

DIE KORRELATION VON KÖRPERLÄNGE,  
AUGEN-, LINSEN- UND PUPILLENGRÖSSE BEI HYBRIDEN  
AUS *ASTYANAX*  $\times$  *ANOPTICHTHYS*  
(CHARACIDAE, PISCES)

WOLFGANG PFEIFFER

Zoologisch-vergleichend anatomisches Institut der Universität Zürich  
und Zoophysiologisches Institut der Universität Tübingen

Eingegangen am 4. Juli 1966

Inhaltsverzeichnis

A. Einleitung . . . . .	218
B. Material und Methode . . . . .	219
C. Ergebnisse . . . . .	220
I. Untersuchung der $F_2$ . . . . .	220
1. Auge und Länge . . . . .	220
2. Seitenvariabilität . . . . .	225
3. Pupille und Auge . . . . .	227
4. Pupille und Linse . . . . .	230
II. Untersuchung der R. . . . .	232
1. Auge und Länge . . . . .	233
2. Pupille und Auge . . . . .	234
3. Pupille und Linse . . . . .	236
III. Vergleich der $F_2$ mit der R. . . . .	237
D. Diskussion . . . . .	239
Zusammenfassung . . . . .	242
Summary . . . . .	243
Literatur . . . . .	244

A. Einleitung

Die blinden, fast pigmentlosen Höhlenfische *Anoptichthys jordani* HUBBS u. INNES, *A. hubbsi* ALVAREZ und *A. antrobius* ALVAREZ lassen sich sowohl untereinander als auch mit dem großäugigen Flußfisch *Astyanax mexicanus* (FILIPPI) kreuzen und erzeugen voll fertile Nachkommen. Deshalb werden alle diese Tiere trotz der morphologischen Unterschiede (Augen, Pigmentierung) als verschiedene Genotypen einer Art angesehen. Während die  $F_1$  aus *Anoptichthys*  $\times$  *Astyanax* einheitlich und nahezu voll pigmentiert ist und kleine Augen besitzt, gibt es in der  $F_2$  voll pigmentierte Individuen neben nahezu pigmentlosen und alle Übergänge zwischen diesen Extremen. Desgleichen findet man alle Stufen von großäugigen bis blinden Fischen. Die Ausbildung der Augen ist wohl vom Pigmentierungsgrad unabhängig, denn in der  $F_2$  treten voll pigmentierte blinde und pigmentlose großäugige Tiere auf. Auch

zwischen dem Fehlen der Schreckreaktion und der Augengröße besteht kein deutlicher Zusammenhang (PFEIFFER, 1966). Anstelle einer Literaturbesprechung sei nur auf das Literaturverzeichnis verwiesen.

Was die Vererbung der Augengröße anbetrifft, schreibt SADOGLU (1957) für die  $F_2$ : "There are not only genes which influence the size of the eyes, but there are others, some of which control the size of the lense while others control the width of the pupilar opening, all or at least many of them being inherited independently from one another." Es werden  $F_2$ -Hybriden mit „großer Pupille und äußerst kleiner Linse“ aufgeführt: "Table 2. Showing the different combination of the lens and pupilar opening. Each type may be combined with every size of eye." Diese Aussagen werden *nicht* durch Daten belegt. Sie passen *nicht* zu den Befunden der Entwicklungsphysiologen, denen zufolge Körper-, Augen-, Linsen- und Pupillengröße eng miteinander zusammenhängen und die Linsenbildung vom primären Augenbecher induziert wird (vgl. KÜHN, 1965). Den Einfluß der Linse auf die Pupillengröße betonen LOPASHOV und STROEVA (1961): „it tightens the pupilar orifice and does not allow it to stretch with the growth of the eye“. Mit diesen, allerdings vorwiegend an Amphibien gewonnenen, entwicklungsphysiologischen Erkenntnissen lassen sich die Aussagen SADOGLU *nicht vereinbaren*. Sie werden deshalb im folgenden nachgeprüft.

## B. Material und Methode

In zwei getrennt behandelten Gruppen wurden 440 Hybriden der  $F_2$  aus *Astyanax mexicanus*  $\times$  *Anoptichthys antrobius* untersucht. Gruppe 1 enthält 161 juvenile Fische von 20—35 mm Länge (fork-length). Gruppe 2 umfaßt 279 Tiere von 36—75 mm. Ferner wurden 55 Fische der R (Rückkreuzungsnachkommen aus  $F_1 \times$  *Anoptichthys*) ausgemessen. Albinos (25% der  $F_2$  und 50% der R) wurden in die Untersuchung nicht aufgenommen, da sie zum größten Teil bereits bei der Aufzucht selektiv gestorben waren. Aber sie unterscheiden sich bezüglich ihrer Augen nicht von pigmentierten Fischen, wie Stichproben zeigten. Ein Teil der wertvollen Tiere wurde mir von Herrn Prof. Dr. C. KOSWIG überlassen und von Frau Dr. G. PETERS (Hamburg) übersandt. Beiden sei herzlich gedankt. Die  $F_2$  habe ich größtenteils selbst gezüchtet. Gruppe 1 und Gruppe 2 stammten von je vier Elternpaaren. Alle Fische wurden unter normalen Labor- und Lichtbedingungen gehalten. Die Wassertemperatur betrug  $21 \pm 3^\circ \text{C}$ .

Die Tiere wurden in 4% Formol fixiert, später kurz gewässert und in 70% Äthylalkohol übertragen. Sie wurden vor der Untersuchung alle gleich lang in Formol bzw. Alkohol aufbewahrt. Dies schloß eine Verzerrung der Meßergebnisse durch verschieden starke Schrumpfung aus. An jedem Exemplar wurde gemessen: mit dem Stechzirkel die Länge von der Schnauzenspitze bis zur Gabelung der Schwanzflosse (fork-length), im folgenden „Länge“ genannt. Die Horizontal-durchmesser des Auges und der runden Pupille sowie der Durchmesser der kugeligen Linse wurden mit dem Okularmikrometer im Binokular bei 16facher Vergrößerung gemessen. Sie werden als „Augen-, Pupillen- und Linsendurchmesser“ bezeichnet. Eingesenkte oder/und überwachsene Augen wurden freipräpariert. Die Linse wurde mit einer Uhrmacherpinzette aus dem Auge genommen. Bei *Astyanax*

und der  $F_1$  konnte keine Pupillarreaktion beobachtet werden. Vermutlich fehlt der Iris jede Kontraktions- und Dilatationsfähigkeit, wie bei Knochenfischen üblich. Für die statistische Auswertung wurden die Mikrometerwerte in Millimeter umgerechnet. Die Millimeterwerte für Augen-, Pupillen- und Linsengröße wurden für die Fische bis 35 mm auf zwei Kommastellen, für die größeren auf eine Kommastelle genau protokolliert. Die Länge der Fische bis 35 mm wurde auf 0,1 mm, die der größeren auf 1 mm genau festgehalten. Die Werte wurden nötigenfalls auf- oder abgerundet. Da sich nach etwa 50 Messungen zeigte, daß zwischen den Augen *eines* Individuums *meist keine* meßbaren Größenunterschiede bestehen, wurde nur das linke Auge untersucht. In den wenigen Fällen mit deutlichen Größenunterschieden wurden beide Augen ausgemessen. So konnte die Seitenvariabilität mit der individuellen Variabilität verglichen werden.

Zur Auswertung der Rohdaten wurden auf Millimeterpapier aufgetragen: I. Korrelationsdarstellungen für die Merkmalspaare 1. Augendurchmesser: Länge; 2. Pupillendurchmesser: Augendurchmesser; 3. Linsendurchmesser: Augendurchmesser; 4. Pupillendurchmesser: Linsendurchmesser. II. Häufigkeitsverteilungen der Quotienten  $\frac{\text{Länge}}{\text{Augendurchmesser}}$  und  $\frac{\text{Augendurchmesser}}{\text{Pupillendurchmesser}}$ . Die Tiere der beiden Gruppen der  $F_2$  wurden getrennt bearbeitet. Dies ermöglichte die juvenilen (20 bis 35 mm langen) Fische mit den halberwachsenen und adulten (36—75 mm langen) Tieren zu vergleichen. Der Anregung von MARE (1955) folgend, wurden die morphometrischen Daten verwendet. Es wurden statistische Methoden herangezogen und Korrelations- ( $r$ ) und Regressionskoeffizienten ( $b$ ) berechnet (vgl. MATHER, 1946; LINDER, 1951). Zur Berechnung von  $r$  und  $b$  wurden die Einzelmesswerte benutzt. Wertepaare, bei denen ein Wert gleich Null war (z. B. die Linse fehlte), wurden für  $r$  berücksichtigt und für  $b$  nicht miteinbezogen. Die Werte für die Gleichungen der jeweiligen Regressionsgeraden ( $y = a + bx$ ) sind aus den Tabellen ersichtlich. Die Prüfung der Regression auf Signifikanz geschah durch Varianzanalyse, die des Korrelationskoeffizienten mittels  $t$ -Test. Die Variabilität ist durch graphische Darstellung der Mittelwerte, Standardabweichungen, Standardfehler und Größenbereiche nach der Methode von HUBBS und HUBBS (1953) veranschaulicht.

## C. Ergebnisse

### I. Untersuchung der $F_2$

In der  $F_2$  treten großäugige und blinde Fische und alle Übergänge zwischen diesen Extremen auf. Auch die blinden Tiere besitzen Augen, die aber überwachsen sein können. Für Blindheit lassen sich drei Ursachen unterscheiden: a) Es sind Augen mit Pupille und Linse vorhanden, aber sie sind versenkt und äußerlich unsichtbar. b) Die Augen liegen frei, besitzen aber weder Pupille noch Linse. c) Beide Umstände treten zusammen auf, d. h. wir finden versenkte, linsen- und pupillenlose, kleine Augen. Dieser Zustand ist oft anzutreffen. Wenn die Pupille fehlt, ist gewöhnlich auch keine Linse vorhanden (Tabelle 1).

1. *Augen und Länge.* Die mittlere Länge ist für Gruppe 1 26,4 mm, für Gruppe 2 50,7 mm und für beide Gruppen zusammen 41,8 mm (Abb. 1). Die Augengröße gleich langer Tiere schwankt in weiten Grenzen. Der Augendurchmesser eines 25 mm langen Fisches kann 0,6—2,0 mm, der eines 75 mm langen Individuums 2,0—4,5 mm betragen. Obwohl die Streuung zwischen gleich langen Tieren groß ist, haben doch die längeren

Fische gewöhnlich die größeren Augen. Die Korrelation Augendurchmesser zu Fischlänge ist gesichert (Tabelle 2). Die Regression wurde

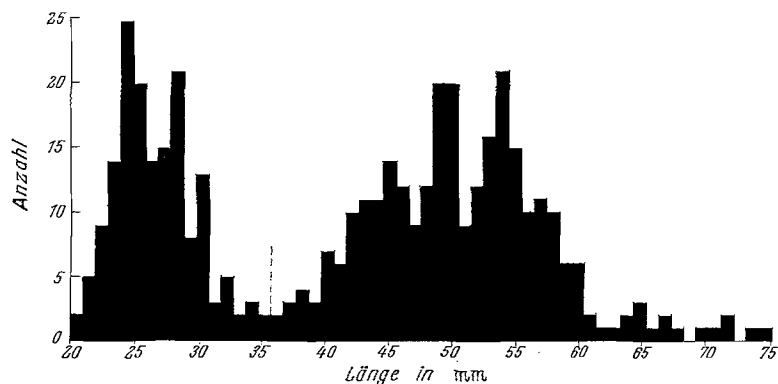


Abb. 1. Größenverteilung der  $F_2$  ( $n = 440$ ). Abszisse: Länge (fork-length) in mm. Ordinate: Anzahl. Die Lücke bei 35 ist nur durch Materialmangel bedingt

Tabelle 1. Das Vorkommen von Linse und Pupille bei der  $F_2$  und  $R$ . + vorhanden; — fehlt

Kreuzung	Gruppe	$n$	Linse + Pupille +	Linse + Pupille —	Linse — Pupille +	Linse — Pupille —
$F_2$	1, juvenil	161	140	1	3	17
	2, adult	279	237	3	1	38
	1 und 2	440	377	4	4	55
$R$	juvenil	50	10	17	0	23
	adult	5	1	0	0	4

Tabelle 2. Die Korrelationskoeffizienten und ihre Signifikanz

Kreuzung	Korrelation	Gruppe	$n$	$r$	$t$	$p$
$F_2$	Augendurchmesser/Länge	1	161	$0,619 \pm 0,049$	12,7	0,0002
		2	279	$0,284 \pm 0,055$	5,1	0,0002
		1 + 2	440	$0,724 \pm 0,023$	31,9	0,0002
$F_2$	Pupillendurchmesser/Augendurchmesser	1	161	$0,870 \pm 0,019$	45,4	0,0002
		2	279	$0,614 \pm 0,037$	16,4	0,0002
		1 + 2	440	$0,902 \pm 0,009$	101,5	0,0002
$F_2$	Linsendurchmesser/Augendurchmesser	1	161	$0,947 \pm 0,008$	164,4	0,0002
		2	279	$0,553 \pm 0,043$	12,4	0,0002
		1 + 2	440	$0,844 \pm 0,013$	63,7	0,0002
$F_2$	Pupillendurchmesser/Linsendurchmesser	1	161	$0,976 \pm 0,004$	261,1	0,0002
		2	279	$0,969 \pm 0,004$	265,1	0,0002
		1 + 2	440	$0,847 \pm 0,013$	62,8	0,0002
$R$	Augendurchmesser/Länge	juvenil	50	$0,052 \pm 0,141$	0,36	0,7—0,8
$R$	Pupillendurchmesser/Augendurchmesser	juvenil	50	$0,606 \pm 0,089$	6,7	0,0002

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Kreuzung	Korrelation	Gruppe	n	r	t	p
R	Linsendurchmesser/Augendurchmesser	juvenil	50	$0,933 \pm 0,018$	50,9	0,0002
R	Pupillendurchmesser/Linsendurchmesser	juvenil	50	$0,222 \pm 0,072$	3,1	0,002 bis 0,005

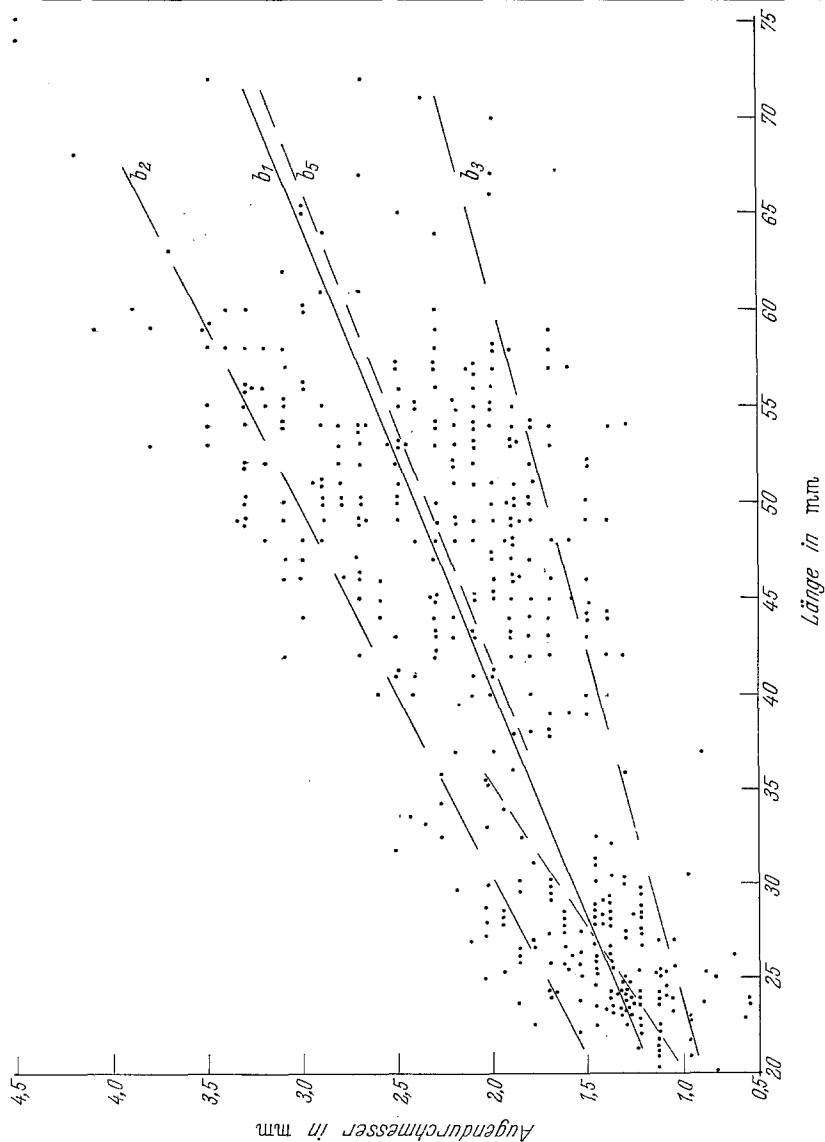


Abb. 2. Korrelationsdarstellung Augendurchmesser : Länge für die  $F_2$  ( $n = 440$ ). Abszisse: Länge in mm. Ordinate: Augendurchmesser in mm.  $b_1$  mit  $b_5$  entsprechen nicht den tatsächlichen Steigungswinkeln, da die Abszisse der Ordinate gegenüber in einem Maßstab von 1 : 10 verkürzt ist. Erklärung im Text

berechnet: für alle Fische der  $F_2$  ( $b_1$  in Abb. 2), für das Viertel mit besonders großen Augen ( $b_2$ ), für das Viertel mit besonders kleinen Augen ( $b_3$ ), für Gruppe 1 ( $b_4$ ) und für Gruppe 2 ( $b_5$ ). Die Gleichungen für  $b_1$  mit  $b_5$  der Abb. 2 gehen aus Tabelle 3 hervor. Das Augenwachstum aller

Tabelle 3. Daten (in mm) zur Statistik der Regression des Augendurchmessers ( $y$ ) auf die Länge ( $x$ ) für die  $F_2$ . Erklärung für  $b_1$  mit  $b_5$  im Text

Re- gres- sion	$n$	$\bar{x}$	$\bar{y}$	$\Sigma x^2$	$\Sigma xy$	$\Sigma y^2$	$b$	$a$	$F$	$F_{1\%}$
$b_1$	440	41,84	2,035	846944	40455,0	2044,0	0,0389	0,408	483,8	6,70
$b_2$	110	41,88	2,628	213072	13180,5	821,7	0,0535	0,388	1330,2	6,90
$b_3$	110	42,00	1,494	208746	7418,3	262,8	0,0352	0,015	411,3	6,90
$b_4$	161	26,40	1,442	113826	6243,4	355,8	0,0695	-0,393	97,5	6,81
$b_5$	279	50,75	2,377	733118	34211,6	1688,2	0,0375	0,474	24,45	6,76

$n$  = Anzahl der Individuen;  $\bar{x}$ ,  $\bar{y}$  = Mittelwerte von  $x$  und  $y$ ;  $\Sigma x^2$  = Summe der Quadrate aller  $x$ -Werte;  $\Sigma y^2$  = Summe der Quadrate aller  $y$ -Werte;  $\Sigma xy$  = Summe der Produkte aus  $x$  und  $y$ ;  $b$  = Regressionskoeffizient von  $y$  auf  $x$ ;  $a$  = Wert von  $y$ , wenn  $x = 0$ ; Gleichung der Regressionsgeraden:  $y = a + bx$ .

Tabelle 4. Vergleich der Regressionen  $b_2$  und  $b_3$  (vgl. Abb. 2)

	Freiheitsgrade (FrGr)	Quadratsumme (QS)	Durchschnittsquatrat (DQ)
Gesamtvarianz	217	15,265	—
Binnenvarianz	216	8,419	0,03897
Zwischenvarianz	1	6,846	6,846

$F = 175,67$  ( $F_{1\%} = 6,76$ ).

Tabelle 5. Vergleich der Regressionen  $b_4$  und  $b_5$  (vgl. Abb. 2)

	FrGr	QS	DQ
Gesamtvarianz	437	245,22	—
Binnenvarianz	436	243,68	0,5588
Zwischenvarianz	1	1,54	1,54

$F = 2,754$  ( $F_{1\%} = 6,76$ ;  $F_{5\%} = 3,89$ ).

Fische, der großäugigen und der kleinäugigen sowie der Tiere bis 35 mm und der größeren erfolgt linear. Der Vergleich von  $b_2$  mit  $b_3$  (Tabelle 4) zeigt, daß sich die Steigungswinkel der beiden signifikant unterscheiden. Die Zunahmerate der Augengröße bezogen auf die Länge ist demnach bei den großäugigen Tieren größer als bei den kleinäugigen. Der Vergleich von  $b_4$  mit  $b_5$  (Tabelle 5) ergibt, daß sich Gruppe 1 und 2 nicht signifikant unterscheiden. Die Zunahmerate der Augengröße bezogen auf die Länge ist bei den Tieren bis 35 mm also nicht verschieden von derjenigen der größeren Tiere. Die Darstellung von  $b_4$  in Abb. 2 ist somit irreführend. Bei der Betrachtung von Abb. 2 ist zu berücksichtigen, daß die Abszisse

zehnmal stärker verkürzt ist als die Ordinate. Die Darstellung der Häufigkeitsverteilungen  $\frac{\text{Länge}}{\text{Augendurchmesser}}$  führt zu keinem eindeutigen Ergebnis. Weder bei Gruppe 1 (Abb. 3a) noch bei Gruppe 2 (Abb. 3b) lassen sich Häufigkeitsmaxima abgrenzen. Der Augendurchmesser der  $F_2$  kann 1/12 bis 1/41 der Länge betragen. Die Darstellungen für Gruppe 1

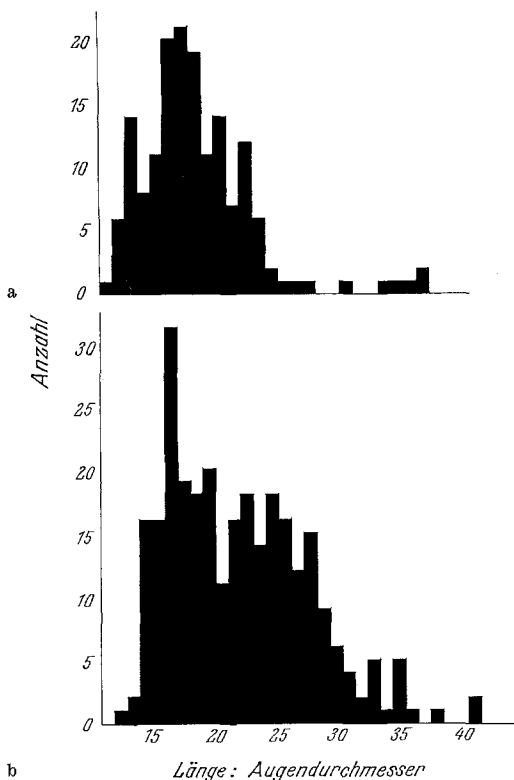


Abb. 3 a u. b. Häufigkeitsverteilung der Quotienten Länge/Augendurchmesser für die  $F_2$ . Abszisse: Quotient Länge/Augendurchmesser. Ordinate: Anzahl. a für Gruppe 1; b für Gruppe 2

und 2 sind einander ähnlich, unterscheiden sich aber durch ihre Mittelwerte. Der Augendurchmesser von Gruppe 1 ist im Mittel 1/18, derjenige von Gruppe 2 ist 1/21 der Länge. Der mittlere relative Augendurchmesser sinkt demnach mit ansteigender Länge. Die Mittelwerte passen zu denen von elf 55—66 mm langen Fischen der  $F_1$  (1/20). Der obere Wert von 1/12 trifft auch für gleich große *Astyanax* zu, wogegen die Augen der Höhlenfische wesentlich kleiner sind als diejenigen der kleinstäugigen gefundenen  $F_2$ -Hybriden. Da ich keine fixierten *Anoptichthys antrobius* besaß, prüfte ich sechs *A. jordani*, deren Augen weniger degeneriert sind als die von *A. antrobius*. Der Augendurchmesser der 37—43 mm

(Mittelwert: 39,2 mm) langen Tiere beträgt 0,3—0,9 mm (Mittelwert: 0,5 mm). Der Augendurchmesser der Höhlenfische ist also nur 1/80 der Länge.

2. *Seitenvariabilität*. Links-rechts Unterschiede in der Augengröße sind nur bei 10 von 440 Fischen auffallend und stets mit gleichsinnigen Unterschieden der Pupillen- und Linsengröße kombiniert (Tabelle 6). Dies weist auf einen Zusammenhang zwischen diesen drei Größen hin. Seitenvariabilität der Augengröße wurde von BREDER und GRESSER (1941) auch für *A. jordani* und von PETERS und PETERS (1965) für den Höhlencypriniden *Typhlogarra widdowsoni* TREWAVAS und für *Anoptichthys antrobius* und *A. hubbsi* (PETERS und PETERS, 1966) beschrieben. WEISEL und McLAURY (1964) fanden Zwergwelse (*Ictalurus nebulosus*) mit rückgebildeten Augen. Von 13 Welsen hatten 7 keine äußerlich sichtbaren Augen; bei 6 Tieren war nur das linke Auge erkennbar. Da für die Ausbildung der beiden Augen eines Individuums dasselbe Genom verantwortlich ist, kann Seitenasymmetrie *nur* auf entwicklungsphysiologischen Vorgängen beruhen. Die Tatsache, daß die Fische der F<sub>2</sub> mit ungleich großen Augen ziemlich kleinäugig sind (der Durchmesser des

Tabelle 6. Einzelbeispiele für Seitenvariabilität der Augengröße bei der F<sub>2</sub>. Werte in mm  
Länge = fork-length: l = links; r = rechts

	Länge									
	215		450		450		500		520	
	Seite									
	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r
Augen- durchmesser	1,13	1,22	2,0	1,7	1,8	2,5	1,8	1,9	1,5	1,7
Pupillen- durchmesser	—	0,24	0,3	—	0,1	0,9	—	0,1	—	0,3
Linsen- durchmesser	0,09	0,29	0,5	—	—	1,1	—	0,1	—	0,4

	Länge									
	540		570		570		580		670	
	Seite									
	l	r	l	r	l	r	l	r	l	r
Augen- durchmesser	1,8	2,3	1,7	2,5	1,6	1,5	2,3	2,2	2,7	2,3
Pupillen- durchmesser	—	0,8	0,1	0,8	0,1	—	0,6	0,5	0,6	0,1
Linsen- durchmesser	—	1,0	—	0,9	0,4	0,3	0,7	0,6	0,9	—



größeren Auges ist, von einer Ausnahme abgesehen, maximal so groß wie der Mittelwert der betreffenden Größenklasse) weist darauf hin, daß die Asymmetrie mit der Degeneration verbunden ist und das Ergebnis einer Störung der entwicklungsphysiologischen Differenzierungsleistung darstellt. Das Ausmaß der *nur* entwicklungsphysiologisch bedingten Seitenvariabilität ist stets kleiner als dasjenige der genetisch *und* entwicklungsphysiologisch bedingten individuellen Variabilität (Abb. 4). Bei den etwa 25 mm langen Individuen ist die individuelle Variabilität mindestens sechsmal, bei den 57 mm langen Tieren mindestens

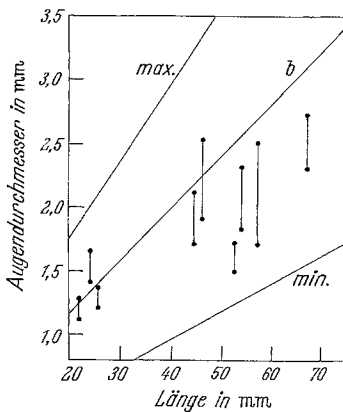


Abb. 4

Abb. 4. Vergleich der Seitenvariabilität der Augengröße (dargestellt durch je zwei miteinander verbundene Punkte) von 9 Individuen der *F*<sub>2</sub> mit der individuellen Variabilität (begrenzt nach oben und unten durch die Linien max und min). Abszisse: Länge in mm. Ordinate: Augendurchmesser in mm. Die Abszisse ist der Ordinate gegenüber in einem Maßstab von 1 : 25 verkürzt. *b* entspricht *b*<sub>1</sub> der Abb. 2. Erklärung im Text

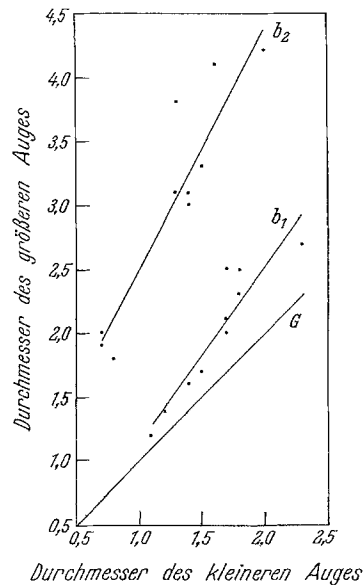


Abb. 5

Abb. 5. Vergleich der Zunahmerate der Seitenvariabilität der Augengröße (*b*<sub>1</sub>) mit der Zunahmerate der individuellen Variabilität (*b*<sub>2</sub>). Abszisse: Durchmesser des kleineren Auges in mm. Ordinate: Durchmesser des größeren Auges in mm. *G* Gerade für isometrisches Wachstum. Erklärung im Text

dreieinhalbmal so groß wie die Seitenvariabilität. Nach PETERS und PETERS (1965) ist auch bei *Typhlogarra widdowsoni* die Seitenvariabilität der Augengröße immer geringer als die individuelle Variabilität. Dagegen ist die Seitenvariabilität bei *Anoptichthys antrobius* ebenso groß wie die individuelle Variabilität (PETERS und PETERS, 1966). Um die Zunahme der Seitenvariabilität bei ansteigender Länge mit der Zunahme der individuellen Variabilität zu vergleichen, ist in Abb. 5 auf der Abszisse das kleinere, auf der Ordinate das größere Auge aufgetragen. Jeder Punkt um *b*<sub>1</sub> bezieht sich auf zwei verschieden große Augen eines Individuums und zeigt die Schwankungsbreite zwischen den beiden

Augen eines Individuums (Seitenvariabilität). Zu jedem dieser 10 Fische wurden je zwei gleich lange Tiere herangezogen: eines mit besonders kleinen und eines mit besonders großen Augen. Jeder Punkt nahe  $b_2$  stellt die Schwankungsbreite der Augengröße zwischen zwei gleich langen Individuen dar (individuelle Variabilität). Die Gleichungen der Regressionsgeraden (Tabelle 7) zeigen, daß die Seitenvariabilität und

Tabelle 7. Daten zur Statistik der Regression des größeren Augendurchmessers ( $y$ ) auf den kleineren Augendurchmesser ( $x$ ) für einige Tiere der  $F_2$ .  $n$  = Zahl der Wertepaare. Erklärung im Text. Vgl. Abb. 5

Re- gres- sion	$n$	$\bar{x}$	$\bar{y}$	$\Sigma x^2$	$\Sigma xy$	$\Sigma y^2$	$b$	$a$	$F$	$F_{1\%}$
$b_1$	10	1,62	2,0	27,3	33,86	42,34	1,382	-0,24	48,4	11,26
$b_2$	10	1,27	3,0	17,7	41,59	98,85	1,942	0,56	49,0	11,26

Tabelle 8. Vergleich der Regressionen  $b_1$  und  $b_2$ , d.h. der Zunahmerate der Seitenvariabilität mit der Zunahmerate der individuellen Variabilität (vgl. Abb. 5). Erklärung im Text

	FrGr	QS	DQ
Gesamtvarianz	17	1,53	—
Binnenvarianz	16	1,33	0,08
Zwischenvarianz	1	0,20	0,20

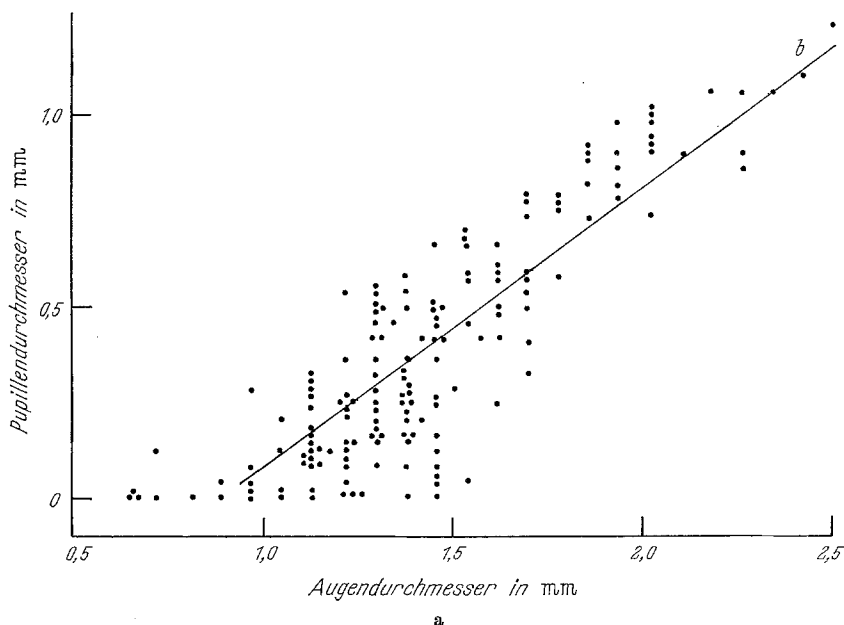
$$F = 2,4 \text{ (} F_{5\%} = 4,49 \text{)}.$$

die individuelle Variabilität linear zunehmen. Die Steigungswinkel der Regressionsgeraden unterscheiden sich *nicht* signifikant (Tabelle 8). Die *nur* entwicklungsphysiologisch bedingte Zunahmerate der Seitenvariabilität ist demnach ebenso groß, wie die genetisch *und* entwicklungsphysiologisch bedingte individuelle Variabilität. Daraus folgere ich, daß die Zunahme des Unterschieds in der Augengröße zwischen den groß- und kleinäugigen Fischen mit steigender Körperlänge ausschließlich entwicklungsphysiologisch bedingt ist und die individuell unterschiedlichen Gene zu diesem Zeitpunkt keinen direkten Einfluß auf die Augenausbildung mehr ausüben. Dagegen ist die größere individuelle Variabilität der Augengröße, verglichen mit der geringeren Seitenvariabilität, anscheinend genetisch bedingt.

3. *Pupille und Auge.* Mit zunehmendem Augendurchmesser steigt auch der mittlere Pupillendurchmesser. Dies gilt für die kleineren (Gruppe 1, Abb. 6a) und die größeren Fische (Gruppe 2, Abb. 6b). Die Gleichungen für die Regressionsgeraden sind aus Tabelle 9 ersichtlich. Ihre Steigungswinkel unterscheiden sich nicht signifikant (Tabelle 10). Die Länge der Tiere hat demnach keinen Einfluß auf die Regression Pupillendurchmesser zu Augendurchmesser. Die Korrelation Pupillengröße

Tabelle 9. Daten zur Statistik der Regression Pupillendurchmesser ( $y$ ) auf den Augendurchmesser ( $x$ ) für die  $F_2$ 

Regression	$n$	$\bar{x}$	$\bar{y}$	$\Sigma x^2$	$\Sigma xy$	$\Sigma y^2$	$b$	$a$	$F$	$F_{1\%}$
Gruppe 1	140	1,502	0,4468	331,8	105,9	39,8	0,746	-0,67	338,78	6,84
Gruppe 2	230	2,488	0,9707	1565,6	644,2	283,0	0,776	-1,10	2080,00	6,76

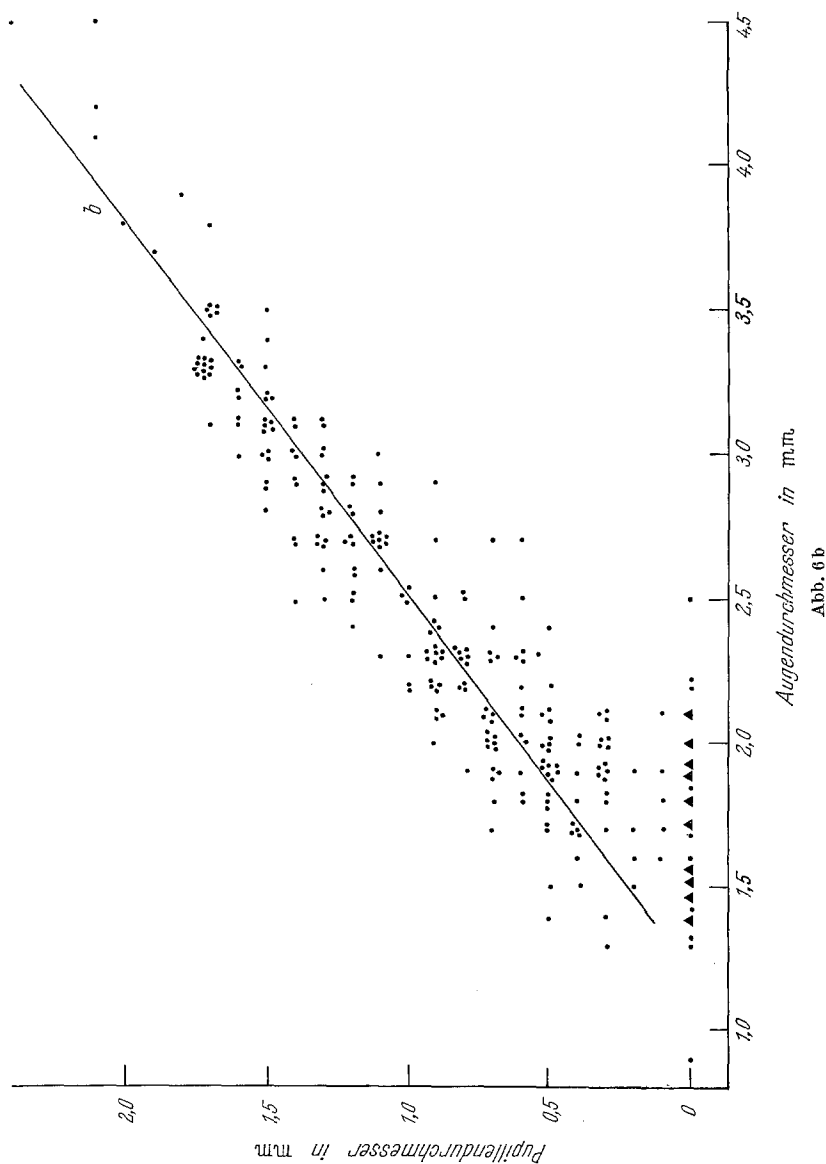
Abb. 6 a u. b. Korrelationsdarstellung Pupillendurchmesser: Augendurchmesser für die  $F_2$ . Abszisse: Augendurchmesser in mm. Ordinate: Pupillendurchmesser in mm. Die Punkte bedeuten je 1, die Dreiecke je 3 Tiere. a für Gruppe 1; b für Gruppe 2Tabelle 10. Vergleich der Regression Pupillendurchmesser auf den Augendurchmesser von Gruppe 1 mit Gruppe 2 der  $F_2$ 

	FrGr	QS	DQ
Gesamtvarianz	376	9,7258	—
Binnenvarianz	375	9,7136	0,0259
Zwischenvarianz	1	0,0122	0,0122

$$F = 0,47114 (F_{5\%} = 253).$$

zu Augengröße ist gesichert (Tabelle 2). Der Anteil an pupillenlosen Fischen ist bei den kleineren Tieren (Gruppe 1) mit 10% etwas niedriger als bei den größeren (15% bei Gruppe 2) (vgl. Tabelle 1). Dies deutet auf eine fortschreitende Rückbildung der Pupille im Laufe des individuellen Lebens hin. Bei den Häufigkeitsverteilungen  $\frac{\text{Augendurchmesser}}{\text{Pupillendurchmesser}}$  lassen sich keine Maxima abgrenzen (Abb. 7a, b). Die Pupille ist maximal etwa

halb so groß wie der Augenbecher. Die Quotienten  $\frac{\text{Augendurchmesser}}{\text{Pupillendurchmesser}}$  liegen zwischen 1,7 und 35 falls eine Pupille vorhanden ist. Mit zu-



nehmender Länge scheint der Pupillendurchmesser relativ zum Augendurchmesser abzunehmen. Bei 11 Tieren der  $F_1$  von 50–66 mm war der Augendurchmesser im Mittel 2,3mal, bei 2 *Astyanax* von 80 mm 2,5mal so groß wie der Pupillendurchmesser.

Die Abhängigkeit des Linsendurchmessers vom Augendurchmesser wurde untersucht. Größere Augen haben gewöhnlich größere Linsen. Die Verhältnisse liegen, auf Grund der Isometrie zwischen Linse und Pupille, fast genauso wie bei der Pupille, weshalb sich eine Darstellung erübrigt. Die Korrelation Linsengröße zu Augengröße ist gesichert (Tabelle 2).

4. *Pupille und Linse.* Zwischen Pupillen- und Linsengröße besteht eine enge, hoch gesicherte Korrelation (Abb. 8a, b; Tabelle 2). Unterteilt man Gruppe 1 nach der Augengröße in drei gleich große Klassen,

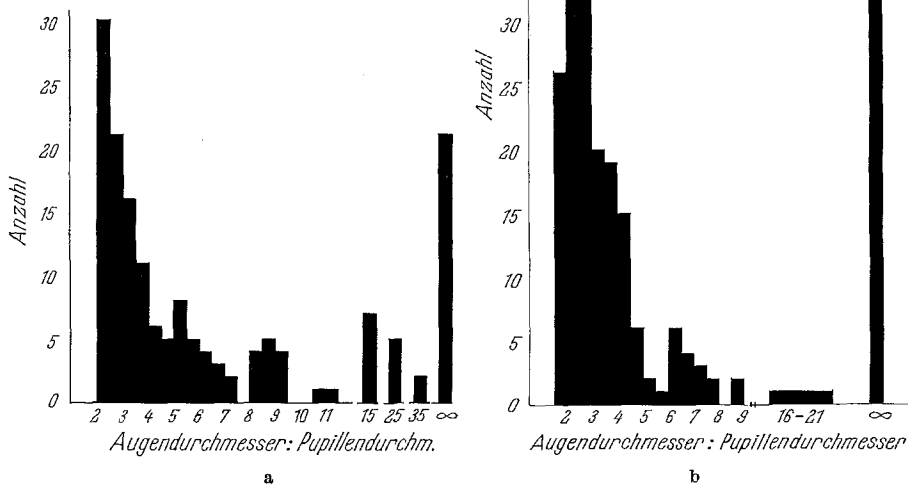


Abb. 7 a u. b. Häufigkeitsverteilung der Quotienten Augendurchmesser/Pupillendurchmesser für die  $F_2$ . Abszisse: Quotient Augendurchmesser/Pupillendurchmesser. Ordinate: Anzahl. Über  $\infty$  sind die Individuen ohne Pupille dargestellt. a Für Gruppe 1; b für Gruppe 2

so verhalten sich diese gleich: größere Augen besitzen eine größere Pupille und eine größere Linse als kleinere Augen. Die Regressionsgleichungen für Gruppe 1 und 2 sind aus Tabelle 11 ersichtlich. Die Steigungswinkel der beiden Geraden unterscheiden sich nicht signifikant (Tabelle 12). Daß  $b > 1$  überrascht, denn danach wäre die Zunahmerate der Pupille größer als diejenige der Linse. Das ist nicht zu erwarten.

Tabelle 11. Daten zur Statistik der Regression Pupillendurchmesser ( $y$ ) auf den Linsendurchmesser ( $x$ ) für die  $F_2$

Regression	$n$	$\bar{x}$	$\bar{y}$	$\Sigma x^2$	$\Sigma xy$	$\Sigma y^2$	$b$	$a$	$F$	$F_{1\%}$
Gruppe 1	135	0,3697	0,3885	32,7	35,7	39,7	1,246	-0,0721	2026	6,84
Gruppe 2	236	1,0174	0,9818	276,1	276,5	283,3	1,283	-0,3235	3561	6,76

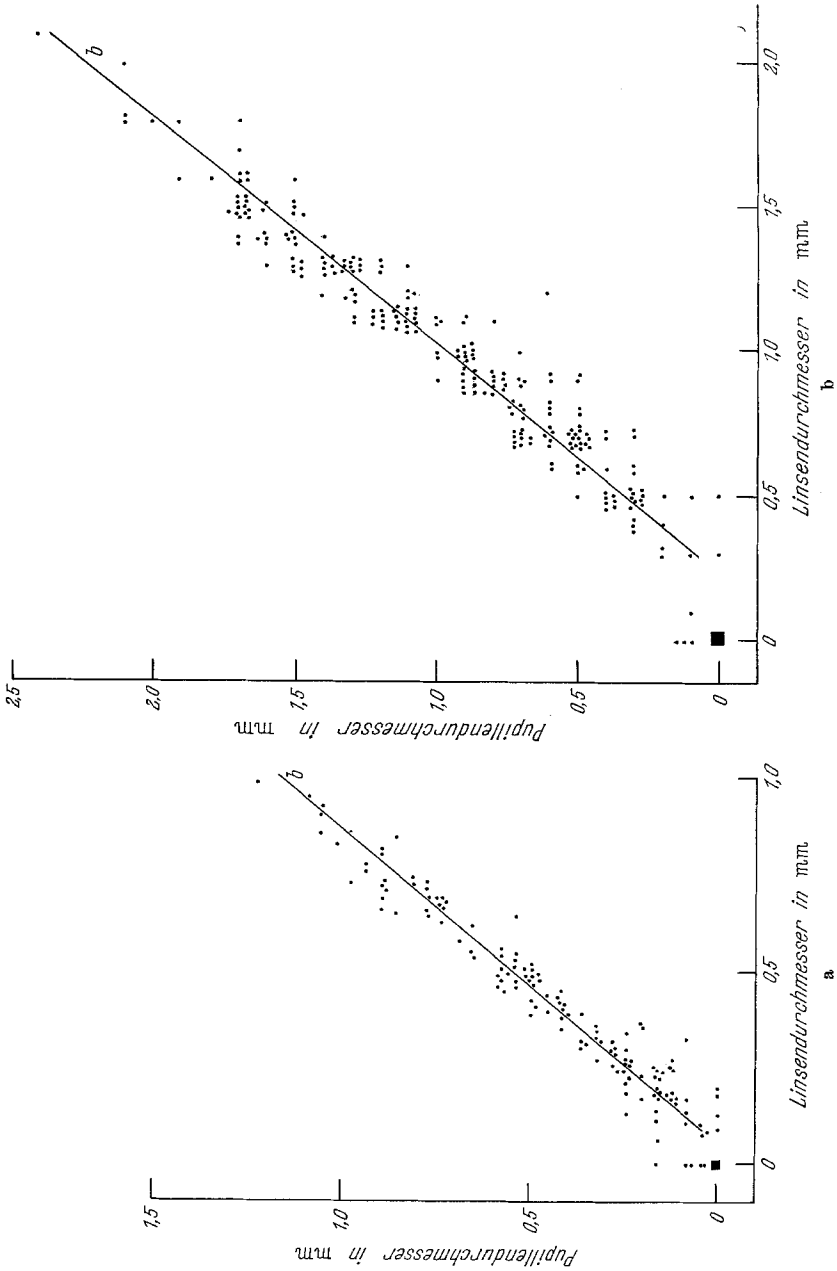


Abb. 8 a u. b. Korrelationsdarstellung Pupillendurchmesser: Linsendurchmesser für die  $F_2$ . Abszisse: Linsendurchmesser in mm. Ordinate: Pupillendurchmesser in mm. a für Gruppe 1 (Quadrat = 17 Individuen); b für Gruppe 2 (Quadrat = 38 Individuen)

Vermutlich handelt es sich nur um eine Folge der Fixierung. Wenn die Iris schrumpft, wird die Pupille weiter. Wenn die Linse schrumpft, wird sie schließlich kleiner als die Pupille. Die relative Schrumpfung von

Tabelle 12. Vergleich der Regression Pupillendurchmesser auf den Linsendurchmesser von Gruppe 1 mit Gruppe 2 der  $F_2$ 

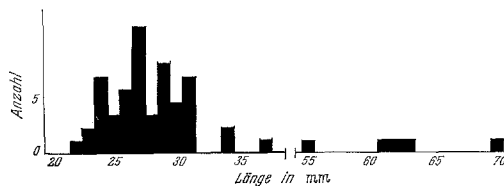
	FrGr	QS	DQ
Gesamtvarianz	368	4,16	—
Binnenvarianz	367	4,15	0,0113
Zwischenvarianz	1	0,01	0,01

$$F = 1,13 (F_1 \% = 254).$$

Iris und Linse dürfte bei großen und kleinen Augen gleich sein. Die absolute Schrumpfung einer großen Linse und Iris wäre dann größer als die einer kleinen Linse und Iris. So wird durch die Fixierung ein scheinbar negativ allometrisches Wachstum der Linse vorgetäuscht. In Anbetracht der engen Korrelation zwischen Linsen- und Pupillengröße ist eine Darstellung der Häufigkeitsverteilungen der Quotienten  $\frac{\text{Linsendurchmesser}}{\text{Pupillendurchmesser}}$  unnötig. Beachtung verdienen dagegen die pupillen- und/oder linsenlosen Fische (Tabelle 1). Nur wenigen Individuen (1%) fehlte die Pupille *oder* die Linse. Dagegen fehlten zahlreichen Tieren der  $F_2$  (12,5%) Pupille *und* Linse. Es scheint, als hätten die pupillenlosen Fische mit Linse diese noch nicht rückgebildet und als würde die Iris der linsenlosen Tiere erst verschlossen.

## II. Untersuchung der R

Die R (Rückkreuzungsnachkommen aus  $F_1 \times \textit{Anoptichthys antrobius}$ ) besitzt mehr Gene, die Degeneration bewirken, als die  $F_2$ . Großäugige Exemplare sind nicht zu erwarten. Dagegen treten viele kleinäugige und

Abb. 9. Größenverteilung der R ( $n = 55$ ). Abszisse: Länge in mm. Ordinate: Anzahl

blinde Tiere auf. Nach KOSWIG (1963) sind adulte Tiere der R ausnahmslos blind. Obschon ich einige Ausnahmen von dieser Regel fand, waren diese doch so selten, daß ich Jungfische untersuchte um ausreichend Daten zu bekommen. Es wurden 50 Individuen von 22—37 mm studiert und nur vergleichsweise 5 blinde Exemplare von 55—70 mm herangezogen (Abb. 9). Von meinen insgesamt 70 Fischen der R hatten nur 2, heute noch lebende, 65 mm lange Individuen äußerlich gut sicht-

bare Augen mit Linse und Pupille. Die Augen dieser beiden Tiere sind etwas kleiner als diejenigen von gleich langen Fischen der  $F_1$ . Die 50 untersuchten jungen Tiere der  $R$  stammen von *einem* Elternpaar und haben Augen, die vielfach teilweise oder ganz versenkt und überwachsen sind.

1. *Auge und Länge.* Die Streuung der Augengröße zwischen gleich langen Individuen ist bei der  $R$  kleiner als bei der  $F_2$  (Abb. 10). Bei 24—27 mm langen Tieren ist der Augendurchmesser im Mittel ebenso groß wie bei 28—34 mm langen Fischen. Er beträgt 0,6—1,6 mm, im Mittel 1,0 mm. Bei der  $F_2$  wurden Exemplare mit ebenso kleinen Augen

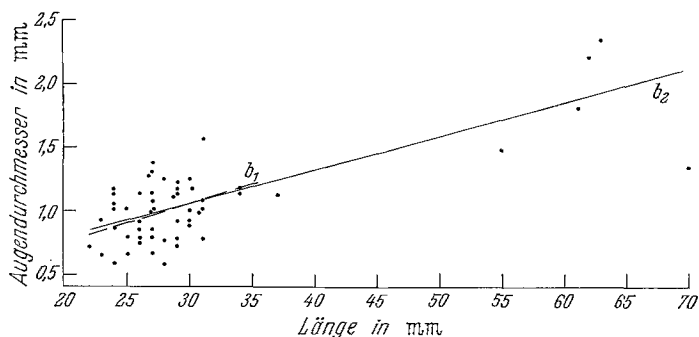


Abb. 10. Korrelationsdarstellung Augendurchmesser : Länge für die  $R$ . Abszisse: Länge in mm. Ordinate: Augendurchmesser in mm. Die Regressionsgeraden entsprechen nicht den tatsächlichen Steigungswinkeln, da die Abszisse der Ordinate gegenüber in einem Maßstab von 1 : 10 verkürzt ist. Erklärung im Text

Tabelle 13. Daten zur Statistik der Regression Augendurchmesser ( $y$ ) auf die Länge ( $x$ ) für die  $R$

Regression	$n$	$\bar{x}$	$\bar{y}$	$\Sigma x^2$	$\Sigma xy$	$\Sigma y^2$	$b$	$a$	$F$	$F_1\%$
Jungfische	50	27,7	0,98	38829	1372,9	50,7	0,03164	0,104	10,26	7,19
alle $R$	55	30,8	1,06	58288	1957,5	68,0	0,02370	0,218	116,70	7,17

gefunden, aber viele Individuen der  $F_2$  hatten wesentlich größere Augen. Die der Korrelations- und Regressionsrechnung zugrunde liegenden Daten sind in Tabelle 13 zusammengefaßt. Die Korrelation Augendurchmesser zu Länge ist für die 50 juvenilen Tiere *nicht* gesichert (Tabelle 2). Beim Vergleich dieser und anderer Korrelationen mit denjenigen für die  $F_2$  ist zu berücksichtigen: erstens, daß die Länge der  $F_2$  20—75 mm, diejenige der  $R$  aber nur 22—37 mm betrug und zweitens, daß von der  $F_2$  440, von der  $R$  nur 50 bzw. 55 Individuen untersucht wurden. Ein anderes Bild vermittelt die Regressionsrechnung. Die Gleichungen der Regressionsgeraden für die 50 Jungfische und für alle 55 Tiere der  $R$ , d. h. die Jungfische plus die 5 adulten Exemplare, gehen aus



Tabelle 13 hervor. Ihre Steigungswinkel unterscheiden sich nicht signifikant (Tabelle 14). Bei der Häufigkeitsverteilung der Quotienten  $\frac{\text{Länge}}{\text{Augendurchmesser}}$  lassen sich keine Maxima abtrennen (Abb. 11). Die Quotienten liegen zwischen 19 und 54, im Mittel bei 29. Ein Vergleich mit Gruppe 1 der  $F_2$  zeigt, daß die R im Mittel viel kleinere Augen hat als die  $F_2$ .

Tabelle 14. *Vergleich der Regression Augendurchmesser auf die Länge von der juvenilen R ( $n = 50$ ) mit der ganzen R ( $n = 55$ ). Vergl. Abb. 10*

	FrGr	QS	DQ
Gesamtvarianz	102	4,1462	—
Binnenvarianz	101	2,2331	2,2109
Zwischenvarianz	1	1,9131	1,9131

$$F = 0,8653 (F_5\% = 253).$$

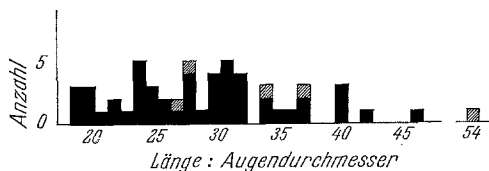


Abb. 11. Häufigkeitsverteilung der Quotienten Länge/Augendurchmesser für die R. Die Werte für die 22—37 mm langen Tiere ( $n = 50$ ) sind schwarz, diejenigen für die adulten ( $n = 5$ ) schraffiert. Abszisse: Quotient Länge/Augendurchmesser. Ordinate: Anzahl

Tabelle 15. *Daten zur Statistik der Korrelation und Regression von Pupillendurchmesser ( $y$ ) auf den Augendurchmesser ( $x$ ), für die juvenile R*

Daten für	$n$	$\bar{x}$	$\bar{y}$	$\Sigma x^2$	$\Sigma xy$	$\Sigma y^2$	$b$	$a$	$F$	$F_{1\%}$
Korre- lation	50	0,98	0,046	50,6912	2,9758	0,6081	—	—	—	—
Regres- sion	10	1,24	0,231	15,5801	2,9758	0,6081	0,496	-0,3835	25,1	11,26

2. *Pupille und Auge*. Es wurden nur die 50 juvenilen Tiere berücksichtigt (Abb. 12a). Die 10 Individuen mit Pupille haben im Mittel größere Augen (Durchmesser  $1,24 \pm 0,05$  mm) als die pupillenlosen Tiere (Durchmesser  $0,92 \pm 0,03$  mm) (Abb. 12b). Die der Korrelations- und Regressionsrechnung zugrunde liegenden Daten und die Gleichung für die Regressionsgerade sind aus Tabelle 15 ersichtlich. Der Korrelationskoeffizient ist gesichert (Tabelle 2). Die Quotienten  $\frac{\text{Augendurchmesser}}{\text{Pupillendurchmesser}}$  liegen zwischen 4 und 17 (Abb. 13), falls überhaupt eine Pupille vorhanden ist.

Da die Tiere mit Linse wesentlich zahlreicher sind als diejenigen mit Pupille, wurde auch die Beziehung des Linsendurchmessers zum Augen-

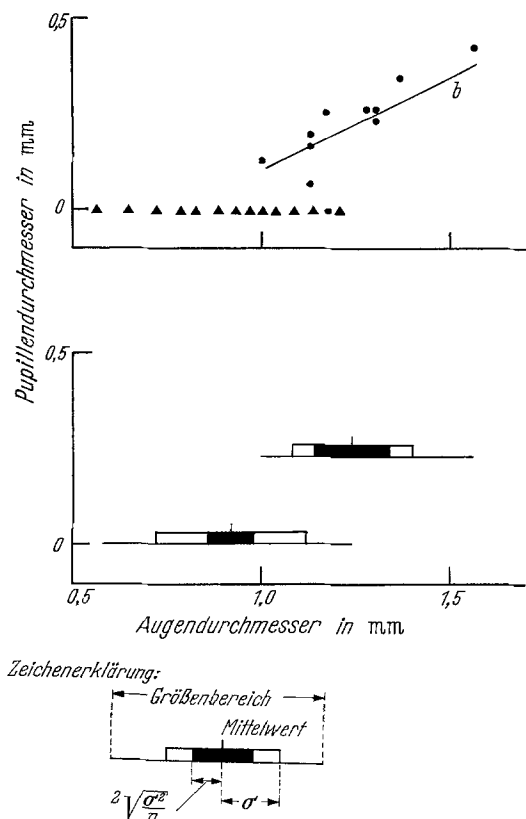


Abb. 12 a u. b. Korrelationsdarstellung Pupillendurchmesser: Augendurchmesser für die juvenilen Tiere der *R* ( $n = 50$ ). Abszisse: Augendurchmesser in mm. Ordinate: Pupillendurchmesser in mm. a Die Punkte bedeuten je 1, die Dreiecke je 3 Tiere. b Vergleich der Augengröße von Fischen mit und ohne Pupille. Zeichenerklärung:  $\sigma$  = Standardabweichung (zeigt die Streuung an);  $2\sqrt{\frac{\sigma^2}{n}}$  = zwei Standardfehler (zeigt die Zuverlässigkeit an)

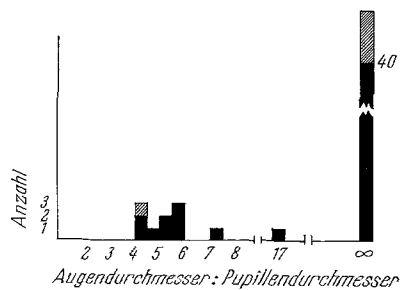


Abb. 13. Häufigkeitsverteilung der Quotienten Augendurchmesser/Pupillendurchmesser für die *R* ( $n = 55$ ). Abszisse: Quotient Augendurchmesser/Pupillendurchmesser. Ordinate: Anzahl. Die pupillenlosen Tiere werden über  $\infty$  dargestellt. Die Werte für die 55–70 mm langen Individuen sind schraffiert

durchmesser untersucht (Abb. 14a). Es wurden nur die 50 juvenilen Tiere herangezogen. Die 27 Fische mit Linse besitzen im Mittel größere Augen (Durchmesser  $1,08 \pm 0,05$  mm) als die 23 Fische ohne Linse (Durchmesser  $0,87 \pm 0,04$  mm) (Abb. 14b). Die Daten, die der Korrelations- und Regressionsrechnung zugrunde liegen, sind in Tabelle 16

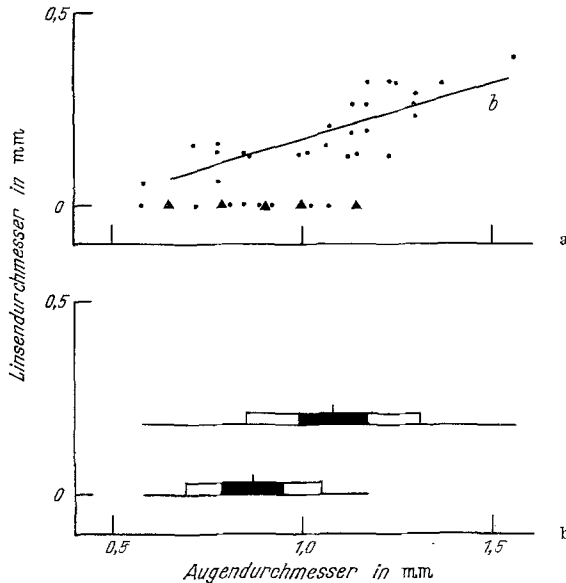


Abb. 14 a u. b. Korrelationsdarstellung Linsendurchmesser: Augendurchmesser für die juvenilen Tiere der *R* ( $n = 50$ ). Abszisse: Augendurchmesser in mm. Ordinate: Linsendurchmesser in mm. a Die Punkte bedeuten je 1, die Dreiecke je 3 Tiere. b Vergleich der Augengröße von Fischen mit und ohne Linse. Zeichenerklärung vgl. Abb. 12

Tabelle 16. Daten zur Statistik der Korrelation und Regression von Linsendurchmesser ( $y$ ) auf den Augendurchmesser ( $x$ ), für die juvenile *R*

Daten für	$n$	$\bar{x}$	$\bar{y}$	$\Sigma x^2$	$\Sigma xy$	$\Sigma y^2$	$b$	$a$	$F$	$F_{1\%}$
Korrelation	50	0,980	0,100	50,6912	6,0703	1,2378	—	—	—	—
Regression	27	1,075	0,195	32,5374	6,0703	1,2378	0,3095	-0,138	39,94	7,77

zusammengefaßt, aus der auch die Gleichung für die Regressionsgerade hervorgeht. Die Korrelation Linsendurchmesser zu Augendurchmesser ist gesichert (Tabelle 2). Links-rechts Unterschiede der Augengröße sind gering, aber stets mit gleichsinnigen Unterschieden der Linsengröße kombiniert.

3. *Pupille und Linse*. Es wurden nur die 50 juvenilen Tiere verwendet, da nur eines der 5 adulten Individuen Linse und Pupille hat. Die den Berechnungen zugrunde liegenden Daten und die Gleichung

Tabelle 17. Daten zur Statistik der Korrelation und Regression von Pupillendurchmesser ( $y$ ) auf den Linsendurchmesser ( $x$ ), für die juvenile R

Daten für	$n$	$\bar{x}$	$\bar{y}$	$\Sigma x^2$	$\Sigma xy$	$\Sigma y^2$	$b$	$a$	$F$	$F_{1\%}$
Korre- lation	50	0,100	0,046	1,2378	0,6157	0,6081	—	—	—	—
Regres- sion	10	0,246	0,231	0,6642	0,6157	0,6081	0,9729	-0,008	23,92	11,26

der Regressionsgeraden sind aus Tabelle 17 ersichtlich. Die Korrelation Linsendurchmesser zu Pupillendurchmesser ist gesichert (Tabelle 2). Linse und Pupille wachsen auch bei der R isometrisch (Abb. 15a), vorausgesetzt, daß beide überhaupt vorhanden sind. Von den 27 Fischen mit Linse haben 10 eine Pupille, während keines der 23 linsenlosen Individuen eine Pupille besitzt. Läßt man die 23 linsen- und pupillenlosen Fische außer Betracht und vergleicht die Linsengröße der 10 Tiere mit Pupille mit derjenigen der 17 pupillenlosen Tiere, so läßt sich ein Unterschied in der mittleren Linsengröße feststellen. Die Fische mit Pupille haben im Mittel größere Linsen (Durchmesser  $0,246 \pm 0,025$  mm) als die pupillenlosen Tiere (Durchmesser  $0,163 \pm 0,020$  mm) (Abb. 15b). Die beobachteten Verhältnisse bei der juvenilen R sind vermutlich kein endgültiger Zustand, sondern weisen auf die Degeneration von Linse und Pupille hin. Dabei scheint die Schließung der Pupille mit einhergehender Reduktion der Augen- und Linsengröße der völligen Linsendegeneration voranzugehen.

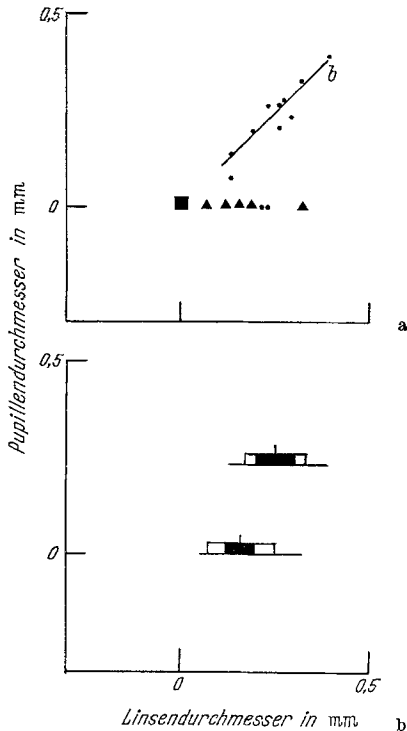


Abb. 15a u. b. Korrelationsdarstellung Pupillendurchmesser: Linsendurchmesser für die juvenilen Tiere der R ( $n = 50$ ). Abszisse: Linsendurchmesser. Ordinate: Pupillendurchmesser. a Die Punkte bedeuten je 1, die Dreiecke je 3, das Quadrat 23 Tiere. b Vergleich der Linsengröße von Tieren mit und ohne Pupille. Zeichenerklärung vgl. Abb. 12

### III. Vergleich der $F_2$ mit der R

Die beiden Kreuzungen werden bezüglich der Ausbildung ihrer Augen miteinander verglichen. Abb. 16 zeigt Mittelwert, Standard-

abweichung, Standardfehler und Größenbereich der Augengröße in Abhängigkeit von der Länge (*fork-length*). Bei der  $F_2$  nimmt der mittlere Augendurchmesser mit der Länge zu, entspricht dem Wert der  $F_1$  und liegt weit über dem Mittelwert der R. Während es in der  $F_2$  Individuen mit winzigen Augen gibt, die an die Angehörigen der R erinnern, fehlen

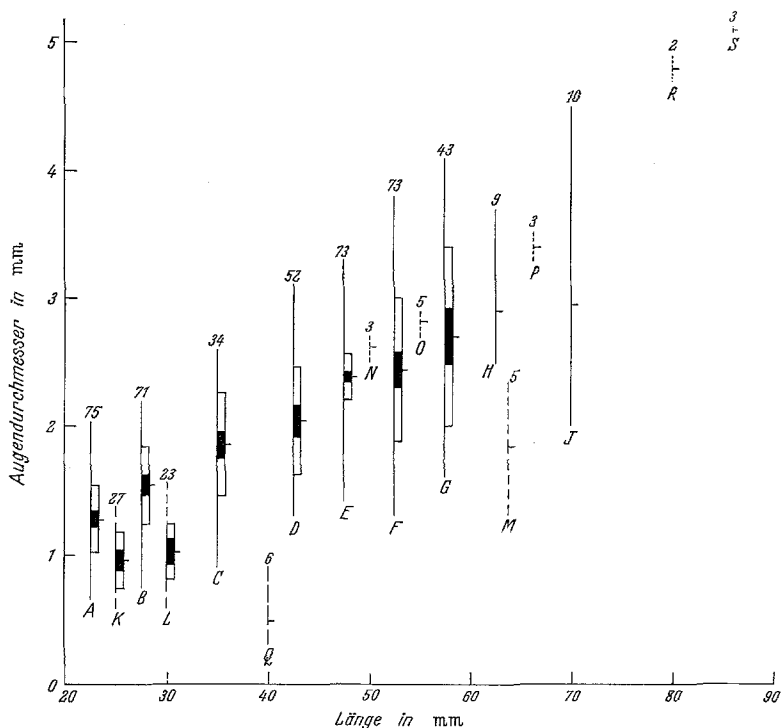


Abb. 16. Die individuelle Variabilität der Augengröße bei der  $F_2$  (A—J), R (K—M),  $F_1$  (N—P), *Anoptichthys jordani* (Q) und *Astyanax mexicanus* (R—S). Abszisse: Länge in mm. Ordinate: Augendurchmesser in mm. Die Streuung und zwei Standardfehler wurden nur eingetragen, wenn  $n > 20$ . Zeichenerklärung vgl. Abb. 12

in der R Tiere die großäugigen Vertretern der  $F_2$  ähneln würden. Von den juvenilen R-Hybriden nähern sich die großäugigen dem Mittelwert der  $F_2$ . Zwei adulte R-Hybriden mit funktionstüchtigen Augen zeigen, daß auch die R Augen ausbilden kann, deren Größe immerhin an die der  $F_1$  heranreicht. Diese beiden, noch lebenden, Fische sind in den Tabellen und Abbildungen der vorliegenden Arbeit nicht aufgeführt. Der Anteil an pupillenlosen Tieren ist bei der juvenilen R viel größer (80%) als bei gleich langen Fischen der  $F_2$  (11% bei Gruppe 1). Auch der Prozentsatz an linsenlosen Tieren ist bei der juvenilen R größer (46%) als bei der  $F_2$  (12% bei Gruppe 1) (vgl. Tabelle 1). In beiden Kreuzungen fehlen Pupille und Linse den besonders kleinäugigen Individuen. Während alle  $F_2$ -Hybriden, deren Augengröße dem Mittelwert der  $F_2$  entspricht,

Linsen haben, sind die R-Hybriden, deren Augengröße sich dem Mittelwert der R nähert, linsenlos. Der Besitz von Linse und Pupille ist von der relativen Augengröße (Länge: Augendurchmesser) abhängig. In den relativ kleinen Augen werden Linse und Pupille rückgebildet (Abb. 17). Zwischen Länge und Augengröße besteht bei *Astyanax* und anderen Flußfischen eine enge Korrelation. Bei den Höhlenfischen ist sie gestört.

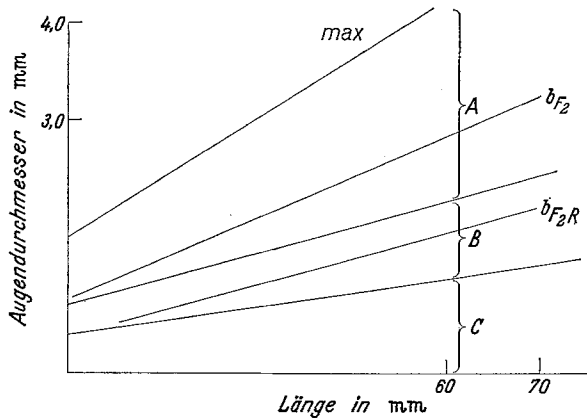


Abb. 17. Abhängigkeit der Pupille von der relativen Augengröße. Abszisse: Länge des Fisches in mm. Ordinate: Augendurchmesser in mm. Diese Abbildung wurde aus Abb. 2 und Abb. 10 kombiniert. max begrenzt die Augengröße der  $F_2$  nach oben und entspricht etwa dem Wert für *Astyanax*. Der Bereich A enthält nur Fische mit Pupille (63% der  $F_2$  und 1% der R). Die Fische aus Zone C besitzen keine Pupille (4% der  $F_2$  und 38% der R). In den Bereich B entfallen Tiere mit und ohne Pupille (etwa im Verhältnis von 2:1 für die  $F_2$  und von 1:3 für die R). Die Abbildung zeigt, daß der Quotient Länge/Augendurchmesser bei dem immer eine Pupille vorkommt, mit zunehmender Fischlänge von 16 auf 32 ansteigt. Auch der Quotient, bei dem nie eine Pupille vorkommt, steigt mit zunehmender Fischlänge: von 27 auf 46. Die Regressionsgerade für die  $F_2$  liegt im Bereich A, die für die R im Bereich B.

Doch sind die Zusammenhänge zwischen Augenbecher-, Linsen- und Pupillengröße bei der  $F_2$  und der R deutlich zu erkennen.

#### D. Diskussion

SADOGLU (1957) nimmt für Augen-, Pupillen- und Linsengröße verschiedene Gene an. Sie erwähnt die Kombination von großen Pupillen und winzigen Linsen bei Fischen der  $F_2$ . Ein solcher Befund konnte an dem untersuchten Material von 440 Tieren der  $F_2$  von 20–75 mm Länge nicht bestätigt werden. Desgleichen fand SADOGLU's Aussage, wonach jede Linsen- und Pupillenkombination in Augen beliebiger Größe vorkommen soll, keine Bestätigung. Vielmehr zeigen alle untersuchten Fische, daß Pupillen- und Linsengröße von der Augengröße abhängen und zwischen diesen drei Größen sehr enge, hoch gesicherte Korrelationen bestehen. Das Zusammenpassen von Augen-, Linsen- und Pupillengröße ist von größter Bedeutung für eine scharfe Abbildung und ein funktionstüchtiges Auge. Es ist anzunehmen, daß dieser Harmonie entwicklungsphysiologische Zusammenhänge zugrunde liegen und die-

selben Gene für Augen-, Linsen- und Pupillengröße verantwortlich sind. Will man verschiedene Gene für diese drei Komponenten annehmen, muß man sie in engster Nachbarschaft auf demselben Chromosom vermuten, so daß Faktorenaustausch praktisch nicht auftritt. Meine Befunde an der  $F_2$  und R weisen darauf hin, daß die Faktoren, welche die Entwicklung des Auges bestimmen, indirekt die Ausbildung von Linse und Pupille festlegen. Dafür sprechen auch die Individuen mit ungleich großen Augen. Unter den 440 Fischen der  $F_2$  wurden 10 Exemplare gefunden, deren beide Augen deutlich verschieden groß waren (Tabelle 6). Stets besaß das kleinere Auge auch die kleinere Linse und Pupille. Da für die Ausbildung der beiden Augen *eines* Individuums dasselbe genetische Material verantwortlich ist, kann die rechts-links Variabilität *nur* durch entwicklungsphysiologische Prozesse bedingt sein. Wenn diese allein die Größe *eines* Auges und *einer* Linse und Pupille beeinflussen können, sehe ich keinen Grund, warum sie dies nicht auch für die *beiden* Augen eines Individuums sollten. Ich nehme an, daß entwicklungsphysiologische Vorgänge *in der Regel* die Größe beider Augen *gleichsinnig* beeinflussen und die beobachtete einseitige Steuerung nur eine seltene Ausnahme ist. Die Tiere mit ungleich großen Augen zeigen die durch Schwankungen der Einzelvorgänge im Entwicklungsgeschehen bewirkbare Modifikationsbreite an. Ihr Ausmaß kann beträchtlich sein: die Seitenvariabilität kann mehr als ein Viertel der individuellen Variabilität betragen. Die genetisch bedingte individuelle Variabilität kann also durch entwicklungsphysiologisch bewirkte Modifikationen derart verschleiert sein, daß sich keine Häufigkeitsmaxima abgrenzen lassen (Abb. 2).

Die Befunde fordern zu einer Spekulation heraus über die Zahl der für die Augenausbildung verantwortlichen Gene. Abb. 3 scheint auf die Beteiligung vieler Gene hinzudeuten. Meines Erachtens genügen nur zwei Faktoren, um die Mannigfaltigkeit der Augengröße in der  $F_2$  zu erklären. Wenn wir zwei unabhängig voneinander segregierende Faktoren annehmen, die additiv wirken, und die entwicklungsphysiologisch bedingte Modifikabilität berücksichtigen, wird die Verteilung der Meßwerte in Abb. 2 verständlich. Hypothese: *A* und *B* seien fördernde, *a* und *b* nicht fördernde Faktoren. *Astyanax* (große Augen): *AABB*; *Anoptichthys* (winzige Augen): *aabb*;  $F_1$  (Augen etwa halb so groß wie *Astyanax*): *AaBb*;  $F_2$  (Augengröße unterschiedlich):

Aufspaltung in	<i>AABB</i>	<i>AABb</i> , <i>AaBB</i>	<i>AAbb</i> , <i>AaBb</i> , <i>aaBB</i>	<i>Abbb</i> , <i>aaBb</i>	<i>aabb</i>
Zahl der fördernden Faktoren ( <i>n</i> )	4	3	2	1	0
Häufigkeit der Genotypen mit <i>n</i> fördernden Faktoren	1	4	6	4	1

Wenn wir den durch die größt- und kleinstäugigen Fische der  $F_2$  bestimmten Winkel (zwischen max. und min. in Abb. 4) in fünf gleich große Winkel unterteilen, entsprechend der Annahme, daß  $A$  ebenso fördernd ist wie  $B$ , erhalten wir Abb. 18. Die Schenkel jedes der fünf eingezeichneten Winkel schließen die Modifikationsbreite für 4, 3, 2, 1 und 0 fördernde Faktoren ein. Daß sie eventuell so groß oder größer sein kann, zeigt Abb. 4. Nun brauchen wir nur noch die Zahl der in den einzelnen Bereichen gefundenen Werte mit der Erwartung (1:4:6:4:1) zu vergleichen. Weil 440 Tiere untersucht wurden, sind in den Sektoren

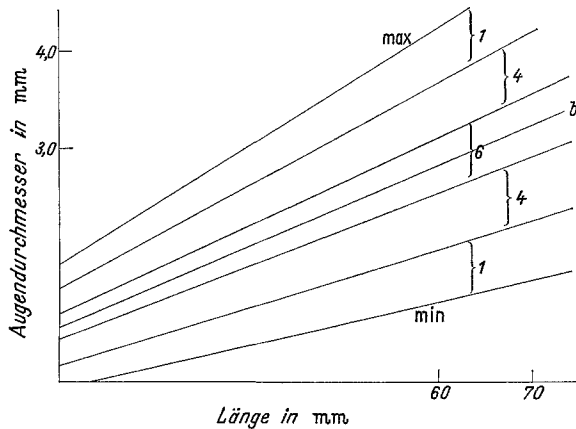


Abb. 18. Die Häufigkeit verschiedener Augengrößen bei der  $F_2$ . Abszisse: Länge der Fische in mm. Ordinate: Augendurchmesser in mm.  $b$  entspricht  $b_1$  aus Abb. 2; max und min begrenzen den Größenbereich der Augen nach oben und unten. Erklärung im Text

27,5; 110; 165; 110; 27,5 Individuen zu erwarten. Die Auszählung der beobachteten Werte (von oben nach unten: 31; 113; 153; 114; 29) paßt zu dieser Erwartung. Ein  $\chi^2$ -Test ergibt:  $\chi^2 = 1,7$ ;  $p > 0,7$ . Diese erstaunliche Übereinstimmung spricht nicht gegen die Zwei-Faktoren-Hypothese. Daß in der  $R$  weniger Individuen mit Augen, die in der Größe denen der  $F_1$  entsprechen, auftreten als erwartet, könnte auf das verschiedene genotypische Milieu zurückzuführen sein. Zwei additiv wirkende Genpaare, welche die Augengröße bestimmen und somit indirekt über das Auge auf die Ausbildung von Linse und Pupille wirken, würden demnach ausreichen, um, bei der beobachteten entwicklungsphysiologisch bedingten Modifikationsbreite, die Mannigfaltigkeit der Augengröße bei der  $F_2$  und die Harmonie im Auge zu erklären.

Ob die Augengröße von den Genen direkt oder über andere Variable indirekt bestimmt wird, können Messungen nicht entscheiden. HEUTS (1951) weist darauf hin, daß Mikrophthalmie bei Fischen experimentell durch Wachstumshemmung herbeigeführt werden kann. Diese kann sich auf den ganzen Fisch beziehen, z. B. durch Aufzucht bei niedrigerer



Temperatur, wie LOEB (1915) an *Fundulus heteroclitus* zeigte, oder nur auf das Wachstum des Kopfes, z. B. durch künstliche Unterbrechung der Blutzirkulation, wie HADORN (1945) an *Triturus helveticus* und *T. alpestris* nachwies: „Es reagieren auf den Zirkulationsausfall die verschiedenen Organe oder Organteile ungleich stark. Die Augenanlage gehört zu den empfindlichsten embryonalen Systemen.“ WALDER (1950) beobachtete an *Triturus alpestris* regelmäßig Mikrophthalmie nach Zirkulationsausfall. Auch partielle Exstirpation von entodermalem Dotter führte zu einer Hemmung des Augenwachstums. Abnormität in der Blutzirkulation der Augenregion und folgende Mikrophthalmie hat auch LOEB (1915) als Ergebnis der Kreuzung zwischen verschiedenen *Fundulus*-Arten beobachtet. MICHAŁOWA (1958) erzielte Augendefekte beim Goldfisch durch  $MgCl_2$ ; SWARUP (1959) erzeugte Augendefekte beim Stichling durch Hitze- und Kälteschock vor Beginn der Furchung (beide zitiert nach LUTHER, 1966).

Dieselben Faktoren, welche die Größe des Auges festlegen, bestimmen vielleicht auch die des Mittelhirns. Das Auge kann die mit ihm verbundenen Gehirnteile beeinflussen (KÜHN, 1965). Nach PFLUGFELDER (1952) werden die optischen Loben nach Augenexstirpation kleiner. Dagegen fanden WEISEL und McLAURY (1964) bei einigen Zwergwelsen mit einseitig rückgebildeten Augen keine rechts-links Unterschiede in der Größe der optischen Loben. Die von FRANCK (1964) beobachtete genetisch festgelegte Reduktion des Mittelhirns von *Anoptichthys* ist möglicherweise nur eine entwicklungsphysiologische Folge der Augenreduktion. Dies ließe sich entscheiden durch Vergleich der Mittelhirne besonders großäugiger mit denjenigen extrem kleinäugiger Tiere der  $F_2$  und durch Gegenüberstellung der Hirnhälften eines Fisches mit ungleich großen Augen. Da FRANCK (1964) die Augengröße der bezüglich ihres Mittelhirns untersuchten Fische nicht mitteilt, muß diese Frage zunächst offenbleiben.

### Zusammenfassung

1. Es wurden die Länge (*fork-length*), der Augen- und Pupillen-Horizontaldurchmesser sowie der Linsendurchmesser von 440 Fischen der  $F_2$  aus *Astyanax mexicanus* (FILIPPI)  $\times$  *Anoptichthys antrobius* (ALVAREZ) und 55 R-Hybriden (Rückkreuzungsnachkommen aus  $F_1 \times$  *Anoptichthys*) gemessen.

2. Die Beziehungen wurden durch Korrelationsdarstellungen und Häufigkeitsverteilungen veranschaulicht und durch Anwendung statistischer Methoden (Korrelations-, Regressionsrechnung u. a.) überprüft.

3. Die Augengröße ist bei der  $F_2$ , trotz sehr großer Streuung, mit der Fischlänge korreliert.

4. Die beiden Augen eines Individuums sind gewöhnlich annähernd gleich groß. In seltenen Fällen (10 von 440) treten deutliche rechts-links-

Unterschiede auf. Diese Seitenvariabilität ist bei der  $F_2$  stets viel kleiner als die individuelle Variabilität.

5. Sowohl bei der  $F_2$  als auch bei der R besteht zwischen Augen- und Pupillengröße eine statistisch gesicherte, positive Korrelation. Das gleiche gilt für Augen- und Linsengröße.

6. Besonders eng ist die Korrelation zwischen Pupillengröße und Linsengröße.

7. Die Regressionskoeffizienten von Augendurchmesser : Länge, Pupillendurchmesser : Augendurchmesser und Pupillendurchmesser : Linsendurchmesser haben bei der  $F_2$  Werte, die sich von denjenigen normaläugiger Fische nicht grundsätzlich unterscheiden. Dies weist darauf hin, daß trotz der Degeneration des Auges die normalen Größenbeziehungen zwischen den einzelnen Teilen des Auges gewahrt bleiben.

8. Bei den Tieren der  $F_2$  mit ungleich großen Augen stimmen die Größenverhältnisse von Linse, Pupille und Auge überein. Das kleinere Auge besitzt stets die kleinere Linse und Pupille.

9. Obschon die Häufigkeitsverteilungen der Quotienten der verschiedenen Werte auf ein polygenes System hindeuten, reicht die Annahme von nur zwei unabhängig voneinander segregierenden, additiv wirkenden Genpaaren für die Augengröße aus, um die mannigfache Ausbildung der Augengröße zu erklären. Die entwicklungsphysiologisch bedingte Modifikationsbreite der verschiedenen Genotypen ist nämlich sehr groß, wie die Tiere mit rechts-links Unterschieden in der Augengröße zeigen.

10. Die für die Augengröße verantwortlichen Gene bestimmen auch die Ausbildung von Linse und Pupille.

### Summary

1. The fork-length, the horizontal diameters of the eye and the pupil, and the diameter of the lens were measured in 440 fish of the  $F_2$  generation from *Astyanax mexicanus* (FILIPPI)  $\times$  *Anoptichthys antrobius* (ALVAREZ) and 55 fish of the R generation, i.e. the backcross of the  $F_1$  generation with *Anoptichthys*.

2. The relationships were illustrated by graphs of correlation and frequency distribution, and they were verified by statistical methods (correlation, regression, variance-analysis etc.).

3. In the  $F_2$  generation the size of the eye was correlated with the fork-length, although a wide variance existed.

4. Generally both eyes of one individual had approximately the same size. Clear differences in the size of both eyes of one individual were rare, and were observed in 10 out of 440 fish of the  $F_2$  generation. The left-right-variance was always much smaller than the individual variability.

5. In the  $F_2$  generation as well as in the R generation a significant, positive correlation existed between the size of the eye and the size of the pupil. The same was true for the size of the eye and the size of the lens.

6. The correlation between the size of the pupil and the size of the lens was extremely close.

7. In the  $F_2$  generation the regression coefficients eye-diameter : fork-length, pupil-diameter : eye-diameter, and pupil-diameter : lens-diameter did not fundamentally differ from those of normal-eyed fish. This indicated that the normal relations of size between the different parts of the eye were maintained, in spite of the degeneration of the eye.

8. In the fish of the  $F_2$  generation with a difference in eye-size in one individual, the proportions of size of the lens, the pupil and the eye corresponded to each other. The smaller eye always contained the smaller lens and the smaller pupil.

9. The frequency-distributions of the quotients of the different values indicate a polygene system, however, the assumption of only two additive pairs of genes which segregate independently is sufficient to explain the multiplicity in the size of the eye. The individuals with a difference in eye-size show that the modification in the size of the eye, which is due to physiological development processes only, may be great.

10. The genes that are responsible for the size of the eye also determine the development and size of the lens and the pupil.

### Literatur

- BREDER, C. M., and E. B. GRESSER: Correlations between structural eye defects and behavior in the Mexican blind characin. *Zoologica* (New York) **26**, 123—131 (1941).
- BROWN, M. E. (ed.): The physiology of fishes. New York: Academic Press 1957.
- FRANCK, A.: Vergleichende Untersuchungen am Höhlenfisch *Anoptichthys antrobius* und seinem oberirdischen Vorfahren *Astyanax mexicanus*. *Zool. Anz.* **172**, 95—107 (1964).
- GORDON, M.: Physiological genetics in fishes. In: M. E. BROWN, 1957.
- HADOEN, E.: Beitrag zur Entstehung der Mikrophthalmie. *Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch.* **20**, 477—484 (1945).
- HEUTS, M. J.: Ecology, variation and adaptation of the blind African cave fish *Coecobarbus geertsi* BLGR. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.* **82**, 155—230 (1951).
- HUBBS, C. L., and C. HUBBS: An improved graphical analysis and comparison of series of samples. *Systematic Zool.* **2**, 49—57 (1953).
- KÄHLING, J.: Untersuchungen über den Lichtsinn und dessen Lokalisation bei dem Höhlenfisch *Anoptichthys jordani* HUBBS and INNES. *Biol. Zbl.* **80**, 439—451 (1961).
- KOSSWIG, C.: Genetische Analyse konstruktiver und degenerativer Evolutionsprozesse. *Z. zool. Syst. Evolutionsforsch.* **1**, 205—239 (1963).
- KÜHN, A.: Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1965.
- LINDER, A.: Statistische Methoden. Basel u. Stuttgart: Birkhäuser 1951.

- LOEB, J.: The blindness of cave fauna and the artificial production of blind fish embryos by heterogeneous hybridization and by low temperature. Biol. Bull. Woods Hole **29**, 50—67 (1915).
- LOPASHOV, G. V., and O. G. STROEVA: Morphogenesis in the Vertebrate eye. Advances in Morphogenesis **1**, 331—377 (1961).
- LÜLING, K. H.: Untersuchungen am Blindfisch *Anoptichthys jordani* HUBBS and INNES (Characidae). III. Vergleichend anatomisch-histologische Studien an den Augen des *Anoptichthys jordani*. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **74**, 401—477 (1955).
- LUTHER, W.: Entwicklungsphysiologie der Fische. Fortschr. Zool. **17**, 313—340 (1966).
- MARR, J. C.: The use of morphometric data in systematic, racial and relative growth studies in fishes. Copeia **1955**, 23—31.
- MATHER, K.: Statistische Analysen in der Biologie. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1946.
- MOORE, J. A. (ed.): Physiology of the amphibia. New York: Academic Press 1964.
- PETERS, N., u. G. PETERS: Die Degeneration der Augen von *Typhlogarra widowsoni*. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **156**, 344—362 (1965).
- Das Auge zweier Höhlenformen von *Astyanax mexicanus* (FILIPPI) (Characidae, Pisces). Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **157**, 393—414 (1966).
- PFEIFFER, W.: Über die Vererbung der Schreckreaktion bei *Astyanax* (Characidae, Pisces). Z. Vererbungsl. **98**, 97—105 (1966).
- PELUGFELDER, O.: Weitere volumetrische Untersuchungen über die Wirkungen der Augenextirpation und der Dunkelhaltung auf das Mesencephalon und die Pseudobranchien von Fischen. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **145**, 549—560 (1952).
- SADOGLU, P.: Mendelian inheritance in the hybrids between the Mexican blind cave fishes and their overground ancestor. Zool. Anz., Suppl. **21**, 432—438 (1957).
- SCHNAKENBECK, W.: Pisces. In: KÜKENTHAL, Handbuch der Zoologie, Bd. 6. Berlin: W. de Gruyter & Co. 1962.
- VANDEL, A.: Biospeology. Oxford 1964.
- WALDER, P.: Über das Wachstum der Kopforgane und die Entstehung von Mikrophthalmie bei isolierten Kopfstücken und zirkulationslosen Keimen von *Triton alpestris*. Acta zool. (Stockh.) **31**, 187—231 (1950).
- WEISEL, G. F. and E. L. McLAURY: Blind catfish (*Ictalurus nebulosus*) from Dog Lake, Oregon. Copeia **1964**, 687—690.

Dr. WOLFGANG PFEIFFER  
 Zoophysiologisches Institut der Universität Tübingen  
 74 Tübingen, Hölderlinstr. 12