

Untersuchungen am Blindfisch *Anoptichthys jordani* Hubbs und Innes (Characidae)

IV. Bemerkungen zur Ökologie und Tiergeographie¹⁾

Von

K. H. LULING, Bonn

Der blinde *Anoptichthys jordani* ist ein Salmmler (Characide) aus zentralmexikanischen Höhlenteichen, der über viele Generationen im Hellen nachgezogen wurde.

Von amerikanischen Ichthyologen wird er direkt von dem sehenden Freiwassersalmmler *Asiyanax fasciatus mexicanus* (Filippi) abgeleitet; es ist aber meiner Meinung nach sehr fraglich, ob wirklich hinreichend Gründe bestehen, ihn in eine eigene, für ihn geschaffene Gattung zu stellen.

Nur solche Tiere gehen zum Höhlenleben über, „die dafür gleichsam oberirdisch präadaptiert waren“, sagt Kosswig (1935). Für ein Höhlenleben dürften die kältestenothermen Arten geeignet sein. Wird das Klima über einen großen Zeitraum hinweg allmählich wärmer (z. B. in unseren Breiten von der Eiszeit bis zur Litorinazeit), so werden kältestenotherme Arten zu Grunde gehen, oder sie müssen in Gebiete mit kälteren Klimaten abwandern, oder aber sie haben, örtlich begrenzt, die Möglichkeit in subterrane Gewässer oder Höhlen hinabzusteigen (Thienemann, 1908) und hier als Glacialrelikte zu überdauern.

Neuerdings wissen wir aber auch, daß einzelne ursprünglich eurytherme Arten zum Höhlenleben übergegangen sind, denn die niedrigen Temperaturen einer Höhle hindern sie nicht am Eindringen in diesen subterranean Lebensraum. Nach einer Überproduktion von Nachkommen hat die betreffende Tierart die Tendenz, sich weiter auszudehnen; und auch manche ursprünglich eurytherme Tiere besiedeln dann weitverzweigte Höhlen. In solchen sehr speziellen Biotopen geht eine weitere Differenzierung der Arten, besonders auch eine stoffwechselphysiologische Anpassung (z. B. bessere Ausnutzung der reduzierten Nahrung) relativ schnell vor sich.

„Ehe man generell behauptet, daß die Höhlentiere sämtlich stenotherm seien, sollten zunächst die kritischen Temperaturen für jede Art experimentell festgelegt werden. Selbst ein so typischer Höhlenbewohner, wie z. B. der Grottenolm, erweist sich nämlich als recht eurytherm“ (Kosswig, 1937).

¹⁾ Herrn Prof. Dr. Adolf v. Jordans zum 70. Geburtstag.

Im Rahmen meiner Untersuchungen an Fischaugen habe ich bei der Aquarienhaltung des *Anoptichthys jordani* einige Beobachtungen gemacht, die zeigen, daß *Anoptichthys* und sein Verwandtschaftskreis recht eurytherme Fische sind.

Zunächst ist daran zu erinnern (L ü l i n g, 1953), daß *A. jordani* in meinen Laichbecken bei der für subterrane Fische auffallend hohen Temperatur von 29° C mit Erfolg laichte.

Dies „zeigt an, daß er auch bei hohen Temperaturen noch unter optimalen Lebensbedingungen steht“ (L ü l i n g, 1953), denn das Laichen setzt normalerweise eine nicht unter der Norm liegende körperliche Konstitution und ein Wohlbefinden voraus.

Aus der Veröffentlichung von B r e d e r (1942) über die ökologischen Verhältnisse der zentralmexikanischen Höhle „Cueva Chica“, einem Heimatgewässer des Blindfisches, geht hervor, daß diese Höhle verhältnismäßig hohe Temperaturen aufweist; d.h. *A. jordani* ist primär hohe Temperaturen gewöhnt.

Wenn man das weiß, so erstaunt das erfolgreiche Ablachen bei 29° C nicht mehr. Ich will hier noch hinzufügen, daß meine *A. jordani* mehrere Male auch erfolgreich bei 27 und 28° C laichten¹⁾.

Nun teilt M e d e r (1952) mit, daß er seine Fische bei einer Temperatur von nur 18—20° C zum Laichen ansetzte. Er hat sich dabei gewiß von der im allgemeinen richtigen Auffassung leiten lassen, daß Fische aus unterirdischen Gewässern auch beim Laichen verhältnismäßig niedrige Temperaturen gewohnt sein werden. M e d e r konnte, ebenso wie ich, anfänglich nicht wissen, daß diese zentralmexikanische Heimathöhle so relativ hohe Temperaturen hat. Da aber M e d e r bei diesen niedrigen Laichtemperaturen Nachzuchten erhielt, muß *A. jordani* tatsächlich ein eurythermer Fisch sein.

Auch fällt auf, daß *A. jordani* — Nachkommen aus Höhlenteich II der „Cueva Chica“ — im Aquarium bei den relativ niedrigen Temperaturen von 16—18° C keine — für ein einfaches Beobachten deutlich werdende — Minderung der Aktivität des Benehmens zeigt.

¹⁾ Kurz vor Drucklegung dieser Abhandlung laichte am 1. IX. 61 vormittags wiederum ein *Anoptichthys jordani*-Pärchen bei mir bei einer Wassertemperatur von 27,5° C ab und zwar in sehr produktiver Weise. Ich beobachtete dieses Mal — und möchte das hier ergänzend zu meinen früheren Ausführungen (L ü l i n g 1954 a) mitteilen — daß gelegentlich die Eier ausgestoßen wurden, auch wenn das Weibchen nicht bis zum Wasserspiegel hochstieß; doch mußte auch dann das Männchen in dieser Hochsteigephase voll mitkommen. Die Regel war allerdings auch dieses Mal das Ausstoßen der dann umgekehrt trichterförmig absinkenden Eier am Wasserspiegel. Gegen Ende des Ablachens, als eine gewisse Ermüdungsphase erkennbar wurde, trat das unvollständige Hochsteigen von Männchen und Weibchen (mit Eierabgabe) etwas häufiger auf. Im übrigen war aber der Ablachmodus genau so wie in meiner Abhandlung 1954 geschildert.

Unabhängig von solchen Allgemeinfeststellungen habe ich die Schwimmaktivität des *A. jordani* beobachtet, indem ich in einem langen, schmalen Becken die Schnelligkeit des Schwimmens und die Bewegungsaktivität über eine bestimmte Wegstrecke (64 cm) hinweg bei verschiedenen Wassertemperaturen mit der Stoppuhr prüfte.

Es handelte sich jedesmal um drei gleich große (um 4,5 cm lange) Tiere von gleich kräftiger Konstitution, die jedesmal hungrig und neu in eine ganz schmale, 65 cm lange Kuvette kamen, die den Fischen — ohne sie aber zu beengen — im wesentlichen eine Schwimmstrecke in der Längsrichtung des Beckens bot. Diese Kuvette benutze ich sonst als Behälter zum Photographieren von lebenden kleinen Fischen. Ich verwendete abgestandenes, nicht bewegtes, aber für die betreffenden Temperaturen gut mit Sauerstoff beladenes Wasser.

Die Tiere kamen vor Beobachtungsbeginn in kleine Vollglasbecken, die mit Wasser aus ihren gewöhnlichen Aufenthaltsbecken versehen wurden. Diese Becken wurden dann in das Versuchsbecken 15 bis 20 Minuten lang zur Anpassung an die betreffende Temperatur eingehängt. Es kamen bei jeder Temperaturstufe die 3 Fische nacheinander ins Experiment und es wurde bei jeder Temperaturstufe bei jedem Fisch die Schwimmzeit auf der 64 cm-Strecke 30mal abgestoppt, so daß jede Temperaturstufe 90 Beobachtungen enthielt. Aus den gesamten Beobachtungen der betreffenden Temperaturstufe wurde der Mittelwert errechnet. Schwimmabläufe, bei denen der Fisch nicht geradlinig die Schwimmstrecke durcheilte oder diese durch Wendungen unterbrach, wurden nicht gewertet.

Den Beobachtungen kommt entgegen, daß dieser blinde, ganz auf Turbulenzen, Stauungen, Kontaktreize und chemische Aussonderungen eingestellte Höhlenfisch sehr gern an oder dicht an planen Wänden entlangstreicht.

Wassertemp. in C	Schwimmzeit (über eine Strecke von 64 cm in Sek.)	Bemerkungen
28°	7,0	
26°	7,1	
24°	7,0	
22°	7,1	
20°	7,0	
18°	7,1	
16°	7,6	
14°	11,0	
12°	11,3	Bewegungen etwas weniger zuzüglich; vor allem etwas stärkeres Absinken nach jedem Schwimmstoß

Zur Ergänzung der Tabelle sei hier noch erwähnt, daß die Extreme der momentanen Schwimmaktivität bei 22° C Wassertemperatur zwischen 6,2 sek. (1mal) und 8,1 sek. (1mal) lagen, während diese bei 12° C Wassertemperatur zwischen 8,7 sek. (1mal) und 13,8 sek. (1mal) lagen. Bei 22° C Wassertemperatur wurde die Schwimmstrecke bei einer Beobachtungsreihe wie folgt durchschwommen: 6,3 sek. 4mal; 6,5 sek. 1mal; 6,6 sek. 1mal; 6,8 sek. 5mal; 6,9 sek. 3mal; 7,2 sek. 2mal; 7,3 sek. 2mal; 7,4 sek. 1mal; 7,5 sek. 3mal; 7,6 sek. 3mal; 7,8 sek. 1mal und 7,9 sek. 2mal. Bei 12° C Wassertemperatur wurde dagegen diese Schwimmstrecke wie folgt durchschwommen: 9,2 sek. 1mal; 9,8 sek. 1mal; 10,0 sek. 2mal; 10,2 sek. 2mal; 10,3 sek. 1mal; 11,1 sek. 1mal; 11,2 sek. 1mal; 11,3 sek. 1mal; 11,8 sek. 1mal; 11,9 sek. 2mal; 12,0 sek. 2mal; 12,1 sek. 1mal; 12,2 sek. 3mal und 12,6; 12,7; 13,3 sek. je 1mal.

Die Tabelle sagt aus, daß *A. jordani* bei den reduzierten Temperaturen von 16—18° C kaum eine Minderung der momentanen Schwimmaktivität zeigt, selbst wenn er kurzfristig innerhalb $\frac{1}{4}$ Stunde von Temperaturen

über 20° C diesen reduzierten Temperaturen ausgesetzt wird. Erst bei den relativ niedrigen Temperaturen von 12—14° C tritt eine deutliche Minderung der momentanen Schwimmaktivität auf (die Atembewegungen, am Operculum sichtbar, verlangsamten sich deutlich erst bei Temperaturen unter 15° C).

Wenn darüber hinaus die Temperatur des Aufenthaltswassers von *A. jordani* innerhalb einer kurzen Zeitspanne schnell und plötzlich (z. B. von 26° C innerhalb 20 Minuten auf 8—10° C) herabgedrückt wird, werden die Tiere, sobald die Temperatur unter 11° C absinkt, innerhalb weniger Minuten taumelig; einige Minuten später schwimmen sie auf dem Rücken und dann tritt — unter einem flüchtigen Kältechock — bei einer Starre des Körpers und der Flossen meist der Tod in wenigen Minuten ein. Werden die Tiere ganz langsam über Tage hinweg an diese so niedrigen Temperaturen „gewöhnt“, tritt nicht so abrupt der Tod ein, aber die Tiere werden schwer geschädigt und sterben auch bald. B r e d e r und G r e s s e r (1941) fanden sogar, daß die blinden Characinen bei der Haltung in einem Freilandteich etwas weniger hart waren als mit Augen versehene Formen.

Bei den Cyprinodonten gibt es, wie mir Herr Prof. Kosswig brieflich mitteilt, eine Reihe Beispiele, daß in warmen Quellen lebende Arten auch noch bei unerwartet niedrigen Temperaturen im Aquarium oder im Freilandbecken aushalten. Noch eindeutiger zeigt das große Verbreitungsgebiet des Stammvaters *Astyanax fasciatus mexicanus* von Brasilien bis Neu-Mexiko (E i g e n m a n n, 1921—1929) die Eurythermie dieser *Astyanax*-Species und damit indirekt die des *Anoptichthys* an.

B r e d e r (1942) sagt nun: "Cueva Chica is able to support a population of temperature limited characins by virtue of nearby thermal waters which prevent the subterrean waters from falling below a relatively high value." Aus dieser Bemerkung muß man schließen: Weil die „Cueva Chica“ hochtemperiertes Wasser hat, konnten die Stammväter des *A. jordani* als Warmwasserfische hier eine Höhlenpopulation bilden. Meine Beobachtungen über das relative Wohlbefinden des *A. jordani* auch bei verhältnismäßig niedrigen Temperaturen Hand in Hand mit der Berücksichtigung des erfolgreichen Ablachens der M e d e r s c h e n Tiere bei verhältnismäßig niedrigen Laichtemperaturen und der Tatbestand des (innerhalb der Verwandtschaftsgruppe) so sehr großen Verbreitungsgebietes des Stammvaters würden aber B r e d e r s Standpunkt folgendermaßen erweitern: Die Stammväter des *A. jordani* konnten natürlich als eurytherme Fische auch in einer hochtemperierten Höhle eine Höhlenpopulation bilden. Sie hätten es aber auch gekonnt, wenn die „Cueva Chica“ verhältnismäßig kühles Wasser gehabt hätte.

Mir ist nicht bekannt, ob es in Zentralmexiko auch kühlere Höhlen gibt. Sollte in ihnen aber kein *A. jordani* vorkommen, so ist das allein noch kein Beweis gegen dessen Eurythermie.

Die oben wiedergegebenen Experimente sollen aber nur als Hinweis dienen. Wichtiger als die Fähigkeit der momentanen Aufrechterhaltung der normalen Schwimmaktivität bei den relativ niedrigen Temperaturen von 16—18° C und deren Minderung erst bei 12—14° C ist sicherlich eine allgemeine stoffwechselphysiologische Anpassung an recht breite Temperaturschwankungen.

Astyanax fasciatus mexicanus lebt mit seiner riesigen Verbreitung von Brasilien bis Neu-Mexiko (USA) in den verschiedensten Temperaturbereichen. An seiner nördlichen Verbreitungsgrenze (und die „Cueva Chica“ liegt ihr ja immerhin nahe) wachsen die jahreszeitlichen Temperaturschwankungen in dem subtropischen Kontinentalklima des mexikanischen Nordens zu namhaften Beträgen.

So beträgt nach Hermann B. Hagen (1933) die Differenz zwischen den Mitteltemperaturen des wärmsten und des kältesten Monats in der zentralmexikanischen Provinz San Luis Potosi (geogr. Breite 22° 9') — in der die von *Anoptichthys* bewohnten Höhlen liegen — bereits 8,6° C (gemessen in den Jahren 1921—1925); in Durango (geogr. Breite 24° 1') schon 11,2° C und in Chihuahua (geogr. Breite 28° 38') sogar 17,0° C! In Tucabaya, einem Vorort der Hauptstadt Mexico City (also noch südlich der *Anoptichthys*-Höhlen und des Rio Tampoan) sind „die Tage wärmer und die Nächte kühler als im norddeutschen Hochsommer, wie überhaupt ein erfrischender Temperaturgegensatz zwischen Tag und Nacht sehr allgemein zu den Eigentümlichkeiten des mexikanischen Klimas gehört“ (Hermann B. Hagen, 1933).

Möglich ist aber auch eine ganz andere Deutung: *Anoptichthys jordani* und seine Verwandten halten, wie sich in meinen Versuchen und im Aquarium zeigte, niedrige Temperaturen aus, aber ihr Optimum liegt doch wohl mehr bei höheren Temperaturen. Darauf könnte die leichte Anfälligkeit für *Ichthyophthirius* bei niedrigen Temperaturen hindeuten. Es bestünde dann die Möglichkeit, daß bei starker Vermehrung des Fisches seine Neigung, oberirdischen Temperaturschwankungen auszuweichen, zur Besiedlung solcher hochtemperierter Höhlen führte²⁾.

Ein solches Verhalten würde dann mit dem eiszeitlichen Reliktcharakter kühler Höhlen zu interessanten Vergleichen herausfordern. Das setzt natürlich ökologisch-geologische Konstellationen voraus, die meist als Voraussetzung nicht realisiert sein werden.

Ferner: die Höhlencharacinen — primär von neogaeischen, aber stark eurythermen Stammvätern abzuleiten (und daher vorzeiten in der Lage gewesen, sich den neuen Lebensraum einer hochtemperierten Höhle zu erobern) — sind nun als subterrän lebende Blindfische phylogenetisch immerhin so alt³⁾, daß sie als Anpassung ans Höhlenleben die starke Eury-

²⁾ Breder und Gresser (1941) haben gefunden, daß die Reaktion auf Temperatur ausgeprägter als diejenige auf Licht ist. Normale Flußfische traten schon bei einer Temperaturdifferenz von 1,5 Grad F in eine künstlich nachgemachte „Höhle“.

³⁾ Im ganzen gesehen scheint der *A. jordani* als Blindfisch noch sehr jung zu sein.

thermie (im Vergleich zu den draußen gebliebenen Formen) ein klein wenig aufgaben (Hinweis: in einem Freilandteich etwas weniger hart als ihre Stammväter [Experimente von Gresser und Breder, 1951]) und daher heutzutage in den (was die Temperaturschwankungen angeht) mehr ausgeglichenen Verhältnissen der Höhle „festgehalten“ werden. Die ganz gelegentlich einmal nach draußen gelangenden Individuen werden den oberirdisch voll wirksamen Vernichtungsfaktoren, von denen eine zu starke Temperaturschwankung nur einer ist, sehr schnell zum Opfer fallen.

Zusammenfassung

Experimentell untersucht wird die momentane Schwimmaktivität des zentral-mexikanischen Blindfisches *Anoptichthys jordani* über eine bestimmte Schwimmstrecke bei fallenden Wassertemperaturen von 28° C bis 12° C.

Die Höhlenfische zeigen bei den erniedrigten Temperaturen zwischen 16—18° C kaum eine Minderung der momentanen Schwimmaktivität. Eine solche Minderung, verbunden mit verlangsamten Atembewegungen, setzt jedoch sehr deutlich bei Temperaturen zwischen 12—14° C ein.

A. jordani wird als ursprünglich eurythermer Fisch angesehen; die Experimente zur Schwimmaktivität geben hierzu Hinweise. Die innerhalb des Verwandtschaftskreises so außerordentlich weite Verbreitung des *Astyanax faciatatus mexicanus* deutet indirekt die ursprüngliche Eurythermie dieses Blindfisches an.

Schrifttum

- Breder, Ch. M., and Gresser, E. B. (1941): Correlations between structural eye defects and behavior in the Mexican Blind Characin. — *Zoologica (Sci. contr. New Zool. Soc.)*, Vol. XXVI, Part. 2, pp. 123—132.
- Breder, Ch. M., Jr. (1942): Descriptive ecology of La Cueva Chica, with especial reference to the blind fish, *Anoptichthys*. — *Zoologica (Sci. contr. New York Zool. Soc.)*, Vol. XXVII, No. 3, pp. 7—15.
- Eigenmann, C. (1921—1925): The American Characidae. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., Vol. XLIII, Part. 3, Cambridge USA.
- Kosswig, C. (1935): Die Evolution von „Anpassungs“-Merkmalen bei Höhlentieren in genetischer Betrachtung. — *Zool. Anz.*, Bd. 112, pp. 148—155.
- (1937): Betrachtungen und Experimente über die Entstehung von Höhlentiermerkmalen. — *Der Züchter*, pp. 91—101.
- Lüling, K.H. (1953 a): Über das Sehen jugendlicher *Anoptichthys jordani* (Hubbs und Innes). — *Die Aqu.- und Terr.-Zeitschr. (DATZ)*, Jahrg. 6, Nr. 3, pp. 62—65.
- (1953 b): Die Heimat und die Entdeckung unseres Blindfisches *Anoptichthys jordani*. — *Die Aqu.- und Terr.-Zeitschr. (DATZ)* Jahrg. 6, Nr. 12, pp. 314—317.
- (1953 c): Über die fortschreitende Augenreduktion des *Anoptichthys jordani*, Hubbs und Innes (Characidae). — *Vorl. Mitt., Zool. Anz.*, Bd. 151, H. 11/12, pp. 289—299.
- (1954 a): Untersuchungen am Blindfisch *Anoptichthys jordani*, Hubbs und Innes (Characidae). — I. Einige Beobachtungen über das Verhalten des Blindfisches *Anoptichthys jordani* beim Laichen. — *Naturwiss. Rundschau*, H. 5, pp. 197—203.

- (1954 b): Untersuchungen am Blindfisch *Anoptichthys jordani* Hubbs und Innes (Characidae). — II. Beobachtungen und Experimente an *Anoptichthys jordani* zur Prüfung der Einstellung zum Futter, zum Licht und zur Wasserturbulenz. — Zool. Jahrb. (Abtl. Allgem. Zool. u. Physiol.), Bd. 65, H. 1, pp. 10—42.
 - (1954 c): Über die Lebensweise des „Point-Loma-Blindfisches“ (*Typhlogobius californiensis*) und seiner Verwandten. — Forsch. u. Fortsch., Bd. 28, H. 9.
 - (1955 a): Untersuchungen am Blindfisch *Anoptichthys jordani* Hubbs und Innes (Characidae). — III. Vergleichend anatomisch-histologische Studien an den Augen des *Anoptichthys jordani*. — Zool. Jahrb. (Abtl. Anatomie u. Ontogenie), Bd. 74, H. 3, pp. 402—477.
 - (1955 b): Zur Augenreduktion des aus mexikanischen Höhlen stammenden Salmiers *Anoptichthys jordani* (Hubbs u. Innes). — Photographie u. Forsch., Bd. 6, H. 5.
 - (1955 c): On the subject of Eye Reduction found in the Blind Fish *Anoptichthys jordani* (Hubbs and Innes) from the Mexican caves. — Photogr. u. Forsch., Vol. 6, No. 5, pp. 138—143.
 - Meder, E. (1952): Über den blinden Höhlenfisch *Anoptichthys jordani* Hubbs und Innes. — Die Aqu.- und Terr.-Zeitschr. (DATZ), Jahrg. 5, H. 7, pp. 171—174.
 - Thienemann, A. (1908): Das Vorkommen echter Höhlen- und Grundwassertiere in oberirdischen Gewässern. — Arch. Hydrobiol., Bd. 4, H. 1, pp. 17—36.
- Anschr. d. Verf.: Dr. K. H. Lüling, Zool. Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn, Ichthyologische Abteilung.