



Von hinten aufgerollt: Die Goodeiden von Z bis A

Die Gattung *Goodea*

Michael Köck

Stand im letzten Beitrag der Serie „Von hinten aufgerollt: Die Goodeiden von Z bis A“ ein absolut seltener und kryptischer Vertreter im Mittelpunkt, so handelt es sich bei den Angehörigen der heute folgenden Gattung *Goodea* wohl um genau das Gegenteil davon. Dabei ist es schon fast egal, ob es ein kleiner Restwassertümpel nahe der Stadt San Luis Potosí ist, oder der riesige Lago de Chapala rund 250 Kilometer südwestlich davon: Hochlandkärpflinge der Gattung *Goodea* sind allgegenwärtig und das Gebiet ihrer Verbreitung umfasst mehr als 150.000 km² in mindestens acht mexikanischen Bundesstaaten. Ob Seen, Flüsse, Quellteiche, Bäche oder Bewässerungsgräben: Die Bandbreite der von ihnen bewohnten Lebensräume ist schier unendlich, die Anzahl ihrer Populationen Legion! Die Gattung *Goodea* ist das Erfolgsmodell unter den Goodeiden und hat durch den Menschen ausgewildert selbst neue Lebensräume in Durango oder gar Mexico City erobert – und sie gab letztendlich der ganzen Familie ihren Namen.

Vielleicht erinnern sich manche Leser noch an Alfredo DUGÈS, der mit seinem Bruder in den 1880er Jahren öfter im Bundesstaat Guanajuato unterwegs war, um Fische zu sammeln. Eine dieser Fangreisen führte 1887 durch Tarleton BEAN zur Beschreibung einiger Goodeidenarten wie *Xenotoca variata* und *Neotoca bilineata*, aber DUGÈS war auch schon Jahre davor im Lande auf und ab unterwegs, besammelte Lebensräume und sandte die Fische letztendlich an das United States National Museum zur Begutachtung und – falls erforderlich – Erstbeschreibung. Auf diese Weise gelangte 1879 eine Sammlung von Fischen in die Hände des jungen David Starr JORDAN, der zu diesem Zeitpunkt – er war knapp 28 Jahre alt – bereits Professor für Ichthyologie war und kurz davor stand, an die Indiana University Bloomington zu wechseln.

Erstbeschreibung von *Goodea atripinnis*

JORDAN beschrieb aus dieser Sammlung gleich vier Fischarten neu, darunter einen Vertreter der damaligen Familie Cyprinodontidae: *Goodea atripinnis*. JORDAN bezeich-

nete ihn als länglichen Fisch mit kleinen Flossen und kleinem Maul. Im Kiefer fand er eine einzige Reihe locker eingesetzter, dreispitziger Zähne, die aber nicht eng genug standen, um eine Art Schneidekante zu bilden. JORDAN war klar, dass es sich bei der Art – er fand auch einen langen und gewundenen Darm vor – um einen Pflanzenfresser handelte, nach Gestalt des Gebisses aber um eine Art, die wohl eher Algenrasen durchkämte als Pflanzenteile abbiss.

Die Farbe der Präparate beschrieb er als fast einheitlich bläulich, die Flossen hingegen als mehrheitlich schwarz, und sie waren damit – auch wenn er keine Erklärung für die Wahl des Artnamens gab – wohl der Grund für die Bezeichnung *atripinnis*, die sich aus dem Lateinischen ableiten lässt: Das Wort *ater* (*atra*, *atrum*) bedeutet schwarz, *pinna* (f.) wiederum ist die Flosse, also im Plural verwendet: „mit schwarzen Flossen“. Den Gattungsnamen wiederum wählte er, um den Ichthyologen George Brown GOODE zu ehren, der zu JORDANS Zeit das Wissenschaftsprogramm

für Fische am U.S. National Museum leitete. *GOODE* war so wie *JORDAN* selbst 1951 geboren, war sogar ein Monat jünger als dieser, sollte allerdings bereits mit 45 an den Folgen einer Lungenentzündung sterben. Nichtsdestotrotz schrieb er in dieser recht kurzen Zeitspanne einige Bücher, verfasste mehrere Monografien und publizierte über einhundert wissenschaftliche Artikel. Die Frage, warum *JORDAN* die Gattung nach *Goode* nannte, muss unbeantwortet bleiben. Es wäre aber naheliegend, dass die beiden einfach befreundet waren.

Neben dem langen Verdauungstrakt waren für den Autor die dreispitzigen Zähne (auf die er im Text der Erstbeschreibung immerhin viermal explizit hinweist) ein wichtiges Kriterium, das die Art von verwandten Fischen – er zählte hierzu unter anderem die Gattungen *Cyprinodon*, *Jenynsia* und *Characodon* – unterschied. Allerdings sollte dieses Merkmal noch für einige Verwirrung sorgen, ist es doch schlichtweg falsch, wie sich später noch herausstellen wird. *JORDAN*'s erster, aber bei weitem nicht einziger Fehler.

Als genauere Herkunft gab er „von Dugès bei der Stadt León gesammelt“ für die beiden größten Individuen an. Tarleton Hoffman BEAN, der in derselben Ausgabe der *Proceedings of the United States National Museum* gleich auf den folgenden Seiten zwei weitere Arten aus DUGÈS' Aufsammlung beschrieb, erwähnte *JORDAN*'s Beschreibung von *Goodea atripinnis*, gab für die Herkunft jedoch „aus einem Salzsee aus der Mitte einer vulkanischen Platte bei Valle de Santiago“ an, was rund hundert Kilometer südöstlich von León wäre. Eventuell waren die Tiere wirklich an unterschiedlichen Stellen gesammelt, dann jedoch vereinigt unter der Sammlungsnummer 23137 abgelegt worden. Vielleicht führte aber auch der Chaosteufel am United States National Museum, der 1882 zur Fehlidentifikation von *Ilyodon furcidens* von Cape San Lucas – auch unter Beteiligung von *JORDAN* – führen sollte, bereits Regie.

Es verwundert vielleicht, dass der Autor bei keinem einzigen Tier eine Modifikation einer Analflosse feststellen konnte. Dennoch sprach er die beiden größten Tiere als „augenscheinlich ein Weibchen, das andere als ein Männchen“ an. Vermutlich waren auch beide Geschlechter vertreten, die Unterschiede in der Gestalt der Anale fielen ihm aber möglicherweise einfach nicht auf, obwohl dieser Geschlechtsunterschied von zumindest einer verwandten Fischart bereits bekannt war (GÜNTHER, 1866).

Jener Tarleton BEAN war es auch, der 1887 im Zuge der Erstbeschreibung von *Xenotoca variata*, damals unter der Bezeichnung *Characodon variatus*, *JORDAN* einen ersten Fehler nachwies: er fand nämlich bei den Typusexemplaren hinter der Hauptreihe an Zähnen – von *JORDAN* als einzige

Reihe angegeben – eine weitere mit kleinen, nadelartigen. Für BEAN Grund genug, die Art in die Gattung *Characodon* zu überstellen, was, wie wir heute wissen, auch nicht richtig war. Diese falsche Einordnung beruhte aber auf einem damals anerkannten Klassifizierungsmodell und nicht auf einer fehlerhaften Beobachtung.

Albert J. WOOLMAN wiederum sammelte im Sommer des Jahres 1891 Fische im Río Lerma bei Salamanca, darunter auch *Goodea atripinnis*, die er allerdings in einer Publikation aus 1894 als *Characodon variatus* falsch bestimmte. Abgesehen davon, dass er trotz aller Unterschiede, die er zu BEANs Typusmaterial von *variatus* (Länge, Farbe und Form der Fische) fand, diese Bestimmung durchführte, so stimmten die im Río Lerma gesammelten Fische seiner Aussage nach „beinahe perfekt“ mit dem Typusmaterial von *ferrugineus* überein; einer Art, die BEAN zu diesem Zeitpunkt bereits mit *variatus* (zu Recht) synonymisiert hatte, was WOOLMAN jedoch anhand seiner Beobachtungen anzweifelte. Verständlich, weil sich letztendlich auch zwei Arten in WOOLMANs Aufsammlung befanden, wie HUBBS 1924 feststellen sollte: *Xenotoca variata* und *Goodea atripinnis*. Bei so viel Durcheinander verliert man schnell mal den Überblick...

JORDANs Engagement in einem Mordfall

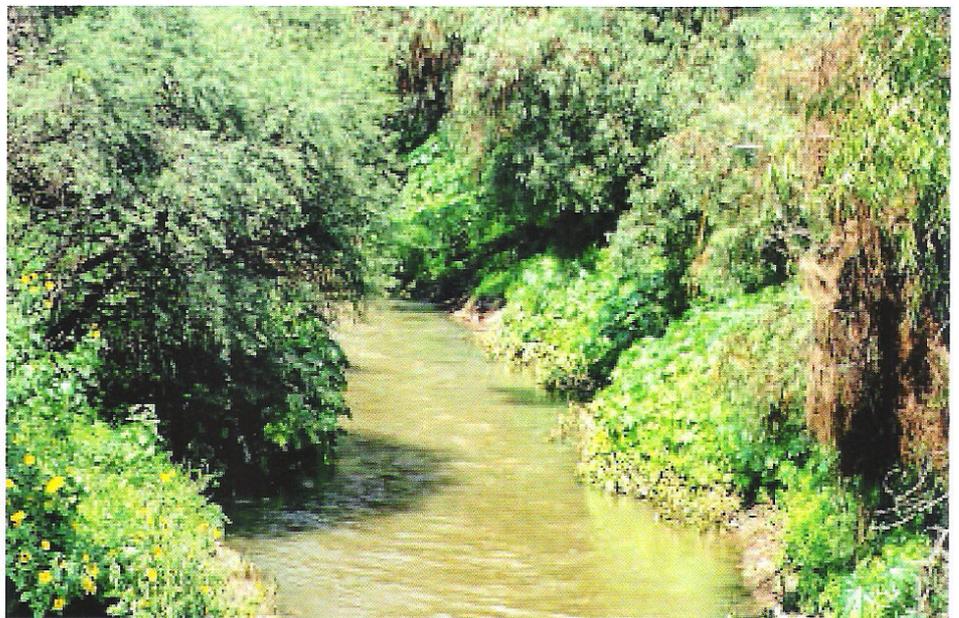
Fehlbestimmungen sind in der Wissenschaft nichts unübliches, aber das herausragende an der Geschichte ist, dass David *JORDAN* bei dieser Publikation assistiert hatte und Vorschläge dazu einbrachte. Er war zu diesem Zeitpunkt bereits erster Präsident der Stanford University, an deren Gründung und Aufbau er durch seine Bekanntschaft mit der Familie Stanford maßgeblich beteiligt war, einer Bekanntschaft, die ihn 1905 sogar in einen Mordfall verwickeln sollte: Die Gründerin der Universität, Jane Stanford, war laut den



Titelbild des Artikels
Männchen von *Goodea atripinnis* aus dem
Pátzcuaro-See
Foto: Anton Lamboj

oben
David Starr *JORDAN* im Jahre 1880, also zu der Zeit, als
er *Goodea atripinnis* beschrieb.
Foto: www.wikiwand.com

unten
Ein möglicher Typusfundort von *Goodea atripinnis*, der
Río Hacienda de Arriba im Norden der Stadt León in
Guanajuato.
Foto: Paco Zidane





Ein ungefähr 15cm langes *Goodea*-Weibchen aus der Laguna Zacapu. Dem Einzugsgebiet nach müsste es sich um ein Tier der ursprünglich entdeckten Form handeln, die später von DE BUEN *G. a. atripinnis* bezeichnet wurde.
Foto: Michael Köck

Untersuchungsergebnissen ihres plötzlichen Todes während eines Urlaubs auf Hawaii vermutlich mit Strychnin vergiftet worden, worauf David JORDAN sofort dorthin segelte und sich der Klärung der Umstände ihres Todes verschrieb. Seinen Resultaten zufolge war sie an den Folgen eines Herzfehlers gestorben, was im Großen und Ganzen dann so auch allgemein akzeptiert wurde.

Erst vor wenigen Jahren (2003, 2004) förderten Untersuchungen zu Tage, dass sie wahrscheinlich doch vergiftet wurde. Es ranken sich bis heute viele Gerüchte um die Gründe, warum sich JORDAN dermaßen engagierte. Zum einen wird vermutet, er wollte die Reputation der damals fast insolventen Universität vor den Gläubigern wieder gerade rücken, zum anderen wird gemunkelt, er wollte, nachdem nach Zerwürfnissen bereits seine Kündigung durch Jane Stanford geplant war, jedwedes Gerede aus dem Weg räumen, er hätte mit ihrem Tode etwas zu tun. Nun ja, den Grund seines Engagements nahm JORDAN letztendlich mit ins Grab und ließ viele Rätsel ungelöst zurück. Auch das, warum er eine Fischart, die er nur fünfzehn Jahre zuvor selbst beschrieben hatte, in WOOLMANS Aufsammlung nicht wieder erkannte. JORDANS zweiter Fehler...

Wer beschrieb *Characodon luitpoldii*?

Zurück zu unseren Fischen, denn das Jahr 1894 brachte neben WOOLMANS Fehlbestimmung der Gattung *Goodea* auch eine zweite Art. Die Beschreibung dieser stammte vielleicht von einer der wohl bemerkenswertesten Frauen des ausklingenden neunzehnten Jahrhunderts, die zwölf Sprachen fließend sprach und sich ein breit gefächertes Wissen in Zoologie, Geologie,

Botanik und Ethnologie erworben hatte: Prinzessin Therese Charlotte Marianne Auguste VON BAYERN, einzige Tochter des bayrischen Prinzregenten Luitpold und spätere Ehrendoktorin an der Philosophischen Fakultät der Universität München, sowie Ehrenmitglied der Geographischen Gesellschaft und der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Für eine Frau der damaligen Zeit weit mehr als nur eine besondere Ehre.

Warum schrieb ich zu Beginn des Absatzes „vielleicht“? Nun ja, am 6. Oktober 1893 kaufte eben jene Therese VON



Porträt der Prinzessin Therese von Bayern
Foto: www.br.de

BAYERN während einer Mexikoreise aus Booten heimischer Fischer am Pátzcuaro-see einige Fische für ihre Sammlung, darunter eine „Spezies von *Characodon*“. Am 7. Juni 1894 wiederum wurde (laut Sitzungsprotokoll im Anzeiger der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien) der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse durch den Wiener Ichthyologen Franz STEINDACHNER eine

Beschreibung von vier Fischarten von dieser Reise unter dem Titel „Vorläufige Mittheilung über einige neue Fischarten aus den Seen von Mexico“ in ihrem Auftrag übermittelt. In der Schrift wird jedoch der Autor nicht explizit genannt.

Manchmal wird die Erstbeschreibung von *Characodon luitpoldii*, so der Name der neuen Art, der Prinzessin zugeschrieben, so auch von Harro HIERONIMUS (1995), der sich diesbezüglich auf eine Auskunft des Sekretariats der Internationalen Kommission für Zoologische Nomenklatur beruft. Manche Wissenschaftler (z.B. HUBBS & TURNER, 1939) geben auch Franz STEINDACHNER als Mitautor an, andere nur ihn (z.B. MEEK, 1902), da dieser im darauffolgenden Anzeiger des Jahres 1895 - wiederum laut Sitzungsprotokoll - derselben Klasse eine Arbeit mit dem Titel „Über einige Fischarten Mexiko's und die Seen, in welchen sie vorkommen“ überreichte. Darin ist vermerkt, dass nach Therese VON BAYERNs Abhandlung über die Seen allgemein, „in dem zweiten Theile Dr. STEINDACHNER die in diesen Seen vorkommenden acht Fischarten nach den Sammlungen der Frau Prinzessin beschreibt.“ Nun, wie auch immer es offiziell gehandhabt wird: Die Arbeit aus 1895 stammte von beiden, die vorläufige Mitteilung aus 1894 könnte auch nur von der Prinzessin stammen. Gesammelt, oder besser gesagt gekauft, hatte die Prinzessin die Fische, beschrieben hingegen hatte sie STEINDACHNER. Ohne Zweifel fest zu stehen scheint aber, dass die Fischart nach dem Vater der bayrischen Prinzessin, Prinzregent Luitpold, benannt wurde.

Die Unterschiede zu *Characodon atripinnis* belaufen sich der Beschreibung nach auf mehr Schuppen, einem vergleichsweise kleineren Kopf, einer weiter hinten angeetzten Rückenflosse und auf Unterschiede in der Gesamtlänge. HUBBS & TURNER sollten 1939 als Größen ca. 4 inches (rund 10 Zentimeter) für *atripinnis* und mehr als 4 bis sogar 9 inches (bis über 20 Zentimeter) Standardlänge für *luitpoldii* angeben. Die beiden Exemplare, die Therese VON BAYERN mitbrachte, waren 13 sowie 13,6 Zentimeter lang. Die größten, die JORDAN zur Erstbeschreibung von *atripinnis* dienten, annähernd zehn Zentimeter. Im Großen und Ganzen sind das nach aktuellen Maßstäben eher dürftige Unterscheidungskriterien, und mit heutigem Wissen wohl auch nicht ausreichend.

Zwei weitere Arten

Nur wenige Jahre nach dieser Beschreibung trat wiederum David JORDAN auf den Plan, diesmal gemeinsam mit John SNYDER, mit dem er den Winter von 1898 auf 1899 teilweise in Mexiko verbrachte und sich in der „Freizeit dem Studium der Fische dieser Gegend verschrieb“. Seinen Aussagen nach war die Sammlung nicht allzu umfangreich,



Ansicht des Pátzcuarosees vom Ostufer aus. Von dieser Seite erreichte Prinzessin Therese von Bayern das Gewässer.
Foto: Michael Köck

dennoch reichte sie für die Beschreibung von nicht weniger als zwanzig neuen Fischarten, knapp 50% der Gesamtartenzahl, die sie gesammelt hatten.

Unter den Neubeschreibungen fanden sich zwei Formen, die sie aufgrund der Bezahnung, nämlich zweispitzige und locker sitzende Zähne in alternierenden Reihen, von der Gattung *Characodon* (in die laut Erstbeschreibung auch die Art *luitpoldii* fiel, da STEINDACHNER den Schlussfolgerungen BEANS folgte) mit fest sitzenden zweispitzigen Zähnen unterschieden. JORDAN folgte der Synonymisierung „seiner“ Gattung mit *Characodon* natürlich nicht, weil ihm das Merkmal „dreispitzige Zähne“ wichtig genug erschien, um sie aufrecht zu erhalten. Also grenzten sie die neu gefundenen Formen mit zweispitzigen Zähnen auch gegen die Gattung *Goodea* ab, allerdings wiesen die beiden Autoren auf die nahe Verwandtschaft zu *Goodea* hin.

Diese neue Gattung nannten JORDAN und SNYDER *Xenendum* und ordneten ihr folgende Arten zu: *Xenendum caliente*, eine etwas kleinere und hochrückigere Form, die sie aus dem Río Verde bei Aguascalientes beschrieben und *Xenendum xaliscone* aus dem Lago de Chapala bei Ocotlán in Jalisco, die zweite der beiden Neubeschreibungen. Diese definierten sie als schlanker, größer und mit mehr Schuppen als der Gattungstypus. Als dritte Art platzierten sie aufgrund der Bezahnung auch *Characodon*

luitpoldii in ihrer Gattung: „...scheint eine Art von *Xenendum* zu sein“. Bei letztgenannter Art und bei *Xenendum caliente* fanden sie eine Reihe nadelartiger Zähne hinter den ersten Zahnreihen, bei *Xenendum xaliscone* nicht (offenbar hatte es JORDAN mit den Zähnen, denn Carl HUBBS fand sie 1924 sehr wohl).

Etwa zur gleichen Zeit (1896) erkannte der mexikanische Biologe Alfonso Luis HERRERA, dass *Characodon atripinnis* eine lebendgebärende Fischart war.

Kurze Zeit später (1901) ordnete der französische Wissenschaftler Jacques PELLEGRIN der Gattung noch *Xenendum multipunctatum* zu, die wir unter der jetzt gültigen Bezeichnung *Skiffia multipunctata* bereits kennen gelernt haben, und die auch nur wenige Monate in ihr verblieb. Generell sollte der Gattung kein langes Leben beschieden sein, denn Seth Eugene MEEK bat schon 1902 Barton BEAN vom U. S. National Museum sich JORDANS Typen von *Goodea atripinnis* nochmals genauer anzusehen, und dieser fand die Zähne eindeutig zweispitzig vor. MEEK bekam auch ein Exemplar zur Kontrolle geschickt und bestätigte das Ergebnis. Schließlich fanden sie „bei allen Individuen die Zähne dezidiert zweispitzig“.

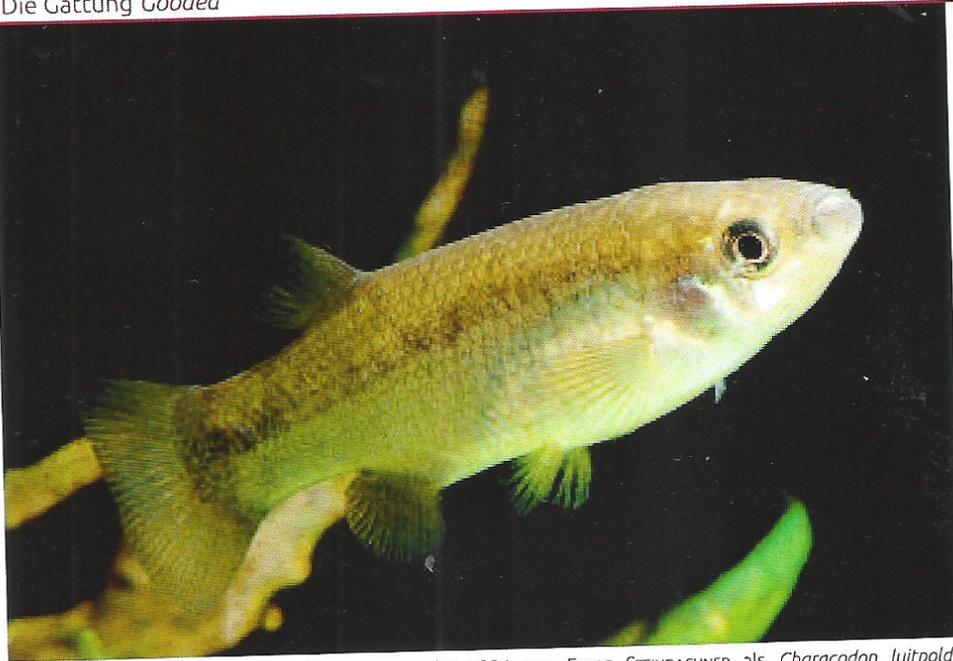
Damit waren MEEK und BEAN einem dritten Fehler von JORDAN auf die Schliche gekommen und hatten auch gleich einen aktuelleren, daraus resultierenden, eben-

falls mit behoben. Schlussendlich hatte JORDAN also dreispitzige Zähne gesehen, wo zweispitzige waren, übersah eine dahinter liegende Reihe an kleinen, nadelförmigen Zähnen, erkannte seine Art in einer gemischten Aufsammlung nicht wieder und beschrieb aus seinem ganzen Zahndilemma heraus noch zwei weitere Arten einer Gattung, die letztendlich nach kurzer Zeit mit *Goodea* gleichgesetzt werden musste.

Man könnte *Goodea atripinnis* also mit ruhigem Gewissen die Nemesis des David JORDAN nennen, mit der er noch fast dreißig Jahre leben sollte. Der Autor der Erstbeschreibung von *Goodea atripinnis* blieb nämlich noch bis 1913 Präsident der Stanford University und starb erst 1931 hochbetagt im Alter von achtzig Jahren, war aber bis zu seinem Tode wissenschaftlich aktiv.

Neuordnung der Gattung

MEEK bestätigte also die Art *Goodea atripinnis* und überstellte *Goodea caliente* und *luitpoldii*, die er beide als valide ansah, ebenfalls in diese Gattung. *Xenendum xaliscone* synonymisierte er mit *luitpoldii* und merkte nur lakonisch an: „*G. xaliscone*, die JORDAN und SNYDER vom Chapalasee beschrieben hatten, ist offenkundig diese selbe Art.“ Im Bestimmungsschlüssel, den MEEK seiner Arbeit angefügt hatte, fielen die gemessenen Unterschiede generell aber wiederum dürftig aus und beschränkten sich im



Weibchen der Form aus dem Pátzcuarosee, die 1894 von Franz STEINDACHNER als *Characodon luitpoldii* beschrieben wurde.
Foto: Anton Lamboj

wesentlichen auf Körperproportionsverhältnisse, Positionen von Flossen und geringfügig abweichenden Schuppenzahlen bzw. Flossenstrahlen.

Allerdings war er der erste, der die Tiere nicht nur beschrieb, sondern auch Angaben zu Lebensräumen und zur Fortpflanzung gab. So sammelte er *Goodea caliente* von Ende Mai bis Anfang Juni 1901 an mehreren Stellen des Hochlandes, unter anderem im Lago de Cuitzeo, bei Huingo, Aguascalientes und San Juan del Río. Dabei fand er die Weibchen entweder hochträchtig, oder sie hatten die Jungen kurz zuvor geworfen. Im selben Zeitraum sammelte er *Goodea luitpoldii* aus dem Lago de Chapala, dem Lago de Zirahuén und aus dem Lago de Pátzcuaro. Auch hier hatten die Tiere entweder knapp zuvor geworfen oder waren hochträchtig. In einem etwa neun Zentimeter langen *Goodea caliente*-Weibchen bei San Juan del Río fand er 44 Jungtiere, alle rund 1,35 Zentimeter lang. In einem ungefähr 13 Zentimeter langen *Goodea luitpoldii*-Weibchen vom Pátzcuarosee 31 Stück, davon das größte sogar knapp 2,9 Zentimeter (!) lang. Aus Guanajuato, dem angenommenen Verbreitungsgebiet von *Goodea atripinnis* hatte er keine Tiere aufgesammelt.

In seinem Werk „The Fresh-water fishes of Mexico north of the Isthmus of Tehuantepec (1904) synonymisierte er dann *Goodea caliente* bereits mit *atripinnis* (erklärte aber nicht, warum), erkannte aber auch plötzlich vier Arten der Gattung an, weil er ihr mit seinen Neubeschreibungen *Goodea toweri* und *whitei* zwei weitere hinzufügte. Eine davon haben wir als *Ilyodon whitei* bereits kennengelernt, die zweite werden wir als *Ataeniobius toweri* noch etwas später kennen lernen.

Wie schwierig all diese Formen zu unterscheiden sind, beziehungsweise, dass

man bei dieser Gruppe die Artgrenzen auch anders ziehen kann, zeigte der Engländer Charles Tate REGAN in seiner *Biologia Centrali-Americana* (1906-08), wo er die Art *Goodea luitpoldii* mit *atripinnis* synonymisiert, während er wiederum *Goodea calientis* (nun auch richtig dekliniert) als valide Art akzeptiert. Brisanz bekommt das Ganze auch dadurch, dass er für beide Arten den Lago de Pátzcuaro als Heimat angab und nur fünf Exemplare seiner *atripinnis* aus dem Chapala- und dem Pátzcuarosee in die Untersuchungen einfließen, aber Tiere der Typuslokalität unberücksichtigt ließ. In der Wissenschaft ist das ein absolutes No-Go, und daher wurde dieser seiner Auffassung auch nicht gefolgt.

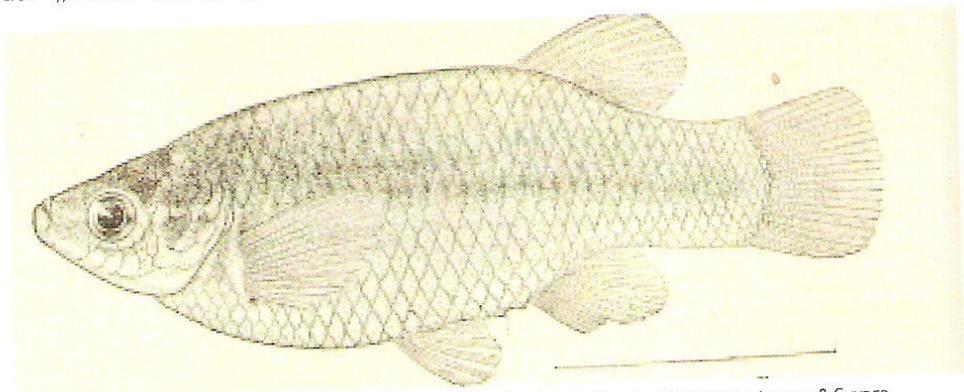
David JORDAN, dem man eine gewisse Beharrlichkeit nicht absprechen konnte, blieb sogar bei seiner Einteilung und führte noch wenige Monate vor seinem Tode in der „Check List of fishes and fishlike

Erste Aquarienerfahrungen

Bis auf diverse Aufsammlungen, darunter eine durch GORDON, WHETZEL und ROSS aus dem Río Santa Maria im Jahr 1932, blieb es bis zum Ende der 1930er Jahre recht ruhig um die Gattung. Allerdings wurden bereits erste Tiere in Kultur genommen, so *Goodea luitpoldii* aus dem Chapalasee und auch Tiere aus dem Río Moctezuma bei San Juan del Río. Fische dieser Aufsammlungen schafften es sogar bis zum Hamburger Fritz MAYER, der 1937 in den Blättern für Aquari- und Terrarienkunde über sie berichtete. Im Gegensatz zur ebenfalls von ihm gehaltenen und gezüchteten Art *Neotoca bilineata* erwiesen sich die Tiere als robust und vermehrungsfreudig und „wurden zum Teil von ihm in liebenswürdiger Weise der folgenden Verlosung gestiftet“. Damit war ein Vertreter der Gattung *Goodea* wohl der erste Hochlandkärpfling auf einer deutschen Fischversteigerung.

Drei Arten...

Im Jahre 1939 publizierten HUBBS & TURNER ihre Monografie über Goodeiden, in der sie die beiden Arten *Goodea atripinnis* und *luitpoldii* bestätigten, aber auch aus Material der GORDON, WHETZEL und ROSS Aufsammlung aus dem Río Santa Maria und aus den Fischen, die MEEK bei Jesus Maria zusammen mit den Typen von *Xenophorus captivus* gesammelt hatte (und die er zuerst der Art *caliente*, später *atripinnis* zuordnete) mit *Goodea gracilis* eine dritte Art beschrieben. Wie der Name *gracilis* schon ausdrückt, sollte es sich um eine schlanke Form handeln. Sie sei in ihrer Verbreitung auf das Río Panuco-Flusssystem beschränkt, das im Gegensatz zu den anderen Lebensräumen von *Goodea*-Vertretern in den Atlantik anstelle des Pazifiks mündet. Den Ausführungen der beiden Autoren nach würde *G. luitpoldii* in größeren Seen des



Darstellung eines Männchens von *Xenendum caliente* aus der Originalbeschreibung von JORDAN & SNYDER
Zeichnung: Chloe Leslie Starks

vertebrates of North and Middle America north of the northern boundary of Venezuela and Colombia“ aus 1930, die er gemeinsam mit Barton EVERMANN und Howard CLARK herausgab, auf Seite 184 neben *Goodea atripinnis* auch *luitpoldii*, *xaliscone* und *calientis* als eigenständige Arten.

Hochlandes zu finden sein, *G. atripinnis* die verbleibenden Lebensräume in Flüssen und kleineren Seen bewohnen.

...oder eine Art mit sechs Unterarten?

Nun gut, soweit wir es heute wissen, ist es alles andere als so einfach. Der in Spanien

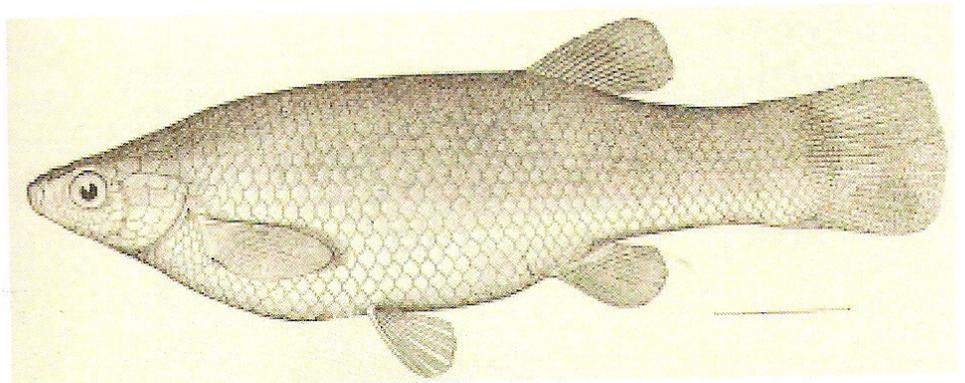


Wännchen aus dem Abfluss eines Staubeckens am Río Santiago, etwa 40km vor der Río Verde-Einmündung. Der Río Verde gilt als Verbreitungsgebiet von *Xenendum calientis* sensu JORDAN & SNYDER. Handelt es sich bei diesem Tier um einen Vertreter davon?
Foto: Roman Slaboch

geborene, aber in den 1940er Jahren in Mexiko arbeitende Ichthyologe Fernando DE BUEN Y LOZANO beschäftigte sich bis etwa 1945 mit der Verteilung der Fischarten des Landes und verzweifelte schier ob der Vielgestaltigkeit der Gattung *Goodea*. Versuchten die meisten Wissenschaftler die einzelnen Formen zusammen zu fassen, ging DE BUEN – ähnlich wie Dolores KINGSTON bei der Gattung *Ilyodon* – den gegensätzlichen Weg und unterteilte weiter. In einer Arbeit aus dem Jahr 1946 schrieb er, dass „sie bei ihren häufigen Untersuchungen der Ichthyologie der südlichen Río Grande-Subregion auf beträchtliche Schwierigkeiten gestoßen waren, die Vertreter der einzelnen Fundorte den beiden Arten, die MEEK (1904), HUBBS (1924) und schließlich HUBBS und TURNER (1939) vorgeschlagen hatten, zuzuordnen...“.

Die kurz zuvor beschriebene Art *Goodea gracilis* ließ DE BUEN außen vor, da sie in seinem Untersuchungsgebiet nicht zu finden war. Alle weiteren Vertreter nannte er konsequent *Goodea atripinnis*, beschrieb eine neue Unterart und sprach auch die anderen zuvor beschriebenen Arten als Unterarten an. Seiner Meinung nach findet sich *G. a. atripinnis* nur im mittleren Río Lerma-Einzug, während sich die etwas kürzere Unterart *G. a. calientis* in ihrer Verbreitung auf den Einzug des Río Santiago beschränkt. *G. a. luitpoldii* findet sich demnach exklusiv im Lago de Pátzcu-

aro, *G. a. xalisco* hingegen im Lago de Chapala. Erstere besitzt eine längere Rückenflosse als zweite, beide wiederum sind länger als die zuvor erwähnten Unterarten, wobei *luitpoldii* die längste Form generell darstellen soll. Mit *G. a. martini* beschrieb er eine Unterart neu, die das Einzugsgebiet des Lago de Cuitzeo bewohnt, und eine sechste stellte er für den Lago de Zirahuén in den Raum, beschrieb sie jedoch nicht, weil nur ein einzelnes Exemplar vorlag.



Weibliches Individuum von *Xenendum xalisco* aus der Originalbeschreibung von JORDAN & SNYDER
Zeichnung: Chloë Leslie Starks

Wissenschaftliche Untersuchungen in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts

Wie dem auch sei, wenige übernahmen diese Einteilung. Allgemein setzte sich in den nächsten Dekaden die Vorstellung von drei Arten durch, mit all ihren Schwächen,

Unschärfen und Unsicherheiten. Auch stand die Gattung nicht wirklich im Fokus der Wissenschaftler, vielleicht genau aus diesem Grund von Unübersichtlichkeit, möglicherweise aber auch, weil sie überall und häufig vorkommt und daher möglicherweise zuwenig interessant wirkte.

Mehr oder weniger genau darüber beschwerten sich Matthew WHITE und Bruce TURNER 1984: „Obwohl sich einige Autoren in der Vergangenheit mit dieser Gattung auseinander gesetzt hatten, wurde kein

Aspekt ihrer Biologie im Detail untersucht. *Goodea atripinnis* ist der häufigste Hochlandkärpfling, und vermutlich der am weitesten verbreitete Fisch aller Familien auf dem Mexikanischen Plateau.“

Nun gut, ganz so stimmte das nicht, denn MENDOZA (1962) hatte im Pátzcuaro-see die



Weibchen einer Form, die in einem Bad in der Stadt Jacona gefunden wurde. Dieses Bad entwässert über einen Kanal in den Río Duero und dieser wiederum ist ein Zufluss des Lago de Chapala. Demzufolge sollte dieses Tier der von JORDAN & SNYDER ursprünglich als *Xenendum xaliscone* beschriebenen Population angehören.

Foto: Erwin Radax

*Ergebnisse
phylogenetischer
Untersuchungen
zeigen keine mit
beschriebenen
Arten übereinstim-
mende Struktur,
und keine
Übereinstimmung
mit ihrer
Verbreitung*

Fortpflanzungsperiode der von ihm *G. luitpoldii* genannten Fische studiert, woraus sich eine Vermehrungsperiode von etwa Juni bis August ergab, in der die Weibchen ein einziges Mal warfen. Aber im Prinzip hatten WHITE und TURNER Recht, *Goodea* wurde ziemlich vernachlässigt. Die beiden untersuchten daraufhin in erster Linie, inwieweit es innerhalb eines Flusslaufes (in ihrem Fall handelte es sich um ein einen Kilometer langes Teilstück des Río Teuchitlán) zur Entwicklung einzelner Allelhäufigkeiten, das heißt zu einer Häufigkeitsverteilungen der Ausprägung einzelner Gene, und damit zu einem messbaren Verbreitungsgradienten kommt, was bei ihrer Studie auch der Fall war. Ganz klar war ihnen nicht, warum eine Fischart auf einem so kurzen Flussabschnitt doch deutlich messbare Unterschiede entwickelt. Die Vermutungen gingen letztendlich in die Richtung, dass es durch einen verstärkten Wasserbedarf der Landwirtschaft während der Fortpflanzungszeit von *Goodea* zu abgegrenzten Fortpflanzungsgemeinschaften im wenig Wasser führenden Fluss kommt, aber auch frühere Ergebnisse über geringe Wanderungsbestrebungen von Fischarten in Flüssen (GERKING, 1953) wurden als plausibel angesehen. Darüber hinaus berichteten WHITE und TURNER auch über Populationsdynamiken und die Ernährungsweise unterschiedlicher Formen. Dabei tendierten sie eher dazu, nur eine Art als valide zu betrachten: „Die systematischen Grenzen von *G. atripinnis* und verwandter Taxa wie *G. luitpoldii* and *G. gracilis* müssen erst noch überzeugend etabliert werden.“

Über Populationen großer Seen berichteten sie, dass diese oft in gewaltigen Schulen weit entfernt vom Ufer zu finden seien und kommerziell genutzt werden würden (obwohl nicht wirklich geschätzt). Wanderungen zum und vom Ufer sollen zweimal täglich stattfinden, obwohl beide Autoren einräumten, dass dies nicht eingehend untersucht sei. Zumindest in

flachen Seen sollen sich die Tiere von benthischen Detritus ernähren, in anderen Lebensräumen wiederum wurden Fische beobachtet, wie sie Algen von Felsen grasten.

Goodea atripinnis als einzige Art der Gattung?

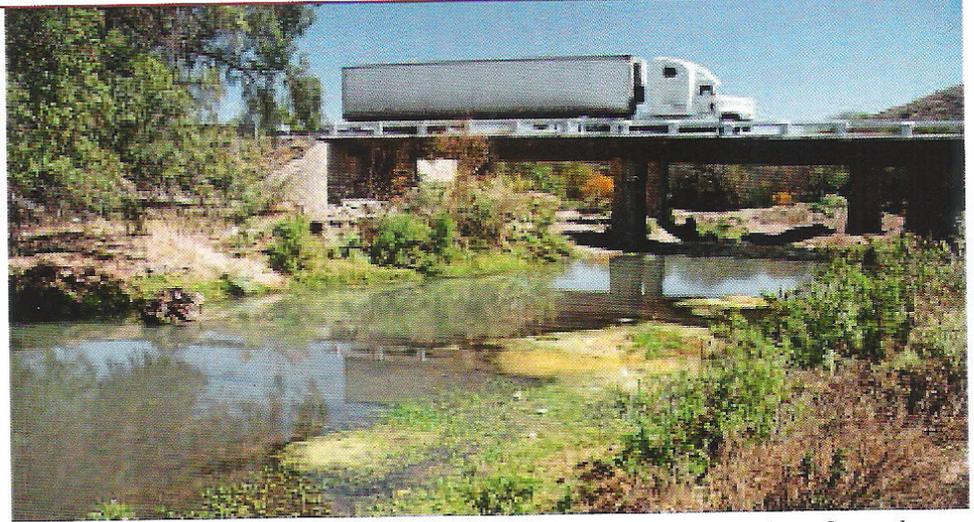
Immer häufiger setzte sich in der Folge die Ansicht durch, *Goodea atripinnis* sei eine einzige, aber sehr vielgestaltige Art, weil einfach kein einfacher Schlüssel gefunden werden konnte, die Populationen klarer zu trennen als nur durch das Heranziehen einzelner Messstrecken, und auch diese griffen zum Teil stark ineinander. Auch HIERONIMUS (1995) schloss sich dieser Meinung an: „Es kann jedoch aus Sicht des Autors kein Zweifel bestehen, dass eine Unterteilung in Unterarten oder sogar Arten wenig berechtigt erscheint.“ Er war sogar der Überzeugung, dass es drei unterschiedliche Farbtypen gäbe (silbrig ohne schwarze Flossen, grünlich gelb mit bedingungsabhängig schwarzen Flossen bei Weibchen oder gelben bei Männchen, und eine dritte mit kräftiger, dunkler Seitenlinie), die fallweise alle drei an einem Fundort auftreten können. Er war auch der erste, der von einer Population aus Durango berichtete, die eventuell von amerikanischen Aquarianern ausgesetzt worden sei. Nachdem ich selbst im Januar 2015 in Durango war und ebenfalls an und ab *Goodea* gefunden hatte, tendiere ich eher dazu zu glauben, dass diese – so wie auch aus anderen Gebieten Schwerträger, Mollys und *Pseudoxiphophorus bimaculatus* – einfach als Tilapien-Beifänge in diese Gegend gerieten.

Auch amerikanische Arbeiten der späten 1990er Jahre („Diese Studie unterstützt den Akt, *Goodea gracilis* und *luitpoldii* mit *atripinnis* gleichzusetzen“ - WEBB, 1998) und des frühen 21. Jahrhunderts (WEBB *et al.*, 2004), die sich erstmalig mit einigen Genen der Atmungsenzyme von Mitochondrien auseinandersetzten, kamen zu ähnlichen Ergebnissen hinsichtlich der Artendifferenzierung.

Dies ist auch der Zeitraum, wo man erstmalig versuchte, die Gattung *Goodea* innerhalb der Familie der Goodeiden zu platzieren. Spiegelten manche Untersuchungen nahe Verwandtschaftsverhältnisse zwischen *Goodea* und *Ataeniobius toweri* (UYENO *et al.*, 1983) wider, so dass diese teilweise sogar in einem eigenen Tribus Goodeini vereint wurden (DOADRIO & DOMÍNGUEZ, 2004), so platzierten neuere Untersuchungen mit anderen Enzymen (Cytochrome c Oxydase, DOMÍNGUEZ-DOMÍNGUEZ *et al.*, 2011) beide Gattungen basal in unterschiedliche Tribus: *Goodea* bei den Chapalichthyini und *Ataeniobius* wiederum bei den Girardinichthyini. Nachdem beide Gattungen jedoch an der Basis ihrer

Der Río Tierra Quemada, ein Zufluss des Río Panuco und Heimat der von HUBBS & TURNER als *Goodea gracilis* beschriebenen Form.

Foto: Juan Miguel Artigas Azas



Gruppierungen liegen, ist das kein wirklicher Widerspruch, sondern zeigt nur, dass sie am Beginn der Differenzierung beider größerer Tribus liegen. Eine näher in die eine Richtung, die andere näher in die andere. Für eine nähere Verwandtschaft von *Goodea* und *Ataeniobius* sprechen auch die geografische Verbreitung und einige anatomische Details.

Zurück zur Artendifferenzierung bei *Goodea*: Erhoffte man sich nach den ungenauen morphologischen Kriterien durch phylogenetische Analysen Klarheit zu erlangen, so zeigte sich bald immer deutlicher, dass je nach untersuchtem Gen und benutzter Methode die Ergebnisse abweichend waren. Letztendlich brachten sie aber zwei Dinge klar ans Tageslicht: Zum einen gibt es eine Gruppe – die der von HUBBS & TURNER beschriebenen Art *Goodea gracilis* entsprechen würde –, die nahe miteinander verwandte Formen miteinander verknüpft, also monophyletisch ist, zum anderen ist es aber leider so, dass sich diese Gruppe innerhalb der anderen Formen von *Goodea* einbetten lässt, aber diesen nicht gegenüber steht. Mit einfachen Worten gesagt: Es gibt keine Möglichkeit, *Goodea atripinnis* und *gracilis* einander

gegenüber zu stellen und daher momentan keine, hier zwei Arten zu trennen.

Bezüglich *Goodea luitpoldii* und *atripinnis* lässt sich sogar noch weniger auflösen. Alle *Goodea*-Formen sind in Hinblick auf die Unterschiede der untersuchten Atmungsenzyme einfach zu ähnlich.

Also Pech gehabt, phylogenetische Untersuchungs- und multivariat-statistische Berechnungsmethoden stoßen hier an ihre Grenzen. Dazu OMAR DOMÍNGUEZ (2013): „Das Ergebnis zeigte dabei keine mit zuvor beschriebenen Arten übereinstimmende Struktur, auch keinen Zusammenhang mit der geografischen Verbreitung der meisten von ihnen. Das Ergebnis spiegelt wider, dass *Goodea atripinnis* und *G. gracilis*, Arten, die von DOADRIO & DOMÍNGUEZ (2004) anerkannt wurden, eine paraphyletische Gruppe mit sehr geringen genetischen Distanzen von $D_p = 0,3$ bis $1,4\%$ sind. All

das könnte ein Hinweis darauf sein, dass es sich bei *Goodea* um eine monospezifische Gattung handeln könnte.“

Zum jetzigen Zeitpunkt (2015) läuft gerade eine Untersuchung (BELTRÁN-LOPEZ, mdl. Mitteilung), die ähnlich wie bei der Gattung *Ilyodon* Gene der Atmungsenzyme und des Zellkerns heranziehen, vergleichen und die Ergebnisse auswerten soll. Eventuell ergibt sich danach ein etwas klareres Bild. Ob es aber zur Abtrennung von Arten ausreichen wird, bleibt wohl dahin gestellt.

Momentan gibt es zur Artdefinition bei *Goodea*, fairerweise gesagt, weder phylogenetisch noch morphologisch eine anerkannte Möglichkeit. War man sich bis vor wenigen Jahren sogar noch sicher, dass die schlanke Körpergestalt *Goodea gracilis* charakterisiert, so ließen neue überraschende Funde (MIRANDA *et al.*, 2010) aus Hidalgo Zweifel daran aufkommen, weil diese

Ein bei Jesus Maria gefangenes Weibchen von *Goodea gracilis* sensu HUBBS & TURNER in der Fotoküvette.

Foto: Günther Schleussner





Ein junges Männchen vom Cuitzeosee, einer Form die DE BUEN als *Goodea atripinnis martini* beschrieben hatte.
Foto: Michael Köck

Die Bedrohung von *Goodea* kann schwer beurteilt werden, solange die Verwandtschaftsverhältnisse ungeklärt sind

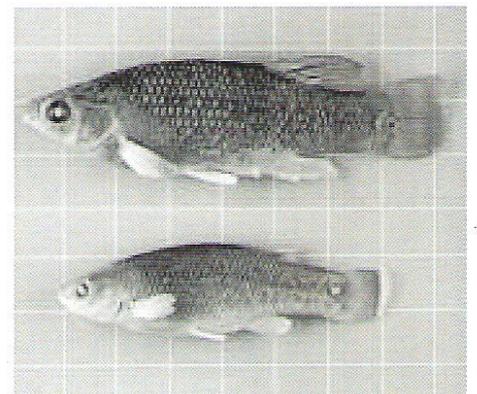
Formen - obwohl von allen *Goodea*-Formen am weitesten östlich gelegen und daher mit hoher Sicherheit *Goodea gracilis* entsprechend - in einigen Proportionen intermediär zwischen *gracilis* und *atripinnis* vermittelten. Allerdings konnten nur fünf Individuen gefunden werden, und wenn man an das Thema Stichprobengröße bei *Hubbsina* zurückdenkt, ist das bei weitem nicht ausreichend. Damit ist der Aussage von Robert RUSH MILLER (2005), und damit beschließe ich die Ausführungen über die Geschichte der Gattung, auch zehn Jahre später nichts hinzu zu fügen: „Die Gattung *Goodea* gehört dringend einer Revision unterzogen!“

Natürliche Populationen von *Goodea atripinnis*

Wie zu Beginn des Artikels erwähnt, findet man *Goodea atripinnis* praktisch überall im Hochland Mexikos und in angrenzenden Gebieten. Tatsächlich ist es so, dass viele Populationen ungefährdet im Bestand sind, aber wie schnell Lebensräume in Gefahr geraten können, zeigte 2014 ein Unfall mit einer Kläranlage – so die Vermutungen der Behörden - am Lago de Cajititlán nördlich des Lago de Chapala. Die Schätzungen über das Unglück beliefen sich auf fünfzig bis hundert Tonnen toter Fische, hauptsächlich *Goodea atripinnis* und *Chapalichthys encaustus* – ein ökologisches Desaster! Trotz der enormen Verbreitung und der Anpassungsfähigkeit der Gattung ließen sich innerhalb der letzten 25 Jahre auch an

anderen Orten deutliche Bestandsrückgänge beobachten, und einzelne Populationen verschwanden wohl auch vollkommen. So findet man die Art im Lago de Zirahuén laut JOHN LYONS (2013) nicht mehr, und auch in anderen Seen wie dem Pátzcuarosee sind die Bestände deutlich geschrumpft. Als am stärksten gefährdet gelten die Populationen im Río Panuco-System, die von manchen Autoren nach wie vor als *Goodea gracilis* angesprochen werden.

Generell ist es schwierig über Bedrohung in dieser Gattung zu sprechen, solange die Verwandtschaftsverhältnisse nicht geklärt sind. In der IUCN Redlist wird *Goodea atripinnis* mit dem Status „Least Concern“ belegt, während *Goodea gracilis*, die dort als eigenständige Art geführt wird, den Status „Vulnerable“ besitzt. Wie sähe dies wohl aus, wenn man beide Formen vereinen würde, beziehungsweise noch weitere



Zwei der fünf konservierten Tiere, die kürzlich im Río Metztitlán in Hidalgo gefunden werden konnten.
Foto aus der Originalarbeit von MIRANDA et al. (2010)



Die Verwandtschaft der *Goodea*-Formen, wie sie sich nach der Untersuchung der Cytochrom c – Oxydase darstellte. Wie man erkennen kann, fällt *Goodea gracilis* mitten unter *Goodea atripinnis*, weswegen keine Abtrennung der Art auf phylogenetischem Wege durchführbar ist.
 Aus: KEMPES, M., M. KÖCK & R. STAWIKOWSKI (2013), verändert

Formen in den Artstatus erheben würde? Ich denke, die Dynamik, die sich damit für den Schutzstatus von Populationen ergeben würde, ist klar erkennbar.

Der Hauptgrund für das Verschwinden mancher Bestände liegt übrigens meist im Aussetzen von Forellenbarschen der Gattung *Micropterus*, die sich als sehr effiziente Jäger und als wohl eine der größten Gefahren für mexikanische Fischarten entpuppt haben.

Goodea im Aquarium

In die Aquaristik haben es nur wenige Stämme geschafft. Neben einigen kleinstwüchsigen Populationen aus dem Río Panuco-Flusssystem (von Jesus Maria, Ojuelos de Jalisco und San Juan del Río) erfreut sich eine Form aus der San Miguel-Quelle in Maravatio einiger Beliebtheit. Sie zeigt sich wie die vorher genannten Formen fortpflanzungsfreudig, zeichnet sich durch eine goldene Färbung aus und scheint auch kleiner als viele andere Varianten zu bleiben. Fische weiterer Fundorte finden sich nur an und ab in Aquarien, zum Teil erst seit kurzem (Lago de Cuitzeo), zum Teil aber doch auch schon seit längerem (Lago de Pátzcuaro, Lago de Opopeo), ohne sich wirklich durchgesetzt haben zu können. Oft vermehren sich diese Tiere im Vergleich zu Beständen in der Natur schlecht, was viel-

leicht an einer einmaligen Fortpflanzungsperiode pro Jahr wie im Pátzcuarosee liegen könnte, oder aber auch an zu kleinen Haltungsaquarien.

Generell scheint die Beckengröße eines der wichtigsten Kriterien für die erfolgreiche Zucht von *Goodea* zu sein. Kleinere Formen kommen gut mit Aquarien ab etwa 80 Zentimeter zurecht, während größere vielleicht erst in wirklich großen Behältern ab rund 120 Zentimeter zur Zucht schreiten. In der Regel werden Jungtiere nicht behelligt. Bei mir kommt Nachwuchs von *Goodea* aus San Juan del Río in einem Mischbecken mit *Ameca splendens* komplett unbeschadet auf. Die Wasserwerte sind, bis auf die schon obligate Sauberkeit durch

großzügige und regelmäßige Wasserwechsel, eher vernachlässigbar, sofern die Temperatur nicht beständig zu hoch bleibt. Dabei erwiesen sich bei mir 17-19°C im Winter als optimal, im Sommer versuche ich beharrlich unter 25°C zu bleiben, da ab dann bei mir einige Hochlandkärpflingsarten doch Schwierigkeiten bekommen.

Die Ernährung kann vielfältig sein, trotzdem scheint Grünkost eine wichtige Komponente darzustellen. Nahmen bei mir Jungtiere aus dem Lago de Cuitzeo bei gemischter Kost mit Flockenfutter, Tablettenfutter sowie gefriergetrocknetem und gefrorenem Futter (Rote Mückenlarven, Artemia, Gammarus) nicht wirklich an Größe zu, verdreifachte sich diese inner-



Ein Weibchen von *Goodea atripinnis* aus der Quelle in Maravatio.
 Foto: Johannes Pfeleiderer

halb weniger Wochen in einem Becken, das aufgrund einer defekten Zeitschaltuhr wochenlang rund um die Uhr beleuchtet worden war und sich in eine dichte Fadenalgenwiese verwandelt hatte. Die Fische waren den ganzen Tag über eifrig damit beschäftigt, diese in den Griff zu bekommen, was ihnen nach rund zehn Wochen auch tatsächlich gelang. Hoffte ich anfänglich, dass sich durch die für *Goodea* scheinbar optimale Umgebung bald Nachwuchs einstellen würde, blieb dieser bis dato leider aus.

Goodea atripinnis – sofern man die Vertreter dieser Gattung jetzt als einzige Art anspricht – ist sicherlich kein Fisch für jemanden, der bunte Fischjuwelen sucht, wobei balzende Tiere alles andere als eintönig grau sind. Auch wenn ein Aquarianer nach einer Art sucht, die er vor dem Aussterben bewahren kann, wird er mit anderen Gattungen wohl besser beraten sein. Die Tiere brauchen zum Teil große Aquarien und scheinen nicht immer willig zur Vermehrung zu schreiten. Was sollte also jemanden bewegen, diese Art zu pflegen? Nun ja, bei mir war es in erster Linie die Vielgestaltigkeit der Fische an unterschiedlichen Fundorten, die es mir angetan hat, und mittlerweile schätze ich sie auch als angenehme Begleitfische anderer Arten, um deren Aquarium von Algen zu befreien. Was mich aber am meisten an dieser Art fesselt, ist, dass bei allen Unterschieden zwischen den Fundortpopulationen, diese Art sich der Wissenschaft beharrlich widersetzt, sie in ein taxonomisches System pressen zu wollen. Somit behält sich die häufigste Goodeidenart ein letztes Geheimnis vor, das vielleicht niemals zufriedenstellend gelöst werden kann.

Literatur

- BAYERN, T. VON (1894): Vorläufige Mittheilung über einige neue Fischarten aus den Seen von Mexico. Anzeiger der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien 31. Protokoll der Sitzung der naturwissenschaftlich-mathematischen Klasse vom 07. Juli 1894 (15): 147-149
- BAYERN, T. VON & F. STEINDACHNER (1895): Über einige Fischarten Mexico's und die Seen, in welchen sie vorkommen. Anzeiger der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien 32. Protokoll der Sitzung der naturwissenschaftlich-mathematischen Klasse vom 04. Juli 1895 (17): 165-166
- BAYERN, T. VON & F. STEINDACHNER (1895): Über einige Fischarten Mexico's und die Seen, in welchen sie vorkommen. Denkschrift der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien, naturwissenschaftlich-mathematische Klasse (62): 515-530
- BEAN, T.H. (1879): Description of two species of fishes collected by Prof. A. Dugès in Central Mexico. Proceedings of the United States National Museum (2): 302-305
- BEAN, T.H. (1887): Descriptions of five new species of fishes sent by Prof. A. Dugès from the province of Guanajuato, Mexico. Proceedings of the United States National Museum, (10): 370-375
- BUEN, F. DE (1946): Ictiogeografía continental Mexicana (I, II, III). Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural (7) 1-4: 87-138
- DOADRIO, I. & O. DOMÍNGUEZ-DOMÍNGUEZ (2004): Phylogenetic relationships within the fish family Goodeidae based on cytochrome b sequence data. Molecular Phylogenetics and Evolution (31): 416-430
- DOMÍNGUEZ-DOMÍNGUEZ, O., I. DOADRIO, & G. PÉREZ-PONCE DE LEÓN (2006): Historical Biogeography of some river basins in central Mexico evidenced by their goodeine freshwater fishes: a preliminary hypothesis using secondary Brooks parsimony analysis. Journal of Biogeography (33): 1437-1447
- DOMÍNGUEZ-DOMÍNGUEZ, O., C. PEDRAZA-LARA, N. GURROLA-SÁNCHEZ, S. PEREA, R. PÉREZ-RODRÍGUEZ, I. ISRADE-ALCÁNTARA, V.H. GARDUNO-MONROY, I. DOADRIO, G. PÉREZ-PONCE DE LEÓN & D.R. BROOKS (2011): Historical Biogeography of the Goodeidae (Cyprinodontiformes). In: URIBE, M. C. & H. GRIER (Hrsg.): Viviparous Fishes II. New Life Publications, Homestead, Florida. ISBN: 0-9645058-9-1
- GERKING, S.D. (1953): Evidence for the concept of home range and territory in stream fishes. Ecology (34): 347-365
- GÜNTHER, A. (1866): Catalogue of the fishes in the British Museum, VI. Physostomi, London
- HERRERA, A.L. (1896): Catálogo de la colección de peces del Museo Nacional. Museo Nacional de Historia Natural. Mexico.
- HIERONIMUS, H. (1995): Die Hochlandkärpflinge. Die neue Brehm-Bücherei Bd. 610, Hohenwarsleben: Westarp Wissenschaften
- HUBBS, C.L. (1924): Studies of the fishes of the order Cyprinodontes. V. Notes on species of *Goodea* and *Skiffia*. Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan. (148): 1-8
- HUBBS, C.L. & C.L. TURNER (1939): Studies of the fishes of the order Cyprinodontes. XVI. A Revision of the Goodeidae. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan (42): 1-80
- JORDAN, D.S. (1879): Notes on a collection of fishes obtained in the streams of Guanajuato and in Chapala lake, Mexico by Prof. A. Dugès. Proceedings of the United States National Museum (2): 298-301
- JORDAN, D.S. & B.W. EVERMANN (1900): The fishes of North and Middle America. Part 4. Bulletin of the United States National Museum: 1-3136
- JORDAN, D.S. & B.W. EVERMANN. & H.W. CLARK (1930): Check List of fishes and fishlike vertebrates of North and Middle America north of the northern boundary of Venezuela and Colombia. United States Fish Commission annual reports for 1928
- JORDAN, D.S. & C.H. GILBERT (1882): Catalogue of the fishes collected by Mr. John Xantus at Cape San Lucas, which are now in the United States National Museum, with descriptions of eight new species. Proceedings of the United States National Museum (5): 353-371
- JORDAN, D.S. & J.O. SNYDER (1900): Notes on the collection of fish from the rivers of Mexico, with description of twenty new species. Bulletin of the United States Fish Commission, 1899: 115-147
- KEMPKES, M., M. KÖCK, & R. STAWIKOWSKI (Hrsg.) (2013): Beiträge zur Biologie und zum Artenschutz der Hochlandkärpflinge. Die Neue Brehm-Bücherei Band 681. Hohenwarsleben: Westarp Wissenschaften
- MAYER, F. (1937): *Goodea atripinnis* Jordan. Blätter für Aquarien- und Terrarienkunde (48): 97-98, 110
- MEEK, S.E. (1902): A contribution to the Ichthyology of Mexico. Field Columbian Mus. Pub. 65 (= Zool.Ser.) 3: 63-128
- MEEK, S.E. (1904): The fresh-water fishes of Mexico north of the Isthmus of Tehuantepec. Field Columbian Mus. Pub. 93 (= Zool. Ser.) 5: 136-140.
- MENDOZA, G. (1962): The reproductive cyclus of three viviparous Teleosts, *Alloophorus robustus*, *Goodea luitpoldii* and *Neoophorus diazi*. Biological Bulletin (123): 351-365
- MILLER, R.R., W.L. MINCKLEY & S.M. NORRIS (2005): Freshwater Fishes of México. The University of Chicago Press. ISBN: 0-226-52604-6
- MIRANDA, R., D. GALICIA, S. MONKS & G. PULIDO-FLORES (2010): First record of *Goodea atripinnis* (Cyprinodontiformes: Goodeidae) in the state of Hidalgo (Mexico) and some considerations about its taxonomic position. Hidrobiológica (20) 2: 185-190
- MORRIS, A.D. (2004): Review of the mysterious death of Jane Stanford. Hawaiian Journal of History (Hawaiian Historical Society) 38: 195-197
- PELLEGRIN, J. (1901): Poissons recueillis par M. L. Diguët, dans l'état de Jalisco (Mexique). Bulletin du Muséum National d'Histoire naturelle (7): 204-207
- REGAN, C.T. (1906-08): Pisces. Biologia Centrali-Americana. London
- SCHRÖDER, G. (1937): Bericht des Vereines Roßmähler, Hamburg, über die Sitzung am 20.01.1937. Wochenschrift f. Aquarien- und Terrarienkunde (34): 207-209
- TURNER, C.L. (1937): The Trophotaeniae of the Goodeidae, a family of viviparous Cyprinodont fishes. Journal of Morphology 61 (1937) 3: 495-523
- UYENO, T., R.R. MILLER & J.M. FITZSIMONS (1983): Karyology of the cyprinodontoid fishes of the Mexican family Goodeidae. Copeia (2): 497-510
- WEBB, S.A. (1998): A phylogenetic analysis of the Goodeidae (Teleostei: Cyprinodontiformes). Thesis for Doctor of Philosophy, University of Michigan, Ann Arbor.
- WEBB, S.A., J.A. GRAVES, C. MACIAS-GARCIA, A.E. MACURRAN, D. Ó FOIGHIL & M.G. RITCHIE (2004): Molecular phylogeny of the livebearing Goodeidae (Cyprinodontiformes). Molecular Phylogenetics and Evolution (30): 527-544
- WHITE, M.M. & B.J. TURNER (1984): Microgeographic differentiation in a stream population of *Goodea atripinnis* (Goodeidae) from the Mexican Plateau. Environmental Biology of Fishes. (10) 1/2: 123-127
- WOLFE, S. (2003): Who killed Jane Stanford? http://alumni.stanford.edu/get/page/magazine/article?article_id=36459
- WOOLMAN, A.J. (1894): Report on a collection of fishes from the rivers of Central and northern Mexico. Bull. U.S. Fish Commission (14): 55-66