

# Phänomene der regressiven Evolution im Lichte des Genetik

Von Curt Kosswig, Istanbul

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Istanbul)

Rudimentation von Organen ist keineswegs auf degenerierte Abkömmlinge stärker differenzierter Tierformen beschränkt; vielmehr gibt es wohl kaum eine hochdifferenzierte und biologisch progressive Form, bei der nicht bestimmte Organe des mutmasslichen Vorfahren reduziert oder verloren gegangen wären. Die regressiven Evolution ist also nicht eine Sondererscheinung, die sich bestimmte Organismen nur unter sehr speziellen Verhältnissen leisten können, sie ist vielmehr ein in phylogenetischen Entwicklungen typischerweise auftretendes Ereignis. Nur weil bei unter speziellen Lebensbedingungen lebenden Formen Regressionen bestimmter, nicht mehr benötigter Organe besonders deutlich in Erscheinung treten und zudem dann in relativ kurzer Zeit verlaufen können, beeindrucken uns solche Fälle «degenerativer» Evolution und fordern in erster Linie zu einer Analyse auf. Rudimentation von Organen in der Phylogenese erfolgt nach SEWERTZOFF (34) gesetzmässig dann, wenn entweder das betr. Organ für den Organismus biologisch nutzlos geworden ist, oder dann, wenn seine bisherige Funktion durch ein anderes Organ übernommen wurde. Es ist klar, dass im letzteren Fall nicht anzunehmen ist, dass sich zunächst das substituierende Organ vollkommen ausbildete und dann erst in Funktion trat, worauf nun die Rudimentation des phyletisch älteren Organs beginnen

konnte. Vielmehr werden diese beiden Vorgänge, der Aufbau eines neuen Organs, welches die Funktion des alten übernehmen wird, und der Abbau des letzteren, über verschiedene Entwicklungsstufen verlaufen, in denen Vervollkommnung des einen und Rückbildung des anderen Organs zwar nicht streng korrelativ, aber wenigstens im grossen Ganzen parallel erfolgen. SEWERTZOFFs Befunde bei der Rudimentation der Extremitäten bei Reptilien werden viele derartige Beispiele an späterer Stelle unserer Untersuchung beisteuern können.

Wird ein Organ rudimentiert, weil seine Funktion von einem anderen übernommen wurde, so wird man wenigstens in vielen Fällen die kausale Beziehung zwischen den beiden phyletischen Entwicklungsvorgängen relativ leicht übersehen können; so ist z. B. der Extremitätenverlust bei den Kriechtieren eindeutig mit einer Verlängerung der Rumpfwirbelsäule verbunden. Wenn man die Rudimentation eines Organs beobachtet, ohne dass seine Substitution durch ein anderes von analoger Wirkung feststellbar ist, so neigt man dazu, eben dieses Organ als biologisch nutzlos geworden zu bezeichnen. In einer Reihe von Fällen besteht eine ohne weiteres einleuchtende Beziehung zwischen der Rudimentation eines bestimmten Organs und bestimmten Faktoren der Umwelt des betr. Tieres. Der Augenverlust z. B., den wir bei einer sehr grossen Zahl, gewiss der überwiegenden Mehrheit aller Höhlentiere beobachten können, steht sicher mit der Unnötigkeit des Vorhandenseins von Sehorganen in absoluter Dunkelheit in ursächlichem Zusammenhang. In zahlreichen anderen Fällen von Rudimentationen ist eine direkte Beziehung zu einem bestimmten Faktor der Umwelt keinesfalls so deutlich. Wenn z. B. in einigen Seen Anatoliens übrigens miteinander nicht näher verwandte Zahnkarpfengattungen (*Anatolichthys* und *Kosswigichthys*) (<sup>1</sup>, <sup>13</sup>) zur Reduktion ihres Schuppenkleides neigen, trotzdem andere mit ihnen gemeinsam lebende Fischarten ein voll entwickeltes Schuppenkleid tragen, oder, wenn bestimmte Cyprinidengattungen, wie *Pararhodeus*, ihr Seitenliniensystem selbst dann reduzieren, wenn sie in fliessendem Wasser leben, so ist es bislang unmöglich, anzugeben, welches andere Organ bei ihnen substituierend einsprang und so den Weg zur Degeneration eines Organs frei gab, das ein recht wesentliches Merkmal für typische Fische ist. Wenn man in derartigen Fällen erklärt, dass das Schuppenkleid bzw. das Seitenliniensystem eben deswegen

der Rückbildung anheimfallen konnte, weil der Fisch sich dies leisten durfte, ist nur eine Selbstverständlichkeit eigens ausgedrückt.

Parallele oder konvergente Entwicklungsserien lassen sich vielfach im evolutiven Geschehen feststellen, so auch bei der degenerativen Evolution (<sup>24</sup>, <sup>25</sup>). Flugverlust ist bei Raubvögeln, Tauben, Kormoranen, Rallen, Papageien und Alken, beim Kagu, bei Gänsen, also bei einander nicht eng verwandten Angehörigen verschiedener Ordnungen erfolgt, bei Vögeln, welche unter ganz verschiedenen Lebensbedingungen stehen. Es ist sogar sehr wahrscheinlich, dass selbst innerhalb derselben Ordnung, wie bei den Rallen, Flugunfähigkeit mehrmals innerhalb dieser Ordnung auftrat. Augen- und Pigmentverlust bei Höhlentieren kommt in den verschiedensten Klassen der Wirbellosen und der Wirbeltiere vor. Man mag im Fall des Flugverlustes bei verschiedenen Vogelordnungen, oder wenigstens innerhalb derselben Ordnung, noch mit dem Gedanken spielen, es möchten jeweils dieselben Anlagen sein, die, ubiquitär in dem betreffenden Verwandtschaftskreis vorhanden, ausfielen oder degenerativ verändert wurden; wenn aber Arthropoden ihre Komplexaugen unter den Bedingungen des Höhlenlebens ebenso einbüßen wie höhlenbewohnende Wirbeltiere ihre Augen verlieren, oder wenn Melanine der Wirbeltiere und der Insekten, Ommine der Isopoden und Karotinalbuminpigmente der Amphipoden und Dekapoden bei den cavernicolen Vertretern der betr. Gruppen nicht mehr zur Ausbildung kommen, so muss man schliessen, dass es ganz verschiedenartige Anlagen sind, die alle in gleicher Weise unter den Bedingungen des Höhlenlebens nicht mehr in Aktion gesetzt werden. Und - was noch bemerkenswerter ist und unten noch eingehend erörtert werden soll - das bei der Rückbildung eines Organs verfolgte Prinzip ist offensichtlich in allen verschiedenen Entwicklungsreihen und für die verschiedensten betroffenen Organe immer im Wesentlichen dasselbe.

Die Rudimentation desselben Organs kann übrigens unter sehr verschiedenartigen Bedingungen vor sich gehen und erfolgt nicht nur konvergent bei Eintritt gleicher Lebensbedingungen: Verlust der Flugfähigkeit und der Augen kommt bei termito- und myrmecophilen Insekten ebenso vor wie bei Parasiten und bei Höhlenbewohnern, flugunfähige Insekten gibt es ferner auch

unter den Inselbewohnern, bei montanen Formen u. a.; Rudimentation der Schwimmblase ist nicht nur bei bodenbewohnenden Fischen häufig, man kann sie in den Gruppen der besten Schwimmer, wie den Scombriden, ebenfalls treffen.

Das Vorhandensein eines Organs beweist nicht immer seine unbedingte Notwendigkeit:\*) der flugunfähige Eulenspapagei hat relativ gut ausgebildete Flügel und der «alte» Höhlenbewohner *Protonethes* besitzt «immer noch» wohlentwickelte Augen; in beiden Fällen würden wir nicht erstaunt sein, wenn gelegentlich in der Natur Individuen gefunden würden, die stärkere Rudimentationen dieser Organe zeigen, denn sie haben in Anbetracht der Lebensweise dieser Tiere eine vorwiegend historische Bedeutung; nur wurden sie aus uns noch unbekanntem (zufälligen?) Gründen bislang noch unverändert beibehalten, während z. B. die *Crista sterna* bei *Strigops* und das Körperpigment bei *Protonethes* eine weitgehende oder völlige Rückbildung erfahren haben. In einigen Fällen allerdings ist bekannt, dass ein Organ, dessen Rückbildung im Rahmen der Lebensweise und etwaiger aus dieser sich erklärender anderweitiger Rudimentationen erwartet werden könnte, deswegen erhalten bleibt, weil ihm noch eine besondere Funktion zukommt, deren Verlust nicht kompensiert werden kann. Bei dem anatolischen monotypischen Zahnkarpfen *Kosswigichthys* sind die Schuppen fast vollkommen rückgebildet, es gibt sogar Weibchen, welche alle Schuppen völlig verloren haben (Abb. 1.) Bei den meisten Tieren, immer bei den Männchen, scheinen aber einige wenige, maximal 250  $\mu$  grosse Schuppen in zwei Reihen angeordnet aus einem fortpflanzungsbiologischen Grunde erhalten zu bleiben: Bei vielen oviparen Zahnkarpfen haben die Männchen an dem freien Rand ihrer Schup-

\*) Dieser Satz gilt nicht nur für Organe, welche ihre Funktion verloren haben, wie die *Crista sterna* im Fall des Eulenspapageien. Es gibt auch Fälle, in denen ein Organ, phylogenetisch betrachtet, erst neu erworben, noch keine lebensnotwendige Funktion besitzt: Das Schwert, eine Verlängerung der untersten Strahlen der Schwanzflosse einiger Arten der Xiphophorini, welches wie ein notwendiges Ingredienz des die Paarung vorbereitenden Liebesspiel benutzt wird, kann durch Abschneiden oder in geeigneten Kreuzungen mit schwertlosen Arten genetisch eliminiert werden, ohne dass solche Männchen eine verringerte Begattungswahrscheinlichkeit hätten (25, 19).

pen kleine spitze Zähnen, die wohl beim Laichakt eine Rolle als sexuelles Reizorgan spielen. Diese Zähnen sind an

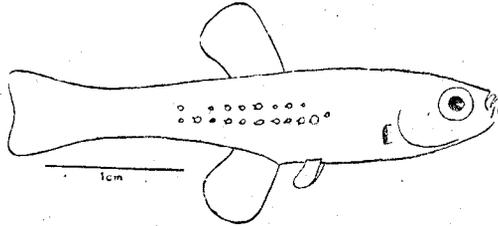


Abb. 1. Anordnung der reduzierten Schuppen bei *Kosswigichthys asquamatus*. Die einzelnen Schuppen sind der Deutlichkeit wegen relativ zu gross dargestellt. (nach R. ERMIN).

den wenigen, dem *Kosswigichthys*-männchen verbliebenen Schuppen stets vorhanden und ausserdem im Verhältnis zu der weitgehenden Verkleinerung der Schuppe, die ihre wesentlichen Organisationsmerkmale eingebüsst hat, wohl entwickelt und eigentlich viel zu gross (Abb. 2). Der Rudimen-

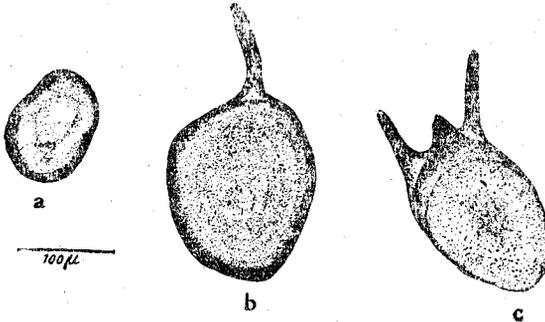


Abb. 2. Einige Schuppen eines *Kosswigichthys*-männchens, b. und c. besitzen Stacheln. (nach R. ERMIN).

tation fallen also nur solche Organe mehr oder weniger schnell im Lauf der fortschreitenden phyletischen Entwicklung anheim, deren Funktionsausfall oder -abschwächung biologisch tragbar ist, also keine Verminderung der Lebensfähigkeit bedingt.

CUÉNOTS<sup>(9)</sup> Theorie der Präadaptation besagt, dass ein Organismus, welcher den Übergang von einer Lebensweise zu einer anderen oder die Eroberung eines neuen Biotops erfolgreich unternimmt, bereits unter den alten Lebensbedingungen Fähigkeiten besass, die ihm das Überdauern und die Vermehrung unter den neuen Verhältnissen gestatteten. Es ist durchaus nicht

notwendig, dass ein Individuum, z. B. auf Grund einer Mutation anderen Lebensbedingungen angepasst als es die seiner Mutterpopulation sind, diese aktiv wandernd verliesse um auf gut Glück die Suche nach dem ihm adaequaten Biotop zu beginnen. Vielmehr werden wir uns vorzustellen haben, dass die Präadaptationen z. B. für den Übergang zum Höhlenleben in einer Tiergruppe oder in einer Art vorhanden sind, selbst ohne dass wir im Bau und im Verhalten der betreffenden Form etwas davon bemerkten. Es ist also nicht anzunehmen, dass eine oberirdisch entstandene blinde Mutante die dunkle Höhle aktiv aufsucht oder auch nur zufällig in sie hineingeriet und nun, eben weil blind, darin verbliebe. Der Übergang zum Höhlenleben wird vielmehr von geäugten und normal pigmentierten Individuen einer oberirdisch lebenden Art dann vollzogen werden, wenn diese über irgendwelche Fähigkeiten verfügt, die als Präadaptation an das Höhlenleben angesehen werden müssen. Vielfach sind tatsächlich die oberirdischen Verwandten einer Höhlenform bereits lucifuge Tiere mit gering ausgebildetem Sehvermögen oder nächtlicher Lenbesweise, denen bei der Orientierung weniger der Lichtsinn als andere Sinnesindrücke, etwa chemische, zur Verfügung stehen. Es ist also nicht erstaunlich, dass wir gerade unter den *Siluroidea* in verschiedenen Familien echte Höhlentiere treffen. Auch die in oberirdischen Gewässern lebenden Welse sind oft streng negativ phototaktisch und ihre Bartfäden sind die Träger von reich entwickelten chemischen und mechanischen Sinnesorganen. Die nächsten Verwandten der nordamerikanischen Höhlenfische aus der Familie der *Amblyopsidae* haben kleine Augen und ein reich entwickeltes System von Tastkämmen auf dem Körper<sup>(10)</sup>. In diesen und vielen anderen, ähnlich gelagerten Fällen sind die Präadaptation an das Höhlenleben bereits bei den oberirdischen Verwandten (und den wahrscheinlich ähnlich diesen beschaffenen oberirdisch lebenden Vorfahren der cavernicolen Formen) ohne weiteres erkennbar in deren morphologischen und physiologischen Eigentümlichkeiten ausgeprägt. Die Merkmale, die höhlenbewohnende Formen vor ihren oberirdischen Verwandten auszeichnen, z. B. Blindheit oder Pigmentverlust, entstanden also erst *nach* der Einwanderung in die Höhle und haben mit den eigentlichen Anpassungen an das Höhlenleben garnichts zu tun. Sie entstanden *postadaptiv*, weil sie unter den Bedingungen des Höhlenlebens irrelevante Merk-

male betreffen (<sup>25</sup>). Sie werden ausserdem mit Wahrscheinlichkeit ihre Träger an das cavernicole Leben binden; sie sind also Spezialisierungen, die nicht die Eroberung der Höhle, sondern nur das Verbleiben in derselben garantieren. Nicht immer sind bei oberirdischen Verwandten troglobionter Tiere Merkmale, welche man als Präadaptationen ansprechen könnte, so deutlich ausgeprägt wie in den angeführten Beispielen. Wenn z. B. in der hunderte von Arten umfassenden Gruppe der *Characiniiformes* eine sich in ihrer Morphologie und Physiologie auf den ersten Blick in keiner Weise von ihren Verwandten unterscheidende, mit grossen Augen versehene Art, *Astyanax mexicanus*, einem Schwarm ausserordentlich bemerkenswerter Höhlenformen den Ursprung gegeben hat, so ist auf den ersten Blick nichts von irgendwelchen Präadaptationen bei diesem Fisch zu sehen, welche ihn für das Höhlenleben geeignet erscheinen lassen könnten. Im Gegenteil, das Auge scheint das bestimmendste aller Sinnesorgane für diesen Fisch zu sein: bei der Schwarmbildung, bei der Paarung ist die Orientierung in erster Linie optisch bedingt. Andere Sinnesorgane sind bei diesem Fisch der Oberfläche nicht besser ausgebildet als bei andern Arten der Familie. Und dennoch hat nur diese Art teilweise extrem spezialisierte Höhlenformen hervorgebracht, bei denen das Pigmentierungssystem weitgehend, die Melanine praktisch vollkommen, verschwunden sind und das degenerierte Auge selbst seine Verbindung mit dem Gehirn durch den Nervus opticus verloren haben kann. Dass gelegentlich Fische oberflächlicher Gewässer in Höhlen verschlagen werden, ist bekannt. Z. B. sind *Leuciscus cephalus*, die zweifellos seit Monaten in absoluter Dunkelheit weiterleben konnten, beschrieben worden (KOSSWIG, <sup>21</sup>). Bei *Astyanax* mag der erste Eintritt in unterirdische Gewässer entweder auch ein Ereignis rein zufälliger Verschleppung gewesen sein, vielleicht aber handelt es sich auch um das Ergebnis aktiver Einwanderung (<sup>8</sup>). Aus BREDER's und seiner Mitarbeiter ausgezeichneten Untersuchungen sind wir darüber unterrichtet, dass bei dieser Art die normalen, geäugten, am Tageslicht lebenden Fische eine schwache negative Phototaxis haben. Ausserdem sind die Fische positiv rheo- und thermotaktisch. Da das unterirdische Flüsschen, welches heute blinde Populationen beherbergt, in den oberirdisch verlaufenden Rio Tampaon mündet und ausserdem einige warme Quellen hat, wä-

re es denkbar, dass die erste Eroberung der Höhlen von geäugten und normal pigmentierten Flussfischen aktiv durchgeführt wurde. Wenn ein geäugter *Astyanax* längere Zeit in absoluter Dunkelheit gehalten wird, steigert sich seine negative Phototaxis. Solche Fische und ebenso bereits in der Höhle geborene geäugte Fische zeigen sich, ins Licht gebracht, für längere Zeit unfähig, ihre Augen zu benutzen (<sup>8</sup>), d. h. sich bei ihren Orientierungen des Bildes zu bedienen, welches auf ihrer Retina entworfen wird. So bedurfte es z. B. bei einem Fisch, der 2 Jahre und 8 Monate in Dunkelheit verbracht hatte, 29 Tage Aufenthalts in Helligkeit, bis er wieder gelernt hatte, Futter mit Sicherheit zu schnappen. Die Eroberung des Höhlenbiotops ist also bei dieser Art dadurch ermöglicht, dass a.) eine normalerweise vorhandene schwache negative Phototaxis und ferner nach längerem Nichtgebrauch des Auges eine Schreckreaktion den Fisch im Dunkeln zurückhält und b. die sonstigen Sinnesorgane des oberirdisch lebenden Fisches ausreichen, um sein Weiterleben im Dunkeln zu gewährleisten. In wieweit gegebenenfalls noch ein weiterer Charakter des oberirdisch lebenden *Astyanax mexicanus*, der im ganzen Verbreitungsgebiet dieser Form zur Beobachtung kommt, für den freiwilligen Eintritt der Art in eine Höhle in Frage kommt, ist noch nicht sicher: HUBBS machte darauf aufmerksam, dass die Grösse der Augen innerhalb dieser Art allgemein beträchtlichen Schwankungen unterworfen ist. Jedenfalls ist für den Fall der blinden Derivate des *Astyanax*, die in die Gattung *Anoptichthys* eingereiht werden, anzunehmen, dass der Verlust ihrer Augen eine biologisch erträgliche Ausfallerscheinung darstellt, nachdem die Vorfahren dieser blinden Formen auf Grund von Präadaptationen höchst allgemeiner Art das Leben in Höhlen begonnen hatten.

Auch dann, wenn ein Organ der Rudimentation anheimfällt, weil ein anderes Organ die Funktion des ersteren übernahm, kann gezeigt werden, dass der Ahne der heutigen Form, bei dem also das erstere Organ noch in Funktion war, das dieses später substituierende Organ als präadaptive Bildung in mehr oder weniger vollkommenem Umfang bereit steht. Extremitätenreduktion, sehen wir bei einzelnen Arten oder Gattungen solcher Kriechtierfamilien, welche, auch wenn sie normal ausgebildete Extremitäten besitzen, sich bei der Fortbewegung auch der Schlingelung ihres Körpers bedienen. Verlängerung der Rumpfwirbelsäule

erleichtert die Schlängelung, Verkleinerung der Extremitäten ist ihr mindesten indirekt förderlich, weil verkleinerte Beine zum Tragen des Körpers nicht geeignet sind. Eine Verlängerung der Rumpfwirbelsäule um einige Wirbel und infolgedessen besser ausführbare Schlängelung kann eine Verkleinerung der Extremität oder den Verlust einzelner ihrer Finger erträglich machen<sup>(24)</sup>. Jedoch besteht keine absolute Abhängigkeit zwischen beiden phyletischen Entwicklungsvorgängen (Abb 3): Es gibt Arten, bei denen die Extremitäten «schon» völlig rückgebildet sind, trotzdem ihre Rumpfwirbelsäule nur relativ unbedeutend verlängert wurde, während bei anderen Arten mit relativ langem Rumpf die Extremitäten «noch» verhältnismässig gut erhalten geblieben sind. Aufbau des neuen Bewegungsapparates, bestehend in der Aktivierung der im Wirbeltierstamm uralten Schlängelbewegung, und Abbau des alten Organs, der Extremitäten, erfolgen also etappenweise bei nur lockerer Bindung der phylogenetischen Veränderungen in den beiden Organen aneinander. Ist also die Korrelation selbst dort nur locker, wo Rudimentation eines Organs erfolgt, weil ein anderes dessen Funktion übernahm, so ist diese in Fällen wie denen des *Anoptichthys*, wo ein biologisch nutzlos gewordenes Organ verschwindet, von einer korrelativen oder kompensatorischen stärkeren Entwicklung eines anderen Organs wenig oder nichts zu bemerken (?). Das Vorkommen verstärkter Tastorgane bei cavernicolen Amblyopsiden im Vergleich zu ihren oberirdisch lebenden Verwandten, die gelegentlich extreme Verlängerung von Beinen und Antennen bei troglobionten Arthropoden u. ä. haben viele Forscher annehmen lassen, dass das an einem Orte, dem Auge, eingesparte Material anderseitig zweckdienlich verwendet würde. Fälle wie der des *Asellus cavaticus*, welcher weniger Sinnesorgane auf seinen Antennen trägt als der oberirdisch lebende *A. meridianus* oder des *Anoptichtys*, dessen Ohr und Riechorgan einfacher gebaut sind als die seines oberirdisch lebenden, sehenden Verwandten *Astyanax* sollten in der Beziehung zur Vorsicht mahnen. Solange nicht bewiesen werden kann, dass die verlängerten Körperanhänge bei manchen Cavernicolen nicht postadaptiv erworben und nur unter den Bedingungen des Höhlenlebens erträgliche Veränderungen sind, kann das Kompensationsprinzip nicht als gerechtfertigt anerkannt werden. Bei *Anoptichthys* wurde lediglich eine Vermehrung der Tastknospen auf dem

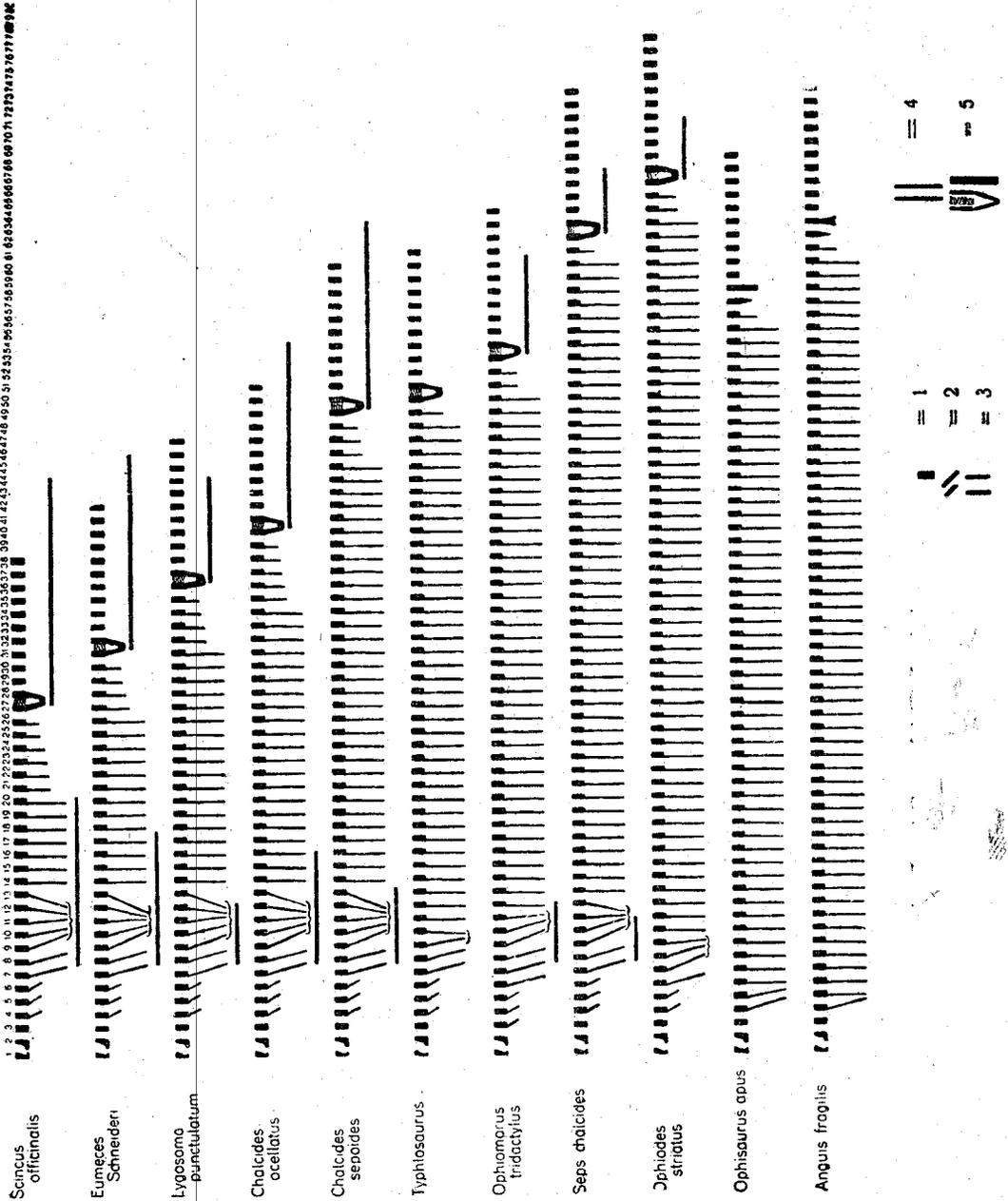


Abb. 3. Schema der Reduktion der Extremitäten bei einigen Reptilien (nach SEWERTZOFF). Man beachte die relative Unabhängigkeit des Umfangs der Extremitätenreduktion von dem Grad der Verlängerung der Rumpfwirbelsäule.

— gibt die sternalen Rippen an.  
 — unter der Wirbelreihe zeigt die relative Länge von Vorder- und Hinterextremität. Von den übrigen Zeichen bedeutet: 1. Wirbel, 2. kurze Halsrippe, 3. kurze Lumbalrippe, 4. Thorakalrippe, 5. Sakralwirbel.

Körper im Vergleich zu *Astyanax* festgestellt. Die Vermehrung der Zahl der Tastknospen ist bei dem *Anoptichthys* aus der Cueva de los Sabinos, welche eine stärker differenzierte Population im Vergleich zu der dem oberirdischen Fluss näheren aus La Cueva Chica (7) darstellt, wiederum deutlich vermehrt.

Die Rudimentation eines Organs kann in ihrer Manifestationsart von bestimmten veränderbaren Faktoren der Umwelt abhängig sein. Der Pigmentverlust, der für den Grottenolm, *Proteus*, so typisch zu sein scheint, ist umweltbedingt, trotzdem *Proteus* sicher bereits seit sehr langen Zeiträumen zur cavernicolen Lebensweise übergegangen ist. Bei dem höhlenbewohnenden *Typhlobagrus kronei* ist es möglich, eine stärkere Pigmentierung des blinden Fisches zu erzielen, wenn man ihn am Tageslicht hält. Umgekehrt können typischerweise nicht in Höhlen lebende Tiere bei verlängertem Aufenthalt in Dunkelheit relativ rasch wenigstens ihre Melanine (*Leuciscus cephalus*) oder ihre karotinoiden Farbstoffe (*Gammarus pulex* in Bergwerksstollen des Harzes) einbüßen<sup>(30)</sup>. Typische Höhlentiere wie *Proteus* und typische Trogloxene wie *Leuciscus* verhalten sich insofern identisch, als bei beiden Pigmentierung oder Nichtpigmentierung durch einen bestimmten Umweltfaktor, Licht, kontrolliert wird. Gerade die Übereinstimmung im Verhalten von «phänotypisch bedingt» pigmentlosen Höhlentieren und «phänotypisch» die Pigmentlosigkeit echter Höhlenbewohner nachahmenden Tieren der belichteten Zone bei zwangsweiser Versetzung in Dunkelheit haben in Spekulationen über die Ursachen der erblichen Pigmentlosigkeit, eine wichtige Rolle gespielt. Bekanntlich gibt es zahlreiche Höhlentiere, welche auch dann, wenn sie ans Tageslicht zurückgebracht werden, keine Bildung von schwarzen Pigmenten mehr zeigen. *Anoptichthys* aus der Cueva de la Chica ist ein berühmt gewordenes Beispiel: Seit nunmehr wenigstens 12, wahrscheinlich schon 15 Generationen werden diese blinden und praktisch melaninlosen Fische im vollen Tageslicht gehalten, ohne dass sich auch nur eine Spur Melanin wieder gebildet hätte, wogegen die Menge des silbrigen Guanins am Licht zunimmt. Lamarckistisch eingestellte Biologen erklären die Parallelität zwischen umweltstabiler und umweltlabiler Manifestationsart der Pigmentlosigkeit damit, dass bei genügend langen Zeiträumen das zuerst nur modifikatorisch bedingte Merkmal allmählich in einen erblich bedingten Zustand überführt

wird. Es gibt keine experimentellen Tatsachen, die eine solche Interpretation rechtfertigen und wir werden sehen, dass genetische Untersuchungen an einigen cavernicolen Formen, die die notwendigen günstigen Verhältnisse bieten, eine ganz andersartige Erklärung für erbliche und umweltstabile degenerative Charaktere nahelegen. Selbst wenn wir heute Fälle beobachten können, in denen in einer im bestimmten Sinne modifikativ veränderten Form Individuen auftreten, welche diesen veränderten Typ auch nach Aufhebung der die Modifikation auslösenden Umweltbedingungen beibehalten, ist eine lamarckistische Interpretation nicht am Platz; wir haben uns die Sachlage vielmehr folgendermassen vorzustellen: der Organismus reagiert auf bestimmte Umweltbedingungen durch Ausbildung eines in vielen Fällen höchst zweckmässigen Phänotyps dank der ererbten Modifikationsbreite. Wenn nun zufällig (wie es alle Mutationen sind, die wir kennen) in einem auf modifikativer Basis zweckmässig angepassten Organismus eine Mutation auftritt, welche den sowieso bereits ausgebildeten Phänotyp als genotypisch bedingtes Merkmal nochmals sicherstellt, so wird sich eine solche Mutation ohne weiteres erhalten können; der durch die Mutation bedingte Phänotyp war ja schon vorher als Modifikation sowieso als unter den waltenden Umweltbedingungen angepasst oder erlaubt ausprobiert worden. Untersuchungen von GAUSE<sup>14)</sup> an Protisten haben die Richtigkeit dieser schon am Beginn dieses Jahrhunderts von BALDWIN und LLOYD MORGAN entwickelten Vorstellung nachgewiesen. Den Mutationen wird in dieser Interpretation also nichts von ihrem zufälligen Charakter genommen; für bestimmte unter ihnen aber kann die Modifikabilität der unmutierten Vorfahren die Bedeutung einer Präadaptation gewinnen, unter ihrem schützenden Mantel bleibt die Mutante erhalten. Einen bemerkenswerten Fall von Parallelität «phänotypischer» und «genotypischer» Reduktion des Schuppenkleides haben wir kürzlich bei miteinander bastardierbaren Zahnkarpfen der Gattung *Anatolichthys* gefunden (Abb. 4. 5.). Eine der Arten dieser Gattung, *A. splendens*, ist durch eine starke Rückbildung der Beschuppung ausgezeichnet; die Nachkommen der von dem natürlichen Fundort der Form im westlichen Zentralanatolien (Gölçük See bei Isparta) gesammelten Tiere entwickelte sich in Zuchten in Zementteichen in Istanbul genau so wie die Eltern. Der Charakter ist «umweltstabil». In einer anderen Art, *A. trans-*

*rediens*, die in Quellen um den Acıgöl bei Dazkırı vorkommt, gibt es Populationen in einigen Quellen, die ebenso stark oder stärker schuppenreduziert sind als die Tiere aus Isparta. Ihre Nachkommen, in Istanbul herangezogen, bekommen aber wieder

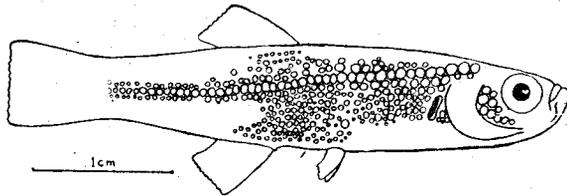


Abb. 4. *Anatolichthys splendens*, eine Art, deren Schuppenreduktion umweltstabil ist. (nach R. ERMIN).

ein weitgehend normales Schuppenkleid; in dieser Art ist das Merkmal also umweltstabil. Es ist auch in diesem Fall naheliegend, das BALDWIN-GAUSEsche Prinzip heranzuziehen und auf eine Erklärung durch verschieden lange Bewirkung durch einen Um-

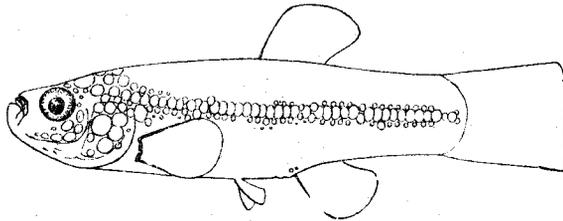


Abb. 5. *Anatolichthys transgrediens*, eine Art, deren Schuppenreduktion mindestens in bestimmten Populationen umweltstabil ist. Nachkommen dieser schuppenarmen Fische, in Istanbul gezüchtet, sind weitgehend normal beschuppt. (nach F. AKŞIRAY).

weltfaktor zu verzichten, die bei *A. splendens* «schon» zum Erblichwerden des ursprünglich nur modifikativ bedingten Reduktionsphänomens geführt hätte.

In den meisten Fällen besteht aber überhaupt keine Parallelität zwischen modifikativ auslösbarem Phänotyp und den erblich verursachten Reduktionsformen, wie es gerade wieder Untersuchungen an Höhlentieren sehr schön zeigen (<sup>32</sup>). Im Dunkeln gehaltene *Astyanax* behalten ihre Melanophoren weitgehend und ihre Augen bilden sich nicht zurück. Auch in der Cueva de la Chica geborene, stark pigmentierte Individuen, die sich

also in völliger Dunkelheit entwickelt haben, beweisen die Unwichtigkeit des Lichts für die Hervorbringung von Melaninpigmentierung in diesem Verwandtschaftskreis. In der Grotta nera (Crna jama) von Adelsberg, tief im unterirdischen Lauf der Piuca (Istrien) lebt eine Population von *Asellus aquaticus*.<sup>(27)</sup> Im gleichen kleinen Tümpel leben neben weissen, zum Teil auch blinden Individuen andere, welche normalgestaltete Augen und kräftige dunkle Pigmentierung besitzen. Bei Gleichheit der Umweltbedingungen muss die Verschiedenheit der Phänotypen auf genotypische Unterschiede zurückgeführt werden (Abb. 6). Hal-

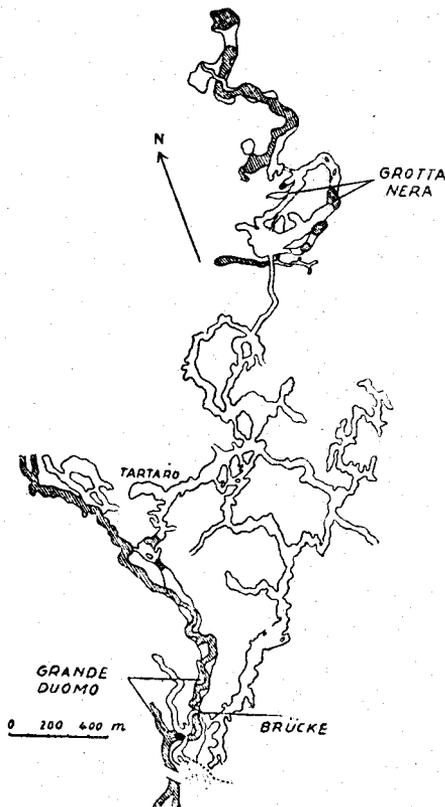


Abb. 6. Fundorte von Höhlenpopulationen von *Asellus aquaticus* in den Grotten von Postumia (Istrien), nach C. u. L. Kosswig, 1940.

lung von verschieden gefärbten Tieren dieser Population am Licht ändert weder bei ihnen selbst noch bei ihren Nachkommen den Pigmentierungsgrad.<sup>(27)</sup> Mag also in einer oberirdisch pig-

mentierten Form mit dem Übergang zum Höhlenleben modifikativ bedingter Pigmentverlust verbunden sein oder nicht, bei ihren Descendenten wird sich in der Regel nach einiger Zeit als Ergebnis von Mutationsprozessen eine erblich bedingte Pigmentlosigkeit einstellen, die auch dann erhalten bleibt, wenn nun die Höhlenform ins Licht zurückgebracht wird. Wir haben Gründe anzunehmen, dass sich andere degenerative Prozesse grundsätzlich ebenso abspielen wie der Pigmentverlust oder die Schuppenreduktion in unsern oben angeführten Beispielen. Mutationen, welche das biologisch nutzlos gewordene oder das durch ein anderes substituierte Organ betreffen, bleiben also nach unserer Vorstellung erst dann erhalten, wenn dank vorhandener Präadaptationen der Übergang zur neuen Lebensweise bereits getätigt ist. Selektion spielt bei diesem phylogenetischen Prozess nur insofern eine Rolle, als Individuen, die nicht über die genügenden Präadaptationen verfügen, den Übergang zur neuen Lebensweise nicht erfolgreich durchführen können. Durch Selektion werden ferner in dem neuen Biotop solche Mutate ausgerottet werden, die — sei es direkt in ihrem phänotypischen Effekt, sei es infolge der durch sie bewirkten Störung im Zusammenspiel der Gene — abgeschwächt lebensfähige Kombinationen hervorrufen. Dafür, dass durch einen Kampf ums Dasein im neuen Biotop ein demselben noch besser angepasster Typ entsteht als es der durch seine Präadaptationen zur Besetzung dieses Lebensraums befähigte gewesen wäre, gibt es keine sicheren Anhaltspunkte. Eine Reihe von Tatsachen spricht sogar eindeutig dagegen. Dies geht aus Untersuchungen hervor, in denen junge Höhlentiere, d. h. Individuenbestände, deren Vorfahrenschaft erst seit einer kurzen geologischen Vergangenheit in Höhlen leben, morphologisch, physiologisch und genetisch untersucht werden konnten. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen zeigen eindeutig, dass bei der Herausbildung einer «typischen» Höhlenform keineswegs ein orthogenetisches Fortschreiten der Spezialisierung zu beobachten ist, wie man früher glaubte, sondern dass das End«ziel», der völlig blinde und pigmentlose Typus, das Resultat aus der Häufung sehr zahlreicher und richtungsloser Mutate ist, von welchen jedes einzelne allein womöglich nur eine geringe Wirkung besitzt. Je biologisch unwichtiger das der Reduktion anheimfallende Organ ist, oder je günstiger die Lebensbedingungen, unter denen ein Organ der Rückbildung anheim-

fällt, sind, desto deutlicher tritt die Planlosigkeit in der regressiven Evolution in Erscheinung. Wir haben Gründe, anzunehmen, dass die bislang bei Höhlentieren «in statu nascendi» beobachteten Tatsachen auch für die regressive Entwicklung anderer Organe als Auge oder Pigmentierungssystem gelten. <sup>23)</sup>

Als ich vor mehr als 15 Jahren durch Herrn Chr. Brüning eine Anzahl von sofort nach dem Tode fixierten Individuen des kubanischen blinden Höhlenfisches *Stygicola dentatus* erhielt, <sup>22)</sup> fiel mir deren ausserordentlich verschieden starke Pigmentierung auf. Alle Tiere stammten aus derselben Höhle und waren annähernd gleich gross, rassenmässige oder durch verschiedenes Alter bedingte Unterschiede konnten es also nicht sein. Zudem dürften die Cenotes auf Cuba nur einmal durch den Vorfahren der heutigen dortigen Höhlenfische besiedelt worden sein. Diese gehören zu den sonst (ausser einer Form in Yucatan 16 a) rein marinen *Brotulidae*, einer Familie, welche vorzugsweise in grösseren Meerestiefen lebt und auch unter ihren marinen Vertretern blinde Arten hat. Die Besiedlung der kubanischen Höhlen dürfte vor der Hebung der Insel erfolgt sein. Durch diesen einmaligen geologischen Vorgang wurden die Fische in den Höhlen von weiterem Verkehr mit dem Meere abgeriegelt. Wenn sie dennoch in ihrer Färbung so grosse Unterschiede aufweisen, einige von ihnen normal pigmentiert sind, andere jegliches Pigment verloren haben und wieder andere Übergangsstadien zwischen diesen Extremen darstellen, so ist zu schliessen, dass 1. mehrere Gene an der Hervorbringung dieser Farbtypen beteiligt sind und 2. dass unter den Bedingungen des Höhlenlebens ein Merkmal variabel ist, welches biologisch für den Organismus bedeutungslos ist. Eine Durchmusterung sowohl der älteren Literatur, besonders der Veröffentlichungen EIGENMANNs <sup>11)</sup> über die blinden Höhlenwirbeltiere Nordamerikas, wie auch ein Studium der neueren ökologischen Literatur brachte dann schnell eine ganze Reihe von Tatsachen zu Tage, welche sich der Vorstellung bestens einfügten, dass unter den Bedingungen des Höhlenlebens unwichtig gewordene Organe, in erster Linie ausser dem Pigmentierungssystem die Augen, eine viel grössere Variabilität zeigen als zusammenfassende Darstellungen es vermuten lassen. Schon EIGENMANN berichtet bei verschiedenen der von ihm untersuchten Arten wie *Amblyopsis*, *Troglichthys*, *Typhlichthys*, *Stygicola* und *Lucifuga* über asymmetri-

schen Bau der beiden Augen desselben Individuums, über verschiedene starke Degeneration des Auges unabhängig vom Alter des Individuums, von relativ schnellem Schwinden einzelner Teile des Auges bei der einen Art und der relativ guten Erhaltung eben dieses Teils bei einer anderen (vergl. Tabelle 4, S. 134); selbst hypertrophische Bildungen, etwa eine besser ausgebildete Retina in einem relativ kleinen Auge kommt bei *Forbesichthys* vor, während der ancestrale *Chologaster* zwar ein grösseres Auge, aber eine dünnere Sehzellschicht hat. Ebenso ist die Geschwindigkeit der Degeneration bestimmter Teile des Auges im individuellen Leben bei verschiedenen Individuen durchaus verschieden. Eine genetische Untersuchung eines der EIGENMANNschen Objekte erschien aus technischen Gründen unausführbar, dasselbe galt von anderen höhlenbewohnenden Fischen Afrikas und Südamerikas. Der später unsere Kenntnisse so stark fördernde *Anoptichthys* war noch nicht entdeckt. Ich beschloss daher, zunächst eine Untersuchung von *Asellus aquaticus* vorzunehmen, über dessen unterirdisch lebende Populationen in der Piuca in der Literatur berichtet wird, dass sie mit zunehmender Entfernung vom Grotteingang die Höhlentiermerkmale, blind und pigmentlos, immer deutlicher zeigten. Ausser den Fundorten in der Piuca war zudem von STAMMER ein weiterer in der Grotte von Trebiciano bekannt gemacht worden. In den Jahren 1934—1936 wurde ein reichliches Material von den verschiedenen Fundorten gesammelt und zu Züchtungszwecken teilweise jahrelang gehalten. Das Ergebnis dieser Untersuchungen steht in einer höchst bemerkenswerten Parallele zu demjenigen, das die amerikanischen Autoren an dem idealen Objekt, *Astyanax-Anoptichthys*, später erzielten. Die Übereinstimmungen gehen soweit, dass kaum zu bezweifeln ist, dass die bei zwei systematisch weit entfernten Formengruppen beobachteten Gesetzmässigkeiten für die Evolution von Höhlentiermerkmalen in andern Tiergruppen ebenfalls gelten und darüber hinaus wahrscheinlich grundsätzlich auch auf andere degenerative Evolutionsprozesse angewendet werden können. Vorausgeschickt sei, dass die in der Literatur vorhandene Angabe, dass mit zunehmender Entfernung vom Höhleneingang sich der «Anpassungs» grad der Wasserasseln ans Höhlenleben, z. B. durch zunehmenden Pigmentverlust, in dieser Form nicht bestätigte. Gemischte Populationen, in denen sich also pigmentierte bis nichtpigmentierte Individuen mit allen möglichen

Zwischenstufen treffen lassen, kommen in der Piuca an zwei Stellen vor: <sup>26, 27)</sup> 1. im Grande Duomo, dem Gebiet direkt vor dem Wiederaustritt des unterirdischen Flusses unweit der Stadt Postumia und 2. in der Grotta nera, welche weit innen in dem von dem Fluss erbohrten Höhlensystem liegt. Alles Suchen nach Asseln an anderen zugänglichen Stellen zwischen diesen beiden Fundorten war vergeblich (Abb. 7). Ebenso enthält die Piuca

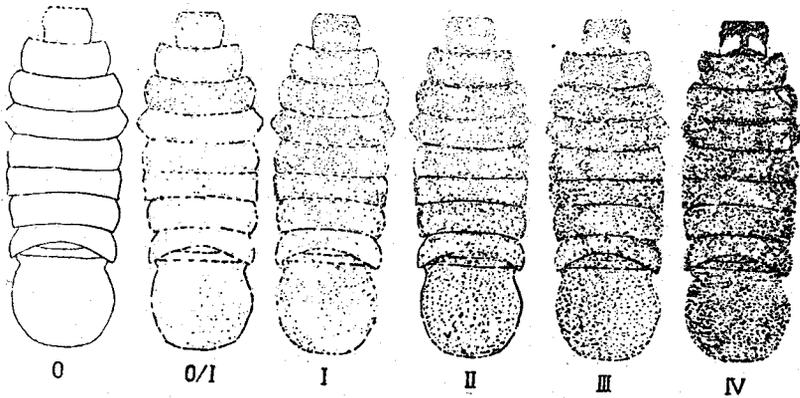


Abb. 7. Verschiedene Pigmentierungsstufen bei unterirdischen Asseln. In den Tabellen 1 und 2 sind die Farbstufen 0 als pigmentlos, O/I, I und II als schwach pigmentiert, III und IV als normal pigmentiert zusammengefasst. Übergangsstadien zwischen diesen Stufen sind ausserdem vorhanden. (nach C. und L. KOSSWIG, 1940).

nach ihrem Austritt aus dem Karst fast keine Asseln, die sich dagegen in kleinen Entwässerungsgräben, die bei Hochwasser mit dem Fluss in Verbindung stehen, in Mengen finden. Unter hunderten von oberirdischen Asseln wurde dort nur ein Exemplar gefunden, das statt des normalen schwarzen Augenpigmentes ein violettes besass. Vereinzelt derartige Varianten sind auch von anderen oberirdischen Fundplätzen gelegentlich berichtet worden. Im Grande Duomo lebt eine erstaunlich bunte Population, pigmentierte, schwach gefärbte und weisse Tiere leben hier nebeneinander. Ihr Augenpigment fehlt entweder ganz oder es ist schwarz oder violett. Wenn Augenpigment vorhanden ist, kann es bei den Tieren im Grande Duomo entweder reichlich ausgebildet sein, wie bei oberirdischen Tieren, oder es ist nur in geringen Spuren vorhanden. Über den Prozentsatz der verschiedenen Farbklassen unterrichtet die beistehende Tabelle 1. In der Grotta nera leben in kleinen Tümpeln, welche bei Niedrigwasser

im Sommer den Zusammenhang mit den Fluss ganz verlieren, Asseln der verschiedensten Farbstufen nebeneinander, ausser schwarzem Augenpigment gibt es auch hier lila und als weiteren Typ rotes Augenpigment; schliesslich gibt es unpigmentierte

**Tabelle 1**

Variabilität der Wasserasseln aus dem Grande Duomo (Postumia, Adelsberg). Alle Tiere haben normale Augenstruktur.

Körperfarbe	Augenfarbe	Anzahl		in Prozent		Durchschnitt beider Jahre
		1935	1936	1935	1936	
pigmentlos	pigmentlos	87	70	38.0	45.7	41.9
	schwarz	—	1	—	0.6	0.3
schwach pig- mentiert	pigmentlos	14	18	6.0	11.7	14.1
	pigmentarm (lila oder schwarz)	24		10.5		
	lila	2	—	0.9	—	0.5
	schwarz	44	33	19.1	21.5	20.3
normal pig- mentiert	pigmentarm	1	—	0.4	—	0.2
	schwarz	57	31	25.0	20.2	22.6
		Sa. 229	153			

Die Zusammenstellung erfolgte auf Grund der Angaben in Koswig, C. u. L. 1940, S. 19 — 21.

Augen und endlich solche Tiere, bei denen die mikroskopische Untersuchung mehr oder weniger weitgehend degenerierte Augen zeigt, aut die noch zurückzukommen sein wird. Auffällig ist es, dass innerhalb dieser kleinen Tümpel Pigmentlosigkeit der Augen nur bei mindestens fast pigmentlosen Individuen zur Beobachtung kommt, und dass auch die Augenfarben violett und rot sich nicht bei den so stark wie oberirdische Tiere pigmentierten Asseln finden. Der Typ mit wenig Pigment in den Augen, der für den Grande duomo typisch war, wurde niemals beobachtet. Die Ta-

belle 2. gibt eine Zusammenstellung der verschiedenen Klassen, die wir unterscheiden konnten. Innerhalb des unterirdischen Ver-

**Tabelle 2.**

Variabilität der Wasserasseln aus der Grotta Nera (Crna Jama) in Postumia (Adelsberg). Unter den unpigmentierten Tieren gibt es eine grössere Zahl von blinden Exemplaren.

Körperfarbe	Augenbau und -pigment		Anzahl		in Prozent		Durchschnitt beider Jahre
			1934	1935	1934	1935	
pigmentlos	blind,	pigmentlos	26	41	10.3	13.3	11.8
	normal,	pigmentlos	63	24	25.0	29.0	27.0
	»	rot	3	3	1.0	3.6	2.3
	»	lila u. dunkellila	7	5	2.8	6.0	4.4
	»	schwarz	20	—	8.0	—	4.0
.....							
schwach pigmentiert	»	pigmentlos	4	—	1.6	—	0.8
	»	rot	4	1	1.6	1.2	1.4
	»	lila u. dunkellila	55	22	21.6	26.5	24.0
	»	schwarz	66	17	26.0	20.0	23.0
.....							
normal pigmentiert	»	schwarz	4	—	1.6	—	0.8
.....							
			Sa. 252	83			

Die Zusammenstellung erfolgte auf Grund der Tabellen auf S. 25 in Kosswig, C. u. L., 1940.

laufs der Piuca, nahe ihrem Eintritt in den Karst fand ich eine dritte *Assellus*-population, mehr als 2 km von der Grotta nera entfernt. Diese besteht ausschliesslich aus unpigmentierten Tieren, und alle sind «blind». (vergl. Tabelle 3.). Im Lauf des Timavo, der nicht wie die Piuca zum System des Schwarzen Meeres, sondern dem der Adria gehört, hatte bereits STAMMER in der Grotta di Trebiciano *Asellus aquaticus* in pigmentlosen Exemplaren gefunden. Das von mir aus derselben Höhle gesammelte Material besteht ebenfalls nur aus pigmentlosen Tieren, unter ihnen zahlreiche blinde mit höchst eigenartig degenerierten

Augen. Wie schon gesagt, erscheinen blinde Tiere nur unter den pigmentlosen. Die Art und der Grad der Augenreduktion wech-

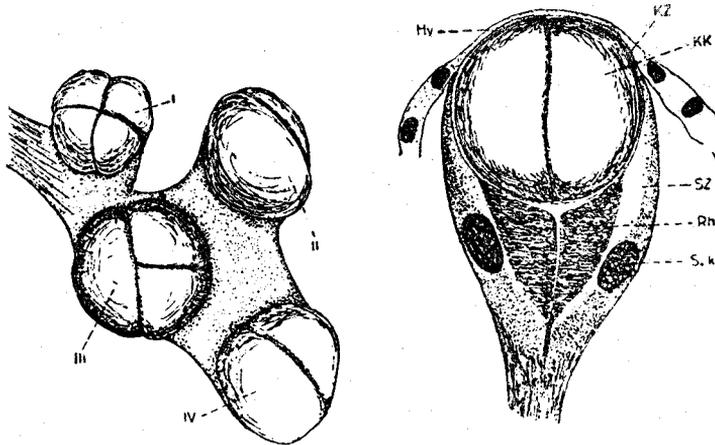


Abb. 8. Bau eines normalen *Asellus aquaticus*-auges, I-IV, die vier Fazettenaugen. Rechts: schematischer Schnitt durch ein Fazettenauge: Hy = Hypodermis, KK = Kristallkörper, Kz = Kern der Kristallkörper bildenden Zelle, Sz = Sehzelle, Rh = Rhabdom, Sk = Kern der Sehzelle. Nach de LATTIN, 1938.

seln von Population zu Population und von Tier zu Tier ganz ausserordentlich, nur einige wenige, besonders typische Beispiele hierfür können auf den folgenden Abbildungen gegeben werden. (vergl. auch Tabelle 3) Bei der Augenreduktion fallen vor allem

### Tabelle 3.

Die Zahl der blinden Individuen und derer mit normalen, aber pigmentlosen Augen aus verschiedenen Populationen istri-anischer Höhlenasseln. Alle Tiere sind auch am Körper völlig pigmentlos.

Beschaffenheit der Augen	Grotta nera 1984/5	Trebiciano 1985	Planina 1986
normaler Augenbau	87 (66.5 %)	6 (12.7 %)	—
blind, d. h. alle verschiede- nen Stufen anormal strukturiertes Augen.	37 (33.5 %)	41 (87.3 %)	81 (100 %)

folgende Tatsachen sofort auf: 1. die Asymmetrie des Reduktionsgrades beim gleichen Individuum. Während eine Körperseite noch ein relativ wohl entwickeltes Auge besitzen kann (Abb. 9.), ist das der andern Seite viel stärker rückgebildet. Die gleiche Erscheinung ist bereits von EIGENMANN bei (siehe unten auch *Anoptichthys*) *Amblyopsis* eingehend beschrieben worden. Bei diesem Höhlenfisch ist eine fortschreitende Regression des Auges während des individuellen Lebens des Fisches ausserdem sehr deutlich. Dasselbe gilt für die beiden californischen blinden Gobiiden *Typhlogobius* und *Lethops*. Bei diesen funktioniert das Auge wahrscheinlich beim Jungfisch noch ganz normal und erst nachdem dieser sich mit zunehmendem Wachstum in seine mehr oder weniger dunklen Mikrocavernen zurückgezogen hat, beginnt die Involution des überflüssig gewordenen Sehapparats. Im Vergleich zu diesen «blinden» Gobiiden ist, also bei *Amblyopsis* der Reduktionsvorgang auf frühere Entwicklungsstadien verlegt, was umso leichter verständlich ist, als ja bei dieser Art auch der Jungfisch im dauernden Dunkel lebt. Bei *Anoptichthys*, welcher seit Generationen am Licht gezüchtet wird, ist bisher über die Anlage des Auges im Embryo und sein Aussehen bei Jungfischen nichts bekannt geworden; sollte, was sehr wahrscheinlich ist, auch bei dieser Art eine im individuellen Leben fortschreitende Degeneration des Auges erfolgen, so wird diese jedenfalls durch den Aufenthalt im Licht in keiner Weise beeinträchtigt oder vermindert. Bei *Asellus aquaticus* haben wir keine embryologischen Untersuchungen machen können, sodass nichts über entsprechende Rückbildungsprozesse<sup>29)</sup> mit zunehmendem Alter eines Tiers bekannt ist. Bilder, die DE LATTIN von verschiedenen alten Exemplaren von *Asellus cavaticus* bekanntgegeben hat, sprechen allerdings dafür, dass auch bei cavernicolen Crustaceen eine analoge Regression des Auges stattfindet wie bei den hierauf besser untersuchten Fischen (und Amphibien, z. B. *Typhlotriton* nach EIGENMANN<sup>12)</sup> 2. Die Rückbildung des Sehapparates folgt sichtlich nicht einem bestimmten Prinzip, etwa der Art, dass zuerst die peripheren Teile des Auges reduziert würden und dann die Degeneration auf stärker betroffenen Stadien zentripetal fortschritte. In einigen Fällen macht das Auge einen embryonalen Eindruck, während der Nervus opticus relativ wohlentwickelt ist; in andern aber werden Kristallkörper in dem Augenrudiment ausgebildet, der Nervus opticus jedoch hat entweder keine

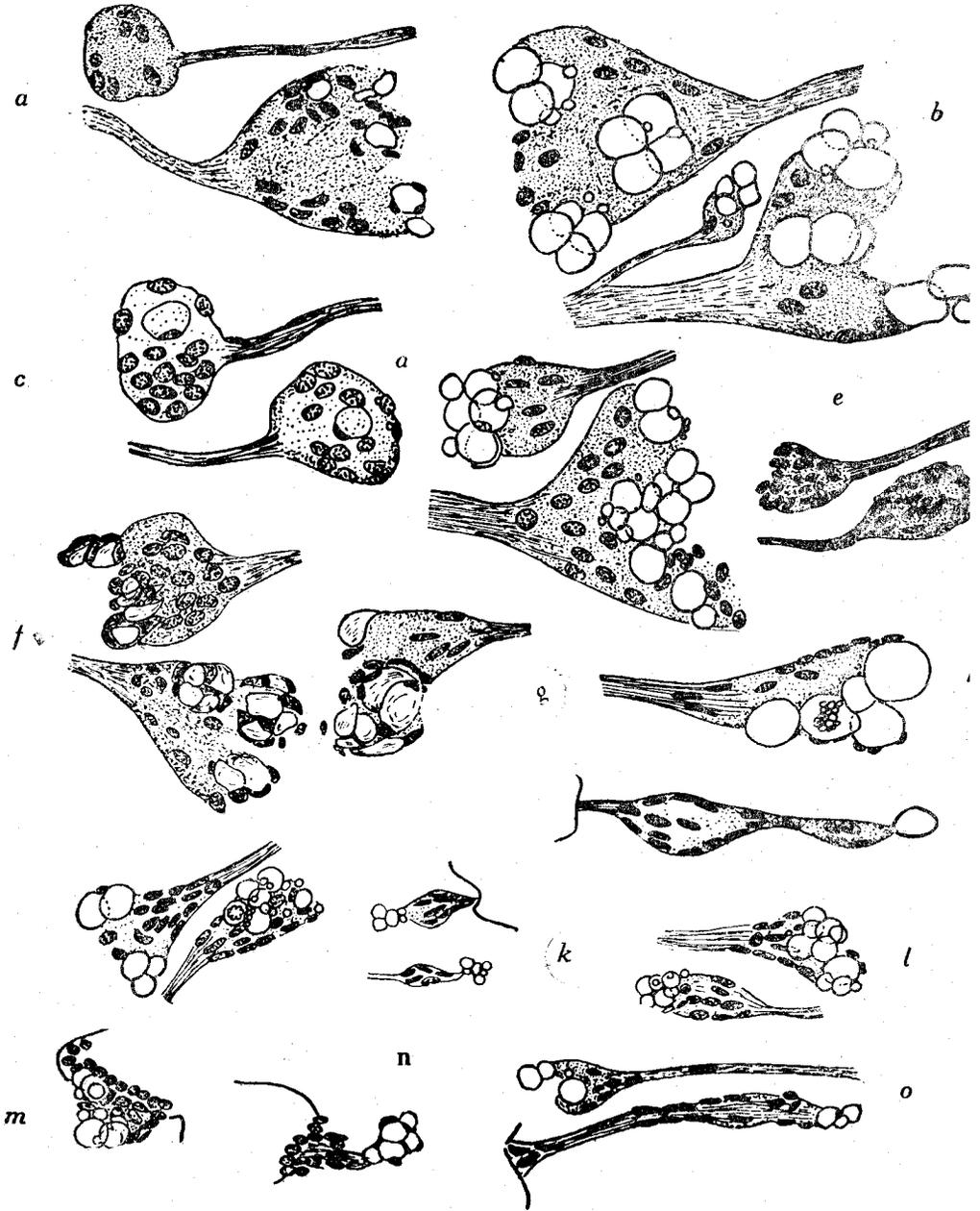


Abb. 9. Rückgebildete Augen verschiedener Tiere aus den *Asellus aquaticus*-populationen aus Grande duomo (a-e), Planina (f-g) Trebiciano (h-o). Mit Ausnahme der Abbildungen g, m, n, sind jeweils beide Augen desselben Tiers dargestellt, um die Asymmetrie der Ausbildung des reduzierten Auges zu zeigen. (Nach C. und L. KOSSWIG, 1940).

faserige Struktur oder ist weitgehend geschrumpft, wie bei einigen der Trebiciano-tiere, bei denen das Augenrudiment direkt dem Lobus opticus aufgesetzt erscheint, was umso erstaunlicher ist, als das Crustaceenaugauge sich ja nicht vom Gehirn her entwickelt, sondern ein Derivat der Haut ist. Ferner wechselt bei *Asellus aquaticus* die Zahl der Kerne im degenerierten Auge, ebenso die Struktur der Kerne; die Anzahl der Kristallkörper kann gegenüber dem Normalzustand sogar erhöht sein \*), ihre Lokalisation innerhalb des Rudiments wechselt stark. Der Vergleich der rückgebildeten Augen bei cavernicolen Fischen und Amphibien nach EIGENMANNs Angaben zeigt auch bei jenen die Planlosigkeit in der Art der Rückbildung wenigstens bei den verschiedenen Arten und beim best untersuchten *Amblyopsis* (Tabelle 4) auch innerhalb der Spezies. Ich habe versucht, einige dieser Daten in der folgenden Tabelle 4 zusammenzustellen.

Eine Regelmässigkeit im Degenerationsvorgang des Auges bei unsern Höhlenasseln liegt höchstens insofern vor, als dieser offenbar erst dann beginnen kann, wenn Pigmentierung nicht allein des Körpers, sondern auch des Auges nicht mehr stattfindet. Nie haben wir in unserm Material ein am Körper deutlich pigmentiertes Individuum ohne Augen, und an dessen Stelle womöglich nur einen Pigmentfleck besitzend, angetroffen. Wie aus den Tabellen 1 und 2 hervorgeht, kann voll entwickeltes schwarzes Augenpigment noch bei am Körper schon ganz pigmentlosen Tieren vorkommen. In vielen Fällen aber eilt die Depigmentierung der Augen dem Pigmentverlust auf dem Körper voraus und mehr oder weniger schwach pigmentierte Tiere können farbstofflose oder farbstoffarme Augen besitzen. In einer Reihe von Fällen wird schliesslich anstelle des typischen schwarzen Pigments ein lila oder roter Farbstoff gebildet (worin man wiederum eine ganz «unnötige» Variante im Rahmen des Reduktionsvorganges sehen

Die teilweise Erhöhung der Zahl der Kristallkörper in einem degenerierenden Auge bei *Asellus* findet ein interessante Parallele bei der teilweise schuppenreduzierten Gattung *Anatolichthys*: Innerhalb der *Cyprinodontinae* ist die Zahl der Schuppen in der Längsreihe ein ausserordentlich konstanter Charakter; fast bei allen Arten der Gattung *Anatolichthys* findet sich sowohl in Populationen mit einigermaßen normal ausgebildetem Schuppenkleid als auch in solchen Populationen, deren Individuen teilweise nackt sind, nicht nur meist eine Erhöhung der Zahl der Schuppen auf mehr als 30 (im Höchstfall 48!), sondern ausserdem innerhalb jeder Population eine sehr bemerkenswerte Variabilität für dieses Merkmal.

Tabelle 4.

Reduktion einzelner Teile des Auges bei einigen nordamerikanischen Höhlenfischen (*Amblyopsidae*) und Höhlensalamandern (nach EIGENMANN).

Gattung und Art	Augenmuskeln	Skleralknorpel	Linse	Pigmentepithel	Stäbchen	Zapfen	Nervus opticus
<i>Amblyopsis spelaeus</i>	grosse individuelle Variabilität; asym. Ausbildung; einige fehlen	disproportioniert im Vergleich zur Kleinheit des Auges	individuell versch. manchmal fehlend.	stark entwickeltes Pigment	fehlen	Zapfen-ähnliche Strukturen vorh.	bei Tieren von mehr als 25 mm nicht bis Gehirn verfolgbar.
<i>Typhlichthys subterraneus</i>	fehlen	fehlen	manchmal vorh.	ohne Pigment	fehlen	fehlen fast ganz	vorhanden
<i>Troglichthys rosae</i>	höchstens 3 Muskeln, oft asymmetrisch	ähnlich <i>Amblyopsis</i>	in sehr reduzierter Form vorhanden	Pigment distal stärkst entwickelt	fehlen	fehlen	fehlt
<i>Typhlotriton spelaeus</i>	alle 6 vorhanden	verschwinden mit Metamorphose	normal	normal	bei Larve normal; während u. nach Metamorphose Rückbildung: schliesslich gehen beide Strukturen ganz verloren		vorhanden
<i>Typhlomolge rathbuni</i>	fehlend	praktisch fehlend, gelegentlich asymmetrisch	fehlt	sehr dünnes Pigmentepithel vorhanden	fehlen	fehlen	vorhanden

kann. Sobald aber auch nur noch Spuren von Pigment, sei es auf dem Körper, sei es in den Augen vorhanden sind, tritt keine Degeneration des Auges ein. Diese Korrelation zwischen Ausfall der Pigmentbildung und Beginn der Änderung der typischen Augenstruktur bietet ein interessantes entwicklungsphysiologisches Problem. Jedenfalls verhalten sich die Höhlenasseln in dieser Beziehung anders als die von WOLSKY und HUXLEY studierten «blinden» *Gammarus chevreuxi*, bei denen Ausfall eines bestimmten Pigments eben deswegen erfolgt, weil die dieses Pigment tragenden Zellen des Auges genbedingt fehlen. Doch ist die bei *Asellus aquaticus* beobachtbare Regel jedenfalls nicht von allgemeiner Gültigkeit. Bei cavernicolen Fischen, soweit sie bezüglich ihres Pigmentierungsgrades überhaupt noch Variabilität zeigen, können relativ reichlich pigmentierte Individuen blind sein. Bei *Typhlobagrus kronei* z. B. berichtet PAVAN <sup>31)</sup> dass die Augen ebenso wie der Nervus opticus bei der überwiegenden Mehrzahl der Tiere vollkommen fehlen, nur sehr selten wurden Fische mit zwei lediglich stark rückgebildeten Augen beobachtet, zweimal auch Tiere mit einem Auge nur auf einer Körperseite von andern Autoren beschrieben. Die Pigmentierung dieses Höhlenwelses ist meist etwas schwächer als die seines nächsten Verwandten, *Pimelodella transitoria*; PAVAN <sup>31)</sup> bezeichnet die Färbung des letzteren als grau bis dunkelgrau. Unter den von ihm untersuchten *Typhlobagrus kronei* waren 15 ebenso gefärbt wie ihre freilebenden Verwandten, 49 waren hellgrau, 27 gräulich gelb und 9 pigmentlos. Keines dieser Tiere besass auch nur die Spur eines Auges oder des Nervus opticus. Bei *Anoptichthys* kann man nach den Angaben von BREDER und GRESSER höchstens eine gewisse Parallelität zwischen Häufigkeit und Grad der Augenreduktion und der Pigmentrückbildung des Körpers feststellen, wie aus der folgenden Tabelle dieser Autoren (1941, pag. 124) hervorgeht:

In der als blind bezeichneten Gruppe ist das sehr kleine Auge weitgehend degeneriert und ins Innere verlagert, allseitig wird es von einem Pigmentepithel umschlossen, Iris und Linse fehlen. Die Schicht der Zapfen und Stäbchen ist schlecht entwickelt, <sup>15)</sup> meist fehlen erkennbare Sehelemente ganz, wie auch die äusserc nukleäre Schicht. Die Chorioidealdrüse ist wohlentwickelt, der Nervus opticus schwach, mit wenigen Fasern und mit embryonal gebliebenen Nervenzellen durchsetzt. Bei den Fi-

**Tabelle 5** (nach BREDFR und GRESSER <sup>6)</sup>)

Häufigkeit der Rückbildungsstufen des Auges bei *Anoptichthys* aus La Cueva Chica bei verschiedenen Pigmentierungsgraden. (119 Individuen).

Ausbildungsgrad des Auges	Pigmentierungsgrad in Prozent der Individuen				
	pigmentlos	wenig	mässig	erheblich	voll
blind <sup>1)</sup>	98	—	2	—	—
versenktes Auge, von Haut bedeckt	56	23	11	—	—
versenktes Auge, nicht von Haut bedeckt.	—	62	15	15	8
normales Auge, einschliesslich Mikrophthalmie	2	23	28	23	24

1) Zwei dieser Fische nur auf einer Seite blind.

schen mit versenkten Augen ist gelegentlich eine Linse vorhanden, das Sehepithel aber wenigstens in grossen Gebieten defekt, eine äussere Augenkammer gelegentlich vorhanden; beim unbedeckten Auge, das ebenfalls leicht versenkt ist, sind Iris, Linse und vordere Augenkammer zwar regelmässig vorhanden, doch ist die Retina auch bei diesem Typ meist noch teilweise defizient und dementsprechend auch der N. opticus nur kümmerlich entwickelt. BREDFR und GRESSER <sup>15)</sup> betonen auch für ihr Objekt die Häufigkeit asymmetrischer Bildung der reduzierten Augen desselben Individuums in diesen drei Gruppen.

Die angeführten Beispiele werden reichen, um zu beweisen, dass eine für Populationen aus der Natur geradezu unerwartete Variabilität für biologisch bedeutungslos gewordene Organe eine regelmässige Erscheinung wenigstens für junge Höhlenbewohner ist. Man kann erwarten, dass bei älteren *Cavernicolen*, bei denen allmählich zahlreiche Gene, die alle mehr oder weniger in der gleichen Richtung wirken, sich angereichert haben können, der Grad der Variabilität geringer wird. Immerhin haben Untersuchungen von DE LATTIN gezeigt, dass noch bei sicher alten Höhlentieren, <sup>28)</sup>; <sup>29)</sup> wie z. B. den verschiedenen Arten der Gattung *Titanethes* nicht allein der Reduktionsgrad des Auges bei verschiedenen Arten verschiedenen ist, sondern dass darüber hinaus auch räumlich voneinander getrennte Popu-

lationen der gleichen Spezies durch Unterschiede im Bau des rückgebildeten Auges erkannt werden können, wie schliesslich auch noch in der gleichen Population (Abb. 10.) individuelle

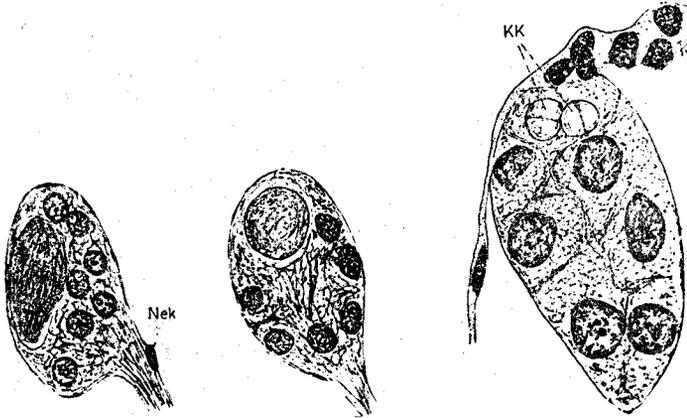


Abb. 10. Verschiedenartiger Rückbildungsgrad der Augen beim «alten» Höhlenbewohner *Titanethes albus* (nach de LATTIN, 1938). Alle Tiere aus Smogania; KK.=Kristallkörper, Hy.=Hypodermis. Nek.=Neurilemmkern.

Verschiedenheiten vorhanden sein können, die allerdings in Betracht des allgemein schon erreichten hohen Rückbildungsgrades der Augen erst dann auffällig werden, wenn man sie mit den Verhältnissen bei jungen Höhlentieren vergleicht.

DE LATTINs Untersuchungen haben übrigens auch noch ein anderes entwicklungsphysiologisches Problem aufgeworfen, zu welchem eine Parallele bei Augenmutanten der *Drosophila*, z. B. *eyeless*, vorliegt. Bekanntlich manifestiert sich *eyeless* häufig asymmetrisch, verhält sich also in der Beziehung wie manche der blinden Asseln. Hand in Hand mit dem Ausfall des Auges bei den *eyeless* Fliegen geht eine Degeneration auch der proximalen Teile des Sehapparats. DE LATTIN fand, dass bei den Asseln aus der Planinahöhle, in welcher überhaupt keine Tiere mit normaler Augenstruktur vorkommen, mit den Veränderungen im Auge selbst auch solche im Gehirn, und nicht etwa nur im Lobus opticus vorkommen, indem die Kerne einerseits durch ihre grosse Dichte und andererseits durch ihre anormale Färbbarkeit auffallen.

Über die Art der genotypischen Bedingtheit der Reduktionserscheinungen ist noch nicht sehr viel bekannt. Daran, dass die untersuchten Merkmale erblich sind, kann kein Zweifel sein. Wie oben schon erwähnt, wurden blinde *Anoptichthys* ohne Melaninpigmente seit vielen Generationen wie andere Aquarienfische am Licht gezüchtet, ohne etwas von ihren Höhlentiermerkmalen einzubüssen. Wir haben *Asellus aquaticus* aus Höhlen über ein Jahr unter dauernder Beobachtung gehabt. Die Mehrzahl der Tiere änderte ihren Typus nicht und unter den Bedingungen in unserm Laboratorium gezüchtete Tiere entwickelten wieder Merkmale wie die, die uns schon von der betreffenden Höhlensippe bekannt waren. Nur recht selten kamen meist geringfügige Verfärbungen vor, indem bei einzelnen als pigmentlos notierten Tieren sich später noch Pigment zu bilden begann. So hatten wir unter 73 ursprünglich als ohne Körper- und Augenpigment notierten Nachzuchtieren 3, welche in ihren Augen einen zarten Anflug rötlichen Pigments entwickelten, der weiterhin zu deutlichem rot bei zwei Tieren, bei einem zu schwach schwarzem Augenpigment führte; bei diesen Tieren wurde der Körper nur im Kopfteil ganz schwach pigmentiert. Bei einigen ursprünglich am Körper garnicht pigmentierten Asseln mit lila Augenpigment wurde eine Dunkelung des letzteren zu schwarz beobachtet. Hand in Hand mit dieser Veränderung wurde eine geringe Zunahme der Pigmentierung auch auf dem Körper meistens beobachtet. Die Merkmale unserer Höhlenformen sind also mindestens weitgehend umweltstabil. Die erbliche Bedingtheit der verschiedenen Typen erhellt weiterhin aus folgenden Tatsachen: 1. dem Vorkommen verschiedener Phänotypen unter identischen Bedingungen im gleichen Höhlenbiotop; 2. In Nachkommenschaften aus Sammelbecken, in denen alle am natürlichen Fundort vorhandenen Farbtypen gemischt gehalten wurden, ging ein buntes Durcheinander aller möglichen Kombinationen hervor.; 3. aus Sammelbecken, in denen phänotypisch einander mehr oder weniger ähnliche oder gleiche Phänotypen zusammengehalten wurden, erhielten wir von einzelnen mit Brutsack isolierten Weibchen sehr verschiedene Phänotypen, von pigmentierten bis zu unpigmentierten, dann, wenn beide Eltern reichlich pigmentiert waren; 4. Dagegen nimmt die Zahl der wenig pigmentierten oder unpigmentierten dann deutlich zu, wenn beide Eltern ihrerseits nur schwach oder garnicht pigmentiert waren; 5. es kom-

men jedoch Ausnahmefälle vor, indem von schwach pigmentierten Eltern stark gefärbte Jungtiere entstanden oder zwei rot-äugige Eltern schwarz- oder lilaäugige Nachkommen hatten. Aus diesen letzteren Kreuzungen ist besonders deutlich zu schliessen, dass an der Hervorbringung der Farbunterschiede mehrere Gene beteiligt sein müssen und sich unter denselben auch einige befinden, die in ihrer Wirkung komplementär sind. Kreuzungen zwischen oberirdischen normalen Tieren und Angehörigen einer Höhlensippe konnten wir seinerzeit nicht mehr mit Erfolg durchführen. Diese Kreuzung wurde jedoch bei Fischen erhalten, indem ein dem oberirdischen *Astyanax* ganz gleichender Fisch mit einem blinden und melaninlosen *Anoptichthys* erfolgreich gepaart wurde. Die Nachkommenschaft ist höchst bemerkenswert<sup>2.)</sup>: zunächst entwickelten sich alle  $F_1$ -individuen ganz normal wie der geäugte und normalgefärbte Elter. Im Alter von etwa 1 1/2 Jahren aber begann bei 25% der  $F_1$ -tiere eine Involution der Augen mit dem Resultat, dass einige Tiere ganz erblindeten, andere schattenempfindlich blieben. Im Alter von 3 Jahren verlor einer der Bastarde sein Pigment, blieb aber normal-sichtig. BREDER und RASQUIN machen darauf aufmerksam, dass die hier im Experiment erhaltenen Fische etwas an die Situation erinnern, die in der Cueva La Chica sich anscheinend in Laufe einiger Jahre einstellte: Hier wurden ursprünglich im Jahre 1936 nur blinde und melaninlose Fische gefangen; von ihnen stammen die im Handel befindlichen blinden Tiere ab. Ein erneuter Besuch im Jahre 1939 ergab wieder nur blinde und melaninfreie Fische, eben den «echten» *Anoptichthys jordani*. Im Jahre 1940 hatte sich die Situation aber geändert, im genannten Jahre ebenso wie 1942 wurden ausser den «echten» *Anoptichthys* auch alle möglichen Übergangsstadien zum normalen Flussfisch, *Astyanax*, gefunden. BREDER<sup>3.)</sup> gibt dazu die folgende Tabelle:

Tabelle 6.

	Blind	Eingesenktes		«normal» einschl. microphthalm
		von Haut überdeckt	Auge nicht über- deckt	
1936	100	—	—	—
1939	100	—	—	• —
1940	85	6	—	9
1942	61	4	21	14

	unpigmentiert	schwach pigmentiert	mittelstark pigmentiert	reichlich pigmentiert	voll pigmentiert
1936	100	—	—	—	—
1959	100	—	—	—	—
1940	90	2	6	2	—
1942	58	11	11	—	25

Die wahrscheinlichste Erklärung dieses Sachverhaltes ist wohl die, dass aus noch unbekanntem Gründen eine Invasion von Flussfischen in die Höhle erfolgte, dort Paarungen zwischen den neuen, geäugten und pigmentierten Einwanderern und den blinden Höhlenfischen stattfanden und sich so eine Bastardpopulation entwickelte, die in Anbetracht der immer noch innerhalb der Höhlenfische vorhandenen latenten Heterozygotie für bestimmte Gene von Anfang an zu einem mehr oder weniger bunten Gemisch verschiedener Phänotypen führte. Man wird auf weitere regelmässige Untersuchungen derselben Höhle in kommenden Jahren gespannt sein dürfen. Jedenfalls sprechen die wenigen, bislang von diesem interessanten Objekt vorliegenden Daten für die Beteiligung recht zahlreicher Gene an der Hervorbringung der sogenannten Höhlentiermerkmale. Noch in einem weiteren Fall verhalten sich  $F_1$ -bastarde in diesen Fischkreuzungen so, wie es andere natürliche Rassenbastarde tun: intermediär, <sup>8)</sup> was bei Bastarden natürlicher Rassen oder Arten fast immer das Ergebnis polymerer Genwirkung ist; die blinden Fische aus der Cueva la Chica sind (worauf noch zurückzukommen sein wird) negativ phototaktisch. Blinde Tiere aus einer anderen Höhle (Cueva de los Sabinos) aber sind seltsamerweise positiv phototaktisch. Die  $F_1$ -bastarde sind blind wie beide Elternformen, woraus auf mindestens weitgehend identischen Genbestand für Augenrückbildung geschlossen werden muss, bezüglich ihrer phototaktischen Reaktion aber verhalten sie sich intermediär, also praktisch neutral.

Mit Angaben über das phototaktische Verhalten in der *Astyanax-Anoptichthys*-Gruppe wird bereits ein weiterer interessanter Punkt der Untersuchungen BREDERs und seiner Mitarbeiter berührt: Mehr oder weniger blinde Populationen gibt es ausser in der bislang erwähnten Chica-Höhle im Verlauf desselben unterirdischen Flusses, der in den Rio Tampaon im Staat San Luis Potosi in Mexiko unweit der Chica-höhle einmündet. (vergl.

die Karte nach BREDER). Der am meisten im Oberlauf gelegene Fundort, Pachon, enthält eine Population, welche als besondere Species, *Anoptichthys antrobius*, beschrieben worden ist; doch bilden die anderen Populationen in den Höhlen (Abb. 11.) Sabi-

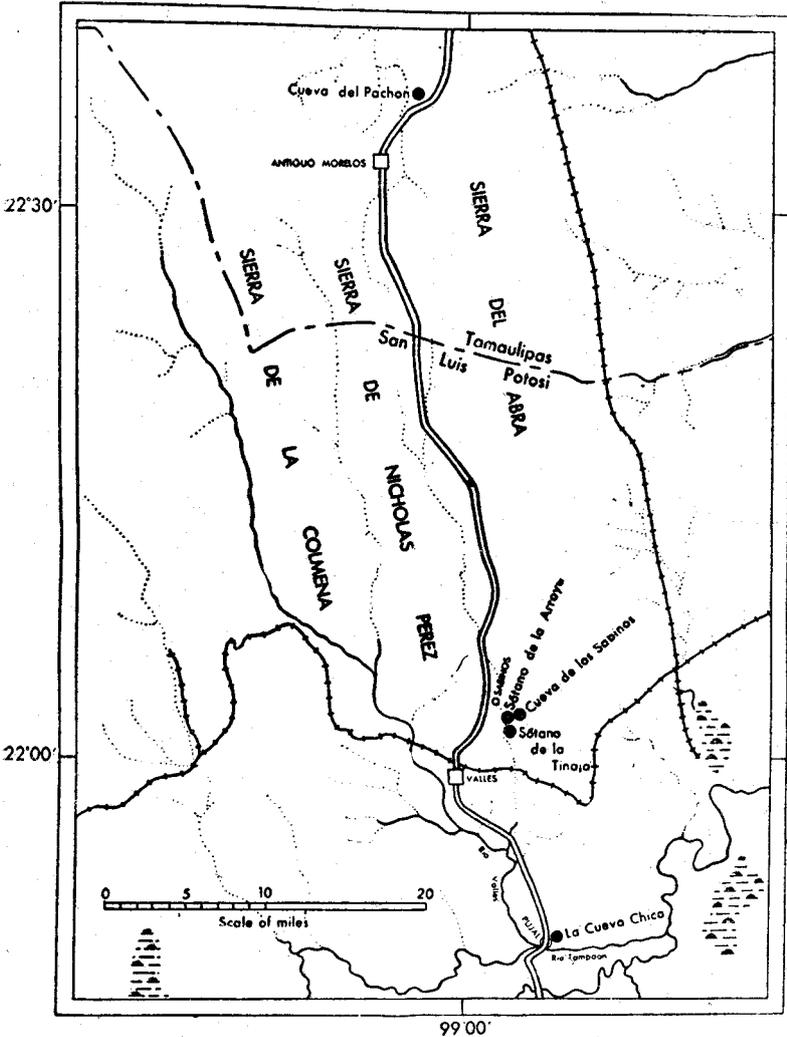


Abb. 11. Die Fundorte von Formen des *Anoptichthys* aus Höhlen Mexicos (nach BREDER und RASQUIN, 1947).

nos, Tinaja und Arroya Übergangsstufen zu *A. antrobius* in den benutzten systematischen Charakteren. Bezüglich der Augentrück-

bildung, welche für alle genannten Höhlenformen gilt-geäugte Fische wie seit 1940 in der Chica-höhle wurden in ihnen nie beobachtet, ist Genaueres nur für die Sabinos-fische bekannt<sup>4</sup>): Ihr Auge scheint immer stärker degeneriert zu sein als das der «blindesten» Chica-tiere, von der Retina ist überhaupt nichts erhalten geblieben und das Augenrudiment ist nichts als eine stark pigmentierte kleine Cyste; mindestens bei einem Teil der Tiere ist der Nervus opticus nicht mehr zu entdecken. In der Färbung unterscheiden sich die Fische aus den vier weiter innen gelegenen Höhlen (Sabinos, Finaja, Arroya, Pachon) auch von den blinden und melaninlosen Chicafischen. Letztere machen einen ganz silbrigen Eindruck, besonders die am Licht gezüchteten Exemplare. Die Ursache hierfür ist die reichliche Guaninablagerung in der Haut dieser Fische, welche noch bedeutend zunimmt, wenn die Tiere am Licht gehalten werden. Mit Ausnahme eines Teils der Arroya-tiere haben die Fische der anderen Populationen eine mehr gelblich-rosa erscheinende Färbung und ihre durchbluteten inneren Organe scheinen stärker durch die Leibeshaut hindurch<sup>32</sup>). Die wenigen noch vorhandenen Melanophoren sind zumeist kontrahiert und beeinflussen das Farbbild nicht. Dieses wird bei nur geringer Ausbildung der Guanophoren im wesentlichen durch die Farbe des rötlich durchscheinenden Blutes und eine gelblich gefärbte reichliche Fettschicht dieser Fische bedingt, wie sie Flussbewohner und Chica-tiere nicht besitzen (Abb. 12.). Es müssen also stoffwechselphysiologische Unterschiede zwischen den Mitgliedern der verschiedenen Populationen vorliegen. In der Arroya-höhle ist ein Teil der Fische etwas pigmentiert («dusky»); solche Fische dunkeln auch am Licht noch nach. Hier liegt also ein Genotyp vor, bei dem im Rahmen der relativ geringen Melaninbildungsfähigkeit (bei völliger Blindheit!) in Abhängigkeit vom Licht die Pigmentbildung in Gang gesetzt wird. Der Fundort dieser Fische ist eine tiefe Einbruchshöhle, in deren vorderen Teil schwaches Tageslicht fällt. Mit Ausnahme der pigmentierten Individuen aus Arroya sind alle anderen unpigmentierten aus Arroya, Sabinos, Tinaja und Pachon positiv phototaktisch, eine insofern besonders bemerkenswerte Eigenart, als a. bei ihren Verwandten im Fluss negative Phototaxis im tierpsychologischen Versuch eindeutig nachgewiesen werden kann und b. bei einem blinden Höhlenbewohner positive Phototaxis eine höchst unzweckmässige

Eigenschaft ist. Offenbar konnten sich die Fische den Übergang zu positiver Phototaxis nur deswegen leisten, weil sie so weit entfernt von dem belichteten Höhlenausgang leben, dass sie nie in Gefahr geraten, sich ihrer phototaktischen Veranlagung

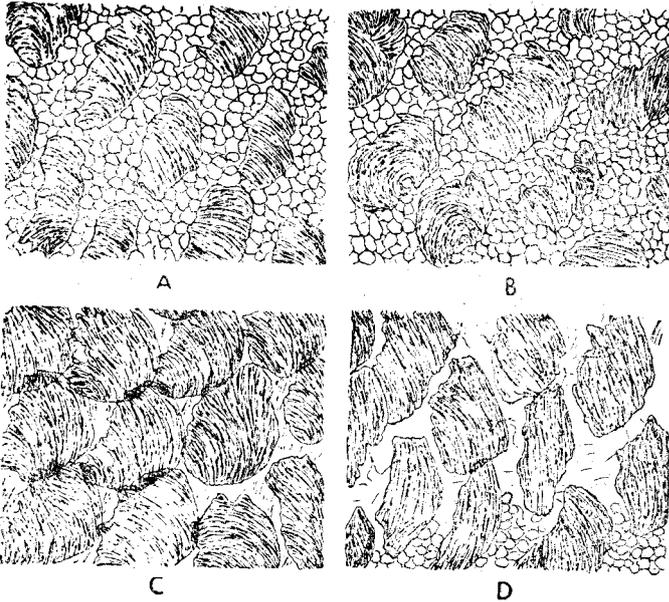


Abb. 12. Die Ablagerung von Guanophoren und gelbem Pigment im Fett bei praktisch melaninfreien *Anoptichthys*-fischen verschiedener Herkunft und unter verschiedenen Bedingungen. A: Fisch aus La Chica im Dunkeln, B: Fisch aus Cueva de los Sabinos im Dunkeln, C: Fisch aus la Chica im Licht, D: Fisch aus Sabinos im Licht. Man beachte die stärkere Veränderung der La Chica-fische. Die Zeichnungen sind aus der gleichen Körperregion entnommen. Die längsgestreiften Zonen entsprechen je einer Guanophore, die wabenartige Struktur dem gelblichen Fettgewebe. (nach RASQUIN, 1947).

gemäss zu orientieren, sonst würden sie zweifellos längst ausgerottet sein. In die Arroya-höhle fällt zwar Licht, aber der Zugang zu ihr ist für Fischräuber nicht benutzbar. Bei den Fischen aus der Chica-höhle liegen eigenartige Verhältnisse vor: Blinde und melaninlose Fische, die nicht am Tageslicht gehalten wurden, sind positiv phototaktisch wie die blinden und pigmentlosen Individuen aus andern Höhlen. Wenn sie jedoch einige Zeit am Licht gehalten werden, werden sie negativ phototak-

tisch<sup>8)</sup>, verhalten sich dann also so wie pigmentierte Fische aus dem Fluss oder wie gefärbte Fische aus der Chica-höhle. In einer Serie glänzender Experimente hat BREDER die Grundlage dieses eigenartigen Verhaltens weitgehend aufklären können: Fische, deren funktionierendes oder auch rückgebildetes Auge noch mit Hilfe des Nervus opticus mit dem Gehirn in Verbindung steht, zeigen phototaktisches Verhalten; dessen Richtung, ob negativ oder positiv, wird offenbar durch ein anderes Organ bestimmt. Fehlt die Verbindung des Auges zum Gehirn, wie z. B. natürlicherweise bei einem Teil der Sabinofische oder wie nach Durchschneidung des Sehnerven bei Flussfischen, so hört die Bevorzugung von Licht oder Dunkelheit auf. Derartig operierte Flussfische<sup>33)</sup> nehmen dagegen sofort das ruhelose Wandern auf, welches für die blinden Tiere typisch ist, da ihnen die optische Orientierung fehlt. Dieses fortgesetzte rastlose Umherschwimmen erfolgt, wenn auch etwas vermindert, auch im Dunkeln, wie durch vergleichende Sauerstoffbestimmungen eindeutig festgestellt werden konnte, und zwar auch dann, wenn normale und nicht operierte Flussfische verwendet werden. Die Richtung der Phototaxis hängt bei allen Fischen, deren Nervus opticus erhalten ist, davon ab, ob das Pinealorgan vom Licht getroffen wird oder nicht. Dies aber wird durch die Pigmentschicht kontrolliert, welche über ihm zur Ausbildung gebracht ist oder nicht! Der Schädel dieser Fische hat eine weite fronto-parietale Fontanelle, wodurch grundsätzlich der Lichtzutritt zum Pinealorgan ermöglicht wird (Abb. 13.). Wenn jedoch, wie bei den im Fluss im Hellen lebenden *Astyanax* sich eine reichlich entwickelte Schicht von Melanophoren und Guanophoren über der Fontanelle befindet, tritt kein Licht in genügendem Umfang an das Pinealorgan heran. Folge ist, dass der lichtempfindliche Fisch (Sehnerv vorhanden) negativ phototaktisch reagiert. Mehr oder weniger pigmentierte Chica-tiere verhalten sich ebenso. Melaninlose Chicafische haben im Dunkeln relativ wenige Guanophoren, diese decken das Pinealorgan nur unvollkommen ab. Infolgedessen reagieren diese Tiere positiv phototaktisch. Im Licht aber verstärkt sich, wie oben gesagt, der Reichtum an Guanophoren bei den Chicafischen derart, dass auch das Pinealorgan ganz abgeschützt wird. Deswegen sind am Licht gehaltene melaninlose Chicafische nicht mehr positiv, sondern negativ phototaktisch. Bei den Höhlenbewohnern der

anderen Herkunft, soweit sie über eine nervöse Verbindung des Auges mit dem Gehirn verfügen, ist mit Ausnahme der pigmen-

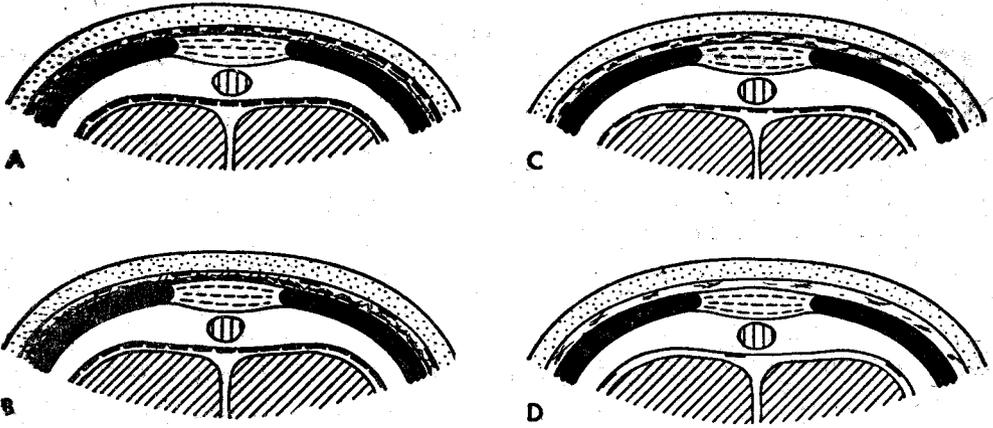


Abb. 13. Schematischer Schnitt durch die Region des Pinealorgans bei Individuen der *Astyanax - Anoptichthys*-gruppe: A: Fisch aus dem belichteten Fluss, B: melaninarmer Fisch aus La Chica, C: relativ melaninreicher Fisch aus Arroya, D alle anderen unterirdischen Herkünfte mit blinden und melaninarmen Fischen (unpigmentierte Arroya, Sabinos, Tinaja, Pachon). Hautepithel punktiert, Knochen des Schädeldachs schwarz, Bindegewebe wagerechte Striche, Pinealorgan senkrecht gestrichelt, Gehirn schräg gestrichelt. Subdermale und meningeale Melanophoren sind als kleine schwarze Rechtecke dargestellt, das subdermal gelegene Guanin in unregelmässig gekreuzten Strichen angegeben. (nach BREDER und RASQUIN, 1947).

tierten Arroya-fische der Gehalt sowohl an Melanophoren als auch an Guanophoren auch bei Belichtung so gering, dass es nie zu einer genügenden Bedeckung des Pinealorgans kommt: daher die positive Phototaxis dieser Höhlenbewohner. Wird die dicke Guaninschicht des am Licht gehaltenen Chicafischs entfernt, so wechselt er von negativer zu positiver Phototaxis. Wird andererseits das normalerweise unbedeckte Pinealorgan eines Tinajatiertiers mit Tusche bedeckt, so wird der bislang positiv phototaktische Fisch jetzt negativ phototaktisch<sup>\*)</sup>.

Aus den Untersuchungen über das phototaktische Verhalten in der *Astyanax-Anoptichthys*-gruppe geht wohl besonders deutlich hervor, dass die Besiedlung der Höhlen vom oberirdischen Fluss her durch negativ phototaktische Tiere erfolgte, die wahr-

scheinlich noch Augen und jedenfalls voll entwickeltes Pigment über dem Pinealorgan (und demnach auch sonst) besaßen. Die negative Phototaxis dieser Fische wird, wie Versuche zeigen, durch längeren Dunkelaufenthalt verstärkt. In einer solchen in die Höhle gelangten, wahrscheinlich kleinen Gruppe von Individuen vorhandene oder erst neu entstandene Gene für degenerative Entwicklung biologisch unwichtiger Merkmale konnten sich dort erhalten und gegebenenfalls anreichern, und zwar umso schneller, je gründlicher die Isolation der Population von den Flussfischen war. Es ist leicht einzusehen, dass ohne das Eingreifen irgendeines Selektionmechanismus die Wahrscheinlichkeit dafür, dass die am weitesten vom Ausfluss des unterirdischen Bachs in den oberirdischen Río Tampaon entfernt lebenden Fische eine orthogenetisch erscheinende Steigerung ihrer Höhlentiermerkmale erfahren haben können. Nicht bessere Angepasstheit an die Bedingungen des Höhlenlebens erscheint dafür verantwortlich, sondern Mechanismen des Zufalls, die eine Häufung degenerativer Anlagen bedingten. In der Chicahöhle, nahe dem Río Tampaon spielt anscheinend das zeitweilige Einmischen von Genen der oberirdischen Population eine Rolle. Dadurch wird die Anreicherung der degenerativen Gene, denn es handelt sich offensichtlich um eine grössere Zahl, mindestens verlangsamt. Wie bei den Höhlenasseln, so auch bei *Anoptichthys* haben wir es nicht mit grossen Populationen zu tun, sondern jeweils mit der Aufsplitterung des Individuenbestandes in zahlreiche kleine Fortpflanzungsgemeinschaften, die in kleinen Sinterbecken und Höhlentümpeln zurückbleiben. Aus dem Verhalten von *Anoptichthys* ist zudem zu schliessen, dass überhaupt nur in solchen kleinsten Wasserbecken, natürlichen Aquarien, die Fortpflanzung gesichert ist. Die blinden Fische verlieren bei den Paarungsspielen den Partner im Gegensatz zu dem im Hellen laichenden und sehenden *Astyanax* sehr leicht. Die Befruchtungswahrscheinlichkeit steigt unter diesen Umständen natürlich mit der Kleinheit des Lebensraums, in den Eier und Spermien planlos abgegeben werden.

Für *Anoptichthys* kann es mindestens sehr wahrscheinlich gemacht werden, dass alle verschiedenen Höhlenpopulationen derselben phyletischen Linie angehören. Bei den istriatischen Höhlenasseln liegen die Verhältnisse weniger eindeutig. Allerdings haben wir auch hier eine den oberirdischen Populationen noch einigermaßen ähnelnde gemischte Population im Grande duomo,

unmittelbar vor dem Antritt der Piuca aus dem Karst. Wie aber die Population in der Grotta nera von dieser abstammen soll, ist nicht recht ersichtlich. Nur bei Hochwasser sind beide Fundorte miteinander in Verbindung. An ein Aufwärtswandern der Grande duomo-tiere ist dann nicht zu denken. Dass andererseits in Anbetracht der positiven Rheotaxis der Asseln Grotta nera-tiere freiwillig in den Grande duomo gewandert sein sollten, ist ebenso unwahrscheinlich wie dass die Tiere, vom Strom mitgerissen, dort heil angekommen sein sollten. Schliesslich lebt die am stärksten dem Höhlenleben «angepasste» Population von Planina zwar am weitesten vom Ausfluss der unterirdischen Piuca entfernt, aber andererseits dem Eintritt des oberirdischen Flusses in die Höhle ziemlich nahe. Man hat höchstens 500 m der Flusshöhle zu durchwandern, bis man in das Gebiet des erweiterten unterirdischen Flusslaufs kommt, wo die Wasserasseln in den Sinterbecken angetroffen werden. Die Annahme, dass im Gegensatz zu *Anoptichthys* die verschiedenen unterirdischen Populationen von *Asellus aquaticus* im Lauf der Piuca unabhängig voneinander entstanden, wird ausserdem durch die Tatsache nahegelegt dass im Lauf des Timavo, der von der Piuca unabhängig ist, sich eine weitere cavernicole Population befindet, die in der Art ihrer Augenrückbildung sowohl von der Population in der Grotta nera wie auch von der in Planina verschieden ist. Letzteres kann vielleicht nicht bei jedem einzelnen Individuum, besonders nicht den stärkst reduzierten, eindeutig erkannt werden, ist aber auf den intermediären Reduktionsstufen fast immer deutlich, denn diese folgen verschiedenen Prinzipien, wie die oben gegebenen Abbildungen zeigten.

Wenngleich die bisherigen Untersuchungen genetischer Art, welche bislang zu unserm Thema vorgelegt werden können, noch nicht sehr zahlreich sind, so sind sie doch gemeinsam mit den Ergebnissen morphologischer (und physiologischer) Betrachtungen verschiedenartigster Fälle regressiver Evolution einheitlich deutbar: Zahlreiche Gene sind im Verlauf einer relativ kurzen Periode so mutiert, dass die «typische» Struktur des Organs des Vorfahren, das inzwischen biologisch unwichtig geworden ist, nicht mehr erreicht wird. Dieses Ins-Wanken-Geraten des ancestralen Organs äussert sich nicht allein in einer Verkleinerung seiner ersten Anlage oder Verlust von Endstadien seiner ontogenetischen Differenzierung, wie SEWERTZOFF meinte; auch

Retardationen oder Deviationen auf mittleren Stadien, auch Hinzufügung von neuen Entwicklungsstufen, ja sogar Vermehrung wenigstens von Teilen des in Regression begriffenen Organs kommen vor. Der Anreicherung von degenerativen Anlagen kommen in vielen Fällen (besonders deutlich bei Höhlentieren) Aufsplitterung der Population in kleinste Fortpflanzungsgemeinschaften entgegen. Es ist leicht einzusehen, dass unter diesen Umständen, vor allem da auch mit dem Wiederauftreten des nämlichen oder eines analogen Mutats gerechnet werden muss, eine Rückkehr zum ursprünglichen Typus absolut unwahrscheinlich wird. (Irreversibilität der phyletischen Entwicklung). Zudem wird als Resultat der allmählichen Kombination vieler degenerativer Anlagen schliesslich ein Zustand erreicht, der wie durch eine orthogenetische Entwicklungstendenz bestimmt erscheinen kann. Nur in den relativ seltenen, günstigen Fällen, in denen noch eine grössere Heterozygotie für die degenerativen Anlagen besteht oder Kreuzungen mit nicht regressiv veränderten Verwandten durchgeführt werden können, ist zu erkennen, dass richtungslose Mutation und Isolation bei entsprechend präadaptierten Formen in der regressiven Evolution die wichtigste Rolle spielen.

### Literaturverzeichnis

1. AKŞIRAY, F. 1948: Türkische Cyprinodontiden II. Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul, B; 13.
2. BREDER, C. M. 1942/3: Problems in the behaviour and evolution of a species of blind cave fish. Trans. New York Ac. Sc., S. II, 5.
3. BREDER, C.M. 1943: Apparent changes in phenotypic ratios of the Characins at the type locality of *Anoptichthys jordani*. Copeia, 1943.
4. BREDER, C.M. 1944: Ocular anatomy and light sensitivity studies on the blind fish from Cueva de los Sabinos. Zoologica, 29.
5. BREDER, C.M. and GRESSER, E.B. 1941: Correlations between structural eye defects and behaviour in the Mexican blind Characin. Zoologica, 26.
6. BREDER, C.M. and GRESSER, E.B. 1941: Further studies on the light sensitivity and behaviour of the blind Characin, Zoologica, 26.
7. BREDER, C.M. and RASQUIN, P. 1943: Chemical sensory reactions of the Mexican blind Characins. Zoologica, 28.

8. BREDER, C.M. and RASQUIN, P. 1947: Comparative studies in the light sensitivity of the blind Characin from a series of Mexican caves. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 89.
9. Cuénot, L. 1932: La genèse des espèces animales. Paris.
10. Eigenmann, C.H. 1899: The eyes of the blind vertebrates of America I. Arch. Entw. Mech. 8.
11. EIGENMANN, C.H. 1909: Cave vertebrates of America. Carnegie Inst. Publications. 104. Washington.
12. EIGENMANN, C.H. and DENNY, W.A. 1900: The eyes of the blind vertebrates of N. America, III. Biol. Bull. 2.
13. ERMIN, R. 1944: Schuppenreduktion bei Zahnkarpfen. Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul, B., 11.
14. GAUSE 1947: Problems of evolution. Trans. Connecticut Ac. Arts Sc. 37.
15. GRESSER, E.B. and BREDER, C.M. 1940: The histology of the eye of the cave Characin Anoptichthys, Zoologica, 25.
16. HUBBS, C.L. 1927: The origin of the blind goby of the California reefs. Am. Nat. 61.
16. a. HUBBS, C.L. 1938: Fishes from the caves of Yucatan. Carnegie Inst. Publ. Washington, 491.
17. INNES, W.T. 1937: A cavern characin. The Aquarium, 5.
18. KOSSWIG, C. 1939: Zur Farbvariabilität bei unterirdisch lebenden Wasserasseln. Mitt. Höhlen- u. Karstf. 1939.
19. KOSSWIG, C. 1936: Kleinere Mitteilungen über Art- und Gattungsbastarde bei Zahnkarpfen. Zool. Anz. 114.
20. KOSSWIG, C. 1936: Die Evolution von Anpassungsmerkmalen bei Höhlentieren. Zool. Anzeiger, 112.
21. KOSSWIG, C. 1937: Über Pigmenverlust während des Höhlenlebens. Zool. Anz. 117.
22. KOSSWIG, C. 1937: Betrachtungen und Experimente über die Entstehung von Höhlentiermerkmalen. Züchter, 9.
23. KOSSWIG, C. 1937: Über Variabilität bei Höhlentieren. Z. Höhlen u. Karstf. 1937.
24. KOSSWIG, C. 1946: Bemerkungen zur degenerativen Evolution. C.R. Soc. Turque Sc. phys. et nat. 12.
25. KOSSWIG, C. 1948: Genetische Beiträge zur Präadaptationstheorie. Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul, B., 13.
26. KOSSWIG, C., und L. 1936: Über Augenrück- und Missbildung bei *Asellus aquaticus cavernicolus*. V.D. Zoolog. Ges. 1936.
27. KOSSWIG, C. und L. 1940: Die Variabilität bei *Asellus aquaticus*, unter besonderer Berücksichtigung der Variabilität in isolierten

- unter-und oberirdischen Populationen. Rev. Fac. Sc. Univ. Istanbul, B., 5.
28. de LATTIN, G. 1939: Über die Evolution der Höhlentiermerkmale. S. B. Ges. naturf. Freunde, Berlin, 1939.
  29. de LATTIN, G. 1939: Untersuchungen an Isopodenaugen. Zool. Jhrb. (Anat. u. Ontog.), 65.
  30. MÜHLMANN, H. 1938: Variationsstatistische Untersuchungen und Beobachtungen an unterirdischen und oberirdischen Populationen von Gammarus pulex. Zool. Anz. 122.
  31. PAVAN, C. 1946: Observations and experiments on the cave fish Pimelodella kronei. Am. Nat. 80.
  32. RASQUIN, P. 1947: Progressive pigmentary regression in fishes associated with cave environments. Zoologica, 32.
  33. SCHLEGEL, S.R. and BREDER, C.M. 1947: A study of the oxygen consumption of blind and eyed cave Characins in light and in darkness. Zoologica, 32.
  34. SEWERTZOFF, A.N. 1931: Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Jena.
  35. STRESEMANN, E. 1927/34: Aves in Kükenthal's Handbuch d. Zoologie, Berlin.

*(Manuskript eingegangen am 20. Mai 1949)*