

(Wiss. Ergebnisse der Amazonas-Ucayali-Expedition Dr. K. H. LÜLING 1959/60)

Über die Atmung des *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Pisces, Erythrinidae)

(unter besonderer Berücksichtigung eines neu entdeckten
Atmungshilfsorganes)

Von K. H. LÜLING

Einleitung

Bei meinen Untersuchungen im Jahre 1959 zur Biologie und Ökologie des *Arapaima gigas* (Cuvier) im Einzugsgebiet des unteren Ucayali (peruanischer Amazonas) traf ich verschiedentlich mit dem Erythriniden *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Spix) zusammen. Besonders am unteren Pacaya, einem Nebenfluß, der linksseitig in den Seitenarm Puinahua des unteren Rio Ucayali einmündet, ist diese Fischart (von den Eingeborenen dort „shuyo“ genannt¹⁾) stellenweise sehr häufig. Auf dem Höhepunkt der Niedrigwasserzeit Ende August und im September fand ich sie vornehmlich in kleinen wassergefüllten Senken zwischen schmalen Seitenarmen (caño) des Flusses und deren Cocha. Hier in diesen zumeist von der Urwaldvegetation völlig überdeckten Kleingewässern, letzten Rückständen aus der Zeit des steigenden Wassers (Dezember bis Mai), leben sie oft in Gemeinschaft vieler kleiner Characiden (z. B. *Hyphessobrycon gracilior* Gery, *H. tenuis* Gery, *Oxybrycon parvulus* Gery, *Cheirodon luelingi* Gery, *Hemigrammus ocellifer* [Steindachner], *H. luelingi* Gery, *Pyrhulina eleonorae* Fowler u. a.) mit dem Elektrischen Aal, *Electrophorus electricus* (L.) zusammen. Große *Electrophorus* ernähren sich in der Hauptsache, wie ich beobachtete (auch Böker, 1932, sah das unter ähnlichen Verhältnissen im Igarapé des Rio Capim in Brasilien), von diesen Erythriniden.

Das Wasser dieser gesträuchüberdeckten Kleingewässer ist meist kristallklar, gut mit Sauerstoff versorgt, angesäuert (pH 5,8), verhältnismäßig kühl und nahrungsarm. *Hoplerythrinus* ernährt sich von Anflugnahrung (größere Insekten), die auf die schwimmpflanzenfreie Wasseroberfläche fallen, und von den kleinen oben genannten Characiden-Arten dieses Gewässers.

Mit einigen zivilisierten Cocama-Indianern zusammen habe ich im September 1959 am unteren Rio Pacaya eine ganze Reihe erwachsener *Hoplerythrinus unitaeniatus* gefangen, als wir in einem dieser kleinen Rückzugsgewässer einen riesigen 2,45 m langen *Electrophorus electricus* feststellten und beobachteten.

¹⁾ Im brasilianischen Amazonasdistrikt heißt dieser Erythrinide „jeju“, während der nächste Verwandte *Hoplias malabaricus* (Bloch) dort „traira“ genannt wird. *H. malabaricus* heißt im Oriente Perus Puñundero oder Fasacuy.

Es lag mir sehr daran, einige *Hoplerythrinus* zu konservieren und auch für anatomische Untersuchungen der Schwimmblase zu halten. Diese dient nämlich der Aufnahme atmosphärischer Luft zur Atmung, denn es bleiben die gestaltlich und funktionell pulmonoiden Schwimmblasen spärliche Ausnahmen und können gerade bei den Erythrinidae-Characidae (das sehr große Heer der Characiden zeigt nämlich sonst keinen einzigen Fall der Umgestaltung der Schwimmblase zum Atmungsorgan) recht wohl als Ergebnis einer Anpassung an besondere Lebensverhältnisse gedeutet werden.

Mein Interesse gerade an dieser Fischart wurde um so größer, als ich beim Fang der Tiere zu meinem größten Erstaunen sah, daß meine Hände von Fischblut beschmiert waren, sobald ich die sonst unverletzten Fische im Netz griff und an mich nahm. Das war höchst bemerkenswert, denn ich kenne keinen unverletzten Fisch, der zu bluten beginnt, wenn man ihn nur mit den Händen festhält.

Ich habe dann sofort die betreffenden Tiere gründlich untersucht und stellte am Rande des Operculums eine starke Durchblutungszone fest, die Blut entließ, wenn man nur leicht darüber hinstrich. Ich hatte sofort den Verdacht, daß es sich hier nicht um ein blutunterlaufenes Feld (Oedem) handelte, das sich an einer sehr feinhäutigen Stelle durch das Anfassen momentan bildet, sondern vielmehr um ein ständig vorhandenes Kapillarnetz als Atmungshilfsorgan; und das bei einer Fischart, die neben der Kiemenatmung auch noch, wie bereits erwähnt, durch die Schwimmblase atmen kann! Hier war ich rein zufällig auf eine besondere Bildung gestoßen, die bisher überhaupt nicht erwähnt, d. h. nicht beachtet wurde oder aber für ein nicht weiter hervorzuhebendes Erythrophorenfeld (dem normalen Farbkleid dieser Fischart zugehörig) angesehen wurde. Dieses Organ mußte nun unbedingt am lebenden Tier beobachtet und untersucht werden.

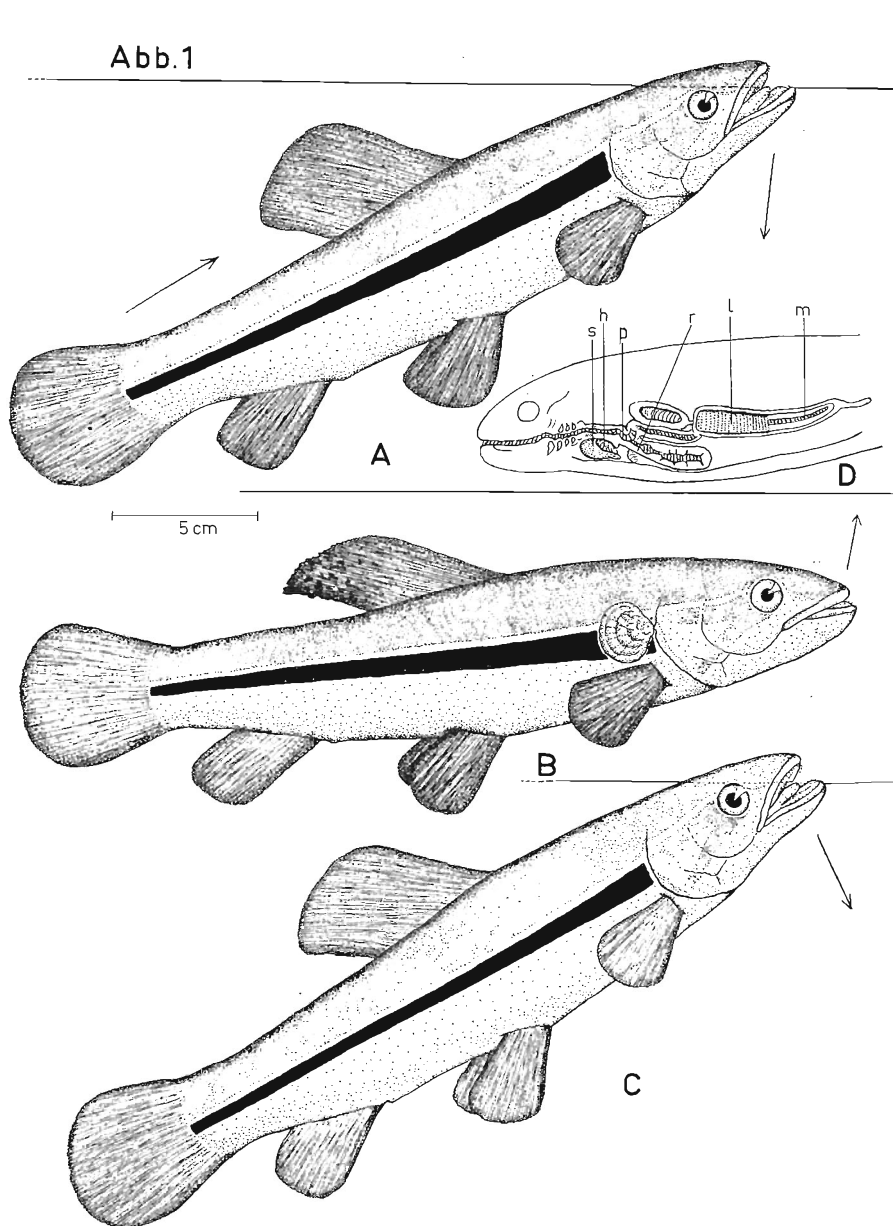
Es gelang mir, im Rio Pacaya in Peru ein einziges fingerlanges Exemplar (für lebende große Exemplare hatte ich keine Unterbringungsmöglichkeiten) unverletzt zu fangen und es über alle Schwierigkeiten und Fährnisse hinweg gesund nach Bonn zu transportieren, wo es inzwischen, gut vier Jahre nach dem Fang (und auch nach der Operation des rechten Operculum, wovon weiter unten noch ausführlich berichtet wird), zu einem kräftigen Exemplar herangewachsen ist, das im Habitus und in der Futteraufnahme an eine Regenbogenforelle, *Salmo irideus* W. Gibb erinnert.

An diesem, im Aquarium bis 30 cm herangewachsenen Exemplar habe ich eine Reihe von Beobachtungen, Experimenten und histologischen Untersuchungen des Gewebes über dem Operculum anstellen können, worüber jetzt berichtet sei.

Eigene Untersuchungen

a) Die Aufnahme atmosphärischer Luft vom Wasserspiegel.

Wenn *Hoplerythrinus unitaeniatus* zur Füllung der Schwimmblase zum Wasserspiegel hochsteigt (Abb. 1), schwimmt er entweder zügig und schnell in Schrägstellung der Körperachse schräg nach oben oder er gleitet



in horizontaler Lage, nur die Brustflossen stärker bewegend, an den Wasserspiegel. Kurz vor dem Erreichen des Wasserspiegels wird dann sehr oft die verbrauchte Luft in Form einer großen oder mehrerer kleinerer Blasen an den beiden Seiten des Kopfes hinter den Operculi herausgepreßt. Wenn der Fisch in horizontaler Lage an den Wasserspiegel hochsteigt, faltet er die kräftige Rückenflosse etwas zusammen, womit erreicht wird, daß diese Flosse bei der Luftaufnahme, wenn überhaupt, nur ein klein wenig den Wasserspiegel durchbricht.

Ist der Wasserspiegel erreicht, wird der Körper ganz minimal nach dorsal durchgebogen, und es wird nun nach der Abgabe des letzten Quantums der verbrauchten Luft die neue Luft mit halbgeöffnetem Maul aufgenommen. Im allgemeinen ist dabei der Vorderkopf so weit aus dem Wasser gekommen, daß der Wasserspiegel gerade eben noch die obere Kuppe der Augenkugel berührt.

Man geht sicherlich nicht fehl in der Annahme, daß diese Fischart die Luft regelrecht in die Schwimmblase „einschluckt“, denn „der Ductus pneumaticus kann durch eine Muskulatur (siehe Abb. 1 D) geöffnet und geschlossen werden. Ein Abschnüren des Ganges mit einem Faden führt den sofortigen Tod des Tieres herbei. Die bei dem Experiment entstehende Operationswunde allein ohne Abschnürung des Schwimmblasenganges hatte für den Fisch keine nachteiligen Folgen“ (Jobert 1878, zitiert nach Rauther, 1940).

Wenn *H. unitaeniatus* nach der Aufnahme von neuer Luft wieder ins tiefere Wasser zurücksinkt, gibt er manchmal noch eine oder zwei kleinere Luftblasen ab. Ich nehme an, daß es sich hier um ein Quantum von Neuluft aus der Schlundregion handelt, das nicht mehr in die Schwimmblase eingenommen werden kann, da diese am Wasserspiegel bereits optimal gefüllt wurde. Es scheint sich um überschüssige Luft des Schlundes zu handeln, die der Fisch auf diese Weise unverwertet wieder abgibt.

Etwas ähnliches beobachtete ich auch bei juvenilen *Arapaima gigas*, die ich im Aquarium hielt.

Abb. 1: Adultes Exemplar von *Hoplerythrinus unitaeniatus* bei der Aufnahme atmosphärischer Luft vom Wasserspiegel, und zwar zwei Modi, die vornehmlich angewandt werden, wenn das betreffende Tier ohne besondere Erregung hochsteigt. A: Modus des Hochsteigens schräg nach oben zum Wasserspiegel (siehe Pfeil) unter gleichzeitiger Schrägstellung der Körperachse. B: Modus des Hochsteigens fast senkrecht nach oben zum Wasserspiegel (siehe Pfeil). Vor dem Hochsteigen wird sehr oft die verbrauchte Luft jederseits in Form einer großen Blase (Lb), gelegentlich auch in Form mehrerer Blasen, hinter den Operculi herausgepreßt, wenn der Fisch wenige Zentimeter unter den Wasserspiegel hochgestiegen ist. Nach der Luftaufnahme gleitet der Fisch meist schräg nach vorn (C) wieder in die Wassertiefe zurück. D: Längsschnitt durch den Körper von *H. unitaeniatus* (halbschematisch) nach Böker 1933 (etwas vereinfacht). s = Schlundschürer, h = Herz, p = Papille des Schwimmblasenganges, r = Stelle des Ringmuskels, der Speiseröhre und Magen abschließt, l = lungenähnlicher Teil der Schwimmblase, m = Muskelband aus quergestellten Muskelzellen.

Die Kiemenatmung steht bei *Hoplerythrinus unitaeniatus* bei Wasser mit guten bis sehr guten Sauerstoffverh ¨ altnissen noch sehr stark im Vordergrund, denn es dauert in solchem Wasser u. U. sehr lange, bis der Fisch zur Wasseroberfl ¨ ache hochsteigt, um sich der zus ¨ atzlichen Atmung durch die Schwimmblase zu bedienen. Cater und Beadle (zitiert nach Rauther, 1940) geben sogar an, da ¢ in gut durchl ¨ ufteten Beh ¨ altern die Luftatmung nicht notwendig war; aber wenn man die Tiere darin 12 Stunden an der Luftaufnahme hinderte, fand man keine me ¢ bare Menge Sauerstoff in der Schwimmblase.

Die Schwimmblasenvene m ¨ undet bei *Umbra* in die rechte hintere Kardinalvene dicht an deren ¨ Ubergang in den Ductus Cuvieri, und ¨ ahnlich verh ¨ alt es sich bei *Erythrinus*. Bei diesem Fisch erfolgt die Blutzufuhr neben dem Zulauf aus der Arteria coeliaca vornehmlich aus der Intercostalarterie.

Wenn *H. unitaeniatus* in gut durchl ¨ uftetem Wasser st ¨ arker erregt ist, sei es, da ¢ man ein hungriges Tier zu Futtersuchhandlungen veranla ¢ t, es f ¨ uttert oder es im Becken jagt, steigt sofort das Atembed ¨ urfnis: er schnappt h ¨ aufiger nach Luft! In schlecht bis sehr schlecht mit Sauerstoff versorgtem Wasser (z. B. 1,5—2 mg/l O₂) werden die Intervalle ebenfalls k ¨ urzer, und zwar um so k ¨ urzer, je weniger es Sauerstoff gibt. Die V e r a t m u n g v o n a t m o s p h ¨ a r i s c h e r L u f t s t e h t j e t z t g a n z i m V o r d e r g r u n d . Am k ¨ urzesten sind die Intervalle, wenn das Wasser schlecht mit Sauerstoff versorgt und der Fisch au ¢erdem lebhaft umherschwimmt.

Im allgemeinen ist der adulte *Hoplerythrinus unitaeniatus* ein sehr ruhiger Fisch, der ruhig im seichten Wasser steht (wobei er den Wasserspiegel nach Anflughnahrung beobachtet) oder in der Unterwasservegetation (oft an flachen Stellen am Gew ¨ aserboden zwischen der Vegetation — Beobachtungen im Gro ¢ aquarium und im Klarwasser am unteren Rio Pacaya) auf Fischbrut lauert.

Dieses konnte ich experimentell in einem gro ¢en Aquarium (123 × 50 H ¨ ohe × 45 cm) nachweisen:

Experiment A vom 23./24. 3. 1961: viel O₂, n ¨ amlich 8 mg/l O₂ bei 27° C.

Wasser kristallklar, gute Durchl ¨ uftung, keine O₂-zehrenden Substanzen am Boden oder im Wasser.

H. unitaeniatus Stunden vorher gef ¨ uttert, kein Futtersuchbed ¨ urfnis; der Fisch steht ruhig zwischen Wasserpflanzen oder im freien Wasser. In diesem gut mit Sauerstoff versehenen Wasser kam der Fisch im Durchschnitt alle 24 Minuten zur F ¨ ullung der Schwimmblase mit atmosph ¨ ari-scher Atemluft an die Wasseroberfl ¨ ache²⁾. Man wird annehmen d ¨ urfen, da ¢ in diesem Wasser die Kiemenatmung stark im Vordergrund steht.

Experiment B vom 27. 3. 1961: sehr gute O₂-Verh ¨ altnisse, n ¨ amlich 8 mg/l O₂ bei 27° C.

Wasserverh ¨ altnisse im ¨ ubrigen ebenfalls wie im vorigen Experiment.

²⁾ Die Tabellen wurden der Raumersparnis halber nicht mitgedruckt; sie stehen jeder Zeit zur Einsichtnahme zur Verf ¨ ugung.

H. unitaeniatus jetzt aber in sehr hungrigem Zustand. Er bekommt einige Minuten vor Beobachtungsbeginn einen Klumpen *Tubifex* ins Wasser. Der Fisch ist nun sofort heftig erregt; er schwimmt zur Nahrungssuche und Nahrungsaufnahme lebhaft umher. Der Klumpen *Tubifex* zerfällt in mehrere Portionen, die vom Fisch aufgenommen werden.

Während der Phase der Erregung und Agilität kommt der Fisch alle 1—2 Minuten, im Höchstfall alle 3—4 Minuten zur Aufnahme der atmosphärischen Luft nach oben, während der Fisch, wenn er zur Ruhe kommt (d. h. nach der Sättigung — über diese Zeit hinaus wurde diese Beobachtungsserie fortgesetzt), im Durchschnitt alle 13 Minuten zum Wasserspiegel kommt. Ist er dann vollauf zur Ruhe gekommen, kommt er nur noch knapp alle 20 Minuten und im weiteren Verlauf in einer Zeitspanne von über 20 Minuten zum Wasserspiegel. Man wird sagen können, daß in den mit einer Agilität verbundenen Erregungsphasen die Kiemenatmung den Sauerstoffbedarf nicht annähernd decken kann und der Fisch deshalb durch außerordentlich kurze Intervalle immer wieder neue, mit Sauerstoff versehene Luft in die Schwimmblase aufnimmt, die veratmet wird. Gibt man sauerstoffzehrende Substanzen in das Wasser, die abgesehen von der Sauerstoffzehrung keine anderen Nebenwirkungen auf den Fisch ausüben, kann man feststellen, wie der Fisch sich in sauerstoffarmem Wasser verhält. Eine solche Substanz ist Natriumhyposulfit.

Experiment C vom 29. 3. 1961: 300 g Natriumhyposulfit kommen in das Aquarium; dadurch werden sehr schlechte O₂-Verhältnisse in dem Wasser geschaffen.

H. unitaeniatus ist durch das Einstreuen der Substanz in das Wasser etwas erregt.

Durch die schlechten O₂-Verhältnisse und die leichte Erregung des Fisches bedingt, nahm dieser anfänglich alle 3—7 Minuten atmosphärische Luft vom Wasserspiegel. Als die Erregung des Fisches abklang, die schlechten O₂-Verhältnisse aber anhielten, kam er etwas weniger häufig, aber immer noch in der relativ kurzen Zeit alle 7—9 Minuten zum Wasserspiegel.

b) Das Kapillarnetz am Rand des Operculum, sein Bau und seine funktionelle Bedeutung.

Neben der Atmung durch die Kiemen und durch die Schwimmblase hat *Hoplerythrinus unitaeniatus* noch die Möglichkeit der Atmung durch das in der Einleitung erwähnte Blutkapillarnetz am Rande des Operculum.

Man sieht bei genauer Betrachtung durch eine Lupe am hinteren Rand des Operculum, dort wo das Operculare und das Suboperculare aneinanderstoßen, direkt vor der Opercularmembran, die bei dieser Fischart als sehr breites Segel ausgebildet ist, eine Zone, die äußerst stark von Blut versorgt ist und die infolgedessen als breiter, roter Blutstreifen in Erscheinung tritt (Farbtafel Abb. 2 und 3 a).

Ich habe bei meinem Ende März 1960 vom Rio Pacaya mitgebrachten Exemplar am 24. 4. 1963 den hinteren Teil des rechten Operculum mit einer scharfen Schere weggeschnitten und sofort in Fixierungsflüssigkeit (Bouin) gegeben. Ich wollte einmal die Schnittfläche ein Stück vor dieser Durchblutungszone zur Untersuchung der zu- und abführenden Gefäße unter eine Binokularlupe legen und zum anderen die Durchblutungszone selbst histologisch prüfen. Außerdem wollte ich einige Zeit nach dieser Operation feststellen, ob das regenerierte Neugewebe ebenso stark durchblutet ist und ob die unberührt gelassene Durchblutungszone des linken Kiemendeckels nach der Operation eine makroskopisch feststellbare Veränderung zeigen würde.

An der Schnittfläche des isolierten Kiemendeckelstückes sieht man bereits makroskopisch eine Vielzahl von Blutkapillaren, fast alle im Querschnitt oder annähernd im Querschnitt getroffen, über der Knochensubstanz des Operculare und Suboperculare im Corium liegen (Farbtafel Abb. 4).

An der Außenseite des hinteren Teils des Operculare und Suboperculare ziehen diese Kapillaren meist in zwei Schichten angeordnet und noch ganz an der Basis des Corium gelegen zum Ansatz der Opercularmembran, wo sie dann unter vielfacher Verflechtung direkt vor dem Ansatz dieser Membran durch das Aufhören der Knochensubstanz und zum Teil auch durch das Dünnerwerden von Epidermis und Corium sehr stark peripher zu liegen kommen und so in ihrer Gesamtheit als rotes Feld durch diese verdünnte Hautschicht durchschimmern

Abb. 2: Vorderkörper eines 26 cm langen *Hoplerythrinus unitaeniatus* mit dem blutrot gefärbten Kapillarnetz am hinteren Rand des Operculum. — Aquarienaufnahme eines Exemplares, das lebend vom Rio Pacaya mitgebracht wurde, vor der Abtrennung des hinteren Endes des rechten Operculum.

Abb. 3: a hinteres Ende des rechten Kiemendeckels mit dem Blutkapillarnetz am freien Ende des Operculare (Op) und Suboperculare (SOp) vor der Abtrennung bei einem *H. unitaeniatus* von 26 cm Standardlänge. Om = Opercularmembran. b hinteres Ende des linken Kiemendeckels. c hinteres Ende des linken Kiemendeckels 2 1/2 Std. nach dem Wegschneiden des hinteren Endes des rechten Operculum. Über den Bereich der gestrichelten Linie hinaus hat sich das Blutkapillarnetz ausgebreitet und z.T. die Funktion des Kapillarnetzes vom wegoperierten rechten Kiemendeckelende übernommen.

Abb. 4: Querschnitt durch das abgetrennte rechte Kiemendeckelende im Grenzbereich des hinteren Teiles von Operculare (Op) und Suboperculare nach der Konservierung. Die quergetroffenen größeren Kapillargefäße sind rot eingezeichnet. Knochen (Kn) schwarz; Co = Corium; Ep = Epidermis; Om = Opercularmembran; BK = innig verflochtene Blutkapillaren (Kapillarnetz) sehr stark peripher liegend (halbschematisch).

Abb. 5: Der nicht abgetrennte Bereich des rechten Operculum 62 Tage nach dem Wegschneiden der hinteren Partien. Op, Sop und Om = die stehengebliebenen Teile des Operculare, Suboperculare und der Opercularmembran; Opr, Sopr und Omr = die inzwischen regenerierten Zonen des Operculare, Suboperculare und der Opercularmembran. Die gepunktete Linie zeigt die Ausdehnung der Opercularmembran vor der Abtrennung des Kiemendeckelendes an. Das Blutkapillarnetz ist bis auf eine ganz winzige Stelle am oberen Rand des Suboperculare nicht regeneriert. Die Farbtafel wurde durch eine Druckbeihilfe der Fa. Dr. Plate G.m.b.H. Chem. Fabrik, Bonn, und der Olympia-Werke, Wilhelmshaven, möglich gemacht, wofür den beiden Firmen verbindlich gedankt sei.



Abb.2

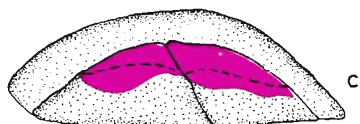
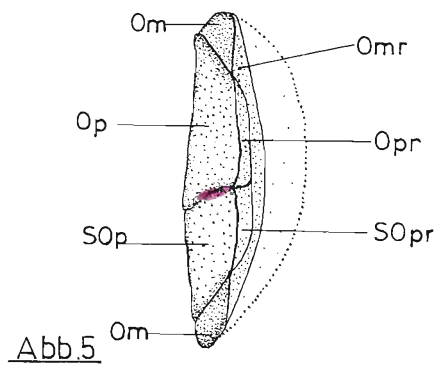
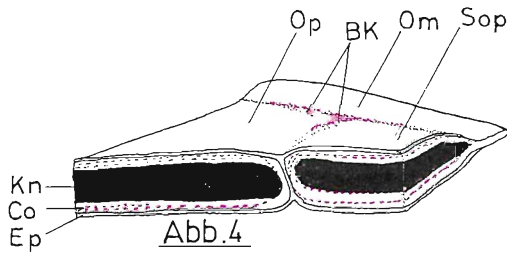
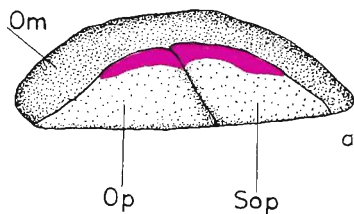
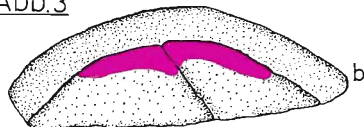


Abb.3



(Farbtafel Abb. 4, BK und Abb. 6, Kg₁). Hier ist durch die sehr verdünnte Epidermis der Gasaustausch möglich. Die Kapillaren liegen hier so peripher, daß sie bereits durch ein leichtes Übergleiten mit dem Finger geschädigt (angerissen) werden und nach außen Blut entlassen, was ich, wie bereits gesagt, schon am Rio Pacaya feststellte.

Auf der Innenseite des hinteren Teils des Operculare zieht eine Lage, teilweise auch zwei Lagen, von Kapillaren ebenso zur Ansatzstelle der Opercularmembran hin.

Ich konnte an dem fixierten Opercularstück nicht feststellen, welche Blutbahnen zuführende und welche abführende Gefäße waren. Bei einigen juvenilen Fischen sind operculare, vascularisierte Netzwerke mit Atmungsfunktion bekannt wie z. B. bei *Hoplosternum*, *Lepidosiren* (Kryzanowsky, 1934) und *Synbranchus* (Taylor, 1914 — briefliche Mitt. an mich von Herrn Prof. Grodziński aus Krakau). *Hoplerythrinus unitaeniatus* ist eine Fischart, die keine Pseudobranchie besitzt. Daher erhält das Kapillarnetz sein Blut entweder von der Opercularvene oder der Operculararterie.

Ich konnte, wie gesagt, keine larvalen Stadien von *Hoplerythrinus* sammeln und deshalb nichts über die ontogenetische Entwicklung dieses opercularen Kapillarnetzes aufdecken. Daher ist vorerst die exakte Benennung des zu- und abführenden Gefäßstammes nur topographisch, d. h. rein der Lage nach möglich, nämlich als *Vena opercularis* und *Arteria opercularis*. Die letzte ist gewöhnlich ein Ast der larvalen *Arteria mandibularis*.

Im Bereich der mittleren Partien des Operculare (Abb. 6 a) ist die Epidermis der Außenseite beträchtlich dünner als die Epidermis der Innenseite; sie ist aber immerhin um 70—75 μ dick und besteht aus zahlreichen Kolbenzellen, zwischen die hier und da eine Sinnesknospe eingestreut ist. Basal befindet sich das Entstehungslager der Kolbenzellen mit jungen Zellkörpern, deren Zellengrenzen, da die Zellen noch nicht tropfen- bzw. birnförmig aufgetrieben sind, parallel zueinander angeordnet sind. Vereinzelt findet man auch eine blasenförmig aufgetriebene Becherzelle zwischen den Kolbenzellen. Ihr Exkretpfropf zeigt starke Affinität zu Eosin.

Das Corium ist auf der Außenseite des Operculare 300—400 μ dick. Basal (direkt über der Knochensubstanz des Operculare) ist es besonders dicht, indem dort die Fasern sehr dicht gelagert und in der Längsrichtung parallel angeordnet sind. Auch an der Basis der Epidermis ist das Corium besonders dicht ausgebildet. Zwischen diesen beiden dichten Lagen des Corium bestehen in senkrechter oder etwas diagonalen Richtung dichtere Coriumbrücken.

Die Blutkapillaren befinden sich in der basalen dichten Schicht des Corium, und zwar eine Lage direkt über der Knochensubstanz und die

andere höher in der dichten Coriumschicht an der Grenze zur mittleren lockeren Schicht (Abb. 6 a).

Die Epidermis ist auf der Innenseite des Operculare eine Schicht von 150—170 μ Dicke mit großen Kolbenzellen, während das Corium hier etwa

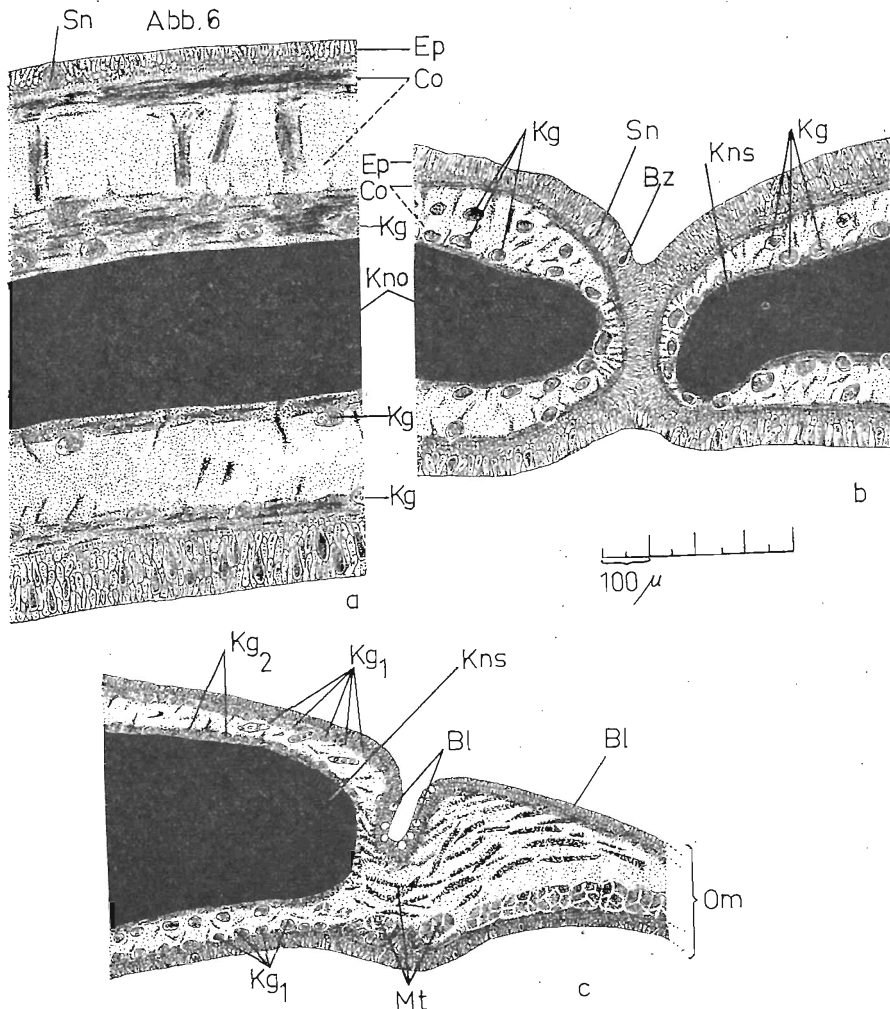


Abb. 6: a Querschnitt durch die mittlere Partie des Operculare. b Querschnitt durch den Grenzbereich von Operculare und Suboperculare (etwa in der Höhe der Schnittfläche von Abb. 4). c Schnitt in der Höhe des Ansatzes der Opercularmembran (Om) an das Suboperculare. Ep = Epidermis mit zahlreichen Kolbenzellen; Sn = Sinnesknospe; Bz = große blasenförmig aufgetriebene Becherzelle mit dichtem Exkretpfropfen; Bl = blasenförmig aufgetriebene Becherzelle ohne Exkretpfropf; Mt = Muskelfibrillen (?); Kno = Knochen (Operculare); Kns = Knochen (Suboperculare); Kg = Kapillargefäße; Kg 1 = feinste Kapillargefäße, die direkt unter der verdünnten Epidermis liegen; Kg 2 = feinste Kapillargefäße schräg getroffen; Kg 3 = feinste Kapillargefäße, die tief im Corium liegen. (Fix. Bouin; Schnittstärke 5 μ ; Färb. Haematoxylin nach Delafield — Eosin.)

250—270 μ dick ist. Auch ist je eine dichtere Coriumschicht über der Knochensubstanz des Operculare und unter der Epidermis ausgebildet.

Die Blutkapillaren befinden sich in diesen beiden dichteren Coriumschichten (Abb. 6 a).

Im Grenzbereich von Operculare und Suboperculare in den mittleren Partien des Kiemendeckels, d. h. also etwas in der Höhe der Schnittfläche von Abb. 4, liegen die Kapillaren etwas unregelmäßiger im Corium (Abb. 6 b); überall schließt eine mindestens 60—70 μ dicke Epidermisschicht das Corium nach außen ab.

Ganz am hinteren Rand des Suboperculare (entsprechend am hinteren Rand des Operculare), dort wo die Opercularmembran ansitzt, d. h. also mitten im Bereich des Kapillarnetzes sieht man auf dem histologischen Querschnitt (Abb. 6 c) eine Vielzahl quer und schräg angeschnittener, jetzt ganz feiner und dünnwandiger Kapillaren (meist sind auf jedem Schnitt in diesen feinen Kapillaren nur 2—4 Blutzellen, die bei Fischen ja alle kernhaltig sind, angeschnitten), die auf der Außen- und Innenseite am Ende des Suboperculare (bzw. Operculare) im Corium direkt an der Grenze der hier sehr verdünnten Epidermis liegen. Die Epidermis ist nämlich nur eine ganz dünne Lage von 20—35 μ . Die Abbildung 6 c zeigt also als histologische Querschnittübersicht dieses Kapillarnetz mit seiner Vielzahl feinsten, sehr peripher gelegener Blutkapillaren, an denen im Leben der Gasaustausch stattfindet, wie bereits oben bei der Lupenbetrachtung vermerkt wurde.

Fragen wir nun, wie sich das Blutkapillarnetz des linken Operculum (Abb. 3 b) nach dem Wegschneiden dieser Zone am rechten Operculum verhielt? Bereits 2½ Stunden nach dem Wegschneiden des Blutkapillarnetzes an der rechten Seite hatte sich das linke Netz beträchtlich vergrößert, und zwar etwa um ein Drittel seiner ursprünglichen Größe (Abb. 3 c — geprüft an dem Fisch, der kurzfristig in Uretanwasser narkotisiert wurde). Es zeigt sich hier also eine Tendenz, den Funktionsausfall an der rechten Seite durch Ausdehnung an der linken Seite wenigstens z. T. wettzumachen.

Am 25. 6. 1963, also 62 Tage nach der Operation, hatte sich am hinteren Ende des rechten Operculum neues Gewebe gebildet, und zwar am Operculare, Suboperculare und an der Opercularmembran (Abb. 5). Nicht regeneriert war aber, bis auf eine ganz winzige Stelle am oberen Rand des Suboperculare, das Blutkapillarnetz. Auch ein halbes Jahr später, Ende Dezember 1963, als die weggeschnittenen Partien des rechten Operculum bereits wieder in voller Ausdehnung regeneriert sind, hat sich hier das Blutkapillarnetz nicht neu gebildet, während dieses Organ am linken Operculum immer noch annähernd so ausgedehnt ist, wie es die Abbildung 3 c zeigt. Es folgt daraus, daß die-

ses Sonderorgan sich (bis vielleicht auf winzige Reste) nicht neu bilden kann, wenn es durch Verletzungen zerstört wird.

Wenn man die Ausdehnung der beiden Blutkapillarnetze am hinteren Rand der Operculi mit der Kiemenausgestaltung vergleicht und die gute Funktionsfähigkeit der Schwimmblase als Atmungsorgan in Rechnung stellt, wird man diesen Blutkapillarnetzen in ihrer Bedeutung nur den Wert von Atmungshilfsorganen zubilligen. Kiemenatmung und Schwimmblasenatmung stehen im Vergleich dazu sicherlich ganz im Vordergrund; immerhin hat diese Fischart insgesamt 4 Atmungsmöglichkeiten, und zwar der Bedeutung nach

- | | |
|---|---|
| in gut mit O ₂ -versorgtem Wasser: | in schlecht mit O ₂ -versorgtem Wasser: |
| a) die Kiemenatmung, | a) die Schwimmblasenatmung, |
| b) die Schwimmblasenatmung, | b) die Kiemenatmung, |
| c) die Atmung durch die beiden Kapillarnetze an den Operculi, | c) die Atmung durch die beiden Kapillarnetze an den Operculi, |
| d) die Hautatmung. | d) die Hautatmung. |

Hoplerythrinus ist also in bezug auf die Sauerstoffverhältnisse seiner Wohngewässer, die u. U. zur Niedrigwasserzeit sehr flache, fäulnisangereicherte und sauerstoffungünstige Senken sein können, außerordentlich gut ausgestattet. Die Notatmung des großen Heeres der Characiden, die alle keine Sonderorgane der Atmung besitzen, besteht nach Dijkstra (zitiert nach Rauther, 1940) einzig darin, daß diese Fische bei sehr schlechten O₂-Verhältnissen ganz eng an die Wasseroberfläche kommen und dort das Oberflächenwasser veratmen, denn dieses ist noch verhältnismäßig reich an Sauerstoff. Dijkstra fand direkt an der Oberfläche 1,27 ccm und 1,18 ccm O₂/l, einige Zentimeter darunter aber nur noch 0,60 ccm und 0,69 ccm. Ein solcher, für viele andere Tropenfische obligatorischer Oberflächenaufenthalt (mit seinen zusätzlichen Gefahren) ist für *Hoplerythrinus unitaeniatus* nicht notwendig.

Zusammenfassung

Die Atmung des im Einzugsgebiet des unteren Ucayali sehr häufigen *Hoplerythrinus unitaeniatus* wird eingehend geschildert, besonders ein Atmungshilfsorgan, das sich in Form eines feinen Blutkapillarnetzes zu beiden Seiten an den Operculi befindet. Die beiden Blutkapillarnetze an den Operculi werden in ihrem makroskopischen Bau und in ihrer Histologie beschrieben; auch wird ihre Blutzufuhr erörtert.

Die Natur dieses Organes ist bisher unbekannt gewesen; es wurde entweder überhaupt nicht beachtet oder aber für ein nicht weiter hervorzuhebendes Erythrophorenfeld (dem normalen Farbkleid dieser Fischart zugehörig) angesehen.

Die Kiemenatmung steht bei *H. unitaeniatus* in sauerstoffreichem Wasser ganz im Vordergrund. In sauerstoffarmem Wasser steht dagegen die

Veratmung von atmosphärischer Luft, die in die Schwimmblase eingenommen wird, im Vordergrund. Die pulmonoide Schwimmblase verfügt über einen vaskularisierten Teil.

Schneidet man an einer Seite einen Teil der Opercularregion mitsamt dem Blutkapillarnetz weg, so regeneriert dieses nicht (auch nicht, wenn das gesamte Operculum bereits wieder zum alten Umfang regeneriert ist), aber das Blutkapillarnetz des anderen Operculum vergrößert sich sehr schnell, und zwar etwa um ein Drittel seiner ursprünglichen Größe. Es zeigt sich eine Tendenz, den Funktionsausfall der einen Seite auf der anderen wenigstens z. T. wettzumachen.

Hoplerythrinus unitaeniatus hat insgesamt vier Atmungsweisen, die sich teilweise ergänzen oder ablösen: die Kiemenatmung, die Atmung durch die Schwimmblase, die Atmung durch die beiden Blutkapillarnetze an den Operculi und die Hautatmung.

Literatur:

- Allis, jr. E. Ph. (1912): The Pseudobranchial and Carotid Arteries in *Esox*, *Salmo* and *Gadus* with a Description of the Arteries in the Adult *Amia*. Anat. Anz., Bd. 41, No. 5, p. 113—142.
- Böker, H. (1932): Tiere in Brasilien. Strecker und Schröder, Stuttgart.
- Böker, H. (1933): Über einige neue Organe bei luftatmenden Fischen und im Uterus der Anakonda. Anat. Anz., Bd. 76, p. 148—155.
- Gery, J. (1964): Poissons characoides, Résultats scientifiques de L'Expedition Amazone-Ucayali du Dr. K. H. Lüling 1959/60. Beiträge zur neotrop. Fauna (im Druck).
- Hafferl, A. (1933): Die Arterien des Kiemen- und Körperkreislaufes, a) Kraniale Region in Bölk, L., Göppert, E., Kallius, E. u. Lubosch, W., Handbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere, 6. Bd., Urban und Schwarzenberg, Berlin u. Wien.
- Robert, M. (1878): A L'Histoire de la Respiration chez des Poissons. Ann. Sci. Nat., Sér. 6, Zool. et Pal., Tome VII p. 1—7.
- Kryzanovsky, S. G. (1934): Die Pseudobranchie (Morphologie und biologische Bedeutung). Zool. Jahrb. (Abtl. Anat. u. Ontogenie), Bd. 58 p. 171—238.
- Lüling, K. H. (1961 a): Süßwasserrochen, Knochenzüngler, Fische und Piranhas im Rio Pacaya im Inneren Perus. Urania, Jahrg. 24, H. 8, p. 309—313.
- Lüling, K. H. (1961 b): Fische und andere Tiere aus dem „Oriente“ Perus. Die Aqu.- u. -Terr.-Zeitschr. (DATZ), 14. Jahr., Nr. 5, p. 141—144; Nr. 6, p. 173—176; Nr. 7, p. 206—208; Nr. 8, p. 237—240; Nr. 9, p. 269—272.
- Lüling, K. H. (1961 c): Fischbeobachtungen am Rande eines Schwarzwasserflusses im peruanischen Amazonasdistrikt. Aqu.- u. -Terr. Jahrg. 8, H. 11, p. 327 bis 335.
- Maurer, F. (1888): Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien, und die Umbildungen der ersten beiden Arterienbögen bei Teleostiern. Morphol. Jahrb., Vol. 14, p. 175—222.
- Müller, J. (1841): Über Lungen und Schwimmblasen. (Briefl. Mitt. an Herrn Prof. van der Hoeven). Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med., p. 223—228.
- Rauther, M. (1922): Zur vergleichenden Anatomie der Schwimmblase der Fische. Ergeb. u. Fortschr. Zool., Bd. 5, h. 1—3, p. 1—63.
- Rauther, M. (1940): Der Intestinaltraktus in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 6. Bd. Wirbeltiere, 1. Abtl. Pisces, 2. Buch Echte Fische, Teil 1. Leipzig.
- Solewsky, W. (1949): The development of the blood vessels of the gills in the sea trout, *Salmo trutta* L. Bull. Acad. Polonaise des Sci. et des Lettres, Cl. Sci. Math. et Nat., Sér. B: Sci. Nat. (II), p. 121—144.
- Anschrift des Verfassers: Dr. Karl Heinz Lüling, Zool. Forschungsinstitut u. Museum A. Koenig, Bonn, Ichthyologische Abteilung.