

Andreas Gomahr, Kurt Kotrschal und Alfred Goldschmid

Die chemosensorischen Zellen der Haut bei den heimischen Karpfenfischen (*Teleostei, Cyprinidae*): Geschmacksknospen und freie Sinneszellen

Einleitung

Wasser ist ein hervorragendes Lösungsmittel und daher ein guter Träger für chemische Botenstoffe (Atema, 1988). Fische riechen diese Stoffe, nehmen sie aber auch mittels spezieller, sekundärer Sinneszellen in ihrer Haut wahr. Kommunikation über chemische Substanzen spielt eine große Rolle bei der Nahrungssuche, der Partnerfindung und Feindvermeidung.

Innerhalb der Knochenfische ist die Körperhaut der Welse und der Karpfenfische besonders reich an *Geschmacksknospen* (GK) (Bardach und Atema, 1971). Daß es neben diesen äußeren Geschmacksknospen ein weiteres System sekundärer Sinneszellen, die »isolierten chemosensorischen Zellen« (ICZ) in der Epidermis aller bisher untersuchten Fische (Kotrschal und Whitear, in Arbeit; Whitear, 1971; Whitear und Lane, 1983) und mancher Froschlarven (Whitear, 1976) gibt, ist sogar den meisten Spezialisten unbekannt (vgl. Atema et al. 1988). ICZ wurden bereits Ende des 19. Jahrhunderts von Fahrenholtz, dann wieder von Whitear (1952) lichtmikroskopisch, und Whitear (1971) elektronenmikroskopisch beschrieben. Einer der Gründe für die späte Beachtung dieses auch von der Anzahl der Sinneszellen her wichtigen Systems war, daß ICZ gewöhnlich verstreut in der Epidermis liegen und daher einer strukturellen und funktionellen Bearbeitung schlecht zugänglich waren. Erst als mit den Felsdorschen (*Gadidae*, Gattungen *Ciliata* und *Gaidropsarus*) geeignete Untersuchungsmodelle gefunden wurden (Kotrschal et al. 1984, 1985), welche große Konzentrationen dieser Zellen in ihrer Rückenflosse aufweisen, konnte gezielte funktionsmorphologische Arbeit an den ICZ beginnen (Kotrschal und Whitear, 1988; Peters et al. 1987; Whitear und Kotrschal, 1988). Eine chemosensorische Funktion der »Isolierten chemosensorischen Zellen« wurde vermutet, konnte aber erst von Peters et al. (1987) nachgewiesen werden.

Heute stehen wir am Beginn der Forschung an diesem neu entdeckten Sinnessystem. Wir wissen wenig zu Struktur und Lebensdauer dieser Sinneszellen, kaum etwas zu deren Nervenversorgung und zentralen Verschaltungen und wenig über den funktionellen Unterschied zwischen den ICZ und jenen Zellen, welche in GK organisiert sind (Kotrschal und Whitear, 1988; Peters et al., 1987; Whitear und Kotrschal, 1988). Daß funktionelle Unterschiede zwischen den beiden Systemen bestehen müssen, läßt sich allein aus ihrer gleichzeitigen Existenz bei den Fischen über mindestens 400 Millionen Jahre (bereits Störe haben beide Systeme) und der unterschiedlichen strukturellen Organisation folgern.

Im Zuge eines Schwerpunktprojektes (S-35: Wieser, 1986) forscht die Gruppe der Universität Salzburg an morphologischen Fragen bei Karpfenfischen. Von zentralem Interesse sind dabei die vergleichende Bearbeitung von Gehirn und Sinnesorganen (Kotrschal et al., 1987; Kotrschal und Junger, 1988). Dabei hat sich herausgestellt, daß Lobus facia-

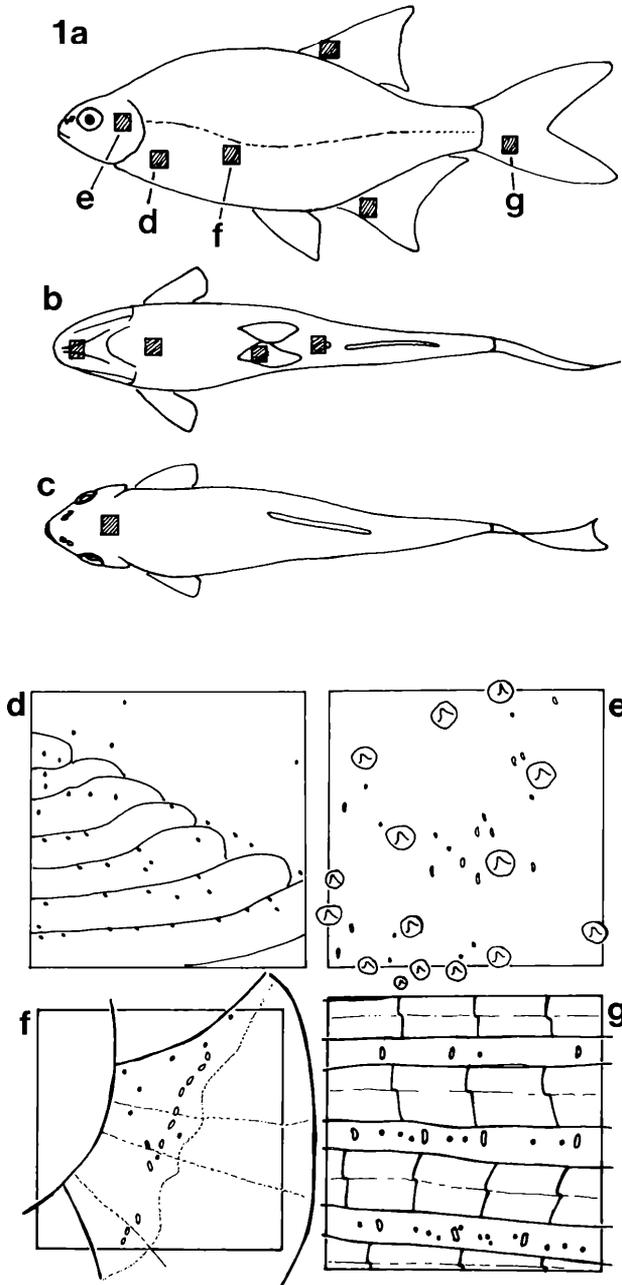


Abb. 1: Darstellung jener Hautstellen, an denen Geschmacksknospen gezählt wurden, am Beispiel einer Brachse: a) Seitenansicht; b) Bauchansicht; c) Rückenansicht; d)–g) von der Präparierlupe mittels Zeichenspiegel dargestellte Beispiele von Zählstellen, um Dichte und Verteilung der Geschmacksknospen zu zeigen; d) Laube; am Ansatz der Brustflosse; Punkte: Geschmacksknospen; e) Laube, Kiemendeckel; Punkte: Geschmacksknospen; ovale Flecken: freie Neuromasten; »Hütchen«: Verhornungen (Unkuli, Laichkleid) der Epidermis; f) Rotaugen, Körper; Geschmacksknospen und freie Neuromasten im Winkel zwischen Schuppen; g) Brachse, Schwanzflosse; Geschmacksknospen und freie Neuromasten alterieren in der Flossenmembran.

lis und Lobus vagus, die Hirnstammzentren für externen (Haut) und (Mund-Kiemenhöhlen-) internen Geschmack, die höchste zwischenartige Variabilität aller untersuchten Hirngebiete aufweisen. Es galt daher zu untersuchen, ob diese quantitativen Unterschiede in der Ausbildung der sensorischen Hirngebiete tatsächlich auch unterschiedlichen Dichten und Zahlen der äußeren Geschmacksknospen (GK) und der isolierten chemosensorischen Zellen (ICZ) entsprechen und welche Verteilungsmuster GK und ICZ in der Körperhaut zeigen. Die vorliegende Arbeit enthält erste Daten zu diesem Thema und faßt kurz unseren Wissensstand über GK und ICZ am Beispiel der Karpfische zusammen.

Material und Methoden

1. Quantifizierung der Geschmacksknospen: Die zur Untersuchung verwendeten Fische wurden mit Kiemennetzen großteils in der Au bei Hainburg gefangen. Dort nicht erhältliche Arten wurden von Kollegen zur Verfügung gestellt oder über den Aquarien- und Fischereifachhandel ergänzt. Aus den Kiemennetzen wurden nur möglichst unverletzte und schonend entnommene Exemplare verwendet, welche mindestens einen Tag vor der Präparation gehältert wurden, um übermäßige Schleimbildung zu vermeiden.

Zur Untersuchung wurden die Fische durch prolongierte Narkose in MS 222 (1:1000) getötet, in frischem Wasser ab gespült und aus einem Parfümzerstäuber mit 2% Silbernitratlösung (in A. dest.) besprüht. Nach ca. 1 Minute Reduktion im Sonnenlicht (Fisch nimmt tabakbraune Färbung an) wurde das restliche Silbernitrat ab gespült und die Reaktion durch kurzes Eintauchen in 0,5% Essigsäure gestoppt. Geschmacksknospen und Neuromasten (zu Gruppen zusammengefaßte Haarzellen, welche Strömungen und niederfrequente Schwingungen registrieren) sind nach dieser Behandlung als dunkelbraune Punkte bzw. ovale Flecken auf hellem Untergrund im Binokular zu erkennen (Abb. 1d-g) und können leicht ausgezählt werden.

Um die Präparate aufzubewahren, wurden ganze Fische oder Teile davon in mit 10% Formalin getränkte Mullbinden gewickelt und tiefgekühlt. Zur Auswertung wurden die tiefgekühlten Präparate aufgetaut und ausgewählte Flächen auf Körper und Flossen (Tab. 1) unter einem mit Zeichenspiegel ausgerüstetem Binokular gezählt bzw. durch Zeichnung dokumentiert. Wenn durchführbar, wurden die entsprechenden Stellen immer auf beiden Körperseiten eines Exemplars ausgezählt. Zählungen wurden m. H. eines mit einem Apple IIe-PC verbundenen Planimetrietabletts durchgeführt.

Von 15 quantitativ untersuchten Arten wurden hier nur jene 9 berücksichtigt, von denen brauchbare Daten an mindestens 4 Exemplaren erhoben werden konnten.

2. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen: Alle untersuchten Individuen stammen aus Labornachzuchten. Zur Darstellung der Körperoberfläche wurden in einer Mischung von gepufferten Aldehyden für 24 bis 48 Stunden fixiert. Die Hautstücke wurden nach Auswaschen des Fixiermittels für 30 Minuten bei 37° C in Hyalonuridase-Lösung behandelt, um den Schleim von der Körperoberfläche zu entfernen. Nach Entwässerung der Stücke in aufsteigender Alkoholreihe wurde mit CO₂ kritisch punktgetrocknet, mit Gold besputtert und schließlich in einem Cambridge Stereoscan 2000 Rasterelektronenmikroskop (REM) bei 10 bis 20 kV Beschleunigungsspannung beobachtet.

Zur Quantifizierung der »isolierten chemosensorischen Zellen« (ICZ) am Kopf juveniler Cypriniden wurden bei Standardvergrößerungen entlang bestimmter Linien in regelmäßigen Abständen Flächen direkt am REM ausgezählt (Zähltransekte: von der dorsalen Schnauzenspitze bis zur medianen Öffnung des Supratemporalkanals; von der ventralen Schnauzenspitze median nach caudal bis auf die Höhe des Kiefergelenkes; dorsal, entlang der Verbindungslinien der linken und rechten Nasenlöcher und Augen; zwischen ventralem Augenrand und Oberlippe; zwischen rostralem Augenrand und Nasenloch; zwischen caudalem Augenrand und Grenze Präoperculum-Operculum; und

Tabelle 1: Liste der Arten, bei denen vier oder mehr Individuen auf Zahl der Geschmacksknospen untersucht wurden, in Reihenfolge abnehmender Dichten von Geschmacksknospen. Neben lateinischem Artnamen sind auch je ein deutscher und englischer Name angegeben. Nur die Stellen mit vollständigen Zählungen sind angeführt (Kehle und Stirn sowie Brust- und Bauchflossen). n: Zahl der untersuchten Individuen. Die Zahlen geben Geschmacksknospen pro mm² an (Mittelwerte \pm Standardabweichung); gesamt: die über 5 verschiedene Körperstellen (ohne Flossen) gemittelte Anzahl der Geschmacksknospen pro mm² --: keine oder zu wenig Werte.

Art	n	gesamt	Kehle	Stirn	Brustflosse	Bauchflosse
Phoxinus phoxinus Ellritze Minnow	4	142	297 + -87	95 + -89	138 + -74	83 --
Blicca bjoerena Güster White bream	15	108	284 + -81	147 + -62	120 + -41	91 + -48
Vimba vimba Rußnase Vimba	4	79	285 + -81	93 + -43	150 + -19	--
Abramis brama Brachse Bream	9	65	190 + -96	82 + -34	145 + -86	140 + -186
Rutilus rutilus Rotauge Roach	16	57	178 + -58	36 + -20	64 + -22	65 + -28
Alburnus alburnus Laube Bleak	16	51	145 + -59	44 + -22	0 0	45 --
Leucaspis delineatus Moderlieschen Sun bleak	4	7	18 + -3	15 + -1	0 0	0 0
Pelecus cultratus Sichling Sabre carp	4	6	11 + -5	17 + -4	0 0	0 0
Rhodeus sericeus Bitterling	4	4	11 + -4	10 + -3	0 0	0 0

von der dorsalen Mittellinie des Kopfes ventral, bis zum ventralen Rand des Präoperculum). Entlang dieser Linien wurden pro Kopf, je nach Größe, insgesamt zwischen 100 und 300 Flächen ausgezählt.

Ergebnisse

Geschmacksknospen

Geschmacksknospen (GK) finden sich bei den Karpfenfischen nicht nur im Mundraum, sondern auf der gesamten Körperoberfläche, einschließlich der Flossen (Abb. 1, 2). Die Dichte der GK pro Fläche ist je nach Körperregion verschieden; sie nimmt bei allen Arten von der Schnauze in Richtung Schwanz, bei den meisten untersuchten Arten auch

von der Kehle gegen den Rücken ab (Tabelle 1). Nur beim stark oberflächenorientierten Sibling ist die Dichte der GK in der Nasenregion höher als an der Kehle. Die absolut höchsten Dichten an GK waren bei allen Arten rund um die Mundöffnung (Tab. 1), vor allem in der Kehlregion, festzustellen. Im Falle der Flossen wies die Brustflosse immer die höchsten Dichten (Abb. 1d) auf.

Die Dichten der GK zeigten innerhalb der Arten erstaunlich hohe individuelle Schwankungen (Tab. 1). Das führte dazu, daß der statistische Test auf Unterschiede (Einweg-Varianzanalyse) nur bei Güster, Brachse, Rotaug und Laube signifikante Unterschiede ($\alpha = 0,05$) erbrachte. Die Reihung der Arten von hohen zu geringen Dichten von GK auf der Körperhaut (Tab. 1) konnte daher nur bei 4 der 9 Arten statistisch abgesichert werden. Ein Spearman's Rank-Test belegte den Zusammenhang zwischen dieser Reihung und einer Reihung der Arten nach abnehmender relativer Größe des zugehörigen primär-sensorischen Lobus facialis (Kotrschal und Junger, 1988; Abb. 6) hochsignifikant ($\alpha = 0,001$), und damit die Plausibilität der Reihung in Tabelle 1.

Ein Vergleich der Dichten der GK auf vergleichbaren Flächen der linken und rechten Körperseite ergab stets eine höhere Übereinstimmung der Werte als ein Vergleich zwischen verschiedenen Individuen derselben Art. Dieser Befund läßt den Schluß zu, daß die gefundenen individuellen Unterschiede nicht auf methodische Schwächen zurückzuführen sind.

Die Verteilungsmuster sind spezifisch für verschiedene Körperregionen (Abb. 1) und scheinen vorgegebenen Strukturen, wie Falten oder Flossenstrahlen, zu folgen. So etwa sind die GK der Stirn- oder Kiemendeckelregion (Abb. 1e) unregelmäßig verteilt, während sie in Gebieten der Kehlregion, wo Querfalten auftreten, vorwiegend auf den Faltenkanten sitzen. Reihenanzahl, in Abwechslung mit freien Neuromasten, tritt oft auf den Flossen auf (Abb. 1g). Auf dem Körper sitzen GK wie auch die Neuromasten in den von Schuppen gebildeten Winkeln (Abb. 1f), wo die Epidermis dicker als an den Schuppenrändern ist und ein mechanischer Schutz durch die Schuppen besteht.

Eine weitere Fragestellung war, wie sich GK-Dichten während des Wachstums und der damit verbundenen Zunahme der Körperoberfläche verhalten. Folgende Möglichkeiten sind denkbar:

- In einem bestimmten Juvenilstadium sind alle GK angelegt; die Zunahme der Körperoberfläche führt zu einer proportionalen Abnahme der Dichte der GK.
- Die Zunahme an Körperoberfläche wird durch Neuanlage von GK kompensiert, die Dichte der GK bleibt daher gleich.
- Bei zunehmender Körperoberfläche werden überproportional mehr GK angelegt, ihre Dichte steigt an.

Auch hier hat die starke individuelle Variabilität ein klares Ergebnis verschleiert (Abb. 7), Trends sind allerdings bei den Stellen höchster Dichte bei Arten mit vielen untersuchten Exemplaren interpretierbar: Es scheint, als würde bei Rotaug und Laube der Zuwachs an Körperoberfläche durch GK kompensiert werden, während beim Güster die Tendenz besteht, eine überproportional höhere Dichte an GK zu erreichen (Abb. 7). Diese Trends können mit den gegenwärtigen Daten nicht erhärtet werden, stimmen aber mit den Hirnwachstumsmustern überein: Bei den meisten Arten zeigt der Lobus facialis ein relativ zum Hirn isometrisches Wachstum (Brandstätter und Kotrschal, in Druck), bei einigen, stärker chemosensorisch orientierten Arten (Kotrschal und Junger, 1988) wächst dieses Hirngebiet positiv allometrisch (Brandstätter und Kotrschal, in Vorbereitung).

Isolierte chemosensorische Zellen

Wie im Falle der GK waren auch bei den »isolierten chemosensorischen Zellen« (ICZ) repräsentative Arten von Karpfenfischen auf Verteilungsmuster und Dichte dieser Sinneszellen zu untersuchen. Aufgrund der geringen Größe (ca. $0,5 \mu\text{m}$ im Durchmesser und $2 \mu\text{m}$ lang) des aus der Epidermis herausragenden sensorischen Stiftchens der ICZ

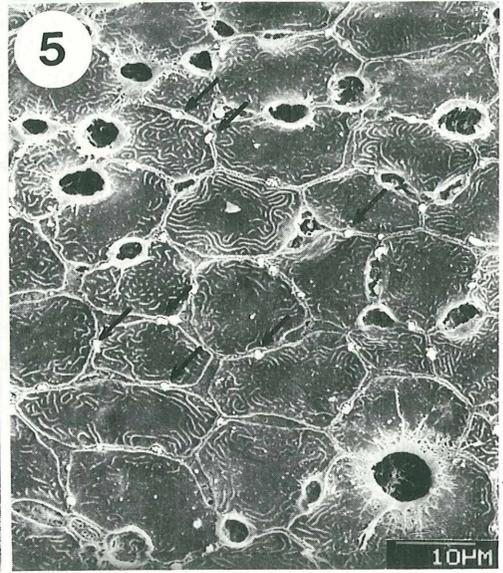
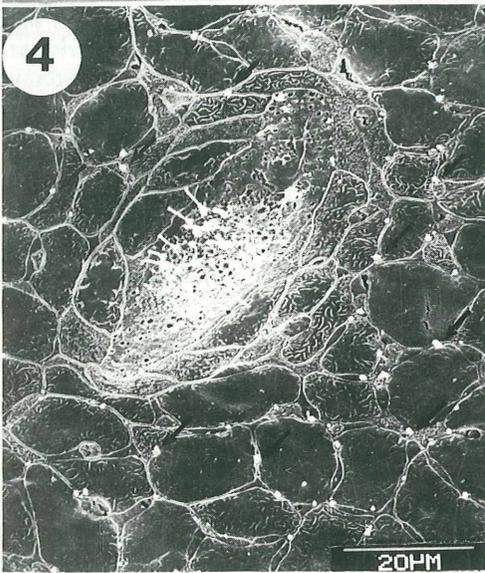
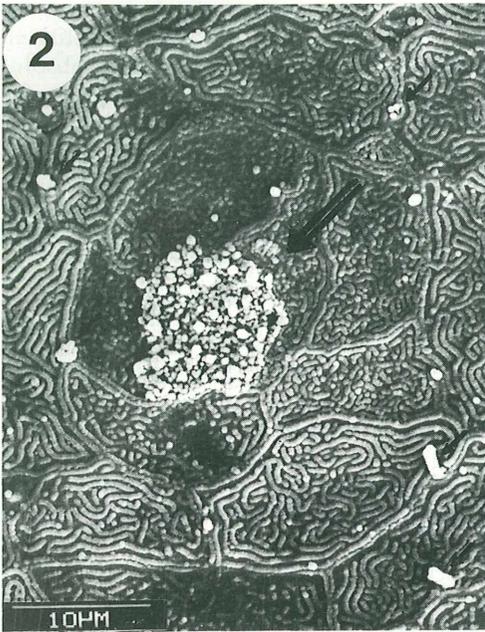


Abb. 2-5: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen der Oberfläche der Haut nach Entfernung des Schleims. Die polygonalen Muster entstehen durch Aneinandergrenzen der epidermalen Deckzellen.

Abb. 2: Rostgale, Geschmacksknospe (Pfeil) nahe der Nasenöffnung; die dickeren Ausstülpungen im Feld der Knospe entsprechen den Villi der sensorischen Zellen. Einige stiftchenförmige Apices von isolierten chemosensorischen Zellen sind zu sehen (kleine Pfeile).

Abb. 3: Aitel, nahe einem freien Neuromasten am Kopf treten besonders hohe Dichten der isolierten Chemorezeptoren (Pfeile) auf.

Abb. 4: Rostgale, freier Neuromast auf Stirnhaut neben Nasenöffnung, umgeben von einem Feld isolierter Chemorezeptoren (Pfeile).

Abb. 5: Nase, Stirnhaut mit isolierten Chemorezeptoren (Pfeile). Löcher sind Öffnungen der Schleimzellen (Goblet).

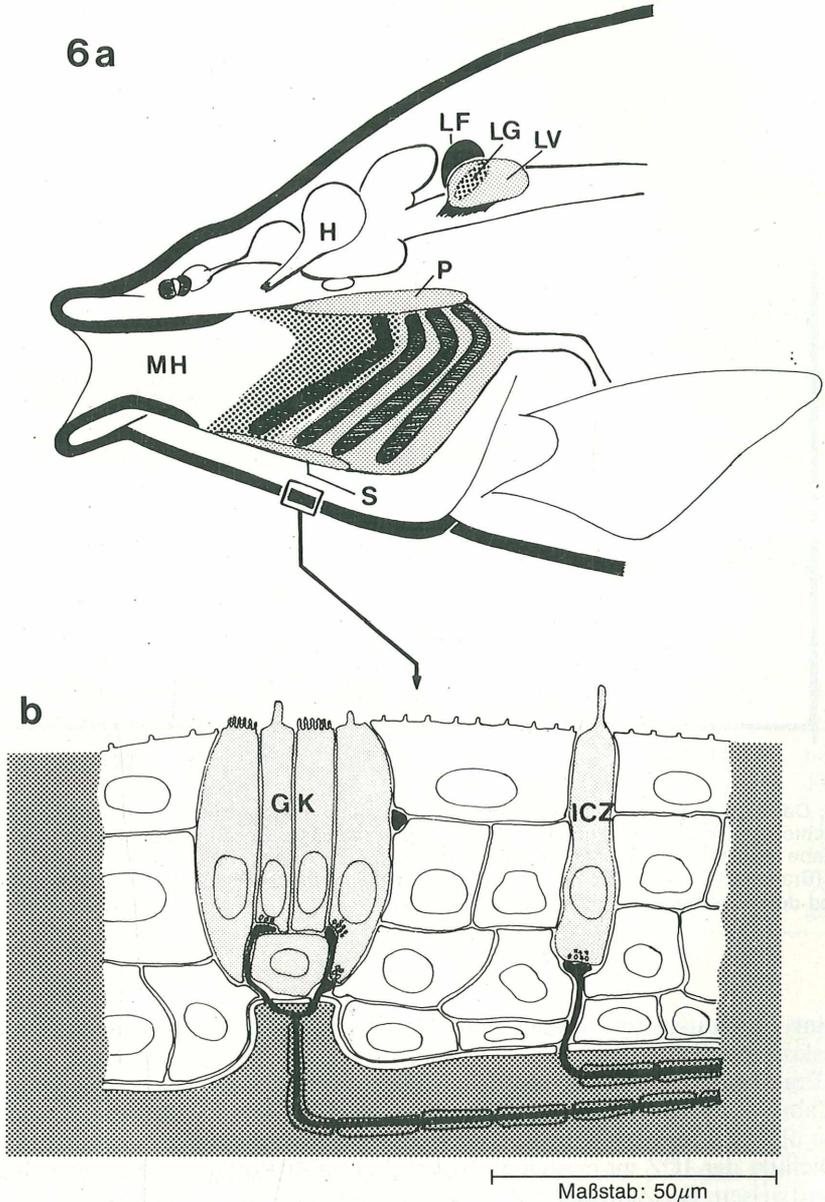


Abb. 6: Externe und interne Chemosinne der Haut bei Karpfenfischen.

Abb. 6a: Längsschnittschemata durch den Kopf eines Cypriniden um die Innervationsgebiete des Lobus facialis (LF, schwarz gezeichnet, äußere Körperhaut, vordere Mundhöhle [MH]), des Lobus glossopharyngeus (LG, grob getüpfelt, innerviert die Epidermis der ersten Kiemenspalte) und des Lobus vagus (LV, fein getüpfelt, Epidermis der Kiemenspalten 2–4, Palatal- [P] und Sublingualorgan [S]) zu zeigen. Das Gehirn (H) ist ca. 4mal größer eingezeichnet.

Abb. 6b: Halbschematische Zeichnung eines histologischen Schnitts durch die Epidermis eines Fisches, mit beiden Organisationsformen der epidermalen Chemo-Sinneszellen, Geschmacksknospen (GK) und isolierten chemosensorischen Zellen (ICZ), eingebettet in epidermalen Zellen. Dargestellt sind auch Synapsen mit ableitenden sensorischen Nerven. Maßstab: 50 µm.

7

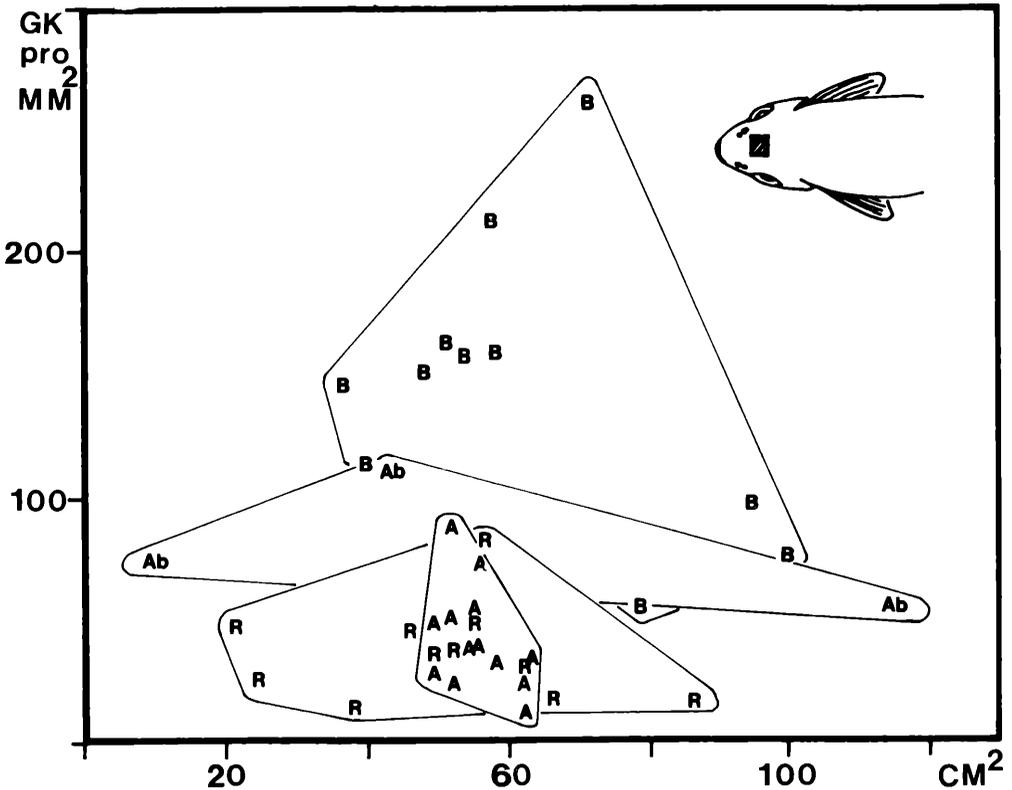


Abb. 7: Darstellung des Zusammenhangs zwischen zunehmender Körperoberfläche (x-Achse, in cm^2) und Dichte der Geschmacksknospen auf der Stirne (y-Achse, Geschmacksknospen pro mm^2). Jeder Buchstabe repräsentiert ein paar Meßwerte. Abkürzungen: A: *Alburnus alburnus* (Laube); Ab: *Abramis brama* (Brachse); B: *Blicca bjoerchna* (Güster); R: *Rutilus rutilus* (Rotauge). Die Dichte der GK scheint während des Wachstums relativ konstant zu bleiben.

war eine qualitative und quantitative Untersuchung nur mit dem Rasterelektronenmikroskop möglich (Abb. 2–5).

Erste Ergebnisse zur durchschnittlichen Dichte der ICZ am Kopf verschiedener Arten zeigt Tabelle 2. Ein strenger Zusammenhang zwischen der Dichte der GK und jener der ICZ ist nicht erkennbar. Statistisch noch nicht abgesichert, scheinen Artunterschiede in den Dichten der ICZ zu existieren, wobei Aitel und Rotauge die größten Dichten am Kopf aufweisen. Die Zahl der ICZ ist bei allen untersuchten Arten stets wesentlich höher als die Zahl der in GK organisierten Sinneszellen (Tab. 2).

Die Verteilung der ICZ auf den Köpfen der Cypriniden ist relativ homogen, mit hohen Dichten im Schnauzenbereich, in der Stirn- und Kehregion, um Augen und Nasenlöcher. Entlang der gesamten Körperoberfläche sind ICZ in einer mit der Kopfhaut vergleichbaren Dichte zu finden (Tab. 2).

Während um GK herum weder signifikant geringere noch höhere Dichten von ICZ festzustellen waren (Abb. 2) als auf Flächen ohne GK, existiert eine interessante Beziehung zu den freien Neuromasten: Konsistent bei allen untersuchten Arten und Individuen tritt in einem weiten Hof rund um freie Neuromasten (ca. $150 \mu\text{m}$ Durchmesser) eine ca. 4mal

höhere Dichte an ICZ auf als bei benachbarten Kontrollflächen ohne Neuromasten (Abb. 3, 4). Auch in den Seitenlinienkanälen stehen ICZ dichter.

Unterschiede in Größe und Morphologie des zwischen den epidermalen Deckzellen austretenden apikalen sensorischen Villus konnten zwischen den Arten festgestellt werden (Abb. 2-5). Ob diese Unterschiede tatsächlich artspezifisch sind oder vom Lebensalter oder den Umständen vor und während der Fixierung abhängen, bedarf noch der Prüfung.

Tabelle 2: Werte zur Dichte pro 200 μm^2 von sensorischen Apices »isolierter chemosensorischer Zellen«, gezählt am Rasterelektronenmikroskop. Gezählt wurden 100-300 Flächen pro Individuen; angegeben sind Mittelwerte und Standardabweichung (+ -sd). n: Anzahl der untersuchten Individuen; SL: mittlere Standardlänge in mm; DKopf: Dichte am Kopf; DKörper: Dichte am Körper; ICZ: geschätzte Gesamtzahl der ICZ am Kopf (Durchschnitt der ausgezählten Individuen), darunter ihr Prozentanteil von allen Chemorezeptorzellen am Kopf; GK: geschätzte Gesamtzahl der in den Geschmacksknospen des Kopfes organisierten Sinneszellen (Durchschnitt der ausgezählten Individuen), darunter ihr Prozentanteil von allen Chemorezeptorzellen am Kopf.

Art	n	SL	DKopf	DKörper	ICZ	GK
Abramis ballerus Zoppe	3	40	2,24 + -0,1	3,34 + -0,9	375.000 87%	55.000 13%
Alburnus alburnus Laube	4	41	1,79 + -0,4	1,49 + -0,1	313.500 86%	50.000 14%
Chondrostoma nasus Nase	4	45	1,88 + -0,6	8,39 (Einzelwert)	499.000 89%	68.000 11%
Leuciscus cephalus Aitel	2	60	5,16 + -1,2	--	2,400.000 95%	128.000 5%
Rutilus rutilus Rotaue	5	40	8,45 + -3,6	4,21 + -1,7	1,368.000 96%	51.000 4%

Diskussion

Weniger noch als über die *Struktur* der Chemosine der Haut, der Geschmacksknospen (GK) und der »isolierten chemosensorischen Zellen« (ICZ) wissen wir zu deren *Funktion*. Tabelle 3 gibt eine kurze zusammenfassende Gegenüberstellung einiger wichtiger funktioneller Aspekte.

Bereits früh (Herrick, 1901; 1906) wurde erkannt, daß die GK in der Haut der Fische bei der Nahrungssuche eingesetzt werden (Bardach und Atema, 1971; Finger, 1983; 1988); der Gradient des chemischen Stimulus informiert über die Richtung der Nahrungsquelle (Bardach und Atema, 1971; Konishi und Zotterman, 1961). Für die genaue Lokalisation und zur Auslösung der Schnappreaktion ist die wahrscheinlich über GK wahrgenommene Tastempfindung entscheidend (Davenport und Caprio, 1982; Kiyohara, 1985; Whitear und Kotschal, 1988). In diesem Sinne können die Verteilungsmuster der GK auf der Haut der untersuchten Karpfenfische funktionell-ökologisch interpretiert werden.

Wie die zur relativen Größe des zugehörigen Hirngebietes (Marui, 1977), des Lobus facialis passenden GK-Dichten (Tab. 1) zeigen, sind offenbar verschiedene Arten verschieden stark geschmacksorientiert (Evans, 1931). Hohe Dichten an äußeren GK müs-

sen aber nicht mit einem schlecht ausgebildeten optischen Sinn einhergehen. Alle untersuchten Arten haben ein recht gut ausgebildetes optisches System (Kotrschal und Junger, 1988). Es fällt allerdings auf, daß Tabelle 1 keine »Geschmacksspezialisten« (Barbe, Goldfisch, Gründling, Karausche, Karpfen, Schleie), also bodenbezogene Fische mit Barteln, enthält. Wegen ihrer starken Schleimbildung sind diese Arten mit der gewählten Methode schwierig zu bearbeiten. Barteln, falls vorhanden, sind bei Cypriniden dicht mit GK besetzt (einige 100/mm²) und stellen ein wichtiges Instrument zur Nahrungssuche am Boden trüber Gewässer dar. Bei diesen Arten sind die entsprechenden chemosensorischen Hirnstammgebiete stark ausgebildet (Evans, 1931; Kotrschal et al., 1987; Kotrschal et al., in Vorbereitung), während das optische System tatsächlich gering entwickelt ist.

Tabelle 3: Vergleich einiger wichtiger funktioneller Aspekte zwischen Geschmacksknospen und »isolierten chemosensorischen Zellen«. Die Daten zu den »isolierten« stammen großteils aus Kotrschal und Whitear (1988), Peters et al. (1987) und Whitear und Kotrschal (1988).

Geschmacksknospen	Isolierte chemosensorische Zellen
Spektrum stimulierender Aminosäuren und Empfindlichkeit bekannt (Caprio, 1988)	Antworten u.a. auf schleimartige Substanzen von Artgenossen. Elektrophysiologische Charakteristik unterschiedlich zu Geschmacksknospen (Baatrup und Doving, 1985; Peters et al., 1987; Silver und Finger, 1984)
Innervation durch Äste des Nervus facialis	Wahrscheinlich überwiegend facialis-innerviert, vielleicht fallweise auch durch Spinalnerven und Trigemini (?)
Durch Fasern mittleren Kalibers innerviert (2–4 µm)	Durch feine Fasern (0,5–1,5 µm) versorgt
Bei Fischen immer auch Tastkörperchen (z. B.: Kiyohara et al.)	Keine Antwort auf Stimulation durch Berührung nachweisbar
Biologische Rolle im Funktionskreis Nahrungserwerb	Biologische Rolle im sozialen Bereich? Bei Karpfenfischen Zusammenhang mit Schreckstoffreaktion?
<i>Lokalisation</i> von Stoffen	<i>Gesamt-Wasserprüfung?</i>

Stark geschmacksorientierte und bodenbezogene Karpfenfische weisen hohe GK-Dichten entlang ihrer Bauchteile, besonders an der Kehle auf (Tab. 1), während Freiwasserschwimmer wie das Moderlieschen ein ausgeglichenes Verhältnis zwischen den kehlseitigen GK und jenen auf der Stirne aufweist. Bei extrem oberflächenbezogenen Formen wie dem Sichling kann sich dieses Verhältnis sogar umkehren (Tab. 1). Überraschen mag die relativ hohe Dichte an GK bei der Laube und deren Konzentration in der Kehlregion, kennen wir diesen Fisch doch als oberflächenschwimmenden Anflug- oder Planktonfresser im Freiwasser. Unserer direkten Beobachtung entzogen, gehen Lauben aber doch gelegentlich zum Bodenfressen über (Schiemer, 1984). Die eher geringen Unterschiede zwischen Laube und Rotauge (Geschmack, aber auch anderer Sinnessysteme, Kotrschal und Junger, 1988) spiegeln sich aber doch in deutlichen Unterschieden im Freißverhalten der beiden Arten bezüglich Plankton und Bodennahrung wieder (Wanzenböck, in Druck).

Die Elritze zeigt, daß mit der starken Ausbildung des optischen Systems bei fast allen heimischen »Kleincypriniden« (in Vorbereitung) nicht unbedingt eine geringe Ausbildung des Geschmackssystems, wie bei Moderlieschen und Bitterling, verbunden sein muß.

Im Gegensatz zur recht polaren Verteilung der GK am Kopf sind die »isolierten chemosensorischen Zellen« (ICZ) eher gleichmäßig verteilt. Sollte bei den Karpfenfischen wie bei den Felsdorschen ebenfalls eine große Anzahl von ICZ von einer Nervenfasern abgeleitet werden (Kotrschal und Whitear, 1988), dann wäre die Annahme berechtigt, daß ICZ im Gegensatz zu den GK nicht der Lokalisierung von Reizen dienen, sondern der hochempfindlichen Prüfung des gesamten, den Fisch umgebenden Wassers. Das Zahlenverhältnis zwischen ICZ und der in Geschmacksknospen organisierten Sinneszellen (Tab. 2) ist jedenfalls überraschend und stützt diese Hypothese. Ob ein Zusammenhang mit der Schreckstoffreaktion der Cypriniden besteht, muß geprüft werden.

Erste elektrophysiologische Befunde zeigen funktionelle Unterschiede zwischen GK und ICZ und lassen an eine biologische Rolle der ICZ im Bereich der sozialen Kommunikation denken (Baatrup und Doving, 1985; Peters et al., 1987; Silver und Finger, 1984). Einen Vergleich wichtiger funktioneller Aspekte beider Systeme zeigt Tabelle 3.

Eine weitere Auffälligkeit in der Verteilung der ICZ ist ihre Anhäufung um freie Neuromasten. Sowohl von ihrer Bildung als auch ihrer Funktion her sind Haarzellen und ICZ völlig verschieden. Erstere stammen aus Plakodenmaterial, müssen im Verlauf der Entwicklung an ihre Bestimmungsorte wandern und nehmen Strömungen und niederfrequente Schwingungen wahr (Atema et al., 1988). Letztere werden mit hoher Wahrscheinlichkeit unter Einfluß der Nervenfasern an Ort und Stelle aus epidermalen Bildungszellen induziert (Fox et al., 1980) und sind Chemosensoren. Der festgestellte Zusammenhang zwischen beiden Systemen ist daher hochinteressant. Mehrere Erklärungsmöglichkeiten bieten sich an:

1. Zur Bildung dieser Assoziation:

- Neuromasten geben Substanzen ab, welche in ihrer Umgebung die Induktion von ICZ (nicht von GK!) fördern.
- Die vorhandenen Seitenliniennerven leiten die ICZ-innervierenden (facialis-?) Nerven (Finger, 1982; Kotrschal und Whitear, 1988; Whitear, 1952) nach dem entwicklungsbiologischen Grundsatz: Nervenfasern ziehen Nervenfasern an; daher gibt es um Neuromasten vermehrt ICZ-induzierende Nervenfasern und daher auch höhere Dichten von ICZ.

2. Zur Funktion:

- Die Assoziation der Neuromasten mit den ICZ hat keine funktionelle Bedeutung.
- Freie Neuromasten und ICZ arbeiten funktionell zusammen.

Diese Hypothesen zu testen und die Funktion der ICZ zu klären, mag noch ein Jahrzehnt oder länger in Anspruch nehmen. Geradezu unwahrscheinlich ist es, daß GK und ICZ bei allen der etwa 25.000 Arten von Fischen, bei denen die Hauptgruppen bereits seit dem frühen Erdaltertum getrennte Wege gehen, gleich funktionieren und identische biologische Rollen haben (Caprio, 1988; s. oben). Diese Überlegung zwingt uns zur Arbeit mit mehreren Tiermodellen. Aufgrund des gegenwärtigen Wissensstandes können wir jedenfalls annehmen, daß es nur geringe funktionelle Überschneidungen zwischen beiden Systemen gibt (Tab. 3).

Spannend sind auch Fragen zur Entstehung der beiden Systeme. Haben die Rezeptoren der GK und die ICZ phylogenetisch dieselbe Wurzel? Wenn ja, welche war die primäre Organisationsform, GK oder ICZ? Ob es uns je gelingen wird, Licht in die evolutionäre Entstehung von GK und ICZ zu werfen, ist fraglich. Jedenfalls zeigt das Beispiel der ICZ deutlich, welche große weiße Flecken sogar auf dem Gebiet der Morphologie, der Baupläne von uns scheinbar so gut bekannten Tieren, wie Fische, immer noch existieren.

Summary

The chemosensory cells in the skin of Cyprinidae (Teleostei): taste buds and isolated sensory cells

We presently consider density and distribution of two epidermal chemosensory systems, taste buds (TB) and isolated chemosensory cells (ICC) at the body surface of common European cyprinids. TB densities were quantified after 2% silver nitrate application. ICC were counted by SEM. There are significant differences between species in the density of TB which correlate with differences in relative size of their primary sensory brain stem lobe for taste, the facial lobe. TB densities are highest around the mouth and decrease in the rostro-caudal and ventro-dorsal directions except for the highly surface orientated sabre carp, which has more TB on the forehead than on the gular skin. Arrangement of TB may be at random in areas where the skin is smooth, or follow underlying structures like skin folds or fin rays where TB may alternate with neuromasts. Expansion of the body surface during growth seems to be compensated in most species by the addition of new TB.

Contrary to the chemosensory cells of TB, ICC are embedded between squamous epidermal cells. ICC protrude a single, villuslike apex to contact the environment. Very little is known on fibre connections and function of ICC. In the cyprinids considered ICC may more than hundredfold outnumber the sensory cells organized in TB. The distribution of ICC at the body surface is more even than that of TB. Around free neuromasts ICC occur in significantly higher densities than at nearby control areas. No comparable relationship exists between TB and ICC. Different organization and distribution of TB and ICC as well as data on innervation and function of ICC support the hypothesis of fundamentally different biological roles of the two systems. Contrary to TB, which play a major role in food localisation, the system of ICC may be considered as a bulk – water sampler.

Danksagung

Wir danken dem Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung in Österreich für die Finanzierung dieser Arbeit im Rahmen des Projektes S-35. Wir danken folgenden Personen bzw. Institutionen für die Unterstützung unserer Arbeit: Herrn o. Prof. Dr. H. Adam, den Herren Dr. A. Jagsch und Dr. E. Kainz (Bundesanstalt f. Fischereiwirtschaft), der Forstverwaltung Eckartsau für die Erteilung der Fischereigenehmigung, Herrn W.-D. Krautgartner für seinen Einsatz beim Fischfang, Herrn a.o. Prof. Dr. Mag. A. Lametschwandner für die Benützung seiner Laboreinrichtungen, Frau M. Palzenberger für die Hilfe bei der Auswertung der Daten, der Fam. Weber in Loimersdorf für Quartier und Behelfslabor sowie allen unseren Schwerpunktfreunden, insbesondere F. Uiblein und J. Wanzenböck für die Überlassung von Nachzucht. Frau K. Bernatzky und Herrn R. Hametner danken wir für fotografische Hilfe.

ZITIERTE LITERATUR

- Atema, J. (1988): Distribution of chemical stimuli in the aquatic environment. In: (Atema, J., R. R. Fay, A. N. Popper and W. N. Tavolga eds.): Sensory biology of aquatic animals. 29–52 Springer-Verlag NY
- Atema, J., R. R. Fay, A. N. Popper and W. N. Tavolga (eds.) (1988): Sensory biology of aquatic animals. Springer-Verlag NY
- Baatrup, A. and K. B. Doving (1985): Physiological studies on solitary receptors of the oral disc papillae in the adult brook lamprey, *Lampetra planeri* (Bloch). Chem. Sens. 10: 559–566
- Bardach, J. E. and J. Atema (1971): The sense of taste in fishes. In: (Beidler, L. M. ed.) Handbook of sensory physiology, IV, 2. 293–336 Springer-Verlag
- Caprio, J. (1988): Peripheral filters and chemoreceptor cells in fishes. In: (Atema, J., R. R. Fay, A. N. Popper and W. N. Tavolga eds.): Sensory biology of aquatic animals. 313–338 Springer-Verlag
- Davenport, D. E. and J. Caprio (1982): Taste and tactile recordings from the Ramus recurrens facialis innervating flank taste buds in the catfish. J. Comp. Physiol. 147: 217–229
- Evans, H. M. (1931): A comparative study of the brain in British cyprinoids in relation to their habits of feeding, with special reference to the Medulla oblongata. Proc. R. Soc. Lond. B 108: 233–257
- Finger, T. E. (1982): Somatotopy in the representation of the pectoral fin and free fin rays in the spinal cord of the sea robin, *Prionotus carolinus*. Biol. Bull. 163: 154–161
- Finger, T. E. (1983): The gustatory system in teleost fish. In: (Davis, R. E. and R. G. Northcutt eds.) Fish neurobiology, Vol. I. 285–311 The University of Michigan Press

- Finger, T. E. (1988): Organization of chemosensory systems within the brains of bony fishes. In: (Atema, J., R. R. Fay, A. N. Popper and W. N. Tavolga eds.): Sensory biology of aquatic animals. 339–363 Springer-Verlag
- Fox, H., E. B. Lane and M. Whitear (1980): Sensory nerve endings and receptors in fish and amphibians. In: (Spearman, R. I. C. and P. A. Riley, eds.) The skin of vertebrates. Linn. Soc. Symp. Ser. 9: 271–283 Acad. Press
- Herrick, C. J. (1901): The cranial nerves and cutaneous sense organs of North American siluroid fishes. J. Comp. Neurol. 11: 177–247
- Herrick, C. J. (1906): On the centers of taste and touch in the medulla oblongata in fishes. J. Comp. Neurol. 16: 403–456
- Kiyohara, S., I. Hidaka, J. Kitoh and S. Yamashita (1985): Mechanical sensitivity of the facial nerve fibers innervating the anterior palate of the puffer, *Fugu pardalis*, and their central projection to the primary taste center. J. Comp. Physiol. [A] 175: 705–716
- Konishi, J. and Y. Zotterman (1961): Taste functions in the carp. An electrophysiological study on gustatory fibres. Acta Physiol. Scand. 52: 150–161
- Kotrschal, K., H. Junger, M. Palzenberger, R. Brandstätter, A. Gomahr und A. Goldschmid (1987): Die Gehirne heimischer Karpfenfische (Teleostei, Cyprinidae). Österreichs Fischerei 40: 163–171
- Kotrschal, K. and H. Junger (1988): Patterns of brain morphology in mid-European Cyprinidae (Pisces, Teleostei): a quantitative histological study. J. Hirnforsch. 29: 341–352
- Kotrschal, K., M. Whitear and H. Adam (1984): Morphology and histology of the anterior dorsal fin of *Gaidropsarus mediterraneus* (Pisces, Teleostei), a specialized sensory organ. Zoomorphology 104: 365–372
- Kotrschal, K., A. Goldschmid, H. Adam and M. Whitear (1985): The first dorsal fin of *Gaidropsarus mediterraneus* (Teleostei), a specialized chemosensory organ. In: (Duncker, H. R. and G. Fleischer eds.) Vertebrate morphology. Fortschr. Zool. Suppl. 30: 727–730
- Kotrschal, K. and M. Whitear (1988): Chemosensory anterior dorsal fin in rocklings (*Gaidropsarus* and *Ciliata*, Teleostei, Gadidae): Somatotopic representation of the Ramus recurrens facialis as revealed by transganglionic transport of HRP. J. Comp. Neurol. 268: 109–120
- Ladiges, W., und D. Vogt (1965): Die Süßwasserfische Europas. Paul Parey Verlag, Hamburg, Berlin
- Marui, T. (1977): Taste responses in the facial lobe of the carp, *Cyprinus carpio* L. Brain Res. 177: 479–488
- Peters, R. C., G. W. van Steenderen and K. Kotrschal (1987): A chemoreceptive function for the anterior dorsal fin in rocklings (*Gaidropsarus* and *Ciliata*: Teleostei, Gadidae): electrophysiological evidence. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 67: 819–823
- Pohla, H., M. Palzenberger und A. Goldschmid (1986): Der Kiemenreusenapparat Europäischer Karpfenfisch-Arten (Teleostei, Cyprinidae). Österreichs Fischerei 39: 94–104
- Schiemer, F. (1985): Die Bedeutung der Augewässer als Schutzzonen für die Fischfauna. Österr. Wasserwirtsch. 37: 239–245
- Silver, W. L. and T. E. Finger (1984): Electrophysiological examination of a non-olfactory, non-gustatory chemosense in the searobin, *Prionotus carolinus*. J. Comp. Physiol. [A] 154: 167–174
- Wanzenböck, J.: Ontogeny of prey detection and prey capture behaviour in larval and juvenile European cyprinids. Can. f. Fish. Aquat. Sci.
- Whitear, M. (1952): The innervation of the skin of teleost fishes. Q. J. Microsc. Sci. 93: 298–305
- Whitear, M. (1971): Cell specialization and sensory function in fish epidermis. J. Zool. 163: 237–264
- Whitear, M. (1976): Identification of the epidermal “Stiftchenzellen” of frog tadpoles by electron microscopy. Cell Tissue Res. 175: 391–402
- Whitear, M. and E. B. Lane (1983): Oligovillous cells of the epidermis: sensory elements of lamprey skin. J. Zool. 199: 359–384
- Whitear, M. and K. Kotrschal (1988): The chemosensory anterior dorsal fin in rocklings (*Gaidropsarus* and *Ciliata*, Teleostei, Gadidae): activity, fine structure and innervation. J. Zool. (in press)
- Wieser, W. (1986): Die Ökophysiologie der Cyprinidenfauna österreichischer Gewässer. Ein Forschungsschwerpunkt des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung. Österreichs Fischerei 36: 88–93

Anschrift der Verfasser:

Andreas Gomahr, Univ.-Doz. Dr. Kurt Kotrschal, Univ.-Doz. Dr. Alfred Goldschmid, Zoologisches Institut der Universität, Hellbrunner Straße 34, 5020 Salzburg. Vorstand: o. Univ.-Prof. Dr. H. Adam

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichs Fischerei](#)

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Gomahr Andreas, Kotrschal Kurt, Goldschmid Alfred

Artikel/Article: [Die chemosensorischen Zellen der Haut bei den heimischen Karpfenfischen \(Teleostei, Cyprinidae\): Geschmacksknospen und freie Sinneszellen 241-253](#)