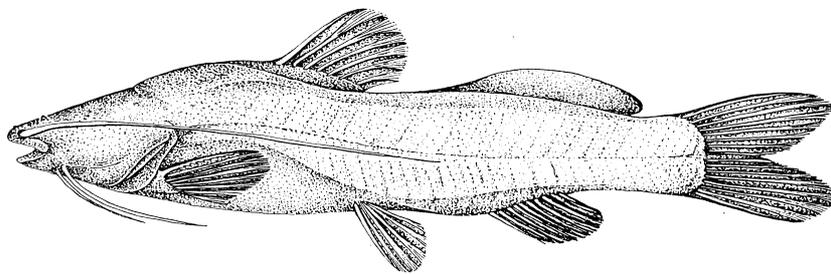


**Taxonomie und Artstatus  
höhlenbewohnender und oberirdischer  
Welse der Gattung *Rhamdia* (Pimelodidae,  
Teleostei) in Mexiko**



Dissertation

Zur Erlangung des Doktorgrades

Fachbereich Biologie

Universität Hamburg

vorgelegt von

**Axel Weber**

aus Osnabrück

Hamburg, 2003

Genehmigt vom  
Fachbereich Biologie der  
Universität Hamburg  
auf Antrag von Herr Professor Dr. H. WILKENS  
Weitere Gutachter der Dissertation:  
Herr Professor Dr. J. PARZEFALL

Tag der Disputation: 18. Juli 2003

Hamburg, den 04. Juli 2003



Professor Dr. A. Frühwald  
Dekan

**Meinen Eltern**

## **Kurioses zu Beginn...**

Er fand die Fernbedienung hinter den Sofakissen und zappte durch die Programme. Er wollte keine Soaps sehen, weil es in Soaps nur Probleme gab, und er fürchtete, die Probleme in den Soaps würden seine Mutter an ihre eigenen Probleme erinnern. Also sahen sie sich eine Tier-  
sendung über so eine Art Fisch an, der am Grund einer Höhle lebte und nichts sehen konnte, einen Fisch, von dem man nicht wußte, was er eigentlich sollte; er glaubte nicht, daß der seine Mutter an irgend etwas erinnern würde.

Nick Hornby, „About A Boy“

Der Zauberer Dradeel erzählt seine Geschichte: „Der Morgen kam und ich erreichte dieses alte Dorf. Diese Hütte war in der sandigen Erde versunken und ich kroch hinein, um mich zu verstecken. Mit meinem letzten Zauberspruch verbarrikadierte ich den Eingang. Nach kurzem, unruhigen Schlaf schaffte ich es, die Stelle zu finden, wo die Hütte in diese Höhle gebrochen war. So habe ich überlebt, mit Hilfe des Wassers dieses Bachs und indem ich mich von den sonderbaren blinden Fischen, die in den ruhigen Teichen dort unten leben, ernährt habe.“

Computer-Rollenspiel „Baldur’s Gate – Die Legenden der Schwertküste“

# Inhaltsverzeichnis

<b>1.</b>	<b>Einleitung</b>	<b>1</b>
1.1.	Fragestellung	1
1.2.	Die Ichthyofauna Mittelamerikas	2
1.3.	Die Familie Pimelodidae	4
1.4.	Die Gattung <i>Rhamdia</i> und ihre Vertreter in Mexiko	5
1.4.1.	Die Gattung <i>Rhamdia</i>	5
1.4.2.	Vertreter der Gattung <i>Rhamdia</i> in Mexiko	6
1.5.	Lebensraum Höhle und die Theorie der neutralen Mutationen	9
1.6.	Troglomorphe Merkmale cavernicoler <i>Rhamdia</i> -Arten	12
1.7.	Artkonzepte	13
<b>2.</b>	<b>Taxonomie mexikanischer <i>Rhamdia</i> auf Grundlage morphologischer Daten</b>	<b>17</b>
2.1.	Einleitung	17
2.2.	Material und Methoden	18
2.2.1.	Material	19
2.2.2.	Methoden	20
2.3.	Ergebnisse	24
2.3.1.	Meristische Daten	25
2.3.2.	Kopfdaten	27
2.3.3.	Rumpfdaten	29
2.3.4.	Flossendaten	32
2.3.5.	Barteldaten	35

2.3.6.	Augendurchmesser	37
2.4.	Diskussion	39
2.4.1.	Datengruppen der morphometrischen und meristischen Untersuchungen	39
2.4.2.	Kurzbeschreibungen	46
2.4.3.	Bestimmungsschlüssel für die mexikanische <i>Rhamdia</i> -Arten	67
<b>3.</b>	<b>Molekulargenetische Untersuchungen</b>	<b>70</b>
3.1.	Einleitung	70
3.2.	Material und Methoden	71
3.2.1.	Material	71
3.2.2.	Methoden	72
3.3.	Ergebnisse	74
3.3.1.	Sequenzanalyse	74
3.3.2.	Phylogenetische Rekonstruktion	77
3.3.2.	Phylogenetisches Alter	81
3.4.	Diskussion	81
<b>4.</b>	<b>Gesamtdiskussion</b>	<b>83</b>
4.1.	Phylogenetisches Alter	83
4.2.	Artkonzept	85
<b>5.</b>	<b>Zusammenfassung</b>	<b>92</b>
<b>6.</b>	<b>Literaturverzeichnis</b>	<b>94</b>
<b>7.</b>	<b>Anhang</b>	<b>104</b>

**Dank**

# 1. Einleitung

## 1.1. Fragestellung

In der Vergangenheit wurden reduzierte Augen und Hautpigmente bei Höhlenfischen bereits als ausreichend angesehen, um sie als eigene Arten oder sogar als Vertreter neuer Gattungen anzusehen. So wurden z. B. drei der zahlreichen Höhlenpopulationen des Characiden *Astyanax fasciatus* (Cuvier, 1819) ursprünglich unter dem Gattungsnamen *Anoptichthys* Hubbs & Innes, 1936 als neue Arten beschrieben. Bei Laborversuchen und Freilandbeobachtungen stellte sich jedoch heraus, daß sich alle Höhlenpopulationen sowohl untereinander als auch mit der oberirdischen Form voll fertil fortpflanzen können (Wilkens, 1988). Somit scheint es sich um eine einzige Art mit oberirdischen und unterirdischen Ökotypen zu handeln. Diese Ansicht wird dadurch unterstützt, daß es sich bei einer der oben genannten Populationen, die der Cueva Chica, offensichtlich um eine natürlich entstandene Hybridform zwischen einer jetzt nicht mehr existierenden reinen Höhlenform und der normalen, oberirdischen Form handelt. Diese Erkenntnisse haben dazu geführt, daß man Höhlenfischpopulationen, die sich augenscheinlich nur in den typischen Höhlenanpassungen von einer in geographischer Nähe verbreiteten oberirdischen Art unterscheiden, entweder lediglich als Unterarten einstuft (z. B. *Rhamdia laticauda typhla* Greenfield, Greenfield & Woods, 1983), oder daß man ihnen gar keinen taxonomischen Status zuerkannte (z. B. *Astyanax fasciatus* oder *Garra barreimiae* Fowler & Steinitz, 1956 Höhlenpopulationen).

In seiner Revision der Gattung *Rhamdia* betrachtet Silfvergrip (1996) die zwei bis zu jenem Zeitpunkt beschriebenen obligat höhlenbewohnenden *Rhamdia*-Arten Mexikos als ungültig. Unter der Annahme einer möglichen Hybridisierung zwischen den Höhlen- und der Oberflächenform sowie auf Grundlage der fehlenden diagnostischen Merkmale bei Nichtbeachtung der typischen Höhlenanpassungen, sieht er in den unterirdischen Vertretern lediglich Ökotypen. Die von Silfvergrip auf Basis morphologischer Untersuchungen entwickelte Sicht wird durch eine Studie zur Biogeographie der *Rhamdia*-Arten Mittelamerikas mit Hilfe molekular-genetischer Daten gestützt (Perdices et al., 2002). Die einzige in die Analyse einbezogene Höhlenpopulation war in der Stammbaumrekonstruktion zwischen verschiedenen oberirdischen Populationen eingeordnet statt ihnen als eigenständige Einheit gegenüberzustehen.

Andere Untersuchungsergebnisse stützen jedoch den Artstatus unterirdischer *Rhamdia*-Populationen. So konnte Wilkens (1993, 2001) in Kreuzungsexperimenten zeigen, daß sich Höh-

lenarten und Oberflächenart nur noch eingeschränkt miteinander fortpflanzen lassen. Weber und Wilkens (1998) beschrieben eine neue Höhlenart auf Basis einer charakteristischen Form der Brustflossenstachel, einem Merkmal, das man nur schwer mit der Anpassung an den Lebensraum Höhle in Verbindung bringen kann.

In der vorliegenden Arbeit sollte überprüft werden, ob sich die bisher beschriebenen höhlenbewohnenden *Rhamdia*-Arten Mexikos tatsächlich nur in den Merkmalen ihrer Höhlenanpassung voneinander und von ihren oberirdischen Verwandten unterscheiden. Dafür wurde in einem ersten Schritt die Taxonomie der mexikanischen *Rhamdia*-Arten untersucht. Es stellt sich die Frage, ob die in der Fischtaxonomie üblichen morphologischen Maße aber überhaupt ausreichend sind, eine sichere Bestimmung zu ermöglichen? Molekulare Daten erweitern die zur Verfügung stehenden Vergleichsmerkmale beträchtlich. Zur Ergänzung wurde daher eine molekulargenetische Studie, basierend auf Sequenzen aus der Kontrollregion der mitochondrialen DNA, durchgeführt. Mit ihrer Hilfe sollte nachgeprüft werden, ob es sich bei den Höhlenarten um monophyletische Gruppen handelt und in welcher verwandtschaftlichen Beziehung sie zueinander stehen. Kann man anhand einer molekularen Uhr Rückschlüsse auf das phylogenetische Alter der Spezies ziehen? Anschließend wurden Schlußfolgerungen über den Artstatus der Höhlenpopulationen auf Grundlage der morphologischen und molekulargenetischen Daten gezogen.

Die oben skizzierte Kontroverse über den Artstatus von Höhlenfischen beruht zumindest teilweise auf dem unterschiedlichen Verständnis, auf welchen Grundlagen Arten zu definieren sind. Stellvertretend wurden am Beispiel der höhlenbewohnenden Vertreter der Gattung *Rhamdia* einige der bekanntesten Artkonzepte im Hinblick auf ihre Tauglichkeit und Anwendbarkeit untersucht.

## **1.2. Ichthyofauna Mittelamerikas**

Um das Vorkommen und die heutige Verbreitung der Gattung *Rhamdia* in Mittelamerika nachvollziehen zu können, wird in diesem Kapitel ein kurzer Überblick über die Ichthyofauna in dieser Region gegeben.

Obwohl große Teile des heutigen Mittelamerikas wahrscheinlich seit dem Ende des Paläozoi-kums (vor etwa 230 Millionen Jahren) oberhalb des Meeresspiegels lagen, war dieses Kernland die meiste Zeit durch eine interozeanische Verbindung zwischen Atlantik und Pazifik

vom Rest der Neotropis abgetrennt. Auch der Isthmus von Tehuantepec im heutigen Südamerika war während großer Teile des Känozoikums (Beginn vor etwa 65 Millionen Jahren) überflutet, so daß das mittelamerikanische Kernland lange Zeit auch keine Landverbindung zur Nearktis hatte (Myers, 1966). Während dieser Zeit waren die Binnengewässer des Kernlandes nur für einwandernde marine Fische und für die sogenannten sekundären Süßwasserfische zugänglich. Sekundäre Süßwasserfische haben eine gewisse Salztoleranz und können schmale Meerespassagen überwinden; zu diesen Fischen gehören z. B. die Cyprinodontidae, Poeciliidae, Cichlidae, Anablepidae und Synbranchidae (wahrscheinlich alle neotropischer Herkunft) sowie die Lepisosteidae (nearktischer Herkunft) (Miller, 1966). Einwanderer mariner Herkunft und sekundäre Süßwasserfische machen auch heute noch ca. 75 % der Fischfauna Mittelamerikas aus.

Für die wenig salztoleranten primären Süßwasserfische wurde das Kernland erst nach der Entstehung einer durchgehenden Landbrücke zwischen Nord- und Südamerika zugänglich, was wahrscheinlich nicht vor dem späten Pliozän vor ca. 3 – 3,5 Millionen Jahren der Fall gewesen sein kann (Myers, 1966; Bermingham & Martin, 1998). Trotz der Eiszeit blieb das Klima in Mittelamerika tropisch (Myers, 1966). Auf jeden Fall hatten unter den primären Süßwasserfischen besonders die südamerikanischen, also neotropischen Gattungen die Möglichkeit, nach Mittelamerika einzudringen. Dabei handelt es sich ausschließlich um Ostariophysi. Die Ostariophysi stellen die Mehrzahl aller limnischen Fischarten der Erde dar und machen auch in Südamerika den weitaus größten Teil der Fischfauna aus. Allein die Characiformes und Siluriformes als größte Gruppen repräsentieren zusammen 80 % der neotropischen Fischarten (Wootton, 1990). Diese Gruppen waren zu einer enormen adaptiven Radiation fähig (Fiedler, 1991). Trotzdem waren anscheinend nur generalisierte, weitverbreitete Gattungen in der Lage, nach Norden vorzudringen, möglicherweise haben viele Arten mit den relativ rasch strömenden Flüssen Mittelamerikas Schwierigkeiten (Myers, 1966).

Das biogeographische Mittelamerika reicht vom Nordwesten Kolumbiens bis zum Isthmus von Tehuantepec im südlichen Mexiko. Auf der atlantischen Seite ist das Becken des Rio Papaloapan die Nordgrenze, auf der pazifischen Seite ist es das Becken des Rio Tehuantepec (Miller, 1966). Nordmexiko gehört nicht mehr zum biogeographischen Mittelamerika, sondern ist Bestandteil der Nearktis. Das Hochplateau der Sierra Madre ragt keilförmig in das schon zur Neotropis gehörende Tiefland hinein.

Laut Miller (1966) gibt es unter den ca. 456 Fischarten des biogeographischen Mittelamerikas nur 104 primäre Süßwasserfischarten in 43 Gattungen und 16 Familien. Nach den Characidae mit 42 Arten sind die Pimelodidae (Siluroidei) mit 23 Arten die zweithäufigste Gruppe. Von

den 104 primären Arten sind 74, d. h. mehr als 70 %, südlich der Grenze von Costa Rica und Nicaragua verbreitet (Myers, 1966). Nördlich davon findet man nach Millers Liste (1966) nur noch Characidae, Gymnotidae und Pimelodidae. Die im Vergleich zu den sekundären Süßwasserfischen und den Fischen mariner Herkunft geringe Artenzahl wird jedoch durch große Abundanz ausgeglichen. So machen in Netzfängen die Characidae und Pimelodidae zusammen mehr als 50 % der gesamten Fischbiomasse aus. Beide Familien haben auch höhlenbewohnende Formen entwickelt. Die oben genannten Zahlen von Miller (1966) und Myers (1966) müssen allerdings mit Vorsicht betrachtet werden. Seit 1966 ist einerseits die Anzahl der Arten einiger Familien durch Synonymisierung stark reduziert worden, andererseits hat man aber auch zahlreiche neue Arten entdeckt. Eine aktuelle vergleichende Übersicht über die gesamte Ichthyofauna Mittelamerikas ist dringend nötig.

### 1.3. Die Familie Pimelodidae

Die neotropische Welsfamilie Pimelodidae (Siluroidei, Siluriformes, Teleostei), oder zu deutsch Antennenwelse, umfaßt ca. 460 Arten (Silfvergrip, 1996) in über 50 Gattungen. Das Verbreitungsgebiet erstreckt sich von Südmexiko über fast ganz Mittel- und Südamerika bis etwa 40° südlicher Breite (Sterba, 1990). Die hohe Anzahl nomineller Arten sowie der große Formenreichtum machen eine Diagnostizierung dieser Familie schwierig. Sehr wahrscheinlich ist die Familie Pimelodidae paraphyletisch (Howes, 1983).

Die Pimelodidae sind die erfolgreichsten Höhlenbesiedler unter den Welsen. Es sind mehrere troglobiontische Arten bzw. Unterarten aus Mexiko, Belize, Brasilien und Trinidad bekannt. In Brasilien beispielsweise wird die troglophile Art *Pimelodella transitoria* (Ribeiro, 1912) oft in Höhlen angetroffen. Von ihr stammt wahrscheinlich die troglobiontische Art *P. kronei* (Ribeiro, 1907) ab (Trajano, 1991). Die Art *Rhamdia quelen* (Quoy & Gaimard, 1834) ist in Südamerika weit verbreitet und hat auf der Insel Trinidad eine Höhlenpopulation mit troglomorphem Habitus hervorgebracht, die als die Unterart *R. q. urichi* (Norman, 1926) beschrieben worden ist (Mees, 1974). Allerdings scheint es, daß diese Population seit kurzem verschwunden ist (Romero et al., 2002). Alle bisher beschriebenen troglobiontischen Antennenwelse Mittelamerikas gehören ebenfalls der Gattung *Rhamdia* Bleeker, 1858 an.

## 1.4. Die Gattung *Rhamdia* und ihre Vertreter in Mexiko

### 1.4.1. Die Gattung *Rhamdia*

Unter den Pimelodidae ist die Gattung *Rhamdia* besonders weit verbreitet. Ihr Gebiet erstreckt sich von Südmexiko bis in die Gegend von Buenos Aires, Argentinien auf der atlantischen Seite und bis Peru auf der pazifischen Seite Südamerikas (Silfvergrip, 1996). Myers (1966) hält sie für die möglicherweise allgegenwärtigste, ökologisch generalisierteste Welsgattung Südamerikas. Alexander (1965) zählt sie zu den unspezialisierten Welsen. In der Vergangenheit sind mehr als hundert nominale Arten für diese Gattung beschrieben worden (Silfvergrip, 1996), allein dreizehn davon werden für Mexiko angegeben (Miller, 1984). Allerdings werden die meisten davon heute nicht mehr als gültig anerkannt. Schon Miller (1984) reduziert die Zahl der *Rhamdia*-Arten für Mexiko auf vier (seitdem sind jedoch drei neue Höhlenarten hinzugekommen), und Silfvergrip (1996) betrachtet sogar nur noch elf Arten für die ganze Neotropis als gültig, davon nur drei in Mittelamerika. Dabei spricht er allen troglobiontischen *Rhamdia*-Populationen den Artstatus ab.

Die Gattung *Rhamdia* läßt sich aufgrund folgender Kombination von Merkmalen diagnostizieren (Silfvergrip, 1996):

- drei Paar Barteln;
- Vomer unbezahnt;
- doppelte Lippenfalte;
- spezielle Form der Parapophysen des 4. Wirbels (Teil des Weberschen Apparats);
- Supraoccipitalprozeß ohne Supraneuralplatte;
- Augenrand frei;
- Fettflosse nicht mit Caudalis verbunden;
- posteriore Fontanelle geschlossen;
- Humeralstachel des Cleithrum gut entwickelt.

Keines der oben genannten Merkmale ist auf die Gattung *Rhamdia* beschränkt. Die Diagnose ergibt sich aus ihrer spezifischen Kombination. Bisher konnten noch keine Synapomorphien für die Gattung *Rhamdia* nachgewiesen werden.

*Rhamdia*-Arten sind langgestreckte, mittelgroße Welse (bis 45 cm SL) mit glatter Haut ohne Hartteile. Der Schädel ist dorsoventral abgeplattet und trägt zwei Paar unbewegliche Barteln am Kinn, die leicht schräg nach vorne unten gerichtet sind. Der Oberkiefer trägt ein Paar beweglich inserierter Maxillarbarteln von variabler Länge (je nach Art mindestens zurückreichend bis zum Ansatz der Brustflossen oder maximal bis über das Ende der Schwanzflosse hinaus). Beim normalen Schwimmen werden die Maxillarbarteln suchend nach vorne gestreckt und beim Schnellschwimmen nach hinten an den Körper angelegt. Bei einigen anderen Welsfamilien besteht eine knöcherne Verbindung zwischen Hinterhaupt und Basis der Rückenflosse, der sogenannte Supraoccipitalprozeß mit Supraneuralplatte. Bei *Rhamdia* endet der Supraoccipitalprozeß frei im Muskelgewebe. Seine Länge kann ein wichtiges diagnostisches Merkmal sein. Der anteriore Weichstrahl der Brustflossen ist durch Fusion der basalen Glieder zu einem harten Stachel modifiziert. Bei vielen Arten sind zusätzlich Reihen von kleinen Zähnchen (Serrae) entlang der hinteren und / oder der vorderen Stachelkante vorhanden. Durch Rotation um die Längsachse kann der Stachel im abgespreizten Zustand fest im Cleithrum verankert werden. Auch der anteriore Weichstrahl der Rückenflosse ist bei einigen Arten zu einem Stachel entwickelt, der allerdings keine Zähnchen trägt. Tatsächlich handelt es sich bei diesem Dorsalstachel jedoch um den zweiten Strahl der Rückenflosse, denn der erste Strahl ist zu einem Feststellmechanismus für den Dorsalstachel umgewandelt. Dieser Apparat aus drei abweisenden Stacheln dient zur Abwehr von Freßfeinden. Die *Rhamdia*-Arten sind ihrerseits vorwiegend nachtaktive Jäger von Invertebraten und kleinen Fischen, sie fressen aber auch Detritus (Alexander, 1965). Diese stark thigmotaktischen, scotophilen Welse suchen tagsüber Verstecke auf (Miller, 1984).

#### 1.4.2. Vertreter der Gattung *Rhamdia* in Mexiko

Die Pimelodidae erreichen im südlichen Mexiko die nördliche Grenze ihres Verbreitungsgebietes und sind ausschließlich durch die Gattung *Rhamdia* vertreten. Laut Miller (1984) können die mexikanischen *Rhamdia*-Arten in zwei Artengruppen eingeteilt werden:

##### 1. *Rhamdia guatemalensis*-Gruppe:

- Pectoralstacheln am hinteren und vorderen Rand mit Serrae besetzt;
- Maxillarbarteln lang, reichen bis zum Anfang der Fettflosse;
- Supraoccipitalprozeß lang.

##### 2. *Rhamdia laticauda*-Gruppe:

- Pectoralstacheln nur am hinteren Rand mit Serrae besetzt, Vorderrand glatt;

- Maxillarbarteln bei epigäischen Populationen vergleichsweise kurz, erreichen Hinterende der Dorsalisbasis nicht; bei Höhlenpopulationen deutlich länger;
- Supraoccipitalprozeß kurz.



Abb. 1: Karte von Südmexiko mit den Fundorten der bekannten *Rhamdia* Populationen. (1) epigäische *R. laticauda* Population; (2) *R. reddelli*; (3) *R. zongolicensis*; (4) *R. laluchensis*; (5) *R. macuspanensis*; (6) Ayala Population und (7) *R. laticauda typhla* (Karte von <http://www.lib.utexas.edu/maps/americas/mexico>, verändert)

Miller (1984) liefert in seiner Beschreibung der troglobiontischen Art *R. reddelli* einen Bestimmungsschlüssel für vier mexikanische *Rhamdia*-Arten. Seitdem hat sich durch die Beschreibung von drei neuen troglobiontischen Spezies die Gesamtartenzahl auf sieben erhöht (Weber et al., 2003). Die *Rhamdia guatemalensis*-Gruppe besteht nur aus der epigäischen Art *R. guatemalensis* (Günther, 1864), die allerdings in zahlreiche Unterarten aufgespalten worden ist. Einige davon leben in den sogenannten Cenotes im Norden Yucatans. Bei einer Cenote handelt es sich um ein oftmals nur kleines Oberflächengewässer, das durch den Ein-

bruch der Höhlendecke entstanden ist und meist in direkter Verbindung zum unterirdischen Wasserkörper steht. Hubbs (1936) benennt vier *R. guatemalensis*-Unterarten, die nicht nur die dem Tageslicht ausgesetzten Cenotes selbst besiedeln, sondern auch in die benachbarten Höhlenbereiche eindringen. Jedoch weisen diese Tiere keine ausgeprägten Höhlenanpassungen auf. Es wird lediglich von einer leichten Pigmentreduzierung bei zwei Unterarten berichtet. Die *R. laticauda*-Artengruppe besteht aus den epigäischen Arten *R. laticauda* (Heckel in Kner, 1858) (Abb. 2) auf der atlantischen Seite und *R. parryi* Eigenmann & Eigenmann, 1888 auf der pazifischen Seite Mexikos. Daneben gibt es mehrere troglobiontische Vertreter in dieser Artengruppe aus verschiedenen Höhlensystemen Südmexikos und des benachbarten Belizes. Nicht alle davon sind bisher beschrieben (Mosier, 1984; Weber, 1996). Sie weisen unterschiedlich stark ausgeprägte Höhlentiermerkmale wie z. B. Augenreduktion und Pigmentverlust auf (Abb. 3). In seiner Revision der Gattung *Rhamdia* lehnt Silfvergrip (1996) den Art- oder Unterartstatus für Höhlenpopulationen ausdrücklich ab. Er betrachtet sie lediglich als Ökotypen von *R. laticauda*. Auch *R. parryi* wird von ihm als jüngeres Synonym von *R. laticauda* betrachtet. Darüber hinaus ordnet er *R. guatemalensis* aufgrund morphologischer Ähnlichkeit in *R. quelen* (Quoy & Gaimard, 1834) ein. Damit hätte *R. quelen* ein Verbreitungsgebiet, das von Südmexiko bis Argentinien reicht. Eine genetische Studie (Perdices et al., 2002) kann diese Auflösung von *R. guatemalensis* jedoch nicht bestätigen. Die Autoren stellen fest, daß *R. quelen* im Sinne von Silfvergrip in genetischer Hinsicht als polyphyletisch zu betrachten ist und behalten den Namen *R. guatemalensis* für die mittelamerikanischen Vertreter bei. Sie betrachten ebenfalls die troglobiontischen Arten als ungültig und erkennen insgesamt nur zwei *Rhamdia*-Arten für ganz Mittelamerika an, *R. guatemalensis* und *R. laticauda*.



**Abb. 2:** *Rhamdia laticauda* (oberirdische Art), (Photo: H. Wilkens)



**Abb. 3:** *Rhamdia zongolicensis* (höhlenbewohnende Art), (Photo: H. Wilkens)

### **1.5. Lebensraum Höhle und die Theorie der neutralen Mutationen**

Wenn ein Tier, aktiv oder passiv, in eine Höhle gelangt, steht es einer Umwelt mit anderen Selektionsdrücken als an der Oberfläche gegenüber. Entfernt vom Eingangsbereich herrscht absolute Dunkelheit, die Temperatur ist meist konstant, in terrestrischen Höhlenbereichen ist das Klima humid und die Verdunstungsrate gering (Barr & Holsinger, 1985). Aquatische Höhlenhabitate sind gegen abrupte Wechsel von Umweltparametern wie Temperatur, Wasserchemie und Trübung abgepuffert, wenn auch nicht so gut wie die terrestrischen Habitate (Poulson, 1963).

Winde und saisonale Hochwasser sind die Grundlage für Variationen der Umweltparameter. Dabei kommt den Hochwassern eine besondere Bedeutung zu, denn durch sie wird organisches Material von der Oberfläche in die Höhle gespült. Abgesehen von einigen wenigen chemoautotrophen Bakterien hängt die gesamte Höhlengesellschaft von allochthonem Material als Nahrungsgrundlage ab (Culver, 1985; Hüppop, 2000). Eingespültes organisches Material kann sich an bestimmten Stellen sammeln, Fledermaus- oder Fettschwalmkolonien sowie Höhlengrillen liefern durch ihren Kot (Guano), ihre Nahrungsreste und toten Körper örtlich begrenzte Nährstoffkonzentrationen. Meistens sind Höhlen jedoch sehr arm an organischer Substanz. Die dort lebenden Tiere müssen daher mit Nahrungsknappheit fertig werden. Der Lebensraum Höhle stellt somit hohe Anforderungen an seine Bewohner.

Deshalb wird oft die Bedeutung von Präadaptationen für eine erfolgreiche Besiedlung betont (Barr & Holsinger, 1985). Andererseits bietet die Höhle auch ein sehr stabiles, störungsarmes Habitat. Höhlen haben jedoch im Vergleich zu anderen stabilen Lebensräumen, wie der Tiefsee oder dem Regenwald, eine geringe Artendiversität. Das liegt am vergleichsweise variablen Klima, an der kürzeren geologischen Geschichte und dem kleineren Artenpool (Poulson & White, 1969).

Hypogäische (= unterirdische) Lebewesen stammen von epigäischen (= oberirdischen) Vorfahren ab. Die cavernicolen (= höhlenbewohnenden) Spezies stehen in mannigfaltiger Art und Weise in Beziehung zu ihrem unterirdischen Lebensraum. Entsprechend gibt es zahlreiche wissenschaftliche Gruppierungsmöglichkeiten, um diese Beziehungen zu beschreiben, basierend auf morphologischen, ethologischen und ökologischen Faktoren. Am bekanntesten ist das Schiner-Racovitza-System (Humphreys, 2000). Dabei werden cavernicole Tiere entsprechend des Grades ihrer Gebundenheit an den Höhlenlebensraum gruppiert:

- Troglaxen: Der Begriff troglaxen kann zwei unterschiedliche Kategorien von Lebewesen bezeichnen. Einerseits versteht man darunter periodisch höhlenbewohnende Arten (engl. regular troglaxenes), die sich aber regelmäßig zur Nahrungsaufnahme an die Oberfläche begeben (z. B. einige Fledermäuse, Fettschwalme, Höhlengrillen). Diese Tieren können für das Ökosystem Höhle von großer Bedeutung sein, da sie regelmäßig organische Substanz in die Höhle einbringen. Andererseits bezeichnet man auch zufällig in die Höhle geratene, normalerweise epigäisch lebende Tiere als troglaxen (engl. accidental troglaxenes).
- Troglphil: Fakultativ höhlenbewohnende Arten beschreibt man als troglphil. Sie können sowohl innerhalb wie außerhalb der Höhle überleben und sich unter günstigen Bedingungen sogar in der Höhle fortpflanzen.
- Troglobiontisch: Obligat höhlenbewohnende Arten sind troglobiontisch. Sie können außerhalb der Höhle nicht mehr überleben.

Das Schiner-Racovitza-System wird im allgemeinen sowohl für terrestrische als auch aquatische Arten verwendet. Jedoch haben Gibert et al. (1994) das Präfix „Stygo-“ für aquatische Höhlentiere vorgeschlagen. Obligat cavernicole Fische können somit auch als „styglobiontisch“ bezeichnet werden. In dieser Arbeit wird jedoch weiterhin die traditionelle Bezeichnungsweise „troglobiontisch“ verwendet.

Troglobionten unterscheiden sich von ihren oberirdischen Verwandten durch den Verlust einer Reihe von komplexen Struktur- und Verhaltensmerkmalen. Besonders auffällig ist der

Verlust von Hautpigmenten und Augen (Peters, 1988). Man spricht in diesem Zusammenhang von regressiver Evolution. Parallel dazu kommt es aber auch zur Ausbildung konstruktiver Merkmale, die zu einer besseren Anpassung an den Höhlenlebensraum führen. Dazu gehören vor allem Verbesserungen der nicht optischen Sinnesorgane, des Metabolismus und der Fortpflanzung (Poulson, 1963). Zusammenfassend werden diese konvergent entwickelten konstruktiven und regressiven Merkmale auch als „Troglomorphien“ bezeichnet (Humphreys, 2000). Höhlenpopulationen in *statu nascendi* mit teilweise degenerierten Augen und Hautpigmenten sind in diesen Merkmalen auffällig variabel, in bezug auf die Augenentwicklung kann es bei ein und demselben Individuum sogar zu ausgeprägten Rechts - links - Asymmetrien kommen (Culver & Wilkens, 2000; Wilkens, 2001). Diese Variabilität deutet auf fehlenden Selektionsdruck hinsichtlich dieser Merkmale hin, denn die Selektion wirkt normalerweise stabilisierend (Culver & Wilkens, 2000). Es ist offensichtlich, daß die Augen und Hautpigmente in der lichtlosen Höhle keine biologische Bedeutung mehr besitzen. Unter solchen Bedingungen können sich deletierende Mutationen für diese Strukturen anhäufen, ohne daß das Individuum in seiner Überlebensfähigkeit beeinträchtigt wird. Mutationsdruck ist dann die treibende Kraft der regressiven Evolution, nicht der Selektionsdruck (Peters, 1988; Wilkens, 1988). Diese Theorie der neutralen Mutationen ist allerdings nicht unumstritten (Culver & Wilkens, 2000). Manche Wissenschaftler betonen, daß der Verlust von nutzlosen Strukturen in nahrungsarmen Biotopen, wie z. B. Höhlen, vorteilhaft im Sinne eines ökonomischen Energiehaushaltes ist und deshalb gerichtet selektioniert wird (z. B. Sket, 1985). Untersuchungen am Höhlencharaciden *Astyanax fasciatus* konnten jedoch keine meßbare Energieersparnis durch die Augenreduktion nachweisen (Hüppop, 1988). Es wird auch diskutiert, ob sich die Entwicklung gerichtet selektionierter, konstruktiver Merkmale durch indirekte Pleiotropie negativ auf die Augen- und Pigmententwicklung auswirkt (Barr, 1968).

Mit dem Abbau des optischen Sinnes geht auch eine Reduktion daran gebundener Verhaltensweisen einher. Zum Beispiel zeigt der troglobiontische *R. zongolicensis* in seinem Aggressionsverhalten kein gerichtetes Rammen des Gegners mehr, was im Verhaltensrepertoire des epigäischen Verwandten *R. guatemalensis* eine wichtige Rolle spielt (Bormann, 1989; Parzefall, 2000). Das phototaktische Verhalten zeigt eine Abschwächung (Wilkens, 2001).

Auch wenn man die Theorie der neutralen Mutationen für richtig hält, so kann man doch nicht alle Reduktionen auf fehlenden Selektionsdruck zurückführen. Das geringe Nahrungsangebot führt im Gegenteil zur Selektion auf eine kleine Körpergröße (Trend zur Pädormorphie bzw. Neotenie) und niedrige Wachstums-, Metabolismus- und Fortpflanzungsrate (Poulson, 1963).

Die regressive Evolution scheint zumindest in ihrer Anfangsphase sehr schnell abzulaufen (Peters, 1988). Zu diesem Schluß gelangte man durch die Beobachtung, daß manche Höhlentiere viele regressive Merkmale besitzen, denen jedoch oft nur wenige neu erworbene konstruktive Merkmale gegenüberstehen, die die Überlebensfähigkeit in der Höhle verbessern. Das Überwiegen regressiver Merkmale deutet auf ein geringes phylogenetisches Alter einer Höhlenpopulation hin, dabei steht der Grad der Regression möglicherweise in direktem Zusammenhang mit der Evolutionsdauer (Wilkens, 1982; 1988; Wilkens et al., 1989).

Ein Hinweis für eine längere Phase eigenständiger Evolution kann die eingeschränkte Fortpflanzungsfähigkeit zwischen verschiedenen troglobiontischen und epigäischen Populationen sein. So hat man bei verschiedenen höhlenbewohnenden Invertebraten komplette Isolation nachweisen können, obwohl sie sich aufgrund konvergenter Evolution morphologisch nicht unterscheiden lassen (Sbordoni et al., 2000). Eine beginnende Isolation konnte auch bei *Rhamdia* gezeigt werden. Wilkens (1993; 2001) hat Kreuzungsexperimente mit den beiden troglobiontischen Arten *R. reddelli* und *R. zongolicensis* sowie mit dem oberirdischen Verwandten *R. laticauda* durchgeführt. Die F<sub>1</sub>-Generation aller Kreuzungskombinationen bestand ausschließlich aus Weibchen. Dieses Phänomen ist als Haldanesche Regel bekannt (Wilkens, 2001). Die genetische Basis der männlichen Geschlechtsbestimmung hat sich zwischen den Populationen unterschiedlich entwickelt. Dies kann man als einen, wenn auch noch unvollständigen, postzygotischen Isolationsmechanismus bezeichnen.

### **1.6. Troglomorphe Merkmale cavernicoler *Rhamdia*-Arten**

Um den fehlenden optischen Sinn zu kompensieren und in Anpassung an den störungsarmen Lebensraum ist bei vielen Höhlenfischen eine Hypertrophierung der übrigen Sinnesorgane zu beobachten. Das betrifft vor allem die Oberfläche des Riechepithels (Poulson, 1963), Anzahl und Verteilung der Geschmacksknospen (Schemmel, 1967) und der freien Neuromasten (Poulson, 1963), die Ausbildung des Seitenlinienkanalsystems (Miller, 1984; Langecker & Longley, 1993; Weber, 1995) und des Gleichgewichtsorgans (Poulson, 1963) sowie bei vielen Ostariophysen die Bartellänge (Weber, 2000). Damit gehen bessere integrative Leistungen des Gehirns einher (Poulson, 1963; Trajano, 1994).

Die bisher untersuchten troglobiontischen *Rhamdia*-Arten weisen jedoch keine der oben beschriebenen konstruktiven Verbesserungen der Sinnesorgane auf, mit Ausnahme der längeren Barteln (Wilkens, 2001). Das Seitenliniensystem von *R. zongolicensis* unterscheidet sich nicht von dem des oberirdischen Verwandten *R. laticauda*. Populationsspezifische Unterschiede im

Aufbau des Kopfkanal-systems können allerdings als Differenzierungsmerkmale genutzt werden. Bei troglobiontischen Fischen ist oft eine Vergrößerung des Kopfes beobachtet worden, was möglicherweise in Zusammenhang mit der Hypertrophierung des Kopfseitenliniensystems steht (Langecker & Longley, 1993; Poulson, 1963). Die beim Schwimmen größeren hydrodynamischen Effekte vor dem Kopf (Hassan, 1992a/b) und die weitere räumliche Verteilung der Neuromasten könnten die Empfindlichkeit und Auflösungsfähigkeit des Seitenliniensystems steigern (Walters & Liu, 1967). Andererseits stellt die relative Kopfvergrößerung möglicherweise nur die Folge eines Trends zur Neotenie dar (Weber, 2000). Bei *R. reddelli*, *R. zongolicensis* und *R. macuspanensis* konnte eine Vergrößerung des Kopfes festgestellt werden (Miller, 1984; Wilkens, 1993; Weber & Wilkens, 1998). Die Periodizität und Knappheit der Nahrung im Höhlenlebensraum führt zu einer Selektion in Richtung erhöhter Metabolismuseffizienz (Hüppop, 2000). Viele Höhlentiere zeichnen sich z. B. durch eine große Hungerresistenz aus. Dies konnte auch bei *R. zongolicensis* nachgewiesen werden. In einem Experiment überlebten die vier eingesetzten Exemplare von *R. zongolicensis* eine Hungerperiode von sieben Monaten, während drei von vier *R. latidauda*-Exemplaren vorher starben (Wilkens, 2001). Bei gutem Nahrungsangebot legen Höhlenfische größere Fettlager an. Solche Ansammlungen von Fettgewebe konnten bei *R. macuspanensis* besonders an der Basis der Adiposa und an der Basis der Analflosse gefunden werden (Weber & Wilkens, 1998). Höhlenfische zeichnen sich häufig durch größere Eier im Vergleich mit ihren oberirdischen Verwandten aus (Hüppop, 2000). Folglich sind die schlüpfenden Larven und ihr Dottersack größer. Große Larven schwimmen besser und haben ein breiteres Beutegrößenspektrum. Bei *R. reddelli* und *R. zongolicensis* sind die Eier gegenüber ihrem epigäischen Verwandten *R. laticauda* zwar nicht vergrößert, alle haben jedoch deutlich größere Eier als die andere oberirdische Art *R. guatemalensis* (Wilkens, 2001).

## 1.7. Artkonzepte

Das Erkennen von Arten als reale Einheiten der Natur ist von essentieller Bedeutung für die Biologie als Wissenschaft. Aber was ist eigentlich eine Art, und wie können wir entscheiden, welche Populationen als eigenständige Arten betrachtet werden sollten? Zahlreiche Artkonzepte sind bisher vorgeschlagen worden und werden bis heute kontrovers diskutiert. Dabei handelt es sich nicht etwa nur um einen philosophischen Diskurs, das verwendete Artkonzept hat vielmehr weitreichende Konsequenzen im Hinblick auf vergleichende biologische Forschung, Biodiversität und Artenschutz, um nur einige Gesichtspunkte zu nennen. Einige der bekanntesten Artkonzepte werden hier kurz vorgestellt und sollen nach dem Vorbild von

Laamanen et al. (2003) anschließend in ihrer Anwendbarkeit auf das Beispiel der umstrittenen mexikanischen Höhlenwelse der Gattung *Rhamdia* untersucht werden.

Biospezieskonzept (engl. biological species concept, BSC)

Das biologische Artkonzept nach Mayr (1942, 1969) ist wohl das bekannteste aller Artkonzepte. In seiner ursprünglichen Form definiert es Arten als Gruppen von sich tatsächlich oder potentiell untereinander fortpflanzenden natürlichen Populationen, die reproduktiv von anderen solchen Gruppen isoliert sind. Das entscheidende Artkriterium ist demnach das Vorhandensein von Isolationsmechanismen, selbst bei voneinander separierten Populationen, die gar nicht zur Reproduktion zusammentreffen können. Die Anwendung des Biospezieskonzepts im konkreten Fall ist problematisch, da *a priori* Annahmen über das Vorhandensein von Isolationsmechanismen getroffen werden, die allenfalls durch indirekte Hinweise z. B. aus der Morphologie, dem Verhalten und der Geographie erschlossen werden können. Direkte Belege für die Existenz von Isolationsmechanismen lassen sich meist nur in Ausnahmefällen durch Kreuzungsexperimente feststellen.

Hennigsches Artkonzept (engl. Hennigian species concept, HSC)

Das Hennigsche Artkonzept ist eine Variante des Biospezieskonzepts, das besondere Betonung auf die zeitliche Dimension von Arten legt. Meier und Willmann (2000) definieren Arten als reproduktiv isolierte natürliche Populationen oder Gruppen von natürlichen Populationen, die durch Aufzweigung der Stammart im Zuge eines Speziationsereignisses entstehen und deren Existenzen entweder durch Aussterben oder erneute Speziation enden. Dieses Artkonzept ist im Hinblick auf eine ancestrale Oberflächenpopulation, aus der unabhängig voneinander mehrere Höhlenpopulationen hervorgegangen sind, besonders interessant.

Partnererkennungskonzept (engl. recognition species concept, RSC)

Dieses Artkonzept lehnt sich eng an das Biospezieskonzept an. Nach Paterson (1985) ist eine Art die umfassendste Population biparentaler Organismen, die ein gemeinsames Fertilisationssystem besitzen. Das Erkennen der Artgenossen wird als die Antwort des einen Partners auf spezifische Signale des anderen verstanden. Paterson betrachtet Isolationsmechanismen, die eine so zentrale Rolle im Biospezieskonzept spielen, als zufällige Nebenprodukte der Artbildung. Das Partnererkennungskonzept beruht dagegen auf dem Fertilisationssystem und dessen Komponenten wurden in Erfüllung ihres Beitrags zur Fortpflanzung per Selektion

entwickelt. Man spricht von verschiedenen Arten, wenn prägametische Isolation besteht. Postgametische Isolationsmechanismen stellen dagegen ein Problem für das Partnerererkennungskonzept dar. Während man nach dem Biospezieskonzept in diesem Fall von verschiedenen Arten sprechen würde, erkennt das Partnerererkennungskonzept nur eine einzige Art an, da sich die daran beteiligten Individuen gegenseitig als Sexualpartner erkannt haben.

Evolutionäres Artkonzept (engl. evolutionary species concept, ESC)

Zunächst vorgeschlagen von Simpson (1961), wurde das evolutionäre Artkonzept von Wiley (1978) weiterentwickelt. Demnach ist eine Art eine einzelne Stammlinie voneinander abstammender Populationen, die gegenüber anderen solchen Stammlinien ihre Identität bewahrt und ihre eigenen evolutionären Tendenzen zeigt sowie ein eigenes historisches Schicksal aufweist. Von den vorhergehenden Artkonzepten unterscheidet sich das evolutionäre Artkonzept darin, daß ein geringes Ausmaß von Genfluß zwischen verschiedenen Arten zulässig ist, solange dadurch die eigenständigen evolutionären Tendenzen nicht nachhaltig beeinflusst werden. In bezug auf Höhlenfische ist dieses Artkonzept besonders interessant, da es die Weiterexistenz der ancestralen Oberflächenart nach der Abspaltung einer Höhlenart erlaubt. In diesem Fall wird die Höhlenart als peripheres Isolat betrachtet, das nur einen unbedeutenden Anteil des Genpools mit sich nimmt und keinen Einfluß auf die ökologische Nische der Oberflächenart nimmt. Von vielen Wissenschaftlern wird das evolutionäre Artkonzept allerdings abgelehnt, da es keine definitive Aussage über die Artgrenzen erlaubt und somit als subjektiv zu betrachten ist (Willmann, 1991).

Phylogenetisches Artkonzept (engl. phylogenetic species concept, PSC)

Unter dem phylogenetischen Artkonzept versteht man in Wirklichkeit eine Sammlung von sich in einigen Gesichtspunkten unterscheidenden Artkonzepten. Allen gemeinsam ist, daß die Artunterscheidung auf diagnostischen Merkmalen beruht, anhand derer die kleinste unteilbare Gruppe von Individuen als Art bezeichnet wird. So ist nach Cracraft (1989) eine phylogenetische Art ein nicht weiter reduzierbarer Cluster von Organismen, der diagnostische Unterschiede zu anderen solchen Clustern aufweist und ein Abstammungsmuster mit Vorfahren und Nachkommen zeigt. Folglich müssen Arten so verstanden werden, daß Eigenschaften vorhanden sind, die ihr Bestehen über Generationen sicherstellen und die die Rekonstruktion von Artgenealogien erlauben.

Nach Wheeler und Platnik (2000) können phylogenetische Arten definiert werden als die kleinste Aggregation sexueller Populationen oder asexueller Stammlinien, die durch einzigartige Kombinationen von Merkmalszuständen diagnostizierbar sind. Das phylogenetische Artkonzept nach Mishler und Theriot (2000) verlangt dagegen eine genaue phylogenetische Analyse und das Vorhandensein von Autapomorphien zur Artunterscheidung.

Der Vorteil des phylogenetischen Artkonzepts liegt darin, daß es keine schwer direkt zu ermittelnde Phänomene wie z. B. Isolationsmechanismen oder Partnererkennung mit einbezieht. Einzig und allein diagnostische Merkmale reichen als Artunterscheidungskriterium aus. Genau darin liegen aber auch die Einwände gegen dieses Artkonzept begründet, da es von der Auswahl der untersuchten Merkmale abhängt. Verschiedene Wissenschaftler können darin unterschiedlicher Meinung sein, so daß auch beim phylogenetischen Artkonzept ein subjektiver Einfluß gegeben ist.

Kohäsionsartkonzept (engl. cohesion species concept, CSP)

Das Kohäsionsartkonzept definiert Arten als evolutionäre Stammlinien, deren artdefinierende Grenzen auf die Kräfte zurückzuführen sind, die reproduktive Gemeinschaften begründen, d. h. sogenannte Kohäsionsmechanismen. Das können z. B. Isolationsmechanismen oder Sexualpartnererkennung sein. Das Kohäsionsartkonzept integriert Prozesse, wie die Kohäsionsmechanismen, die im Biospezieskonzept und im Partnererkennungskonzept eine so große Rolle spielen, mit den Mustern, die sie erzeugen, d. h. den evolutionären Aufspaltungen, die Stammlinien definieren, was im evolutionären Artkonzept und im phylogenetischen Artkonzept entscheidend ist (Tempelton, 1998).

Die Anwendung des Kohäsionsartkonzepts schließt eine Folge von zu überprüfenden Nullhypothesen ein. Zunächst muß untersucht werden, ob es sich bei den betrachteten Populationen um Angehörige einer einzigen evolutionären Stammlinie handelt. Ist mehr als eine Linie vorhanden, hat man den ersten notwendigen, aber noch nicht hinreichenden Schritt zur Definition einer neuen Art getan. Anschließend müssen noch weitere Nullhypothesen zu Kohäsionsmechanismen verworfen werden, bevor einer Stammlinie oder einer Gruppe von Stammlinien der Artstatus zugesprochen werden kann. Die beiden Hauptklassen von Kohäsionsmechanismen sind die Fähigkeit zu genetischem Austausch und die ökologische bzw. demographische Austauschbarkeit. Die Überprüfung der Fähigkeit zu genetischem Austausch schließt Untersuchungen zu Isolationsmechanismen oder Sexualpartnererkennung ein. Die ökologische Austauschbarkeit liegt in den gemeinsamen fundamentalen Anpassungen, die die fundamen-

tale ökologische Nische einer Population definieren. Anpassungsunterschiede, z. B. in Form von verschiedenen morphologischen Merkmalen müssen kongruent zum Verzweigungsschema der Stammlinien verteilt sein, d. h. die Linien müssen diagnostische Merkmale zeigen. Zur Anerkennung einer Art nach dem Kohäsionsartkonzept ist es nicht notwendig, daß beide Nullhypothesen sowohl zur Fähigkeit des genetischen Austausches als auch zur ökologischen Austauschbarkeit verworfen werden können. Es reicht aus, wenn das bei einer der Fälle ist. Die Stärke des Kohäsionsartkonzepts liegt darin, daß es die Vorteile verschiedener anderer Artkonzepte in sich vereinigt und eine strikte Methodologie voraussetzt. Der Nachteil liegt in dem großen Informationsbedarf in Form von molekularbiologischen, fortpflanzungsbiologischen, morphologischen und anderen Daten. In der Praxis ist das Kohäsionsartkonzept daher nur in Ausnahmefällen sinnvoll anwendbar.

## **2. Taxonomie mexikanischer *Rhamdia* auf Grundlage morphologischer Daten**

### **2.1. Einleitung**

Arten werden in der Regel auf Basis morphologischer Unterschiede von ähnlichen Spezies abgegrenzt und beschrieben. Diese Unterschiede, diagnostische Merkmale genannt, können in unterschiedlicher Form auftreten. Am besten sind diskrete Merkmale wie die spezielle Formabwandlung einer Körperstruktur oder durch große Intervalle getrennte Werte für zählbare Körperstrukturen (meristische Merkmale) geeignet. Solche Merkmale sind aber nicht immer vorhanden und deshalb ist in der Fischtaxonomie der Gebrauch, oder wie Kullander (1999) es ausdrückt, der Mißbrauch von Körperproportionen als Unterscheidungskriterium allgemein üblich (morphometrische Merkmale). Der Einsatz solcher Proportionen ist mit verschiedenen Problemen behaftet, z. B. ist die Homologie der Meßstrecken beim Vergleich der Populationen nicht immer gesichert. Außerdem gibt es häufig breite Überlappungen in den Spannweiten der Meßwerte, auch wenn die Mittelwerte sich deutlich unterscheiden. Diese Beobachtung hat bei Silfvergrip (1996) dazu geführt, die Zahl der vorwiegend auf unterschiedlichen Körperproportionen beruhenden, etwa hundert nominalen *Rhamdia*-Arten auf nur noch elf zu reduzieren. Er fand heraus, daß Populationen von weit voneinander entfernten Fundorten sich anhand der Messungen unterscheiden ließen. Diese Unterschiede verschwanden jedoch, wenn man die geographische Lücke durch zusätzliche Fundorte schloß. Durch Überlappung der Meßwerte entstand das Bild einer kontinuierlichen Morphokline. Eine sol-

che geographische Lücke kann man bei der Untersuchung troglobiontischer Populationen in voneinander weit entfernten Höhlensystemen nicht schließen. Dennoch kommt es nach Silfvergrips (1996) Meinung nicht zur Ausbildung diagnostischer Merkmale, da die vergleichbaren ökologischen Bedingungen im Lebensraum Höhle zu konvergenter oder besser: paralleler Evolution troglomorpher Merkmale führen. Zum Zeitpunkt der Veröffentlichung seiner Monographie waren in Mexiko nur zwei troglobiontische *Rhamdia*-Arten bekannt, *R. reddelli* und *R. zongolicensis*. Sowohl Miller (1984) als auch Wilkens (1993) konnten keine diagnostischen Merkmale außer den Troglomorphien finden, in denen sich die Höhlenarten von ihrem oberirdischen Verwandten *R. laticauda* unterschieden. Außerdem ließen sich die Höhlenarten nicht voneinander differenzieren. Seitdem sind jedoch zusätzliche Exemplare dieser Höhlenarten gefangen worden, und es wurden zwei neue troglobiontische Spezies beschrieben (Weber & Wilkens, 1998; Weber et al., 2003).

Es soll nun untersucht werden, ob sich auf Grundlage dieses neuen Materials mit Hilfe einer einfachen Varianzanalyse die troglobiontischen *Rhamdia*-Arten anhand der in der Taxonomie gebräuchlichen Maße möglicherweise doch unterscheiden lassen. Sollte das der Fall sein, wird der von Miller (1984) aufgestellte Bestimmungsschlüssel für die mexikanischen *Rhamdia*-Arten aktualisiert. Außerdem wird eine noch unbeschriebene Höhlenpopulation in die Analyse einbezogen und in Hinblick auf ihren Artstatus überprüft.

## 2.2. Material und Methoden

Für den morphologischen Vergleich der untersuchten Populationen wurden in der Fischtaxonomie gebräuchliche morphometrische Körpermaße und meristische Merkmale verwendet. Die Auswahl der genommenen Körpermaße beruht weitgehend auf Millers (1984) Beschreibung von *R. reddelli*, der ersten troglomorphen *Rhamdia*-Art, die in Mexiko gefunden wurde. Insgesamt wurden sechs Populationen aus der *R. laticauda*-Artengruppe miteinander verglichen: eine oberirdische *R. laticauda*-Population, die vier beschriebenen troglobiontischen Arten (siehe Kapitel 2.4.2 Kurzbeschreibungen) sowie die noch unbeschriebene troglomorphe Population aus der Cueva de Plan de Ayala. Für den Größenvergleich der Augen wurden außerdem noch oberirdische *R. guatemalensis*, verschiedene Laborkreuzungen und ein mutmaßlicher natürlicher Hybrid in die Untersuchung einbezogen.

Die Meßwerte wurden mit Hilfe von Sigma Plot 3.0 als Boxplots dargestellt und mit Sigma Stat 2.03 statistisch ausgewertet. Die Stichproben wurden einer Varianzanalyse (engl. One Way ANOVA (Analysis of Variance)) mit  $p < 0,05$  unterzogen. Wenn die Stichproben nor-

mal verteilt und ihre Varianzen vergleichbar groß waren, wurde der Tukey-Test eingesetzt. Waren diese Bedingungen nicht erfüllt, wurde ein Kruskal-Wallis H-Test nach der Methode von Dunn durchgeführt (engl. One Way ANOVA on Ranks).

### 2.2.1. Material

Für die meisten morphologischen Messungen wurden die in Tabelle 1 angeführten Tiere eingesetzt. Für genauere Informationen zum Fundort und zu den Körpermaßen siehe Kapitel „Kurzbeschreibungen“ (2.4.2).

Katalogisierte Exemplare stammen aus den ichthyologischen Sammlungen folgender Institutionen: Zoologisches Museum der Universität Hamburg (ZMH); University of Michigan Museum of Zoology (UMMZ); Field Museum of Natural History, Chicago (FMNH); British Museum of Natural History, London (BMNH).

**Tab.1: Zur Messung der meristischen und morphometrischen Daten (mit Ausnahme des Augendurchmessers) verwendete Individuen der Gattung *Rhamdia*. Für nähere Angaben vergleiche das Kapitel „Kurzbeschreibungen“.**

Population	Abkürzung	Fundort	n
<i>R. laticauda</i>	Lat	Rio Metlac, Veracruz	12
<i>R. reddelli</i>	Red	San Antonio Höhle, Oaxaca ( <i>locus typicus</i> )	8
<i>R. zongolicensis</i>	Zong	Cueva del Ostoc, Veracruz ( <i>locus typicus</i> )	19
<i>R. laluchensis</i>	Lalu	Sistema de La Lucha, Chiapas ( <i>locus typicus</i> )	10
<i>R. macuspanensis</i>	Mac	Grutas de Agua Blanca, Tabasco ( <i>locus typicus</i> )	14
Ayala Population	Aya	Cueva de Plan de Ayala, Chiapas	40

Für die Auswertung der Maxillarbartellänge wurden nur 39 Tiere der Ayala-Population berücksichtigt, da ein Tier Beschädigungen an beiden Barteln aufwies.

Der Augen- bzw. Augenrudimentdurchmesser wurde bei den in Tabelle 2 aufgelisteten Tieren bestimmt. Die in Tabelle 1 angegebenen 12 Exemplare von *R. laticauda* wurden durch 51 Individuen aus der Zucht des Zoologischen Instituts und Zoologischen Museums (ZIM) ergänzt. Ihre Vorfahren stammen vom selben Fundort wie die Wildfänge. Die Exemplare von *R. guatemalensis* stammen aus Belize (FMNH 71607, 4 Tiere; FMNH 77361, 6 Tiere) und aus

Oaxaca, Mexiko (ZMH H7949, 3 Tiere). Die Typenserie von *R. zongolicensis* (4 Tiere) wurde nicht in die Augenuntersuchung einbezogen. Auch bei *R. macuspanensis* wurde auf den Holotyp und 3 weitere Tiere verzichtet. Allerdings wurde ein Individuum mit epigäischem Habitus, d. h. mit dunkler Pigmentierung und mit entwickelten Augen, in der Höhle von *R. macuspanensis* gefangen. Möglicherweise handelt es sich um einen Hybrid von *R. macuspanensis* mit einem epigäischen *R. guatemalensis*. Von der Ayala-Population wurde eine Auswahl von 15 Tieren herangezogen. Die Exemplare von *R. reddelli* und *R. laluchensis* entsprechen den in Tabelle 1 angegebenen Tieren.

Zum Vergleich mit dem mutmaßlichen Hybriden wurden Laborkreuzungen der Höhlenart *R. zongolicensis* mit den oberirdischen Arten *R. laticauda* und *R. guatemalensis* in die Untersuchung einbezogen.

**Tab.2: Zur Messung des Augendurchmessers verwendete Individuen der Gattung *Rhamdia*.**

Population	Abkürzung	n
<i>R. laticauda</i>	Lat	63
<i>R. reddelli</i>	Red	8
<i>R. zongolicensis</i>	Zong	15
<i>R. laluchensis</i>	Lalu	10
<i>R. macuspanensis</i>	Mac	10
Ayala Population	Aya	15
<i>R. guatemalensis</i>	Gua	13
Kreuzung <i>R. guatemalensis</i> x <i>R. zongolicensis</i>	Gua x Zong	17
Kreuzung <i>R. laticauda</i> x <i>R. zongolicensis</i>	Lat x Zong	17
Mutmaßlicher Hybrid <i>R. guatemalensis</i> x <i>R. macuspanensis</i>	GuaMac	1

### 2.2.2. Methoden

Meristische Merkmale:

Strahlenflossen:

Die Strahlen der Brust- und Beckenflossen sowie der Rückenflosse wurden mit Hilfe eines Durchlicht-Binokulars gezählt. Die Anzahl der Lepidotrichia von After- und Schwanzflosse

wurde anhand von Röntgenbildern bestimmt, da die vorderen, kleinen Strahlen tief im Gewebe eingebettet sind. Bei der Rücken- und besonders bei den Brustflossen wird der erste ungeteilte Weichstrahl im Laufe der Ontogenese durch fortschreitende Fusion der basalen Glieder zu einem harten Stachel. Bei den paarigen Flossen gingen die Strahlen beider Körperseiten in die Auswertung mit ein. Die Angabe der Flossenformeln folgt üblichen taxonomischen Regeln: die Anzahl anteriorer ungeteilter Weichstrahlen in arabischen Ziffern (selbst wenn sie wie in den Brustflossen zu harten Stacheln umgewandelt sind), gefolgt von einem Schrägstrich und der Anzahl der geteilten Weichstrahlen, ebenfalls in arabischen Ziffern. Die Flossenformel der Schwanzflosse wird von dorsal nach ventral angegeben: die Anzahl der gegliederten ungeteilten Weichstrahlen des oberen Lappens, gefolgt von den geteilten Weichstrahlen des oberen Lappens, danach die geteilten Weichstrahlen des unteren Lappens und zum Abschluß die gegliederten ungeteilten Weichstrahlen des unteren Lappens. Bei der Zahlenangabe der Afterflossenstrahlen werden die rudimentären anterioren Strahlen mit den übrigen geteilten Weichstrahlen zusammengezählt.

#### Kiemenreusendornen:

Die Anzahl der Kiemenreusendornen auf dem vordersten Kiemenbogen ist meist nicht bei allen Exemplaren einer untersuchten Population festgestellt worden, da der Zugang ohne eine Beschädigung des Tieres schwierig ist. Die Reusendornen des oberen und des unteren Astes des Kiemenbogens wurden getrennt gezählt. Der Reusendorn im Winkel zwischen den Ästen wurde zu denen des unteren Astes hinzugezählt.

#### Wirbel:

Die Anzahl der Wirbel caudal vom Weberschen Apparat (umfaßt die ersten 5 Wirbel) wurde mit Hilfe von Röntgenaufnahmen bestimmt. Die Zählung schließt das terminale Centrum mit ein, das mit verschiedenen Teilen des Schwanzskeletts verschmolzen ist.



- Prädorsallänge (PDL): Hier gemessen von der Schnauzenspitze bis zu dem Punkt, an dem eine gedachte senkrechte Linie vom Beginn der Rückenflosse auf die Körperlängsachse trifft.
- Präanallänge: (PAL): Hier gemessen von der Schnauzenspitze bis zu dem Punkt, an dem eine senkrechte Linie vom Beginn der Afterflosse auf die Körperlängsachse trifft.
- Analisbeginn bis Caudalisbasis (ACL): Hier gemessen von dem Punkt, an dem eine senkrechte Linie vom Beginn der Afterflosse auf die Körperlängsachse trifft bis zum Ende des Schwanzstiels.
- Schwanzstiellänge (SSL): Hier gemessen von dem Punkt, an dem eine senkrechte Linie vom Ende der Afterflosse auf die Körperlängsachse trifft bis zum Ende des Schwanzstiels.
- Schwanzstielhöhe (SSH): Höhe des Schwanzstiels an seiner schlanksten Stelle, hier direkt hinter der Fettflosse.
- Körperhöhe (RH): Hier Höhe des Rumpfes senkrecht zum Beginn der Rückenflosse.
- Kopflänge (KL): Von der Schnauzenspitze bis zur Hinterkante des linken Kiemendeckels (einschließlich des Weichgewebes), parallel zur Körperlängsachse.
- Kopfbreite (KB): Breiteste Stelle des Kopfes, hier im posterioren Bereich der Kiemendeckel.
- Maulbreite (MB): Distanz zwischen den Mundwinkeln bei geschlossenem Maul.
- Maxillarbartellänge (MBL): Länge vom posterioren Winkel der Bartelbasis bis zur Spitze. Die Bartel wurde zur Messung auf einer schwarzen Plastikplatte mit feuchter Oberfläche gerade ausgelegt, da die feinen Enden an der Luft schnell austrocknen und sich aufwinden. Nur die längere Bartel eines Paares wurde berücksichtigt.
- Länge der äußeren Kinnbarteln (ÄKBL): Länge von der anterioren Seite der Bartelbasis bis zur Spitze. Nur die längere Bartel eines Paares wurde berücksichtigt.
- Länge der inneren Kinnbarteln (IKBL): Länge von der anterioren Seite der Bartelbasis bis zur Spitze. Nur die längere Bartel eines Paares wurde berücksichtigt.
- Fettflossenlänge (FFL): Vom vordersten Anzeichen eines Rückenkiels bis zum Ende der Adiposabasis.
- Fettflossenhöhe (FFH): Maximale Höhe der Adiposa, meist kurz vor dem Hinterende.
- Länge der Afterflossenbasis (AFBL): Vom Beginn der Analis bis zum Hinterende der Flossenbasis.

- Brustflossenlänge (BFL): Von der äußeren Ecke der Pectoralstachelbasis bis zur Spitze des längsten Flossenstrahls. Nur die längere Brustflosse eines Paares wurde berücksichtigt.
- Länge des Brustflossenstachels (BFSL): Von der äußeren Ecke der Pectoralstachelbasis bis zur äußersten Spitze des fusionierten, verhärteten Teils des vordersten Brustflossenstrahls (setzt sich in einem gegliederten, flexiblen Teil fort). Nur der längere Pectoralstachel eines Paares wurde berücksichtigt.
- Augendurchmesser (AB): Maximaler Augendurchmesser, bei epigäischen Individuen in Körperlängsachse gemessen. Bei den Höhlenfischen wurde der oft unregelmäßig geformte pigmentierte Teil des Augenrudiments in Achse seines größten Durchmessers gemessen. Beide Augen bzw. Augenreste eines Tieres gingen in die Auswertung ein.

### 2.3. Ergebnisse

Die Boxplots zu den morphologischen Daten wurden zur besseren Übersicht in sechs Gruppen eingeteilt: meristische Daten, Kopf-, Rumpf-, Flossen- und Barteldaten sowie die Augengröße. Die genauen Zahlenwerte können den Tabellen im Kapitel „Kurzbeschreibungen“ entnommen werden. Abbildung 4 zeigt die Legende für die Boxplots. Die signifikanten Unterschiede beim paarweisen Vergleich in der ANOVA werden in Tabellen wiedergegeben.

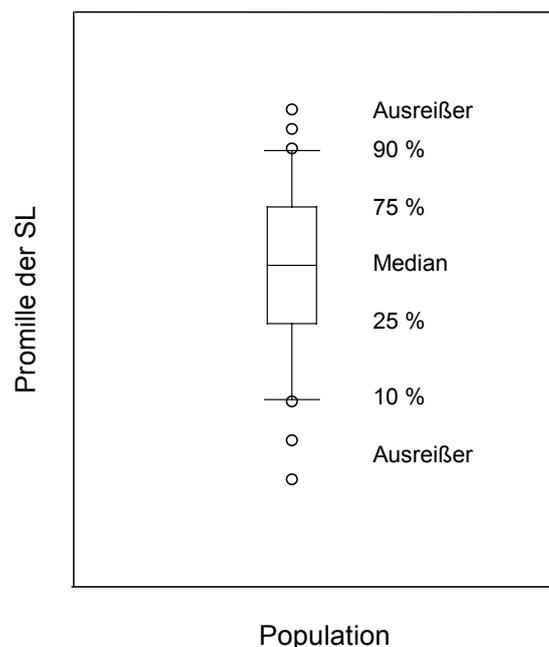


Abb. 5: Legende der Boxplots

### 2.3.1. Meristische Daten

Die Anzahl der freien Wirbel, der Afterflossenstrahlen und der Brustflossenstrahlen wurde in die statistische Auswertung einbezogen (Abb. 6).

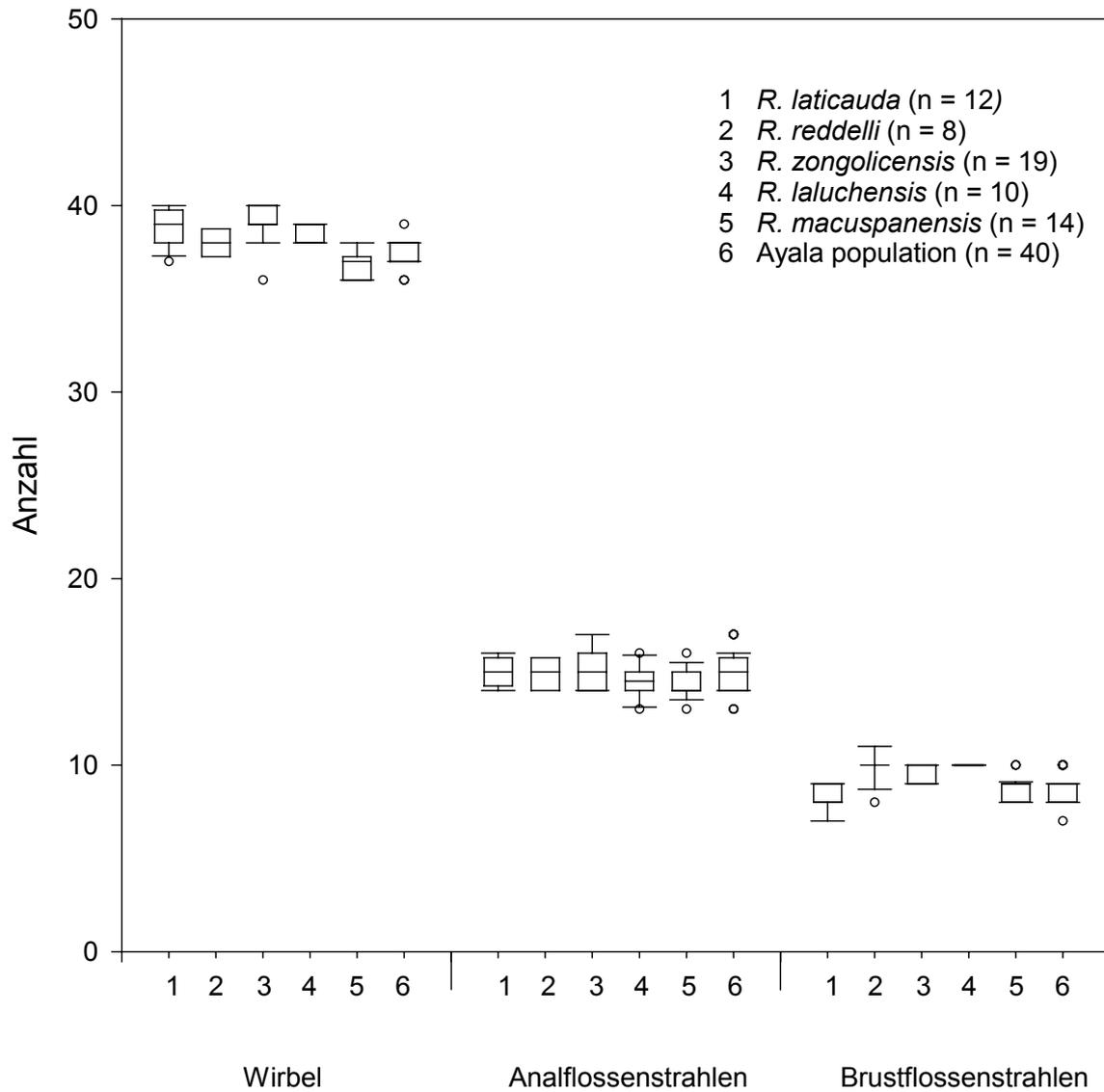


Abb. 6: Meristische Daten

Freie Wirbel:

Die ANOVA on Ranks (Tab. 3) zeigt, daß *R. macuspanensis* (36 – 38) und die Ayala-Population (36 – 39) im Durchschnitt signifikant weniger Wirbel als *R. laticauda* (37 – 40), *R. zongolicensis* (36 – 40) und *R. laluchensis* (38 – 39) besitzen.

**Tab. 3: Signifikante Unterschiede in der Zahl der freien Wirbel im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA on Ranks, Kruskal-Wallis H-Test nach Dunn,  $p < 0,05$ ).**

Red	-				
Zong	-	-			
Lalu	-	-	-		
Mac	+	-	+	+	
Aya	+	-	+	+	-
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

Analflossenstrahlen:

Es gibt keinerlei signifikante Unterschiede in der Anzahl der Afterflossenstrahlen zwischen den untersuchten Populationen (Tab. 4).

**Tab. 4: Signifikante Unterschiede in der Zahl der Afterflossenstrahlen im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA on Ranks, Kruskal-Wallis H-Test nach Dunn,  $p < 0,05$ ).**

Red	-				
Zong	-	-			
Lalu	-	-	-		
Mac	-	-	-	-	
Aya	-	-	-	-	-
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

Brustflossenstrahlen:

*R. laticauda*, *R. macuspanensis* und die Ayala-Population haben laut ANOVA on Ranks (Tab. 5) signifikant weniger gefächerte Weichstrahlen in der Pectoralflosse als die übrigen *Rhamdia*-Arten dieser Untersuchung (mit Ausnahme des Vergleichs von *R. macuspanensis* mit *R. zongolicensis*). *R. laticauda* hat in keinem Fall mehr als 9 Strahlen während die Höhlenarten 10 – 11 Strahlen aufweisen können.

**Tab. 5: Signifikante Unterschiede in der Zahl der Brustflossenstrahlen im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA on Ranks, Kruskal-Wallis H-Test nach Dunn,  $p < 0,05$ ).**

Red	+				
Zong	+	-			
Lalu	+	-	+		
Mac	-	+	-	+	
Aya	-	+	+	+	-
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

### 2.3.2. Kopfdaten

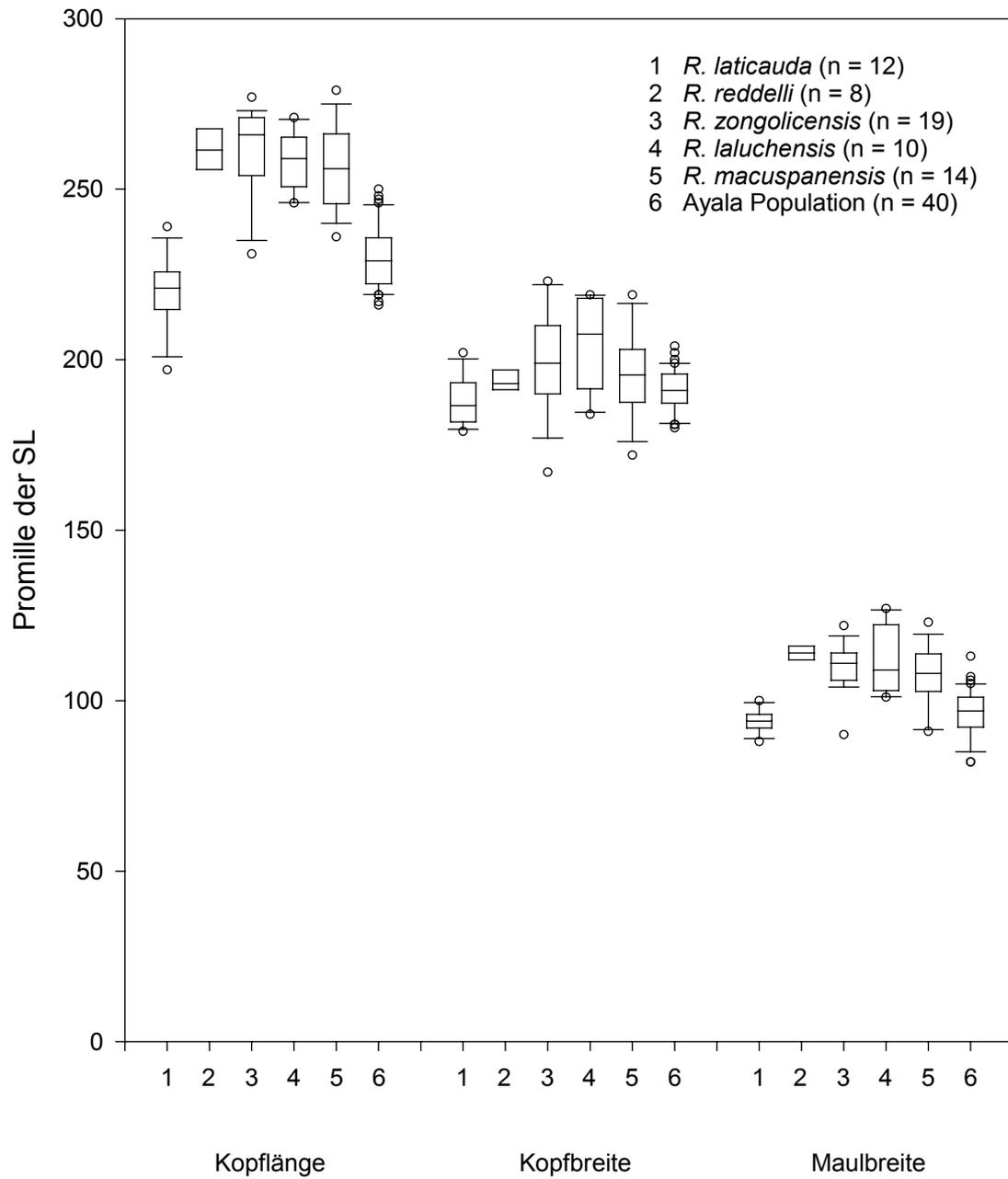


Abb. 7: Kopfdaten

## Kopflänge:

*R. laticauda* hat einen signifikant kürzeren Kopf als alle Höhlenarten (Tab. 6). Die Ayala-Population hat einen Kopf von intermediärer Länge, länger als *R. laticauda*, aber kürzer als alle anderen troglobiontischen Arten.

**Tab. 6: Signifikante Unterschiede bei der Kopflänge im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA , Tukey-Test,  $p < 0,05$ ).**

Red	+				
Zong	+	-			
Lalu	+	-	-		
Mac	+	-	-	-	
Aya	+	+	+	+	+
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

## Kopfbreite:

Lediglich *R. zongolicensis* und *R. laluchensis* haben einen signifikant breiteren Kopf als *R. laticauda* (Tab. 7). Die Kopfbreiten aller übrigen Arten sind ähnlich.

**Tab. 7: Signifikante Unterschiede bei der Kopfbreite im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA on Ranks, Kruskal-Wallis H-Test nach Dunn,  $p < 0,05$ ).**

Red	-				
Zong	+	-			
Lalu	+	-	-		
Mac	-	-	-	-	
Aya	-	-	-	-	-
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

## Maulbreite:

*R. laticauda* und die Ayala-Population haben ein signifikant schmaleres Maul als alle anderen untersuchten *Rhamdia* (Tab. 8). Die beiden Populationen unterscheiden sich in ihrer Maulbreite allerdings nicht voneinander.

**Tab. 8: Signifikante Unterschiede der Maulbreite im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA , Tukey-Test,  $p < 0,05$ ).**

Red	+				
Zong	+	-			
Lalu	+	-	-		
Mac	+	-	-	-	
Aya	-	+	+	+	+
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

### 2.3.3. Rumpfdaten

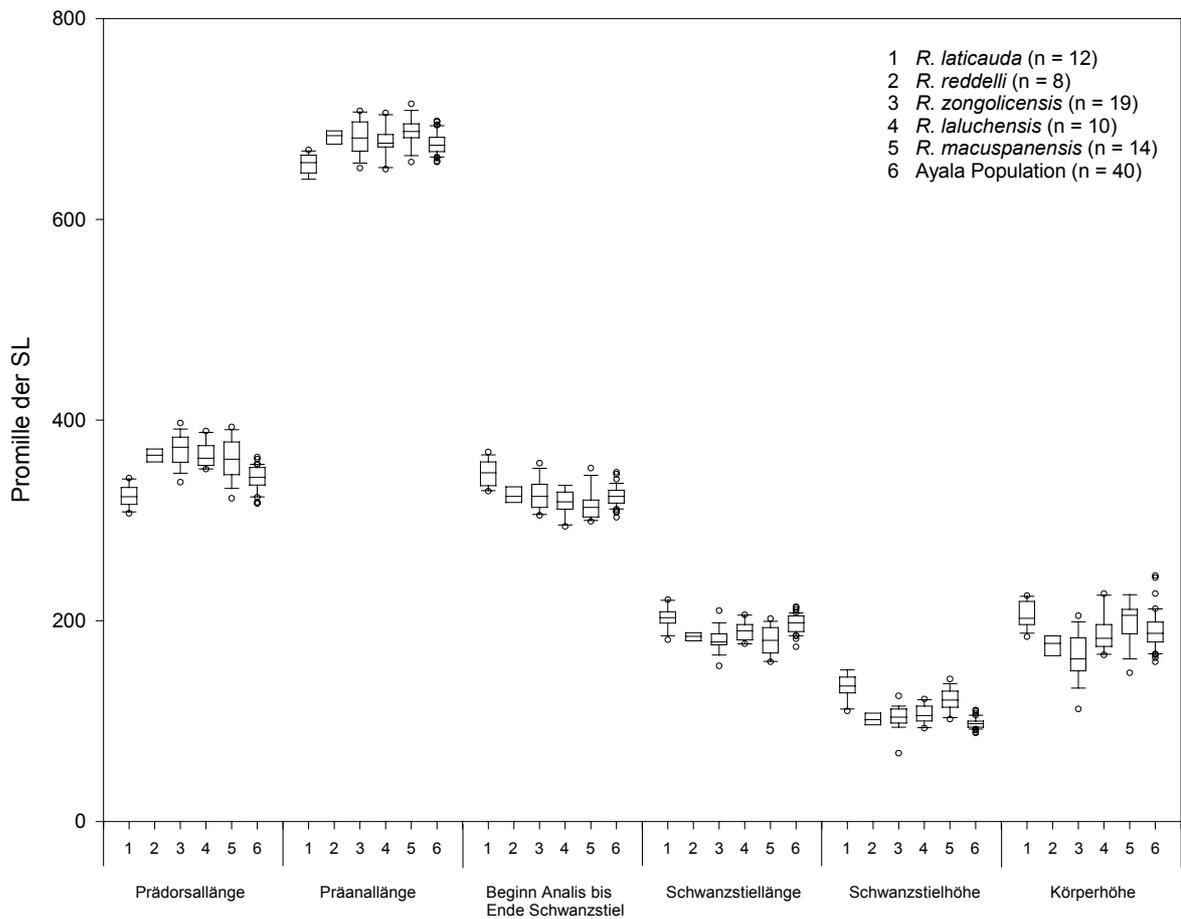


Abb. 8: Rumpfdaten

Prädorsallänge:

*R. laticauda* hat eine signifikant kürzere Prädorsallänge als alle Höhlenarten (Tab. 9). Die Ayala-Population hat eine Prädorsallänge von intermediärer Länge, länger als *R. laticauda*, aber kürzer als alle anderen troglobiontischen Arten.

Tab. 9: Signifikante Unterschiede bei der Prädorsallänge im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA, Tukey-Test,  $p < 0,05$ ).

Red	+				
Zong	+	-			
Lalu	+	-	-		
Mac	+	-	-	-	
Aya	+	+	+	+	+
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

Präanallänge:

*R. laticauda* hat eine signifikant geringere Präanallänge als alle Höhlenarten (Tab. 10). Die Ayala-Population unterscheidet sich nur von *R. macuspanensis* durch eine kürzere Präanallänge.

**Tab. 10: Signifikante Unterschiede in der Präanallänge im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA , Tukey-Test,  $p < 0,05$ ).**

Red	+				
Zong	+	-			
Lalu	+	-	-		
Mac	+	-	-	-	
Aya	+	-	-	-	+
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

Analisisbeginn bis Caudalisbasis:

*R. laticauda* weist eine signifikant längere Strecke vom Beginn der Afterflosse bis zur Basis der Schwanzflosse im Vergleich mit allen Höhlenarten auf (Tab. 11).

**Tab. 11: Signifikante Unterschiede in der Strecke vom Beginn der Afterflosse bis zur Basis der Schwanzflosse im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA , Tukey-Test,  $p < 0,05$ ).**

Red	+				
Zong	+	-			
Lalu	+	-	-		
Mac	+	-	-	-	
Aya	+	-	-	-	-
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

Schwanzstiellänge:

*R. laticauda* und die Ayala-Population haben eine signifikant längere Schwanzstiellänge als alle anderen untersuchten *Rhamdia* (Tab. 12), mit Ausnahme des Vergleichs der Ayala-Population mit *R. laluchensis*. Die Ayala-Population und *R. laticauda* unterscheiden sich in ihrer Schwanzstiellänge allerdings nicht voneinander.

**Tab. 12: Signifikante Unterschiede in der Schwanzstiellänge im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA , Tukey-Test,  $p < 0,05$ ).**

Red	+				
Zong	+	-			
Lalu	+	-	-		
Mac	+	-	-	-	
Aya	-	+	+	-	+
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

Schwanzstielhöhe:

*R. laticauda* hat einen signifikant höheren Schwanzstiel als *R. reddelli*, *R. zongolicensis* und die Ayala-Population (Tab. 13). *R. macuspanensis* hat einen höheren Schwanzstiel als die Ayala-Population.

**Tab. 13: Signifikante Unterschiede in der Schwanzstielhöhe im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA on Ranks, Kruskal-Wallis H-Test nach Dunn,  $p < 0,05$ ).**

Red	+				
Zong	+	-			
Lalu	-	-	-		
Mac	-	-	-	-	
Aya	+	-	-	-	+
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

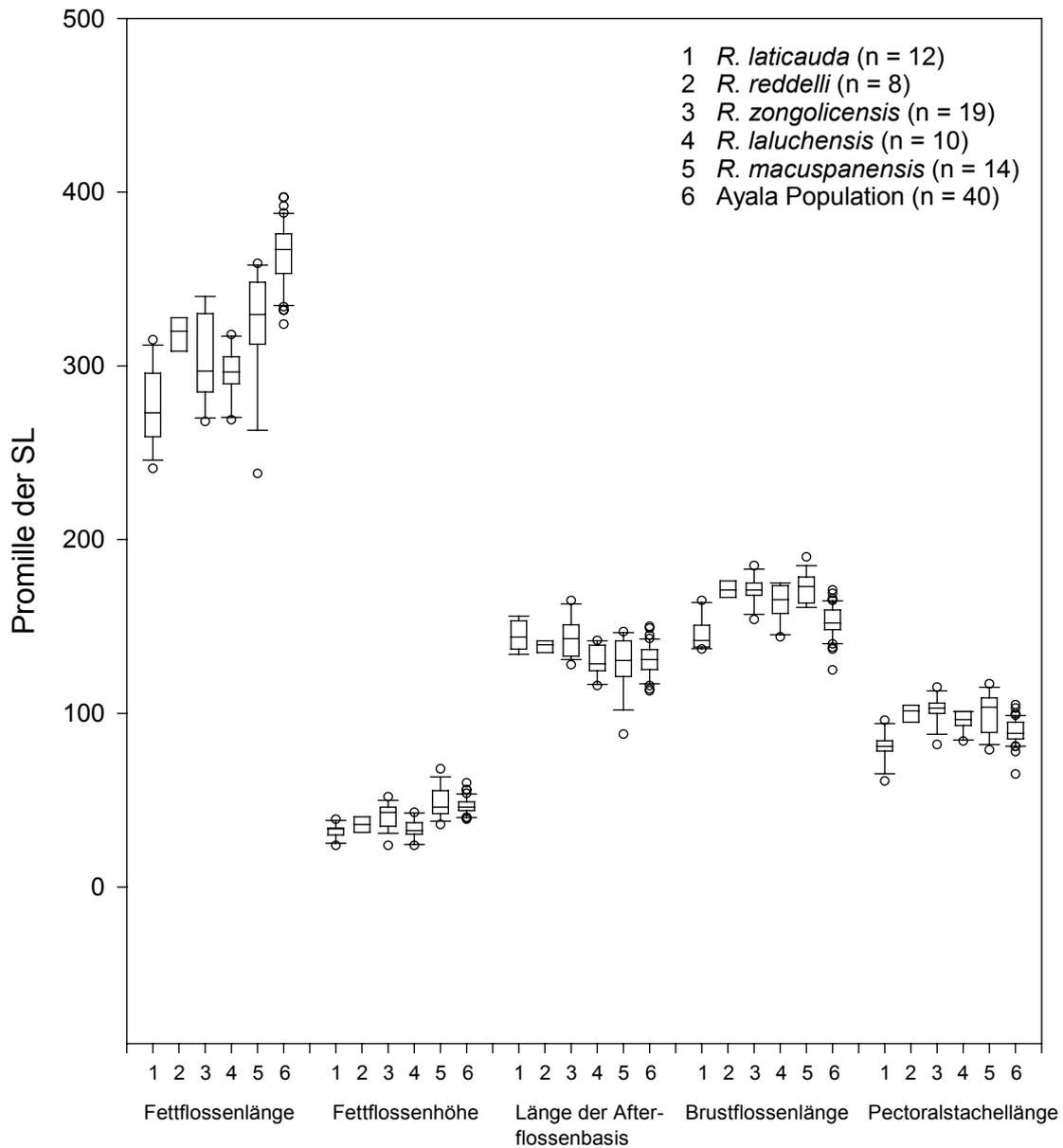
Körperhöhe:

*R. zongolicensis* hat eine signifikant geringere Körperhöhe als alle anderen untersuchten *Rhamdia*-Populationen, mit Ausnahme von *R. reddelli* (Tab. 14). Diese hat ihrerseits eine geringere Körperhöhe als *R. laticauda*.

**Tab. 14: Signifikante Unterschiede in der Körperhöhe im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA , Tukey-Test,  $p < 0,05$ ).**

Red	+				
Zong	+	-			
Lalu	-	-	+		
Mac	-	-	+	-	
Aya	-	-	+	-	-
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

### 2.3.4. Flossendaten



**Abb. 9: Flossendaten**

Fettflossenlänge:

*R. laticauda* hat eine signifikant kürzere Adiposa als alle anderen Höhlenarten, mit Ausnahme von *R. laluchensis* (Tab. 15). Die Ayala-Population weist die längste Fettflosse aller untersuchten Arten auf. *R. macuspanensis* hat eine eher intermediäre Fettflossenlänge, sie ist ge-

ringer als die der Ayala-Population, aber größer als die von *R. laticauda*, *R. zongolicensis* und *R. laluchensis*.

**Tab. 15: Signifikante Unterschiede in der Fettflossenlänge im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA , Tukey-Test,  $p < 0,05$ ).**

Red	+				
Zong	+	-			
Lalu	-	-	-		
Mac	+	-	+	+	
Aya	+	+	+	+	+
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

Fettflossenhöhe:

*R. macuspanensis* und die Ayala-Population haben eine höhere Adiposa als alle anderen untersuchten *Rhamdia*-Arten, sie unterscheiden sich jedoch nicht voneinander (Tab. 16). Die Fettflossenhöhe von *R. zongolicensis* ist vergleichbar mit *R. reddelli*, aber größer als die von *R. laticauda* und *R. laluchensis*.

**Tab. 16: Signifikante Unterschiede in der Fettflossenhöhe im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA , Tukey-Test,  $p < 0,05$ ).**

Red	-				
Zong	+	-			
Lalu	-	-	+		
Mac	+	+	+	+	
Aya	+	+	+	+	-
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

Länge der Afterflossenbasis:

Die beiden nordwestlichen Populationen *R. laticauda* und *R. zongolicensis* (siehe Abbildung 1) haben eine signifikant längere Analisbasis als die südwestlichen Arten *R. laluchensis*, *R. macuspanensis* und die Ayala-Population (Tab. 17). Auch bei der dritten nordwestlichen Art *R. reddelli* (siehe Abbildung 1) kann man diesen Trend erkennen, er ist jedoch nicht signifikant (Abb. 9).

**Tab. 17: Signifikante Unterschiede in der Länge der Afterflossenbasis im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA , Tukey-Test,  $p < 0,05$ ).**

Red	-				
Zong	-	-			
Lalu	+	-	+		
Mac	+	-	+	-	
Aya	+	-	+	-	-
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

Brustflossenlänge:

*R. laticauda* und die Ayala-Population haben signifikant kürzere Brustflossen als alle anderen untersuchten *Rhamdia* (Tab. 18). Die beiden Populationen unterscheiden sich allerdings nicht voneinander.

**Tab. 18: Signifikante Unterschiede in der Brustflossenlänge im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA , Tukey-Test,  $p < 0,05$ ).**

Red	+				
Zong	+	-			
Lalu	+	-	-		
Mac	+	-	-	-	
Aya	-	+	+	+	+
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

Pectoralstachellänge:

*R. laticauda* hat signifikant kürzere Brustflossenstachel als alle anderen untersuchten *Rhamdia*-Arten (Tab. 19). Die Ayala-Population hat lediglich im Vergleich mit *R. zongolicensis* einen kürzeren Stachel.

**Tab. 19: Signifikante Unterschiede in der Pectoralstachellänge im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA on Ranks, Kruskal-Wallis H-Test nach Dunn,  $p < 0,05$ ).**

Red	+				
Zong	+	-			
Lalu	+	-	-		
Mac	+	-	-	-	
Aya	-	-	+	-	-
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

### 2.3.5. Barteldaten

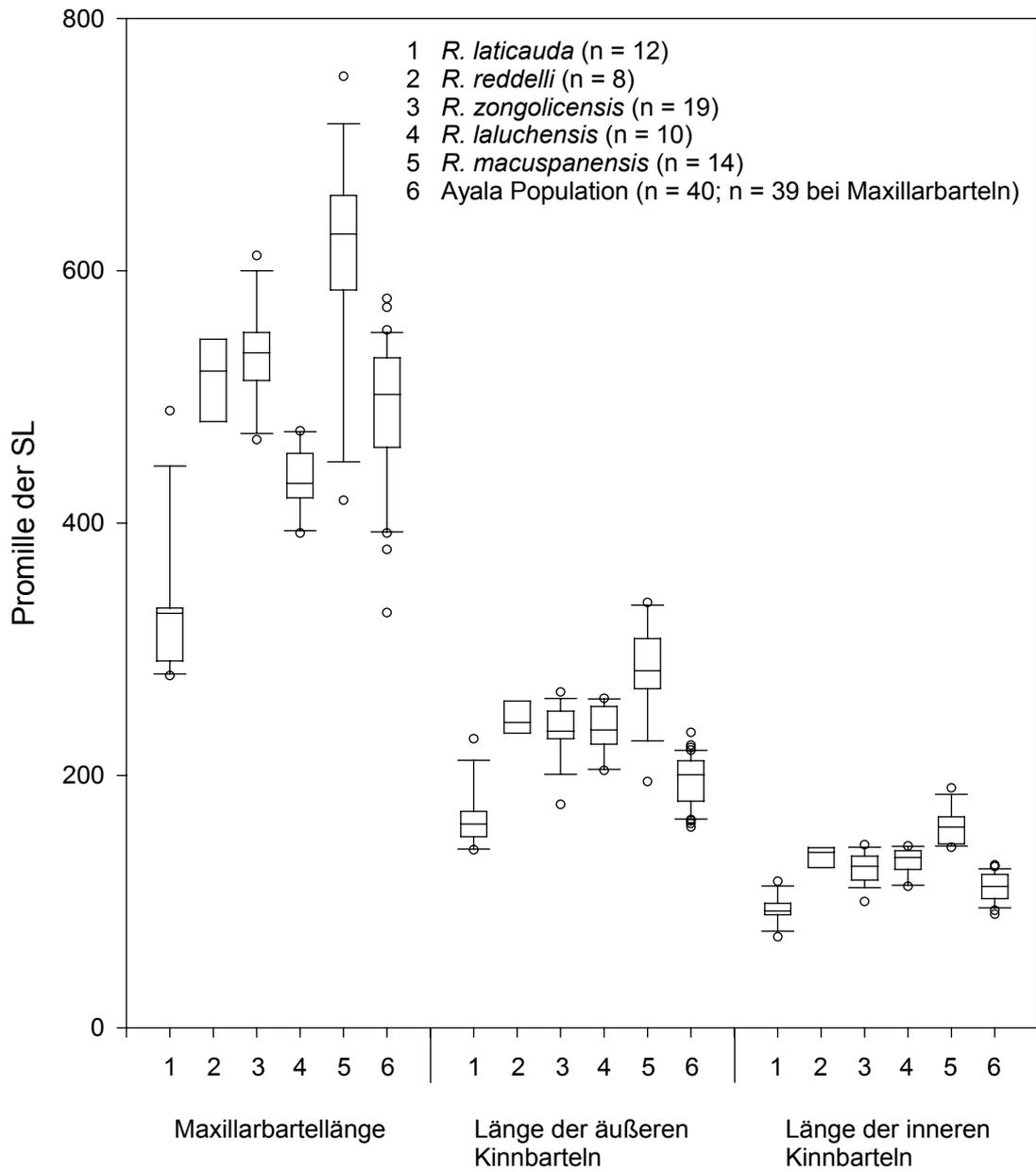


Abb. 10: Barteldaten

## Maxillarbarteln:

Alle troglobiontischen *Rhamdia*-Arten haben signifikant längere Maxillarbarteln als die epigäische Art *R. laticauda* (Tab. 20). *R. laluchensis* nimmt eine intermediäre Position ein mit längeren Barteln als *R. laticauda*, aber mit kürzeren als *R. reddelli*, *R. zongolicensis* und *R. macuspanensis*. Auch im Vergleich zur Ayala-Population ist dieser Trend zu erkennen, jedoch nicht signifikant. *R. macuspanensis* hat längere Maxillarbarteln als jede andere untersuchte *Rhamdia*-Art. Die Ayala-Population hat signifikant kürzere Maxillarbarteln als *R. zongolicensis* und *R. macuspanensis*.

**Tab. 20: Signifikante Unterschiede in der Maxillarbartellänge im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA , Tukey-Test,  $p < 0,05$ ).**

Red	+				
Zong	+	-			
Lalu	+	+	+		
Mac	+	+	+	+	
Aya	+	-	+	-	+
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

## Länge der äußeren Kinnbarteln:

Auch hier hat die epigäische Art *R. laticauda* wieder signifikant kürzere Barteln im Vergleich zu allen Höhlenarten, und *R. macuspanensis* hat die längsten von allen untersuchten Arten (Tab. 21). Die Ayala-Population nimmt eine intermediäre Stellung ein mit längeren Barteln als *R. laticauda*, aber kürzeren als bei jeder anderen Höhlenart. *R. laluchensis* weist keine signifikanten Unterschiede zu *R. reddelli* und *R. zongolicensis* auf.

**Tab. 21: Signifikante Unterschiede in der Länge der äußeren Kinnbarteln im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA , Tukey-Test,  $p < 0,05$ ).**

Red	+				
Zong	+	-			
Lalu	+	-	-		
Mac	+	+	+	+	
Aya	+	+	+	+	+
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

## Länge der inneren Kinnbarteln:

Das Bild entspricht dem der äußeren Kinnbarteln (siehe oben), *R. laticauda* hat die kürzesten, *R. macuspanensis* die längsten, und die Ayala-Population ist intermediär (Tab. 22).

**Tab. 22: Signifikante Unterschiede in der Länge der inneren Kinnbarteln im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA , Tukey-Test,  $p < 0,05$ ).**

Red	+				
Zong	+	-			
Lalu	+	-	-		
Mac	+	+	+	+	
Aya	+	+	+	+	+
	Lat	Red	Zong	Lalu	Mac

### 2.3.6. Augendurchmesser

Die Werte des mutmaßlichen Hybriden aus der Höhle von *R. macuspanensis* wurden nicht in die statistische Analyse einbezogen. Bei nur zwei Meßwerten sind die Bedingungen zur Durchführung der ANOVA, Normalverteilung und vergleichbare Varianz, nicht gegeben.

Wie zu erwarten, haben die oberirdischen Arten *R. laticauda* und *R. guatemalensis* signifikant größere Augen als die Höhlenfische (Tab. 23). *R. laticauda* hat jedoch kleinere Augen als *R. guatemalensis* und die Kreuzung *R. guatemalensis* x *R. zongolicensis*, unterscheidet sich aber nicht von *R. laticauda* x *R. zongolicensis*. Letztere Kreuzung weist keinen signifikanten Unterschied zu *R. guatemalensis* und zur Kreuzung *R. guatemalensis* x *R. zongolicensis* auf. Der mutmaßliche Hybrid zeigt keine Überlappung der Meßwerte mit *R. guatemalensis* und der Kreuzung *R. guatemalensis* x *R. zongolicensis*, aber mit der Kreuzung *R. laticauda* x *R. zongolicensis*, mit *R. laticauda* und *R. zongolicensis*.

Bei *R. macuspanensis* ist die Augenreduktion am weitesten fortgeschritten (0 – 4,4). Überlappungen in der Augenrudimentgröße gibt es ausschließlich mit *R. laluchensis* und *R. zongolicensis*. Bei *R. zongolicensis* ist die Spannweite der Meßwerte am größten, der geringste Augenrestdurchmesser von 3,4 liegt im Größenordnungsbereich von *R. macuspanensis*, und der höchste Wert von 31,8 ist im Bereich der normalen Augengröße von oberirdischen *R. laticauda*. Die geringe Varianz der Meßwerte bei *R. macuspanensis* im Vergleich mit *R. zongolicensis* führt dazu, daß eine der Bedingungen für den Tukey-Test, die vergleichbare Varianz, nicht gegeben ist, und die ANOVA on Ranks unter Einschluß aller Populationen löst die Unterschiede zwischen den troglobiontischen *Rhamdia*-Arten nicht auf. Die Box-Plots deuten jedoch eine Zunahme der durchschnittlichen Augenrestgröße von *R. macuspanensis* über *R. laluchensis*, *R. reddelli*, der Ayala-Population bis zu *R. zongolicensis* an (Abb. 11). Führt man eine ANOVA on Ranks ausschließlich mit den Höhlenarten durch, zeigt sich, daß der Augendurchmesser von *R. macuspanensis* signifikant geringer ist (0,0 – 4,4) als bei allen anderen

untersuchten Höhlenarten (Tab. 24). Bei *R. zongolicensis* ist er dagegen signifikant größer (3,4 – 31,8). Die anderen drei Arten, *R. reddelli*, *R. laluchensis* und die Ayala-Population, unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Augengröße nicht signifikant.

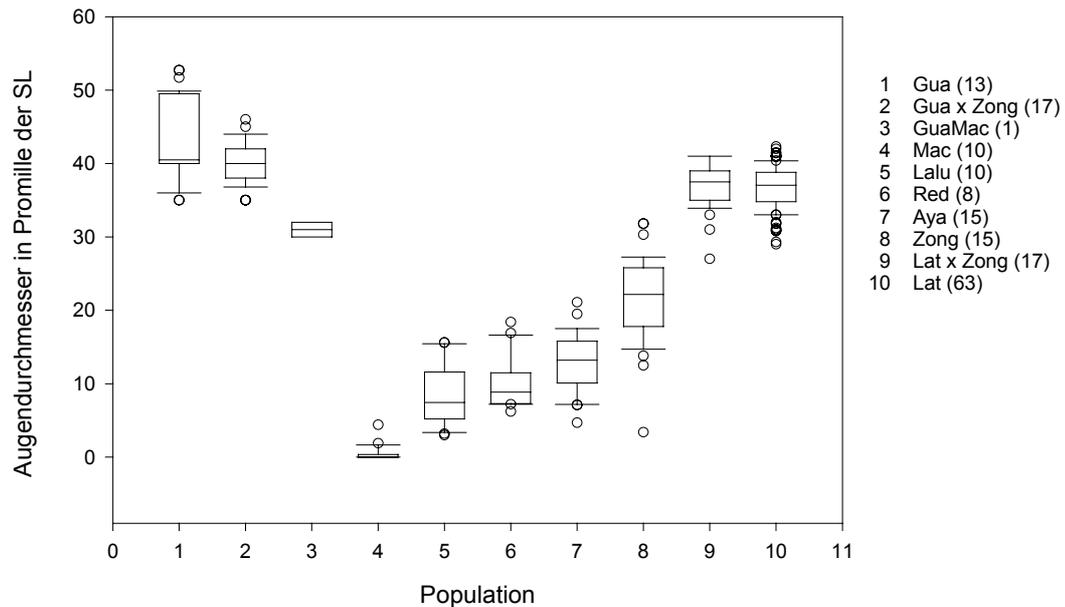


Abb. 11: Augendurchmesser (Artabkürzungen siehe Tabelle 2, Kapitel 2.2.1.)

Tab. 23: Signifikante Unterschiede des Augendurchmessers im paarweisen Vergleich der untersuchten *Rhamdia*-Arten (ANOVA on Ranks, Kruskal-Wallis H-Test nach Dunn,  $p < 0,05$ ). Der mutmaßliche Hybrid (GuaMac) wurde nicht in die Auswertung einbezogen.

Gua x Zong	-							
Mac	+	+						
Lalu	+	+	-					
Red	+	+	-	-				
Aya	+	+	-	-	-			
Zong	+	+	-	-	-	-		
Lat x Zong	-	-	+	+	+	+	+	
Lat	+	+	+	+	+	+	+	-
	Gua	Gua x Zong	Mac	Lalu	Red	Aya	Zong	Lat x Zong

**Tab. 24: Signifikante Unterschiede des Augendurchmessers im paarweisen Vergleich der untersuchten troglobiontischen *Rhamdia*-Arten (ANOVA on Ranks, Kruskal-Wallis H-Test nach Dunn,  $p < 0,05$ ).**

Lalu	+			
Red	+	-		
Aya	+	-	-	
Zong	+	+	+	+
	Mac	Lalu	Red	Aya

## 2.4. Diskussion

### 2.4.1. Daten der morphometrischen und meristischen Untersuchungen

Meristische Merkmale:

Die Anzahl der Lepidotrichia aller Strahlenflossen der untersuchten *Rhamdia*-Arten sind für eine Bestimmung ungeeignet, da sich die Werte stark überlappen oder sogar identisch sind. Dies gilt auch für die Afterflosse, die in der Fischsystematik oft als taxonomisches Merkmal genutzt wird (Silfvergrip, 1996). Obwohl die Brustflossen von *R. laticauda*, *R. macuspanensis* und der Ayala-Population laut statistischer Analyse signifikant eine geringere Anzahl gefächerter Weichstrahlen aufweisen, überlappen sich die Spannweiten der Zählungen in fast allen Fällen. Auffällig ist lediglich, daß *R. laticauda* in keinem Fall mehr als neun Strahlen besitzt, während die Höhlenarten bis zu zehn oder elf haben können. Das steht möglicherweise mit einer Vergrößerung der Brustflossen bei den troglobiontischen Spezies in Beziehung (siehe unten: Brustflossenlänge). Auch die Zahlenwerte der freien Wirbel aller untersuchter Populationen überlappen sich. Die statistische Analyse zeigte jedoch, daß *R. macuspanensis* und die Ayala-Population signifikant weniger Wirbel als *R. laticauda*, *R. zongolicensis* und *R. laluchensis* besitzen. Da alle Werte eng beieinander liegen (36 – 40 insgesamt) und die Zahl der untersuchten Individuen bei den meisten Arten sehr gering ist, muß diese Aussage mit Vorsicht betrachtet werden. Es ist bekannt, daß Umwelteinflüsse, wie z. B. die Temperatur, sich auf die Wirbelzahl auswirken können (Silfvergrip, 1996). In seiner Revision der Gattung *Rhamdia* konnte Silfvergrip (1996) bei lediglich einer einzigen Art aus Peru die Wirbelzahl als diagnostisches Merkmal heranziehen. Da alle mexikanischen *Rhamdia*-Arten vergleichs-

weise eng miteinander verwandt sind, erscheint es eher unwahrscheinlich, daß die Wirbelzahl diagnostisch verwertbar ist.

#### Kopfdaten:

Die bei *R. reddelli* und *R. macuspanensis* gemachte Beobachtung eines verlängerten Kopfes im Vergleich mit dem oberirdischen Verwandten *R. laticauda* konnte auch bei den übrigen untersuchten troglobiontischen *Rhamdia*-Arten bestätigt werden. Allerdings erwies sich die Kopflänge der Ayala-Population als intermediär. Sie ist signifikant kürzer als bei den Höhlenarten. Diese Überlappung der Spannweiten ist gering (216 - 250 vs. 231 – 282 insgesamt), daher kann diese Beobachtung als ein diagnostisches Merkmal für die Ayala-Population betrachtet werden. Bei der Kopfbreite spiegelte sich diese klare Verteilung nicht wider. Lediglich bei *R. zongolicensis* und *R. laluchensis* konnte ein signifikant breiterer Kopf als bei *R. laticauda* gefunden werden. Die Kopfbreite wird allerdings über den Kiemendeckeln gemessen, die bei der Atmung des Fisches bewegt werden. Ihre Position zum Zeitpunkt des Todes, abgespreizt oder angelegt, hat folglich einen Einfluß auf die gemessene Kopfbreite. Bei der Maulbreite zeigte sich ein klareres Bild. Die Ayala-Population und *R. laticauda* haben ein signifikant schmaleres Maul als die anderen untersuchten Arten, unterscheiden sich jedoch nicht voneinander. Insgesamt läßt sich feststellen, daß alle troglobiontischen *Rhamdia* einen größeren Kopf als ihr oberirdischer Verwandter *R. laticauda* haben, wie es für viele Höhlenfische typisch ist.

#### Rumpfdaten:

Bei *R. laticauda* sind alle Rumpfmaße, die die Kopflänge einschließen (Prädorsallänge, Präanallänge), signifikant geringer als bei den Höhlenarten, während die meisten Rumpfmaße, die den Kopf nicht mit berücksichtigen (z. B. Beginn der Analis bis Caudalisbasis, Schwanzstiellänge), größer sind. Dies ist möglicherweise hauptsächlich auf den kürzeren Kopf von *R. laticauda* zurückzuführen, denn er geht in die Messung der Standardlänge mit ein. Die Standardlänge ist der Denominator, zu dem alle morphometrischen Meßwerte ins Verhältnis gesetzt wurden. Folglich wirkt sich die kürzere Kopflänge bei allen Meßwerten von *R. laticauda* im Vergleich mit den troglobiontischen *Rhamdia* als modifizierend auf die Transformierung aus. Maße von *R. laticauda*, die die Kopflänge nicht mit einschließen und die aufgrund der statistischen Analyse als größer eingestuft wurden, sind demnach möglicherweise nicht wirklich signifikant. Im Umkehrschluß sind Maße, die als kleiner betrachtet werden, trotz des ent-

gegenwirkenden Einflusses des kürzeren Kopfes signifikant. Nur diese Ergebnisse sind für einen Vergleich von *R. laticauda* mit den troglobiontischen Arten geeignet. Diese Beziehung gilt wahrscheinlich auch für die Ayala-Population mit ihrer vergleichsweise geringen Kopflänge. Sie hat ebenfalls eine geringere Prädorsallänge als die übrigen Höhlenarten, aber einen längeren Schwanzstiel als *R. reddelli*, *R. zongolicensis* und *R. macuspanensis*.

Im Vergleich der troglobiontischen *Rhamdia*-Arten fanden sich bei der Körperhöhe und der Höhe des Schwanzstiels nur wenige signifikante Unterschiede. Die Box-Plots zeigen jedoch bei *R. macuspanensis* die höchsten Werte. Dies könnte eine Folge des guten Ernährungszustandes der Individuen sein. Sie haben Fettpolster an den Basen der Adiposa und Analis, die sich auch bis auf den Schwanzstiel erstrecken (Weber & Wilkens, 1998) und ihn somit höher erscheinen lassen. Die Ayala-Population hat einen niedrigen Schwanzstiel, auch wenn er sich nur von *R. laticauda* und *R. macuspanensis* signifikant unterscheidet. Durch den modifizierenden Effekt der kurzen Kopflänge würde man eigentlich erwarten, daß die Werte für die Schwanzstielhöhe vergleichsweise hoch ausfallen. Die untersuchten Individuen zeigen einen durchschnittlichen Ernährungszustand. Folglich scheint Hunger kein Faktor für den schlanken Schwanzstiel zu sein. Möglicherweise handelt es sich um ein typisches Merkmal dieser Population.

*R. zongolicensis* fällt durch seine signifikant geringere Körperhöhe im Vergleich mit allen anderen untersuchten Arten mit Ausnahme von *R. reddelli* auf. Dies ist wahrscheinlich auf den hohen Grad der Auszehrung der Individuen zurückzuführen. Bisher sind alle bekannten Wildfänge dieser Art solche Hungerformen (Wilkens, 1993; Wilkens, 2001).

Flossendaten:

Die Fettflossenlänge ist ein häufig verwendetes Merkmal zur Charakterisierung von Welsen (Silfvergrip, 1996). Auch bei den hier untersuchten *Rhamdia*-Arten zeigten sich zahlreiche Unterschiede. *R. laticauda* hat eine signifikant kürzere Adiposa als alle Höhlenarten, mit Ausnahme von *R. laluchensis*. Die Box-Plots zeigen jedoch, daß ebenfalls in letzterem Fall die Fettflosse von *R. laticauda* kürzer zu sein scheint, besonders wenn man den Effekt des kürzeren Kopfes von *R. laticauda* mit berücksichtigt. Die Ayala-Population weist die längste Fettflosse aller untersuchten Arten auf, auch wenn in diesem Fall der Effekt des kürzeren Kopfes sich negativ auf die Signifikanz auswirken könnte. Dennoch handelt es sich möglicherweise um ein brauchbares taxonomisches Merkmal dieser Art. *R. macuspanensis* zeigt eine intermediäre Fettflossenlänge. Sie ist kürzer als die der Ayala-Population, aber signifi-

kant länger als die der anderen Arten, mit Ausnahme von *R. reddelli*. Allerdings legt die große Spannweite der Daten mit großen Überlappungen zwischen den untersuchten Arten nahe, daß die Fettflossenlänge nur eingeschränkt als taxonomisches Merkmal geeignet ist. Die Adiposa steigt anterior ganz allmählich aus dem Rücken auf, und es ist schwierig, ihren genauen Beginn anzugeben. Folglich ist dieses Merkmal besonders anfällig für Meßfehler. Allerdings bestätigt die Fettflossenhöhe teilweise das bei der Betrachtung der Fettflossenlänge beobachtete Bild. Die Ayala-Population und *R. macuspanensis* haben signifikant höhere Fettflossen als die anderen untersuchten Arten. Insgesamt haben diese beiden Arten also eine vergleichsweise größere Adiposa.

Bei der Länge der Afterflossenbasis deutet sich ein bemerkenswerter Unterschied zwischen den Populationen aus dem Gebiet nordwestlich (*R. laticauda*, *R. reddelli*, *R. zongolicensis*) und denen aus dem Gebiet südöstlich des Isthmus von Tehuantepec an (*R. laluchensis*, *R. macuspanensis*, Ayala-Population). Die Analsbasis ist bei *R. laticauda* und *R. zongolicensis* signifikant länger als bei den südöstlichen Arten. Bei der dritten nordwestlichen Art *R. reddelli* zeigt sich dieser Trend ebenfalls (siehe Box-Plots). Die größere Länge spiegelt sich jedoch nicht in einer erhöhten Anzahl von Analflossenstrahlen wider (siehe oben: meristische Daten; 2.3.1).

Dagegen scheint es bei den Brustflossen einen Zusammenhang zwischen der Flossenlänge und der Anzahl der Flossenstrahlen zu geben. Die Ayala-Population und *R. laticauda* besitzen signifikant kürzere Brustflossen als die anderen untersuchten Arten, *R. laticauda* hat auch einen kürzeren Pectoralstachel. Beide Populationen haben ebenfalls signifikant weniger Pectoralstrahlen (siehe oben: meristische Daten; 2.3.1). Allerdings widersprechen die Daten von *R. macuspanensis* dieser Verknüpfung. Trotz der großen Brustflossenlänge ist die Anzahl der Flossenstrahlen klein. Möglicherweise sind die kleinen Brustflossen von *R. laticauda* und der Ayala-Population jedoch mit ihrer geringen Kopfgröße korreliert (siehe oben: Kopfdaten; 2.3.2). Bei den meisten Welsen inserieren die Brustflossen horizontal am Körper und dienen als Tragflächen, um den massigen Vorderkörper beim Schwimmen vom Grund abzuheben (Alexander, 1965). Der größere Kopf der troglobiontischen *Rhamdia*-Arten verlangt möglicherweise eine kompensatorische Vergrößerung dieser Tragflächen (Weber, 1996). Die Verlängerung von Körperanhängen ist aber auch ein typisches Anpassungsmerkmal von Troglobionten zur Vergrößerung des Radius für Sinneswahrnehmungen (Hüppop, 2000). Extrem lange Brustflossenstrahlen sind für einige Höhlenfischarten dokumentiert (siehe Weber et al., 1998).

#### Barteldaten:

Die Bartellänge ist eines der meistverwendeten Merkmale in der Taxonomie von Welsen (Silfvergrip, 1996). Allerdings sind diese feinen Strukturen sehr anfällig für Beschädigungen, was ihre Verlässlichkeit einschränkt. Bei vielen troglobiontischen Welsen stellen verlängerte Barteln eine konstruktive Anpassung an den Höhlenlebensraum dar. Die drei Bartelpaare aller hier untersuchten troglobiontischen *Rhamdia*-Arten sind signifikant länger als die des epigäischen Verwandten *R. laticauda*. In den Beschreibungen von *R. reddelli*, *R. zongolicensis* und *R. macuspanensis* sind längere Maxillarbarteln als diagnostisches Merkmal angegeben (Miller, 1984; Wilkens, 1993; Weber & Wilkens, 1998).

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, daß darüber hinaus auch die beiden Kinnbartelpaare von *R. macuspanensis* signifikant länger sind als die aller anderen untersuchten *Rhamdia*-Arten. Die Maxillarbartellänge von *R. laluchensis* erweist sich als intermediär. Die Maxillarbarteln sind länger als bei *R. laticauda*, aber signifikant kürzer als bei *R. reddelli*, *R. zongolicensis* und *R. macuspanensis*. Der Unterschied zur Ayala-Population ist nicht signifikant, jedoch zeigen die Box-Plots (Abb. 11) auch in diesem Fall, daß *R. laluchensis* im Durchschnitt kürzere Maxillarbarteln hat. Interessanterweise spiegelt sich dieser Trend nicht in den Kinnbartelpaaren von *R. laluchensis* wider. Ihre Länge ist vergleichbar mit *R. reddelli* und *R. zongolicensis*. Die intermediäre Länge der Maxillarbarteln stellt also ein charakteristisches Phänomen von *R. laluchensis* dar und ist das wichtigste diagnostische Merkmal der Artbeschreibung (Weber et al., 2003). Die Kinnbartelpaare der Ayala-Population sind ebenfalls von intermediärer Länge. Sie sind länger als bei *R. laticauda*, aber signifikant kürzer als bei allen anderen Höhlenarten. Die Kinnbartellängen können als diagnostisches Merkmal der Ayala-Population eingesetzt werden.

#### Augendurchmesser:

Die Augendurchmesser der untersuchten F<sub>1</sub>-Generation der Laborkreuzungen sind interessanterweise nicht intermediär zwischen dem troglobiontischen Kreuzungspartner *R. zongolicensis* und den jeweiligen epigäischen Partner *R. laticauda* oder *R. guatemalensis* angesiedelt. Vielmehr ist ihre Augengröße von der der jeweiligen epigäischen Elternart nicht zu unterscheiden. Von allen untersuchten Höhlenarten zeigt *R. zongolicensis* die größte Variabilität im Durchmesser des Augenrudiments (3,4 – 31,8), und die Werte überlappen sich mit denen von *R. laticauda* (29 – 42). Einige *R. zongolicensis*-Exemplare haben also die Augengröße eines epigäischen Fisches, zumindest auf einer der beiden Körperseiten. Die F<sub>1</sub>-Generation beider

untersuchten Kreuzungen stammt aus jeweils einem einzigen Gelege, d. h. die Individuen sind Geschwister. Sollte das *R. zongolicensis*-Elterntier vergleichsweise große Augen gehabt haben, könnte man annehmen, daß sich in der F<sub>1</sub>-Generation keine makroskopisch erkennbare Augenreduktion manifestiert. Vergleichbare Ergebnisse hat Wilkens (1988) bei Kreuzungsversuchen mit dem Salmmler (Characidae) *Astyanax fasciatus* (Cuvier, 1819) gefunden. Diese Art ist über ganz Mexiko verbreitet, aber nur aus einem relativ eng begrenzten Gebiet im Nordosten, der Sierra de El Abra Region von San Luis Potosi und Tamaulipas, sind mehrere Höhlenpopulationen mit unterschiedlicher Ausprägung von Troglomorphien bekannt (Mitchell et al., 1977). So zeigte die Population aus der Pachon-Höhle beispielsweise eine starke Augenreduktion, während die Fische aus der Micos-Höhle eine große Variabilität in der Augengröße aufwiesen, von deutlich reduziert bis zur normalen Größe eines oberirdischen Fisches. Bei Kreuzungen des Pachon-Fisches mit dem epigäischen *Astyanax* zeigte sich in der F<sub>1</sub>-Generation eine intermediäre Augengröße, aber die Werte lagen näher bei denen des epigäischen Elternteils (Wilkens, 1988). Bei Kreuzungen des Micos-Fisches mit oberirdischen *Astyanax* zeigte sich je nach Augengröße des Micos-Elternteils ein unterschiedliches Bild. Hatte der Micos-Elternfisch ein kleines Auge, so war die Augengröße der F<sub>1</sub>-Generation mit der aus der Kreuzung des stark augenreduzierten Pachon-Fisches und des oberirdischen *Astyanax* vergleichbar, also intermediär. Hatte der Micos-Elternfisch jedoch ein großes Auge, so war die Augengröße der F<sub>1</sub>-Generation weitgehend identisch mit der des epigäischen *Astyanax*.

Möglicherweise trifft dieser Zusammenhang auch auf Kreuzungen von *R. zongolicensis* mit den oberirdischen *Rhamdia*-Arten zu. Der mutmaßliche Hybrid aus der Höhle von *R. macuspanensis* zeigt eine intermediäre Augengröße (30 – 32) zwischen der sehr stark augenreduzierten Höhlenart (0 – 4,4) und dem wahrscheinlichen epigäischen Elternteil *R. guatemalensis* (35 – 52), obwohl die Werte sehr nahe bei denen von *R. guatemalensis* liegen. Die Beobachtungen ähneln dem oben genannten Beispiel der Kreuzung zwischen dem oberirdischen *Astyanax* und dem stark augenreduzierten troglobiontischen Fisch aus der Pachon-Höhle. Allerdings muß es sich bei dem gefangenen Hybriden nicht notwendigerweise um einen Vertreter der F<sub>1</sub>-Generation handeln, es könnte beispielsweise auch eine Rückkreuzung der F<sub>1</sub>-Generation mit einem der beiden ursprünglichen Vorfahren sein. Dies ist anhand der vorliegenden Informationen nicht zu klären.

Wenn die statistische Auswertung nur die troglobiontischen Arten mit einschließt, zeigt sich, daß *R. macuspanensis* die signifikant größte Augenreduktion aufweist. Bei sechs von insgesamt zehn Individuen ist auf beiden Körperseiten kein dunkel gefärbtes Augenrudiment ma-

kroskopisch sichtbar, und nur bei einem Tier war auf beiden Körperseiten ein Augenrest zu finden. Die starke Augenreduktion, die sehr langen Barteln (siehe oben: Barteldaten; 2.3.5) und die Fähigkeit zum Anlegen großer Fettreserven sind Ausdruck einer fortgeschrittenen Anpassung an den Höhlenlebensraum und deuten ein vergleichsweise hohes phylogenetisches Alter von *R. macuspanensis* an. Eine Koevolution des regressiven Merkmals Augenreduktion und des konstruktiven Merkmals Bartellänge ist allerdings nicht in allen untersuchten Fällen erkennbar. So hat *R. laluchensis* zwar kleine Augenreste, aber die Maxillarbarteln sind kürzer als bei allen anderen Höhlenarten. Bei der Ayala-Population erscheinen die Augenreste zwar etwas größer als bei den anderen Höhlenarten, mit Ausnahme von *R. zongolicensis*, dennoch hat die Ayala-Population signifikant kürzere Kinnbarteln. Nach der Theorie der neutralen Mutationen ist die Augenreduktion ein stochastischer Prozeß, bei dem sich negative Mutationen im Verlauf der Zeit akkumulieren. Bei der Bartellänge als konstruktivem Anpassungsmerkmal ist dagegen der Selektionsdruck von größter Wichtigkeit. Obwohl die Selektion längerfristig zu einer Bartelverlängerung führt, spiegeln Unterschiede in der Bartellänge nicht notwendigerweise nur das phylogenetische Alter von troglobiontischen *Rhamdia*-Arten wider, sondern auch voneinander abweichende Lebensbedingungen in den verschiedenen Höhlensystemen.

Beim statistischen Vergleich der Höhlenarten besitzt *R. zongolicensis* die größten Augenrudimente, wenn auch die Spannweite der Werte sich mit allen anderen überlappt. Die Größe des Augenrests von *R. zongolicensis* ist besonders interessant im Hinblick auf *R. reddelli*. Die Habitate beide Arten sind geographisch eng benachbart (ca. 30 km Luftlinie) (Weber, 1996), und man hat bisher keine geeigneten morphologischen Merkmale zu ihrer Unterscheidung gefunden. Die Box-Plots zeigen, daß zwischen beiden Arten nur noch eine geringe Überlappung der Werte besteht, wenn man die Extremwerte nicht beachtet. Allerdings muß man berücksichtigen, daß für die Analyse nur acht Individuen von *R. reddelli* zur Verfügung standen.

#### Bewertung:

Die in dieser Untersuchung verwendeten morphometrischen Daten richten sich nach dem Standard, den Miller (1984) mit der Beschreibung von *R. reddelli*, der ersten troglobiontischen *Rhamdia*-Art Mexikos, vorgegeben hat. Diese Art von Maßen sind in der Fischtaxonomie allgemein üblich, und sie erleichtern den direkten Vergleich der Beschreibungen. Bei eng verwandten Arten, wie den mexikanischen *Rhamdia*, stößt man allerdings auf Schwierigkeiten, da sich die Meßwerte weitgehend überlappen. Außerdem muß man die geringe Zahl der zur Verfügung stehenden Individuen berücksichtigen. Die beobachteten Unterschiede der tro-

globiontischen *Rhamdia*-Arten zum epigäischen Verwandten *R. laticauda* sind in erster Linie auf die troglomorphe Gestalt der Höhlenfische zurückzuführen. Durch parallele Evolution in Anpassung an den Höhlenlebensraum ähneln sich die verschiedenen troglobiontischen Arten sehr. Nur einige Merkmale stellen auffällige Besonderheiten der einzelnen Populationen dar, z. B. die kurzen Maxillarbarteln von *R. laluchensis* sowie die kurzen Kinnbarteln und der kurze Kopf der Ayala-Population. Die typische Kopfvergrößerung der Höhlenfische hat möglicherweise stark modifizierenden Einfluß auf den üblichen Denominator, die Standardlänge. Dies stellt die Vergleichbarkeit der als Promille der Standardlänge transformierten Daten bei der Gegenüberstellung von epigäischen und troglobiontischen Arten in Frage. Insgesamt erscheinen diese „klassischen“ Maße als weitgehend ungeeignet zur Unterscheidung der hier untersuchten Arten.

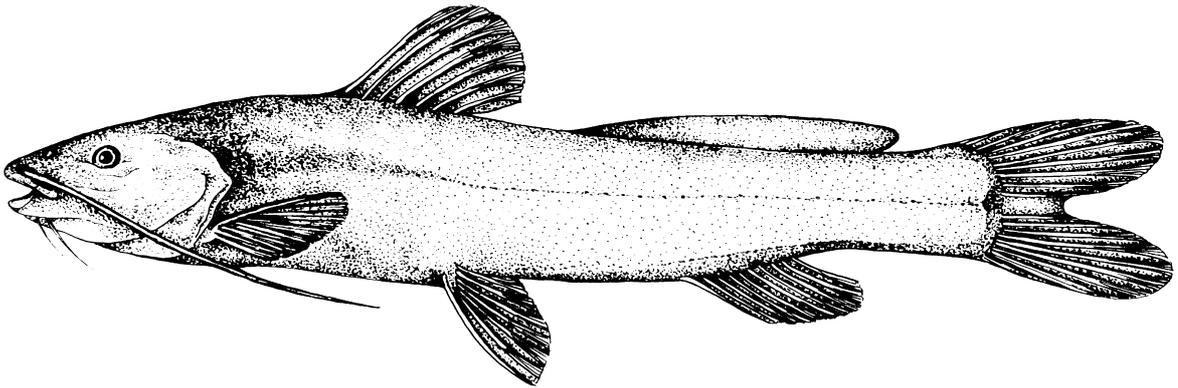
Möglicherweise ist eine multivariate Analyse anhand von Meßstrecken zwischen weitgehend feststehenden Bezugspunkten des Körpers (z. B. Hartteile) ohne Einsatz eines Denominators erfolgversprechender. Jedoch war Silfvergrip (1996) nicht in der Lage mit Hilfe der Hauptkomponenten-Faktorenanalyse (engl. principal components analysis PCA) und der Kanonischen Diskriminanzanalyse (engl. canonical discriminant analysis CDA) verschiedene Populationen von *R. quelen* zu differenzieren. Aber selbst wenn es gelingen sollte, die mexikanischen *Rhamdia*-Arten mit solchen Methoden zu unterscheiden, bleibt es aufgrund der Troglomorphien schwierig, epigäische mit troglobiontischen Populationen zu vergleichen. Wirklich geeignete diagnostische Merkmale stellen in einigen Fällen morphologische Strukturen dar, die wahrscheinlich nicht mit der Höhlenanpassung in Zusammenhang stehen, wie z. B. der charakteristische Pectoralstachel von *R. macuspanensis* (Weber & Wilkens, 1998). Unter Einbezug solcher apomorphen Merkmale soll trotz der in einigen Fällen ungenügenden morphometrischen Daten der Versuch unternommen werden, einen neuen Bestimmungsschlüssel für die bekannten mexikanischen *Rhamdia*-Arten zu entwerfen. Dafür werden die oben erarbeiteten Ergebnisse und Informationen aus der Literatur zusammengetragen und in Form einer Kurzbeschreibung für jede Art dargestellt.

#### **2.4.2. Kurzbeschreibungen**

Im folgenden wird eine Übersicht über die Merkmale und Fundorte (siehe Abb. 1, 1.4.2) der untersuchten *Rhamdia*-Arten bereitgestellt. Charakteristische Unterscheidungsmerkmale werden besonders hervorgehoben. Soweit nicht anders angegeben, sind alle Daten neu erhoben

worden. Nur in einigen Fällen wurde auf Literaturwerte zurückgegriffen. Für die Bestimmung der Augendurchmesser wurden die Exemplare aus Tabelle 2 (siehe 2.2.1) verwendet.

*Rhamdia laticauda* (Heckel in Kner, 1858)



**Abb. 12:** *Rhamdia laticauda*, oberirdische Art (aus Wilkens (2001))

Material:

Insgesamt 12 Exemplare: ZMH H7951 (3 Tiere), UMMZ 196674 (9 von 23 Tieren).

Fundort: in beiden Fällen ein Bach ( $18^{\circ}52' \text{ N}$ ,  $96^{\circ}48' \text{ W}$ ), der zum Rio Metlac führt; nahe der nördlichen Stadtgrenze von Fortin, Veracruz, Mexiko; ca. 1000 m über Meereshöhe; der Fluß gehört zum Einzugsgebiet des Rio Blanco (Abb. 1; 1.4.2).

Laut Miller (1984) ist *R. laticauda* auf der zum Atlantik entwässernden Seite Mittelamerikas vom Rio Jamapa im mexikanischen Bundesstaat Veracruz bis zum westlichen Honduras verbreitet. Auf der zum Pazifik entwässernden Seite ist die Artengruppe vom mexikanischen Bundesstaat Oaxaca bis Guatemala durch *R. parryi* vertreten. Silfvergrip (1996) betrachtet *R. parryi* als synonym mit *R. laticauda*. Seiner Meinung nach ist *R. laticauda* von Zentralmexiko bis zum nördlichen Panama verbreitet. Dies wurde durch genetische Studien von Perdices et al. (2002) bestätigt.

Meristische Merkmale:

Rückenflossenstrahlen 1/6 (10 Tiere), 1/5 (1 Tier), 2/5 (1 Tier); Analflossenstrahlen 14–16, Median 15; Brustflossenstrahlen 1/7–9, Median 1/8; Bauchflossenstrahlen 1/5, (1 Tier mit 1/4 links); Schwanzflossenstrahlen 2-4/6-7/8-9/3-5, Median 2/7/8/4

Kiemenreusendornen: (nur bei 9 Tieren bestimmt) 2-4/7-9, Median 3/9

Freie Wirbel: 37-40, Median 39

**Tab. 25: Morphometrische Daten von *R. laticauda* (n = 12) in Promille der Standardlänge (s = Standardabweichung).**

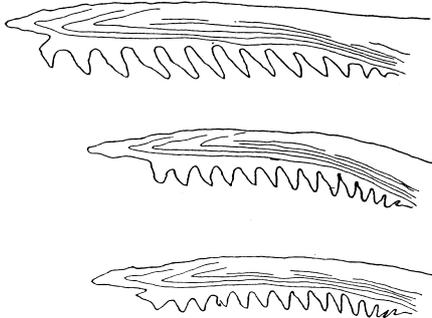
Merkmal	Spannweite	Mittel	s
Standardlänge (mm)	75,7 - 162,0	123,2	24,0
Prädorsallänge	307 - 342	325,3	10,8
Präanallänge	640 - 669	655,2	10,2
Analisisbeginn bis Caudalisbasis	329 - 368	346,8	12,8
Schwanzstiellänge	181 - 221	203,5	10,7
Schwanzstielhöhe	110 - 151	134,4	12,4
Körperhöhe	184 - 225	205,4	12,9
Kopflänge	197 - 239	219,8	10,3
Kopfbreite	179 - 202	188,2	6,9
Maulbreite	88 - 100	94,2	3,3
Maxillartbartlänge	279 - 489	329,9	54,8
Länge der äußeren Kinnbarteln	141 - 229	164,8	22,7
Länge der inneren Kinnbarteln	72 - 116	94,0	10,4
Fettflossenlänge	241 - 315	275,8	21,9
Fettflossenhöhe	24 - 39	32,3	4,0
Länge der Afterflossenbasis	134 - 156	144,3	8,4
Brustflossenlänge	137 - 165	145,3	9,4
Länge des Brustflossenstachels	61 - 96	80,7	8,4
Augendurchmesser	29 - 42	36,7	2,8

Unterscheidungsmerkmale:

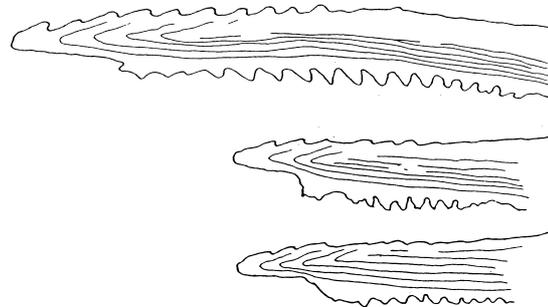
*R. laticauda* unterscheidet sich von der anderen oberirdischen Art Mexikos *R. guatemalensis* (Günther, 1864) durch die Kombination folgender Merkmale:

Nur der posteriore Rand des Pectoralstachels mit regelmäßig angeordneten, kräftigen Serrae, der anteriore Rand glatt (Abb. 13) vs. posteriorer Rand des Pectoralstachels mit unregelmäßig angeordneten, relativ schwachen Serrae; der anteriore Rand mit Serrae, die zur Stachelspitze an Größe zunehmen (Abb. 14). Occipitalprozeß kurz, erreicht nur die Hälfte der Strecke zwischen Hinterhaupt und Dorsalisbeginn vs. Occipitalprozeß lang, erstreckt sich meist über mehr als die Hälfte der Strecke zwischen Hinterhaupt und Dorsalisbasis. Maxillartbarteln kurz,

reichen meist nur bis zur Mitte der Dorsalisbasis zurück vs. Maxillarbarteln lang, reichen zurück bis über den Beginn der Fettflosse hinaus.



**Abb. 13: Auswahl von Pectoralstacheln von *R. laticauda*. Vorderer Rand (oben) glatt. Hinterer Rand mit kräftigen Serrae.**



**Abb. 14: Auswahl von Pectoralstacheln von *R. guatemalensis*. Vorderer Rand (oben) gezähnt. Hinterer Rand mit kleinen, unregelmäßigen Serrae.**

*R. laticauda* unterscheidet sich von den troglobiontischen *Rhamdia*-Arten Mexikos durch die Kombination folgender Merkmale (die Spannweiten umfassen alle Höhlenarten zusammen):

Dunkle Körperpigmentierung vs. Körperpigmentierung mehr oder weniger reduziert, schmutzig-weiße Färbung. Augen voll entwickelt vs. Augen mehr oder weniger reduziert, häufig im Kopfgewebe versunken (29 – 42 vs. 0 – 32). Barteln kurz (Maxillarbarteln 279 – 489 vs. 270 – 754; äußere Kinnbarteln 141 – 229 vs. 159 – 337; innere Kinnbarteln 72 – 116 vs. 90 – 190). Kopf klein (Kopflänge 197 – 239 vs. 216 – 282; Maulbreite 88 – 100 vs. 82 – 127). Fettflosse kurz (241 – 315 vs. 238 – 397). Brustflossen kurz (Brustflossenlänge 137 – 165 vs. 125 – 190; Pectoralstachellänge 61 – 96 vs. 65 – 117). Anzahl gefächerter Weichstrahlen der Brustflosse maximal 9 vs. 10 – 11.

*Rhamdia reddelli* Miller, 1984

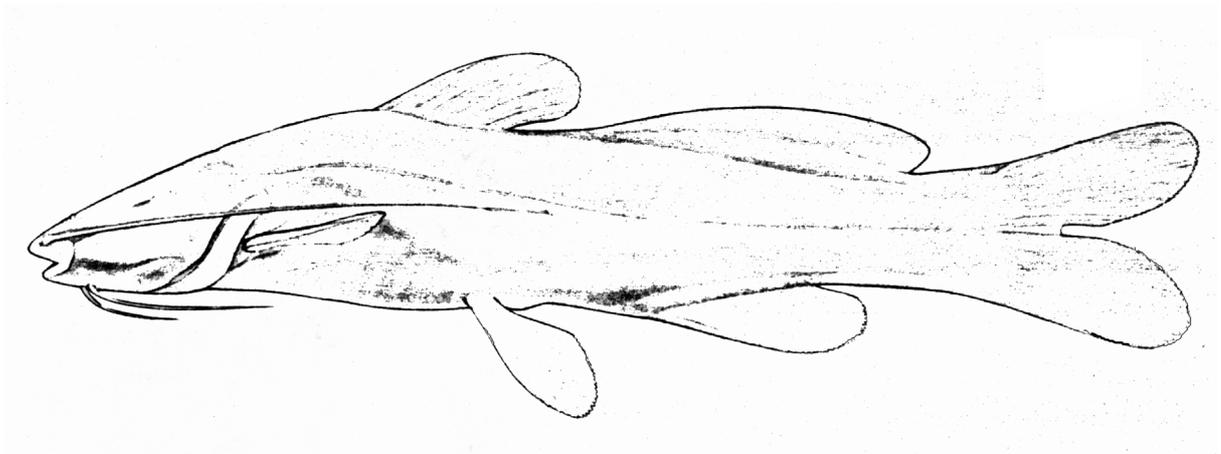


Abb. 15: *Rhamdia reddelli* (aus Miller (1984))

Material:

Insgesamt 8 Exemplare, nicht inventarisiert.

Fundort: Cueva del Nacimiento del Rio San Antonio (*locus typicus*), ca. 9 km südwestlich von Acatlan, Oaxaca, Mexiko; ca. 100 m über Meereshöhe. Genaue Koordinaten sind nicht bekannt. Der Rio San Antonio gehört zum Einzugsgebiet des Rio Tonto (Abb. 1; 1.4.2).

Der zugängliche Teil des Hauptarms der Höhle hat ein gleichmäßiges Gefälle und erstreckt sich über ca. 500 m mit einer Breite von 10 – 30 m und einer Höhe von 11 m. Der Höhlenbach entspringt aus einem Becken am Fuße eines Deckeneinbruchs. In der Trockenzeit ist der Bach nur ca. 0,5 m breit mit etwa 10 cm Tiefe und fließt mit schneller Strömung über den vorwiegend lehmig-sandigen Höhlenboden (Wilkens et al., 1991). Nach ca. 130 m gibt es ein zweites Becken. Nach weiteren 190 m verschwindet der Bach in einer unzugänglichen tieferen Passage. Mit Ausnahme eines kurzen Teilstücks bleibt der Bach unsichtbar, bis er am Höhlenzugang aus den Spalten im Schutt eines Einbruchs als Rio San Antonio zutage tritt. Nach ergiebigen Regenfällen steigt das Wasser in der Höhle stark an und erhält Zulauf aus mehreren Seitenarmen. Dann kann die Höhle zumindest in einigen Bereichen bis zur Höhlendecke mit Wasser gefüllt sein. Im Februar 1988 betrug die Wassertemperatur 22°C (Wilkens et al., 1991).

Die San Antonio Höhle hat eine reiche aquatische und terrestrische Fauna, z. B. vier Crustaceen-Arten, Muscheln, terrestrische Asseln, Tausendfüßler, Spinnen und Weberknechte. Auch Fledermäuse sind beobachtet worden.

Exemplare von *R. reddelli* sind vorwiegend in den beiden Becken und in langsam fließenden Bereichen des Höhlenbachs zu finden.

Im folgenden sind auch die Daten der 12 Typen aus der Beschreibung von *R. reddelli* angegeben (rechte Spalte der Tabelle 26) (Miller, 1984).

Meristische Merkmale:

Rückenflossenstrahlen 1/6; Analflossenstrahlen 13-16 (13-14 nach Miller), Median 15; Brustflossenstrahlen 1/8–11 (1/10-11 nach Miller), Median 1/10; Bauchflossenstrahlen 1/5; Schwanzflossenstrahlen 2-4/7-8/8-9/4-6, Median 3/7/8/5

Kiemensendornen 2-3/8-12 (3-4/8-12 nach Miller), Median 3/10

Freie Wirbel: 37-39, Median 38

**Tab. 26: Morphometrische Daten von *R. reddelli* (n = 8) in Promille der Standardlänge (s = Standardabweichung). In der rechten Spalte sind die Daten aus der Artbeschreibung (Miller, 1984) angegeben (n = 12).**

Merkmalsname	Spannweite	Mittel	s	Spannweite	Mittel
Standardlänge (mm)	57,9 - 95,8	68,3	13,1	50,3 - 98,5	76,8
Prädorsallänge	358 - 383	365,9	8,6	366 - 414	385
Präanallänge	662 - 689	680,6	9,2	640 - 707	675
Analbeginn bis Caudalisbasis	315 - 342	325,6	9,3	300 - 356	335
Schwanzstielhöhe	173 - 200	184,6	7,9	163 - 206	186
Schwanzstielhöhe	88 - 112	101,3	7,7	99 - 130	119
Körperhöhe	154 - 203	177,1	14,9	163 - 234	194
Kopflänge	253 - 282	263,3	9,2	278 - 310	295
Kopfbreite	168 - 199	191,0	9,7	138 - 171	155
Maulbreite	111 - 119	114,3	2,7	127 - 151	142
Maxillartastlänge	431 - 594	515,1	49,3	337 - 516	466
Länge der äußeren Kinnbarteln	229 - 275	246,8	16,0	175 - 287	229
Länge der inneren Kinnbarteln	127 - 143	135,9	7,7	104 - 161	127
Fettflossenlänge	296 - 345	318,8	14,8	337 - 417	377
Fettflossenhöhe	28 - 44	35,8	5,3	29 - 49	42
Länge der Afterflossenbasis	133 - 142	138,6	3,5	131 - 158	145
Brustflossenlänge	158 - 177	170,4	6,3	157 - 191	103
Länge des Brustflossenstachels	93 - 106	100,1	5,1	91 - 121	223
Augenrudimentdurchmesser	6,2 - 18,4	10,1	3,6		

Unterscheidungsmerkmale:

Von der oberirdischen Art *R. guatemalensis* unterscheidet sich *R. reddelli* als Mitglied der *R. laticauda*-Artengruppe durch die Zähnelung des Pectoralstachels (Abb. 16) und den kurzen

Occipitalprozeß (siehe Kurzbeschreibung *R. laticauda*), jedoch nicht in der Maxillarbartellänge. Vom epigäischen Verwandten *R. laticauda* unterscheidet sich *R. reddelli* in den typischen Höhlenfischmerkmalen (siehe Kurzbeschreibung *R. laticauda*).



**Abb. 16: Pectoralstachel von *R. reddelli***

*R. reddelli* unterscheidet sich von den anderen troglobiontischen *Rhamdia*-Arten in folgenden Merkmalen:

Von *R. macuspanensis* durch die Merkmalskombination von kürzeren Barteln (Maxillarbarteln 431 – 594 vs. 418 – 754; äußere Kinnbarteln 229 – 275 vs. 195 – 337; innere Kinnbarteln 127 – 143 vs. 143 – 190); größerem Augenrudimentdurchmesser (6,2 – 18,4 vs. 0,0 – 4,4); einspitzigen Serrae am Pectoralstachel.

Von *R. laluchensis* durch längere Maxillarbarteln (431 – 594 vs. 392 – 473).

Von der Ayala-Population durch die Kombination von längeren Kinnbarteln (äußere Kinnbarteln 229 – 275 vs. 159 – 234; innere Kinnbarteln 127 – 143 vs. 90 – 129); größerem Kopf (Kopflänge 253 – 282 vs. 216 – 250; Maulbreite 111 – 119 vs. 82 – 113); kleinerer Fettflosse (Fettflossenlänge 296 – 345 vs. 324 – 397; Fettflossenhöhe 28 – 44 vs. 39 – 60); längerer Brustflossen (158 – 177 vs. 152 – 171); nicht kreuzförmig verschmolzener Coronalporen.

Von *R. zongolicensis* durch die kleineren Augenrudimente (6,2 – 18,4 vs. 3,4 – 31,8).

Die Anzahl der Reusendornen auf dem unteren Ast des ersten Kiemenbogens kann bei *R. reddelli* höhere Maximalwerte als bei allen anderen untersuchten Arten aufweisen (8 – 12 vs. 7 – 9).

Die meisten neu ermittelten Werte entsprechen weitgehend den Werten aus der Artbeschreibung von *R. reddelli* (Miller, 1984). Es gibt jedoch auffällige Diskrepanzen. So ist die von Miller festgestellte Kopflänge und die Maulbreite deutlich höher, während die Kopfbreite geringer ausfällt. Bei den Werten für die Fettflossenlänge gibt es kaum Überlappung, die Adiposa ist nach der Artbeschreibung viel länger. Die Typenserie stand für eine Untersuchung nicht zur Verfügung, deshalb bleiben diese Differenzen hier ungeklärt. Möglicherweise spielen subjektive Unterschiede in den Meßmethoden eine Rolle.

*Rhamdia zongolicensis* Wilkens, 1993

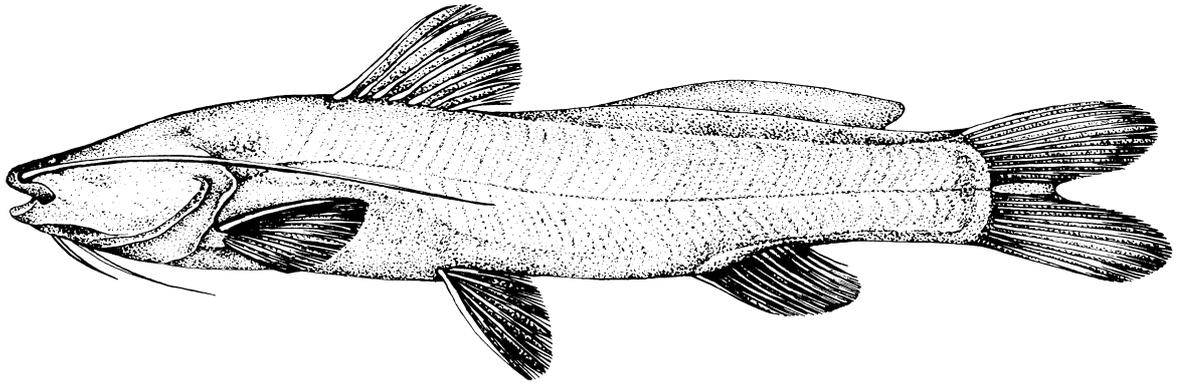


Abb. 17: *Rhamdia zongolicensis* (aus Wilkens (1993))

Material:

Insgesamt 19 Exemplare: ZMH 8249 (Holotyp), ZMH 8250 (3 Paratypen), 15 Exemplare nicht inventarisiert. Für die Bestimmung der Augenrudimentdurchmesser wurden die Typusexemplare nicht herangezogen.

Fundort: Cueva del Ostoc oder Cueva del Tunel (*locus typicus*), an der unbefestigten Straße von Comalapa nach Tezonapa, ca. 2 bis 4 km nordwestlich des Nacimiento del Rio Tonto (Robertson, 1983a), Sierra de Zongolica, Veracruz, Mexiko, ca. 250 m über Meereshöhe (Abb. 1). Genaue Koordinaten sind nicht bekannt.

Der zugängliche Teil der Höhle ist etwa 160 m lang, bis zu 15 m breit und bis zu 5 m hoch (Robertson, 1983b). Es gibt keine Verbindung zu einem ständigen Oberflächengewässer. In der Trockenzeit sind nur drei größere Becken von etwa 1 m Tiefe vorhanden. Nach starkem Regen wird die Höhle wahrscheinlich durch ansteigendes Wasser aus dem Untergrund weitgehend gefüllt. Aber auch vom Eingang her strömt anscheinend Wasser ein, dies würde die große Menge organischer Substanz (z. B. Holzreste) im ersten Becken erklären. Im Dezember 1981 betrug die Wassertemperatur 19,5°C im ersten Becken und 21°C im hinteren Becken (Robertson, 1983b).

In der Cueva del Ostoc wurde neben *R. zongolicensis* keine weitere aquatische Fauna gefunden. Das ist wahrscheinlich die Erklärung für die starke Auszehrung durch Hunger, die bisher bei allen Wildfängen beobachtet wurde (Wilkens, 1993). Nahrung steht wahrscheinlich nur nach Hochwassern zur Verfügung. Die terrestrische Fauna besteht aus Asseln, Tausendfüßlern, Diplura, Diptera, Spinnen und Grillen (Robertson, 1983b).

Meristische Merkmale:

Rückenflossenstrahlen 1/6; Analflossenstrahlen 14–17, Median 15; Brustflossenstrahlen 1/9–10, Median 1/9; Bauchflossenstrahlen 1/5, (1 Tier mit nur 2 ungeteilten Weichstrahlen rechts); Schwanzflossenstrahlen 2-4/6-7/8-10/3-5, Median 3/7/8/5

Kiemenreusendornen: (nur bei 13 Tieren bestimmt) 2-3/7-8, Median 3/8

Freie Wirbel: 36-40, Median 39

**Tab. 27: Morphometrische Daten von *R. zongolicensis* (n = 19) in Promille der Standardlänge (s = Standardabweichung).**

Merkmals	Spannweite	Mittel	s
Standardlänge (mm)	49,6 - 97,0	68,7	12,8
Prädorsallänge	338 - 397	372,1	16,0
Präanallänge	651 - 708	681,1	17,5
Analisisbeginn bis Caudalisbasis	305 - 357	324,7	15,1
Schwanzstiellänge	155 - 210	180,4	12,3
Schwanzstielhöhe	68 - 125	103,9	11,8
Körperhöhe	112 - 205	163,8	24,2
Kopflänge	231 - 277	260,9	12,8
Kopfbreite	167 - 223	199,5	14,6
Maulbreite	90 - 122	109,7	6,9
Maxillarbartellänge	466 - 612	534,2	40,9
Länge der äußeren Kinnbarteln	177 - 266	235,5	20,8
Länge der inneren Kinnbarteln	100 - 145	126,5	12,1
Fettflossenlänge	268 - 340	302,7	23,7
Fettflossenhöhe	24 - 52	41,3	7,1
Länge der Afterflossenbasis	128 - 165	143,4	10,7
Brustflossenlänge	154 - 185	170,9	7,5
Länge des Brustflossenstachels	82 - 115	102,2	7,6
Augenrudimentdurchmesser	3,4 - 31,8	21,3	5,9

Unterscheidungsmerkmale:

Von der oberirdischen Art *R. guatemalensis* unterscheidet sich *R. zongolicensis* als Mitglied der *R. laticauda*-Artengruppe durch die Zähnelung des Pectoralstachels (Abb. 18) und den kurzen Occipitalprozeß (siehe Kurzbeschreibung *R. laticauda*), jedoch nicht in der Maxillarbartellänge. Vom epigäischen Verwandten *R. laticauda* unterscheidet sich *R. zongolicensis* in den typischen Höhlenfischmerkmalen (siehe Kurzbeschreibung *R. laticauda*).



**Abb. 18: Pectoralstachel von *R. zongolicensis***

*R. zongolicensis* unterscheidet sich von den anderen troglobiontischen *Rhamdia*-Arten in folgenden Merkmalen:

Von *R. macuspanensis* durch die Merkmalskombination von kürzeren Barteln (Maxillarbarteln 466 – 612 vs. 418 – 754; äußere Kinnbarteln 177 – 266 vs. 195 – 337; innere Kinnbarteln 100 – 145 vs. 143 – 190); längerer Afterflosse (128 – 165 vs. 88 – 147); größerem Augenrudimentdurchmesser (3,4 – 31,8 vs. 0,0 – 4,4); einspitzigen Serrae am Pectoralstachel.

Von *R. laluchensis* durch längere Maxillarbarteln (466 – 612 vs. 392 – 473); längerer Afterflosse (128 – 165 vs. 116 – 142); größerem Augenrestdurchmesser (3,4 – 31,8 vs. 3,0 – 15,6).

Von der Ayala-Population durch die Kombination von längeren Kinnbarteln (äußere Kinnbarteln 177 – 266 vs. 159 – 234; innere Kinnbarteln 100 – 145 vs. 90 – 129); größerem Kopf (Kopflänge 231 – 277 vs. 216 – 250; Maulbreite 90 – 122 vs. 82 – 113); kleinerer Fettflosse (Fettflossenlänge 268 – 340 vs. 324 – 397; Fettflossenhöhe 24 – 52 vs. 39 – 60); längerer Brustflossen (154 – 185 vs. 152 – 171); längerer Afterflosse (128 – 165 vs. 113 – 150); größerem Augenrudimentdurchmesser (3,4 – 31,8 vs. 4,7 – 21,1); nicht kreuzförmig verschmolzenen Coronalporen.

Von *R. reddelli* durch die größeren Augenrudimente (3,4 – 31,8 vs. 6,2 – 18,4). Die Anzahl der Kiemenreusendornen auf dem unteren Ast des ersten Kiemenbogens kann geringer sein (7 – 8 vs. 8 – 12).

*Rhamdia laluchensis* Weber, Allegrucci & Sbordoni, 2003

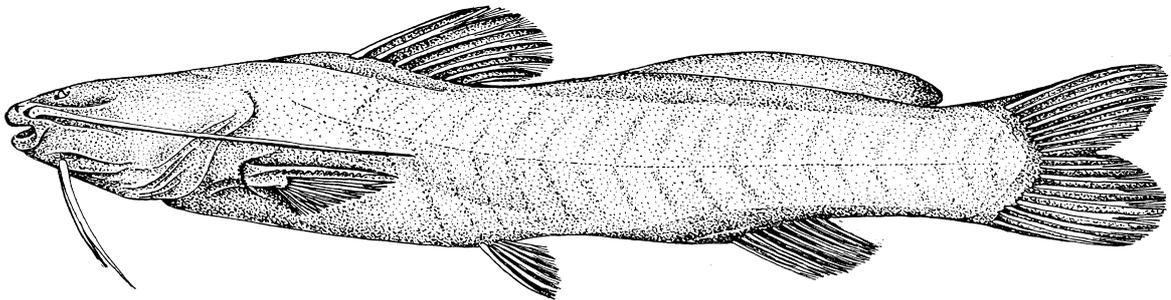


Abb. 19: *Rhamdia laluchensis* (aus Weber et al., 2003)

Material:

Insgesamt 10 Exemplare: ZMH 9373 (Holotyp), ZMH 9374 (4 Paratypen), BMNH 1982.10.27:1-5 (5 Paratypen).

Fundort: Sistema de La Lucha (*locus typicus*), Eingang zum Höhlensystem (17°03'40"N, 93°53'23"W) ungefähr 5 km südwestlich des Dorfes Aguablanca am Ostufer des Malpaso Staueses (Presa Nezahualcoyotl), Municipio Ocozacoautla, Chiapas, Mexiko, ca. 360 m über Meereshöhe (Abb. 1).

Der zugängliche Teil der Höhle ist etwa 1300 m lang, nach 650 m unterbrochen durch eine große Doline (span. Sotano) von 250 m Durchmesser und 200 m Tiefe (Gambari & Topani, 1986; Sbordoni et al., 1986). In der Trockenzeit wird das System von einem schmalen Bach durchflossen, der in einem Becken am Ende des oberen Höhlenteils entspringt. Er fließt über vorwiegend sandig-schlammigen Grund und unter dem Nordrand des Sotano entlang in den unteren Teil des Systems hinein. Dort befindet sich ein ca. 140 m langes zweites Becken. Anschließend verschwindet der Wasserlauf im Untergrund und tritt erst außerhalb der Höhle wieder zutage. Der untere Höhlenteil ist ca. 25 m breit und 20 m hoch, doch der Teil oberhalb des Sotano ist zu einer großen Halle von bis zu 70 m Breite und 60 m Höhe erweitert. Das Wasser hat dort enorme sandig-schlammige Dünen von bis zu 45 m Höhe geformt. Diese Dünen und das Vorhandensein von Treibholz hoch in den Wänden der Höhle und des Sotano zeigen, daß der Wasserspiegel nach ergiebigen Regenfällen dramatisch ansteigen kann. Im April 1986 betrug die Wassertemperatur in der Höhle 19°C (Sbordoni et al., 1987).

Das La Lucha-Höhlensystem hat eine reiche aquatische und terrestrische Fauna (Sbordoni et al., 1986, 1987). Neben Exemplaren von *R. laluchensis*, die vor allem in den beiden Becken

zahlreich vertreten sind, gibt es zwei Arten von Decapoda. Die Insektenfauna wird von Nematocera und Carabidae beherrscht. Fledermäuse sind nicht dokumentiert.

Meristische Merkmale:

Rückenflossenstrahlen 1/6; Analflossenstrahlen 13-16, Median 14-15; Brustflossenstrahlen 1/10; Bauchflossenstrahlen 1/5, (1 Tier mit 1/4 an beiden Körperseiten); Schwanzflossenstrahlen 2-4/7/8/4-6, Median 3/7/8/5

Kiemensensindornen: (nur bei 7 Tieren bestimmt) 2-3/8-9, Median 2/8

Freie Wirbel: 38-39, Median 39

**Tab. 28: Morphometrische Daten von *R. laluchensis* (n = 10) in Promille der Standardlänge (s = Standardabweichung).**

Merkmal	Spannweite	Mittel	s
Standardlänge (mm)	60,2 - 119,5	81,6	20,8
Prädorsallänge	351 - 389	365,3	11,9
Präanallänge	650 - 706	677,4	14,5
Analisisbeginn bis Caudalisbasis	294 - 335	318,7	12,7
Schwanzstiellänge	177 - 206	189,3	9,8
Schwanzstielhöhe	93 - 122	106,6	8,9
Körperhöhe	166 - 227	187,2	19,1
Kopflänge	246 - 271	258,0	8,1
Kopfbreite	184 - 219	204,2	13,2
Maulbreite	101 - 127	112,3	10,1
Maxillartbartlänge	392 - 473	434,4	24,7
Länge der äußeren Kinnbarteln	204 - 261	236,6	18,5
Länge der inneren Kinnbarteln	112 - 144	132,3	10,0
Fettflossenlänge	269 - 318	296,3	13,6
Fettflossenhöhe	24 - 43	33,4	5,4
Länge der Afterflossenbasis	116 - 142	129,8	8,3
Brustflossenlänge	144 - 175	164,3	9,8
Länge des Brustflossenstachels	84 - 101	95,6	5,4
Augenrudimentdurchmesser	3,0 - 15,6	8,5	4,2

Unterscheidungsmerkmale:

Von der oberirdischen Art *R. guatemalensis* unterscheidet sich *R. laluchensis* als Mitglied der *R. laticauda*-Artengruppe durch die Zähnelung des Pectoralstachels (Abb. 20) und den kurzen Occipitalprozeß (siehe Kurzbeschreibung *R. laticauda*), jedoch nicht in der Maxillartbartlänge. Vom epigäischen Verwandten *R. laticauda* unterscheidet sich *R. laluchensis* in den typischen Höhlenfischmerkmalen (siehe Kurzbeschreibung *R. laticauda*).



**Abb. 20: Pectoralstachel von *R. laluchensis***

*R. laluchensis* unterscheidet sich von den anderen troglobiontischen *Rhamdia*-Arten in folgenden Merkmalen:

Von *R. macuspanensis* durch die Merkmalskombination von kürzeren Barteln (Maxillarbarteln 392 – 473 vs. 418 – 754; äußere Kinnbarteln 204 – 261 vs. 195 – 337; innere Kinnbarteln 112 – 144 vs. 143 – 190); größerem Augenrudimentdurchmesser (3,0 – 15,6 vs. 0,0 – 4,4); einspitzigen Serrae am Pectoralstachel.

Von der Ayala-Population durch die Kombination von kürzeren Maxillarbarteln (392 – 473 vs. 270 – 578); längeren Kinnbarteln (äußere Kinnbarteln 204 – 261 vs. 159 – 234; innere Kinnbarteln 112 – 144 vs. 90 – 129); größerem Kopf (Kopflänge 246 – 271 vs. 216 - 250; Maulbreite 101 – 127 vs. 82 - 113); kleinerer Fettflosse (Fettflossenlänge 269 - 318 vs. 324 – 397; Fettflossenhöhe 24 – 43 vs. 39 – 60); längerer Brustflossen (144 - 175 vs. 152 – 171); nicht kreuzförmig verschmolzenen Coronalporen.

Von *R. reddelli* durch kürzere Maxillarbarteln (392 – 473 vs. 431 – 594).

Von *R. zongolicensis* durch kürzere Maxillarbarteln (392 – 473 vs. 466 – 612); kürzerer Afterflossenbasis (116 – 142 vs. 128 – 165); geringeren Augenrestdurchmesser (3,0 – 15,6 vs. 3,4 – 31,8).

Insgesamt erweisen sich die signifikant kürzeren Maxillarbarteln als diagnostisches Merkmal dieser Art (Weber et al., 2003).

*Rhamdia macuspanensis* Weber & Wilkens, 1998

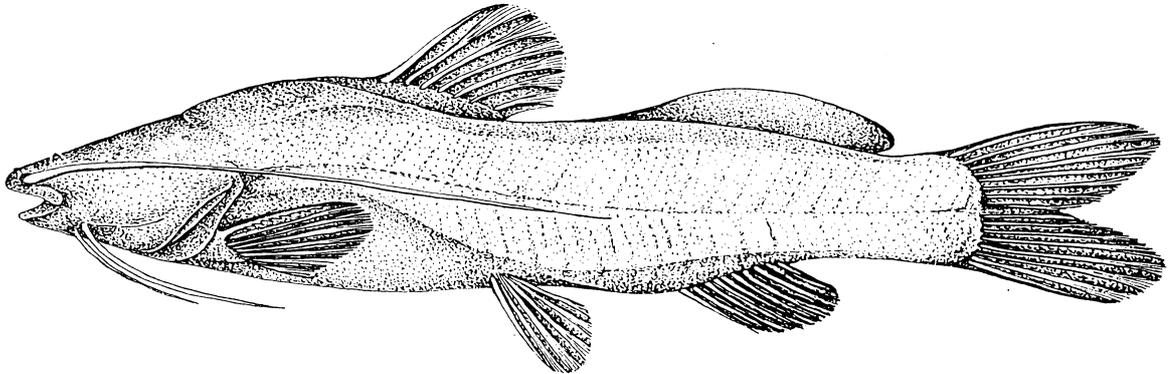


Abb. 21: *Rhamdia macuspanensis* (aus Weber & Wilkens (1998))

Material:

Insgesamt 14 Exemplare: ZMH 8874 (Holotyp), ZMH 8875 (1 Paratyp), ZMH 8876 (8 Paratypen), 4 Exemplare nicht inventarisiert. Für die Bestimmung der Augenrudimentdurchmesser wurden nur 10 Exemplare herangezogen (siehe Tabelle in 2.2.1.)

Dazu ein Exemplar mit dem Habitus eines Oberflächenfisches, d. h. dunkel pigmentiert und mit entwickelten Augen.

Fundort: Grutas de Agua Blanca (*locus typicus*) (17°37'15,5"N, 92°28'22,6"W), Balneario de Agua Blanca bei km 64,9 der Carretera Federal (Bundesstraße) 186 von Villahermosa nach Chetumal, ca. 20 km südöstlich von Macuspana, Tabasco, Mexiko (Abb. 1).

Der zugängliche Teil der Höhle besteht aus einem rechten und einem linken Arm (Weber & Wilkens, 1998). In der Trockenzeit entspringt ein Bach aus dem linken Arm, der über mehrere kleine Kaskaden zu Tal fließt. Im Eingangsbereich herrscht eine schnelle Strömung über kiesigen Grund vor, doch tiefer im Inneren des linken Höhlenarms gibt es mehrere ruhige Becken von manchmal mehr als 1 m Tiefe und vorwiegend felsigem Grund. Dieser Teil des Höhlensystems ist ca. 200 m lang. Der rechte Höhlenarm ist kurz nach dem Eingang durch einen Deckeneinbruch weitgehend versperrt. Nach dem Überklettern der Felsen erreicht man ein größeres Becken, in das ein kleiner, schnell fließender Bach von rechts einmündet.

Das Fehlen von organischen Bruchstücken sowie größerer Schlamm- und Sandablagerungen deutet auf starke Strömung bei Hochwasser hin. Deutliche Wasserstandsschwankungen können wahrscheinlich sehr kurzfristig auftreten. Im April 1997 konnte z. B. ein Absinken des Wasserspiegels um 20 – 30 cm von einem Tag zum nächsten beobachtet werden. Die Was-

sertemperatur betrug 22°C. Exemplare von *R. macuspanensis* wurden in den Becken beider Höhlenarme gefangen. Wahrscheinlich besteht eine direkte Verbindung zwischen dem Becken des rechten und dem Wasserlauf des linken Höhlenarmes. Alle Exemplare sind sehr gut ernährt. Röntgenaufnahmen der Fische zeigten, daß sieben Individuen kleine Schnecken gefressen hatten. Als aquatische Begleitfauna sind nur zwei große Krebse mit epigäischem Habitus gefunden worden. Im rechten Höhlenarm gab es eine dichte Wolke kleiner Diptera in der Luft. Auch Fledermäuse sind in beiden Höhlenarmen beobachtet worden. Im Becken des rechten Höhlenarms wurde ein großes (17,1 cm SL) und gut genährtes *Rhamdia*-Exemplar mit epigäischem Habitus (d. h. dunkel pigmentiert und mit entwickelten Augen) gefangen. Aufgrund der langen Maxillartasteln und der anterioren Bezahnung der Pectoralstachel wurde es zunächst als Vertreter von *R. guatemalensis* betrachtet (Weber & Wilkens, 1998). Der verhältnismäßig kleine Augendurchmesser und die spezielle Form der Pectoralstacheln ließen jedoch den Verdacht aufkommen, es könne sich um einen Hybriden von *R. macuspanensis* mit einem epigäischen Gattungsvertreter handeln.

#### Meristische Merkmale:

Rückenflossenstrahlen 1/6 (ein Tier mit 1/7); Analflossenstrahlen 13-16, Median 14; Brustflossenstrahlen 1/8–10, Median 1/9; Bauchflossenstrahlen 1/5 (1 Tier mit 1/6 an jeder Körperseite); Schwanzflossenstrahlen 2-3/7/7-11/2-5, Median 2-3/7/8/4

Kiemenreusendornen: (nur bei 3 Tieren bestimmt) 2-3/8-9, Median 3/8

Freie Wirbel: 36-38, Median 37

#### Meristische Merkmale des Exemplars mit epigäischem Habitus (mutmaßlicher Hybrid):

Rückenflossenstrahlen 1/6; Analflossenstrahlen 1/6; Brustflossenstrahlen 1/9; Bauchflossenstrahlen 1/5; Schwanzflossenstrahlen 2/7/8/3

Kiemenreusendornen: 2/8

Freie Wirbel: 38

**Tab. 29: Morphometrische Daten von *R. macuspanensis* (n = 14) und des mutmaßlichen Hybrids aus den Grutas de Agua Blanca (n = 1) in Promille der Standardlänge (s = Standardabweichung).**

Merkmal	Spannweite	Mittel	s	Hybrid (?)
Standardlänge (mm)	48,4 - 138,0	114,1	24,8	171,0
Prädorsallänge	322 - 393	361,6	19,9	337
Präanallänge	657 - 715	687,4	14,4	673
Analisisbeginn bis Caudalisbasis	299 - 352	315,4	14,8	311
Schwanzstiellänge	159 - 202	180,1	14,4	174
Schwanzstielhöhe	102 - 142	121,6	11,5	112
Körperhöhe	148 - 226	199,0	20,9	211
Kopflänge	186 - 271	242,8	22,8	239
Kopfbreite	172 - 219	195,2	12,7	214
Maulbreite	91 - 123	107,4	9,0	109
Maxillarbartellänge	418 - 754	611,3	83,5	699 / 692
Länge der äußeren Kinnbarteln	195 - 337	285,9	36,3	299 / 316
Länge der inneren Kinnbarteln	143 - 190	159,4	14,1	162 / 176
Fettflossenlänge	238 - 359	324,9	32,4	346
Fettflossenhöhe	36 - 68	48,9	9,0	46
Länge der Afterflossenbasis	88 - 147	129,1	15,7	147
Brustflossenlänge	161 - 190	172,1	8,8	167 / abgetrennt
Länge des Brustflossenstachels	79 - 117	99,6	12,0	112 / abgetrennt
Augenrudimentdurchmesser	0,0 - 4,4	0,5	1,1	32 / 30

Unterscheidungsmerkmale:

Von der oberirdischen Art *R. guatemalensis* unterscheidet sich *R. macuspanensis* als Mitglied der *R. laticauda*-Artengruppe durch die Zähnelung des Pectoralstachels und den kurzen Occipitalprozeß (siehe Kurzbeschreibung *R. laticauda*), jedoch nicht in der Maxillarbartellänge. Vom epigäischen Verwandten *R. laticauda* unterscheidet sich *R. macuspanensis* in den typischen Höhlenfischmerkmalen (siehe Kurzbeschreibung *R. laticauda*). Ein charakteristisches Merkmal dieser Art ist die besondere Ausbildung der Pectoralstachel mit zwei- oder dreispitzigen Serrae (Abb. 22).



**Abb. 22: Pectoralstachel von *R. macuspanensis* mit zwei- bis dreispitzigen Serrae am hinteren Rand (unten).**

*R. macuspanensis* unterscheidet sich von den anderen troglobiontischen *Rhamdia*-Arten in folgenden Merkmalen (die Spannweiten umfassen alle Höhlenarten zusammen):

Sehr lange Barteln (Maxillarbarteln 418 – 754 vs. 270 – 612; äußere Kinnbarteln 195 – 337 vs. 159 – 275; innere Kinnbarteln 143 – 190 vs. 90 – 145); sehr kleines Augenrudiment (0,0 – 4,4 vs. 3,0 – 31,8).

Von der Ayala-Population außerdem durch den größeren Kopf (Kopflänge 186 – 271 vs. 216 – 250; Maulbreite 91 – 123 vs. 82 - 113); längeren Brustflossen (161 – 190 vs. 152 – 171); den nicht kreuzförmig verschmolzenen Coronalporen.

Von *R. zongolicensis* außerdem durch die kürzere Analisbasis (88 – 147 vs. 128 – 165).

*R. macuspanensis* hat eine große Fettflosse (Fettflossenlänge 238 – 359; Fettflossenhöhe 36 – 68), intermediär zwischen der Ayala-Population (Fettflossenlänge 324 – 397; Fettflossenhöhe 39 – 60) und den anderen Höhlenarten (Fettflossenlänge 268 – 345; Fettflossenhöhe 24 – 52).

Die meristischen und morphometrischen Daten des mutmaßlichen Hybrids decken sich voll mit den Spannweiten von *R. macuspanensis*, mit Ausnahme des Augendurchmessers. Die einzigen bisher gefundenen morphologischen Unterschiede sind demnach lediglich die dunkle Körperfärbung, der große Augendurchmesser und die Form des Pectoralstachels. Letzterer ist bei diesem Individuum intermediär zwischen *R. macuspanensis* (Abb. 23) und der oberirdischen Art *R. guatemalensis* (Abb. 14). Der Hinterrand des Brustflossenstachels (Abb. 24) ist mit unregelmäßigen Serrae besetzt, wie es für *R. guatemalensis* typisch ist, jedoch sind die Serrae deutlich größer und oft mehrspitzig, wie bei einem Stachel von *R. macuspanensis*. Der Vorderrand hat an der Stachelspitze mehrere schwache Serrae. Wie erwähnt ist eine Zähnelung des anterioren Stachelrands ein charakteristisches Merkmal für *R. guatemalensis*. Bei *R. macuspanensis* ist der Rand glatt. Ähnliche intermediäre Stacheln kann man auch bei den Laborkreuzungen zwischen *R. guatemalensis* und mit *R. zongolicensis* finden (Abb.25). Sie haben die kräftige Zähnelung am Hinterrand wie *R. zongolicensis* (Abb. 18) und eine schwache Zähnelung am Vorderrand. Die Kreuzung von *R. laticauda* mit *R. zongolicensis* hat einen glatten Vorderrand. Dies war zu erwarten, da beide Arten zur *R. laticauda*-Artengruppe gehören.



Abb. 23 (= Abb. 22): Pectoralstachel von *R. macuspanensis* mit mehrspitzigen Serrae am hinteren Rand (unten).

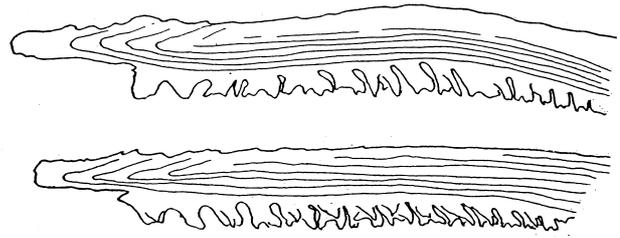


Abb. 24: Beide Pectoralstachel des mutmaßlichen Hybriden *R. macuspanensis* x *R. guatemalensis* mit mehrspitzigen, unregelmäßigen Serrae am hinteren Rand (unten) und schwacher Zähnelung im distalen Bereich des vorderen Randes.

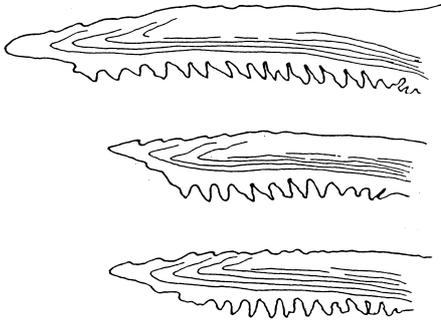


Abb. 25: Auswahl von Pectoralstacheln von der Laborkreuzung *R. zongolicensis* x *R. guatemalensis* mit unregelmäßigen Serrae am hinteren Rand (unten) und schwacher Zähnelung im distalen Bereich des Vorderrands.



Abb. 26: Pectoralstachel der Laborkreuzung *R. zongolicensis* x *R. laticauda* mit kräftigen Serrae am hinteren Rand (unten) und glattem Vorderrand.

*Rhamdia spec.* aus der Ayala-Höhle

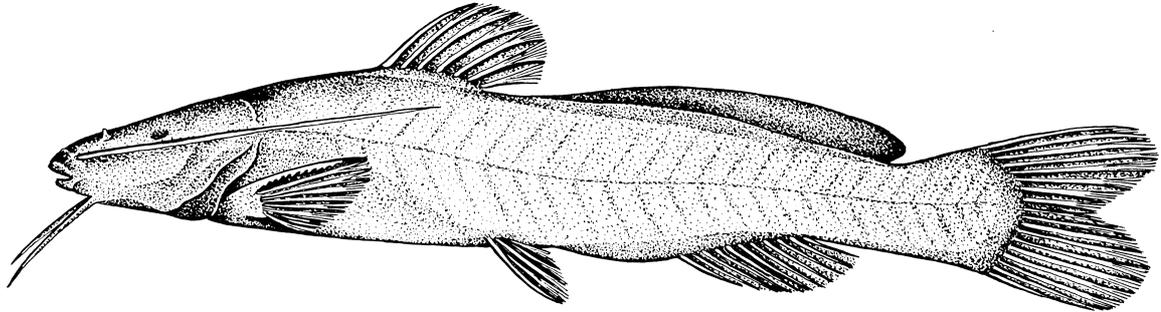


Abb. 27: *Rhamdia spec.* aus der Ayala-Höhle

Material:

Insgesamt 40 Exemplare: TNHC 18: 13895 (40 von 82). Zur Bestimmung der Augenrudimentdurchmesser wurde nur eine Auswahl von 15 Individuen herangezogen.

Fundort: Cueva de Plan de Ayala (15°56'45"N, 92°04'12"W), Ejido Plan de Ayala, La Trinitaria, südöstlich von Comitán, Chiapas, Mexiko, ca. 700 m über Meereshöhe (Abb. 1, 1.4.2).

Wahrscheinlich gehört die Höhle zum Grijalva-Einzugsgebiet.

Über diese Höhle ist nicht allzuviel bekannt (Sbordoni, pers. Mittl.). Es handelt sich um eine mittelgroße Höhle mit einem ungefähr 1000 m langen zugänglichen Bereich. Die ersten 100 m sind ein trockener sanfter Abhang, der in einem Becken von 4 m Durchmesser und etwa 1 m Wassertiefe endet. Dieses Becken wird von zahlreichen *Rhamdia* bewohnt. Im weiteren Verlauf der Höhle befindet sich ein Wasserlauf mit einigen kleinen Kaskaden. Es sind keine Oberflächengewässer in unmittelbarer Nähe der Höhle bekannt. Die nächste Flußquelle ist ca. 20 km entfernt (Mosier, 1984). Es liegen keine Berichte über die weitere Fauna der Ayala-Höhle vor. Die gesammelten Exemplare zeigen jedoch keine Anzeichen von Unterernährung.

Rückenflossenstrahlen 1/6 (3 Tiere mit 1/5); Analflossenstrahlen 13-17, Median 15; Brustflossenstrahlen 1/7-10, Median 1/9; Bauchflossenstrahlen 1/5 (1 Tier mit 1/4 auf der linken Körperseite, 1 Tier mit 1/4 auf der rechten Seite, 1 Tier mit 1/4 beidseitig und 1 Tier mit 1/4 links und 2/4 rechts); Schwanzflossenstrahlen 2-5/5-8/6-8/3-6, Median 3/7/7/5

Kiemenreusendornen: (nur bei 4 Tieren bestimmt) 2/8

Freie Wirbel: 36-39, Median 38

**Tab. 30: Morphometrische Daten der troglomorphen *Rhamdia*-Population aus der Cueva de Plan de Ayala (n = 40) in Promille der Standardlänge (s = Standardabweichung).**

Merkmal	Spannweite	Mittel	s
Standardlänge (mm)	49,6 - 100,1	69,8	12,4
Prädorsallänge	317 - 363	342,3	11,9
Präanallänge	657 - 698	675,2	10,4
Analisisbeginn bis Caudalisbasis	303 - 348	324,7	9,9
Schwanzstiellänge	174 - 214	197,2	9,1
Schwanzstielhöhe	88 - 111	97,8	5,1
Körperhöhe	159 - 245	189,5	19,1
Kopflänge	216 - 250	230,3	8,8
Kopfbreite	180 - 204	191,3	5,9
Maulbreite	82 - 113	96,4	7,2
Maxillarbartellänge	270 - 578	482,3	65,2
Länge der äußeren Kinnbarteln	159 - 234	196,5	19,3
Länge der inneren Kinnbarteln	90 - 129	111,3	11,3
Fettflossenlänge	324 - 397	364,5	17,9
Fettflossenhöhe	39 - 60	46,4	4,6
Länge der Afterflossenbasis	113 - 150	130,8	9,2
Brustflossenlänge	125 - 171	152,1	9,3
Länge des Brustflossenstachels	65 - 105	89,8	7,3
Augenrudimentdurchmesser	4,7 - 21,1	12,7	4,0

Unterscheidungsmerkmale:

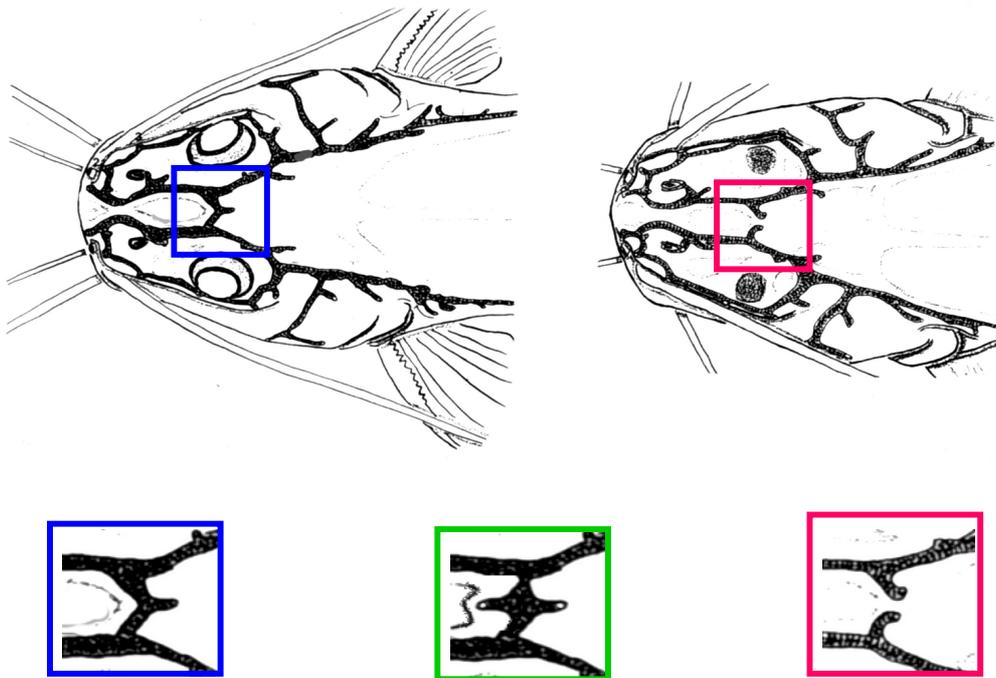
Von der oberirdischen Art *R. guatemalensis* unterscheidet sich die Ayala-Population als Mitglied der *R. laticauda*-Artengruppe durch die Zähnelung des Pectoralstachels (Abb. 28) und den kurzen Occipitalprozeß (siehe Kurzbeschreibung *R. laticauda*), jedoch nicht in der Maxillarbartellänge. Unterschiede zum epigäischen Verwandten *R. laticauda* zeigt die Ayala-Population in den typischen Höhlenfischmerkmalen (siehe Kurzbeschreibung *R. laticauda*).



**Abb. 28: Pectoralstachel der Ayala-Population**

Ein charakteristisches Merkmal dieser Art ist eine besondere Porenanordnung bei den Kopfkanälen des Seitenliniensystems. Solche Poren können am Ende von kurzen Nebenkanälen, den sogenannten Canaliculi, sitzen. Bei der Ayala-Population gibt es eine ungewöhnliche Anastomose der Canaliculi der Pore Nr. 4 der Supraorbitalkanäle beider Kopfseiten (Abb. 29). Bei den anderen Arten sind diese Poren meist getrennt, es gibt jedoch auch Individuen, bei denen die Canaliculi miteinander verschmelzen und eine einzige gemeinsame Pore, eine

sogenannte Coronalpore, aufweisen (Weber, 1995). Die Individuen aus der Ayala-Höhle haben zwei solcher Coronalporen, eine anteriore und eine posteriore. In der Aufsicht ergibt sich das Bild einer kreuzförmigen Canaliculi-Anordnung. Diese Struktur ist bei 39 von 40 untersuchten Tieren beobachtet worden. Bei einem Individuum ist nur eine einzige Coronalpore vorhanden.



**Abb. 29: Kopfkanalsystem von *R. laticauda* (links) und *R. zongolicensis* (rechts). Blauer Ausschnitt: Anastomose der Supraorbitalkanäle mit einer einzelnen Coronalpore. Grünes Quadrat: Anastomose mit einer anterioren und einer posterioren Coronalpore bei der Ayala-Population. Roter Ausschnitt: getrennte Ausbildung der Canaliculi mit einzelnen Poren.**

Die Ayala-Population unterscheidet sich von den anderen troglobiontischen *Rhamdia*-Arten in der Kombination folgender weiterer Merkmale (die Spannweiten umfassen alle anderen Höhlenarten zusammen):

Kurze Kinnbarteln (äußere Kinnbarteln 159 – 234 vs. 177 – 337; innere Kinnbarteln 90 – 129 vs. 100 – 190); kleiner Kopf (Kopflänge 216 – 250 vs. 231 – 282; Maulbreite 82 – 113 vs. 90 – 127); geringe Schwanzstielhöhe (88 – 111 vs. 68 – 142); große Fettflosse (Fettflossenlänge 324 – 397 vs. 238 – 359; Fettflossenhöhe 39 – 60 vs. 24 – 68); kurze Brustflossen (125 – 171 vs. 144 – 190).

Von *R. macuspanensis* außerdem durch den größeren Augenrudimentdurchmesser (4,7 – 21,1 vs. 0,0 – 4,4) und den einspitzigen Serrae.

Von *R. zongolicensis* durch die kürze Analflosse (113 – 150 vs. 128 – 165) und das kleinere Augenrudiment (4,7 – 21,1 vs. 3,4 – 31,8).

Insgesamt weist die Ayala-Population zahlreiche geeignete Merkmale zur Unterscheidung auf. Ihre Beschreibung als neue Art erfolgt an anderer Stelle.

### 2.4.3. Bestimmungsschlüssel für die mexikanischen *Rhamdia*-Arten

- 1a. Posteriorer und auch anteriorer Rand des Pectoralstachels mit Serrae besetzt (klein und unregelmäßig über die gesamte Länge des hinteren Rands; am Vorderrand zur Stachelspitze hin stärker entwickelt). Occipitalprozeß lang, erstreckt sich über knapp die Hälfte oder mehr der Strecke bis zur Rückenflossenbasis. Maxillartelnen lang, reichen zurück bis über den Beginn der Fettflossenbasis hinaus.

Verbreitung: Von knapp nordwestlich der Stadt Veracruz auf der atlantischen Seite und dem Rio Tehuantepec auf der pazifischen Seite Südmexikos bis nach Nordwestkolumbien und dem Maracaibosee in Venezuela. Bevorzugt langsam fließende oder stehende warme Gewässer des Tieflands. ....*Rhamdia guatemalensis*

- b. Nur posteriorer Rand des Pectoralstachels mit Serrae besetzt (meist kräftig entwickelt und regelmäßig angeordnet), Vorderrand glatt. Occipitalprozeß kurz, erstreckt sich maximal über die Hälfte der Strecke bis zur Rückenflossenbasis. Maxillartelnen bei epigäischen Vertretern kurz, reichen meist nicht weiter zurück als bis zur Mitte der Rückenflossenbasis; bei Höhlenarten deutlich länger. ....**2**

- 2a. Kopf kurz 197 – 239. Barteln kurz (Maxillartelnen 279 – 489, äußere Kinnbarteln 141 – 229, innere Kinnbarteln 72 – 116). Körperpigmentierung und Augen gut entwickelt.

Verbreitung: Vom Rio Jamapa auf der atlantischen Seite und vom Grenzgebiet Oaxaca / Chiapas auf der pazifischen Seite Südmexikos bis nach Zentralpanama. Bevorzugt rasch fließende, kühle Gewässer höherer Lagen. ....*R. laticauda*

- b. Kopf lang 216 – 282. Barteln lang (Maxillarbarteln 270 – 754, äußere Kinnbarteln 159 – 337, innere Kinnbarteln 90 – 190). Körperpigmentierung und Augen reduziert. Obligate höhlenbewohnend. ....**3**
- 3a. Serrae der Pectoralstacheln häufig zwei- oder dreispitzig. Barteln sehr lang (Maxillarbarteln 418 – 754; äußere Kinnbarteln 195 – 337; innere Kinnbarteln 143 – 190). Augenrudiment sehr klein (0,0 – 4,4).  
Fundort: Grutas de Agua Blanca (*locus typicus*) (17°37'15,5"N, 92°28'22,6"W), Balneario de Agua Blanca bei km 64,9 der Carretera Federal (Bundesstraße) 186 von Villahermosa nach Chetumal, ca. 20 km südöstlich von Macuspana, Tabasco, Mexiko. ....***R. macuspanensis***
- b. Serrae der Pectoralstacheln einspitzig. Barteln kürzer (Maxillarbarteln 270 – 612; äußere Kinnbarteln 159 – 275; innere Kinnbarteln 90 – 145). Augenrudiment größer (3,0 – 31,8). ....**4**
- 4a. Anastomose von Canaliculi der Supraorbitalkanäle auf der Stirn mit einer anterioren und einer posterioren Pore. Kinnbarteln kurz (äußere Kinnbarteln 159 – 234; innere Kinnbarteln 90 – 129). Kopf klein (Kopflänge 216 – 250; Maulbreite 82 – 113). Schwanzstielhöhe gering (88 – 111). Fettflosse groß (Fettflossenlänge 324 – 397; Fettflossenhöhe 39 – 60). Brustflossen kurz (125 – 171).  
Fundort: Cueva de Plan de Ayala (15°56'45"N, 92°04'12"W), Ejido Plan de Ayala, La Trinitaria, südöstlich von Comitán, Chiapas, Mexiko. ....***Rhamdia spec.***
- b. Anastomose mit nur einer Pore oder keine Verbindung zwischen den beiden Supraorbitalkanälen. Kinnbarteln lang (äußere Kinnbarteln 177 – 337; innere Kinnbarteln 100 – 190). Kopf groß (Kopflänge 231 – 282; Maulbreite 90 – 127); Schwanzstiel höher (68 – 142); Fettflosse kleiner (Fettflossenlänge 238 – 359; Fettflossenhöhe 24 – 68); längere Brustflossen (144 – 190). ....**5**

## 5a. Maxillarbarteln kurz (392 – 473).

Fundort: Sistema de La Lucha (*locus typicus*), Eingang zum Höhlensystem (17°03'40''N, 93°53'23''W) ungefähr 5 km südwestlich des Dorfes Aguablanca am Ostufer des Malpaso Stausees (Presa Nezahualcoyotl), Municipio Ocozocoautla, Chiapas, Mexiko. ....***R. laluchensis***

## b. Maxillarbarteln länger (431 – 612). .....6

## 6a. Augenrudiment klein (6,2 – 18,4). Reusendornen auf unterem Ast des ersten Kiemenbogens 8 – 12.

Verbreitung: Cueva del Nacimiento del Rio San Antonio (*locus typicus*), ca. 9 km südwestlich von Acatlan, Oaxaca, Mexiko. ....***R. reddelli***

## b. Augenrudiment größer (3,4 – 31,8). Reusendornen auf unterem Ast des ersten Kiemenbogens 7 – 8.

Fundort: Cueva del Ostoc oder Cueva del Tunel (*locus typicus*), an der unbefestigten Straße von Comalapa nach Tezonapa, ca. 2 bis 4 km nordwestlich des Nacimiento del Rio Tonto, Sierra de Zongolica, Veracruz, Mexiko. ....***R. zongolicensis***

Dieser Bestimmungsschlüssel ist nur eingeschränkt für den schnellen Gebrauch im Labor geeignet, da in einigen Fällen ein transparenter Kopf zur Messung des Augenrudiments notwendig ist. Außerdem überlappen sich die Spannweiten der Werte teilweise sehr stark, so daß nicht in jedem Einzelfall eine gesicherte Bestimmung gewährleistet werden kann, z. B. können *R. reddelli* und *R. zongolicensis* nach wie vor kaum voneinander unterschieden werden.

### 3. Molekulargenetische Untersuchungen

#### 3.1. Einleitung

Zum Vergleich mit den oben vorgestellten morphologischen Untersuchungen wurde eine molekulargenetische Studie auf Basis von DNA-Sequenzen durchgeführt.

Nach Avise et al. (1987) sollte das ideale DNA-System für phylogenetische Fragestellungen folgende Eigenschaften aufweisen:

- es sollte charakteristisch, aber auch allgemein verbreitet sein, um homologe Vergleiche zwischen verschiedenen Organismen zu erlauben;
- es sollte leicht zugänglich und zu bearbeiten sein;
- es sollte einen einfachen genetischen Aufbau ohne komplizierende Strukturen, wie repetitive Sequenzen, Transposons, Pseudogenen oder Introns haben;
- es sollte einen direkten Vererbungsmodus ohne Rekombination aufweisen;
- es sollte Abfolgen qualitativer Merkmale liefern, deren phylogenetische Beziehungen mit geeigneten Theorien und Methoden leicht zu ermitteln sind;
- und zum Vergleich nah verwandter Populationen sollte es eine ausreichend hohe Evolutionsrate aufweisen, um genügend unterschiedliche Merkmale in einem verhältnismäßig kurzen Zeitraum anhäufen zu können.

Die mitochondriale DNA (mtDNA) kommt diesem Ideal recht nahe (Avers et al., 1987) und wurde in dieser Studie eingesetzt. Die Mitochondrien sind in der Zelle in erster Linie für die Versorgung mit Energie in Form von ATP verantwortlich. Mitochondrien besitzen eine eigene ringförmige DNA, ähnlich der der Bakterien. Die mtDNA ist haploid und rekombiniert üblicherweise nicht. Allerdings ist erst kürzlich Rekombination von mtDNA bei Fischen gezeigt worden (Hoarau et al., 2002). Wahrscheinlich sind die Auswirkungen dieser Beobachtungen jedoch auf Untersuchungen, wie sie für diese Arbeit durchgeführt wurden, ohne Einfluß (Eyre-Walker, 2000). Mitochondriale DNA wird rein mütterlich vererbt. Das bedeutet für genetische Analysen, insbesondere in der Populationsgenetik, daß rein maternale Linien betrachtet werden. Es ist jedoch auch das Phänomen bekannt, daß mtDNA des Vaters in den Nachkommen auftaucht („paternal leakage“) (z. B. Shitara et al., 1998). Genauso wie das Vorkommen von Heteroplasmien, d. h. des Vorhandenseins verschiedener mitochondrialer

Haplotypen in einem Individuum, sind diese störenden Effekte auf genetische Verwandtschaftsuntersuchungen von weitgehend untergeordneter Bedeutung (Moritz et al., 1987).

Die mitochondriale DNA enthält 13 Gene für die Kodierung von Proteinen, zwei Gene für die ribosomale RNA (rRNA) und 22 Gene für die Kodierung von transfer RNAs (tRNA) (Meyer, 1993). Dazu besitzt die mtDNA einen nicht-kodierenden Bereich, die sogenannte Kontrollregion. Dort befindet sich die Startposition für die Replikation. Die sogenannte D-loop (engl. displacement loop) ist ein Teil der Kontrollregion, der in mikroskopischen Präparaten als mit der mtDNA Replikation verbundene sichtbare Struktur auftritt. Kontrollregion und D-loop werden in der Literatur häufig als synonyme Begriffe verwendet.

Die mitochondriale Kontrollregion der Fische wird flankiert von den tRNAs für Prolin am 5'-Ende und der tRNA für Phenylalanin am 3'-Ende des L-Strangs (engl. light strand). Sie wird unterteilt in drei Segmente: dem hypervariablen Segment I (HVS I) am 5'-Ende, dem zentralen konservativen Block (CSB) und dem hypervariablen Segment II (HVS II) am 3'-Ende. Aufgrund ihres nichtkodierenden Charakters und des folglich weitgehend fehlenden Selektionsdrucks sowie des Auftretens von repetitiven Sequenzanteilen, vor allem in der HVS I, gilt die Sequenz und Gesamtlänge der Kontrollregion als äußerst variabel (Lee et al., 1995). Sie liegt aber in der Regel um 1.000 bp (Basenpaare; engl. base pairs). Für populationsgenetische Analysen wird meist die HVS I genutzt, da dort besonders viele Mutationen zu finden sind (Alvarado Bremer et al., 1997).

Die *Rhamdia*-Arten Mexikos haben sehr wahrscheinlich ein geringes phylogenetisches Alter. Mittelamerika war für die Pimelodidae erst mit Bildung der Landbrücke am Isthmus von Panama vor ca. 3 – 3,5 Millionen Jahren zugänglich und die Besiedlung der Höhlen fand möglicherweise erst bedeutend später statt (Wilkins, 2001). Deshalb wurde hier die HVS I als DNA-System ausgewählt. Außerdem ist mit der Bearbeitung eines Teils der nicht-kodierenden Kontrollregion sichergestellt, daß eventueller Selektionsdruck als Folge der Höhlenanpassung keine bedeutsame Rolle in der phylogenetischen Analyse spielen kann.

## **3.2. Material und Methoden**

### **3.2.1. Material**

In den meisten Fällen wurden die Individuen für die molekulargenetische Analyse aus dem in Tabelle 1 (2.2.1) angegebenen Material ausgewählt. Die Exemplare von *R. laticauda* und *R. guatemalensis* stammen aus der Aquariumhaltung des ZIM. Zusätzliches DNA-Material von

*R. laluchensis* wurde von Prof. V. Sbordoni, Universität Rom „Tor Vergata“ zur Verfügung gestellt. Von der Ayala-Population lag kein geeignetes Material zur DNA-Extraktion vor.

**Tab. 31: Für die molekulargenetische Analyse eingesetzte Individuen der Gattung *Rhamdia*.**

Population	Abkürzung	Fundort	n
<i>R. laticauda</i>	Lat	Rio Metlac, Veracruz	4
<i>R. reddelli</i>	Red	San Antonio Höhle, Oaxaca ( <i>locus typicus</i> )	8
<i>R. zongolicensis</i>	Zong	Cueva del Ostoc, Veracruz ( <i>locus typicus</i> )	6
<i>R. laluchensis</i>	Lalu	Sistema de La Lucha, Chiapas ( <i>locus typicus</i> )	15
<i>R. macuspanensis</i>	Mac	Grutas de Agua Blanca, Tabasco ( <i>locus typicus</i> )	9
<i>R. guatemalensis</i>	Gua	Rio San Antonio, Oaxaca (Gua 1); unbekannte Cenote, Yucatan (Gua 2)	2
Hybrid (?)	GuaMac	Grutas de Agua Blanca, Tabasco	1

### 3.2.2. Methoden

Für die DNA-Extraktion wurde entweder Flossen- oder Muskelgewebe verwendet. Stücke einer Bauchflosse oder der Schwanzflosse wurden mit einer Schere abgetrennt, die nach jedem Gebrauch zur Sterilisation abgeflammt wurde. Das Muskelgewebe wurde nach Entfernen der Haut mit einem sterilen Skalpell aus der Rumpffseite herausgeschnitten. Die Gewebeproben wurden über Nacht in Extraktionspuffer (10 mM Tris, 10 mM NaCl, 2 mM EDTA und 1 % SDS; pH 8) mit 20 mM DTT und 40 µg/ml Proteinase K für Flossenstückchen oder 80 µg/ml für Muskelgewebe in einem Schüttelwasserbad bei 55°C verdaut. Die Gesamt-DNA wurde mit einem Standard-Phenol/Chloroform-Extraktionsverfahren (Sambrook et al., 1989) und anschließender Ethanol-Ausfällung isoliert. Die DNA-Proben wurden je nach Pelletgröße in verschiedenen Mengen TE Puffer (10 mM Tris, 1 mM EDTA; pH 8) resuspendiert (40-100 µl).

Sequenzen der ersten hypervariablen Domäne der mtDNA Kontrollregion wurden mit Hilfe von Primern im flankierenden tRNA Prolin Gen und in der zentralen konservativen Domäne der Kontrollregion amplifiziert. Die Primersequenzen werden an anderer Stelle veröffentlicht. Die Reagenzienmischung für die Polymerase-Kettenreaktion (PCR) mit einem Endvolumen von 50 µl enthielt: 0,5 µM jedes Primers; 200 µM jedes dNTPs; 0,05 µg/µl Rinderserumalbumin (BSA); 1,25 U *Taq* DNA-Polymerase; 5 µl des entsprechenden PCR-

Puffers und ca. 100 ng DNA-Probe. Die Amplifikation wurde mit einem Hybaid™ Sprint Thermocycler nach folgendem Protokoll durchgeführt: eine einleitende Denaturierung 94°C/1 min gefolgt von 40 Zyklen Denaturierung 94°C/15 sec, Primer-Anlagerung (engl. annealing) 49°-59°C/30 sec (je nach Spezies) und Kettenverlängerung (engl. extension) 72°C/45 sec. Doppelsträngige PCR-Produkte wurden elektrophoretisch in 2,4 %igen Agarose-Gelen (1x TAE-Puffer, 60 V) aufgetrennt (Sambrook et al., 1989) und anschließend in einem Ethidiumbromidbad (0,5 µg/ml) gefärbt. Die DNA wurde auf einem UV-Transilluminator sichtbar gemacht. Die gewünschte Bande wurde mit einem sterilen Skalpell aus dem Gel herausgeschnitten. Die DNA wurde mit Hilfe von Merck Silica-Paramagnetic Bytes™ (paramagnetische Silica-Partikel) und einem mit Magneten besetzten Rack (Halter für Eppendorf-Gefäße) nach den Angaben des Herstellers (mit einem zusätzlichen Reinigungsschritt) extrahiert. Die getrocknete DNA wurde in 20 µl ddH<sub>2</sub>O resuspendiert. Jeweils 6 µl davon, für jeden Primer einmal (Konzentration 1 µM), wurden in einer Einzelstrangamplifikation eingesetzt. Diese sogenannte Cycle-Sequencing-Reaktion für jeden der beiden Stränge wurde mit dem BigDye™ Terminator Kit und HalfTerm™ (im Verhältnis 1:2) mit einem Endvolumen von 20 µl nach folgendem PCR-Protokoll durchgeführt: 25 Zyklen 96°C/30 sec, 55°C/15 sec und 60°C/4 min. Anschließend wurden die Proben mit 96 %igen Ethanol gefällt, zweimal mit 70 %igen Ethanol gewaschen und getrocknet. Die Sequenzierungen wurden im Service-Labor der Universitätsklinik Hamburg Eppendorf mit einem ABI Prism 377 Autosequencer durchgeführt. Die Auswertung der Elektropherogramme erfolgte mit SEQUENCHER 3.1.1. und Genedoc 2.6.002.

Die phylogenetischen Analysen wurden nach folgenden Methoden durchgeführt: Maximum-Likelihood (ML), Neighbour-Joining (NJ) und Maximum-Parsimony (MP). Die NJ-Methode zur Stammbaumrekonstruktion nutzt eine Matrix von paarweisen genetischen Distanzen und einen Algorithmus zur Berechnung des kürzesten Verzweigungsschemas. Dagegen basieren die ML- und MP-Methode direkt auf den DNA-Sequenzen. Die MP-Analyse sucht nach den Verzweigungsschemata, die die kleinste Anzahl evolutionärer Veränderungen verlangen, wohingegen die ML-Methode nach dem Baum sucht, der nach dem ausgewählten Substitutionsmodell am wahrscheinlichsten zu den beobachteten Sequenzdaten paßt (Page & Holmes, 1998). Die ML-Analyse wurde mit PAUP 4.0b10 (Swofford, 2000) unter Verwendung des HKY85+Γ Substitutionsmodells durchgeführt. Dieses Modell wurde vom Programm MODELTEST (Posada & Crandall, 1998), als am besten mit dem Datensatz im Einklang zu bringend betrachtet. Das HKY85+Γ Substitutionsmodell berücksichtigt eine ungleiche Basenzusammensetzung und ein ungleichmäßiges Transitions/Transversions-Verhältnis unter An-

nahme einer Gammaverteilung der Substitutionsratenvariation zwischen den Nucleotidpositionen (Hasegawa et al., 1985). Dieses Substitutionsmodell wurde auch für die NJ-Analyse mit Hilfe des Programms TREE-Puzzle 5.0 eingesetzt (Schmidt et al., 2002). Die MP-Analyse wurde mit MEGA 2.1 (Kumar et al., 2001) unter Verwendung des Min-mini heuristic search algorithm mit Search-Faktor 2 durchgeführt. Die Wahrscheinlichkeit spezifischer Verzweigungspunkte innerhalb der Stammbaumrekonstruktionen wurde nach der Bootstrap-Methode bestimmt. Bei diesem Verfahren werden zusätzliche Datensätze errechnet, wobei Basen nach dem Zufallsprinzip ausgetauscht werden, ohne daß sich die Größe des Datensatzes ändert (Felsenstein, 1985). Für alle drei phylogenetischen Analysen wurden jeweils insgesamt 1000 Datensätze berechnet.

Es wurden Tabellen mit den paarweisen p-Distanzen zwischen den Haplotypen erstellt. Die durchschnittlichen unkorrigierten p-Distanzen (Avise, 1994) innerhalb und zwischen den Gruppen wurden mit MEGA 2.1 kalkuliert.

### 3.3. Ergebnisse

#### 3.3.1. Sequenzanalyse

Die Sequenzierungen ergaben in den meisten Fällen ein DNA-Fragment von 412 bp Länge. Davon entfielen 49 bp auf die flankierende tRNA<sup>pro</sup> und 363 bp auf die Kontrollregion mit insgesamt 36 variablen Positionen (Tab. 32) bzw. 68 Positionen (siehe Anhang), wenn man die Außengruppe *R. guatemalensis* mit einschließt. Von diesen variablen Positionen sind 30 bzw. 56 für die Stammbaumrekonstruktion informativ (engl. parsimony informative). Die Sequenzen sind AT-reich mit 69,8 %. Die mittleren Basenfrequenz-Parameter betragen:  $\pi_A = 0.357$ ,  $\pi_T = 0.341$ ,  $\pi_G = 0.109$  and  $\pi_C = 0.193$ .

Das berechnete durchschnittliche Transitions/Transversions-Verhältnis betrug 3,4. Die Heterogenität der Substitutionsraten an den einzelnen Basenpositionen wurde über einen von MODELTEST berechneten  $\Gamma$ -Verteilungsparameter von  $\alpha = 0,23$  bestimmt.

Insgesamt wurden 18 Haplotypen gefunden, von denen keiner in mehr als einer einzigen Population vertreten war. Jede Population weist mindestens einen diagnostischen Basenaustausch auf. In die phylogenetische Analyse wurden jedoch nur 15 Haplotypen eingeschlossen, weil bei einigen Individuen repetitive Sequenzen (engl. repeats) an einigen Positionen auftraten. Es ist schwer, diese Repeats in den Programmen für die phylogenetische Analyse



**Tab. 33: Die paarweisen genetischen Distanzen (in %) und die Anzahl der Basensubstitutionen (oberhalb der Diagonalen) in einem 412 bp Teilstück der mtDNA Kontrollregion der untersuchten *Rhamdia* Haplotypen. Siehe Tabelle 31 für die Artabkürzungen.**

	Lat 1	Lat 2	Zong 3	Red 1	Red 2	Mac 1	Mac 2	Mac 3	Mac 4	Lalu 1	Lalu 2	Lalu 3	Lalu 4	Gua 1	Gua 2
<b>Lat 1</b>		1	9	4	5	12	13	12	11	21	22	20	21	46	45
<b>Lat 2</b>	0.24		10	5	6	13	14	13	12	20	21	19	20	46	44
<b>Zong 3</b>	2.18	2.43		6	5	17	18	17	16	24	25	23	20	50	50
<b>Red 1</b>	0.97	1.21	1.46		1	14	15	14	13	21	22	20	20	46	45
<b>Red 2</b>	1.21	1.46	1.21	0.24		13	14	13	12	20	21	19	19	46	45
<b>Mac 1</b>	2.91	3.16	4.13	3.40	3.16		1	2	1	19	20	20	21	44	43
<b>Mac 2</b>	3.16	3.40	4.37	3.64	3.40	0.24		3	2	20	21	21	22	45	44
<b>Mac 3</b>	2.91	3.16	4.13	3.40	3.16	0.49	0.73		1	17	18	18	19	44	41
<b>Mac 4</b>	2.67	2.91	3.88	3.16	2.91	0.24	0.49	0.24		18	19	19	20	43	42
<b>Lalu 1</b>	5.10	4.85	5.83	5.10	4.85	4.61	4.85	4.13	4.37		1	5	8	51	47
<b>Lalu 2</b>	5.34	5.10	6.07	5.34	5.10	4.85	5.10	4.37	4.61	0.24		6	9	52	48
<b>Lalu 3</b>	4.85	4.61	5.58	4.85	4.61	4.85	5.10	4.37	4.61	1.21	1.46		3	49	45
<b>Lalu 4</b>	5.10	4.85	4.85	4.85	4.61	5.10	5.34	4.61	4.85	1.94	2.18	0.73		50	46
<b>Gua 1</b>	11.17	11.17	12.14	11.17	11.17	10.68	10.92	10.68	10.44	12.38	12.62	11.89	12.14		8
<b>Gua 2</b>	10.92	10.68	12.14	10.92	10.92	10.44	10.68	9.95	10.19	11.41	11.65	10.92	11.17	1.94	

**Tab. 34: Mittlere paarweise genetische Distanz (in %) innerhalb der *Rhamdia* Populationen (bootstrap = 1000) auf Basis der Distanzen in Tabelle 33. Es wurde nur ein Zong Haplotyp berücksichtigt. Abkürzungen siehe Tabelle 31.**

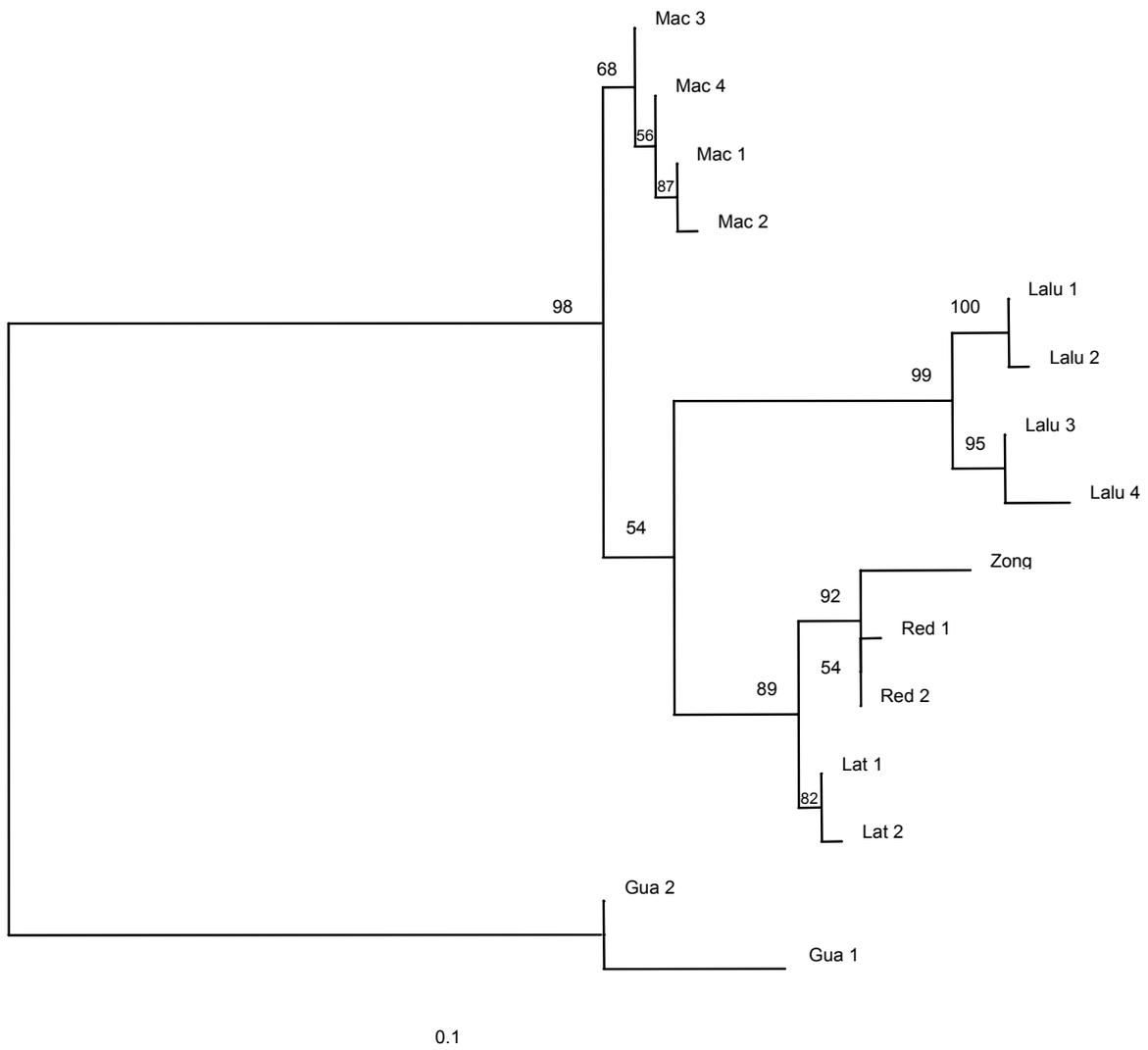
	Genetische Distanz (in %)	Standardfehler
Lat	0.24	0.24
Zong	-	-
Red	0.24	0.23
Mac	0.41	0.23
Lalu	1.30	0.42
Gua	1.96	0.70

**Tab. 35: Mittlere paarweise genetische Distanz (in %) zwischen den *Rhamdia* Populationen (bootstrap = 1000) auf Basis der Distanzen in Tabelle 33. Standardfehler oberhalb der Diagonalen. Abkürzungen siehe Tabelle 31.**

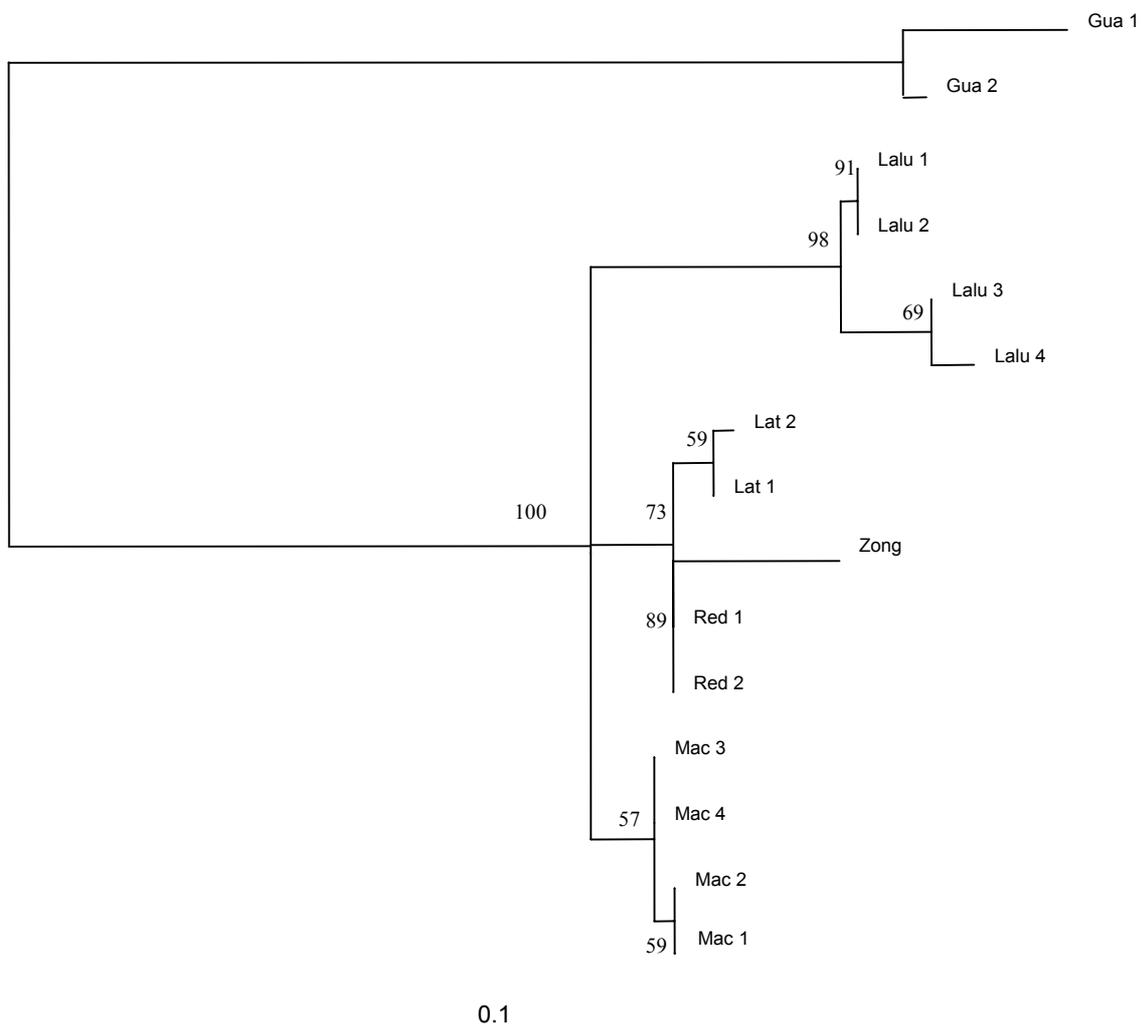
	Lat	Zong	Red	Mac	Lalu	Gua
Lat		0.64	0.48	0.75	0.97	1.42
Zong	2.07		0.51	0.90	1.05	1.45
Red	1.22	1.34		0.82	1.01	1.42
Mac	2.80	4.14	3.28		0.94	1.34
Lalu	4.74	5.60	4.39	4.74		1.42
Gua	10.11	11.15	10.17	9.62	10.91	

### 3.3.2. Phylogenetische Rekonstruktion

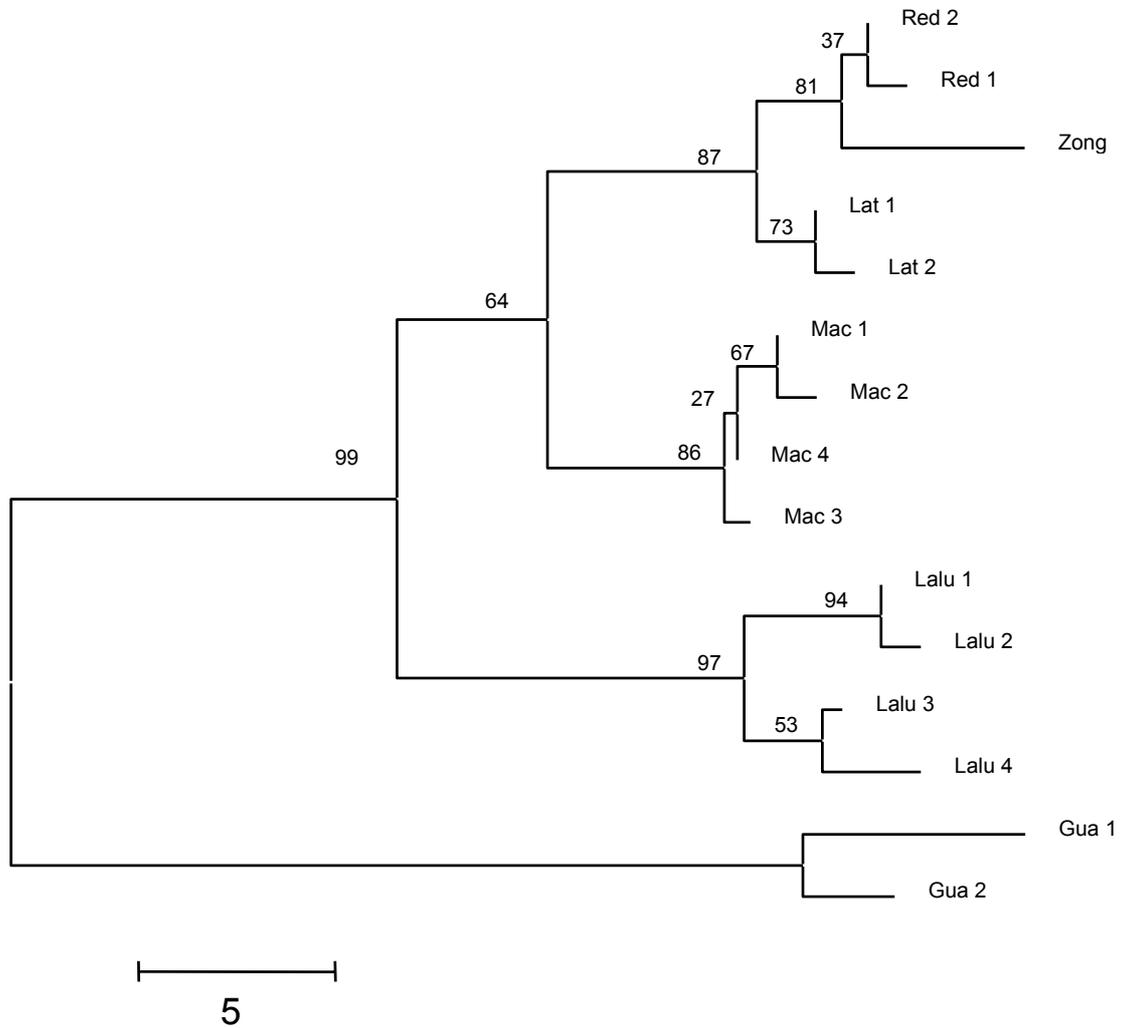
Alle drei eingesetzten Methoden zur Rekonstruktion phylogenetischer Stammbäume bestätigen das bereits früher anhand morphologischer Studien gewonnene Ergebnis, daß die bisher untersuchten troglobiontischen *Rhamdia*-Populationen in die *R. laticauda*-Artengruppe einzuordnen sind. Die jeweiligen Haplotypen von *R. macuspanensis*, *R. laluchensis* und die nordwestlichen Populationen sind in getrennten Verzweigungsgruppen (engl. cluster, clade) vereinigt. Die Populationen nordwestlich des Isthmus von Tehuantepec bilden eine monophyletische Gruppe (Bootstrap-Werte > 70). Die in dieser Studie eingeschlossene epigäische *R. laticauda*-Population stellt die Schwestergruppe zu den geographisch benachbarten Höhlenarten *R. zongolicensis* und *R. reddelli* dar. Die phylogenetische Verwandtschaftsbeziehung dieser beiden Höhlenarten konnte mit den verwendeten Methoden zur Stammbaumrekonstruktion jedoch nicht weiter aufgelöst werden. Auch die Verwandtschaftsbeziehung zwischen den drei Haupt-Clustern konnte nicht genau rekonstruiert werden. So vereinigt der MP-Konsensusbaum den nordwestlichen Cluster mit *R. macuspanensis* (Bootstrap-Wert = 64), wohingegen der MJ-Baum den nordwestlichen Cluster mit *R. laluchensis* gruppiert (Bootstrap-Wert = 54). Der ML-Baum favorisiert keine dieser Möglichkeiten und zeigt stattdessen eine Trichotomie.



**Abb. 30:** Neighbour-Joining Baum mit den Verwandtschaftsverhältnissen der untersuchten *Rhamdia*-Populationen. Abkürzungen siehe Tabelle 31 (Kapitel 3.2.1.). Die Zahlen geben die bootstrap-Werte an.



**Abb. 31: Maximum Likelihood Baum mit den Verwandtschaftsverhältnissen der untersuchten *Rhamdia*-Populationen. Abkürzungen siehe Tabelle 31 (Kapitel 3.2.1.). Die Zahlen geben die bootstrap-Werte an.**



**Abb. 35: Maximum Parsimony Baum mit den Verwandtschaftsverhältnissen der untersuchten *Rhamdia*-Populationen. Abkürzungen siehe Tabelle 31 (Kapitel 3.2.1.). Die Zahlen geben die bootstrap-Werte an.**

Die durchschnittliche p-Distanz wies innerhalb der Populationen nur geringe Werte auf mit Ausnahme von *R. laluchensis* und der Außengruppe *R. guatemalensis*. Die genetischen Distanzen zwischen den verschiedenen Populationen der *R. laticauda*-Artengruppe (Innengruppe) waren weniger als halb so groß wie ihre jeweiligen Distanzen zur Außengruppe *R. guatemalensis*.

### 3.3.3. Phylogenetisches Alter

Der Grad der genetischen Divergenz zwischen den Clustern erlaubt eine grobe Schätzung des Separationszeitpunkts (Tab. 36). Für diese Arbeit wurde eine durchschnittliche Divergenzrate von  $3,6 \% \pm 0,46 \%$  pro Millionen Jahre zugrunde gelegt, die Donaldson & Wilson (1999) anhand von Zwillingarten innerhalb der marinen Barschfamilie Centropomidae ermittelt haben. Diese Arten wurden durch die Entstehung der Landbrücke des Isthmus von Panama vor etwa 3 – 3,5 Millionen Jahren voneinander getrennt. Die Besiedlung Mittelamerikas durch Welse der Gattung *Rhamdia* begann wahrscheinlich im gleichen Zeitraum (Myers, 1966).

**Tab. 36 : Mittlere genetische Distanz (in %) zwischen den Populationen und Clustern und das geschätzte phylogenetische Alter der untersuchten *Rhamdia*-Arten. Artabkürzungen siehe Tabelle 31.**

Populationspaarungen	Genetische Divergenz (in %)	Separationszeitpunkt ( $\times 10^6$ Jahre)
Red vs. Zong	1.34	0.37 $\pm$ 0.05
(Red, Zong) vs. Lat	1.60	0.45 $\pm$ 0.06
(Lat, (Red, Zong)) vs. Mac	3.43	0.95 $\pm$ 0.12
(Lat, (Red, Zong)) vs. Lalu	5.22	1.45 $\pm$ 0.19
((Lat, (Red, Zong)), Mac) vs. Lalu	5.01	1.39 $\pm$ 0.18
((Lat, (Red, Zong)), Lalu) vs. Mac	3.93	1.09 $\pm$ 0.14
((((Lat, (Red, Zong)), Mac), Lalu) vs. Gua	11.33	3.15 $\pm$ 0.41

### 3.4. Diskussion

Die in dieser Arbeit eingeschlossene epigäische Population von *R. laticauda* ist eng mit den beiden nordwestlichen troglobiontischen Arten *R. reddelli* und *R. zongolicensis* verwandt. Wegen der geographischen Nähe des Fundortes am Rio Metlac zur Acatlan-Region und der Sierra de Zongolica war dies auch zu erwarten. Das läßt darauf schließen, daß die beiden südöstlichen Höhlenarten *R. macuspanensis* und *R. laluchensis* von anderen anzestralen epigäischen Linien innerhalb der *R. laticauda*-Artengruppe abstammen. Die hohen p-Distanzwerte zwischen den drei Haupt-Clustern weisen auf unabhängige Evolution und daher auch auf unabhängige Höhlenanpassung hin. Ob jedoch die beiden nordwestlichen Höhlenarten *R. reddelli* und *R. zongolicensis* das Ergebnis zweier unabhängiger Höhlenbe-

siedlungereignisse oder einer einmaligen Einwanderung mit anschließender unterirdischer Ausbreitung sind, läßt sich nicht anhand der Stammbaumtopologie erschließen. Ein einziges Gründerereignis ist allerdings unwahrscheinlich, da trotz der geographischen Nähe die Fundorte durch das Rio Tonto Tal voneinander separiert sind. Der Höhenzug mit der Cueva del Nacimiento del Rio San Antonio, der *locus typicus* von *R. reddelli*, ist von flachen Ebenen umgeben (Wilkins, 2001), die wahrscheinlich frei von unterirdischen Verbindungswegen sind. Daher ist anzunehmen, daß beide Arten spätestens seit Beginn ihrer Höhlenevolution voneinander isoliert sind. Die Lebensbedingungen an den beiden Fundorten unterscheiden sich deutlich. In der Cueva del Nacimiento del Rio San Antonio gibt es einen ständigen Wasserlauf und eine reiche Nahrungsgrundlage in Form von Invertebraten und Fledermausguano, während die Cueva del Ostoc keinen ständigen Kontakt zu Oberflächengewässern hat und eine aquatische Begleitfauna bisher nicht gefunden wurde. Alle bekannten *R. zongolicensis*-Exemplare wurden in der Trockenzeit gefangen, in der das Nahrungsangebot gering ist. Sie wiesen starke Anzeichen von Unterernährung auf. Die ungünstigen Lebensbedingungen deuten auf Fluktuationen in der Populationsgröße hin, durch die die genetische Variation verkleinert wird (engl. bottlenecks). Einerseits mag dies eine Erklärung für die beobachtete geringe genetische Variabilität von *R. zongolicensis* sein. Nur ein Haplotyp wurde gefunden (solange man die Anzahl der 36 bp Repeats nicht beachtet). Andererseits weisen die hohen p-Distanzwerte und die Länge des Zweigs für *R. zongolicensis* im Phylogramm im Vergleich zu den anderen Arten des Clusters auf einen hohen Grad genetischer Divergenz hin. Möglicherweise hat die genetische Drift einen starken Einfluß auf *R. zongolicensis*.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß *R. zongolicensis* eine isolierte Art mit unabhängiger Evolution darstellt. Die ungenügende Auflösung der nordwestlichen *Rhamdia*-Populationen in den phylogenetischen Bäumen kann möglicherweise durch eine vergleichsweise junge Aufspaltung eines ancestralen epigäischen Genpools erklärt werden. Borowsky & Mertz (2001) untersuchten ein vergleichbares System geographisch benachbarter Höhlenfischpopulationen. Ihre Studie umfaßte fünf Populationen der troglobiontischen Schmerle *Schistura oedipus* (Kottelat, 1988) (Balitoridae) aus einem kleinen Gebiet (ca. 15 km Abstand zwischen den am weitesten entfernten Höhlen) im Nordwesten Thailands. Diagnostische Basensubstitutionen in der mtDNA Kontrollregion ließen auf eingeschränkten Genfluß zwischen einigen Höhlen schließen. Die durchschnittlichen genetischen p-Distanzen zwischen den Populationen lagen zwischen 0,3 und 0,4 %. Diese Werte sind deutlich geringer, als die zwischen den Populationen des nordwestlichen *Rhamdia* Clusters, die von 1,22 bis 2,07 % reichen (Tab. 35). Borowsky & Mertz betrachteten die verschiedenen *S. oedipus* Populationen als eine ein-

zige Art, trotz der anscheinend fixierten genetischen Unterschiede. Die genetischen Distanzen zwischen den *S. oedipus* Populationen können mit den Werten innerhalb der einzelnen *Rhamdia* Populationen von 0,24 bis 1,30 % verglichen werden (Tab.34).

Aufgrund der vergleichsweise geringen Höhlenanpassung der troglobiontischen Arten vermutet Wilkens (2001), daß die Höhlenbesiedlung vor etwa 10 000 Jahren am Ende des Pleistozäns stattfand. Die Berechnung des phylogenetischen Alters auf Basis der Sequenzdaten ergab jedoch überraschend hohe Werte (Tab. 36), die in der Gesamtdiskussion genauer betrachtet werden.

## 4. Gesamtdiskussion

### 4.1. Phylogenetisches Alter

Im Vergleich mit phylogenetisch alten Höhlenfischarten zeigen die troglobiontischen *Rhamdia*-Spezies eine geringe Anpassung an den unterirdischen Lebensraum (Wilkens et al., 1991; Weber, 1995; Wilkens, 2001). Daher sind sie als phylogenetisch junge Höhlenbewohner eingestuft worden (Wilkens, 2001), deren Entstehung möglicherweise erst am Ende des Pleistozäns vor etwa 10 000 Jahren stattgefunden hat. Für die Höhlenpopulationen von *Astyanax fasciatus* nimmt man ein vergleichbares Alter an (Wilkens, 1988). Im Unterschied zu *Astyanax* handelt es sich bei der epigäischen Spezies *R. laticauda* jedoch um eine Fischart mit ausgeprägten Präadaptationen für das Höhlenleben. Die Tiere sind streng nachtaktiv und zeigen ein ausgeprägtes photonegatives Verhalten (Wilkens et al., 1991). Im Vergleich mit dem agilen *Astyanax* sind die bodenbewohnenden Welse der Gattung *Rhamdia* eher träge und haben wahrscheinlich einen niedrigeren Metabolismus. Geschmacksknospen sind über den ganzen Körper verteilt und besonders konzentriert auf den langen Barteln. Sie haben ein gut entwickeltes mechano- und elektrosensorisches Seitenliniensystem (Weber, 1995). Die konstruktiven Merkmale bei den troglobiontischen Arten sind Anpassungen an den Nahrungsmangel im unterirdischen Lebensraum, wie die Bartelverlängerungen und die Bildung von Fettspeichergewebe an den Basen von Analis und Adiposa. Möglicherweise ist der Selektionsdruck auf morphologische Anpassungen bei Höhlenwelsen nicht so hoch wie bei anderen, weniger gut präadaptierten Fischarten. Dies führt zu einer vergleichsweise langsameren Evolution dieser Merkmale und verdeckt ein höheres phylogenetisches Alter.

*R. macuspanensis* kann aufgrund der vergleichsweise kleinsten Augenrudimente und der längsten Barteln als die am meisten an den Lebensraum Höhle angepaßte Form betrachtet werden. Jedoch scheinen regressive und konstruktive Troglomorphien nicht in jedem Einzelfall korreliert zu sein. Z. B. hat *R. reddelli* signifikant kleinere Augen als der nahe verwandte *R. zongolicensis*, aber ihre Maxillartbartellängen sind vergleichbar (Abb. 10 und 11; 2.3.). *R. laluchensis* hat kleinere Augenrudimente als *R. zongolicensis*, aber trotz der basalen Stellung im Stammbaum und der hohen p-Distanzen weist diese Spezies die kürzesten Maxillartbarteln aller untersuchten Höhlenarten auf. Das könnte durch eine langsamere Evolution von konstruktiven Troglomorphien in der La Lucha-Höhle erklärt werden. Ein reiches Nahrungsangebot bildet die Grundlage für eine große Population in diesem System. Möglicherweise ist der Selektionsdruck auf eine Bartelverlängerung dort nicht so hoch wie bei anderen troglobiontischen Populationen, die häufige Nahrungsknappheit bewältigen müssen. Der Einfluß anderer Umweltbedingungen auf die Bartellänge, z. B. hydromechanische Kräfte, ist bisher nicht untersucht worden. Es ist vorstellbar, daß eine starke Strömung den Vorteil längerer Barteln beeinträchtigt, da sie nicht mehr nach vorne gestreckt werden können.

Nach der Theorie der neutralen Mutationen sollten Umweltbedingungen jedoch keinen Einfluß auf die Augenregression haben (Culver & Wilkens, 2000). Folglich sollte die Größe des Augenrudiments ein besseres relatives Maß für die Dauer der Höhlenbesiedlung sein. Die Akkumulation negativer Mutationen der Augenanlage ist jedoch ein stochastischer Prozeß und kann durch Populationsgröße und periodische bottlenecks beeinflusst werden. Generell läßt sich das relative phylogenetische Alter nahe verwandter Höhlenfische nur unter Berücksichtigung einer Anzahl von regressiven und konstruktiven Troglomorphien abschätzen.

Eine Abschätzung des phylogenetischen Alters der verschiedenen Cluster auf Grundlage einer Divergenzrate von 3,6 % pro Millionen Jahre (Donaldson & Wilson, 1999) ergab höhere Werte als erwartet (Tab. 36). Diese Divergenzrate wurde anhand der kompletten Kontrollregion berechnet. In der vorliegenden Arbeit wurde jedoch nur das HVS I untersucht. Das kann zu einer durchschnittlich höheren Anzahl von Substitutionen führen als man für die gesamte Kontrollregion erwarten würde. Nach den berechneten durchschnittlichen Distanzen hat sich der Vorfahre vor *R. reddelli* und *R. zongolicensis* vor 450.000 Jahren von der in dieser Studie eingesetzten *R. laticauda*-Population getrennt. Es ist jedoch unwahrscheinlich, daß dieser Zeitpunkt auch den Beginn der Höhlenbesiedlung darstellt. Wie bereits diskutiert sind *R. reddelli* und *R. zongolicensis* wahrscheinlich das Produkt zweier unabhängiger Höhlenbesiedlungen, obwohl sie im Stammbaum einen gemeinsamen Cluster bilden. Dies deutet darauf hin, daß die entsprechenden ancestralen *R. laticauda*-Populationen für diese beiden Höhlenfische

nicht in dieser Studie enthalten sind. Ohne den direkten epigäischen Verwandten ist es nicht möglich, den Zeitpunkt der Höhlenbesiedlung zu ermitteln. Dies konnte z. B. auch für verschiedene troglobiontische *Astyanax*-Populationen gezeigt werden, die nicht von der derzeitigen epigäischen Form dieser Region abstammen (Dowling et al., 2002; Strecker et al., 2003). Die drei Hauptlinien von *Rhamdia* (die nordwestliche Gruppe, *R. macuspanensis* und *R. laluchensis*) müssen sich nach den vorliegenden Daten vor mehr als einer Million Jahre getrennt haben. Die Trennung zwischen der *R. laticauda*-Artengruppe und der Außengruppe *R. guatemalensis* läßt sich sogar auf den Beginn der Besiedlung Mittelamerikas vor mehr als drei Millionen Jahre zurückdatieren. Das erscheint möglich, denn *Rhamdia*-Arten mit einer Zähnelung am hinteren Rand des Pectoralstachels und einem glatten Vorderrand sind ausschließlich aus Mittelamerika bekannt (Silfvergrip, 1996). Wahrscheinlich sind sie in diesem Gebiet entstanden. Das berechnete phylogenetische Alter dieser Arbeit unterscheidet sich deutlich von den Ergebnissen von Perdices et al., 2002, basierend auf Cytochrom b und ATPase 8/6-Sequenzen. Demnach liegt die Aufspaltung von *R. guatemalensis* und *R. laticauda* bereits 6,5 – 5,6 Millionen Jahre zurück. Diese frühe Trennung setzt eine Einwanderung nach Mittelamerika vor der Bildung der Landbrücke von Panama im Pliozän voraus. Perdices et al. (2002) schlagen eine Ausbreitung über einen kurzlebigen Festlandkorridor im späten Miozän vor ca. 5,3 – 5,7 Millionen Jahren vor. Der anschließende Anstieg des Meeresspiegels isolierte den Vorfahren von *R. laticauda* in Costa Rica und den Vorfahren von *R. guatemalensis* im nördlichen Südamerika. Die phylogenetische Rekonstruktion durch Perdices et al. zeigt basale Polytomien, die eine schnelle Ausbreitung über die mittelamerikanische Landmasse im Pliozän nahelegen, gefolgt von *in situ* Diversifikation.

## 4.2. Artkonzept

### Biospezieskonzept (BSC)

Nach dem Biospezieskonzept kann man die verschiedenen beschriebenen troglobiontischen *Rhamdia*-Populationen Mexikos zumindest als Arten in *statu nascendi* bezeichnen. Entscheidendes Kriterium für den Artstatus nach dem BSC ist das Vorhandensein von Isolationsmechanismen, seien sie prä- oder postzygot. Wie die Kreuzungsexperimente von Wilkens (2001) gezeigt haben, ist zwischen den Arten *R. laticauda*, *R. reddelli* und *R. zongolicensis* ein, wenn auch noch unvollständiger, postzygoter Isolationsmechanismus entwickelt. In den Stammbaumrekonstruktionen auf Grundlage der mtDNA bilden diese drei Arten einen einzigen Clu-

ster relativ enger Verwandter, der den beiden entfernteren verwandten Arten *R. macuspanensis* und *R. laluchensis* gegenübersteht. Die Wahrscheinlichkeit ist daher groß, daß dieser Isolationsmechanismus auch bei letzteren wirksam ist. Möglicherweise ist er aufgrund der größeren genetischen Distanz sogar ausgeprägter entwickelt. Wegen der großen geographischen Entfernungen zwischen den Höhlensystemen wird es mit höchster Wahrscheinlichkeit nie zu einem natürlichen Sympatrietest zwischen den verschiedenen troglobiontischen Spezies kommen, aber Hybridisierung mit den epigäischen Arten ist denkbar. Silfvergrip (1996) betont in seiner Begründung der Ungültigkeit der troglobiontischen *Rhamdia*-Arten, daß die verhältnismäßig kleinen Höhlenpopulationen anfällig für zufällig einwandernde epigäische Individuen sind, da anschließende Hybridisierung ihre Identität auflöst. Die Analyse der Kontrollregion-Daten zeigt jedoch, daß die untersuchten Höhlenarten sich durch diagnostische Basensubstitutionen klar voneinander und von den oberirdischen Arten *R. laticauda* und *R. guatemalensis* unterscheiden. Allerdings muß man bedenken, daß es sich dabei um rein maternal vererbte mtDNA handelt. Introgression durch epigäische Männchen wäre damit nicht nachweisbar. Genau dies ist der Fall bei dem mutmaßlichen Hybriden aus der Höhle von *R. macuspanensis*. Trotz dunkler Färbung und entwickelten Augen hat dieses Individuum den Haplotypen Mac 1, den häufigsten Haplotypen in der *R. macuspanensis* Probe; d. h. in der molekulargenetischen Analyse erscheint dieses Tier als typischer Höhlenfisch.

#### Hennigsches Artkonzept (HSC)

Für das Hennigsche Artkonzept gelten weitgehend auch die oben gemachten Bemerkungen zum BSC, allerdings wird man nach dem HSC die troglobiontischen *Rhamdia*-Populationen kaum als Arten gelten lassen können. Das HSC verlangt eine streng dichotome Speziation, wobei die Existenz der ancestralen Art mit dem Augenblick der Aufspaltung endet. Wollte man die verschiedenen Höhlenpopulationen der Gattung *Rhamdia* nach diesem Konzept als Spezies betrachten, bedeutet dies, daß bei jedem Höhlenkolonisierungsereignis mit anschließender Speziation der oberirdische Vorfahr seinen bisherigen Artstatus verliert und als neue Art weiterexistiert. Dieses Modell stößt an seine Grenzen, wenn es zu einer mehr oder weniger gleichzeitigen Kolonisierung verschiedener Höhlen durch Angehörige ein und derselben oberirdischen Art kommt (Holsinger, 2000). Polytomien sind im HSC nicht zulässig. Auf eine weitere Schwierigkeit stößt man bei der Interpretation der Stammbaumrekonstruktionen. Die eingeschlossene *R. laticauda*-Population ist demnach eng mit *R. reddelli* und *R. zongolicensis* verwandt. Die epigäischen Vorfahren von *R. laluchensis* und *R. macuspanensis* müssen somit einer anderen Linie entstammen. Nach dem HSC müßte es sich dabei um eine andere Art als

*R. laticauda* handeln, anderenfalls wäre *R. laticauda* paraphyletisch. Erkennt man die Höhlenarten also an, bedeutet dies, daß *R. laticauda*-Populationen aus verschiedenen Regionen trotz fehlender Merkmale und fehlenden Isolationsmechanismen als getrennte Arten betrachtet werden müßten. Da dies nicht sinnvoll erscheint, bleibt als logische Folge nur noch die Möglichkeit, den Höhlenpopulationen den Artstatus abzusprenken.

#### Partnererkennungskonzept (RSC)

Nach dem Partnererkennungskonzept spielt der bei den *Rhamdia*-Arten entwickelte postzygotische Isolationsmechanismus keine Rolle. Wichtig ist, ob sich die Individuen zweier Populationen als potentielle Fortpflanzungspartner erkennen oder nicht. Mit Blick auf die Kreuzungsexperimente müßte man in diesem Fall also sagen, daß die Höhlenpopulationen nicht als eigene Arten anzusehen sind, da sich die Individuen unterschiedlicher Herkunft im Labor erfolgreich miteinander verpaaren. Andererseits ist es fraglich, ob sie dies auch unter natürlichen Bedingungen im Freiland tun würden. So konnte Wilkens (mündl. Mitt.) beispielsweise *R. laticauda* mit *R. guatemalensis* kreuzen, obwohl sie verschiedenen Artengruppen angehören und nach der molekulargenetischen Analyse eine hohe genetische Distanz aufweisen. Im Freiland sollen beide Arten sympatrisch vorkommen (Miller, 1984; Perdices et al., 2002). Zwar ist es aufgrund der unterschiedlichen Anforderungen an den Lebensraum (siehe Bestimmungsschlüssel; 2.4.3.) unwahrscheinlich, daß die Arten auch syntop leben, doch kann zumindest in Übergangszonen Kontakt bestehen. Natürliche Hybride sind bisher jedoch noch nicht dokumentiert worden (Scribner et al., 2001). In diesem Zusammenhang ist der Fund des mutmaßlichen Hybriden in der Höhle von *R. macuspanensis* von besonderem Interesse. Die morphologischen Untersuchungen legen nahe, daß es sich bei dem epigäischen Elternteil um *R. guatemalensis* handelt, während der troglobiontische Elternteil *R. macuspanensis* zur *R. laticauda*-Artengruppe gehört. Die Grutas de Agua Blanca befinden sich in einem niedrigen Höhenzug direkt am Rande der Küstenebene von Tabasco. Dieses Flachland mit warmen, langsam fließenden Gewässern ist das typische *R. guatemalensis*-Habitat. Wahrscheinlich ist *R. macuspanensis* heute von seinem nächsten oberirdischen Verwandten *R. laticauda* isoliert. Die Indizien sprechen dafür, daß es sich bei dem mutmaßlichen natürlichen Hybrid um einen seltenen Ausnahmefall handelt. Alle bekannten Exemplare von *R. macuspanensis* weisen einen hohen Troglomorphiegrad auf: die Augen sind extrem reduziert, die Kinnbarteln sind deutlich verlängert, und makroskopisch ist keine dunkle Körperfärbung mehr auszumachen. Wenn Hybridisierung wirklich einen Einfluß auf diese Population hätte, würde man erwarten, daß der Einfluß der epigäischen Merkmale zu einer gewissen Variabilität in der Ausbildung

der Troglomorphien führt, wie es beispielsweise bei der Cueva Chica-Population des Characiden *Astyanax fasciatus* der Fall ist. Auch *R. reddelli* lebt in Parapatric mit *R. guatemalensis* (Wilkins et al., 1991), aus der San-Antonio-Höhle ist jedoch bisher kein Hybrid bekannt. Tatsächlich sieht es so aus, als ob fast alle untersuchten troglobiontischen *Rhamdia*-Arten heute isoliert sind. Während *R. reddelli* und *R. macuspanensis* in Parapatric mit *R. guatemalensis* leben, ist aus der unmittelbaren Nähe der Höhlen von *R. zongolicensis* und der Ayala-Population kein permanentes Oberflächengewässer bekannt. Die einzige mögliche Ausnahme ist *R. laluchensis*. Ein leider schlecht erhaltenes Exemplar eines epigäischen *R. laticauda* ist aus dem La Lucha-Gebiet vorhanden, jedoch ist unklar, ob das Individuum direkt im Höhlensystem oder im oberirdischen Bach gefangen wurde. Die kurze Maxillarbartellänge und die große genetische Distanz innerhalb von *R. laluchensis* könnte man als Hinweise auf Hybridisierung von Höhlenfisch und Oberflächenfisch verstehen, es gibt jedoch Einwände. Lediglich die Maxillarbartellänge ist bei *R. laluchensis* gering (wenn auch immer noch signifikant länger als bei *R. laticauda*), die Kinnbarteln sind jedoch mit denen anderer Höhlenarten vergleichbar und deutlich länger als bei *R. laticauda*. Außerdem sind die Augenrudimente klein, es gibt keine Überlappung mit den Werten von *R. laticauda*. Eine Erklärung für die beobachteten großen genetischen Distanzen innerhalb von *R. laluchensis* mag einerseits die verhältnismäßig große Stichprobe für die molekulargenetische Untersuchung sein, andererseits berichten Sbordoni et al. (1986), daß die La Lucha-Population sehr groß ist, daher könnte sich möglicherweise eine hohe genetische Vielfalt erhalten. Eine weitere Möglichkeit wäre die Hybridisierung mit einer anderen Höhlenart. Aus der unmittelbaren Umgebung des La Lucha-Höhlensystems sind weitere Höhlenpopulationen mit teilweise abweichenden Merkmalen bekannt (Weber, 1996). Aufgrund aller vorliegenden Daten und Beobachtungen läßt sich nicht entscheiden, ob das RSC auf die troglobiontischen *Rhamdia*-Arten zutrifft oder nicht.

#### Evolutionäres Artkonzept (ESC)

In bezug auf den Artstatus der troglobiontischen *Rhamdia*-Arten gegenüber dem oberirdischen Verwandten *R. laticauda* liefert das Evolutionäre Artkonzept teilweise eine geeignete Erklärung. Die Arten *R. macuspanensis* und *R. laluchensis* stellen in der Stammbaumrekonstruktion eigene Stammlinien dar, *R. reddelli* und *R. zongolicensis* konnten jedoch nicht klar aufgelöst werden. Die festgestellten Unterschiede in der Augengröße und die eingeschränkte Interfertilität sprechen dennoch für eigenständige Linien. Gegenüber *R. laticauda* weisen die Höhlenarten durch die Entwicklung troglomorpher Merkmale ihre eigenen evolutionären Tendenzen aus. Obwohl es zum Auftreten von Hybriden mit epigäischen Arten kommen

kann, bleibt die Identität der troglobiontischen Linien anscheinend bewahrt. Die anzestrale oberirdische Art *R. laticauda* bleibt trotz Artaufspaltung weiter existent, da die relativ kleinen Höhlenpopulationen periphere Isolate darstellen. Die troglobiontischen Tiere nehmen keinen Einfluß auf die Oberflächenart, da sie außerhalb der Höhle nicht überleben und sich auch nicht fortpflanzen können. Nach dem ESC ist es nicht notwendig, daß die oberirdische Ursprungsart Autapomorphien gegenüber den Höhlenarten aufweist, so auch bei *R. laticauda*. Schwieriger ist es, anhand des ESC die verschiedenen Höhlenpopulationen gegeneinander abzugrenzen. Durch parallele Evolution zeigen sie kaum eigene evolutionäre Tendenzen. Die eigenständigen Stammlinien und der Isolationsmechanismus können jedoch als schwerwiegender betrachtet werden, weshalb man das ESC auf die *Rhamdia*-Arten Mexikos anwenden kann. Man muß sich allerdings vor Augen halten, daß dies eine subjektive Entscheidung ist, einer der Hauptkritikpunkte am ESC.

#### Phylogenetisches Artkonzept (PSC)

Für das Phylogenetische Artkonzept hat kürzlich Kullander (1999) mit ausdrücklicher Erwähnung von Höhlenfischen als bestes für die Fischsystematik geeignetes Artkonzept geworben, weil es ausschließlich auf dem Vorhandensein diagnostischer Merkmale beruht. Kullander betrachtet den beobachteten Genfluß zwischen der oberirdischen und der unterirdischen *Astyanax fasciatus* Population als vernachlässigbares Phänomen bezüglich des Artstatus. Unter Berufung auf Schmitter-Soto (1998) berichtet Kullander von beträchtlichem Genfluß durch Hybridisierung zwischen verschiedenen oberirdischen *Astyanax*-Arten. Dennoch scheint die Identität dieser Arten nicht davon beeinträchtigt zu sein. Wenn dies für oberirdische *Astyanax* Arten gilt, muß das auch für die Höhlenpopulationen von *Astyanax* zutreffen. Nach Kullanders Meinung bleibt trotz Genfluß von der Oberfläche die Identität der Höhlenpopulationen erhalten, was sich in den typischen troglomorphen Merkmalen äußert. Wenn diese Merkmale stabil sind und sowohl die epigäischen als auch die Höhlenpopulationen sich selbst erhalten, dann sind sie verschiedene Arten. Populationsgenetische Untersuchungen (Avice & Selander, 1972; Espinasa & Borowsky, 2001) haben gezeigt, daß die verschiedenen Höhlenpopulationen untereinander enger verwandt sind als mit der heute dort lebenden epigäischen Population. Die Tatsache, daß diese ca. 30 bekannten Höhlenpopulationen voneinander isoliert sein könnten, heißt jedoch nicht, daß man es mit 30 verschiedenen Arten zu tun hat. Wenn sie die gleichen diagnostischen Merkmale haben, sind sie Angehörige einer einzigen Art.

Nach Kullanders Auffassung könnte man zumindest einige der untersuchten troglobiontischen *Rhamdia*-Populationen als Arten beschreiben. So sind zwei Arten durch Autapomorphien ge-

kennzeichnet: *R. macuspanensis* durch die charakteristische Form des Pectoralstachels und die Ayala-Population durch die Anordnung der Coronalporen des Kopfkanal-systems. Bei den anderen drei Arten stößt man jedoch auf Schwierigkeiten. *R. laluchensis* ist durch die intermediäre Länge der Maxillarbarteln gekennzeichnet. Wie bereits diskutiert, sind diese proportionalen Merkmale nur eingeschränkt zur Artunterscheidung nutzbar, da es breite Über-lap-pungen in den Spannweiten mit nahe verwandten Spezies geben kann. Demnach könnten einige Individuen einer einzigen Population diagnostiziert werden, andere hingegen nicht. Bei *R. reddelli* und *R. zongolicensis* scheint es gar kein geeignetes diagnostisches Merkmal zu ge-ben, obwohl das Vorhandensein von Isolationsmechanismen und diagnostischen Basensub-stitutionen auf eine unabhängige Evolution beider Populationen hinweist. Nachdem PSC würde man jedoch nur von einer einzigen Art sprechen. Die geographische Isolation, teilweise über große Entfernungen hinweg, ist nach Kullander kein Kriterium zur Artunterscheidung. Solche „geographischen Arten“ sind nicht diagnostizierbar ohne Hinweis auf ihren Fundort.

Insgesamt stellt sich die Anwendung des PSC auf die Höhlenarten der Gattung *Rhamdia* als unbefriedigend dar. Aufgrund der parallelen Evolution der Troglomorphien sind die morpho-logischen Ähnlichkeiten groß. Nur Arten, die möglicherweise durch Zufall autapomorphe Merkmale erworben haben, die nicht in Zusammenhang mit der Höhlenanpassung stehen, las-sen sich als Arten erkennen. Die anderen Populationen bleiben trotz der Separation und nach-gewiesener unabhängiger Entstehung mit Hilfe molekulargenetischer Untersuchungen nicht diagnostizierbar.

#### Kohäsionsartkonzept (CSP)

Für eine effektive Anwendung des Kohäsionsartkonzepts sind die erarbeiteten Daten nicht ausreichend, besonders im Hinblick auf die ungenügende Anzahl morphologischer Merkmale aufgrund paralleler Evolution. Dennoch soll die allgemeine Methodologie des CSP hier kurz im Zusammenhang mit den Höhlenarten der Gattung *Rhamdia* erläutert werden. Der erste Schritt untersucht, ob es sich bei den betrachteten Populationen um Angehörige verschiedener Stammlinien handelt. Nach dem erarbeiteten Verzweigungsschema ist dies zumindest für *R. laluchensis* und *R. macuspanensis* gegeben. Im zweiten Schritt müssen die sogenannten Ko-häsionsmechanismen untersucht werden. Das ist einerseits die Fähigkeit zum genetischen Austausch. Bei einigen Populationen ist die Existenz eines postzygotischen Isolationsmecha-nismus nachgewiesen (Wilkins, 2001). Dieser ist allerdings noch unvollständig. Andererseits müssen Anpassungsunterschiede in Form von verschiedenen morphologischen Merkmalen kongruent zum Verzweigungsschema der Stammlinien verteilt sein. Dies ist bei drei der Arten

durch die signifikant unterschiedliche Bartellänge der Fall. Insgesamt ergibt sich ein uneinheitliches Bild. Bei jedem Schritt gibt es einige Populationen, auf die die Kriterien des CSP zutreffen, auf andere jedoch nicht.

Die Anwendung jedes der oben genannten Artkonzepte auf das Beispiel der troglobiontischen *Rhamdia*-Arten Mexikos ist problematisch. In keinem Fall sind alle Bedingungen erfüllt. Im Vergleich scheint das „klassische“ Biospezieskonzept die überzeugendsten Argumente für den Artstatus der Höhlenarten zu liefern. Die Evolution eines Isolationsmechanismus bei *R. reddelli* und *R. zongolicensis* ist zwar noch nicht abgeschlossen, aber sie deutet auf eine bereits seit längerem bestehende Isolation hin. Diese Hypothese konnte durch die molekulargenetische Untersuchung gestützt werden. Obwohl die beiden Arten im Stammbaum als Schwestertaxa erscheinen, zeigen sie bereits eine große genetische Distanz und weisen diagnostische Basensubstitutionen auf. Die weiter entfernt verwandte Art *R. macuspanensis* ist durch ein autapomorphes Merkmal zu differenzieren. Außerdem besitzt sie die am stärksten ausgebildete Troglomorphie aller untersuchten Arten. Dies läßt auf ein vergleichsweise hohes phylogenetisches Alter und unabhängige Evolution schließen. Die Tatsache, daß trotzdem ein Hybrid mit der oberirdischen Art *R. guatemalensis* entstehen konnte, ist wahrscheinlich als Einzelfall zu betrachten. Auch die bisher unbeschriebene Ayala-Population ist durch eine Autapomorphie und eine Kombination charakteristischer Merkmale gut von den anderen Arten zu unterscheiden. *R. laluchensis* ist zwar nur durch das proportionale Maß Maxillarbartellänge ansprechbar, weist jedoch die größten genetischen Distanzen zu den anderen Arten auf. Hybridisierung in der Natur mit der ancestralen Form *R. laticauda* ist bisher in keinem einzigen Fall dokumentiert worden. Die gesammelten Erkenntnisse widerlegen Silfvergrips Meinung, daß es sich bei den Höhlenpopulationen der Gattung *Rhamdia* nicht um gültige Arten handelt. Die Taxonomie hat neben theoretisch-methodischen Seiten auch eine praktische. Sie ist vor allem ein Ordnungssystem, um die Vielfalt der Natur zu überblicken. Dies berechtigt jedoch nicht dazu, in sich geschlossene Fortpflanzungsgemeinschaften nur deshalb nicht als Arten anzuerkennen, weil ihnen leicht zugängliche morphologische Unterscheidungsmerkmale fehlen.

## 5. Zusammenfassung

Die Welsgattung *Rhamdia* (Pimelodidae) ist im Süden Mexikos durch zwei oberirdische Arten und mehrere Höhlenpopulationen vertreten. Bis 1993 waren zwei davon als neue Arten beschrieben, *R. reddelli* und *R. zongolicensis*. Sie zeichnen sich gegenüber ihrem nächsten oberirdischen Verwandten *R. laticauda* durch parallele Evolution typischer Höhlentiermerkmale wie z. B. reduzierte Augen und Körperpigmentierungen aus. In einer Revision der Gattung *Rhamdia* wurden diese Höhlenarten jedoch aufgrund augenscheinlich fehlender diagnostischer Merkmale nicht als gültig anerkannt.

In der vorliegenden Arbeit wurden in der Fischtaxonomie gebräuchliche morphologische Merkmale in bezug auf ihre Aussagekraft bei verschiedenen Höhlenpopulationen der Gattung *Rhamdia* überprüft. Für einige davon konnten diagnostische Merkmale gefunden werden, und zwei davon wurden als neue Arten beschrieben: *R. macuspanensis* zeichnet sich durch die charakteristische Form ihres Brustflossenstachels und den statistisch signifikant verlängerten Barteln aus; *R. laluchensis* besitzt Maxillarbarteln von intermediärer Länge, die zwischen der oberirdischen Art *R. laticauda* und den anderen Höhlenarten liegt; eine weitere, noch unbeschriebene Population aus der Ayala-Höhle zeigt ebenfalls einige charakteristische Merkmale, die zur Diagnose genutzt werden können: Kinnbarteln und Kopf sind im Vergleich mit den anderen Höhlenarten verkürzt, und im Bereich der Kopfkanäle des Seitenliniensystems findet man eine außergewöhnliche Porenanordnung. Infolgedessen soll diese Population in Kürze als neue Art beschrieben werden.

Diese Untersuchung machte jedoch ebenfalls deutlich, daß trotz der oben erwähnten morphologischen Unterschiede die traditionellen Meßmethoden in ihrer Aussagefähigkeit begrenzt sind. Die beschriebenen Arten *R. reddelli* und *R. zongolicensis* lassen sich nicht sicher voneinander unterscheiden. Der Vergleich der Höhlenarten mit der epigäischen Art *R. laticauda* mit morphometrischen Methoden ist problematisch, da der Denominator Standardlänge durch den bei den Höhlenfischen in konvergenter Evolution vergrößerten Kopf stark beeinflusst wird.

Weitere Merkmale zur Unterscheidung der Arten und Hinweise auf die verwandtschaftlichen Beziehungen wurden durch die molekulargenetische Untersuchung gefunden. Es wurde ein 412 bp langes Segment aus der hypervariablen Domäne I in der Kontrollregion der mtDNA sequenziert. Jede untersuchte *Rhamdia*-Art war durch 1 – 4 eigene Haplotypen und diagnostische Basensubstitutionen charakterisiert. Die phylogenetische Rekonstruktion ergab drei Stammlinien, deren Beziehung zueinander jedoch nicht aufgelöst werden konnte. Die in die-

ser Arbeit eingeschlossene *R. laticauda*-Population bildete mit den beiden Höhlenarten *R. reddelli* und *R. zongolicensis* einen Cluster. Daraus folgt, daß die troglobiontischen Arten *R. laluchensis* und *R. macuspanensis* wahrscheinlich von anderen ancestralen epigäischen Linien abstammen.

Die Synthese aus der morphologischen und molekulargenetischen Untersuchung läßt die Schlußfolgerung zu, daß es sich bei den untersuchten Höhlenpopulationen der Gattung *Rhamdia* trotz großer morphologischer Ähnlichkeit um gültige Arten handelt.

Die Berechnung der genetischen Distanzen zwischen den Arten erlaubte die Abschätzung des phylogenetischen Alters der einzelnen Stammlinien. Frühere Annahmen eines relativ jungen Alters (ca. 10 000 Jahre) aufgrund gering entwickelter Troglomorphien konnten nicht bestätigt werden. Die ermittelten Werte ergaben statt dessen, daß die Trennung des Vorfahren von *R. reddelli* und *R. zongolicensis* von *R. laticauda* vor 450 000 Jahren stattfand. Die Aufspaltung der drei Stammlinien muß sich nach den vorliegenden Daten vor mehr als einer Millionen Jahre ereignet haben.

Hinsichtlich der Aussagekraft und Anwendbarkeit verschiedener Artkonzepte konnte auf Basis der gesammelten Ergebnisse geschlußfolgert werden, daß das Biospezieskonzept am schlüssigsten die Beziehungen zwischen den untersuchten *Rhamdia*-Populationen erklären kann.

## 6. Literaturverzeichnis

- Alexander, R. M. (1965). Structure and function in the catfish. *J. Zool. (Lond.)*, 148: 88-152.
- Alvarado Bremer, J. R., Naseri, I. und Ely, B. (1997). Orthodox and unorthodox phylogenetic relationships among tunas revealed by the nucleotide sequence analysis of the mitochondrial DNA control region. *J. Fish Biol.*, 50: 540-554.
- Avise, J. C. (1994). *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Chapman and Hall, New York.
- Avise, J. C. und Selander, R. K. (1972). Evolutionary genetics of cave-dwelling fishes of the genus *Astyanax*. *Evolution*, 26: 1-19.
- Avise, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., Reeb, C. A. und Saunders, N. C. (1987). Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18: 489-522.
- Barr, T. C. (1968). Cave ecology and the evolution of troglobites. In: T. Dobzhansky, M. K. Hecht und W. G. Steere (eds.). *Evolutionary Biology*, 2, North-Holland Publ. Company, p. 35-102.
- Barr, T. C. und Holsinger, J. R. (1985). Speciation in cave faunas. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 16: 313-337.
- Bell, M. A. (1979). Persistence of ancestral-sister species. *Syst. Zool.*, 28 (1): 88-92.
- Bermingham, E. und Martin, A. P. (1998). Comparative mtDNA phylogeography of neotropical freshwater fishes: testing shared history to infer the evolutionary landscape of lower Central America. *Mol. Ecol.*, 7: 499-517.
- Bormann, (1989). Das Sozialverhalten von *Rhamdia guatemalensis* (Pimelodidae, Pisces). Vergleich der Höhlenpopulation mit der oberirdisch lebenden Population. Unveröffentl. Diplomarbeit. Univ. Hamburg.

- Borowsky, R. B. und Mertz, L. (2001). Genetic differentiation among populations of the cave fish *Schistura oedipus* (Cypriniformes: Balitoridae). *Environ. Biol. Fish.*, 62: 225-231.
- Campbell, N. J. H., Sturm, R. A. und Baker, S. C. (2001). Large mitochondrial repeats multiplied during the polymerase chain reaction. *Mol. Ecol. Notes*, 1: 336-340.
- Cracraft, J. (1989). Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding pattern and process of differentiation. In: D. Otte und J. A. Endler (eds.). *Speciation and its Consequences*. Sinauer, Sunderland, Mass., p. 28-59.
- Culver, D. C. (1985). Trophic relationships in aquatic cave environments. *Stygologia*, 1 (1): 43-53.
- Culver, D. C. und Wilkens, H. (2000). Critical review of the relevant theories of the evolution of subterranean animals. In: H. Wilkens, D. C. Culver und W. F. Humphreys (eds.). *Subterranean Ecosystems. Ecosystems of the World*, 30, Elsevier, Amsterdam, p. 381-398.
- Donaldson, K. A. und Wilson, R. R. (1999). Amphi-Panamic geminates of snook (Percoidei: Centropomidae) provide a calibration of the divergence rate in the mitochondrial DNA control region of fishes. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 13: 208-213.
- Dowling, T. E., Martasian, D. P. und Jeffery, W. R. (2002). Evidence for multiple genetics forms with similar eyeless phenotypes in the blind cavefish *Astyanax mexicanus*. *Mol. Biol. Evol.*, 19 (4): 446-455.
- Espinasa, L. und Borowsky, R. B. (2001). Origins and relationship of cave populations of the blind Mexican tetra, *Astyanax fasciatus*, in the Sierra de El Abra. *Environ. Biol. Fish.*, 62: 233-237.
- Eyre-Walker, A. (2000). Do mitochondria recombine in humans? *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 355: 1573-1580.
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39: 783-791.

- Fiedler, K. (1991). Fische. In: D. Starck (Hrsg.). Lehrbuch der speziellen Zoologie. Begründet von A. Kaestner. Bd. 2. Wirbeltiere. Teil 2. Fischer, Jena, 498 pp.
- Gambari, S. und Topani, M. (1986). Descrizioni delle cavita esplorate. In: Le Spedizioni Speleologiche Malpaso 81 e Malpaso 84 in Chiapas (Messico). Notiz. Circolo Speleol. Romano – n. s., 1: 41-72.
- Gavrilets, S., Li, H. und Vose, M. D. (2000). Patterns of parapatric speciation. *Evolution*, 54 (4): 1126-1134.
- Gibert, J., Stanford, J. A. Dole-Olivier, M. J. und Ward, J. V. (1994). Basic attributes of groundwater ecosystems and prospects for research. In: J. Gibert, D. L. Danielopol und J. A. Stanford (eds.). *Groundwater Ecology*. Academic Press, London, p. 7-40.
- Hasegawa, M., Kishino, H. und Yano, T. A. (1985). Dating the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *J. Mol. Evol.*, 22: 160-174.
- Hassan, E.-S. (1992 a). Mathematical description of the stimuli to the lateral line system of fish, derived from a three-dimensional flow field analysis. I. The cases of moving in open water and of gliding towards a plane surface. *Biol. Cybern.*, 66: 443-452.
- (1992 b). Mathematical description of the stimuli to the lateral line system of fish, derived from a three-dimensional flow field analysis. II. The cases of gliding alongside or above a plane surface. *Biol. Cybern.*, 66: 453-461.
- Hoarau, G., Holla, S., Lescasse, R., Stam, W. T. und Olsen, J. L. (2002). Heteroplasmy and evidence for recombination in the mitochondrial control region of the flatfish *Platichthys flesus*. *Mol. Biol. Evol.*, 19 (12): 2261-2264.
- Holsinger, J. R. (2000). Ecological derivation, colonization, and speziation. In: Wilkens, H., Culver, D. C. und Humphreys, W. F. (eds.). *Subterranean Ecosystems. Ecosystems of the World*, 30, Elsevier, Amsterdam: 399-415.
- Howes, G. J. (1983). Problems in catfish anatomy and phylogeny exemplified by the Neotropical Hypophthalmidae (Teleostei: Siluroidei). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 45 (1): 1-39.

- Hubbs, C. L. (1936). Fishes of the Yucatan Peninsula. Carnegie Inst. Washington Publ., 457: 157-287.
- Hüppop, K. (1988). Phänomene und Bedeutung der Energieersparnis bei dem Höhlenfisch *Astyanax fasciatus* (Characidae). Unveröffentlicht. Diss. Uni. Hamburg, 142 pp.
- Hüppop, K. (2000). How do cave animals cope with the food scarcity in caves? In: H. Wilkens, D. C. Culver und W. F. Humphreys (eds.). Subterranean Ecosystems. Ecosystems of the World, 30, Elsevier, Amsterdam, p. 159-188.
- Humphreys, W. F. (2000). Background and glossary. In: H. Wilkens, D. C. Culver und W. F. Humphreys (eds.). Subterranean Ecosystems. Ecosystems of the World, 30, Elsevier, Amsterdam, p. 3-14.
- Kullander, S. O. (1999). Fish species – how and why. Rev. Fish Biol. Fish., 9: 325-352.
- Kumar, S., Tamura, K., Jakobsen, I. B. und Nei, M. (2001). MEGA2: molecular evolutionary genetic analysis software. Arizona State University, Tempe, Arizona, USA.
- Laamanen, T. R., Petersen, F. T. und Meier, R. (2003). Kelp flies and species concepts – the case of *Coelopa frigida* (Fabricius, 1805) and *C. nebularum* Aldrich, 1929 (Diptera: Coelopidae). J. Zool. Syst. Evol. Research, 41: 127-136.
- Langecker, T. G. und Longley, G. (1993). Morphological adaptations of the Texas blind catfishes *Trogloglanis pattersoni* and *Satan eurystomus* (Siluriformes: Ictaluridae) to their underground environment. Copeia, 4: 976-986.
- Lee, W. J., Conroy, J., Howell, W. H. und Kocher, T. D. (1995). Structure and evolution of teleost mitochondrial control regions. J. Mol. Evol., 41: 54-66.
- Lunt, D. H., Whipple, L. E. und Hyman, B. C. (1998). Mitochondrial DNA variable number tandem repeats (VNTRs): utility and problems in molecular ecology. Mol. Ecol., 7: 1441-1455.
- Mayr, E. (1942). Systematics and the Origin of Species. Columbia Uni. Press, New York.
- (1969). Principles of Systematic Zoology, New York.

- Mees, G. F. (1974). The Auchenipteridae and Pimelodidae of Suriname (Pisces, Nematognathi). *Zool. Verh. (Leiden)*, 132: 1–256, pls. 1–15.
- Meier, R. und Willmann, R. (2000). The Hennigian species concept. In: Q. D. Wheeler und R. Meier (eds.). *Species Concepts and Phylogenetic Theory: a Debate*. Columbia Uni. Press, New York, p. 30-43.
- Meyer, A. (1993). Evolution of mitochondrial DNA in fishes. In: P. W. Hochachka und T. P. Mommsen (eds.). *Molecular Biology Frontiers, Biochemistry and Molecular Biology of Fishes*. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, p. 1-38.
- Miller, R. R. (1966). Geographic distribution of Central American freshwater fishes. *Copeia*: 773-802.
- Miller, R. R. (1984). *Rhamdia reddelli*, new species, the first blind pimelodid catfish from Middle America, with a key to the Mexican species. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 20 (8): 135-144.
- Mishler, B. D. und Theriot, E. (2000). The phylogenetic species concepts (*sensu* Mishler and Theriot): monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. In: Q. D. Wheeler und R. Meier (eds.). *Species Concepts and Phylogenetic Theory: a Debate*. Columbia Uni. Press, New York, p. 44-54.
- Mitchell, R. W., Russell, W. H. und Elliott, W. R. (1977). Mexican eyeless characin fishes, genus *Astyanax*: Environment, distribution, and evolution. *Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ.*, 12: 1-89.
- Moritz, C., Dowling, T. E. und Brown, W. M. (1987). Evolution of animal mitochondrial DNA: Relevance for population biology and systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 18: 269-292.
- Mosier, D. (1984). Cave dwelling populations of *Rhamdia* (Pimelodidae). *Assoc. Mex. Cave Studies – Activities Newsletter*, 14: 40-44.
- Myers, G. S. (1966). Derivation of the freshwater fish fauna of Central America. *Copeia*: 766-773.

- Page, R. D. M. und Holmes, E. C. (1998). *Molecular Evolution: A Phylogenetic Approach*. Blackwell, Oxford.
- Parzefall, J. (2000). Ecological role of aggressiveness in the dark. In: H. Wilkens, D. C. Culver und W. F. Humphreys (eds.). *Subterranean Ecosystems. Ecosystems of the World*, 30, Elsevier, Amsterdam, p. 221-228.
- Paterson, H. E. H. (1985). The recognition concept of species. In: E. S. Vrba (ed.). *Species and Speciation*. Pretoria, Transvaal Museum, Monograph No. 4, pp. 21-29.
- Perdices, A., Bermingham, E., Montilla, A. und Doadrio, I. (2002). Evolutionary history of the genus *Rhamdia* (Teleostei: Pimelodidae) in Central America. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 25: 172-189.
- Peters, N. (1988). Quantitative Aspekte der regressiven Evolution – dargestellt am Beispiel der Augenrückbildung bei Höhlenfischen. *Z. zool. Syst. Evol.-forsch.*, 26: 430-441.
- Posada, D. und Crandall, K. A. (1998). MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, 14 (9): 817-818.
- Poulson, T. L. (1963). Cave adaptations in amblyopsid fishes. *Am. Midl. Nat.*, 70: 257-290.
- Poulson, T. L. und White, W. B. (1969). The cave environment. *Science*, 165: 971-981.
- Robertson, S. (1983a). Zongolica Project – 1983. *AMCS-Activities Newsletter*, 13: 47-49.
- (1983b). Cueva del Túnel, Veracruz. *AMCS-Activities Newsletter*, 13: 47-49.
- Romero, A., Singh, A., McKie, A., Manna, M., Baker, R., Paulson, K. M. und Creswell, J. E. (2002). Replacement of the troglomorphic population of *Rhamdia quelen* by an epigeal population of the same species in the Cumaca Cave, Trinidad, West Indies. *Copeia*: 938-942.
- Sambrook, J., Fritsch, E. F. und Maniatis, T. (1989). *Molecular Cloning: a Laboratory Manual*. 2<sup>nd</sup> edn. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.

- Sbordoni, V., Argano, R. und Vomero, V. (1986). Relazione biologica sulle spedizioni "Malpaso" 1981- 82 e 1984. In: Le Spedizioni Speleologiche Malpaso 81 e Malpaso 84 in Chiapas (Messico). Notiz. Circolo Speleol. Romano – n. s., 1: 73–88.
- Sbordoni, V., Carchini, G. und Lucarelli, M. (1987). Primi risultati delle ricerche biospeleologiche svolte nel 1986 e 1987 in Chiapas (Messico). In: Le Spedizioni Speleologiche Malpaso 86 e Malpaso 87 in Chiapas (Messico). Notiz. Circolo Speleol. Romano – n. s., 2: 135-150.
- Sbordoni, V., Allegrucci, G. und Cesaroni, D. (2000). Population genetic structure, speciation and evolutionary rates in cave-dwelling organisms. In: H. Wilkens, D. C. Culver und W. F. Humphreys (eds.). Subterranean Ecosystems. Ecosystems of the World, 30, Elsevier, Amsterdam, p. 453-477.
- Schemmel, C. (1967). Vergleichende Untersuchungen an den Hautsinnesorganen ober- und unterirdisch lebender *Astyanax*-Formen. Ein Beitrag zur Evolution der Cavernicolen. Z. Morph. Tiere, 61: 255-316.
- Schmidt, H. A., Strimmer, K., Vingron, M. und von Haeseler, A. (2002). TREE-PUZZLE: maximum likelihood phylogenetic analysis using quartets and parallel computing. Bioinformatics, 18: 502-504.
- Schmitter-Soto, J. J. (1998). Diagnosis of *Astyanax altior* (Characidae), with a morphometric analysis of *Astyanax* in the Yucatan Peninsula. Ichthyol. Explor. Freshwaters, 8: 349 – 358.
- Scribner, K. T., Page, K. S. und Bartron, M. L. (2001). Hybridization in freshwater fishes: a review of case studies and cytonuclear methods of biological inference. Rev. Fish Biol. Fish., 10: 293-323.
- Shitara, H., Hayashi, J.-I., Takahama, S., Kaneda, H. und Yonekawa, H. (1998). Maternal inheritance of mouse mtDNA in interspecific hybrids: Segregation of the leaked paternal mtDNA followed by the prevention of subsequent paternal leakage. Genetics, 148: 851-857.

- Silfvergrip, A. M. C. (1996). A systematic revision of the neotropical catfish genus *Rhamdia* (Teleostei, Pimelodidae). Swedish Museum of Natural History, Stockholm: 156 pp., 8 pls.
- Simpson, G. G. (1961). Principles of Animal Taxonomy. Columbia Univ. Press, New York.
- Sket, B. (1985). Why all cave animals don't look alike: a discussion of the adaptive value of reduction processes. Natl. Speleol. Soc. Bull., 47: 78-85.
- Sterba, G. (1990). Süßwasserfische der Welt. Urania, Leipzig, 915 pp.
- Strecker, U., Bernatchez, L. und Wilkens, H. (2003). Genetic divergence between cave and surface populations of *Astyanax* in Mexico (Characidae, Teleostei). Mol. Ecol., 12: 699-710.
- Swofford, D. L. (2000). Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and Other Methods). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Templeton, A. R. (1998). Species and speciation. Geography, population structure, ecology, and gene trees. In: D. J. Howard und S. H. Berlocher (eds.). Endless Forms: Species and Speciation, Oxford Univ. Press, Oxford, p. 32-43.
- Trajano, E. (1991). The agonistic behaviour of *Pimelodella kronei*, a troglobitic catfish from south-eastern Brazil (Siluriformes, Pimelodidae). Behav. Processes, 23: 113-124.
- Trajano, E. (1994). Comparative study of the brain and olfactory organ of the troglobitic catfish, *Pimelodella kronei* (Ribeiro 1907), and its putative ancestor, *P. transitoria* (Ribeiro 1912) (Siluriformes Pimelodidae). Trop. Zool., 7: 145-160.
- Walters, V. und Liu, R. K. (1967). Hydrodynamics of navigation by fishes in terms of the mucus-water „interface“. In: P. Cahn. Lateral Line Detectors. Indiana University Press, p. 437-446.
- Weber, A. (1995). The lateral line system of epigean and cave dwelling catfishes of the genus *Rhamdia* (Pimelodidae, Teleostei) in Mexico. Mém. Biospéol., 22: 215-225.

- Weber, A. (1996). Cave dwelling catfish populations of the genus *Rhamdia* (Pimelodidae, Siluroidei, Teleostei) in Mexico. *Mém. Biospéol.*, 23: 73-85.
- Weber, A. (2000). Fish and amphibia. In: H. Wilkens, D. C. Culver und W. F. Humphreys (eds.). *Subterranean Ecosystems. Ecosystems of the World*, 30, Elsevier, Amsterdam, p. 109-132.
- Weber, A. und Wilkens, H. (1998). *Rhamdia macuspanensis*: a new species of troglobitic pimelodid catfish (Siluriformes; Pimelodidae) from a cave in Tabasco, Mexico. *Copeia*, 4: 998-1004.
- Weber, A., Allegrucci, G. und Sbordoni, V. (2003). *Rhamdia laluchensis*, a new species of troglobitic catfish (Siluriformes: Pimelodidae) from Chiapas, Mexico. *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 14: 273-280.
- Wheeler, Q. D. und Platnick, N. I. (2000). The phylogenetic species concept (*sensu* Wheeler and Platnick). In: Q. D. Wheeler und R. Meier (eds.). *Species Concepts and Phylogenetic Theory: a Debate*. Columbia Univ. Press, p. 55-69.
- Wiley, E. O. (1978). The evolutionary species concept considered. *Syst. Zool.*, 27: 17-26.
- Wilkens, H. (1982). Regressive evolution and phylogenetic age: the history of colonization of freshwaters of Yucatan by fish and Crustacea. *Assoc. Mexican Cave Stud. Bull.*, 8: 237-243 / *Texas Mem. Mus. Bull.*, 28: 237-243.
- Wilkens, H. (1988). Evolution and genetics of epigean and cave *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces). Support for the neutral mutation theory. *Evolutionary Biology*, 23: 271-367.
- Wilkens, H. (1993). A new species of *Rhamdia* (Pisces: Pimelodidae) from a cave in the Sierra de Zongolica (Veracruz, Mexico). *Mitt. Hambg. Zool. Mus. Inst.*, 90: 375-378.
- Wilkens, H. (2001). Convergent adaptations to cave life in the *Rhamdia laticauda* catfish group (Pimelodidae, Teleostei). *Environ. Biol. Fish.*, 62: 251-261.
- Wilkens, H., Strecker, U. und Yager, J. (1989). Eye reduction and phylogenetic age in ophidiiform cave fish. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 27: 126-134.

- Wilkins, H., Junge, P. und Langecker, T. G. (1991). Speciation of troglobites: studies in the San Antonio cave (Oaxaca, Mexico). *Int. J. Speleol.*, 20: 1–13.
- Willmann, R. (1991). Die Art als Taxon und als Einheit der Natur. *Mitt. Zool. Mus. Berl.*, 67, 1: 5-15.
- Wootton, R. J. (1990). *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman und Hall, London, 404 pp.

## 7. Anhang

Sequenzen der HVS I in der mtDNA Kontrollregion bei den untersuchten *Rhamdia*-Haplotypen:

```

Mac1      TCCCACCCCT  AACTCCCAAA  GCTAGGATTC  TCAATTA AAC  TATTTTCTGA  AACAA-GCCA  GGCCGCAATA  CTTTACACTA
Mac2      ...T.....
Mac3      .....
Mac4      .....
Lalucha1 .....
Lalucha2 .....
Lalucha3 .....
Lalucha4 .....
Zong3     .....G...
Red1      .....
Red2      .....
Lat1      .....T...
Lat2      .....T...
Gua1      .....ACT.G  AC..A..C..  .C.....
Gua2      .....ACT.G  AC..A..C..  .C.....

```

```

Mac1      TGTAATATAA  TGCATAATAT  GTATTATATT  ACATAATGGT  TTATAATACA  TATTATGCAT  TATATTACAT  AATTATATAG
Mac2      .....
Mac3      .....
Mac4      .....
Lalucha1 .....
Lalucha2 .....
Lalucha3 .....
Lalucha4 .....
Zong3     .....
Red1      .....C...
Red2      .....C...
Lat1      .....
Lat2      .....
Gua1      .....A...T...  .C.....
Gua2      .....A...T...  .C.....

```

```

Mac1      TACATTCTAC  TAAATACCTG  ACATAACCAA  TAAATTGTAA  TTCCAATGGA  ACTCCTTTTA  AATTGAAGAA  ATTGATTATC
Mac2      .....
Mac3      .....
Mac4      .....
Lalucha1 .....T...  A...  A...  A.T...CG  .....CT
Lalucha2 .....T...  A...  A...  A.T...CG  .....CT
Lalucha3 .....T...  T...  A...  A.T...CG  .....CT
Lalucha4 .....T...  T...  A...  A.T...C...  .....CT
Zong3     .....A...
Red1      .....T...  A...
Red2      .....A...
Lat1      .....A...
Lat2      .....A...
Gua1     .G...TC.T  ...TA...  T.GC  CT.T.-...  .....G...  .....AT
Gua2     .G...TC.T  ...TA...  T.GC  CT.T.-...  .....CT

```

```

Mac1      TCCTAATTTT  AACTCATTAA  ACTATATTTT  CTTGTATAAC  TTAACATTCA  TTTATGAAGA  ACTACTAGCC  CAATAAGAAC
Mac2      .....
Mac3      .....G...T
Mac4      .....T
Lalucha1 .....G...  .....G...T  .....C...  T.GTC...
Lalucha2 .....G...  .....G...T  .....C...  T.GTC...
Lalucha3 .....C...  .....G...T  .....C...  T.GTC...
Lalucha4 .....C...  .....G...T  .....C...  T.GTC...
Zong3     .....C...  .....C...  .....T  T.GTC...
Red1      .....C...  .....C...  .....T  T.GTC...
Red2      .....C...  .....C...  .....T  T.GTC...
Lat1      .....C...  .....C...  .....T  T.G.C...
Lat2      .....C...  .....C...  .....T  T.G.C...
Gua1     ...TG...-  .....C.C...C...  C...T  T...T...  T...T...  T...TA...
Gua2     ...TG.C-  .....CTC...  .....CG...T  T...T...  T...T...  T...TA...

```

```

Mac1      CGACCAACCC TATATTCTTA AGACATACTC TTCTTGATAG GTCAGGGACA AAAATTGTGG GGGTTTCACA ACTTGAACTA
Mac2      .....
Mac3      .....
Mac4      .....
Lalucha1 .....
Lalucha2 .....
Lalucha3 .....
Lalucha4 .....
Zong3     .....
Red1      .....
Red2      .....
Lat1      .....
Lat2      .....
Gua1      .....
Gua2      .....

```

```

Mac1      TTTCTGGCAT CT
Mac2      .....
Mac3      .....
Mac4      .....
Lalucha1 .....
Lalucha2 .....
Lalucha3 .....
Lalucha4 .....
Zong3     .....
Red1      .....
Red2      .....
Lat1      .....
Lat2      .....
Gua1      .....
Gua2      .....

```

412 bp insgesamt

t-RNA endet an Position 49

alle Zong Haplotypen mit einem 19 bp Repeat zwischen Position 112 und 113 (unterstrichen)

alle Zong Haplotypen, LaLucha 4, Gua 1 und Gua 2 mit unterschiedlicher Anzahl von 36 bp Repeats zwischen Position 153 und 154 (unterstrichen), die vier Zong Haplotypen unterscheiden sich nur in der Anzahl dieser Repeats

```

Zong 1      +3 Repeats
Zong 2      +4 Repeats
Zong 3      +5 Repeats
Zong 4      +6 Repeats

```

```

LaLucha 4   +9 Repeats

```

```

Gua 1      +8 Repeats
Gua 2      +3 Repeats

```

## 8. Dank

Allen, die mich bei der Fertigstellung meiner Doktorarbeit unterstützt haben, möchte ich ganz herzlich danken.

Mein besonderer Dank gilt ...

Prof. Dr. Horst Wilkens für seine vielfältigen Denkanstöße, sein stets offenes Ohr, die bewiesene Geduld und dafür, daß er mir den Zugang zur faszinierenden Welt der Höhlentiere ermöglicht hat.

Prof. Dr. Jakob Parzefall für die vielen anregenden Diskussionen, nicht nur im Institut, sondern auch auf Kongreßreisen.

Dr. Ulrike Strecker für ihre Betreuung und den entscheidenden Ratschlag, wenn es im Labor gerade mal wieder nicht so recht voran gehen wollte.

Prof. Dr. Valerio Sbordoni von der Università di Roma „Tor Vergata“ für die Gastfreundschaft in seinem Institut sowie für umfangreiches Fischmaterial und Informationen aus erster Hand zu mexikanischen Höhlen. Vielen Dank auch an Giuliana Allegrucci für ihre Betreuung im dortigen Labor.

Frau Gudrun Schulze für die zahlreichen Röntgenaufnahmen und ihre Hilfsbereitschaft bei der Lösung technischer Probleme sowie Frau Monika Hänel für die hervorragenden Zeichnungen.

dem Servicelabor der Universitätsklinik Eppendorf für die zuverlässige und schnelle Lieferung von DNA-Sequenzen.

der Konrad-Adenauer-Stiftung für die freundliche Gewährung eines dreijährigen Promotionsstipendiums.

der Johanna und Fritz Buch-Gedächtnis-Stiftung und der Hansischen Universitätstiftung für die finanzielle Unterstützung von Forschungs- und Kongreßreisen.

meinem Freund und Kollegen Joachim Horstkotte für die unzähligen Diskussionen, seine Hilfsbereitschaft und die angenehme gemeinsame Zeit im Labor.

Antje und Dr. Dirk Möller für ihre Freundschaft und unschätzbare Hilfe, nicht nur in der letzten „heißen Phase“ dieser Doktorarbeit.

meiner Schwester Iris, die mir beim Formulieren und „Runtertippen“ dieser Arbeit geholfen hat.

nicht zuletzt meinen Eltern, ohne deren moralische und finanzielle Unterstützung ich diese Arbeit wohl kaum hätte verwirklichen können.