

Haemoglobin and size dependent constraints on swimbladder inflation in fish larvae

Hämoglobin und gröÙebedingte Beschränkungen der Schwimmblasenbefüllung bei Fischlarven

Klaus Busse¹, Peter Beeck², Ursula Bott¹, Wilhelm Grube³, Tobias Möser¹, Steven Perry⁴, Wilfried Sloman⁵, Bernd Ueberschär⁶, and Iván Valdebenito⁷

¹Zoologisches Forschungsmuseum A. Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, Germany; k.busse.zfmk@uni-bonn.de

²Universität zu Köln, Institut für Zoologie, Allg.Ökologie u. Limnologie, D-50931 Köln, Germany

³Hoopter Elbdeich 32, D-21432 Winsen/Luhe, Germany

⁴Zoologisches Institut, Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloss, D-53115 Bonn, Germany

⁵Eichenallee 5, D-21521 Wohltorf, Germany

⁶Leibniz Institut für Meereswissenschaften, Düsternbrooker Weg 20, D-24105 Kiel, Germany

⁷Escuela de Acuicultura, Universidad Católica de Temuco, Temuco, Chile

Summary: In developmental studies of fish species (especially physostomians) it could be demonstrated, that the lack of haemoglobin during larval and juvenile stages is a relatively common phenomenon. Generally it is linked with body translucency. In representatives of the families Galaxiidae, Osmeridae and Clupeidae, partly reared, partly observed immediately after being caught in the wild, it turned out, that this condition coincides with a considerable delay in swimbladder inflation. To determine the moment of its first inflation, larvae placed in a hermetic chamber were observed under a dissecting microscope. While lowering the pressure, the expanding swimbladder showed whether or not its content is really gaseous. The reason postulated to be responsible for the delayed inflation is that larvae lacking haemoglobin do not have the possibility of oxygen transport to their buoyancy organ by means of the blood. Apart of this, capillarity force calculations and body force estimations show that with decreasing size the constraints linked with surface tension increase overproportionally. While in larger sized larvae like trout we could demonstrate inflation by swallowing air, in species with small larvae this was not the case. Below a certain size, even in physostomians, the ductus pneumaticus is no alternative to the blood pathway for swimbladder inflation.

Keywords: swimbladder, haemoglobin, surface tension, fish larvae, translucency syndrome, white-bait stage, critical life stages

Zusammenfassung: Bei Untersuchungen der Larvalentwicklung von (hauptsächlich physostomen) Fischen fiel auf, dass es zahlreiche Arten mit hämoglobinlosen Larven- und Jugendstadien gibt, was oft mit stark durchscheinendem Aussehen verbunden ist. Bei Vertretern der Familien Galaxiidae, Osmeridae und Clupeidae konnte durch Beobachtung von aufgezogenen oder frisch gefangenen Larven gezeigt werden, dass dieser Umstand mit einer erheblichen Verspätung der Gasbefüllung der Schwimmblase

einhergeht. Durch Beobachtung in einer hermetischen Kammer unter einem Präparier-Binokular, konnte bei Herabsetzung des Druckes durch die entsprechende Ausdehnung der Schwimmblase die Gas-Natur des Schwimmblaseninhaltes und der Zeitpunkt seines Erscheinens ermittelt werden. Die Verspätung der Gasbefüllung der Schwimmblase dürfte an der Unfähigkeit liegen, in Ermangelung von Hämoglobin über das Blut Sauerstoff zum Auftriebsorgan zu führen. Berechnungen der Kapillarkräfte und Abschätzungen der Körperkräfte zeigten, dass durch Oberflächenspannung bedingte Kräfte mit abnehmender Größe überproportional ansteigen, und sich der Überleitung von Luft über den Ductus pneumaticus widersetzen. Dies ist bei größeren Fischlarven, wie wir bei Salmoniden nachweisen konnten, nicht der Fall. Selbst bei Physostomiern ist der Ductus pneumaticus, wenn es sich um kleine Larven handelt, keine Alternative zur Blutbahn für die Gasbefüllung der Schwimmblase.

Schlüsselwörter: Schwimmblase, Hämoglobin, Oberflächenspannung, Fischlarven, Durchsichtigkeitsyndrom, durchscheinende Jungfische, kritische Lebensstadien

Resumen: En estudios sobre el desarrollo larvario de peces (especialmente fisóstomos) pudimos observar que hay numerosas especies con larvas y juveniles carentes de hemoglobina, lo que va acompañado de un aspecto altamente translucente. En representantes de las familias Galaxiidae, Osmeridae y Clupeidae, tanto criados como recién capturados, se pudo constatar que esto coincide con un apreciable atraso en el acto de inflar su vejiga natatoria. La presencia de gas en la vejiga natatoria, como su punto de aparición durante el desarrollo, pudieron ser demostrados en una cámara hermética, observando por un microscopio de disección la dilatación al hacer bajar la presión. Sostenemos que la razón del atraso es, que a falta de hemoglobina son incapaces de transportar oxígeno por vía sanguínea hacia su órgano hidrostático. Cálculos de capilaridad como estimaciones de la fuerza corporal demuestran que con una disminución del tamaño las fuerzas de tensión superficial aumentan sobreproporcionalmente. Larvas pequeñas, y la gran mayoría lo son, no pueden vencer la tensión superficial para llenar la vejiga natatoria tragando aire, como lo hacen las relativamente grandes larvas de Salmonidae. En larvas pequeñas, frente al llenamiento por vía sanguínea, incluso tratándose de fisóstomos, el ductus pneumaticus no es alternativa para inflar la vejiga natatoria.

Palabras claves: Vejiga natatoria, hemoglobina, tensión superficial, larvas de peces, síndrome de translucencia, puyes cristalinos, etapa crítica de desarrollo

1. Introduction

1.1. Observations leading to this study

The finding that some Galaxiid juveniles have no red blood up to a length of 6 cm (Busse 1993) was the initial spark, which lastly led us to do this study. Observing diverse developmental stages of some representatives of the family Galaxiidae a striking phenomenon became evident: The almost transparent and scarcely pigmented *Galaxias maculatus* larvae which lack red blood are widely retarded in their ability to achieve neutral buoyancy, while the red-blooded *Brachygalaxias gothei* larvae soon after hatching are able to inflate their swimbladder and become buoyant. We observed

larvae available of some other groups such as Osmeridae and Clupeidae, which also have transparent larval or juvenile stages, realizing a similar delay of buoyancy swimming. All seem to have constraints in their ability for their initial filling of the swimbladder with gas. We suspected a close relationship between haemoglobin and swimbladder inflation, even though they are physostomian fishes, which commonly are thought to inflate it by gulping air and conducting it via their ductus pneumaticus.

1.2. A gap in knowledge and possible reasons

Physiological mechanisms of the swimbladder inflation and regulation of adult or at