

Ökologische Differenzierung bei *Gambusia holbrooki* GIRARD, 1859 – Eine morphometrische Analyse isolierter, durch Habitat und Klima beeinflusster Populationen

Ecological differentiation in *Gambusia holbrooki* GIRARD, 1859 – a morpho-metric analysis of isolated populations influenced by habitat and climate

Hanno Fürnwein¹, Hans Nemeschkal² & Helmut Kratochvil²

¹Tiergarten Wien, Maxingstraße 13b, A-1130 Wien

²Institut für Zoologie, Universität Wien, Althanstraße 14, A-1090 Wien,
helmut.kratochvil@univie.ac.at (korrespondierender Autor)

Zusammenfassung: Der Moskitofisch *Gambusia holbrooki* wurde ab dem Jahr 1921 von Spanien ausgehend in Europa zu Bekämpfung der Malaria ausgesetzt. Seit diesem Zeitpunkt haben sich an vielen Plätzen Populationen dieser Art isoliert unter den verschiedensten ökologischen Bedingungen gehalten. Es wurde versucht, mittels morphometrischer Methoden Stichproben aus fünf Biotopen (aus Kroatien, Türkei und Ungarn) auf selektiv bedingte Änderungen zu untersuchen. An 469 Individuen wurden je 24 äußere Körpermaße vermessen und danach statistisch ausgewertet (Hauptkomponentenanalyse aufgrund von Varianz-Kovarianz-Matrizen, QAP – Analyse zur Überprüfung der Ähnlichkeiten zwischen den Koeffizientenmustern). Es konnten deutliche Unterschiede in den Rumpf-, Kopf- und Schwanzstielregionen nachgewiesen werden und zwar hinsichtlich des Geschlechtsdimorphismus. Bei den Weibchen sind die Merkmale des Rumpfs und der Breite des Schwanzstiels am variabelsten, bei den Männchen hingegen die Merkmale der Länge und Breite des Schwanzstiels sowie die Breite der Basis der Dorsalis und Anals.

Schlüsselwörter: *Gambusia*, Anpassung, Speziation, Isolation, Morphometrie, Morphosis, Allopatrie.

Summary: The mosquito fish *Gambusia holbrooki* was introduced in Europe for malaria control from 1921 on starting in Spain, followed by additional introductions in other mediterranean countries. From that time on many populations developed under different ecological conditions. Random samples from five habitats (Croatia, Turkey, Hungary) were tested by use of morphometric methods in order to find changes caused by selection. We measured and calculated statistically (main component analysis based on variance covariance matrix, QAP – analysis for testing similarities in the “coefficient patterns”) 24 dimensions of 469 individuals. Distinct differences in trunk, head and tail are demonstrated, according to sexual dimorphism: females are most variable in the character width of caudal peduncle whereas males are most variable in length and width of caudal peduncle and width of the basal part of dorsal and anal fins.

Key Words: *Gambusia*, isolation, speciation, morphometrics, selection, allopatrics

1. Einleitung

Gambusia holbrooki gehört zu den Lebendgebärenden Zahnkarpfen (Poeciliidae). Bei Männchen beträgt die Standardlänge 15-24 mm und bei Weibchen 31-38 mm (ARNOLD 1987). Eine einzige Besamung reicht zur Produktion mehrerer Bruten aus. Die Tragzeit liegt zwischen 21 und 28 Tagen. Je nach Klimaverhältnissen erfolgen

3-5 Bruten pro Jahr (KRUMHOLZ 1948). Die Art gilt im Hinblick auf Temperatur und Salinität als sehr tolerant (KRUPP 1982, WINKLER 1979), meidet jedoch fließendes Wasser.

Die ursprünglich von der Ostküste der USA stammende (KINZELBACH & KRUPP 1982) Gambaie nimmt unter den Lebendgebärenden Zahnkarpfen (Fam. Poeciliidae) eine besondere Stellung ein, weil sie als Konsument von Insekten-

larven früher weltweit zur Bekämpfung der Malaria eingesetzt wurde und teilweise heute noch eingesetzt wird.

Zu diesem Zweck wurde im Jahr 1921 *Gambusia holbrooki* erstmals aus den USA nach Spanien gebracht (KINZELBACH & KRUPP 1982). Dort vermehrten sie sich derart, dass bereits im folgenden Jahr ein Zuchtstamm nach Italien abgegeben werden konnte. Da die Erfolge in der Stechmückenbekämpfung noch größer waren als in den USA, wurde der „Moskitofisch“ in den folgenden zehn Jahren auch auf Korsika, einigen Adriainseln, in Istrien, Dalmatien, Griechenland, Frankreich, Portugal, Bulgarien, Rumänien, in der Türkei sowie in verschiedenen Geothermen wie z.B. Hevis (Ungarn) ausgesetzt. Seit 1930 sind die Gambusen „praktisch überall im südlichen Europa“ zu finden (KINZELBACH & KRUPP 1982, S. 70). Einbürgerungsversuche, die 1978 und in den beiden nachfolgenden Jahren im Oberrheingebiet (BRD) zur Stechmückenbekämpfung unternommen wurden, scheiterten an den strengen Wintern (KINZELBACH & KRUPP 1982). Weltweit findet man heute Gambusen in Kleingewässern und am Rand größerer Seen vom 40. südlichen bis zum 50. nördlichen Breitengrad.

Mit dem Aufkommen der Insektizide nahm das Interesse an der biologischen Stechmückenbekämpfung allerdings schon ab 1940 merklich ab.

Alle in Europa vertretenen Populationen gehen womöglich auf den Erstimport 1921 nach Spanien zurück (ARNOLD 1990). Bis heute hielten sich stabile Populationen in den im Hinblick auf Temperatur, Wasserchemie und Habitatform sehr verschiedenen Gewässern, welche über einen Zeitraum von ca. 60 Jahren (bis zum Zeitpunkt unserer Untersuchungen) ohne Neubesatz den unterschiedlichsten Einflüssen und Selektionsdrücken ausgesetzt waren.

Diese künstlich herbeigeführten „Allopatrien“ geben eine hervorragende Gelegenheit, mögliche Anpassungsvorgänge durch unterschiedliche Selektionsdrücke zu studieren. Dem Einfluß ökologischer Faktoren auf die Merkmalsvariabilität kommt zweifellos entscheidende Bedeutung zu. So wird in verschiedenen Arbeiten der Zusammenhang zwischen einem morphologischen Gradienten und dem Grad der Anpassung an

bestimmte ökologische Rahmenbedingungen wie Temperatur, Fließgeschwindigkeit oder Nahrungsangebot beschrieben (FELLEY 1984, KÖHLER 1992). Dies bedeutet, dass die Umweltbedingungen den Phänotyp einer Population verändern können. Einerseits kann es zu Standortmodifikationen kommen, andererseits ist für die ökologische Anpassung auch die gerichtete, selektive Förderung bestimmter Erbanlagen bedeutungsvoll. Im Gegensatz dazu spielt bei der geographischen Differenzierung im Zusammenhang mit eingeschränkten Populationsgrößen oft die zufällige Verteilung und Fixierung selektiv neutraler Anlagen infolge genetischer Drift eine Rolle (FUTUYMA 1990). So kommt es zur Auseinanderentwicklung getrennter Gruppen der gleichen Art (MEYER 1984).

Für *Gambusia holbrooki* entstand nun die interessante Situation, dass sie ab einem relativ genau bekannten Zeitpunkt (ca. 1930) in sehr unterschiedliche Gewässer verbracht wurde, die einander in Hinblick auf Temperatur, Wasserqualität, Gewässerstrukturierung und Klima viel mehr unterscheiden als die angestammten Biotope in den USA. Dadurch ergibt sich die seltene Gelegenheit, Anpassungen und selektive Wirkungen auf getrennte Populationen über einen bekannten Zeitraum zu studieren. Die vorliegende Arbeit ist ein morphometrischer Teilaspekt eines größeren Vorhabens, welche die getrennten Gambusenstämme auf selektiv bedingte Veränderungen untersuchen soll.

2. Material und Methode

Für die morphometrischen Messungen – sie wurden 1993 durchgeführt – standen in 70% Alkohol aufbewahrte Tiere aus fünf ausgesuchten Gewässern zu Verfügung:

1. Tümpel bei Cizici, Insel Krk in Kroatien: n = 112 (57 Weibchen, 55 Männchen); küstennaher Karsttümpel, ca. 70 m Durchmesser, regenwassergespeist, Wassertemperatur Juni 1985 durchschnittlich 24,3 °C, pH-Wert 7,0, 9,2 °dGH, O₂ 7,8 mg/l, Chlorid 69 mg/l (HERMANN et. al. 1985); im Sommer oft starkes Aufheizen und Sinken des Wasserstandes, im Winter oft dünne Eisdecke, reicher Makrophy-

tenbestand. In dem Gewässer konnten *Rana ridibunda*, *Triturus vulgaris* und *Natrix natrix* nachgewiesen werden. An Vögeln werden regelmäßig Teichhuhn, Graureiher und Silberreiher beobachtet. Andere Fischarten gibt es in dem Gewässer nicht.

2. Tümpel bei Vrhnica, Insel Krk in Kroatien: n = 90 (62 Weibchen, 28 Männchen); Karsttümpel mit ca. 15 m Durchmesser. Wassertemperatur im Juni 1985 durchschnittlich 24 °C, pH-Wert 9,7, 7,8 °dGH, O₂ 9,2 mg/l, Chlorid 30 mg/l (HERMANN et. al. 1985); im Winter oft dünne Eiskecke, reicher Makrophytenbestand, über Winter stets starker Populationseinbruch (nur wenige Exemplare überstehen den Winter). Im Tümpel gibt es stabile Populationen von *Rana ridibunda* und *Triturus vulgaris*, jedoch keine weiteren Fischarten.
3. Bafa Gölü, Türkei: n = 87 (63 Weibchen, 24 Männchen); leicht brackiger Binnensee, Kochsalz und Calciumsulfat 4,1 g/l, pH-Wert im Mittel bei 8,06; Fläche, je nach Wasserstand 65–70 km² (KASPAREK 1988), typisches Mittelmeerklima, breiter Schilfgürtel.
4. Akşehir Gölü, Türkei: n = 68 (50 Weibchen, 18 Männchen), Binnensee in 990 m Seehöhe, Fläche 353 km², Speisung durch Schmelzwasser. Wassertemperatur im Jahr 1992 durchschnittlich 14 °C im Frühjahr und Herbst und 23 °C im Sommer, in den Wintermonaten ist der See einige Wochen lang zugefroren; pH-Wert 9,4, 3,1 °dGH, Nitratgehalt 0,9 mg/l, O₂ 8,5 mg/l (BALIK & USTAOGU 1992), breiter Schilfgürtel.
5. Thermalsee bei Hevis, Ungarn: n = 112 (87 Weibchen, 25 Männchen); der einige Hektar große Thermalsee wird aus einer starken Quelle in 25 m Tiefe gespeist, Austrittstemperatur 37–39 °C, Die Wassertemperatur beträgt auch im Winter 26–27 °C, Wasser etwas laugenhaltig (Ca(HCO₃)₂ und MgHCO₃ 0,56g/l), vorhandene H₂S-Gase stammen entweder aus tieferen Niveaus oder von Pflanzen (BIRO 1992). Das Wasser ist leicht radioaktiv. Die Bedingungen sind ganzjährig annähernd konstant. Außer den Gambusen wurden keine weiteren, stets im Wasser lebenden Wirbeltiere nachgewiesen.

Sämtliche Exemplare wurden im Rahmen von Exkursionen des Zoologischen Institutes der Universität Wien gesammelt und werden in der dortigen Sammlung aufbewahrt. Alle 469 Individuen besaßen eine eigene Inventarnummer.

Zur Vermessung wurden zunächst zwölf Messpunkte (Abb. 1) am Körper festgelegt. Durch die Auswahl sollte gewährleistet sein, dass die Punkte einerseits gleichmäßig über dem Körper verteilt waren und andererseits mit der größtmöglichen Genauigkeit abgenommen werden konnten.

Die Projektion der Messpunkte erfolgte mittels Binokular (Wild Heerbrugg) bei fünffacher Vergrößerung. Die Fische wurden dabei unter dem Binokular so ausgerichtet, dass die linke Lateralseite des Tieres nach oben zu liegen kam. Von diesen Lateralprojektionen konnten die Messpunktdaten exakt abgenommen werden. Außerdem wurde zu jedem Tier ein Maßstab abgenommen.

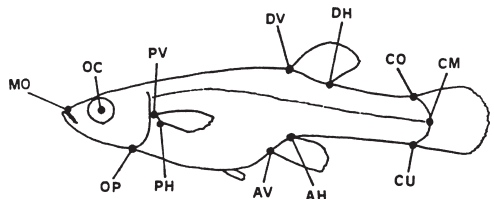


Abb. 1: Messpunkte für die Morphometrie – MO (1) Maulspitze am Oberkiefer, DV (2) vordere Ansatzstelle der Dorsalis, DH (3) hintere Ansatzstelle der Dorsalis, CO (4) dorsale Ansatzstelle der Caudalis, CM (5) mittlere Ansatzstelle der Caudalis, CU (6) untere Ansatzstelle der Caudalis, AH (7) hintere Ansatzstelle der Anals, AV (8) vordere Ansatzstelle der Anals, PH (9) hintere Ansatzstelle der Pectoralis, PV (10) vordere Ansatzstelle der Pectoralis, OP (11) Messpunkt am Operculum, OC (12) Messpunkt des Auges.

Fig. 1: Points used for morphometrics – MO (1) tip of mouth on the upper jaw, DV (2) begin of base of dorsalis, DH (3) end of base of dorsalis, CO (4) dorsal attached part of the caudalis, CM (5) median attached part of the caudalis, CU (6) lower attached point of the caudalis, AH (7) end of base of anals, AV (8) begin of base of anals, PH (9) end of base of pectoralis, PV (10) begin of base of pectoralis, OP (11) measuring point on the operculum, OC (12) measuring point on the eye.

Figure 1 consists of three line drawings of a fish, illustrating different measurement points and abbreviations. The top drawing shows the overall length (MOCH) and head length (OCPH). The middle drawing shows various body measurements including HOBY, DVBH, DHCO, LOCH, ECH, OPAV, AVAH, and AHCU. The bottom drawing shows measurements for the head and body, including MCPV, PHOV, DVAV, DVNH, DVH, DHCU, and LOCH.

Fig. 2: Measurements used for statistics.

Von den 24 Messstrecken wurden Varianz-Kovarianz-Matrizen berechnet (NEMESCHKAL 1991). Mit den zugrunde liegenden Varianz-Kovarianz-Matrizen wurde eine Hauptkomponentenanalyse (PCA) durchgeführt, mit dem Ziel, eine Datenvereinfachung durchzuführen, ohne dass dabei ein nennenswerter Anteil an Information verloren geht (FLURY & RIEDWYL 1983). Sie besteht hauptsächlich im Berechnen der „Eigenwerte“ und der „Eigenvektoren“ der Varianz-Kovarianz-Matrix, wobei einerseits die Eigenwerte die Varianzen der extrahierten Hauptkomponenten (= Hauptachsen) darstellen und andererseits die Eigenvektoren durch ihre Koeffizienten (= Komponenten) die Lage der zugehörigen Hauptachsen im Merkmalsraum bestimmen (FLURY & RIEDWYL 1983).

Dabei wird folgendermaßen vorgegangen: Zunächst wird zwischen den entsprechenden Vergleichspaaren der Ausgangsvektoren ein Korrelationskoeffizient (genannt beobachtete Korrelation) ermittelt. Danach wird einer der beiden Spaltenvektoren mehrmals durch Zufallspermutationen der Reihen modifiziert. Der andere Spaltenvektor bleibt unverändert. Nach jeder Permutation wird ein Korrelationskoeffizient berechnet. Sind mehr als 5% ($p > 0,05$) dieser „Permutations-Korrelationen“ größer als die beobachtete Korrelation, so wird die Nullhypothese nicht verworfen. Das heißt, dass die verglichenen Spaltenvektoren als unähnlich aufzufassen sind. Anderenfalls ($p < 0,05$) ist die Nullhypothese zu verwerfen und die Alternativhypothese, nämlich

signifikante Ähnlichkeit der Vektoren zu akzeptieren. In dieser Untersuchung wurde die QAP - Analyse mit einem von H. NEMESCHKAL geschriebenen Computerprogramm (NEMESCHKAL 1991) durchgeführt. Es wurde jeweils mit 1000 Permutationen gerechnet. Lag der errechnete p-Wert knapp über oder unter der Signifikanzgrenze, wurde das Verfahren zur Verfeinerung mit 5000 Permutationen wiederholt.

3. Ergebnisse

3.1. Häufigkeitsdiagramme der Standardlänge (Abb. 3)

Während die Größenverteilung, der Männchen bei allen fünf Stichproben annähernd gleich ist, mit Ausnahme der von Hevis, welche etwas größer sind, zeigen sich bei den Weibchen auffallende Unterschiede sowie eine insgesamt größere Streuung als bei den Männchen. Allgemein kann man sagen, dass die untersuchten Weibchen, welche von der Insel KRK (Vrbnik und Cizici) stammen, im Durchschnitt etwas kleiner sind als die Weibchen der anderen drei Stichproben. Der größte Anteil an Weibchen, die größer sind als 30 mm, findet sich bei der Stichprobe aus dem Bafasee. Außerdem fällt bei den beiden kroatischen Stichproben die Streuung der Standardlänge am größten aus.

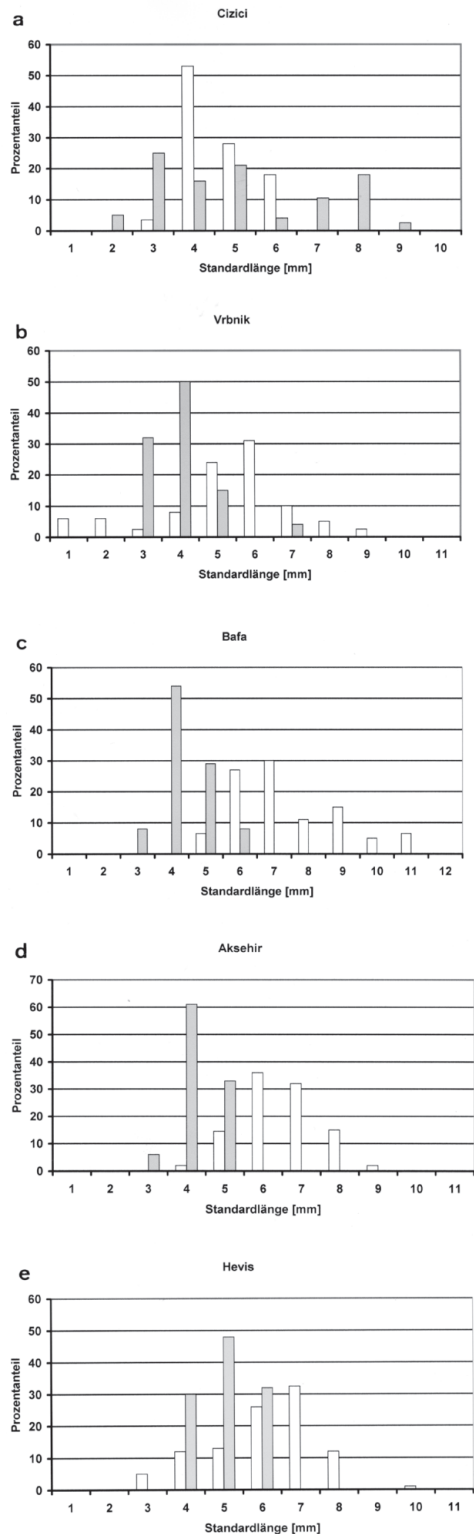
3.2. Hauptkomponentenanalyse (PCA)

Zu Charakterisierung der Populationen, das heißt zum „Aufspüren“ von Unterschieden und Ähnlichkeiten, wurden folgende Ergebnisse der PCA herangezogen.

- Gesamtvarianz (Summe der Varianzen der einzelnen Merkmale)
- Merkmalsvarianz (Maß für die Variabilität eines bestimmten Merkmales)

Abb. 3 a-e: Verteilung der Standardlänge bei den fünf verschiedenen Populationen (helle Säulen = Männchen, dunkle Säulen = Weibchen).

Fig. 3 a-e: Distribution of standard length in the five populations studied (white columns = males, dark columns = females)



- c) Anteil der beiden PCs an der Gesamtvarianz
d) Normierte Eigenvektoren der ersten und zweiten Hauptachse

a) Gesamtvarianz: Die Gesamtvarianzen der einzelnen Populationen sind in Tabelle 1 zusammengefasst.

Es zeigt sich, dass die Gesamtvarianz der Aksehir-Weibchen und die aller Männchen-Populationen rund zwei bis vier Mal kleiner ist als die Gesamtvarianzen der üblichen Weibchen-Populationen. Die größten Gesamtvarianzen finden sich bei den Weibchen aus Kroatien (Cizici und Vrbnik). Auch bei den Männchen weist die Stichprobe aus Vrbnik den höchsten Wert auf.

Tab. 1: Gesamtvarianzen der untersuchten Stichproben.

Tab. 1: Total variance in samples.

	Weibchen	Männchen
Cizici	0,2221	0,0495
Vrbnik	0,2558	0,0741
Bafa	0,1075	0,0584
Aksehir	0,0573	0,0435
Hevis	0,1079	0,0435

b) Merkmalsvarianz: Allgemein kann bei den Weibchen festgestellt werden, dass die Stichproben aus Kroatien insgesamt höhere Merkmalsvarianzen aufweisen als die Weibchen aus der Türkei und Ungarn.

Exemplarisch sollen hier die Profile der Weibchen von Cizici und Vrbnik betrachtet werden (Abb. 4): Den beiden sehr ähnlichen Profilen ist

zu entnehmen, dass die Merkmale 8 (PHDF), 18 (PVAV) und 19 (OPAV) offenbar die größten Beiträge zur Gesamtvarianz liefern. Alle drei Merkmale liegen im Rumpfbereich. Andererseits weisen bei den Cizici-Weibchen die Merkmale 9 (DHCO), 10 (DHCU), 19 (AHCU) und 23 (OVCV) die geringsten Varianzen auf. Drei dieser Strecken liegen im Bereich des Schwanzstiels, die vierte liegt im Kopfbereich. Bei den Vrbnik-Weibchen zeigen sich hingegen bei 1 (MOCM), 3 (MOOP) und 4 (MOOC) die geringsten Merkmalsvarianzen. 1 (MOCM) ist die Standardlänge, die beiden anderen Merkmale liegen im Kopfbereich. Insgesamt kann nun über die beiden Weibchen-Populationen ausgesagt werden, dass sie im Rumpfbereich am stärksten variieren. Während bei den Cizici-Weibchen der Schwanzstiel die am wenigsten variablen Merkmale trägt, trifft dies bei den Vrbnik-Weibchen auf den Kopf zu.

In der Abbildung 5 sind für alle Populationen die Meßstrecken mit sehr hohen (durchgezogene Linien) und sehr niedrigen (gestrichelte Linien) Merkmalsvarianzen eingezeichnet.

c) Relativer Anteil von PCI u. PCII an der Aufklärung der Gesamtvarianz:

Die Anteile der Varianzaufklärung durch die beiden PCs (Eigenwerte der PCs in Prozentanteil der Gesamtvarianz) sind nachstehend für die Weibchen (Tab. 2) und Männchen (Tab. 3) zusammengefasst.

Während bei den Weibchen-Populationen mindestens 74% der Gesamtvarianz durch die beiden Hauptachsen erklärt wird, fällt die Varianzaufklärung durch die beiden PCS bei den

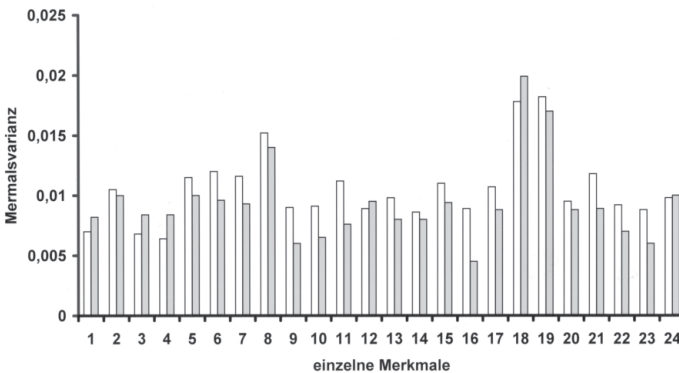


Abb. 4: Varianzen der einzelnen Merkmale der Weibchen von Cizici und Vrbnik, (helle Säulen = Cizici, dunkle Säulen = Vrbnik).

Fig. 4: Character variances in females of Cizici and Vrbnik (white columns == Cizici, dark columns = Vrbnik)

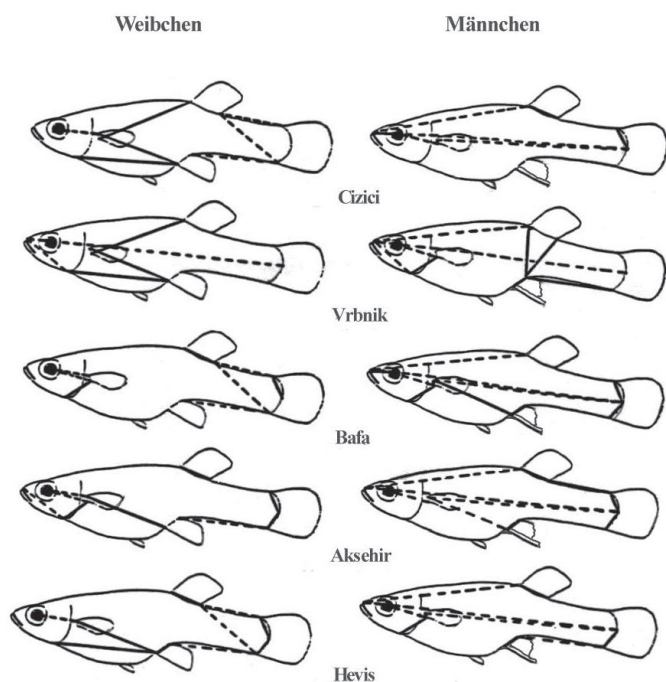


Abb. 5: PCA-Meßstrecken mit sehr hohen (durchgezogene Linien) und sehr niedrigen Merkmalsvarianzen (gestrichelte Linien) in den einzelnen Stichproben.

Fig. 5: PCA measurements with high (continuous lines) and low character variances (broken lines) in the samples.

Tab. 2: Varianzaufklärung der PCs für die Weibchen in Prozentanteil an der Gesamtvarianz.

Tab. 2: Variance explained by PCs in females, percent of total variance.

	PCI (%)	PCII (%)	kumulierte Varianz (%)
Cizici	90,6	2,3	92,9
Vrbnik	90,3	2,4	92,7
Bafa	75,7	7,0	82,7
Aksehir	66,3	7,8	74,1
Hevis	82,6	3,7	86,3

Tab. 3: Varianzaufklärung der PCs für die Weibchen in Prozentanteil der Gesamtvarianz.

Tab. 3: Variance explained by PCs in males, percent of total variance.

	PCI (%)	PCII (%)	kumulierte Varianz (%)
Cizici	65,5	7,6	73,1
Vrbnik	65,7	11,5	77,2
Bafa	47,5	11,8	59,3
Aksehir	49,2	16,5	65,7
Hevis	53,7	11,4	65,1

Männchen-Populationen durchwegs geringer aus. Bei den Bafa-Männchen wird nur ca. 59% der Gesamtvarianz erklärt.

d) Normierte Eigenvektoren der 1. u. 2. Hauptachse: Die im Zuge der PCA ermittelten Eigenvektoren setzten sich aus je 24 Koeffizienten (bei 24 untersuchten Merkmalen) zusammen. Die Wetthöhen dieser Koeffizienten geben über den Einfluss der Merkmalsvariablen in der jeweiligen Hauptkomponente und deren beschreibender Streuung Auskunft und zeigen entsprechend dominierende Merkmalsvariablen auf (FLURY U. RIEDWYL 1983, KOEHLER 1992). Eine „stark geladene“ Merkmalsvariable weist einen hohen Koeffizientenwert auf und eine „schwach geladene“ einen niederen.

Anhand der Abbildung 6 soll dieser Zusammenhang beispielhaft näher erklärt werden: Bei der PCII der Weibchen aus Hevis sind die Merkmale 9 (DHCO), 14 (CMCU), 19 (OPAV), 20 (PVPH), und 21 (OPPH) sehr hoch geladen. Ebenfalls hoch geladen, aber mit entgegengesetztem Vorzeichen, sind die Merkmale 3 (MOOP) 5 (DVDH) u. 24 (OCOP). Für eine Populationscharakterisierung werden vor allem diese hoch

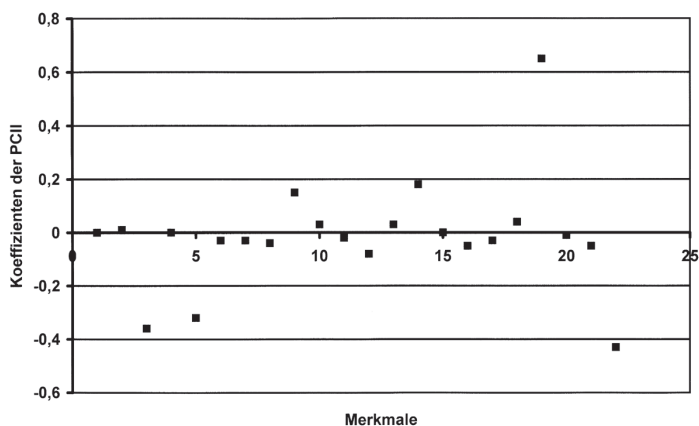


Abb. 6: PCA-Koeffizienten der PCII bei den Weibchen von Hevis.

Fig. 6: PCA coefficients of PCII in females of Hevis.

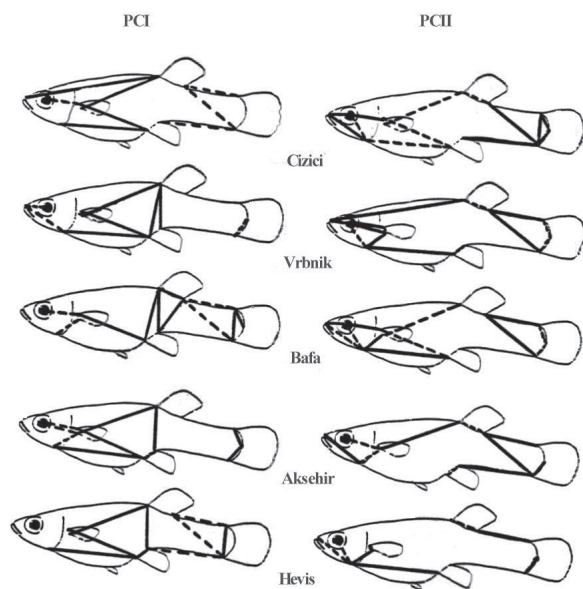


Abb. 7: PCA-Darstellung der am stärksten (durchgezogene Linien) und am schwächsten (gestrichelte Linien) geladenen Koeffizienten der PCI sowie der am stärksten positiv (durchgezogene Linien) und am stärksten negativ (gestrichelte Linien) geladenen Koeffizienten der PCII der Weibchen.

Fig. 7: PCA – highest (continuous lines) and lowest (broken lines) coefficients of PCI and highest positive (continuous lines) and highest negative (broken lines) coefficients of PCII in females.

geladenen Merkmalsvariablen herangezogen. Das bedeutet im Falle der Hevis-Weibchen, dass eine Maßänderung vor allem durch folgende entgegengesetzt verlaufende Trends bestimmt wird: Verlängerungen des Schwanzstiels und des Rumpfs gehen mit Verkürzungen von Kopf und Dorsalis sowie einer Krümmung des Kopfes nach ventral einher.

In Abbildung 7 sind die am stärksten (durchgezogene Linien) und am schwächsten (gestrichelte Linien) geladenen Koeffizienten der PCI sowie die am stärksten positiv geladenen (durchgezogene

Linien) und am stärksten negativ geladenen (gestrichelte Linien) Koeffizienten der PCII der Weibchen eingezeichnet.

In der Abbildung 8 finden sich die Darstellungen der Situation bei den Männchen.

3.3. Quadratic Assignment Procedures (QAP-Analyse)

Die Tabelle 4 fasst jene Populationen zusammen, zwischen welchen Unterschiede ermittelt werden konnten.

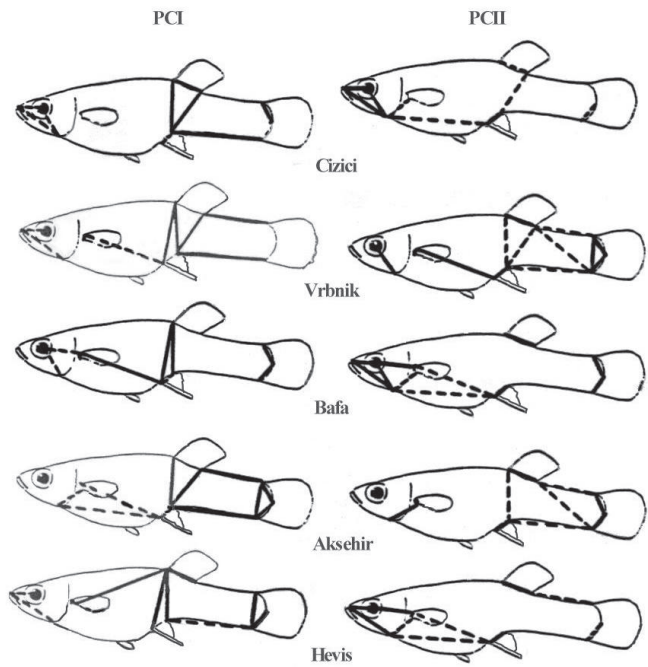


Abb. 8: PCA-Darstellung der am stärksten (durchgezogene Linien) und am schwächsten (gestrichelte Linien) geladenen Koeffizienten der PCI sowie der am stärksten positiv (durchgezogene Linien) und am stärksten negativ (gestrichelte Linien) geladenen Koeffizienten der PCII der Männchen.

Fig. 8: PCA – highest (continuous lines) and lowest (broken lines) coefficients of PCI and highest positive (continuous lines) and highest negative (broken lines) coefficients of PCII in males.

Tab. 4: QAP-Analyse, differierende Populationen.
Tab. 4: QAP analysis, differing populations.

Weibchen		Männchen	
PCI	PCII	PCI	PCII
V-B	C-V	B-V	V-C
	C-B	B-A	V-B
	C-A	B-H	V-H
	C-H	C-H	A-C
	A-V	A-H	A-B
	A-B	A-H	A-H

Die QAP - Analyse ergab, dass für die Weibchen-Vergleiche drei Gruppen mit unterschiedlichen Koeffizientenmustern belegt werden können: 1. Cizici 2. Aksehir 3. Vrbnik, Bafa, Hevis.

Eine Verlängerung der Schwanzstieles bewirkt bei den Cizici- und den Aksehir-Weibchen eine Verschiebung des Kopfes nach dorsal und dessen Längerwerden sowie eine Verbreiterung des Schwanzstielendes. Der Rumpf hingegen wird bei den Cizici-Weibchen verkürzt. Bei den Aksehir-Weibchen bleibt er von Veränderungen un-

beeinflusst. Bei den anderen Populationen (Vrbnik, Bafa und Hevis) verlängert sich der Rumpf bei gleichzeitiger Verlängerung des Schwanzstiels, d. h. die Fischkörper werden allgemein „verlängert“, der Kopf „krümmt“ sich nach unten (Trend vom oberständigen zum unterständigen Maul ?) und das Schwanzstielende wird schmaler (Abb. 9).

Bei den Männchen können zwei Gruppen mit Unterschieden in den Koeffizienzmustern belegt werden: 1. Vrbnik, Aksehir, 2. Cizici, Bafa, Hevis.

Die Charakteristik der Männchen ist mit Vorbehalt zu betrachten, da die Stichproben, relativ klein waren (Ausnahme Cizici, n = 55). Mit der Verkürzung des Schwanzstiels gehen bei den Vrbnik- und Aksehir- Männchen eine Verminderung der Körperhöhe, eine Verbreiterung des Schwanzstielendes und eine Verbreiterung der Pectoralbasis einher. Die Rumpflänge bleibt von Veränderungen unbeeinflusst. Den restlichen drei Populationen (Cizici, Bafa, Hevis) ist gemeinsam, dass eine Verkürzung des Rumpfs eine Verlängerung und „Streckung des Kopfes nach oben“ bewirken wird (Abb. 9)

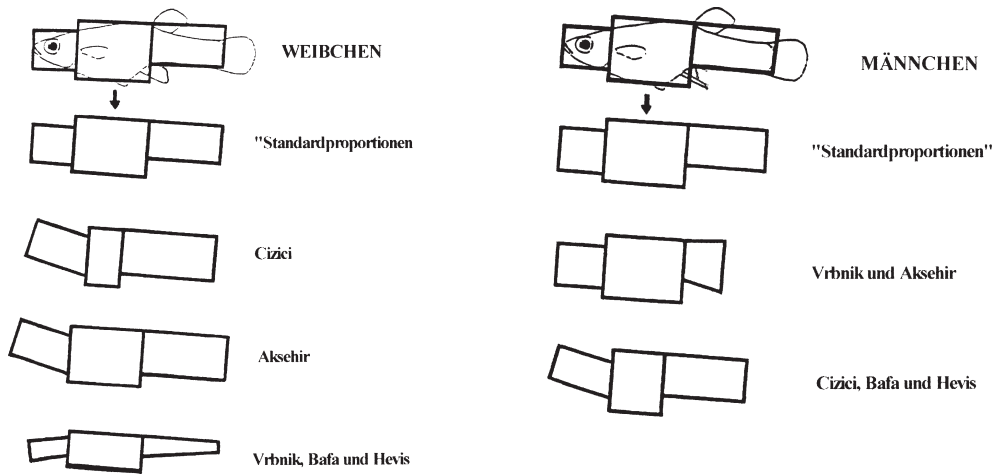


Abb. 9: Schema der „Änderungstrends“ von Männchen und Weibchen bei den fünf Stichproben.
Fig. 9: Diagram of “modification trends” in males and females within samples.

4. Diskussion

Das Hauptanliegen der Arbeit lag darin, Populationen von *Gambusia holbrooki* anhand der Variationsmuster äußerer Körpermerkmale zu charakterisieren. Es zeigte sich, dass unterschiedliche Phänotypen durch diese Muster zu belegen sind. In der Folge soll die Charakterisierung anhand der Koeffizientenmuster der PCI und der PCII zusammenfassend dargestellt werden, wobei sich insbesondere die PCII für eine anschauliche Charakterisierung eignet. Die Charakterisierung erfolgt in erster Linie anhand der Ergebnisse über die Weibchen, da deren Anzahl durchwegs größer war als jene der Männchen.

Als sicher gilt, dass die Zahl der Individuen, die bis zum Zeitpunkt der Untersuchungen vor maximal 60 Jahren in den verschiedenen Gewässern ausgesetzt wurden, gering war, d.h. dass alle Gene der entstandenen Populationen von den wenigen „Gründern“ und von etwaigen nachfolgenden Mutationen herrühren. Wenn auch die Gründer weniger Allele an einem Genort als die Herkunftspopulation haben, so ist der Grad der Heterozygotie und daher auch die genetische Varianz dennoch fast genau so hoch wie die der Herkunftspopulation, weil seltene Allele, eben jene, die der Gründerpopulation wahrscheinlich fehlen, wenig zum Heterozygotiegrad der Popu-

lation beitragen (FUTUYMA 1990). Bleibt die Population klein, sinkt der Heterozygotiegrad der Kolonie schnell aufgrund von genetischer Drift (zufällige Fixierung oder Eliminierung von Allelen) und baut sich nur langsam wieder durch Mutationen und genetische Drift wieder auf, es sei denn, natürliche Selektion erhöht die Frequenz seltener Gene. Wenn die Kolonie jedoch schnell wächst, wird die Häufigkeit an genetischer Variation nicht stark beeinflusst (FUTUYMA 1990).

Grundsätzlich kann angenommen werden, dass dieser sogenannte „Gründer-Effekt“ auf alle fünf untersuchten Populationen, wenn auch im unterschiedlichen Umfang, zutrifft. Ökologische Faktoren können in Summe das Wachstum der Population und somit das genetische Reservoir fördern und hemmen. Die Fortpflanzungsperiode ist in den mediterranen Gewässern (Cizici, Vrbnik, Bafa) niedriger als im Akschir-Gölü. Die Geothermie Hevis bietet den kälteempfindlichen Gambusen sicher die besten Überwinterungsmöglichkeiten, ist aber im Sommer für die Tiere wahrscheinlich durch die zu hohen Temperaturen limitierend, denn an warmen Sommertagen konnte wiederholt beobachtet werden, wie sich die Fische in flachen, schattigen Zonen des Sees versammelten. Populationen, die durch einen engen „Flaschenhals“ in ihren Populationen gehen, was alljährlich bei den Populationen von Cizici, Vrbnik und Akschir der Fall ist, werden ähn-

lich beeinflusst wie durch den „Gründer-Effekt“. In Izici und Vrbnik gehen die Populationen vor jedem Winter aufgrund von zu geringem Nahrungsangebot bis auf wenige Exemplare zugrunde. Im Aksehir-Gölü geschieht dies durch die Kälte im Winter.

Ob gerichtete Selektion in wenigen Jahrzehnten die Etablierung von so genannten „Ökophänotypen“ bewirken kann, bleibt noch zu überprüfen, da die zur Veränderung des Phänotyps notwendigen Neuerungen, auf welche die Selektion wirkt, durch Mutationen erst einmal geschaffen werden müssen (HAGEMANN 1984), was im vorliegenden Fall nicht ausgeschlossen ist.

So ist es sicher sehr lohnend und vielversprechend, in zukünftigen Untersuchungen einerseits die morphometrischen an Exemplaren aus zumindest einem Teil der hier vorgestellten Populationen, die unter identischen Bedingungen nachgezüchtet wurden, zu wiederholen und andererseits diese nachgezüchteten Tiere physiologischen Tests zu unterziehen. Hier bietet sich der Vergleich der Temperaturtoleranz der Population aus Hevis mit einer Population aus den kälteren Gewässern an, besonders jener aus Aksehir.

5. Danksagungen

Wir danken Herrn Harald SCHWAMMER für die Beschaffung des Untersuchungsmaterials aus Ungarn. Ebenso sei Frau Claudia BAUER für ihre Hilfsbereitschaft und Frau Elisabeth AUER für die kostenlose Übersetzung ungarischer Texte gedankt.

6. Literatur

ARNOLD, A. 1990. Eingebürgerte Fischarten. Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 602. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.

BALIK, S. & R. USTAOGULU. 1992. Aksehir gölünün bazı biyocoekoloji özeriklerilnin tesbiti projesi. Tarım ve köyisleri bakanligi, Tarımsal arastirmalar genel müdürlüğü Egridir - su ürünleri arıstırma enstitüsü müdürlüğü, 1-5. Untersuchungsbericht im Auftrag des Türkischen Landwirtschaftsministeriums.

BIRO, P. 1976. A hevizi halfaunajarol. Halaszat 22/69, 6, 186-188.

BOOKSTEIN, F. L., CHERNOFF, B., ELDER, R. L., HUMPHRIES, J. M., SMITH, G. R., & R. E. STRAUSS. 1985.

Morphometrics in evolutionary biology – the geometry of size and shape changes with examples from fishes. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, Spec. Pub. 15, Ann Arbor, Michigan.

FELLEY, J. D. 1984. Multivariate identification of morphological-environmental relationships within the Cyprinidae. Copeia 1984, 442-455.

FLURY, B. & H. RIEDWYL. 1983. Angewandte multivariate Statistik. Birkhäuser Verlag, Stuttgart.

FUTUYMA, D. J. 1990. Evolutionsbiologie. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Berlin.

HAGEMANN, R. 1984. Allgemeine Genetik. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

HERRMANN, G., MIKULASCH, G., NAUSCH, M. & C. WENNINGER. 1985. Hydrobotanische Aspekte von Karsttümpeln auf Krk. Protokoll einer Krk-Exkursion, Zool. Inst. Univ. Wien.

KASPAREK, M. 1988. Der Bafa-See – Natur und Geschichte in der Türkischen Ägäis. Max Kasperek Verlag, Heidelberg.

KINZELBACH, R. & F. KRUPP. 1982. Zur Einbürgerung des Moskitofisches (*Gambusia affinis*) in Mitteleuropa. Mainzer Naturw. Archiv 20, 67-77.

KÖHLER, C. 1992. Morphologische Untersuchungen zur intraspezifischen Variabilität des Rotauges, *Rutilus rutilus* aus dem Rhein. Fischökologie 6, 43-67.

KRUMHOLZ, L. A. 1948. Reproduction in the western mosquitofish, *Gambusia affinis affinis*, and its use in mosquito control. Ecol. Monogr. 18, 1-43.

KRUPP, F. 1982. Untersuchungen zum Freßverhalten des Moskitofisches *Gambusia affinis*. Mainzer Naturw. Archiv 20, 79-90.

MEYER, P. 1984. Taschenlexikon der Verhaltenskunde. 2. Auflage. UTB, Schöningh, Paderborn.

NEMESCHKAL, H. L. 1991. Character coupling for taxa discrimination: A critical appraisal of quadratic assignment procedures (QAP). Z. zool. Syst. Evol. Forsch. 29, 87-96.

STRAUSS, R. E. 1987. The importance of phylogenetic constraints in comparison of morphological structure among fish assemblages, pp. 136-143. In: Community and evolutionary ecology of North American stream fishes (W. J. MATTEWS & D. C. HINES, eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.

STRAUSS, R. E. & F. L. BOOKSTEIN, 1982. The truss: body form reconstructions in morphometrics. Syst. Zool. 31, 113-135.

WINKLER, P. 1979. Thermal preference of *Gambusia affinis* as determined under field and laboratory conditions. Copeia 1979, 60-64.

Eingegangen: 02.06.2004
Akzeptiert: 19.07.2004