

Vergleichende Untersuchungen an den Hautsinnesorganen ober- und unterirdisch lebender *Astyanax*-Formen

Ein Beitrag zur Evolution der Cavernicolen*

CHRISTIAN SCHEMMEL

Zoologisches Staatsinstitut und Museum Hamburg
(Direktor: Prof. Dr. C. KOSSWIG)

Eingegangen am 5. Juli 1967

Comparative Studies of the Cutaneous Sense Organs in Epigeal and Hypogean Forms of Astyanax with Regard to the Evolution of Cavernicoles

Abstract. There is no evidence for degenerative or constructive tendencies in the highly developed systems of neuromasts, in the nasal organs and in the labyrinths of the cavernicolous forms compared to the epigeal ancestor *Astyanax*. There is an increase, however, in number and extension of taste buds. These differences are based on polygenic systems and are obviously caused by the loss of vision.

Inhalt

I. Einleitung	256
II. Fragestellung	259
III. Material	261
IV. Die Hautsinnesorgane verschiedener <i>Astyanax</i> -Formen	262
1. Das Lateralsystem	262
a) Methode	263
b) <i>Astyanax mexicanus</i>	264
c) Die Höhlenformen des <i>Astyanax mexicanus</i>	271
d) Vergleich mit anderen Characiden-Arten	274
2. Das Labyrinth	278
a) Methode	278
b) Morphologische und histologische Befunde	278
3. Der Geschmacksapparat	280
a) Methode	281
b) <i>Astyanax mexicanus</i>	282
c) Die Höhlenformen des <i>Astyanax mexicanus</i>	284
d) Zur Identifizierung der Geschmacksknospen	286
e) Die erbliche Bedingtheit der Unterschiede im Geschmacksapparat	288
f) Die Geschmacksknospenverteilung und das Verhalten bei der Nahrungsaufnahme	292
4. Das Geruchsorgan	297
a) Methode	297
b) <i>Astyanax mexicanus</i>	298
c) Die Höhlenformen des <i>Astyanax mexicanus</i>	301
d) Vergleich der Befunde	301
V. Diskussion der Ergebnisse	305

* Inauguraldissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Hamburg.

Zusammenfassung	309
Summary	310
Literatur	312

I. Einleitung

Im Dezember des Jahres 1936 veröffentlichten C. L. HUBBS und W. T. INNES die Erstbeschreibung eines in der Cueva Chica in einem Tal des Staates San Luis Potosi in Zentralmexiko beheimateten Höhlenfisches aus der Familie der Characidae. Die Autoren beschrieben ihn als neue Art unter dem Namen *Anoptichthys jordani* und stellten fest: "Anoptichthys agrees with the genus and subgenus *Astyanax* in all apparent characters other than those associated with blindness and subterranean life" (S. 3). Der hierbei erwähnte *Astyanax mexicanus*¹ ist ein normal pigmentierter und augenbesitzender Characide, der u. a. unweit der Chica-Höhle im oberirdischen Flußlauf des Rio Tampaon vorkommt. Die ersten von CORONADO 1936 in der Chica-Höhle gefangenen Exemplare des *Anoptichthys jordani* waren depigmentierte Tiere, deren kleine Augenreste in die Tiefe der Orbitalhöhlen gesunken und von Hautduplikaturen überwachsen waren, so daß sie augenlos erschienen. Die in den folgenden Jahren vom „New York Aquarium“ durchgeführten Expeditionen in die Chica-Höhle erbrachten jedoch Fänge, in denen Tiere aller Übergangsstufen vom Höhlenfischtypus bis zum normal pigmentierten und großäugigen *Astyanax* enthalten waren. Darüber hinaus traten alle Pigmentierungsgrade in voneinander unabhängiger, zufälliger Kombination mit den verschiedensten Reduktionstypen der Augen auf, so daß neben den Extremen weißlicher, augenbesitzender und astyanaxfarbiger, augenloser Individuen die ganze Mannigfaltigkeit der Zwischenformen vorlag.

Dieser Umstand und die Tatsache, daß über Jahre Fluktuationen in der Zusammensetzung der Phänotypen beobachtet wurden, lassen eine zeitweilige und vielleicht noch heute bestehende Verbindung der Höhle mit dem oberirdischen Flußsystem vermuten, durch die eine Einwanderung von *Astyanax* und dessen Verbastardierung mit *Anoptichthys* ermöglicht worden sein könnte (BREDEK, 1942). Die Frage, warum die ersten Fangergebnisse nur weitgehend depigmentierte, augenlose Tiere enthielten, läßt sich heute kaum mehr entscheiden. Es kann z. B. die Fangergebnisse beeinflußt haben, daß die Benutzung von Licht die augenbesitzenden Tiere zur Flucht veranlaßte, während die blinden Fische durch Bewegung der Wasseroberfläche angelockt wurden. Jedenfalls stellen die Chica-Fische heute eine variable, natürliche Mischpopulation

¹ Der bisher in der Literatur gebräuchliche Artname „*mexicanus*“ ist statt „*fasciatus*“ beibehalten worden, um Literaturvergleiche zu erleichtern und die Herkunft zu verdeutlichen.

dar. Allein die bereits oben angeführten Tatsachen deuten darauf hin, daß sie wahrscheinlich das Ergebnis einer sekundären Bastardierung von Höhlenfischen mit oberirdischen Flußfischen ist und nicht ein Ausdruck dafür, daß sich diese Population auf dem Wege der Entwicklung zum typischen Höhlentier im Stadium der genotypischen Instabilität befindet (vgl. KOSSWIG, 1960).

Bis zum Jahre 1946 sind vier weitere Kalksteinhöhlen in demselben Tal, in dem die Chica-Höhle liegt, entdeckt worden, in denen dem *Anoptichthys jordani* ähnliche Populationen leben (Abb. 1). Das Tal entwässert unterirdisch in den Rio Tampaon, und die Höhlen staffeln sich vom Fluß talaufwärts in folgender Reihenfolge (BREEDER und RASQUIN, 1947):

Fundort	Entfernung der Höhleneingänge vom Rio Tampaon	Gefundene Characiden
Rio Tampaon, oberirdischer Fluß	—	<i>Astyanax mexicanus</i> Filippi = Flußfisch
La Cueva Chica	1,2 km	<i>Anoptichthys jordani</i> Hubbs u. Innes = Chica-Fisch
Sotano de la Tinaja	22,5 km	unbenannt
Cueva de los Sabinos	24,1 km	<i>Anoptichthys hubbsi</i> Alvarez = Sabinos-Fisch
Sotano de la Arroya	24,1 km	unbenannt
Cueva del Pachon	87,6 km	<i>Anoptichthys antrobius</i> Alvarez = Pachon-Fisch

Die vier in dieser Aufstellung zuletzt aufgeführten Populationen sind in sich sehr viel einheitlicher als die Chica-Fische und zeichnen sich generell durch Blindheit und Pigmentarmut aus. Sie weisen jedoch je nach Fundort eine Reihe geringfügiger morphologischer und anatomischer Unterschiede auf. ALVAREZ (1946) hat den Fluß-, Chica-, Sabinos- und Pachon-Fisch taxonomisch untersucht und gefunden, daß sich die verschiedenen Formen in der Anordnung der Orbitalknochen, der Anzahl der Flossenstrahlen und in bestimmten Körperproportionen unterscheiden. Diese Merkmale verändern sich in Richtung der sich talaufwärts staffelnden Höhlen und überschneiden sich bei benachbarten Populationen. Hieraus ergibt sich die nahe Verwandtschaft aller Höhlencharaciden mit *Astyanax mexicanus* und die Bestätigung der Auffassung, daß die einzelnen Formen der verschiedenen, dem gleichen Entwässerungssystem angehörenden, doch heute weitgehend voneinander isolierten Höhlen vom oberirdischen *Astyanax* abstammen und nur zeitlich unterschiedlich von ihm abgetrennte Populationen darstellen.

Darüber hinaus gelang es erstmals SADOGLU (1956; 1958), Kreuzungen des Flußfisches mit Chica-, Sabinos- und Pachon-Tieren durchzuführen. Sie fand dabei nicht nur, daß sich die F₁-Bastarde zwischen Fluß- und

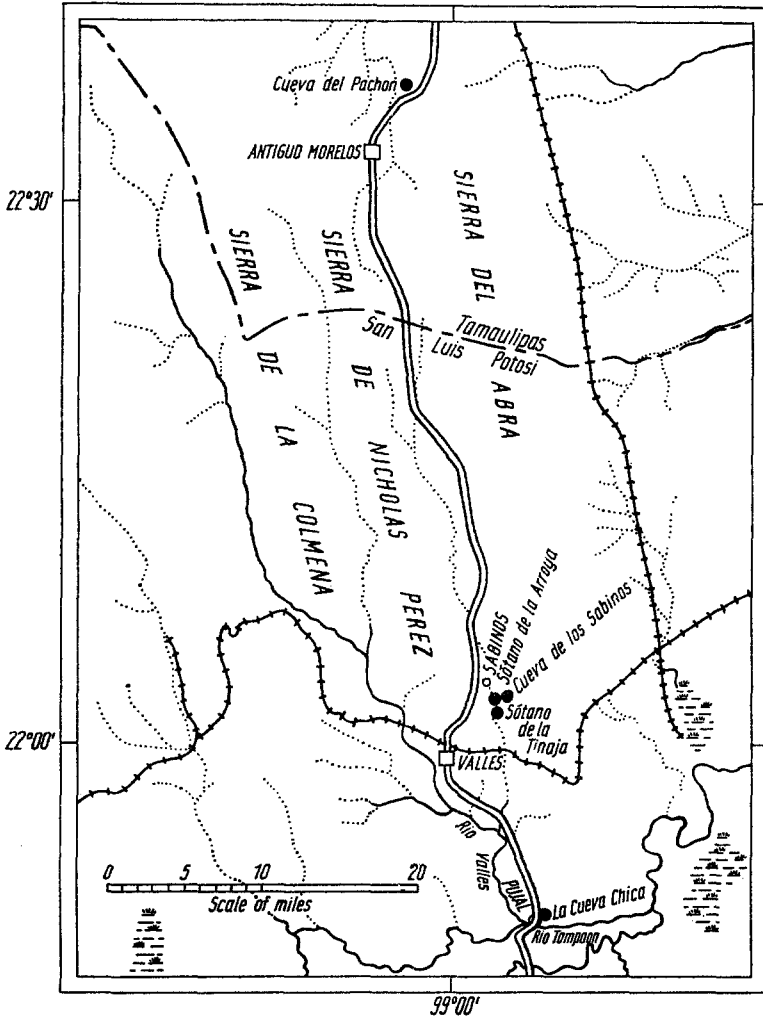


Abb. 1. Lage der Fundorte höhlenbewohnender Characiden (nach BREDER und RASQUIN, 1947)

Höhlenfisch als vollkommen fertil erwiesen, sondern auch, daß die einzelnen Populationen untereinander genotypisch uneinheitlich waren.

Die Kreuzungsergebnisse von SADOGLU bestätigen auch hier eine von Chica nach Pachon talaufwärts verlaufende Veränderung der Genotypen,

wobei der Pachon-Fisch die größte Zahl degenerativer Gene für die Augen- und Pigmentbildung besitzt.

Diese einleitend gemachten Ausführungen weisen darauf hin, daß die Aufstellung einer neuen Gattung „*Anoptichthys*“ neben „*Astyanax*“ nicht gerechtfertigt ist (SADOGLU, 1956). Die mexikanischen Höhlencharaciden sind vielmehr als eine ökologische Rasse der Spezies *Astyanax mexicanus* aufzufassen, wobei der Höhlenfischtypus wiederum in mehrere lokale, geringfügig unterschiedliche Populationen zerfällt. In diesem Sinne werden *Astyanax mexicanus* und die einzelnen Populationen der Höhlencharaciden als voneinander unterschiedliche *Astyanax*-Formen bezeichnet.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. C. KOSWIG, danke ich für die Anregung zu diesem Thema, für sein stetes Interesse am Fortgang der Arbeit und für den mir im Zool. Staatsinstitut Hamburg zur Verfügung gestellten Arbeitsplatz. Auch der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei für ihre Unterstützung gedankt.

II. Fragestellung

Die eingangs geschilderten Verwandtschaftsverhältnisse zeichnen die verschiedenen *Astyanax*-Formen als einzigartig günstige Objekte für vergleichende und genetische Untersuchungen aus; diese sind von großem deszendenztheoretischen Interesse, da sie Aufschluß darüber geben, wie phylogenetische Prozesse beim Übergang zum Leben in Höhlen verlaufen können. Darüber hinaus lassen sich die *Astyanax*-Formen ohne Schwierigkeiten in Aquarien halten und nachzüchten. Somit sind sie dem Experiment leicht zugänglich. Die zahlreich vorliegenden Untersuchungen liefern dennoch unzureichende Kenntnisse und sind teilweise widerspruchsvoll, wie zu zeigen sein wird.

Da tierisches Leben nur in steter Wechselbeziehung zur äußeren Umwelt möglich ist, verdienen bei Organismen, denen die Eroberung so extremer Biotope gelang, wie sie die lichtlosen Räume der Höhlen darstellen, besonders die Sinnesorgane und deren Leistungen untersucht zu werden.

Über die Augenreduktion und den Lichtsinn im allgemeinen gibt es für die Höhlencharaciden eine Reihe von Untersuchungen. Die Augenreste sind bis auf eine kleine in die Orbita versunkene Zyste reduziert, die Linse fehlt meistens, und die Retina und der Opticus sind in jedem Falle weitgehend atrophiert (GRESSER und BREDER, 1940; LÜLING, 1953; KUHN und KÄHLING, 1954; PETERS und PETERS, 1966). Hiermit ist gleichzeitig eine genetisch fixierte Reduktion der optischen Loben verbunden (FRANCK, 1964). Dennoch ist bei diesen Höhlentieren ein Lichtsinn sehr wohl ausgebildet, der im Pinealkomplex, in den Augenresten und wahrscheinlich auch in der Rumpfregeion zu suchen ist (BREDER und GRESSER, 1941a, b; BREDER und RASQUIN, 1947; KÄHLING, 1961).

Für den oberirdisch, gesellig im offenen Wasser lebenden Flußfisch dagegen ist das Auge ein dominierendes Sinnesorgan. Seine große Bedeutung bei der Nahrungssuche, der Schwarmbildung und der Orientierung im Raum ist unverkennbar und drückt sich in der Größe und in der kräftigen Ausbildung der Retina und der optischen Loben aus. Dadurch wird die Vorstellung, daß dieser Fisch die Stammform zahlreicher Höhlenfischderivate sein könnte, erheblich erschwert. So bilden zwei Fragen den Rahmen für die vorliegende Untersuchung: (1.) Besitzt der oberirdisch lebende, geäugte *Astyanax* Prädispositionen, die ihm den Übertritt in lichtlose Biotope ermöglichten, und (2.) haben sich die Sinnesorgane als Folge des Höhlenlebens im Zuge einer allgemeinen Degradation ebenso wie das Auge regressiv entwickelt, blieben sie unverändert oder müssen sie verbessert den Ausfall des optischen Sinnes kompensieren?

Die auffälligen und bei cavernicolen Tieren allgemein mit erstaunlicher Konvergenz verlaufenden Augen- und Pigmentreduktionen haben schon immer im Mittelpunkt der Diskussion um die Höhlentiermerkmale gestanden. Für die verschiedenen *Astyanax*-Formen liegen jedoch Arbeiten vor, die nicht nur das Auge, sondern auch andere Sinnesorgane behandeln. So berichtet BREDER (1943), daß anatomische Untersuchungen von MERRIMANN — die allerdings bisher unveröffentlicht geblieben sind — gezeigt hätten, daß das Labyrinth der Höhlenform im Vergleich zum oberirdisch lebenden *Astyanax* deutlich, wenn auch nicht in dem Maße wie das Auge degeneriert sein soll. Für das Seitenliniensystem fand BREDER (1943), daß es offenbar bei dem Chica-Fisch nicht hypertrophiert, sondern normal ausgebildet sei und daß die auf diesem Organsystem beruhende Distanzwahrnehmung von Hindernissen hinter der anderer Höhlenfischarten zurückstehe. HAHN (1957) nimmt dagegen gerade die Beobachtung, daß der Höhlenfisch in eleganter Weise Hindernisse wie Pflanzenstengel und Steine umschwimmt, zum Anlaß ausgedehnter Verhaltensexperimente, in denen er nachweisen konnte, daß der Ferntastsinn besser ausgebildet ist als bei Teleostiern mit funktionstüchtigen Augen. Währenddessen stellte JOHN (1957) fest, daß nicht nur der Höhlenfisch, sondern auch der geblendete Flußfisch Hindernissen geschickt auszuweichen versteht. Es ist nun wünschenswert, durch vergleichende morphologische und histologische Untersuchungen Aufschluß darüber zu erhalten, inwieweit sich die verschiedenen *Astyanax*-Formen im Hinblick auf die Ausbildung der Seitenorgane voneinander unterscheiden. Das gleiche gilt für das Geschmacks- und Geruchsorgan, für die bisher Untersuchungsbefunde vorliegen, deren Korrektur erforderlich ist. Hinzu kommt, daß der Ausbildungsgrad der gemeinsam als Hautsinnesorgane bezeichneten Seiten-, Geruchs- und Geschmacksorgane beim Pachon-Fisch noch unbekannt ist. Da das Labyrinth auf Grund seiner Herkunft

mit dem Lateralsystem verwandt ist, wurde es in die vorliegende Untersuchung mit einbezogen.

Über die in der Haut der Fische liegenden Sinnesorgane, die z. T. schon sehr lange bekannt sind, gibt es eine umfangreiche, aber unübersichtliche Literatur (vgl. PLATE, 1924; BOEKE, 1934; SCHNAKENBECK, 1956, 1960). Lückenhafte Kenntnis der morphologischen Grundlagen und Mangel an zureichenden vergleichenden Untersuchungen erschweren eine widerspruchslose Übersicht.

Allgemein lassen sich die Hautsinnesorgane der Fische in Organe des chemischen Sinnes und in solche des Tastsinnes einteilen. Zu den Organen der Chemorezeption gehören erstens die Geschmacksorgane und zweitens das olfaktorische Epithel. An dritter Stelle wären die freien Nervenendigungen zu nennen, deren Funktion vorwiegend in angelsächsischen Arbeiten als „common chemical sense“ angegeben wird (z. B. PARKER, 1908, 1922). Sie stehen mit Spinalnerven in Verbindung und wurden ursprünglich für Fluchtreaktionen gegenüber Säuren, Salzen, Alkalien und Bittersubstanzen verantwortlich gemacht (KAPPERS, 1960). SCHARREB, SMITH und PALAY (1947) fanden jedoch, daß bei Trigliden auch ohne Vermittlung durch Geschmacksknospen Futtertiere chemorezeptorisch erkannt und Beutefanghandlungen ausgelöst werden können. Zu den Organen mit Tastfunktion sind erstens das Seitenkanalsystem, zweitens die freien Neuromasten und drittens freie Nervenendigungen zu zählen. Letztere vermitteln den bei Fischen offenbar allgemein verbreiteten und gut entwickelten Hauttastsinn (HERRICK, 1903; DIJKGRAAF, 1934). In der vorliegenden Arbeit sind beide, die freien in der Haut liegenden berührungsempfindlichen Nervenendigungen wie auch die zur Chemorezeption unberücksichtigt geblieben. Hier ist vielmehr besonderer Wert auf die morphologischen und histologischen Grundlagen der übrigen erwähnten Hautsinnesorgane gelegt worden.

III. Material

Das Zoologische Staatsinstitut in Hamburg besitzt seit mehreren Jahren Zuchten des Fluß- und Pachon-Fisches. Außerdem standen einige lebende und fixierte Exemplare der Sabinos-Population zur Verfügung, die durch Herrn Prof. Kosswig auf einer Expedition im Jahre 1964 gefangen und aus der zentralmexikanischen Sabinos-Höhle direkt importiert wurden. Somit konnten ebenfalls Individuen einer Höhlenpopulation untersucht werden, die vermutlich phylogenetisch, zumindest jedoch in geographischer Hinsicht zwischen Fluß- und Pachon-Fisch stehen. Das für die vorliegenden Untersuchungen vorhandene Material an Sabinos-Fischen war allerdings nicht sehr umfangreich, hatte aber den Vorteil, unter natürlichen Bedingungen aufgewachsen und nicht den Einflüssen jahrelanger Hälterung und Inzucht unterworfen zu sein. Exemplare aus den der Sabinos-Höhle benachbart lebenden Arroya- und Tinaya-Populationen waren leider nicht erreichbar. Ebenso wurden die Chica-Fische nicht untersucht, da nur das morphologisch und genetisch heterogene Material vorlag, das die Chica-Höhle heutzutage aufweist. Weitere Characiden-

arten wurden als Jungtiere aus dem Handel bezogen und mindestens einen Monat lang in großen Aquarien gehalten, um eine unbeschädigte und gepflegte Epidermis sicherzustellen.

Die Methodik zur Untersuchung der einzelnen Formen ist jeweils den betreffenden Kapiteln vorangestellt.

IV. Die Hautsinnesorgane verschiedener *Astyanax*-Formen

1. Das *Lateral*system

Die sogenannte „Seitenlinie“ ist ein hochentwickeltes und bezeichnendes Organsystem niederer im Wasser lebender Vertebraten. Es besteht jedoch nicht nur aus einer Längsreihe von Sinnesorganen, die in einem Kanal versenkt an der Rumpfseite liegen, sondern umfaßt Kanal-, Rinnen- und Grubenorgane und freie in der Epidermis verstreute Sinneshögel, die sowohl am Rumpf als auch in der Kopffregion vorkommen können. Diese Seitenliniensinnesorgane zeigen sämtlich einen strukturell außerordentlich einheitlichen Aufbau und werden als Sinneshögel oder Neuromasten bezeichnet. Sie stellen runde bis ovale Zellkomplexe dar, in deren Zentrum sich die birnenförmigen sekundären Sinneszellen befinden. Der Sinneshögel enthält weiterhin als festigende Elemente eine größere Anzahl langgestreckter Stützzellen, die die Sinneszellengruppe umgeben und durchsetzen, und wird häufig durch eine periphere Schicht von Mantelzellen gegenüber dem angrenzenden Gewebe abgeschlossen. Die Sinneszellen unterscheiden sich morphologisch von den Stützzellen vor allem dadurch, daß sie einerseits distal in einen langen, haarähnlichen Fortsatz auslaufen und andererseits infolge ihrer Kürze den Knospengrund nicht erreichen. Die Haarfortsätze der Sinneszellen werden von einer elastischen, gallertigen Substanz umschlossen, die durch das umgebende flüssige Medium beweglich dem Sinneshögel aufsitzt und als Cupula bezeichnet wird. Nach GRONER (1940) soll sie von den Sinneszellen gebildet werden.

Diese charakteristischen Grundzüge im Bau der Neuromasten, die auch neuerdings elektronenmikroskopisch untersucht wurden (TRUJILLO-CENOZ, 1961), liefern ein Kriterium zu ihrer Unterscheidung von den Geschmacksknospen, die ebenfalls in der Außenhaut der Fische zahlreich verstreut vorhanden sein können.

Einige Fische und alle aquatilen Amphibien besitzen zeitlebens nur freie Neuromasten. Bei den meisten Fischen jedoch findet während der ontogenetischen Entwicklung eine Einsenkung bestimmter Sinneshögelreihen des Kopfes und des Rumpfes in Kanäle statt, ein Vorgang, der auf eine ebenso verlaufende phyletische Entwicklung des Kanalsystems schließen läßt (DIJKGRAAF, 1952). Diese Sinneslinien variieren in den einzelnen systematischen Gruppen in bezug auf Ausbildungsgrad, Verlauf und Verbindung und sind von STENSIÖ (1947) interpretiert und

homologisiert worden. Vergleichend anatomisch besteht kein fundamentaler Unterschied zwischen Kanälen, Sinnesgruben und oberflächlichen Neuromastenreihen; sie bilden sich embryologisch in der gleichen Weise.

Daß freie Sinnesbügel und Kanalneuromasten dem gleichen Organsystem angehören, ist schon von HERRICK (1901, 1902) auf Grund von Untersuchungen über die Nervenversorgung nachgewiesen worden. Die Neuromasten werden von Lateralisnerven versorgt, die beiderseits der Medulla oblongata mit je zwei Wurzeln austreten und am Kopf mit Ästen der VII. und V. Hirnnerven verlaufen, während die Rumpfregeion von Lateralisfasern versorgt wird, die sich dem Vagus anschließen (Ramus lateralis vagi) (MANIGK, 1934; KAPPERS, 1960).

Über die Funktion der Seitenorgane hat sehr lange Unklarheit geherrscht. Aufschlußreiche Ausschalt- und Dressurversuche von DIJKGRAAF (1934, 1947, 1952) haben erst genauer die biologisch adäquaten Reize für die Seitenorgane festlegen können. Demnach hat das Lateralssystem die Funktion eines „Fernstastsinnes“, bei dem vor allem Staudruckerscheinungen des Wassers eine wesentliche Rolle spielen. Die rheotaktische Einstellung des Fisches wird nicht oder nur kaum durch die Seitenlinie, sondern hauptsächlich optisch und taktil vermittelt. Ebenso beteiligen sich die Seitenorgane nicht an der Schallrezeption (v. FRISCH und STETTER, 1932; DIJKGRAAF, 1952), wie wiederholt behauptet worden ist. Obwohl die Neuromasten im elektrophysiologischen Experiment auf vielfältige Art gereizt werden können, sind es in erster Linie die bei Annäherung fester Körper entstehenden geringfügigen Wasserbewegungen, die durch Scherung der Cupulae den biologisch adäquaten Reiz für das Lateralssystem darstellen.

a) Methode

Zur makroskopisch sichtbaren Darstellung des Verlaufs der Seitenlinienkanäle wurden verschiedene Methoden angewandt.

Die Anfärbung nach WOHLFAHRT (1938) ist sehr dauerhaft und kann jederzeit wiederholt werden: Die formolfixierten Tiere werden in 2%igem H_2O_2 gebleicht. Während dieser Zeit hat sich das ganze Kanalsystem infolge der Zersetzung des H_2O_2 mit Gasblasen gefüllt, die durch kräftiges Evakuieren im Exsikkator gemeinsam mit eventuell kanalverstopfenden Teilchen wieder herausgetrieben werden. Anschließend werden die so vorbereiteten Objekte mit verdünnter Tuschelösung (Aquarelltusche) betränfelt, die infolge der Kapillaranziehung der Poren sowie des Konzentrationsunterschiedes zu der Flüssigkeit in den Kanälen sofort von dem Kanalsystem aufgesogen wird. Der Kanalverlauf läßt sich nun gut unter dem Binokular verfolgen. Diese Darstellungsmethode ist jedoch nicht so sehr geeignet, wenn es darum geht, Unterbrechungen im Kanalverlauf festzustellen, da nicht mit Sicherheit entschieden werden kann, ob es sich um eine echte Fragmentation oder um eine zufällige, schwierige zu beseitigende Verstopfung des Kanals handelt.

Recht zuverlässig ist dagegen die Selbstinjektion der Kanäle frisch getöteter Fische mit Methylblau: Man betäubt die Tiere mit dem Präparat MS 222 (Fa. Sandoz A.G. Nürnberg) so stark, daß nach einiger Zeit der Tod eintritt. Noch

während der Betäubung werden sie für 3 min in eine kräftige wässrige Lösung von Methylenblau (ca. 1:500) eingelegt. Die Farbe dringt sehr schnell durch die Poren in das Kanalsystem ein. Daneben lagert sich in Kürze Farbstoff den Kanalorganen und ihren Cupulen an, so daß die Kanäle bei Betrachtung unter dem Binokular als hellblaue Streifen durch die noch ungetrübte Kopfhaut sichtbar werden, in denen sich außerdem unschwer die tiefblauen Kanalneuromasten auszählen lassen. Bei den pigmentierten Flußfischen mußte teilweise die reichlich pigmentführende dorsale Kopfhaut abpräpariert werden, um die verdeckten Kanäle freizulegen. Sehr kräftig werden hierdurch auch die sonst glashellen Cupulae der freien Sinnesbügel in der Epidermis angefärbt. Sie können, somit sichtbar geworden, mit einer Pipette abgesaugt und unter dem Mikroskop untersucht werden. Zur Schonung der leicht hingefälligen Cupulen ist es ratsam, die zuvor gefangenen Fische nicht aus dem Wasser zu heben und stets in flüssigen Medien zu transportieren.

Der Nachteil dieser Methode liegt in der sehr schnellen Vergänglichkeit der Färbung. Außerdem trübt und verändert sich die empfindliche Fischepidermis schon nach wenigen Minuten, wenn der Kreislauf vollständig zum Stillstand gekommen ist. Sofortige Fixierung würde entweder zu stark trüben (z. B. mit Susa nach HEIDENHAIN) oder den Farbstoff zu schnell entziehen (z. B. mit Formol).

Zur Ergänzung der Totalpräparate und zur genauen Untersuchung der Kanalorgane wurden Querschnittserien des Kopfes hinzugezogen.

Bei der Darstellung der Anzahl und Verbreitungsdichte der über den ganzen Körper verteilten freien Neuromasten konnte die langwierige Schnittserienherstellung dadurch umgangen werden, daß mit Methylenblau vitalgefärbt wurde²: Die Tiere werden drei Stunden in einer Lösung von Aqua dest. und Methylenblau im Verhältnis 5000:1 gehalten — was sie ohne sichtbare Schädigung überstehen — und dann abgetötet. Unter dem Binokular erscheinen die Neuromasten als tiefblaue Punkte in der ungefärbten Epidermis. Die Cupulae sind nicht gefärbt.

Auch hier gelang es nicht, die makroskopisch sichtbare Färbung zu erhalten. Die Fixierung mit 5—8%igem Ammoniummolybdat (nach BETHE-DOGIEL) führte, auch bei Zusatz von 1%iger Osmiumsäure (ROMEIS, 1948), nicht zum Erfolg.

Um die Zuverlässigkeit dieser Färbung zu überprüfen, wurden kleine Hautstücke vitalgefärbter Fische in Schnittserien zerlegt. Der Vergleich der angefärbten Organe auf den Hautstückchen mit den im histologischen Schnitt sichtbaren Neuromasten ergab Übereinstimmung hinsichtlich ihrer Anzahl und Lage.

Für photographische Aufnahmen erwies es sich als besonders geeignet, die vitalgefärbten und getöteten Fische sogleich für kurze Zeit in Susa (nach HEIDENHAIN) zu überführen; es tritt eine milchige Trübung der Haut auf, die störendes dunkles Pigment und blendendes Guanin zurücktreten läßt und dadurch die die Neuromasten repräsentierenden Punkte hervorhebt. Darüber hinaus verzögert die Susa-Fixierung die Entfärbung erheblich (2—3 Tage). Um die Neuromastenzahl und ihre Verteilung bei verschiedenen Exemplaren vergleichen zu können, wurden 9×12 Plattenaufnahmen („Linhof Technika“) gemacht und damit ein großes Auflösungsvermögen für die sehr kleinen und dicht stehenden Farbpunkte erzielt.

b) *Astyanax mexicanus*

Das Kanalsystem der Seitenlinie von *Astyanax mexicanus* kann als das eines typischen Teleostiers bezeichnet werden. Der deutlich und voll ausgebildete Lateralkanal (LK) des Rumpfes erstreckt sich vom dorsalen Rand des Kiemendeckels in leicht ventrad geschwungenem

² Auch DIJKGRAAF (1934) und DENNY (1937) erwähnen, allerdings ohne nähere Angaben, freie Neuromasten durch Vitalfärbung mit Methylenblau sichtbar gemacht zu haben.

Bogen bis in den Schwanzstiel. Poren, die die Schuppen in regelmäßigen Abständen durchbrechen, stellen die Verbindung zur Außenwelt her. Die Kanalorgane liegen entsprechend regelmäßig stets jeweils zwischen zwei Poren und nehmen zum Schwanz hin an Größe und Differenzierung ab. Ihre Anzahl ist schwankend und beträgt in der Regel 25 bis 35 auf jeder Rumpfseite. Zum Kopf hin wird der Rumpfkanal von Elementen des Schultergürtels (Supracleithrum, Posttemporale) umschlossen. Als Hauptkanal des Kopfes tritt er anschließend in Beziehung

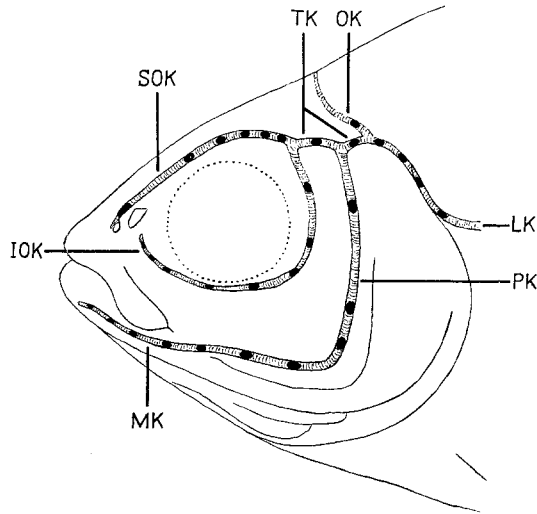


Abb. 2. Schematische Darstellung des Kopfkanalsystems mit Neuromasten (schwarz). Erklärung im Text

zu Dermalknochen des Schädels und kann als Temporalkanal bezeichnet werden (PLATE, 1924). Der Temporalkanal (TK) besitzt 2, selten 3 Neuromasten und gibt sogleich dorsal den Occipitalkanal (OK) ab, der in der Regel als Kommissur mit Scheitelpore ausgebildet ist und 1—2 Kanalorgane auf jeder Seite enthält. Ventralwärts zweigt sich vom Temporalkanal der Praeopercularkanal (PK) ab. Dieser setzt sich im Articulare und Dentale als Mandibularkanal (MK) bis fast zur Schnauzenspitze hin fort. Auszählungen der Neuromasten im Praeopercular-Mandibularkanal haben durchschnittlich 10 Organe ergeben (PK: 3; MK: 7).

Im Bereich des Pteroticums teilt sich der Temporalkanal in zwei Orbitalkanäle: Der Supraorbitalkanal zieht oberhalb des Auges durch das Frontale dicht an der Nasengrube vorbei bis in das Praemaxillare und enthält 6 Kanalorgane. Der Infraorbitalkanal (IOK) verläuft dagegen seinem Namen entsprechend bis in das Praefrontale und ist durch Knochenhülsen der Orbitalia geschützt. In ihn sind 8 Neuromasten versenkt. In der Abb. 2 sind der Verlauf der Kanäle und die Anzahl

der in ihnen gezählten Sinnesorgane auf Grund von Untersuchungen an 10 Exemplaren generalisiert dargestellt.

Die im allgemeinen geringfügigen intra- und interindividuellen Unterschiede der Neuromastenzahl in den einzelnen Kanälen treten vor allem

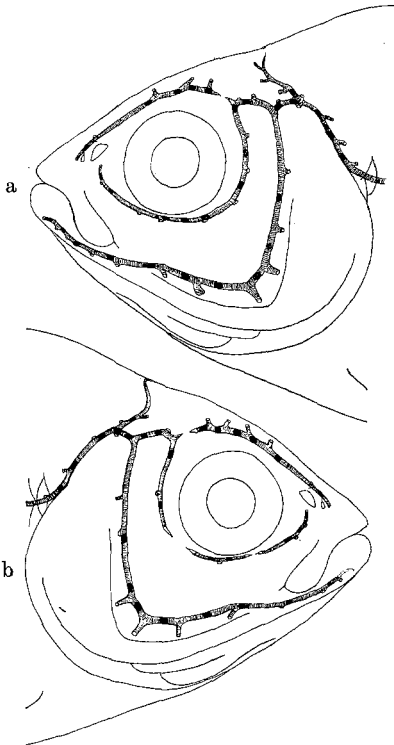


Abb. 3

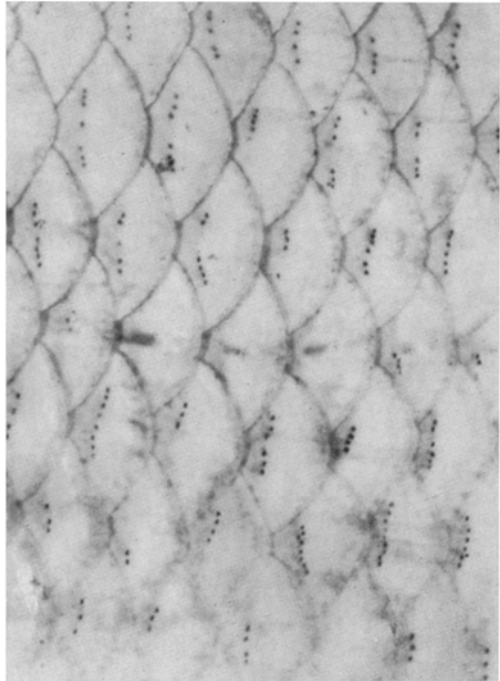


Abb. 4

Abb. 3. Linke (a) und rechte (b) Seite des Kopfkanalsystems eines Exemplares von *Astyanax mexicanus* (Standardlänge: 59 mm). Rekonstruktion nach Schnittserie. Neuromasten schwarz

Abb. 4. Verteilung der freien Neuromasten bei *Astyanax mex.* Ausschnitt aus dem Schuppenkleid der Rumpfseite. Durch die Bildmitte verläuft horizontal der Lateralkanal. Vitalfärbung mit Methylenblau. $9 \times$ nat. Gr.

und verstärkt im Zusammenhang mit Unterbrechungen des Kanalverlaufs auf. Die Abb. 3 zeigt die aus Schnitten rekonstruierten Verhältnisse der linken und rechten Kopfseite eines beliebig herausgegriffenen *Astyanax mexicanus*. Ebenso kann — wenn auch sehr viel seltener — die Rumpflinie verkürzt und stellenweise reduziert sein.

Die freien Neuromasten in der Haut von *Astyanax* sind wie gewöhnlich bei Teleostiern über Kopf, Rumpf und Schwanzflosse verteilt. Außergewöhnlich jedoch ist ihre Vielzahl und Dichte am Rumpf. Die Abb. 4

läßt deutlich erkennen, daß fast ausnahmslos allen Schuppen 4—8 Neuro-
masten aufsitzen; meistens weisen nur diejenigen Schuppen, die vom
Lateralkanal durchbohrt werden, keine Organe auf. Auffällig ist die
senkrecht zur Körperlängsachse verlaufende für Lateralorgane typische
Anordnung der Farbpunkte. Diese Querreihenbildung kommt nach
DIJKGRAAF (1952) durch entsprechend gerichtete Teilung bei der Sinnes-
hügelvermehrung zustande. In der Schwanzflosse verlaufen die Neuro-
mastenreihen zwischen den Radien in Längsrichtung. Auch am Kopf



Abb. 5. Verteilung der freien Neuromasten am Kopf von *Astyanax mexicanus*.
Vitalfärbung mit Methylenblau. 5 × nat. Gr.

kommen neben regellos verstreuten Organen vor allem auf dem Oper-
culum und in der Occipitalregion Sinneshügelreihen als Reminiszenz an
ein ursprünglich wesentlich komplizierter gebautes Liniensystem (vgl.
STENSIÖ, 1947) vor (Abb. 5 u. 6).

Der Vielzahl der Sinneshügel in der Rumpfhaut entspricht ein
kräftiger Ramus lateralis vagi, der dicht oberhalb der Seitenlinie nach
hinten verläuft und gleich zu Beginn in Höhe des Kiemendeckelrandes je
einen gut ausgebildeten dorsalen und ventralen Ast abgibt. Werden bei
der Methode der Vitalfärbung optimale Zeiten und Konzentrationen ein-
gehalten, so tritt häufig eine zusätzliche Anfärbung der lebenden Nerven-
fasern im Corium auf (EHRlich, 1887). Auf diese Weise wird sichtbar, daß
die in der Epidermis liegenden gefärbten Sinnesorgane von den gleichen
Nervenästchen versorgt werden, die die Kanalneuromasten innervieren;
ein Nervenast spaltet sich in mehrere Zweige auf, von denen einer zum

Kanalorgan zieht, während die übrigen zu den umliegenden freien Sinnes-
hügeln führen. Wenn auch für die meisten gefärbten Hautpunkte der
frisch getöteten Fische eine sichtbare Cupula nicht nachweisbar war, so
zeigen doch histologische Untersuchungen, daß diese Hautsinnesorgane
dem Lateralsystem angehören.



Abb. 6. Verteilung der freien Neuromasten bei *Astyanax mexicanus*. Ausschnitt aus dem Gebiet des hinteren Kiemendeckelrandes. Vitalfärbung mit Methylenblau. 9 × nat. Gr.

In den Sinneshügeln der Kopfhaut lassen sich einwandfrei die zentral-
gelegenen, kurzen und kolbenförmigen Sinneszellen von den gestreckten,
stets längeren und die Basalmembran erreichenden Stützzellen unter-
scheiden (Abb. 7).

Dadurch, daß die Kerne der beiden ungleich langen Zelltypen basal
gelegen sind, fällt im histologischen Schnitt das charakteristische und
schon bei oberflächlicher Betrachtung ins Auge fallende Bild zweier ge-
trennter Kernreihen im Sinneshügel auf, die parallel zur Epidermisober-
fläche übereinanderliegen. Die ovoiden Kerne der Sinneszellen erscheinen
außerdem häufig dunkler gefärbt als die der übrigen Zellen des Organ-
komplexes.

Die Neuromasten des Kopfes liegen in der dicken Epidermis etwas eingesenkt (Abb. 7), wodurch die sehr empfindliche Cupula vor mechanischer Beanspruchung geschützt ist und im Schnittpräparat erhalten bleiben kann. Sie ist jedoch immer durch die Behandlung mit Chemikalien während der Fixierung erheblich geschrumpft und in ihrer Gestalt verändert. Das mag auch ein Grund dafür sein, daß der reizphysiologisch so wichtigen Cupula von früheren Untersuchern im allgemeinen nur wenig Beachtung geschenkt worden ist.

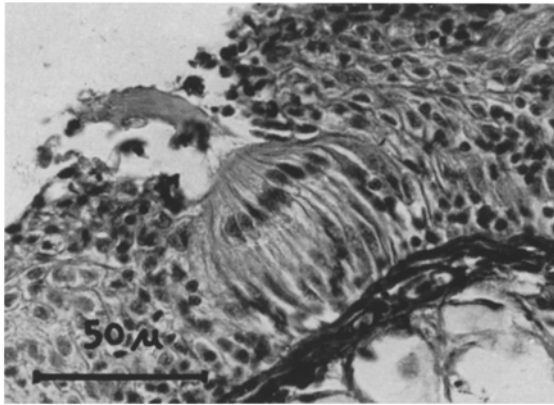


Abb. 7. Freier Neuromast in der Kopfepidermis von *Astyanax mexicanus*. Ein Rest der Cupula ist sichtbar. Schnittdicke 7 μ , Hämatoxylin-Thiazinrot

Die Neuromasten in der sehr viel dünneren Epidermis des Rumpfes und des Schwanzes schließen abgeflacht und breit mit der Epitheloberfläche ab und lassen im histologischen Präparat selten einen Cupularest erkennen (Abb. 8). Sie werden meistens von einer kräftigen Schicht länglicher Mantelzellen (Stützzellen) eingefasst. Sinnes- und Stützzellen sind zuweilen schwierig voneinander zu unterscheiden, da die Sinneszellen infolge des niedrigen Epithels bis fast auf den Organgrund hinabreichen (vgl. Abb. 12). Das gilt vor allem für die weiter schwanzwärts gelegenen Sinneshügel. Ganz allgemein läßt sich eine Größenabnahme der Organe von vorn nach hinten feststellen, ohne daß der eigentliche Bau davon berührt wird.

In diesem Zusammenhang muß die natürliche Variabilität der Seitenorgane erwähnt werden, auf die besonders WOELLWARTH (1934) und GRONER (1940) hinweisen und die sich in erheblichen Schwankungen der Organausbildung äußert. So kann ein gesundes Tier sowohl gut- als auch schlecht- und mißgebildete Seitenorgane besitzen. Außerdem ist die Tendenz zu guter oder schlechter Ausbildung individuell verschieden und scheint periodisch aufzutreten (GRONER, 1940). Diese Vorgänge dürften

wohl kaum als Beginn phyletischer Reduktionserscheinungen gewertet werden, sondern vielmehr mit der natürlichen Degeneration und Regeneration der Sinneszellen zusammenhängen.

Die Kanalorgane zeigen grundsätzlich den gleichen Bau, wie er bereits für die freien Neuromasten beschrieben worden ist. Die Kanäle öffnen sich direkt durch Poren oder indirekt durch kleine Nebenröhrchen nach außen und sind mit einem ein- bis zweischichtigen Epithel ausgekleidet. In dieses sind die flachen und breiten Organe in mehr oder

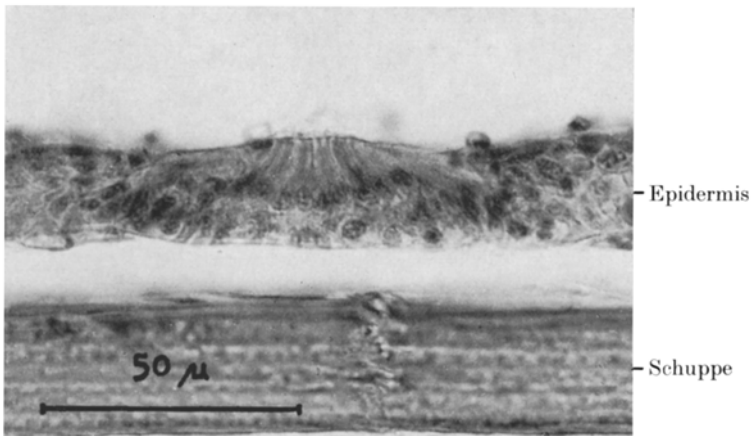


Abb. 8. Freier Neuromast in der Rumpfepidermis von *Astyanax mexicanus*. Die Sinneszellen reichen fast bis zum Organgrund. Schnittdicke 7μ , Hämatoxylin-Thiazinrot

weniger regelmäßigen Abständen meistens zwischen zwei Poren eingelagert. Am Kopf werden die Kanäle in der Regel durch Knochenhülsen eingeschlossen, während der Rumpfkanal von Schuppen umfaßt wird.

Die Cupula in den Kopfkanälen läßt sich sehr schön nach Methylenblaufärbung beobachten, da sie beim betäubten Tier deutlich durch die teilweise glashelle Knochen- und Hautwand hindurchschimmert. Das ovale Sinnesepithel und die aufsitzende längliche Cupula liegen überraschenderweise in Richtung des Kanalverlaufs, wobei die Cupula das Kanallumen zur Seite hin nicht abschließt (vgl. auch die Vermutungen von BERGELJK und ALEXANDER, 1962 bei *Fundulus*). Da aber die Verschiebung des flüssigen Kanalmediums den Reiz für das Sinnesorgan darstellt, müßte demnach die parallele Anströmung die reizwirksamste sein. Für die flachen, fahnenförmigen Cupulae der Amphibien berichtet GÖRNER (1963) nun, daß die reizwirksamste Richtung parallel zur Cupula-breitseite verläuft. Diese Beobachtungen bestätigen, daß die Neuromasten nicht als Druckrezeptoren gebaut sind, sondern als Strömungsrezeptoren.

c) Die Höhlenformen des *Astyanax mexicanus*

Das Kanalsystem der Höhlencharaciden gleicht dem des oberirdisch lebenden *Astyanax mexicanus* so sehr, daß sich eine wiederholende Beschreibung erübrigt. In der Abb. 2 ist das Kopfkansystem mit seinen Neuromasten generalisiert dargestellt. Sie gilt — wie erwähnt — ebenso für den Flußfisch und ist das Ergebnis von insgesamt 30 untersuchten Exemplaren aller drei *Astyanax*-Formen (10 Flußfische, 15 Pachon-Fische, 5 Sabinos-Fische).

Wichtig im Hinblick auf den Vergleich der Formen ist die Berücksichtigung der individuellen Variabilität der Kanalsystemausbildung. Wenn GROBBEL und HAHN (1958) für den Chica-Fisch feststellen, daß eine Occipitalkommissur fehlt oder daß ein Hyoidkanal mit zwei Kanalorganen vorhanden ist, so ist das sicherlich darauf zurückzuführen, daß eine zu geringe Individuenanzahl untersucht worden ist. Denn sowohl beim Flußfisch als auch bei den beiden Höhlenpopulationen öffnen sich der linke und rechte Occipitalkanal in der Regel in einer gemeinsamen Scheitelpore nach außen. Ein „Hyoidkanal“, der Sinnesorgane enthält, konnte allerdings bei den hier untersuchten Exemplaren niemals gefunden werden. Wahrscheinlich handelte es sich beim Chica-Fisch um ein nach außen führendes Nebenröhrchen des Praeopercular-Mandibular-

kanals, in das Sinnesorgane des Hauptkanals ausnahmsweise hineinverlagert worden waren. Die Abb. 9 u. 10 geben den aus Schnittserien rekonstruierten Kanalverlauf von je einem zufällig herausgegriffenen Exemplar der beiden Höhlenfischpopulationen wieder. Die Tatsache, daß der im natürlichen Lebensraum aufgewachsene Sabinos-Fisch zahlreiche Unterbrechungen im Kanalverlauf aufweist, läßt vermuten, daß die beim Fluß- und Pachon-Fisch beobachteten Kanalfragmentationen



Abb. 9. Linke (a) und rechte (b) Seite des Kopfkansystems eines Exemplares der Höhlenform aus der Cueva de los Sabinos (Standardlänge: 51 mm). Rekonstruktion nach Schnittserie. Neuromasten schwarz

nicht auf unnatürliche Bedingungen der Aquarienhaltung zurückzuführen sind. Auch PAPPENHEIM (1928) und POPOVICI (1930; dort weitere Literatur) weisen auf erhebliche Anomalien in der Ausbildung der Seitenlinie bei freilebenden Teleostiern hin. Sie beobachteten Unterbrechungen,



Abb. 10. Linke (a) und rechte (b) Seite des Kopfkanalsystems eines Exemplares der Höhlenform aus der Cueva del Pachon (Standardlänge: 54 mm).
Rekonstruktion nach Schnittserie. Neuromasten schwarz

Zweigbildungen und andere Unregelmäßigkeiten im Verlauf der Kanäle. Als Gründe für diese Abweichungen in der Ausbildung der Seitenlinien werden meistens Störungen der ontogenetischen Entwicklung und mechanische Schädigungen der in Entwicklung begriffenen Epidermisschicht der Jungfische angenommen. Es ist daher äußerst zweifelhaft, ob

aus solchen Anomalien auf sich anbahnende phylogenetische Reduktionstendenzen in bezug auf das Lateralsystem einzelner Arten geschlossen werden darf.

Für die verschiedenen *Astyanax*-Formen lassen sich Kopfkanalfragmentationen meistens in der Temporalregion und im Infraorbitalkanal beobachten. Daß der Supraorbitalkanal in den Abb. 3, 9 u. 10 regelmäßig vom übrigen Kanalsystem abgetrennt liegt, beruht auf Zufall. Ebenso könnten — wenn auch weit weniger häufig — andere Abzweigungen des Temporalkanals verbindungslos sein.

Es ist erklärlich, daß das Temporalgebiet als Zentrum der Aufzweigung des Kopfkanalsystems einer vielfältig geordneten Entwicklung bedarf, bei der Unregelmäßigkeiten leicht eintreten können. Andere Verhältnisse liegen hinsichtlich der Ausbildung des Infraorbitalkanals vor. Dieser ist bei dem Flußfisch meistens eng und zieht sich sehr dicht unter dem Auge nach vorn und kann daher mehrfach unterbrochen oder streckenweise durch Gewebe verschlossen sein. Der Infraorbitalkanal der Höhlenformen erfährt jedoch häufiger größere Veränderungen, die offensichtlich mit dem Verlust des ehemals großen Auges in Verbindung stehen. So verläuft dieser Kanal oft nicht mehr in einem so stark ventrad geschwungenen Bogen wie bei den augenbesitzenden Formen, da der Schädel nach BREDER (1944) Modifikationen durch die Augenreduktion erfährt. Die Orbitalia rücken stärker auf die ehemalige Augenhöhle zu und nehmen den in ihnen verlaufenden Kanal mit. Die bei Höhlencharaciden häufige Unterbrechung und Verkürzung des Infraorbitalkanals könnte darauf zurückgeführt werden, daß die Suborbitalknochen bei den Höhlenformen in Einzelelemente zerlegt werden (ALVAREZ, 1946), wodurch eine kontinuierliche Ausbildung des Kanals verhindert wird.

Eine regressive Reihe innerhalb der verschiedenen Höhlenpopulationen, wie sie ALVAREZ (1946) in Zusammenhang mit seinen Untersuchungen über den Orbitalring zu finden glaubt, konnte ich nicht feststellen. Es werden stets alle Orbitalia — wenn auch zum Teil zerlegt und in ihrer Lage verändert — ausgebildet, und so sind auch normale, wie beim Flußfisch ausgebildete Infraorbitalkanäle bei den Höhlenformen keine Seltenheit.

Die Anordnung und Dichte der freien Neuromasten an Kopf, Rumpf und Schwanz ist bei den hier untersuchten Höhlenpopulationen ohne Unterschiede. Die zahlreichen Sinneshügel sind am Schwanz in Längsreihen angeordnet (Abb. 13) und fehlen am Rumpf auf fast keiner Schuppe. Der Kopf ist ebenfalls mit Lateralorganen übersät. Sie liegen besonders zahlreich in der Suborbital- und Opercularregion und sind sowohl regellos als auch in bestimmten festliegenden Linien angeordnet (Abb. 11.). Deutlich ist zu erkennen, daß ein Hautbezirk im Gebiet des ehemaligen Auges ausgespart bleibt.

Der Vergleich des Flußfisches mit seinen Höhlenderivaten in bezug auf die Anzahl und Anordnung der freien Neuromasten läßt sich zuverlässig und leicht mit Hilfe der Photographien methylenblaugefärbter Tiere durchführen. Schwanz und Rumpf erweisen sich hierbei für alle Formen gleich dicht mit Lateralorganen besetzt. Eine Bevorzugung bestimmter Körperregionen ist nicht festzustellen. Vergleicht man hingegen den Kopf, so zeigen sich deutliche Unterschiede. Die Neuromasten

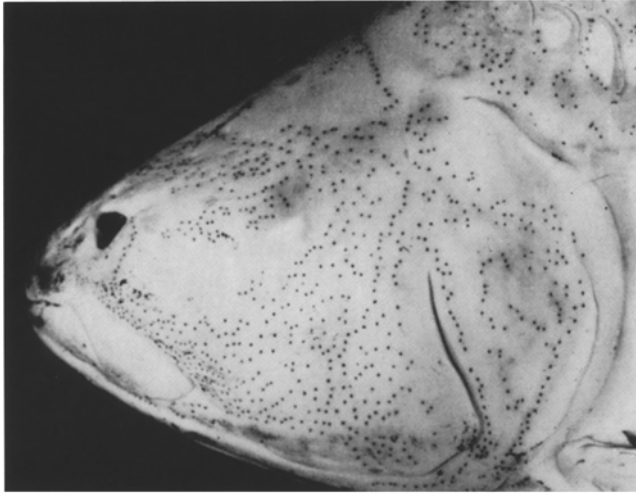


Abb. 11. Verteilung der freien Neuromasten am Kopf der Höhlenform aus der Cueva de los Sabinos. Vitalfärbung mit Methylenblau. $5 \times$ nat. Gr.

stehen an den Kopfseiten der Höhlenformen zwar kaum dichter aber doch bemerkenswert zahlreicher als beim Flußfisch, denn sie besetzen Hautbezirke, die beim geäugten *Astyanax* freibleiben oder durch die Ausbildung des Auges nicht vorhanden sind. Die für den Flußfisch beschriebenen histologischen Befunde über den strukturellen Aufbau der Seitenlinienorgane gelten unterschiedslos auch für die Höhlenformen (Abb. 12).

d) Vergleich mit anderen Characiden-Arten

In den Rahmen dieser Untersuchung über den Grad der Lateral-systemausbildung verschiedener *Astyanax*-Formen gehört ein Vergleich mit anderen Characiden. Vor allem die Anzahl freier Neuromasten, mit denen die *Astyanax*-Formen so überaus reich versehen sind, verdient untersucht zu werden. Schon GROBBEL und HAHN (1958) deuten an, daß der Chica-Fisch vergleichsweise mehr freie Neuromasten besitzt als andere Teleostier. Es fehlen jedoch genauere Angaben, die einen Vergleich mit den hier untersuchten *Astyanax*-Formen ermöglichen.

Die Abb. 13 gibt eine Zusammenstellung einiger südamerikanischer Salmmler, die auf Anzahl und Verbreitung freier Sinneshügel hin untersucht wurden. Aus den Längenangaben läßt sich ersehen, daß nicht voll- erwachsene, sondern nur relativ kleine Tiere zur Verfügung standen.

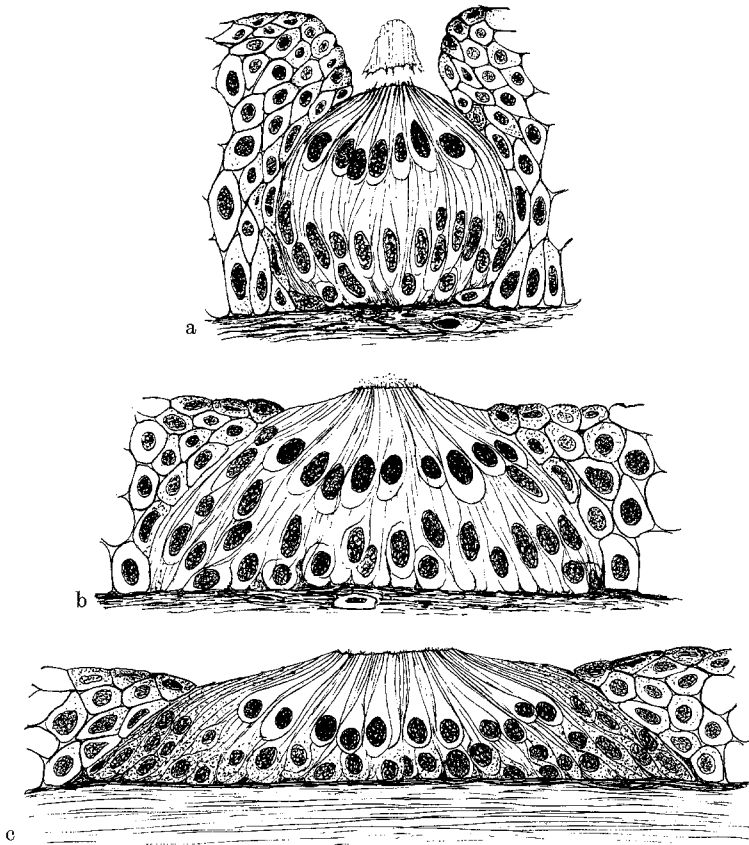


Abb. 12. Freie Neuromasten der *Astyanax*-Formen Vergr. ca. 450 \times . a Aus der Kopfepidermis, b aus der Übergangsregion zwischen Kopf und Rumpf, c aus der Schuppenepidermis des Rumpfes

Dementsprechend wurden ebenfalls junge, etwa gleich große *Astyanax*-Formen zum Vergleich herangezogen, da sich die Anzahl freier Seitenorgane bei Jungfischen mit zunehmender Körperoberfläche vergrößert. So besitzen beispielsweise die *Astyanax*-Formen von 5 mm Länge nur 30—40 gutausgebildete Kopfneuromasten und ebenso viele Organe auf jeder Seite vor allem entlang der Seitenlinie und dem ventralen Flossensaum. Sie sitzen als auffällige, kräftige Hügel in der dünnen Epidermis. Ihr Durchmesser ist verhältnismäßig groß und beträgt 30—50 μ . Er

unterschreitet — wahrscheinlich mechanisch bedingt — grundsätzlich nicht den Betrag von ungefähr 20μ . Erst durch die Größenzunahme des Fisches wird durch Teilung und Neubildung eine entsprechende

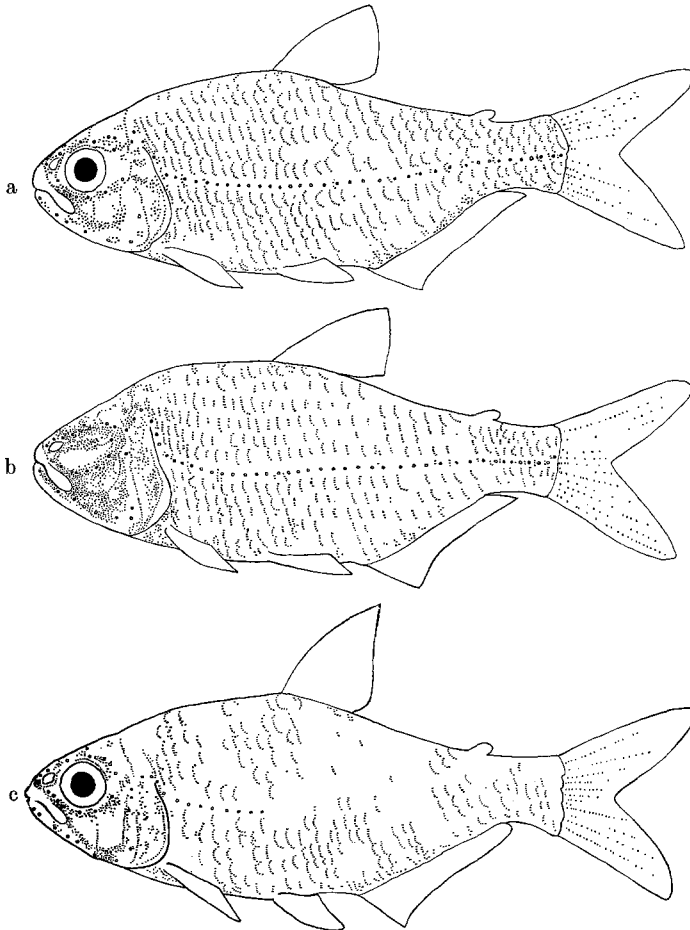


Abb. 13. Verteilung und Dichte freier Neuromasten bei verschiedenen Characiden-Arten. Kreise: Poren des Kanalsystems. Punkte: freistehende Neuromasten. a *Astyanax mexicanus* (Std. 4,3 cm); b Höhlenform des *Astyanax mexicanus* aus der Cueva del Pachon (Std. 4,3 cm); c *Hemigrammus caudovittatus* (Std. 4,2 cm); d *Gymnocorymbus ternetzi* (Std. 4,2 cm); e *Nematobrycon palmeri* (Std. 4,3 cm); f *Hyphessobrycon scholzei* (Std. 3,2 cm)

Vermehrung der Sinnesorgane gestattet. Bei den abgebildeten Characiden, von denen jeweils ein Pärchen untersucht wurde, handelt es sich um Arten, die etwa die Größe adulter *Astyanax*-Formen erreichen; denn bei diesem Vergleich muß außerdem berücksichtigt werden, daß möglichst

Arten gleicher adulter Größe Verwendung finden, damit bei einer gegebenen Größenklasse der Jungfische annähernd übereinstimmende ontogenetische Altersstufen vorliegen.

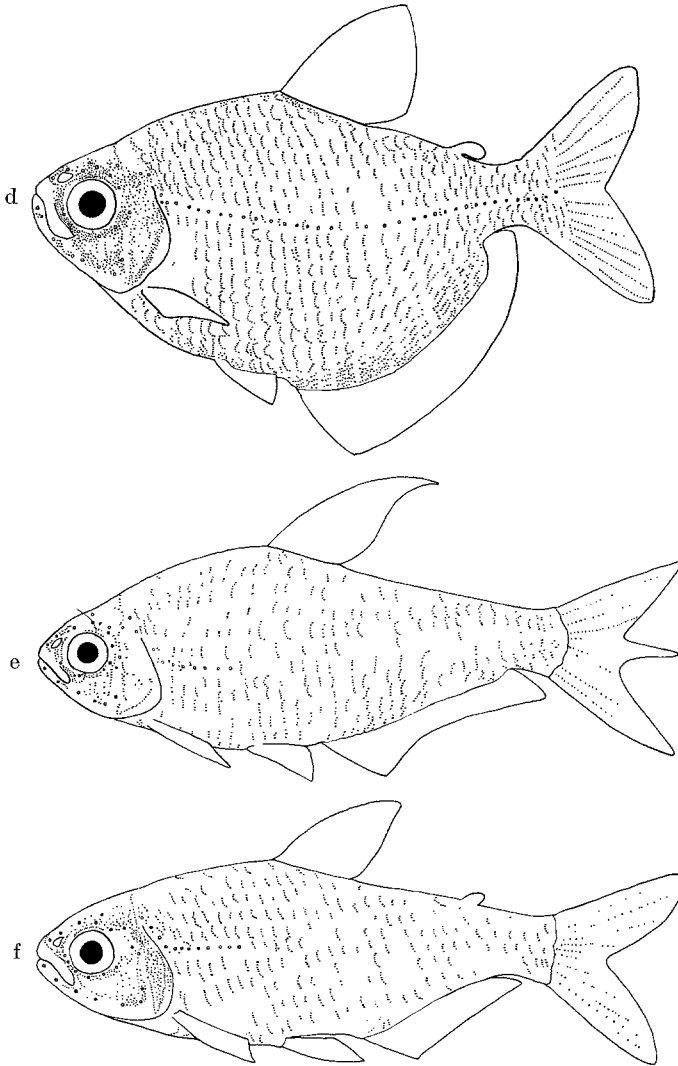


Abb. 13 d—f

Insgesamt verdeutlicht die Abb. 13 die Feststellung, daß die freien Sinneshügel ebenfalls bei anderen Characiden-Arten zahlreich vorhanden sind, was vermutlich mit deren Lebensweise als Raub- und Schwarmfische in Zusammenhang steht. Der Anteil der freistehenden Organe am

gesamten Lateralsystem ist beachtlich. Die Verkürzung der Rumpflinie ist für viele Characiden-Arten typisch. Bei den *Astyanax*-Formen ist die Dichte der freien Neuromasten bei Berücksichtigung des individuell schwankenden Ausbildungsgrades zwar nicht augenscheinlich größer, stellt jedoch ein Maximum dar, das von keinem der — allerdings wenigen — bisher untersuchten Teleostier übertroffen wird (vgl. DIJKGRAAF, 1934; DENNY, 1937).

Diese gute Ausbildung des Lateralsystems und insbesondere der freien Sinnesbügel findet ihren Ausdruck in der ausgezeichneten Orientierungsfähigkeit augenloser und geblendeter *Astyanax*-Formen.

2. Das Labyrinth

Der morphologische und histologische Aufbau der Neuromasten zeigt auffallende Ähnlichkeiten mit dem der Sinnesendstellen des Ohres. Allein aus dem gemeinsamen Besitz von Cupula und Haarfortsätzen läßt sich schon schließen, daß beide Rezeptororgane auch reizphysiologisch gleichartig, d. h. also mechanorezeptorisch sein müssen. Ihre Verwandtschaft zeigt sich darüber hinaus in der Ontogenese aus einer gemeinsamen Anlage als Derivate dorsolateraler ektodermaler Sinnesplakoden der Kopfregion, woraus sich der Hinweis auf den phylogenetischen Zusammenhang von Seitenlinie und Ohr ergibt.

Aus diesen Gründen sei hier im Anschluß an die Besprechung des Lateralsystems auf den Bau des Labyrinths verschiedener *Astyanax*-Formen eingegangen, zumal in der Literatur von einer unvollkommenen Labyrinthausbildung bei einem Höhlencharaciden berichtet wird.

a) Methode

Die vergleichende Untersuchung wurde an Querschnittserien durchgeführt und durch makroskopische Präparationen ergänzt, indem bei fixierten und frisch getöteten Exemplaren das Labyrinth in seiner Gesamtheit unter dem Binokular aus dem Kopf herauspräpariert wurde. Durch Einspritzen von Farbstoff in den Sacculus wurden die Durchgänge zu Utriculus und Lagena sowie die Größe des Sinus endolymphaticus in dem vom Exoccipitale überdachten perilymphatischen Sinus impar sichtbar gemacht. Da sich die Schnittserie für den Vergleich der Otolithengestalt nicht in jedem Fall eignet, sind außerdem herauspräparierte Otolithen untersucht worden.

Der Webersche Apparat konnte durch Freilegen der betreffenden Knochenelemente in situ betrachtet werden.

b) Morphologische und histologische Befunde

Anatomische Untersuchungen von MERRIMANN sollen nach BREDER (1943) — wie eingangs erwähnt — gezeigt haben, daß das Ohr des Chica-Fisches in gewissem Maße, wenn auch nicht so deutlich wie das Auge degeneriert ist. Dieser Sachverhalt ist an mehreren Fluß-, Sabinos- und

Pachon-Fischen vergleichend überprüft worden. Hierbei stellte sich heraus, daß bei den untersuchten Exemplaren der drei *Astyanax*-Formen keine Unterschiede im morphologischen Ausbildungsgrad des Labyrinths gefunden und in keinem Falle das Fehlen von Strukturen entdeckt werden konnte. Höhe und Durchmesser der Bogengänge, Lage und Größe des geräumigen Utriculus, des gestreckten und leicht gewinkelten Sacculus und der bauchigen Lagena zeigen Übereinstimmung. Der beide Labyrinthhälften verbindende Canalis transversus und dessen Sinus endolymphaticus sind stets vorhanden. Sowohl die Pars superior als auch die in jedem Fall mit ihr verbundene Pars inferior sind hinsichtlich ihrer Lage, Größe und Struktur bei den drei untersuchten Formen gleichartig ausgebildet.

Histologisch zeigt sich ebenfalls für alle drei Formen das gleiche Bild. Die Anzahl und Differenzierung der Cristae und Maculae erweist sich als unterschiedslos. Stets ist ebenfalls als 7. Nervenendstelle die Papilla neglecta ausgebildet. Hinsichtlich der Wandungen, der Septen und der Nervenversorgung des Labyrinths der verschiedenen *Astyanax*-Formen sind die gleichen histologischen Verhältnisse gegeben.

Bei dem Vergleich der Otolithen wurde besonderer Wert auf den Bau der Sagitta gelegt. Denn ihre für Ostariophysen typische, mit flügelartigen Lamellen versehene Gestalt, die aus der Aufgabe resultiert, die durch den Ductus transversus kommende Endolymphströmung aufzufangen, schien am ehesten geeignet, etwaige Reduktionstendenzen erkennen zu lassen. Aber auch hier herrscht Übereinstimmung in Bau und Verankerung. Es kann hier auf Abbildungen verzichtet und auf die Darstellung des Characiden-Labyrinths bei BOUTTEVILLE (1935) verwiesen werden, die in allen wesentlichen Punkten vollkommen mit den beobachteten Verhältnissen bei den verschiedenen *Astyanax*-Formen übereinstimmt.

Schließlich sei noch auf den für die Ostariophysen charakteristischen Weberschen Apparat hingewiesen. Die Verbindung des Labyrinths mit dem Vorderabschnitt der geteilten Schwimmblase über eine paarige Kette beweglicher Knochenelemente und über den Sinus impar konnte in jedem Falle festgestellt werden. Die bei allen drei Formen gelegentlich vorkommende Variabilität und Mißbildung vor allem des Intercalare läßt keinen Schluß auf beginnende Degeneration des Weberschen Apparates der Höhlenfische zu, zumal CHRANILOV (1927) auch bei Cypriniden insbesondere das Intercalare als variabel beschreibt. Form, Anordnung und Artikulation von Tripus, Intercalare, Scaphium und Claustrum entsprechen den Angaben und Zeichnungen von CHRANILOV (1927) und ALEXANDER (1962) und bedürfen im Rahmen dieser vergleichenden Untersuchung keiner weiteren Darstellung.

Abschließend ist festzustellen, daß keinerlei anatomische Anhaltspunkte dafür zu finden waren, daß bei den hier untersuchten Höhlen-

formen degenerative Tendenzen oder andere Abwandlungen am Labyrinth auftreten, auf Grund derer man eine Veränderung der statisch-dynamischen und akustischen Leistungsfähigkeit annehmen müßte.

3. Der Geschmacksapparat

Die geschmacksrezipierenden Organe der Fische sind wie bei Vertebraten allgemein knospen- bis tönnchenförmige Gebilde, in denen eine größere Anzahl stets sekundärer Sinneszellen organartig zusammengefaßt sind. Ihnen ist als charakteristisches Merkmal gemeinsam, daß sie in ihrer Länge die gesamte Höhe der Epidermis durchziehen. Diese sogenannten Geschmacksknospen der Fische, (becherförmige Organe: LEYDIG, 1851; taste buds, terminal buds, end-buds: HERRICK, 1901; Endknospen: MERKEL, 1880; Neurogemmes: GÉRARD, 1936; u.a.) sind in ihrer Verbreitung keineswegs immer auf die Mundhöhle beschränkt, sondern erstrecken sich in der äußeren Haut über Lippen, Barteln, Kopf und Rumpf, wie vor allem für Cypriniden und Siluriden nachgewiesen worden ist. Seit Entdeckung dieser Organe in der Außenhaut der Fische durch LEYDIG (1851) hat zuerst SCHULZE (1863) bei ihnen Geschmacksfunktion vermutet. Experimente bei *Ameiurus nebulosus* (PARKER, 1908) und bei *Nemachilus barbatulus* (DIJKGRAAF, 1934) zeigten, daß die Wahrnehmung für Fleischsaft aufgehoben war, wenn man den nach hinten ziehenden, die Sinnesknospen des Rumpfes versorgenden Facialist durchtrennt. Außerdem wurde durch Untersuchungen an den Barteln des Zwergwelses (HOAGLAND, 1933) und detaillierter am Palatalorgan des Karpfens (KONISHI und ZOTTERMANN, 1961) der elektrophysiologische Nachweis erbracht, daß die als Geschmacksknospen beschriebenen Organe Geschmacksfunktion besitzen. Allerdings konnten Potentiale von einzelnen Knospen noch nicht abgeleitet werden, so daß in der Literatur immer wieder eine vermutliche Doppelfunktion, etwa zusätzlicher Mechanorezeption, für möglich gehalten wurde (vgl. HOAGLAND, 1933; BOEKE, 1934; MOORE, 1950). VON BUDDENBROCK (1952) hält es sogar für nicht ausgeschlossen, daß die in der Fischkörperhaut verstreuten Gustorezeptoren olfaktorische Eindrücke vermitteln könnten. Das mag allerdings als recht unwahrscheinlich gelten. Jedoch sind die bisherigen Untersuchungen über den Geschmacksapparat der Fische noch lückenhaft und basieren im Hinblick auf seine Abgrenzung gegenüber dem Geruchsorgan wie auch gegenüber den Neuromasten des Lateral-systems vorwiegend auf morphologischen und histologischen Unterschieden dieser Organe und ihrer Nervenversorgung.

Die Struktur der Geschmacksknospen und ihr Unterschied zu den ebenfalls in der Epidermis des Fischkörpers verstreut vorkommenden Sinneshügeln des Seitenliniensystems sind um die Jahrhundertwende vielfach beschrieben und diskutiert und in neuester Zeit elektronen-

mikroskopisch untersucht worden. Im Hinblick auf die Bedeutung für die in dieser Arbeit folgenden Untersuchungen soll hierauf kurz eingegangen werden.

Obgleich SCHULZE (1870) schon darauf aufmerksam machte, daß sich die Geschmacksknospen von allen Neuromasten dadurch unterscheiden, daß ihre Sinneszellen stets bis zum Knospengrund, d. h. bis auf die Basalmembran reichen, haben spätere Autoren beide Organformen für ein und denselben Typ gehalten, da sie meinten, Zwischenformen gefunden zu haben (vgl. RETZIUS, 1892; PLATE, 1924; BOEKE, 1934)³. Durch eine Reihe von Arbeiten bestätigte HERRICK (1901, 1903, 1904) die Angabe von SCHULZE und stellte außerdem fest, daß Neuromasten und Geschmacksknospen jeweils von grundsätzlich verschiedenen Nervenfasersystemen innerviert werden. Darüber hinaus unterscheiden sich die Neuromasten von den Geschmacksknospen dadurch, daß sie einen in der Regel außerordentlich deutlichen Unterschied zwischen Sinnes- und Stützzellen hinsichtlich ihrer Form, Lage und Färbbarkeit zeigen. Auch die Zellen innerhalb einer Geschmacksknospe wurden vor allem von früheren Histologen in funktionell sensorische und stützende Elemente geschieden. Spätere Untersucher beschrieben jedoch häufig eine weitaus größere Anzahl von verschiedenen, darunter auch degenerativen Zellelementen, die die umstrittene Annahme nahelegten, es handele sich nur um verschiedene Stadien ein und desselben Zellgrundtyps (PARKER, 1922; KOLMER, 1927; WOELLWARTH, 1934; OLMSTEDT, 1920; MAY, 1925 u. a.). Neuere elektronenmikroskopische Untersuchungen haben bisher keine Entscheidung bringen können. So erwähnt TRUJILLO-CENÓZ (1961) ausdrücklich beide Zellsorten, während DE LORENZO (1963) von verschiedenen, durch Übergänge miteinander verbundenen Zelltypen spricht. Nach ERBENGI und FERNER (1964) lassen sich weder nach dem morphologischen noch nach dem histochemischen Verhalten lichtmikroskopisch Sinneszellen von typischen Stützzellen unterscheiden. Eine zuverlässige Unterscheidung kann allein der Nachweis erbringen, daß nur die Sinneszellen von afferenten Geschmacksnervenfasern versorgt werden. Ein solcher Nachweis ist bis heute nicht gelungen. Jedenfalls kann bei lichtmikroskopischer Betrachtung histologischer, mit den üblichen Färbemethoden behandelte Schnitte von einem mehr oder weniger einheitlichen Strukturtypus der Geschmacksknospen gesprochen werden.

a) Methode

Versuche einer Vitalfärbung der Geschmacksknospen verliefen negativ oder höchstens so unzuverlässig, daß eine genaue Bestimmung ihrer Anzahl und Verbreitung in der Haut der Fische nicht gewährleistet war. Das mag sowohl an

³ Auch DEVILLERS (in GRASSÉ, 1958) und VANDEL (1964) bilden in ihren Arbeiten eindeutig ihrer Funktion nicht entsprechende Organe ab.

ihrer geringen Größe als auch daran liegen, daß die Sinneszellen der Knospen sehr schmal gebündelt an die Epidermisoberfläche treten und mehr oder weniger mit ihr abschließen.

Für die Schnittserienuntersuchung erfolgte die Fixierung der Tiere in Susa (nach HEIDENHAIN) oder in Bouin. Nach Paraffineinbettung wurden die Köpfe und vereinzelt Rumpfteile und Schwänze in lückenlose Serien 15 μ und 7 μ dicker Transversalschnitte zerlegt. Bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin nach WEIGERT wurde Thiazinrot nach DOMAGK als Gegenfärbung benutzt (ROMEIS, 1948). Diese Färbung erwies sich besonders nach Bouinfixierung als sehr geeignet, da sie vor allem bei dicken Serienschnitten insgesamt hell und dennoch in der Kernfärbung relativ kräftig ausfällt. Die Sinnesknospen der äußeren Haut wurden in den Schnittserien ausgezählt und als Punkte in eine Kopfumrißzeichnung eingetragen. Damit sich ein getreues Bild der Verteilungsdichte der die Knospen repräsentierenden Punkte ergab, wurde die Zeichnung durch Projektion auf 1 m \times 1 m vergrößert ausgeführt. Auf diese Weise wurde eine gleichmäßige Größe der teilweise recht dicht stehenden Punkte gewährleistet. Die Abbildung ergibt sich dann aus der Photographie dieser Zeichnung.

Um sich insbesondere für die genetischen Untersuchungen bei einer möglichst großen Zahl von Tieren einen Überblick über Anzahl, Dichte und Verbreitung der Geschmacksknospen zu verschaffen, war es notwendig, die langwierige Schnittserienuntersuchung zu umgehen. DIJKGRAAF (1934) empfiehlt Einlegen frisch getöteter Tiere in 10%ige Salpetersäure, MAURER (1895) schlägt eine Behandlung mit Chromsäure und Alkohol vor, um die Sinnesknospen in der Außenhaut makroskopisch sichtbar zu machen. Diese Methoden erwiesen sich als unbrauchbar und unsicher. Es wurden deshalb auf folgende Art Totalpräparate hergestellt: In MS 222 (Fa. Sandoz, Nürnberg) getötete Fische werden unter Schonung der leicht hingefälligen Epidermis sofort zum Vorfizieren 15 min in 4%iges Formol eingelegt und dann für 12 Std in 5%ige Chromsäure, deren Menge etwa das Dreifache des Präparatvolumens betragen soll, überführt. Die Chromsäure trübt sich unter dem Einfluß der Formolreste und gibt der Fischepidermis eine gleichmäßig braungelbe Färbung. Anschließend werden die so vorbereiteten Präparate in Wasser abgespült und in 4%igem Formol, das zu Beginn mehrfach gewechselt werden muß, aufbewahrt. Die Geschmacksknospen sind nun bei etwa 30facher Binokularvergrößerung unter Wasser — je nach Epidermisbeschaffenheit — deutlich als dunkle punktförmige Erhebungen oder als Grübchen sichtbar. Sie sind nach Gestalt und Größe einwandfrei von den ebenfalls erkennbaren Neuromasten zu unterscheiden. Die Zuverlässigkeit dieser Methode wurde an Schnittserien chromsäurebehandelter Hautstückchen geprüft.

Für die Verhaltensversuche sind Operationen an Auge und Nase vorgenommen worden. Die Exstirpation der Augenbulbi wie auch der Riechschleimhaut wurde unter dem Binokular mit reguliertem Frischwasser- und Betäubungsmittelzulauf (MS 222) durchgeführt. Bis zum Wundverschluß blieben die operierten Tiere in mit Trypaflavin versetztem Wasser, um Verpilzungen zu verhüten. Es ist außerdem versucht worden, das Geruchsorgan dadurch auszuschalten, daß mit einer feinen Spritzenkanüle Vaseline in die Nasengrube betäubter Fische gefüllt wurde. Die Nasenbrücke verhinderte Lockerung und Herausschwemmen der fest der Grubenwand anliegenden Fettsubstanz.

b) *Astyana mexicana*

Die Geschmacksknospen in der Mundhöhle des Flußfisches zeigen die typische Ausbildung, wie sie bisher für Teleostier beschrieben wurde. Sie

sind kelchförmig, sitzen stets der Cutis auf und sind zahlreich in der dünnen Mundschleimhaut verteilt, in der sie häufig in papillenartige Erhebungen der Epidermis eingebettet liegen. Ihre Zellelemente erstrecken sich vom Knospengrund bis zur Epidermisoberfläche, und es lassen sich keine sichtbaren Anzeichen deutlich voneinander abgrenzbarer Zelltypen erkennen. Die Sinneszellen sind schmal und besitzen einen gestreckten Kern, der ungefähr im unteren, proximalen Drittel des Zellkörpers liegt.

Die zwischen den Randzähnen des Kiefers, auf den Lippen und in der Epidermis des Vorderkopfes gelegenen Sinnesknospen gleichen denen der Mundhöhle strukturell wie morphologisch mit Ausnahme einer geringen Streckung infolge der starken Verdickung der Epidermis in dieser Region. In der Regel werden die Knospen dadurch an die Epidermisoberfläche gehoben, daß sie einer langgestreckten und bisweilen verzweigten Cutispapille aufsitzen (Abb. 14). Die das Geschmacksorgan umgebenden Epidermiszellen sind gestreckt und passen sich abgeflacht dem Umriß der Knospe an. Die ungefähren Längen- und Breitenmaße der Geschmacksknospen sind aus der Abbildung ersichtlich.

Beider Untersuchung der Verbreitung und Verteilungsdichte

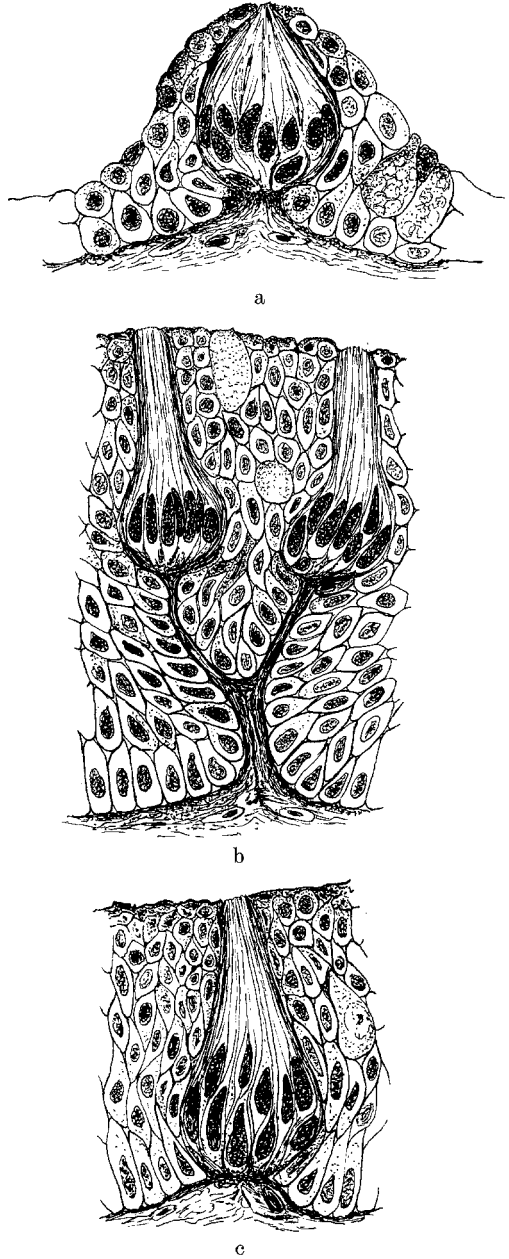


Abb. 14. Geschmacksknospen der *Astyanax*-Formen Vergr. ca. 550 \times . a Aus der Mundschleimhaut, b aus der Lippenregion, c aus der Kopfhaut

der Knospen ist besonderer Wert auf ihr Vorkommen außerhalb der Mundhöhle gelegt worden. Innerhalb der Mundhöhle sind die Geschmacksknospen besonders an exponierten Stellen, wie Mundsegelvorderseiten, Zungenoberfläche, Kiemenkorbboden und Kiemenbogeninnenseiten lokalisiert, wie es TEICHMANN (1951) auch für den Characiden *Hemigrammus caudovittatus* AHL beschreibt. Am zahlreichsten sind die

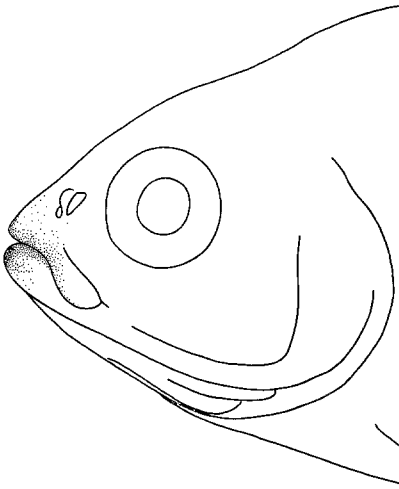


Abb. 15. Anzahl und Verbreitung der Geschmacksknospen in der äußeren Haut von *Astyanax mexicanus*. Rekonstruktion nach Schnittserie eines Exemplares der Standardlänge von 59 mm

Lippenwülste mit diesen Organen versehen. Ihre Dichte beträgt hier ungefähr 30 (Oberlippe) bzw. 65 (Unterlippe) pro $\frac{1}{4}$ mm², wie Auszählungen an Oberflächenschnitten ergaben. Die Anzahl der Knospen nimmt zur Kopfhaut hin außerordentlich schnell ab und ist nur noch entlang dem Ventralrand des Maxillarennenswert. In Querschnitten der Augenregion sind Geschmacksknospen nicht mehr anzutreffen. Die aus Querschnitten eines Einzelindividuums rekonstruierte Abb. 15 veranschaulicht die Anzahl und Verbreitung aller knospenförmigen Organe, die in der Außenhaut von *Astyanax mexicanus* vorkommen. Diese Angaben wurden an Schnittserien von vier

weiteren Exemplaren und an Totalpräparaten verschiedener Standardlängen cursorisch überprüft und bestätigt, wobei selbstverständlich geringe individuelle Schwankungen hinsichtlich der Anzahl wie auch der Verbreitung auftraten, die außer Betracht gelassen werden können. In der Rumpf- und Schwanzepidermis ließen sich keine Geschmacksknospen nachweisen.

c) Die Höhlenformen des *Astyanax mexicanus*

Die für den Flußfisch *Astyanax mexicanus* gegebene histologische Beschreibung der Geschmacksorgane trifft in gleicher Weise für die beiden untersuchten Höhlenfischpopulationen zu. Aus Struktur und Morphologie im lichtmikroskopischen Bild lassen sich also keine Schlüsse auf eine Verbesserung oder Verschlechterung der Geschmacksleistung ziehen.

Deutliche Unterschiede sind jedoch in bezug auf Verteilungsdichte und Verbreitung der Knospen im Vergleich zum Flußfisch festzustellen.

Zwar ist die Knospendichte auf den Lippen des Sabinos- und des Pachon-Fisches mit 35 (Oberlippe) bzw. 70 (Unterlippe) pro $\frac{1}{4}$ mm² mit der des Flußfisches ungefähr gleich hoch, nimmt aber in der Kopfhaut von vorn nach hinten sehr viel langsamer ab.

Beim Sabinos-Fisch sind die Geschmacksorgane in der Nasengrubenregion noch häufig anzutreffen, und sie ziehen sich in großer Zahl über die

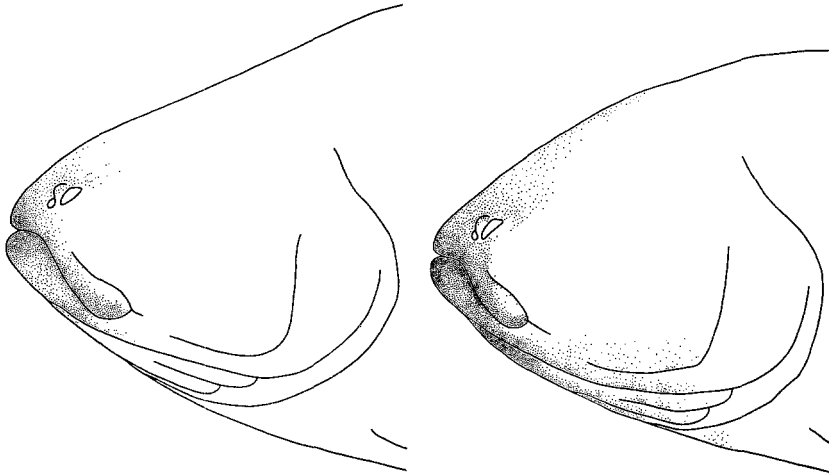


Abb. 16

Abb. 17

Abb. 16. Anzahl und Verbreitung der Geschmacksknospen in der äußeren Haut der Höhlenform aus der Cueva de los Sabinos. Rekonstruktion nach Schnittserie eines Exemplares der Standardlänge von 51 mm

Abb. 17. Anzahl und Verbreitung der Geschmacksknospen in der äußeren Haut der Höhlenform aus der Cueva del Pachon. Rekonstruktion nach Schnittserie eines Exemplares der Standardlänge von 54 mm

Außenseite des Maxillare hin. Darüber hinaus ist bemerkenswert, daß sie in der Haut des Unterkiefers zahlreich verstreut sind, wie Abb. 16 nach Untersuchungen an einem Einzelindividuum veranschaulicht. Zur Sicherung wurden Schnittserien der Köpfe zweier weiterer Individuen und Totalpräparate verschiedener Standardlängen geprüft.

Die Abb. 17 ist das Ergebnis der Auszählung der Knospen an einem Pachon-Fisch. (Überprüfung des Ergebnisses an Schnittserien von drei weiteren Individuen und an Totalpräparaten verschiedener Standardlängen.) Hieraus wird deutlich, daß diese Höhlenfischpopulation das Maximum an Zahl und Verbreitungsareal der Geschmacksknospen besitzt. Die Organe ziehen sich dorsal weit bis zum Hinterkopf. Vor allem ist die Ventralseite des Vorderkopfes so zahlreich mit ihnen besetzt, daß ihre Dichte — verglichen in Querschnittshöhe der Nasengrube — das 3- bis 4-fache der Knospendichte in der Mundhöhle ausmacht.

Es bleibt noch darauf hinzuweisen, daß die Geschmacksknospenzahl, von geringfügigen individuellen Schwankungen abgesehen, auch innerhalb derselben Form nicht konstant ist, sondern mit dem Größenwachstum zunimmt. Die verschiedenen *Astyanax*-Formen sind als 5 mm große Jungfische an der Knospenzahl nicht zu unterscheiden. Sie besitzen wenige Organe in der Mundhöhle und auf dem Lippen- und Maxillarerand. Bei 2,5 cm Standardlänge gleichen sich in dieser Hinsicht nur noch die Sabinos- und Pachon-Tiere. Im Laufe der Wachstumszeit breiten sich die Sinnesknospen jedoch rasch aus und erreichen noch bei Jungtieren den im wesentlichen endgültigen Ausbreitungsgrad, wie er oben beschrieben wurde. Die adulten *Astyanax*-Formen sind stets auch bei unterschiedlicher Größe deutlich im Geschmacksapparat voneinander zu unterscheiden, obgleich auch bei ihnen noch eine geringfügige Zunahme der Anzahl und Ausbreitung der Knospen mit dem Wachstum verbunden ist.

Vergleicht man nun den Ausbildungsgrad des Geschmacksapparates der drei untersuchten *Astyanax*-Formen, so läßt sich ohne Schwierigkeit eine Reihe aufstellen, die vom oberirdischen Flußfisch über die Sabinos-Form zur Pachon-Form führt: *Astyanax mexicanus* besitzt das Minimum und der Pachon-Fisch das Maximum an Zahl und Verbreitungsareal der Geschmacksknospen, während der Sabinos-Fisch zwischen diesen beiden Formen steht.

Eine ähnliche progressive Reihe haben BREDER und RASQUIN (1943) vom Fluß-, Chica- und Sabinos-Fisch hinsichtlich der Geschmacksknospendichte aufgestellt. Dieses Ergebnis beruht allerdings auf unzutreffenden Beobachtungen. Denn aus den Untersuchungen der beiden Autoren geht hervor, daß die genannten *Astyanax*-Formen die Geschmacksglieder nicht nur am Kopf, sondern auch auf Rumpf und Schwanz verteilt besitzen sollen. Diese Angaben, die Anlaß für sinnesphysiologische Untersuchungen waren (BREDER und RASQUIN, 1943; HUMBACH, 1960) und vielfach in der Literatur übernommen wurden (SCHNAKENBECK, 1960; TEICHMANN, 1962; VANDEL, 1964; u.a.), können nicht bestätigt werden.

d) Zur Identifizierung der Geschmacksknospen

BREDER und RASQUIN (1943) beschreiben Geschmacksknospen in der dünnen die Schuppen bedeckenden Epidermis als breit abgeflachte Gebilde. Sie versuchen, sich diese bisher ohne Beispiel gebliebene Veränderung der Knospenform als Folge der sehr geringen Dicke der Epidermisschichten zu erklären. Doch die Mundschleimhaut erweist sich als mindestens ebenso dünn wie die Schuppenepidermis und birgt stets typische, wenn auch gedrungene und zum Teil in papillenartige Hügel eingebettete Geschmacksknospen. Aber auch andere Überlegungen und weitere Unter-

suchungen machen die Annahme unwahrscheinlich, daß es sich bei den von BREDER und RASQUIN (1943) erwähnten Organen um Geschmacksrezeptoren handeln könnte. So lassen sich zwischen den knospenförmigen Organen des Mundes und des Vorderkopfes keine Übergangstypen in der zum Hinterkopf und Rumpf dünner werdenden Epidermis entdecken. Dagegen flachen sich die schon beschriebenen hohen Kopfneuromasten caudalwärts entsprechend der epidermalen Schichtdicke ab. Es liegt somit die Vermutung nahe, daß die oben genannten Autoren die beiden Organsysteme nicht unterschieden haben. Das mag unter anderem daran liegen, daß die von ihnen untersuchten Exemplare sehr geringe Größe besaßen (29—34 mm).

Die erwähnte Vitalfärbung mit Methylenblau könnte schon als ein Kriterium für die Zuordnung der Rumpforgane zum Lateralsystem gelten. DIJKGRAAF (1934) gibt zwar an, daß sich auch die Geschmacksknospen anfärben. Vergleicht man jedoch die Abbildungen der Geschmacksknospen- und der Neuromastenverteilung miteinander, so wird deutlich, daß die angefärbten Organe gerade dort fehlen, wo die Geschmacksorgane am dichtesten stehen. Diese Färbungsmethode — wie sie hier angewendet wurde — trennt also geradezu beide Organtypen, indem sie selektiv die Neuromasten anfärbt.

Aber auch bei Durchsicht der Schnittserien von Rumpf- und Schwanzteilen wurde nur der im Kapitel über die Lateralorgane beschriebene Organtyp gefunden, in dem mehr oder weniger deutlich Sinnes-, Stütz- und Mantelzellen unterscheidbar waren. Besonders in der dickeren ventralen Rumpfepidermis waren die Neuromasten als solche gut erkennbar. Ebenso fanden sich auf der Schwanzflosse typisch ausgebildete Lateralorgane.

Daß die Rumpf- und Schwanzorgane nicht in jedem Falle eindeutig auf Grund ihrer histologischen Struktur identifiziert werden können, liegt einerseits daran, daß die niedrige Epidermis der Schuppen ebenfalls die Höhe des Sinnesepithels der Neuromasten herabsetzt, wodurch die Sinneszellen zwischen die basalen Stützzellenkerne gedrängt werden. Das hat zur Folge, daß die einzelnen Zelltypen schwieriger zu unterscheiden sind. Andererseits verwischt die schon erwähnte große Variabilität der Seitenorgane das klare histologische Bild. Hierbei kann die Verkümmerng bis zum vollständigen Sinneszellenverlust im Organ führen. Diese Fälle sind allerdings selten. Jedenfalls ist zu beobachten, daß durch Reduktionserscheinungen der zentralstehenden Sinneszellen besonders bei nicht die Mitte des Organs treffender Schnittführung ein strukturell einheitlicher Organtyp vorgetäuscht wird, der den Geschmacksknospen ähnlich erscheint.

Schließlich soll auf die für Geschmacksknospen und Lateralorgane verschiedenen Innervierungssysteme hingewiesen werden.

Die Lateralorgane des Rumpfes werden stets durch einen Ast des X. Hirnnervs, durch den Ramus lateralis vagi, innerviert. Die Geschmacksknospen der äußeren Haut des Rumpfes werden dagegen immer durch Äste des Facialis versorgt (HERRICK, 1901, 1903; DIJKGRAAF, 1934; KAPPERS, 1960). In der Regel zieht ein selbständiger dorsaler Ast als Ramus lateralis accessorius VII in die Rumpfsseiten. Bei den Cypriniden verläuft der Nerv an der Basis des Gehirns nach hinten und wird als Ramus recurrens VII bezeichnet. Er verschmilzt sodann mit dem Ramus lateralis X. Für die Cobitiden stellte DIJKGRAAF (1934) fest, daß sich der Ramus accessorius VII in einzelne Zweige aufspaltet, von denen sich nur einige dem Ramus lateralis vagi eng anschließen, ohne jedoch mit ihm zu verschmelzen.

Nun besitzen die verschiedenen *Astyanax*-Formen zwar einen wohl ausgebildeten Ramus lateralis vagi. Doch war bei ihnen ein nach rückwärts ziehender Facialisast in einer der oben geschilderten Verlaufsformen nicht auffindbar. Präparationen wie auch Untersuchungen an Schnittfolgen hätten bei der von BREDER und RASQUIN (1943) festgestellten Vielzahl angeblicher Geschmacksorgane am Rumpf einen kräftigen Ramus facialis erkennen lassen müssen.

Die morphologischen Befunde in der vorliegenden Arbeit stehen im Einklang mit sinnesphysiologischen Untersuchungen an Chica-Fischen (BATH, 1962), bei denen Geschmacksvermögen nur an der vorderen Kopfregion beobachtet wurde.

e) Die erbliche Bedingtheit der Unterschiede im Geschmacksapparat

Die für die untersuchten *Astyanax*-Formen charakteristischen Unterschiede im Ausbildungsgrad des Geschmacksapparates führen zu der Frage, ob diese Merkmalsunterschiede genetisch fixiert oder Ergebnis modifikatorischer Einflüsse sind. Die relativ große Konstanz in der Ausbildung des Merkmals einerseits und die stets deutlich voneinander abgesetzten Unterschiede zwischen den Formen andererseits deuten auf eine genetische Grundlage hin. Es bleibt aber zu prüfen, ob das Fehlen des optischen Sinnes den Geschmacksapparat in dem Sinne modifikatorisch beeinflusst, daß ausfallende optische Orientierung chemorezeptorisch kompensiert wird und sich etwa in einer Ausbreitung und Verdichtung der Sinnesknospen auswirkt. Als Jungtiere geblendete Flußfische zeigten jedoch auch nach dreijähriger Hälterung keine Veränderung im Ausbildungsgrad des Geschmacksapparates. Modifikatorische Einflüsse können somit in dieser Hinsicht außer Betracht gelassen werden.

Den Nachweis der genetischen Fixierung der für die einzelnen *Astyanax*-Formen jeweils typischen Knospenausbreitung und einer möglichen Kopplung mit dem vom Genotyp bestimmten Reduktionsgrad des

Auges oder des Pigments kann nur der Kreuzungsversuch erbringen. Für die Parentalgeneration wurden der oberirdisch lebende Flußfisch und der unter den Höhlenformen extremste Typ, der Pachon-Fisch, gewählt. Die erste Filialgeneration aus diesen beiden Formen zeigt hinsichtlich der Ausbreitung der Sinnesknospen ein ungefähr intermediäres Bild (Abb. 19).

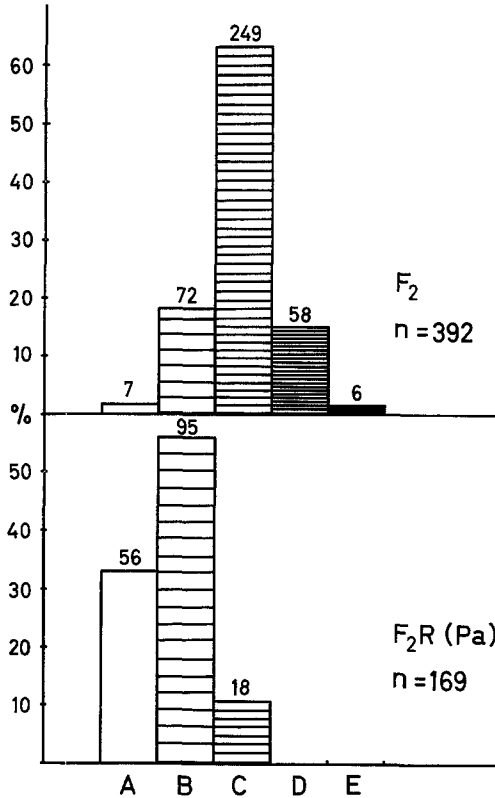
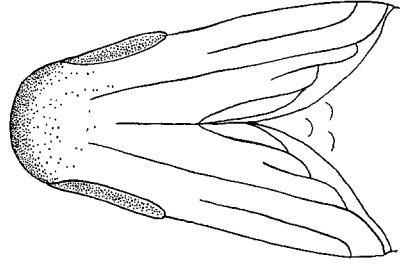
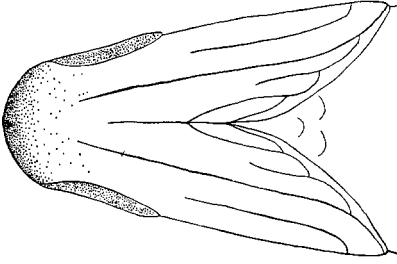


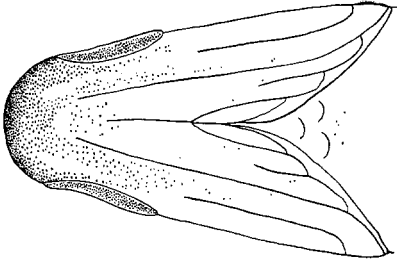
Abb. 18. Häufigkeitsverteilung der Phänotypen der F₂- und der F₂R(Pa)-Generation hinsichtlich der Geschmacksknospenausbreitung. A Pachon-Fisch-ähnlich; C F₁-ähnlich; E Flußfisch-ähnlich; B und D Phänotypen zwischen den genannten Klassen

Die Variabilität ist äußerst gering, wie bei den Ausgangsformen, und es sind niemals F₁-Tiere zu finden, die der Pachon-Form oder dem Flußfisch gleichen. Der Ausbildungsgrad des Geschmackapparates ähnelt vielmehr dem des Sabinos-Fisches. Die F₂-Generation dagegen spaltet ähnlich wie hinsichtlich der Augen- und Pigmentmerkmale in eine große Zahl verschiedener Phänotypen auf, die kontinuierlich durch Übergangsformen verbunden sind. Die Variationsbreite erstreckt sich vom Erscheinungsbild des Flußfisches bis zu dem der Pachon-Form, wobei der

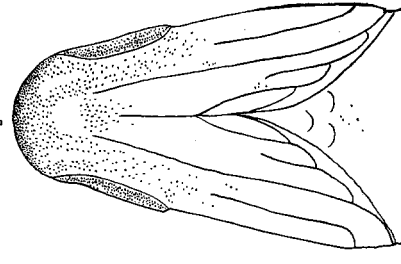
Flußfisch



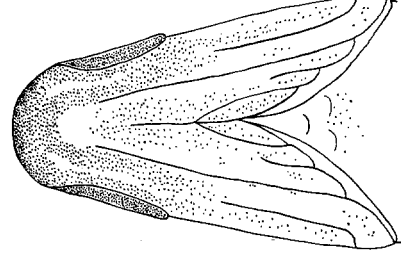
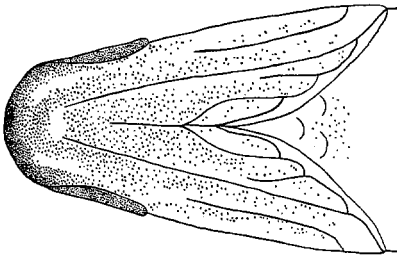
F₁



F₂



Pachon-Fisch



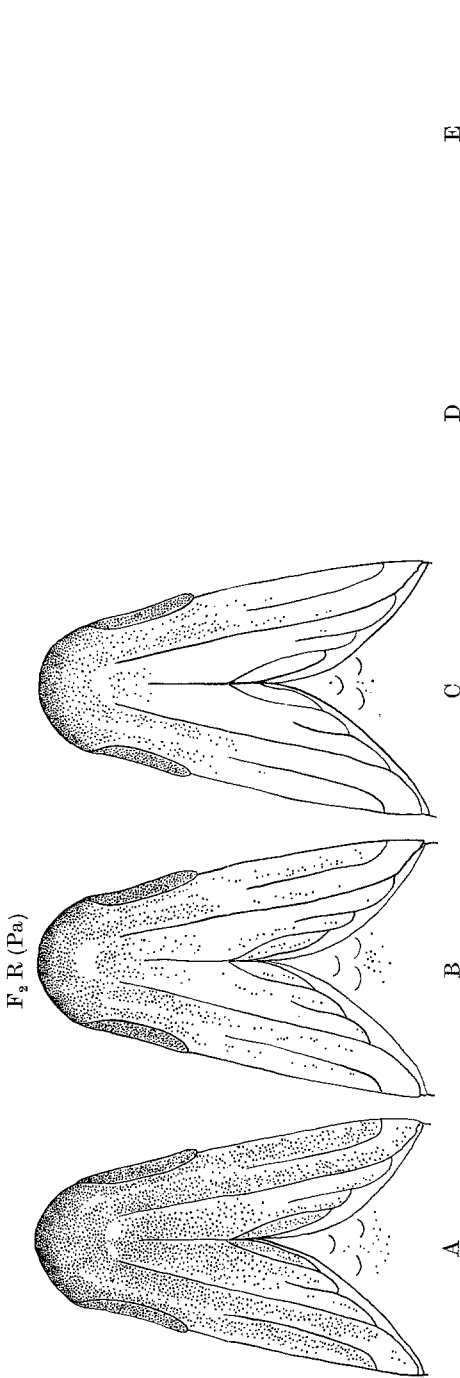


Abb. 19. Verteilung und Dichte der Geschmacksknospen auf der Ventralseite des Kopfes vom Fluß- und Pachon-Fisch und deren Bastardgenerationen. Zeichnungen nach Formol-Chromsäure-Präparaten. *A* Pachon-Fisch-ähnlich; *C* F_1 -ähnlich; *E* Flußfisch-ähnlich; *B* und *D* Phänotypen zwischen diesen genannten Klassen

F_1 -ähnliche, als „intermediär“ bezeichnete Typ, der häufigste ist. Bei Aufteilung der 392 untersuchten, aus 6 Zuchten stammenden F_2 -Tiere in fünf Klassen (Pachon-Fisch-ähnlich = *A*; F_1 -ähnlich = *C*; Flußfisch-ähnlich = *E* und die Phänotypen *B* und *D* zwischen diesen Klassen) ergibt sich eine Häufigkeitsverteilung, wie sie im oberen Diagramm der Abb. 18 wiedergegeben ist. Das Verteilungspolygon entspricht nicht der Normalverteilung. Die Prüfung auf Schiefe und Exzeß ergab, daß zwar eine symmetrische Verteilung vorliegt, die Kurve jedoch exzessiv verläuft. Die Ursache hierfür liegt entweder tatsächlich darin, daß die Extremvarianten bzw. die intermediäre Variante häufiger als der Normalverteilung entsprechend vorkommen, oder aber die Klasse der F_1 -ähnlichen Tiere liegt breiter als angegeben, denn es besteht die Möglichkeit, daß die gewählten Klassengrenzen nicht äquidistant sind, weil die Aufteilung der kontinuierlich verschiedenen Phänotypen nach dem optischen Eindruck vor-

genommen wurde⁴. Die Rückkreuzung der F_1 -Hybriden zur Pachon- wie auch zur Flußfischform hin ergibt Phänotypen, deren Variationsbreite beide Elterntiere umfaßt, sie jedoch nicht überschreitet. Die Häufigkeitsverteilung zeigt ein etwa intermediäres Maximum (Abb. 18, 19).

Diese Befunde entsprechen dem Erbgang, wie er bei quantitativen Merkmalsunterschieden häufig auftritt. Der Ausbildungsgrad des Geschmacksapparates ist genetisch bedingt und beruht offensichtlich auf polygener Grundlage. Die sehr geringe Variabilität der F_1 -Generation spricht für eine weitgehende Homozygotie der Ausgangsformen. Die meistens bei schon einem Wurf von F_2 -Hybriden zu beobachtende breite, die Parentalgeneration einschließende Variation läßt eine nicht allzu große Zahl beteiligter Gene vermuten. In welchem Ausmaß die verantwortlichen Gene ein rein polymeres System darstellen, kann nach den bisherigen Kreuzungsergebnissen nicht entschieden werden.

Es ist bekannt und mehrfach dargestellt worden, daß bei den *Astyanax*-Formen Pigment- und Augenreduktion unabhängig voneinander vererbt werden und in der F_2 -Generation verschiedenartig miteinander kombiniert sein können (SADOGLU, 1958; KOSSWIG, 1963). Beurteilt man den Degenerationsgrad des Auges an seinem Durchmesser und die Stärke der Pigmentierung am Verdunklungsgrad der Haut, so ergibt sich, daß die Ausbreitung der Geschmacksknospen von diesen Merkmalen ebenfalls unabhängig ist. Es ließen sich in der F_2 -Generation fast alle Kombinationen bezüglich der Augen-, Pigment- und Geschmacksapparatausbildung feststellen. Diese Beobachtungen können nur bedeuten, daß nicht nur die degenerativen Merkmale jeweils durch frei miteinander kombinierbare Gensysteme kontrolliert werden, sondern daß bei den *Astyanax*-Formen auch ein progressives Merkmal wie das der Vergrößerung des geschmacksrezipierenden Areals weitgehend unabhängig vom Degenerationsgrad der Augen und des Pigments mendelt.

f) *Die Geschmacksknospenverteilung und das Verhalten bei der Nahrungsaufnahme*

Die Ausbreitung und Vermehrung der Geschmacksknospen bei den Höhlenformen läßt vermuten, daß mit diesen Veränderungen auch ein Leistungsunterschied verbunden ist. BREDER und RASQUIN führten 1943 erstmalig vergleichende Untersuchungen zur Chemorezeption geblendeter Flußfische und blinder Exemplare aus der Chica- und Sabinoshöhle durch. Die Autoren gingen mit HERRICK (1904) von der Annahme aus, daß die Empfindlichkeit des Geschmackssinnes direkt proportional der Knospendichte sei. Sie bedienten sich bei ihren Versuchen positiver bzw.

⁴ Eine genauere quantitative Darstellung der Kreuzungsdaten und der Versuch einer genetischen Analyse wird vorbereitet. Im Rahmen dieser Arbeit ist vorerst die Feststellung wesentlich, daß die Merkmalsunterschiede im Genotyp festgelegt sind.

negativer Reaktionen dieser Fische auf verschiedene ihnen ins Wasser gegebene chemische Substanzen, ohne allerdings eine genaue Analyse der einzelnen hierbei beteiligten Sinne vorzunehmen (Geruch, Geschmack und andere Hautsinne). Mit Essigsäure erzielten sie Fluchtreaktionen, während Rohrzucker und auch Fleischsaft als Locksubstanzen verwendet wurden. Die statistische Auswertung des Verhaltens ergab, daß alle drei Formen mit gleicher Empfindlichkeit eingetropfte Essigsäure mieden bzw. mit Zuckerlösung versetztes Wasser aufsuchten. Die zahlenmäßige Vermehrung der Geschmacksknospen schien ohne Bedeutung zu sein. In neuerer Zeit hat HUMBACH (1960) das Rezeptionsvermögen für Geschmacksreize beim Chica- und Sabinos-Fisch vergleichend untersucht. Ausgedehnte Differenzdressuren und Schwellenwertbestimmungen wiesen diese beiden Blindfischpopulationen ebenfalls als völlig gleich in bezug auf die Leistungsfähigkeit des Geschmackssinnes aus.

Geht man wie in den oben genannten Untersuchungen von der unzutreffenden Annahme aus, daß die verschiedenen *Astyanax*-Formen hinsichtlich ihres Geschmacksapparates lediglich durch eine unterschiedliche Dichte der sich über den gesamten Rumpf verteilenden Knospen charakterisiert sind, so ist in der Tat mit BREDER und RASQUIN schwer einzusehen, warum der Geschmacksapparat bei den Höhlenformen höher entwickelt wurde und worin der Selektionsvorteil liegt, der die Knospenvermehrung vom Flußfisch ausgehend in Richtung auf den vermutlich phylogenetisch ältesten Pachon-Fisch erklären könnte. Berücksichtigt man dagegen den im Vorhergehenden beschriebenen unterschiedlichen Ausbreitungsgrad der Knospen, so ist die Vermutung berechtigt, daß vielmehr die ventrale Ausdehnung des geschmacksrezipierenden Areals von entscheidender Bedeutung ist und nicht die hiermit zwangsläufig verbundene Knospenvermehrung. Darüber hinaus ist nicht entschieden, inwieweit die Reizschwelle überhaupt von der absoluten Anzahl der geschmacksrezipierenden Einzelelemente beeinflußt wird. GLASER (1966) berichtet neuerdings, daß die Geschmacksleistung bei Elritzen (*Phoxinus laevis* L.) unabhängig von der Knospenzahl sei. Es läge demnach im Falle der Höhlencharaciden keine allgemeine Steigerung der Rezeptionsfähigkeit im Sinne einer Erniedrigung des minimum receptabile vor, sondern allein die Fähigkeit, Nahrungsteilchen zu lokalisieren, wäre verbessert. Diese Vermutung wird von den folgenden Verhaltensbeobachtungen gestützt.

Beobachtet man das Verhalten der cavernicolen Fische bei der Fütterung, so wird der Vorteil der Knospenausbreitung direkt erkennbar. Nach Eingabe des Futters (z. B. klein geschnittenes Rinderherz) wird nach einiger Zeit eine gewisse Unruhe bemerkbar, der sich ein intensives, aber zielloses Suchen und Kreisen anschließt. Die Höhlenfische stehen hierbei im schrägen Winkel von 45° am Boden, wie es auch THINES (1955)

für den Chica-Fisch beschreibt. Stößt der mit dem Kopf dicht über den Boden fahrende Höhlenfisch mit den Lippen oder der Unterkieferpartie auf Futterteilchen, so wird augenblicklich die Schnappreaktion ausgelöst und der Nahrungsbrocken zielsicher ergriffen. Die beschriebene Körperhaltung wird weder bei der Lokalisation noch bei dem sofort darauf folgenden Schnappen verändert (Abb. 20a). BATH (1962) beschreibt in seinen Untersuchungen über die Leistungsfähigkeit der Sinnesorgane für den Nahrungserwerb vom Chica-Fisch: „Sie erkannten das Futter erst, wenn sie es mit den Lippen, vorwiegend der Unterlippe oder mit der seitlichen Unterkiefer- oder Kiemenregion direkt berührten. Diese Berührung löste sofort den Schnappreflex aus“ (S. 281).

Diese Beobachtungen lassen den Schluß zu, daß die Ausdehnung des geschmacksrezipierenden Areals von physiologischer Bedeutung ist; dem optisch führungslosen Fisch wird durch die Ausbreitung der Geschmacksknospen das gezielte Auffinden der Nahrung wesentlich erleichtert. Eine Leistungssteigerung des Geschmackssinnes dieser Art ist selbstverständlich nicht mit Schwellenwertmessungen für im Wasser gleichmäßig verteilte Stoffe erfaßbar.

Der Unterschied, daß beim Flußfisch die Geschmacksknospen auf die Mundhöhle und die Lippen begrenzt sind, während sie sich bei den Vertretern der Blindfischpopulationen über den Kopf verteilen und besonders zahlreich den Unterkiefer und die ventrale Kopfpattie bedecken, müßte meßbar seinen Ausdruck darin finden, daß der geblendete *Astyanax* und seine Höhlenderivate unterschiedlich erfolgreich beim Auffinden und Aufnehmen der Nahrung sind. Hierzu sind folgende Beobachtungen und Versuche gemacht worden. Es wurden 20 Flußfische operativ geblindet. Die hierauf erfolgende Verdunklung der gesamten Körperhaut sei nebenbei vermerkt, sie beruht offenbar auf der fehlenden, den Verdunklungsgrad der Pigmentierung regulierenden optischen Kontrolle. Die Sicherheit der nun allein durch den Ferntastsinn vermittelten Orientierung bleibt sehr gut erhalten. Es tritt jedoch ein grundlegender Wandel des Verhaltens ein, wie er schon von BREDER und RASQUIN (1943) beobachtet worden ist; der geblendete *Astyanax* gibt sein ruhiges Schwarmverhalten auf und beginnt ebenso wie seine blinden Höhlennachfahren rastlos umherzuschwimmen. BREDER und RASQUIN betonen: „These blinded river fish quickly became accommodated to their new status and lived on as well as the cave fish and found their food in an identical manner“ (S. 171). Die Ähnlichkeit der Verhaltensweisen geht jedoch nicht so weit, daß man den geblendeten *Astyanax* nicht mehr von seinem Höhlenderivat unterscheiden könnte. Der geblendete Flußfisch zeichnet sich zum einen dadurch aus, daß einige Verhaltensweisen mit erhöhter Intensität ablaufen. So ist das fortgesetzte Umherwandern weitaus heftiger und intensivierter, und eine von außen kommende Stö-

nung wird mit weit größerer Nervosität beantwortet als bei den Höhlenformen. Zum anderen sind bedeutsame Unterschiede bei der Fütterung zu beobachten. Der geblendete Flußfisch stellt sich senkrecht auf den Kopf, um die kleinen am Boden liegenden Fleischstückchen aufzunehmen

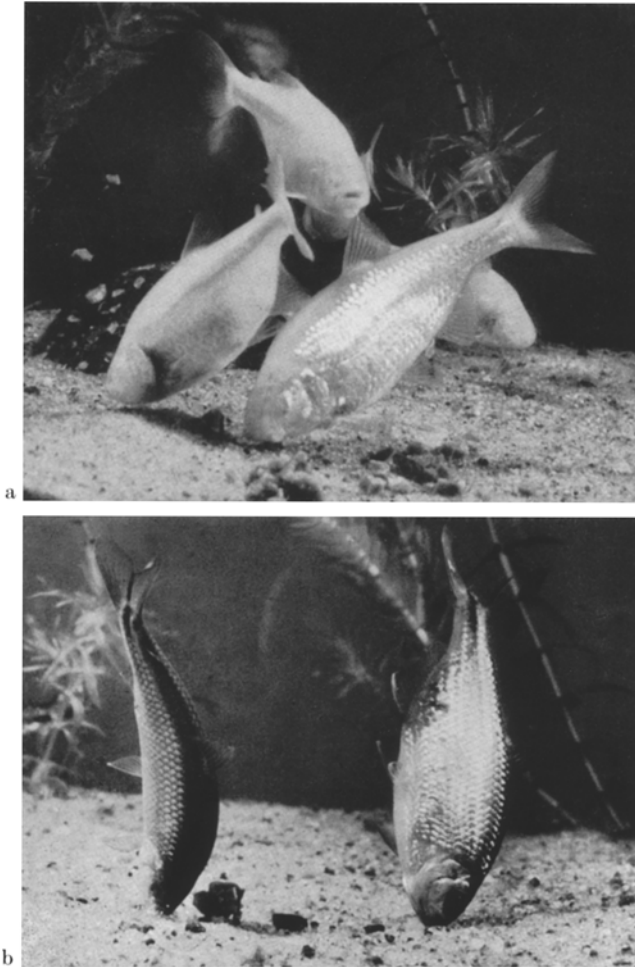


Abb. 20. Das Verhalten der (a) Höhlenform (Pachon) und des (b) geblendeten Flußfisches bei der Nahrungsaufnahme

(Abb. 20b). Daß die Schnappbewegungen dann nicht immer erfolgreich mit tatsächlicher Futteraufnahme verbunden sind, liegt daran, daß der Fisch in vertikaler Stellung ungünstig balanciert und dadurch in seiner Zielsicherheit beeinträchtigt ist.

Die Aufstellbewegung ist keine kurzfristige Folge der Augenexstirpation, sondern Jahre hindurch bei allen geblendeten Flußfischen zu beobachten. Sie kann auch nicht durch abweichenden Kieferbau — so etwa durch Oberständigkeit des Maules — verursacht sein. Der anatomische Kieferbau des Flußfisches gleicht weitgehend dem der Höhlenformen. Pachon-Exemplare, die durch Unterkiefermißbildung stark oberständige Mäuler besaßen, erfaßten ihre am Boden liegende Nahrung ebenso wie die normalen Höhlentiere. Auch die Beschaffenheit des Untergrundes ist für die Vertikalstellung nicht ausschlaggebend. Die entäugten Flußfische wurden stets gemeinsam mit Pachon-Tieren in gleichen Becken beobachtet, die entweder glatten Glasboden oder Sandgrund besaßen. War der Aquarienboden mit sehr grobem Kies bedeckt, so stellte sich auch der Höhlenfisch gelegentlich auf. Doch dieses Verhalten hat seinen Grund selbstverständlich darin, daß die Fische die zwischen die Steinchen geratenen Futterteilchen zu erreichen suchten. Schließlich könnte man annehmen, daß das bemerkenswert unterschiedliche Verhalten im Hinblick auf das Erkennen und Auffinden der Nahrung eine direkte Folge der morphologischen Unterschiede des Geschmacksapparates ist. So wäre denkbar, daß es dem geblendeten Flußfisch senkrecht stehend leichter gelingt, die Fleischstückchen mit den Lippenknospen genau zu lokalisieren und überhaupt zu ergreifen. Diese Vermutung konnte jedoch durch eine Reihe von Untersuchungen nicht bestätigt werden. Denn geblendete F_1 -Hybriden des Fluß- und Pachon-Fisches besitzen zwar ein erweitertes geschmacksrezipierendes Areal gegenüber dem Flußfisch, stellen sich jedoch wie dieser beim Aufnehmen am Boden liegender Futterteilchen auf. Die Ausschaltung des Geruchssinnes änderte das Verhalten der Tiere nur insoweit, daß sich Suchreaktionen sehr viel seltener und langsamer einstellten. Noch deutlicher erweist sich die Unabhängigkeit von Aufstellbewegung und Geschmacksknospenausbreitung in der F_2 -Generation. Geblendete F_2 -Tiere stellen sich in unterschiedlichstem Ausmaß auf. So kommen Exemplare vor, die in ihrem Verhalten ausgesprochen den Pachon-Tieren gleichen. Bei anderen wiederum ist die Futteraufnahme von heftigen Aufstellbewegungen begleitet, während der größte Teil der F_2 -Zuchten dieses Verhalten mehr oder weniger ausgeprägt zeigt. Werden die F_2 -Hybriden nach Maßgabe der Intensität ihrer Aufstellbewegung in Gruppen aufgeteilt und hernach auf Geschmacksknospenerbreitung hin untersucht, so wird nachweisbar, daß die Aufstellbewegung keine Folge eines nur auf die Lippen begrenzten Geschmacksareals ist. Die Vertikalstellung erschwert im Gegenteil trotz reicher Knospenzahl die Nahrungsaufnahme erheblich. Darüber hinaus ließ sich dieses Verhalten in keine Beziehung zum Pigmentierungsgrad oder zur Größe sehuntüchtiger Augen bringen. Die offensichtlich genetisch bedingte Aufstellbewegung ist eine dem entäugten Flußfisch eigene Verhaltensart, die vielleicht auch

in Zusammenhang mit der oben beschriebenen Intensivierung der Reaktionsabläufe oder aber als Folge räuberischer Lebensweise insofern gesehen werden kann, daß allzu heftige, zustoßende Schnappbewegungen ein Aufrichten bewirken.

Der angestrebte exakte Vergleich des geblendeten Flußfisches mit seinem Höhlenderivat bezüglich des Vorteils größerer Geschmacksareale — etwa durch Messung der Zeiten von der Eingabe bis zur Aufnahme von Futterteilchen — scheiterte bisher an den Aufstellbewegungen der geblendeten Tiere, deren Nahrungsaufnahme schon deshalb erschwert ist. Den mitgeteilten Beobachtungen ist jedoch insgesamt zu entnehmen, daß die morphologisch progressive Entwicklung des Geschmacksapparates sinnesphysiologisch günstige Bedingungen schafft und somit Selektionsvorteile bieten könnte. Bei Annahme einer phylogenetischen Entwicklung der Höhlenformen aus dem Flußfisch müßte für die Wirksamkeit und Entstehung breiterer geschmacksrezipierender Areale auf der Ventralseite des Kopfes der Abbau der Aufstellbewegung vorausgesetzt werden. Auf diese Weise ist es möglich, die allmähliche Progression als Anpassung an das Höhlenleben verständlich zu machen.

4. Das Geruchsorgan

a) Methode

Die Begrenzung des olfaktorischen Epithels auf zwei kleine Gruben erleichtert den experimentellen Zugang in jeder Hinsicht und macht den breiten Raum, den das Geruchsorgan der Fische im Gegensatz zum Geschmacksapparat in Abhandlungen über Anatomie und Sinnesphysiologie einnimmt, verständlich.

Die vorliegenden Nasenuntersuchungen bei den verschiedenen *Astyanax*-Formen berücksichtigen hauptsächlich die morphologischen Verhältnisse und knüpfen an die Ergebnisse von BREDER und RASQUIN (1943) an. Die Riechlamellen wurden an fixiertem Material unter Wasser ausgezählt. Hierzu wurden die Hautbrücke und der Nasengrubenrand abpräpariert. Die im unfixierten Zustand hell-durchsichtigen und leicht hinfalligen Lamellenstrukturen werden durch Fixierungsmittel wie Formol oder Bouin getrübt und gleichzeitig widerstandsfähig gegen Berührung. Um auch die kleinsten und sehr dicht gedrängt liegenden Lamellen unter dem Binokular gesichert auszählen zu können, wurde mit einer Pipette Methylenblau in die Nasengruben injiziert und sofort wieder abgesaugt. Dadurch kontrastierte die dunkel angefärbte Lamellenschleimhaut zu ihrer hellen Umgebung. Zur Ergänzung wurden Schnittserien herangezogen. Für die Untersuchungen kamen nur Tiere mit normal ausgebildetem Geruchsorgan in Frage, d.h. erwachsene oder anderweitig mißgebildete Nasengruben wurden nicht berücksichtigt. An jedem Individuum wurden stets beide Nasengruben ausgezählt und deren Lamellenzahlen gemittelt. Die aus diesen Werten aufgestellten Diagramme ergeben Regressionskurven, aus denen die Abhängigkeit von Lamellenzahl und Fischgröße ablesbar wird und die miteinander verglichen werden. Die statistischen Verfahren zur Durchführung der Regressionsanalyse wurden den Lehrbüchern von LINDER (1960) und BONNIER und TEDIN (1959) entnommen. Die untersuchten Fluß- und Pachon-Fische entstammen verschiedenen, z.T. auch im Dunkeln gehälterten oder aufgezogenen Zuchten, während die Sabinos-Fische als in ihrem natürlichen Lebensraum gefangene Exemplare vorlagen.

b) *Astyanax mexicanus*

Die Nasengruben des Flußfisches zeigen keinerlei morphologische Besonderheiten. Sie sind zwischen Praefrontale, Praemaxillare und Nasale in den Vorderkopf eingesetzt und mit einer strömungsleitenden Hautbrücke versehen, so daß eine vordere Einström- und eine hintere Auströmöffnung entsteht. Eine wohlausgebildete rundlich-ovale Faltenrosette füllt den Grubenraum aus. Die vollständig mit Riechepithel überzogenen Lamellen nehmen von vorne nach hinten an Größe zu und sind um eine längsverlaufende Mittelraphe angeordnet.

Die ontogenetische Entwicklung der paarigen Riechgruben verläuft nach dem einfachsten und häufigsten Typus durch Einsenkung ektodermaler Riechplakoden. Ein einschichtiges Epithel, das als Ort der Geruchswahrnehmung aus spezifischen primären Sinneszellen und Stützzellen besteht, kleidet den Boden der Grube aus. Im Laufe der Entwicklung tritt eine zunehmende rosettenartige Auffaltung des Riechepithels auf, die bewirkt, daß die in dieser Art entstandenen Riechlamellen eine vergrößerte Oberfläche bieten, die vom Wasserstrom umspült werden kann. Zwei von den Rändern des Grubenorgans aufeinanderzuwachsende Epidermiszapfen vereinigen sich bei Jungtieren von etwa 15 mm Standardlänge zu einer Hautbrücke, die nachfolgend zu einer Falte aufgerichtet und so gedreht wird, daß das Wasser beim Vorwärtsschwimmen in die vordere Nasenöffnung geleitet wird.

BREDER und RASQUIN (1943) geben für den Flußfisch eine konstant bleibende Zahl von 16 Lamellen je Nasengrube an. Eigene Untersuchungen zeigen jedoch, daß diese Angabe unzutreffend ist. Denn beim Flußfisch wurden nicht nur alle Zahlenwerte zwischen 0 und 29 Lamellen je nach Größe der Tiere festgestellt, sondern darüber hinaus fanden sich auch Zahlenunterschiede bis zu 9 Lamellen bei Geschwistertieren, die unter gleichen Bedingungen gehalten worden waren und ebenfalls gleiche Größe besaßen. Das Diagramm der Abb. 21 soll eine übersichtliche Zusammenstellung der Untersuchungsergebnisse veranschaulichen. Bei Tieren der Standardlänge von etwa 10 mm ist die Mittelraphe angelegt, deren hinterer Abschnitt als erste Lamelle aufzufassen ist. Es wird deutlich, daß sich mit zunehmender Länge der Fische die Lamellenzahl erhöht. Bis zum Eintritt der makroskopisch sichtbaren geschlechtlichen Differenzierung⁵ nimmt die Lamellenzahl mit abnehmender Schnelligkeit und

⁵ Der makroskopisch sichtbare Eintritt der geschlechtlichen Differenzierung wurde durch Öffnen der Leibeshöhle unter dem Binokular am Reifezustand der Gonaden festgestellt. Die bei diesen Characiden äußerlich sehr schwierige Unterscheidung der Geschlechter wurde auf entsprechende Weise vorgenommen. Die ♀♀ wurden dann als solche benannt, wenn bei ihnen deutlich zahlreiche Eier erkennbar waren. Die männlichen Tiere wurden bestimmt, sobald ihre Gonaden die typische Lage, Streifenstruktur und Festigkeit adulter ♂♂ aufwiesen. Das gleiche gilt für

darauffolgend gleichmäßig langsam zu. Dieser Tatbestand drückt sich in dem Verlauf der Regressionslinie (Abb. 22) in der Weise aus, daß die Kurve in der Wachstumsphase der Fische steil ansteigt, sich beim Größerwerden der Tiere langsam abflacht und für die adulten Fische mit gleichbleibender geringerer Steigung verläuft. Die Fähigkeit zur sukzessiven Neubildung der Lamellen, deren Zone am rostralen Ende der

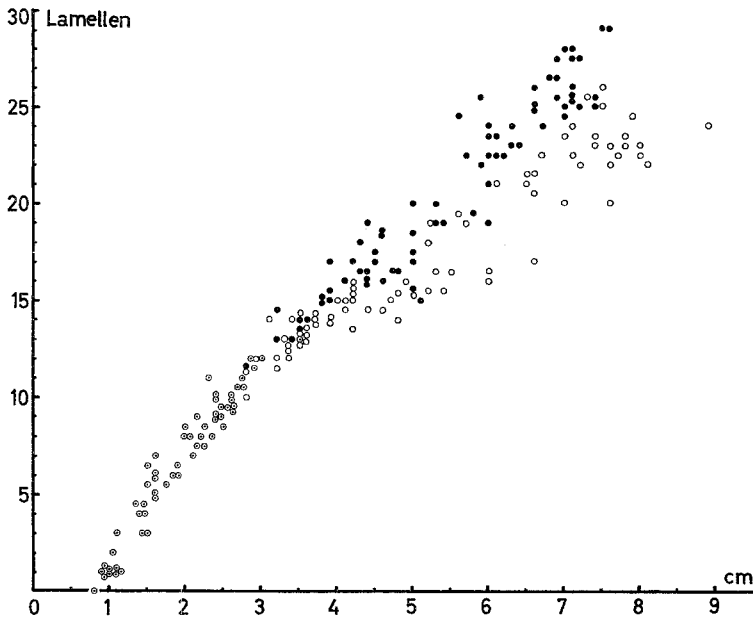


Abb. 21. Abhängigkeit zwischen der Anzahl der Nasenlamellen und der Standardlänge beim Flußfisch *Astyanax mexicanus*. Punkte: gemittelte Lamellenwerte beider Gruben eines Individuums; ⊙ Geschlecht unbestimmt; ● ♂; ○ ♀. 414 Rosetten

Riechgrube liegt, so daß die ontogenetisch ältesten Lamellen caudad im Gebiet der Ausströmöffnung zu finden sind, bleibt also zeitlebens erhalten. Bemerkenswert ist weiterhin nicht nur, daß die Werte vom Eintritt der makroskopisch sichtbaren geschlechtlichen Differenzierung an dazu neigen, stärker zu streuen, sondern es fällt ebenfalls auf, daß die Lamellenzahlen

die folgenden Untersuchungen an Höhlenpopulationen. Der von ALVAREZ (1946) besonders für die Höhlencharaciden angegebene Sexualdimorphismus, der darin bestehen soll, daß die ♂♂ im Gegensatz zu den ♀♀ auf der Analen (und auch auf der Ventralen) zahlreiche Dornen entlang der Flossenradialen besitzen, erwies sich als nicht zuverlässig genug. Es konnten nicht nur mehrfach beim Flußfisch, sondern auch vereinzelt bei den Höhlenformen einwandfrei als ♀♀ erkannte Tiere mit kräftigen Dornen auf der Analen festgestellt werden. Entsprechend wurden ♂♂ ohne Dornen gefunden.

der männlichen und weiblichen Tiere zu divergieren beginnen (Abb. 21; 22). Je größer und älter die Tiere werden, desto deutlicher zeichnet sich diese Tendenz ab. Die Regressionsrechnung zeigt, daß sich die Lamellenzahl der ♂♂ bei einem Längenzuwachs von 1 cm im Mittel um $3\frac{1}{2}$ Lamellen erhöht (Anstieg $b = 3,47$), während die ♀♀ hierbei nur eine Erhöhung von etwa $2\frac{1}{2}$ Lamellen erreichen ($b = 2,39$). Hieraus ergibt sich für Tiere

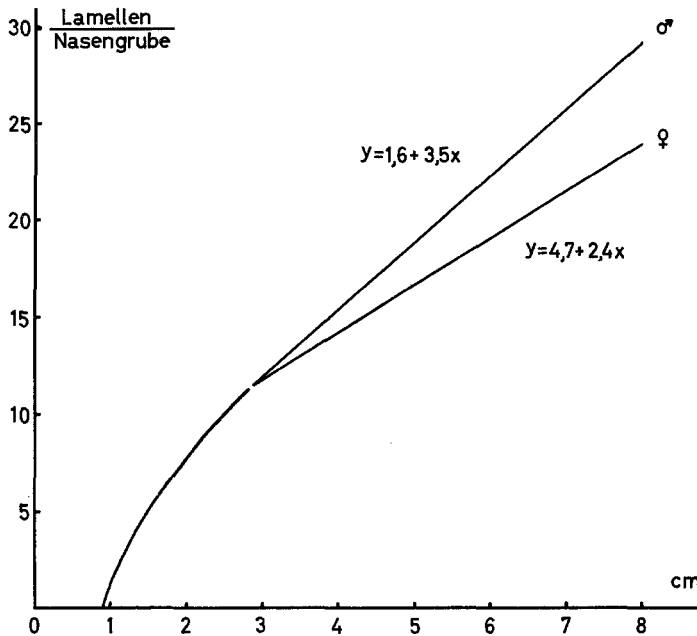


Abb. 22. Regressionslinien für die Abhängigkeit zwischen Lamellenzahl und Standardlänge beim Flußfisch *Astyanax mexicanus*. Originalwerte s. Abb. 21

von z. B. 6 cm Länge eine Differenz von 3—4 Lamellen zwischen den Geschlechtern ($3,4 \pm 0,7$ bei $P = 0,01$). Der Schnittpunkt der Geraden für die männlichen und weiblichen Regressionswerte liegt bei etwa 3 cm (vgl. Abb. 21; 22). Dieser Wert fällt etwa mit dem der Länge derjenigen Tiere zusammen, bei denen die makroskopisch sichtbare Differenzierung der Geschlechter erkennbar wird. Inwieweit die mit dem Beginn der geschlechtlichen Reife zwischen ♂♂ und ♀♀ einsetzende Divergenz der Nasenlamellenzahl mit dem nächtlichen Fortpflanzungsgeschehen in Zusammenhang steht oder nur ein Ausdruck dafür ist, daß beide Geschlechter zwar die gleiche Lamellenzahl besitzen, die ♂♂ jedoch stets kleiner sind als die gleichaltrigen ♀♀, ist noch ungeprüft. Für die erstere Annahme spricht, daß auch die den Wassereinstrom leitende Nasenbrücke bei den ♂♂ geringfügig größer entwickelt ist als die der ♀♀.

c) *Die Höhlenformen des Astyanax mexicanus*

Die allgemeinen für den Flußfisch gemachten Ausführungen über Bau und Ontogenie der Nasenorgane gelten ebenso für die Sabinos- und Pachon-Population. Die Ergebnisse der Auszählung von 98 Faltenrosetten der Sabinos-Fische sind in der Abb. 23 aufgezeichnet. Das Diagramm der Abb. 24 veranschaulicht die Lamellenzahlen von 215 untersuchten

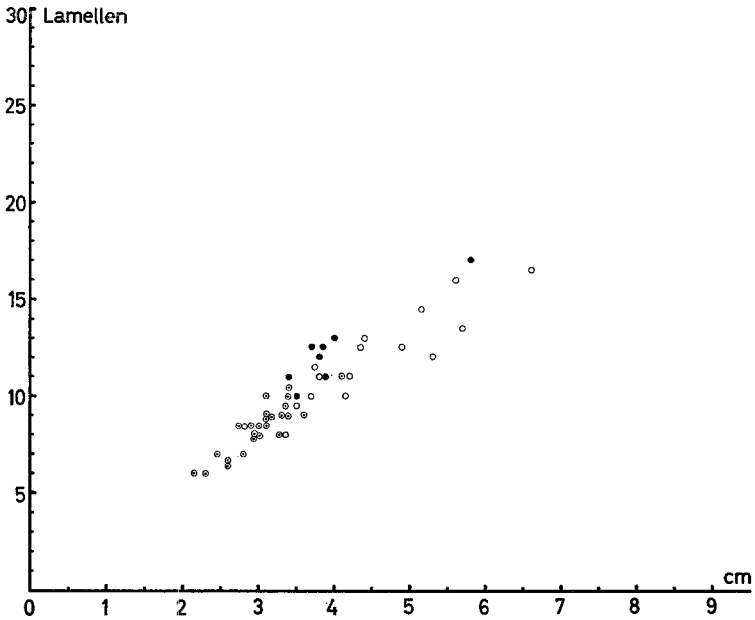


Abb. 23. Abhängigkeit zwischen der Anzahl der Nasenlamellen und der Standardlänge bei der Höhlenform aus der Cueva de los Sabinos. Punkte: gemittelte Lamellenwerte beider Gruben eines Individuums; ⊙ Geschlecht unbestimmt; ● ♂; ○ ♀. 98 Rosetten

Pachon-Tieren. Es ist in beiden Fällen wiederum eine deutliche Beziehung zwischen Lamellenzahl und Längenwachstum der Fische abzulesen. Wie beim Flußfisch liegen die ♂♂-Werte auch für die Pachon-Population in der Regel über denen der ♀♀. Diese Divergenz läßt sich ebenfalls bei den Sabinos-Fischen feststellen, wenn auch hierfür ein größeres Untersuchungsmaterial wünschenswert gewesen wäre.

Die intraindividuellen Unterschiede der Lamellenzahlen zwischen linker und rechter Nasengrube sind meist gering.

d) *Vergleich der Befunde*

BREder und RASQUIN (1943) haben das Geruchsorgan vom Flußfisch ebenso wie vom Chica- und Sabinos-Fisch untersucht und geben für jede

dieser Formen eine unterschiedliche, aber konstante Lamellenzahl an. Die Autoren versichern: "That possible size or age difference could not have to do with the differential counts in the characins has been checked. Specimens long before reaching the size of a small adult show a fixed and constant number. If such changes take place with the development of these characins it must be at a size below we have comparative material."

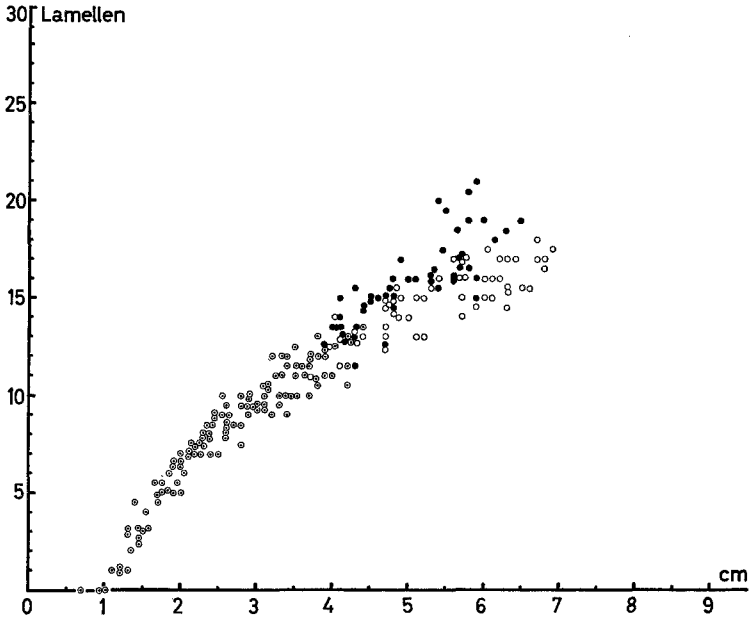


Abb. 24. Abhängigkeit zwischen der Anzahl der Nasenlamellen und der Standardlänge bei der Höhlenform aus der Cueva del Pachon. Punkte: gemittelte Lamellenwerte beider Gruben eines Individuums; \odot Geschlecht unbestimmt; \bullet ♂; \circ ♀.
430 Rosetten

So werden — wie bereits erwähnt — für den Flußfisch 16 Lamellen je Nasengrube angegeben, die beim Chica-Fisch auf 14 reduziert werden, während der Sabinos-Fisch nur noch 5 Lamellenpaare besitzen soll. Da diese Angaben mehrfach für theoretische Erwägungen zur degenerativen Evolution mit herangezogen worden sind, ist ein genauere Vergleich angebracht; die Ergebnisse können in dieser Form zumindest für den Fluß- und Sabinos-Fisch durch eigene Untersuchungen widerlegt werden. Zudem gibt BATH (1962) auch für Chica-Exemplare, von denen er versichert, daß sie ebenso wie BREDERs Tiere aus dem Höhlenteich II der Cueva Chica stammen, 16 Lamellen pro Grube an. Für den Pachon-Fisch sind die Verhältnisse noch unbekannt.

Da die Lamellenwerte der einzelnen Populationen mit zunehmender Länge der Fische unterschiedlich steigen und hierbei außerdem nicht unerheblich streuen, wodurch ein Punkteschwarm den anderen überlappt, ist ein Lamellenvergleich mit einigen Schwierigkeiten verbunden. Die sich aus der Beziehung zwischen Fischlänge und Lamellenzahl ergebenden Regressionslinien bieten eine Möglichkeit, die geringfügigen

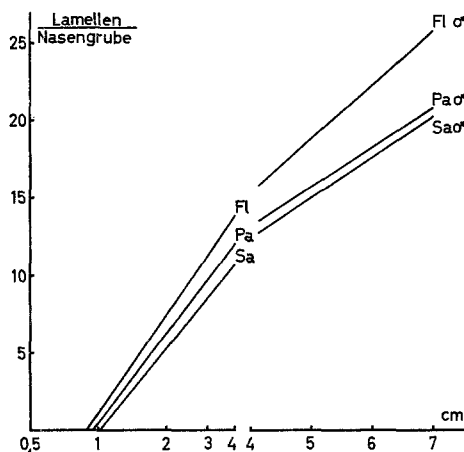


Abb. 25. Regressionsgeraden für die Abhängigkeit zwischen Standardlänge und Lamellenzahl beim Fluß (*Fl*)-, Sabinos (*Sa*)- und Pachon (*Pa*)-Fisch. Jungtiere bis 3,6 cm (Länge: $\log x$) und ♂♂

Unterschiede zwischen den verschiedenen *Astyanax*-Formen statistisch gesichert zu erfassen. Betrachtet man die Regressionswerte der geschlechtlich noch nicht reifen Fluß (= *Fl*)-, Sabinos (= *Sa*)- und Pachon (= *Pa*)-Fische im semilogarithmischen System (Länge = $\log x$), so können die Geraden hinsichtlich ihrer Linearität und Regression als gesichert gelten (Abb. 25). Sie unterscheiden sich nur geringfügig im Steigungsmaß und in ihrem Abstand in Richtung der Ordinate. Aus den vorliegenden Beobachtungswerten läßt sich lediglich die Differenz zwischen den Lamellenwerten des Flußfisches und der Höhlenformen sichern. Die Regressionen für die geschlechtsreifen Tiere der drei Populationen dürfen ebenfalls als gesichert und ohne Transformation als linear angesehen werden. Ihre Geraden besitzen eine unterschiedliche Steigung, wobei die beiden Regressionen der Höhlenformen ohne weiteres als zueinander parallel betrachtet werden dürfen. Die Abb. 25 und die folgende Tabelle geben eine Übersicht der errechneten Daten für Jungfische und ♂♂ der verschiedenen *Astyanax*-Formen. Für die ♀♀ gilt etwa Entsprechendes.

Tabelle

Juvenile und ♂♂	Stdlg. in cm	Anzahl der Lamellen ($P=0,01$)	Lamellendifferenz bei gegebener Stdlg. ($P=0,01$)		Sicherung der Diffe- renz ^a	
			Sa	Pa	Sa	Pa
Fl	2	7,5 ± 0,3	2,4 ± 1,4	1,2 ± 0,4	gesichert	gesichert
	4	15,5 ± 0,7	3,1 ± 1,5	2,2 ± 1,1	gesichert	gesichert
	6	22,4 ± 0,5	4,8 ± 1,4	4,2 ± 1,0	gesichert	gesichert
Sa	2	5,2 ± 1,3	—	1,1 ± 1,4	—	ungesichert
	4	12,4 ± 1,0	—	0,8 ± 1,5	—	ungesichert
	6	17,7 ± 1,0	—	0,6 ± 1,5	—	ungesichert
Pa	2	6,3 ± 0,2	—	—	—	—
	4	13,2 ± 0,9	—	—	—	—
	6	18,3 ± 0,8	—	—	—	—

^a Prüfung bei einer Sicherheitsschwelle von $P=0,01$ mit t , das wie folgt berechnet wurde (bei $n = N_1 + N_2 - 4$):

$$t = \frac{Y_1 - Y_2}{\sqrt{\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \frac{(x - \bar{x}')^2}{S(x_i' - \bar{x}')^2} + \frac{(x - \bar{x}'')^2}{S(x_i'' - \bar{x}'')^2} \cdot \frac{S(y_i' - Y_i')^2 + S(y_i'' - Y_i'')^2}{N_1 + N_2 - 4}}$$

Hieraus läßt sich ersehen, daß sich die beiden Höhlenpopulationen nicht signifikant in der Anzahl der Nasenlamellen unterscheiden. Die Lamellenanzahl beim Flußfisch hingegen ist statistisch gesichert geringfügig höher als bei den Höhlenformen. Die größenabhängige Zunahme der Riechfalten ist außerdem stärker, so daß sich die Lamellendifferenzen mit zunehmender Körperlänge vergrößern. So beträgt der Unterschied im Mittel zwischen Fluß- und Pachon-Fisch bei 2 cm großen Tieren nur etwa 1 Lamelle, bei 4 cm 2 Lamellen und bei 6 cm Länge etwa 4 Lamellen.

Die Verminderung der Lamellenanzahl hat zweifellos eine Verkleinerung des reizrezipierenden Nasenepithels zur Folge. Doch müssen Rückschlüsse auf die physiologische Leistungsfähigkeit aus morphologischen Feststellungen wie die der Lamellenanzahl mit äußerstem Vorbehalt betrachtet werden (vgl. PIPPING, 1927; TEICHMANN, 1954). Die teilweise erhebliche individuelle Variabilität spricht nicht für eine sehr enge Beziehung zwischen Leistung und Lamellenzahl der Fisch Nase. Im Falle der verschiedenen *Astyanax*-Formen stellt sich die Frage, ob die Verminderung um wenige Riechfalten überhaupt von physiologischer Bedeutung ist. Vergleichende sinnesphysiologische Arbeiten in dieser Richtung fehlen. HUMBACH (1960) hat lediglich den Chica- und Sabinos-Fisch untersucht und gleiche olfaktorische Leistungsfähigkeit gefunden.

Die Riechgruben der beiden hier untersuchten Höhlencharaciden gleichen in ihrem grundsätzlichen Bau dem Geruchsorgan des oberirdischen Flußfisches. Außerdem konnten bei allen drei Formen Unterschiede weder in der Epithelauskleidung noch im histologischen Aufbau der Riechschleimhaut selbst gefunden werden. BREDER und RASQUIN (1943) geben für die Höhlencharaciden verschiedenartige Abänderungen der Nasenkapseln an, die vom Flußfisch als Ausgangspunkt in Richtung auf den Sabinos-Fisch über die Chica-Population gleichsinnig verstärkt werden. Zweifellos sind die Gruben der Höhlentiere und insbesondere des Sabinos-Fisches flacher und mit größeren Öffnungen versehen, so daß die Schleimhautfalten freier liegen als beim Flußfisch. Diese Veränderungen der Nasenkapseln könnten als Folge der Abänderungen am Kopfskelet gedeutet werden. Eine auffällige Zunahme der Hautbrückenhöhe in Richtung auf den Pachon-Fisch kann jedoch nicht bestätigt werden.

Es ist nicht anzunehmen, daß die dargestellten geringfügigen Abwandlungen am Geruchsorgan der einzelnen *Astyanax*-Formen Leistungsunterschiede hervorrufen und als Ausdruck einer unterschiedlichen Organisationshöhe zu werten sind. Die morphologischen Unterschiede sind vielmehr vorstellbar als Ergebnis einer getrennten, nur zufällig voneinander abweichenden Weiterentwicklung der isolierten Populationen, ohne daß degenerative oder konstruktive Tendenzen hinsichtlich der Organisation und Leistung des Geruchsorgans wirksam werden.

V. Diskussion der Ergebnisse

In der vorliegenden Arbeit ist der morphologische Ausbildungsgrad verschiedener Sinnesorgane der *Astyanax*-Formen untersucht worden. Diese Untersuchungen lassen — zumal bei nahverwandten Formen — allgemeine Schlüsse über Leistungs- und Funktionsunterschiede der Hautsinnesorgane zu. Ein Vergleich der Befunde beim Fluß-, Sabinos- und Pachon-Fisch führt für jedes Organsystem zu jeweils unterschiedlichen Ergebnissen, die im Folgenden besprochen und im Zusammenhang mit bekannten theoretischen Vorstellungen und Gesichtspunkten zur Höhlentierentwicklung erörtert werden.

Die Ausbildung des Seitenkanalsystems bei den verschiedenen *Astyanax*-Formen läßt keine besonderen morphologischen und histologischen Unterschiede erkennen. Wenn einerseits bei den Höhlenformen häufiger Fragmentationen vor allem des Infraorbitalkanals beobachtet werden können, so ist andererseits bei ihnen eine Vergrößerung der Anzahl freier Neuromasten gerade in der Suborbitalgegend unverkennbar. Es ist denkbar, daß diese beiden Abweichungen gegenüber dem Flußfisch direkt mit dem Ausfall des großen Augenbulbus in Zusammenhang

stehen, insofern, als daß der Augenverlust Veränderungen der kanal-führenden Orbitalia mit sich bringt und gleichzeitig Kopfhautbezirke für die Ausbreitung der freien Neuromasten freigibt.

Bisher ist das Lateralsystem der Fische vorwiegend im Hinblick auf die Ausbildung des Kanalsystems untersucht worden. Das macht auch die Tatsache verständlich, daß HAHN und GROBBEL (1958) das Seitenliniensystem des Höhlenfisches als nicht besonders entwickelt bezeichnen — obgleich HAHN (1957) aufgrund ausgedehnter Versuchsreihen nachweisen konnte, daß der Ferntastsinn besser ausgebildet ist als bei Teleostiern mit funktionstüchtigen Augen (*Hyphessobrycon*, *Phoxinus*, *Tinca*, *Lebistes*). Die genannten Autoren erklären sich diesen Widerspruch mit der Annahme funktioneller Unterschiede der intracerebralen oder der in den Sinnesendstellen gelegenen Integrationsorte. Die vorliegenden Untersuchungen an den *Astyanax*-Formen bestätigen zwar, daß das Kanalsystem keine Besonderheiten aufweist, bei allen Formen wurde jedoch eine überaus große Anzahl freier Neuromasten festgestellt. Ein Vergleich der Abbildungen über Anzahl und Dichte dieser Organe bei den *Astyanax*-Formen mit Zeichnungen von DIJKGRAAF (1934) für andere Teleostier (*Phoxinus*, *Nemachilus*, *Misgurnus*, *Macropodus*) verdeutlichen den Unterschied. So besitzt die Elritze, für die HAHN (1957) eine geringere Leistungsfähigkeit in der Distanzwahrnehmung von Hindernissen nachwies als für den Chica-Fisch, eine entsprechend weitaus geringere Anzahl freier Neuromasten. Da nun einerseits die eigenen Untersuchungen beim Fluß- und Höhlenfisch ein morphologisch in gleicher Weise gut ausgebildetes Lateralsystem nachweisen und JOHN (1957) andererseits bei beiden Formen gleiche Leistungen in der Hinderniswahrnehmung erhielt, ist man berechtigt, nicht nur für die Höhlenformen, sondern auch für *Astyanax mexicanus* ein im Vergleich zu anderen Teleostiern besonders gut ausgebildetes Lateralsystem anzunehmen.

Es ist nun auffällig, daß die größte Zahl an Höhlenderivaten von denjenigen systematischen Gruppen oberirdisch lebender Knochenfische geliefert wird, die dem Betrachter als für ein Leben in lichtlosen Biotopen besonders geeignet erscheinen. HUBBS (1938) und vor allem KOSWIG (1948, 1960) haben an einer Reihe von Beispielen dargelegt, daß erblich bedingte, aufgrund der Lebensweise entwickelte und zufällig geeignete Prädispositionen (= Präadaptationen) den Übertritt ins Höhlenleben begünstigen oder überhaupt erst ermöglichen. So sind die Stammformen cavernicoler Teleostier in erster Linie lichtscheue Grund- (Amblyopsiden, Siluriden, Gobiiden und ebenfalls einige Cypriniden) oder Tiefseefische (Brotuliden), deren verkleinertes Auge ohnehin keine überragende Rolle mehr für die Lebens- und Arterhaltung spielt. Die Entdeckung der mexikanischen Höhlencharaciden und ihre Ableitung von einem groß-

äugigen, bei Tage vorwiegend optisch orientierten Schwarmfisch scheint insofern zunächst überraschend. Die Tatsache jedoch, daß der oberirdische *Astyanax* ein ausgezeichnet ausgebildetes, dichtes Neuromastensystem besitzt, dessen Funktion als Ferntastsinn der optischen Orientierung nahezu vergleichbar ist, läßt eine wesentliche Prädisposition für eine Lebensweise im lichtlosen Biotop erkennen. Die Orientierung im Raum, das Aufspüren und Schnappen bewegter Nahrung und der koordinierte Ablauf des Laichaktes sind beim geäugten *Astyanax* im Licht zum großen Teil optisch gesteuert. Diese Aufgaben des Auges können jedoch offensichtlich bei nichtsehenden Flußfischen vom Lateralsystem übernommen werden; der geblendete Flußfisch „tastet“ gleichsam durch ständige Schwimmbewegungen den ihm zur Verfügung stehenden Raum ab; die Aufnahme bewegter Nahrungsteilchen ist geschickt, und die Fortpflanzung verläuft in völliger Dunkelheit erfolgreich (FRANCK, 1964). Da der Flußfisch bei hellem Tageslicht negativ phototaktisch reagiert (BREDER und RASQUIN, 1947) und bei Blendung rastlos umherzuschwimmen beginnt, da der Laichakt zumindest unter Laborbedingungen stets in den Nacht- und frühen Morgenstunden erfolgt (FRANCK, 1964) und die Augen durch Größe und hohe Stäbchendichte dem Dämmerungssehen angepaßt sind (PETERS und PETERS, 1966), ist es naheliegend, diese Fische als Dämmerungstiere zu bezeichnen, deren Aktivität sich auch auf die Nachtstunden erstreckt. Für diese Lebensweise ist zusätzlich zum Auge ein gut funktionierendes Lateralsystem entwickelt worden, dessen Leistungsfähigkeit sich für den Übergang zum Höhlenleben als günstig erwies.

Die vorliegenden Untersuchungen haben außerdem gezeigt, daß andere Characiden-Gattungen in der Ausbildung eines dichten Systems von Neuromasten dem Flußfisch *Astyanax* kaum nachstehen. Es ist möglich, daß hinsichtlich des Lateralsystems eine morphologisch erkennbare Prädisposition für den Übergang in subterrane Lebensräume bei Characiden allgemein verbreitet ist. Als Hinweis hierfür könnte die Entdeckung eines weiteren blinden Höhlencharaciden *Stygichthys typhlops* BRITTAN und BÖHLKE, 1965 in Brasilien gedeutet werden, dessen nächstverwandte Arten aus der *Hyphessobrycon-Hasemanina*-Gruppe stammen.

Ganz andere Verhältnisse sind bei Betrachtung des Geschmacksapparates der verschiedenen *Astyanax*-Formen zu finden. Es ist auffällig, daß sich die geschmacksrezipierenden Areale in der Außenhaut des Kopfes vom Flußfisch über die Sabinos-Population bis zu den Pachontieren — also mit zunehmender Entfernung vom oberirdischen Rio Tampaon in Richtung der sich talaufwärts staffelnden Höhlen — vergrößern. Der regressiven Entwicklung des Auges stehen somit progressive Tendenzen in der Ausbildung des Geschmackssinnes gegenüber, die genotypisch verankert sind und offensichtlich als Folge des Höhlen-

lebens nach Besiedlung der lichtlosen Biotope zur Entwicklung kamen. Es ist dies eines der wenigen genau untersuchten Beispiele bei Höhlenformen, daß ein Sinnesorgan infolge des Verlustes der Sehfähigkeit kompensatorisch verbessert wird. Der Nachweis hierfür ist nicht immer zu erbringen, da die oberirdischen Stammformen cavernicoler Tiere häufig nicht mehr erhalten sind. Unter den Höhlenfischen sind nur für die Amblyopsiden (EIGENMANN, 1909; WOODS und INGER, 1957; POULSON, 1963) und wohl auch für die Brotuliden (KOSSWIG, 1934) kompensatorische Organe mit in diesen Fällen mechanorezeptorischer Funktion bekannt geworden. Das Kompensationsprinzip sollte aber nur in dem Sinne verstanden werden, daß lediglich der Ausfall der optischen Funktion durch eine Verbesserung anderer Sinnesorgane ausgeglichen wird, und nicht etwa dahingehend erweitert werden, daß auch der materielle Abbau des optischen Apparates aus Gründen der Energie- und Materialersparnis Voraussetzung für den Aufbau anderer Sinnesorgane ist. Den Verlust der optischen Steuerung für eine gezielte Nahrungsaufnahme gleichen die Höhlencharaciden in der Weise aus, daß sie durch die vor allem ventrale Ausbreitung geschmacksrezipierender Areale ein Kontroll- und Lokalisationsorgan für die vielfach unbewegliche und am Boden liegende Nahrung entwickeln; nach BREDER (1942) sind genießbare Nahrungsteilchen häufig auf dem Höhlenboden verteilt (Nematoden enthaltender Fledermausguano, allochthones organisches Material etc.).

Die sich vom Fluß- über den Sabinos- bis zum Pachon-Fisch steigende Vermehrung der Knospenzahl läßt eine ebenso verlaufende phyletische Reihenfolge vermuten, bei der eine durch Selektion gerichtete Vervollkommnung des Geschmacksapparates erreicht wird; die geschmacksrezipierenden Areale am Kopf der Höhlenformen stellen eine adaptive Ausgestaltung des Geschmacksorgans dar, die beim Pachon-Fisch wie die degenerativen Merkmale polygen und weitgehend polymer bedingt ist. Versteht man die Entstehung der Knospen als Epidermisprodukte durch Induktion spezifischer Geschmacksnerven (vgl. Nervendurchschneidungsversuche von OLMSTEDT, 1920), so könnte es im Laufe der Evolution der Höhlentiercharaktere unter der Wirkung von Selektionsfaktoren zu einer schrittweisen Anreicherung von Genen gekommen sein, die eine erhöhte Aufzweigung und Vermehrung induzierender Nerven bedingen. Diese Entwicklung wäre beim Sabinos-Fisch noch nicht so weit vorangeschritten wie beim angeblich phylogenetisch älteren Pachon-Fisch. Die geographische Merkmalsprogression könnte somit als das Ergebnis einer zeitlich aufeinanderfolgenden Entstehung der verschiedenen Höhlenformen gedeutet werden; der Flußfisch hat mit der allmählichen Senkung des Wasserspiegels auf seinem Rückzug aus dem höhlenbesetzten Tal mehrfach und zeitlich nacheinander höhlenlebende Populationen zurückgelassen. Die Phylogenese vergrößerter Geschmacks-

areale ist jedoch noch schwer zu übersehen, zumal Untersuchungen am Chica-Fisch und Kreuzungsexperimente mit dem Sabinos-Fisch fehlen. Hinzu kommt, daß ein sinnvolles Verhalten, nämlich der wirkungsvolle Gebrauch vergrößerter ventraler Geschmacksareale, wahrscheinlich gesondert erworben werden mußte.

Die Neigung zu degenerativen Umwandlungen scheint im besonderen Maße in der Höhlentierentwicklung charakteristisch zu sein. Jedenfalls gilt dies für die Augen- und Pigmentbildung. Ob diese Entwicklung jedoch in dem Sinne zu verstehen ist, daß sie etwa einem Alterungsprozeß vergleichbar, von Umwelteinflüssen unabhängig durch fortschreitende Absenkung der gesamten Organisation in allgemeiner Degeneration endet (vgl. VANDEL, 1964), bleibt anzuzweifeln. Auch das Labyrinth und das Geruchsorgan können nicht als degeneriert betrachtet werden, so daß im Bereich der Sinnesorgane lediglich der optische Apparat funktionslos und daher offensichtlich als Folge fehlender Selektion (KOSWIG, 1960, 1963) zerfallen ist.

Die Entwicklung des *Astyanax* zum Höhlentier ist bezüglich der Sinnesorgane unter verschiedenen allgemeinen Prinzipien, die sich aus der Beziehung zwischen Umwelt und Organismus ergeben, verlaufen: Prädisponierte Strukturen ermöglichen die Eroberung neuer Lebensräume. Allein biologisch bedeutungslos gewordene Organe werden im neubesiedelten Biotop rückgebildet, wogegen alle anderen Strukturen entweder erhalten bleiben oder eine kompensatorische Ausgestaltung erfahren.

Zusammenfassung

1. Das Seitenlinienkanalsystem der verschiedenen *Astyanax*-Formen zeigt sowohl in seiner morphologischen als auch in seiner histologischen Ausbildung keine Unterschiede bis auf die Tatsache, daß die Höhlencharaciden häufiger Fragmentationen des Infraorbitalkanals aufweisen.

2. Die verschiedenen *Astyanax*-Formen sind am Rumpf unterschiedslos und im Vergleich zu anderen Teleostiern außerordentlich reich mit freien Neuromasten versehen. Die höhlenbewohnenden Formen zeichnen sich durch eine vermehrte Anzahl freier Sinnesbügel in der Suborbitalregion aus.

3. Andere Characiden-Arten besitzen ebenfalls ein dichtes Neuromastensystem und stehen in dieser Hinsicht den *Astyanax*-Formen kaum nach.

4. Es sind keinerlei histologische und anatomische Anhaltspunkte dafür zu finden, daß bei den Höhlenformen im Vergleich zum oberirdisch lebenden *Astyanax* degenerative Tendenzen oder andere Abwandlungen am Labyrinth oder am Weberschen Apparat auftreten.

5. Bei den untersuchten *Astyanax*-Formen sind Anzahl und Ausbreitung der auf die Kopfhaut beschränkten Geschmacksknospen unterschiedlich: Sie nehmen vom Flußfisch ausgehend über die benachbarte Sabinos-Population in Richtung auf die vermutlich phylogenetisch älteste Population der Pachon-Höhle hin zu.

6. Die vergrößerten und vor allem ventral ausgebreiteten geschmacksrezipierenden Areale in der Kopfhaut der Höhlenformen dienen als Kontroll- und Lokalisationsorgan für hauptsächlich am Boden liegende Nahrung.

7. Die Unterschiede im Geschmacksapparat zwischen dem Fluß- und Pachon-Fisch sind genetisch bedingt und beruhen auf polygener und im Besonderen auf überwiegend polymerer Grundlage. Sie mendeln weitgehend unabhängig vom Degenerationsgrad der Augen und des Pigments. Ein sinnvolles Verhalten bei der Nahrungsaufnahme, nämlich der wirkungsvolle Gebrauch ventraler geschmacksrezipierender Hautbezirke, ist ebenfalls unabhängig von der Anzahl und Ausbreitung der Geschmacksknospen.

8. Das Geruchsorgan der Höhlenformen kann im Vergleich zu dem der oberirdisch lebenden Stammform morphologisch und histologisch nicht als degeneriert oder spezialisiert bezeichnet werden. Die mit dem Wachstum zunehmende Lamellenzahl der Riechgruben bleibt bei den cavernicolen Formen geringfügig hinter der des Flußfisches zurück. Andererseits sind die Nasengruben der Höhlentiere flacher und offener, so daß die Riechfalten exponierter liegen als beim Flußfisch. Eine Abnahme der Nasenlamellenzahl vom Fluß- über den Sabinos- zum Pachon-Fisch ist nicht feststellbar.

9. Die Tatsache, daß die orientierenden Funktionen des Auges von einem hochentwickelten, dichten Neuromastensystem weitgehend übernommen werden können, macht eine wesentliche Prädisposition des Flußfisches für den Übergang in subterrane Lebensräume aus. Die Ausbildung vornehmlich ventraler geschmacksrezipierender Kopfhautbezirke erleichtert die Nahrungslokalisierung optisch führungsloser Fische und kompensiert somit bei den Höhlenformen den Verlust der optischen Steuerung für eine gezielte Nahrungsaufnahme. Im Bereich der Sinnesorgane ist lediglich das im lichtlosen Biotop funktionslose Auge degeneriert.

Summary

1. The lateral line systems of the different forms of *Astyanax* show neither morphological nor histological differences, except that there are more fragmentations in the infraorbital canals of the cavernicolous characids.

2. The trunks of the different *Astyanax*-forms are indiscriminately and in comparison with other teleosts abundantly dotted with neuromasts. The cavernicolous forms show more free neuromasts in the suborbital region.

3. Other characids also have well developed systems of neuromasts, and they are in this respect hardly inferior to the *Astyanax*-forms.

4. There is no histological and anatomical evidence for degenerative tendencies or other deviations in the labyrinth or in the Weberian apparatus of the cavernicolous forms compared to the epigean river-fish *Astyanax*.

5. The number and extension of taste buds, which are restricted to the skin covering the head, are different in the various examined *Astyanax*-forms: There is an increase in number of taste buds in the cavernicolous population of Sabinos as compared to the river fish and a still further increase in the probably phylogenetically eldest population of Cueva del Pachon.

6. The enlarged and predominately ventrally spreaded gustatory areas in the skin of the head of the cavernicolous forms control and localize the food, which is generally situated on the bottom.

7. The differences between the gustatory equipments of the river-fish and the Pachon-fish are caused by genes and are based on polygenic and especially on polymeric systems. The mendelian inheritance of these differences is to a large extent independant of the degree of degeneration of both pigment and eyes. The adequate feeding-behaviour that is the effective use of the ventral areas of gustation in the skin is likewise independant of number and extension of taste buds.

8. The nasal organs of the cavernicolous forms cannot be considered to be degenerated or specialized with respect to their morphology as well as to their histology in comparison with their epigean ancestor. The increase of number of lamellae in the nasal capsules, which is in relation to the growth of the fish, is slightly smaller in cavernicolous forms than in river-fish. On the other hand the nasal capsules of the cavernicols are more flattened and more opened, so that their lamellae are more exposed to the exterior than those of the river-fish. There is no decrease of nasal sensory ridges in the sequence: river-fish, Sabinos-fish, Pachon-fish.

9. The fact, that the highly developed and dense system of neuromasts is extensively able to overtake orientating functions of the eyes, makes up an essential predisposition of river-fish for transition to subterranean life. The development of mainly ventral gustatory areas on the head improves the lokalisation of food in fish, which are not able to guide

themselves optically, and thus compensates for the loss of vision with regard to the accurate picking up of food. Of all the sense organs, only the eyes, which are without function in biotops without light, prove to be degenerated.

Literatur

- ALEXANDER, R. MC N.: The structure of the Weberian apparatus in the Cyprini. *Proc. Zool. Soc. Lond.* **139**, 351—373 (1962).
- ALVAREZ, J.: Revision del género *Anoptichthys* con descripción de una especie nueva (Pisc., Characidae). *Anal. Escuela Nac. Cien. Biol.* **4**, 263—282 (1946).
- BATH, H.: Vergleichend biologisch-anatomische Untersuchungen über die Leistungsfähigkeit der Sinnesorgane für den Nahrungserwerb, ihre gegenseitige Abhängigkeit und ihre Beziehungen zum Bau des Gehirns bei verschiedenen Knochenfischarten. *Z. wiss. Zool.* **167**, 238—290 (1962).
- BERGELJK, W. A. VAN, and S. ALEXANDER: The lateral line canal organs on the head of *Fundulus heteroclitus*. *J. Morph.* **110**, 333—346 (1967).
- BOEKE, J.: Organe mit Endknospen und Endhügeln nebst eingesenkten Organen. In: L. BOLK, E. GÖPPERT, E. KALLIUS u. W. LUBOSCH, *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, Bd. 2, S. 949—988. Berlin u. Wien: Urban & Schwarzenberg 1934.
- BONNIER, G., u. O. TEDIN: *Biologische Variationsanalyse*. Hamburg u. Berlin: Paul Parey 1959.
- BOUTTEVILLE, K. v.: Untersuchungen über den Gehörsinn bei Characiniden und Gymnotiden und den Bau ihres Labyrinthes. *Z. vergl. Physiol.* **22**, 162—191 (1935).
- BREDER, C. M. jr.: Descriptive ecology of La Cueva Chica, with especial reference to the blind fish, *Anoptichthys*. *Zoologica N. Y.* **27**, 7—15 (1942).
- Problems in the behavior and evolution of a species of blind cave fish. *Trans. N. Y. Acad. Sci.* **5**, 168—176 (1943).
- Ocular anatomy and light sensitivity studies on the blind fish from Cueva de los Sabinos, Mexico. *Zoologica N. Y.* **29**, 131—144 (1944).
- , and E. B. GRESSER: Correlations between structural eye defects and behavior in the Mexican blind characin. *Zoologica N. Y.* **26**, 123—131 (1941 a).
- , and E. B. GRESSER: Further studies on the light sensitivity and behavior of the Mexican blind characin. *Zoologica N. Y.* **26**, 289—296 (1941 b).
- , and P. RASQUIN: Chemical sensory reactions in the Mexican blind characin. *Zoologica N. Y.* **28**, 169—200 (1943).
- — Comparative studies in the light sensitivity of blind characins from a series of Mexican caves. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **89**, 323—351 (1947).
- BRITTAN, M. R., and J. E. BÖHLKE: A new blind characid fish from southeastern Brazil. *Notulae naturae Acad. nat. Sci. Philadelphia* **380**, 1—4 (1965).
- BUDDENBROCK, W. v.: *Vergleichende Physiologie*, Bd. 1, Sinnesphysiologie. Basel: Birkhäuser 1952.
- CHERANILOV, N. S.: Beiträge zur Kenntnis des Weberschen Apparates der Ostariophysi. *Zool. Jb., Abt. Anat.* **49**, 501—597 (1927).
- DENNY, M.: The lateral-line system of the teleost, *Fundulus heteroclitus*. *J. comp. Neurol.* **68**, 49—65 (1937).
- DEVILLERS, C.: Le système latéral. In: P.-P. GRASSÉ, *Traite de Zoologie XIII*, vol. 2, p. 940—1032. Paris: Masson & Cie 1958.

- DIJKGRAAF, S.: Untersuchungen über die Funktion der Seitenorgane an Fischen. Z. vergl. Physiol. **20**, 162—214 (1934).
- Über die Reizung des Ferntastsinns bei Fischen und Amphibien. *Experientia* (Basel) **3**, 206—208 (1947).
- Bau und Funktionen der Seitenorgane und des Ohrlabyrinths bei Fischen. *Experientia* (Basel) **8**, 205—216 (1952).
- EHRlich, P.: Über die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. *Biol. Zbl.* **6**, 214—224 (1887).
- EIGENMANN, C. H.: Cave vertebrates of America, a study of degenerative evolution. *Carnegie Inst. Publ. Washington* **104**, 1—241 (1909).
- ERBENGLI, T., u. H. FERNER: Histochemische Untersuchungen der Geschmacksknospen des Kaninchens. *Z. Zellforsch.* **61**, 5, 673—687 (1964).
- FRANCK, A.: Vergleichende Untersuchungen am Höhlenfisch *Anoptichthys antrobius* und seinem oberirdischen Vorfahren *Astyanax mexicanus*. *Zool. Anz.* **172**, 95—107 (1964).
- FRISCH, K. v., u. H. STETTER: Untersuchungen über den Sitz des Gehörsinnes bei der Elritze. *Z. vergl. Physiol.* **17**, 686—801 (1932).
- GÉRARD, P.: Sur l'homologie entre les appareils sensoriels du système latéral et ceux du système vestibulaire, chez les Teleostomes. *Bull. Acad. roy. Med. Belg.* (Cl. Sc. 5) **22**, 447—455 (1936).
- GLASER, D.: Untersuchungen über die absoluten Geschmacksschwellen von Fischen. *Z. vergl. Physiol.* **52**, 1—25 (1966).
- GÖRNER, P.: Untersuchungen zur Morphologie und Elektrophysiologie des Seitenlinienorgans vom Krallenfrosch (*Xenopus laevis* DAUDIN). *Z. vergl. Physiol.* **47**, 316—338 (1963).
- GRESSER, E. B., and C. M. BREDER jr.: The histology of the eye of the cave characin, *Anoptichthys*. *Zoologica N. Y.* **25**, 113—116 (1940).
- GROBBEL, G., u. G. HAHN: Morphologie und Histologie der Seitenorgane des augenlosen Höhlenfisches *Anoptichthys jordani* im Vergleich zu anderen Teleosteern. *Z. Morphol. Ökol. Tiere* **47**, 249—266 (1958).
- GRONER, W.: Die Entwicklung der Crista und Cupula im statischen Apparat und in den freien Sinneshöckeln der Fische. *Z. wiss. Zool.* **153**, 310—372 (1940).
- HAHN, G.: Ferntastsinn und Strömungssinn beim augenlosen Höhlenfisch *Anoptichthys jordani* HUBBS u. INNES im Vergleich zu anderen Teleostiern. *Diss. math.-nat. Köln* 1957 u. *Naturwissenschaften* **47**, 611 (1960).
- HERRICK, C. J.: The cranial nerves and cutaneous sense organs of the North American siluroid fishes. *J. comp. Neurol.* **11**, 177—249 (1901).
- The sense of taste in fishes. *Science, N. S.* **16**, 400 (1902).
- On the phylogeny and morphological position of the terminal buds of fishes. *J. comp. Neurol.* **13**, 121—138 (1903 a).
- On the morphology and physiological classification of the cutaneous sense organs of fishes. *Amer. Natur.* **37**, 313—318 (1903 b).
- The organ and sense of taste in fishes. *Bull. U.S. Fish Comiss.* **22**, 239—272 (1904).
- HOAGLAND, H.: Specific nerve impulses from gustatory and tactile receptors in cat fish. *J. gen. Physiol.* **16** (4), 685—693 (1933).
- HUBBS, C.: Fishes from the caves of Yucatan. In: A. S. PEARSE, *Fauna of the caves of Yucatan*. *Carnegie Inst. Publ. Washington* **491**, 261—295, zit. nach THINES (1955), (1938).

- HUBBS, C. L., and W. T. INNES: The first known blind fish of the family Characidae: a new genus from Mexico. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.* **342**, 1—7 (1936).
- HUMBACH, J.: Geruch und Geschmack bei den augenlosen Höhlenfischen *Anoptichthys jordani* HUBBS u. INNES und *Anoptichthys hubbsi* ALVAREZ. *Diss. math.-nat. Köln* 1957 u. *Naturwissenschaften* **47**, 551 (1960).
- JOHN, K. R.: Observations on the behavior of blind and blinded fishes. *Copeia* **1957**, 123—132.
- KÄHLING, J.: Untersuchungen über den Lichtsinn und dessen Lokalisation bei dem Höhlenfisch *Anoptichthys jordani*. *Biol. Zbl.* **80**, 439—451 (1961).
- KAPPERS, C. U. A., G. C. HUBER, and E. C. CROSBY: The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man, vol. I. New York: Hafner Publ. Co. 1960.
- KOLMER, W.: Handbuch der mikroskopischen Anatomie, hrsg. v. MÖLLENDORFF, Bd. III, S. 1. Berlin: Springer 1927.
- KONISHI, J., and Y. ZOTTERMANN: Function of taste fibres in the carp. *Nature (Lond.)* **191**, 286—287 (1961).
- KOSSWIG, C.: Über bislang unbekannte Sinnesorgane bei dem blinden Höhlenfisch *Stygicola dentatus* (POEY). *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Zool. Anz.* **7**, Suppl., 185—190 (1934).
- Genetische Beiträge zur Präadaptationstheorie. *Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul*, B **13**, 176—209 (1948).
- Darwin und die degenerative Evolution. *Abhandl. u. Verh. Naturw. Verein Hamburg*, N. F. **4**, 21—42 (1960).
- Zur Phylogenese sogenannter Anpassungsmerkmale bei Höhlentieren. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* **45**, 439—512 (1960).
- Genetische Analyse konstruktiver und degenerativer Evolutionsprozesse. *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.* **1**, 205—239 (1963).
- KUHN, O., u. J. KÄHLING: Augenrückbildung und Lichtsinn bei *Anoptichthys jordani*, HUBBS u. INNES. *Experientia (Basel)* **10**, 385—393 (1954).
- LEYDIG, F.: Über die Haut einiger Süßwasserfische. *Z. wiss. Zool.* **3**, 1—12 (1851).
- LINDER, A.: Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure. Basel u. Stuttgart: Birkhäuser 1960.
- LORENZO, A. J. DE: Studies on the ultrastructure and histophysiology of cell membranes, nerve fibers and synaptic junctions in chemoreceptors. In: Y. ZOTTERMANN (ed.), *Olfaction and taste*, vol. I, p. 5—17. Oxford: Pergamon Press 1963.
- LÜLING, K. H.: Über die fortschreitende Augendegeneration des *Anoptichthys jordani*. *Zool. Anz.* **151**, 289—299 (1953).
- MANIGK, W.: Der Trigemino-Facialiskomplex und die Innervation der Kopfseitenorgane der Elritze (*Phoxinus laevis*). *Z. Morphol. Ökol. Tiere* **28**, 64—106 (1934).
- MAURER, F.: Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig: Akad. Verlagsges. 1895.
- MAY, R. M.: The relation of the nerves to degenerating taste-buds. *J. exp. Zool.* **42**, 371—410 (1925).
- MERKEL, F.: Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock 1880, zit. nach RETZIUS (1892), (1880).
- MERRIMANN, D.: Modifications of the ear of the Mexican blind cave fish. Unveröff., zit. nach BREDER 1943.

- MOORE, G. A.: The cutaneous sense organs of barbeled minnows adapted to life in the muddy waters of the Great Plains region. *Trans. Amer. Micr. Soc.* **69**, 69—95 (1950).
- OLMSTEDT, J. M. D.: The results of cutting the seventh cranial nerve in *Amiurus nebulosus* (LESUEUR). *J. exp. Zool.* **31**, 369—401 (1920).
- PAPPENHEIM, P.: Anomalien in der Ausbildung der Seitenlinie (Linea lateralis) bei *Lichna amia* L. *S. B. Ges. naturforsch. Freunde Berlin* 8—10, 226—228 (1928).
- PARKER, G. H.: The sense of taste in fishes. *Science (N. S.)* **27**, 453 (1908).
- Smell, taste and allied senses in the vertebrates. *Monographs on experimental biology* 6. Philadelphia and London: J. B. Lippincott & Co. 1922.
- PETERS, N., u. G. PETERS: Das Auge zweier Höhlenformen von *Astyanax mexicanus* (PHILIPPI). (Characinae, Pisces). *Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org.* **157**, 393—414 (1966).
- PIPPING, M.: Ergänzende Beobachtungen über den Geruchssinn der Fische mit besonderer Berücksichtigung seiner Bedeutung für das Aufsuchen des Futters. *Soc. Sci. Fennica. Comm. Biol.* **2**, 1—10 (1927).
- PLATE, L.: *Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre*, Bd. 2, Die Seitenorgane, S. 62—92, Jena: Gustav Fischer 1924.
- POPOVICI, Z.: Mißbildungen der Seitenlinie bei einigen Teleostiern. *Zool. Anz.* **91**, 125—138 (1930).
- POULSON, T. L.: Cave adaptation in amblyopsid fishes. *Amer. Midl. Nat.* **70**, 257—290 (1963).
- RETZIUS, G.: Die Nervenendigungen in den Endknospen, resp. Nervenbügeln der Fische und Amphibien. *Biol. Untersuch. Stockholm, N. F.* **4**, 33—36 (1892).
- ROMEIS, B.: *Mikroskopische Technik*. München: Leibniz 1948.
- SADOGLU, P.: A preliminary report on the genetics of the Mexican cave characins. *Copeia* **1956**, 113—114.
- Mendelian inheritance in the hybrids between the Mexican blind cave fishes and their overground ancestor. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Graz 1957. Zool. Anz., Suppl.* **21**, 432—439 (1958).
- SCHARRER, E., S. W. SMITH, and S. L. PALAY: Chemical sense and taste in the fishes *Prionotus* and *Trichogaster*. *J. comp. Neurol.* **86**, 183—198 (1947).
- SCHNAKENBECK, W.: Pisces, Mechanische Sinnesorgane. In: *Handbuch der Zoologie*, Bd. 6, I, S. 841—908. Berlin: W. de Gruyter & Co 1956.
- Pisces, Chemische Sinnesorgane. In: *Handbuch der Zoologie*, Bd. 6, I, S. 909—938. Berlin: W. de Gruyter & Co. 1960.
- SCHULZE, F. E.: Über die becherförmigen Organe der Fische. *Z. wiss. Zool.* **12**, 218—222 (1863).
- Über die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. *Arch. mikr. Anat.* **6**, 62—88 (1870).
- STENSIÖ, E. A.: The sensory lines and dermal bones of the cheek in fishes and amphibians. *Kgl. svenska Vet.-Akad. Handl.* **24**, 1—195 (1947).
- TEICHMANN, H.: Der Vorderdarm von *Hemmigrammus caudovittatus*. *Zool. Jb. Anat.* **71**, 193—234 (1951).
- Vergleichende Untersuchungen an der Nase der Fische. *Z. Morphol. Ökol. Tiere* **43**, 171—212 (1954).
- Die Chemorezeption der Fische. *Ergebn. Biol.* **25**, 177—205 (1962).
- THINES, G.: Les poissons aveugles I. Origine — Taxonomie — Répartition géographique — Comportement. *Ann. Soc. roy. zool. Belg.* **86**, 5—128 (1955).
- TRUJILLO-CENÓZ, O.: Electron microscope observations on chemo- and mechanoreceptor cells of fishes. *Z. Zellforsch.* **54**, 654—676 (1961).

- VANDEL, A.: Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles. Paris: Gauthier-Villars 1964.
- WOELLWARTH, C. v.: Über die Beziehungen der Seitensinnesorgane der Fische zum Nervensystem. Z. vergl. Physiol. **20**, 215—250 (1934).
- WOHLFAHRT, T. A.: Anatomische Untersuchungen über die Seitenkanäle der Sardine *Clupea pilchardus* WALB. Z. Morphol. Ökol. Tiere **33**, 381—411 (1938).
- WOODS, L. P., and R. F. INGER: The cave, spring, and swamp fishes of the family Amblyopsidae of central and eastern United States. Amer. Midl. Naturalist **58**, 232—256 (1957).

Dipl.-Biol. CH. SCHEMMELE
Zool. Staatsinstitut und Museum
2 Hamburg 13, von-Melle-Park 10