

Explosive Artbildung bei Buntbarschen der ostafrikanischen Seen

Judith Fehrer, Gutenbergstr. 27, 02826 Görlitz

Zusammenfassung: Buntbarsche der ostafrikanischen Seen sind seit langem bekannt für ihre besonders rasche Artaufspaltung. Da die meisten Endemiten sind, d.h. nur in dem jeweiligen See vorkommen, muß ihr Alter geringer sein als das der Entstehung des Sees bzw. ihre Entstehung kann nicht länger zurückliegen als die letzte Austrocknungsphase. Seismische Untersuchungen des Seegrundes konnten beim Viktoriasee nachweisen, daß die letzte Austrocknung erst vor ca. 12.000 Jahren stattfand, woraus sich ergibt, daß über 300 Buntbarscharten, die für ihre erstaunliche ökologische und morphologische Diversität bekannt sind, sich erst im Laufe dieser Zeit entwickelt haben konnten. Ein noch extremeres Evolutionstempo konnte für Barscharten des Malawisees festgestellt werden, wo innerhalb der letzten 200 Jahre eine ganze Anzahl von Arten entstanden ist, so daß viele kleine, neuentstandene Felshabitate ihre eigene Fischfauna beherbergen. Solche Geschwindigkeiten für die Bildung neuer Arten sind nach gängigen Konzepten unerwartet und stellen eine Herausforderung dar, nach möglichen Erklärungen für diese rasche Radiation zu suchen.

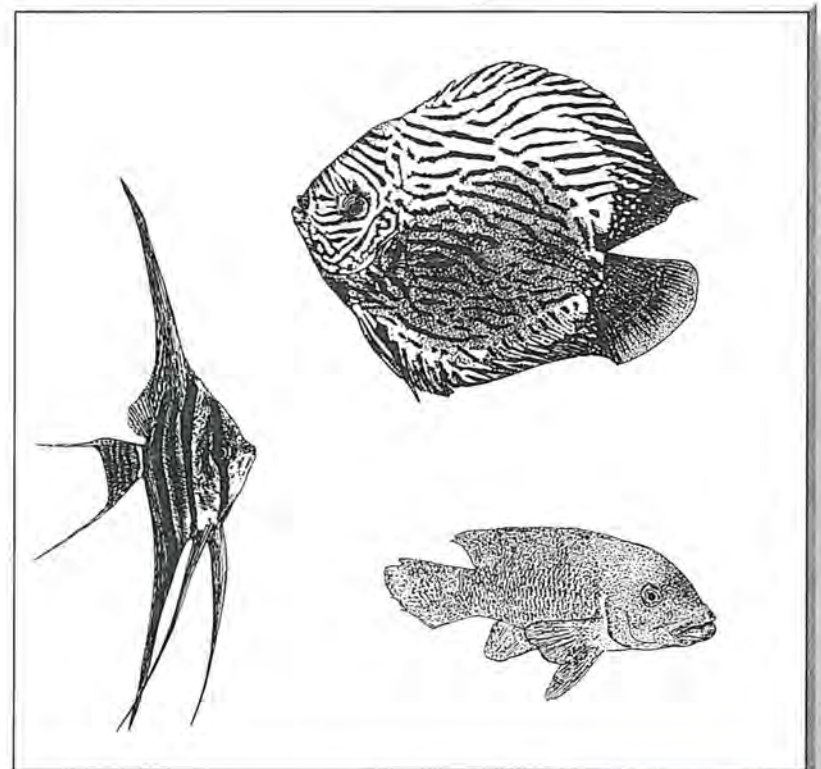
destens ebenso vielfältig ist die Ernährungsweise, die von Krabbenknackern bis zu Algenfressern reicht und die sich in einer Vielzahl von Spezialisierungen des Gebisses und der Lippenform widerspiegelt. Die Farbenpracht und das interessante Brutverhalten der Cichliden haben sie sowohl für Aquarianer als auch für Verhaltensforscher zu bevorzugten Studienobjekten gemacht. Ihre komplexe Fortpflanzungsbiologie ist von einer sehr weitreichenden Fürsorge für den Nachwuchs bis zum Extrem des Maulbrütens bei vielen Arten gekennzeichnet.

Die Buntbarsche der großen ostafrikanischen Seen (Tanganjika-, Viktoria- und Malawisee, Abb. 2) waren seit Jahrzehnten Beispiele für die explosive Bildung neuer Arten – explosiv im Sinne geologischer und evolutionärer Zeitskalen. Der Grund: Die Seen beherbergen jeweils hunderte von Arten dieser Fische, die größtenteils endemisch sind, d.h. ausschließlich in dem jeweiligen See vorkommen. Lange Zeit stellte sich die Frage, ob Spezialisierungen auf eine bestimmte Lebens- oder Ernährungsweise mehrfach unabhängig voneinander entstan-

Abb. 1: Beispiele für die Vielgestaltigkeit der Buntbarsche in ostafrikanischen Seen. Von oben: *Symphysodon aequifasciata haraldi*, *Pterophyllum altum* und *Lamprologus spec. nov.*

Vielfalt der Buntbarsche

Buntbarsche (Familie Cichlidae) stellen mit mehr als 1000 Arten in etwa 150 Gattungen vermutlich das artenreichste und diverseste Spektrum der Wirbeltierradiation dar (MEYER et al. 1996). Ihre Hauptverbreitungsgebiete sind Afrika und Südamerika. Die meisten dieser Süßwasserfische sind zwischen 10 und 30 cm lang, die Extreme reichen von Daumen nagelgröße bis über 70 cm. Die morphologischen Unterschiede und insbesondere die ökologischen Spezialisierungen dieser Fische sind von beeindruckender Vielfalt (Abb. 1). Ihre Anpassungsfähigkeit an die unterschiedlichsten Lebensräume läßt sich an einigen Beispielen verdeutlichen: Obwohl es sich um Süßwasserfische handelt, sind sie in der Lage, auch größere Salzkonzentrationen im Wasser zu tolerieren, wenn zum Beispiel Seen in tropischen Trockengebieten nahezu austrocknen. Ebenso sind sie in der Lage, in extrem humusreichem und daher saurem Wasser wie den sogenannten Schwarzwasserflüssen Südamerikas oder in besonders nährstoffarmem Wasser mit sehr geringem osmotischem Druck zu überleben. Min-



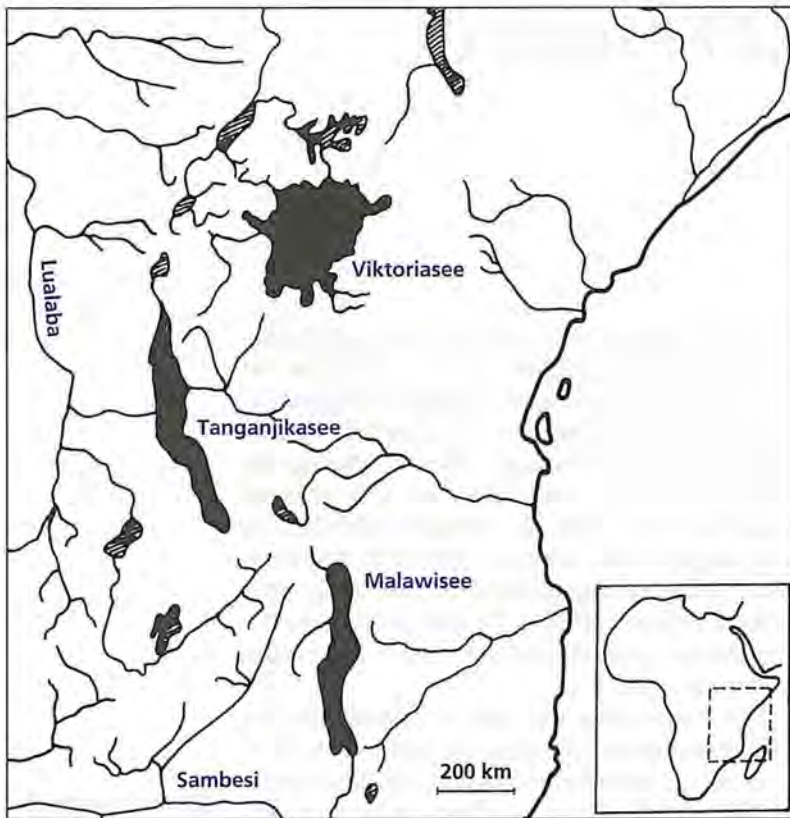


Abb. 2: Die großen ostafrikanischen Seen

den sind, oder ob Arten aus verschiedenen Seen mit gleichen ökologischen Spezialisierungen näher untereinander verwandt sind als mit morphologisch unterschiedlicheren Arten des selben Sees.

Die großen ostafrikanischen Seen

Der Tanganjikasee ist mit 1470 m der tiefste ostafrikanische See. Die in ihm lebenden Buntbarscharten zeigen die größte Vielfalt in Anatomie, Morphologie und Verhalten. Obwohl über 97% der etwa 200 Arten (in 49 Gattungen) nur in diesem See vorkommen, leben einzelne Arten aus vier der zwölf Triben auch in den Flußsystemen Afrikas. Die Arten dieses Sees werden als die ältesten angesehen. Dafür sprechen geologische Gründe, die große Diversität der Arten, ihre mutmaßliche Verbindung zu einigen Flußspezies und in neuerer Zeit auch ihre im Vergleich zu anderen afrikanischen Cichliden wesentlich größere genetische Divergenz. Beispielsweise sind die Gene einer Gattung von Tanganjikaseebarschen um ein Vielfaches divergenter als die der gesamten Artenschwärme von Viktoria- und Malawisee (s.u.), die zusammen eine Artenzahl von etwa 800 Spezies ausmachen. Phylogenetische Analysen zeigen, daß die ältesten Linien der Cichliden im Tanganjikasee leben, und daß eine rasante Radiation in der Frühphase der Besiedlung des Sees stattgefunden haben muß (STURMBAUER et al. 1994). Es

wird angenommen, daß der Wasserspiegel des Sees vor 200.000 – 75.000 Jahren um etwa 600 m tiefer lag als heute, und zwar für einen Zeitraum von einigen zehntausend Jahren. Dadurch entstanden drei tiefe, voneinander getrennte Becken, die zu einer zeitweiligen Isolation der Populationen führten. Der einzige nachweisbare Effekt dieser Trennung scheint jedoch nur eine Aufspaltung mehrerer Arten in jeweils eine nördliche und eine südliche Rasse zu sein.

Der größte unter den ostafrikanischen Seen ist der Viktoriasee. Seine Fläche entspricht etwa der Größe Irlands, und sein geologisches Alter wird auf weniger als eine Million Jahre geschätzt. In ihm kommen allein über 300 meist endemische Buntbarscharten in etwa acht Gattungen vor, die meisten unter ihnen gehören zu einer einzigen Gattung. Vor einigen Jahren konnte mit Hilfe molekularbiologischer Methoden gezeigt werden, daß alle Arten des Viktoriasees eine monophyletische Gruppe bilden, d.h. von einer einzigen Stammpopulation abstammen (MEYER et al. 1990). Das bedeutet, daß sämtliche Arten des Sees sich ungeachtet ihrer Diversität in diesem See entwickelt haben müssen und ihre Divergenz natürlich nicht älter sein kann als das geschätzte Alter des Sees, also auf jeden Fall geringer als eine Million Jahre. Unter der Annahme einer bestimmten (spekulativen) durchschnittlichen Divergenzrate der Gensequenzen wurde der Ursprung der Viktoriasee-Barsche noch vor kurzem auf 200.000 Jahre datiert. Diese Zahlen sind inzwischen zu revidieren.

Geschwindigkeit der Artbildung

Bisher war man davon ausgegangen, daß der Viktoriasee, dessen Wasserspiegel wie der anderer ostafrikanischer Seen in der Vergangenheit starken Schwankungen unterlag, während der letzten Eiszeit einen sehr niedrigen Wasserstand erreichte. Man rechnete damit, daß die Fische in mehreren abgegrenzten Lachen überleben und sich getrennt voneinander entwickeln konnten. Die sich daraus ergebende Isolation könnte dann ein wichtiger Motor für die Artbildung gewesen sein. Neueste geologische Ergebnisse (JOHNSON et al. 1996) zeigen jedoch, daß der Viktoriasee, dessen maximale Wassertiefe heute nur 69 m beträgt, damals mit großer Wahrscheinlichkeit komplett austrocknete (vgl. nachfolgenden Beitrag von F. EGLI-ARM). Das bedeutet, daß die enorme Artenvielfalt der Buntbarsche in diesem See sich wesentlich schneller entwickelt haben muß als bisher angenommen, nämlich in einem zeitlichen Rahmen von nur etwa 12.000 Jahren. Dazu paßt, daß die genetische Divergenz der Viktoriaseearten nur sehr gering ist. Ver-

gleiche der entsprechenden (mitochondrialen) Gene beim Menschen zeigen, daß innerhalb der menschlichen Art größere Unterschiede zu finden sind als zwischen den über 300 verschiedenen Bartscharten (MEYER et al. 1990). Man kann davon ausgehen, daß es sich bei den untersuchten Fischen tatsächlich um verschiedene Arten handelt und nicht etwa nur um Morphen oder Farbvariationen innerhalb einer Art, da jede mindestens eine ihr eigene Variante des verglichenen Genabschnitts beherbergt. Auch Verhaltensstudien belegen, daß es sich tatsächlich um biologische Arten handelt, die unter natürlichen Bedingungen reproduktiv voneinander isoliert sind. Somit stellen die Buntbarsche des Viktoriasees ein Beispiel für ein bemerkenswertes Tempo morphologischer Diversifikation ohne gleichzeitige Beschleunigung der molekularen Evolution dar.

Zahlreiche neue Arten in 200 Jahren

Offenbar ist aber mit der Radiation des Viktoriaseeschwarms noch keineswegs das Maximaltempo der Entstehung neuer Buntbarscharten erreicht. Bei einer umfangreichen Untersuchung des Malawisees durch eine interdisziplinäre Forschergruppe vor einigen Jahren kamen überraschende Ergebnisse zutage (OWEN et al. 1990).

Die Buntbarsch-Fauna dieses Sees umfaßt mehr als 500 Arten, von denen nur vier auch anderswo vorkommen. Sie besteht aus zwei Gruppen, die sich in Ökologie und Verhalten unterscheiden: Die eine lebt auf sandigem Untergrund, die zweite, die auch Mbuna-Fauna genannt wird, ist auf felsige Ufer- und Inselbereiche beschränkt. Beide sind monophyletische Artengruppen aus mehr als 200 fast ausschließlich endemischen Arten und vielen zusätzlich beschriebenen Farbvarianten. Beide ökologischen Gruppierungen entstanden also getrennt voneinander im selben See.

Die Mbuna-Fauna ist von besonderem Interesse. Sie beinhaltet nicht nur die farbenprächtigsten Buntbarscharten, sondern fast jede felsige Erhebung des Malawisees besitzt ihre eigenen Fischarten mit einer hohen Anzahl von Endemiten im strengsten Sinn, nämlich beschränkt auf die jeweilige Insel (Tab. 1). Die einzelnen Arten sind oft räumlich von denen anderer Inseln oder Uferbereiche isoliert. Auch der Wasserspiegel des Malawisees, dessen geologisches Alter auf einige Millionen Jahre geschätzt wird, unterliegt starken Schwankungen, bedingt durch tektonische und klimatische Ereignisse. Größere Rückgänge des Wasserspiegels werden zwischen der Zeit vor mehr als 25.000 und 10.740 ± 130 Jahren sowie zu geschichtlicher Zeit zwischen 1150 und 1250 n.Chr. bzw. 1500 und 1850 n.Chr. angenommen. Unter

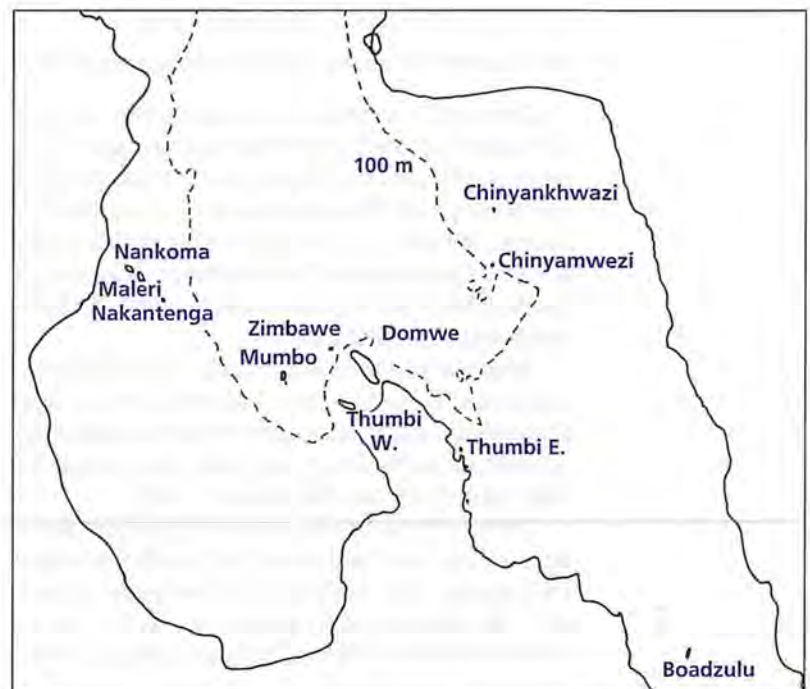
Tab. 1: Anzahl und Verbreitung von Mbuna-Arten auf Inseln des Malawisees. Die Distanz vom Land bzw. von der nächsten Insel und die maximale Wassertiefe sind Maße für den Grad der Isolation der Arten. „Endemisch“ bedeutet in diesem Zusammenhang, daß die betreffenden Arten nur im Bereich dieser Insel vorkommen.

Insel	Distanz vom Land [km]	maximale Wassertiefe [m]	Artenzahl (gesamt)	davon endemisch
Chinyankwazi	13	70	14	3
Chinyamwezi	17	90	12	3
Boadzulu	6	35	16	3
Zimbabwe	1,5	100	9	0
Thumbi West	1,5	30	26-31	4
Mumbo	6	100	20	4
Maleris	3	40	35	13
Mbenji	13	50	29	14
Likoma	4,5	55	39	25
Chisumulu	10*	90*	26	15
Mpanga	1,5	60	22	5

* Distanz zur Insel Likoma

Einbeziehung geologischer Datierungen (vgl. nachfolgenden Beitrag von F. EGLI-ARM), archäologischer Befunde, mündlicher Überlieferungen und historischer Evidenz konnte gezeigt werden, daß der Wasserspiegel des Malawisees im Zeitraum zwischen 1390 und 1860 n. Chr. wenigstens für einen Teil der Zeit um mindestens 121 m gefallen sein muß. Abb. 3 zeigt den Südteil des Sees mit eingezeichneter 100 m-Marke, die etwa die Lage des Wasserspiegels während dieser Zeit verdeutlichen soll. Da viele der heutigen Inseln und Schichtenköpfe damals trockenes Land waren, die Lebensräume der Fische also gar nicht existierten, muß die Etablierung dieser einzigartigen Faunen in den letzten rund 200 Jahren stattgefunden haben. Diese Aussage wird gestützt von gut belegten topographischen und historischen Veränderungen, Untersu-

Abb. 3: Unterschiedliche Wasserstände des Malawisees. Die 100 m-Konturlinie (gestrichelt) gibt den ungefähren Umriß des Sees beim letzten größeren Rückgang des Wassers vor etwa 200 Jahren an. Auf die eingezeichneten Inseln wird in Tab. 1 Bezug genommen. (aus OWEN et al. 1990)



chungen der genetischen Differenzierung und der Verbreitung der betreffenden Fischarten. Da Mbuna-Arten nur selten tiefe Gewässerzonen mit sandigem Untergrund überqueren, bewirkt ihre Bindung an felsige Abschnitte eine vergleichsweise starke Isolierung einmal eingewanderter Individuen von ihren Stammpopulationen. Zwar existiert in begrenztem Maß auch Zuwanderung aus dem Rest des Sees, aber Analysen bezüglich Verbreitung und Verhalten machen es plausibel, daß eine ganze Anzahl der Arten tatsächlich „vor Ort“, d.h. im Bereich der jeweiligen Insel entstanden ist (vgl. die „Endemiten“ in Tab. 1). Es muß betont werden, daß es sich dabei um biologische Arten im MAYR'schen Sinn, nicht nur um Farbvarianten innerhalb einer Art handelt. Tatsächlich lassen sich an isolierten Schichtenköpfen alle Stadien der Populationsdifferenzierung beobachten, beginnend mit leichten Unterschieden in der Färbung zwischen verschiedenen Populationen bis hin zu deutlich unterscheidbaren Arten mit großen Unterschieden in Bezug auf Färbung, Morphologie und Verhalten. Dabei ist ein enger Zusammenhang zwischen Endemismus und dem Grad der Differenzierung einerseits und dem Grad der Isolation bzw. Entfernung der einzelnen Schichtenköpfe/Inseln andererseits zu beobachten (vgl. Tab. 1).

Zeiträume von wenigen hundert
Jahren können ausreichen,
um weit größere morphologische
Veränderungen bei Buntbarschen
hervorzubringen als man bisher für
möglich gehalten hat.

Zeiträume von wenigen hundert Jahren, die nach evolutionären Maßstäben vernachlässigbar sind, können also offenbar ausreichen, um weit größere morphologische Veränderungen bei Buntbarschen hervorzubringen, als man bisher für möglich gehalten hat. Folglich können in bestimmten Fällen einige hundert Jahre zur Evolution deutlich unterscheidbarer Arten ausreichend sein.

Ähnliche Ergebnisse stammen vom Nabugabosee, einem kleineren ostafrikanischen See, in dem fünf endemische Arten entdeckt wurden. Sein Alter ist nicht genau bekannt und wird auf weniger als 4000 Jahre geschätzt (MEYER et al. 1996).

Frühere Experimente aus den Siebziger Jahren konnten an einer isolierten Buntbarsch-Population nachweisen, daß biologisch bedeutsame genetische Veränderungen innerhalb von nur fünf Generationen auftreten können (FERNALD & HIRATA 1977).

Ursachen für die explosive Artbildung?

Während andere Fischgruppen derselben Seen zu „normalen“ Raten zu evolvieren scheinen, verlief die Evolution der Buntbarsche also offenbar außerordentlich rasch. Über die Gründe dafür ist bereits viel spekuliert worden. Beispielsweise wurde die Frage aufgeworfen, ob Cichliden irgendwelche Besonderheiten in ihrer genetischen Ausstattung, ihrem Verhalten oder ihrer Ökologie aufweisen, die sie zu solch einer explosiven Radiation prädisponieren (AVISE 1990). Einige Denkansätze und Erklärungsmöglichkeiten für ihre explosive Artbildung sollen hier aufgezeigt werden:

Beispielsweise wird das hochentwickelte Brutverhalten für den Erfolg der Gruppe verantwortlich gemacht. Der besondere Schutz und die weitreichende Fürsorge der Eltern für den Nachwuchs mögen eine zentrale Rolle für den Erfolg der Gruppe gespielt haben.

Eine andere Erklärung ist, daß eine raschere Diversifikation sexueller und sozialer im Vergleich zu lebensnotwendigen Merkmalen stattgefunden hat. Da, wie an der Existenz zahlreicher Farbvarianten auch innerhalb der Arten abzulesen ist, die Färbung besonders rasch evolviert, könnte sie rasch als Reproduktionsbarriere im Rahmen einer sexuellen Selektion dienen.

Daneben wird bei vielen Arten eine starke Territorialität beobachtet. Durch Verteidigung der gleichen Reviere über mehrere Jahre ergibt sich ein nur geringer Aktionsradius. Durch diese Form der Isolation kommt es zu eingeschränktem Genfluß, wodurch sich neue Arten schneller etablieren könnten.

Eine weitere Hypothese geht davon aus, daß die ursprüngliche Besiedlung der Seen durch Generalisten erfolgte, wodurch die heute beobachtete Vielfalt erst möglich wurde, und daß durch fehlende Konkurrenz bei der Besiedlung der Seen alle verfügbaren ökologischen Nischen besetzt wurden. Demgegenüber zeigt zum Beispiel der Kongokugelfisch, der offenbar bereits als Spezialist die Seen besiedelt hat, entsprechend wenig Veränderung. Ähnliches gilt für andere Arten.

Weiterhin kommt eine morphologische Besonderheit der Buntbarsche in Betracht, nämlich zwei Paar funktionell voneinander unabhängige Kiefer, die durch die Möglichkeit zur Spezialisierung auf bestimmte Beute zu einer feineren ökologischen Einnischung im Vergleich zu anderen Arten geführt haben könnten und dadurch größeren Spielraum für die Artbildung bot.

Ein anderer Grund könnte in der ökologischen Instabilität der Gewässer liegen. Es ist bekannt, daß durch gestörte Umweltbedingungen in ungepufferten Ökosystemen die Artbildung begünstigt wird. Dazu können die vulkanischen Aktivitäten im Bereich des ostafrikanischen Grabens ebenso beigetragen haben wie die wiederholt aufgetretenen Wasserspiegelschwankungen, wodurch Voraus-

setzung für die Etablierung immer neuer Gründerpopulationen unter verschiedenartigen Selektionsdrücken geschaffen wurde. Dies mag zwar begünstigend auf die Artbildung gewirkt haben, trafe allerdings auch für andere Fischarten dieser Seen zu.

Letzlich sind vermutlich viele Gründe für die besondere Radiation der Buntbarsche verantwortlich. Der extrem enge zeitliche Rahmen, in dem sich die Veränderungen abgespielt haben, bleibt eine Herausforderung für die Erforschung der Evolutionsmechanismen, die zu dem enormen Erfolg der Gruppe beigetragen haben.

Literatur

- AVISE JC (1990) Flocks of African fishes. *Nature* 347, 512-513.
- FERNALD RD & HIRATA NR (1977) Field study of *Haplochromis burtoni*: Habits and co-habitant. *Environ. Biol. Fish.* 2, 299-308.
- JOHNSON TC, SCHOLZ CA, TALBOT MR, KELTS K, RICKETTS RD, NGOBI G, BEUNING K, SSEMMANDA I & MCGILL JW (1996) Late Pleistocene desiccation of Lake Victoria and rapid evolution of cichlid fishes. *Science* 273, 1091-1093.
- MEYER A, KOCHER TD, BASASIBWAKI P & WILSON AC (1990) Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences. *Nature* 347, 550-553.
- MEYER A, MONTERO CM & SPREINAT A (1996) Molecular phylogenetic inferences about the evolutionary history of East African cichlid fish radiations. In: JOHNSON TC & ODATA E (eds) *The limnology, climatology and paleoclimatology of the East African Lakes*. Gordon and Breach, Amsterdam, S. 303-324.
- OWEN RB, CROSSLEY R, JOHNSON TC, TWEDDLE D, KORNFELD I, DAVISON S, ECCLES DH & ENGSTROM DE (1990) Major low levels of Lake Malawi and their implications for speciation rates in cichlid fishes. *Proc. R. Soc. Lond. B* 240, 519-553.
- STURMBAUER C, VERHEYEN E & MEYER A (1994) Mitochondrial phylogeny of the Lamprologini, the major substrate spawning lineage of cichlid fishes from Lake Tanganyika in Eastern Africa. *Mol. Biol. Evol.* 11, 691-703.

Kann die Reflexionsseismik eine Austrocknungsperiode belegen?

Wie sicher sind die zeitlichen Bestimmungen des Trockenfallens der ostafrikanischen Seen?

Franz Egli-Arm, Stockener Str. 76, CH-8405 Winterthur

Als wesentlicher Auslöser für die explosive adaptive Radiation der ostafrikanischen Buntbarsche (vgl. vorstehenden Beitrag von J. FEHRER) wird eine Austrocknungsperiode entweder des ganzen (Viktoria-See) oder eines wichtigen Teiles des Sees (Malawi-See) angesehen. Entscheidende Bedeutung erhält dabei die Erforschung der Sedimente, die sich auf dem Seegrund abgelagert haben. Ein trockengelegter Seegrund erhält eine charakteristische Verfestigung, auch wenn die Trockenphase nur von kurzer Dauer ist. Die Verfestigung erfolgt aufgrund der Kompaktion (Volumenverminderung durch Wasserentzug) und der Ausfällung gelöster Stoffe bei fortschreitender Wasserverdunstung. Die verfestigte Schicht bleibt erhalten, auch wenn sie nach erneuter Überflutung wieder mit Sediment bedeckt wird. Sie kann heute mit der nachfolgend beschriebenen geophysikalischen Methode der Reflexionsseismik nachgewiesen werden.

Angeführt von den reichen Ölprospektionsfirmen wurde die Reflexionsseismik auf einen sehr

hohen wissenschaftlichen Stand vorangetrieben. Angefangen von der Signalerzeugung über die Echoregistrierung bis zur Signalauswertung haben unzählige Wissenschaftler und Techniker das Instrumentarium aufgebaut und laufend erneuert und verbessert. Die seismische Methode wird sowohl auf dem Land als auch auf dem Wasser eingesetzt. Für die Abklärung der Schichtverhältnisse in wenig gestörten See- und Meeresböden liefert sie erfahrungsgemäß verlässliche Ergebnisse.

Die Reflexionsseismik funktioniert nach dem Echo-Prinzip. Seismische Wellen, die von einer Signalquelle ausgehen, werden an Grenzflächen zwischen zwei Materialien mit verschiedenen physikalischen Eigenschaften als „Echo“ reflektiert. Im Wasser und in wenig verfestigten Sedimenten versteht man unter seismischen Wellen immer Schallwellen, also Veränderungen des Druckes, die sich wellenförmig mit einer vom Material abhängigen Schallgeschwindigkeit fortpflanzen (im Wasser ca. 1500 m/s). Geeignete Meßgeräte wandeln die