

Aktive, rhythmische Ventilation des Geruchsorgans bei Stachelaalen (Mastacembelidae)

Active, Rhythmical Ventilation of the Olfactory Chamber in Mastacembelid Fishes

Arthur Holl

I. Zoologisches Institut, Universität Gießen

(Z. Naturforsch. 29 c, 787–789 [1974]; eingegangen am 23. August 1974)

Ventilation Mechanism, Olfactory Organ, Mastacembelidae

The mode of the olfactory ventilation in fishes of the family Mastacembelidae — tested experimentally — was found to be of an active type, depending on gill- and mandibular movements as well as on the unique structure of the nasal organ itself. This mechanism (sniffing) conditions high performance of olfactory information.

Experimentell konnte an leicht narkotisierten Versuchstieren — Arten der Familie Mastacembelidae — nachgewiesen werden, daß fast synchron mit der Branchiokinetik und einer sie begleitenden, leichten Splanchnokinetik eine rhythmische Ventilation der Riechhöhlen erfolgt. Dabei wird über die beiden vorderen, auf Hautröhren sitzenden Nasenöffnungen Wasser portionsweise in die jeweilige Riechhöhle eingesaugt und anschließend durch hintere Öffnungen wieder ausgestoßen. Für den Ablauf dieses Pumpmechanismus sind je ein accessorischer Hautsack, der mit der eigentlichen Riechhöhle in Verbindung steht, sowie zwei an verschiedenen Stellen lokalisierte, häutige Ventilklappen von besonderer Bedeutung. Die Befähigung zur aktiven, permanenten Durchströmung der Riechhöhle (Erschnüffeln von Duftstoffen kleinster Portionen) läßt vermuten, daß der Geruchssinn bei Stachelaalen eine hervorragende Rolle spielt.

Eine aktive Nasenventilation ist auch für Lungenfische¹ sowie einzelne Knochenfischearten^{2–8} bekannt. Soweit untersucht, handelt es sich um relativ einfache Mechanismen^{5, 6}. Gewöhnlich wird jedoch bei Fischen die Riechhöhle mit den am Boden angeordneten Riechfalten passiv bewässert, und zwar im Verlauf der Schwimmbewegung^{3, 4, 6, 9}. Hinzu kommen kann eine (schwache) Durchströmung infolge Cilienbewegung^{3, 4, 10, 11}. In anderen Fällen, wie bei verschiedenen Knorpelfischen^{12–14}, aber auch Knochenfischen¹⁵, liegt eine mittelbar aktive Wasserversorgung des Geruchsorgans vor, die von der Respirationsbewegung abhängt.

Als erheblich abweichend von diesen genannten, relativ einfachen Mechanismen muß der Modus der Riechhöhlenventilation bei den Stachelaalen einge-

stuft werden. Zur Klärung des Ventilationsvorganges wurden Versuche mit verschiedenen Farblösungen (Tusche, Karmin, Methylenblau) sowie mit feinsten Sandpartikeln an Vertretern von 3 Arten der Mastacembeliden: *Macrogathus aculeatus*, *Mastacembelus maculatus* und *Mastacembelus erythrotaenia* durchgeführt. Da die Versuchstiere nach Einbringen der Farbsubstanz beunruhigt wurden, war es erforderlich, eine leichte Narkose (MS 222) vorzunehmen. Zusätzlich wurden Filmaufnahmen mit hoher Bildfrequenz gemacht, die es ermöglichten, die Farbstoffbewegung besser zu analysieren.

Wie die zahlreichen Beobachtungen ergaben, wird Wasser in regelmäßigem Rhythmus portionsweise durch die Vorderöffnungen des Geruchsorgans eingesaugt und dann mit kräftigem Druck durch hintere Öffnungen wieder ausgepreßt (Abb. 1). Einsaugen

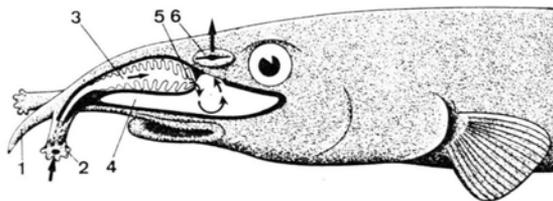


Abb. 1. *Mastacembelus spec.* a. Kopf mit „Nasensystem“ einer Seite im Längsschnitt (schematisch). 1. Rostrum, 2. Hautröhren mit Vorderöffnung des Geruchsorgans, 3. Riechhöhle mit Riechfalten, 4. accessorischer Sack, 5. hintere, innere Öffnung des Geruchsorgans mit Hautklappe („Innenventil“), 6. Mündung des Riechsackes mit „Außenventil“. Pfeile zeigen Strömungsrichtung an.

und Ausstoßen des „Riechwassers“ erfolgen nicht simultan, sondern alternierend. Bemerkenswert ist dabei die Konstanz der Strömungsrichtung. Weiterhin wurde eine exakte Abhängigkeit der Ventilationsfrequenz und -intensität von der Operkularbewegung registriert. Hierbei besteht eine geringe Zeitdifferenz insofern, als das Einsetzen der Operkularadduktion dem Einsaugbeginn beim Ventilationsvorgang folgt. Kommt es zu einer Änderung im Atemrhythmus, so ändert sich auch der Ventilationsrhythmus entsprechend. Atempausen haben ein Aussetzen der Nasenventilation zur Folge. Erst, wenn durch stärkere Narkose Frequenz und Amplitude der Respirationsbewegung erheblich reduziert sind, fällt die Nasenventilation aus, ein deutlicher Hinweis für die enge Beziehung der beiden Systeme.

Zur Klärung des Mechanismus wurde bei mehreren Stachelaalen eine Präparation der gesamten dorsalen Kopffregion bis zum Auge vorgenommen. Zunächst fällt schon auf, daß dem Oberkiefer bzw. der Ethmoidalregion ein stark muskulöses, bewegliches Rostrum vorgelagert ist, das zwei nach der Seite gerichtete Hautröhren trägt (Abb. 1). Die ter-

Sonderdruckanforderungen an Prof. Dr. A. Holl, I. Zoologisches Institut der Universität Gießen, D-6300 Gießen, Stephanstr. 24.



Dieses Werk wurde im Jahr 2013 vom Verlag Zeitschrift für Naturforschung in Zusammenarbeit mit der Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften e.V. digitalisiert und unter folgender Lizenz veröffentlicht: Creative Commons Namensnennung-Keine Bearbeitung 3.0 Deutschland Lizenz.

Zum 01.01.2015 ist eine Anpassung der Lizenzbedingungen (Entfall der Creative Commons Lizenzbedingung „Keine Bearbeitung“) beabsichtigt, um eine Nachnutzung auch im Rahmen zukünftiger wissenschaftlicher Nutzungsformen zu ermöglichen.

This work has been digitalized and published in 2013 by Verlag Zeitschrift für Naturforschung in cooperation with the Max Planck Society for the Advancement of Science under a Creative Commons Attribution-NoDerivs 3.0 Germany License.

On 01.01.2015 it is planned to change the License Conditions (the removal of the Creative Commons License condition "no derivative works"). This is to allow reuse in the area of future scientific usage.

minale Öffnung dieser Röhren entspricht jeweils einer der beiden vorderen Nasenöffnungen. Unter Erweiterung zieht jeder Röhrenkanal in die Tiefe zur Ethmoidalregion und geht hier in eine schlauchförmig angeordnete Riechkammer über, welche zahlreiche, ringförmig angeordnete Riechfolien aufweist (Abb. 1). Die Riechkammer selbst mündet nun aber caudal nicht direkt nach außen, sondern findet Anschluß an einen ventral von ihr liegenden accessorischen Hautsack, der als solcher getrennt, bis unter das Auge zieht (Abb. 1). Sein Volumen ist in expandiertem Zustand größer als das der Riechkammer. Dies geht aus histologischen Betrachtungen von Längs- und Querschnitten der entsprechenden Kopfregionen hervor.

Wichtig für das Verständnis des Ventilationsmechanismus ist die Struktur der Kommunikationsstelle zwischen Riechhöhle und accessorischem Sack: hier befindet sich eine Hautlamelle, die offenbar wie ein Klappenventil arbeitet und Wasser unter den vorliegenden Bedingungen nur in einer Richtung passieren läßt, nämlich aus der Riechhöhle in den accessorischen Sack. Möglicherweise tragen jedoch auch die hintersten Riechfolien, die caudal geneigt sind, zum temporären Verschuß der Riechhöhle mit bei (Abb. 1). Der accessorische Sack führt über

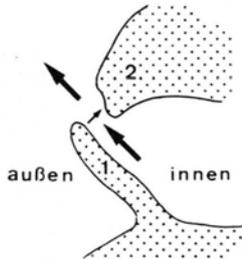


Abb. 2. Querschnitt der äußeren Riechsacköffnung (schematisch bei Offenstellung des Hautlappens (1). 2, dorsaler Rand der Öffnung.

eine nahe dem Augenvorderrand gelegene Öffnung nach außen. Diese ist ebenfalls mit einer als Auslaßventil wirkenden, auswärts gerichteten Hautklappe versehen, so daß kein Rückstrom während der Expansion des Riechsackes möglich ist (Abb. 1, 2).

Zur ersten Phase des Ventilationsvorganges kommt es, wenn – wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Operkularbewegung bzw. dem synchronen Schlag des Maxillarsegels – der häutige Sack eine Volumenvergrößerung erfährt und Wasser

bei jetzt geöffnetem „Innenventil“ aus der Riechhöhle ansaugt. Zugleich strömt über die Vorderöffnung eine entsprechende Wasserportion in die Riechkammer ein. Im Verlauf des Ansaugvorganges bleibt das Klappenventil der hinteren, äußeren Öffnung geschlossen. In einer zweiten Phase erfolgt offenbar ein Zusammenpressen des Hautsackes, also eine Volumenverminderung: Das Innenventil schließt sich bei gleichzeitigem Aufstellen des Außenventils, und das im accessorischen Sack befindliche Wasser wird über die hintere, äußere Öffnung ausgestoßen. Der Schlag der Außenventilklappen, der für linkes und rechtes Organ gleichzeitig erfolgt, kann am lebenden Tier deutlich beobachtet werden. Es fällt hierbei auf, daß die Öffnungszeit besonders kurz, die Verschlussdauer dagegen relativ lang ist.

Dieser komplexe, aber höchst effektive Ventilationsmechanismus des Geruchsorgans, der mit der Respirationskinetik eng gekoppelt zu sein scheint, ermöglicht es den Stachelaalen regelrecht zu schnüffeln bzw. zu schnuppern. Die Tiere, die in Südostasien und Afrika (je nach Art) beheimatet sind, suchen als Bodenbewohner das Substrat nach Nahrungsobjekten ab. Dabei wird das sehr bewegliche Rostrum in Substratlücken eingeführt oder über die Bodenoberfläche hin und her bewegt, so daß die exponierten vorderen Riechöffnungen am unmittelbaren Suchort auch kleinste Duftstoffportionen aufnehmen können. Letztlich ist auf diese Weise das Optimum einer gezielten olfaktorischen Orientierung auf kleinstem Raum bei einem Fisch erreicht. Für eine demgegenüber unbedeutende Rolle des Geschmackssinns bei den Stachelaalen – etwa im Vergleich zu den Cypriniden oder Siluriden – spricht die auffallend geringe Anzahl von Geschmacksknospen innerhalb der Mundhöhle (eigene histologische Befunde).

Nach diesen vorläufigen Befunden soll der Mechanismus der Bewegungsübertragung vom Operkularapparat auf den accessorischen Sack näher untersucht werden, wobei vor allem die Frage zu beantworten ist, ob und inwieweit Muskulatur des Operkularapparates und Maxillarsegels und (oder) Deplazierungseffekte von Schädelknochen eine Rolle spielen. Außerdem dürfte es von Interesse sein, die Differenzierung der Nase bei den Stachelaalen einer Bearbeitung zu unterziehen.

Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

¹ J. W. Atz, Quart. Rev. Biol. **27**, 366 [1952].

² G. H. Parker u. R. E. Sheldon, Bull. U.S. Bur. Fish. **32**, 33 [1912].

³ M. Pipping, Soc. Sci. Fennica Helsingfors **2** (4), 1 [1926].

⁴ M. Pipping, Soc. Sci. Fennica Helsingfors **2** (10), 1 [1927].

⁵ L. Berghe van den, Bull. Acad. R. Beld. Cl. Sci. **15**, 278 [1929].

⁶ K. Liermann, Z. Anat. Entwickl. Gesch. **100**, 1 [1933].

- ⁷ A. Holl u. W. Meinel, Helgoländer wiss. Meeresunters. **18**, 404 [1968].
- ⁸ R. H. Burne, Proc. Zool. Soc. Lond. **1909**, 610.
- ⁹ M. Copeland, J. Exp. Zool. **12**, 363 [1912].
- ¹⁰ H. Teichmann, Z. vergl. Physiol. **42**, 206 [1959].
- ¹¹ H. Teichmann, Ergebn. Biol. **25**, 177 [1962].
- ¹² G. Wahlert von, Veröf. Inst. Meereskd. Bremerhaven, **Sonderband II**, 337 [1966 a].
- ¹³ G. Wahlert von, Stuttgart, Beitr. Naturkd. **1966 b**, 159.
- ¹⁴ A. Holl, Z. Morph. Tiere **74**, 271 [1975].
- ¹⁵ A. Holl *et al.*, Helgoländer wiss. Meeresunters. **21**, 103 [1970].