

Das Geruchsorgan des Tiefseefisches *Aphanopus carbo* (Percomorphi, Trichiuridae)

A. HOLL und W. MEINEL

*I. Zoologisches Institut und Abteilung für Erziehungswissenschaften
der Justus Liebig-Universität, Gießen*

ABSTRACT: The olfactory organ of the deep-sea fish *Aphanopus carbo* (Percomorphi, Trichiuridae). The paper deals with the structure of the olfactory organ, its accessory parts and the forebrain in the deep-sea fish *Aphanopus carbo*. On each side of the head only one opening leads to the olfactory chamber. The olfactory folds are arranged in a rosette-like pattern, resembling the 360°-type. Secondary folds on the main folds may serve as an enlargement of the surface of the olfactory epithelium. Most of the surface area of the olfactory folds is covered by the olfactory epithelium, indicating that the receptive area is of optimal extension. The histological structure of the olfactory epithelium is similar to that in other teleost species. The number of olfactory receptors amounts to about 5×10^6 to 10^7 for the single organ. Numerous secretory cells of unknown function are located within the olfactory epithelium. The olfactory chamber is enlarged by three accessory sacs: Two ethmoidal sacs and one lacrymal sac (consisting of two parts). These sacs serve as ventilation apparatus which causes a permanent water current within the olfactory chamber and between the olfactory folds. The action of the accessory sacs is induced by the splanchnokinetic. The forebrain of *Aphanopus carbo* is well developed; its size ranges between that of forebrains in microsmatic and macrosmatic teleost species. A detailed investigation of the forebrain is in preparation. The diagnosis of the different parts of the olfactory apparatus of *Aphanopus carbo* demonstrates clearly that – in addition to the eye – this sense organ is well developed (relative to that in other teleosts). This fact suggests that *Aphanopus carbo* is related to a group of teleost species characterized by optical and olfactory orientation mechanisms of high performance.

EINLEITUNG

Die bisherigen Untersuchungen an Fischen über den Bau des Geruchsorgans (SCHULTZE 1856, BLAUE 1882, DOGIEL 1887, RETZIUS 1892, KOLMER 1905, BURNE 1909, GAWRILENKO 1910, VAN DEN BERGHE 1929, LIERMANN 1933, LAIBACH 1937, REINKE 1937, TEICHMANN 1954, HOLL 1965 u. a.) sowie über dessen Leistung (PARKER 1910, 1911, VON FRISCH 1924, 1941, STRIECK 1924, PIPPING 1927, NEURATH 1949, HASLER & WISBY 1951, TEICHMANN 1959, PFEIFFER 1960 u. a.) erstrecken sich zum größten Teil auf Süßwasserfische und nur auf wenige, in geringer Tiefe lebende, marine Formen. An Tiefseefischen wurden bislang keinerlei eingehende Bearbeitungen des Geruchsorgans vorgenommen. Dies mag einmal damit zusammenhängen, daß die Zahl der

Individuen gefangener Arten oft nur gering ist, zum anderen aber auch damit, daß der etwa für eine histologische Bearbeitung notwendige gute Zustand des fixierten Geruchsorgans, dem für solche Zwecke nicht gerade vorgesehenen Museumsmaterial abgeht. Schließlich ging es bei den bisherigen Untersuchungen an Tiefseefischen wohl in erster Linie um systematische Fragen, um die Klärung anatomischer Besonderheiten und vielleicht noch um Probleme der Anpassung an das Tiefseemilieu. Über Sinnesorgane von Tiefseefischen ist zwar sehr viel geschrieben, aber relativ wenig – mit Ausnahme des Auges (BRAUER 1908, BERTIN 1936, VILTER 1954, MUNK 1967) – gearbeitet worden.

Da es praktisch nicht möglich ist, an Tiefseefischen Dressuren vorzunehmen oder gar Aktionspotentiale von den Rezeptoraxonen abzuleiten, ist man weitgehend darauf angewiesen, aus verschiedenen eindeutigen Merkmalen, die den Bau des Geruchsorgans und der akzessorischen Organe sowie des übrigen olfaktorischen Systems (Tractus olfactorii, Bulbus olfactorius, Corpora striata) betreffen, Rückschlüsse auf seine mög-

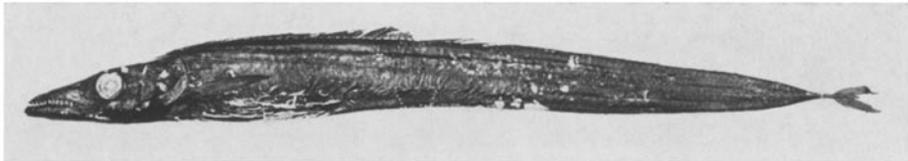


Abb. 1: *Aphanopus carbo*, Habitus ($\sim 1/10$ der natürlichen Größe).
(SMF, Nr. 7325, leg. et det. MEINEL 1963)

liche Leistung und etwaige Bedeutung bzw. Funktion zu wagen. Gerade im Hinblick auf die noch kaum bekannte Lebensweise von Tiefseefischen erscheinen Untersuchungen über den Bau ihrer Sinnesorgane höchst notwendig, selbst wenn der unmittelbare Nachweis über deren tatsächliche Leistungsfähigkeit aus verständlichen Gründen jedenfalls vorläufig nicht erbracht werden kann.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit dem Bau des olfaktorischen Systems von *Aphanopus carbo* LOWE 1839 (Aphanopodinae, Trichiuridae). Es handelt sich um eine bathypelagische Form, die nach Angaben von MAUL (1966) in Tiefen von 600 bis 1200 m, wahrscheinlich aber auch noch tiefer, vorkommt.

Der Körper ist langgestreckt und seitlich stark komprimiert, was darauf schließen läßt, daß *Aphanopus* ein schnellschwimmender Fisch ist (Abb. 1). Seine Verbreitung erstreckt sich auf weite Teile des Atlantik (BERG 1958, MAUL 1948, 1949). Die kräftig ausgebildeten Kiefer, ihre enorm starke Bezahnung (Abb. 2 und 4), aber auch der Gesamthabitus des Körpers lassen auf die räuberische Lebensweise dieser Art schließen. Untersuchte Mageninhalte zeigten, daß die Tiere neben Fischen vor allem Krebse mittlerer Größe fressen. Von außergewöhnlicher Größe sind die Augen, die sich in der Mediane des Kopfes fast berühren (Abb. 2 und 5). Sie dürften die Rolle des wichtigsten Sinnesorganes spielen und möglicherweise die Aufgabe haben, selbstleuchtende Beutetiere wahrzunehmen. Die Länge adulter Tiere beträgt ca. 1 m. Das kleinste bis jetzt (zunächst von MAUL 1948 als *A. acus*) beschriebene Exemplar von *A. carbo* maß 102 mm Totallänge und wurde in der geringen Tiefe zwischen 50 bis 100 m gefangen. Noch

kleinere bzw. jüngere Entwicklungsformen konnten bisher nicht nachgewiesen werden. Damit erweist sich neben anderem die Frage nach der Frühentwicklung aber auch nach der Fortpflanzungsbiologie als noch offen.

MATERIAL UND METHODE

Als Objekt für eine Bearbeitung des Geruchsorgans bot sich *Aphanopus carbo* besonders deshalb an, da zunächst zu erwarten war, daß unter Umständen lebende oder wenigstens lebendfrische Tiere zu beschaffen seien. Immerhin wird *A. carbo* in nicht geringer Zahl von Berufsfischern der Insel Madeira mit Hilfe von Langleinen gefangen. Somit war auch die Gewähr für ein reichliches Materialangebot gegeben.

Die Tiere konnten im Rahmen der „International Selvagens Expedition 1963“ des Museu Municipal do Funchal gefangen werden. Weiteres Untersuchungsmaterial stellte uns freundlicherweise Herr Custos G. E. MAUL vom Museu Municipal do Funchal/Madeira zur Verfügung, wofür ihm auch an dieser Stelle herzlich gedankt sei.

Insgesamt wurden fünf Exemplare von *A. carbo* für die Untersuchungen herangezogen. Es handelte sich dabei um adulte Tiere von annähernd gleicher Größe (ca. 1 m). Als Beispiel seien bei einem Fisch folgende Maße angegeben: Schnauzenspitze bis Ansatz Brustflosse 220 mm, Schnauzenspitze–Augenmittelpunkt 120 mm, Vorderrand der Öffnung des Geruchsorgans–Augenvorderrand 18 mm, Überstand des Unterkiefers 12 mm.

Leider war jedoch – entgegen der ursprünglichen Erwartung – der Gewebeszustand der in 5- bis 10prozentigem Formalin fixierten Tiere keineswegs optimal, jedenfalls nicht für die histologischen Untersuchungen. Dies ist darauf zurückzuführen, daß die Fische bis zu ihrem Erscheinen an der Wasseroberfläche und der sich sofort anschließenden Fixierung bereits längere Zeit (wahrscheinlich über eine Stunde) tot gewesen sein müssen. In keinem Falle gelang es, gerade noch lebende Tiere zu fangen, so daß die Fixierung von Geruchsorgan und Vorderhirn in frischem Zustand nicht möglich war. Darauf ist es zurückzuführen, daß das histologische Bild der gefärbten Schnitte vom Geruchsorgan und von Teilen des Vorderhirns nicht von bester Qualität sein konnte. Die Bearbeitung der Histologie des Riechepithels bereitete jedoch trotz dieses Umstandes keinerlei Schwierigkeiten.

Zunächst wurden die äußeren Teile des Geruchsorgans in Augenschein genommen. Durch einen Längsschnitt wurde alsdann die über der Riechhöhle liegende Hautdecke durchtrennt und damit Riechraum und Riechschleimhaut freigelegt. Die Entfernung eines großen Teils des vor der Riechöffnung befindlichen Hautbereichs ermöglichte die nähere Betrachtung der vom Riechraum ausgehenden Ventilationssäcke.

Nach der Isolierung der Partes ethmoidales neurocranii sowie der sich nach median anschließenden knorpeligen Elemente ließen sich die Tractus olfactorii freilegen. Schließlich wurde das relativ dünne aber massive Schädeldach abgetragen, so daß nun neben den verschiedenen Teilen des olfactorischen Systems auch die sich anschließenden Gehirnteile sichtbar wurden.

Für die histologische Darstellung erfolgte die Behandlung der in Frage kommenden Objekte in folgender Weise: Einbettung in Paraffin, entweder allein über verschie-

dene Isopropanolstufen oder aber in der üblichen Weise über Athanolstufen, Methylbenzoat, Benzol und Benzol-Paraffin. Von den auf diese Weise eingebetteten Teilen wurden Schnittserien hergestellt, wobei die Schnittdicke 7 und 10 μ betrug. Vom Geruchsorgan erwies es sich als notwendig, in den drei Hauptrichtungen Schnittserien anzufertigen; vom Bulbus olfactorius und vom Tractus olfactorius wurden nur Längsschnitte hergestellt.

Zur Darstellung der Rezeptoren in der Riechschleimhaut, aber auch der übrigen Elemente des Epithels erwiesen sich Färbungen mit Säurealizarinblau-Anilinblau-Orange G, Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN und Molybdänhämatoxylin nach HELD. Für die Imprägnation der Rezeptoraxone wurde nach der einfachen Versilberungsmethode von BODIAN und auch nach der von ZIESMER verbesserten Methode verfahren.

BEFUNDE

Morphologie des olfaktorischen Systems

Öffnung zur Riechhöhle

Im Gegensatz zu den weitaus meisten Fischarten, deren linkes und rechtes Geruchsorgan jeweils zwei Öffnungen (Ingestions- und Egestionsöffnung) aufweisen, hat *Aphanopus* auf jeder Kopfseite nur eine einzige Öffnung. Diese Öffnung ist halbmondförmig gestaltet. Ihr hinterer Rand ist stark erhoben und dürfte wohl die Funktion

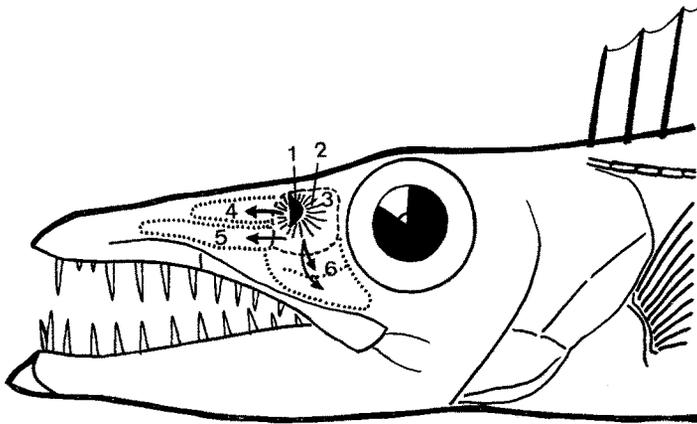


Abb. 2: *A. carbo*, Kopf. Schematische Darstellung des Geruchsorgans und seiner akzessorischen Teile. (1) Öffnung, (2) Riechfalten, (3) Riechraum, (4), (5) Ethmoidalsäcke, (6) Lacrymalsack

haben, das Einströmen des Wassers in die Riechhöhle zu erleichtern. Reste einer eventuellen zweiten Öffnung konnten nicht nachgewiesen werden. Die Möglichkeit eines Verschlusses dieser Öffnung besteht nicht. Bei den fünf untersuchten Tieren betrug der Abstand zwischen Hinterrand der Riechöffnung und Vorderrand des Auges zwischen 17 und 20 mm (Abb. 2).

Riechfalten

Unmittelbar unter der beschriebenen Öffnung liegen die rostralen Falten einer wohlausgebildeten Riechfaltengruppe, deren Komplex eine beachtliche Größe aufweist (Abb. 3).

Bei 4 von den 5 untersuchten Exemplaren von *A. carbo* betrug die Zahl der Riechfalten im linken/rechten Organ: 19/18, 19/19, 20/20, 19/18. Die Anzahl der Riechfalten ist also annähernd konstant. Im äußersten Falle dürften wohl höchstens 21 Falten pro Organ ausgebildet werden, was damit zusammenhängt, daß die Faltenanordnung bei leichter Streckung des geschlossenen Systems radiär ist. Dieses Faltenmuster, das dem 360°-Typ (HOLL 1965) entspricht, erlaubt nicht die Angliederung weiterer junger Falten, wie dies für den 180°-Typ gilt (Abb. 3). In diesem Zusammenhang muß weiter erwähnt werden, daß die rostralen Falten etwa nur um $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{5}$ (gemessen wurden Höhe und Länge) kleiner sind als die kaudalen. Dieser nur geringe Größenunterschied, ebenso wie die erwähnte, geschlossen radiäre Faltenanordnung, weisen darauf hin, daß zu einem bestimmten Zeitpunkt während der Entwicklung von *A. carbo* die Faltenneubildung abgeschlossen ist.

Da der ebene Riechhöhlenboden stark geneigt ist (Winkel zur Waagerechten etwa 75°), so zeigt auch die Querachse der Faltenrosette eine entsprechende Ausrichtung. Die Längsachse der Rosette bildet mit der Körperlängsachse einen Winkel um 25° (Abb. 5).

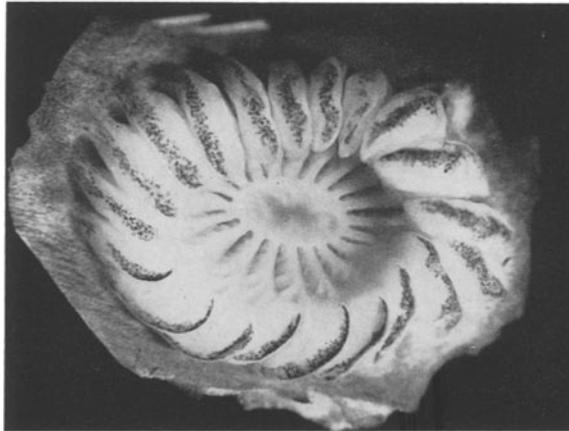


Abb. 3: *A. carbo*. Riechfaltenrosette isoliert. Hauptfalten mit Sekundärfältchen. (7:1)

Gestaltlich erinnern die Riechfalten von *A. carbo* stark an die verschiedener Cypriniden, Salmoniden und Scombriden. Sie sind nämlich dorsal finger- oder krallenförmig „ausgezogen“, was besonders deutlich wird bei den kaudalen, älteren Falten. Die Enden oder Spitzen der Falten sind dabei leicht zum flachen Zentralbezirk hin geneigt. Auf Grund der radiären Anordnung und krallenförmigen Gestalt der Falten entsteht zwischen dem flachen Zentralbezirk und dem Riechhöhlendach ein Hohlraum (Abb. 3). Wie im Falle einiger Cypriniden und Salmoniden sind die Riechfalten von

Aphanopus carbo nicht mit den Wänden der Riechhöhle verwachsen. Sie ragen vielmehr frei in den Riechraum hinein (Abb. 3).

Als äußerst bemerkenswert muß die Existenz von sogenannten sekundären Fältchen zu beiden Seiten der „Hauptfalten“ bezeichnet werden (Abb. 3). Diese sekundären Fältchen sind schon mit bloßem Auge sichtbar und verleihen der Einzelfalte im Schnitt eine Doppelkammgestalt. Während die größeren kaudalen Falten ca. 7 bis 9 sekundäre Fältchen jederseits tragen, die einen annähernd gleichen Abstand haben, handelt es sich bei den rostralen Falten meist nur um 4 bis 6.

Sekundärfalten sind auch bekannt von den Geruchsorganen mancher Salmoniden, aber auch Acipenseriden. Sie werden als Bildungen gedeutet, die zu einer Riechfeldvergrößerung führen, was aber nachgewiesenermaßen nicht immer zutrifft.

Riechhöhle

Die Riechhöhle weist einen zusammengesetzten Bau auf: Sie besteht aus einer Haupthöhle, die unmittelbar vor dem Auge gelegen ist, sowie 3 von ihr ausgehenden akzessorischen Nebenhöhlen. Vom Boden der im Vergleich zu den akzessorischen Räumen relativ kleinen Haupthöhle erheben sich die Riechfalten (Abb. 2 und 4).

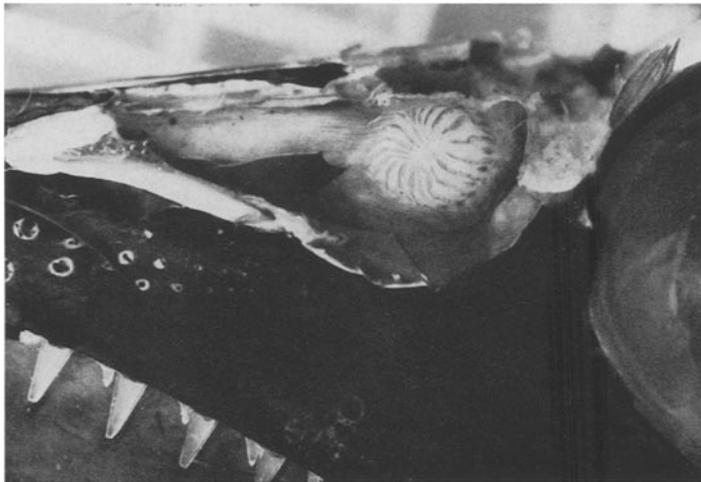


Abb. 4: *A. carbo*. Ethmoidalregion mit eröffneter Riechhöhle, Geruchsorgan und teilweise freigelegten, akzessorischen Ventilationssäcken. (2,5:1; vgl. auch Abb. 2)

Bei den akzessorischen Nebenhöhlen handelt es sich um 2 von der Haupthöhle aus rostrad ziehende, parallel ausgerichtete Ethmoidalsäcke und um einen aus 2 Anteilen bestehenden Lacrymalsack, der dicht der Orbitalhöhle anliegt und sich dabei ventrad bis zur Höhe des Augenunterrandes erstreckt. Haupt- und Nebenteil des Lacrymalsackes sind durch eine dünne Hautfalte unvollständig voneinander getrennt (Abb. 2 und 4).

Die beiden Ethmoidalsäcke, von denen der untere am weitesten rostrad zieht und auch das größere Volumen hat, sind durch eine dünne aber feste, häutige Wand voneinander getrennt. Dieses Septum beginnt im Hauptraum dicht vor der Riechfaltenrosette (Abb. 2 und 4).

Schon die Tatsache, daß jede Kopfseite nur eine einzige Öffnung zum Riechraum aufweist, ließ bei der ersten Betrachtung des Tieres erwarten, daß Geruchsorgan und Riechhöhle entweder von nur geringer Ausbildung und Ausdehnung seien oder aber, daß, im Zusammenhang mit einer notwendigen, effektiven Durchströmung des Riechraumes, besondere Ventilationselemente existieren müßten. Die letzte Vermutung erwies sich als richtig, denn bei den oben beschriebenen, akzessorischen Nebenhöhlen handelt es sich um Ventilationssäcke, deren Aufgabe darin besteht, die „Duft-“ wasserzirkulation im Bereich der Riechfalten sowie den Austausch des „verbrauchten“ mit frischem Wasser in Gang zu halten. Den vorliegenden Ventilationsmechanismus kann man als indirektes System bezeichnen, da die Erschlaffung und Ausdehnung der akzessorischen Säcke erst durch die Splanchnokinetik zustande kommt.

Leider konnte die Dynamik der Ventilation (der Ventilationsmechanismus) am fixierten Objekt nur provisorisch praktiziert und untersucht werden. Immerhin ließ sich feststellen, daß bei geöffnetem Maul, also bei abgestelltem Unterkiefer, eine deutlich größere Menge Wasser von den akzessorischen Säcken aufgenommen werden konnte als bei geschlossenem Maul. Von 3 Tieren seien die Volumenunterschiede angegeben:

Maul weit geöffnet 4,3 cm ³	Maul geschlossen 3,5 cm ³	Differenz 0,8 cm ³
Maul weit geöffnet 4,1 cm ³	Maul geschlossen 3,5 cm ³	Differenz 0,6 cm ³
Maul weit geöffnet 3,8 cm ³	Maul geschlossen 3,3 cm ³	Differenz 0,5 cm ³

Höchstwahrscheinlich ist am lebenden Tier die Volumendifferenz bei extremer Kieferposition aber erheblich größer, so daß eine gut funktionierende Duftwasserventilation sicher gewährleistet sein dürfte. Inwieweit die Kinetik anderer Schädelknochen oder etwa die Aktion bestimmter Muskeln bei dem Mechanismus für die Volumenänderung der akzessorischen Säcke eine Rolle spielt, konnte noch nicht entschieden werden. Auch auf diese Frage soll im Rahmen einer Bearbeitung der Schädelanatomie sowie der speziellen Funktion der Schädelmuskulatur von *A. carbo* eingegangen werden.

Auf jeden Fall zeigt die komplexe Struktur der Riechhöhle und ihre Beziehung zum Kieferapparat, daß bei *A. carbo* anatomisch und funktionell Hilfseinrichtungen des Geruchsorgans existieren, die dafür sorgen können, daß die Durchströmung der Riechkammer mit Duftwasser in optimaler Weise gewährleistet ist.

Tractus olfactorii und Vorderhirn

Die zahlreichen, aus den Riechfalten in den bindegewebigen Boden des Geruchsorgans ziehenden, kleinen Bündel primärer olfaktorischer Fasern (Rezeptorenaxone) verlassen durch ein Foramen des Ethmoidale den Bereich des eigentlichen Geruchs-

organs. Unmittelbar danach sammeln sie sich zu den an dieser Stelle noch unterscheidbaren je zwei Hauptbündeln der Nervi olfactorii, besser primären Tractus olfactorii.

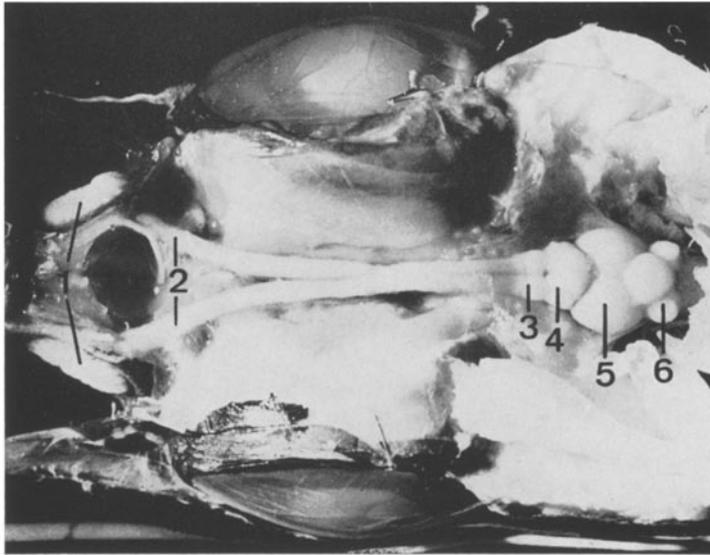


Abb. 5: *A. carbo*. Freigelegtes Gehirn mit Geruchsorgan und Augen, etwa natürliche Größe. (1) Geruchsorgan, (2) Tractus olfactorii, (3) Bulbus olfactorius, (4) Corpus striatum, (5) Lobus opticus, (6) Lobus vagalis

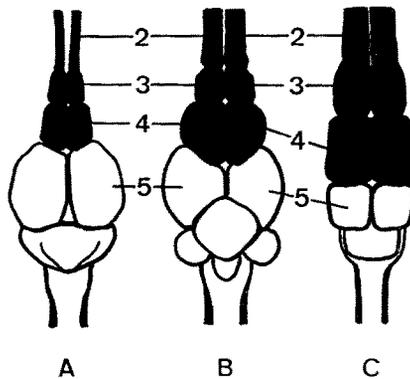


Abb. 6: Gehirne dreier Teleostier von dorsal. Vorderhirngröße im Verhältnis zu den übrigen Gehirnteilen und im Vergleich. (A) *Coregonus* (Mikrosmat), (B) *Aphanopus*, (C) *Anguilla* (Makrosmat). Zahlen wie in Abbildung 5

Die primären Tractus olfactorii weisen eine außergewöhnliche Dicke auf (Abb. 5 und 6). Zusammengenommen entspricht sie fast der des Rückenmarks nahe der Medulla. Derartig stark ausgebildete primäre Tractus olfactorii sind nur von wenigen Fischarten bekannt, so beispielsweise vom Aal (Abb. 6).

Im Bereich zwischen den Orbitae verlaufen die beiden Tractus dicht nebeneinander. Sie sind hier fest durch ein massives Ligament, das sich präparatorisch nur schwer isolieren läßt, miteinander verbunden (Abb 5). Unmittelbar vor dem Übergang der Tractus in die Bulbi olfactorii findet sich eine schwache aber deutlich sichtbare Verdickung, auf die bei der Behandlung der Histologie noch näher eingegangen wird (Abb. 5).

Die Bulbi olfactorii, die, gemessen an der Dicke der Tractus olfactorii sowie verglichen mit den Verhältnissen bei anderen Fischarten (Cyprinidae), nur eine mittelmäßige Ausdehnung aufweisen, liegen den Corpora striata dicht an (Abb. 5). Sekundäre Tractus olfactorii – als Bündel der sekundären olfaktorischen Fasern – sind von kaum wahrnehmbarer Länge. Das bedeutet, daß *Aphanopus* und wohl auch die übrigen Gattungen der Trichiuridae hinsichtlich der Bulbus-Position zur Gruppe des Salmonidentyps gehört (HOLL 1967).

Die beiden Corpora striata sind von recht beachtlicher Größe (Abb. 5 und 6). Sie erreichen in ihrer Ausdehnung die Lobi optici zwar in der Höhe, nicht aber in der Breite und Länge. Die oberflächlichen Teile der Corpora striata zeigen eine einfache, aber dennoch starke Furchung, die am fixierten Objekt deutlicher in Erscheinung tritt als am unfixierten. Eine ähnliche, aber an Furchen teilweise jedoch reichere Oberflächenprofilierung weisen manche Characiden, Cypriniden, Cyprinodontiden (LISSNER 1923), Scombriden (eigene Befunde) und wohl auch die Vertreter einer Reihe weiterer Familien auf.

Vergleicht man nun bei *Aphanopus* die Relation von Vorderhirnausdehnung (besser wäre „Ausbildung“; den Verfassern ist jedoch bewußt, daß für die Anwendung des Terminus Ausbildung im Sinne einer Beurteilung sehr viel eingehendere Untersuchungen der Faserarchitektur und des Feinbaus aller Teile des Vorderhirns bzw. der übrigen Gehirnteile notwendig wären), zu der aller übrigen Gehirnteile zusammen genommen mit den entsprechenden Verhältnissen bei anderen Verwandtschaftsgruppen, so ergibt sich folgendes Bild (Abb. 6): Während bei fast allen Vertretern der Anguilliformes das Vorderhirn in seiner Ausdehnung die der anderen Gehirnteile zusammen fast erreicht oder gar übertrifft, macht die „Größe“ des Vorderhirns bei Perciden, Centrarchiden, Scombriden und manchen Salmoniden nur einen Bruchteil des übrigen Gehirns aus. *Aphanopus* hingegen ist hinsichtlich der Relation der Größe des Vorderhirns zu der des übrigen Gehirns zwischen den beiden genannten Extremen einzustufen (Abb. 6). Damit zeigt sich jedoch, daß dem Vorderhirn von *Aphanopus* ein höheres Maß an funktioneller Bedeutung zugemessen werden kann, als etwa dem Centrarchiden-Vorderhirn.

Auf die Besprechung der übrigen Gehirnteile soll im Rahmen dieser Arbeit nicht eingegangen werden. Es darf lediglich noch darauf hingewiesen werden, daß bei *Aphanopus* stark vergrößerte Lobi vagales existieren (Abb. 5 und 6).

Histologie

Geruchsorgan

Die Falten des Geruchsorgans, die im fixierten Zustand eine recht feste Konsistenz zeigen, sind im Bereich aller ihrer Abschnitte, mit Ausnahme der Faltenansätze im Riechhöhlenboden, von einem weitgehend gleichdicken Epithel bedeckt. Seine Dicke liegt etwa zwischen 50 bis 60 μm .

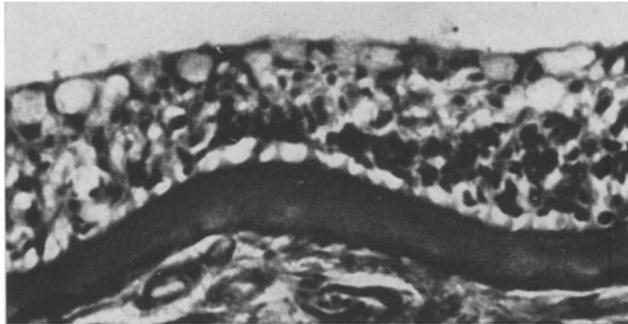


Abb. 7: *A. carbo*. Indifferentes Epithel der Riechfaltenansätze. Apikal Schleimbecherzellen. (800:1)

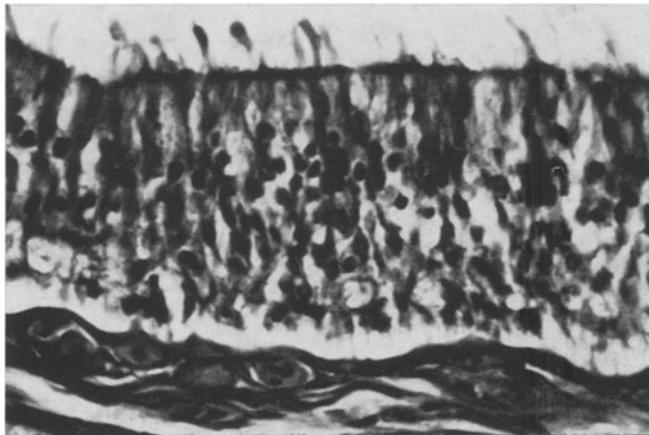


Abb. 8: *A. carbo*. Riechepithelausschnitt. An der Peripherie zahlreiche Sekrettröpfchen. (800:1)

Während die erwähnten Faltenansätze indifferentes, also rezeptorenfreies Abschlußgewebe tragen (Abb. 7), das eine wesentlich geringere Dicke aufweist (ungefähr 25 bis 30 μm), handelt es sich bei dem dickeren Faltenepithel um das eigentliche Riechepithel (Abb. 8 und 9). Selbst die zahlreichen kleinen Sekundärfalten tragen in allen Abschnitten Riechepithel (Abb. 10 und 11). Dabei ist zu bemerken, daß an einigen wenigen Stellen in den Tälern zwischen den Sekundärfalten größere Portionen von

Schleimbecherzellen sitzen, was gleichzeitig bedeutet, daß hier weniger Rezeptoren existieren. Entsprechendes gilt für die Spitzen der Hauptfalten. Möglicherweise sind diese besonderen Verhältnisse eine Folge mechanischer Beanspruchung dieser Teile, etwa durch Reibung der Falten Teile gegeneinander oder aber durch das unter Umständen auftretende Anpressen des Riechhöhlendaches an die Falten spitzen.

Bei der Frage nach dem Aufbau des Riechepithels mußte zunächst geklärt werden, welche verschiedenen Zellarten überhaupt daran beteiligt sind. Dabei ergab sich, daß folgende 6 Zellarten im Riechepithel auftreten: Rezeptoren, Stützzellen, Flimmerzellen, Basalzellen, Schleimbecherzellen und schließlich besondere Sekretzellen (Abb. 9).

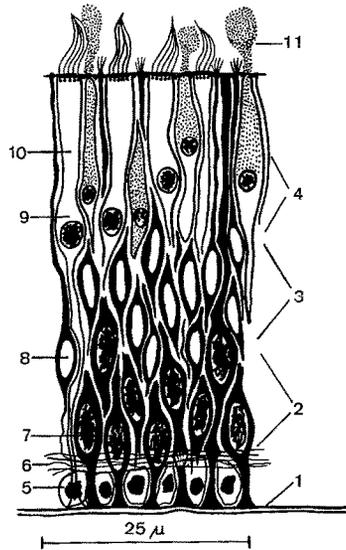


Abb. 9: *A. carbo*. Schematische Darstellung des prinzipiellen Riechepithelfinbaues. (1) Basalmembran, (2) Zone der Stützzellenkerne, (3) Zone der Rezeptorenkerne, (4) Zone der Flimmer- und Sekretzellenkerne, (5) Basalzelle, (6) intraepitheliales Axonbündel, (7) Stützzelle, (8) Rezeptor, (9) Flimmerzelle, (10) Sekretzelle, (11) Sekrettropfen

Wie bei verschiedenen früher behandelten Fischarten (*Anguilla*, *Esox*, *Salmo*, *Perca* u. a.; vgl. HOLL 1965), zeigt sich im Riechepithel von *A. carbo* eine diskrete, in allen Regionen auftretende, mehr oder weniger deutliche Kernzonierung der verschiedenen Zellarten (Abb. 9). Von dieser Tatsache ausgehend, war es relativ leicht, die Zellarten voneinander zu unterscheiden. Die folgende Beschreibung des Epithels behandelt dessen Aufbau von basal nach apikal:

Unmittelbar über der dicken Basalmembran liegt eine schmale Zone kleiner runder Kerne, die eine unregelmäßige, gedrängte oder lockere Anordnung aufweisen. Hierbei handelt es sich um die Kerne der Basalzellen, die im einzelnen sehr verschiedene Größe und auch höchst unterschiedliche Form (rund, polygonal, sternförmig) haben (Abb. 9).

In geringem Abstand von dieser Zone folgt ein etwas breiterer Epithelstreifen, der die Kerne der Stützzellen enthält. Diese Kerne, die eine längliche (großer Kerndurchmesser senkrecht zur Basalmembran stehend) Gestalt haben und wesentlich größer sind

als die der Basalzellen, zeigen eine dichte einreihige, an manchen Stellen auch mehrreihige Verteilung (Abb. 9).

Nicht alle Stützzellen – wohl aber die weitaus meisten – erstrecken sich mit ihrem Zellkörper von der Basalmembran, der sie in Form eines trompetenförmigen Füßchens aufsitzen, bis zur Oberfläche des Epithels, wobei sich ihre Gestalt den benachbarten Zellkörpern anpaßt. Zwischen den kleinen Füßchen der Stützzellen, die einen unterschiedlichen Abstand voneinander haben, sitzen die Basalzellen (Abb. 9). Der Zone der Stützzellenkerne folgt eine etwa in mittlerer Epithelhöhe liegende, breitere Zone mit ebenfalls sehr dicht angeordneten, stark länglichen, manchmal auch rundlichen Kernen. Diese Kerne fallen besonders auf durch ihre mit verschiedenen Farbstoffen erreichbare intensive Anfärbung bzw. Überfärbung. Wie auch Silberimprägnationen deutlich zeigen konnten, handelt es sich hierbei um die Kerne der Geruchsrezeptoren, die nur von einem schmalen Perikaryon umgeben sind (Abb. 9). Von diesem Perikaryon zieht ein schlanker, bisweilen leicht gewundener Fortsatz zur Epitheloberfläche, wo er in Gestalt einer sogenannten Vesicula olfactoria endet. Die mit Riechhärchen besetzte Vesicula olfactoria überragt als kleine Verdickung (mit dem Lichtmikroskop kaum wahrnehmbar) den Epithelabschluß, jedoch in geringerem Maße als etwa bei *Perca*, *Esox*, *Anguilla* (HOLL 1965).

Die nach basal ziehenden, noch wesentlich dünneren Rezeptorenfortsätze biegen im Bereich zwischen Basalzellenzone und der Zone der Stützzellenkerne rechtwinklig um. Hier laufen sie über größere Strecken des Epithels mit zahlreichen weiteren Rezeptorenaxonen als lockere Bündel parallel (Abb. 9), um schließlich in Gestalt der Fila olfactoria durch die Basalmembran ins Bindegewebe einzutreten. Anschließend erfolgt dann die Sammlung zu stärkeren Bündeln, die den primären Tractus olfactorius bilden.

Der Zone der Rezeptorenkerne schließt sich nach apikal eine weitere Kernzone an. Die hier lokalisierten Kerne haben eine meist runde Form, sind aber von sehr verschiedener Größe. Die größeren Kerne gehören Flimmerzellen an, die kleineren – im übrigen von geringerer Zahl – sind die Kerne von Schleimbecherzellen und von besonderen Sekretzellen (Abb. 9). Die Flimmerzellen, deren Zellkörper sich in den meisten Fällen bis zur Basalmembran erstreckt, wo er in Gestalt einer Verbreiterung aufsitzt, sind zur Epitheloberfläche hin leicht verbreitert. Sie tragen zahlreiche Flimmerhärchen, welche wesentlich länger sind als die Riechhärchen der Rezeptoren. Ihre Länge beträgt zwischen 5 und 6 μm , soweit dies wegen des relativ schlechten Erhaltungszustandes des Objektes überhaupt feststellbar war. Aus dem gleichen Grunde kann auch die Länge der Riechhärchen nicht exakt angegeben werden. Sie dürfte aber etwa zwischen 1,5 und 3 μm liegen.

Von besonderem Interesse sind die bereits erwähnten Sekretzellen. Ihr Zellkörper weist je nach dem Ausmaß der Sekretfüllung bzw. -abgabe eine entweder länglich-ovale oder schlankere Form auf. Dabei nehmen diese Zellen etwa nur ein Viertel bis ein Fünftel der Epitheldicke ein. Das austretende und ausgetretene Sekret ragt als fixierte Substanz in Gestalt keulenförmiger Projektionen aus den Sekretzellen (Abb. 8, 9 und 11). Derartige Sekretprotuberanzen bedecken in großer Zahl das Riechepithel. Über die Art des Sekretaustrittes – etwa ob eine größere, periphere Öffnung vorliegt, mehrere kleinere Öffnungen oder gar Poren in der Zellmembran – konnten keinerlei Aufschlüsse gewonnen werden.

Das Sekret selbst färbte sich entweder ähnlich intensiv an wie die Rezeptorenkerne (und zwar mit den verschiedensten Farbstoffen) oder aber blasser, etwa wie das Protoplasma der Stütz- und Flimmerzellen. Ein metachromatisches Verhalten nach Behandlung mit Mucikarmin, Toluidinblau und Anilinblau-Orange G, wie es wohl der in den Schleimbecherzellen erzeugte Schleim zeigte, war nicht festzustellen.

Leider konnte auch wegen des schon erwähnten ziemlich schlechten Erhaltungszustandes der Riechschleimhaut nicht erwiesen werden, ob und inwieweit dieses Sekret, das ja in starkem Maße und an allen Stellen des Riechepithels erzeugt wird, als dünner Film die Vesiculae olfactoriae sowie die Riechhärchen kontinuierlich bedeckt.

Während Schleimbecherzellen bei fast allen Fischarten typische Elemente des Riechepithels oder aber des indifferenten Epithels des Geruchsorgans sind, findet man ähnliche oder vergleichbare Sekretzellen nur bei wenigen bisher untersuchten Arten innerhalb des Riechepithels, so beispielsweise beim Aal (HOLL 1965). Hier allerdings treten die nachgewiesenen Sekretzellen in wesentlich geringerer Zahl auf. Außerdem ist bei *Anguilla* die Menge des austretenden Sekretes pro Zelle geringer.

Der äußerste, apikale Bereich des Riechepithels ist annähernd kernfrei. Hier treten die mehr oder weniger schlanken Zellkörper der verschiedenen Zellarten deutlicher hervor.

Tractus olfactorius und Bulbus olfactorius

Eine vorgesehene Bearbeitung der Histologie des Tractus olfactorius, Bulbus olfactorius und auch der Corpora striata war auf Grund des schlechten Fixierungszustandes des Materials leider nicht möglich und muß einer späteren Untersuchung überlassen werden, die frisch fixiertes, aber auch speziell für Versilberungen präpariertes Material voraussetzt.

Trotz dieses Umstandes wurden Quer- und Längsschnitte vom primären Tractus olfactorius angefertigt, die zu folgenden Befunden führten: Querschnitte vom Tractus olfactorius, ganz gleich an welcher Stelle, lassen erkennen, daß die Zahl der zu vielen kleinen Bündeln gepackten Axonen der Geruchsrezeptoren sehr groß ist. Pro Tractus dürfte es sich um mehr als 5×10^6 Axonquerschnitte handeln. Dies bedeutet aber, daß die Zahl der Geruchsrezeptoren pro Geruchsorgan absolut diesem Wert entspricht. Eine exakte Zahlenangabe wird in einer späteren Arbeit erfolgen. Außerdem wurde an Längsschnitten durch den Tractus olfactorius, unmittelbar vor dessen Eintritt in den Bulbus olfactorius, festgestellt, daß sich an dieser Stelle zahlreiche Axonbündel überkreuzen (HOLL 1967). Wie bereits erwähnt, findet sich hier eine leichte Anschwellung, die ganz offenbar eine Folge der zahlreichen Überkreuzungen von Axonbündeln ist (Abb. 5 und 6).

DISKUSSION

Aphanopus carbo ist als sekundär spezialisierte, bathypelagische Form (TUCKER 1956) wohl kaum repräsentativ für die Bauverhältnisse des Geruchsorgans anderer

Tiefseefische, die nicht zur Familie der Trichiuridae (Lepidopidae) gehören oder etwa zu den nahe verwandten Gempylidae. Aus diesem Grunde kann eine durch die Untersuchungsergebnisse herbeigeführte Interpretation etwa über die Bedeutung des Organs nur in diesem engeren Rahmen verstanden werden. Andererseits sollte diese Beschränkung ein Hinweis sein für die Notwendigkeit der Bearbeitung des Geruchsorgans bei verschiedenen anderen Tiefseeformen.

Bei der äußeren Betrachtung des Geruchsorgans von *Aphanopus* fällt zunächst auf, daß sich auf jeder Kopfseite nur eine einzelne Öffnung befindet. Dieses Merkmal weisen auch die übrigen Gattungen der Trichiuridae auf, mit Ausnahme der Gattung *Evoxymetopon*, die auf jeder Kopfseite zwei kleine Öffnungen besitzt. Monotreme Öffnungstypen sind nur von wenigen weiteren Familien der Perciformes bekannt, so von den Notothenioidae, Liparidae, Cichlidae, Pomacentridae, Blenniidae, Anarhichadidae sowie bei den Gasterosteiformes von den Gasterosteidae und Indostomidae und schließlich bei den Syngnathiformes von den Solenostomidae (LIERMANN 1933, BERG 1958 und eigene Befunde). Dabei muß man noch differenzieren zwischen Formen, bei denen die Bildung der zweiten bzw. hinteren Öffnung überhaupt unterbleibt (*Gasterosteus spec.*) und solchen, bei denen die bereits gebildete hintere Öffnung sekundär verlorengeht (beispielsweise *Zoarces viviparus*; vgl. LIERMANN 1933). Ob die einzelne Öffnung zu jedem Geruchsorgan bei *Aphanopus* einen primären Zustand repräsentiert oder aber die verbleibende sekundäre Vorderöffnung ist, kann nicht entschieden werden, da eine Untersuchung aus Mangel an larvalem Material nicht möglich ist.

Ganz abgesehen davon sind mit Ausnahme von *Gasterosteus* (WUNDER 1927) keinerlei Untersuchungen über die Leistung des Geruchssinnes bei monotremen Formen angestellt worden. *Gasterosteus* ist zur Gruppe der Mikrosmaten zu rechnen (TEICHMANN 1954), seine optische Orientierung hingegen ist hervorragend. Hier bietet sich ein Vergleich mit *Aphanopus* an, da auch dessen Auge – wenn auch ohne Frage spezialisiert – zu besonderer Leistung befähigt sein dürfte. Danach wäre zunächst eine geringe „Ausbildung“ des Geruchsorgans und damit eine schwache Leistung des Geruchssinns von *Aphanopus* zu vermuten. Wie die nähere Untersuchung der einzelnen Teile des Geruchsorgans sowie des Vorderhirns von *Aphanopus* jedoch deutlich zeigt, ist das gesamte olfaktorische System hier gut ausgebildet.

Zwar liegt – wenn man Auge und Geruchsorgan von *Aphanopus* miteinander vergleicht – die Größe der Riechschleimhaut weit unter der Fläche der Netzhaut, doch besagt dies zunächst nicht viel, sofern keine Einzelheiten über den Feinbau der beiden Sinnesorgane bekannt sind. Zur Beurteilung der möglichen Leistungsfähigkeit eines Geruchsorgans sind vielmehr genauere Kenntnisse notwendig über Zahl, Größe und Ausbildung der Riechfalten, über den Feinbau des Riechepithels, über die Verteilung der Rezeptoren, deren Dichte und Gesamtzahl und über die Riechfeldgröße. Zu berücksichtigen sind auch unter Umständen für die Durchströmung der Riechhöhle speziell arbeitende akzessorische Bildungen, und schließlich ist die Art und Weise der Vorderhirnausbildung ein Merkmal, welches mit all diesen Elementen des olfaktorischen Systems im Zusammenhang gesehen werden muß. Bei Fischen hängt nämlich die Ausbildung des Telencephalon, als zentralem Anteil des Geruchsorgans, von der Bedeutung dieses Sinnesorgans für das Leben eines Tieres ab. Außerdem zeigt auch die anatomische Feinstruktur eindeutig die fast rein „olfaktorische Funktion“ dieses Gehirnteiles.

Grundsätzlich weist das eigentliche Geruchsorgan (Riechfaltensystem) von *Aphanopus* morphologisch keine Abweichungen auf gegenüber den Verhältnissen daraufhin bereits untersuchter Fischarten mit nur durchschnittlichen Riechleistungen, beispielsweise *Salmo*, *Tinca*, *Perca* u. a. Erhebliche Unterschiede fallen jedoch auf beim näheren

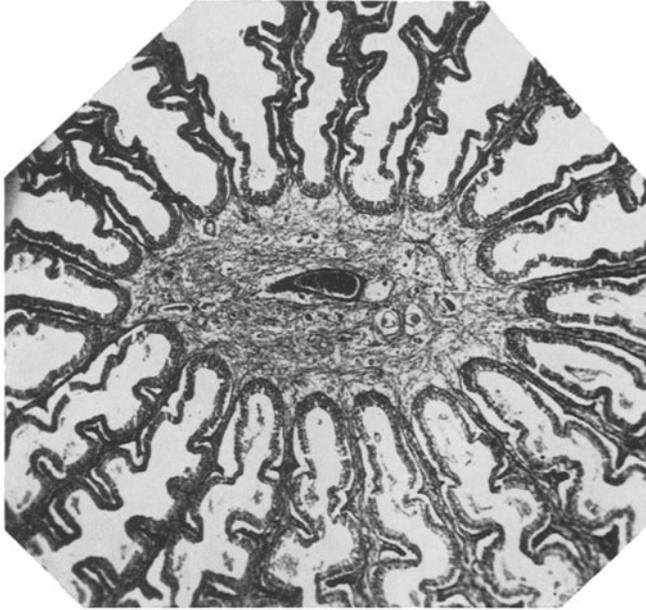


Abb. 10: *A. carbo*. Längsschnitt durch das Riechfaltensystem. Sekundäre Fältchen an den Hauptfalten. (30:1)

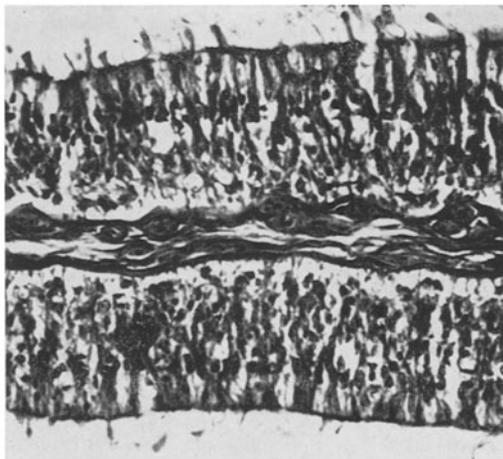


Abb. 11: *A. carbo*. Abschnitt eines Sekundärfältchens im Schnitt. An der Peripherie zahlreiche Sekrettröpfchen. (450:1)

Vergleich des Riechepithels und seiner Verteilung. So tragen die sekundären Riechfalten bei *Salmo* lediglich indifferentes Epithel, während die entsprechenden sekundären Riechfalten von *Aphanopus* kontinuierlich mit Riechepithel bedeckt sind (Abb. 10 und 11). Bei *Tinca* ist das Riechepithel als eine sekundäre Erscheinung (HOLL 1965) in zahlreiche kleine Felder aufgeteilt, die Falten von *Aphanopus* aber weisen eine fast komplette Bedeckung mit Riechepithel auf. Eine vergleichbare, annähernd alle Falten- teile einschließende Riechepithelverteilung ist nur von *Anguilla* bekannt (HOLL 1965). *Anguilla* gilt jedoch als ein extremer Makrosomat unter den Teleostei (TEICHMANN 1954, 1959).

Die als Tendenz zur Riechfeldvergrößerung bisweilen falsch interpretierte sekundäre Faltenbildung, bekannt von manchen Scombriden, Salmoniden, aber auch in anderer Weise bei *Esox* und *Ctenolabrus* auftretend, ist bei *Aphanopus* in der Tat die Voraussetzung für eine beträchtliche Vergrößerung der Riechepithelfläche. Genaugenommen bieten diese sekundären Falten aber auch die einzige Möglichkeit einer starken Oberflächenvergrößerung, da auf Grund des in seinem Muster festgelegten, geschlossenen Faltensystems (360°-Typ) eine Angliederung weiterer Falten nicht möglich ist.

Außerdem muß man berücksichtigen, daß in den 4 akzessorischen Ventilations- säcken, die der Riechhöhle angeschlossen sind, ein ohne Frage sehr effektiver Durch- strömungsapparat existiert. *Aphanopus* würde also der Gruppe 2 mit aktiver Ventila- tion im System der Durchströmungstypen von PIPPING (1927) angehören. Das Vor- handensein dieses extrem ausgebauten akzessorischen Systems mag vielleicht zeigen, daß das Fehlen einer zweiten Öffnung auf diese Weise kompensiert werden muß, kann jedoch auch bedeuten, daß das in jeder Hinsicht wohlausgebildete Geruchsorgan nur dann leistungsfähig ist, wenn eine dauernde aktive Durchströmung mit reichlichen Mengen Wasser erfolgt. Dies wäre zugleich eine Voraussetzung dafür, daß auch mehr Duftmoleküle in der Zeiteinheit die Riechhöhle passieren, also mit größerer Wahr- scheinlichkeit an die fast in allen Regionen mit Riechepithel überzogenen Riechfalten gelangen können.

Über den primären Mechanismus, der für die zur Ventilation notwendigen Vo- lumenänderung der akzessorischen Säcke sorgt, können (aus den eingangs erwähnten Gründen) noch keine endgültigen Feststellungen getroffen werden. Jedenfalls scheint die Splanchnokinetik der wichtigste Initiator zu sein (MEINEL 1962, 1968). Hinzu kommt vielleicht auch ein Druckeinfluß vom Mundraum aus auf den häutigen Boden des unteren Ethmoidalsackes, von dem ein schmaler Streifen an einer knochenfreien Stelle direkten Kontakt mit der Gaumenhaut hat.

Teile des Sinus lymphaticus, die bei *Zeus faber* die Deplazierungsbewegung be- stimmter Knochenpartien auf akzessorische Säcke übertragen (VAN DEN BERGHE 1929), scheinen bei *Aphanopus* nicht an dem Pulsationsmechanismus für die Durchströmung der Riechhöhle beteiligt zu sein.

Im übrigen darf man wohl aus der Existenz dieses akzessorischen Ventilations- systems von *Aphanopus* ableiten, daß auch bei den anderen Gattungen der Trichiuridae ähnliche oder nur wenig abweichende Verhältnisse zu finden sein werden. Möglicher- weise aber sind bei der Gattung *Evoxymetopon* Ventilationsssäcke – in Zusammenhang mit dem hier ditremen Öffnungstyp – in wesentlich geringerem Maße ausgebildet, oder aber sie fehlen ganz.

Zum Schluß soll noch kurz auf die zentralen Teile des olfaktorischen Systems von *A. carbo* eingegangen werden, nämlich auf die Tractus olfactorii, Bulbi olfactorii und auf die Corpora striata.

Auffallend ist der relativ große Durchmesser der primären Tractus olfactorii, welche die zahlreichen Bündel von Rezeptoraxonen zum Bulbus olfactorius führen. Die Tractus-Dicke steht aber in direktem Zusammenhang mit der sehr hohen Zahl olfaktorischer Rezeptoren, die in der Riechschleimhaut von *A. carbo* untergebracht sind. Eine hohe Rezeptorenzahl bzw. Riechfeldgröße — nicht unbedingt die Rezeptordichte (TEICHMANN 1954, MÜLLER 1954/55, HOLL 1965) — ist ein weiteres Zeichen (kein Maß!) dafür, daß die Leistung des Organs gut sein könnte. Die kurz vor dem Eintritt der Tractus in die Bulbi auftretenden zahlreichen Überkreuzungen von Axonbündeln ist offenbar bei Knochenfischen mit proximalem Bulbus weitverbreitet (HOLL 1967). Hinsichtlich der Position seiner Bulbi olfactorii macht *A. carbo* keine Ausnahme in dem Kreis der Perciformes. Typisch sind hier proximale, also dicht an den Corpora striata „sitzende“ Bulbi. Aus der Bulbusposition selbst lassen sich keinerlei Schlüsse auf die Leistungsfähigkeit ziehen, denn sowohl in der Gruppe mit proximaler Bulbusposition (I) als auch in der mit distaler Bulbusposition (II) finden sich Makrosmaten [*Anguilla* (I), *Ictalurus* (II)] und Mikrosmaten [*Gasterosteus* (I), manche Gadiden (II)].

Die im Verhältnis zur Tractusdicke geringe Bulbusgröße von *A. carbo* kann zunächst nur als Tatsache hingestellt werden. Erst wenn auch der Feinbau dieses Gehirnteils bekannt ist, kann etwas Verbindliches zur Frage nach seiner Ausbildung gesagt werden.

Relativ stark entwickelt sind die Corpora striata. Um so beachtenswerter ist bei *A. carbo*, daß alle anderen Gehirnteile zusammen die Lobi optici an Größe nicht erreichen, was — in Zusammenhang mit den großen Augen — auf eine bevorzugt optische Orientierung schließen läßt.

Bei *Idiacanthus*, einem anderen Tiefseefisch, ist dagegen das gesamte Vorderhirn gegenüber den stark ausgebildeten Lobi optici nur von geringer Größe. Dies wird verständlich durch den rudimentären Charakter des Geruchsorganes, dem ein wohl ausgebildetes Auge gegenübersteht.

Damit ergibt sich aber ein klarer Anhaltspunkt für eine Einstufung von *Aphanopus* innerhalb der von TEICHMANN (1954) formulierten Gruppierung, in der die Ausbildung und Leistung der beiden Sinnesorgane Auge und Geruchsorgan in Beziehung zueinander berücksichtigt sind. Geht man nämlich von der Voraussetzung aus, daß *Aphanopus* ein sehr hoch entwickeltes, wenn auch spezialisiertes Auge hat, so ist es durchaus berechtigt, auf Grund der verschiedenen Befunde über den inneren und äußeren Bau des olfaktorischen Systems diesen Tiefseefisch nahe der Gruppe der „Augen-Nasen-Fische“ (TEICHMANN 1954) einzuordnen. Dabei spielt es unseres Erachtens keine Rolle, daß die bisher auf dieses Phänomen untersuchten Fische, die zu dieser Gruppe gehören, wie *Phoxinus laevis* und eine Reihe anderer Cypriniden, Süßwasserfische sind und in geringer Tiefe leben.

In dieser — wenn auch teilweise lückenhaften Form — ist hier erstmals der Versuch unternommen worden, eine Beurteilung der Ausbildung des olfaktorischen Systems, wie sie bisher nur bei Süßwasserformen und wenigen marinen Vertretern erfolgte, auf bathypelagische Fische auszudehnen. Auch *Anguilla* macht von dieser Feststellung

keine Ausnahme, weil von diesem Fisch bislang nur Leptocephali und semiadulte Tiere (LAIBACH 1937) bearbeitet wurden.

Eine weitere Frage ist die nach der Bedeutung des Geruchsorganes für das Leben der Fische in der Tiefsee. Mit hohem Wahrscheinlichkeitswert darf angenommen werden, daß auch unter den speziellen Bedingungen des Bathypelagials Duftspuren verschiedenster Art (Gradienten gelöster organischer und anorganischer Substanzen) existieren, die adäquate Reize für das Geruchsorgan liefern könnten.

Möglicherweise spielt bei *A. carbo* die olfaktorische Orientierung bei der Geschlechterfindung eine Rolle. Es wäre auch durchaus denkbar, daß mit Hilfe des Geruchssinnes von Beutetieren stärker besiedelte Zonen des Tiefseebiotops wahrgenommen werden können. Und schließlich ist noch eine mögliche olfaktorische Orientierung bei Horizontalwanderungen, die sehr wahrscheinlich sind, nicht auszuschließen. Eine Klärung dieser Probleme können jedoch letztlich nur das Experiment und Beobachtungen am lebenden Tier herbeiführen.

ZUSAMMENFASSUNG

1. In der vorliegenden Arbeit wurden an dem Tiefseefisch *Aphanopus carbo* LOWE 1839 erstmals der Bau des Geruchsorgans, seiner akzessorischen Teile sowie des Vorderhirns untersucht.
2. Die Öffnung zur Riechhöhle ist vom monotremen Typus. Das Geruchsorgan besteht aus 18 bis 21 Riechfalten, die unmittelbar der Riechhöhlenöffnung gegenüberliegen. Die Riechfaltenanordnung in einer geschlossenen, wenn auch leicht gestreckten Rosette entspricht dem 360°-Typ. Eine sekundäre Fältelung auf den Hauptfalten ist als Riechfeldvergrößerung zu deuten.
3. Das Riechepithel, das in seinem histologischen Aufbau keine nennenswerten Abweichungen zu den entsprechenden Verhältnissen anderer Fischarten zeigt, bedeckt in kontinuierlicher Form alle Faltenregionen, auch die sekundären Fältchen. Damit ergibt sich für die Fläche des Riechfeldes ein optimaler Wert. Die Gesamtzahl der Geruchsrezeptoren pro Organ dürfte nach Schätzungen zwischen 5×10^6 und 10^7 liegen. Auffallend ist die große Zahl der in allen Riechepithelregionen vorhandenen Sekretzellen, deren Funktion unbekannt ist.
4. Von der eigentlichen Riechhöhle, deren häutiger Boden die Riechfalten trägt, ziehen zwei durch ein Septum getrennte Ethmoidalsäcke rostrad sowie ein aus zwei Anteilen bestehender Lacrymalsack ventrad. Hierbei handelt es sich um ein Ventilationssystem, dessen Aufgabe darin besteht, einen Wasseraustausch innerhalb der Riechhöhle bzw. die damit verbundene permanente Umspülung der Riechfalten zu gewährleisten. Die Ventilationsbewegung wird ganz offenbar durch die Splanchno-kinetik induziert, dürfte also rhythmisch sein.
5. Das Vorderhirn zeigt eine beachtliche Ausbildung, die zwischen der von typischen Makrosmaten einerseits und Mikrosmaten (unter den Fischen) andererseits zu sehen ist.
6. Das olfaktorische System von *A. carbo* ist – verglichen mit dem anderer Knochenfische – relativ hochentwickelt. Daraus läßt sich mit einer gewissen Wahrscheinlich-

keit ableiten, daß neben dem stark ausgebildeten Auge das Geruchsorgan eine wesentliche Rolle im Leben dieses Fisches spielt. *A. carbo* ist demnach in die Nähe der Gruppe I („Augen-Nasen“-Fische nach TEICHMANN 1954) mit optisch olfactorischer Hochleistung einzustufen.

Diese Arbeit wurde mit dankenswerter Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft durchgeführt.

ZITIERTE LITERATUR

- BRAUER, A., 1908. Die Tiefseefische. *Wiss. Ergebn. dt. Tiefsee-Exped. „Valdivia“* **15** (2), 154–266.
- BERG, L. S., 1958. System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. 2. Aufl. A. d. Russ VEB Deutscher Verl. d. Wissenschaften, Berlin, 310 pp.
- BERGHE, L. VAN DEN, 1929. Observations sur l'olfaction et sur le mécanisme des courants olfactifs chez quelques téléostéens. *Bull. Acad. r. Belg. Cl. Sci.* **15** (4), 279–305.
- BERTIN, L., 1936. Contribution à l'éthologie des poissons abyssaux. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris* **8**, 506–511.
- BLAUE, J., 1882. Über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien. *Arch. Anat. Physiol.* **1882**, 231–309.
- BURNE, R. H., 1909. The anatomy of the olfactory organ of teleostean fishes. *Proc. zool. Soc. Lond.* **1909**, 610–663.
- DOGIEL, A., 1886. Über den Bau des Geruchsorgans bei Fischen und Amphibien. *Biol. Zbl.* **6**, 428–431.
- 1887. Über den Bau des Geruchsorganes bei Ganoiden, Knochenfischen und Amphibien. *Arch. mikrosk. Anat. EntwMech.* **29**, 74–139.
- FRISCH, K. VON, 1924. Sinnesphysiologie der Wassertiere. *Verh. dt. zool. Ges., Königsberg* **29**, 21–42.
- 1941. Die Bedeutung des Geruchssinns im Leben der Fische. *Naturwissenschaften* **29**, 321–331.
- GAWRILENKO, A., 1910. Die Entwicklung des Geruchsorgans bei *Salmo salar*. *Anat. Anz.* **36**, 411–427.
- HASLER, A. D. & WISBY, W. J., 1951. Discrimination of stream odors by fishes and its relation to parent stream behaviour. *Am. Nat.* **85**, 223–238.
- HOLL, A., 1965. Vergleichende morphologische und histologische Untersuchungen am Geruchsorgan der Knochenfische. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **54**, 707–782.
- 1967. Zur Position der Bulbi olfactorii bei Knochenfischen unter besonderer Berücksichtigung von *Mugil auratus* (Actinopterygii, Mugiliformes). *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **16**, 255–261.
- KOLMER, W., 1927. Geruchsorgan. In: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Begr. von W. v. Möllendorff. Springer, Berlin, Bd **3** (1), 192–249.
- LAI BACH, E., 1937. Das Geruchsorgan des Aals in seinen verschiedenen Entwicklungsstadien. *Zool. Jb. (Abt. Anat. Ontog. Tiere)* **63**, 37–72.
- LIERMANN, K., 1933. Über den Bau des Geruchsorgans der Teleostier. *Z. Anat. EntwGesch.* **100**, 1–39.
- LOWE, R. T., 1839. Supplement to a synopsis of the fishes of Madeira. *Proc. zool. Soc. Lond.* Pt **7**, 76–92.
- MAUL, G. E., 1948. Quatro peixes novos dos mares da Madeira. *Bolm Mus. munic. Funchal* **3**, 41–55.
- 1949. Notas sobre dois peixes descritos no boletim anterior. *Bolm Mus. munic. Funchal* **4**, 20–22.
- MEINEL, W., 1962. Zur Morphologie und Funktion des Splanchnocranium von *Acipenser*. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **51**, 1–62.

- 1968. Über die Suspensionsmodi der ersten splanchnischen Bögen am Neurocranium der Fische. *Ber. oberhess. Ges. Nat.- u. Heilk. (N. F. Naturw. Abt.)* **37** (im Druck).
- MÜLLER, A., 1954/55. Quantitative Untersuchungen am Riechepithel des Hundes. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* **41**, 335–350.
- MUNK, O., 1967. Ocular degeneration in deep-sea fishes. *Galathea Rep.* **8**, 1–11.
- NEURATH, H., 1949. Leistungen des Geruchssinnes bei Elritzen. *Z. vergl. Physiol.* **31**, 609–629.
- PARKER, G. H., 1910. Olfactory reactions in fishes. *J. exp. Zool.* **8**, 535–542.
- PFEIFFER, W., 1960. Über die Schreckreaktion bei Fischen und die Herkunft des Schreckstoffes. *Z. vergl. Physiol.* **43**, 578–614.
- PIPPING, M., 1927. Ergänzende Beobachtungen über den Geruchssinn der Fische mit besonderer Berücksichtigung seiner Bedeutung für das Aufsuchen des Futters. *Commentat. Biol.* **2** (10), 1–10.
- REINKE, W., 1937. Zur Ontogenie und Anatomie des Geruchsorgans der Knochenfische. *Z. Anat. EntwGesch.* **106**, 600–624.
- RETZIUS, M. G., 1892. Zur Kenntnis der Nervenendigungen in der Riechschleimhaut. *Biol. Unters., Stockh. (N. F.)* **4**, 62–64.
- STRIECK, F., 1924. Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn der Elritze. *Z. vergl. Physiol.* **2**, 122–154.
- TEICHMANN, H., 1954. Vergleichende Untersuchungen an der Nase der Fische. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **43**, 171–212.
- 1959. Über die Leistungen des Geruchssinnes beim Aal. *Z. vergl. Physiol.* **42**, 206–254.
- TUCKER, D. W., 1956. Studies on the Trichiuroid fishes. 3. A preliminary revision of the family Trichiuridae. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.* **4** (3), 73–130.
- VILTER, V., 1956. Différenciation fovéale dans l'appareil visuel d'un poisson abyssal, le *Bathylagus benedicti*. *C. r. Séanc. Soc. Biol.* **145**, 59–63.
- WUNDER, W., 1927. Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischarten. *Z. vergl. Physiol.* **6**, 67–98.