline gelmektedir (Teichmann, 1962; Sorensen, 1996).

Balıklarda göçte ve üreme başarısındaki senkronizasyonda bireyleri tanıma, grup oluşturma, alarm iletişimi, ebeveyn-yavru tanınırlığı ve eşeyssel cazibe gibi birçok yaşam faaliyeti feromonlar tarafından şekillenmektedir (Pandey, 2009). Balıklarda idrar, yumurtalık sıvısı, dışkı ve mukus aracılığıyla bir dakika içerisinde feromonlar ya da kimyasal iletiler, alıcının solungaçları ya da koku alma reseptörlerine ulaşabilmektedir (Scott vd., 1994; Vermeirssen ve Scott, 1996). Feromonlar, olfaktor (burun) epiteldeki (Sorensen vd., 1992) oldukça spesifik ve hassas reseptörler tarafından tespit edilir ve bu kimyasal bilgi balıkta çeşitli fizyolojik ve davranış değişikliklerine neden olabilir (Stacey ve Sorensen, 1986). Teichmann (1962), balıkların koku alma organlarının köpekler kadar gelişmiş olduğunu ve davranış değişimi ve yanıt için koku maddelerinin sadece 3-4 molekülünün yeterli olduğunu belirtmiştir. Görüş olanağı sınırlı ancak çözünmüş bileşikler bakımından zengin su ortamlarında yaşayan balıklar, oldukça gelişmiş kimyasal duyarlılık ve feromonal sinyal sistemleri geliştirmişlerdir (Sorensen, 1996).

Sucul organizmalar, düşük molekül ağırlıklarına (80-300 M.A.) sahip karasal organizmaların feromonlarına kıyasla çok daha yüksek molekül ağırlıklarında, uçucu ve suda çözünebilir organik bileşikler algılayabilirler (Sorensen, 1992; Lebedeva vd., 1994). Sucul organizmalar tarafından kullanılan feromon moleküllerinin suda çözünebilir olmasının yanı sıra difüzyon hızları, havanın difüzyon hızına oranla 10000 kat daha düşüktür. Sucul ortamdaki feromonların etkinliği, türbülansa ve su akışına bağlı olarak değişiklik göstermektedir (Chung-Davidson vd., 2011).

Sucul ortamda feromon çalışmalarında, su ortamındaki bileşikler saflaştırmak, yoğunlaştırmak ve tanımlamak için yüksek performanslı sıvı kromatografisi (HPLC), kütle spektrometresi (MS) ve nükleer manyetik rezonans (NMR) gibi kromatografik ve spektrofotometrik metodları kullanılır ve fiziksel (elektro-olfaktogram, EOG) ya da davranış testleri ile feromon fonksiyonları açıklanmaktadır. Genel olarak, yapılarında amino asitler, steroidler, prostaglandinler ve safra asitleri olmak üzere dört grup farklı kimyasal olfaktor sistemdeki reseptörlere sahip olmaları ve balıklar tarafından dakikada 10^7 - 10^{10} mM düzeyinde algılanan kimyasallar olarak gruplandırılmışlardır (Hara, 1992).

Balıkların sahip oldukları feromonları; Alarm Feromonları, Göç Feromonları, Eşey Feromonları ve İletişim (Sosyal) Feromonları olarak ayırmak ve bunların nitelikleri hakkında bilgi sahibi olmak mümkündür.

Alarm Feromonları

Balıklarda alarm madde hücreleri (alarm substance cells, ASC), yakın ilişkili türlerin ya da aynı türün bireyleri arasında predatörün sebep olduğu fiziksel yaralanma sonrasında oluşturulan alarm feromonlarıdır. İlk kez Von Frisch (1941) tarafından laboratuvar çalışmaları sırasında Avrupa golyan balıklarının (*Phoxinus phoxinus*) yaralanması sonucunda sürünün diğer bireylerinde 30-60 sn içerisinde korku, geri çekilme, gizli bir yere sığınma gibi davranışlar gerçekleştirdiğinin gözlenmesi ile deriden salınan alarm maddelerinin (Sreckstoff) golyan balıkları arasında korku reaksiyonu meydana getirmiş olduğu saptanabilmiştir.

Çevrede bulunan aynı tür bireyler tarafından algılandığında alarm maddeleri, sığınak kullanımı, atak hareket etme, yaşam alanlarının korunması ve besin maddesi arayışları gibi anti-predatör davranışların yani alarm yanıtının oluşmasını sağlayabilmektedir. Ayrıca, kimyasal alarm işaretleri, yeni predatörlerin tanınmasını sağlayan gizli bir davranış yanıtı çeşitliliğini de ortaya çıkarmaktadır. Bu sayede canlı sahip olduğu morfolojik yapı ve evrimsel süreçler sonucunda elde ettiği kazanımlar ile predatöre karşı uyarı oluşturma davranışıyla; bölgedeki predasyon tehlikesine karşı türün devamlılığına katkı sağlanmaktadır (Stabell, 1992; Chivers ve Smith, 1998; Chivers ve Mirza, 2001).

Alarm feromonları türlere göre değişiklik göstermektedir. Araştırmalara konu olan türlerin çoğunda alarm maddelerinin sadece predasyon olayı sırasında meydana gelen deri hasarlarını takiben salınmakta olduğu bilinmektedir. Cyprinidlerde alarm maddesi olarak histamin salınırken (Reed vd., 1972), golyan balıklarında (*P. phoxinus*) suda çözünebilir proteinlerle konjüge olmuş pterin

bileşiğinin salgılandığı belirtilmektedir (Pfeiffer ve Lemke, 1973). Golyan balığı ile siyah tetra balığının (*Gymnocorymbus ternetzi*) alarm sinyal sistemlerindeki aktif bileşiği; hipoksantin-3-(N)-oksit olduğu da saptanmıştır (Pfeiffer, 1978, 1982; Pfeiffer vd., 1985). Kasumyan ve Lebedeva (1979) ise golyan balığında alarm maddesinin 1100 molekül ağırlığına sahip, pH 8-9'da alkaline özelliğine sahip olduğunu belirtmiştir.

Birçok balık türünde alarm feromonları derideki klüp hücreleri (kolbenzellen), alarm madde hücreleri (ASC) ya da saksiform (Sa) hücrelerinden salgılanmaktadır (Pandey, 2012). Nöral yollarda alarm feromonlarına yanıtların incelendiği havuz balıklarında (*Carassius carassius*), iki olfaktor kanal; olfaktor bulbustan beyin dokunun diğer kısımlarına bilgi iletebilmektedir. Biri orta hat boyunca (mediyal olfaktor traktus) diğeri de kenar boyunca (lateral olfaktor traktus) uzanmaktadır. Mediyal olfaktor traktus, lateral ve mediyal demetler olarak ayrılmaktadır. Mediyal olfaktor traktusun lateral demeti; beslenme davranışını azaltırken, mediyal demetinin derideki alarm cevabını elimine edebilmektedir (Hamdani vd., 2005). Balıklarda mediyal olfaktor traktusların merkezi demetleri, stres tepkisi oluşturan alarm feromonları aracılığıyla; plazma kortizol, glukoz, potasyum ve sodyum seviyelerinin yükselmesine ve beyin dokusunun merkezine sinir uyarımının meydana gelmesine neden olabilmektedir (Malyukina vd., 1982; Lebedeva vd., 1994).

Göç Feromonları

Uzun mesafe göç eden balıklar bazı belirteçlerden yararlanırlar. Bunlar arasında üreme için spesifik bölgelerin bulunması da yer alabilir. Jeomanyetik, hidrodinamik ve kimyasal sinyaller balıklar tarafından navigasyon için kullanılabilir (Lohmann vd., 2008). Buckland (1880) her su akıntısının eşsiz bir koku demeti'ne sahip olduğunu ileri sürmüş, balıkların doğdukları akıntıyı tanımlarının ancak bu kokuyu izlemelerine bağlı olabileceğini bildirmiştir. Chidester (1924) ve White (1934), salmonidlerin doğdukları nehre dönmelerini sağlayan işaretlerin popülasyonun sahip olduğu spesifik feromonlar yoluyla gerçekleştiğini düşünmüşlerdir. Hasler ve Wisby (1951), tarafından şekillendirilen "olfaktor tanımlama" teorisine göre genç bireylerin ebeveynlerinin geçtiği akıntılardaki sucül vejetasyon, toprak ve diğer kimyasalların kokularını hafızaya aldıklarını ve bu bilgi yaşamları boyunca olfaktor hafızalarında kalabilmektedir (Hasler ve Cooper, 1976; Hasler, 1983).

Sonraki yıllarda birçok balık türünde yapılan kapsamlı çalışmalarla göç feromonları hipotezi doğrulanmıştır (Teeter, 1980; Sorensen, 1997). Örneğin olfaktor tanımlama yumurtlamak için kendi ortamlarından çok daha uzağa göç eden salmonlar için salmon göçünün oryantasyon mekanizmasının temelini oluşturmaktadır (Ueda ve Shoji 2002). Juvenil salmonlar, kalsiyum gibi küçük inorganik iyonları (Bodznick, 1978), feromonları ya da mikrobiyal artıklarla ilişkilendirilmiş büyük organik bileşikler içeren akıntılardaki biyotik ya da abiyotik koku maddelerinin izini sürerek yönlerini bulmaktadır (Hasler ve Scholz, 1983). *Salvelinus alpinus*, *S. trutta* ve *S. salar* türlerinde salmonların yaklaşık beş ila yedi yıl yaşadıkları denizden üreme için doğdukları nehre dönüşleri sırasında yönlerini bulmada, dünyaya geldikleri nehirde denize geçmeleri esnasında smolt adı verilen evrelerinde ürettikleri popülasyona spesifik feromonlara ait bir çeşit hafıza geliştirdikleri ileri sürülmektedir (Nordeng, 1977). Miles (1968), yılan balığının (*Anguilla rostrata*) aynı türün yetişkin bireylerinin bulunduğu sulara doğru yönelim gösterdiğini de saptamıştır.

Doving vd. (1980), arktik salmonlarda (*S. alpinus*) göç işaretleri olarak smoltların dışkılarında olfaktor demetin mediyal lobundan beyin dokuya bilgi iletimini sağlayan taurolitokolat, taurolitokolik sülfat, sülfotaurolitokolat ya da taurokenodeoksikolat gibi safra tuzu türevlerinin bulunduğunu bildirmiştir (Thommenssen, 1983). Amerikan göl alabalığının (*Salvelinus namaychush*) 38 temel safra asidinden 9'unun kimyasal uyarım rolüne sahip olduğu öğrenilmiştir (Zhang, 1997). Yuvarlak ağızlı balıklardan Petromizon marinus'da göç feromonları olarak petromizonol sülfat (PS), petromizonamin disülfat (PADS), petromizosterol disülfat (PSDS) ve 3-keto alkokolik asit bileşiklerinin etkinliği de tanımlanmıştır (Li ve Sorensen, 1997; Sorensen vd., 2003; Fine ve Sorensen, 2008; Vrieze vd., 2010).

Eşey Feromonları

Balıklarda oldukça gelişmiş feromonal sistemlerin aynı türün bireyleri arasındaki gamet olgunlaşmasını ya da yumurtlamayı senkronize etmek gibi üreme senkronizasyonu destekleyen temel roller oynadıkları da saptanmıştır (Liley, 1980; Stacey ve Sorensen, 1991). Balıklar omurgalı hayvanlar arasında üreme stratejileri en mükemmel olan gruplardan biri olarak tanımlanmaktadır (Mank ve Avise, 2006).

Dişi Eşey Feromonları

Dişiler balıklarda feromonların etkisiyle üreme davranışının şekillendiği ileri sürülmektedir. Örnek olarak, yumurtlamaya hazır dişiler tarafından suya salınan feromonlar, tatlısu türlerinden çiklitlerde (de Caprona, 1974) ve labirent organlı anabantidlerde (Rossi, 1969) yuva yapma ve üreme faaliyetiyle ilgili erkekler balıklarda izlenen davranışları da şekillendirebilmektedir (de Caprona, 1974). Carcharid köpek balıklarında da dişi eşey feromonlarının erkekler üzerinde benzer bir etki yarattığı anlaşılmıştır (Johnson ve Nelson, 1978).

Dişi eşey feromonlarının yapıları türsel farklılıklar göstermektedir. Bazı kemikli soğuk su balıklarında gonadal hormonal metabolitlerin (prostaglandinler ve c18, c19, c21 steroidleri) eşey feromonları gibi görev aldıkları bilinmektedir. Kemikli balıkların gonadlarının feromon düzenli konjüge steroidleri ürettikleri bilinmektedir (Scott vd., 1994). Theissen ve Sturdivant (1977), dişi siyah molilerde (*Mollienesia latipinna*) eşeysel cazibede tiroid hormonunun etkin olduğunu rapor etmişlerdir. Dişi japon balıkları (*Carassius auratus*), Atlantik salmon (*Salmo salar*), gökkuşuğu alabalığı (*Oncorhynchus mykiss*), pullu sazan (*Cyprinus carpio*) balıklarında 15-30 dk içinde plazma gonadotropin (GtH) ve testesteron (T) seviyelerini artıran urindeki primer feromonları salar ve uzun süreli (6 saat) etkiden sonra aynı türün bireyleri arasındaki sperm hareketliliğine etki ettiği gibi sperm hacmini de arttırdığı belirtilmiştir (Zeng vd., 1997). Plazmada gonadotropin seviyelerini değiştirmeden ani yanıt (10-30 sn içindeki) üreten feromonların varlığı da saptanmıştır (Yambem vd., 1999). Matsumura (1995), balon balıklarında (*Fugu niphobles*) tetradoksinin eşeysel feromon olarak kullanıldığını belirtmiştir. Olgunlaşmış dişi masu salmonlarında idrarlarından salıverilen feromonların, normal koşullar altında eterde çözünebilen bir ya da daha fazla düşük molekül ağırlıklı (<10000 M.A.) bileşikler olduğu da saptanmıştır (Yambem vd., 1999).

Erkek Eşey Feromonları

Üreme dönemi boyunca erkekler feromonları sayesinde, kendi türlerindeki dişilere çekici görünebilmektedirler. Tavolga (1956) *Bothyogobius soporator*'ta eşeysel davranışı ilk defa sistematik olarak çalışmıştır ve olgunlaşmış erkeklerin salgıladıkları kimyasal işaretlerle, dişileri ve erkekleri ayırt edebildiğini, ayrıca yumurta dökmeye hazır olan ve hazır olmayan dişiyi ayırt edebildiğini belirlemiştir. Yumurtalık sıvılarının da dişiler ortamda bulunmasa dahi erkeklerde kur yapma davranışına neden olduğunu izlediklerini bildirmiştir.

Erkek balıklarda feromonların varlığı üreme için seçilebilme avantajı olarak nitelendirilmektedir (Zielinski vd., 2003). Örnek olarak, dişileri etkilemek için erkeklerden salınan feromonların varlığı gökkuşuğu alabalıklarında (*Oncorhynchus mykiss*) (Newcombe ve Hartman, 1973), siyah kaya balığında (*Gobius joso*) (Colombo vd., 1980), kocabaş golyan balığında (*Pimephales promelas*) (Cole ve Smith, 1992), Arktik alabalığında (*S. alpinus*) (Sveinsson ve Hara, 1995) ve yuvarlak kaya balığından (*Neogobius elanostomus*) (Murphy vd., 2001) rapor edilmiştir. Erkeklerde dişilere kıyasla nöroendokrin sistem (hipotalamus-hipofiz-gonad) etkisi daha etkindir. Mosher (1954), erkek varlığının dişilerde yumurta üretimini uyardığı ve düzenli yumurtlama döngülerinin sürdürülmesinde etkili olduğunu bildirmiştir.

Erkek eşey feromonlarının yapısı da türlere göre farklılık göstermektedir. Kawabata vd. (1993), erkek *Rhodurus ocellatus ocellatus* türünün eşeysel davranışları uyarma işlevini amino asitler aracılığıyla gerçekleştirdiğini bulmuştur. Colombo vd. (1980) *Gobius joso* türü erkek eşey feromonun bir etiokolenolon glukuroniti olduğunu tanımlamıştır. Erkek ringa balıklarında (*Clupea harengus pallasii*) polar steroidler, prostaglandinler veya diğer konjugat formlarına benzer hidrofobik özellikler gösteren ve en az bir sülfat veya glukuronid grubu içeren ve dişide yumurtlama davranışını tetikleyen bir feromonun varlığı da saptanmıştır (Stacey ve Hourston, 1982).

İletişim Feromonları

Su ortamında balıkların koku aracılığıyla birbirlerini tanımaları oldukça önemli bir konudur. *Clarias batrachus*'larda, gece boyunca grubun üyelerini bir arada tutma ve sürülerde sıklaşma davranışlarının feromonlar aracılığıyla olduğu belirtilmiştir (Chandrasekhar ve Khosa, 1973). Midas çiklit balıklarında (*Cichlasoma citrinellum*) ise yavruların onlara bakan ebeveynlerini feromonlar aracılığıyla olduğu tanımlarının mümkün olduğu bilinmektedir (McKaye ve Barlow, 1976).

Balıklarda bölgesel belirteç feromonları olarak genellikle mukus salgıları, ürofiz ve idrarın görev yaptığı rapor edilmiştir. Midas çiklit (*Amphilophus citrinellus*) yavruları, anne ve babaları arasındaki ayrımı, idrardaki koku maddeleriyle belirledikleri ve idrardaki steroid titrelerinin ve peptid zincirinin eşey ayrımını sağladığı bildirilmiştir (Barnett, 1982). Üreme dönemi boyunca, çoğu türün erkeklerinin yumurtlama alanına kimyasal belirteç olarak görev yapan mukus bıraktığı ve bunun da işgalcilere karşı bir uzaklaştırma mekanizması olarak etki gösterdiği düşünülmüştür (Smith ve Murphy, 1974). *Oreochromis mossambicus*'un dominant dişilerinde rakiplerde saldırganlığı düzenleyen idrar feromonlarının varlığını gösteren idrar miktarında artışın saldırgan davranışlar sırasında olduğu belirtilmiştir (Barata vd., 2007).

Salmonidlerin akraba tanıma yetenekleri üzerine yapılan bir çalışmada; *S. alpinus* ve *Oncorhynchus kisutch* türlerinde, kardeş olmayan aynı türün bireylerinin kokularına kıyasla kardeş bireylerin kokularından etkilendikleri ileri sürülmüştür (Brown vd., 1996). Balıklarda akraba tanımlamanın genetik temeli olduğu ancak bazen sosyal deneyimler tarafından akraba tanımlama yeteneğinin gölgelenebildiği de ileri sürülmüştür (Olsén, 1999).

Yayın balığında (*Ictalurus nebulosus*) dominant ilişkilerde tür içi belirleyici vücut kokuları ve yabancı kimyasallara karşı bölgesel saldırganlığın arttığı tespit edilmiştir. Türler arası beslenme metabolitlerinin olduğu kadar spesifik feromonda sosyal davranışlarda kimyasal uyumda oldukça önemlidir (Bryant ve Atema, 1987). Nil (*Oreochromis niloticus*) ve Mozambik tilapyalarında (*O. mossambicus*) da feromon temelli sosyal davranışlar gözlenmiştir. Hiyerarşi kurmak, kur ritüellerinde, ebeveyn bakımında (ağızda kuluçka gerçekleştirme) feromonlar kullanılmaktadır (Barata vd., 2008).

Balık Populasyonlarının Yönetiminde Feromon Uygulamaları

Feromon kullanımının istilacı türlerin yayılımını kontrol altına almak, nesli tükenmekte olan türlerin korunması ve su ürünleri yetiştiriciliği uygulamalarında yer alabileceği ileri sürülmektedir. Fransız balıkçıların hasatlarını artırmak için erkekleri yem olarak kullanarak dişi yuvarlak ağızlı bofa balıkları tuzaklara çektikleri uygulamalar söz konusu olmuştur (Fontaine, 1938).

Alabalıkların derisine tutunarak doku sıvısı ve kan emerek beslenen ve parazit balık olarak bilinen yuvarlak ağızlı bofa balıklarından kurtulmak için yapılan bir çalışmada, 4-nitro-3-(triflorometil) fenol (TFM) ve 2',5'-dikloro-4-nitrosalisilanilid geliştirilmiş ve metamorfoz evresindeki bofa larvalarını öldürme amaçlı kullanılabilirdiği bildirilmiştir. Bununla birlikte, feromonlar, yumurtlama güçleri sırasında çeşitli noktalarda bofa balıklarının etkilenmesi ve yakalanması amacıyla da kullanılmıştır (Moore ve Schleen, 1980; Li vd., 2003). Diğer taraftan, Lampricidler için verimli olmasına rağmen bu uygulama gerek maaliyet açısından gerekse hedef olmayan türlere olası etkileri bakımından tartışılmakta ve alternatif uygulama arayışları sürdürülmektedir (Christie ve Goddard, 2003; Li vd., 2003; Wagner vd., 2006).

Karadeniz ve Hazar Denizi'nden 1990 yılında balast sularıyla Great Gölü (ABD)'ne yerleşen (Jude vd., 1992) ve kısa sürede Missisipi Nehri için istilacı tür haline gelen (Charlebois vd., 2001) *Neogobius melanostomus*'un kontrolü için de feromon uygulamaları yapılmıştır. Etiokolanolon (ETIO) ve ETIO-glukuronid içeren 18-, 19- ve 21- karbonlu steroidler ile dişilerin cezbedilmesi sağlanmıştır (Belanger vd., 2003).

Yumurtlama sezonları boyunca olgunlaşmış dişilerin bulunduğu kafeslerin etrafında salmonid erkeklerinin toplandığına dair de raporlar bulunmaktadır. Buna benzer olarak, Mississippi Nehri'ndeki balıkçıları da *Ictalurus punctatus*'ları kafeslerin içine dişileri yerleştirerek avlamaktadırlar (Timms ve Kleerekopper, 1972). Avrupa yılan balıkları (*Anguilla anguilla*) da aynı türün bireylerinin derilerinin bulunduğu tuzaklar ile avlanabilmektedirler (Saglio, 1982).

2009 yılında başlatılan Avustralya, Tazmanya'daki Crescent ve Sorell göllerinde eşey feromonu kullanılarak yemlendirilmiş tuzaklara erkek sazaneleri çekerek zararlı yönetimi uygulaması yapılmaktadır (Taylor vd., 2012). 2017 verilerine dayanarak, Crescent gölündeki sazaneler popülasyonu tamamen eritilmiş olup, Sorell gölünde ise popülasyonun sadece %1'inin varlığı devam ettiğinden Sorell gölünde çalışmalar devam etmektedir (Inland Fisheries Service, 2017).

Su Kirliliğinin Feromona Etkisi

Feromon moleküllerinin algılanması bazı durumlarda engellenebilmektedir. Bunlar, bu moleküllere bağlanan elementlerden, reseptörleri inhibe eden (Hubbard vd., 2002) humik asit gibi çözünmüş

bileşiklerden, olfaktor sistemin dejenerasyonundan veya koku sensör nöronlarının fonksiyonun bozulmasına neden olan ağır metallere kaynaklanabilmektedirler (Brown vd., 1982).

Çevre kirliliği su ortamına zarar vermektedir. Balıklar üzerinde çeşitli kirlenmelerin feromonal iletişim sistemlerine etkileri üzerine de çalışmalar yapıldığı görülmektedir. Bardach vd. (1965), sarı yayın balığında (*Ictalurus natalis*) deterjanların kimyasal duylara etkisine dair yaptığı çalışmada, 0,5 ppm konsantrasyonda (daha yüksek dozlar letal etkili) deterjan varlığının duyu organının kimyasal yapısında bozulmalara sebep olarak reseptör fonksiyonunda bozulmalar yarattığını bildirmişlerdir. Bloom vd. (1978), zebra balığında (*Brachydanio rerio*), subletal (0,5 ppm) çinko etkisinde, balıkların kur davranışlarını olumsuz yönde etkilendiğini bildirmiştir.

Akarsulardaki asidifikasyon etkisinde alarm feromonlarının etkilenmesi sebebiyle Salmonların tatlı suya yumurtlama göçünde aksamalar olduğu belirtilmiştir (Leduc vd., 2004). Olfaktor epitelde elektrofizyolojik ölçümler yapılarak ergin Atlantik salmonların (*Salmo salar*) erkeklerinde pH 4.5-5.5 arasında ovulasyondaki dişileri uyarmak için salınan testosteron ve üredeki iletişim kimyasallarının önemli derecede azaldığını, pH 3.5'ta ise tamamen yok olduğunu belirtmiştir (Moore, 1994).

Diazinon ve karbofuranın subletal konsantrasyonlarının etkisine maruz bırakılan Atlantik salmon balıklarında ovulasyona uğramış dişilerin oluşturduğu feromona cevap olarak erkeklerin sperm olgunlaşma yeteneklerinde düşme olduğu saptanmıştır (Waring ve Moore, 1997). Barnett (1981), kimyasal olarak kirli ortamın yavru bakımı başarısını olumsuz yönde etkilediğini belirtmiştir. Kadmiyumun düşük seviyelerinin ($2\mu\text{g/L}$) *Oncorhynchus mykiss*'te etkisine bakıldığı çalışmada, olfaktor aparatındaki birikime bağlı olarak balıkların sosyal davranışlarının etkilendiği ve baskın bireylerin solungaç dokularında daha fazla kadmiyum birikimine rastlanıldığı belirtilmiştir (Sloman vd., 2003).

SONUÇ

Feromonlar hakkında yeterli düzeyde bilgi sahibi olunması ile su ürünleri yetiştiriciliğinde kuluçkahane yönetimi uygulamalarında feromondan yararlanılabilmesi gelecekte hormon ve ilaç uygulamalarının yarattığı stresin giderilmesine katkı getirebilecektir. Ayrıca entegre zararlı yönetiminde (EZY) de feromonları kullanıldığı çalışmaların yaygınlaşması mümkün olacaktır. Bu sayede kimyasal işaretler, kanibalizm inhibitörleri, büyüme stimülatörleri, seçici cezbediciler ve yemlere ilave olarak feromondan yararlanılan balıkçılık uygulamalarının nesli tükenmekte olan türlerin korunması ve su ürünleri yetiştiriciliğine yeni türlerin kazandırılması çalışmalarında birçok avantaj sağlayacağı öngörülmektedir. Özellikle ekonomik önem taşıyan balık türleri üzerine çalışmaların yoğunlaştırılması ve feromonal aktiviteleri konusunda bulgular elde edilmesi bu canlıların kültür çalışmalarında daha başarılı sonuçların alınmasını sağlayacaktır.

KAYNAKLAR

- Barata, E. N., Hubbard, P. C., Almeida, O. G., Miranda, A., & Canário, A. V. (2007). Male urine signals social rank in the Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*). *BMC Biology*, 5(1), 54.
- Barata, E. N., Fine, J. M., Hubbard, P. C., Almeida, O. G., Frade, P., Sorensen, P. W., & Canário, A. V. (2008). A sterol-like odorant in the urine of Mozambique tilapia males likely signals social dominance to females. *Journal of Chemical Ecology*, 34(4), 438-449.
- Bardach, J. E., Fujiya, M., & Holl, A. (1965). Detergents: effects on the chemical senses of the fish *Ictalurus natalis* (le Sueur). *Science*, 148(3677), 1605-1607.
- Barnett, C. (1981). The role of urine in parent-offspring communication in a cichlid fish. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 55(2), 173-182.
- Barnett, C. (1982). The chemosensory responses of young cichlid fish to parents and predators. *Animal Behaviour*, 30(1), 35-42.
- Bassler, B. L., & Winans, S. C. (2008). Chemical communication among bacteria (p. 279). S. C. Winans, & B. L. Bassler (Eds.). Washington, DC: ASM Press.
- Belanger, R. M., Smith, C. M., Corkum, L. D., & Zielinski, B. S. (2003). Morphology and histochemistry of the peripheral olfactory organ in the round goby, *Neogobius melanostomus* (Teleostei: Gobiidae). *Journal of Morphology*, 257(1), 62-71.
- Bloom, H. D., & Perlmutter, A. (1978). Possible pheromone mediated reproductive isolation in two species of cyprinid fishes of the genus, *Brachydanio*. *Journal of Fish Biology*, 13(1), 47-50.

- Bodznick, D. (1978). Calcium ion: an odorant for natural water discriminations and the migratory behavior of sockeye salmon. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural and Behavioral Physiology*, 127(2), 157-166.
- Brown, S.B., Evans, R.E., Thompson, B.E., & Hara, T.J. (1982). Chemoreception and aquatic pollutants. In: Chemoreception in fish (pp 363–393), Elsevier, Amsterdam.
- Brown, G. E., Brown, J. A., & Wilson, W. R. (1996). The effects of kinship on the growth of juvenile Arctic charr. *Journal of Fish Biology*, 48(3), 313-320.
- Bryant, B. P., & Atema, J. (1987). Diet manipulation affects social behavior of catfish. *Journal of Chemical Ecology*, 13(7), 1645-1661.
- Buckland, F. (1880). Natural History of British Fishes, Unwin Pub., London.
- Burnard, D., Gozlan, R. E., & Griffiths, S. W. (2008). The role of pheromones in freshwater fishes. *Journal of Fish Biology*, 73(1), 1-16.
- Chandrasekhar, K., & Chacko, T. (1970). Effect of electrical stimulation of the olfactory mucosa on the hypothalamo-hypophyseal neurosecretory system in the fresh water teleostean fish, *Ophiocephalus punctatus*. *Indian Journal of Zootomy*, 11, 105-113.
- Charlebois, P. M., Corkum, L. D., Jude, D. J., & Knight, C. (2001). The round goby (*Neogobius melanostomus*) invasion: current research and future needs. *Journal of Great Lakes Research*, 27(3), 263-266.
- Chidester, F. E. (1924). A critical examination of the evidence for physical and chemical influences on fish migration. *Journal of Experimental Biology*, 2(1), 79-118.
- Chivers, D. P., & Smith, R. J. F. (1998). Chemical alarm signalling in aquatic predator-prey systems: a review and prospectus. *Ecoscience*, 5(3), 338-352.
- Chivers, D. P., & Mirza, R. S. (2001). Predator diet cues and the assessment of predation risk by aquatic vertebrates: a review and prospectus. In Chemical Signals in Vertebrates 9 (pp. 277-284). Springer, Boston, MA.
- Christie, G. C., & Goddard, C. I. (2003). Sea Lamprey International Symposium (SLIS II): advances in the integrated management of sea lamprey in the Great Lakes. *Journal of Great Lakes Research*, 29, 1-14.
- Chung-Davidson, Yu-Wen, Mar Huertas, and Weiming Li. (2010). A review of research in fish pheromones." Chemical communication in crustaceans. Springer, New York, NY,. 467-482.
- Cole, K. S., & Smith, R. J. F. (1992). Attraction of female fathead minnows, *Pimephales promelas*, to chemical stimuli from breeding males. *Journal of Chemical Ecology*, 18(7), 1269-1284.
- Colombo, L., Marconato, A., Belvedere, P. C., & Friso, C. (1980). Endocrinology of teleost reproduction: a testicular steroid pheromone in the black goby, *Gobius joso* L. *Italian Journal of Zoology*, 47(3-4), 355-364.
- de Caprona, M. D. C. (1974). The effect of chemical stimuli from conspecifics on the behavior of *Haplochromis burtoni* (Cichlidae, Pisces). *Experientia*, 30(12), 1394-1395.
- Doving, K. B., Selset, R., & Thommesen, G. (1980). Olfactory sensitivity to bile acids in salmonid fishes. *Acta Physiologica Scandinavica*, 108(2), 123-131.
- Fine, J. M., & Sorensen, P. W. (2008). Isolation and biological activity of the multi-component sea lamprey migratory pheromone. *Journal of Chemical Ecology*, 34(10), 1259-1267.
- Fontaine, M. (1938). La lamproie marine. Sa peche et son importance economique. *Bull. Sco. Oceanogr. Fr*, 17, 1681-1687.
- Hamdani, E. H., & Døving, K. B. (2005). Specific projection of the sensory crypt cells in the olfactory system in crucian carp, *Carassius carassius*. *Chemical senses*, 31(1), 63-67.
- Hara, T.J. (1992). "Fish Chemoreception", Chapman & Hall, London.
- Hasler, A. D., & Wisby, W. J. (1951). Discrimination of stream odors by fishes and its relation to parent stream behavior. *The American Naturalist*, 85(823), 223-238.
- Hasler, A. D., & Cooper, J. C. (1976). Chemical cues for homing salmon. *Experientia*, 32(9), 1091-1093.
- Hasler, A. D. (1983). Synthetic chemicals and pheromones in homing salmon. *Control Processes in Fish Physiology*, Croom Helm, London, 103-116.
- Hasler, A. D., & Scholz, A. T. (1983). Olfactory imprinting and homing in salmon: Investigations into the mechanism of the imprinting process (Vol. 14). Springer Science & Business Media.
- Hubbard, P. C., Barata, E. N., & Canario, A. V. (2002). Possible disruption of pheromonal communication by humic acid in the goldfish, *Carassius auratus*. *Aquatic toxicology*, 60(3-4), 169-183.
- Inland Fisheries Service. (2017). Inland Fisheries Service Carp Management Program, Tasmania, Australia.
- Johnson, R. H., & Nelson, D. R. (1978). Copulation and possible olfaction-mediated pair formation in two species of carcharhinid sharks. *Copeia*, 1978(3), 539-542.
- Johnston, R. E. (2003). Chemical communication in rodents: from pheromones to individual recognition. *Journal of Mammalogy*, 84(4), 1141-1162.
- Jude, D. J., Reider, R. H., & Smith, G. R. (1992). Establishment of Gobiidae in the Great Lakes basin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49(2), 416-421.

- Kasumyan, A. O., & Lebedeva, N. Y. (1979). New data on the nature of the alarm pheromone in cyprinids. *Journal of Ichthyology*, 19, 109-114.
- Kawabata, K. (1993). Induction of sexual behavior in male fish (*Rhodeus ocellatus ocellatus*) by amino acids. *Amino Acids*, 5(3), 323-327.
- Kikuyama, S., Toyoda, F., Iwata, T., Umezawa, K., Takahashi, N., Matsukawa, H., & Miura, S. (1998). Sodefrin, a novel peptide pheromone in the newt cloacal gland. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 839(1), 60-65.
- Lebedeva, N. Y., Lebedev, V. I., & Golovkina, T. V. (1994). Pheromone of the trout--stress inducer. *Biophysics*, 39(3), 527-530.
- Leduc, A. O., Kelly, J. M., & Brown, G. E. (2004). Detection of conspecific alarm cues by juvenile salmonids under neutral and weakly acidic conditions: laboratory and field tests. *Oecologia*, 139(2), 318-324.
- Li, W., & Sorensen, P. W. (1997). Highly independent olfactory receptor sites for naturally occurring bile acids in the sea lamprey, *Petromyzon marinus*. *Journal of Comparative Physiology A*, 180(4), 429-438.
- Li, W., Scott, A. P., Siefkes, M. J., Yun, S. S., & Zielinski, B. (2003). A male pheromone in the sea lamprey (*Petromyzon marinus*): an overview. *Fish Physiology and Biochemistry*, 28(1-4), 259-262.
- Liley, N. R. (1980). Patterns of hormonal control in the reproductive behavior of fish, and their relevance to fish management and culture programs. In ICLARM Conference Proceedings (Philippines).
- Lohmann, K. J., Lohmann, C. M., & Endres, C. S. (2008). The sensory ecology of ocean navigation. *Journal of Experimental Biology*, 211(11), 1719-1728.
- Malyukina, G. A., Martem'yanov, V. I., & Flerova, G. I. (1982). Alarm pheromone as a stress factor for fish. *Vopr. Ikhtiol*, 22, 338-341.
- Mank, J. E., & Avise, J. C. (2006). The evolution of reproductive and genomic diversity in ray-finned fishes: insights from phylogeny and comparative analysis. *Journal of Fish Biology*, 69(1), 1-27.
- Matsumura, K. (1995). Tetradoxin as a pheromone. *Nature*, 378, 563-564.
- McKaye, K. R., & Barlow, G. W. (1976). Chemical recognition of young by the Midas cichlid, *Cichlasoma citrinellum*. *Copeia*, 276-282.
- Miles, S. G. (1968). Rheotaxis of elvers of the American eel (*Anguilla rostrata*) in the laboratory to water from different streams in Nova Scotia. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 25(8), 1591-1602.
- Moore, H. H., & Schleen, L. P. (1980). Changes in spawning runs of sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in selected streams of Lake Superior after chemical control. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37(11), 1851-1860.
- Moore, A. (1994). An electrophysiological study on the effects of pH on olfaction in mature male Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *Journal of Fish Biology*, 45(3), 493-502.
- Mosher, C. (1954). Observations on the spawning behavior and the early larval development of the sargassum fish, *Histrio histrio* (Linnaeus). *Zoologica*, 39(4), 141-152.
- Müller, D. G., Kawai, H., Stache, B., Fölster, E., & Boland, W. (1990). Sexual pheromones and gamete chemotaxis in *Analipus japonicus* (Phaeophyceae). *Experientia*, 46(5), 534-536.
- Murphy, C. A., Stacey, N. E., & Corkum, L. D. (2001). Putative steroidal pheromones in the round goby, *Neogobius melanostomus*: olfactory and behavioral responses. *Journal of Chemical Ecology*, 27(3), 443-470.
- Newcombe, C., & Hartman, G. (1973). Some chemical signals in the spawning behavior of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 30(7), 995-997.
- Nordeng, H. (1977). A pheromone hypothesis for homeward migration in anadromous salmonids. *Oikos*, 28, 155-159.
- Olsén, H. (1999). Present knowledge of kin discrimination in salmonids. *Genetica*, 104(3), 295-299.
- Pandey, A. K. (2005). Recent advances in fish pheromone research with emphasis on their potential applications in fisheries. *Journal of Applied Zoological Researches*, 16(2), 210-216.
- Pandey, A. K. (2009). Fish pheromones and their potential applications in breeding, aquaculture and fishery management. In: Recent Advances in Hormonal Physiology of Fish and Shellfish Reproduction (pp. 69-98), Narendra Publishing House, Delhi.
- Pandey, A.K. (2012). Recent Advances In Fish Pheromone Research With Emphasis On Their Potential Applications In Aquaculture And Fishery Management. *Journal of Experimental Zoology India*, 15(1), 1-22.
- Pfeiffer, W., & Lemke, J. (1973). Untersuchungen zur Isolierung und Identifizierung des Schreckstoffes aus der Haut der Elritze, *Phoxinus phoxinus* (L.)(Cyprinidae, Ostariophysi, Pisces). *Journal of Comparative Physiology*, 82(4), 407-410.
- Pfeiffer, W. (1978). Heterocyclic compounds as releasers of the fright reaction in the giant danio, *Danio malabaricus* (Jerdon)(Cyprinidae, Ostariophysi, Pisces). *Journal of Chemical Ecology*, 4(6), 665-673.
- Pfeiffer, W. (1982). Chemical signals in communication. In: Chemoreception in Fishes", (ed: Hara T J), 307-336. Elsevier Sci. Pub.Co., Amsterdam.

- Pfeiffer, W., Riegelbauer, M.G., Scheibleri, B. (1985). Effects of hypothanthine-3(N)-oxide and hypothanthine-1(N)-oxide on central nervous excitation of the black tetra, *Gymnocorymbus ternetzi* (Characidae, Ostariophysi, Pisces) indicated by dorsal light response. *Journal of Chemical Ecology*, 11, 507-524.
- Reed, J. R., Wieland, W., & Kimbrough, T. D. (1972). A study on the biochemistry of alarm substances in fish. In Proc. of the 26th Ann. Conference, SE Assoc. of Game & Fish Commissioners, Knoxville (pp. 608-610).
- Rossi, A. C. (1969). Chemical signals and nest-building in two species of Colisa (Pisces, Anabantidae). *Monitore Zoologico Italiano-Italian Journal of Zoology*, 3(4), 225-237.
- Saglio, P. (1982). Use of intraspecific biological extracts to trap eels (*Anguilla anguilla* L.) in the field. Demonstration of the pheromonal attractivity of the skin mucus [freshwaters, intraspecific communication, pheromones]. *Acta Oecologica. Oecologia Applicata*.
- Scott, A. P., Liley, N. R., & Vermeirssen, E. L. M. (1994). Urine of reproductively mature female rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), contains a priming pheromone which enhances plasma levels of sex steroids and gonadotrophin II in males. *Journal of Fish Biology*, 44(1), 131-147.
- Scott, A. P., & Vermeirssen, E. L. M. (1994). Production of conjugated steroids by teleost gonads and their role as pheromones. *Perspectives in Comparative Endocrinology*, 645-654.
- Sloman, K. A., Scott, G. R., Diao, Z., Rouleau, C., Wood, C. M., & McDonald, D. G. (2003). Cadmium affects the social behaviour of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquatic Toxicology*, 65(2), 171-185.
- Smith, R. J. F., & Murphy, B. D. (1974). Functional morphology of the dorsal pad in fathead minnows (*Pimephales promelas* Rafinesque). *Transactions of the American Fisheries Society*, 103(1), 65-72.
- Sorensen, P. W. (1992). Hormonally derived sex pheromones in goldfish: a model for understanding the evolution of sex pheromone systems in fish. *The Biological Bulletin*, 183(1), 173-177.
- Sorensen, P. W. (1996). Biological responsiveness to pheromones provides fundamental and unique insight into olfactory function. *Chemical Senses*, 21(2), 245-256.
- Stabell, O. B. (1992). Olfactory control of homing behaviour in salmonids. In Fish chemoreception (pp. 249-270). Springer, Dordrecht.
- Stacey, N. E., & Hourston, A. S. (1982). Spawning and feeding behavior of captive Pacific herring, *Clupea harengus pallasi*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39(3), 489-498.
- Stacey, N.E., & Sorensen, P.W. (1986). 17 α ,20/gb-Dihydroxy-4-pregnen-3-one: a steroidal primer pheromone which increases milt volume in the goldfish, *Carassius auratus*. *Canadian Journal of Zoology*, 64, 2412-2417.
- Sveinsson, T., & Hara, T. J. (1995). Mature males of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, release F-type prostaglandins to attract conspecific mature females and stimulate their spawning behaviour. *Environmental Biology of Fishes*, 42(3), 253-266.
- Tavolga, W.N. (1956). Visual, chemical and sound stimuli as cues in sex discriminatory behaviour of the gobiid fish, *Bothyogobio soporator*. *Zoologica*, 41, 49-64.
- Taylor, A. H., Tracey, S. R., Hartmann, K., & Patil, J. G. (2012). Exploiting seasonal habitat use of the common carp, *Cyprinus carpio*, in a lacustrine system for management and eradication. *Marine and Freshwater Research*, 63(7), 587-597.
- Teeter, J. (1980). Pheromone communication in sea lampreys (*Petromyzon marinus*): implications for population management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37(11), 2123-2132.
- Teichmann, H. (1962). Die Chemorezeption der Fische. *Ergebnisse der Biologie*, 25, 177-205.
- Theissen, D.D., Sturdivant, S.K. (1977). Female pheromone in the black molly fish (*Mollinesis latipinna*). *Journal of Chemical Ecology*, 3, 207-217
- Thommessen, G. (1983). Morphology, distribution and specificity of olfactory receptor cells in salmonid fishes. *Acta Physiologica Scandinavica*, 117, 241-249.
- Timms, A. M., & Kleerekoper, H. (1972). The locomotor responses of male *Ictalurus punctatus*, the channel catfish, to a pheromone released by the ripe female of the species. *Transactions of the American Fisheries Society*, 101(2), 302-310.
- Ueda, H., & Shoji, T. (2002). Physiological mechanisms of homing migration in salmon. *Fisheries science*, 68(sup1), 53-56.
- Von Frisch, K. (1938). Zur Psychologie des Fisch-Schwarmes. *Naturwissenschaften*, 26, 601-606.
- Vermeirssen, E. L., & Scott, A. P. (1996). Excretion of free and conjugated steroids in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): evidence for branchial excretion of the maturation-inducing steroid, 17, 20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one. *General and Comparative Endocrinology*, 101(2), 180-194.
- Vrieze, L. A., Bjerselius, R., & Sorensen, P. W. (2010). Importance of the olfactory sense to migratory sea lampreys *Petromyzon marinus* seeking riverine spawning habitat. *Journal of Fish Biology*, 76(4), 949-964.

- Wagner, C. M., Jones, M. L., Twohey, M. B., & Sorensen, P. W. (2006). A field test verifies that pheromones can be useful for sea lamprey (*Petromyzon marinus*) control in the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63(3), 475-479.
- Waring, C. P., & Moore, A. (1997). Sublethal effects of a carbamate pesticide on pheromonal mediated endocrine function in mature male Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr. *Fish Physiology and Biochemistry*, 17(1-6), 203-211.
- White, H.C. (1934). Some facts and theories concerning the Atlantic salmon. *Transactions of the American Fisheries Society*, 64(1), 360-362.
- Wyatt, T.D. (2003). *Pheromones and Animal Behaviour: Communication by Smell and Taste*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Wyatt, T. D. (2009). Fifty years of pheromones. *Nature*, 457(7227), 262.
- Wysocki, C. J., Preti, G. (2010). Human pheromones: what's purported, what's supported? Sense of Smell Institute White Paper. The Fragrance Foundation, New York.
- Yambem, H., Shindo, M., & Yamazaki, F. (1999). A releaser pheromone that attracts males in the urine of mature female masu salmon. *Journal of Fish Biology*, 55(1), 158-171.
- Zeng, F., Shu, S., Park, Y. I., & Ramaswamy, S. B. (1997). Vitellogenin and egg production in the moth, *Heliothis virescens*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology: Published in Collaboration with the Entomological Society of America*, 34(3), 287-300.
- Zhang, C. (1997). Bile acids as potential pheromones in lake char, *Salvelinus namaycush*: an electrophysiological, biochemical and behavioural study", Ph.D. Thesis. University of Manitoba, Winnipeg, Canada.
- Zielinski, B., Arbuckle, W., Belanger, A., Corkum, L. D., Li, W., & Scott, A. P. (2003). Evidence for the release of sex pheromones by male round gobies (*Neogobius melanostomus*). *Fish Physiology and Biochemistry*, 28(1-4), 237-239.