

Biotop, Begleitfauna und amphibische Lebensweise von *Synbranchus marmoratus* (Pisces, Synbranchidae) in Seitengewässern des mittleren Paraná (Argentinien)

Ergebnisse der Argentinien-Südbrasilien-Expedition Dr. K. H. Lüling 1970/71

von

KARL HEINZ LULING

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

I. Einleitung

Während der Niedrigwasserzeit im Dezember 1970 hielt ich mich aus der Provinz Buenos Aires kommend am mittleren Paraná in der Stadt Santo Tomé auf, welche rechtsseitig am unteren Rio Salado kurz vor dessen Einmündung in den Paraná gelegen ist. Ich hatte meinen Stützpunkt im „Instituto Nacional de Limnologia“ (INLI) unmittelbar am Ufer des Salado.

Ganz in der Nähe des Instituts dehnt sich das flache Schwemmland zwischen dem unteren Salado und dem Paraná, die sogenannte „Isla los Sapos“ (Insel der Frösche), aus (Abb. 1a), die zur Niedrigwasserzeit im Dezember von größeren und kleineren, bogenförmig gestalteten Mäanderschleifen durchzogen ist (Abb. 1 b, 2 und 3; siehe auch Lüling 1975 b, Abb. 2).

Ich hatte zu Ende des Jahres 1970 reichlich Gelegenheit, das Fischinventar dieser auf der anderen Seite des Flusses mir direkt „vor der Haustür“ liegenden Mäanderschleifen eingehend zu studieren.

Die Mittel für meine ichthyo-ökologischen Studien 1970 in Südamerika erhielt ich von der „Ernst-Poensgen-Stiftung“ in Düsseldorf. Die „Deutsche Ibero-Amerika-Stiftung“ in Hamburg trug die Schiffs-Rückreisekosten. Beiden Institutionen sei verbindlich gedankt. Mein Dank gilt auch den Kolleginnen und Kollegen des „Instituto Nacional de Limnologia“.

Im lehmtrüben Wasser der Mäanderschleifen auf der „Isla los Sapos“ ist zur Niedrigwasserzeit die Krötenkopfschildkröte *Phrynops geoffroanus hilarii* vertreten. Über ihr dortiges Vorkommen habe ich bereits berichtet (Lüling, 1975 b), und dabei habe ich auch die dort häufigen Fischarten summarisch aufgezählt. In dieser Abhandlung sollen über diese Fische ausführlichere Angaben gemacht werden.

Die Veröffentlichung von Bonetto, Cordiviola de Yuan, Pignalbery & Oliveros (1969) beschäftigt sich nicht mit dem südamerikanischen Kurzschwanzaal *Synbranchus marmoratus*, der aber unbedingt hierher gehört; einmal aufgrund seiner Allgegenwärtigkeit in diesem Gebiet und zum ande-

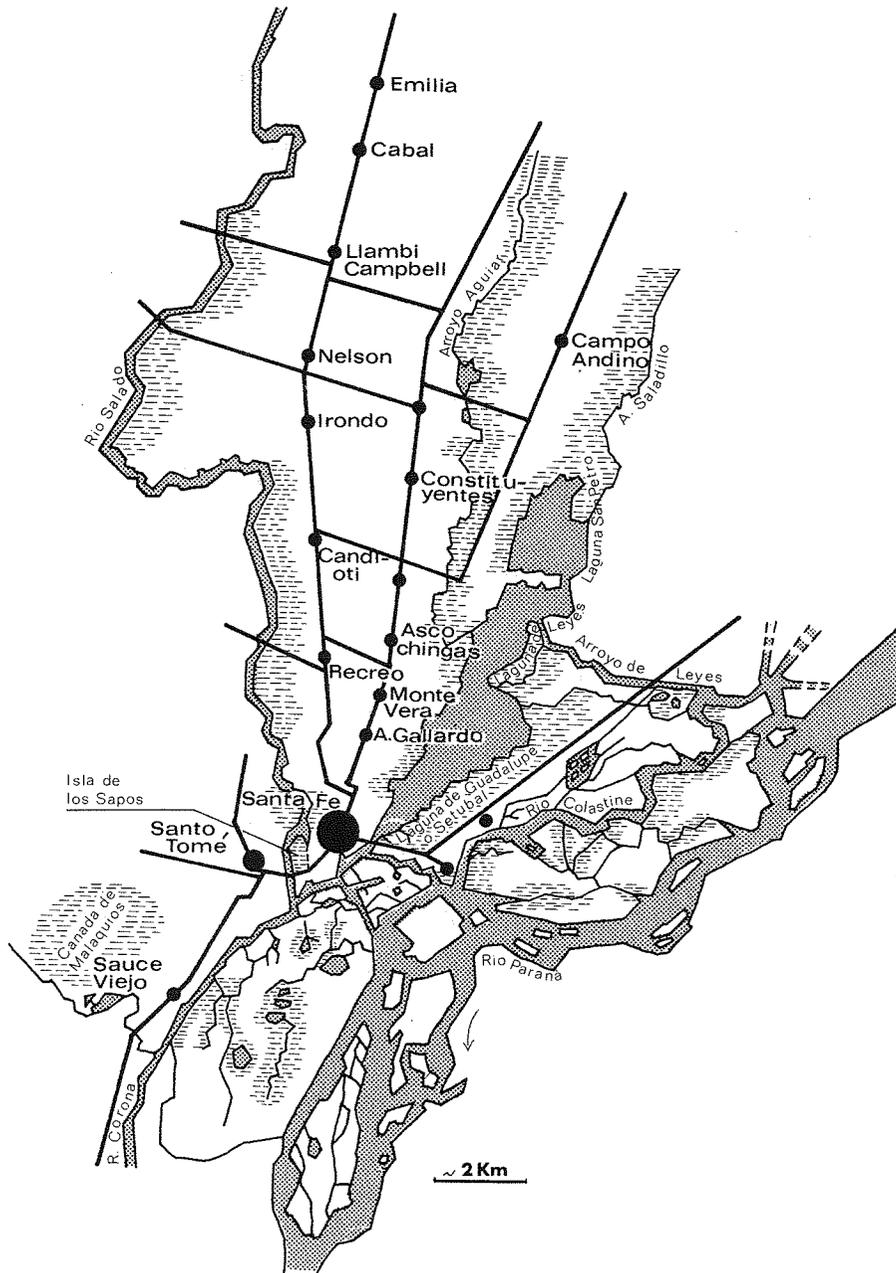


Abb. 1a: Der untere Rio Salado mit der Isla los Sapos (Mäanderschleifen nicht eingezeichnet) und ein Teil des mittleren Rio Paraná zu Beginn der Hochwasserzeit. (Argentinien, Provinz Santa Fe; links des Paraná, rechts unten im Bild, Provinz Entre Rios.)



Abb. 1 b: Gebiet zwischen den Sädten Santa Fe (links oben) und Santo Tomé (unten) mit Rio Salado und der Isla los Sapos in der Niedrigwasserzeit (Luftaufnahme). Rechteck: Bildausschnitt von Abb. 3.

ren wegen seiner außerordentlich interessanten Lebensweise. Er lebt in der Hochwasserzeit und zuerst in der Zeit des fallenden Wassers semiterrestrisch, dann aber mit weiter fallendem Wasser und fortschreitender Austrocknung der Mäanderschleifen über Wochen hinweg regelrecht terrestrisch. Sein Verhalten in dieser Hinsicht soll hier besonders herausgestellt werden.

II. Die bodenkundlichen und die biologisch-hydrologischen Verhältnisse auf der Isla los Sapos

Wie schon oben erwähnt, besteht das Gelände zwischen dem unteren Rio Salado und den rechtsseitigen Nebenarmen des Paraná (Isla los Sapos und Nachbargelände) aus einem ebenen Schwemmland; es handelt sich um jüngste Flußablagerungen.

Zur Niedrigwasserzeit treten die großen und kleineren, in ein und derselben Richtung bogenförmig verlaufenden Mäanderschleifen deutlich hervor. Das ist besonders eindrucksvoll in der Sicht aus einem niedrigfliegenden Flugzeug (Abb. 3).



Abb. 2: Eine der größten Mäanderschleifen auf der Isla los Sapos zwischen dem unteren Rio Salado und dem mittleren Paraná.

Das Gelände zwischen den Mäanderschleifen ist mit mittelgroßen Humboldtweiden, *Salix humboldtiana*, und dem kletternden, kraut- bzw. strauchartig wachsenden, zur Niedrigwasserzeit üppig wuchernden *Polygonum punctatum* überzogen. Mit dem Fortschreiten der Wasserverdunstung zu Beginn der Niedrigwasserzeit gedeihen starke Bestände von *Cyperus tener*

auf dem nur wenig höheren Gelände zwischen den Mäanderschleifen. Größere, schattenspendende Bäume fehlen auf dem Schwemmland.

Die Ablagerungen, die das Schwemmland ausmachen, sind in sich sehr homogen. Nach einer Analyse des Instituts für Bodenkunde der Universität Bonn besteht der Boden aus dem glimmerartigen Illit mit Kaolinit und Quarz als Nebenbestandteilen sowie Spuren von Montmorillonit und Feldspat. Innerhalb des Feinbodens (< 2,0 mm) wurde folgende Korngrößenverteilung ermittelt:

unter 0,002 mm	54,4 ‰	} Schluff-Fraktion 36,4 ‰
0,002—0,006 mm	14,1 ‰	
0,006—0,02 mm	13,1 ‰	
0,02 —0,06 mm	9,2 ‰	
0,06 —0,2 mm	8,9 ‰	
0,2 —2,0 mm	0,3 ‰	

Das ganze Gelände zwischen dem unteren Salado und dem Paraná mit seinen zahlreichen Armen ist während der Hochwasserzeit im Februar überflutet. Das Wasser fällt dann sukzessiv in den Wochen danach und erreicht im allgemeinen bereits im März/April den Normalstand. Dementsprechend wird bei steigendem Wasser im Januar wiederum der Normalstand erreicht (dann knapp 3 m Wassertiefe im Hafen der benachbarten Stadt Santa Fe).

Zuerst stagniert das Wasser in den Mäanderschleifen auf der Isla los Sapos, sobald in der Zeit der geminderten Niederschläge die Mäanderschleifen vom Hauptbett des Rio Salado abgeschnitten sind. Es setzt dann unter der ungehemmten Einstrahlung der Sonne eine zügig fortschreitende Verdunstung mit einem unter Umständen beträchtlichen Verdunstungsverlust ein. Bonetto, Cordiviola de Yuan, Pignalbery & Oliveros (1969) stellten fest, daß in der Niedrigwasserzeit des Jahres 1968 dieser Verdunstungsverlust 0,4 cm pro Tag betrug.

Die großen Mäanderschleifen werden in ihrem Wasserstand immer flacher, während sich die älteren, nur ganz flach in den weichen Boden eingesenkten Schleifen zuerst in eine mehrgliedrige Kette von Restwassertümpeln aufteilen (Abb. 3). Die Mehrzahl der kleineren Mäanderschleifen trocknet in der ersten Hälfte des Dezember restlos aus. Vorher, nach starker Sonneneinstrahlung und Austrocknung (auch starker O₂-Verlust im aufgeheizten Restwasser), gehen in diesem extrem sauerstoffarmen Restwasser alle Fische, die nur über eine reine Kiemenatmung verfügen, zugrunde. Zum Schluß sterben auch die bodenlebigen robusteren Arten mit derber Haut und Hautknochenplatten (z. B. *Loricariichthys platymetopon*¹⁾). Siehe auch Abb. 4 und 5).

¹⁾ in meinen Veröffentlichungen vor der taxonomischen Neuuntersuchung durch Isbrücker & Nijssen (1979) als *Loricariichthys maculatus* (Bloch, 1794) geführt



Abb. 3: Teil der Isla los Sapos mit ihren charakteristischen Mäanderschleifen. Im Hintergrund der Rio Salado; dahinter nordwestlicher Teil der Stadt Santo Tomé. (Aufnahme aus niedrig fliegendem Flugzeug in der zweiten Hälfte der Niedrigwasserzeit.) X¹ und X² Stellen, an denen am 4.XII.1970 Wasserproben entnommen wurden.

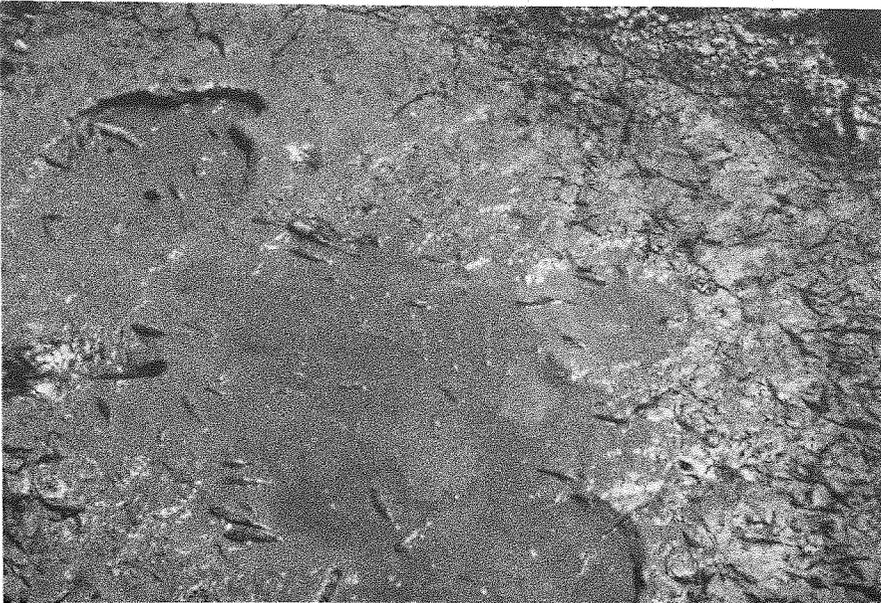


Abb. 4: Ein Teil einer fast restlos ausgetrockneten Mäanderschleife auf der Isla los Sapos mit in den Schlamm eingesunkenen, sterbenden *Locariichthys platymetopon* und *Hoplias malabaricus*, aufgenommen am Ende der Niedrigwasserzeit im Dezember 1970.

Wenn die Wasserqualität in den unter starker Verdunstung und Sonneneinstrahlung stehenden Restwassertümpeln durch Gärungs- und Fäulnisprozesse sehr schlecht wird und sich den Werten nähert, wie sie weiter unten für die Probe X¹ (siehe Abb. 3) dargestellt sind, wandert *Phrynos geoffroanus hilarii* (bei hoher Luftfeuchtigkeit des nachts) über Land in tiefere Mäanderschleifen oder in den Rio Salado (Lüling, 1975 b).

Die sukzessiv trockenfallenden Uferpartien der Mäanderschleifen sind die vornehmlichen Aufenthaltsbereiche von *Synbranchus marmoratus*. Er geht hier in den anfänglich noch bis zur Erdoberfläche feuchten Boden hinein und kann hier optimal überleben. Darüber wird im nächsten Kapitel noch eingehend berichtet. Er geht nicht in das Zentrum der großen wasserreichen Mäanderschleifen, obgleich das ohne Schwierigkeit möglich wäre.



Abb. 5: Stärker vergrößerter Ausschnitt der fast restlos ausgetrockneten und vollbesonnenen Mäanderschleife der Abb. 4 mit sterbenden *Locariichthys platymetopon*. Der größere, tote *H. malabaricus* in der Bildmitte ist mit einer zum Teil schon trockenen Lehmkruste überzogen. Am Ufer sind Fußspuren von fischeverzehrenden Landtieren (Reiher, Kleinraubtiere) zu sehen. Man vermisst hier Spuren von *Phrynos geoffroanus hilarii*. Sie ist vor der starken Austrocknung abgewandert.

Die Uferzonen der austrocknenden Mäanderschleifen ergrünen in der Niedrigwasserzeit nicht oder doch nur ganz schwach. Wenn die Oberflächenkruste dort vollständig trocken wird, überzieht sie sich mit zahlreichen Trockenrissen.

Wenn die Mäanderschleifen vom Rio Salado abgeschnitten sind und das Wasser in ihnen dadurch stagniert, überziehen sich die größeren Schleifen und zum Teil auch einige wenige kleinere mit einer oft lückenlosen Decke von Schwimmpflanzen. Es bleiben aber auch mehr oder weniger ausgedehnte Partien dazwischen von Schwimmpflanzen frei. Siehe in Abbildung 3 eine der mittleren großen Schleifen. Die Decke besteht aus *Eichhornia crassipes*, *Salvinia herzogii* bzw. *S. auriculata*, *Azolla caroliniana* bzw. *A. filiculoides*, *Pistia stratiotes*, *Wolliella* spec., *Lemna* spec. und *Hydromistra stolonifera*. Auch *Eichhornia azurea* ist an einigen Stellen büschelweise vertreten; wahrscheinlich zur Hochwasserzeit aus dem Fluß eingeschwemmt worden. Flottierende Matten von *Ludwigia peploides* wurden ebenfalls beobachtet. Im Wasser sieht man Felder von *Cabomba australis* und *Myriophyllum brasiliense*. Alles in allem sind nach meinen Beobachtungen diese beiden untergetauchten Wasserpflanzen jedoch in den großen Mäanderschleifen weit weniger ausgebreitet als die weiter oben genannten, die Oberfläche bedeckenden Schwimmpflanzen. Es ist sehr verschieden, welche dieser Schwimmpflanzenspecies auf den einzelnen Mäanderschleifen dominieren. Die dafür verantwortlichen Faktoren wurden nicht ergründet.

In den Mäanderschleifen ist das Wasser lehmig trüb. Anfang Dezember 1970 wurde in zwei Mäanderschleifen je eine Wasserprobe für wasserchemische Untersuchungen entnommen, und zwar einmal aus dem Restwassertümpel einer kleineren, schon stark ausgetrockneten und konzentrierten Schleife (Abb. 3, X¹), zum anderen aus einer größeren und dementsprechend noch nicht sehr stark ausgetrockneten und wenig konzentrierten Schleife (Abb. 3, X²).

Die Proben wurden im Kühlschrank aufbewahrt und anschließend im Hygiene-Institut der Universität Bonn (Direktor: Prof. Dr. E. Thofern) untersucht. Das Ergebnis wurde in meiner Arbeit über *Phrynosops geoffroanus* (1975 b) veröffentlicht und soll der Vollständigkeit halber hier noch einmal angeführt werden:

Probe X¹

Farbe	hellgelb
Durchsichtigkeit	leicht getrübt
Bodensatz	gelbgrauflockig
Geruch	erdig
Nitrat-Ion (NO ₃ ⁻)	0,0 mg/l
Nitrit-Ion(NO ₂ ⁻)	0,0 mg/l
Ammonium-Ion (NH ₄ ⁺)	2,8 mg/l
Phosphat-Ion (PO ₄ ⁻)	0,07 mg/l
Chlorid-Ion (Cl ⁻)	511 mg/l
Oxydierbarkeit-KMnO ₄ -Verbrauch	158,0 mg/l

Elektr. Leitfähigkeit	1820 μ S
pH-Wert	6,4
(M-) Alkalität	1,2 ml n HCl/l
Karbonathärte	3,4 °d
Nichtkarbonathärte	6,7 °d
Gesamt-Härte	10,1 °d
Eisen-Ion (Fe ⁺⁺)	0,6 mg/l
Mangan-Ion (Mn ⁺⁺)	0,8 mg/l

Probe X²

Farbe	hellgelb
Durchsichtigkeit	getrübt
Bodensatz	graubraunflockig
Geruch	erdig
Nitrat-Ion (NO ₃ ⁻)	0,0 mg/l
Nitrit-Ion (NO ₂ ⁻)	0,0 mg/l
Ammonium-Ion (NH ₄ ⁺)	Spuren
Phosphat-Ion (PO ₄ ⁻⁻⁻)	0,3 mg/l
Chlorid-Ion (Cl ⁻)	369 mg/l
Oxydierbarkeit-KMnO ₄ -Verbrauch	86 mg/l
Elektr. Leitfähigkeit	1300 μ S
pH-Wert	6,6 ²⁾
(M-) Alkalität	0,8 ml n HCl/l
Karbonathärte	2,2 °d
Nichtkarbonathärte	4,5 °d
Gesamt-Härte	6,7 °d
Eisen-Ion (Fe ⁺⁺)	3,6 mg/l
Mangan-Ion (Mn ⁺⁺)	0,3 mg/l

Bei der Wasserprobe X¹ aus einer Anfang Dezember 1970 bereits stark ausgetrockneten Mäanderschleife handelt es sich um ein weiches bis mittelhartes Wasser, dessen Chloridgehalt und hohe elektrische Leitfähigkeit durch Verdunstung stark aufkonzentriert ist. Eine starke mikrobielle Aktivität kann aus dem schwach sauren pH-Wert, der hohen Oxydierbarkeit und dem Gehalt an Ammoniumionen geschlossen werden.

Dagegen ist das Wasser aus der Wasserprobe X² aus einer großen deutlich tieferen Mäanderschleife nicht so stark konzentriert (siehe Leitfähigkeit, Chloridionen, Härte), und es ist bakteriell nicht so stark belastet (vergleiche geringe Oxydierbarkeit, niedriger Gehalt an Ammoniumionen).

²⁾ Nach Bonetto et al. (1969) schwankt der pH-Wert in der Hochwasserzeit und in der ersten Zeit des fallenden Wassers um den Neutralpunkt; gelegentlich liegt er sogar etwas darüber.

Diese großen, zur Niedrigwasserzeit noch wasserreichen Mäanderschleifen bieten in dieser Zeit (Dezember) den hier eingeschlossenen Fischen noch recht günstige Lebensbedingungen, im Gegensatz zu den kleinen Restwassertümpeln. Für Planktonfresser (einige Characidenarten) ist das Wasser dort sogar sehr nahrungsreich, denn das Zooplankton ist in den großen, vom Fluß abgeschnittenen Mäanderschleifen außerordentlich reichlich. Ich kann keine exakten quantitativen Angaben machen, aber ein kleines Handplanktonnetz kann man in wenigen Schlägen bis gut zur Hälfte mit Zooplankton füllen (Abb. 6). Ein leicht grünlicher Anflug des Wassers in einigen großen Mäanderschleifen deutet auch auf Phytoplankton hin (Cyanophyceen, Euglenophyceen). Eine Probe von Zooplankton, ebenfalls entnommen am 3. XII. 1970, von der Stelle X² bestand zu mehr als 80 % aus meist unreifen Stadien von Diaptomiden mit einigen *Boeckella bergi* und einigen wenigen *Microcyclops anceps*.



Abb. 6: Temperaturmessung und Planktonentnahme in einer großen, nährstoffreichen Mäanderschleife auf der Isla los Sapos Anfang Dezember 1970. Am Ufer außerhalb des Wassers und am Boden des Flachwassers in Ufernähe sieht man zahlreich die Rückzugsröhren (Grabröhren) von *Synbranchus marmoratus*.

III. Die Fischarten in den Mäanderschleifen

Im trüben, planktonreichen Wasser der Mäanderschleifen (bei X² und anderen großen Schleifen) habe ich anhand zahlreicher Fänge mit großen

Zugnetzen und der Fischesammlung des „Instituto Nacional de Limnologia“ aus diesen Schleifen das Fischinventar repräsentativ erfassen können. Die dort vorkommenden Fische (Aufzählung im wesentlichen nach dem Grad der Häufigkeit) sind:

Species	Familie	Abbildung
<i>Pimelodus maculatus</i> Lacépède, 1803	Pimelodidae	7
<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier, 1819)	Characidae	8
<i>Loricariichthys platymetopon</i> (Isbrücker & Nijssen, 1979)	Loricariidae	
<i>Prochilodus platensis</i> (Kolmberg, 1889)	Characidae	
<i>Hypostomus</i> spec.	Loricariidae	9 oben
<i>Synbranchus marmoratus</i> (Bloch, 1795)	Synbranchidae	13
<i>Triportheus paranensis</i> (Guenther, 1874)	Characidae	
<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	Erythrinidae	9 unten
<i>Astyanax (Poecilurichthys) bimaculatus</i> Linnaeus, 1758	Characidae	10
<i>Aequidens portalegrensis</i> (Hensel, 1870)	Cichlidae	
<i>Geophagus brasiliensis</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	Cichlidae	
<i>Curimata gilberti</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	Characidae	11 oben
<i>Holoshesthes pequirá</i> (Steindachner, 1882)	Characidae	
<i>Curimatorbis platanus</i> (Guenther, 1880)	Characidae	
<i>Salminus maxillosus</i> (Valenciennes, 1840)	Characidae	
<i>Leporinus obtusidens</i> (Valenciennes, 1847)	Characidae	
<i>Asiphonichthys stenopterus</i> Cope, 1894	Characidae	
<i>Rhamdia</i> cf. <i>microps</i> (Eigenmann & Fischer, 1917)	Pimelodidae	11 unten
<i>Pimelodella</i> spec.	Pimelodidae	12

Unter dieser großen Zahl von Fischarten in den ausgedehnten Mäanderschleifen dominieren ganz eindeutig die Welse *Pimelodus maculatus* und *Loricariichthys platymetopon*; daneben auch die Salmmler *Astyanax fasciatus* und *Prochilodus platensis*. In jedem Netzzug waren im Dezember 1970 zahlreiche Exemplare dieser vier Fischarten enthalten. Sie stellten das Hauptkontingent der Ausbeute.

Häufig, d. h. jedesmal in einer ganzen Reihe von Exemplaren, waren in den Netzzügen aus den großen Mäanderschleifen auch *Triportheus paranensis*, die beiden Cichliden-Arten, *Hoplias malabaricus*, *Astyanax (Poecilurichthys) bimaculatus* und *Curimata gilberti* vertreten. *Synbranchus marmoratus* konnte nur ausnahmsweise mit den Zugnetzen gefangen werden, denn er liegt in seinen Rückzugsröhren außerhalb der Reichweite der Netze. Wenn er sich im Wasser frei am Boden aufhält, schlüpft er unter der Unterkante der Netze davon.

Der außerordentlich schwimmtüchtige, geradezu stürmische *Salminus maxillosus*, ein räuberischer Ichthyophage, der „Dorado“ der Argentinier und begehrteste Fisch für die Sportfischer am mittleren Paraná, konnte hier

nur in einigen wenigen Exemplaren in einigen großen Mäanderschleifen erbeutet werden. *Hoplias malabaricus* ist auch hier wie anderswo ein ausgesprochener Fischräuber.

In den kleineren, in der Niedrigwasserzeit stark austrocknenden, zum Teil in Restwassertümpel aufgeteilten Mäanderschleifen (so z. B. bei Abb. 3, X¹), in denen die Sauerstoffverhältnisse schlecht zu werden beginnen, fing ich im Dezember 1970 die gleichen Fischarten wie in den großen Mäanderschleifen. Die Characiden und Verwandte, die alle auf eine reine Kiemenatmung angewiesen sind ³⁾, waren jedoch in diesen Fängen auffallend weniger zahlreich. Ganz offensichtlich war ein Teil von ihnen in den sonnenüberstrahlten aufgeheizten Restwassertümpeln bereits eingegangen. Mehrere frisch eingegangene Exemplare von *Astyanax fasciatus* blieben auch im Netz hängen.



Abb. 7: *Pimelodus maculatus*, Exemplar von 14 cm Gesamtlänge

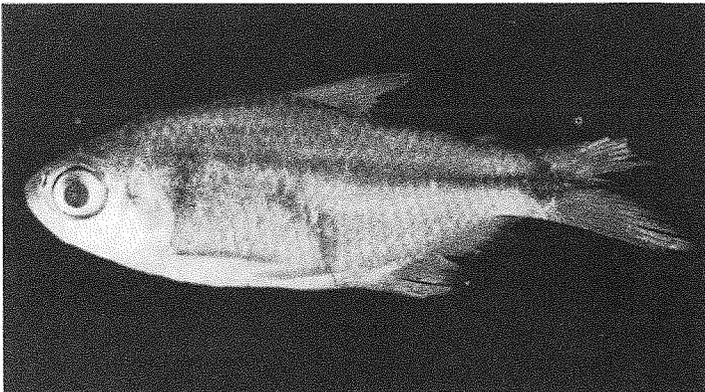


Abb. 8: *Astyanax fasciatus*, 7,2 cm Gesamtlänge

³⁾ Ausnahmen: *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Veratmung atmosphärischer Luft durch die Schwimmblase – Lüling 1964 b), der von mir hier nicht gefangen wurde, und die westandine *Lebiasina bimaculata*

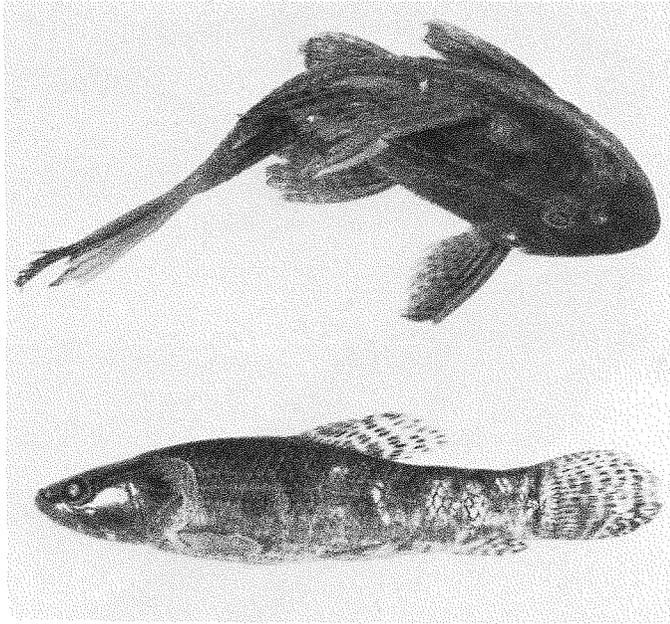


Abb. 9: *Hypostomus* spec. (oben, Exemplar von 14,8 cm Gesamtlänge) und *Hoplias malabaricus* (2/3 erwachsenes Tier von gut 30 cm Gesamtlänge)

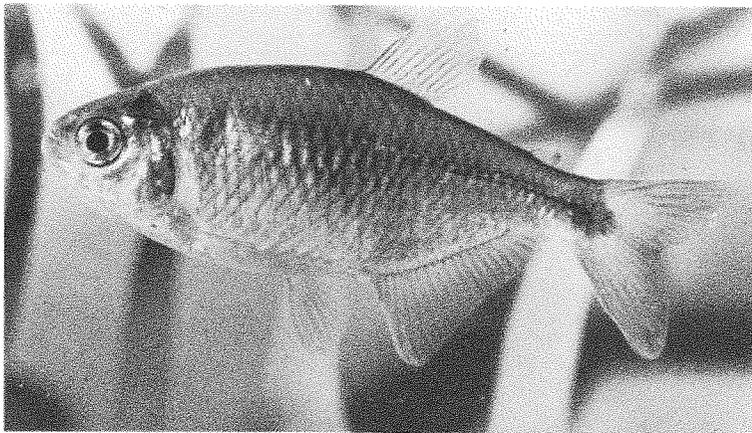


Abb. 10: *Astyanax bimaculatus* (8,5 cm)

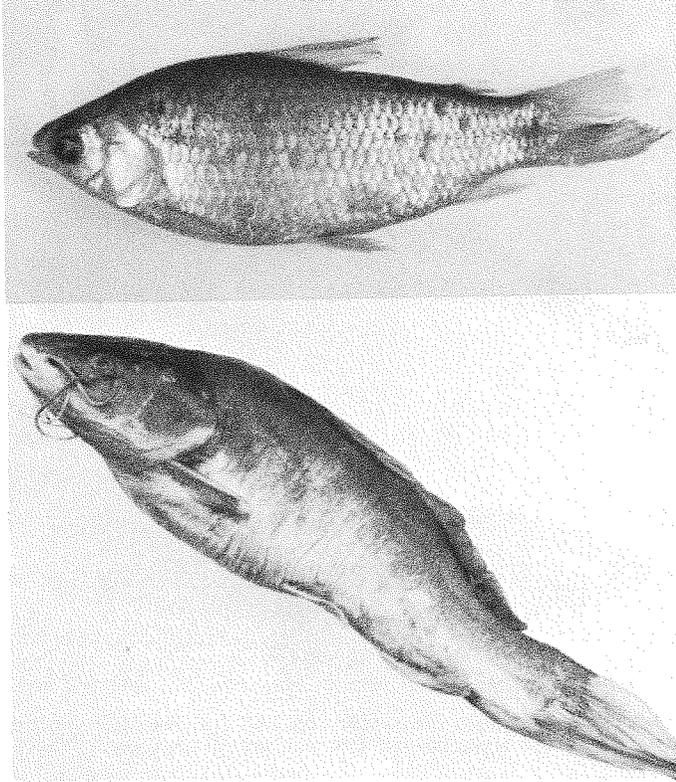


Abb. 11: *Curimata gilberti* (oben, 17,1 cm) und *Ramdia cf. microps* (37,8 cm)

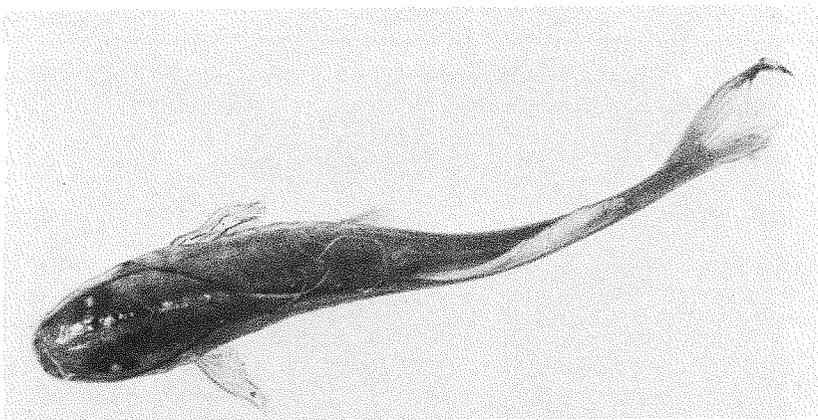


Abb. 12: *Pimelodella* spec. (Exemplar von 8,1 cm Gesamtlänge)

Zum Schluß, wenn ein Restwassertümpel nur noch aus mehr oder weniger zähflüßigem Bodenschlamm besteht, kann man, wie bereits angedeutet, im wesentlichen nur noch die Welsart *Lorcarichthys platymetopon* in eingehendem oder eingegangenem Zustand aus dem Schlamm aufsammeln. Alle anderen Arten sind bereits verwest. Fußspuren von Reihern am Uferand (Abb. 5) zeugen davon, daß diese Fische eine leichte Beute fischefressender Vögel werden.

IV. *Synbranchus marmoratus* und seine Rückzugsröhren (Grabröhren)

Bereits im Jahre 1958 hatte ich anhand eines in einem Aqua-Terrarium gehaltenen *Synbranchus marmoratus* festgestellt (Lüling, 1958), daß dieser brustflossenlose aalförmige Fisch (Abb. 13), dessen dehnbare Kiemen-Rachenhöhle als Organ zur Veratmung atmosphärischer Luft (Abb. 14) von einem Netzwerk feinsten peripherer Blutkapillaren umspinnen ist, sich lange Zeit freiwillig an der Land-Wasser-Grenze außerhalb des Wassers aufhält.

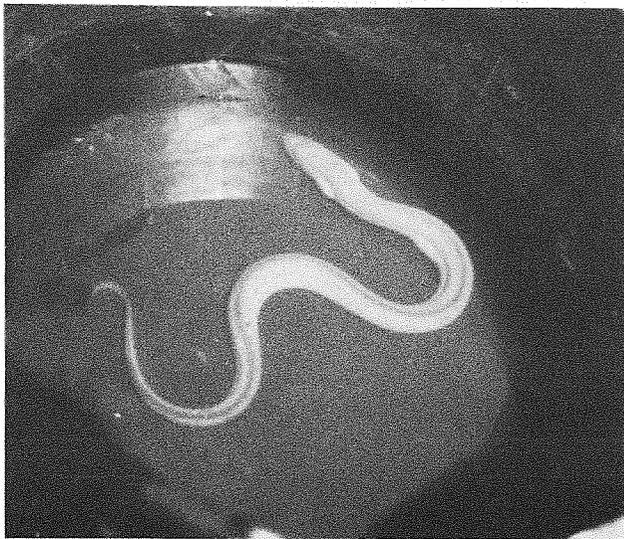


Abb. 13: *Synbranchus marmoratus*, frisch gefangenes Exemplar aus Ostperu 1966, knapp 80 cm lang, in einer Plastikwanne unmittelbar nach der Aufnahme atmosphärischer Luft vom Wasserspiegel. Jederseits des Hinterkopfes tritt der durch die Luftaufnahme angeschwollene Kiemen-Rachensack hervor.

Die physiologischen Verhältnisse der Veratmung atmosphärischer Luft in der Kiemen-Rachenhöhle von *Synbranchus marmoratus* sind vornehmlich durch den dänischen Physiologen Kjll Johansen gut untersucht (Johansen 1966 und 1968).

Die Faktoren, unter denen diese Fischart auch ohne Austrocknung des Wassers an Land geht, hat dann Aussem unter meiner Anleitung experimentell in einer Hausarbeit für die philosophische Staatsprüfung der Universität Bonn (Aussem, 1971) dargelegt.



Abb. 14: *Synbranchus marmoratus* mit geschwollenem Kiemensack kurz vor der Abgabe verbrauchter Luft aus der ventralen, unpaaren Kiemenspalte am Wasserspiegel. Dieses Photo wurde Sekunden vor demjenigen gemacht, das in meiner Veröffentlichung von 1968 auf der Farbtafel unter B wiedergegeben ist.

Bei meinen verschiedenen Forschungsaufenthalten in Westamazonien beobachtete ich, daß *Synbranchus marmoratus* in seinen zum Teil nicht austrocknenden Heimatgewässern stark amphibisch lebt; „er hält sich am Ufersaum bei hoher Luftfeuchtigkeit über große Zeitspannen hinweg länger an Land als im Wasser auf“ (Lüling, 1975).

Daß dieser aalförmige Fisch zur Niedrigwasserzeit in den Boden eindringt und dort Rückzugsröhren (Grabröhren) anlegt, noch bevor sein Biotop restlos austrocknet, wurde von mir vermutet, weil eine solche grabende Tätigkeit und ein solches Verhalten von den asiatischen Verwandten dieses Fisches (*Monopterus*) in Reisfeldern beobachtet worden war. Auch deuteten die Versuche von Aussem (1971) ein solches Verhalten an. Carter & Beadle (1930) hatten in ihrer Veröffentlichung über das Verhalten und die Entwicklung von *Lepidosiren paradoxa*, gestützt auf ältere Beobachtungen von Hunt zu Ende des vorigen Jahrhunderts, für *Synbranchus marmoratus* sehr summarisch nur geschrieben: „Their burrows are in similar position“ (wie die von *Lepidosiren paradoxa*) „and can be distinguished by the Indians only with difficulty“.

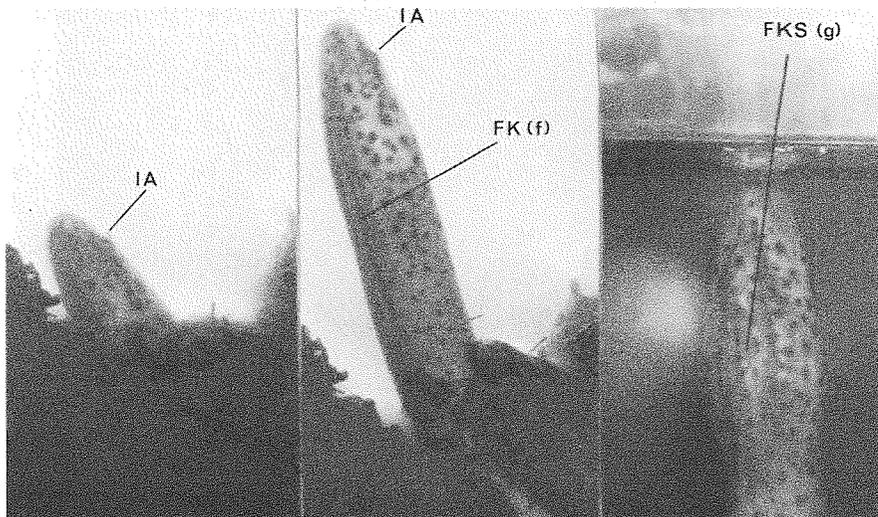


Abb. 15: *Synbranchus marmoratus* von 42 cm Länge in einem sehr schmalen, nur 4 cm tiefen Akkumulatorennglas mit weicher, 85 cm hoher homogener Schlammschicht. Nachdem das 25 cm hohe Wasser mit der Pipette innerhalb mehrerer Tage um 4-5 cm abgesaugt wurde, glitt der *Synbranchus* unter Bildung einer Rückzugsröhre (Grabröhre) in den Boden. Das Tier kommt aus seiner Röhre in bestimmten Abständen zum Wasserspiegel hoch, um atmosphärische Luft zu veratmen. — Links: das Tier kurz vor der Luftaufnahme noch tief in seiner Röhre; Mitte: das Tier beginnt mit zusammengefaltetem Kiemen-Rachensack aus seiner Röhre zum Wasserspiegel hochzusteigen; rechts: Beginn der Luftaufnahme am Wasserspiegel: der Kiemen-Rachensack ist halbgeschwollen, die Rachenfalten halbtentfaltet. — IA linkes Auge; FK (f) Rachenfalten zusammengefalteter; FKS (g) Rachenfalten halbtentfaltet.

In einem großen Akkumulatorennglas mit hohem, zähhomogenem Boden-
grund konnte ich einen *Synbranchus marmoratus* bei sukzessivem Absau-
gen des Wassers ohne jede Schwierigkeit experimentell veranlassen, voll-
ständig in den Boden einzudringen und sich dort bei abgesenktem Wasser-
spiegel aufzuhalten (Abb. 15).

Im Einzugsgebiet des Rio Ucayali (Ostperu; L. 74° 60' W, Br. 8° 40' S)
fand ich am Ufersaum in den feuchten Boden hineingehende Grabröhren,
deren Entstehung mir zuerst unklar war, konnte dann aber *Synbranchus*
marmoratus als Eigner dieser frisch gegrabenen Gänge feststellen (Abb. 16).



Abb. 16: Rückzugsröhre (Grabröhre) des *Synbranchus marmoratus*, Rr, in homogenem Leimboden (einzelne Laubblätter nur auf der Oberfläche des Bodens) am Rand eines milchig trüben, stagnierenden und austrocknenden Gewässers zur Niedrigwasserzeit (Hylaea Ostperu) noch voll mit Wasser gefüllt.

Ich beobachtete weiterhin sogar die sekundäre Besetzung dieser frisch angelegten Grabröhren des *S. marmoratus* durch *Electrophorus electricus*

(Linnaeus 1766) (Lüling, 1968 und 1975 a) und das kurzfristige Eindringen des Welses *Dianema longibarbis* Cope, 1871, in diese Röhren (Abb. 17).



Abb. 17: Unmittelbar am Rand einer hochtemperierten Restwassersenke in der Hylaea des mittleren Rio Ucayali (bei der Ortschaft Pucallpa, Ostperu, in der zweiten Hälfte des Juli 1966, Niedrigwasserzeit) gelegene Rückzugsröhre (Grabröhre) des *Synbranchus marmoratus*. Die beiden Blasen sind Atemblasen des Kurzschwanzaales. Hier am mittleren Ucayali überdauern oft einige Kleinwelse der Art *Dianema longibarbis* in solchen artfremden Rückzugsröhren, in denen das Wasser manchmal länger erhalten bleibt als in den vollbesonnenen Senken, die letzten Wochen der Niedrigwasserzeit, soweit diese Kleinwelse durch Fungusbefall nicht zu stark geschädigt werden.

Die Ausgestaltung dieser Rückzugsröhren (Grabröhren) im Verlauf weiterer sukzessiver Austrocknung und das Verhalten des Kurzschwanzaales in ihnen konnte ich in allen Einzelheiten, wie bereits erwähnt, jedoch erst zu Ende des Jahres 1970 am Rand der Mäanderschleifen auf der Isla los Sapos beobachten.

Synbranchus marmoratus als Kopfwühler dringt am Ufersaum oder in dessen unmittelbarer Nähe in den hier von ganz flachem Wasser überspannten Boden ein. Es scheint so, daß der recht spitze Kopf den Boden unmittelbar seitlich wegdrückt, und die zähe Konsistenz des homogenen Substrats läßt die so gebildete Röhre weder zusammenfallen noch sich verengen. Da an vielen Stellen die Grabröhren im Durchmesser, wenn auch nur ganz geringfügig, weiter sind als die Dicke des Kurzschwanzaales, ist zu vermuten, daß die Grabröhren bei ihrer Entstehung oder unmittelbar danach – auf jeden Fall aber solange die Erde noch feucht ist – durch seitlichen Muskeldruck des Tieres zusätzlich noch etwas erweitert werden.

Bei einigen Tieren, die aus ihren Röhren herausgenommen worden waren, wurden keinerlei Erdpartikel im Darm gefunden. Daraus schließe ich, daß

der Fisch beim Vorstoßen in das Substrat keine Erde aufnimmt und durch den After nach hinten entläßt.

Das Eindringen in den Boden und das Erhaltenbleiben der Grabröhren ist nur möglich bei Erde von bestimmter Konsistenz. Sie muß homogen sein ohne viele, sperrende Substanzen wie Steine, Muschel- und Schnecken-schalen, Wurzelgeflecht usw. Die trocken gefallen Bezirke der Gewässer ergrünen nicht oder doch nur sehr wenig. Der Besatz dieser Gewässer an Schnecken (Ampullarien) und Muscheln (*Diplodon* und Verwandte) ist oft gleich Null oder sehr gering. Vor allem aber muß die Korngröße des Bodens sehr klein sein. Wie die Tabelle im zweiten Kapitel ausweist, liegt die Korngröße des austrocknenden Gewässerbodens zu 54,4 % der Bodenmasse unter 0,002 mm und zu 36,4 % zwischen 0,002 und 0,06 mm (Schluff-Fraktion). Das ist eine sehr geringe Bodenkörnung.

Sehr homogener und kaum durchwachsender Bodengrund ist nicht in allen Gewässern, in denen *Synbranchus marmoratus* vorkommt, gegeben. Das wird auch erklären, warum ich an der Peripherie von Pucallpa (Ostperu) in einem dicht von Gesträuch umwachsenen Kleingewässer – das allerdings auch nicht restlos austrocknete – keine Grabröhren sah, obgleich der süd-amerikanische Kurzschwanzaal dort gut vertreten war. Hier an den Mäanderschleifen jedoch sind für *Synbranchus marmoratus* günstige Bodenverhältnisse voll gegeben.

Die *Synbranchus*-Rückzugsröhren gehen am Ufersaum vom Wasserspiegel her ein Stück senkrecht in den Boden. Sind die Eingänge (anfänglich) noch vom Flachwasser überspannt, kann man sie u. U. mit den Händen erfühlen (Abb. 18 links). Liegen sie infolge fortgeschrittener Austrocknung (oder zeitigerer Anlage) bereits frei, sieht man die Eingänge als runde Löcher direkt in den Boden gehen (Abb. 18, Mitte vorn, 1–3; auch bei Abb. 16 u. 17). Hier muß man, will man das Tier ausgraben – und nur so kann man es in diesem Zustand fangen –, den Spaten ansetzen (Abb. 19).

Im Verlauf der weiteren Austrocknung stößt der *Synbranchus* nach Anlage mehr oder weniger waagrechter Röhrenteile immer tiefer in den Boden vor. Die Rückzugsröhre wird so zur verzweigten Röhre in den drei Richtungen des Raumes.

Dabei kann in Nachbarschaft des letzten oberflächigen Restwassers der Grundwasserspiegel erreicht werden, der dann die unteren Röhrenteile – z. T. auch die waagrechten Teile darüber oder darunter – mit Wasser füllt. Aber das braucht nicht unbedingt der Fall zu sein. Das ganze Röhrensystem kann frei von Wasser sein. In Abb. 20 ist versucht worden, die Entstehung einer verzweigten Rückzugsröhre aus einer einfachen zeichnerisch darzustellen.



Abb. 18: Fast ausgetrocknete Mäanderschleife auf der Isla los Sapos mit letztem, ganz flachem Restwasser (links). Der dunklere Teil des Erdbodens direkt neben dem Restwasser ist an der Oberfläche noch feucht; bei dem übrigen hellen Teil ist auch die Erdoberfläche vollständig trocken und mit Trockenrissen durchzogen. Auf dem recht kleinen Bildausschnitt sind im trockenem Teil allein drei nahe beieinander liegende Rückzugsröhren von *Synbranchus marmoratus* (1-3) zu sehen (deren Verschlußpfropfen vor dem Photographieren entfernt wurden), während der Eingang einer vierten Röhre, unter dem Flachwasser angelegt, mit den Händen ertastet werden kann. Alle *Synbranchus*-Röhren dieses Bezirks gehen noch nicht tief in die Erde und sind noch kaum verzweigt. Bei der zuletzt erwähnten Röhre kann der Fisch, der direkt am Eingang liegt, ebenfalls mit den Händen ertastet werden. Ein Festhalten des Tieres ist kaum möglich, da seine gut ausgebildete Schleimhaut dies im Wasser verhindert.



Abb. 19: Beginn des Ausgrabens und Freischaufelns von *Synbranchus marmoratus* in einer vollbesonnenen ausgetrockneten Mäanderschleife auf der Isla los Sapos. Im Hintergrund ist der von hohem Gras und *Eleocharis* eingefasste Rand der Mäanderschleife zu sehen. Ganz rechts hat sich in einer flachen Grabmulde etwas Grundwasser (r) angesammelt.

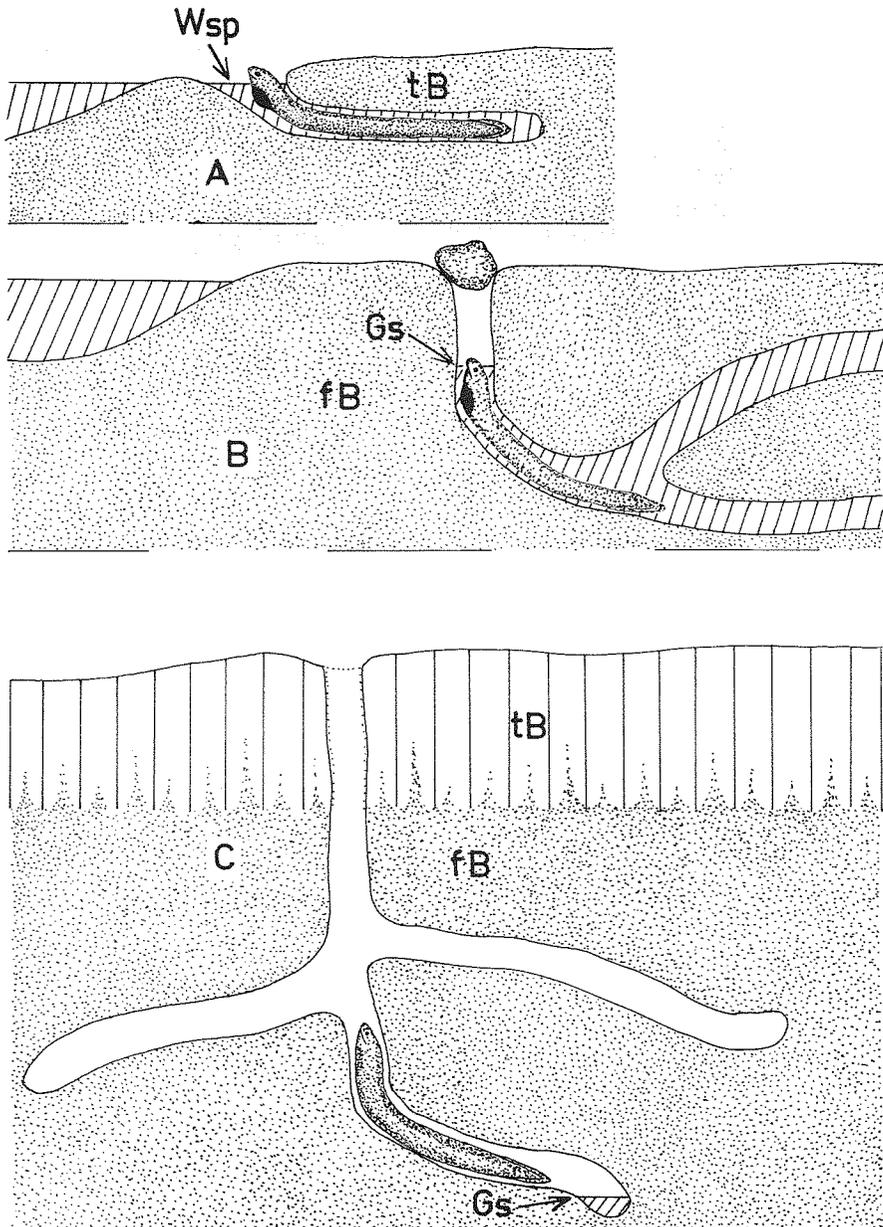


Abb. 20: Eindringen und Überdauern von *Synbranchus marmoratus* in den Boden einer austrocknenden und ausgetrockneten Mäanderschleife auf der Isla los Sapos während der Niedrigwasserzeit. – A: Eindringen des Fisches zu Beginn der Niedrigwasserzeit am Gewässerrand bei noch mit Wasser gefüllter Rückzugsröhre (Grabröhre). Hier braucht das Tier nur den Kopf zum Atmen an den Wasserspiegel

Liegt der Röhreneingang noch ganz am Gewässerrand, so braucht der Fisch im Anfangsteil der zuerst noch kurzen Röhre liegend nur den Kopf hochzurecken, um am Wasserspiegel atmosphärische Luft aufnehmen zu können (Abb. 20 A, Wsp).

Sinkt das Wasser in der Rückzugsröhre immer mehr ab oder wird der Grundwasserspiegel von der verzweigten Grabröhre angeschnitten (Abb. 20 B, Gs), so legt sich der *Synbranchus* in seiner Grabröhre von unten her an diesen Wasserspiegel in seiner Röhre und kann an dieser Stelle in gewohnter Weise die atmosphärische Luft veratmen. Ist die verzweigte Grabröhre völlig frei von Wasser oder sind an tiefen Stellen nur unwesentliche Grundwasserreste in der betreffenden Röhre vorhanden (Abb. 20 C, Gs), hält sich der Kurzschwanzaal meist in den tieferen, wasserfreien Röhrenteil, oft tief im letzten schrägen oder mehr oder weniger senkrechten Teil der Grabröhre, auf.

Der Sauerstoffbedarf des Tieres wird nun höchstwahrscheinlich im wesentlichen durch eine dann eingeschaltete Hautatmung gedeckt. Möglicherweise können hier im Inneren der feuchtigkeitsgesättigten bzw. fast feuchtigkeitsgesättigten Grabröhren auch die Kiemen ohne freies Wasser noch einen Teil der Atmung übernehmen. Die *Synbranchus*-Kieme ist eine der wenigen Fischkiemen, die bei hoher Luftfeuchtigkeit auch außerhalb des Wassers (eingeschränkt) funktionsfähig bleiben.

Kurzschwanzaaale aus Röhren ohne freies Wasser (Abb. 21, rechts) kann man im Gegensatz zu Tieren, die man direkt aus dem Wasser entnommen hat, ohne Schwierigkeit mit der Hand festhalten; ihre Haut ist wie von einem feinen Lackfilm überzogen. Die Konsistenz ist dann, wie ich feststellte, genau wie die Haut der afrikanischen Lungenfische der Gattung *Protopterus*, wenn man sie nach der Eimerdung frisch aus ihrer Zystenhülle herausholt. *Synbranchus* ist aber, wenn auch vielleicht nicht ganz so agil wie im freien Wasser, aus seiner wasserfreien Grabröhre herausgeholt aktiv (Abb. 21, rechts). In dieser Hinsicht unterscheidet er sich physiologisch grundsätzlich von den Protopteriden – und auch von *Lepidosiren paradoxa*, der bei Austrocknung seiner Biotopie allerdings ohne Enzystierung in den Boden geht –, die in der Erde in einen Lethargiezustand verfallen.

(Wsp) hochzurecken. – B: weiteres Eindringen des *Synbranchus* bei fortschreitender Austrocknung bis in den Bereich des Grundwasserspiegels (Gs). Der Boden ist noch überall feucht-homogen (fB). Der Verschlusspfropfen am Eingang der Röhre ist durch die vorstoßende Tätigkeit des *Synbranchus* gerade gebildet worden. – C: Noch tieferes Eindringen des Fisches bei weiter fortschreitender Austrocknung. Die obere Bodenschicht ist jetzt bereits restlos trocken und von Trockenrissen durchzogen (tB). Die Grabröhrenwand im Bereich der trockenen Schicht ist von einem feinen Film rotbraunen Eisenoxys überzogen. Der Verschlusspfropf ist durch äußere Einwirkung zerstört. Die tieferen Bodenschichten sind noch feucht-homogen (fB). Gs Grundwasserspiegel.

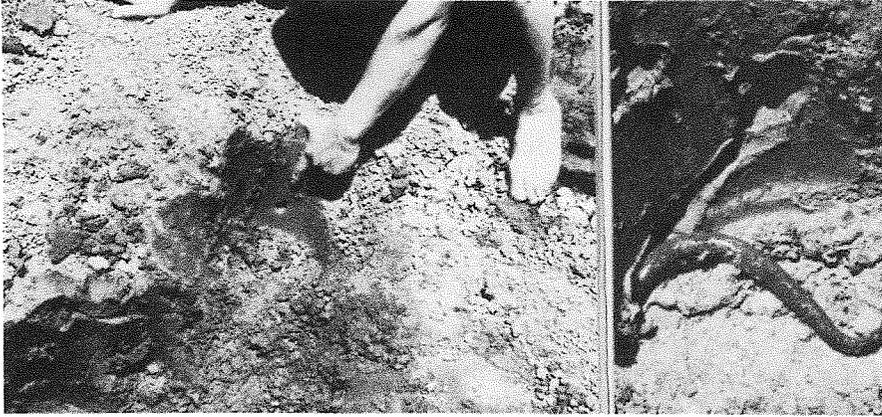


Abb. 21: Waagrecht in der feuchten, homogenen Erde verlaufender, von senkrechten Spatenstichen getroffener Teil einer Rückzugsröhre (Grabröhre) des *Synbranchus marmoratus*. In diesem hier nur etwa 35 cm tief liegenden Röhrenteil war kein freies Wasser vorhanden. Am Ende des Röhrenschenkels hält sich der *Synbranchus* auf. Das Tier entgleitet (rechts) ohne stärkere Aktivitätsminderung aus dem teilweise freigelegten Röhrenende.

Daß in den Grabröhren eine sehr hohe Luftfeuchtigkeit herrscht, dürfte die Hauptvoraussetzung für die so auffällige Lebensfähigkeit des Kurzschwanzaales über Wochen hinweg in diesen wasserlosen Rückzugsröhren sein.

Die verzweigten Rückzugsröhren des *Synbranchus marmoratus* können auf der Isla los Sapos maximal 2 m bis knapp 2½ m tief in den Boden hineingehen! Sie führen meist jedoch nicht so tief in die Erde.

Im weiteren Verlauf der Wasserverdunstung wird zuerst die Erdoberfläche in der Umgebung der Rückzugsröhren trocken (Abb. 20, tB gegenüber fB) und von Trockenrissen durchzogen. Spätestens zu dieser Zeit findet man am Röhreneingang einen mehr oder weniger konischen Verschlusspfropfen (Abb. 20 B, Abb. 22). Ich habe die Bildung dieses Pfropfens durch den Fisch nicht direkt beobachten können. Ich glaube nicht, daß er am Höhleneingang durch das Maul des Tieres aktiv gebildet wird, sondern daß der Fisch bei bestimmter durch den Feuchtigkeitsgrad gegebener Konsistenz der unteren Röhrenteile von dort feuchtes Erdmaterial mit der Kopfspitze in der Röhre nach oben stößt, Material, das sich dann am Röhreneingang, ohne mit diesem direkt zu verschmelzen, automatisch in charakteristischer Weise aufbuckelt.

Der Verschlusspfropfen hat eine besondere biologische Bedeutung; er schließt die verzweigte Rückzugsröhre nach außen hin ab und hält so die hohe Luftfeuchtigkeit in der Röhre aufrecht.

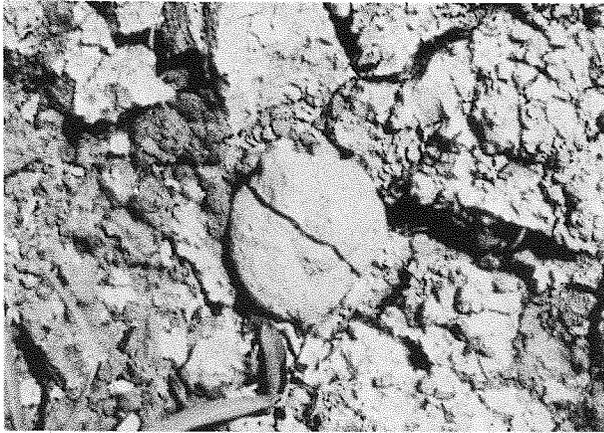


Abb. 22: Der Verschußpfropf am Anfang einer in den Boden der ausgetrockneten Mänderschleife gehenden Rückzugsröhre (Grabröhre) des *Synbranchus marmoratus*. Der Pfropf ist in diesem Fall durch den Trocknungsprozeß in der Mitte durchgebrochen.

Sehr interessant ist, daß an den Eingangsröhren des oft im gleichartigen Biotop vorkommenden *Lepidosiren paradoxa*⁴⁾ sehr ähnliche Verschußpfropfen vorkommen. Carter & Beadle (1930/31) schreiben: „The opening is covered with a biscuit- or bum-shaped cake of mud.“

Bei manchen Rückzugsröhren des südamerikanischen Kurzschwanzaaes ist der Verschußpfropf durch äußere gewaltsame Einwirkung zur Seite geschoben oder zerbröckelt. Dennoch bleibt die Luftfeuchtigkeit in den Röhren hoch genug für die Existenz des *Synbranchus*. So fand ich bei gut 30 % aller Grabröhren des *S. marmoratus* auf der Isla los Sapos keine Pfropfen mehr, dafür aber einmal eine Kröte, *Bufo arenarum*, hier im Röhreneingang. Der Schatten in der ansonsten sonnenbeschieneenen Umgebung und die Luftfeuchtigkeit am Röhreneingang hatten sie veranlaßt, diesen Ruheplatz auszuwählen (Abb. 23).

Wie gesagt, trocknen in vielen Fällen die oberen Erdschichten im Bereich der Rückzugsröhren unter Trockenrißbildung vollständig aus, während die Schichten darunter feucht bleiben. Diese liegen meist in der Höhe des Grundwassers oder direkt darüber. Je feiner die Korngröße, je stärker die kapillare Steigwirkung des Wassers!

⁴⁾ Diese Fischart kommt nicht oder doch nur äußerst selten (?) am Paraná in der nördlichen Provinz Santa Fe und Entre Rios vor. Ihr Hauptverbreitungsgebiet beginnt in wärmeren Distrikten nördlich von Resistencia (bei Corrientes schon selten) in der Provinz Chaco nach Paraguay hinein.

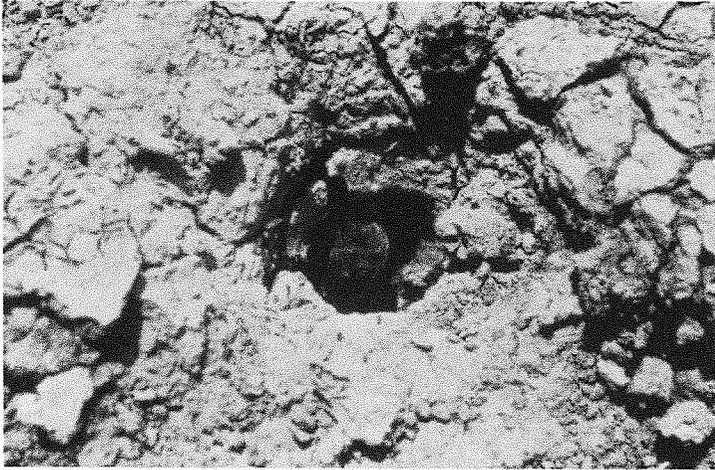


Abb. 23: Am Eingang einer Rückzugsröhre (Grabröhre) des *Synbranchus marmoratus* im Boden einer vollständig ausgetrockneten Mäanderschleife auf der Isla los Sapos hat eine Kröte, *Bufo arenarum*, ihr Quartier bezogen. Dieser Platz wurde offensichtlich gewählt, weil es dort schattig ist und eine weit höhere Luftfeuchtigkeit herrscht als in der vollbesonnten Umgebung. Der Verschlusspfropf ist zerstört oder von der Kröte zur Seite geschoben worden.

In den oberen wandständig restlos trockenen Röhrenteil geht nun der Kurzschwanzaal offensichtlich nicht mehr hinein. Bricht man einen solchen Teil aus dem Boden heraus, dann sieht man hier auf der Isla los Sapos sehr oft, daß die Röhrenwand durch Anlagerung von Eisenoxyd rostbraun verfärbt ist (Eisen-Ion im Wasser bei X^2 3,6 mg/l).

Synbranchus marmoratus lebt nun über Wochen hinweg bis zur Neubespannung seiner Biotope regelrecht terrestrisch. Ich betone nochmals, daß er dabei nicht in einen regelrechten Lethargiezustand verfällt.

Wie weit aber sein Stoffwechselhaushalt in den Rückzugsröhren ohne freies Wasser herabgesetzt ist, müßten eingehende physiologische Untersuchungen an Ort und Stelle erbringen. Das „Instituto Nacional de Limnologia“, nur wenige 100 m entfernt, wäre dafür die gegebene Stelle.

Das Terrain der verzweigten Röhre eines fast armdicken *S. marmoratus* kann unter Umständen von den Röhren kleinerer Artgenossen durchzogen sein. Ich fand verschiedentlich kleinere, knapp fingerweite Röhren von juvenilen, bleistiftdicken Tieren zwischen den Verzweigungen einer großen Röhre. Niemals sah ich aber, daß eine Rückzugsröhre von einer anderen angeschnitten worden war.

Im begrenzten Raum eines Aquariums sind die Kurzschwanzaaale untereinander sehr zänkisch und bissig.

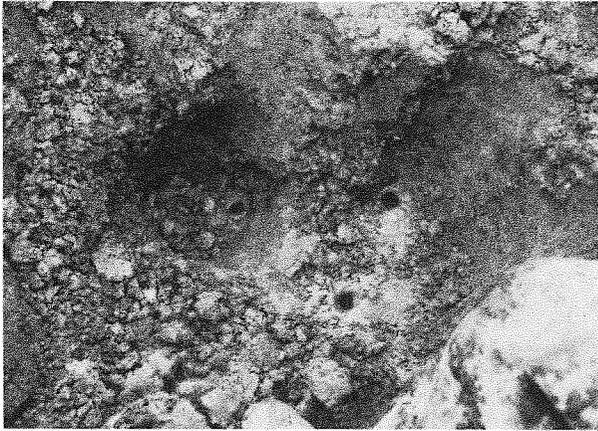


Abb. 24: Drei nahe beieinander gelegene Rückzugsröhren (Grabröhren) des *Synbranchus marmoratus* in ihrem senkrecht in die Erde gehenden Teil (Grabtiefe mit dem Spaten knapp 2 m) im Boden einer in dieser Tiefe vollständig ausgetrockneten Mäanderschleife auf der Isla los Sapos. Ob diese drei Röhren eventuell auch zu einem einzigen *Synbranchus* gehören, d. h. an anderen Stellen kommunizieren, und welche Verzweigungsform diese Röhren dann haben, ist an dieser mit dem Spaten freigelegten tiefsten Stelle nicht zu sehen.

Phylogenetisch betrachtet wäre die Fähigkeit des *Synbranchus marmoratus*, wochenlang optimal bzw. fast optimal regelrecht terrestrisch zu leben, sicherlich nicht der Ansatz für ein echtes Landleben der Nachfahren dieser Wirbeltiere. Es ist zu bedenken, daß gerade die Hauptvoraussetzung für ein echtes Landleben nicht gegeben ist, nämlich die Entwicklung und Weiterentwicklung von Schiebe- und Stützextremitäten zur Abhebung des Körpers vom Boden und damit das Hochheben des Gehirns als des übergeordneten nervösen Zentrums. Die terrestrische Lebensweise des südamerikanischen Kurzschwanzaaes ist so gesehen ein „Schritt ins Leere“.

Summary

1. The publication is treating the hydrological and biological conditions of the meandrous loops on the alluvial land of the "Isla los Sapos" between the lower Río Salado and the river Paraná in the neighbourhood of Santa Fé (District of Santa Fé, Argentina) and its inventory of fish. The soil consists essentially of very fine corned Illit.

2. Besides the details of the soil there are given analyses of the water in the meandrous loops during the time of low water (December 1970), particularly of the water of a still well filled large meandrous loop (X²) and a row of small pools belonging to a more dried out meandrous loop (X¹).

3. Meander X¹ contained soft up to middle-hard water; the content of chloride and the capability of conducting electricity are very much increased on account of the evaporation. Other data allow to conclude a very strong microbial activity.

4. The water of X² is not so much concentrated and therefore not so heavily charged with bacteria.

5. A large meander that in comparison to small pools of rest-water still contains enough water during the advanced time of low-water, still offers favourable conditions for the included fishes. Besides a small quantity of phytoplankton (Cyanophyceae and Euglenophyceae) the zooplankton is to be found in large quantities. In the beginning of December 1970 it consisted up to 80 % of Diaptomidae, nearly all of them immature, and some *Boeckella bergi* and some few *Microcyclops anceps*.

6. The life-conditions in the small pools of rest-water are becoming more and more unfavourable with the advancing evaporation. All fishes with pure gill-breathing died out already before the complete drying-up; first of all the fishes of free water and finally the sheat-fishes which live on the ground (*Loricariichthys platymetopon*).

7. Those large meandrous loops which in the time of low water are separated from the Río Salado, are nearly completely covered by floating plants, as f. i. *Eichhornia crassipes*, *Salvinia herzogii*, resp. *S. auriculata*, *Azolla caroliniana*, *Pistia stratiotes*, *Wolffiella* spec., *Lemna* spec., *Hydromistra stolofera* and here and there *Eichhornia azurea*. In the water *Ludwigia peploides*, *Cabomba australis* and *Myriophyllum brasiliense* are to be found.

8. The alluvial area itself is covered by *Salix humboldtiana* and the climbing *Polygonum punctatum* that is growing abundantly like weeds, resp. shrubs. During the time of low water, largely extended masses of *Cyperus tener* are growing between the meandrous loops. Higher shadowy trees are not to be found at all.

9. The fish species found in the loamy water of the meandrous loops are listed on p. 121 in order of decreasing frequency. In those meanders that are separated from the Río Salado during the period of low-water, there are dominating without doubt the 4 species *Pimelodus maculatus*, *Loricariichthys platymetopon*, *Astyanax fasciatus* and *Prochilodus platensis*. Along with them there are rather frequent *Triportheus paranensis*, the two species listed of Cichlidae, *Hoplias malabaricus*, *Astyanax (Poecilurichthys) bimaculatus*, *Synbranchus marmoratus* and *Curimata gilberti*.

10. When the water is beginning to fall, *Synbranchus marmoratus* is penetrating the ground of the meanders or in the immediate neighbourhood or on the riverside itself, where the water is already very shallow. The viscous consistence of the homogeneous substrate prevents the tubes that are built by penetrating the soil from both collapsing and contracting.

11. Penetration into the ground and maintenance of the tube is only possible if the soil is of a certain consistency. It must be homogeneous and without many large particles such as stones, shells of mussels and snails, roots a. s. o., and besides the soil must be of a very fine corn size.

12. The tubes near the bank are penetrating the soil in vertical direction from the surface of water. In the course of the further draining, *Synbranchus* is penetrating the soil deeper and deeper, after having bored parts of its tube more or less

horizontally. Thus the tube is developing into a system of tubes branched in all three directions of the space. By that the subsoil water can be reached, which is then filling some branches of the tube-system.

13. If the tube entrance is still lying covered by water, the tube is still short and the fish, lying in the entrance, only needs to hold up its head in order to breathe atmospheric air on the water surface.

14. If the water inside the tube is sinking more and more or if subsoil water is filling the tube, the fish is laying itself immediately under the surface of water in its tube and can breathe atmospheric air as usual.

15. In a tube without water, the necessary oxygen is provided to the animal probably by skin-respiration. But probably respiration by the gills is also possible on account of the much elevated humidity of air in the tube.

16. Even in a tube without water, *Synbranchus* is completely active or, at least, active on a large scale. If it is dug out, it tries to escape by serpentine movements. In this respect, this species is principally different in its physiology from African *Protopterus* species and also from *Lepidosiren paradoxa*.

17. The ramified tubes of retreat may penetrate the ground very deeply, maximally up to 2 metres or 2½. But in general they are not so deep.

18. In the further course of evaporation, the surface of the soil is the first to become dry and cracking. At this moment at latest one can find a conical plug of soil in the entrance of the tube. This plug is of particular biological importance: it is closing the tube against the outside and thus keeps the humidity of air high and constant. The plug can secundarily be destroyed by violence or be removed otherwise. Nevertheless, the humidity of air inside the tube is remaining high and the fish can continue to live in a terrestrial way for weeks. In the entrance of a tube, instead of a plug there was once found a toad, *Bufo arenarum*, which had chosen it as a resting place because of shadow and elevated humidity of air.

19. If the upper parts of the tube have dried out completely, there is often to be found a deposition of ferric oxide by which the walls of the tube are coloured rusty brown. This upper part is avoided by *Synbranchus*.

20. On the Isla los Sapos, *Synbranchus* is living terrestrially for weeks, until its biotope is newly inundated.

21. The area of the ramified tube of an aged *S. marmoratus* which is nearly as thick as an arm, may be interlaced by tubes of smaller specimens of the same species. Several times I found smaller tubes, as wide as a finger, belonging to juvenile *Synbranchus marmoratus* in between a large tube, but I never found that one tube was cutting another one.

Resumen

1. La publicación trata de las condiciones hidrológicas y biológicas de las espiras de meandros en el terreno de aluvión de la Isla los Sapos entre el bajo Río Salado y el Paraná cerca de la ciudad de Santa Fe (provincia de Santa Fe, Argentina) y de sus contenidos ícticos. El suelo es por lo general de ilito de muy fina granulación.

2. A parte de las características del suelo, se dan análisis completos del agua de las espiras de meandros durante el tiempo de estiaje (diciembre de 1970), es decir

análisis de una espira de meandros aún llena de agua (X²) y otra espira ya mas desecada, dividida en una cadena de pequeños remanentes de lagunas (X¹).

3. X¹ contiene agua blanda hasta medio dura cuyo contenido de cloruro y cuya conductibilidad eléctrica son muy altos a causa de la fuerte evaporación. Otros valores averiguados permiten concluir una fuerte actividad micróbica.

4. El agua de X² no está tan concentrada y tampoco contiene tantas bacterias.

5. Al contrario de las pequeñas espiras de meandros, una grande espira de meandros tiene aún en el avanzado tiempo de estiaje condiciones de vida todavía óptimas para los peces encerrados en ella. En la mayoría de los casos el fitoplancton es escaso (Cyanophyceae y Euglenophyceae) pero hay zooplancton en grandes cantidades. A principios de diciembre de 1970 consistió en el 80 % de generalmente Diaptomidae inmaduros y de algunos *Boeckella bergi* y unos pocos *Microcyclops anceps*.

6. En los pequeños remanentes de lagunas las condiciones de vida se empeoran cuando se secan más. Todos los peces con pura respiración branquial se mueren ya antes de que se sequen por completo. Primero los peces del agua libre y al fin los bagres armados que son más robustos y que viven en el fondo (*Loricariichthys platymetopon*).

7. Las grandes espiras de meandros que durante el tiempo de estiaje quedan aisladas del Río Salado en su mayor parte están cubiertas de plantas flotantes como de *Eichhornia crassipes*, *Salvinia herzogii*, resp. *S. auriculata*, *Azolla caroliniana*, resp. *A. filiculoides*, *Pistia stratiotes*, *Wolffiella* spec., *Lemna* spec., *Hydromitra stolofera* y de vez cuando *Eichhornia azurea*. Se encuentra con *Ludwigia pepoides*, *Cabomba australis* y *Myriophyllum brasiliense*.

8. El mismo terreno de aluvión está vegetado de *Salix humboldtiana* y de la trepadora *Polygonum punctatum*, creciendo como hierba o arbusto. Entre las espiras de meandros grandes cantidades de *Cyperus tener* crecen durante el tiempo de estiaje. Grandes árboles que echan sombra faltan por completo.

9. Las especies de peces presentes en las barrosas espiras de meandros (nominación aproximadamente según el grado de frecuencia): *Pimelodus maculatus* (Pimelodidae), *Astyanax fasciatus* (Characidae), *Loricariichthys platymetopon* (Loricariidae), *Prochilodus platensis* (Characidae), *Hypostomus* spec. (Loricariidae), *Synbranchus marmoratus* (Synbranchidae), *Triporthus paranensis* (Characidae), *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae), *Astyanax (Poecilurichthys) bimaculatus* (Characidae), *Aequidens portalegrensis* (Cichlidae), *Geophagus brasiliensis* (Cichlidae), *Curimata gilberti* (Characidae), *Holosthetes pequirá* (Characidae), *Curimatorbis platanus* (Characidae), *Salminus maxillosus* (Characidae), *Leporinus obtusidens* (Characidae), *Asiphonichthys stenopterus* (Characidae), *Rhamdia* cf. *microps* (Pimelodidae) y *Pimelodella* spec. (Pimelodidae). En las espiras de meandros que durante el tiempo de estiaje quedan aisladas del Río Salado están dominando sin duda las cuatro especies de *Pimelodus maculatus*, *Loricariichthys platymetopon*, *Astyanax fasciatus* y *Prochilodus platensis*. Además son muy frecuentes las especies de *Triporthus paranensis*, *Aequidens portalegrensis*, *Geophagus brasiliensis*, *Hoplias malabaricus*, *Astyanax (Poecilurichthys) bimaculatus*, *Synbranchus marmoratus* y *Curimata gilberti*.

10. Si las aguas descienden en las espiras de meandros, *Synbranchus marmoratus* entra en el suelo, cubierto de agua poco profunda, al lado de las orrillas o cerca de ellas. El tubo que se forma por aquella penetración en el suelo ni se aplasta ni se hace más estrecho por ser muy espesa la consistencia del homogéneo substrato.

11. La penetración en el suelo y la conservación del tubo solo es posible si tiene cierta consistencia el suelo. Debe ser muy homogéneo sin muchas sustancias sólidas impeditivas como piedras, valvas de conchas y caracoles, raíces, etc. Además el suelo debe ser de una granulación extremadamente pequeña.

12. Los tubos en las orillas entran al suelo en dirección vertical. A medida que se desecan más las espiras, el *Synbranchus* en cuestión penetra siempre más en el suelo, cavando derivaciones del tubo más o menos horizontales. Así el tubo se ramifica siempre más en las tres dimensiones. De vez en cuando llega hasta el agua subterránea que llena partes del tubo ramificado.

13. Si la entrada del tubo se encuentra muy cerca de las orillas del cuerpo de agua, el *Synbranchus*, puesto al comienzo de su tubo aún corto, solo debe levantar su cabeza para poder respirar aire atmosférico en la superficie del agua.

14. Si el agua en el tubo baja más y más, siempre que el tubo llegue bajo el nivel del agua subterránea, el pez se extiende de debajo en la superficie de esta y así puede respirar aire atmosférico como de costumbre.

15. En un tubo sin agua el animal probablemente procura la cantidad necesaria de aire cambiando a la respiración cutánea. Pero como parece, también es posible la respiración branquial en un tubo de muy elevada humedad de aire.

16. También en un tubo sin agua, *Synbranchus* es muy activo, es decir, casi de plena actividad. Un *Synbranchus marmoratus* excavado ensayaba de huirse serpenteando. En este respecto esta especie en principio difiere fisiológicamente de las especies africanas de *Protopterus* y también de *Lepidosiren paradoxa*.

17. Los ramificados tubos de retirada pueden penetrar en el suelo muy profundamente, a lo máximo 2-2½ m. Pero en la mayoría de los casos no son tan profundos.

18. En el siguiente trascurso de la evaporación primero queda seca y desgarrada la superficie del suelo en los alrededores del tubo de *Synbranchus*. Por lo menos en este momento se encuentra un tapón cónico de barro seco que cierra la entrada del tubo. Este tapón tiene una importancia biológica especial; cierra el tubo por fuera y con esto conserva la humedad del aire del tubo en una concentración alta y constante. El tapón puede romperse secundariamente por influencias exteriores o puede ser arrastrado. Sin embargo la humedad de aire del tubo queda elevada de manera que el pez puede vivir en medio terrestre en el durante semanas. En un caso, en vez de un tapón se encontró un *Bufo arenarum* en la entrada del tubo cuya sombra y humedad había sido su motivo de escoger aquel asilo.

19. Si las partes superiores del tubo se secan por completo, muchas veces se deposita óxido de hierro en ellas colorando la pared del tubo. En estas partes superiores *Synbranchus* ya no entra.

20. En la Isla los Sapos *Synbranchus* verdaderamente vive de manera terrestre durante semanas hasta la nueva inundación de su biotopo.

21. El terreno del tubo ramificado de un *S. marmoratus* tan grueso como un brazo puede ser atravesado por los tubos de congéneres más pequeños. Algunas veces encontré tubos más pequeños, tan largos como un dedo perteneciendo a *Synbranchus* juveniles, gruesos como un lápiz, dividido entre un tubo grande. Nunca he visto que un tubo cortara a otro.

Literatur

- Anonym (1969): Die Peru-Bolivien-Expedition Dr. K. H. Lüling. – Tetra-Inf. Aquaristik 3 (7).
- Aussem, R. (1971): Das aqua-terrestrische Verhalten von *Synbranchus marmoratus*. – Hausarbeit phil. Staatsprüfung Univ. Bonn: 1–28.
- Bonetto, A. A., E. Cordiviola de Yuan, C. Pignalbery & O. Oliveros (1969): Ciclos hidrológicos del Río Paraná y las poblaciones de peces contendias en las cuecas temporarias de su valle de inundación – Physis (B. Aires) 29 (78): 213–223.
- Carter, G. S., & B. A. Beadle (1930/31): Notes on the habits and development of *Lepidosiren paradoxa*. – J. Linn. Soc. London 37: 197–203.
- Hunt, R. J. (1898): On the habits of *Lepidosiren*. – Proc. zool. Soc. London 41: 41–44.
- Isbrücker, I. J. H., & H. Nijssen (1979): Three new South American mailed catfishes of the genera *Rineloricaria* and *Loricariichthys* (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). – Bijdr. Dierk. 48 (2): 191–211.
- Johansen, K. (1966): Air breathing in the teleost *Synbranchus marmoratus*. – Comp. Biochem. Physiol. 18: 383–395.
- (1968): Air breathing fishes. – Scient. Amer. 219 (4): 102–111.
- (1970): Air breathing fishes. – Fish Physiol. 4: 361–411.
- Lopez, R. B. (1970): Viejas del Río de la Plata (Pisces Loricariinae). – Rev. Mus. argent. Cienc. nat. „Bernardino Rivadavia“, Zool., 10 (8): 113–129.
- Lüling, K. H. (1958): Über die Atmung, amphibische Lebensweise und Futteraufnahme von *Synbranchus marmoratus* (Pisces, Synbranchidae). – Bonn. zool. Beitr. 9 (1): 68–94.
- (1964a): Wissenschaftliche Ergebnisse der Amazonas-Ucayali-Expedition Dr. K. H. Lüling 1959/60: Zur Biologie und Ökologie von *Arapaima gigas* (Pisces, Osteoglossidae). – Z. Morphol. Ökol. Tiere 54: 436–530.
- (1964 b): Wissenschaftliche Ergebnisse der Amazonas-Ucayali-Expedition Dr. K. H. Lüling 1959/60: Über die Atmung des *Hoplerethrinus unitaeniatus* (Pisces, Erythrinidae). – Bonn. zool. Beitr. 15 (1/2): 90–102.
- (1968): Zusammentreffen mit *Dianema longibarbis* in Ostperu. – Aquaterra 5 (4): 25–28.
- (1973): Südamerikanische Fische und ihr Lebensraum. – Pfiem, Wuppertal.
- (1975 a): Wissenschaftliche Ergebnisse der Peru-Bolivien-Expedition Dr. K. H. Lüling 1966 und der Peru (Amazonas-Ucayali)-Expeditionen 1959/60 und 1970: Ichthyologische und gewässerkundliche Beobachtungen und Untersuchungen an der Yarina Cocha, in der Umgebung von Pucallpa und am Rio Pacaya (mittlerer und unterer Ucayali, Ostperu). – Zool. Beitr., N. F., 21 (1): 29–96.
- (1975 b): Wissenschaftliche Ergebnisse der Argentinien-Südbrasilien-Expedition Dr. K. H. Lüling 1970/71: Die Krötenkopfschildkröte *Phrynosoma geoffroanus hilarii* in ihrem Lebensraum am mittleren Rio Paraná in der Nähe der argentinischen Stadt Santa Fe – Beobachtungen zur Niedrigwasserzeit. – Zool. Anz. 195 (3/4): 171–185.

- Wiest, N. (1971): Experimente zur Eimerdung von *Lepidosiren paradoxa*. – Hausarbeit phil. Staatsprüfung Univ. Bonn: 1–39.
- Wu, H. W., & C. C. Kung (1940): On the accessory organ of *Monopterus*. – *Sinensia* (Nanking) 11 (1/2): 59–67.
- & C. K. Liu (1940): The bucco-pharyngeal epithelium as the principal respiratory organ in *Monopterus javaensis*. – *Sinensia* (Nanking) 11 (3/4): 221–238.

Anschrift des Verfassers: Dr. Karl Heinz Lüling, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, 5300 Bonn 1.