

Evolutionenmechanismen

Evolutiv junge europäische Höhlenfische

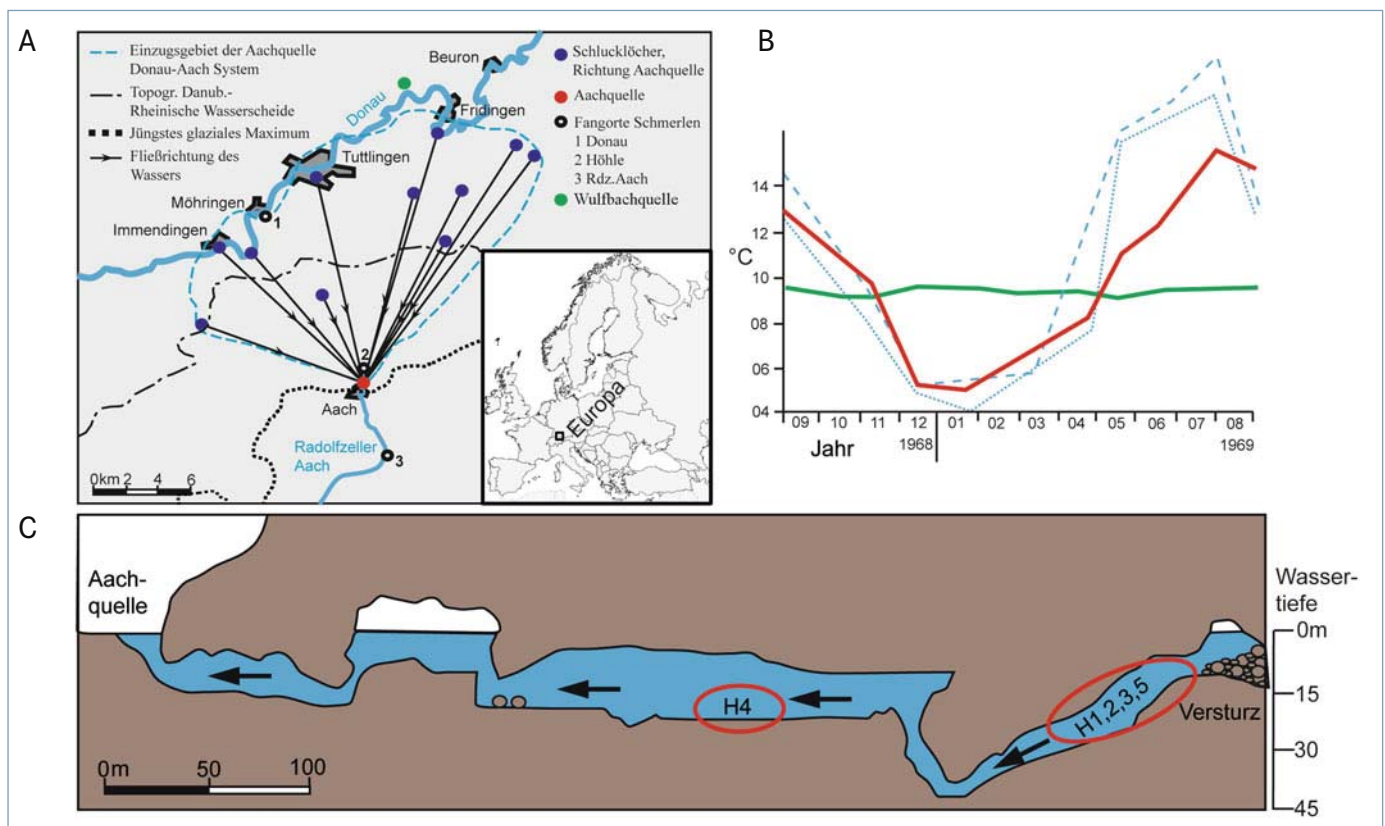
JASMINCA BEHRMANN-GODEL¹, ARNE W. NOLTE²

¹ LIMNOLOGISCHES INSTITUT, UNIVERSITÄT KONSTANZ

² INSTITUT FÜR BIOLOGIE UND UMWELTWISSENSCHAFTEN, UNIVERSITÄT OLDENBURG

A population of loaches (*Barbatula spec.*) from the Aach Cave in Germany represents the first cave fish in Europe and the northernmost cave fish worldwide. Reasons for the evolution of this fish may include that its cave is fed by surface water that percolates from the upper Danube and enhances the habitat. Cave *Barbatula* are evolutionarily young and may serve to generalize findings about the well-studied Mexican cave tetra (*Astyanax mexicanus*).

Wer schon einmal im Hochsommer bis Spätherbst an der Donau zwischen Immendingen und Möhringen war, der konnte sie unter Umständen trockenen Fußes durchqueren. Dieses Phänomen ist als „Donauversinkung“ bekannt. Durch Spalten und Risse im Gestein des Donaubettes versinkt das Wasser im Untergrund und tritt in ca. zwölf Kilometer Entfernung in der Aachquelle (und weiteren Quellen im Hegau) wieder zutage (Abb. 1A, [1]). Der hohe Anteil an Flusswasser führt dazu, dass sich der Temperaturverlauf im Donau-Aach-System nicht wesentlich von dem in der Donau unterscheidet (Abb. 1B). Im Sommer werden maximal Tem-



▲ **Abb. 1:** Fangorte von Schmerlen und Hydrologie des Donau-Aach-Systems. **A**, Schlucklöcher entlang der Donau, welche zur Aachquelle entwässern (verändert nach [1]). Die Wulfbachquelle (grüner Punkt) ist eine reine Karstwasserquelle. **B**, Die Wassertemperaturen in der Aachquelle (rote Linie) ähneln denen der Donau (blaue Linien: gestrichelt bei Fridingen, gepunktet bei Immendingen) und nicht der Wulfbachquelle (grüne Linie) (verändert nach [1]). **C**, Schema des betauchbaren Bereichs des Donau-Aach-Systems. Die Fundorte der Höhlenschmerlen sind rot eingekreist, schwarze Pfeile symbolisieren den Strömungsverlauf (verändert nach [2]).

peraturen von 16 °C erlangt, im Winter von ca. 6 °C. In anderen Quellen in der Region dagegen, die ausschließlich von Karstwasser gespeist werden, hat das Wasser das ganze Jahr hindurch ca. 10 °C (**Abb. 1B**). Weiterhin trägt das Donauwasser Nährstoffe bis hin zu Planktonorganismen ein. Diese für Höhlensysteme ungewöhnlichen Bedingungen können dazu beigetragen haben, dass so weit nördlich eine Population von Höhlenfischen entstehen konnte.

In der Aachquelle können geübte Höhlentaucher bei geringer Schüttung (während der Vollversinkung) in das unterirdische System einsteigen und ca. 550 Meter weit in Richtung Donau tauchen, bis sie an einen unpassierbaren Verstoß gelangen (**Abb. 1C**). Im Sommer 2015 machte Höhlentaucher Joachim Kreiselmaier bei einem dieser Tauchgänge eine spektakuläre Entdeckung. Am Ende eines wassergefüllten Gangs tauchte auf sandigem Untergrund plötzlich ein Fisch im Licht seiner Lampe auf. Es ist wohl nur der Tatsache zu verdanken, dass Kreiselmaier bereits Höhlenfische in Mexiko gesehen hatte, dass

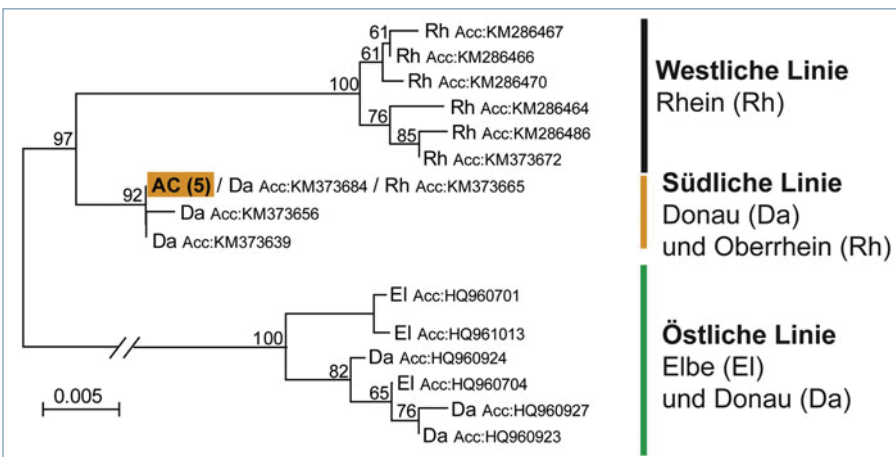
er ahnte, dass dieser Fisch etwas Besonderes sein könnte. Gemeinsam mit Kollegen des Vereins „Freunde der Aachhöhle e. V.“ und Forschern von den Universitäten Konstanz und Oldenburg sowie vom Institut für Gewässerbiologie und Binnenfischerei in Berlin konnten diese Fische dann untersucht und beschrieben werden [2]. Die neu entdeckten Höhlenfische gehören zu den in Europa weitverbreiteten Bachschmerlen der Gattung *Barbatula* (**Abb. 2**), sie zeigen jedoch eindeutige Anzeichen der Adaptation an ein Leben im Dunkeln.

Sequenzanalysen anhand von mitochondrialen (Cytochrom-*c*-Oxidase) Genabschnitten lassen keinen konsistenten Unterschied der Höhlenschmerlen im Vergleich mit oberirdischen Populationen aus Donau und Rhein erkennen (**Abb. 3**). Dies deutet auf eine fehlende Differenzierung oder aber ein sehr geringes Alter hin. Populationsgenetische Analysen mit Mikrosatellitenmarkern zeigten allerdings, dass die Höhlenschmerlen genetisch weniger divers sind als Oberflächenfische. Dies legt einen reduzierten Gen-

fluss zu den Höhlenschmerlen nahe, obwohl die Höhle prinzipiell an die Oberflächen-gewässer angeschlossen ist. Die Höhlenschmerlen scheinen dabei den stromauflebenden Donaubachschmerlen ähnlicher zu sein als denen, die unterhalb der Aachquelle vorkommen. Sie sind also höchstwahrscheinlich ursprünglich von der Donau stromab in das unterirdische System eingewandert. Ein Blick in die glaziale Geschichte der Region [3] zeigt, dass das Donau-Aach-System erst nach der letzten Eiszeit besiedelt worden sein kann. Die Donau war eisfrei und ist eines der wichtigsten glazialen Rückzugsgebiete für viele aquatische Organismen inklusive der Fische. Der Rheingletscher reichte allerdings bis vor ca. 20.000 Jahren nahe an das Fundgebiet der Höhlenfische heran (**Abb. 1A**). Die Aachquelle selbst wurde erst am Ende der Eiszeit vom Gletscher „angeschnitten“, und der Boden war in Gletschnähe durch herrschenden Permafrost bis zu 100 Meter tief gefroren. Diese für Fische unwirtlichen Bedingungen machen es sehr unwahrscheinlich, dass Höhlenfische während der Eiszeit bereits



▲ **Abb. 2:** Höhlenschmerle und oberirdisch lebende Bachschmerle im Vergleich. **A,** Höhlenschmerlen in ihrem natürlichen Habitat, dem Donau-Aach-System. **B,** adulte männliche Höhlenschmerle (Länge: 8 cm) mit reduzierten Augen und vergrößerten Nasenöffnungen, verlängerten Barteln und einer blassen Körperfärbung. **C,** adulte männliche Bachschmerle aus der Donau (Länge: 7 cm) mit einer typischen dunklen Körperfärbung (verändert nach [2]).



▲ **Abb. 3:** Ein anhand mitochondrialer Gensequenzen berechneter Distanzbaum (Sequenzunterschied in Prozent) verdeutlicht, dass Höhlenschmerlen nahe mit Bachschmerlen verwandt sind, die in umliegenden Flüssen vorkommen. Individuen aus der Aachhöhle (AC, orange) bilden eine Gruppe mit Schmerlen aus der Donau und dem Oberrhein (Acc: Identifizierungsnummern der GenBank Sequenzen). Genetisch unterscheidbare Linien kommen in entfernteren Gebieten vor (verändert nach [2]).

im Donau-Aach-System vorhanden waren, und legt nahe, dass die entdeckten Höhlenschmerlen eine evolutiv junge Linie sind.

Evolution von Höhlenfischen

Weltweit sind ca. 200 Spezies von Höhlenfischen beschrieben, die meisten davon aus China [4] und aus tropischen und subtropi-

schen Breiten. Da sie in isolierten Systemen vorkommen, die sie in der Regel nicht verlassen, müssen sie oftmals unabhängig voneinander entstanden sein. Neben den Schmerlenartigen (Cobitoidea) und lebendgebärenden Zahnkarpfen (Poeciliidae) sind Höhlenfische aus den Gruppen der Karpfenfische (Cyprinoidea), den Salmlern (Characidae),

Welsen (Siluridae), Grundeln (Gobiidae) und Gropfen (Cottidae) beschrieben. Bei den meisten Höhlenfischarten sind die nächsten Verwandten Fische, die in Oberflächengewässern vorkommen, allein die Mitglieder der Nordamerikanischen Höhlenfische (Amblyopsidae) werden fast ausschließlich in Höhlen gefunden. Bisher hatte man angenommen, dass nördlich des 41. Breitengrades keine Höhlenfische vorkommen, da hier die ökologischen Bedingungen keine dauerhafte Besiedlung von Höhlen begünstigen [5]. Umso mehr überraschte der Fund der Höhlenschmerlen aus der Aachhöhle am Nordrand der Alpen (47. Breitengrad) [2].

Viele der auffälligen Besonderheiten von Höhlenfischen sind keine Alleinstellungsmerkmale einzelner Arten. Es sind immer dieselben Merkmale, die ihnen eine Besiedlung des Lebensraumes Höhle ermöglicht haben. Ihr Metabolismus ist meist herabgesetzt, das Wachstum verlangsamt, und es werden Fettreserven gebildet. Die Zeit bis zur Geschlechtsreife kann sich verlängern, und Weibchen produzieren oft nur wenige Eier. Das Leben wird insgesamt „entschleunigt“, was zu einer Verlangsamung in den Bewegungen und zu einer Verlängerung der Lebensspanne führen kann. Der optische Sinn ist in absoluter Dunkelheit nicht von Nutzen. So haben Organismen, die in der Dunkelheit leben, oft verkleinerte oder rudimentäre Augen oder haben diese sogar komplett verloren. Ebenso benötigen sie keine Pigmente in der Haut, die der Tarnung, Warnung oder dem Anlocken von Paarungspartnern dienen oder einen Schutz gegen ultraviolette Strahlung bieten [6]. Im Gegensatz zu solchen Reduktionsmerkmalen gewinnt der Tast-, Hör- und Geruchssinn an Bedeutung für Höhlentiere, die oft lange Tastfortsätze entwickelt haben, z. B. verlängerte Bartfäden und Flossen bei manchen Höhlenfischen [7]. Auch Geschmacksknospen oder Sinneskanäle, die der Wahrnehmung von Artgenossen oder Beute dienen, sind bei Höhlenfischen stärker ausgeprägt.

Um die Evolution von Höhlenfischen genetisch zu untersuchen, hat man sich bisher besonders auf den Mexikanischen Höhlensalmmler *Astyanax mexicanus* konzentriert [8]. Erste Schritte der Anpassung an das Höhlenleben können möglicherweise dadurch gefördert werden, dass stressinduzierte Änderungen in der Expression des Hitzeschockproteins 90 (Hsp90) die Ausprägung von kryptischer genetischer Variation begünstigt [9]. Über längere Zeiträume kann dann eine kom-

plexe genetische Grundlage evolvieren. So wird die Reduktion der Augen von verschiedenen Genen beeinflusst und ist mehrfach konvergent entstanden. Ebenso wurden bereits mehrere Mutationen im Gen *Oca2* (okulokutaner Albinismus 2) gefunden, die in verschiedenen Linien der Höhlenfische unabhängig den Verlust der Pigmentierung verursachten [8]. Auch eine höhlenspezifische Körperhaltung bei der Futteraufnahme ist unabhängig in zwei verschiedenen Höhlenpopulationen entstanden, wobei wiederum verschiedene Gene betroffen sind [10].

Inwiefern die für *A. mexicana* gefundenen Ergebnisse allgemeingültig sind, lässt sich nur über einen Vergleich mit unabhängigen Systemen herausfinden [8]. Da die Höhlenschmerlen der Aachhöhle erst in jüngster Zeit entstanden sein dürften, bieten sie einen Einblick in die ersten Schritte, die zur Evolution eines Höhlenfisches führen können. Die Voraussetzungen für vergleichende Untersuchungen sind gut, denn Höhlen- und Oberflächenpopulationen sind bekannt, und die Gattung *Barbatula* ist im Labor züchtbar. Innerhalb des Stammbaums der Knochenfische kann die Schmerle *Barbatula* einen eigenständigen Ast repräsentieren, der Verglei-

che mit Karpfenfischen und Salmulern gestattet.

Literatur

- [1] Hötzl H (1996) Origin of the Danube-Aach system. *Environ Geol* 27:87–96
- [2] Behrmann-Godel J, Nolte AW, Kreiselmaier J et al. (2017) The first European cave fish. *Curr Biol* 27:R257–R258
- [3] Keller O, Krauss E (2000) Die Hydrographie des Bodenseeraums in Vergangenheit und Gegenwart. *Berichte der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft* 89:39–56
- [4] Proudlove GS (2010) Biodiversity and distribution of the subterranean fishes of the world. In: Tranjano E, Bichuette ME, Kapoor BG (Hrsg) *The Biology of Subterranean Fishes*. Science Publishers, CRC Press, Boca Raton, S 41–63
- [5] Espinasa L, Jeffery WR (2003) A troglomorphic sculpin population: geography, morphology and conservation status. *J Cave Karst Studies* 65:91–98
- [6] Culver DC, Pipan T (2009) *The biology of caves and other subterranean habitats*. Oxford University Press, Oxford
- [7] Soares D, Niemiller ML (2013) Sensory adaptations of fishes to subterranean environments. *BioScience* 63:274–283
- [8] Protas M, Jeffery WR (2012) Evolution and development in cave animals: from fish to crustaceans. *WIREs Dev Biol* 1:823–845
- [9] Rohner N, Jarosz DF, Kowalko JE et al. (2013) Cryptic variation in morphological evolution: HSP90 as a capacitor for loss of eyes in cavefish. *Science* 342:1372–1375
- [10] Kowalko JE, Rohner N, Linden TA et al. (2013) Convergence in feeding behavior in cave fish. *Proc Natl Acad Sci USA* 110:16933–16938

Korrespondenzadresse:

PD. Dr. Jasminca Behrmann-Godel
Universität Konstanz
Limnologisches Institut
Mainaustraße 252
D-78464 Konstanz
Tel.: 07531-884536
Jasminca.Behrmann@uni-
konstanz.de