

University of Nebraska - Lincoln

DigitalCommons@University of Nebraska - Lincoln

---

Investigations of the Ichthyofauna of  
Nicaraguan Lakes

Papers in the Biological Sciences

---

1976

## The origin of the lakes in the Nicaraguan fault and of the Middle American isthmus in the light of studies of the fish fauna

Dietmar Riedel  
*University of Düsseldorf*

Follow this and additional works at: <https://digitalcommons.unl.edu/ichthynicar>



Part of the [Aquaculture and Fisheries Commons](#)

---

Riedel, Dietmar, "The origin of the lakes in the Nicaraguan fault and of the Middle American isthmus in the light of studies of the fish fauna" (1976). *Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes*. 7.  
<https://digitalcommons.unl.edu/ichthynicar/7>

This Article is brought to you for free and open access by the Papers in the Biological Sciences at DigitalCommons@University of Nebraska - Lincoln. It has been accepted for inclusion in Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes by an authorized administrator of DigitalCommons@University of Nebraska - Lincoln.

Arch. Hydrobiol.	70	1	82—107	Stuttgart, Juni 1972
------------------	----	---	--------	----------------------

**Die Genesis der nicaraguensischen Grabenseen (Teil I)  
und des mesoamerikanischen Isthmus (Teil II)  
aus der Sicht des Fischereibiologen**

The origin of the lakes in the Nicaraguan fault and of the Middle American isthmus in the light of studies of the fish fauna

Von DIETMAR RIEDEL, Tübingen

**Abstract**

The geological hypothesis of a marine origin of the Nicaraguan depression and its lakes was until the fifties of the present century exclusively based upon the occurrence of marine species (shark, sawfish and tarpon) in Lake Nicaragua. A recent view, however, is that the fault was never connected with the sea and that the lakes were filled by rain only.

In view of the fact that there seems to be no agreement among geologists about the geological history of the Nicaraguan depression, an attempt is made to contribute to the discussion by evaluating the fish faunal elements of the fault.

The nature, composition and evolution of Central American inlandwater fish are discussed in relation to the various geohistorical views about the formation of the Isthmian link of Southern Middle America.

**Inhalt**

Abstract . . . . .	82
Teil I	
1. Einleitung . . . . .	83
2. Aufgabenstellung . . . . .	86
3. Diskussion und Folgerungen . . . . .	87
3.1 Die marinen Vertreter der Seenfischfauna des Nicaragua-Sees als Hilfs- mittel zur Rekonstruktion der Genesis des nicaraguensischen Grabens und seiner Seen . . . . .	87
3.2 Die Grabengenesen aus der Sicht der biogeographischen Besonderhei- ten der Süßwasserfischfauna der nicaraguensischen Seen . . . . .	92
3.3 Das Alter des nicaraguensischen Grabens und seiner Seen unter dem Blickpunkt der phylogenetischen Differenzierung ihrer Süßwasser- fische . . . . .	94
4. Zusammenfassung und Schlußfolgerungen . . . . .	96
Teil II	
1. Einleitung . . . . .	97
2. Aufgabenstellung . . . . .	100

3. Diskussion und Folgerungen . . . . .	100
3.1 Die Geohistorie des Isthmus unter Berücksichtigung der ökologischen Differenzierung, der Verbreitung und des Ursprungs der meso- amerikanischen Süßwasserfische — einschließlich der des nicaraguen- sischen Grabens . . . . .	100
4. Zusammenfassung und Schlußfolgerung . . . . .	104
Literatur . . . . .	104

## TEIL I

**1. Einleitung**

Die nicaraguensische Grabensenke ist Mittelamerikas bedeutendstes Tieflandgebiet. Sie wird landschaftlich von den beiden größten Seen Zentralamerikas, dem 8000 km<sup>2</sup> großen Nicaragua-See und dem kleineren 1000 km<sup>2</sup> umfassenden Managua-See beherrscht (Abb. 1). Die ihr randlich und im Inneren aufgesetzten Vulkane stehen im eindrucksvollen Kontrast zur Monotonie der großen Wasserflächen.

Die Senke gehört geographisch zur Südregion des mesozoischen Kernes von Mittelamerika und war bis zur ersten Hälfte der Erdneuzeit von den

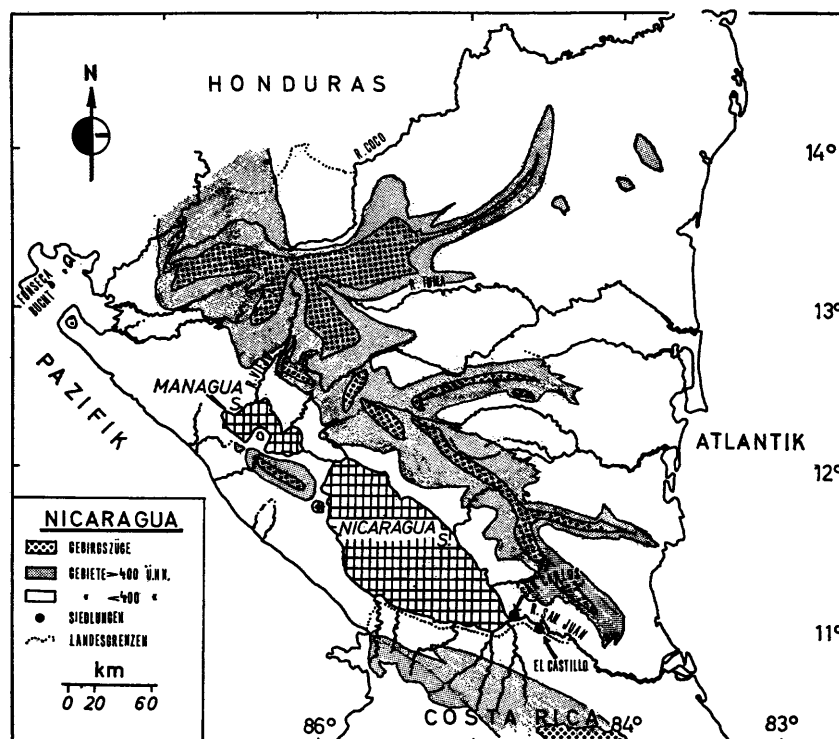


Abb. 1. Topographische Karte Nicaraguas (Höhenangaben in m).

nördlichen Ausläufern eines Flachmeeres bedeckt, das sich nach S hin bis an die Nordgrenze des südamerikanischen Kontinents erstreckte. Die Verbindung zwischen diesem und dem mesoamerikanischen Kern kam in spätere Zeit zustande, als sich der Meeresboden im heutigen Bereich der Länder Südnicaragua, Costa Rica und Panama an hob. Das Grabenareal Nicaraguas stellt somit das Bindeglied zwischen dem alten Zentralamerika und der südmesoamerikanischen Isthmusregion dar. Es gehört zu denjenigen Abschnitten Zentralamerikas, deren Erdkruste im Verlaufe der geologischen Geschichte wiederholt intensiv umgewandelt wurde, bevor es zur topographischen Konsolidierung kam.

Von Störungen zerstückelt, von Aufwerfungen und Absenkungen verändert und von vulkanischen Auswurfmaterialien verwischt, so stellt sich die Grabensenke heute den Geologen dar, die ihre Geohistorie und die Genesis der Seen mit Hilfe zweier Theorien zu erklären versuchen.

Für den Fischereibiologen ist die ältere von beiden deswegen von größtem Interesse, weil sie ausschließlich auf das Vorkommen mariner Fische, insbesondere einer Haiart, im Nicaragua-See gestützt wird und eine zeitweilige Verbindung der sich formenden Tiefebene mit dem Pazifik grundsätzlich voraussetzt. Die jüngere der beiden Theorien lehnt eine solche Kommunikation zwar nicht ab, mißt ihr jedoch keinerlei geogenetische Bedeutung bei.

Zum näheren Verständnis seien die wichtigsten Punkte beider Theorien vorgestellt:

Nach der HAYESSchen (1899), bis zur ersten Hälfte dieses Jahrhunderts übernommenen Auslegung gehörte das Areal der heutigen nicaraguensischen Tiefebene bis zum Ende des Tertiärs zum nördlichen Küstengebiet eines den Pazifik und Atlantik verbindenden Flachmeeres. Sein Niveau wurde im Zuge weiträumiger, im Pliozän einsetzender Aufwärtsbewegungen angehoben, wodurch die transozeanische Kommunikation verschwand. Die an Höhe und Breite stetig zunehmende terrestrische Verbindung zwischen dem mittelamerikanischen Kernland und Südamerika wurde, transgressionsbedingt, in ihrem nordwestlichen und mittleren Abschnitt vorübergehend vom Pazifik überflutet, wodurch der vormalige Strandlinienverlauf der pazifischen Küste Nicaraguas erhebliche Veränderungen erfuhr (Abb. 2). Die spätere Anhebung des Bodens der Meeresbucht führte SAPPER (1937) in Anlehnung an HAYES (l. c.) auf alluviale Auffüllungen zurück, die eine Schwemmlandebene entstehen ließen, deren beide Schmalenden sich weiter an hoben. Dadurch wurde nicht nur die pliozäne kontinentale Wasserscheide nach Süden abgedrängt, sondern zusätzlich auch die Pazifikbucht isoliert. Sie soll sich später vorübergehend nochmals zum Pazifik hin geöffnet haben. Ihre endgültige Isolation datieren beide Autoren ins Pleistozän, als Eruptivmassen die Öffnung verschlossen.

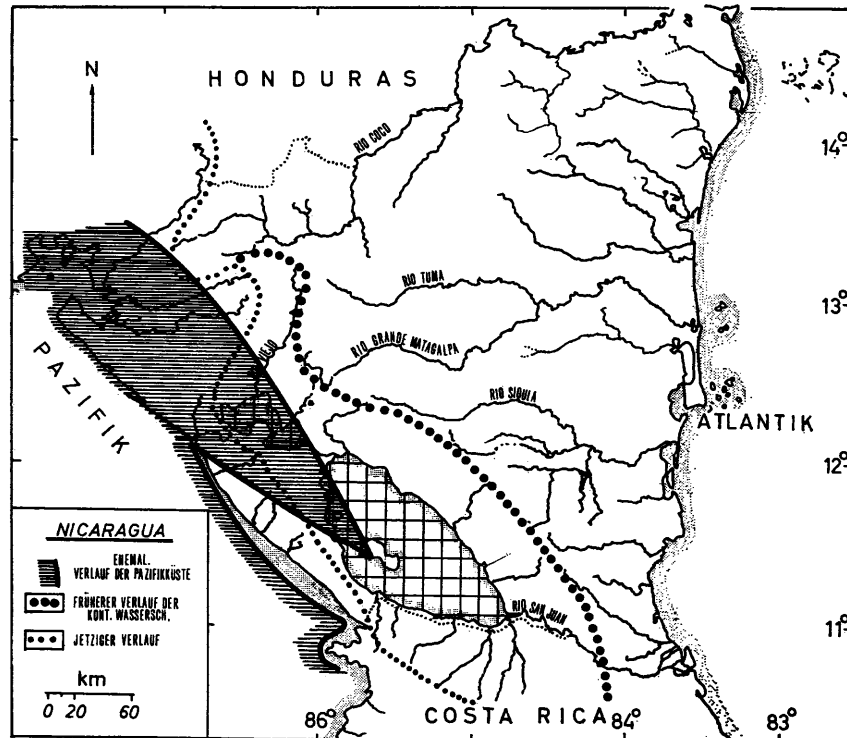


Abb. 2. Der pliozäne Verlauf der Pazifikküste Nicaraguas und der endtertiäre und jetzige Verlauf der kontinentalen Wasserscheide nach SAPPER (l. c.) in Anlehnung an HAYES (l. c.). (In Anlehnung an SAPPER l. c.).

Das Maß der Niederschläge im Bereich der auf diese Weise separierten Pazifikküste, so wird weiter gefolgert, muß größer als das der Verdunstungsrate gewesen sein, wodurch ihr ursprünglicher Salzgehalt ab- und die Ausdehnung der wasserbedeckten Tieflandfläche — der Vorläuferin der heutigen Senkenseen — zunahm, bis schließlich der San Juan-Fluß diese zu entwässern begann.

Beide Geologen stützten ihre Theorien auf die ichthyologischen Aussagen GILLS & BRANSFORDS (1877), die den im Nicaragua-See vorkommenden Hai der pazifischen Gattung *Eulamia* zuordneten und als *E. nicaraguensis* (Erstbeschreibung) taxonomisch fixierten<sup>1</sup>. Indem beide auch im Hinblick auf weitere marine Fischarten im See, folgerten, daß "the combination of species (*Megalops*, a shark and a saw-fish) ... may have re-

<sup>1</sup> Der Speciesname wurde später in *Carcharhinus nicaraguensis* GILL & BRANSFORD umgewandelt (LÜTKEN 1879). *Eulamia nicaraguensis* gehört daher nur noch zur Synonymieliste dieser Species, über deren Bedeutung später zu berichten sein wird.

sulted . . . from the detention and survival of the salt-water fishes in inlets of the sea (Pazifik) that have become isolated and gradually become fresh-water lakes", begründeten sie gleichzeitig die geogenetische Verbindung zwischen der nicaraguensischen Ebene und dem Pazifik. Damit wurde den marinen Fischarten die Zugehörigkeit zu geographisch abgetrennten Populationen unterstellt, deren Isolation zeitlich mit der Abschnürung der vormals bewohnten Küstenareale des Pazifik zusammenfiel. Ob, und falls ja inwieweit, GÜNTHERS (1868) Ansicht, der Managua-See und der Nicaragua-See seien beide Teile eines (pazifischen) "marine channel", die Ansicht der vorgenannten Autoren beeinflusste, läßt sich im Nachhinein nicht mehr feststellen.

Den Aussagen GILLS & BRANSFORDS wurde wohl deshalb besonderes Augenmerk geschenkt, weil sie geeignet erschienen, geologische Wissenslücken zu schließen. Damit fand die auf ichthyologischen Überlegungen beruhende „Meeresbucht-Theorie“ Eingang in die geologische und geographische Fachliteratur. Sie veranlaßte unter anderen SCHMIEDER (1934), den Nicaragua-See als ehemaligen Meerbusen des Pazifischen Ozeans zu beschreiben.

In jüngster Zeit wurde die oben vorgestellte Hypothese von MILLER (1954) wieder aufgegriffen, der zusätzlich vorbrachte, daß der in beiden Seen vorkommende tropische Garfisch (*L. tropicus*) sehr wahrscheinlich vom Pazifik her in das Senkengebiet einwanderte, bevor ihre Kommunikation mit diesem endgültig unterbrochen wurde.

Die nicaraguensischen Geologen ZOPPI BRACCI & DEL GIUDICE (1958) folgen der „Meeresbuchttheorie“ nur insoweit, als sie mit der in ihr enthaltenen Ansicht über die spättertiäre Grobformung Südnicaraguas übereinstimmen. Aufgrund eigener Untersuchungen ziehen beide jedoch eine gänzlich andere geogenetische Schlußfolgerung, indem sie die Tiefebene als Fossa und damit als Bestandteil einer Nicaragua durchziehenden Geosynklinale verstanden wissen wollen, deren tiefstgelegene Areale, die heutigen Seen, ausschließlich mit Niederschlagswasser gefüllt wurden.

Die Grabenentstehung deuten sie als ein Ereignis, das im Gegensatz zur HAYESSchen und SAPPERSchen Datierung, frühestens im Spätpleistozän, sehr wahrscheinlich aber erst im Holozän, stattgefunden haben kann.

## 2. Aufgabenstellung

Anläßlich meiner Tätigkeit als FAO (UN) Fischereisachverständiger in Nicaragua von 1961 bis 1962 hatte ich Gelegenheit, die fischereilichen und limnologischen Verhältnisse der Senkengewässer zu untersuchen<sup>2</sup>. So konnte es nicht aus-

<sup>2</sup> Über die dabei erzielten Ergebnisse wird im einzelnen an anderer Stelle zu berichten sein. Ein vorläufiger Bericht findet sich bei RIEDEL (FAO) (1964) und RIEDEL (1965).

bleiben, daß ich zwangsläufig mit den beiden oben vorgestellten Theorien konfrontiert wurde. Dabei mußte ich feststellen, daß ein Teil der eigenen ichthyo-ökologischen und ichthyogeographischen Untersuchungsergebnisse und Überlegungen nicht mit der geologischen Theorie von HAYES & SAPPER in Einklang gebracht werden konnte.

Diese Feststellung regte mich dazu an, beiden Theorien über die komplizierten geogenetischen Prozesse nachzugehen und eine eigene Arbeitshypothese aufzustellen. Sie basiert einmal auf einer kritischen Auswertung hier interessierender Veröffentlichungen im geologischen, geographischen und ichthyologischen Schrifttum und orientiert sich zum anderen an den eigenen Untersuchungsergebnissen.

### 3. Diskussion und Folgerungen

#### 3.1 Die marinen Vertreter der Seenfischfauna des Nicaragua-Sees als Hilfsmittel zur Rekonstruktion der Genesis des nicaraguensischen Grabens und seiner Seen

Nach der vorgestellten Theorie von HAYES & SAPPER und den Überlegungen ZOPPI BRACCIS & DEL GIUDICES sind die beiden heute getrennten Becken des Nicaragua- und Managua-Sees als Einheit im Zuge der Grabenbildung entstanden. Diese geohistorischen und -genetischen Zusammenhänge müßten sich in einer in beiden Seen komplementär auftretenden Fischfauna widerspiegeln. Tatsache jedoch ist, daß weder in den älteren Arbeiten über den taxonomischen Status der nicaraguensischen Fische<sup>3</sup>, noch in den jüngeren und jüngsten Beiträgen<sup>4</sup> und technischen Berichten der FAO (UN) Sachverständigen<sup>5</sup> sowie Reisebeschreibungen<sup>6</sup> Anhaltspunkte enthalten sind, die auf das Vorkommen der in diesem Zusammenhang besonders interessierenden Elasmobranchii-Arten im Managua-See schließen lassen könnten. Auch die selbst in den Jahren 1961—1962 erstmalig durchgeführte systematisch-intensive Befischung aller Abschnitte dieses Sees mit Hilfe moderner Fang- und Ortungsgeräte (RIEDEL [FAO], l. c.) bestätigte nur die Angaben der eingeborenen Fischer, daß Haie, Sägefische und der Tarpon lediglich im Nicaragua-See und seinem Abfluß, dem Rio San Juan, vorkommen. Damit erhebt sich die Frage nach den kausalen Zusammenhängen,

- die verantwortlich sind für die gravierenden faunistischen Unterschiede in zwei unmittelbar benachbarten und primär-genetisch gleichen Gewässern und
- ob jenen primäre oder sekundäre Ursachen zugrundeliegen.

Unterstelle ich die Richtigkeit der SAPPERSchen und HAYESSchen Theorie von der abgeschnürten Pazifikbucht und die sich synchron dazu einstellende

<sup>3</sup> GILL & BRANSFORD 1877, GÜNTHER 1864, 1866, 1868, JORDAN & EVERMANN 1896—1900, LÜTKEN, l. c., REGAN 1906—1908, MEEK 1907, FOWLER 1923.

<sup>4</sup> BIGELOW & SCHROEDER 1948, ASTORQUI 1961.

<sup>5</sup> SCHUSTER 1957, LIN (FAO), 1961, RIEDEL (FAO), l. c.

<sup>6</sup> ANONYMUS 1943, MARDEN 1944.

geographische Isolierung beider Elasmobranchii-Arten und des Tarpons, dann müßten diese nicht nur den Nicaragua-See, sondern auch den Managua-See besiedeln, der ebenso einen Teil der Meeresbucht darstellte, wie ein Blick auf die Abbildung 2 erkennen läßt.

Das mit Sicherheit nachgewiesene Fehlen der drei Meeresfischarten im kleineren der Senkenseen könnte zu der Annahme verleiten, daß hier, im Gegensatz zum Nicaragua-See, die existenzökologischen Voraussetzungen für ihr Überleben infolge geologischer Ereignisse verlorengegangen sein könnten. Denkbar wären so z. B. langanhaltende Vulkantätigkeiten und ihre Folgen. Wird ihnen eine schädigende Auswirkung auf den Fortbestand der hier interessierenden Fischarten unterstellt, so wären ohne Zweifel auch die Bestände des Nicaragua-Sees, der ja gleichfalls im Bereich zahlreicher, erdgeschichtlich gleich alter Vulkangruppen liegt, in Mitleidenschaft gezogen worden.

Damit möchte ich zum Ausdruck bringen, daß das Fehlen der besagten Arten im Managua-See einerseits und ihr Vorkommen im Nicaragua-See andererseits weder existenzökologische noch geogenetische Ursachen haben können.

Zu dieser durch die gravierenden faunistischen Unterschiede kausal begründeten Überlegung regte mich zudem die widersprüchliche systematische Fixierung der Species *C. nicaraguensis* an.

Den einschlägigen, bereits vorgestellten Veröffentlichungen (S. 87, Fußnoten 3 und 4) war zu entnehmen, daß sich der Hai des Nicaragua-Sees von den Angehörigen der karibischen Art *C. leucas* lediglich durch unwesentliche morphologische Unterschiede differenzieren läßt. Weiterhin ist bemerkenswert, daß sich das taxionomische und systematische Bemühen sehr oft auf die Diagnose an konservierten Spezimen beschränkte, oder daß einschlägige Deskriptionen früher veröffentlichten Beiträgen entlehnt wurden. So sah sich schon MEEK (l. c.) in seiner systematischen Arbeit über die Fische der nicaraguensischen Grabenseen gezwungen, die Beschreibung dieser Art seither erschienenen Berichten zu entnehmen (S. 104: "I did not secure any specimens of this species"). Damit identifizierte er sich, ebenso wie später ASTORQUI (l. c.), dem gleichfalls kein selbstgefangenes Material zur Verfügung stand (Seite 26: "... the specimens of the museums are enough for identification"), mit früheren Angaben. Letzterer wiederholte außerdem die Meinung BIGELOW & SCHROEDERS (1948), daß der Süßwasserhai "seem to be a landlocked representative ... of *C. leucas*".

Mit dem Zusatz "landlocked" wurde dieser somit einer Population zugeordnet, die sich im limnischen Habitat des Nicaragua-Sees von der Art *C. leucas* differenziert haben müßte, was auch SCHEURING (1929/30) annahm, indem er zum Ausdruck brachte, daß sich *C. nicaraguensis* völlig an



das Süßwasser des Nicaragua-Sees gewöhnt hätte. Ob, und falls ja, SCHEURINGS Aussage auf BRIDGES (1904) Ansicht (S. 448: "*C. nicaraguensis* . . . is one of the very strictly fresh water sharks") oder REGANS (1929) noch 1957 von DARLINGTON (1957, S. 45) wiedergegebenen Meinung, daß diese Fischart ausschließlich im Süßwasser lebt, zurückgeht, ist nicht mehr in Erfahrung zu bringen. Ebenso unklar blieb, warum HOLMES et al. (1969) den nicaraguensischen Hai als "fresh-water elasmobranch" bezeichnen, und was COPP (1969) veranlaßt haben mag, ihn unterartlich (*C. leucas nicaraguensis*) zu führen und somit einer genetisch und geographisch abgetrennten Population zuzurechnen.

ASTORQUI allerdings räumt ein, daß die Seenpopulation über den San Juan, dem Abfluß des Nicaragua-Sees zum Karibischen Meer, durch Individuen der marinen *C. leucas*-Population ergänzt werden könnte. Indem er so die Undurchlässigkeit der hydrologischen Barriere anzweifelt, schließt er weitestgehend auch die Möglichkeit aus, daß der Süßwasserhai einer lakustrinen Splitterpopulation angehören könnte, die sich durch irreversible ökologische Ansprüche und Fortpflanzungsisolierung von der marinen Stammpopulation zu differenzieren imstande war.

Hierzu sei ergänzend erwähnt, daß schon MEEK & HILDEBRAND (1923), ersterer entgegen seiner 1907 geäußerten Ansicht, Zweifel an der Berechtigung des verwendeten Artbegriffes und damit am gewissermaßen bibliographischen Diktat äußerten, indem sie den Süßwasserhai Nicaraguas der Art *C. milberti* (New York Groundshark) zuordneten. Damit lehnten sie aber auch gleichzeitig jede Bindung des nicaraguensischen Haies an die Art *C. leucas* ab. Das muß wiederum deshalb überraschen, weil *C. milberti* die nordamerikanische Atlantikküste von Massachusetts bis Virginia bewohnt, also in der Karibischen See fehlt (BREDER, 1948). 1961 revidierten schließlich auch BIGELOW & SCHROEDER ihre früher (1948) geäußerte Meinung, indem sie die hier interessierende Haiart als "offshot" („Abkömmling“) der atlantischen *C. leucas*-Population bezeichneten, was sie veranlaßte, nunmehr die Art *nicaraguensis* in die Synonymie zu verweisen. Der Begriff "offshot" allerdings kann in evolutiver Hinsicht alles oder nichts bedeuten. Zum Beispiel wäre auch der "landlocked" *C. nicaraguensis* ein "offshot" der karibischen *C. leucas*-Population.

Somit wäre als nächstes die Frage zu beantworten, ob die physiographischen Eigenschaften des vermeintlich disjunkten Süßwasserhabitats dazu ausreichen, eine von der atlantischen Stammpopulation genetisch isolierte Seenpopulation entstehen zu lassen. Eng damit verbunden ist wiederum der Begriff "landlocked" und die Frage nach seiner Brauchbarkeit für den hier vorliegenden Fall. In der Übersetzung entspricht er der Definition des Re-

liktes. Nach GILLS & BRANSFORDS Ansicht, die im Zusammenhang mit der Seengenesis grundsätzlich interessiert, würde der Süßwasserhai einer geographisch abgetrennten Populationsgruppe angehören, die sich infolge erdgeschichtlicher Vorgänge im neuentstandenen Habitat aus der pazifischen Stammform hätte entwickeln müssen. Somit wäre die Differenzierung das Ergebnis paläogeographischer Veränderungen, die eine Reliktenseebildung mit evolutiven Wirkungen einleiteten.

Ichthyogeographische Splitterareale geben sich in der Mehrzahl der Fälle als solche eindeutig zu erkennen. Das gilt insbesondere für die Reliktenseen. Schwieriger wird die Beurteilung dann, wenn die Teilarealabschnitte entweder physiographisch verwischt sind, oder die Undurchlässigkeit ihrer Grenzgebiete in Frage zu stellen ist. Beides trifft für den Nicaragua-See insofern nicht zu, weil er ganz augenfällig über den San Juan mit dem Karibischen Meer in Verbindung steht (vgl. hierzu Abb. 1). Somit fehlen ihm ganz offensichtlich die Attribute eines relikitären Gewässers. Allerdings muß eine so deutlich erkennbare Binnenland-Meer-Kommunikation nicht unbedingt geeignet sein, aufstiegswilligen Meeresfischen den Zugang zum See zu ermöglichen. Tatsächlich wurde die Unpassierbarkeit der bei San Castillo liegenden acht Flußabstürze des San Juan lange Zeit als erwiesen unterstellt. Hierzu möchte ich bemerken, daß dieser Fluß schon seit der Zeit der spanischen Conquistadoren als schiffbar bekannt ist, und daß es später sogar größeren, in Granada gebauten Kriegsschiffen möglich war, über den Nicaragua-See und den San Juan das Karibische Meer zu erreichen und umgekehrt [vgl. hierzu REICHARDT (1854), SQUIER (1857), SULTAN (1932) und CARR (1953)]. Wenn demnach Wasserfahrzeuge den Fluß in beiden Richtungen befahren konnten, dann dürfte auch die Migration der Haie, Sägefische und des Tarpon möglich sein, soweit diese über ein dafür notwendiges physisches und ökologisches Vermögen verfügen. Daß dieses für *C. leucas* und *P. perotteti* vorausgesetzt werden kann, beweisen u. a. auch die jüngeren und jüngsten Beiträge BOESEMANS (1956, 1964). Einen weiteren Beweis für die Passierbarkeit vermag meines Erachtens der ebenfalls im See vorkommende Atlantische Tarpon zu liefern.

Die erste Beschreibung im Nicaragua-See gefangener Tarpon-Exemplare ist REGAN (1906—1908) zu verdanken, dessen systematische Angaben so eindeutig sind, daß schon seit ihrer Veröffentlichung eigentlich keine Zweifel an der Zugehörigkeit der beschriebenen Spezimen zur atlantischen *Megalops atlanticus*-Population und damit an der Passierbarkeit des San Juan mehr bestehen konnten.

Ich kann mich des Eindrucks nicht erwehren, daß der Gedanke der Unbezwingbarkeit vorerwähnter Flußabstürze sich deswegen so hartnäckig

hielt, weil sonst der „Meeresbuchtheorie“ und allen ihr zugrunde liegenden ichthyologischen Überlegungen die Überzeugungskraft genommen worden wäre.

Ohne Zweifel kann der endgültige Nachweis darüber, ob der San Juan tatsächlich eine Faunenbarriere darstellt oder nicht, nur durch entsprechende Markierungsexperimente erbracht werden (s. hierzu auch THORSON et al. 1966). Verschiedene, mir von den am südöstlichen Ufer ansässigen Fischern zugetragene, Beobachtungen sind in diesem Zusammenhang schon heute von grundlegender Bedeutung. Danach wurden im Oberlauf des San Juan-Flusses, also weit oberhalb seiner als Migrationsbarriere verstandenen Abstürze, vereinzelt Haie und Sägefische gefangen, denen ein kleiner Fisch anhaftete („un pez fijado“). Der abgegebenen Beschreibung dieses Fisches konnte ich entnehmen, daß er dem Genus *Remora* zuzuordnen ist und damit seinen Träger als einen vom Atlantik flußaufwärts gestiegenen Fisch markierte. In diesem Zusammenhang verweise ich zudem auf SEVERIN (1953), der früher schon von zwei Schiffshaltern berichtete, die einem bei San Castillo gefangenen Hai angeheftet waren.

In wiederholten Gesprächen mit einheimischen Fischern versuchte ich weiterhin der Frage nachzugehen, ob die „landlocked“ Elasmobranchii, wie MARDEN (l. c.) berichtete, sich im See fortpflanzen. Es waren vor allem die älteren Fischer, die auf Beobachtungen verwiesen, denen ich entnehmen konnte, daß der Sägefisch des Sees gelegentlich „Junge verlieren könne“. Diese Aussage hatte sehr wahrscheinlich den vorgenannten amerikanischen Reiseschriftsteller angeregt, zu berichten, daß „sharks and sawfish do breed in the lake“. Obwohl er den Nachweis darüber nicht führt, läßt mich die sprachliche Verbindung von „do“ und „breed“ nicht daran zweifeln, daß MARDEN die gleichlautende Ansicht der eingeborenen Fischer als Tatsache aufgefaßt sehen möchte. Dieser Bericht steht im Gegensatz zum Inhalt einschlägiger Fachbeiträge. Denn bisher konnte weder der Nachweis geführt werden, daß gelegentlich ins Süßwasser aufsteigende Elasmobranchii unter limnischen Bedingungen ablaichen noch gar kopulieren würden. Bekannt ist lediglich, daß in Netzen oder mit der Angel gefangene Sägefische als Folge dadurch ausgelöster Streßbedingungen ihre Föten verlieren können. Ein Vorgang also, der abortusähnliche Züge trägt und deshalb mit dem Ausstoß geburtsreifer Jungfische nichts gemein hat.

Anhand der aufgezeigten Zusammenhänge kann ich nur folgern, daß der Nicaragua-See über keine derjenigen Voraussetzungen verfügt, die für einen zur Speziation mariner Fische führenden neogenen Endemismus unerläßlich sind.

### 3.2 Die Grabengenesis aus der Sicht der biogeographischen Besonderheiten der Süßwasserfischfauna der nicaraguensischen Seen

Der Anteil der Süßwasserfische an der rezenten Faunenliste der Seen und ihrer Einzugsgebiete umfaßt 7 Familien (die taxonomisch noch unsicheren Poeciliiden ausgelassen) mit 13 Genera und 22 Arten (ASTORQUI, l. c.; RIEDEL, l. c.). In der folgenden Artenliste werden alle vorläufig erfaßten Gattungen und Species vorgestellt und erstmalig solche mit Endemitenstatus gekennzeichnet.

Tabelle 1. Liste der Süßwasserfischarten der nicaraguensischen Grabensenke und ihrer Seen.

Familie	Genera	Arten
Lepisosteidae	<i>Lepisosteus</i>	<i>L. tropicus</i>
Cichlidae	<i>Cichlasoma</i>	<i>C. dovi</i> (+)
		<i>managuense</i> (+)
		<i>labiatum</i> (+)
		<i>centrarchus</i> (+)
		<i>citrinellum</i> (+)
		<i>nicaraguense</i> (+)
		<i>rostratum</i> (+)
		<i>lingimanius</i> (+)
	<i>Neetroplus</i>	<i>N. nematopus</i> (+)
		<i>Heterotilapia</i> (+)
	<i>Heterotilapia</i> (+)	<i>H. multispinosa</i> (+)
Pimelodidae	<i>Rhamdia</i>	<i>R. nicaraguensis</i>
		<i>managuensis</i> (+)
		<i>barbata</i> (+)
Characidae	<i>Astyanax</i>	<i>A. fasciatus</i>
	<i>Bramocharax</i> (+)	<i>B. bransfordi</i> (+)
	<i>Brycon</i>	<i>B. guatemalensis</i>
	<i>Hyphessobrycon</i>	<i>H. tortuguerae</i>
	<i>Bryconamericus</i>	<i>B. ricae</i> (=skleroparius)
Clupeidae	<i>Dorosoma</i>	<i>D. chavesi</i> (+)
Atherinidae	<i>Thyrinops</i> (=Melanira)	<i>T. sardina</i> (+)
Eleotridae	<i>Gobiomorus</i>	<i>G. dormitor</i>

Mit (+) gekennzeichnete Arten und Genera sind endemisch; es wurde versucht, die Genera-Anordnung in phylogenetischer Reihenfolge vorzunehmen.

Über das Distributionsareal der vorgestellten Faunenmitglieder gibt die folgende Übersicht Auskunft.

Tabelle 2. Das Verbreitungsareal der Mitglieder der Ichthyofauna des hydrogeologischen Systems der nicaraguensischen Senke und außerhalb derselben.

Arten	Managua- See	Nicaragua- See	Fließgewässer der	
			Atlantischen Region Süd- nicaraguas und Nord-Costa Ricas	Pazifischen Region Nicaraguas
<i>L. tropicus</i>	+	+	+	
<i>C. dovi</i>	+	+		
<i>managuense</i>	+	+		
<i>labiatum</i>	+	+		
<i>centrarchus</i>	+	+		
<i>citrinellum</i>	+	+		
<i>nicaraguense</i>	+	+		
<i>rostratum</i>	+	+		
<i>longimanus</i>	+	+		
<i>N. nematopus</i>	+	+	+	
<i>H. multispinosa</i>	+	+		
<i>R. nicaraguensis</i>	+	+	+	
<i>managuensis</i>	+			
<i>barbata</i>	+	+		
<i>A. fasciatus</i>	+	+	+	+
<i>B. bransfordi</i>	+	+	+	
<i>B. guatemalensis</i>	+	+	+	
<i>H. tortuguerae</i>	+	+	+	
<i>B. ricae</i>		+	+	
<i>D. chavesi</i>	+	+		
<i>T. sardina</i>	+	+		
<i>G. dormitor</i>	+	+	+	

Die Übersicht in Tab. 2 zeigt, daß von 22 Fischarten nur eine (4,6 %) auch die Zuflüsse der pazifischen Küste Nicaraguas bewohnt. 54,5 % aller Faunenmitglieder bevölkern ausschließlich die beiden Groß-Seen. 40,6 % schließlich bewohnen darüber hinaus den San Juan und seine Zuflüsse sowie die zum Atlantik entwässernden nicaraguensischen und nordcostarizensischen Fließgewässer. MILLER (l. c.) berichtete, daß der tropische Garfisch (*L. tropicus*) die pazifische Flanke Mittelamerikas bis zur Bucht von Fonseca im äußersten NW Nicaraguas besiedelt. Hierzu möchte ich bemerken, daß mir weder die in der Bucht ansässigen Fischer diese Mitteilung bestätigen konnten, noch erwähnte HILDEBRAND (1925) diese Fischart in seiner Faunenliste für die unmittelbar benachbarten Gewässer von El Salvador. Darüber hinaus fehlte sie mit Sicherheit in den Flüssen des nicaraguensischen Pazifikstreifens, wie aus den eigenen Untersuchungen geschlossen werden mußte.

Somit ist lediglich die Species *A. fasciatus* als ein Faunenmitglied einzustufen, dessen Verbreitung bis auf die pazifische Seite Nicaraguas übergreift. Weil dieser Salmmler über ein familienungewöhnlich großes Adaptationspotential verfügt (vgl. hierzu Fußnote 8), kann er nach meiner Ansicht die ichthyogeographische Selbständigkeit des hydrogeologischen Systems der Senke, der ich hiermit das Attribut einer selbständigen ichthyogeographischen Region Mittelamerikas zuerkennen möchte, nicht in Frage stellen. Noch einen Schritt weitergehend, rege ich an, die ihr zuzuordnenden ichthyologischen Faunenelemente als nicaraguensisch zu bezeichnen. Inwieweit die Region schon heute über die Eigenschaften eines Evolutions- und Verbreitungszentrums verfügt, vermag ich noch nicht zu entscheiden. Bemerkte sei lediglich, daß einige ihrer endemischen Mitglieder (zum Beispiel *N. nematopus*, *H. multispinosa*, *B. bransfordi*) bereits außernicaraguensische, atlantikwärts orientierte Binnengewässer des zentralen Mittelamerikas bevölkern. Das Ausmaß der durch den hydrogeologischen Charakter der Senke bedingten Isolation gegenüber dem pazifischen Areal wird zusätzlich augenfällig dadurch, daß selbst in den in geringer Entfernung zum Westufer des Managua-Sees entspringenden, zum Pazifik fließenden südnicaraguensischen Flüssen, Mitglieder seiner Fischfauna komplementär nicht vorkommen. Diese anhand der Fließgewässeruntersuchungen zu treffende Feststellung überrascht deswegen, weil der Höhenunterschied zwischen dem See und dem Quellgebiet jener nur gering ist. Umgekehrt fehlen beiden Seen alle im Bereich der nicaraguensischen Westflanke arealtypischen Süßwasserfische. So zum Beispiel die Nacktaalart *Gymnotus carapo*, die nach CARR & GIOVANOLLI (1950) auf der pazifischen Seite Mittelamerikas vorkommend, von mir erstmalig auch in den südlichen Pazifikzuflüssen des Landes festgestellt wurde. Ebenso fehlt der Vieraugenfisch (*Anableps dovi*), der mit Sicherheit die Zuflüsse der Fonseca-Bucht besiedelt.

Die ichthyogeographische Selbständigkeit der Senke gegenüber den Gewässern der pazifischen Flanke Nicaraguas vermag ich nur dahingehend zu interpretieren, daß eine hydrogeologische Öffnung der Fossa zum Pazifik zu keiner Zeit wahrscheinlich war. Hieraus folgt, daß bereits zu Beginn der Genesis des Grabens seine spätere Kommunikation mit der Karibischen See potentiell festgelegt war.

### 3.3 Das Alter des nicaraguensischen Grabens und seiner Seen unter dem Blickpunkt der phylogenetischen Differenzierung ihrer Süßwasserfische

Die Aussagen über den Beginn der Geohistorie des nicaraguensischen Grabens und seiner Seen weichen, wie in I. 1 näher angeführt wurde, erheblich voneinander ab.

Anhand der taxonomischen Struktur des Endemitenanteils soll im folgenden der Versuch unternommen werden, einen Beitrag zur Geohistorie zu liefern.

Nach der in Tab. 1 wiedergegebenen Faunenliste stellt sich der numerische und prozentuale Endemitenanteil wie folgt dar:

Tabelle 3. Der Anteil endemischer Taxa am Fischbestand der nicaraguensischen Seen.

Taxa	Gesamt- zahl	endemisch		nichtendemisch	
		Anzahl	%	Anzahl	%
Gattungen	13	2	15,4	11	84,6
Arten	22	15	68,1	7	31,9

Wie zu erwarten stand, ist die selbst nichtendemische Gattung *Cichlasoma* excessiv am Zustandekommen der relativ hohen Endemitenmannigfaltigkeit beteiligt:

Tabelle 4. Der Anteil der Buntbarsche an der Endemitenrate

Endemische Taxa	prozentualer Anteil der Cichliden
2 Gattungen	50
15 Arten	66,7

Der — mit Ausnahme der in loco evoluierten Genera *Heterotilapia* und *Bramocharax* — auf das taxonomische Niveau der Art beschränkte Endemitenanteil deutet, stammesgeschichtlich gesehen, erdgeschichtlich rezente Biotopverhältnisse und damit einen „jungen“ Graben und „jungen“ Seen an.

Zu dieser Feststellung veranlaßte mich auch ein Vergleich der Zahl der autochthonen Buntbarschgenera in einigen erdgeschichtlich verschieden alten ostafrikanischen Seen. Die hier interessierenden Angaben werden in Tab. 5, S. 96, mit den Verhältnissen in den nicaraguensischen Grabenseen verglichen.

Obwohl zwischen den aufgeführten Gewässern ganz erhebliche zoogeographische, limnologische und geographische Unterschiede bestehen, so zeigt die Zahl ihrer in loco evoluierten Cichlidengenera eine deutliche erdgeschichtliche Abhängigkeit. Wenn die von HAYES & SAPPER angenommene Genesisdatierung für die nicaraguensischen Grabenseen als zutreffend unterstellt würde, dann müßte die Zahl ihrer autochthonen Elemente der im Malawi-See nahekommen, dessen wechselhafte, von pleistozänen Pluvialperioden und Interpluvialia geprägte hydrogeologische Vergangenheit die Evolution limnophiler Populationsisolate, den Vorläufern der heutigen Cichlidengenera und -arten, anregte.

Tabelle 5. Seenalter und Cichlidenendemismus.

Name des Gewässers	Zeitpunkt der Genesis	Anzahl der Cichliden- genera*	
		endemisch	nicht- endemisch
Tanganjika-See	oberes Pliozän**	30	4
Malawi-(Njassa-)See	mittleres Pleistozän**	20	3
nicaraguensische	Pleistozän***		
Senkenseen	Spätpleistozän-Holozän <sup>+</sup>	1	2

\* Angaben für Tanganjika- und Malawi-See nach LOWE-McCONNEL (1969)

\*\* Angaben nach DE LATTIN (1967)

\*\*\* Angaben nach HAYES & SAPPER (l. c.)

<sup>+</sup> Angaben nach ZOPPI BRACCI & DEL GIUDICE (l. c.)

Die im Vergleich zum Malawi-See weitaus kleinere Endemitenzahl im Bereich des nicaraguensischen Grabens veranlaßt mich, anzunehmen, daß seine Genesis erst eingesetzt haben kann, als die pleistozänen Klimaschwankungen abgeklungen waren. Diese Datierung würde somit die geohistorischen Angaben von DEL GUIDICE und ZOPPI BRACCI wesentlich unterstützen.

#### 4. Zusammenfassung und Schlußfolgerungen

Das Vorkommen dreier mariner Fischarten, insbesondere das einer Haiart im Nicaragua-See, legte die jahrzehntelang akzeptierte Schlußfolgerung nahe, daß dieser Binnensee und die gesamte nicaraguensische Senke auf eine Bucht zurückzuführen sei, die im Pleistozän vom Pazifik abgetrennt wurde und deren Wasser langsam aussüßte. Die Abschnürung wird mit der Konsolidierung des Isthmus zwischen dem mesozoischen Kern Mittelamerikas und der Nordspitze Südamerikas in zeitlichen Zusammenhang gebracht. — In jüngster Zeit wurden gegen diese durch ichthyologische Überlegungen gestützte „Meeresbuchttheorie“ Bedenken deswegen erhoben, weil die Struktur der Senke Züge trägt, die auf das Vorhandensein einer alten Geosynklinale hindeuten, welche die spätpleistozäne Bildung einer Fossa auslöste deren tiefstgelegene Areale mit den heutigen Seenbecken identisch sind. Ihre Wasserfüllung — und somit die Seenbildung — wird auf Niederschläge zurückgeführt. Damit wird zugleich zum Ausdruck gebracht, daß die marinen Faunenmitglieder entgegen der früher vertretenen These keine relikitären pazifischen Elemente darstellen und demnach erst dann in den Nicaragua-See eingedrungen sein können, als dieser über den San Juan zum Karibischen Meer abzufließen begann.

Anhand früherer taxonomischer, systematischer und ökologischer Aussagen und eigener Untersuchungsergebnisse wurden die zur „Meeresbuchttheorie“ führenden Thesen im einzelnen überprüft.



Die erzielten Ergebnisse lassen sich im Hinblick auf die Genesis der Senke und ihrer Seen wie folgt zusammenfassen:

- a) Die rezenten marinen Faunenmitglieder des Nicaragua-Sees zeigen eine klare systematisch-taxonomische und ichthyogeographische Affinität zum Atlantik.
- b) Keine der marinen Arten des Nicaragua-Sees verfügt über die Kriterien des Reliktes (landlocked), weil der San Juan den Binnensee zum Atlantik hin offenhält. Damit ermangelt es an den Voraussetzungen für die Auslösung der wichtigsten Evolutionsphänomene, nämlich Diskontinuität und adaptive Radiation einschließlich der Fortpflanzungsisolierung.
- c) Die ichthyogeographische Selbständigkeit des hydrogeologischen Systems der Fossa, der die Eigenschaft einer ichthyogeographischen Region Mittelamerikas zugewiesen wurde, läßt eine paläohydrogeologische Kommunikation mit dem Pazifik zweifelhaft erscheinen.
- d) Die relativ niedrige Endemitenrate der Süßwasserfischfauna der Grabengewässer legt den Schluß nahe, daß der Graben erdgeschichtlich erheblich jünger ist als in der „Meeresbuchttheorie“ angenommen wurde.

## TEIL II

### 1. Einleitung

Im modernen geologischen Schrifttum wird Südamerika während des Früh- und Mitteltertiärs als Insel ausgewiesen (LLOYD 1963). SCHUCHERT (1935) dagegen vermutete aufgrund fossil in den unteren Tertiärschichten Südamerikas nachgewiesener nearktischer Säuger die Existenz Mittelamerikas bereits während des Frühtertiärs. Denn, so SCHUCHERT, wie hätte sonst die „frühneuzeitliche Invasion“, wie sie DE LATTIN (l. c.) später nannte, von-statten gehen können?

Dieser zoogeographischen Folgerung des Geologen SCHUCHERT widersprach DARLINGTON (1957), indem er bezweifelte, daß der fossile Beweis ausreichen könnte, die Existenz einer festen, frühtertiären Landverbindung zwischen den beiden Halbkontinenten zu begründen. Er vermutete stattdessen, das frühneuzeitliche Mittelamerika hätte in Form einer Inselkette bestanden, und die trennenden, flachen Meeresabschnitte zwischen den einzelnen Inseln seien von nearktischen Säugern aktiv oder passiv („Floßtheorie“) überwunden worden. Weil solche physiographische Besonderheiten des Wanderweges ohne Zweifel den Faunenaustausch qualitativ und quantitativ beeinflußt haben müssen, prägte er den Begriff der sogenannten „filter route“ („Filter-Brücke“). DARLINGTONS Meinung wurde später von KING (1958) übernommen (S. 16: „Before the development of an isthmus the lands . . . between North and South America were mainly disconnected islands“) (s. hierzu Abb. 3).

Der Inselkettencharakter des eozänen Mittelamerikas ging durch darauffolgende Landabsenkungen verloren und machte dem auf das heutige

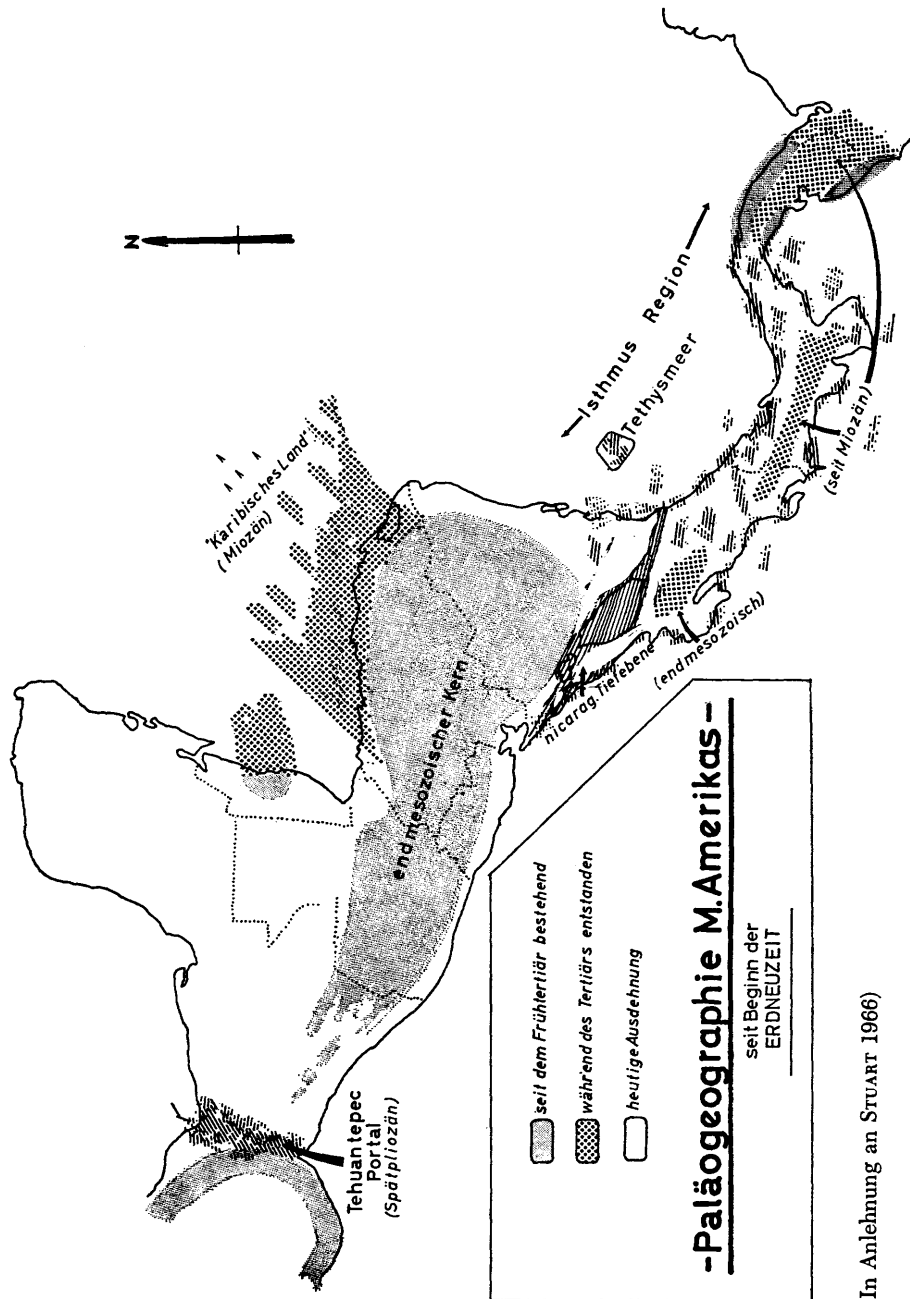


Abb. 3

(In Anlehnung an STUART 1966)

Gebiet von Südnicaragua und Costa Rica-Panama übergreifenden Tethysmeer Platz (VINSON & BRINEMAN 1963).

Der endgültige terrestrische Verbund zwischen dem damaligen Kern Mittelamerikas und dem südamerikanischen Halbkontinent kam in spättertiärer Zeit (Pliozän) zustande, als sich der Boden des transozeanischen Tethysmeeres infolge isostatischer Ausgleichsbewegungen und durch vulkanische Auswurfmassen anhub und Festland wurde (WOODRING 1954; LLOYD 1963). Der in der Folge einsetzende Faunenaustausch war ungleich intensiver als der frühtertiäre.

Im Norden wurde der zentralamerikanische Kern durch ein prätertiäres Meeresportal (das sog. „Balsas Portal“) vom nordamerikanischen Kontinent getrennt. Dieses verschwand in der Übergangsperiode zwischen Erdmittelalter und -neuzeit. Ob seine landmassentrennende Funktion im Raume des heutigen mittleren Mexikos später von einem Arm des mitteltertiären Meeres übernommen wurde, ist nicht mit Sicherheit nachzuweisen. Möglich wäre eine solche transozeanische Kommunikation im Bereich Tehuantepec gewesen (s. hierzu Abb. 3) (SCHUCHERT, l. c.; DE LATTIN, l. c.).

Die östliche Ausdehnung des tertiären Mittelamerikas erstreckte sich während des Miozäns auf die heutigen Großen Antillen, mit denen es im Zuge einer Aufwerfung, die zum später wieder abgesunkenen „Karibischen Land“ führte, verbunden war.

Zur besseren Übersicht der recht verwickelten Epirogenese dient die bereits genannte Abb. 3 und die folgende erdgeschichtliche Tafel:

Tabelle 6. Überblick über die erdgeschichtliche Entwicklung Zentralamerikas

Epoche	paläogeographisches Bild
spätes Mesozoikum	Südamerika und mesoamerikanisches Kernland sind voneinander isoliert. Nordamerika und mesoamerikanisches Kernland werden durch das „Balsas Portal“ getrennt.
Paläozän (Eozän)	Verbindung von Nord- und Südamerika durch eine zwischenkontinentale Insel-Brücke.
Oligozän — Miozän	Transgression des Tethysmeeres bei Südnicaragua, Costa Rica und Panama. Entstehung des „Karibischen Landes“ und der Verbindung der nuklearen mesoamerikanischen Landmasse mit den Großen Antillen und Wiederabsinken des „Karibischen Landes“. Verbindung des zentralamerikanischen Kernlandes mit Nordamerika.
Pliozän	Vereinigung Südamerikas mit der mesoamerikanischen Halbinsel durch Regression des Thethysmeeres bei Südnicaragua, Costa Rica, Panama und gleichzeitiger Aufwerfung der zentralamerikanischen Landbrücke.

## 2. Aufgabenstellung

Die widersprüchlichen Aussagen des Biogeographen DARLINGTON und des Geologen SCHUCHERT zur Geohistorie der mesoamerikanischen Isthmusregion veranlaßten mich, das Thema meiner Arbeit durch einen — gewissermaßen geographisch weitergefaßten — ichthyogeographischen Beitrag zu ergänzen. Diesem liegt die Aufgabe zugrunde, das rezente Verteilungsbild der Süßwasserfische Zentralamerikas daraufhin zu untersuchen, ob es geeignet ist, einen Beitrag zur geologischen Vergangenheit des südzentral-amerikanischen Areals zu liefern. Die Erweiterung erscheint mir auch insofern berechtigt, weil sie die in Teil I herausgestellten Zusammenhänge zu festigen vermag.

Wenn ich mich ausschließlich an der rezenten fischfaunistischen Struktur orientieren werde, so deshalb, weil brauchbare fossile Zeugen noch immer fehlen.

## 3. Diskussion und Folgerungen

### 3.1 Die Geohistorie des Isthmus unter Berücksichtigung der ökologischen Differenzierung, der Verbreitung und des Ursprungs der mesoamerikanischen Süßwasserfische — einschließlich der des nicaraguensischen Grabens

Ohne Zweifel hat die so wechselvolle und noch keineswegs in allen Einzelheiten bekannte neuzeitliche Historie des südlichen Zentralamerikas physiographische Bedingungen entstehen lassen, die sich im gegenwärtigen Verteilungsbild der Süßwasserfische deshalb widerspiegeln müssen, weil diese, im Gegensatz zu Landtieren und Meeresfischen, ökologisch an den limnischen und rheophilen Bereich bestandener und bestehender Landmassen gebunden sind.

In diesem Zusammenhang ist zunächst von grundlegender biogeographischer Bedeutung, daß an der Zusammensetzung der mesoamerikanischen Süßwasserfischfauna nearktische wie auch neotropische Fischarten beteiligt sind, wobei die letzteren zahlenmäßig bei weitem überwiegen (MILLER 1966).

Unter Hinweis auf die ausschließliche Eignung obligatorisch an das Süßwasser gebundener Fischarten für regional- und historisch-zoogeographische Zwecke, seien zunächst die in Tab. 1 genannten Fischfamilien in Tab. 7 nach biographischen Gesichtspunkten klassifiziert.

Unter Hinweis auf die Anzahl der zu den vorgestellten Familien gehörenden Arten (vgl. hierzu Tab. 1) ist festzustellen, daß von den insgesamt 22 den beiden ersten Gruppen zuzuordnenden Senkenfischen lediglich 7 (31,8 %) — *Astyanax fasciatus* ausgenommen (vgl. hierzu MYERS 1938, 1949 und Fußnote 8) — der Gruppe der obligatorischen Süßwasserfische zugeordnet werden können. Weiterhin ist zu bemerken, daß diese 7 Arten ausschließlich dem neotropischen Faunenkreis angehören, und weiter, daß der

Tabelle 7. Biogeographische Einteilung der Süßwasserfische der nicaraguensischen Ichthyoregion.

Fischgruppen*	zur Ichthyoregion Südnicaraguas gehörende Familien
Primäre Süßwasserfische	Characiden, Pimelodiden
Sekundäre Süßwasserfische	Cichliden, Lepisosteiden
Periphere Süßwasserfische	Clupeiden, Atheriniden

\* Die Termini primär, sekundär und peripher sind der amerikanischen biogeographischen Literatur (MYERS 1938) entlehnt. Sie stehen in der Reihenfolge ihrer Aufzählung für Fischgruppen, die seit ihrer Evolution als echte Süßwasserbewohner zu gelten haben, für solche, die zwar in der Regel limnische Bereiche bewohnen, jedoch im weitesten Sinne euryhalin (besser euryplastisch gegen NaCl im Sinne THIENEMANNs) sind und schließlich für jene, die entweder anadromen oder katadromen Formen zugerechnet werden, auch wenn sie inzwischen als Bewohner reiner Süßwasserbiotope auftreten (zum Beispiel *Dorosoma chavesi* — Fam. Clupeidae; oder *Thyrinops* (= *Melaniris*) *sardina* — Fam. Atherinidae).

Anteil neotropischer Species innerhalb des mesoamerikanischen Gesamtareals von S nach N ganz augenfällig zurückgeht. Der Umfang des Artengefälles wird durch den Hinweis ersichtlich, daß von den rund 100 bekanntgewordenen Primärsüßwasserfischen rund 90 % nicht weiter als bis in den Raum Costa Ricas vorzudringen vermochten und somit ihre (vorläufige) Verbreitungsgrenze südlich der nicaraguensischen Senke fanden. — Von grundlegender zoogeographischer Bedeutung ist des weiteren die Feststellung, daß es keinem Vertreter dieser in der Regel mit so starker Bindung an das Süßwasser behafteten Gruppe gelang, die westindische Inselwelt zu erreichen. Unter Berücksichtigung dieser ichthyogeographisch bedeutsamen Tatsache möchte ich versuchen, einen Beitrag zur Geohistorie des mesoamerikanischen Isthmus zu liefern.

Das Evolutionsgebiet der in Zentralamerika auftretenden Salmier, an deren Distribution sich die folgenden Ausführungen orientieren werden, liegt im neuweltlichen Disjunktionsareal der Characidenfamilie, die in den brasilianischen Gewässern eine geradezu explosive Speziation erfahren hat<sup>7</sup>. Wenn die von SCHUCHERT (l. c.) vermutete frühtertiäre terrestrische Verbindung zwischen Südamerika und dem mesoamerikanischen Kernland bestanden hätte, könnte man den Beginn des nördlichen Vordringens einzelner Salmier nach Zentralamerika somit bereits ins Eozän datieren. Weil sie jedoch, wie alle anderen neotropischen Primärsüßwasserfische, auf den Westindischen Inseln fehlen, muß diese Möglichkeit sehr bezweifelt, wenn nicht

<sup>7</sup> Bisher sind über 500 Species bekanntgeworden, die 40 % aller im Amazonas-Gebiet vorkommenden Fischarten repräsentieren. Dieser Anteil ist mehr als doppelt so hoch wie in den Fließgewässersystemen des äquatorialafrikanischen Evolutionsherdes — vgl. hierzu LOWE-McCONNEL (l. c.).

überhaupt abgelehnt werden. Somit vermag das gegenwärtige Verbreitungsbild der zu dieser zoogeographischen Gruppe zählenden Fischarten der SCHUCHERTSchen Annahme nicht nur keine Unterstützung zu gewähren, sondern stellt sie überhaupt in Frage. Wenn es demnach als unwahrscheinlich gelten kann, daß die Primärsüßwasserfische imstande gewesen sein können, die marinen Barrieren zwischen den frühtertiären Inselgruppen des Isthmus zu überwinden, dann dürfte für sie erst recht das mittel- bis endtertiäre Tethysmeer unüberwindbar gewesen sein.

Die nordwärts gerichtete Invasion kann somit erst eingesetzt haben, als die pliozäne Aufwerfung des heutigen isthmischen Areals zur Konsolidierung der terrestrischen Verbindung von Südamerika mit dem mittelamerikanischen Kern führte.

Der Beginn und der Umfang des Vordringens unterlagen den Veränderungen der hydrogeologischen Systeme sicherlich weit mehr als den späteren pleistozänen Klimaschwankungen. Hemmende zonale Ausbreitungsschranken dürften besonders während solcher Zeitabschnitte wirksam geworden sein, in denen passierbare Verbindungen zwischen den einzelnen hydrogeologischen Systemen der Landbrücke fehlten, oder vorhandene infolge topographischer Veränderungen verschwanden.

Die Abhängigkeit der geographischen Verbreitung obligatorischer neotropischer Süßwasserfische in Zentralamerika von den vorgenannten physiographischen Barrieren läßt sich durch den faunistischen Hinweis bekräftigen, daß von den insgesamt 35 Salmmlerarten nur eine — nämlich *Astyanax fasciatus*<sup>8</sup> — imstande war, das Gesamtterrain zu besiedeln, vier (12 %) auf die nicaraguensische Ichthyoregion beschränkt sind und 86 % nicht weiter als bis in das Gebiet südlich davon vorzudringen vermochten.

Ein weit umfangreicheres Distributionsareal lassen das nearktische Genus *Lepisosteus* und die neotropischen Cichliden erkennen. Ersteres fand seine südliche Arealbegrenzung in den Gewässern der nicaraguensischen Tiefebene und kennzeichnet diese somit als Transitionsgebiet nearktischer und neotropischer Fischfaunen.

Die rund 100 in Mittelamerika seither bekannt gewordenen Buntbarscharten vermochten sich über ganz Mittelamerika auszubreiten, wobei allerdings einschränkend hervorzuheben ist, daß eine ganz augenfällige Artenzunahme südlich Nicaraguas, insbesondere im Raume Panamas, festzustellen ist. Die am weitesten nach Norden vorgedrungene Buntbarschart *Cichlasoma cyanoguttatum* konnte MILLER (1958) bis in den SO der USA verfol-

<sup>8</sup> Dem Phänomen der *A. fasciatus*-Verbreitung liegen besondere anpassungsökologische Voraussetzungen zu Grunde. Diese Art verfügt über eine relativ große Toleranz gegenüber Brackwasser, die es ihr ermöglicht hat, sich in Mittelamerika, im Gegensatz zu den nächstverwandten Arten, über küstennahe Meeresgebiete hinweg auszubreiten.

gen. Darüber hinaus sind sowohl das mesoamerikanische Buntbarschgenus *Cichlasoma* wie auch die Gattung *Lepisosteus* (durch die Art. *L. tristoechus*) auf Kuba und Hispaniola, wo letztere fehlt, vertreten.

Aufgrund der diesen Genera und Species eigenen ökologischen Valenz unterstelle ich ihnen die Fähigkeit zur aktiven Überwindung der tertiären Filter-Brücke.

Diese Annahme vermag der Hinweis auf das Vorkommen mittelamerikanisch-endemischer Buntbarscharten auf den Westindischen Inseln zu untermauern, die, wie bereits erwähnt, mit dem mittelamerikanischen Kern über 10 Millionen Jahre in terrestrischer Verbindung standen. Das gleiche gilt somit auch für den südwärts gerichteten Vorstoß nearktischer Knochenhechte. Ohne die temporäre mitteltertiäre Landverbindung scheint eine ostwärts gerichtete Ausbreitung der vorgenannten Fische auch deshalb schwer denkbar, weil die vom mesoamerikanischen Kernland seit jeher isolierten Kleinen Antillen keine der vorgenannten aufweisen.

Die systematische Differenzierung der *Cichlasoma*-Arten südlich und nördlich der nicaraguensischen Grabensenke einerseits, und die systematische Affinität der Buntbarscharten nördlich der Senke mit denjenigen der Großen Antillen andererseits, spiegelt meines Erachtens zwei zeitlich verschiedene Einwanderungswellen wider. Aus der im Vergleich zur Isthmusregion reduzierten Buntbarschendemiten-Zahl im Raum des ehemaligen mittelamerikanischen Kernes schließe ich weiter, daß an der ersten Invasionswelle ausschließlich solche Arten beteiligt gewesen sein können, die über ein weites ökologisches Spektrum verfügten, das ihnen die Besiedlung aller verfügbaren Nischen ermöglichte, ohne daß eine adaptive Radiation ausgelöst zu werden brauchte.

Das Absinken der Inselkette infolge einer Transgression des Tethysmeeres (vgl. hierzu Abb. 3) hat ohne Zweifel die in die hydrogeologischen Systeme der Inseln der frühtertiären Isthmusregion eingewanderten und sich später hier differenzierenden und biozoenotisch etablierten, neotropischen Sekundärsüßwasser-Fische nicht nur vernichtet, sondern auch den Fortgang ihrer nordwärts gerichteten Invasion über Jahrtausende hinweg unterbunden. Ein sekundärer Cichlidenvorstoß erscheint erst im späteren Verlauf des Pliozäns denkbar, als sich der Isthmus endgültig konsolidierte. Das regionalgeographische Verteilungsbild der rezenten Buntbarschfauna legt nun, wie oben in anderem Zusammenhang angedeutet, die Auslegung nahe, daß die Sekundärinvasion durch die nicaraguensische Tiefebene zum Halten gebracht wurde. Das würde gleichzeitig bedeuten, daß die Sekundäreinwanderer ökologisch strenger als ihre Vorgänger an das Süßwasser gebunden sind, weil sie sonst das Areal der Tiefebene über die ihm nächstgelegenen Küstenstreifen zu umgehen imstande gewesen wären. Diese hat sich somit allem Anschein nach nicht nur zu einem ichthyogeographischen Transitionsgebiet

der neuen Welt entwickelt, sondern weist schon heute Attribute einer Faunenbarriere auf, die das zukünftige Vordringen neotropischer Elemente in den mittel- und nordzentralamerikanischen Raum unmöglich machen könnte. Ob das biologische Potential ihrer Primär- und Sekundärsüßwasserfischarten für das Zustandekommen eines zweiten neuweltlichen Evolutionsherdes, von dem aus eine aktive, nordwärts gerichtete Ausbreitung denkbar wäre, ausreichen wird, muß vorerst noch offen bleiben.

#### 4. Zusammenfassung und Schlußfolgerung

Das Vorkommen nearktischer Säugetiere in den unteren Tertiärschichten Argentiniens regte zu der Vermutung an, daß Nord- und Südamerika bereits zu Beginn der Erdneuzeit terrestrisch über den südzentralamerikanischen Isthmus in Verbindung gestanden haben müssen. Dieser von geologischer Seite geäußerten Meinung wurde sowohl von biogeographischer Seite als auch später aus geologischer Sicht der Hinweis auf die frühtertiäre Existenz einer die beiden Kontinente verbindenden Inselkette entgegengehalten, der man die Eigenschaften einer echten Faunenbarriere absprach.

Anhand des zoogeographischen Verteilungsbildes und der ökologischen Bindung an den limnischen und rheophilen Bereich der rezenten mesoamerikanischen Primärsüßwasserfische neotropischen Ursprungs mußte gefolgert werden, daß ihr nordwärts gerichtetes Vordringen in den zentralamerikanischen Raum nicht vor dem Pliozän möglich gewesen sein kann. Diese Folgerung erscheint geeignet, die ins Pliozän datierte terrestrische Konsolidierung Südmesoamerikas zu unterstützen und die vermeintliche frühtertiäre Landverbindung zwischen beiden neuweltlichen Kontinenten ebenfalls in Frage zu stellen.

Das Kuba und Hispaniola einschließende mittelamerikanische Verbreitungsgebiet neotropischer Sekundärsüßwasserfische und ihre Speziationsrate lassen zwei zeitlich weit auseinanderliegende Einwanderungswellen erkennen. Während die frühtertiäre bis zum mesoamerikanischen Kern reichte, scheint der nicaraguenische Graben für die seit dem Spättertiär anhaltende eine zumindest bis in die Jetztzeit wirksame Barriere darzustellen. Auf die Möglichkeit, daß die Senke sich zu einem zweiten neuweltlichen Evolutionsherd entwickeln könnte, wird verwiesen.

#### Literatur

- ANONYMUS (H. U.) (1934): Fresh Water Sharks of Nicaragua. — *Sci. Monthly* **57**: 186—188.
- ASTORQUI, J. (1961): Fishes from the Great Lakes Basin of Nicaragua. — M. S. Thesis. Univ. Miami, Coral Gables, Florida.
- BOESEMAN, M. (1956): Fresh-water sawfishes and sharks in Netherlands New Guinea. — *Science* **123**: 222—223.
- (1964): Notes on the fishes of Western New Guinea III. The fresh water shark of Jamoer Lake. — *Zool. meddel.* **40**: 9—22.
- BIGELOW, H. B., & SCHROEDER, W. C. (1948): Sharks. — In: *Fishes of the Western North Atlantic*. — Mem. Sears. Found. Mar. Res., Yale Univ. New Haven, Conn. **1** (1): 59—576.
- (1961): *Carcharhinus nicaraguensis*, a synonym of the bull shark, *C. leucas*. — *Copeia* **3**: 359.



- BREder, C. M. (1948): Field Book of marine Fishes of the Atlantic Coast from Labrador to Texas. — G. P. Putnam's Sons, New York/London.
- BRIDGE, T. W. (1904): Fishes. In: The Cambridge Natural History. Ed.: S. F. HARMER, A. E. SHIPLEY. — Mc. Millan & Co., New York, N. Y.
- CARR, A. (1953): High Jungles and low. — Univ. Florida Press, Gainesville, Fl.
- CARR, A. F., & GIOVANOLLI, L. (1950): The Fishes of the Choluteca drainage of Shouthern Honduras. — Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich. No. 523.
- COPP, D. H. (1969): The ultimobranchial Glands and Calcium regulation. — In: Fish Physiology. Ed.: W. S. HOAR, D. J. RANDALL. — Academic Press, New York/London.
- DARLINGTON, P. J. (1957): Zoogeography. — John Wiley and Sons, New York, N. Y.
- EKMANN, S. (1934): Indo-Westpazifik und Atlanto-Ostpazifik, eine tiergeographische Studie. — Zoogeographica 2.
- FOWLER, H. W. (1923): Fishes from Nicaragua. — Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. IV, 75: 23—32.
- GILL, T., & BRANDSFORD, J. F. (1877): Synopsis of the Fishes of Lake Nicaragua. — ibid 175—191.
- GÜNTHER, A. (1864): Report a Collection of Fishes made by Messrs. Dow, Godman and Salvin in Guatemala. — Proc. Zool. Soc. (London): 144—154.
- (1866): Memoir on the Fishes of the States of Central-America collected by Messrs. Salvin and Godman and Cpt. Dow. — ibid 600—604.
- (1868): An account of the Fishes of the States of Central-America based on collections made by Cpt. J. M. Dow, F. GODMAN Esq. and O. SALVIN Esq. Trans. Zool. Soc. London 6: 377—494.
- HAYES, C. W. (1899): Physiography and Geology of Region adjacent to the Nicaragua Canal Route. — Bull. Geol. Soc. Amer. 10: 285—348.
- HILDEBRAND, S. F. (1925): Fishes of the Republic of El Salvador. — Bull. U. S. Bur. Fish. 41: 238—287.
- (1963): Family Elopidae. — In: Fishes of the Western North Atlantic. — Mem. Sears. Found. Mar. Res. Yale Univ. New Haven, Conn. 1 (3): 111 bis 131.
- HARTMANN, G. (1959): Beitrag zur Kenntnis des Nicaragua-Sees unter besonderer Berücksichtigung seiner Ostracoden. — Zool. Anz. 162: 296—294.
- HOLMES, W. N., & DONALDSON, W. N. (1969): Body compartments and Distribution of Electrolytes. — In: Fish Physiology. Ed.: W. S. HOAR, D. J. RANDALL. — Academic Press, New York/London.
- JORDAN, D. S., & EVERMAN, B. W. (1896—1900): The Fishes of North and Middle America. — Bull. U. S. Nat. Mus. 1896, 47, 1, V—IX: 1—1240; ibid 1898, 2: 1241—2183; ibid 1898, 3, V—XXVI: 2183—3136; ibid 1900, 4: 3137 bis 3313.
- KING, B. P. (1958): Evolution of modern surface features of Western North America. — In: Zoogeography. Ed.: C. L. HUBBS. — Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. 51.
- DE LATTIN, G. (1967): Grundriß der Zoogeographie. — G. Fischer Verl. Stuttgart.
- LIN, S. J. (FAO) (1961): Informe al Gobierno de Nicaragua sobre desarrollo de un proyecto de pesquerias continentales on dicho pais (1959—60). — Rep. FAO/EPTA (1347), pp 21.
- LLOYD, J. J. (1963): Tectonic history of the South Central-American Origin. — Amer. Ass. Petrol. Geol. Mem. 2: 88—100.

- LOWE-Mc CONNEL, R. H. (1969): Speciation in Tropical Fresh Water Fish. — Biol. J. Linn. Soc. **1**: 51—75.
- LÜTKEN, C. (1879): Smaa bedrag til selachiernes naturhistorie. — Vidensk. Meddel. **31**: 45—68.
- MARDEN, L. (1944): A Land of Lakes and Volcanoes. — Nat Geog. M. **LXXXVI**: 161—184.
- MEEK, S. E. (1907): Synopsis of the Fishes of the Great Lakes of Nicaragua. — Field Publ. Zool. **7**: 97—132.
- MILLER, R. R. (1954): The southern limit of the gar-fishes. — Copeia **3**: 230—231.  
— (1958): Origin and Affinities of the Freshwater Fish Fauna of Western North America. In: Zoogeography. Ed.: C. L. HUBBS. — Amer. Assoc. Adv. Sci., Publ. **51**.  
— (1966): Geographical Distribution of Central American Freshwater Fish. — Copeia **1966**: 773—802.
- MYERS, G. S. (1938): Fresh-water Fishes and West Indian Zoogeography. Ann. Rept. Smithsonian Inst. **1937**: 339—364.  
— (1949): Salt-tolerance of Fresh-Water Fish Groups in relation to zoogeographical problems. — Bijdragen tot de Dierkunde **28**: 315—322.
- REGAN, C. T. (1906—1908): Pisces. — In: Godman and Salvins Biologia Central-Americana. London.  
— (1929): Cyclostomata, Selachians, Fishes. In: Encyclopaedia Britannica, 14 Ed.
- REICHARD, C. F. (1854): Nicaragua. — Fr. Vieweg & Sohn, Braunschweig.
- RIEDEL, D. R. (FAO) (1964): Informe al Gobierno de Nicaragua sobre mejoramiento de las técnicas de pesca en el Lago de Managua y otras aguas continentales (1961—62). — Rep. FAO/EPTA, pp 45.
- RIEDEL, D. R. (1965): Some remarks on the Fecundity of *Tilapia* (*T. mossambica* Peters) together with a first contribution towards the Limnology of Nicaragua. — Hydrobiol. **25**: 357—388.
- SAPPER, K. (1937): Mittelamerika. In: Handb. d. Regionalen Geologie. Hrsgb.: O. WILCKENS, **8** (29): 1—158.
- SCHEURING, L. (1929—1930): Die Wanderung der Fische. In: Ergebnisse der Biologie **5**—6.
- SCHMIEDER, O. (1934): Länderkunde Mittelamerikas. — F. Deuticke, Leipzig/Wien.
- SCHUCHERT, C. (1935): Historical Geology of the Antillean-Caribbean Region. — John Wiley and Sons, New York, N. Y.
- SCHUSTER, W. H. (1957): Informe al Gobierno de Nicaragua sobre fomento de la Pesca continental. — REP. FAO/EPTA (607), pp 13.
- SEVERIN, K. (1953): The land-locked man-eaters. — True, July: 37—39; 95—96.
- SPRINGER, F. (1963): Field observations on large sharks of the Florida-Caribbean Region. In: Sharks and Survival. Ed.: P. W. GILBERT. — D. C. Heath and Co., Boston, Mass.
- SQUIER, E. G. (1852): Nicaragua; its People, Scenery, monuments and the proposed interoceanic Canal **1**—2. — D. Appleton and Co., New York, N. Y.
- STERBA, G. (1959): Süßwasserfische aus aller Welt. — Urania Verl., Leipzig.
- STUART, L. C. (1966): The Environment of the Central American Cold-blooded Vertebrate Fauna. — Copeia **1966**: 684—699.

- SULTAN, D. J. (1932): An army engineer explores Nicaragua. — Nat. Geogr. **61**: 592—627.
- SWAIN, F. M., & GILBY, J. M. (1966): Ecology and Taxonomy of Ostracoda and of algae from Lake Nicaragua. — Pub. Staz. Zool. Napoli, Suppl. **34**.
- THORSON, B. T., WATSON, D. E. & COWAN, C. M. (1966): The Status of Freshwater Shark of Lake Nicaragua. — Copeia **1966**: 385—402.
- VINSON, G. L., & BRINEMAN, J. J. (1963): Nuclear Central America, hub of the Antillean transverse Belt. — Mem. Assoc. Petrol. Geol. **2**: 101—102.
- WEYL, R. (1961): Die Geologie Mittelamerikas. — Gebr. Borntraeger Verlag, Berlin.
- (1965): Erdgeschichte und Landschaftsbild in Mittelamerika. — Kramer, Frankfurt/M.
- WOODRING, W. P. (1954): Caribbean Land and Seas through the ages. — Bull. Geol. Soc. Amer. **65**: 719—732.
- ZOPPIS BRACCI, L., & DEL GIUDICE, D. (1958): Geologia de la Costa del Pacifico de Nicaragua. — Bol. Serv. Geol. Nac. Nicaragua **2**: 19—68.

Anschrift des Verfassers:

Oberregierungs-Fischereirat Doz. Dr. D. RIEDEL, D 74 Tübingen, Keplerstraße 2.