

Ökomorphologische Differenzierung zweier syntoper *Pterophyllum*-Arten

Ingo Schindler

Die Segelflosser der Gattung *Pterophyllum* sind beliebte und bekannte Buntbarsche. Zahlreiche aquaristische Aufsätze zeugen davon. Informationen zu den natürlichen Lebensräumen, Aquarienhaltung und den verschiedenen Zuchtformen sind kürzlich gesammelt veröffentlicht worden (Linke 2000; Staeck 2001). Die Taxonomie ist hingegen trotz der geringen Artenzahl (je nach Autor werden zwischen zwei und fünf aufgeführt) überraschenderweise nur unzulänglich erforscht. Zur Zeit werden mit *P. scalare*, *P. altum* und *P. leopoldi* drei Arten als valide unterschieden (Stawikowski & Werner 1998). Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß der taxonomische Status von *P. eimekei* noch nicht eindeutig geklärt ist (Schindler 2001a). Gleichfalls unbefriedigend bekannt ist die ökologische Differenzierung der über weite Strecken sympatrisch verbreiteten *P. scalare* und *P. leopoldi*. Paepke (1985: 23) diskutiert dieses Thema und kommt zum Resümee, daß es unklar ist, wie die Beziehungen zwischen den *scalare*- und den *leopoldi*-Populationen (bei Paepke als *dumerilii* bezeichnet) innerhalb ihres gemeinsamen Verbreitungsgebietes gestaltet sind. Die Frage der ökologischen Separierung der beiden Arten stellt sich um so mehr, seitdem Linke (2000) sie im Gebiet des Rio Negro (Brasilien) syntop vorfinden konnte. Denn nach dem Konkurrenz-Ausschluß-Prinzip können zwei Arten nicht gemeinsam an einem Ort existieren, sobald ihre ökologischen Anforderungen völlig identisch sind (Kloft & Gruschwitz 1988).

Bei der Analyse zahlreicher Fischgemeinschaften konnte festgestellt werden, daß für die Koexistenz zweier Arten die trophische (ernährungsbezogene) Unterscheidung häufig eine größere Bedeutung besitzt, als andere limitierende Faktoren (Ross 1986). Auch für die Fischgesellschaft des Rio Negro ist trophische Diversität belegt (Goulding et al. 1986). Es liegt daher nahe auch bei den hier behandelten Arten (*P. scalare* und *P. leopoldi*) nach Unterschieden in der Nahrungszusammensetzung zu suchen. Da direkte Daten zum Nahrungsspektrum der Rio-Negro-Skalare mir nicht bekannt sind – wenn man von wenig detaillierten Ausnahmen absieht (Bremer 2001) –, müssen dafür Indizien gesammelt werden. Die Kiefer und der Kiemenkorb zeigen die größte Kovarianz mit der Art des Futters als die übrigen morphologischen Merkmalskomplexe (Kotrschal 1988). Die Untersuchung des Kieferapparates ist daher eine gute Möglichkeit evolutionäre Trends in der trophischen Separierung zu erforschen (Kotrschal 1988). Darüber hinaus steht auch die Maulform und -position in enger Beziehung zur Ernährungsweise (Wootton 1991). Zahlreiche Beispiele aus den ostafrikanischen Seen belegen die Korrelation zwischen Nahrungsspektrum, Freßverhalten sowie der Maul- und Zahnform (Rüber 1988). Aus diesem Grund möchte ich die morphologischen Unterschiede in diesem Merkmalskomplex anhand von Exemplaren vom gemeinsamen Fundort aus dem Rio Negro nördlich von Barcelos (Linke 2000) beschreiben, um daraus Rückschlüsse auf eine ökologische Differenzierung zu ziehen. Die folgenden Aussagen und Differenzie-

Rechts:
Pterophyllum scalare;
Wildfang aus dem Rio
Negro

Foto: H. Linke



Unten:
Pterophyllum leopoldi
kommt im Rio Negro
syntop (im selben Biotop)
mit *P. scalare* vor

Foto: W. Staeck



rungen beziehen sich daher ausschließlich auf die untersuchten Exemplare (SHL 14 und SHL 15) aus dem Rio-Negro-Gebiet, die Horst Linke dankenswerterweise zur Verfügung gestellt hat.

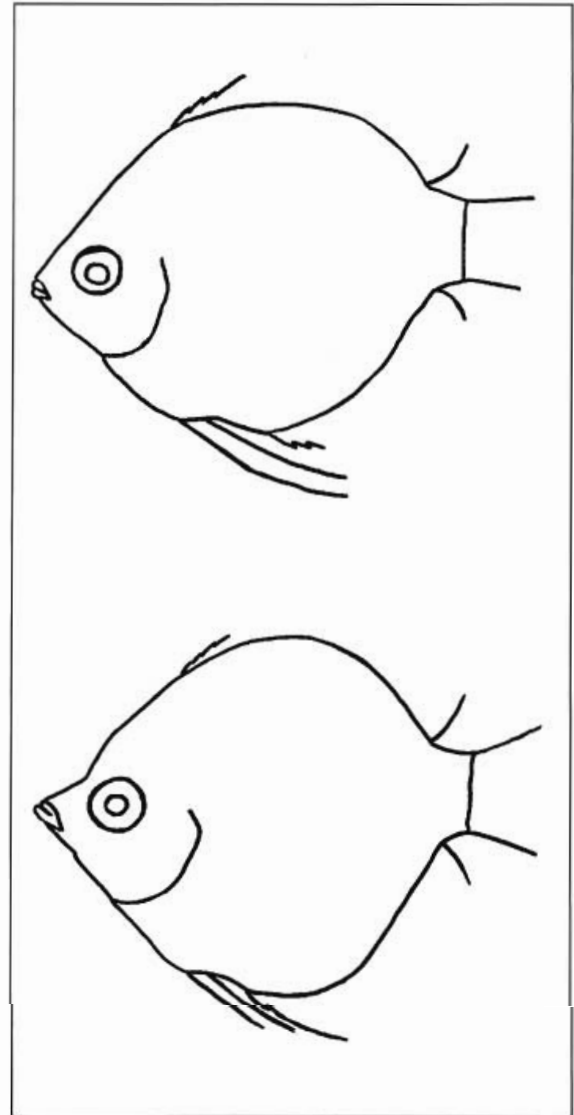
Form und Position des Maules

Die Kiefer sind bei *P. leopoldi* etwa gleich lang. Hingegen sind bei *P. scalare* die Kiefer insgesamt länger und der untere leicht vorgestreckt. Im Bezug auf den übrigen Körper ist das Maul von *P. scalare* im Vergleich zu *P. leopoldi* etwas mehr nach oben gerichtet. Das Maul von *P. leopoldi* ist dafür breiter (Kopflänge/Maulbreite 3,9 bis 4,3 bei *P. leopoldi* gegen 4,6 bis 4,9 bei *P. scalare*) und die Lippen an den Seiten dicker und im Unterkiefer zu den Mundwinkeln hin stärker nach oben gebogen.

Im Habitus unterscheiden sich die Exemplare aus dem Rio Negro ebenfalls. *Pterophyllum scalare* ist im Gegensatz zum relativ schlanken *P. leopoldi* wesentlich hochrückiger (Standardlänge/Körperhöhe 1,1 bis 1,3 bei *P. scalare* gegen 1,4 bis 1,5) und besitzt einen Nasenknick.

Zähne

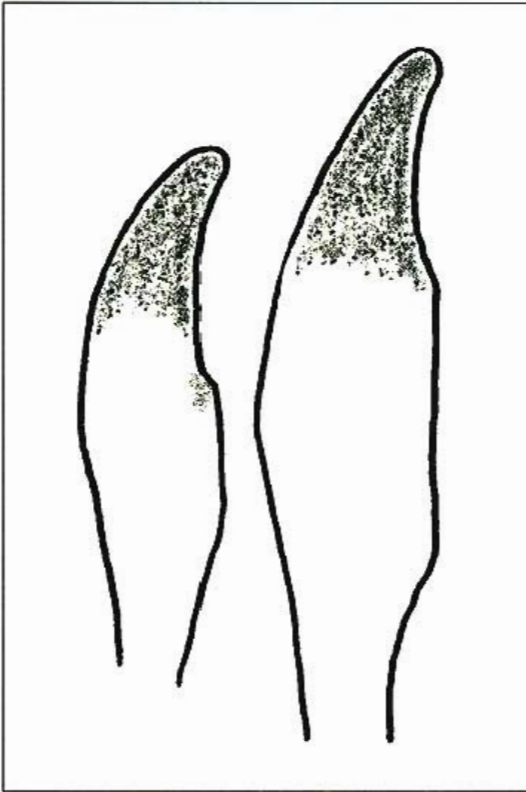
Die Kieferzähne der äußeren Reihe sind einspitzig und konisch. Sie sind bei *P. leopoldi* breiter und robuster gebaut als bei *P. scalare*, dessen Zähne im merklichen Abstand zueinander stehen. Die Kieferzähne der äußeren Reihe von *Pterophyllum leopoldi* bilden hingegen eine geschlossene Reihe. Zwischen der äußeren ersten Reihe und den folgenden inneren Kieferzahnreihen ist bei *P. scalare* ein Zwischenraum vorhanden, während die Zahnreihen bei *P. leopoldi* dicht hintereinander folgen. Die Zahl der Zähne in der äußeren Reihe sind bei den untersuchten Exemplaren beider Arten etwa gleich (15 bis 20).



Habitus (Körperumriß) von *P. leopoldi* (oben) und von *P. scalare* „Rio Negro“ (unten)
Abbildung: I. Schindler

Kiemenreusendornen

Die Kiemenreusendornen befinden sich auf den Außenkanten der Kiemenbögen. Sie verhindern, daß Nahrungsbestandteile durch die Kiemenspalten entweichen können und unterliegen daher verschiedenen Anpassungsmechanismen an die Nahrungszusammensetzung. Die äußeren Kiemenreusendornen auf dem ersten Bogen von *P. leopoldi* sind

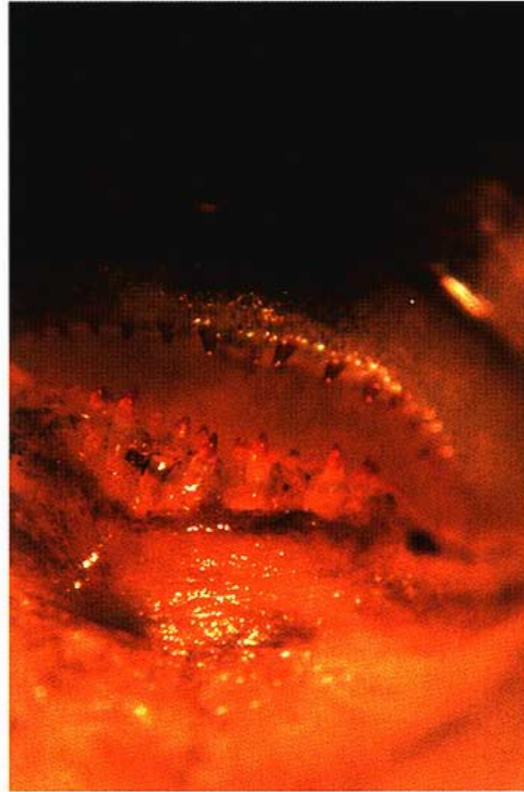


Unterkieferzahn aus der äußeren Reihe (laterale Ansicht) von *P. scalare* (links) und von *P. leopoldi* (rechts) – Abbildung : I. Schindler

dünnere, weniger strukturiert und stehen weiter auseinander, als die von *P. scalare*. Die Kiemenreusendornen von *P. scalare* sind unterschiedlich geformt. Die Dornen auf der Epibranchiale und der im Winkel sind dünn, länglich, nur leicht seitlich abgeflacht und teilweise verästelt. Die Careto-branchial-Dornen sind lateral stark zusammengedrückt und breit. Obwohl die Zahl der Kiemendornen bei beiden Arten fast identisch ist (meist 4/1/12) bilden die Kiemen-dornen bei *P. scalare* durch ihre eigen-tümliche Form eine teilweise geschlossene Reihe.

Bedeutung der Modifikationen

Die oben dargestellten Unterschiede in



Kieferbezaehlung von *P. scalare* „Rio Negro“ Foto: I. Schindler

wesentlichen Teilen des Nahrungsauf-nahmeapparates deuten darauf hin, daß eine ökologische Trennung der beiden Arten zumindest zum Teil auf eine andersartige Nutzung der Nahrungsressource basiert. Wobei die beschriebenen Formen der Kieferzähne und Kiemenreusendornen keine eindeutigen Rückschlüsse auf bestimmte Futtersorten zulassen. Allgemein ist von den Segelflosser-Arten bekannt, daß sie Kleinpartikelfresser sind (Bremer 2001). Die Form der Zähne und Kiemenreusendornen deutet an, daß die Größe der Nahrungspartikel bei *P. scalare* tendenziell kleiner ist als bei *P. leopoldi*. Allerdings darf aus den morphologischen Modifikationen nicht zwingend geschlossen werden, daß beide Arten auf völlig verschiedene

Nahrungsarten adaptiert sind. Vielmehr kann hier – wie auch bei einer Vielzahl ähnlicher Fälle (Kotrschal 1988) – davon ausgegangen werden, daß sie bei Bedarf opportunistisch unterschiedliche Nahrungsquellen nutzen. Eine signifikante Korrelation zwischen ökomorphologischen Veränderungen und dem Nahrungsspektrum ist ohnehin nicht immer gegeben (Clifton & Motta 1998). Dennoch lassen sich fast immer Trends erkennen (Clifton & Motta 1998). Für die ökologische Differenzierung von *P. scalare* und *P. leopoldi* sind darüber hinaus sehr wahrscheinlich auch die Wahl des Habitats, die Lebensweise und das Freßverhalten von Bedeutung. Zumindest einiges davon kann aus der unterschiedlichen Körperform geschlossen werden.

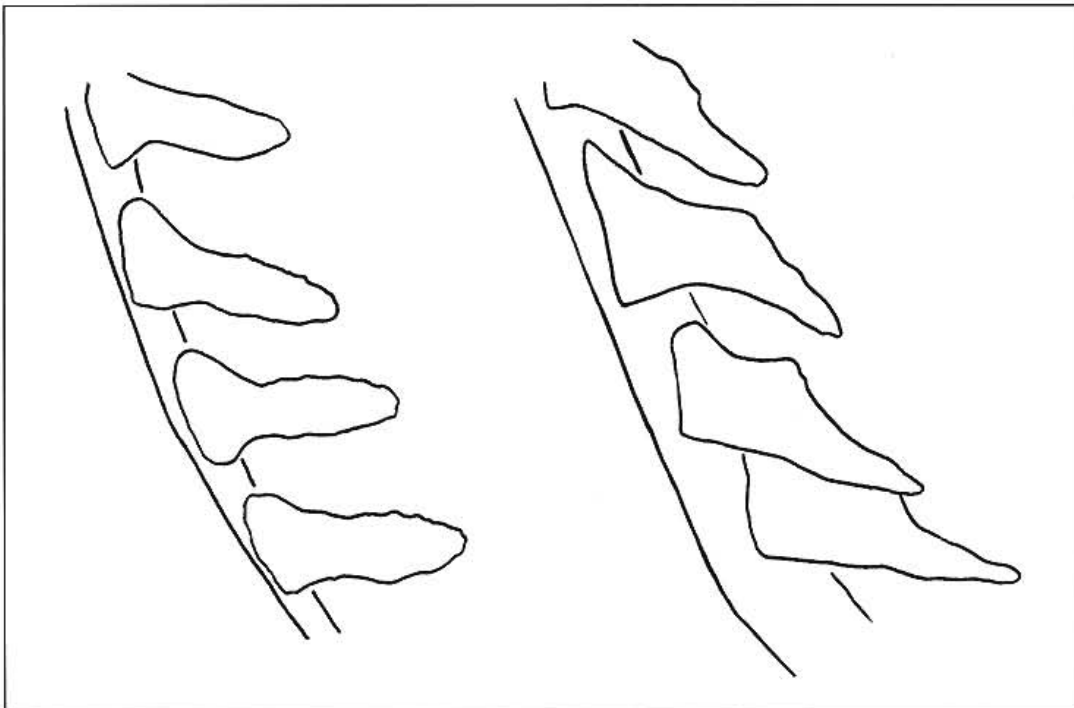
Konkurrenz und Evolution

Wenn zwei Arten das selbe Gebiet besiedeln und zumindest ähnliche ökologische An-

sprüche besitzen, kann sich Konkurrenz um die vorhandenen Ressourcen entwickeln. Diese Konkurrenz wird bei Angehörigen einer Gattung, die gewöhnlich eine hohe Ähnlichkeit in Form und Lebensweise besitzen, in der Regel größer sein als zwischen Angehörigen verschiedener Verwandtschaftsgruppen. Im Allgemeinen zeigen zwei potentiell miteinander konkurrierende Arten häufig dann größere Unterschiede in der Ausprägung des Nahrungsaufnahmeapparates, wenn sie sympatrisch oder syntop vorkommen, als in Lebensräumen in denen sie nicht koexistieren (Kloft & Gruschwitz 1988). Interspezifischer Konkurrenz wird daher oft eine starke Wirkung auf die Mechanismen der Evolution zugesprochen (Kloft & Gruschwitz 1988).

Obere Kiemenreusendornen des Careto-branchial-Knochens.

links: *P. leopoldi*; rechts: *P. scalare*
Abbildung: I. Schindler



Konkurrenz „übt einen zentrifugalen Selektionsdruck auf nebeneinander existierende Arten aus“ (Mayr 2000: 278). Dieser kann bei sympatrischen Arten sowohl zu morphologischer Auseinanderentwicklung, als auch zur Tendenz die Nischen in sich nicht überschneidende Bereiche zu verschieben, führen (Mayr 2000). Allerdings ist die Beweisführung für konkurrenzgetriebene Evolution schwierig und oft nicht eindeutig (Jacobs 1985).

Variabilität von *P. scalare*

Die relative Körperhöhe von *P. scalare* variiert sehr. Es sind hochrückige und relativ flache Skalare bekannt (Schindler 2002). Interessant in diesem Zusammenhang ist, daß die relative Körperhöhe von *P. scalare* in Gebieten, in denen die Art sympatrisch mit *P. leopoldi* verbreitet ist, anscheinend größer ist. Dies könnte auf eine konkurrenzinduzierte Merkmalsverschiebung hindeuten. Ob tatsächlich ein kausaler Zusammenhang zwischen Körperhöhe von *P. scalare* und sympatrischen Vorkommen mit *P. leopoldi* besteht, läßt sich jedoch nicht festlegen. Ein eindeutiges Kausaltheorem im Zusammenhang mit ökologischer Merkmalsverschiebung ist aufgrund der hohen Komplexität der sich gegenseitigen beeinflussenden Faktoren ohnehin schwer zu belegen (Jacobs 1985). Hinzu kommt, daß eine beobachtete Merkmalsverschiebung verschiedene Gründe haben kann, die nicht auf Mechanismen der interspezifischen Konkurrenzsituation beruhen (Jacobs 1985). Bei vergleichenden Untersuchungen ist neben anderen Faktoren zum Beispiel die phylogenetische Historie und die damit zusammenstehenden Interdependenzen zu berücksichtigen.

Weiterhin erwähnenswert ist, daß zwischen Populationen von *P. scalare* auch in der Anordnung der einzelnen Zähne, der Zahnreihen im Kiefer und in der Form und An-

zahl der Kiemenreusendornen Unterschiede bestehen. Die genaue Analyse dieser Unterschiede kann möglicherweise zur Klärung der taxonomischen Stellung der verschiedenen *P. scalare*-Formen und der ökologischen Separation zwischen den Arten dienen.

Literatur

- Bremer, H. (2001): Untersuchungen zur Ernährung von Diskus und Skalar im natürlichen Verbreitungsgebiet. *Aquaristik Fachmagazin* 33 (158): 40–46.
- Clifton, K. B. & P. J. Motta (1998): Feeding morphology, diet, and ecomorphological relationship among five caribbean Labrids. *Copeia* 1998: 953–966.
- Goulding, M., M. L. Carvalho & E. G. Ferreira (1988): Rio Negro, rich life in poor water. SPB Academic Publishing, Dan Haag.
- Jacobs, J. (1985): Konkurrenz und Einnischung - Hat Konkurrenz um Ressourcen eine evolutionsbiologische Bedeutung für die Artenmannigfaltigkeit der Tiere? *Z. zool. Syst. Evol.-forsch.* 23: 234–258.
- Kloft, J. & M. Gruschwitz (1988): *Ökologie der Tiere*. UTB 729. Stuttgart.
- Kotrschal, K. (1988): Evolutionary pattern in tropical marine reef fish feeding. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 26: 51–64.
- Linke, H. (2000): *Altum-Skalare*. Ruhmannsfelden.
- Mayr, E. (2000): *Das ist Biologie*. Spektrum. Heidelberg & Berlin.
- Paepke, H.-J. (1985): *Segelflosser*. 3. Auflage. Neue Brehm-Bücherei 519. Wittenberg-Lutherstadt.
- Ross, S. T. (1986): Resource partitioning in fish assemblages - A review of field studies. *Copeia* 1986: 352–388.
- Rüber, L. (1998): Die Gattungsgruppe Eretmodini. *D. Aqu. u. Terr. Z. (DATZ)*, Sonderheft Tanganjikasee: 36–39.
- Schindler, I. (2001): Anmerkungen zur Artberechtigung von *Pterophyllum eimekei* AHL, 1928. *DCG-Inforn.* 32: 73–78.
- Schindler, I. (2002): Variation der Körperhöhe von *Pterophyllum scalare*. *Z. Fischk.* Im Druck.
- Staeck, W. (2001): *Wer weiß was über Skalare?* Bissendorf.
- Stawikowski, R. & U. Werner. (1998): *Die Buntbarsche Amerikas*. Band 1. Stuttgart.
- Wootton, R. J. (1991): *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman & Hall. London.