



**Verhandlungen der  
Gesellschaft für Ichthyologie (GfI) e.V.**

Herausgegeben  
im  
Auftrag der GfI  
von  
Hartmut Greven

**Band 2**

**2001**



**Verlag Natur & Wissenschaft, Solingen**

ISBN 3-927889-93-8

Titelzeichnung: Verschiedene Färbungsphasen (Tag/Nacht) bei *Nannostomus marginatus mortenthaleri* Paepke & Arendt, 2001. (Zeichnung: K. Arendt, s. S. 133-144)

Layout/Redaktionelle Bearbeitung: H. Hieronimus/VNW

Offizielles Veröffentlichungsdatum: 23. August 2001

Diese Veröffentlichung ist urheberrechtlich geschützt. Nachdrucke, auch auszugsweise, dürfen nur mit schriftlicher Genehmigung des Verlags angefertigt werden. Kein Teil dieser Veröffentlichung darf ohne ausdrückliche schriftliche Genehmigung auf elektromechanischem Wege reproduziert oder elektronisch gespeichert werden.

© Verlag Natur & Wissenschaft, Postfach 170209, 42624 Solingen

☎ 0212-819878, Fax 0212-816216

eMail VNW: [info@verlagnw.de](mailto:info@verlagnw.de)

eMail GfI: [info@ichthyologie.de](mailto:info@ichthyologie.de), Website: [www.ichthyologie.de](http://www.ichthyologie.de)

Inhalt	Seite
Dönni, W., Enz, C. Computersimulationen in der Fischökologie: nur etwas für Spezialisten? Computer modeling in fish ecology: just for the specialists?	1-10
Lamboj, A. Revision des <i>Chromidotilapia batesii/finleyi</i> -Komplexes (Teleostei, Perciformes), mit der Beschreibung einer neuen Gattung und dreier neuer Arten Revision of the <i>Chromidotilapia batesii/finleyi</i> -complex with description of a new genus and three new species	11-47
Töpfer, J., Chan, B.P.L. On the taxonomic status of the Black Paradise Fish <i>Macropodus concolor</i> Ahl, 1937, and a natural population in Hong Kong (Teleostei, Belontiidae) Zum taxonomischen Status des Schwarzen Makropoden <i>Macropodus concolor</i> Ahl, 1937, und Nachweis einer natürlichen Population in Hong Kong (Teleostei, Belontiidae)	49-52
Lesser, R. Marcus Elieser Bloch - Das Leben eines ungewöhnlichen Mannes und geachteten Fischforschers Marcus Elieser Bloch - The life of an unusual man and respected fish scientist	53-62
Paepke, H.-J. Marcus Elieser Bloch, seine Bedeutung als Ichthyologe und seine berühmte Fische Sammlung Marcus Elieser Bloch's significance as ichthyologist and his famous fish collection	63-79
Römer, U. Influence of temperature on fertility, growth rates, and reproductive success on selected species of <i>Apistogramma</i> (Teleostei, Cichlidae) Einfluß der Temperatur auf Fertilität, Wachstum und Fortpflanzungserfolg ausgewählter <i>Apistogramma</i> -Arten (Teleostei, Cichlidae)	81-100
Eckert-Hetzel, B., Römer, U., Beisenherz, W. Einfluß der Temperatur auf das Verhalten des Kakadu-Zwergbuntbarsches <i>Apistogramma cacatuoides</i> Hoedemann, 1951 (Teleostei, Perciformes, Cichlidae) Influence of temperature on the behaviour of <i>Apistogramma cacatuoides</i> Hoedemann, 1951 (Teleostei, Perciformes, Cichlidae)	101-107
Petz-Glechner, R., Patzner, R.A., Jagsch, A. Auswirkungen resuspendierter Sedimente bei Stauraumspülungen auf einige Organe der Regenbogenforelle ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> ): Eine qualitative Studie Effects of suspended solids from reservoir flushing on some tissues of rainbow trouts ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> ): A qualitative study	109-119

Kervath, S., Götz, A., Greven, H. Feeding habits of <i>Anableps microlepis</i> (Anablepidae, Cyprinodontiformes) from two ecologically different habitats in Trinidad, West Indies Ernährungsweise von <i>Anableps microlepis</i> (Anablepidae, Cyprinodontiformes) aus zwei ökologisch unterschiedlichen Habitaten auf Trinidad, West Indische Inseln	121-131
Paepke, H.-J., Arendt, K. <i>Nannostomus marginatus mortenthaleri</i> new subspec. from Peru (Teleostei: Lebiasinidae) <i>Nannostomus marginatus mortenthaleri</i> , eine neue Unterart von Peru (Teleostei: Lebiasinidae)	133-144
Honsig-Erlenburg, W. Zur Verbreitung und Gefährdungssituation der Äsche ( <i>Thymallus thymallus</i> ) in Kärnten (Österreich) Distribution and threat of Grayling ( <i>Thymallus thymallus</i> ) in Carinthia (Austria)	145-153
Wünstel, A., Greven, H. Weitere Daten zur Biologie des Flußneunauges <i>Lampetra fluviatilis</i> in einem anthropogen überformten Fluß Nordrhein Westfalens Further data on the biology of the river lamprey <i>Lampetra fluviatilis</i> in an anthropogenously altered river in Northrhine Westphalia	155-166
Waterstraat, A. Einfluß von Querverbauungen und einer Fischaufstiegshilfe auf die Raumnutzung und Laichplatznutzung adulter Bachforellen <i>Salmo trutta fario</i> L. in der Nebel Influence of weirs and a fish pass on home range and use of spawning sites of adult brown trout <i>Salmo trutta fario</i> L. in the River Nebel	167-182

## Vorwort

Die 2. Tagung der Gesellschaft für Ichthyologie (GfI) e.V. und das IV. Symposium zur Ökologie, Ethologie und Systematik der Fische fanden als Gemeinschaftsveranstaltung vom 9. September bis 11. September 1999 in den ehrwürdigen Räumen der Humboldt-Universität zu Berlin statt. Daher wurde von Seiten der GfI auf Hauptreferate und Schwerpunktthemen verzichtet.

Wohl auch aus diesem Grund war – verglichen mit der ersten Tagung 1997 in Düsseldorf – die Ausbeute an Manuskripten eher gering, so daß wir diesmal in die „Verhandlungen der Gesellschaft für Ichthyologie (GfI) e.V.“ auch einige Untersuchungen aufgenommen haben, die nicht in Berlin vorgestellt worden sind. Darüberhinaus enthalten sie auch zwei Arbeiten, die an den bedeutenden Ichthyologen Marcus Elieser Bloch (1723-1799) erinnern, dessen 200. Todestag am 6. August 1999 der Anlaß für das Berliner Symposium war.

Der Druck ist, unter anderem aus Gründen, die weder der Herausgeber noch der Verlag zu verantworten haben, immer wieder verzögert worden, so daß die „Verhandlungen“ erst fast zwei Jahre nach der Tagung vorgelegt werden können. Das muß und wird in Zukunft anders werden.

Dennoch gewährt der vorliegende Band wiederum Einblicke in „Potenz“ und Aktivitäten der GfI-Mitglieder. Verschiedene Entwicklungen innerhalb der GfI lassen hoffen, daß die Gesellschaft langsam „an Boden gewinnt“. Möge auch Band 2 der „Verhandlungen“ dazu beitragen.

Düsseldorf, im Sommer 2001

Hartmut Greven



## Computersimulationen in der Fischökologie: nur etwas für Spezialisten?

Computer modeling in fish ecology: just for the specialists?

Werner Dönni<sup>1</sup> & Carole Enz<sup>2</sup>

<sup>1</sup>AquaPlus, Gewerbestrasse 5a, CH-6314 Unterägeri

email: werner.doenni@aquaplus.ch

<sup>2</sup>EAWAG/ETH, Forschungszentrum für Limnologie, Seestrasse 79,  
CH-6047 Kastanienbaum, email: carole.enz@eawag.ch

**Zusammenfassung:** Ökologische Systeme sind meist sehr komplex. Um zu einem besseren Verständnis zu kommen sind wir gezwungen Modelle zu entwickeln. Die modellhafte Erstellung dynamischer Systeme ist heute dank des Computers und moderner Software relativ einfach zu bewerkstelligen. Anhand von drei Beispielen aus den Bereichen Fischökologie und Fischereibiologie werden die Vorzüge von Simulationsmodellen aber auch deren Grenzen näher erläutert.

Die gesetzliche Bestimmung der Schweiz verlangen, daß sich die Wassertemperatur als Folge einer Einleitung in ein Fließgewässer maximal um 1.5 °C ändern darf. Um die Auswirkungen einer Einleitung von thermisch genutztem Wasser in einen Forellenbach zu untersuchen, wurde ein Modell erstellt, das die Entwicklung der mittleren Wassertemperatur des betroffenen Baches unterhalb der Einleitstelle simuliert. Verschiedene realistische Szenarien mit unterschiedlichen Abflußmengen im Bach und verschiedenen Temperaturen des eingeleiteten Grundwassers haben gezeigt, daß bei einer Erwärmung des Grundwassers um maximal 12 °C auch unter extremen Bedingungen (Niederwasserabfluß im Bach, hohe Temperatur des gepumpten Grundwassers) die Gesetzesvorschriften jederzeit eingehalten werden.

Das Simulationsmodell SIMCOR wurde entwickelt, um einige der Prozesse zu verstehen und zu quantifizieren, die den Bestand der Kleinfelchen (*Coregonus* sp.) im Vierwaldstättersee (Schweiz) beeinflussen. SIMCOR simuliert die Fangentwicklung und die Bestandesentwicklung der Felchen in Abhängigkeit der Wassertemperatur, des Phosphorgehaltes im Seewasser und der Maschenweite, welche die Berufsfischerei für ihre Netze einsetzt. Die Validierung des Modells erfolgte mit den Daten aus der Ertragsstatistik und Angaben über die Jahrgangsstärken. Durch die Veränderung der Input-Variablen können verschiedene Szenarien simuliert werden. Man erhält dabei Informationen über die bisherige und mögliche zukünftige Entwicklung des Bestands und des Fangs an Kleinfelchen im Vierwaldstättersee. Desweiteren simuliert SIMCOR die Entwicklung der jährlichen Fänge, aufgeschlüsselt nach den einzelnen Altersklassen.

Ein Simulationsmodell wurde erstellt, um die Mortalitätsfaktoren zu eruieren, welche die Jahrgangsstärke und den Fangertrag der Felchen im Hallwilersee (Schweiz) beeinflussen. Wir benutzten die Besatzzahlen und das Durchschnittsalter der Felchen im Fang als Input-Variablen, während die Ertragsstatistik und Angaben über die Jahrgangsstärken dazu benutzt wurden, das Modell zu validieren. Die Resultate deuten darauf hin, daß die Wettersituation im Mai sowohl Jahrgangsstärke als auch Fangertrag negativ beeinflussen können. Dies unterstützt die Hypothese, dass Sauerstoffübersättigung als Folge von starker Photosyntheseaktivität von Algen bei sonnigem Wetter das tödliche Gasblasensyndrom bei Felchenlarven auslöst. Darüberhinaus zeigt das Modell, dass starke Jahrgänge mit hohen Phyllopoden-Dichten im Mai zusammenfallen.

Schlüsselwörter: Modell, Simulation, Populationsdynamik, Fischerei, *Coregonus*

**Summary:** Ecological systems are often very complex in structure. To draw an analogy we have to develop models. Today's computers and modern software allow modeling of dynamic systems quite easily. The advantages and limitations of computer modeling are described using three examples dealing with fish ecology and fisheries.

Under the Swiss law the water temperature of a stream should not change more than 1.5 °C as a result of a discharge. A model was developed to investigate the effects of a discharge of thermally used groundwater into a trout stream. The model simulates the development of the mean water temperature downstream from the discharge place. Several realistic scenarios with different stream flows and temperatures of the discharged groundwater showed that a warming of the groundwater by 12 °C is legal even under extreme conditions (low water flow in the stream, high temperature of the pumped groundwater).

The simulation model SIMCOR is used to understand and quantify some of the processes that influence the whitefish (*Coregonus* sp.) stock in Lake Lucerne (Switzerland). SIMCOR simulates the development of the catch and the stock of whitefish using water temperature, phosphorus concentration of the lakewater and the meshsize of the nets used by professional fishermen. The model was validated using data on annual whitefish catch and year-class strength. Different scenarios, simulated by changing the input variables, provided information about the previous and the possible future developments of the stock and the commercial catch of whitefish in Lake Lucerne. Additionally SIMCOR simulates the development of the annual catch according to the individual year-classes.

A population dynamic model was used to evaluate mortality factors determining year-class strength and yield of whitefish (*Coregonus* sp.) in Lake Hallwil (Switzerland). We used the number of whitefish larvae stocked annually and the mean age of gillnetted whitefish as input variables, while data on annual whitefish yield and year-class strength were used to validate the model. Our modeling results indicated that the weather situation in May negatively influenced year-class strength and yield. Thus, it sustained our hypothesis that gas supersaturation, resulting from intensive oxygen production by algae during sunny weather in spring, caused lethal gas bubble syndrome in Lake Hallwil whitefish larvae. Our modeling results further indicated that high phyllopod densities in May were associated with strong year classes.

Key words: model, simulation, population dynamic, fisheries, *Coregonus*

## 1. Einleitung

„Unser Einfluß auf ökologische Systeme ist derart gravierend geworden, daß nachteilige Auswirkungen nicht mehr ignoriert werden können. Der Optimismus, reparierend eingreifen zu können, schwindet zusehends. Unserer Fähigkeit, Ursache und Wirkung zu erkennen und zu beeinflussen, trauen wir immer weniger. Aber statt zu resignieren, sollten wir lernen zu verstehen, wie die einzelnen Elemente eines dynamischen Systems zusammenspielen. Nur dann können wir gezielt Einfluß nehmen. Vernetztes Denken ist gefragt, um nicht weiterhin durch

die Vielzahl von Details erdrückt zu werden und dabei den Wald vor lauter Bäumen nicht zu sehen. Etwas vom Sinnvollsten, was wir tun können: experimentieren mit Computermodellen“ (Hannon und Ruth 1997, Vorwort, Übersetzung vom Verfasser).

Ökologische Systeme sind meist derart komplex, daß wir Mühe haben, sie im Detail zu verstehen. Wir sind gezwungen die Wirklichkeit auf Modellvorstellungen zu reduzieren. Diese Modelle existieren zuerst als Denkmodelle (modellhafte Vorstellung der Zusammenhänge) in unseren Köpfen. Den Weg auf das Papier finden sie vor allem in der Form von Flußdiagram-



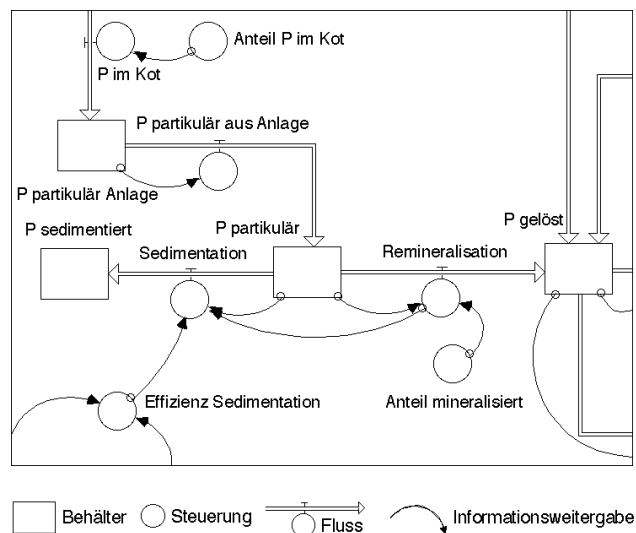
men oder als mathematische Formeln. Es handelt sich dabei oft um statische Modelle (z. B. Trendanalysen, die auf einfachen Extrapolationen beruhen), denen die zeitliche (dynamische) Komponente fehlt. Ökologische Systeme unterliegen aber Veränderungen und sind daher dynamische Systeme. Mit statischen Modellen können sie nur unzureichend erklärt werden. Das zunehmende Interesse an nachhaltigen Lösungen für unsere Umweltprobleme verlangt nach Methoden, welche die Entscheidungsfindung erleichtern. Simulationsmodelle können hier gute Dienste leisten, insbesondere wenn Langzeitstudien oder experimentelle Manipulationen an ökologischen Systemen nicht durchführbar sind. Die modellhafte Darstellung dynamischer Systeme ist heute dank des Computers schnell und kostengünstig möglich. Noch vor wenigen Jahren benötigte man hierfür Spezialkenntnisse in Mathematik und Computerprogrammierung. Moderne Software, die mit einer Handvoll Systemelementen auskommt, nimmt einem heute diese Arbeit ab. Der Modellierer kann sich auf das Erkennen von Zusammenhängen und das Durchspielen von Szenarien konzentrieren,

während der Computer im Hintergrund die dazu notwendigen Differenzierungen und Integrierungen vornimmt. Computermodelle sind meist nicht der Weisheit letzter Schluss, aber sie bilden eine ausgezeichnete Synthese der bereits vorhandenen Information und können den Weg für künftige Untersuchungen weisen (Costanza und Gottlieb 1998; Enz und Dönni 1999).

## 2. Was können Simulationsmodelle?

Darstellen, verstehen und prognostizieren sind die wichtigsten Aufgaben moderner Computermodelle. Modelle sind eine Abstraktion der Wirklichkeit, ein simplifiziertes System. Für komplexere Systeme ist unser Geist kaum in der Lage ein Denkmodell zu entwickeln. Wir sind gezwungen, die Systemelemente und ihre Verknüpfungen aufzuzeichnen. Moderne Modellierungswerkzeuge erlauben die Visualisierung des Denkmodells mit wenigen, leicht verständlichen Symbolen (Abb. 1). Eine erste modellhafte Struktur des Systems entsteht. Mit diesem ersten Schritt zur Modellsimulation liefert uns der Computer bereits ein effizientes Kom-

**Abb. 1:** Die Struktur des Modells wird mit wenigen Symbolen, die universellen Systemelementen entsprechen, dargestellt. Ausschnitt aus der Struktur eines Modells, das den Phosphorfluß in einer Fischzuchtanlage simuliert (AquaPlus 1998).  
**Fig. 1:** The model is built with a few symbols that correspond to universal system elements. Part of the structure of a model simulating the flows of phosphorus in a fish farm (AquaPlus 1998).

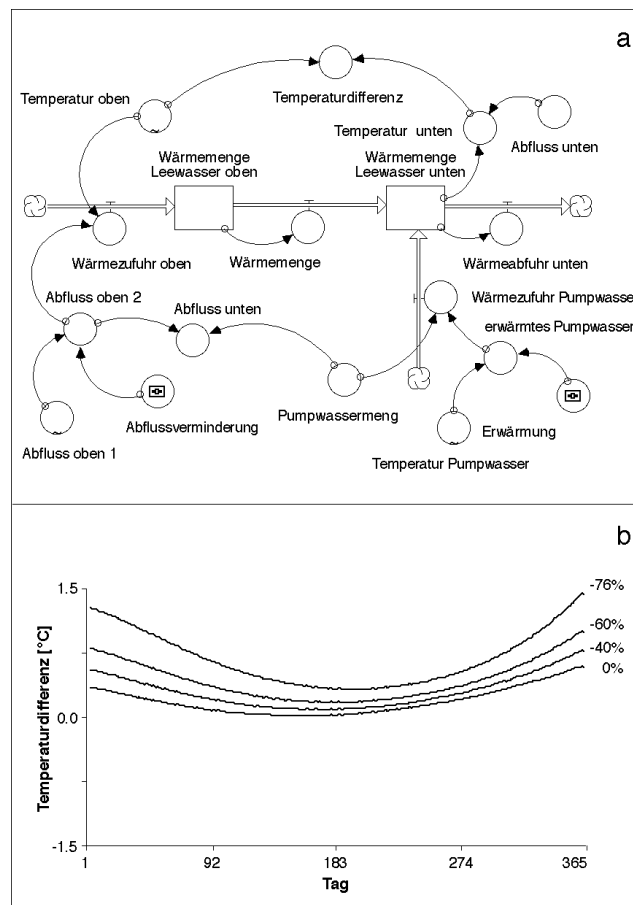


munikationswerkzeug. Es hilft uns, unsere Vorstellung, wie das System funktionieren könnte, anderen Personen verständlich zu machen.

Nachdem das Strukturmodell mit empirisch gemessenen Kenngrößen gefüllt wurde (fehlende Daten können in gewissen Grenzen durch Annahmen ersetzt werden), folgt die Systemidentifikation, d. h. die Suche nach der besten Modellstruktur. Das Löschen von Systemelementen, das Erstellen neuer Verknüpfungen, das Einsetzen anderer Kennzahlen verbessern das Modell, bis es die beobachteten Systemeigenschaften möglichst gut wiedergibt. Nun folgt eine Phase des Experimentierens und Simulierens. So sollen schließlich diejeni-

gen Faktoren eruiert werden, die das Systemverhalten am stärksten beeinflussen. Und damit ist wohl eine der wichtigsten Aufgaben des Modellierens erfüllt: Es regt zum Denken an und kann uns ein besseres Verständnis über die Struktur und die Funktion des Systems liefern.

Das Erstellen von Prognosen über das künftige Systemverhalten ist die bekannteste und auch die schwierigste Aufgabe von Simulationsmodellen. Jede Prognose ist mit Unsicherheiten behaftet. Deshalb werden verschiedene Szenarien unter Veränderung eines oder mehrerer Parameter durchgespielt (Sensitivitätsanalyse, Abb. 2). So können Unterschiede des Modellverhaltens beschrieben und die Unsicher-



**Abb. 2a und b:** a) Struktur des für das Leewasser erstellten Abfluß-Temperatur-Modells. b) Prognosen für die Erwärmung des Leewassers als Folge der Einleitung von geothermisch genutztem Grundwasser bei verschiedenen Abflußmengen. Die Erwärmung des Grundwassers beträgt 12 °C.

**Fig. 2a and b:** a) Structure of the flow-temperature-model of the Lee-water. b) Prediction of the warming of the Lee-water with different flows as a result of the discharge of thermally used groundwater. The warming is 12 °C.

heit der Prognose über das Systemverhalten eingegrenzt werden.

### 3. Wo liegen die Grenzen?

Das Erstellen dynamischer Simulationsmodelle ist heute nicht mehr Spezialisten vorbehalten, sondern kann von jedem Wissenschaftler in seinem Fachgebiet genauso routinemässig wie etwa statistische Analysen angewandt werden.

Es ist aber wichtig zu erkennen, wo die Grenzen des Modellierens liegen. Die Komplexität von Ökosystemen zwingt beim Modellieren zur Abstraktion. Die Beschränkung auf einen Teil des ganzen Bildes ist unumgänglich. Systemgrenzen müssen gesetzt werden, die durch eine klare Fragestellung definiert werden.

Die Reduktion der komplexen Realität auf ein vergleichsweise einfaches Modell führt zwangsläufig dazu, daß der Aussagekraft, insbesondere von Prognosen, Grenzen gesetzt sind. Denn streng genommen gewinnen wir unsere Erkenntnisse aus dem Verhalten des Modells und nicht des Systems. Folglich ist die Aussagekraft umso größer, je besser ein Modell das Systemverhalten wiedergibt, d. h. je besser wir das System verstehen. Das Modell kann aber nur so gut sein, wie die Datengrundlage, auf der es beruht.

### 4. Beispiele aus der Fischökologie und der Fischereibiologie

Simulationsmodelle bauen oft auf einfachen Flußdiagrammen auf, die in einfacher Form unsere Vorstellung der Wirkungsmechanismen des abzubildenden Systems abbilden (Abb. 3a). Die nachfolgend beschriebenen Simulationsmodelle wurden von den Autoren mit der Modellierungssoftware Stella Research (Versionen 4 und 5) erstellt. Stella-Modelle zeichnen sich durch drei verschiedene hierarchisch angeordnete Ebenen aus.

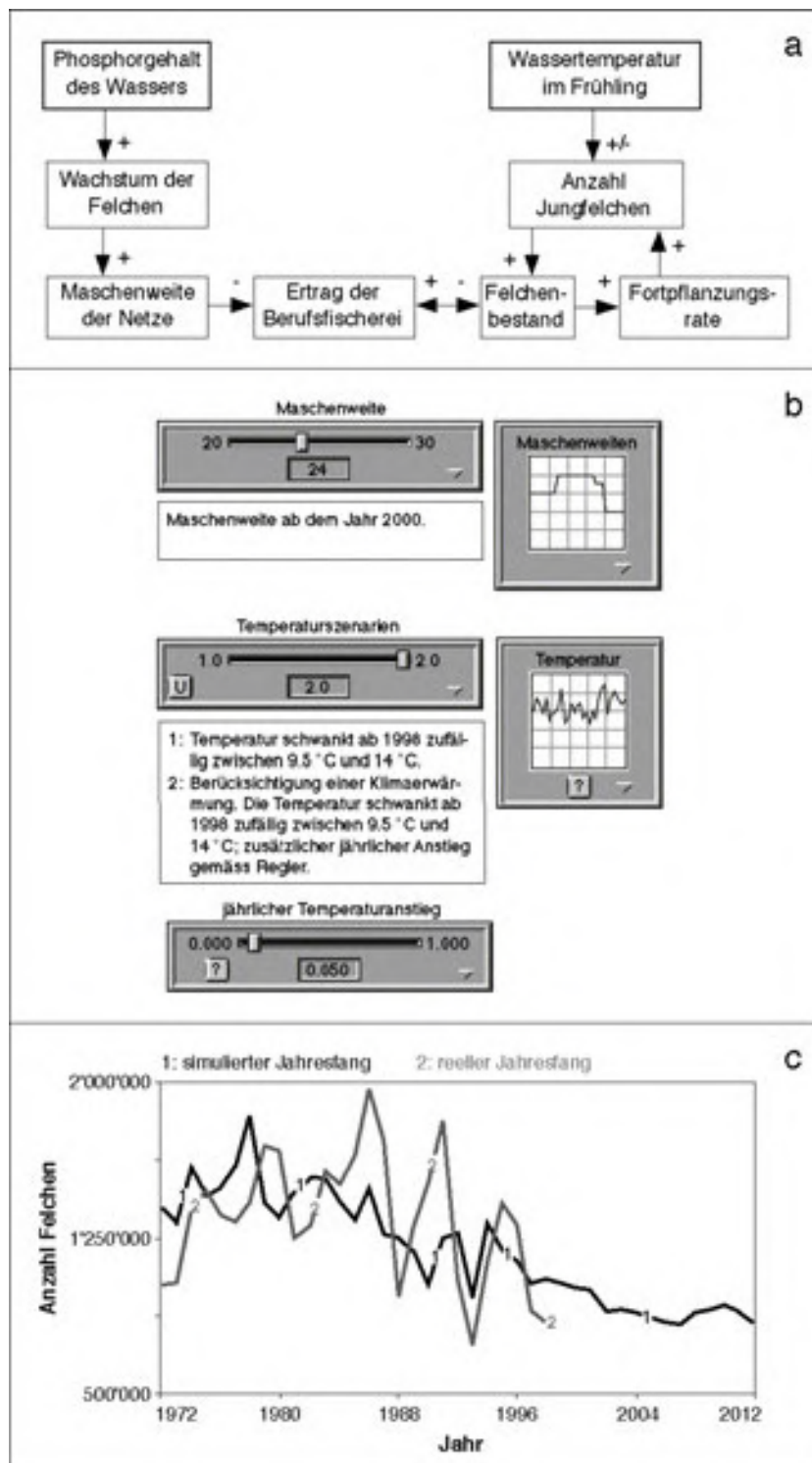
Auf der obersten Ebene liegt die Benutzerschnittstelle (ein Beispiel eines solchen «Cockpits» zeigt die Abbildung 3b). Hier können die vom Modellbauer bestimmten Parameter über einfache Schieberegler verändert werden. Ein Kurvenfenster (Abb. 3c) liefert die Ergebnisse der durch Veränderung der Parameter definierten Simulationsszenarien.

Die zweite Ebene beinhaltet die Modellstruktur, die durch die Verknüpfung einer Handvoll verschiedener Symbole, die universellen Systemelementen entsprechen, aufgebaut (Abb. 1) wird. Hinter den einzelnen Symbolen liegen die gemessenen Systemdaten. Sie können je nach Situation als nackte Zahlen, als Formeln, als Funktionen oder als direkt als Kurven (z. B. Temperaturkurven) eingegeben werden.

In der dritten Ebene setzt die Software die Modellstruktur der zweiten Ebene selbständig in ein rein mathematisches Modell um, das schließlich die Berechnungen durchführt.

#### 4.1. Einleitung von erwärmtem Grundwasser in einen Forellenbach

Das Leewasser ist ein Forellenbach, der durch die Stadt Brunnen (Kanton Schwyz, Schweiz) am Vierwaldstättersee fließt. Beim Bau eines Einkaufszentrums wurde eine Anlage installiert, die eine konstante Menge an Grundwasser als Kältequelle für die Kühlanlagen nutzt. Das durch diese Anlage erwärmte Grundwasser wird in das Leewasser eingeleitet. Die gesetzliche Bestimmung (Gewässerschutzverordnung) verlangt, daß als Folge der Einleitung die Temperatur des Baches nach vollständiger Durchmischung maximal um 1,5 °C ansteigen oder absinken darf. Für den Bauherr stellte sich somit die Frage, wie stark er das Grundwasser erwärmen darf, ohne diese Vorgaben zu verletzen und ohne ein aufwendiges Monitoring des Leewassers durchführen zu müssen.



Für diese typische Fragestellung aus der Praxis wurde ein Modell erstellt, das die Entwicklung der mittleren Wassertemperatur des Leewassers unterhalb der Einleitstelle des erwärmten Grundwassers simuliert (Abb. 2a).

Die wenigen vorhandenen Abflußmesswerte für das Leewasser (Daten Tiefbauamt des Kantons Schwyz) reichten nicht aus, um eine Jahresabflußkurve zu erstellen. Sie wurden deshalb mit theoretischen, für die Bäche der Region typischen Werten (Schädler und Weingartner 1991) ergänzt. Mit diesen Daten wurde eine Regressionsberechnung durchgeführt, die eine geglättete Abflußkurve lieferte. Die Benutzerschnittstelle des Modells erlaubt es, die Abflußmenge um einen beliebigen Prozentsatz zu verringern oder zu erhöhen. Die Temperaturerhöhung des eingeleiteten Grundwassers durch die Kühlanlage kann ebenfalls einen beliebigen Wert betragen.

Das Durchspielen verschiedener realistischer Szenarien mit unterschiedlichen Abflußmengen (Abb. 2b) und Temperaturerhöhungen des eingeleiteten Grundwassers hat gezeigt, daß bei einer Erwärmung des Grundwassers um maximal 12 °C auch unter extremen Bedingungen (Niederwasserabfluß, hohe Temperatur des gepumpten Grundwassers) die Gesetzesvorschriften das ganze Jahr über eingehalten werden.

#### 4.2. Entwicklung der Felchenfänge im Vierwaldstättersee (Schweiz)

Das Simulationsmodell SIMCOR (SIM steht für Simulation, COR für *Coregonus*) dient in erster Linie dazu, einige der Prozesse zu verstehen und zu quantifizieren, die den Bestand der Kleinfelchen (*Coregonus* sp.) im Vierwaldstättersee beeinflussen.

Für die Berufsfischer am Vierwaldstättersee ist eine Kleinfelchenrasse (genannt «Albeli»), der Brotfisch schlechthin. Daher treffen Schwankungen im Bestand dieser Fischart den Berufsstand besonders stark. Um die Fangentwicklung dieser Felchen in den letzten 30 Jahren nachvollziehen und eventuell Prognosen für die Zukunft machen zu können, wurde das Simulationsmodell SIMCOR entwickelt (Aqua-Plus und EAWAG 1998). SIMCOR basiert in der hier beschriebenen Version erst auf einigen wenigen Eingangsgrößen. Es liefert deshalb ein stark vereinfachtes Abbild der Populationendynamik der Felchen im Vierwaldstättersee, ist aber trotzdem ein gutes Beispiel für ein modernes Simulationsmodell.

Der Vierwaldstättersee ist heute ein oligotropher See. Die Konzentration an Gesamtphosphor beträgt weniger als 10 µg P/l. In der Zeit von 1955-1985 durchlebte der See eine Eutrophierungsphase, in der die Konzentration an Gesamtphosphor bis über 30 µg P/l anstieg. Da Phosphor bezüglich

---

**Abb. 3a-c:** a) Ein einfaches Flußdiagramm dient als Grundlage für das Simulationsmodell SIMCOR. Es stellt die Beziehungen einiger Parameter dar, die den Bestand und den Fang bei den Kleinfelchen des Vierwaldstättersees beeinflussen. b) Die Benutzerschnittstelle von SIMCOR. Hier kann eine beliebige Maschenweite für die künftige Befischung definiert werden sowie zwischen zwei Temperaturszenarien gewählt werden. c) Die Kurven der tatsächlichen und der simulierten Entwicklung der jährlichen Fänge.

**Fig. 3a-c:** a) A simple flow chart serves as a basis for the simulation model SIMCOR. It shows the relation between some factors that influence the stock and the catch of whitefish of Lake Lucerne. b) The user interface of SIMCOR. The meshsize can be set to any value to simulate the future exploitation. Additionally one can choose between two temperatur scenarios. c) The curves of the real and the simulated development of the yearly catches.

der Nährstoffe die Rolle des Minimumfaktors einnimmt, führte sein Anstieg zu einer raschen Zunahme des Phytoplanktons und in der Folge auch des Zooplanktons. Die planktivoren Felchen konnten von diesem erhöhten Nahrungsangebot profitieren. Sie reagierten mit einer verstärkten Wachstumsleistung. Die Mitte der 80er Jahre einsetzende Oligotrophierung kehrte die vorangegangene Entwicklung wieder um. Seither wachsen die Felchen wieder langsamer. Das Wachstum gleicht sich demjenigen vor der Eutrophierungsphase an (Müller und Bia 1998).

In dieser Zeit des beschleunigten und wieder verlangsamten Wachstums der Felchen musste die Maschenweite der von den Berufsfischern eingesetzten Netze mehrmals den aktuellen Bedingungen angepasst werden. Nur so konnte eine nachhaltige Nutzung des Bestandes gewährleistet werden (Müller und Bia 1998).

SIMCOR simuliert die Fangentwicklung und die Bestandesentwicklung (basierend auf einer virtuellen Populationsanalyse; Daten R. Müller, EAWAG) der Felchen in Abhängigkeit der Temperatur an der Wasseroberfläche, des Phosphorgehaltes im Wasser und der Maschenweite, welche die Berufsfischerei für ihre Netze einsetzt (Abb. 3a). Der Modellbenutzer kann durch Veränderung der oben erwähnten Parameter verschiedene Szenarien durchspielen (Abb. 3b). Er erhält dabei Informationen über die bisherige und mögliche zukünftige Entwicklung des Bestandes und des Fangs an Kleinfelchen im Vierwaldstättersee.

Abbildung 3c zeigt die tatsächliche (Daten Fischereiverwaltung des Kantons Luzern) und die simulierte Entwicklung der Fangzahlen. Auffällig ist die gegenüber früheren Jahren bessere Übereinstimmung beider Kurven in den 90er Jahren. Der Grund hierfür ist in der für diese Zeit deutlich dichteren Datenbasis für die virtuelle Populationsanalyse zu suchen.

Die Fangprognosen beruhen auf der Annahme, daß sich die Phosphor-Konzentration im Seewasser weiterhin reduzieren wird. Aufgrund der Konzentrationsentwicklung der letzten 15 Jahre gehen wir aber davon aus, dass diese Reduktion nicht mehr so schnell wie bisher stattfinden und sich schließlich auf dem Niveau der 30er Jahre stabilisieren wird. Die Entwicklung der Wassertemperatur steuert ein Zufallsgenerator, der auf den Maitemperaturen an der Wasseroberfläche der letzten zehn Jahre (Daten Wasserpolizei der Stadt Luzern) basiert. Zusätzlich wird eine künftige Erhöhung der Wassertemperatur durch die Klimaerwärmung berücksichtigt (Trippel et al. 1991).

Desweiteren simuliert SIMCOR die Entwicklung der jährlichen Fänge, aufgetrennt nach den einzelnen Altersklassen.

#### 4.3. Populationsdynamik der Felchen im Hallwilersee (Schweiz)

Im Hallwilersee, einem etwa zehn Quadratkilometer kleinen See im schweizer Mittelland, stellen die Großfelchen (*Coregonus* sp.) die wirtschaftlich wichtigste Fischart dar. Die seit Jahrzehnten andauernde Eutrophierung des Sees macht auch heute noch ein Überleben der Felcheneier weitgehend unmöglich, weil die Eier im stark verschlammten Sediment ersticken. Der Felchenbestand kann deshalb nur dank künstlicher Erbrütung, Aufzucht und Besatz erhalten werden (Müller 1992). Trotzdem fallen in gewissen Jahren ganze Jahrgänge aus, was zu starken Ertragsschwankungen führt (Müller 1993).

Die eingesetzten Jungfelchen unterliegen dichteunabhängigen (Zooplanktonquantität und -qualität, Klima, Fischerei, Gasblasensyndrom) und dichteabhängigen Mortalitätsfaktoren (Prädation, Kannibalismus, intra- und interspezifische Konkurrenz; Goodyear 1980). Um in Zukunft

Ertragsausfälle zu minimieren, ist es wichtig, die Bedeutung der einzelnen Mortalitätsfaktoren einschätzen zu können.

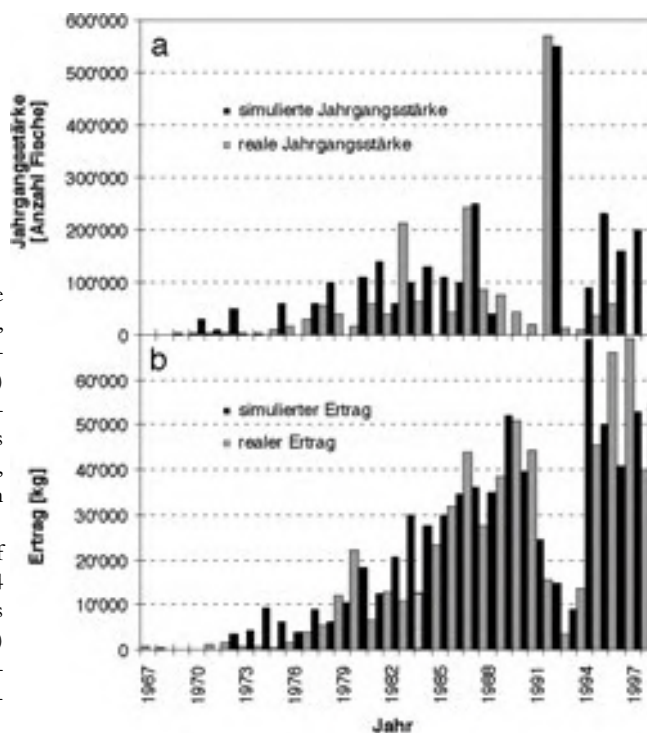
Basierend auf dem Basismodell SIMBAL 2.0 (SIM steht für Simulation, BAL für «Ballen», dem Lokalname für die Felchenrasse des Hallwilersees) wurden anhand mehrerer Computermodelle die entscheidenden Parameter, die den Felchenbestand im Hallwilersee beeinflussen, ausfindig gemacht. Hierzu wurden die Jahrgangsstärke und der Fischereiertrag mit Hilfe der Besatzzahlen (Daten Fischereiverwaltung des Kantons Aargau) und den Zeitreihen der einzelnen Mortalitätsfaktoren simuliert. Zudem wurden fünf verschiedene Faktorenkombinationen getestet.

Das beste Resultat ergab das Modell SIMBAL 4.4, das die Jahrgangsstärke aufgrund des Auftretens des Gasblasensyndroms und der Dichte an Phyllopoden (Zoo-

plankton) simuliert. Das bei den Felchenlarven tödlich verlaufende Gasblasensyndrom wird durch eine Sauerstoffsättigung von mehr als 120 % in einer Wassertiefe von 0-3 m verursacht (Bouck 1980). Es kann als Hauptursache für die Schwankungen in der Jahrgangsstärke (Abb. 4a) und im Fischertrag (Abb. 4b) angesehen werden. Außerdem scheinen hohe Dichten an Phyllopoden starke Felchenjahrgänge zu begünstigen. Für beide Faktoren ist die Maisituation entscheidend. Die Zeitreihen der empirisch erfassten und der simulierten Parameter Jahrgangsstärke und Ertrag zeigten keine statistisch signifikanten Unterschiede (t-Test,  $p = 0.05$ , Jahrgangsstärke  $r^2=0.72$ , Ertrag  $r^2=0.58$ ). Das Modell kann aber nicht nur die Jahrgangsstärke und den Ertrag für vergangene Jahre simulieren. Der Ertrag kann auch auf wenige Jahre hinaus prognostiziert werden. Andererseits liefert es Ansätze,

**Abb. 4a und b:** Resultate des Modells SIMBAL 4.4, welches die Jahrgangsstärke (a) und den Ertrag (b) der Hallwilerseefelchen simuliert. Grau sind jeweils die realen Jahreszahlen, schwarz die simulierten Werte.

**Fig. 4a and b:** Results of the model SIMBAL 4.4 that simulates year class strength (a) and harvest (b) of whitefish of Lake Hallwil. Real (grey) and simulated (black) values.



um die Besatzpraxis zu verfeinern: Erstens könnten Vorsommerlinge zurückbehalten werden, falls die Sichttiefe im Mai weniger als 1,5 m beträgt (Ventling-Schwank 1992). Mit Hilfe der Sichttiefe kann die Algenbiomasse und daher das Risiko für das Auftreten des GBS eingeschätzt werden. Zweitens könnte der Besatz über den ganzen Mai verteilt werden, um die Gefahr eines Totalverlustes zu minimieren.

## 5. Fazit

Das Erstellen von Computermodellen ist ein moderner Weg, die Dynamik eines Systems verstehen zu lernen. Der Nutzen solcher Modellen kann sehr groß und die Anwendungsgebiete können vielfältig sein. So lassen sich z. B. kostspielige und naturzerstörende Eingriffe vermeiden, indem sie auf den Bildschirm verlagert werden.

Modelle sind aber nur so gut wie die Daten, die ihnen zugrundeliegen. Zudem zwingt die Komplexität der zu modellierenden Systeme meist zu Vereinfachungen. Diese Beschränkung auf das Wesentliche muss einem immer bewusst sein. Modelle bleiben Modelle und werden nie in der Lage sein, die Wirklichkeit vollständig abzubilden bzw. zu erklären.

Dank moderner Software liegt die Modellbildung nicht mehr zwingend nur in den Händen von Spezialisten. Vielmehr sind Fachleute gefragt, die die Komplexität des zu modellierenden Systems kennen, aber auch über das nötige Grundwissen verfügen, um ein Computermodell zu erstellen und mit Daten zu füttern. Beachtet man die Grenzen von Modellen, besitzt man ein ausgezeichnetes Hilfsmittel, um dynamische Systeme besser zu verstehen und Lösungen wichtiger Probleme auf die Spur zu kommen.

## Literatur

- AquaPlus 1998. SIMFARM-P, Vers. 1.0 – Simulationsmodell zur Schätzung des Ausstosses von Phosphor aus Fischzuchtanlagen.
- AquaPlus, EAWAG 1998. SIMCOR – Systemdynamisches Computermodell zur Simulation der Populationsdynamik von Felchenbeständen. Beispiel: Albelipopulation des Vierwaldstättersees. Kurze Einführung zur Version 1.0, AquaPlus, 13 S.
- Bouck, G.R. 1980. Etiology of gas bubble disease. Trans. Am. Fish. Soc. 109, 703-707.
- Costanza, R., Gottlieb, S.J. 1998. Modelling ecological and economic systems with STELLA: Part II. Ecol. Model. 112, 81-84.
- Enz, C., Dönni, W. 1999. Computermodelle im Dienste der Wildbiologie und Ökologie. Wildbiologie 3/99, 12 S.
- Goodyear, C.P. 1980. Compensation in Fish Populations. Biological monitoring of fish: special session at the 110th Annual meeting of the American Fisheries Society (Louisville) 11, 253-280.
- Hannon, B., Ruth, M. 1997. Modeling Dynamic Biological Systems, Springer, New York.
- Müller, R. 1992. Trophic state and its implications for natural reproduction of salmonid fish. Hydrobiologia 243/244, 261-268.
- Müller, R. 1993. Einige fischereibiologische Aspekte von Seesäuerungen. Fortschr. Fisch.wiss. 11: 43-56.
- Müller, R., Bia, M.M. 1998. Adaptive management of whitefish stocks in lakes undergoing re-oligotrophication: The Lake Lucerne example. Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 50, 391-399.
- Schädler, B., Weingartner, R. 1991. Natürliche Abflüsse 1961-1980. Hydrologischer Atlas der Schweiz, Blatt 5.4.
- Trippel, E.A., Eckmann, R., Hartmann, J. 1991. Potential effects of global warming on whitefish in Lake Constance, Germany. Ambio 20, 226-231.
- Ventling-Schwank, A.R. 1992. Reproduktion und larvale Entwicklungsphase der Felchen (*Coregonus* sp.) im eutrophen Sempachersee. Dissertation, Universität Zürich, 140 S.



## Revision des *Chromidotilapia batesii/finleyi*-Komplexes (Teleostei, Perciformes), mit der Beschreibung einer neuen Gattung und dreier neuer Arten

Revision of the *Chromidotilapia batesii/finleyi*-complex with  
description of a new genus and three new species

Anton Lamboj

Institut für Zoologie der Universität Wien, Abteilung für Evolutionsbiologie,  
Althanstraße 14, A - 1090 Wien, email: anton.lamboj@univie.ac.at

**Zusammenfassung:** Die Cichliden-Arten *Chromidotilapia batesii* und *C. finleyi* werden aufgrund folgender Merkmalskombination von der Gattung *Chromidotilapia* unterschieden und in die Gattung *Benitochromis* gen. nov. gestellt: Vier Öffnungen des laterosensorischen Systems im Lacrimale, drei Infraorbitalknochen, Sexualdimorphismus kaum ausgeprägt, schwarzer Fleck im weichstrahligen Teil der Dorsalis bei allen juvenilen und manchen adulten Exemplaren. Als Typusart wird *Benitochromis finleyi* (Trewavas, 1974) festgelegt; weitere Arten der Gattung sind *B. batesii* (Boulenger, 1901), *B. riomuniensis* (Linke & Staack, 1981), *B. conjunctus* spec. nov., *B. nigrodorsalis* spec. nov. und *B. ufermanni* spec. nov. Alle Arten der Gattung mit Ausnahme von *B. batesii* sind paarbildende, ovophile Maulbrüter mit einem ähnlichen Ab- laichverhalten wie offenbrütende Cichliden. *Benitochromis batesii* ist als einzige Art larvophil maulbrütend und laicht immer in Höhlen. Bei allen Arten, mit Ausnahme von *B. ufermanni*, bei der offensichtlich nur Weibchen Maulbrutpflege betreiben, beteiligen sich beide Geschlechter an der Maulbrutpflege. Weiterhin sind alle Arten durch Kombination metrischer und meristischer Merkmale sowie unterschiedlicher Zeichnungen und Färbungen voneinander abzugrenzen. Im Gegensatz zu allen anderen Arten haben *B. batesii* und *B. ufermanni* senkrechte Streifen am Körper, *B. ufermanni* ist von *B. batesii* durch den wesentlich größeren Sexualdimorphismus und durch eine Tüpfelung über die gesamte Höhe der Caudalis bei Männchen zu unterscheiden. *Benitochromis conjunctus* hat im Gegensatz zu allen anderen Arten in der Körpermitte miteinander verschmelzende Längsstreifen, *B. nigrodorsalis* besitzt schwarze Färbungen und Zeichnungen in der Dorsalis, und *B. finleyi* ist auf Wangen, Kiemendeckeln und Vorderkörper blau glänzend gefärbt. *Benitochromis conjunctus* wurde im westlichen Kamerun, im Einzugsgebiet des mittleren Mungo sowie am östlichen Fuß des Mount Cameroon gefunden. Das Verbreitungsgebiet von *B. nigrodorsalis* liegt im nordwestlichen Kamerun in küstennahen Gebieten sowie im westlichen Bereich des Mount Cameroon und somit westlich bis südwestlich des Verbreitungsgebietes von *B. conjunctus*; *B. ufermanni* ist derzeit nur aus einem kleinen Gebiet im und in der Umgebung des Korup-Nationalparks in Kamerun bekannt. Die Art *Nanochromis riomuniensis* Linke & Staack, 1981 wird aufgrund der typischen Kombination der Merkmale als Art der Gattung *Benitochromis* definiert; die bisher als südliche Form von *Chromidotilapia finleyi* betrachteten Populationen werden aufgrund der Übereinstimmung metrischer und meristischer Werte sowie wegen des zusammenhängenden Verbreitungsgebietes zu *B. riomuniensis* gestellt.

Schlüsselwörter: *Chromidotilapia*, *Benitochromis*, *Benitochromis batesii*, *Benitochromis conjunctus* spec. nov., *Benitochromis finleyi*, *Benitochromis nigrodorsalis* spec. nov., *Benitochromis riomuniensis*, *Benitochromis ufermanni* spec. nov.

**Summary:** The cichlid species *Chromidotilapia batesii* and *C. finleyi* differ from other *Chromidotilapia* species in the combination of the following characters: four openings of the latero-sensory system in the lacrimal bone, three infraorbital bones, sexual dimorphism not or hardly developed, a black spot in the soft part of the dorsal fin visible in all juveniles and some adults. Therefore, the new genus *Benitochromis* is erected for these two species, with the type species *Benitochromis finleyi* (Trewavas, 1974). Further species are *B. batesii* (Boulenger, 1901), *B. riomuniensis* (Linke & Staack, 1981) and the three new species *B. conjunctus* spec. nov., *B. nigrodorsalis* spec. nov., and *B. ufermanni* spec. nov. With the exception of *B. batesii* all species of the genus are pair bounding ovophilic mouthbrooders with a spawning behaviour similar to substrate spawning cichlids. *Benitochromis batesii* is a larvophilic mouthbrooder which always spawns in caves. In *B. ufermanni* only females are brooding. In all other species both sexes are mouthbrooding. Furthermore, the species differ from each other in a combination of various metric and meristic characters, in colouration and in patterns. Only *B. batesii* and *B. ufermanni* have vertical bars on the body. Compared to *B. batesii*, *B. ufermanni* shows a high degree of sexual dichromatism and males have dark spots on the whole caudal fin. In contrast to all other species, *B. conjunctus* possesses conjugating horizontal stripes on the body. *B. nigrodorsalis* has black colouration in the dorsal fin and *B. finleyi* is characterized by an iridescent blue coloration on cheeks, operculum and anterior part of the body. *Benitochromis conjunctus* is known only from West Cameroon; here it lives in tributaries (rivers and creeks) of the middle part of the Mungo River and in creeks east of Mount Cameroon. *Benitochromis nigrodorsalis* is found in north-western parts of Cameroon, near the coast as well as in the west of Mount Cameroon. Thus, this species occurs west and south-west of the distribution of *B. conjunctus*. *Benitochromis ufermanni* seems to be endemic in a small region in and around the Korup National Park in Cameroon. *Nanochromis riomuniensis* Linke & Staack, 1981 possesses the typical characters of *Benitochromis* and is therefore defined as the sixth species of this genus. It is suggested that specimens hitherto regarded as southern population of *B. finleyi* belong to *B. riomuniensis*, as metric and meristic data coincide and areas of distribution of both species are continuous.

**Keywords:** *Chromidotilapia*, *Benitochromis*, *Benitochromis batesii*, *Benitochromis conjunctus* spec. nov., *Benitochromis finleyi*, *Benitochromis nigrodorsalis* spec. nov., *Benitochromis riomuniensis*, *Benitochromis ufermanni* spec. nov.

## 1. Einleitung

Die Arten der Gattung *Chromidotilapia* Boulenger, 1898 gehören zur Gruppe der chromidotilapiinen Cichliden *sensu* Greenwood (1987). Zu dieser Gruppe werden derzeit folgende Gattungen gerechnet: *Thysochromis* Daget, 1988, *Chromidotilapia* Boulenger, 1898, *Limbochromis* Greenwood, 1987, *Parananochromis* Greenwood, 1987, *Nanochromis* Pellegrin, 1904, *Pelvicachromis* Thys van den Audenaerde, 1968 und *Dirandu* Lamboj & Snoek, 2000. Das Verbreitungsgebiet der *Chromidotilapia*-Arten erstreckt sich von Westafrika vom Einzugsgebiet des Niger in Guinea bis nach Zentralafrika in das

System des Kongo-Flusses. Im Einzugsgebiet des Kongo ist lediglich die am weitesten im Osten vorkommende Art *C. sebhoutedeni* Poll & Thys van den Audenaerde, 1967 zu finden. Alle Arten sind Fische der Süßgewässer; bevorzugt werden Fließgewässer in Waldgebieten besiedelt. Nach Thys van den Audenaerde (1968), Greenwood (1987) und Lamboj (2000) ist die Gattung *Chromidotilapia* durch folgende Merkmale gekennzeichnet: Die folgenden ersten fünf Merkmale sind generell für die chromidotilapiine Cichliden bestimmend, die restlichen in ihrer Kombination auf die Gattung *Chromidotilapia* beschränkt: 1) Kissenförmige Gewebepolster lateral neben den oberen Pha-

ryncknochen. 2) Unicuspide äußere Zähne in beiden Kiefern. 3) Im Unterkiefer einige Zähne im anterolateralen Bereich nach hinten und nicht buccal gebogen. 4) Keine Mikrokiemenreusendornen auf den Basen der Kiemenblättchen. 5) Tuberkelartige äußere Kiemenreusendornen des ersten Kiemenbogens im Bereich der Ceratobranchialia. 6) Fünf Öffnungen des laterosensorischen Systems im Lacrimale (Ausnahme *C. finleyi* [Greenwood 1987]). 7) Die posterior orientierten Zähne im anterolateralen Bereich des Unterkiefers sind nur bei größeren Individuen zu finden. 8) 25-29 Schuppen in der Längsreihe. 9) Die neurocraniale Apophyse ist vom *Tilapia*-Typ (Regan 1920, Greenwood 1978). 10) Der Hinterrand der Caudalis, die abgestutzt bis leicht gerundet sein kann, zeigt keinen oder einen nur mäßigen Sexualdimorphismus. Dorsalis mit 14-17 Hartstrahlen, Anals mit 3 Hartstrahlen. 11) 24-25 Wirbel, davon 12-14 abdominal, 12-13 caudal. 12) Maulbrüter. 13) Adulte Weibchen mit einem deutlichen, metallisch glänzenden Bereich in der Dorsalis. 14) 14-16 Schuppen um den Schwanzstiel. 15) Erster Weichstrahl der Ventralis der längste dieser Flosse in beiden Geschlechtern.

Im Zuge meiner Bearbeitung chromidotilapiiner Cichliden konnte ich bei insgesamt drei Arten der Gattung Abweichungen in den von Greenwood (1987) genannten und für die Gattung charakteristischen Merkmalen feststellen. Dies deutet darauf hin, daß die Gattung *Chromidotilapia* nicht so homogen ist wie bisher angenommen.

## 2. Material und Methoden

### 2.1. Abkürzungen

BMNH = British Museum (Natural History) (London, Großbritannien), MRAC = Musée Royal de l'Afrique Centrale (Tervuren, Belgien), NMW = Naturhistori-

sches Museum Wien (Wien, Österreich), USNM = United States National Museum (Washington, USA), M = Männchen, W = Weibchen, Ex = Exemplar unbestimmten Geschlechtes, KL = Kopflänge, SL = Standardlänge.

### 2.2. Methoden

Eigene Aufsammlungen erfolgten mittels großer Handkescher.

Untersuchungen an konserviertem Material wurden nach Barel et al. (1977) durchgeführt.

Die Fische wurden zunächst 4 bis 7 Tage in 10 % Formalin fixiert, danach drei Tage in destilliertem Wasser gewässert und anschließend über 25%- und 50%-Alkohol in 75 %-Alkohol aufbewahrt.

Knochen- und Knorpelfärbungen folgen der Methode nach Dingerkus und Uhler (1977) in der Vereinfachung nach Plösch (1991).

Messungen wurden mit einer Schieblehre mit Digitalanzeige „Unicraft“ (Anzeigefehler  $\pm 0,3$  mm) durchgeführt.

Das Fortpflanzungsverhalten wurde in Aquarien mit Grundflächen zwischen  $30 \times 70$  und  $50 \times 120$  cm mit einem Fassungsvermögen zwischen 60 und 240 l beobachtet.

Alle Aquarien waren mit einer Bodenschicht aus feinem Sand ausgestattet. Verstecke oder Höhlen wurden in Form von Steinaufbauten, halbierten Blumentöpfen und durch Bepflanzung geboten.

Die Hälterungstemperaturen wurden den Werten aus den natürlichen Verbreitungsgebieten angeglichen und bewegten sich zwischen 24 °C und 26 °C.

Beleuchtet wurde ohne saisonale Schwankungen für 12,5 h pro Tag.

Vergesellschaftungen einzelner Paare erfolgten teilweise mit anderen Exemplaren derselben Art, mit klein bleibenden westafrikanischen Salmeln (Characidae: *Brycinus longipinnis*, *Micralestes interruptus*;

Distichodidae: *Nannocharax parvus*, *Neolebias ansorgii*, *Nannaethiops unitaeniatus*), mit Lebendgebärenden Zahnkarpfen (Poeciliidae: Arten der Gattungen *Xiphophorus* und *Poecilia*) oder mit afrikanischen Eierlegenden Zahnkarpfen (Cyprinodontidae: verschiedene Arten aus den Gattungen *Aphyosemion* und *Epiplatys*). Während der Fortpflanzung wurden die Paare an einzelnen Tagen – willkürlich über den Brutverlauf verteilt – in Abständen von einer Stunde beobachtet und das Brutpflegeverhalten jeweils 10 min beobachtet und schriftlich festgehalten. An anderen Tagen wurde sporadisch ein oder mehrmals jeweils 10 min beobachtet und protokolliert. Statistische Vergleiche wurden mit dem Programm SPSS, Version 7.5 durchgeführt. Originaldaten wurden mittels Hauptkomponentenanalyse (Principal Component Analysis) zu nicht korrelierten Faktoren (Hauptkomponenten) reduziert. Die Verteilung der Arten entlang der Faktorenachsen wurde graphisch dargestellt und die Unterschiede wurden mittels Kruskal-Wallis-Test geprüft. Die Unterschiede in den Mittelwerten zwischen jeweils zwei Arten wurden mittels Mann-Whitney-U-Test auf Signifikanz geprüft. In die Hauptkomponentenanalyse wurden Exemplare aus allen Arten der Gattung *Benitochromis* einbezogen; die Anzahl pro Art ist bei den Abb. 18 und 19 angeführt.

### 2.3. Material

*B. batesii*: 23 Exemplare  
BMNH 1901.8.1:158-160 (Typenserie), 3 Ex. SL 55,5-94,2 mm, French Congo, Benito River, G.F. Bates; MRAC 92-144-P-73-109, 3 M + 4 W + 3 Ex. SL 44,4-90,3 mm (hiervon 1 M SL 79,1 mm und 1 W SL 77,30 mm nach Messung und Zählung für Knochen- und Knorpelfärbung verwendet), Kamerun, Moyo, A. Kamden

1989; NMW 94513, 1 W SL 71,16, Kamerun, Lobe, A. Lamboj und J. Backes 1993; NMW 94514, 3 M + 2 W + 2 Ex. SL 39,4-54,5 mm, Kamerun, Lobe, A. Lamboj und J. Backes 1993; NMW 94515, 1 M SL 69,7 mm, Kamerun, Bonandique, A. Lamboj, G. Marschitz und E. Martin 1995.

*B. finleyi*: 19 Exemplare

BMNH.1973.5.14.553 (Holotypus), 1 M SL 70,9 mm, Kamerun, Kotto, R.H.L. Disney 1970;  
BMNH 1973.5.14:555 (Paratypus), 1 M SL 62,5 mm, Kamerun, Mungo, R.H.L. Disney 1970; BMNH 1973.5.14:556-562 (Paratypen), 4 M + 1 W + 1 Ex. SL 48,1-75,6, Kamerun, Blackwater, R.H.L. Disney 1970; BMNH 1973.5.14:563-566 (Paratypen), 1 M + 1 W + 2 Ex. SL 49,1-61,9 mm, Kamerun, Wowe, R.H.L. Disney 1970; BMNH 1973.5.14:568-571 (Paratypen), 2 Ex. SL 43,8+45,9 mm, Kamerun, Kotto, R.H.L. Disney 1970; BMNH 1973.5.14:572 (Paratypus), 1 Ex. SL 30,5 mm, Kamerun, Kobe, R.H.L. Disney 1970; BMNH 1973.5.14:575-576 (Paratypen), 2 Ex. SL 39,4+68,0 mm, Kamerun, Menece, R.H.L. Disney 1970; NMW 94520, 1 W SL 62,1 mm, Kamerun, Mungo, A. Lamboj, G. Marschitz und E. Martin 1995.

*B. riomuniensis*: 29 Exemplare

MRAC 173290 (Holotypus), 1 M SL 63,4 mm, Rio Muni, Rio Ekuko, B. Roman 1967; MRAC 173297 (Allotypus), 1 W SL 59,5 mm, Rio Muni, Rio Ekuko, B. Roman 1967; MRAC 173291-296 (Paratypen), 6 M SL 49,7-55,3 mm (hiervon 1 M SL 50,0 mm nach Messung und Zählung für Knochen- und Knorpelfärbung verwendet), Rio Muni, Rio Ekuko, B. Roman 1967; MRAC 173298-303 (Paratypen), 6 W SL 41,8-60,5 mm, Rio Muni, Rio Ekuko, B. Roman 1967; MRAC 92-144-P-155-166, 4 M + 1 W SL 44,3-55,1 mm (davon 1 W SL 55,1 mm nach Messung und Zählung für Knochen- und

Knorpelfärbung verwendet), Kamerun, River Bongola, A. Kamden 1989; MRAC 92-144-P-179-193, 4 M + 1 W SL 47,5-73,6 mm (hiervon 1 M SL 64,8 mm nach Messung und Zählung für Knochen- und Knorpelfärbung verwendet), Kamerun, River Ngoma, A. Kamden 1990; NMW 94511, 1 M SL 65,0 mm, Kamerun, Kienke-System, A. Lamboj und J. Backes 1993; NMW 94512, 2 M + 2 W SL 49,5-63,3 mm, Kamerun, Lobe-System, A. Lamboj und J. Backes 1993.

*B. conjunctus* spec. nov.: 25 Exemplare MRAC 99-31-P-18 (Holotypus), 1 M SL 69,8 mm, Kamerun, Muyuka, A. Lamboj und J. Backes 1993; MRAC 92-144-P02650277 (Paratypen), 5 M + 5 W + 3 Ex SL 33,7-70,9 mm, Kamerun, Mile 29, A. Kamden 1987; MRAC 99-31-P-19-24 (Paratypen), 3 M + 3 W SL 50,7-66,4 mm, Kamerun, Muyuka, A. Lamboj und J. Backes 1993; NMW 94517 (Paratypus), 1 W SL 55,4 mm, Kamerun, Muyuka, A. Lamboj und J. Backes 1993; NMW 94518 (Paratypen), 2 W SL 64,7-73,3 mm, Kamerun, Muyuka, A. Lamboj, G. Marschitz und E. Martin 1995; NMW 94519 (Paratypen), 1 M + 1 W SL 40,7-57,3 mm, Kamerun, Mile 29, A. Lamboj, G. Marschitz und E. Martin 1995.

*B. nigrodorsalis* spec. nov.: 12 Exemplare MRAC 99-31-P-13 (Holotypus), 1 M SL 64,7 mm, Kamerun, Moliwe, A. Lamboj, G. Marschitz und E. Martin 1995; MRAC 99-31-P-14-17 (Paratypen), 2 W + 2 Ex SL 45,3-78,0 mm, Kamerun, Moliwe, A. Lamboj, G. Marschitz und E. Martin 1995; NMW 94516 (Paratypen), 2 M + 1 W + 4 Ex SL 45,4-64,3 mm, Kamerun, Moliwe, A. Lamboj, G. Marschitz und E. Martin 1995.

*B. ufermanni* spec. nov.: 11 Exemplare MRAC 99-31-P-25 (Holotypus), 1 M SL 80,3 mm, Kamerun, Mundemba, U. Schliewen und J. Freyhof, 1992; MRAC 92144-P-0330-0333 (Paratypen), 3 M SL 69,3-75,0 mm, Kamerun, Korup-Park, A.

Kamden 1991; NMW 94521 (Paratypus), 1 M SL 62,3 mm, Kamerun, Mundemba, U. Schliewen und J. Freyhof 1992; USNM 362231 (Paratypen), 3 M + 3 W SL 58,2-72,5 mm, Kamerun, Upper Ndian, bordering Korup 05° 56' 00" Nord, 08° 56' 30" West, G. M. Reid 1988.

*C. cavalliensis*: 10 Exemplare MRAC 168574 (Holotyp), 1 W, SL 67 mm, Cote d'Ivoire, Cavally-River, A. Lamboj und J. Freyhof 1998; MRAC 93-119-P-0024-0025, 1 M + 1 W, SL 66,9 + 67,8 mm, Cote d'Ivoire, Cavally-River, A. Lamboj und J. Freyhof 1998; MRAC 99-31-P-1-3, 2 M + 1 W, SL 57,3-69,3 mm, Cote d'Ivoire, Cavally-River, A. Lamboj und J. Freyhof 1998; NMW 91-426, 2 M + 2 W, SL 59,2-71,9 mm, Cote d'Ivoire, Cavally River, A. Lamboj und J. Freyhof 1998.

*C. elongata*: 43 Exemplare MRAC 91-68-P-2391-394, 1 M (Holotyp) SL 66,4 mm Congo, Mpoulou, G. Teugels und V. Mamonekene 1991; MRAC 91-68-P-2118, 1 M, SL 51,8 mm, Congo, Loukoula, G. Teugels und V. Mamonekene 1991; MRAC 91-68-P-2119, 1 M, SL 84,7 mm, Congo, Loukoula, G. Teugels und V. Mamonekene 1991; MRAC 91-68-P-2138, 1 M, SL 60,4 mm, Congo, Mavemba, G. Teugels und V. Mamonekene 1991; MRAC 91-68-P-2256-257, 2 Ex., SL 33,2 + 42,4 mm, Congo, Loukoula, G. Teugels und V. Mamonekene 1991; MRAC 91-68-P-2383-389, 4 M + 2 W + 1 Ex., SL 54,8-70,4 mm, Congo, Mpoulou, G. Teugels und V. Mamonekene 1991 (davon 1 M SL 67,2 mm nach Messung und Zählung für Knochen- und Knorpelfärbung verwendet); MRAC 91-68-P-2391-394, 2 M + 1 W, SL 57,7-63,8 mm, Congo, Mpoulou, G. Teugels und V. Mamonekene 1991; MRAC 91-68-P-2395, 1 W, SL 77,8 mm, Congo, Nkoundi, G. Teugels und V. Mamonekene 1991; MRAC 91-92-P-292-297, 4 W + 2 Ex, SL 40,5-63,6 mm, Congo, Loeme, V. Mamonekene 1991; AMNH, 3 M + 2 W + 7 Ex, SL

38,7-77,1 mm, Congo, Loukula, A. Lamboj, V. Mamonekene, G. Pallin und A. Sieder, 1996 (davon 1 M SL 77,1 mm nach Messung und Zählung für Knochen- und Knorpelfärbung verwendet); MRAC 91-68-P-2136-137, 2 Ex., SL 38,5 + 42,3 mm, Congo, Mavemba, G. Teugels und V. Mamonekene 1991; MRAC 91-68-P-2121-125, 1 M + 2 W + 2 Ex., SL 38,5-73,2 mm, Congo, Mavemba, G. Teugels und V. Mamonekene 1991; MRAC 91-68-P-2396, 1 M, SL 49,7 mm, Congo, Mpoulou, G. Teugels und V. Mamonekene 1991;

*C. g. guntheri*: 56 Exemplare  
MRAC 73-05-P-268-73, 3 M + 3 W, SL 65,0-81,2 mm, Ghana, Abono/Lake Bosumtwi; MRAC 73-7-P-380-389, 4 M + 1 W, SL 65,0-82,9 mm, Ghana; MRAC 73-13-P-366-389, 9 Ex., SL 39,4-98,3 mm, Togo, Misahohe; MRAC 86-13-P-138-153, 10 Ex., SL 19,7-111,0 mm, Côte d'Ivoire, Riv. Blé/Dodo; MRAC 87-18-P-4782-805, 10 Ex., SL 24,8-106,0 mm, Côte d'Ivoire, Mankono; MRAC 87-18-P-4816-835, 10 Ex., SL 34,3-91,67 mm, Ghana, Akenkro; NMW 7740, 1 W, SL 80,3 mm, Cameroon, Bakoko; NMW 91428, 1 M + 1 W, SL 67,0 mm + 70,2 mm, Côte d'Ivoire, Assinie; NMW 914129 2 M + 1 W, SL 63,5-101,98 mm, Ghana, Kibi.

*C. g. loennbergii*: 5 Exemplare  
MRAC 73-5-P-4955-979, 2 M + 3 W, SL 68,2-76,0 mm, Cameroon, Barombi-Kotto.

*C. kingsleyae*: 21 Exemplare  
BMNH 1896.5.5:36 (Lectotypus), 1 M, SL 84,8 mm, Gabun, Oogoue; BMNH 1867.5.3:1, (Paratypus), 1 M, SL 93,8 mm, Gabun, Oogoue; BMNH 1899.3.2:6, (Paratypus), 1 M, SL 93,0 mm, Gabun, Oogoue; MRAC 73-2-P-2136, 1 M, SL 48,72 mm, Gabun, Bon Esperance, Thys van den Audenaerde 1963; MRAC 80-54-P-907-909, 1 M + 1 W, SL 79,3 + 49,5 mm, Gabun, Route Tchibanga-Mayumba, E. Pürzl 1980; MRAC 80-54-P-1368, 1 M, SL 54,6 mm, Gabun, Boumango, E. Pürzl 1980; MRAC 84-18-P-16-17, 2 M, SL 125,8 + 126,6 mm, Gabun, Lac Ezanga, T. Roberts 1978; AMNH 227333, 5 M SL 79,2-92,1 mm, Gabun, A. Lamboj, A. Weissenbacher, R. Guggenbühl und P. Sewer 1995; AMNH 227334, 1 M + 1 W + 2 Ex. SL 35,2-80,9 mm, Gabun, Okano, A. Lamboj, A. Weissenbacher, R. Guggenbühl und P. Sewer 1995; AMNH 227335, 1 M + 1 W, SL 67,93-93,09 mm, Gabun, A. Lamboj, A. Weissenbacher, R. Guggenbühl und P. Sewer 1995.

*C. linkei*: 12 Exemplare  
MRAC 92-144-P-250-261, 5 M + 7 W, SL 48,3-77,2 mm, Cameroon, Route Yabassi-Yingui, J. L. Amiet & A. Kamden 1992.

*C. mamonekenesi*: 53 Exemplare  
AMNH 227331 (Holotyp), 1 M, SL 79,9 mm, Congo, Loubomo, A. Lamboj, V. Mamonekene, G. Pallin und A. Sieder; MRAC 90-57-P-876, 1 W, SL 66,9 mm, Congo, Loubomo, G. Teugels, L. de Vos und J. Snoeks 1990; aus MRAC 91-68-P-2264-378 1 M + 1 W + 1 Ex, SL 42,1-66,1 mm, Congo, Mbamba, G. Teugels und V. Mamonekene 1991 (nach Messung und Zählung für Knochen- und Knorpelfärbung verwendet); MRAC 91-68-P-2379-380, 2 W, SL 65,38 + 72,15 mm, Congo, Loubomo, G. Teugels und V. Mamonekene 1991; MRAC 91-79-P-337-339, 1 M + 2 Ex., SL 41,6-65,5 mm, Congo, Loukenene, T. Roberts 1986; MRAC 92-125-P-0595-0599, 2 M + 3 W, SL 71,2-89,1 mm, Congo, Kilemba, V. Mamonekene 1991; AMNH, 3 M + 2 W + 1 Ex., SL 54,2-82,7 mm, Congo, Mpoulou, A. Lamboj, V. Mamonekene, G. Pallin und A. Sieder, 1996; MRAC 78-22-P-1060, 1 Ex., SL 37,9 mm, Congo, Route Louombo-Loudima, Wachters 1978; aus MRAC 91-68-P-2139-255, 5 M + 7 W + 3 Ex., SL 19,0-75,4 mm, Congo, Moubakou, G. Teugels und V. Mamonekene 1991; aus MRAC 91-68-P-2264-378, 4 M + 5 W + 3 Ex., SL 22,5-84,1 mm, Congo, Mbamba, G. Teugels

und V. Mamonekene 1991; MRAC 91-68-P-2379-380, 2 W, SL 65,4+72,2 mm, Congo, Loubomo, G. Teugels + V. Mamonekene 1991; MRAC 91-68-P-2381-382, 1 M, SL 83,2 mm, Congo, Loubomo, G. Teugels und V. Mamonekene 1991; MRAC 91-79-P-334-336, 1 M, SL 69,4 mm, Congo, Kouilou-Niarie, T. Roberts 1986.

*C. schoutedeni*: 32 Exemplare

MRAC 56430 (Holotyp), 1 M, SL 67,7 mm, Zaire, Shabunda, Braun 1938; MRAC 56434 (Allotyp), 1 W, SL 49,0 mm, Zaire, Shabunda, Braun 1938; MRAC 56435-437, 3 W, SL 48,5-51,2 mm, Zaire, Shabunda, Braun 1938; MRAC 56431-433, 3 M, SL 53,0-64,4 mm, Zaire, Shabunda, Braun 1938; MRAC 124596, 1 W, SL 66,1 mm, Zaire, Yangambi, A. Hulot 1948; MRAC 124597, 1 W, SL 63,0 mm, Zaire, Yato-engo, A. Hulot, 1949; MRAC 124598-599, 1 M + 1 W, SL 64,3 + 65,2 mm, Zaire, Yangambi, A. Hulot 1947; MRAC 154359-360, 2 M, SL 46,1 + 50,3 mm, Zaire, Nyangwe, J. Lambert 1957; MRAC 86-20-P-28-31, 1 M + 2 W, SL 72,5-89,1 mm, Zaire, Kisangani, A. Kimbembe 1985-86; MRAC 89-43-P-3270-271, 1 M, SL 71,5 mm, Zaire, Riv. Anokoko, L. de Vos et al. 1989; MRAC 89-43-P-3672-673, 2 Ex., SL 31,7 + 32,4 mm, Riv. Kahamba, L. de Vos 198; MRAC 89-43-P-3275, 1 M, SL 82,8 mm, Zaire, Riv. Lubilu, L. de Vos & M. Katembo 1989; MRAC 89-43-P-3276-277, 1 M + 1 W, SL 48,4 + 56,7 mm, Zaire, Riv. Omomio, L. de Vos 1989; MRAC 89-43-P-3282, 1 Ex., SL 27,8 mm, Zaire, Louba, L. de Vos 1989; MRAC 89-43-P-3283-284, 1 M + 1 W, SL 60,0 + 60,4 mm, Zaire, Kindu, L. de Vos 1989; MRAC 89-43-P-3285-289, 2 M + 1 Ex., SL 32,2-45,5 mm, Zaire, Riv. Lubilu, L. de Vos & A. Katembo 1989; MRAC 89-43-P-3290-292, 2 M + 1 W, SL 36,0-44,3 mm, Zaire, Riv. Oso, L. de Vos 1989.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1. *Benitochromis* gen. nov.

Typusart: *Benitochromis finleyi* (Trewavas, 1974), Typus siehe Abb.1.

Etymologie: Der Gattungsname setzt sich zusammen aus dem Fluss Benito in Rio Muni (Äquatorial Guinea), woher die Exemplare stammen, die 1901 durch Boulenger der Art *B. batesii* (damals *Pelmatochromis batesii*) zugeordnet worden sind, und aus Chromis (chróma, gr. = Farbe).

Diagnose der Gattung: Kleine bis mittelgroße chromidotilapiine Cichliden, mäßig schlank mit einer Körperhöhe zwischen 30,2 und 41,6 %SL. Das größte untersuchte Exemplar besitzt eine SL von 94,2 mm. Körperlänge mäßig eiförmig. Kopf mit leicht gerundetem Profil und relativ groß (33,3-39,1 %SL).

Gut ausgebildete symmetrische Gewebepolster, die unmittelbar vor den oberen Pharynxknochen vom Schlunddach über den Kiemenbögen in den Pharynx ragen. Im Lacrimale vier Öffnungen des laterosensorischen Systems. Augenring vollständig; außer dem Lacrimale drei Augenringknochen vorhanden (Abb. 2).

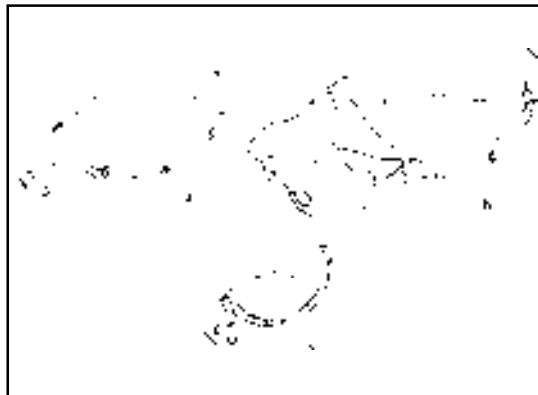
Bei größeren Exemplaren im vorderen seitlichen Bereich des Unterkiefers einige nach hinten und nicht nach innen gebogene Zähne. Ansonsten einspitzige Kieferzähne, die bei größeren Exemplaren von der Seite konisch aussehen, aber einen elliptischen Querschnitt aufweisen. Unterer Pharynxknochen dreieckig und mäßig dicht bis dicht mit unicuspiden (Randbereiche links und rechts) und asymmetrisch bicuspiden Zähnen (Zahnfeld Mitte) bedeckt (Abb. 3).

Die Kiemenreusendornen auf dem äußersten Kiemenbogen sind im Bereich der Ceratobranchialia tuberkelartig geformt. Keine Mikrokiemenreusendornen vorhanden. Zwischen 12 und 17 Kiemenreusendornen auf dem äußersten Kiemenbogen möglich, wobei auf dem Ceratobranchia-



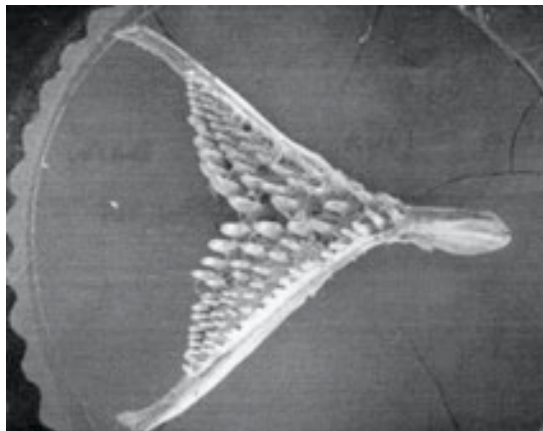
**Abb. 1:** Holotyp von *B. finleyi* (Trewavas, 1974); Typus der Gattung *Benitochromis* gen. nov. BMNH 1973.5.14.553; Männchen, SL = 70,9 mm.

**Fig. 1:** Holotype of *B. finleyi* (Trewavas, 1974); Type of *Benitochromis* gen. nov. BMNH 1973.5.14.553; male, SL = 70.9 mm



**Abb. 2 a-c:** Lacrimalia mit Infraorbitalia von a) *B. finleyi* (NMW 94520, Weibchen, SL = 62,1 mm), b) *B. batesii* (MRAC 92-144-P-19-35, Weibchen, SL = 77,3 mm), c) *B. riomuniensis* (MRAC 173291-296, Männchen, SL = 50,0 mm). Maßstrich = 5 mm.

**Fig. 2 a-c:** Lacrimalia with infraorbital bones of a) *B. finleyi* (NMW 94520, female, SL = 62.1 mm), b) *B. batesii* (MRAC 92-144-P-19-35, female, SL = 77.3 mm), c) *B. riomuniensis* (MRAC 173291-296, male SL = 50.0 mm). Scale bar = 5 mm.



**Abb. 3:** Unterer Pharynxknochen von *B. finleyi*; NMW 94520, Weibchen, SL = 62,1 mm (REM-Photo: R. Riehl).

**Fig. 3:** Lower pharyngeal bone of *B. finleyi*; NMW 94520, female, SL = 62.1 mm (SEM-Photo: R. Riehl).

le zwischen 8-12 und auf dem Epibranchiale 4-7 Kiemenreusendornen vorhanden sein können.

Seitenlinien (obere und untere gemeinsam) mit insgesamt 23 bis 29 durchbohrten Schuppen. Obere Seitenlinie durchgehend; am höchsten Punkt bei etwa der achten Schuppe mit Pore durch zwei große und eine kleine Schuppe bis eineinhalb Schup-

pen von der Basis der Dorsalis entfernt und an ihrem caudalen Ende von der Dorsalis durch eine große und eine kleine Schuppe oder durch eine einzige bis eine halbe Schuppe getrennt. Brustschuppen kleiner als die des Bauches oder der Flanken. Auf den Wangen drei bis vier Reihen Schuppen. Körperschuppen cycloid. 16 Schuppen um den Schwanzstiel.



Die Form der Caudalis zeigt keinen Geschlechtsdimorphismus; der hintere Rand ist entweder leicht gerundet oder weist bei *C. batesii* selten eine kurze lappige Ausbuchtung im oberen Teil auf. Die Dorsalis besitzt 14-16 Stachel- und 8-11 Weichstrahlen, die Anals 3 Stachel- und 6-8 Weichstrahlen.

Der erste Weichstrahl der Ventralis ist bei adulten Exemplaren beider Geschlechter der längste Flossenstrahl dieser Flosse und kann über den Beginn der Basis der Anals reichen.

Insgesamt 24 bis 25 Rückenwirbel, davon 12-14 abdominal, 12 oder 13 caudal.

Alle Arten sind maulbrütend.

Sexualdimorphismus nicht vorhanden oder nur sehr gering, Sexualdichromatismus aber vorhanden. Beide Geschlechter können etwa gleich groß werden. Adulte Weibchen zeigen eine intensive, chromglänzende Färbung in der Rückenflosse, die bei Männchen nicht oder wesentlich schwächer ausgebildet ist. Männchen besitzen im weichstrahligen Teil von Dorsalis und Anals sowie in der Caudalis meist eine Tüpfelzeichnung, die bei Weibchen nicht oder nur undeutlich vorhanden ist. Zusätzlich sind auch andere, artabhängige Geschlechtsunterschiede in Färbung und Zeichnung möglich.

Bei allen juvenilen sowie manchen adulten Exemplare ein schwarzer Fleck im weichstrahligen Bereich der Dorsalis.

Verbreitungsgebiet: Südwestliches Nigeria (Cross River-Gebiet), gesamtes Westkamerun, Rio Muni und Fernando Poo, nordwestliche Gebiete von Gabun.

### 3.2. Arten

#### 3.2.1. *Benitochromis batesii* (Boulenger, 1901)

Zeigt alle gattungstypischen Merkmale; metrische und meristische Daten siehe Tabelle 1.

Beschreibung von Form und Färbung oder Abbildungen siehe Boulenger (1901), Trewavas (1974), Linke und Staack (1993) sowie Lamboj (1998). Sexualdimorphismus nicht vorhanden, Sexualdichromatismus in den meisten Populationen sehr schwach ausgeprägt. Männchen meist mit roter Strichel- und Punktezeichnung im weichstrahligen Teil der Dorsalis, manchmal auch in der oberen Hälfte der Caudalis; Weibchen mit chromfarbig glänzenden Bereichen und bisweilen roten Linien im weichstrahligen Teil der Dorsalis und in der oberen Hälfte der Caudalis. Männchen siehe Abbildung 4.

**Abb. 4:** Männchen von *B. batesii* Lobe-System, Kamerun, im Aquarium.

**Fig. 4:** Male of *B. batesii*, Lobe system, Cameroon, in the aquarium.



**Tab. 1:** Metrische und meristische Daten von *Benitochromis batesii* (Boulenger, 1901).  
**Tab. 1:** Metric and meristic data of *Benitochromis batesii* (Boulenger, 1901).

Prozente der Standardlänge	N	Min.	-	Max.	MW	SA
Körperhöhe	23	31,9	-	41,6	35,8	2,7
Kopflänge	23	33,3	-	39,2	36,0	1,4
Schwanzstiellänge	23	11,6	-	14,9	13,6	0,8
Schwanzstielhöhe	23	14,4	-	17,2	15,6	0,7
Länge Basis Dorsalis	23	53,5	-	60,5	56,7	2,0
Länge Basis Analis	23	16,2	-	19,4	17,5	0,8
Distanz Schnauze-Ansatz Dorsalis	23	28,2	-	36,9	33,1	1,9
Distanz Schnauze-Ansatz Analis	23	67,3	-	76,1	69,8	2,0
Distanz Schnauze-Ansatz Pectoralis	23	35,3	-	42,7	38,3	1,8
Distanz Schnauze-Ansatz Ventralis	23	37,2	-	43,2	40,1	1,5
Prozente der Kopflänge						
Kopfhöhe	23	57,7	-	71,7	65,4	4,2
Schnauzenlänge	23	27,0	-	39,6	30,1	2,8
Augendurchmesser	23	23,6	-	31,1	27,3	2,1
Postorbitallänge	23	36,8	-	45,3	42,2	1,7
Interorbitaldistanz	23	20,1	-	26,9	23,8	2,1
Prozente der Schwanzstielhöhe						
Schwanzstiellänge	23	73,5	-	97,5	87,8	6,4
Meristische Daten						
Schuppen der Seitenlinie oben	23	18	-	21		
Schuppen der Seitenlinie unten	23	5	-	9		
Schuppen der Seitenlinie gesamt	23	23	-	29		
Schuppen um Schwanzstiel	23		16			
Hartstrahlen Dorsalis	23	14	-	16		
Weichstrahlen Dorsalis	23	9	-	11		
Hartstrahlen Analis	23		3			
Weichstrahlen Analis	23	7	-	8		
Weichstrahlen Pectoralis	23	12	-	14		
Hartstrahlen Ventralis	23		1			
Weichstrahlen Ventralis	23		5			
Kiemeneusendornen auf dem ersten äußersten Kiemenbogen	13	12	-	16		

Juvenile und semiadulte Exemplare zeigen immer, adulte manchmal den gattungstypischen schwarzen Fleck im weichstrahligen Bereich der Dorsalis. Eine Beschreibung des Brutpflegeverhaltens findet sich bei Lamboj (1986, 1995, 1998), Linke und Staack (1993) sowie Weissenbacher (1996); als einzige Art der Gattung ist diese Art larvophil maulbrütend und in Höhlen an der Decke laichend.

**Verbreitung:** Südwest-Kamerun über Rio Muni bis Nordwest-Gabun, möglicherweise Fernando Poo (Thys van den Audenaerde 1967), siehe jedoch auch Trewavas (1974) sowie Verbreitung bei *B. nigrodorsalis* in dieser Arbeit.

### 3.2.2. *Benitochromis conjunctus* spec. nov.

**Diagnose:** Kleiner bis mittelgroßer chromidotilapiiner Cichlide. Kopf leicht ge-

rundet, mit geradem bis leicht konvexem Stirnprofil. Körperhöhe (33,1-38,8 %SL) größer als bei *B. riomuniensis*; Kopflänge (34,7-38,1 %SL) größer als bei *B. nigrodorsalis*; Schwanzstiellänge (10,8-14,1 %SL) kleiner als bei *B. batesii*, *B. finleyi* und *B. riomuniensis*; Schwanzstielhöhe (13,8-16,2 %SL), kleiner als bei *B. batesii* und größer als bei *B. ufermanni*; Basis der Dorsalis (51,4-60,6 %SL) kürzer als bei *B. riomuniensis*; Basis der Analis (15,4-19,4 %SL) kürzer als bei *B. nigrodorsalis* und *B. ufermanni*; Prädorsaldistanz (30,8-37,0 %SL) größer als bei *B. finleyi* und kleiner als bei *B. ufermanni*; Präanaldistanz (68,9-73,7 %SL) größer als bei *B. nigrodorsalis*;

**Tab. 2:** Metrische und meristische Daten von *Benitochromis conjunctus* spec. nov.

**Tab. 2:** Metric and meristic data of *Benitochromis conjunctus* spec. nov.

Holotypus		Typenserie gesamt				
Prozente der Standardlänge		N	Min.	-	Max.	MW SA
Körperhöhe	36,9	25	33,1	-	38,8	36,4 1,3
Kopflänge	35,7	25	34,7	-	38,1	36,2 0,9
Schwanzstiellänge	13,1	25	10,8	-	14,1	13,0 1,0
Schwanzstielhöhe	16,2	25	13,8	-	16,2	15,1 0,6
Länge Basis Dorsalis	60,6	25	51,4	-	60,6	55,6 2,1
Länge Basis Analis	17,9	25	15,4	-	19,4	18,0 1,0
Distanz Schnauze-Ansatz Dorsalis	31,7	25	30,8	-	37,0	34,5 1,8
Distanz Schnauze-Ansatz Analis	71,0	25	68,9	-	73,7	71,3 1,5
Distanz Schnauze-Ansatz Pectoralis	38,3	25	36,7	-	41,4	38,7 1,2
Distanz Schnauze-Ansatz Ventralis	40,9	25	39,0	-	46,5	42,4 2,0
Prozente der Kopflänge						
Kopfhöhe	70,2	25	62,3	-	75,1	67,6 3,5
Schnauzenlänge	30,0	25	26,0	-	36,2	30,3 2,2
Augendurchmesser	25,7	25	25,7	-	31,8	28,5 1,9
Postorbitallänge	44,2	25	37,2	-	45,2	41,1 1,7
Interorbitaldistanz	22,8	25	20,7	-	30,2	26,1 2,4
Prozente der Schwanzstielhöhe						
Schwanzstiellänge	80,9	25	72,5	-	98,6	86,1 7,5
Meristische Daten						
Schuppen der Seitenlinie oben	19	25	17	-	19	
Schuppen der Seitenlinie unten	7	25	7	-	9	
Schuppen der Seitenlinie gesamt	26	25	24	-	27	
Schuppen um Schwanzstiel	16	25			16	
Hartstrahlen Dorsalis	15	25	14	-	16	
Weichstrahlen Dorsalis	9	25	9	-	11	
Hartstrahlen Analis	3	25			3	
Weichstrahlen Analis	7	25	6	-	8	
Weichstrahlen Pectoralis	12	25	12	-	13	
Hartstrahlen Ventralis	1	25			1	
Weichstrahlen Ventralis	5	25			5	
Kiemenreusendornen auf dem ersten äußersten Kiemenbogen	14	17	13	-	17	



**Abb. 5:** Holotypus von *B. conjunctus*, MRAC 99-31-P-18, Männchen, SL = 69,8 mm.

**Fig. 5:** Holotype of *B. conjunctus*, MRAC 99-31-P-18, male, SL = 69.8 mm.

Präpectordistanz (36,7-41,4 %SL) größer als bei *B. ufermanni*; Präventraldistanz (39,0-46,5 %SL) größer als bei *B. batesii*, *B. nigrodorsalis*, *B. riomuniensis* und *B. ufermanni*; Kopfhöhe (62,3-75,1 %KL) größer als bei *B. batesii*, *B. finleyi* und *B. nigrodorsalis*; Schnauzenlänge (26,0-36,2 %KL) größer als bei *B. riomuniensis*; Augendurchmesser (25,7-31,8 %SL) größer als bei *B. ufermanni*; Postorbitallänge (37,2-45,2 %KL) größer als bei *B. finleyi*; Interorbitaldistanz (20,7-30,2 %KL) größer als bei *B. batesii* und bei *B. riomuniensis*. Unterscheidet sich zudem von allen Arten durch eine andere Zeichnung und Färbung sowie von *B. batesii* durch ein anderes Brutpflegeverhalten.

Braune Grundfärbung in beiden Geschlechtern; in der Brust und Bauchregion etwas heller gefärbt. Manchmal sind zwei dunkle Längsstreifen sichtbar, die sich in der Körpermitte verbreitern und miteinander verschmelzen.

Sehr geringer bis kein Sexualdimorphismus; Sexualdichromatismus gut ausgeprägt. Caudalis mit rundem hinteren Rand. Kieferzähne unicuspid, in zwei bis vier Reihen im Ober- und zwei bis drei Reihen im Unterkiefer angeordnet.

Paarbildender, ovophiler Maulbrüter, bei dem sich beide Geschlechter in fast gleichem Ausmaß an Gelege-, Larven- und Jungfischpflege beteiligen.

Beschreibung: Morphometrische und meristische Angaben des Holotyps sowie

aller 25 Paratypen sind in Tabelle 2 wiedergegeben. Der Holotyp ist auf Abbildung 5 dargestellt. Die Abbildungen 6 und 7 (s. S. 27) zeigen ein lebendes Männchen und ein lebendes Weibchen aus dem Gebiet von Muyuka, welche nicht in die Typenserie einbezogen wurden (siehe dazu auch die Abbildung in Lamboj 1998, S. 168; dort als *Chromidotilapia finleyi*, Population Muyuka, bezeichnet).

Kleine bis mittelgroße, mäßig schlanke Art mit leicht gerundetem Kopf und geradem bis leicht konvexem Stirnprofil. Der Sexualdimorphismus ist kaum oder nicht, der Sexualdichromatismus jedoch gut ausgebildet. Die Weichstrahlen in der Dorsalis, in der Anals und in den Ventrals der Männchen sind entweder gleich lang wie bei Weibchen ausgebildet oder nur geringfügig länger. Der erste Weichstrahl der Ventrals ist bei beiden Geschlechtern der längste Strahl dieser Flosse. Der Außenrand der Caudalis ist gerundet.

Alle gattungstypischen Merkmale sind vorhanden.

Kieferzähne im Oberkiefer in zwei bis vier Reihen, im Unterkiefer in zwei bis drei Reihen angeordnet und immer unicuspid. In der äußeren Reihe größer als in den inneren; Anordnung locker bis dicht nebeneinander stehend.

Unterer Pharynxknochen mit unicuspiden und asymmetrisch bicuspiden Zähnen, dreieckig, ohne weitere Besonderheiten.

Schuppen cycloid. Auf den Kiemendeckel drei Reihen Schuppen, auf den Wangen drei bis vier Reihen Schuppen. Opercularfleck teilweise beschuppt. Brustschuppen kleiner als Körperschuppen.

Obere Seitenlinie von der Basis der Rückenflosse in Höhe der ersten durchbohrten Schuppe durch zweieinhalb bis drei Schuppen, in Höhe der achten durchbohrten Schuppe durch eineinhalb bis zwei Schuppen und in Höhe der letzten durchbohrten Schuppe durch eine halbe bis eine Schuppe getrennt.

Ende der oberen Seitenlinie von Beginn der unteren Seitenlinie durch keine bis maximal zwei Schuppenreihen getrennt. Ansatz der Schwanzflosse bis zu einem Drittel beschuppt, andere Flossen nicht beschuppt. 23 bis 25 Schuppen in der Längsreihe.

Augenringknochen vollständig, bestehend aus einem Lacrimale und drei Infraorbitalia; Lacrimale mit vier Öffnungen des laterosensorischen Systems.

Länge des Schwanzstiels immer kleiner als Höhe des Schwanzstiels.

Lebendfärbung braun, in der Brust- und Bauchregion heller werdend. Körperschuppen bei Männchen mit dunklerer Umrahmung als bei Weibchen. Kehlbereich, Wangen und Kiemendeckel oft leicht türkis bis grünlich glänzend, Lippen meist hell weißlich bis bläulich, Oberlippe normalerweise dunkler; bei einzelnen Individuen sind auch teilweise Rotfärbungen auf den Lippen (meist im Bereich der Mundwinkel) festzustellen. Bauchregion bei Weibchen altrosa, bei Männchen weißlich bis sehr schwach rosa gefärbt. Bei Männchen weichstrahlige Bereiche der Dorsalis und Anals mit dunklen Tüpfeln, Caudalis mit senkrechter roter und hellblauer Bänderung, welche bei Weibchen nie vorkommt. Die hinteren zwei Drittel der Dorsalis sowie die obere Hälfte der Caudalis zeigen bei Weibchen eine intensive, hellblau-chromglänzende Färbung, die in der Caudalis

meist als waagrechte Streifung ausgebildet ist. Äußerster Rand der Dorsalis sowie manchmal die Oberkante der Caudalis bei beiden Geschlechtern mit rotem Rand. Bei gestreßten Individuen, selten auch bei sehr aggressiven Individuen, sind zwei dunkle horizontale Streifen am Körper zu sehen. Der untere Streifen verläuft vom Hinterrand der Kiemendeckels (etwa in Höhe des Opercularfleckes) bis zum Ende des Schwanzstieles, der obere beginnt unmittelbar hinter und über dem Auge und endet etwa am hinteren Ende der Basis der Dorsalis. Beide Streifen verbreitern sich in der Körpermitte deutlich zueinander hin und verschmelzen miteinander. Bei Wohlbefinden ist diese Streifung nicht erkennbar.

Am Hinterrand des Operculums ein dunkler Fleck, der in allen Stimmungen und auch bei konservierten Tieren sichtbar bleibt.

Juvenile und semiadulte Exemplare zeigen immer einen schwarzen Fleck im weichstrahligen Bereich der Dorsalis.

Konservierte Exemplare einheitlich braun mit hellerer Brust- und Bauchregion; Streifen am Körper manchmal sichtbar, ebenfalls die dunklen Umrahmungen der Körperschuppen sowie ein dunkler Rand an der Oberkante der Dorsalis und Caudalis und die Tüpfel in den Flossen. Andere Farbmerkmale nicht mehr erkennbar.

Verbreitung und Ökologie: Die Art ist nur aus dem Einzugsbereich des mittleren Mungo in Kamerun von östlich des Mount Cameroon bis südwestlich der Stadt Kumba und wenigen anderen, in diesem Gebiet liegenden Bächen bekannt. Das Verbreitungsgebiet grenzt südlich an das von *B. finleyi* und nördlich sowie nordöstlich an das von *B. nigrodorsalis*.

Die Bäche und kleinen Flüsse können teilweise tief (bis zu zwei Meter) sein und fließen durch Wald- und Plantagengebiete. Der Bodengrund besteht meist aus feinem Sand und mit wenigen Einlagerungen von Schotter oder größeren Steinen.

**Tab. 3:** Metrische und meristische Daten von *Benitochromis finleyi* (Trewavas, 1974).

**Tab. 3:** Metric and meristic data of *Benitochromis finleyi* (Trewavas, 1974).

Prozente der Standardlänge	N	Min.	-	Max.	MW	SA
Körperhöhe	19	32,5	-	39,7	36,6	1,7
Kopflänge	19	34,0	-	37,3	35,9	0,8
Schwanzstiellänge	19	10,8	-	15,9	13,5	1,2
Schwanzstielhöhe	19	13,5	-	15,7	15,1	0,6
Länge Basis Dorsalis	19	48,9	-	58,9	56,3	2,2
Länge Basis Analis	19	17,1	-	19,7	18,3	0,6
Distanz Schnauze-Ansatz Dorsalis	19	30,2	-	35,8	32,9	1,4
Distanz Schnauze-Ansatz Analis	19	58,2	-	73,7	69,0	3,4
Distanz Schnauze-Ansatz Pectoralis	19	35,0	-	44,5	38,9	2,1
Distanz Schnauze-Ansatz Ventralis	19	37,1	-	46,7	40,5	2,2
<b>Prozente der Kopflänge</b>						
Kopfhöhe	19	51,1	-	70,8	63,1	5,1
Schnauzenlänge	19	27,5	-	35,8	31,1	2,5
Augendurchmesser	19	25,3	-	32,9	28,4	2,0
Postorbitallänge	19	34,6	-	43,8	40,7	2,3
Interorbitaldistanz	19	20,9	-	29,9	26,1	2,0
<b>Prozente der Schwanzstielhöhe</b>						
Schwanzstiellänge	19	70,2	-	113,1	90,0	10,0
<b>Meristische Daten</b>						
Schuppen der Seitenlinie oben	19	17	-	19		
Schuppen der Seitenlinie unten	19	6	-	9		
Schuppen der Seitenlinie gesamt	19	24	-	27		
Schuppen um Schwanzstiel	19		16			
Hartstrahlen Dorsalis	19	14	-	16		
Weichstrahlen Dorsalis	19	8	-	10		
Hartstrahlen Analis	19		3			
Weichstrahlen Analis	19	7	-	8		
Weichstrahlen Pectoralis	19	12	-	13		
Hartstrahlen Ventralis	19		1			
Weichstrahlen Ventralis	19		5			
Kiemeneusendornen auf dem ersten äußersten Kiemenbogen	19	14	-	17		

Macrophyten (z.B. *Crinum* sp. oder *Anubias* sp.) kommen vor, sind aber eher selten; auch niedere Pflanzen (Algen) treten nur vereinzelt auf.

Das Wasser ist mineralstoffarm mit geringer Leitfähigkeit ( $< 150 \mu\text{S}/\text{cm}$ ) sowie mit leicht basischem bis leicht saurem pH-Wert (6,5-8,0). Die Wassertemperatur betrug während der Beobachtungszeiten (September 1993, Regenzeit und Februar

1995, Trockenzeit) in allen untersuchten Gewässern 24-26 °C.

Von der Art wurden alle Gewässerzonen genutzt, bevorzugt jedoch die Uferregionen und solche Bereiche, in denen vermehrt Verstecke aus Steinen, Holz etc. auftraten. Adulte Tiere wurden entweder als Paare oder in Gruppen von bis zu etwa 20 Individuen beobachtet (die sich dann auch oft im Mittelteil des jeweiligen Fließgewässers

**Abb. 8:** Männchen von *B. finleyi*, Mungo-System, Kamerun, im Aquarium.  
**Fig. 8:** Male *B. finleyi*, Mungo system, Cameroon, in the aquarium.



aufhielten), Jungfische und halbwüchsige Exemplare auch in kleinen Trupps mit 10 bis 15 Individuen.

**Fortpflanzungsverhalten:** Die Art ist paarbildend und in beiden Geschlechtern ovophil maulbrütend. Die Gelege werden auf frei liegenden, waagerechten bis leicht schrägen, festen und glatten Oberflächen abgesetzt, ähnlich wie es bei offenbrütenden Cichliden der Fall ist. Unmittelbar nach der Ablage werden die Eier vom Weibchen ins Maul aufgenommen. Nach etwa 24 h wird das Gelege erstmals an das Männchen übergeben. Weitere Übergaben erfolgen später oft mehr als fünfmal pro Tag. Die Jungfische schwimmen nach 10 bis 12 Tagen das erste Mal frei, werden aber während der ersten Tage bei Gefahr und nachts von beiden Eltern immer wieder in das Maul genommen. Der Brutpflegetrieb erlischt unter Aquarienbedingungen nach vier bis sechs Wochen.

**Etymologie:** Von *conjunctus*, lat. = verschmolzen, vereinigt; bezieht sich auf die beiden miteinander verschmelzenden Seitenstreifen dieser Art.

### 3.2.3. *Benitochromis finleyi* (Trewavas, 1974)

Zeigt alle gattungstypischen Merkmale; metrische und meristische Daten siehe Tabelle 3.

Beschreibung von Form und Färbung siehe Trewavas (1974), Linke und Staack (1993) (dort *Chromidotilapia finleyi*, Form Mungo), Lamboj (1998).

**Sexualdimorphismus** nicht oder kaum vorhanden, **Sexualdichromatismus** sehr gering ausgeprägt; Männchen mit nur wenig und undeutlich sichtbarer Tüpfelzeichnung in der Caudalis, Weibchen mit rosa bis gelblich chromfarbenen glänzenden Bereichen im weichstrahligen Teil der Dorsalis und der Oberkante der Caudalis.

Juvenile und semiadulte Exemplare zeigen immer, adulte Weibchen meistens, adulte Männchen fast nie einen schwarzen Fleck im weichstrahligen Bereich der Dorsalis.

**Beschreibung des Brutpflegeverhaltens** siehe Linke und Staack (1993) und Lamboj (1998).

Abbildung 1 zeigt den Typus der Art, Abbildung 8 ein lebendes Männchen aus dem Einzugsgebiet des Mungo-Rivers bei Kumba (nicht konserviert); siehe dazu auch Farbbilder in Linke und Staack (1993, S. 35) und Lamboj (1998, S. 167); in beiden als *Chromidotilapia finleyi* Form Mungo bezeichnet.

**Verbreitung:** Südwest-Nigeria und Westkamerun (siehe dazu auch Thys van den Audenaerde (1967), Trewavas (1974) und Angaben zur Verbreitung von *B. nigrodorsalis* in dieser Arbeit).

**3.2.4. *Benitochromis nigrodorsalis* spec. nov.**

**Diagnose:** Kleiner bis mittelgroßer chromidotilapiiner Cichlide. Kopf leicht gerundet, mit geradem bis leicht konvexem Stirnprofil. Kopflänge (33,6-37,9 %SL) kleiner als bei *B. conjunctus* und *B. ufermanni*; Schwanzstiel (10,9-13,5 %SL) kürzer als bei *B. batesii*, *B. conjunctus*, *B. finleyi*, *B. riomuniensis* und *B. ufermanni*; Schwanzstielhöhe (13,9-15,5 %SL) geringer als bei *B. batesii* und größer als bei *B. ufermanni*; Basis der Dorsalis (53,7-59,0 %SL) länger als bei *B. finleyi*, kürzer als bei *B. riomuniensis*; Basis der Analis (18,1-20,5 %SL) länger als bei *B. batesii*, *B. conjunctus*, *B. finleyi* und *B. riomuniensis*;

**Tab. 4:** Metrische und meristische Daten von *Benitochromis nigrodorsalis* spec. nov.  
**Tab. 4:** Metric and meristic data of *Benitochromis nigrodorsalis* spec. nov.

Holotypus		Typenserie gesamt				
Prozente der Standardlänge		N	Min.	-	Max.	MW SA
Körperhöhe	34,9	12	34,9	-	37,6	36,1 0,8
Kopflänge	33,8	12	33,6	-	37,9	34,9 1,2
Schwanzstiellänge	11,5	12	10,9	-	13,5	11,9 0,8
Schwanzstielhöhe	15,1	12	13,9	-	15,5	14,9 0,5
Länge Basis Dorsalis	56,4	12	53,7	-	59,0	56,6 1,5
Länge Basis Analis	19,6	12	18,1	-	20,5	19,2 0,9
Distanz Schnauze-Ansatz Dorsalis	32,6	12	31,0	-	36,6	33,0 1,6
Distanz Schnauze-Ansatz Analis	67,3	12	66,2	-	71,5	69,2 1,8
Distanz Schnauze-Ansatz Pectoralis	37,8	12	36,7	-	41,3	38,9 1,4
Distanz Schnauze-Ansatz Ventralis	42,0	12	38,5	-	44,2	41,1 1,6
Prozente der Kopflänge						
Kopfhöhe	71,2	12	56,6	-	74,1	66,8 4,9
Schnauzenlänge	27,7	12	27,0	-	35,0	31,4 2,9
Augendurchmesser	28,9	12	25,1	-	32,9	27,7 2,1
Postorbitallänge	43,4	12	38,3	-	44,8	41,0 2,0
Interorbitaldistanz	27,2	12	22,3	-	27,2	25,0 1,6
Prozente der Schwanzstielhöhe						
Schwanzstiellänge	76,2	12	72,2	-	92,3	79,9 6,1
Meristische Daten						
Schuppen der Seitenlinie oben	20	12	19	-	20	
Schuppen der Seitenlinie unten	6	12	5	-	7	
Schuppen der Seitenlinie gesamt	26	12	24	-	27	
Schuppen um Schwanzstiel	16	12			16	
Hartstrahlen Dorsalis	15	12	15	-	16	
Weichstrahlen Dorsalis	10	12	9	-	10	
Hartstrahlen Analis	3	12			3	
Weichstrahlen Analis	8	12			8	
Weichstrahlen Pectoralis	13	12			13	
Hartstrahlen Ventralis	1	12			1	
Weichstrahlen Ventralis	5	12			5	
Kiemenreusendornen auf dem ersten äußersten Kiemenbogen	14	12	13	-	15	





**Abb. 6:** Männchen von *B. conjunctus*, Muyuka, Kamerun, im Aquarium.

**Fig. 6:** Male of *B. conjunctus*, Muyuka, Cameroon, in the aquarium.

**Abb. 7:** Weibchen von *B. conjunctus*, Muyuka, Kamerun, im Aquarium.

**Fig. 7:** Female of *B. conjunctus*, Muyuka, Cameroon, in the aquarium.

**Abb. 10:** Männchen von *B. nigrodorsalis*, Moliwe River, Kamerun, im Aquarium.

**Fig. 10:** Male of *B. nigrodorsalis*, Moliwe River, Cameroon, in the aquarium.



**Abb. 11:** Weibchen von *B. nigrodorsalis*, Moliwe River, Kamerun, im Aquarium.

**Fig. 11:** Female of *B. nigrodorsalis*, Moliwe River, Cameroon, in the aquarium.

**Abb. 16:** Holotypus von *B. ufermanni* im Aquarium, MRAC 99-31-P-25, Mundemba, Kamerun; SL = 80,3 mm.

**Fig. 16:** Holotype of *B. ufermanni* in the aquarium, Mundemba, Cameroon, SL = 80,3 mm.

**Abb. 17:** Weibchen von *B. ufermanni*, Mundemba, Kamerun, im Aquarium.

**Fig. 17:** Female of *B. ufermanni*, Mundemba, Cameroon, in the aquarium.

Prädorsaldistanz (31,0-36,6 %SL) größer als bei *B. finleyi* und kleiner als bei *B. riomuniensis* und *B. ufermanni*; Präanaldistanz (66,2-71,5 %SL) geringer als bei *B. batesii*, *B. conjunctus*, *B. riomuniensis* und *B. ufermanni*; Präpectordistanz (36,7-41,3 %SL) größer als bei *B. ufermanni*; Präventraldistanz (38,5-44,2 %SL) größer als bei *B. batesii* und *B. ufermanni*, kleiner als bei *B. conjunctus*; Kopfhöhe (56,6-74,1 %KL) größer als bei *B. finleyi* und kleiner als bei *B. conjunctus*; Schnauzenlänge (27,0-35,0 %KL) kleiner als bei *B. ufermanni*; Augendurchmesser (25,1-32,9 %SL) größer als bei *B. batesii*, *B. riomuniensis* und *B. ufermanni*; Postorbitallänge (38,3-44,8 %KL) größer als bei *B. finleyi*; Interorbitaldistanz (22,3-27,2 %KL) größer als bei *B. batesii* und *B. riomuniensis*, kleiner als bei *B. ufermanni*. Unterscheidet sich zudem von allen Arten durch eine andere Zeichnung und Färbung sowie von *B. batesii* durch ein anderes Brutpflegeverhalten. Braune Grundfärbung in beiden Geschlechtern, in der Brust und Bauchregion etwas heller gefärbt. Manchmal sind zwei dunkle Längsstreifen sichtbar, manchmal aber auch vier bis fünf dunkle, senkrecht stehende, ovale undeutliche Flecken am Körper. Flossenhäute der Dorsalis, manchmal auch Flossenstrahlen, weitgehend bis vollständig schwarz gefärbt. Kein Sexualdimorphismus; Sexualdichromatismus mäßig ausgeprägt.

Caudalis mit rundem hinteren Rand. Kieferzähne unicuspid, in zwei bis vier Reihen auf Prämaxillare und Dentale angeordnet.

Paarbildender, ovophiler Maulbrüter, bei dem sich beide Geschlechter in fast gleichem Ausmaß an Gelege-, Larven- und Jungfischpflege beteiligen.

**Beschreibung:** Morphometrische und meristische Angaben des Holotyps sowie aller elf Paratypen sind in Tabelle 4 wiedergegeben. Der Holotyp ist auf Abbildung 9 dargestellt; Abbildungen 10 (s. S. 27) und 11 (s. S. 28) zeigen ein lebendes Männchen und ein lebendes Weibchen aus dem Gebiet von Moliwe, welche nicht in die Typenserie einbezogen wurden. Siehe auch Farbbilder in Linke und Staack (1993, S. 37) und Lamboj (1998, S. 167 und 168); dort als *Chromidotilapia finleyi* Formen Moliwe und Ndonga benannt.

Kleine bis mittelgroße, mäßig schlanke Art mit leicht gerundetem Kopf und geradem bis leicht konvexem Stirnprofil. Kein Sexualdimorphismus, Sexualdichromatismus mäßig ausgebildet. Weichstrahlen in der Dorsalis, in der Anals und in den Ventrals sind bei beiden Geschlechtern ähnlich ausgeprägt. Der erste Weichstrahl der Ventrals ist bei beiden Geschlechtern der längste Strahl dieser Flosse. Der Außenrand der Caudalis ist gerundet.

Alle gattungstypischen Merkmale sind vorhanden.

**Abb. 9:** Holotypus von *B. nigrodorsalis*, MRAC 99-31-P-13, Männchen, SL = 64,7 mm.

**Fig. 9:** Holotype of *B. nigrodorsalis*, MRAC 99-31-P-13, male, SL = 64.7 mm.



Zähne auf Prämaxillare und Dentale in zwei bis vier Reihen angeordnet und immer unicuspid. In der äußeren Reihe größer als in den inneren; Anordnung locker bis dicht nebeneinander stehend.

Unterer Pharynxknochen mit unicuspiden und asymmetrisch bicuspiden Zähnen, dreieckig, ohne weitere Besonderheiten.

Schuppen cycloid. Auf Kiemendeckel drei bis vier Reihen, auf Wangen drei Reihen Schuppen. Opercularfleck teilweise beschuppt. Brustschuppen kleiner als Körperschuppen.

Obere Seitenlinie von der Basis der Rückenflosse in Höhe der ersten durchbohrten Schuppe durch drei bis vier Schuppen, in Höhe der achten durchbohrten Schuppe durch zwei bis drei Schuppen und in Höhe der letzten durchbohrten Schuppe durch eine bis eineinhalb Schuppen getrennt.

Ende der oberen Seitenlinie von Beginn der unteren Seitenlinie durch eine bis maximal drei Schuppenreihen getrennt. Ansatz der Schwanzflosse bis zu einem Drittel beschuppt, die anderen Flossen nicht beschuppt. 24 bis 25 Schuppen in der Längsreihe.

Augenringknochen vollständig, bestehend aus einem Lacrimale und drei Infraorbitalia; Lacrimale mit vier Öffnungen des laterosensorischen Systems.

Länge des Schwanzstiels immer geringer als seine Höhe.

Lebendfärbung braun, in der Brust- und Bauchregion heller werdend. Körperschuppen bei Männchen mit dunklerer Umrahmung als bei Weibchen. Kehlbereich, Wangen und Kiemendeckel oft leicht türkis bis blau glänzend, Oberlippe hell braun, Unterlippe bläulich. Bauchregion bei beiden Geschlechtern – bei Weibchen aber immer intensiver und großflächiger – rosa gefärbt. Weichstrahlige Bereiche der Dorsalis und Anals und der Caudalis bei Männchen meist mit einigen, in der Caudalis meist in senkrechten Reihen angeordneten Tüpfeln,

welche bei Weibchen nicht vorkommen. Beide Geschlechter zeigen im Großteil der Flossenhäute der Dorsalis eine intensive schwarze Färbung. Diese tritt bei Weibchen immer deutlicher, oft auch auf den Flossenstrahlen, hervor und wirkt dadurch flächiger als bei Männchen, wo sie mehr strichelartig ausgebildet ist. Diese schwarze Färbung kann in einzelnen Populationen unterschiedlich markant ausgeprägt sein (z.B. in der Population „Ndonga“ nur schwach), ist aber immer erkennbar und kommt bei keiner anderen Art der Gattung vor. Äußerster Rand der Dorsalis sowie manchmal die Oberkante der Caudalis bei beiden Geschlechtern mit rotem Rand. Die hinteren zwei Drittel der Dorsalis zeigen bei Weibchen unmittelbar unter diesem roten Rand über der schwarzen Zone eine intensive, hellrosa-chromglänzende Färbung, die bei Männchen manchmal – aber immer nur schwach und nie in der Breite wie bei Weibchen – angedeutet ist. Bei gestreßten Individuen sind zwei dunkle horizontale Streifen am Körper zu sehen. Der untere Streifen verläuft vom Hinterrand der Kiemendeckels etwa in Höhe des Opercularfleckes bis zum Ende des Schwanzstieles, der obere beginnt unmittelbar hinter und über dem Auge und endet etwa am hinteren Ende der Basis der Dorsalis. Manchmal können vier bis fünf sehr undeutliche, dunkle und vertikal-längliche Flecken in einer Reihe am Körper zu sehen sein.

Am Hinterrand des Operculums ein dunkler Fleck, der in allen Stimmungen und auch bei konservierten Tieren sichtbar bleibt.

Juvenile und semiadulte Exemplare zeigen immer den gattungstypischen schwarzen Fleck im weichstrahligen Bereich der Dorsalis. Bei adulten Exemplaren ist er meist nicht erkennbar, weil er von der schwarzen Färbung in der Dorsalis überdeckt wird.

Konservierte Exemplare einheitlich braun mit hellerer Brust- und Bauchregion, Strei-



fen und die dunklen Flecken am Körper manchmal sichtbar, ebenfalls die dunklen Umrahmungen von Körperschuppen sowie ein dunkler Rand an der Oberkante der Dorsalis und Caudalis und die Tüpfel in Flossen. Die arttypische schwarze Färbung der Dorsalis bleibt sichtbar. Andere Farbmerkmale nicht mehr erkennbar. Verbreitung und Ökologie: Die Art ist nur aus dem Einzugsbereich des unteren Mungo in Kamerun und einigen anderen, küstennahen Bächen bekannt. Die Verbreitung grenzt somit südlich bis südwestlich an die von *B. conjunctus*. Wahrscheinlich kommt *B. nigrodorsalis* auch auf Fernando Poo vor. Thys van den Audenaerde (1967, S. 91) beschreibt Exemplare von dieser Insel, die er für *Chromidotilapia batesii* hielt; Trewavas (1974) vertrat die Ansicht, daß es sich dabei wahrscheinlich um *C. finleyi* handelt. Ich habe diese Tiere zwar selbst nicht untersucht, nehme aber aufgrund der Zeichnung in Thys van den Audenaerde (1967) an – hier zeigt die Dorsalis des abgebildeten Fisches (ein Männchen) eine dunkle Zeichnung, wie sie für *B. nigrodorsalis* typisch ist –, daß es sich dabei um *B. nigrodorsalis* handelt. Zudem werde ich auch das Verbreitungsgebiet dieser Population, das sehr nahe an dem von *B. nigrodorsalis* spec. nov. liegt, als zusätzlichen Hinweis auf die von mir vermutete Artzugehörigkeit.

Die Bäche und kleinen Flüsse sind häufig nicht tief (bis zu 1 m) und fließen durch ehemalige Wald- und Plantagengebiete. Der Bodengrund besteht meist aus Sand und Einlagerungen von Schotter oder größeren Steinen.

Macrophyten kommen in den Gewässern kaum vor; auch niedere Pflanzen (Algen) sind selten.

Das Wasser ist mineralstoffarm mit geringer Leitfähigkeit (< 150 µS/cm) und leicht basischem bis saurem pH-Wert (5,2-8,0). Die Wassertemperatur betrug während der Beobachtungszeiten (September 1993, Re-

genzeit; Februar 1995, Trockenzeit) in allen untersuchten Gewässern 24-26 °C.

Die Art nutzt alle Gewässerzonen, bevorzugt jedoch die Uferregionen und solche Bereiche, in denen Verstecke aus Steinen etc. dichter auftraten. Adulte Tiere sind entweder als Paare oder in kleinen Gruppen anzutreffen, Jungfische und halbwüchsige Exemplare hauptsächlich in kleinen Trupps von 10 bis 15 Individuen.

Fortpflanzungsverhalten: Die Art ist paarbildend und in beiden Geschlechtern ovophil maulbrütend. Die Fortpflanzung gleicht der von *B. finleyi*, *B. conjunctus* und *B. riomuniensis*.

Etymologie: niger, lat. = schwarz; dorsalis, lat. = auf dem Rücken befindlich; bezieht sich auf die schwarze Färbung in der Dorsalis.

### 3.2.5. *Benitochromis riomuniensis* (Linke & Staack, 1981)

Diese Art wurde von Linke und Staack (1981) als *Nanochromis riomuniensis* mit dem Erstbeschreiber Thys 1981 erstmalig vorgestellt. Die Textstelle enthält weder eine Auflistung von untersuchtem Material noch metrische und meristische Daten; es sind aber Abbildungen der Art, eine Beschreibung sowie das Verbreitungsgebiet wiedergegeben. Soweit sich das anhand der Aufzeichnungen des Materiales im Afrika-Museum von Tervuren (Belgien) sowie von mündlichen Mitteilungen aus dem Afrika-Museum nachvollziehen läßt, hatte Thys van den Audenaerde eine vollständige Beschreibung einer Art mit diesem Namen geplant und auch ein Manuskript vorbereitet, welches noch im Archiv des Museums vorhanden ist, dieses dann aber nie publiziert. Dieses Manuskript bildete offensichtlich die Grundlage für die Angaben bei Linke und Staack (1981). Da hier die Kriterien für eine Artbeschreibung erfüllt sind, Thys van den Audenaerde aber den Beitrag nicht selbst

geschrieben hat, muß diese kurze Vorstellung bei Linke und Staeck (1981) als gültige Erstbeschreibung anerkannt werden. Die Bezeichnung *Nanochromis riomuniensis* mit einem Erstbeschreiber Thys 1981 ist jedoch als nicht gültig zu sehen. Als Beschreiber der Art sind richtig Linke & Staeck, 1981 anzuführen..

In der 4. Auflage der „Afrikanischen Cichliden“ erscheint die Art *N. riomuniensis* nicht mehr (Linke und Staeck 1993). Allerdings wird mit weitgehend identischem Text und denselben Abbildungen wie in der Auflage von 1981 *Parananochromis* spec. „Rio Muni“ vorgestellt, von der ich vermute, dass es sich um *B. riomuniensis* handelt.

Ich habe die von Thys van den Audenaerde für die Beschreibung vorgesehenen Typen in Tervuren untersucht; ich konnte keine Merkmale finden, welche eine Zuordnung dieser Tiere zu den Gattungen *Nanochromis* oder *Parananochromis* rechtfertigen könnten. Vielmehr belegten Anzahl der Schuppen um den Schwanzstiel, Distanz der oberen Seitenlinie von der Basis der Dorsalis sowie Anzahl der Infraorbitalknochen die ursprüngliche Zugehörigkeit zur Gattung *Chromidotilapia* mit allernächster Verwandtschaft zu *C. batesii* und *C. finleyi*. Aufgrund der oben genannten Kriterien wird diese Art daher mit in die Gattung *Benitochromis* gestellt.

Im Folgenden werden Diagnose und eingehende Beschreibung von *B. riomuniensis* anhand der von Thys van den Audenaerde in seinem unveröffentlichten Manuskript genannten Exemplare sowie zusätzlichem Material (siehe Kapitel 2.3) nachgeholt.

**Diagnose:** Kleiner bis mittelgroßer chromidotilapiiner Cichlide. Kopf leicht gerundet, mit geradem bis leicht konvexem Stirnprofil. Körperhöhe (30,2-37,3 %SL) kleiner als bei *B. batesii*, *B. conjunctus* und *B. finleyi*; Schwanzstiellänge (12,0-15,6 %SL)

größer als bei *B. batesii*, *B. conjunctus* und *B. nigrodorsalis*; Schwanzstiellhöhe (13,3-16,2 %SL), geringer als bei *B. batesii*; Basis der Dorsalis (54,3-64,2 %SL) größer als bei *B. conjunctus*, *B. finleyi* und *B. nigrodorsalis*; Basis der Anals (15,0-19,7 %SL) kürzer als bei *B. nigrodorsalis* und *B. ufermanni*; Prädorsaldistanz (31,3-37,5 %SL) größer als bei *B. batesii*, *B. finleyi* und *B. nigrodorsalis*; Präanaldistanz (67,5-74,2 %SL) größer als bei *B. nigrodorsalis*; Präpectordistanz (36,5-42,0 %SL) größer als bei *B. ufermanni*; Präventraldistanz (34,8-44,8 %SL) kleiner als bei *B. conjunctus* und *B. finleyi*. Kopfhöhe (58,4-75,7 %KL) größer als bei *B. finleyi*; Schnauzenlänge (23,9-35,4 %KL) kleiner als bei *B. conjunctus*, und *B. ufermanni*; Augendurchmesser (24,2-31,7 %SL) kleiner als bei *B. finleyi* und *B. nigromarginatus* spec.nov und größer als bei *B. batesii* und *B. ufermanni*; Postorbitallänge (36,8-45,2 %KL) größer als bei *B. finleyi*; Interorbitaldistanz (20,0-26,3 %KL) kleiner als bei *B. conjunctus*, *B. nigrodorsalis* und *B. ufermanni*.

Unterscheidet sich zudem von allen anderen Arten durch eine andere Zeichnung und Färbung sowie von *B. batesii* durch ein anderes Brutpflegeverhalten.

Braune Grundfärbung in beiden Geschlechtern, in der Brust und Bauchregion etwas heller gefärbt. Manchmal sind zwei dunkle Längsstreifen sichtbar, selten vier bis fünf dunkle, senkrechte ovale und undeutliche Flecken am Körper. Flossenhäute der Dorsalis, Anals und Caudals gelblich gefärbt.

Kein Sexualdimorphismus, Sexualdichromatismus mäßig ausgeprägt.

Caudals mit rundem hinteren Rand. Kieferzähne unicuspid, in zwei bis drei Reihen auf Prämaxillare und Dentale angeordnet.

Paarbildender, ovophiler Maulbrüter, bei dem beide Geschlechter an der Pflege des Geleges, der Larven und der Jungfischpflege beteiligt sind.

**Beschreibung:** Morphometrische und meristische Angaben des Holotyps, des Allotyps, von zwölf Paratypen sowie 15 weiterer Exemplaren sind in Tabelle 5 wiedergegeben. Der Holotyp ist auf Abbildung 12 dargestellt. Die Abbildungen 13 und 14 zeigen ein lebendes Männchen und ein lebendes Weibchen aus dem Gebiet von Lobe in Südkamerun, welche nicht in die Typenserie einbezogen wurden (siehe auch Farbbilder in Linke und Staeck (1993, S. 39 und 40), hier als *Chromidotilapia finleyi* Form Campo bezeichnet, und Lamboj (1998, S. 168), hier als *Chromidotilapia finleyi* Form Lobe benannt). Kleine bis mittelgroße, mäßig schlanke Art mit leicht gerundetem Kopf und geradem bis leicht konvexem Stirnprofil.

**Tab. 5:** Metrische und meristische Daten von *Benitochromis riomuniensis* (Linke & Staeck, 1981).  
**Tab. 5:** Metric and meristic data of *Benitochromis riomuniensis* (Linke & Staeck, 1981).

Holotypus		Typenserie gesamt					
Prozente der Standardlänge		N	Min.	-	Max.	MW	SA
Körperhöhe	35,7	29	30,2	-	37,3	34,5	1,7
Kopflänge	37,8	29	34,0	-	37,9	36,3	1,0
Schwanzstiellänge	14,4	29	12,0	-	15,6	13,9	0,9
Schwanzstielhöhe	13,8	29	13,3	-	16,2	14,6	0,9
Länge Basis Dorsalis	55,5	29	54,3	-	64,2	56,2	2,0
Länge Basis Analis	17,3	29	15,0	-	19,7	17,0	1,1
Distanz Schnauze-Ansatz Dorsalis	37,3	29	31,3	-	37,5	35,1	1,5
Distanz Schnauze-Ansatz Analis	71,8	29	67,5	-	74,2	70,3	1,7
Distanz Schnauze-Ansatz Pectoralis	39,1	29	36,5	-	42,0	38,6	1,6
Distanz Schnauze-Ansatz Ventralis	42,4	29	34,8	-	44,8	40,8	2,6
Prozente der Kopflänge							
Kopfhöhe	63,6	29	58,4	-	75,7	64,1	3,6
Schnauzenlänge	30,4	29	23,9	-	35,4	30,3	2,9
Augendurchmesser	29,1	29	24,2	-	31,7	29,0	1,7
Postorbitallänge	40,5	29	36,8	-	45,2	40,7	2,0
Interorbitaldistanz	23,7	29	20,0	-	26,3	24,0	1,5
Prozente der Schwanzstielhöhe							
Schwanzstiellänge	104,2	29	75,1	-	110,7	95,3	9,3
Meristische Daten							
Schuppen der Seitenlinie oben	18	28	16	-	21		
Schuppen der Seitenlinie unten	6	29	6	-	9		
Schuppen der Seitenlinie gesamt	24	28	23	-	29		
Schuppen um Schwanzstiel	16	29			16		
Hartstrahlen Dorsalis	15	29	15	-	16		
Weichstrahlen Dorsalis	10	29	9	-	10		
Hartstrahlen Analis	3	29			3		
Weichstrahlen Analis	7	29	6	-	8		
Weichstrahlen Pectoralis	13	29	13	-	14		
Hartstrahlen Ventralis	1	29			1		
Weichstrahlen Ventralis	5	29			5		
Kiemenreusendornen auf dem ersten äußersten Kiemenbogen	17	19	14	-	17		



**Abb. 12:** Holotypus von *B. riomuniensis*, MRAC 173290, Männchen, SL = 63,4 mm.

**Fig. 12:** Holotype of *B. riomuniensis*, MRAC 173290, male, SL = 63.4 mm.



**Abb. 13:** Männchen von *B. riomuniensis*, Lobe-System, Kamerun, im Aquarium.

**Fig. 13:** Male of *B. riomuniensis*, Lobe system, Cameroon, in the aquarium.



**Abb. 14:** Weibchen von *B. riomuniensis*, Lobe-System, Kamerun, im Aquarium.

**Fig. 14:** Female of *B. riomuniensis*, Lobe system, Cameroon, in the aquarium.

Der Sexualdimorphismus ist nicht, der Sexualdichromatismus ist gut ausgebildet; Männchen und Weibchen haben gleichermaßen verlängerte Weichstrahlen in der Dorsalis, in der Anals und in den Ventrals. Der erste Weichstrahl der Ventrals ist bei beiden Geschlechtern der längste Strahl dieser Flosse. Der Außenrand der Caudalis ist gerundet.

Alle gattungstypischen Merkmale sind vorhanden.

Zähne auf Prämaxillare und Dentale unicuspid, in zwei bis drei Reihen angeordnet. In der äußeren Reihe größer als in den inneren. Anordnung locker bis dicht nebeneinander stehend.

Unterer Pharynxknochen mit unicuspiden und asymmetrisch bicuspiden Zähnen, dreieckig, ohne Besonderheiten.

Schuppen cycloid. Auf den Kiemendeckeln drei Reihen Schuppen, auf den Wangen drei bis vier Reihen Schuppen. Opercularfleck teilweise beschuppt. Brustschuppen kleiner als Körperschuppen.

Obere Seitenlinie von der Basis der Rückenflosse in Höhe der ersten durchbohrten Schuppe durch zweieinhalb bis drei Schuppen, in Höhe der achten durchbohrten Schuppe durch eineinhalb bis zweieinhalb Schuppen und in Höhe der letzten durchbohrten Schuppe durch eine halbe bis eineinhalb Schuppen getrennt.



Ende der oberen Seitenlinie von Beginn der unteren Seitenlinie mit einer Schuppenreihe überlappend oder bis maximal drei Schuppenreihen getrennt. Ansatz der Schwanzflosse bis zu einem Drittel beschuppt, die anderen Flossen unbeschuppt. 23 bis 26 Schuppen in der Längsreihe.

Augenringknochen vollständig, bestehend aus einem Lacrimale und drei Infraorbitalia. Lacrimale mit vier Öffnungen des laterosensorischen Systems.

Länge des Schwanzstiels kleiner bis wenig größer als Höhe des Schwanzstiels.

Lebendfärbung braun, in der Brust- und Bauchregion heller werdend. Körperschuppen bei Männchen mit dunklerer Umrahmung als bei Weibchen. Kehlbereich, Wangen und Kiemendeckel gelb bis teilweise leicht grünlich glänzend. Unterlippen gelb, Oberlippen braun gefärbt. Weichstrahlige Bereiche der Dorsalis und Anals sowie die Caudalis bei Männchen mit einigen bis mehreren, meist in senkrechten Reihen angeordneten Tüpfeln, welche bei Weibchen nicht vorkommen. Äußerster Rand der Dorsalis sowie manchmal die Oberkante der Caudalis bei beiden Geschlechtern mit rotem Rand. Unter diesem Rand zeigen Weibchen eine intensive, rosa-chromglänzende Färbung; darunter liegt oft ein gelb gefärbter Bereich. Männchen zeigen meist nur eine gelbe Färbung in dieser Flosse, selten einen schmalen chromglänzenden Rand unter dem roten Submarginalband. Bei Weibchen kann auch manchmal die Oberkante der Caudalis schwach chromglänzend gefärbt sein. Bei gestreßten Individuen sind zwei dunkle horizontale Streifen am Körper zu sehen. Der untere Streifen verläuft vom Hinterrand der Kiemendeckels etwa in Höhe des Opercularfleckes bis zum Ende des Schwanzstieles, der obere beginnt unmittelbar hinter und über dem Auge und endet etwa am hinteren Ende der Basis der Dorsalis. In Nor-

malfärbung und bei Wohlbefinden ist keine Streifung erkennbar.

Weibchen zeigen einen deutlich großflächiger und stärker rosa gefärbten Bauch als Männchen.

Am Hinterrand des Operculums ein dunkler Fleck, der in allen Stimmungen und auch bei konservierten Tieren sichtbar bleibt.

Der gattungstypische schwarze Fleck im hinteren Bereich der Dorsalis ist bei Jungfischen immer gut sichtbar, meist auch bei adulten Weibchen, seltener bei adulten Männchen.

Konservierte Exemplare einheitlich braun mit hellerer Brust- und Bauchregion, Streifen am Körper manchmal sichtbar, ebenfalls die dunklen Umrahmungen von Körperschuppen sowie ein dunkler Rand an der Oberkante der Dorsalis und Caudalis und die Tüpfel in Flossen. Andere Farbmerkmale nicht mehr erkennbar.

Verbreitung und Ökologie: Die Art kommt im südlichen Kamerun, südlich des Nyong, im Einzugs des Kienke, des Lobe und in Rio Muni vor. Das Verbreitungsgebiet ist deutlich von dem der meisten anderen Arten der Gattung getrennt; nur mit *B. batesii* ist ein sympatrisches bis syntopes Vorkommen festzustellen.

Die Bäche und kleinen Flüsse können teilweise tief (bis mehr als zwei Meter) sein und fließen hauptsächlich durch Waldgebiete. Der Bodengrund besteht meist aus feinem Sand und Schlamm mit einem großen Anteil von Detritus, häufig mit dichten Auflagen aus Blättern; er hat nur wenige Einlagerungen von Schotter oder größeren Steinen.

Macrophyten wie *Nymphaea* sp. oder *Anubias* sp. sowie niedere Pflanzen (Algen) sind eher selten.

Das Wasser ist mineralstoffarm, besitzt eine geringe Leitfähigkeit ( $< 100 \mu\text{S}/\text{cm}$ ), der pH-Wert ist neutral bis sauer (5,5-7,0). Die Wassertemperatur betrug während der Beobachtungszeiten (September 1993,

Regenzeit) in allen untersuchten Gewässern 24-26 °C.

Die Art nutzt alle Gewässerzonen, bevorzugt jedoch die Uferregionen und stark strukturierte Bereiche mit vielen Versteckmöglichkeiten.

Beobachtet wurden entweder Paare oder gemischten Gruppen, gemeinsam mit *B. batesii*, von etwa 10 bis zu etwa 15 Individuen, die sich oft im Mittelteil des jeweiligen Gewässers aufhielten.

Fortpflanzungsverhalten: Die Art ist paarbildend und ovophil maulbrütend in beiden Geschlechtern und gleicht darin den Arten *B. finleyi*, *B. conjunctus* und *B. nigrodorsalis*.

### 3.2.6. *Benitochromis ufermanni* spec. nov.

**Diagnose:** Kleiner bis mittelgroßer chromidotilapiiner Cichlide. Kopf leicht gerundet, mit geradem bis leicht konvexem Stirnprofil. Kopflänge (34,1-38,0%SL) größer als bei *B. nigrodorsalis*; Schwanzstiel­länge (12,7-15,8 %SL) größer als bei *B. nigrodorsalis*; Schwanzstielhöhe (13,3-14,8 %SL), kleiner als bei *B. batesii*, *B. conjunctus*, *B. finleyi* und *B. nigrodorsalis*; Basis der Anals (17,6-20,1 %SL) größer als bei *B. batesii*, *B. conjunctus*, *B. finleyi* und *B. riomuniensis*; Prädorsaldistanz (31,6-39,3 %SL) größer als bei *B. batesii*, *B. conjunctus*, *B. finleyi* und *B. nigrodorsalis*; Präanaldistanz (66,4-72,3 %SL) größer als bei

*B. nigrodorsalis*; Präpectordistanz (35,6-40,9 %SL) kleiner als bei *B. conjunctus*, *B. nigrodorsalis*, *B. riomuniensis*; Präventraldistanz (36,4-42,9 %SL) kleiner als bei *B. conjunctus*, *B. finleyi* und *B. nigrodorsalis*. Kopfhöhe (62,0-71,4 %KL) größer als bei *B. finleyi*; Schnauzenlänge (28,6-36,4 %KL) größer als bei *B. finleyi*, *B. nigrodorsalis* und *B. riomuniensis*; Augendurchmesser (22,1-30,6 %KL) kleiner als bei allen anderen Arten der Gattung; Postorbitallänge (38,7-44,7 %KL) größer als bei *B. finleyi*; Interorbitaldistanz (24,3-30,1 %KL) größer als bei *B. batesii*, *B. finleyi*, *B. nigrodorsalis* und bei *B. riomuniensis*. Unterscheidet sich weiterhin von allen Arten durch eine andere Färbung, von *B. conjunctus*, *B. finleyi*, *B. nigrodorsalis* und *B. riomuniensis* durch eine andere Zeichnung sowie von allen anderen Arten der Gattung durch ein anderes Brutpflegeverhalten.

Dunkelbraune Grundfärbung in beiden Geschlechtern; in der Brust und Bauchregion etwas heller gefärbt. Meist sind vier bis sechs senkrechte dunkle Bänder auf dem Körper zu sehen, manchmal hellen diese Bänder auch etwas auf (verschwinden aber nie ganz) und zwei zusätzliche dunkle Längsstreifen werden sichtbar.

Unauffälliger Sexualdimorphismus; Sexualdichromatismus sehr gut ausgeprägt. Caudalis mit rundem hinteren Rand.

Zähne auf Prämaxillare und Dentale unicuspid, in drei Reihen auf dem Prämaxil-



**Abb. 15:** Holotypus von *B. ufermanni*, MRAC 99-31-P-25, Männchen, SL = 80,3 mm.

**Fig. 15:** Holotype of *B. ufermanni*, MRAC 99-31-P-25, male, SL = 80.3 mm.

lare und drei bis vier Reihen auf dem Dentale angeordnet.  
Paarbildender, ovophiler Maulbrüter im weiblichen Geschlecht.

**Beschreibung:** Morphometrische und meristische Angaben des Holotyps sowie von zehn Paratypen sind in Tabelle 6 wiedergegeben. Der Holotyp ist auf Abbildung 15 dargestellt. Die Abbildungen 16

und 17 (s. S. 28) zeigen ein lebendes Männchen (Holotyp) und ein lebendes Weibchen aus dem Gebiet von Mundemba; letzteres wurde nicht in die Typenserie einbezogen.

Kleine bis mittelgroße, mäßig schlanke Art mit leicht gerundetem Kopf und geradem bis häufiger leicht konvexem Stirnprofil. Der Sexualdimorphismus ist kaum,

**Tab. 6:** Metrische und meristische Daten von *Benitochromis ufermanni* spec. nov.

**Tab. 6:** Metric and meristic data of *Benitochromis ufermanni* spec. nov.

Holotypus		Typenserie gesamt				
Prozente der Standardlänge		N	Min.	-	Max.	MW SA
Körperhöhe	34,7	11	34,0	-	38,8	36,2 1,6
Kopflänge	37,4	11	34,1	-	38,0	36,2 1,2
Schwanzstiellänge	13,9	11	13,6	-	12,7	15,8 0,8
Schwanzstielhöhe	14,3	11	13,3	-	14,8	14,0 0,4
Länge Basis Dorsalis	55,2	11	55,2	-	58,7	56,8 1,0
Länge Basis Analis	19,0	11	17,6	-	20,1	18,8 0,7
Distanz Schnauze-Ansatz Dorsalis	33,7	11	31,6	-	39,3	33,9 2,1
Distanz Schnauze-Ansatz Analis	69,0	11	66,4	-	72,3	68,7 1,7
Distanz Schnauze-Ansatz Pectoralis	40,7	11	35,6	-	40,9	38,6 1,8
Distanz Schnauze-Ansatz Ventralis	41,1	11	36,4	-	42,9	40,2 1,9
Prozente der Kopflänge						
Kopfhöhe	71,4	11	62,0	-	71,4	66,8 3,3
Schnauzenlänge	35,1	11	28,6	-	36,4	32,6 2,6
Augendurchmesser	24,0	11	22,1	-	30,6	26,4 2,8
Postorbitallänge	40,9	11	38,7	-	44,7	41,1 1,7
Interorbitaldistanz	26,6	11	24,3	-	30,1	26,5 1,5
Prozente der Schwanzstielhöhe						
Schwanzstiellänge	97,7	11	89,4	-	106,6	98,2 4,6
Meristische Daten						
Schuppen der Seitenlinie oben	18	11	17	-	19	
Schuppen der Seitenlinie unten	7	11	5	-	8	
Schuppen der Seitenlinie gesamt	25	11	24	-	27	
Schuppen um Schwanzstiel	16	11			16	
Hartstrahlen Dorsalis	15	11	15	-	16	
Weichstrahlen Dorsalis	10	11	9	-	10	
Hartstrahlen Analis	3	11			3	
Weichstrahlen Analis	7	11	7	-	8	
Weichstrahlen Pectoralis	13	11	12	-	13	
Hartstrahlen Ventralis	1	11			1	
Weichstrahlen Ventralis	5	11			5	
Kiemenreusendornen auf dem ersten äußersten Kiemenbogen	14	11	13	-	17	

der Sexualdichromatismus sehr gut ausgebildet. Männchen zeigen nicht oder kaum längere Weichstrahlen in der Dorsalis, in der Analis und in den Ventralen als die Weibchen. Der erste Weichstrahl der Ventralis ist bei beiden Geschlechtern der längste Strahl dieser Flosse. Der Außenrand der Caudalis ist gerundet.

Alle gattungstypischen Merkmale sind vorhanden.

Zähne auf dem Prämaxillare in drei Reihen, auf dem Dentale in drei bis vier Reihen angeordnet und immer unicuspid. In der äußeren Reihe größer als in den inneren; Anordnung locker bis dicht nebeneinander stehend.

Unterer Pharynxknochen mit unicuspiden und asymmetrisch bicuspiden Zähnen, dreieckig, ohne weitere Besonderheiten. Schuppen cycloid. Auf Kiemendeckel zwei bis drei Reihen Schuppen, auf Wangen drei Reihen Schuppen. Opercularfleck teilweise beschuppt. Brustschuppen kleiner als Körperschuppen.

Obere Seitenlinie von der Basis der Rückenflosse in Höhe der ersten durchbohrten Schuppe durch drei Schuppen, in Höhe der achten durchbohrten Schuppe durch zwei bis zweieinhalb Schuppen und in Höhe der letzten durchbohrten Schuppe durch eine halbe bis eineinhalb Schuppen getrennt.

Ende der oberen Seitenlinie von Beginn der unteren Seitenlinie durch keine bis maximal drei Schuppenreihen getrennt. Ansatz der Schwanzflosse bis zu einem Drittel beschuppt, die anderen Flossen nicht beschuppt.

23 bis 25 Schuppen in der Längsreihe.

Lacrimale mit vier Öffnungen des laterosensorischen Systems sowie drei weiteren Infraorbitalia.

Schwanzstiel etwa so lang wie seine Höhe. Lebendfärbung braun, in der Brust- und Bauchregion heller. Körperschuppen bei Männchen mit dunklerer Umrahmung als bei Weibchen. Wangen und Kiemendeck-

kel teilweise leicht türkis bis grünlich glänzend, Oberlippe meist braun, Unterlippe weiß bis hellblau. Weichstrahlige Bereiche der Dorsalis, Analis und Caudalis bei Männchen mit Reihen dunkler Tüpfel, welche bei Weibchen nie vorkommen. Die Dorsalis bei Weibchen überwiegend glänzend weiß bis gelblich gefärbt. Die obere Hälfte der Caudalis zeigen intensive, weiß bis hellblau-chromglänzende waagrechten Streifen. Weibchen besitzen bei Laichreife einen intensiv gelb bis orange gefärbten Bauch und ebensolche Flanken.

Äußerster Rand der Dorsalis sowie manchmal die Oberkante der Caudalis bei beiden Geschlechtern rot gesäumt. Meistens mit vier bis sechs senkrechten, dunklen Bändern auf dem Körper. Das erste Band liegt unmittelbar hinter dem Kiemendeckel, das letzte am Ende des Schwanzstiels. Erstes und letztes Band sind oft nur sehr undeutlich bis gar nicht, die anderen vier Bänder aber meist sehr gut erkennbar. Bei gestreßten Individuen hellen diese dunklen Bänder manchmal etwas auf, verschwinden aber nie ganz, und zwei dunkle horizontale Streifen treten am Körper hervor. Der untere Streifen verläuft vom Hinterrand der Kiemendeckels etwa in Höhe des Opercularflecks bis zum Ende des Schwanzstiels; der obere beginnt unmittelbar hinter und über dem Auge und endet etwa am hinteren Ende der Basis der Dorsalis. Meistens ist diese waagerechte Streifung aber nicht zu sehen.

Am Hinterrand des Operculums ein dunkler Fleck, der in allen Stimmungen und auch bei konservierten Tieren sichtbar bleibt.

Konservierte Exemplare einheitlich braun mit hellerer Brust- und Bauchregion; die vertikalen Bänder sind aber immer mehr oder weniger deutlich sichtbar, ebenfalls die dunklen Umrahmungen von Körperschuppen, der dunkle Rand an der Oberkante der Dorsalis und Caudalis sowie die

Tüpfel in den Flossen. Andere Farbmerkmale nicht mehr erkennbar.

Verbreitung und Ökologie: Die Art ist bisher gesichert nur aus dem westlichen Kamerun aus dem Bereich des Korup-Nationalparkes bekannt und bewohnt dort Bäche und kleine Flüsse.

Sie ist paarbildend und – soweit bisher bekannt – ovophil maulbrütend im weiblichen Geschlecht. Ich konnte bisher nur mehrmals das Abbläuen beobachten, das dem der anderen Arten dieser Gattung (mit Ausnahme von *B. batessi*) ähnelt. Nach dem Laichen wurde das Gelege sofort vom Weibchen zur Maubrutflege aufgenommen; eine Übernahme oder Beteiligung durch das Männchen konnte ich nie beobachten. Leider wurden die Gelege nach einigen Tagen immer vom Weibchen gefressen. Thölke (mdl. Mitt.) züchtete die Art erfolgreich und berichtete, daß bei *B. ufermanni* ausschließlich die Weibchen die Eier und Jungen ins Maul aufnehmen und pflegen.

Etymologie: Die Art ist Alfred Ufermann (Oberhausen, Deutschland) gewidmet. Er hat wesentlichen Anteil daran, daß ich

mich vor vielen Jahren mit den Cichliden West- und Zentralafrikas zu beschäftigen begann. Zudem wendet man sich – meistens erfolgreich – an ihn, wenn es um ausgefallene Literatur zum Thema Cichliden geht.

### 3.3. Vergleich aller Arten

#### 3.3.1. Metrische Daten

Alle metrischen Daten wurden mit der Hauptkomponentenanalyse auf einen Faktor reduziert. In diesem Faktor weisen die Variablen Standardlänge, Kopflänge und Distanz Schnauzenspitze-Analis die höchsten Korrelationen auf (Tab. 7). Bei einem Vergleich aller Arten gemeinsam besteht entlang dieses Faktors keine signifikante Verteilung der Arten (Kruskal-Wallis-Test,  $p = 0,0800$ ) (Abb. 18).

Bei einem jeweils paarweisen Vergleich der einzelnen Arten zueinander (Mann-Whitney U-Test) (Tab. 8) wird *B. ufermanni* anhand dieses Faktor jedoch von allen anderen Arten mit Ausnahme von *B. batessi* signifikant unterschieden.

**Tab. 7:** Ergebnis der Hauptkomponentenanalyse der metrischen Daten der untersuchten Exemplare aller Arten der Gattung *Benitochromis*;  $n = 113$ .

**Tab. 7:** Result of the Principal Component Analysis of the metric data of the observed specimens of all species of the genus *Benitochromis*;  $n = 113$ .

Originaldaten	Faktor
Standardlänge	0,996
Körperhöhe	0,976
Kopflänge	0,993
Kopfhöhe	0,948
Schnauzenlänge	0,903
Augendurchmesser	0,938
Postorbitallänge	0,970
Interorbitaldistanz	0,958
Schwanzstielhöhe	0,947
Schwanzstielhöhe	0,971
Distanz Schnauze-Dorsalis	0,972
Distanz Schnauze-Analis	0,992
Distanz Schnauze-Pectoralis	0,984
Distanz Schnauze-Ventralis	0,979
Basislänge Dorsalis	0,984
Basislänge Analis	0,966
Erklärte Gesamtvariation	93,60%

Tab. 8: Man-Whitney U-Test; Vergleich der Faktoren der metrischen Daten.  
Tab. 8: Man-Whitney U-Test; comparison of the factors of the metric data.

	<i>B. finleyi</i>	<i>B. conjunctus</i>	<i>B. riomuniensis</i>	<i>B. nigrodorsalis</i>	<i>B. ufermanni</i>
<i>B. batesii</i>	0,4714	0,2607	0,1332	0,4042	0,2671
<i>B. finleyi</i>	-	0,594	0,1068	0,441	0,0428
<i>B. conjunctus</i>	-	-	0,2487	0,7952	0,0180
<i>B. riomuniensis</i>	-	-	-	0,7965	0,0028
<i>B. nigrodorsalis</i>	-	-	-	-	0,0350

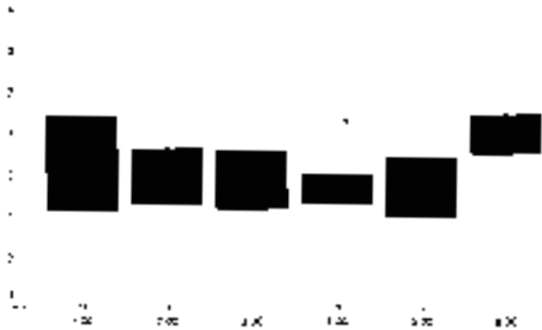


Abb. 18: Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse der metrischen Daten; durch die Rechtecke werden oberer und unterer Quadrant dargestellt, die oberen und unteren Begrenzung der vertikalen Linien zeigen die kleinsten und größten Werte für den ermittelten Faktor der Hauptkomponentenanalyse. 1 = *B. batesii*, 2.= *B. finleyi*, 3 = *B. conjunctus*, 4 = *B. riomuniensis*, 5 = *B. nigrodorsalis*, 6 = *B. ufermanni*.

Fig. 18: Result of the principal component analysis of the metric data. The thick horizontal bar represents the median, the squares the upper and lower quadrill and the vertical bar the smallest and largest value of the factor calculated. 1 = *B. batesii*, 2.= *B. finleyi*, 3 = *B. conjunctus*, 4 = *B. riomuniensis*, 5 = *B. nigrodorsalis*, 6 = *B. ufermanni*.

3.3.2. Meristische Daten

Alle meristischen Daten wurden mit der Hauptkomponentenanalyse auf drei Faktoren reduziert. In diesen drei Faktoren

weisen die Variablen Schuppen der Seitenlinie gesamt, Schuppen der unteren Seitenlinie, Weichstrahlen Analis und Hartstrahlen Dorsalis die höchsten Korrelationen auf (Tab. 9). Die ersten beiden Faktoren wur-

Tab. 9: Ergebnis der Hauptkomponentenanalyse der meristischen Daten der untersuchten Exemplare aus allen Arten der Gattung *Benitochromis*. N = 82.  
Tab. 9: Result of the Principal Component Analysis of the meristic data of the observed specimens of all species of the genus *Benitochromis*. n = 82.

Originaldaten	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3
Hartstrahlen Dorsalis	0,193	-0,205	-0,689
Weichstrahlen Dorsalis	0,368	0,060	0,767
Weichstrahlen Analis	0,738	-0,195	0,096
Weichstrahlen Pectoralis	0,489	-0,334	0,326
Schuppen obere Seitenlinie	0,728	-0,075	-0,406
Schuppen untere Seitenlinie	-0,104	0,916	0,103
Schuppen Seitenlinien gesamt	0,549	0,753	-0,266
Kiemenreusendornen	0,530	0,113	0,136

Abb. 19: Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse der meristischen Daten – Faktor 1; durch die Rechtecke werden oberer und unterer Quadrill dargestellt, die oberen und unteren Begrenzung der vertikalen Linien zeigen die kleinsten und größten Werte für den ermittelten Faktor der Hauptkomponentenanalyse. 1 = *B. batesii*, 2= *B. finleyi*, 3 = *B. conjunctus*, 4 = *B. riomuniensis*, 5 = *B. nigrodorsalis*, 6 = *B. ufermanni*.

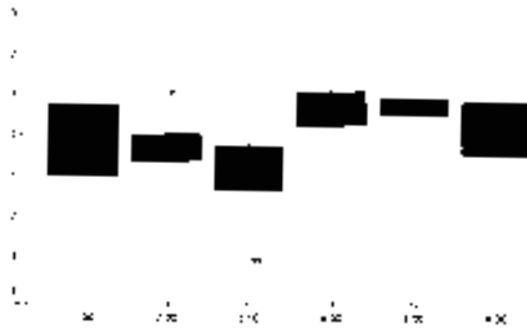


Fig. 19: Result of the principial component analysis for the first factor of the meristic data. The thick horizontal bar represents the median, the squares the upper and lower quadrill and the vertical bar the smallest and largest value of the factor calculated. 1 = *B. batesii*, 2= *B. finleyi*, 3 = *B. conjunctus*, 4 = *B. riomuniensis*, 5 = *B. nigrodorsalis*, 6 = *B. ufermanni*.

Tab. 10: Man-Whitney U-Test; Vergleich des Faktors 1 der meristischen Daten.

Tab. 10: Man-Whitney U-Test; comparision for the factor 1 of the meristic data.

	<i>B. finleyi</i>	<i>B. conjunctus</i>	<i>B. riomuniensis</i>	<i>B. nigrodorsalis</i>	<i>B. ufermanni</i>
<i>B. batesii</i>	1,0000	0,1500	0,0863	0,0495	0,7118
<i>B. finleyi</i>	-	0,0645	0,0036	0,0005	0,3710
<i>B. conjunctus</i>	-	-	0,0004	0,0001	0,1584
<i>B. riomuniensis</i>	-	-	-	0,8989	0,5568
<i>B. nigrodorsalis</i>	-	-	-	-	0,6729

Tab. 11: Man-Whitney U-Test; Vergleich des Faktors 2 der meristischen Daten.

Tab. 11: Man-Whitney U-Test; comparision for the factor 2 of the meristic data.

	<i>B. finleyi</i>	<i>B. conjunctus</i>	<i>B. riomuniensis</i>	<i>B. nigrodorsalis</i>	<i>B. ufermanni</i>
<i>B. batesii</i>	0,6183	0,9474	0,0863	0,0046	0,4927
<i>B. finleyi</i>	-	0,6920	0,0176	0,0177	0,7093
<i>B. conjunctus</i>	-	-	0,0293	0,0010	0,3887
<i>B. riomuniensis</i>	-	-	-	0,0002	0,0623
<i>B. nigrodorsalis</i>	-	-	-	-	0,2457

den auf Signifikanz geprüft; im Gesamtvergleich aller Arten gemeinsam sind die Arten entlang von jedem dieser beiden Faktoren signifikant unterschiedlich verteilt (Kruskal-Wallis-Test für Faktor 1  $p = 0,0002$ , Faktor 2  $p = 0,0009$ ) (Abb. 19).

Bei einem jeweils paarweisen Vergleich der einzelnen Arten zueinander (Mann-Whitney U-Test, Tab. 10, 11) unterscheiden sich in allen beiden Faktoren signifikant:

*B. riomuniensis* von *B. finleyi* und *B. conjunctus*; *B. nigrodorsalis* von *B. batesii*, *B. finleyi* und *B. conjunctus*. Im Faktor 2 ist zusätzlich ein signifikanter Unterschied zwischen *B. nigrodorsalis* von *B. riomuniensis* gegeben.

Die Anzahl der Kiemenreusendornen (Tab. 12) ist bei *B. batesii* (12-16) *B. conjunctus* (13-17) und *B. ufermanni* sehr variabel; *B. nigrodorsalis* (13-15) hat eine ge-

**Tab. 12:** Anzahl und Häufigkeit von Kiemenreusendornen auf dem ersten äußeren Kiemenbogen.  
**Tab. 12:** Numbers and frequencies of gill rakers on the first outer branchial arch.

Zahl Kiemenreusendornen	12	13	14	15	16	17
<i>B. batesii</i>	1	1	4	2	5	0
<i>B. conjunctus</i>	0	5	3	6	2	1
<i>B. finleyi</i>	0	0	3	9	6	1
<i>B. nigrodorsalis</i>	0	1	6	5	0	0
<i>B. riomuniensis</i>	0	0	3	5	7	4
<i>B. ufermanni</i>	0	1	1	0	0	3

ringere Anzahl als *B. riomuniensis* (14-17) und *B. finleyi* (14-17). Die Häufigkeiten, in denen bestimmte Anzahlen von Kiemenreusendornen vorkommen, sind bei den einzelnen Arten unterschiedlich verteilt. Die Variationsbreiten der Anzahl von Schuppen der Seitenlinie (Tab. 13) sind bei *B. batesii* (24-29) und *B. riomuniensis* (23-29) am höchsten; bei beiden Arten tritt auch die höchsten Anzahl von durch-

bohrten Schuppen auf. Betrachtet man nur die oberen Seitenlinie, ist die Anzahl und deren Variationsbreite bei *B. nigrodorsalis* (19-20) am geringsten, bei *B. riomuniensis* (16-21) am größten. Betrachtet man nur die untere Seitenlinie, ist die Variationsbreite bei *B. nigrodorsalis* (5-7) gering (die Art hat auch die geringste Anzahl von durchbohrten Schuppen), bei *B. batesii* (5-9) aber groß.

**Tab. 13:** Anzahl und Häufigkeit von durchbohrten Schuppen der Seitenlinie.  
**Tab. 13:** Numbers and frequencies of pored scales of the lateral line system.

Schuppen Seitenlinie unten	5	6	7	8	9
<i>B. batesii</i>	1	4	6	9	3
<i>B. conjunctus</i>	0	0	11	13	1
<i>B. finleyi</i>	0	4	8	5	1
<i>B. nigrodorsalis</i>	2	8	7	0	0
<i>B. riomuniensis</i>	0	8	8	13	0
<i>B. ufermanni</i>	1	0	3	1	0

Schuppen Seitenlinie oben	16	17	18	19	20	21
<i>B. batesii</i>	0	0	10	10	2	0
<i>B. conjunctus</i>	0	7	13	5	0	0
<i>B. finleyi</i>	0	1	11	7	0	0
<i>B. nigrodorsalis</i>	0	0	0	7	5	0
<i>B. riomuniensis</i>	1	1	5	11	9	1
<i>B. ufermanni</i>	0	0	3	2	0	0

Schuppen Seitenlinie gesamt	23	24	25	26	27	28	29
<i>B. batesii</i>	0	2	3	11	5	1	1
<i>B. conjunctus</i>	0	1	11	12	1	0	0
<i>B. finleyi</i>	0	3	5	9	1	0	0
<i>B. nigrodorsalis</i>	0	1	6	4	1	0	0
<i>B. riomuniensis</i>	1	2	3	11	6	4	1
<i>B. ufermanni</i>	0	1	2	2	0	0	0



Jede Art ist in ihrem Verbreitungsgebiet in mehreren, teilweise gut getrennten Populationen zu finden, die sich nur sehr wenig oder gar nicht voneinander unterscheiden. Metrische und meristische Vergleiche innerhalb jeder Art zeigten, daß die Variation innerhalb einer Population jeweils derjenigen innerhalb einer Art entspricht. Lediglich die Intensität einzelner Farben oder Zeichnungsmuster sind unterschiedlich; es bleiben aber immer die jeweils arttypischen Charakteristika erhalten. Bei *B. finleyi*, *B. conjunctus* und *B. nigrodorsalis* ist erwähnenswert, dass sie im Einzugsgebiet des Mungo-Flusses zwar nicht syntop, aber doch sympatrisch vorkommen. *B. batesii* und *B. riomuniensis* hingegen existieren in Südkamerun eindeutig syntop.

#### 4. Diskussion

Greenwood (1987), der bisher die gründlichste und umfangreichste Bearbeitung chromidotilapiiner Cichliden vorgelegt hat, betrachtet die Anzahl der Infraorbitalknochen, aber nur zum Teil auch die Anzahl der Öffnungen des laterosensorischen Systems im Lacrimale als differentialdiagnostische Merkmale, um die einzelnen Gattungen dieser Gruppe zu unterscheiden. Auch die Gattungen *Parananochromis* und *Nanochromis* wurden von ihm im wesentlichen anhand der Infraorbitalknochen voneinander unterschieden. Ich bin der Ansicht, dass die Anzahl der Poren im Lacrimale bei chromidotilapiinen Cichliden von großer Bedeutung ist, zumal sie (soweit bisher von mir selbst untersucht) auch innerhalb anderer Gattungen der Gruppe (z. B. *Pelvicachromis*, *Nanochromis*, *Parananochromis*) stets konstant zu sein scheint. Greenwood (1987) schreibt, daß *Chromidotilapia finleyi* vier Öffnungen des laterosensorischen Systems im Lacrimale, alle anderen Arten der Gattung *Chromidoti-*

*pia* aber fünf solcher Öffnungen besitzen. Er maß diesem Unterschied offensichtlich keine größere Bedeutung zu, zumal er auch nicht bei der Definition der Gattung *Chromidotilapia* verwendet, sondern nur als Ausnahme bei einer Art vermerkt wurde. Greenwood (1987) hat zudem Unterschiede in der Zahl der Infraorbitalia bei einigen Arten der Gattung *Chromidotilapia* nicht diskutiert und gibt keinen Hinweis darauf, daß auch bei anderen Arten dieser Gattung nur vier Poren im Lacrimale zu finden sind.

Meine Untersuchungen haben gezeigt, daß neben den Merkmalen, die bereits Greenwood (1987) angibt, nicht nur bei *C. finleyi* (= *B. finleyi*), sondern auch bei *C. batesii* (= *B. batesii*) und bei *C. schoutedeni* nur vier Sinnesporen zu finden sind. *Chromidotilapia schoutedeni* besitzt aber außer dem Lacrimale noch vier weitere Infraorbitalia, *B. finleyi* und *B. batesii* hingegen nur drei.

Weiterhin konnte ich bei *B. batesii* und *B. finleyi* (bei allen nach früherer Ansicht diesen Arten zugeordneten Populationen) feststellen, daß juvenile Exemplare immer und adulte meistens einen schwarzen Fleck im weichstrahligen Teil der Dorsalis besitzen, der bei allen Arten der Gattung *Chromidotilapia* nie zu finden ist. Bei der Überführung der Arten *C. finleyi* und *C. batesii* in die neue Gattung *Benitochromis* folge ich zunächst Greenwood (1987), der die Bedeutung der Anzahl von Infraorbitalia betont. Die Tatsache, daß in einer Gruppe von Arten mehrere konkreter Merkmale in einer Kombination auftreten, die bei einer anderen Artengruppe nicht zu finden ist, rechtfertigt es, die eine Gruppe von der anderen Gruppe als Gattungen abzugrenzen. Das heißt für die Gattung *Chromidotilapia* gilt (in Ergänzung und Änderung der Gattungsdefinition nach Greenwood (1987), siehe auch Einleitung) die Merkmalskombination: fünf Poren des laterosensorischen

Systems im Lacrimale (mit Ausnahme von *C. schoutedeni*, der vier Poren besitzt), vier weitere Infraorbitalia, keinen schwarzen Fleck im weichstrahligen Teil der Dorsalis, Sexualdimorphismus und Sexualdichromatismus mäßig bis deutlich ausgeprägt. Derzeit gehören folgende Arten in diese Gattung: *C. cavalliensis* (Thys van den Audenaerde & Loisel, 1971), *C. elongata* Lamboj, 1998, *C. guntheri* mit den beiden Unterarten *C. g. guntheri* (Sauvage, 1882) und *C. g. loennbergii* (Trewavas, 1962), *C. kingsleyae* Boulenger, 1898, *C. linkei* Staack, 1980, *C. mamonekenei* Lamboj, 1998 und *C. schoutedeni* (Poll & Thys, 1967). Die Gattung *Benitochromis* zeigt im Unterschied dazu vier Poren des laterosensorischen Systems im Lacrimale, drei Infraorbitalia zusätzlich zum Lacrimale, einen schwarzen Fleck bei allen juvenilen und bei den meisten adulten Exemplaren im weichstrahligen Teil der Dorsalis sowie fehlenden oder kaum vorhandenen Sexualdimorphismus (Sexualdichromatismus jedoch vorhanden).

Da die ursprünglich der Gattung *Chromidotilapia* zugerechneten Arten *B. batesii* und *B. finleyi* die zuletzt genannte Merkmalskombination aufweisen, werden sie in die Gattung *Benitochromis* gestellt. Typusart ist *B. finleyi*, da von ihr das besser erhaltene Material vorliegt.

Die geringe Anzahl von Öffnungen im Lacrimale von *C. schoutedeni* ist entweder ein plesiomorphes Merkmal, das nur bei dieser einzigen Art der Gattung erhalten geblieben ist, oder die Art gehört nicht zur Gattung *Chromidotilapia*.

Weitere Hinweise, die es gerechtfertigt erscheinen lassen, die Gattung *Benitochromis* von der Gattung *Chromidotilapia* abzugrenzen, liefern auch Vergleiche mitochondrialer DNA (Control Region und Cytochrom b) (Lamboj & Kratochvil 1997). Nach dieser Untersuchung sind die Arten *B. batesii*, *B. conjunctus*, *B. nigrodorsalis* und *B. riomuniensis* (dort noch

als *C. batesii* und *C. finleyi*-Formen Muyuka, Moliwe und Lobe bezeichnet) innerhalb der Gruppe der chromidotilapiinen Cichliden immer deutlich von *Chromidotilapia g. guntheri* abgetrennt. Die genetischen Distanzen der einzelnen Arten der Gattung *Benitochromis* zueinander entsprachen den Distanzen, die zwischen anderen Arten aus anderen Gattungen der Gruppe (z. B. *Pelvicachromis*) festzustellen waren.

Innerhalb der chromidotilapiinen Cichliden ist die Gattung *Benitochromis* wohl ursprünglich und steht der Gattung *Chromidotilapia* nahe. Dafür sprechen der für chromidotilapiine Cichliden gering ausgeprägte Sexualdimorphismus, die Anzahl der Öffnungen des laterosensorischen Systems im Lacrimale und die konstante hohe Zahl von Schuppen um den Schwanzstiel. Diese Merkmale sind als plesiomorph anzusehen (vgl. auch Greenwood 1987). Eine Reduktion der Zahl der Infraorbitalknochen auf weniger als vier (das Lacrimale nicht mit gerechnet) ist bei Arten der Gattungen *Benitochromis*, *Nanochromis*, *Parananochromis*, *Pelvicachromis* und *Thysochromis* zu finden, nicht aber bei den Gattungen *Chromidotilapia*, *Limbochromis* und *Dirandu* (Greenwood 1987, Fig. 5; Lamboj und Snoeks 2000). Wenn diese Reduktion als Synapomorphie gewertet wird, so ist sie zusammen mit den oben angeführten Plesiomorphien ein Hinweis darauf, daß *Benitochromis* als basale Gattung innerhalb der Gruppe zu sehen ist und möglicherweise gemeinsam mit *Chromidotilapia* als Schwesterngruppe zu den andern Gattungen der Gruppe gesehen werden kann. Der Status von *Thysochromis* als ursprünglichster Gattung der chromidotilapiinen Cichliden im Sinne von Greenwood (1987) wäre in diesem Fall neu zu überdenken, da diese Gattung nach Greenwood (1987, S. 150, Fig. 5) das Lacrimale sowie drei weitere Infraorbitalia besitzt, durch einen sehr

deutlichen Sexualdimorphismus und Sexualdichromatismus ausgezeichnet ist sowie in Höhlen brütet (Lamboj 1995).

Die Reduktion der Infraorbitalia könnte auch eine Homoplasie innerhalb der Gruppe der chromidotilapiinen Cichliden darstellen. Es ist aber schwer vorstellbar, dass eine solche Homoplasie bei so vielen Gattungen und Arten erhalten geblieben ist.

In diesem Zusammenhang ist auch die Evolution des Brutpflegeverhaltens innerhalb der chromidotilapiinen Cichliden von Bedeutung. Sowohl bei der Gattung *Chromidotilapia* als auch bei der Gattung *Benitochromis* sind zwei Formen der Maulbrutpflege entwickelt: Ovophilie und Larvophilie. Bei den Angehörigen beider Gattungen ist Ovophilie mit einem Ablaichverhalten, wie es offenbrütenden Arten zeigen, verbunden, Larvophilie hingegen immer mit einem Ablaichen in Höhlen gekoppelt. Nach Peters und Berns (1982) sind Ovophilie und Larvophilie nicht voneinander abzuleiten, sondern stellen zwei gegensätzliche Tendenzen dar. Bei Larvophilie ist dies eine Verringerung der Zeitspanne von der Eiablage bis zu dem Zeitpunkt, wo die Larven die Eihüllen durchbrechen, bei Ovophilie wird dieser Zeitraum hingegen verlängert. Offenbrüten wird bei Cichliden jedoch als ursprünglicher angesehen als Höhlenbrüten (z.B. Keenleyside 1991). Wollte man beiden Ansichten Genüge leisten, müßten sich, bei Abstammung von einem gemeinsamen Vorfahren, bei *Chromidotilapia* und *Benitochromis* jeweils zwei Linien mit unterschiedlicher Fortpflanzung unabhängig voneinander entwickelt haben: Aus einem hypothetischen, offenbrütenden Vorfahren wäre eine Linie zu ovophilem Maulbrüten übergegangen (heute repräsentiert durch alle Arten von *Chromidotilapia* mit Ausnahme von *C. spec.* aus Lambarene (Lamboj 1998) und durch alle Arten von *Benitochromis* außer *B. batesii*).

Eine zweite Linie hätte sich aus diesem Vorfahren zu Höhlenbrütern entwickelt, die dann auch larvophiles Maulbrüten entwickelt haben (*C. spec.* aus der Umgebung von Lambarene und *B. batesii*). Zumindest bei einer der beiden Gattungen, vielleicht aber auch aus beiden unabhängig voneinander, könnten sich, bevor in dieser zweiten Linie larvophiles Maulbrüten entwickelt wurde, aus der jeweils höhlenbrütenden Linie die Arten abgetrennt und entwickelt haben, die als Höhlenbrüter beschrieben sind (die Arten der Gattungen *Limbochromis*, *Nanochromis*, *Parananochromis*, *Pelvicachromis*, *Thysochromis*). Wie auch immer, die Verwandtschaftsverhältnisse der chromidotilapiinen Cichliden sind meiner Ansicht nach sowohl intra- wie auch intergenerisch wesentlich komplizierter als bisher angenommen.

Die Arten der Gattung *Benitochromis* sind schwer voneinander abzugrenzen. Eine Unterscheidung ist nur bei Betrachtung von Kombinationen verschiedener Merkmale möglich. Bereits Trewavas (1974) hat auf dieses Problem bei der Unterscheidung von *B. batesii* und *B. finleyi* hingewiesen. Dieselbe Autorin vermutete im Bereich von Südkamerun eigenständige Arten aus dem Verwandtschaftskreis von *B. batesii/finleyi*. Die in diesem Gebiet vorkommenden Arten sind nach meinen Untersuchungen *B. batesii* und *B. riomuniensis*. Auf den Abbildungen bei Trewavas (1974, S. 396) ist offenbar *B. batesii* zu sehen. Daß Trewavas Probleme bei der Zuordnung hatte, lag möglicherweise daran, daß die Typen von *B. batesii* nicht in bestem Erhaltungszustand sind, vor allem sind die Zeichnungselemente bei allen Exemplare nicht mehr zu erkennen. Zudem ist aus dieser Typenserie meiner Meinung nach eines der Exemplare (SL 90,4 mm) *B. riomuniensis* zuzuordnen und daher die Serie nicht homogen. Greenwood (1987) hat ange-

merkt, dass einige Farbformen von Arten der Gattung *Chromidotilapia*, die von Linke und Staeck (1981) abgebildet worden sind, möglicherweise eigenständige Arten darstellen. Ich vermute, dass er damit wahrscheinlich die verschiedenen Formen von *B. batesii* und *B. finleyi* gemeint hat, die in dem zitierten Buch vorgestellt wurden und die damals alle noch der Gattung *Chromidotilapia* zugeordnet waren. Die meisten dieser Formen werden in der vorliegenden Arbeit nun als eigenständige Arten der Gattung *Benitochromis* definiert.

Linke und Staeck (1981, 1993) bilden noch „*Chromidotilapia batesii* – Form Eseka” ab (S. 29, 30); diese Form zeigt ein Farb- und Zeichnungsmuster, das nicht sehr typisch für *B. batesii* ist. Vor allem die Färbung des Weibchens stimmt aber gut mit der von Weibchen von *B. ufermanni* überein. Möglicherweise ist das Verbreitungsgebiet dieser Art doch größer als heute angenommen. Aufsammlungen in den entsprechenden Gebieten Kameruns könnten dies klären.

### Danksagung

Teile dieser Arbeit wurden durch den Herbert Axelrod-Fond des American Museum for Natural History (New York, USA) gefördert. Folgenden Freunden und Kollegen möchte ich (in alphabetischer Reihenfolge) für Ihre Hilfe, Beratung, Diskussion und Unterstützung bei meinen Arbeiten, Aufsammlungen, der Besorgung bzw. dem Verleih von Material und der Erstellung dieser Arbeit danken: Ketchem Richard Esoh (Buea, Kamerun), Jörg Freyhof (Bonn, Deutschland), Hartmut Greven (Düsseldorf, Deutschland), Gottfried Himmler (Wien, Österreich), Martin Ibl (Wien, Österreich), Andre Kamden (Tervuren, Belgien), Helmut Kratochvil (Wien, Österreich), Gottfried Marschitz (Wien, Österreich), Elisabeth

Martin (Wien, Österreich), Robert Messner (Wien, Österreich), Norbert Milasowszky (Wien, Österreich), Peter Ngong (Kamerun), Gabriele Okorn (Wien, Österreich), Robert Patzner (Salzburg, Österreich), Rüdiger Riehl (Düsseldorf, Deutschland), Uli Schliewen (München, Deutschland), Charles Smarth (Kribi, Kamerun), Jos Snoeks (Tervuren, Belgien), Rainer Sonnenberg (Bonn, Deutschland), Melanie Stiassny (New York, USA), Guy G. Teugels (Tervuren, Belgien), Luc de Vos (Tervuren, Belgien), Anton Weißenbacher (Wien, Österreich). Desweiteren danke ich auch dem Ministère de la Recherche Scientifique et Technique in Kamerun für alle erforderlichen Genehmigungen für Aufsammlung und Export des Untersuchungsmaterials, den AUA/Swissair für ihr freundliches Entgegenkommen beim Transport sowie zwei anonymen Gutachtern für Ihre Korrekturen und Anregungen zum Manuskript.

### Literatur

- Barel, C.D.N., van Ojen, M.J.P., Witte, F., Witte-Maas, Els L.M. 1977. An introduction to the taxonomy and morphology of the haplochromine Cichlidae from Lake Victoria. *Neth. J. Zool.* 27, 333-389.
- Boulenger, G. A. 1898. A revision of the African and Syrian fishes of the family Cichlidae. Part I. *Proc. Zool. Soc. London*, 132-152.
- Boulenger, G. A. 1901. Description of a new fish of the family Cichlidae from the French Congo. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 7, 114-116.
- Dingerkus, G., Uhler, L. D. 1977. Enzyme clearing of Alcian Blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technol.* 52, 229-232.
- Greenwood, P.H. 1978. A review of the pharyngeal apophysis and its significance in the classification of African cichlid fishes. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool.*, 33, 297-323.
- Greenwood, P.H. 1987. The genera of pelmatochromine fishes (Teleostei, Cichlidae). A phylogenetic review. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool.* 53, 139-203.

- Keenleyside, M.H.A. (ed.) 1991. Cichlid Fishes. Behaviour, ecology and evolution. Chapman & Hall, London.
- Lamboj, A. 1986. *Chromidotilapia batesii* – auch ein Maulbrüter, aber aus Westafrika. DCG-Info 17, 226-230.
- Lamboj, A. 1995. Das Brutpflegeverhalten in der Gattung *Chromidotilapia* und seine systematische Bedeutung, pp. 235-242. In: Fortpflanzungsbiologie der Aquarienfische (Greven, H., R. Riehl, eds.). Birgit Schmetskamp Verlag, Bornheim.
- Lamboj, A. 1998. Übersicht über die Formen der Maulbrutpflege bei Cichliden am Beispiel der Gattung *Chromidotilapia*, pp. 165-172. In: Verhalten von Aquarienfischen (Greven, H., R. Riehl, eds.). Birgit Schmetskamp Verlag, Bornheim.
- Lamboj, A. 2000. On the generic status of *Limbochromis cavalliensis* (Thys van den Audenaerde & Loiselle, 1971) (Teleostei: Perciformes). Ann. Naturhist. Mus. Wien 102 B, 63-74.
- Lamboj, A., Kratochvil, H. 1997. Molekularbiologische Vergleiche mitochondrialer DNA bei chromidotilapiinen Cichliden (Teleostei, Perciformes). Verh. Dtsch. Zool. Ges. 90.1, 178.
- Lamboj, A., Snoek, J. 2000. *Dirandu albimarginatus*, a new genus and species of cichlid (Teleostei: Cichlidae) from Congo and Gaboon, Central Africa. Ichthyol. Explor. Freshwaters 11, 355-360.
- Linke, H., Staack, W. 1981. Afrikanische Cichliden I – Buntbarsche aus Westafrika. Tetra Verlag, Melle.
- Linke, H., Staack, W. 1993. Afrikanische Cichliden I – Buntbarsche aus Westafrika. 4. Auflage. Tetra Verlag, Melle.
- Peters, H.M., Berns, S. 1982. Die Maulbrutpflege bei Cichliden. Untersuchungen zur Evolution eines Verhaltensmusters. Z. zool. Syst. Evolut.forsch. 20, 18-52.
- Plösch, T. 1991. Die Alizarin-/Alcianblau-Färbung nach Dingerkus und Uhler. Aquar. Terr. Z. (DATZ) 44, 252-254.
- Poll, M., Thys van den Audenaerde, D.F.E. 1967. Description de *Pelmatochromis schoutedeni* sp. n. du Congo oriental (Pisces, Cichlidae). Rev. Zool. Bot. Afr. 74, 383-391.
- Thys van den Audenaerde, D. F. E. 1967. The Freshwater Fishes of Fernando Poo. Verh. Kon. Vl. Akad. Wet. Let. Sch. Kunst. 29, 1-167.
- Thys van den Audenaerde, D. F. E. 1968. A preliminary contribution to a systematic revision of the genus *Pelmatochromis* Hubrecht sensu lato (Pisces, Cichlidae). Rev. Zool. Bot. afr. 77, 349-391.
- Trewavas, E. 1974. The freshwater fishes of rivers Mungo and Meme and lakes Kotto, Mbo-daong and Soden, West Cameroon. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool. 26, 328-419.
- Weißbacher, A. 1996. Ein selten gepflegter Westafrikaner. TI 130, 25-28.



## Zur Verbreitung und Gefährdungssituation der Äsche (*Thymallus thymallus*) in Kärnten (Österreich)

### Distribution and threat of Grayling (*Thymallus thymallus*) in Carinthia (Austria)

Wolfgang Honsig-Erlenburg

Kärntner Institut für Seenforschung, Flatschacher Straße 70, A-9020 Klagenfurt  
Email: oekologie.abt.15@ktn.gv.at

**Zusammenfassung:** Fischbestandsaufnahmen an etwa 300 Fließgewässerabschnitten in Kärnten (Österreich) erbrachten für etwa ein Drittel (114 Abschnitte von 28 Fließgewässern) den Nachweis der Äsche (*Thymallus thymallus*). Sich selbst reproduzierende Bestände wurden für Höhenlagen zwischen 350 und 1050 m ü. NN. festgestellt. Die mittleren Jahres-Wassertemperaturen in diesen Abschnitten liegen zwischen 5,4 und 9,5 °C mit Sommerwerten von über 20 °C. Die Fischgesellschaften der Äschengewässer umfassen drei bis zwölf Arten. Fischbiomassen zwischen 10 und 200 kg/ha, in einzelnen Abschnitten der oberen Drau auch bis über 700 kg/ha, wurden festgestellt. Durch anthropogene Einflüsse, vor allem durch die Errichtung einer Staukette in der Drau, aber auch durch frühere Abwasserbelastungen (z.B. Gurk, Gail, Lavant), sind die Äschen streckenweise stark zurückgegangen. Durch die Sanierung von abwasserbeeinflussten Fließgewässern hat sich der dort fast völlig verschwundene Äschenbestand wieder erholen können, die Äsche ist zum Teil auch wieder die dominierende Fischart (z.B. Glan). Heute wird die Äsche besonders durch den Besatz mit Regenbogenforellen (Konkurrenz) sowie durch überwinternde Kormorane gefährdet. Verbesserungen des Lebensraumes der Äsche können durch Restrukturierungsmaßnahmen erreicht werden (Beispiel Obere Drau).

**Schlüsselwörter:** *Thymallus thymallus*, Gefährdung, Fließgewässer-Restrukturierung, Konkurrenz, Prädation

**Summary:** Nearly 1/3 of investigated sections in running water courses of Carinthia (Austria) contained populations of grayling (*Thymallus thymallus*, in 114 sections of 28 rivers). Self reproducing stocks were recorded at 350 to 1050 m above sea level, the average water temperature in those sections ranges between 5.4 to 9.5 °C with summer temperatures exceeding 20 °C. The fish communities of that grayling rivers contain three to 12 species, the fish biomass is in the range between 10 and 200 kg/ha. In some sections of the upper River Drau a biomass of up to 700 kg/ha has been recorded. Anthropogenic impacts, especially the construction of serial impoundments in the river Drau as well as former pollutions (e.g. of the rivers Gurk, Glan, Lavant) have reduced grayling stocks considerably. The sanitation of these waste water polluted rivers led to the recovery of the grayling stocks; in many sections grayling is now the dominant fish species again. Graylings are threatened nowadays by stocking of rainbow trout (competition) and predation by hibernating cormorants. Improvements of the structural heterogeneity of the aquatic habitat can be achieved by restructuration of river sections (for example upper river Drau).

**Keywords:** *Thymallus thymallus*, endangering, restructuration of rivers, competition, predation

## 1. Einleitung

Die Äsche war früher in Kärnten eine weit verbreitete Fischart sowohl im Hauptfluß (Drau) des Bundeslandes als auch in den größeren Zubringern zur Drau (Möll, Lieser, Gail, Gurk, Lavant) und die dominierende Art des Hyporhithrals der Fließgewässer (Hartmann 1898, Heckel und Kner 1857, Tschauko 1923, Honsig-Erlenburg und Mildner 1996, Honsig-Erlenburg 1997).

Durch anthropogene Einflüsse, vor allem durch die Errichtung einer Staukette in der mittleren und unteren Drau seit 1942, sind die Äschen streckenweise stark zurückgegangen (Groß et al. 1998, Steiner 1977, Schulz et al. 1986). Aber auch durch massive Beeinträchtigungen von Abwässern (vor allem aus der Zelluloseindustrie) kam es in der Zeit nach dem 2. Weltkrieg bis Ende der 1980iger Jahre zu starken Reduktionen der Äschenbestände, insbesondere in der Lavant (Honsig-Erlenburg et al. 1996), der Vellach (Honsig-Erlenburg et al. 1990), der unteren Gail, der Glan und der Gurk (Honsig-Erlenburg und Friedl 1997 a).

## 2. Material und Methode

Mit Hilfe der Elektrofischerei wurden in den Jahren 1989 bis 1999 in Kärnten 305 Fließgewässerstellen in einer Länge von etwa 30 km (das sind ca. 0,5 % des gesamten Fließgewässernetzes) befischt. Je nach Größe des Fließgewässers kamen entweder Standaggregate der Marke Grassl mit 5,5 kW und 10,5 kW-Leistung, oder ein tragbares Elektrobefischungsgerät (benzinbetriebenes Aggregat des Typs Efko 1500 mit 1,5 kW-Leistung) zum Einsatz. Bei Fließgewässern bis zu einer Gewässerbreite von etwa 5 m wurde mit einem Pol gefischt, bei breiteren meist mit zwei Polen. In etwa 20 % erfolgte die Befischung nach der

DeLury-Methode (de Lury 1947). Für größere Fließgewässer wurde auch ein Fangboot mit Elektrobefischungsgerät verwendet. Dabei kamen 10 Anodenkabel zur Anwendung, die ca. 1,5 m vor dem Bug des Fangbootes 20 bis 40 cm unter die Wasseroberfläche reichten. Zwei Kathodenkabel, deren Abstand zueinander etwa 20 cm betrug, hingen im Bereich der Bootsmitte ca. 1 m tief in das Wasser. Das Fangboot schwamm mit der Strömung flußab. Der Stromfluß wird mit einem sogenannten Totmannschalter aktiviert und zwar so, daß die Fische überrascht werden und die Scheuchwirkung, die bei permanentem Stromfluß auftritt, minimiert wird. Die zur Anode kommenden Fische wurden mit großen Handkäschern aus dem Wasser geholt.

Die Befischungsstrecken wiesen Längen zwischen 50 und 200 m auf, wobei in größeren Fließgewässern längere Abschnitte als in kleineren befischt wurden. Die gefangenen Fische wurden auf  $\pm 0,2$  cm vermessen (Totallänge) und gewogen (batteriebetriebene Feldwaage der Marke Mettler, Genauigkeit  $\pm 1$  g), auf äußere Verletzungen untersucht und anschließend wieder ins Gewässer zurückgesetzt. Aus den Daten wurden die Fischbiomasse und die Fischdichte sowie die Längenverteilung berechnet. Dabei wurde die Anzahl der gefangenen Fische sowie der Biomasse der tatsächlichen Befischungsfläche auf die Fläche von einem Hektar umgerechnet. Des weiteren wurden von den Beprobungsstellen morphologische Parameter, wie Höhenlage, durchschnittliche Gewässerbreite, durchschnittliches Gefälle und dort, wo Meßstellen vorhanden sind, die mittleren Jahres-Wassertemperaturen erhoben.

Außerdem wurden Fangdaten aus der Angelfischerei sowie Hinweise von Fischern als qualitative Nachweise zur Verbreitung der Äsche verarbeitet.



### 3. Ergebnisse

Von den ca. 300 untersuchten Fließgewässerabschnitten wurden an etwa einem Drittel (114 Befischungsstellen in 28 Fließgewässern) Äschen nachgewiesen. So beherbergten alle größeren Fließgewässer aufgrund der relativ hohen Biomasse ( $> 50 \text{ kg/ha}$ ) sowie des Nachweises von Jungäschen, die nicht eingesetzt worden waren, sich selbst reproduzierende Bestände, in kleineren Fließgewässern trat die Äsche vor allem im Mündungsgebiet auf. In Abbildung 1 wird die Verbreitung der Äsche in Kärnten dargestellt. Wie daraus ersichtlich ist, kommt die Äsche im Hauptfluß, der Drau, nur noch im oberen ungestauten Bereich in solchem Ausmaß vor, daß von einer sich selbst erhaltenden Population gesprochen werden kann. Gute Äschenbestände finden sich auch in Abschnitten der Möll, der unteren Gail (10-100 kg/ha), der Gurk und der Glan (bis über 100 kg/ha). Die höchsten Biomassewerte mit 100 bis 200 kg/ha (vereinzelt sogar bis zu 700 kg/ha und mehr) sind in der oberen Drau

und in einzelnen Abschnitten der Gail, geringe Biomassewerte ( $< 10 \text{ kg/ha}$ ) in den Stauwurzelbereichen der mittleren Drau, in Fließgewässerabschnitten der Forellenregion sowie in kleineren Seitengewässern ermittelt worden.

Die Fischgesellschaften der Äschengewässer umfassen drei bis zwölf Arten, wobei neben den Äschen Bachforellen, aber teilweise auch Regenbogenforellen und Huchen dominieren. Der hohe Anteil an Regenbogenforellen in einigen Abschnitten ist auf Besatzmaßnahmen dieser Fischart zurückzuführen, in einigen Fließgewässern (z.B. Gail und Gurk) erfolgt auch eine natürliche Reproduktion.

Folgende weitere Begleitfischarten wurden festgestellt: Bachsaibling, *Salvelinus fontinalis*, Koppe, *Cottus gobio*, Aitel (Döbel), *Leuciscus cephalus*, Aalrutte, *Lota lota*, Gründling, *Gobio gobio*, Strömer, *Leuciscus souffia*, Nase, *Chondostoma nasus*, Barbe, *Barbus barbus*, und Hasel, *Leuciscus leuciscus*.

Damit können folgende abiotische Charakteristika der Lebensräume der Äsche mit nachgewiesener Reproduktion aufge-



**Abb. 1:** Verbreitung und Fischbiomassen (kg/ha) der Äsche (*Thymallus thymallus*) in Kärnten.  
**Fig. 1:** Distribution and fish biomass (kg/ha) of grayling (*Thymallus thymallus*) in Carinthia.

zeigt werden:

- Höhenlage: 350 m (untere Lavant) bis 1050 m (obere Möll) ü. NN
- Durchschnittliche Gewässerbreite: 5 m bis 40 m
- Durchschnittliches Gefälle: 2 bis 15 ‰
- Mittlere Jahres-Wassertemperaturen: 5,4 bis 9,5 °C (maximale sommerliche Wassertemperaturen kurzzeitig bis 25°C (untere Lavant)

#### 4. Diskussion

Untersuchungen der Verbreitung der Äsche in Bayern (Leuner unpubl.) erbrachten hinsichtlich der Lebensansprüche ähnliche Ergebnisse wie die hier mitgeteilten. Lediglich die maximalen Höhenlagen waren niedriger als in Kärnten (bis zu 700 m ü. NN in Bayern). Insgesamt kann man Äschen in Europa bis zu einer Höhenlage von 1800 m vorfinden (Pedroli et al. 1991, Dujmic 1997). Eine Analyse österreichischer Fließgewässerabschnitte mit Äschenvorkommen von Schmutz et al. (2000) im Zusammenhang mit der Seehöhe ergab, daß die Hauptverbreitung der Äsche hier in Höhenlagen zwischen 400 und 800 m ü. NN. liegt.

Nach Dujmic (1997) beträgt die Vorzugstemperatur für Äschen 4 bis 18 °C, kurzzeitige Erhöhungen bis 24 °C (Pedroli et al. 1991) werden vertragen. Bei den relativ hohen Temperaturwerten von bis zu 25 °C in der unteren Lavant, die am 28.7.1983 gemessen wurden, handelt es sich um kurzfristige Ereignisse. Die mittlere Temperatur in den Sommermonaten liegt zwischen 15 und 19 °C.

Auch zeigten sich vergleichsweise für Kärnten ähnlich hohe Bestandeswerte (Biomassewerte bis zu  $\pm 200$  kg/ha) wie in Bayern (Baars 1999).

Eine deutliche Verbesserung der Äschenbestände in Kärnten ist in Fließgewässern nachweisbar, die bis in die 1990er Jahre von Abwasser beeinflusst waren. Dies ist

besonders deutlich in der Glan erkennbar, welche bis 1990 durch Abwässer einer Holzplattenfaserfabrik in St. Veit/Glan massivst beeinträchtigt war (Güteklasse IV). Seit dieser Zeit hat sich der Äschenbestand in diesem Bereich sehr gut erholt, derzeit sind Biomassewerte zwischen 20 und 100 kg/ha feststellbar (Friedl 2001.) (Abb. 1). Eine Wiederbesiedlung erfolgte in diesem Fall durch Besatzmaßnahmen mit Äschen aus dem Draueinzugsgebiet.

In größeren zeitlichen Abständen kam es in den Sommermonaten in einigen Fließgewässern zu epidemieartigen Äschensterben, die auf Furunkulose-Erkrankung zurückzuführen war. So gab es etwa in den 1950iger Jahren in der Drau, der Möll und der Gurk sehr starke Ausfälle an Äschen durch Furunkulose (Schussmann unpubl.). Das letzte größere Äschensterben infolge von Furunkulose konnte im Sommer 1990 in der oberen Gail nachgewiesen werden. Desweiteren sind in einigen Fließgewässern insbesondere zur Laichzeit immer wieder Ausfälle an Äschen durch die UDN (Ulcerative Dermal Nekrose) feststellbar. Starke Verluste durch diese Krankheit wurden etwa auch in bayerischen Äschengewässern in den 1970iger Jahren beobachtet (Steinhörster und Stein 1997). Nach diesen Ereignissen konnte jedoch meist nach kurzer Zeit eine rasche Erholung der Äschenbestände in den betroffenen Gewässern festgestellt werden.

Seit vielen Jahren werden zur Erhaltung von angepaßten lokalen Populationen Besatzäschen in erster Linie von Mutterfischen der entsprechenden Fließgewässer gewonnen. Der Laichfischfang erweist sich jedoch zunehmend problematischer, da einerseits im Verhältnis zu den Milchneimern immer weniger Rogner gefangen werden (z.B. in der Möll im Jahre 1997 lediglich 15 % Rogner der gefangenen Laichäschen, Gradnitzer mündl. Mittlg),

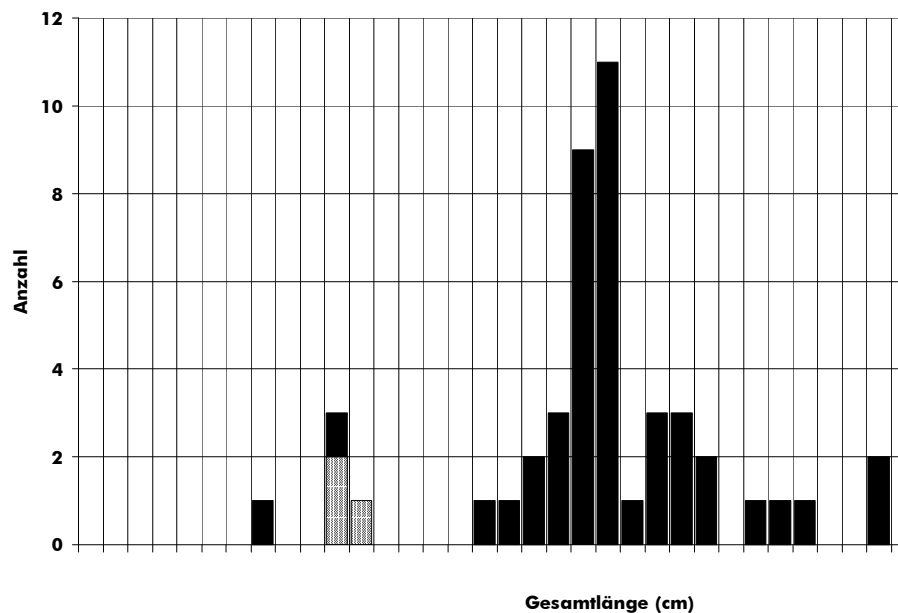
zum anderen die Laichhabitate durch den Einfluss von überwinternden Kormoranen stark gefährdet sind. Nach Bohl (zit. in Herrmann und Bohl 1999) sollte bei der Nachzucht von Äschen auf eine ausreichende Anzahl an Laichfischen geachtet werden, wobei mindestens je 50 Rogner und Milchner für eine ausreichende genetische Variabilität erforderlich sind. Das Ungleichgewicht zwischen Milchnern und Rognern hängt sicherlich auch mit der zeitlich unterschiedlichen Laichwanderung der beiden Geschlechter zusammen. Je nachdem, wann der Laichfischfang ausgeübt wird, erhält man mehr oder weniger Rogner. Andererseits ist in stärker beangelteten Gewässern ein höherer Druck auf die Weibchen festzustellen, da diese während der Eireifung wesentlich mehr Nahrung aufnehmen müssen als die Männchen und daher leichter gefangen werden (Dujmic 1997). Aus diesem Grunde schlägt Plomann (1997) vor,

die Schonzeitregelung auf diese Gegebenheit anzupassen, indem die Äschen nach der Laichzeit noch für einen längeren Zeitraum (mindestens bis zum 15. Juli) geschont werden.

In Kärnten sind Äschen derzeit vom 1. Januar bis zum 31. Mai gesetzlich geschont.

Schäden an Fischbeständen durch überwinternde Kormorane, insbesondere an Äschen, sind aus Voralpen und Alpengewässern nördlich des Alpenhauptkammes schon seit längerer Zeit bekannt (Staub et al. 1992, Keller et al. 1996, Schwevers und Adam 1998, Kainz 1994, Jungwirth et al. 1995, Kohl 1996, Dujmic 1997, Born unpubl.).

Im Jahre 1996 kam es in Kärnten erstmals zu größeren Schäden durch überwinternde Kormorane und zwar in der mittleren Gail (Honsig-Erlenburg und Friedl 1997 b). Eine Reduktion der Äschen-Biomassen von 65 bis 99% konnte in drei Ab-



**Abb. 2:** Längenverteilung einer Äschenpopulation in der Gail bei Nötsch vor (1991) und nach (1997) Kormoran-Prädation.

**Fig. 2:** Length distribution of a grayling population in the River Gail next Nötsch before (1991) and after (1997) predation by cormorants.

schnitten der Gail festgestellt werden. In Abbildung 2 wird die Längenverteilung einer Äschenpopulation in der Gail nach starker Prädation durch Kormorane im Winter 1997 dargestellt.

Eine Gefährdung der Äsche ergibt sich auch durch den Besatz mit Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*), die sich in einigen Fließgewässerabschnitten der Äschenregion in Kärnten bereits natürlich reproduzieren (z.B. untere Gail, Gurk und Lavant). Auf-

grund ähnlicher Habitatansprüche kann es zu einer Verdrängung der Äsche durch die Regenbogenforelle kommen (Bretschko und Schmutz 1992, Schmutz und Zauner 1999, Schmutz et al. 2000).

Aufgrund der Kumulation der verschiedenen Gefährdungsursachen ist die Äsche in der Roten Liste der gefährdeten Tierarten in Kärnten in der Kategorie "V" (Vorwarnliste) zu finden (Honsig-Erlenburg und Friedl 1999).



**Abb. 3:** Drau bei Kleblach-Lind vor Restrukturierungs-Maßnahmen.

**Fig. 3:** River Drau next Kleblach-Lind before restructuration.

## 5. Ausblick

Zur Ermittlung der für die Rückgänge der Äsche verantwortlichen Faktoren sowie den Schutz und die Erhaltung von eigenständigen Populationen wird derzeit ein Projekt „Untersuchung zur lokalen Anpassung und Gefährdung der Äsche in Kärntner Gewässern“ vom Zoologischen Institut der Universität Salzburg gemeinsam mit dem Kärntner Institut für Seen-

forschung durchgeführt (Uiblein et al. unpubl.).

Ein wichtiger Faktor für den Schutz der Äsche und Besatzmaßnahmen stellt die Minimalpopulationsgröße dar (Uiblein et al. 2000, Schmutz et al. 1998, Schmutz et al. 2000), die für die einzelnen Fließgewässerabschnitte noch bestimmt werden muß.

Wie wichtig Strukturverbesserungen von regulierten Fließgewässern der Äschenre-



**Abb. 4:** Drau bei Kleblach-Lind nach Restrukturierungs-Maßnahmen (Schaffung eines Seitenrainers).

**Fig. 4:** River Drau next Kleblach-Lind after restructuring (construction of lateral channel).

gion sind, zeigt ein Beispiel von der oberen Drau. Nach den extremen Hochwasserereignissen in den Jahren 1965/66 wurde die obere Drau durchgehend reguliert, wobei es in weiterer Folge zur Eintiefung der Gewässersohle und dadurch auch zum Verlust von Laichplätzen und Habitaten für die Äsche kam. Im Zusammenhang mit dem Gewässerbetreuungskonzept „Obere Drau“ werden derzeit Restrukturierungsmaßnahmen durchgeführt, wodurch sich wieder geeignete Habitate für verschiedene Lebensstadien der Äsche ausbilden können. Aufgrund der Gletscherschmelze in der oberen Drau kommt es in den Sommermonaten zur erhöhten Wasserführung, wobei Seitenarme für Jungäschen von großer Bedeutung sind. Diese sind durch die Regulierungsmaßnahmen stark zurückgegangen.

Im Zuge einer Restrukturierung bei Kleblach-Lind (Abb. 3, 4) wurde ein neuer Seitenarm geschaffen, der ein wichtiges Habitat für Jungäschen in den Sommermonaten darstellt. In diesen Seitenarm ziehen sich die Jungfische aus der durch Gletschschliff getrübten und stärker wasserführenden Drau zurück. Hervorzuheben ist auch das häufige Vorkommen des Strömers (*Leuciscus souffia agassizii*) (ca. 50 % des Gesamtbestandes) in diesem Seitenarm (Eberstaller et al. 1994, Honsig-Erlenburg 1998).

## Literatur

- Baars, M. 1999. Charakterisierung von Äschenbiotopen (*Thymallus thymallus* L., 1758) und Äschenpopulationen in Bayern. Projektbericht, TU München-Freising, Lehrgebiet Fischbiologie, Freising/Weihenstephan.
- Bretschko, G., Schmutz, S. 1992. Hydrobiologische Aspekte des Feststoffhaushalts, pp 363-388. In: Landschaftswasserbau 13, Erhalten, Nutzen, Gestalten. Techn. Uni Wien, Österr. Gesellschaft für Natur- und Umweltschutz.
- Dujmic, A. 1997. Der vernachlässigte Edel-fisch: Die Äsche. Status, Verbreitung, Biologie, Ökologie und Fang. Facultas-Univ.-Verlag, Wien.
- Eberstaller, J., Jungwirth, M., Hajny, C. 1994. Fischökologische Untersuchung Gewässerbetreuungskonzept Obere Drau, Zusammenfassender Bericht, pp. 47-60. Amt Für Wasserwirtschaft Spittal a.d.Drau, Büro Revital (Koordination K. Michor), i.A. des Bundesministeriums für Land- und Forstwirtschaft.
- Friedl, T. 2001. Der Fischbestand in der Glan zwischen Glanegg und Klagenfurt. Carinthia II, 191/111, 83-95.
- Groß, T., Friedl, T., Sembach, E. 1998. Fische-reiche Untersuchung der Draustau-Paternion und Kellerberg. Kärntner Institut für Seenforschung, Klagenfurt.
- Hartmann, V. 1898. Die Fische Kärntens. Jb. naturhistor. Landes-Museums Kärnten, Klagenfurt 25, 1-48.
- Heckel, J., Kner, R. 1857. Die Süßwasserfische der Österreichischen Monarchie. Breitkopf und Härtel, Leipzig.
- Herrmann, M., Bohl, M. 1999. Die Äsche - ein umsorgter Problemfisch in Bayern. Fischer & Teichwirt 3, 92-94.
- Honsig-Erlenburg, W. 1997. Fischfang, pp. 343-351, 663-671. In: Katalog, Landesausstellung Ferlach im Rosental, Kärnten 1997, „Alles Jagd... eine Kulturgeschichte“. Kärntner Druckerei, Klagenfurt.
- Honsig-Erlenburg, W. 1998. Ökologische Erfolgskontrolle von Restrukturierungsmaßnahmen an Kärntner Fließgewässern, pp. 40-50. In: Tagungsbericht der Jahrestagung der Deutschen Gesellschaft für Limnologie gemeinsam mit der SIL, Klagenfurt, 28.9.-2.10. 1998, Bd. I. Eigenverlag der DGL, Tutzing.
- Honsig-Erlenburg, W., Friedl, T. 1997 a. Die Fische der Gurk und ihrer Seitengewässer, pp119-132. In: Die Gurk und ihre Seitengewässer. Carinthia II, 55. Sonderheft (W. Honsig-Erlenburg, G. Wieser, eds.). Naturwissenschaftl. Verein für Kärnten, Klagenfurt.
- Honsig-Erlenburg, W., Friedl, T. 1997 b. Einfluß des Kormorans auf die Fischbestände in der mittleren Gail (Kärnten). Österreichs Fischerei 50, 113-117.

- Honsig-Erlenburg, W., Friedl, T. 1999. Rote Liste der Rundmäuler und Fische Kärntens, pp. 121-132. In: Rote Listen gefährdeter Tiere Kärntens (W.E. Holzinger, P. Mildner, T. Rottenburg, C. Wieser, eds.). Naturschutz in Kärnten 15, Amt der Kärntner Landesregierung, Klagenfurt.
- Honsig-Erlenburg, W., Polzer, E., Traer, K. 1990. Kärntner Fließgewässergüteatlas, pp. 68-70. Stand 1987/89, Amt der Kärntner Landesregierung, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Klagenfurt.
- Honsig-Erlenburg, W., Schulz, N., Friedl, T. 1996. Die Fische des Lavanttales, pp. 117-129. In: Die Gewässer des Lavanttales, Carinthia II, 54. Sonderheft (G. Wieser, eds.) Naturwissenschaftl. Verein für Kärnten, Klagenfurt.
- Honsig-Erlenburg, W., Mildner, P. 1996. Franz Xaver Freiherr von Wulfen als Ichthyologe. Carinthia II 186/106, 349-360.
- Jungwirth, M., Woschitz, G., Zauner G., Jagusch, A. 1995. Einfluß des Kormorans auf die Fischerei. Österreichs Fischerei 48, 111-125.
- Kainz, E. 1994. Auswirkungen von Kormoranen auf die Fischbestände von zwei oberösterreichischen Fließgewässern. Österreichs Fischerei 47, 238-250.
- Keller, T., Vordermeier, T., v. Lukowicz, M., Klein, M. 1996. Einfluß des Kormorans (*Phalacrocorax carbo sinensis*) auf die Fischbestände ausgewählter bayerischer Gewässer. Fischer & Teichwirt 3, 91-95.
- Kohl, F. 1996. Kormorane und Fische, Naturschutz und Fischerei. Österreichisches Kuratorium für Fischerei und Gewässerschutz, Brunn am Gebirge.
- Lury, D. B. de. 1947. On the estimation of biological populations. Biometrics 3, 145-167.
- Pedroli, J.-C., Zaugg, B., Kirchhofer, A. 1991: Verbreitungsatlas der Fische und Rundmäuler der Schweiz. Documenta Faunistica Helvetiae 11, 60-61.
- Plomann, J. 1997: Ursachen der Gefährdung heimischer Äschenbestände und Möglichkeiten, ihnen praktisch zu begegnen. Fisch & Fang 2/97, 95-97.
- Schmutz, S., Jungwirth, M., Kaufmann, M. 1998. Fish based methodology for river type specific assessment of ecological integrity. Seminar paper. International conference: Assessing the ecological integrity of running waters, 9.-11. November 1998. University of Agricultural Sciences, Vienna.
- Schmutz, S., Kaufmann, M., Vogel, B., Jungwirth, M. 2001. Grundlagen zur Bewertung der fischökologischen Funktionsfähigkeit von Fließgewässern. Wasserwirtschaftskataster, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Wien.
- Schmutz, S., Zauner G. 1999: Bewirtschaftung von Fließgewässern - Besatz versus Revitalisierung, pp. 129-146. In: Tagungsbericht: Bewirtschaftung von Fischgewässern. Österr. Kuratorium für Fischerei und Gewässerschutz, Forum Mattsee, Januar 1998.
- Schulz N., Hafner W., Honsig-Erlenburg W., Polzer E., Traer K., Woschitz E. 1986. Fischereiliche Untersuchungen in den Flußstauräumen der Drau, pp. 1-292. Kärntner Institut für Seenforschung, Endbericht KD 1. Gesellschaft zur Förderung der Kärntner Wirtschaft, Amt der Kärntner Landesregierung, Klagenfurt.
- Schwevers, U., Adam, B. 1998. Zum Einfluß des Kormoranes (*Phalacrocorax carbo sinensis*) auf die Fischbestände der Ahr (Rheinland-Pfalz). Österreichs Fischerei 51, 198-210.
- Staub, E., Krämer, A., Müller, R., Ruhle, C., Walter, J. 1992. Grundlagenberichte zum Thema Kormoran und Fische. Einfluß des Kormorans (*Phalacrocorax carbo*) auf Fischbestände und Fangerträge in der Schweiz (BUWAL eds.), Schriftenreihe Fischerei 50, 1-138.
- Steiner, H. 1977. Die Fischgewässer Kärntens, pp. 31-37. In: Fischerparadies Kärnten (H.G. Trenkwalder, eds.). Kärntner Druck- und Verlagsgesellschaft, Klagenfurt.
- Steinhörster, U., Stein, H. 1997. Bestandessituation der Äsche im Landkreis Bad Tölz-Wolfratshausen. Fischer & Teichwirt 2, 51-56.
- Tschauko, H. 1923. Über unsere Fischerei, pp. 98-105. In: Männerortsgruppe Klagenfurt des Vereines Südmark (ed.): Kärntner Südmarkkalender 1923, Verlag der Buchdruckerei Gutenberghaus, Klagenfurt.
- Uiblein, F., Jagusch, A., Köbner, G., Weiss, S., Gollmann, P., Kainz, E. 2000. Untersuchungen zur lokalen Anpassung, Gefährdung und Schutz der Äsche (*Thymallus thymallus*) in drei Gewässern in Oberösterreich. Österreichs Fischerei 53: 87-165.





## Marcus Elieser Bloch Das Leben eines ungewöhnlichen Mannes und geachteten Fischforschers

Marcus Elieser Bloch  
The life of an unusual man and respected fish scientist

Richard Lesser  
Haldenstr. 42, D-76327 Pfinztal, Tel/Fax: 07240-1793

**Zusammenfassung:** Marcus Elieser Bloch war einer der ersten jüdischen Ärzte in Berlin, ist aber noch heute als ein berühmter Fischforscher und als einer der bedeutendsten Begründer der modernen Ichthyologie bekannt. 1723 in sehr armen Familienverhältnissen bei Ansbach geboren und traditionell jüdisch erzogen, gelang es ihm, sich von der Glaubensorthodoxie zu befreien und zu einem erfolgreichen Arzt, Naturwissenschaftler und Vertreter der jüdischen Aufklärungsbewegung zu entwickeln. Seine berühmt gewordenen Fischwerke sind heute nicht nur bibliophile Kostbarkeiten, sondern geben Zeugnis von der Schaffenskraft eines ungewöhnlichen Mannes, eines Freundes von Moses Mendelssohn und Mitglied vieler internationaler Akademien und wissenschaftlicher Vereinigungen. Er starb 1799 im böhmischen Karlsbad.

Schlüsselwörter: Geschichte der Ichthyologie, Fischsystematik, Fischbücher, Fischsammlung, jüdische Aufklärungsbewegung

**Summary:** Marcus Elieser Bloch was one of the first Jewish medical doctors in Berlin, however, he is still remembered today as famous fish scientist and as one of the most important founders of modern ichthyology. Born in 1723 close to Ansbach in indigent family circumstances and educated traditionally Jewish, he succeeded in liberating from orthodox doctrines and to evolve to a successful physician, natural scientist and representative of the Jewish Enlightenment movement. Today, his famous fish books are not only bibliophile treasures, but they give evidence of the creative power of an unusual man, a friend of Moses Mendelssohn and member of many international academies and scientific associations. He died 1799 in the Bohemian town Karlsbad.

Keywords: History of ichthyology, systematics of fishes, fish books, fish collection, Jewish Enlightenment movement

Auf der II. Tagung der Gesellschaft für Ichthyologie sowie dem IV. Symposium zur Ökologie, Ethologie und Systematik der Fische im September 1999 in Berlin wurde einem Forscher, der vor zweihundert Jahren starb, besondere Beachtung geschenkt: Dr. Marcus Elieser Bloch (1723-1799). Er wird heute als einer der bedeutendsten Begründer der modernen Ichthyologie angesehen.

Bloch war ein ungewöhnlicher Mann, doch um das richtig zu erfassen, muß man bedenken, daß er im 18. Jahrhundert lebte und jüdischen Glaubens war. Das bedeutete damals, einer Vielzahl von Nachteilen und Beschränkungen ausgesetzt gewesen zu sein. Dabei waren es aber nicht nur die von der christlichen Obrigkeit verordneten Maßnahmen und die gesellschaftlichen Diffamierungen, die auf den

Juden lasteten, es war auch die innerjüdische Zerrissenheit beim Wunsch vieler fortschrittlich denkender Juden, das geistige Ghetto der Glaubensorthodoxie zu verlassen. Sie wollten aufgeklärte und anerkannte Bürger des Staates werden, in dem ihre Familien oft schon Jahrhunderte lang lebten; sie wollten dabei aber ihren Glauben nicht aufgeben. In Deutschland war es die Zeit der Aufklärung mit den herausragenden Vertretern Kant und Lessing, zu denen sich Moses Mendelssohn als markante jüdische Persönlichkeit gesellte. In diesem Spannungsfeld gelang es Bloch, sich von einem traditionell jüdisch erzogenen, jungen Mann zu einem großen, international anerkannten Ichthyologen zu entwickeln.

Bloch wurde 1723 als Sohn eines armen Thora-Schreibers in Ansbach geboren (Denina 1790; Lesser 1880), nach Unterlagen des Verfassers dieses Berichts vermutlich aber in Bechhofen, einem kleinen Ort in der Nähe von Ansbach. Er erhielt die damals übliche, jüdische Erziehung, d.h. er lernte schon sehr früh, hebräische Texte zu lesen und zu schreiben. Umgangssprache war zwar Deutsch oder Jiddisch, doch vor allem in den konservativen Gemeinden der Kleinstädte und auf dem Lande war es für einen jungen Juden ungehörig, ja sogar gefährlich, sich auf deutsch zu bilden und auch nur mit einem deutschen Buch in der Öffentlichkeit zu zeigen. Er riskierte, aus der Gemeinde ausgeschlossen zu werden, was damals eine sehr harte und folgenreiche Strafe war.

Mit 19 Jahren ging Bloch nach Hamburg und unterrichtete dort die Kinder eines jüdischen Arztes in Hebräisch. Offensichtlich war in dieser weltoffenen Stadt die geistige Haltung der Gemeinde schon viel liberaler. Bloch konnte dort Deutsch und auch Latein schreiben und lesen lernen (Ersch und Gruber 1818). Für seine berufliche Zukunft aber war es genau so

wichtig, daß er sich beim Arzt als Helfer in der Praxis erste medizinische Kenntnisse erwarb.

Weiterhin bildungshungrig ging er anschließend nach Berlin, wo er an der Hochschule naturwissenschaftliche und medizinische Vorlesungen belegte. Einen akademischen Abschluß konnten Juden damals in Preußen überhaupt nur in der medizinischen Fakultät erlangen, doch dazu, d.h. zur Promotion, mußte auch Bloch 1762 vorübergehend nach Frankfurt a.d.O. gehen (Lewin 1923). Man kann vermuten, daß Bloch seinen Neigungen nach heute sicherlich Naturwissenschaftler geworden wäre, er aber damals in der Medizin die einzige Möglichkeit der Berufsentfaltung auf einem höheren geistigen Niveau sah.

Nach Berlin zurückgekehrt, durfte er sich 1765 als Ehemann (Jacobson 1968) seiner ersten Frau Braunchen „ansetzen“, d.h. er erhielt die Genehmigung, sich auf Dauer niederzulassen. Braunchen hatte dieses Privileg als erstes Kind des verstorbenen Berliner Schutzjuden Ruben Joseph Rintel geerbt. Braunchen starb schon im Alter von 22 Jahren. Durch seine Eheschließung (1774) mit Cheile (Jacobson 1968), Tochter des reichen Bankiers Joseph Veitel Ephraim, und durch seine erfolgreiche Arztstätigkeit erlangte er einen gewissen Wohlstand (Abb. 3, S. 61). Ein „Mohr“ auf dem Bock seiner Kutsche war ein äußeres Zeichen davon (Lesser 1875).

Obwohl ihm Praxis und Familie wenig Zeit für Mußestunden ließ, beschäftigte er sich in diesen eifrig mit allerlei naturwissenschaftlichen und medizinischen Problemen. Seine Veröffentlichungen behandelten dabei sehr unterschiedliche Themen. Hervorzuheben ist, daß er in mancher Hinsicht schon sehr modern dachte. So stellte er z.B. fest, daß das Seelenleben einer werdenden Mutter Einfluß auf die Entwicklung des Embryos habe (Bloch 1775). Eine ausführliche



**Abb. 3:** Dr. Marcus Elieser Bloch, Öl auf Leinwand, gemalt von J.C.Frisch, 1779. Original im Israel Museum, Jerusalem.

**Fig. 3:** Dr. Marcus Elieser Bloch, oil on canvas, painted by J.C. Frisch, 1779. Original at the Israel Museum, Jerusalem.



**Abb. 4:** Dr. M.E. Bloch, Öl auf Leinwand, gemalt von G. Voiriot (1797). Original in der © Bibliothèque centrale - Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.

**Fig. 4:** Dr. M.E. Bloch, oil on canvas, painted by G. Voiriot (1797). Original at the © Bibliothèque centrale - Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Übersicht über seine Arbeiten liefern Hamberger und Meusel (1796).

Besonders aber lag ihm seine Naturaliensammlung am Herzen. Diese war sehr umfangreich und vielseitig und lockte Besucher aus nah und fern an. So wies z.B. Wilhelm von Humboldt 1795 in einem Brief an Goethe auf das „Bloch'sche Cabinet“ hin (Bratranek 1876, S. 7).

Bei seinen Studien stellte er fest, daß sich ganze Gesellschaften mit den Bienen beschäftigten, über die für die Ernährung eigentlich viel wichtigeren Fische aber nur wenig bekannt war. Als ihm eines Tages eine Muräne gebracht wurde, fand er heraus, daß diese in den bisherigen Veröffentlichungen, z.B. der schwedischen Forscher Carl von Linné und Peter Artedi, gar nicht vermerkt war und es in diesen Werken auch andere Lücken und Fehler gab (s. dazu Iwan Bloch (1899), der sehr wahrscheinlich nicht mit M.E. Bloch verwandt ist). Das war für ihn der entscheidende Anlaß, sich mit vollem Eifer der Erforschung und Systematisierung der Fische zuzuwenden. Er besorgte sich selber Exemplare vieler Arten oder ließ sich die Fische von Fischhändlern oder Freunden aus aller Welt schicken, was bei den damaligen Verhältnissen sicherlich keine leichte Aufgabe war. Auszüge aus einem Brief des Missionars John aus der Hafenstadt Tranquebar (damals dänische Kolonie) in Vorderindien an Bloch geben davon eindrucksvolles Zeugnis (Bloch 1793, Vorrede): „...Ewr. ... geehrtes Schreiben vom 14. November 1789 erhielt ich erst vor wenig Tagen mit einem dänischen Compagnieschiffe, welches 17 Monate unterwegs gewesen. Sobald ich Ihre Nachricht von der Fortsetzung Ihres Werks (im Junius) erhielt, fing ich das Sammeln für Sie recht im Großen an: Ließ in allen Teichen und in den Flüssen für Sie fischen, und bot auch alle Seefischer auf. Eine Menge des gefangenen Vorraths, sonderlich schöne Teichkarpfen, deren es hier verschiedne schönere Arten als in Eu-

*ropa giebt, warf ich in ein großes irrdenes Gefäß, aber, siehe! binnen drei Tage war Alles faul, und Kosten und Mühe verloren. - Nichts blieb mir also übrig, als sie in Gläser zu setzen, die hier selten zu haben sind; und, noch viel seltner sind Korke. Aber auch hier verunglückten viele, wenn ich nicht 3 bis 4 mal neuen Spiritus und Arrak aufgoß. Binnen einem Jahre habe ich für Fische und Insekten über 100 Bouteillen Spiritus und Arrak verschwendet; und eine Bouteille Arrak kostet 6 bis 8 Groschen, und Spiritus 20 Groschen bis 1 Thaler. ... Da aber zu dieser Zeit kein Schiff abging, mußte ich die Sammlung leider die Regenzeit über aufbewahren: da mir nicht nur diese große schöne Sammlung verdarb, und nachher von Würmern zerfressen ward,...“*

Der Missionar ließ sich jedoch nicht entmutigen, und schließlich gelangten 50 Proben in Blochs Hände, die er wie alle anderen Fische mit anatomischer Genauigkeit und Sorgfalt untersuchte, präparierte, beschrieb und seinem „Cabinet“ zufügte.

Mit 57 Jahren veröffentlichte er erste Ergebnisse in einen Aufsatz über die „Oeconomische Naturgeschichte der Fische in den Preußischen Staaten besonders der Märkischen und Pommerschen Provinzen“ (1780) und danach seine berühmt gewordenen Bücher „Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands“, drei Bände mit 108 Kupferstichen (1782-1784) (Abb. 1, 2), und „Naturgeschichte der Ausländischen Fische“, neun Bände mit 324 Kupferstichen (1785-1795). Danach beschäftigte sich Bloch mit einem System der Fische und nach seinem Tode veröffentlichte Schneider (1801): „M.E. Blochii, Systema Ichthyologiae Iconibus ex Illustratum“. Blochs Hauptwerk, die zwölfbändige „Oeconomische Naturgeschichte der Fische“ mit den 432 prächtigen Kupferstichen, ist heute eine bibliophile Kostbarkeit, und auf der Antiquariatsmesse in Stuttgart, Angebot der Firma



Abb. 1: Kupferstich aus „Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands“, Berlin, 1784.  
Fig. 1: Copper from „Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands“, Berlin, 1784.



Abb. 2: Titelkupfer aus „Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands“, Erster Theil, Berlin 1782.

Fig. 2: Title copper from „Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands“, Erster Theil, Berlin, 1782.



Antiquariat Junk B.V., Amsterdam, konnte man 1979 eine gut erhaltene Ausgabe nur noch für 125 000,- DM erwerben.

Ähnlich wie Linné in der Botanik ein System auf der Anzahl der Staubfäden gegründet hat, gründete Bloch seine Systematik der Fische auf dem numerischen Prinzip, nämlich der Anzahl der Flossen, und unterschied Unterabteilungen nach den verschiedenen Stellungen der Brust- und Bauchflossen. Den Beschreibungen und Abbildungen der Fische fügte Bloch viele Einzelheiten über Vorkommen, Lebensweise, Fangmethoden, wirtschaftliche Bedeutung und Geschichte der einzelnen Arten bei. Auch zahlreiche Hinweise für die Verwertung als Nahrungsmittel wurden gegeben. Nur ein kleines Beispiel von den Stören soll hier zitiert werden (Bloch 1784, S. 94, 95): „... Dieser Fisch hat ein fettes und wohlschmeckendes Fleisch, welches jedoch im Frühjahr aus Mangel des Fettes nicht den angenehmen Geschmack hat, als wenn er eine zeitlang in den Flüssen gewesen und fett geworden ist; am besten ist derjenige, welcher im Sommer gefangen wird. Das Fleisch ist süßlich und hat mit dem vom Kalbe viel Aehnlichkeit und es wird theils frisch, theils eingesalzen und marinert verzehret. ... Da es gewöhnlich mit Fett durchwachsen ist; so gehört es zu den schwer zu verdauenden Speisen, und ist daher schwächlichen und kränklichen Personen nicht anzurathen ... Der Caviar wird theils auf gerösteter Semmel, oder auf Butterbrodt verzehret, oder um andere Speisen wohlschmeckend zu machen gebraucht...“

Als sorgfältiger Naturbetrachter legte Bloch großen Wert auf die genaue zeichnerische Wiedergabe der Fische und die hohe Qualität der Kupferstiche. Alle wurden handkoloriert, einige mit Silber überarbeitet. Er ließ seine Werke auf eigene Kosten herstellen und drucken, was einen Großteil seines Vermögens und seiner Einkünfte verschlang, so daß er 1788-1789 vorübergehend die weitere Heraus-

gabe einstellen mußte. So bemerkte er 1791 in der Vorrede und Widmung eines seiner Werke (Bloch 1791): „... Da ich mich nun in der Folge auch auf die ausländischen Fische ausdehnte, binnen sechs Jahren ebenso viele Theile lieferte ... so fand sich's, daß ich an zwanzig tausend Thaler ausgegeben, darauf aber kaum die Hälfte wieder eingenommen hatte. Hieran sind mancherley Ursachen Schuld, von denen ich nur erst in der Folge durch die Erfahrung belehrt worden bin. Hieher gehören gewisse politische Verhältnisse und Begebenheiten ... die Unruhen in Holland, in den Niederlanden, u.a.m. Ferner der Abgang mehrerer Personen, die entweder gestorben, verdorben oder verreißt sind: auch solcher bey denen die Beförderung dieses Werks, in der Folge erloschen. Wenn nun hinzu noch dieses kömmt, daß auch manche mit der Zahlung zurückblieben, so sah ich, daß ich bey der Fortsetzung dieses Werks meine Familie in den unfehlbaren Verlust versetzen würde...“

Da sich sein wissenschaftlicher Ruhm verbreitete und seine Bücher immer größeres Interesse und besseren Absatz fanden, konnte er auch die letzten Bände herausgeben. Viele Kupferstiche wurden auf Kosten von einzelnen Privatpersonen hergestellt, was auf den Abbildungen vermerkt ist. Interessante Hinweise gibt die Liste der Subskribenten. So stehen die Könige von Dänemark, Schweden und Polen an erster Stelle, nicht jedoch Friedrich II., der preußische König! Dieser hatte Bloch 1781 mitgeteilt: „... darum ein Buch davon zu machen, würde unnötig seyn, denn kein Mensch würde solches kauffen...“ (Lesser 1880; Kohut 1901). Doch der „Rest der Familie“, d.h. die preußische Königin, der Kronprinz und die Kronprinzessin, eine weitere Prinzessin und zwei Prinzen stehen auf der Subskriptionsliste, neben weiteren Fürsten, Adligen, Bischöfen, Bürgern, Akademien und Universitäten.

Seinen weltoffenen Ideen folgend, ließ

Bloch seine Bücher in Antiqua setzen, denn diese war für Ausländer leichter lesbar als die alte deutsche Fraktur. Die Fischbezeichnungen auf den Kupferstichen ließ er in Latein, Deutsch, Französisch und Englisch angeben. Sein Werk blieb ein halbes Jahrhundert unübertroffen und wurde erst durch die 1828-1849 erschienenen 22 Bände umfassende „Histoire naturelle des poissons“ von Baron Georges Cuvier und Achille Valenciennes teilweise überholt.

In Berlin gehörte er zum Freundeskreis von Moses Mendelssohn, dem ersten großen deutschen Philosophen jüdischen Glaubens. Als Arzt hat Bloch einen ausführlichen Bericht über die Behandlungsmethoden bei Mendelssohn's schwerer Krankheit im Jahre 1771 verfaßt (Bloch 1774, S. 60-69).

Der immer noch großen Aktualität wegen sei hier nur eine der Anweisungen angeführt: „... Auch den, von den meisten Menschen bis zum Mißbrauch so sehr beliebten Tobak untersagte ich ihm!...“ Auch als Mendelssohn fünfzehn Jahre später im Todeskampf lag, wurde Bloch neben dem bekannten Arzt Dr. Markus Herz zu Rate gezogen.

Bekanntlich war Moses Mendelssohn ein Freund von Lessing und der herausragende Vertreter der *Haskala*, der jüdischen Aufklärungsbewegung des 18. Jahrhunderts. Blochs aufgeklärte Gedankenwelt war seinen Neigungen und Talenten entsprechend jedoch nicht wie Moses auf Philosophie ausgerichtet, sondern auf ein besseres Naturverständnis, das er nicht nur seinen Glaubensgenossen, sondern einem möglichst breiten Bevölkerungskreis vermitteln wollte. Kohut (1901, S. 238) charakterisierte ihn wie folgt: „...Zu damaliger Zeit, wo noch der Gelehrten-schwulst als Gelehrtenweisheit galt, wo die deutsche Sprache in Schrift und Rede mit Verunstaltungen überwuchert war, wo selbst der große König es vorzog, in französischer

*Sprache zu schreiben, verdient der Jude Marcus Elieser Bloch in seiner formgewandten Übung der deutschen Sprache und in seinem Streben, auf dem Gebiete der Naturwissenschaften für Bildung und Aufklärung des Volkes zu wirken, in dauernder Erinnerung zu bleiben...“*

Bloch war Mitbegründer der Berlinischen Gesellschaft Naturforschender Freunde (Anonym 1773), die als Reaktion auf den Zustand der damals geistig dahin dämmernden Preußischen Akademie der Wissenschaften entstand. Diese war für Friedrich II. weniger aus wissenschaftlichen als aus politischen Gründen (ausländische Mitglieder) von Bedeutung und durfte Juden sowieso nicht aufnehmen. In den Schriften der Berlinischen Gesellschaft veröffentlichte Bloch manche seiner Arbeiten. Daneben war er Mitglied vieler wissenschaftlicher Gesellschaften in ganz Europa und führte eine umfangreiche Korrespondenz. Auch Friedrich II. zeigte im Verlauf der Zeit wohlwollendes Interesse an Blochs Arbeit, so z.B. an einem Vorschlag zur Anbauverbesserung des „*biesigen Landtobaks*“ (Kohut 1901, S. 241). Wie Blochs Schwiegersohn Wolf Davidsohn (1798) erwähnte, beschenkten Katharina II. von Rußland und Kaiser Joseph von Österreich ihn mit großen, goldenen Medaillen.

Bloch war ein aufgeschlossener, gläubiger Jude, der auch religiöse Texte in Hebräisch verfaßte. Den 7. Teil der Naturgeschichte der Ausländischen Fische (Bloch 1793) widmete er dem König von Dänemark und schrieb dazu in der Vorrede: „... Besonders erfüllt mein Herz die tiefste Ehrfurcht, wenn ich sehe, daß Ew. Königl. Hobeit geruht haben, auf meine unterdrückten Brüder einen milden Blick zu werfen; daß Hochdieselben solche den übrigen beglückten Einwohnern Dännemarks gleich gemacht, und sogar die Handwerksmeister durch Belohnungen zur Annahme jüdischer Lehrlinge ermuntert haben...“



Auch Blochs zweite Ehefrau Cheile war jung gestorben. 1784 heiratete er in dritter Ehe die siebzehnjährige Rahel, Tochter des Jeremias Bendix (Jacobson 1968). Der Verfasser dieses Berichts ist ein Nachkomme der Tochter Rosette aus dieser Ehe.

Im Alter von 74 Jahren reiste er nach Paris, wo er ehrenvoll aufgenommen wurde, denn durch die von ihm ebenfalls herausgegebenen französischen Ausgaben seiner Werke (Bloch 1785-1797) und seine Mitgliedschaft in europäischen Gesellschaften war er in Frankreich gut bekannt. Er genoß eine Ehre, die noch keinem Deutschen zuteil geworden war, im National-Institut verlas man eine wissenschaftliche Abhandlung von ihm (Acad. sci. 1910), die mit großem Beifall aufgenommen wurde. Daneben studierte er die dortigen Sammlungen, um seine eigenen Kenntnisse zu erweitern. Bloch selbst bezeichnete seine Zeit in Paris als eine sehr glückliche, und der zufriedene Gesichtsausdruck auf dem Ölgemälde von G. Voiriot (Abb. 4, S. 62) scheint diese Feststellung zu bestätigen. Danach fuhr er nach Holland, wohl, um zum ersten Mal das Meer zu sehen!

Am 6. August 1799 starb er während eines Kuraufenthalts in Karlsbad an einem Schlaganfall. Da Juden damals zwar als zahlende Gäste willkommen waren, sich aber nicht ansiedeln durften, gab es in Karlsbad keinen jüdischen Friedhof, und so wurde er auf dem in Lichtenstadt (heute Hroznetin) beerdigt, das nicht weit entfernt war. Sein Grab wurde noch häufig besucht (Anonym 1840). Der Friedhof wurde 1939 zerstört.

Die Berlinischen Nachrichten schrieben am 17. August 1799 in einem Nachruf (S. 1): „... *Sein bekanntes Fischwerk hat seinen Namen im ganzen gelehrten Europa berühmt gemacht, und gereicht seinem deutschen Vaterlande um so mehr zur Ehre, je seltener unter uns Werke zu Stande kommen, die mit deutscher Gelehrsamkeit auch*

*die im Auslande gewöhnlichere Pracht verbinden...*“

Blochs Erben verkauften das Naturalienkabinet an die Königliche Akademie der Wissenschaften in Berlin. Die Kosten von 4500 Reichstalern in Silbercourant übernahm König Friedrich Wilhelm III. Wesentliche Teile der Fische Sammlung haben die letzten zwei Jahrhunderte unversehrt überstanden und werden im Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin fachmännisch betreut und erhalten.

Eine vorzügliche Arbeit über Bloch und besonders seine Fische Sammlung wurde von Karrer (1978) verfaßt. Daneben sei besonders auf die Veröffentlichung von Paepke (1999) und seinen Beitrag in diesem Band verwiesen. So geht Dr. Marcus Elieser Bloch in die Geschichte ein als eine große Persönlichkeit, der es bei sehr schwierigen Ausgangsbedingungen dank eiserner Willenskraft und nicht endendem Streben nach wissenschaftlicher Erkenntnis gelang, ein aufgeklärter, international anerkannter Fischforscher zu werden: Eine wahrhaft beachtliche Leistung.

## Literatur

- Acad. sci. 1910. Acad. sci. Paris, Proc.-Verb. 1: An IV-VII, p. 213 (1795-1799).
- Anonym. 1775. Verzeichnis der ordentlichen, wie auch der hiesigen und auswärtigen Ehrenmitglieder der Berlinischen Gesellschaft Naturforschender Freunde. Berichte Berl. Ges. Nat. Freunde, Berlin, S. XLI.
- Anonym. 1840. Der Orient 28, E. L. Fritsche, Leipzig, 24. Juni, 214-215
- Bloch, I. 1899. Marcus Elieser Bloch, zur 100-jährigen Wiederkehr seines Todestages. Allg. Ztg. Judent. 63, 369-370.
- Bloch, M.E. 1774. Medizinische Bemerkungen. Nebst einer Abhandlung vom Pyrmonter Augenbrunnen, Christian Friedrich Himberg, Berlin, 6 und 67.
- Bloch, M.E. 1784. Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands, Dritter Theil. Berlin.

- Bloch, M.E. 1785-1797. *Ichthyologie, ou histoire naturelle générale et particulière des poissons*. 12 Bände mit 432 Kupferstichen. F. la Garde, Berlin.
- Bloch, M.E., 1791. *Naturgeschichte der Ausländischen Fische, Fünfter Theil*. Berlin.
- Bloch, M.E. 1793. *Naturgeschichte der Ausländischen Fische, Siebenter Theil*. Berlin.
- Bratranek, F.T. 1876. Goethes Briefwechsel mit den Gebrüdern von Humboldt (1795-1832). Brief vom 22. August 1795, Leipzig, S. 7.
- Davidsohn, W., 1798. Über die bürgerliche Verbesserung der Juden. Ernst Felisch, Berlin, 91-93.
- Denina, G.M.C. 1790. *La Prusse littéraire sous Frédéric II ou Histoire abrégée de la plupart des Auteurs, des Académiciens et des Artistes qui sont nés ou qui ont vécu dans les états Prussiens depuis MDCCXL, jusqu'à MDCCLXXXVI*. Par ordre alphabétique 1, Berlin, 263-267.
- Ersch, J.S., Gruber, J.G., 1818. *Encyclopädie der Wissenschaften und Künste, Fünfter Theil, Bleiberg - Bonzen*, Johann Friedrich Gleditsch, Leipzig, p. 35.
- Hamberger, G.C., Meusel, J.G., 1796. *Das gelehrte Teutschland oder Lexikon der jetzt lebenden teutschen Schriftsteller*, 5. Auflage, Lemgo, 317-319.
- Jacobson, J. 1968. Jüdische Trauungen in Berlin 1759-1813. Mit Ergänzungen für die Jahre von 1723 bis 1759. Veröff. Histor. Kommiss. Berlin, Band 28, Walter de Gruyter, Berlin, 149, 217 und 291.
- Karrer, C. 1978. Marcus Elieser Bloch (1723-1799) Sein Leben und die Geschichte seiner Fichsammlung, Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde zu Berlin (N.F.) 18, 129-149.
- Kohut, A. 1901. Berühmte israelitische Männer und Frauen in der Kulturgeschichte der Menschheit, 2. A. H. Payne, Leipzig-Reutnitz, 238-241.
- Lesser, R. 1875. *Lebenschronik von Richard Lesser (1839-1914)*. Unveröffentlicht.
- Lesser, R., 1880. Ein Erforscher der Fischwelt. Deutsche Lesehalle. Sonntagsbeilage z. Berlin. Tageblatt, 13. Juni, 496.
- Lewin, L. 1923. Die jüdischen Studenten an der Universität Frankfurt a.d.O., II. Jb. jüd.-lit Ges. 15, J. Kauffmann, Frankfurt a.M., p. 73.
- Paepke, H.J. 1999. Zur Erinnerung an M.E. Bloch und an sein ichthyologisches Lebenswerk. DATZ 52,44-49.
- Schneider, J.G. 1801. *M. E. Blochii, Systema Ichthyologiae Iconibus ex Illustratum*. Berlin.

## Marcus Elieser Bloch, seine Bedeutung als Ichthyologe und seine berühmte Fische Sammlung

Marcus Elieser Bloch's significance as ichthyologist and his famous  
fish collection

Hans-Joachim Paepke

Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, Institut für  
Systematische Zoologie, Invalidenstrasse 43, D-10115 Berlin

**Zusammenfassung:** Das Lebenswerk von Dr. Marcus Elieser Bloch (1723-1799) ist eine frühe Grundlage für die moderne ichthyologische Nomenklatur und Systematik. Es zeichnet sich durch die Ausführlichkeit der Artbeschreibungen (darunter viele neue Arten) und durch die hervorragenden Illustrationen in Form von zumeist großformatigen farbigen Kupferstichen aus. Verglichen mit anderen Autoren hat Bloch wenig kompiliert. Dafür basiert sein Werk vorwiegend auf einer eigenen wissenschaftlichen Fische Sammlung. Sie umfaßte einst etwa 1400 Exemplare. Von ihnen sind noch etwa 800 Exemplare erhalten geblieben. Sie bilden weltweit die größte ichthyologische Kollektion aus dem 18. Jahrhundert, die heute noch existiert. Anlaßlich des 200. Todestages von Bloch, am 6. August 1999, wurde diese Sammlung revidiert und damit begonnen, sie fachgerecht zu restaurieren.

Schlüsselwörter: M. E. Bloch, Ichthyologie, Fische, Systematik, Wissenschaftsgeschichte

**Summary:** The life work of Dr. Marcus Elieser Bloch (1723-1799) is an early base of the modern ichthyological nomenclature and systematics. It is distinguished by the detailed descriptions (among many new species) and by the outstanding illustrations, mostly of large-sized coloured copper plates. Compared with other authors, Bloch's work does not contain many compilations. It is based mainly on his own scientific fish collection. Once, this collection comprised about 1400 specimens. About 800 of them are still available representing worldwide the largest still existing ichthyological collection of the 18 century. On the occasion of the 200th anniversary of Bloch his collection was revised and their restoration was started.

Keywords: M. E. Bloch, ichthyology, fishes, systematics, history of science

### 1. Einleitung

Am 6. August 1999 jährte sich der Todestag des großen Ichthyologen Dr. Marcus Elieser Bloch (Abb. 1) zum 200. Male. Aus diesem Anlaß fanden das IV. Symposium für Ökologie, Ethologie und Systematik der Fische sowie die II. Tagung der Gesellschaft für Ichthyologie vom 9. bis 11. September 1999 in der Humboldt-Universität zu Berlin statt.

Das Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, in dem Blochs wissenschaftlicher Nachlaß aufbewahrt wird, ehrte den großen Fischkundler mit einer von Anfang August bis Ende November 1999 gezeigten Sonderausstellung, und der Verfasser erstellte einen kritischen Katalog der noch erhalten gebliebenen Teile der Blochschen Fische Sammlung (Paepke 1999 a). Ferner wurden die in unserem Museum vorhandenen Exem-



**Abb. 1:** Marcus Elieser Bloch, Bleistiftzeichnung eines unbekannten Künstlers. Aus der Historischen Bild- und Schriftgutsammlung des Museums für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin. Foto: V. Heinrich.

**Fig. 1:** Drawing with a pencil of Marcus Elieser Bloch by an unknown artist. Courtesy of Historische Bild- und Schriftgutsammlung of the Museums für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin. Photo: V. Heinrich.

plare von Blochs Allgemeiner Naturgeschichte der Fische (deutschsprachige Ausgabe) restauriert, ein Präparator begann mit der fachgerechten Restaurierung von Blochs Fische Sammlung und außerdem erschienen in den Printmedien, in Rundfunk und Fernsehen zahlreiche Beiträge zum Bloch-Jubiläum (Übersicht bei Paepke 1999 d). Der vorliegende Beitrag ist eine umgearbeitete Fassung des Hauptvortrages, den der Verfasser am 9. September 1999 auf dem genannten Symposium in der Humboldt-Universität gehalten hat.

## 2. Ergebnisse

### 2.1. Blochs Fische Sammlung

#### 2.1.1. Das Naturalienkabinett und die Anfänge der Fische Sammlung

Wie andere naturwissenschaftlich interessierte Bürger und Adlige seiner Zeit auch, legte sich Bloch - nachdem er zu Vermögen gekommen war - ein umfangreiches Naturalienkabinett an. In ihm waren zahlreiche Sammlungsstücke aus den verschiedensten naturwissenschaftlichen Fachbereichen vertreten. Nicolai (1786) benötigte für die Beschreibung des Blochschen Kabinetts zwei Druckseiten. Danach umfaßte es zehn Glasschränke und sieben Kommoden. Sie waren in zwei Räumen, einem größeren und einem kleinen, untergebracht und enthielten über 400 Vögel samt Nestern und Eiern, 200 Amphibien und Reptilien, zahlreiche Säuger bis zur Größe eines Schafes, 600 Molluskenschalen, Würmer, Insekten, medizinische Präparate verschiedenster Art, Fossilien (darunter eine reichhaltige Bernsteinsammlung), Mineralien, ferner ein Herbarium, eine Holzsammlung und anderes mehr. Die Fische, durch deren Erforschung Bloch vor allem berühmt wurde, spielten in seinem Naturalienkabinett zunächst keine Rolle. Sander (1784), der Bloch im September 1780 besuchte, erwähnte sie bei seiner Aufzählung der Merkwürdigkeiten aus dem Blochschen Kabinett noch nicht. 1786 führt Nicolai bereits drei Schränke und drei Kommoden an, in denen Bloch seine bis dahin erworbenen Fische untergebracht hatte. Ein anderer Besucher, Adolf Trautgott von Gersdorf, urteilte 1793 schließlich folgendermaßen: „Weit merkwürdiger und wohl einzig in ihrer Art aber war die außerordentlich zahlreiche, wohl ziemlich vollständige Fische Sammlung. Einige waren abgezogen und lackiert,

noch wenigere ausgestopft, die meisten aber in Branntwein in hohen engen, mit einem mit Glaskitte aufge kitteten gläsernen Deckel versehenen Gläsern, zu deren Ergänzung er (Bloch) jährlich gegen 4 Eimer Branntwein nötig hat. Eine große, ja wirklich die größte Anzahl davon sind ausländische Fische, besonders viele von Surinam, zum Teil von den aller sonderbarsten Gestalten, auch eine Art lebendig gebärender Fische.” (Hoppe 1993, S. 32).

Wie Bloch (1782) selbst berichtet, war es ein Zufall, der sein Interesse etwa im Jahre 1779 auf die Fischkunde lenkte. Er erhielt aus dem pommerschen Madüsee eine Maräne, die er im selben Jahre als seine erste Fischart beschrieb, weil er sie in der Linnéschen *Systema Naturae* nicht verzeichnet fand. Ähnlich erging es ihm mit einigen anderen einheimischen Fischarten, die Linnaeus noch nicht gekannt oder so knapp oder fehlerhaft beschrieben hatte, daß sie anhand der Beschreibung nicht zu identifizieren waren. Von diesem Zeitpunkt an widmete sich Bloch vorrangig dem Sammeln und Erforschen der Fische.

### 2.1.2. Bloch als Sammler und seine Gewährsleute

Viele einheimische Fische hat Bloch wahrscheinlich von Fischern erworben, teilweise während seiner Sommerferien, die er in einem Fischerdorfe verlebte. Solche, die nicht in der näheren Umgebung Berlins vorkamen, insbesondere aber die vielen ausländischen Arten, mußte er sich von Gewährsleuten beschaffen lassen. Unter ihnen befanden sich mehrere korrespondierende Mitglieder der von Bloch 1773 mitbegründeten Gesellschaft Naturforschender Freunde Berlins. Eine Aufstellung dieser Gewährsleute findet man bei Paepke (1999a). Hier kann nur an einige heraus-

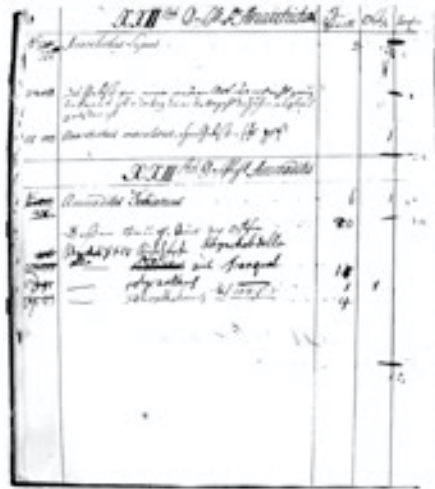
ragende Persönlichkeiten erinnert werden: Der Arzt Johann Julius Walbaum (1724-1799) aus Lübeck, der Diplomat und Feldmedicus Georg Thomas Freiherr von Asch (1729-1807) aus St. Petersburg, der Garnionsprediger Johann Hieronymus Chemnitz (1730-1800) und der Verwalter der königlichen Kunstkammer Ludwig Spengler (1720-1807), beide aus Kopenhagen, versorgten Bloch mit nord-europäischen Meeresfischen. Von dem Oberforstmeister Friedrich August Ludwig von Burgsdorf (1747-1802) erhielt er nordamerikanische Fische aus der Umgebung von New York. Adriaefische verschaffte ihm der britische Gesandte Sir William Hamilton (1730-1803). Südamerikanische Süßwasserfische erhielt Bloch durch Vermittlung des Gesandten in Surinam von Friderici (gest. 1837) und Peter Christian Abildgaard (1740-1801) aus Pernambuco. Die von Bloch erstmals beschriebenen Bachneunaugen schickte der Arzt, Chemiker, Botaniker und Universitätsprofessor Johann Jacob Planer (1743-1789) aus Erfurt. Viele südindische Fische besorgten der Arzt Johann Gerhard Koenig (1741-1785) und die Missionare Johann Peter Rottler (gest. 1797) und Christoph Samuel John (1747-1813) von der noch heute existierenden Missionsstation Tranquebar. Nicht vergessen werden sollte auch der früh verstorbene Arzt Paul Erdmann Isert (1757-1789), der in Westafrika und auf den Kleinen Antillen Fische für Bloch gesammelt hat. Bloch scheute sich auch nicht, König Friedrich II. von Preußen (1712-1786) um einen der seltenen Sterlets sowie dessen Gemahlin, Königin Elisabeth Christine von Preußen (1715-1797), um eine Goldschleie aus ihrem Parkteich zu bitten (Peters 1864). In beiden Fällen wurde seiner Bitte entsprochen. Viele Fische erwarb Bloch aber auch von Naturalienhändlern, vor allem aus den Niederlanden.

### 2.1.3. Der Umfang der Sammlung einst und jetzt

Wichtigste Informationsquelle über den ursprünglichen Umfang der Fische Sammlung ist „Dr. Bloch's Ichthyologische Encyclopedie I. Band von den Fischen ueberhaupt,“ ein unpublizierter persönlicher Sammlungskatalog, den Bloch ab 1783 eigenhändig geführt hat und später auch durch andere führen ließ (Abb. 2). In diesem Katalog sind die einzelnen Arten, nach Gattungen geordnet, aufgelistet und durchnummeriert. Unter den Rubriken „in Spiritus“, „ausgestopft“ und „trocken“ (= Häute) hatte Bloch die Anzahl der jeweils vorhandenen Exemplare vermerkt. Leider gibt es zahlreiche Korrekturen. Einige Arten, wie *Acanthurus nig-*

*ricans*, sind mehrfach unter verschiedenen Gattungen aufgeführt. Andere, wie *Europlus maculatus*, fehlen dagegen. Widersprüchliche Angaben über die Anzahl der Originalexemplare gibt es auch in einigen Artbeschreibungen: So schreibt Bloch (1791a, S. 24) über *Sparus chlorourus* zunächst, daß er nur ein getrocknetes Exemplar besäße. Achtundzwanzig Zeilen weiter heißt es dagegen, es wären zwei Exemplare vorhanden. Ungeachtet dieser Unsicherheiten kann man davon ausgehen, daß Bloch etwa 997 Alkoholpräparate, 231 ausgestopfte Fische und Schädelfragmente sowie 135 Fischhäute, somit also 1363 ichthyologische Sammlungsobjekte besessen hatte.

Im Hauptkatalog der Fischabteilung unseres Museums, der erst ab 1860 geführt wird, sind dagegen nur 886 „Bloch-Fische“ aufgeführt. Somit gingen rund 35% der Sammlung bereits in den ersten sechzig Jahren nach Blochs Tod verloren oder wurden verkauft. Später nahm die Verlustrate spürbar ab. Bei der aktuellen Revision wurden bis zum Bloch-Jubiläum, am 6. August 1999, 564 Fische in Alkohol, 120 ausgestopfte Fische, 101 Fischhäute und zwei Schädelfragmente als noch vorhanden nachgewiesen (Paepke 1999a). Danach wurden weitere acht Fische in Alkohol in der riesigen Fische Sammlung unseres Museums entdeckt, so daß sich der gegenwärtig vorhandene Gesamtbestand auf 795 Exemplare, d.h. auf etwas mehr als 58% des ursprünglich vermuteten Bestandes beläuft. Wie viele der im frühen 19. Jahrhundert durch Tausch oder Verkauf in andere Sammlungen abgewanderte Exemplare dort heute noch existieren, ist unbekannt, weil es erhebliche Nachweisschwierigkeiten gibt. Die Herkunftsangabe von Fischen, die an das Pariser Museum für Naturgeschichte abgegeben wurden, lautet allenfalls „Berlin-Museum“ und nicht „Bloch-Collection“.



**Abb. 2:** Seite 28 aus dem Sammlungskatalog von M. E. Bloch. Die vier letzten Zeilen (Gattung *Rhyncobdella*) und die Zahlen sind von Bloch persönlich geschrieben worden; die anderen Eintragungen stammen offenbar von Bediensteten. Foto: H.-J. Paepke.

**Fig. 2:** Page 28 from the collection catalogue of M. E. Bloch. The last four lines (genus *Rhyncobdella*) and the numbers are written by Bloch, the rest was obviously written by servants. Photo: H.-J. Paepke.

#### 2.1.4. Präparationsweise und Erhaltungszustand der Blochschen Fische

Die Blochschen Fische sind auf unterschiedliche Weise präpariert worden, nämlich als Stopfpräparate, als halbe Häute mitsamt den medianen und jeweils einer der paarigen Flossen, als Häute, die auf hölzerne Formen geklebt wurden, als Skelettfragmente (Schädelteile) und als Naßpräparate. Die meisten Fischhäute stammen vom Missionar John, der sie von seinen Zöglingen in der südindischen Missionsstation Tranquebar anfertigen ließ. Die frischen Häute wurden mittels Holzspänen gespannt, in einem mäßig warmen Backofen getrocknet und zum Schluß mit Kajaputöl überzogen. Dieser heute harte, lackartige Überzug hat sicher erhaltend gewirkt aber auch Flossenstrahlen verklebt und Schuppenreihen überlagert, so daß manche Merkmale nicht mehr zu identifizieren sind. Die auf gewölbte Formen aus Weichholz oder Kiefernrinde geklebten Häute stammen ausnahmslos von einheimischen Cypriniden. Sie haben am meisten gelitten. Die meisten Flossen, in einem Fall auch der Kopf des Fisches, sind abgebrochen. Die Naßpräparate sind allesamt in Äthanol konserviert, das zu Blochs Zeiten noch Weingeist genannt wurde. Wie wir von von Gersdorf (Hoppe 1993) wissen, hatte Bloch zum Nachfüllen verdunsteter Mengen und zum Konservieren selbst auch Branntwein genommen, was - chemisch gesehen - auf dasselbe hinausläuft. Auch Missionar John hatte in Tranquebar Fische in Arrak - einem Destillat aus vergorenem Reis, Palmensaft und Zuckerrohrmelasse - und Spiritus, der auf ähnlichem Wege hergestellt wird, konserviert. Und er schilderte in einem Brief an Bloch die Schwierigkeiten, auf solche Weise hergestellte Präparate unter tropischen Bedingungen vor dem Verderben zu bewahren (nachzulesen in der Vorrede zum Teil VII

von Blochs „Naturgeschichte der ausländischen Fische“ von 1793).

Oberflächlich betrachtet, haben die Trockenpräparate in den vergangenen 200 Jahren am meisten gelitten. In vielen Fällen sind Häute deformiert (verbogen), Flossenstrahlen abgeknickt, Flossenmembranen eingerissen oder auch die Körperhaut mitsamt der Schuppen beschädigt. Solche Schäden lassen sich aber recht gut ausbessern, wie wir inzwischen wissen. Dazu werden die Häute gereinigt, vorsichtig aufgeweicht, neu gerichtet und über eine passend zugeschnittene Plexiglasscheibe gespannt, damit sie sich nicht wieder zusammenrollen können. Risse werden mit Seidenpapier unterfüttert und dieses mittels eines löslichen Spezialklebers mit der Haut oder der Flossenmembran verklebt. Oftmals müssen auch die Drahtbügel, mit denen die Häute auf Holzsockeln befestigt sind, mitsamt den Sockeln überarbeitet werden. Bei diesen Überarbeitungen werden auch die Originaletiketten vom Sockelboden, wo sie zu sehr gefährdet sind, vorsichtig abgeweicht, auf die Oberseite des Sockels geklebt und mit verschraubten Plexiglasabdeckungen zusätzlich vor dem Abfallen oder vor weiteren Beschädigungen geschützt. Im Hinblick auf das Bloch-Jubiläum hat die Berliner Senatsverwaltung für Arbeit eine befristete Planstelle für einen begabten Zoologischen Präparator genehmigt, der innerhalb von zwei (möglicherweise auch drei) Jahren die Blochsche Fische Sammlung fachgerecht in der geschilderten Weise restaurieren wird. Seine bisherigen Arbeitsergebnisse sind sehr ermutigend.

Dagegen lassen sich Schäden an den Naßpräparaten, die sich in fest verschlossenen Gläsern befinden, zumeist nicht auf den ersten Blick erkennen. Bei ihnen ist der Erhaltungszustand, in Abhängigkeit von der Vorkonservierung und der Fischfamilie, sehr unterschiedlich. Nachteilig war bisher, daß sich die Alkoholkonzentration

on in solchen Gefäßen über längere Zeiträume hinweg nicht kontrollieren und gegebenenfalls erhöhen ließ. Hier besteht dringender Handlungsbedarf. Ein Teil der Naßpräparate wurde bereits im Zuge von Nachuntersuchungen während der letzten Jahrzehnte in Gläser mit Glasschliffstopfen umgesetzt, die eine regelmäßige Zustandskontrolle ermöglichen. Weitere Fische werden folgen. Parallel dazu versuchen wir, die Deckel von festverschlossenen Gläsern anzubohren, um auf diese Weise einen schonenden Alkoholaustausch bei sehr empfindlichen Präparaten vornehmen zu können, zumal gute Gläser mit Glasschliffstopfen heutzutage kaum zu bezahlen sind. Die Naßpräparate machen insgesamt etwa 73% der gesamten Sammlung aus. Immerhin kann betont werden, daß die Blochsche Fischsammlung nicht nur die älteste dieser Größenordnung im Weltmaßstab ist, sondern zugleich auch eine der am besten erhaltenen. Denn viele Präparate befinden sich noch - ungeachtet der genannten konservatorischen Probleme - in einem guten bis sehr guten Zustand.

#### **2.1.5. Sammlungsgeschichte und -dokumentation**

Am 20. Oktober 1801 - zwei Jahre nach Blochs Tod - boten die Erben seinen Nachlaß der Preußischen Akademie der Wissenschaften zum Kauf an. Am 24. Mai 1802 kaufte König Friedrich Wilhelm III. das Naturalienkabinett und andere Hinterlassenschaften für 4500 Reichsthaler in Silbercourant und schenkte es der Akademie, zu der Bloch als Jude zu Lebzeiten keinen Zutritt hatte. Die Akademie hatte die Summe nicht aufbringen können (Karrer 1978). Hier wurden die Bestände von teilweise unqualifizierten Leuten mehrfach neu geordnet. Dadurch dürfte nach Meinung von Peters (1866) mehr Schaden als Nutzen entstanden sein.

Als im Jahre 1810 die Königliche Universität und mit ihr das Zoologische Museum gegründet wurden, gelangte die Blochsche Fischsammlung als eine der ersten Sammlungen in dieses Museum. In den zwanziger Jahren des 19. Jahrhunderts wanderte eine unbestimmte Anzahl von Fischen (möglicherweise über 100 Exemplare) im Zuge des von Hinrich Martin Lichtenstein (1780-1857) betriebenen Dublettenverkaufs in andere Museen und Privatsammlungen (Lichtenstein 1823). Deren Schicksal ist, wie bereits angedeutet, zur Zeit ungewiß. Stark beschädigte Exemplare sind früher offenbar ausgesondert worden, wie die Typen des Eishais, *Somniosus microcephalus* (Bloch & Schneider, 1801), und des Geigenrochens, *Rhina ancylostoma* Bloch & Schneider, 1801. Sie wurden von Müller und Henle (1841) noch erwähnt und gelten seitdem als verschollen. Einschneidende Ereignisse in der Museumsgeschichte waren der Umzug des Museums vom Hauptgebäude der Universität in sein jetziges Domizil in der Invalidenstraße im Jahre 1888 sowie die Auslagerung von Teilen der Sammlungen während des II. Weltkrieges in die Keller Räume des Museums. In beiden Fällen dürfte es nicht ohne Schäden (zumindest durch den Verlust von Etiketten) abgegangen sein. Glücklicherweise haben sich die Eintragungen von Kurt Deckert (1907-1987) im Katalog der Fischabteilung „durch Kriegseinwirkungen vernichtet“ nicht in allen Fällen bewahrt, wie bei der jüngsten Bestandserfassung festgestellt werden konnte.

Nach dem bereits erwähnten handschriftlichen Katalog von Bloch ist der seit etwa 1860 geführte Hauptkatalog der Fischsammlung unseres Museums die wichtigste Informationsquelle über die Blochsammlung. Ältere Listen und Zettelkataloge aus der Frühphase des Museums sind aufschlußreich, aber nicht immer vollständig und zuverlässig. Im Hauptkatalog der



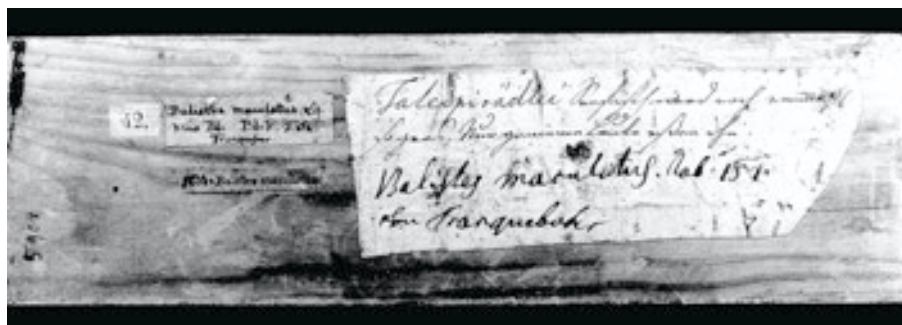
Fischsammlung sind Typusexemplare oftmals besonders hervorgehoben worden, wie zum Beispiel die Muräne *Gymnothorax reticulatus* Bloch, 1795, von der es unter der Nummer ZMB 3968 heißt: „Ex. orig. *Gymnothorax reticulatus* Bloch, Taf. 416.“ Andererseits wurden im 19. Jahrhundert viele Blochsche Fische mit später vergebenen wissenschaftlichen Namen und unter fremden Autorennamen im Hauptkatalog eingetragen, wie zum Beispiel die Stachelmakrele *Zeus ciliaris* Bloch, 1787, die wir unter ZMB 1593 als *Blepharis indicus* Cuvier in Cuvier & Valenciennes, 1833 finden. Sie heißt heute *Alectis ciliaris* (Bloch, 1787).

In den späten 60er und frühen 70er Jahren hatte sich die Kustodin Christine Karrer (geb. 1936) intensiv mit Bloch und seiner Fischsammlung beschäftigt (Karrer 1978, 1980, 1981, Karrer et al. 1994). Sie wollte auch einen Typenkatalog der Blochschen Taxa herausgeben. Nachdem sie jedoch 1976 nach Hamburg übersiedelt war, blieb dieses Vorhaben unverwirklicht. Erst im Zusammenhang mit den Vorbereitungen zu Blochs 200. Todestag wurde vom Verfasser ein Katalog aller noch in Berlin vorhandenen Teile der Bloch-Sammlung auf der Grundlage einer neuen Bestandserfassung erstellt und publiziert (Paepke 1999a). In diesem Kata-

log sind auch einige Bloch-Fische enthalten, die - obwohl sie Blochsche Original-etiketten tragen - noch niemals in einem der bisherigen Museumskataloge erfasst worden waren.

Die verschiedenen Phasen der Sammlungsdokumentation lassen sich auch an der Etikettierung (und Beschriftung) - insbesondere der Trockenfische und Fischhäute - ablesen. Zahlreiche Exemplare tragen mehrere Etiketten, angefangen von Blochs schmalen Papierstreifen, auf denen der wissenschaftliche Name aufgedruckt ist, die jeweilige Sammlungsnummer aber mit dem Gänsekiel hinzugeschrieben wurde, bis zu den jüngsten Etiketten der Bestandserfassung aus den Jahren 1998/99. Sie alle sind feste Bestandteile der Sammlung, nicht nur wissenschaftlich, sondern auch juristisch gesehen, und sie dürfen keinesfalls zu Gunsten der jeweils letzten Etikettierung entfernt werden (Barthel 1998).

Abb. 3 zeigt die Unterseite des Sockels von *Canthidermis maculatus* (Bloch, 1786) mit einigen interessanten Etiketten aus dem späten 18. und frühen 19. Jahrhundert: Rechts ein großer Hinweiszettel von dem Sammler Missionar Christian Samuel John aus Tranquebar (Indien). Er schreibt in Sütterlinschrift: „Jaleipirädtei (das ist der tamilische Name des Fisches)(,) Seefisch(,)“



**Abb. 3:** Alte Etiketten auf der Unterseite des Sockels von *Canthidermis maculatus* (Bloch, 1786). Weitere Erklärungen s. Text. Foto: H.-J. Paepke.

**Fig. 3:** Old labels of the undersurface of the pedestal of *Canthidermis maculatus* (Bloch, 1786). For further explanations see text. Photo: H.-J. Paepke.

wird noch einmal so groß. Nur gemeine Leute essen ihn.” Bloch hat mit seiner charakteristisch kräftigen Schrift darunter geschrieben: „*Balistes maculatus*. Tab. 151(,) von Tranquebahr.” Zwischen diesem großen Zettel und der Registriernummer „42” erkennt man ein Museumsetikett aus Frühphase des Museums (also vor 1860), noch ohne Katalognummer. Darunter ein Blochsches Originaletikett als schmaler Streifen mit der handgeschriebenen Nummer 104 (die mit der entsprechende Eintragung in Blochs handschriftlichen Katalog übereinstimmt) sowie in gedruckten Lettern dem Namen *Balistes maculatus*.

## 2.2. Vom Sammler zum Fischkundler

### 2.2.1. Blochs ichthyologische Publikationen

„In meinen Erholungsstunden beschäftige ich mich mit der Naturgeschichte. Ich betrachte die mir vorkommenden Gegenstände, lese darüber die vorzüglichsten Schriftsteller, vergleiche das, was sie darüber sagen, mit dem, was ich an denselben wahrnehme, und suche da weiter nach, wo sie mich verlassen.” Mit diesen Worten leitete Bloch 1782 seine „Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands” ein und formulierte zugleich ein zeitloses wissenschaftliches Arbeitskonzept, das als Motto für sein Gesamtwerk gelten kann. Schrittweise von überschaubaren Aufgaben zu immer umfangreicheren Projekten voranschreitend, erschloß er sich schließlich die Welt der Fische in allen marinen und limnischen Lebensräumen unseres Planeten, die europäischem Forschergeist seinerzeit zugänglich waren. Ein damals wie heute aktuelles Problem sind die Kriterien, nach denen sich real existierende Arten diagnostizieren lassen. Heute stehen uns neben den Studien der klassischen, äußerlich erkennbaren Merkmale auch Röntgenge-

räte und Aufhellungstechniken zur Untersuchung der Skelettanatomie oder biochemische Untersuchungsmethoden zur Verfügung. Bloch und seine Zeitgenossen mußten sich mit weniger zufriedengeben. Bloch sah zum Beispiel in der Zahl und Anordnung der Flossen ein wesentliches Unterscheidungskriterium.

Wie im Kapitel 2.1.1. angedeutet, galt Blochs erste ichthyologische Publikation einer Maränenpopulation (Bloch 1779), die heute als eigenständige Spezies *Coregonus maraena* (wieder) anerkannt wird (Kottelat 1997). Schon ein Jahr später erschien seine „Oeconomische Naturgeschichte der Fische der Preußischen Staaten...”, in der bereits 1780 (und nicht erst 1782, wie meist angenommen wird) der Giebel als *Cyprinus gibelio* beschrieben wurde (Abb. 4). Dieser unscheinbare Karpfenfisch ist eine der umstrittensten Blochschen Species geblieben. Manche Ichthyologen bestreiten, daß es sich bei ihm um eine autochthone Art handelt und vermuten im Giebel einen verwilderten Abkömmling des Goldfisches - den es zu Blochs Zeiten bereits in Europa gab -, oder aber, daß der Giebel im Zusammenhang mit der Einbürgerung des Karpfens nach Mitteleuropa gelangte. Fossilfunde des Giebels könnten schnell Klarheit in diese Angelegenheit bringen. Sie liegen aber noch nicht vor.

Die zunächst geäußerte Hoffnung, daß weitere „Naturkundler” es ihm gleichtun und aus anderen deutschen Landen ähnliche Regionalfaunen veröffentlichen würden, hatte Bloch schon bald aufgegeben, denn bereits zwischen 1782 und 1784 erschien sein erstes ichthyologisches Hauptwerk, die dreibändige „Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands”. Sie zeichnet sich besonders durch das Hervorheben wirtschaftlich relevanter Aspekte aus (Bloch 1782, 1783, 1784). Diesem bedeutenden Werk folgte von 1785 bis 1795 die neunbändige „Naturge-

schichte der ausländischen Fische". Beide Hauptwerke wurden von Bloch auch als „Allgemeine Naturgeschichte der Fische" in zwölf Bänden verstanden und mit 432 großformatigen farbigen Kupferstichen illustriert (Bloch 1785 a, 1786, 1787, 1790, 1791a, 1792b, 1793, 1794, 1795).

Ab 1795 arbeitete Bloch an seiner „Systema Ichthyologiae", dessen Fertigstellung er aber nicht mehr erleben sollte. Der Universitätsprofessor Johann Gottlob Schneider (1750-1822) aus Frankfurt an der Oder veranlaßte zur Frankfurter und Leipziger Ostermesse 1800 einen Vorabdruck der ersten bereits fertiggestellten fünf Bogen (80 Seiten) (Bloch und Schneider 1800). Von den wenigen Exemplaren scheint nur noch das in der Göttinger Universitätsbibliothek vorhandene erhalten geblieben zu sein (Karrer et al. 1994). Es besitzt kein Titelblatt, aber seine Anschaffung im Jahre 1800 ist in den Bibliotheksunterlagen dokumentiert (Auskunft der Bibliothek auf Anfragen von R. Frikke und des Autors). Das entspricht auch den Eintragungen im Katalog der Leipziger Ostermesse (Anonymus 1800). Diese frühe Version wird demnächst von der ICZN für ungültig erklärt werden. Schneider überarbeitete anschließend die „Systema" unter Hinzufügung zahlreicher Kompilationen und einiger Neubeschreibungen, ließ sie in einer unbekannten Druckerei drucken und gab sie im Herbst des Jahres 1801 (in Kommission von Sander, Berlin) heraus (Bloch und Schneider 1801). Als früheste Erwähnung der kompletten "Systema Ichthyologiae" konnte der Verfasser einen Brief von Schneider an den Berliner Professor Wildenow ermitteln, in dem Schneider die „Systema" zum Austausch gegen Schriften der Gesellschaft Naturforschender Freude zu Berlin angeboten hatte. Dieser Brief wurde auf der Sitzung der Gesellschaft am 10. November 1801 verlesen. Das genaue Ausgabedatum der „Systema Ichthyologiae" steht also

nicht fest und dürfte mit dem des dritten Bandes von Lacépède's "Histoire Naturelle des Poissons" nahezu übereinstimmen (Papke 1999a).

Von Blochs „Allgemeiner Naturgeschichte der Fische" (s.o.) erschienen mehrere weitere vollständige Ausgaben sowie spätere Nachdrucke (Bloch 1993, 1999), deren lückenlose Erfassung mit dieser Schrift angestrebt wurde, aber wohl nicht gelungen ist. Die Quellenlage hierfür ist ebenso unübersichtlich wie widersprüchlich. Bekannt sind die großformatige französische Ausgabe in zwölf Bänden von 1785 bis 1797 sowie eine preiswerte deutsche Ausgabe im Oktav-Format von 1783 bis 1787, die jedoch wegen ihres wirtschaftlichen Mißerfolgs nach dem Band 5 eingestellt wurde. Nach Blochs Tod erschien auch eine wohlfeile französische Ausgabe in zehn Bänden mit 160 Tafeln in den „Suites à Buffon", Paris. Sie erlebte drei Auflagen: 1801 und 1802 (bearbeitet von Déterville) und 1837 (bearbeitet von Roret). Diese Ausgabe wurde auch ins Italienische übersetzt und von 1816 bis 1818 in elf Bänden mit ebenfalls 160 Tafeln in Piacenza herausgegeben. Über eine geplante holländische Ausgabe konnte leider nichts in Erfahrung gebracht werden. Außerdem wurden mehrfach Blochs Kupferstichtafeln ohne Textbände an verschiedenen Orten verlegt und für andere Werke kopiert (Gill 1872, Dean 1916, Nissen 1969, Pietsch 1995).

Außerdem publizierte Bloch zehn kleinere fischkundliche Beiträge in verschiedenen in- und ausländischen Zeitschriften (vgl. auch Bloch 1785b,c, 1788a,b, 1789a,b, 1791b, 1792a, c, 1797).

### 2.2.2. Die Abbildungen

Bloch kannte aus eigener Erfahrung die Schwierigkeiten, Arten nach knappen verbalen Beschreibungen zu identifizieren, denen keine oder nur schlechte Abbildun-

gen beigelegt waren. Deshalb verpflichtete er einige der bekanntesten Berliner Zeichner und Kupferstecher für die Herstellung seiner berühmten Kupferstiche und deren Vorlagen. Sein Prinzip, (nahezu) alle beschriebenen Arten farbig und möglichst naturgetreu abzubilden, konnte er nur in der „Allgemeinen Naturgeschichte der Fische“ mit 432 großformatigen Kupferstichen verwirklichen (Abb. 4, 5). Hierbei war er, der seine Werke auf eigene Kosten herausgab, auf die finanzielle Unterstützung von Mäzenen angewiesen, deren Namen wir auf den späteren Tafeln ab 1791 vermerkt finden. Seine artenreiche „Systema Ichthyologiae“ ist dagegen nur noch mit 110 kleinformatigen Kupferstichen bereichert worden. Für die preiswerte Oktavausgabe der „Allgemeinen Naturgeschichte der Fische“ ließ er kleinformatige Bildtafeln herstellen, deren Qualität natürlich nicht an die großformatigen heranreicht.

Von den Fischpräparaten wurden zunächst Aquarelle hergestellt, von denen die Vorlagen zu den Tafeln 201 bis 431 mit wenigen Ausnahmen erhalten sind. Sie befinden sich in der Historischen Bild- und Schriftgutsammlung des Museums für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin. Bloch hatte diese Entwürfe zu seinen Kupferstichen teilweise mit Bleistiftkorrekturen versehen, die von den Kupferstechern berücksichtigt worden sind. So wurden die zum Teil gabelförmigen Querbinden von Blochs *Chaetodon chinensis* = *Macropodus opercularis* (Linnaeus, 1758) auf Tafel 218 Figur 1 genau in der Weise dargestellt, wie Bloch es nach der Korrektur des Aquarellentwurfs verlangt hatte. Aber nicht in allen Fällen sind die Kupferstiche originalgetreuer geraten als die Aquarelle. Besonders abweichend erscheint zum Beispiel die Darstellung von *Gerres erythrounus* (Bloch, 1791) auf Tafel 261. In diesem Falle stimmt das Aquarell mit

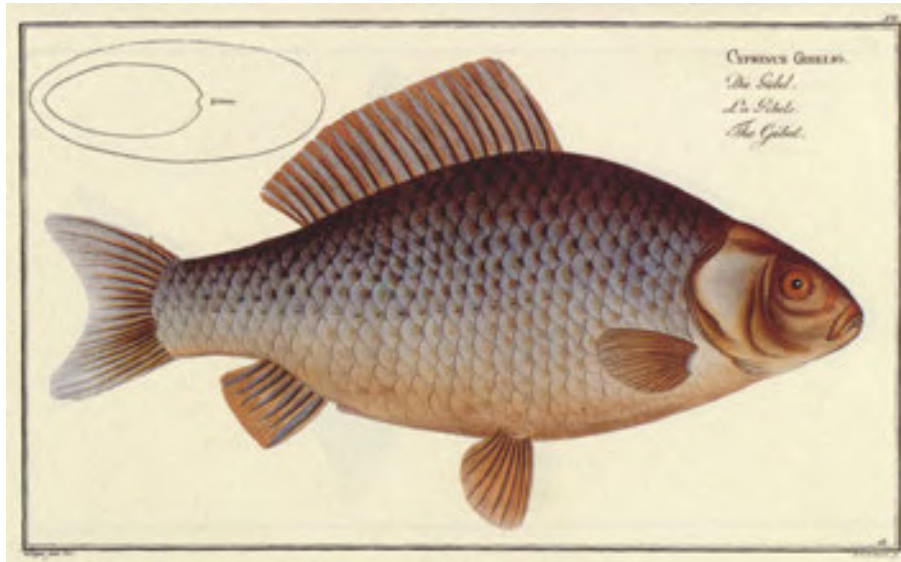
dem hochrückigen Originalexemplar (ZMB 8596) wesentlich besser überein. Um so wichtiger ist es, daß man heute noch in vielen Fällen die Abbildungen mit den erhalten gebliebenen Originalexemplaren vergleichen kann, besonders, wenn es um die Überprüfung von kryptischen Merkmalen geht, die man zur damaligen Zeit übersehen hatte.

Viele weitere Einzelheiten über die Illustrationen zu Blochs Werken, insbesondere auch über die beteiligten Künstler, findet man bei Karrer (1980).

### 2.2.3. Zoogeographische Probleme bei den Blochschen Taxa

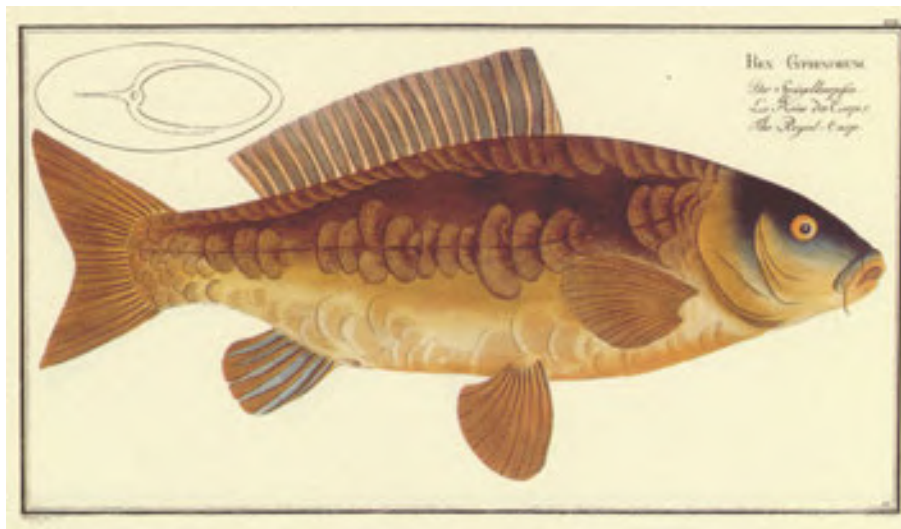
Abgesehen von den Fischen, die sich Bloch selbst aus Berlin und der näheren Umgebung der Stadt beschaffte, wie zum Beispiel seine Bitterlinge aus dem Müggelsee, entsprechen die Herkunftsgebiete der übrigen Exemplare ziemlich genau den Aufenthaltsorten seiner zahlreichen Gewährsleute und deren Einflusssphären. Letztere sind nicht so begrenzt zu sehen, wie es zunächst erscheinen mag. Seine Freunde in Kopenhagen versorgten ihn nicht nur mit skandinavischen Meeresfischen, zum Beispiel mit zahlreichen Lippfischen, sondern auch mit solchen aus dem südlichen Grönland und - über diplomatische Verbindungen - aus Marokko!

Seinerzeit maß man der Herkunft der Sammelobjekte noch keine so große Bedeutung zu wie heute. Die Zoogeographie existierte noch nicht als eigenständige Wissenschaft. Auch irrte sich Bloch mit dem Anwachsen seiner Sammlung gelegentlich darin, von wem er welche Fische von wo erhalten hatte. Dafür gibt es zahlreiche Beispiele: So beschrieb er 1794 den südamerikanischen Dornwels *Pseudochanna nana* von Indien (Abb. 6). Über dreißig südostasiatische Fischarten beschrieb Bloch von Japan,



**Abb. 4:** *Carassius gibelio* (Bloch, 1780), eine Art, die heute noch viele Fragen aufwirft. Foto: W. Harre. Aus: Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands 1

**Fig. 4:** *Carassius gibelio* (Bloch, 1780), a problematical species until today. Photo: W. Harre. Aus: Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands 1



**Abb. 5:** *Rex cyprinorum* Bloch, 1782, eine Zuchtform des Karpfens, *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758. Foto: W. Harre. Aus: Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands 1.

**Fig. 5:** *Rex cyprinorum* Bloch, 1782, a breeding strain of the carp, *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758. Photo: W. Harre. From: Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands 1.

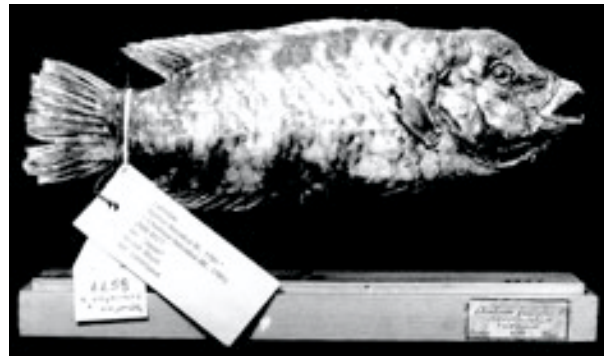


**Abb. 6:** Der südamerikanische Dornwels *Pseudacanthopterus nodosus* (Bloch, 1794), beschrieben von Indien. Foto: H.-J. Paepke.

**Fig. 6:** The South American catfish *Pseudacanthopterus nodosus* (Bloch, 1794), described from India. Photo: H.-J. Paepke.

**Abb. 7:** Lectotypus von *Cheilinus fasciatus* (Bloch, 1791) aus dem Indopazifik, irrtümlich von Japan beschrieben. Foto: H.-J. Paepke.

**Fig. 7:** Lectotype of *Cheilinus fasciatus* (Bloch, 1791) from the Indopacific, erroneously described from Japan. Photo: H.-J. Paepke.



wo sie nicht vorkommen (Yoshimo et al. 1997). Das trifft zum Beispiel auf den bekannten Kletterfisch *Anabas testudineus* zu und ebenfalls auf den Lippfisch *Cheilinus fasciatus* (Abb. 7). Bloch hatte diese Fische zum Teil von holländischen Naturalienhändlern gekauft. Diese bezogen ihrer Ware unter anderem aus Niederländisch Indien, wo die Holländer in Batavia (heute Jakarta) einen bedeutenden Handels- und Militärstützpunkt besaßen. Indizien, wie zum Beispiel tamilische Fischnamen, deuten darauf hin, daß Bloch Java mit Japan verwechselt haben muß (Yoshino et al. 1997). Einiges über die unsichere Herkunft seiner Studienobjekte mag Bloch bereits geahnt haben, wenn er zum Beispiel über den

Lippfisch *Labrus macrolepidotus* sagt: „...er soll zwar, wie in dem Auktionsverzeichnisse steht, aus Ostindien seyn, allein dergleichen Nachrichten sind unzuverlässig“ (Karrer 1980, S. 194).

#### **2.2.4. Kompilationen und andere Beschreibungen, für die sich kein Typenmaterial in Berlin nachweisen läßt**

Blochs ichthyologisches Lebenswerk basiert im wesentlichen auf seiner eigenen, wissenschaftlichen Fische Sammlung. Das was zur damaligen Zeit durchaus noch nicht allgemein üblich. Etwa zehn weitere Arten beschrieb er nach Fischpräparaten, die er im Naturalienkabinett des Apothekers Linck in Leipzig gesehen

und untersucht hatte. Mindestens zwei weitere Arten wurden Bloch aus dem Naturalienkabinett des Herzogs von Braunschweig „mitgeteilt.“ Kompilationen spielten bei ihm zunächst keine größere Rolle. Doch verwendete er etwa 35 Abbildungen von Plumier und etwa 22 weitere des „Grafen Moritz“ als Vorlagen für seine Artbeschreibungen und Kupferstiche. Der französischen Minoritenpater Ch. Plumier (1646-1704) hinterließ mehrere Bände mit Holzschnitten von Tieren und Pflanzen, die er auf seinen Reisen (unter anderem nach den französischen Antillen und in Frankreich) gesammelt und beobachtet hatte (Pietsch 2001). Eine solche Mappe konnte Bloch über einen Mittelsmann erwerben. Graf Johann Moritz von Nassau-Siegen (1604-1679) war zeitweilig Gouverneur der holländischen Westindischen Kompanie in Brasilien. Dort ließ er Abbildungen von Naturgegenständen anfertigen, unter anderem durch seinen wissenschaftlichen Begleiter, G. Marcgrave (1610-1644). Während dieser auf einer Reise nach Angola unmittelbar bei der Ankunft verstarb, kamen seine naturwissenschaftlichen Darstellungen nach Europa. Zwei solche Sammelmappen gelangten durch Verkauf an den Großen Kurfürsten in die Königliche Bibliothek zu Berlin, wo sie Bloch offenbar zugänglich gewesen sind (Karrer 1980, Pietsch 2001).

Als Schneider die „Systema Ichthyologiae“ von Bloch vollendete, hatte er das Werk durch Hinzufügung zahlreicher Kompilationen bereichert, unter anderem durch die Arbeiten des Weltumseglers Johann Reinhold Forster (1729-1798) (Karrer et al. 1994). Von Artbeschreibungen, die auf solche Weise entstanden sind, sind natürlich keine Blochschen Typusexemplare zu erwarten. Das wissen viele heutigen Ichthyologen nicht, weil sie sich nicht die Mühe machen, die deutschen oder lateinischen Texte zu übersetzen. Daher fra-

gen sie im Berliner Museum für Naturkunde immer wieder vergeblich nach solchen Typen an oder erbitten gar Röntgenaufnahmen von ihnen.

### 3. Blochs Bedeutung für die Ichthyologie

Eine Besonderheit von Blochs fischkundlichem Lebenswerk besteht darin, daß es auf der größten ichthyologischen Belegsammlung basierte, die es zur damaligen Zeit gegeben hat. Von dieser Sammlung sind umfangreiche Teile erhalten geblieben und stehen somit für Nachuntersuchungen zur Verfügung. Blochs Publikationen zeichnen sich sowohl durch die große Anzahl der berücksichtigten Arten, durch die Ausführlichkeit der Beschreibungen als auch durch die hervorragenden, vorwiegend großformatigen Abbildungen aus. Seine farbigen Kupferstiche waren seinerzeit die besten Fischdarstellungen, die es überhaupt gab.

Insbesondere die einheimischen Arten, von denen Bloch durch Literaturstudien und Befragungen kompetenter Gewährsleute vieles in Erfahrung bringen konnte, hatte er in seiner „Oeconomischen Naturgeschichte der Fische Deutschlands“ sehr ausführlich dargestellt. Für die Beschreibung der wichtigsten Nutzfische, Karpfen, Kabeljau, Hering und Lachs, benötigte er bis zu 15 Seiten Text. Er ging auf alle Besonderheiten der Verbreitung, Häufigkeit und Biologie der betreffenden Arten sowie auf wirtschaftlich relevante Aspekte wie Fang-, Reproduktions- und Transporttechniken und sogar auf empfehlenswerte Zubereitungsmethoden ein. Bei der Behandlung des Karpfens zögerte er lange, ob er den Spiegelkarpfen als gesonderte Art behandeln sollte oder nicht. Schließlich gab er ihm 1782 - den Angaben seiner Gewährsleute vertrauend - einen eigenen Namen, der heute ein Synonym zu *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 ist (s. Abb. 5).

Bloch veröffentlichte seine „Allgemeine Naturgeschichte der Fische“ (s.o.) zunächst in deutscher Sprache, die er weit aus besser beherrschte als viele andere Gelehrte, die in sie hineingeboren worden waren. Ausländern erleichterte er den Zugang zu seinen Werken durch den Druck in gut lesbarer Antiqua sowie durch umfangreiche Namensregister in allen gängigen europäischen Sprachen. Zeitlich versetzt gab er sein mehrteiliges Hauptwerk auch in der damals führenden französischen Sprache heraus. Dadurch sowie durch die anschaulichen Bildtafeln erzielte es internationale Beachtung.

Einem Urteil von Randall und Nelson (1979, S. 206) zufolge ist „Marcus Elieser Blochs monumentale Naturgeschichte der ausländischen Fische...eine der frühen basalen Abhandlungen für die moderne ichthyologische Nomenklatur“ (Übersetzung H.-J. Paepke). Prüfen wir diese Feststellung im Detail - soweit Blochs taxonomische Befunde an den erhalten gebliebenen Originalobjekten verifizierbar sind. Die noch im Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin vorhandenen etwa 800 Fische der Blochschen Sammlung verteilen sich auf etwa 520 Arten. Mindestens 359 Arten (= 69%) hatte er als das erkannt, was sie wirklich waren, nämlich 163 (= 31%) bereits von Linnaeus, Pallas und anderen beschriebene Arten und mindestens 196 (= 38%) bisher unbekannte Spezies, denen Bloch als erster einen wissenschaftlichen Namen gegeben hat. Das ist ein für die damalige Zeit sehr gutes Ergebnis. Weitere 119 schon früher durch ihn selbst oder durch andere Autoren bekanntgewordene Arten (= 23%) hatte er fälschlicherweise ein zweites Mal beschrieben. Von den restlichen 42 Artnamen (= 8%) sind 31 Seniorsynonyme von später durch andere Autoren geprägten und heute gültige Namen. Das liegt zum Teil daran, daß Bloch

einige noch unbekannte Fische bekannten Arten zugeordnet hat, was erst nach ihm korrigiert wurde. Ein Beispiel dafür ist der Hammerhai *Eusphyra blochii* Cuvier, 1816, den Bloch unter dem Linneischen Namen *Squalus zygaena* auf der Tafel 117 abgebildet hatte. Blochsche Arten wurden auch übersehen oder gerieten wieder in Vergessenheit. Sie erhielten später durch andere Autoren neue Namen, die einen größeren Bekanntheitsgrad erreichten und deshalb (zumeist durch Beschluß der Nomenklaturkommission) als gültig anerkannt wurden, wie z.B. *Chela balooke* Sykes, 1839. Diese Art war bereits 1795 durch Bloch als *Cyprinus clupeoides* beschrieben worden.

Blochs „Allgemeine Naturgeschichte der Fische“ enthält etwa 500 Artbeschreibungen, von denen 267 für die Wissenschaft neu oder neu benannt worden waren (Boeseman 1997, Veldhuijzen van Zanten und Isbrücker 1997, Isbrücker 1999). Seine unter Mitwirkung von Schneider entstandenen „Systema Ichthyologiae“ enthalten (ohne einige hundert species dubiae) nicht weniger als 1519 z. T. neue Art- und 19 neue Gattungsdiagnosen (Karrer 1978). Das ist so ziemlich alles, was zur damaligen Zeit von den etwa 25000 rezenten Fischarten bekannt war. Eschmeyer (1998) führt nicht weniger als 719 Fischnamen auf, die von Bloch oder von Bloch & Schneider geprägt worden sind. Damit nehmen die Blochschen Artnamen Platz 12 in der von Eschmeyer begründeten „Database for Species of Fishes“ ein (Eschmeyer in lit.). Ungeachtet der Fehler, die selbstverständlich auch einem Bloch unterlaufen sind (Paepke 1999c) und von denen einige in diesem Beitrag angeführt wurden, ist Blochs Lebenswerk in der Tat eine wichtige Grundlage für unsere gegenwärtigen Kenntnisse über die Systematik und Nomenklatur der Fische (Paepke 1999b).



#### 4. Danksagung

Für Hilfe bei den Literaturrecherchen danke ich den Herren Frank Wolter, Bremen, und Harro Hieronimus, Solingen.

#### Literatur

- Anonymus. 1800. Allgemeines Verzeichnis der Bücher welche in der Frankfurter und Leipziger Ostermesse des 1800 Jahres entweder ganz neu gedruckt, oder sonst verbessert wieder aufgelegt worden sind, auch ins künftige noch herauskommen sollen. Weidmannsche Buchhandlung, Leipzig.
- Barthel, M. 1998. Gedanken um ein altes Etikett. Veröff. Mus. Naturkd. Chemnitz 21,139-144.
- Bloch, M. E. 1779. Naturgeschichte der Marraene. Beschäftigungen Berlin. Ges. Naturforsch. Freunde 4, 60-94.
- Bloch, M. E. 1780. Oeconomische Naturgeschichte der Fische in den Preußischen Staaten besonders der Märkischen und Pommerschen Provinzen. Schriften Berlin. Ges. Naturforsch. Freunde 1, 231- 296.
- Bloch, M. E. 1782. Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands 1, 1-128,Taf. 1-37. Berlin [auch in Oktavformat, gleicher Titel, 1, i-xvi + 1-332, Taf. 1-37, veröffentlicht 1783, ferner in französischer Ausgabe, Ichthyologie, ou Histoire naturelle des Poissons 1, veröffentlicht 1785].
- Bloch, M. E. 1783. Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands 2,1-192, Taf. 38-72. Berlin [auch in Oktavformat, gleicher Titel, 2, i-xii + 1-268, Taf. 38-72, veröffentlicht 1784, ferner in französischer Ausgabe, Ichthyologie, ou Histoire naturelle des Poissons 2, veröffentlicht 1785].
- Bloch, M. E. 1784. Oeconomische Naturgeschichte der Fische Deutschlands 3, 1-234, Taf. 73-108. Berlin [auch in Octavformat, gleicher Titel 3, i-viii + 1-279, Taf. 73-107 (sic) veröffentlicht 1785, ferner in französischer Ausgabe, Ichthyologie, ou Histoire naturelle des Possions 3, veröffentlicht 1786].
- Bloch, M. E. 1785a. Naturgeschichte der ausländischen Fische 1, 1-136, Taf. 109-134.Berlin [auch in Octavformat, gleicher Titel 1, i-viii + 1-280, Taf. 109-162, veröffentlicht 1786, ferner in französischer Ausgabe, Ichthyologie, ou Histoire naturelle des Poissons, 4, veröffentlicht 1787].
- Bloch, M. E. 1785b. *Pleuronectarum duplex species descripta (Pl. zebra et dentatus)*. Nova Acta Acad. Petropol. Hist. 3 (Suppl.), 139-143.
- Bloch, M. E. 1785c. Von den vermeinten doppelten Zeugungsgliedern der Rochen und Haye. Schriften Berlin. Ges. Naturf. Freunde 6, 377-393.
- Bloch, M. E. 1786. Naturgeschichte der ausländischen Fische 2, i-viii + 1-160, Taf. 135-180. Berlin [auch in Oktavformat, gleicher Titel 2, i-xii + 163-260, Taf.163-216, veröffentlicht 1787, ferner in französischer Ausgabe, Ichthyologie, ou Histoire naturelle des Poissons 5, veröffentlicht 1787].
- Bloch, M. E. 1787. Naturgeschichte der ausländischen Fische 3, i-xii + 1-146, Taf. 181-216. Berlin [auch in französischer Ausgabe, Ichthyologie, ou Histoire naturelle des Poissons 6, veröffentlicht 1788].
- Bloch, M. E. 1788a. Ueber zwey merkwürdige Fischarten, *Notacanthus chemnitzii* und *Silurus militaris*. Abh. Böhm. Ges. 1787, 3, 278-282.
- Bloch, M. E. 1788b. Beskrivelse over twende nye Aborrer fra Indien. K. Danske Selsk. Skrift. N. Saml. 3, 383-385.
- Bloch, M. E. 1788c. Abhandlung von den vermeinten männlichen Gliedern des Dornhayes (*Acanthias vulgaris* Risso). Schrift. Ges. Naturf. Fr. Berlin 1788, 8, 9-15.
- Bloch, M. E. 1789a. Tvä utlaenska fiskar. Vet. Acad. Nya Handl. Stockholm 10, 234-236.
- Bloch, M. E. 1789b. Charactere und Beschreibung des Geschlechts der Papageifische, *Callyodon*. Abh. Böhm. Ges. 1788, 4, 242-248, Taf. 1-3.
- Bloch, M. E. 1790. Naturgeschichte der ausländischen Fische 4, i-xii + 1-128, Taf. 217-252. Berlin [auch in französischer Ausgabe, Ichthyologie, Histoire naturelle des Poissons 7, veröffentlicht 1797].
- Bloch, M. E. 1791a. Naturgeschichte der ausländischen Fische 5, i-viii + 1-152, Taf. 253-288. Berlin [auch in französischer Ausgabe, Ichthyologie, ou Histoire naturelle des Poissons 8, veröffentlicht 1797].
- Bloch, M. E. 1791b. Sur le *Gastrobranchus* nouveau genre de poisson. Bull. Soc. Philom. Paris, 1791, 1, 1-26.

- Bloch, M. E. 1792a. Herrn Dr. Marcus Elieser Bloch's Bemerkungen zu obiger Abhandlung des Hrn. Abildgaard über den Ansauger, (*Myxine glutinosa* Linn.). Beob. und Entdeckungen aus der Naturkunde. Schriften Ges. Naturf. Freunde (Berlin) 10, 244-251.
- Bloch, M. E. 1792b. Naturgeschichte der ausländischen Fische 6, i-xii + 1-126, Taf. 289-324. Berlin [auch in französischer Ausgabe, Ichthyologie, ou Histoire naturelle des Poissons 9, veröffentlicht 1797].
- Bloch, M. E. 1792c. Beschreibung zweyer neuer Fische. Schriften Ges. Naturf. Freunde 10, 422-426.
- Bloch, M. E. 1793. Naturgeschichte der ausländischen Fische 7, i-xiv + 1-144, Taf. 325-360. Berlin [auch in französischer Ausgabe, Ichthyologie, ou Histoire naturelle des Poissons 10, veröffentlicht 1797].
- Bloch, M. E. 1794. Naturgeschichte der ausländischen Fische 8, i-iv + 1-174, Taf. 361-396. Berlin [auch in französischer Ausgabe, Ichthyologie, ou Histoire naturelle des Poissons 11, veröffentlicht 1797].
- Bloch, M. E. 1795. Naturgeschichte der ausländischen Fische 9, i-ii + 1-192, Taf. 397-429. Berlin [auch in französischer Ausgabe, Ichthyologie, ou Histoire naturelle des Poissons 12, veröffentlicht 1797].
- Bloch, M. E. 1797. Sur le *Gastrobranchus* (*Myxine*). Mag. Encyclop. (Millin) 3, 154.
- Bloch, M. E. 1801. Histoire naturelle des poissons, avec les figures dessinées d'après nature par Bloch. Ouvrage classé par ordres, genres et espèces d'après le système de Linné; avec les caractères génériques; par René Richard Castel, auteur du poème des plates [preiswerter Nachdruck der französischen Ausgabe der Allgemeinen Naturgeschichte der Fische von Bloch im Oktav-Format, 10 Bd., 160 Taf., erschienen als Band 32-41 der „Suites à Buffon“, Paris. 1. Aufl. 1801, 2. Aufl. 1802, beide bearbeitet von J. E. Déterville, 3. Aufl. 1837, bearbeitet von Roret]  
Hiervon 1816-1818 eine italienische Ausgabe in 11 Bd., 160 Taf.: Storia naturale dei pesci. Colle figure disegnatte al nature. Opera classificate per ordini, generici e specie giusta il sistema di Linneo coi caratteri generici da Renato Ricc. Castel. Piacenza, Torchj del Majno.
- Bloch, M. E. 1993. Allgemeine Naturgeschichte der Fische. Vier Textbände, zwei Tafelbände. American Museum of Natural History, New York, Rare Book Collection.
- Bloch, M. E. 1999a. Naturgeschichte der Fische Deutschlands. 3 Bände in 1. Blochs Atlas Band 1. Mit einem Vorwort von H.-J. Paepke. 43 + xiv + 1-234, Tafeln 1-108, Mergus Verlag Melle.
- Bloch, M. E. 1999b. Naturgeschichte der ausländischen Fische. 9 Bände in 2. Blochs Atlas Band 2. Mit einem Vorwort von H.-J. Paepke. 43 + viii + 1-136, viii + 160, xii + 146, xii + 128, Tafeln 109-252; Blochs Atlas Band 3. Mit einem Vorwort von H.-J. Paepke. 43 + viii + 1-152, iv + 1-126, xii + 1-144, iv + 174, ii + 1-192, Tafeln 253-432.
- Bloch, M. E., Schneider, J. G. 1800. Blochii, M. E. Systema ichthyologiae, pp. 1-80. Post obitum auctoris recensuit et auxit J. G. Schneider, cum 108 tab. aen. 8may. Berolini, Sanderiano bibliop. commissum.
- Bloch, M. E., Schneider, J. G. 1801. M. E. Blochii Systema Ichthyologiae iconibus ex illustratum. Post obitum auctoris opus inchoatum absoluit, correxit, interpolavit G. Schneider, Saxo. i-lx + 1-584, Taf. 1-110. Berolini. Sumtibus Auctoris Impressum et Bibliopolio Sanderiano Commissum.
- Boeseman, M. 1997: Preface, p 7-9. In: Bloch's Fishes revisited (Veldhuizen van Zanten, H., Isbrücker, I. J. K., eds). Zool. Mus./Inst. for Systematics and Population Biol., Univ. Amsterdam.
- Dean, B. 1916. A bibliography of fishes. Vol. 1. Publications grouped under the names of authors A-K. New York, publ. by the Museum, I-X, 1-718.
- Eschmeyer, W. N. (Hrsg.) 1998. Catalogue of Fishes. Special publ. No. 1 of the Center for Biodiversity Res. and Information, Calif. Acad. Sci., San Francisco, 3 Bd., 1-1820.
- Gill, T. 1872. Arrangement of the families of fishes, or classes Pisces, Marsipobranchii, and Leptocardii. Smithsonian Misc. Collections no. 247.
- Hoppe, G. 1993. Berlin im Jahre 1793: Das Tagebuch Adolf Traugott von Gersdorfs. Der Bär von Berlin. Jb. Vereins Geschichte Berlins 42, 7-47.
- Isbrücker, I.J.H. 1999. Dr. Marcus Elieser Bloch's Fische und fischige Tiere (1782-

- 1795): Verzeichnis der ursprünglichen und der aktuellen Namen auf sämtlichen Stichen. In: Bloch 1999. Band 1, 8-43, Band 2, 8-43, Band 3, 8-43.
- Karrer, C. 1978. Marcus Elieser Bloch (1723-1799). Sein Leben und die Geschichte seiner Fische Sammlung. Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin (N. F.) 18, 129-149.
- Karrer, C. 1980. Marcus Elieser Bloch: Naturgeschichte der Fische I. „Fische Deutschlands.“ Eine Auswahl. Harenberg Kommunikation, Dortmund, 1-201.
- Karrer, C. 1981. Marcus Elieser Bloch: Naturgeschichte der Fische II. Eine Auswahl aus den „Ausländischen Fischen“. Harenberg Kommunikation, Dortmund.
- Karrer, C., Whitehead, P. J. P., Paepke, H.-J. 1994. Bloch & Schneider's Systema Ichthyologiae, 1801: History and Authorship of Fish Names. Mitt. Zool. Mus. Berlin 70, 99-111.
- Kottelat, M. 1997. European Freshwater Fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive former USSR), with an introduction for non-systematics and comments on nomenclature and conservation. Biologia, Sect. Zool. 52 (Suppl. 5), 1-271.
- Lichtenstein, H. M. 1823. Verzeichnis der Doublotten des Zoologischen Museums der Königl. Universität zu Berlin nebst Beschreibung vieler bisher unbekannter Arten von Säugethieren, Vögeln, Amphibien und Fischen. Berlin in Commission bei T. Trautwein.
- Müller, J., Henle, F. G. J. 1838-1841. Systematische Beschreibung der Plagiostomen, i-xxii + 1-200, Taf. 1-60 (1-28 erschienen 1838, 27-28 [sic] + 29-102 erschienen 1839, i-xxii + 103-200 erschienen 1841). Berlin.
- Nicolai, F. 1786. Beschreibung der königlichen Residenzstädte Berlin und Potsdam und aller daselbst befindlichen Merkwürdigkeiten, und der umliegenden Gegend, 813-815 (3. Aufl.). Haude und Spensersche Verlagsbuchhandlung, Berlin.
- Nissen, C. 1969. Die zoologische Buchillustration, ihre Bibliographie und Geschichte. Bd. 1 Bibliographie. Anton Hiersemann, Stuttgart.
- Paepke, H.-J. 1999a. Bloch's Fish Collection in the Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin: An Illustrated Catalog and Historical Account. Theses Zoologicae 31, 1-216, Taf. 1-32.
- Paepke, H.-J. 1999b. Zur Erinnerung an M. E. Bloch und an sein ichthyologisches Lebenswerk. Aquar. Terr. Z. (DATZ) 52 (8), 44-49.
- Paepke, H.-J. 1999c. Blochs Schlangenkopf- und Labyrinthfische, ein Beitrag zum 200. Todestag von Marcus Elieser Bloch (1723-1799). Der Makropode 21, 1 -13.
- Paepke, H.-J. 1999d. Bloch-Jubiläum - Erinnerungen an einen großen Ichthyologen. Aquaristik Fachmagazin 31 (6), 68-70.
- Peters, W. C. H. 1864: Über die von dem Könige Friedrich dem Großen dem Dr. Marcus Elieser Bloch bei der Bearbeitung seines großen Fischwerkes gewährte Unterstützung, Sitzung physik.-mathem. Kl. am 9. Nov. 1863. Monatsber. Königl. Acad. Wiss. Berlin, 474-482.
- Peters, W. C. H. 1866: Über einige Bloch'sche Arten der Fisch-Gattung *Serranus*. Monatsber. Königl. Acad. Wiss. Berlin (physik.-mathem. Klasse), 97-111.
- Pietsch, T. 1995. Historical portraits of the progress of ichthyology, from its origins to our own time - Georges Cuvier. John Hopkins Univ. Press, Baltimore and London, I-XXIV, 1-366 (transl. by Abby J. Simpson).
- Pietsch, T. W. (2001). Charles Plumier and his drawings of French and American fishes. Arch. Nat. Hist. 28, 1-57.
- Randall, J. E., Nelson, G. 1979. *Scarus japonensis*, *S. quoyi* and *S. iserti* - valid names for parrotfishes presently known as *S. caipistratoides*, *S. blochii* and *S. croicensis*. Copeia 1979, 206-212.
- Sander, H. 1784. Beschreibung seiner Reise durch Frankreich, die Niederlande, Holland, Deutschland und Italien; in Beziehung auf Menschenkenntnis, Industrie, Literatur und Naturkunde in Sonderheit. 2. Teil. Leipzig.
- Veldhuijzen van Zanten, H., Isbrücker I.J.H. (eds) 1997. Bloch's fishes (1782-1795) revisited. Zool. Mus. Inst. Syst. Popul. Biol., Univ. Amsterdam, 1-205.
- Yoshino, T., Iwatsuki, Y., Paepke, H.-J. (im Druck). Did Bloch (1785-1795) actually describe Japanese fishes?



## Influence of temperature on fertility, growth rates, and reproductive success on selected species of *Apistogramma* (Teleostei, Cichlidae)

### Einfluß der Temperatur auf Fertilität, Wachstum und Fortpflanzungserfolg ausgewählter *Apistogramma*-Arten (Teleostei, Cichlidae)

Uwe Römer

Universität Bielefeld, Fakultät für Biologie  
Postfach 100131, D-33501 Bielefeld

**Abstract:** The temperature of the environment has significant influence on growth and reproduction in the species of *Apistogramma*. High temperatures cause reduced survival of the offspring, reduction of growth (size and weight), number of eggs and clutches, and size of eggs, a possible reason being a temperature-induced deficiency of energy. Six month old *A. cacatuoides* shows optimal growth (females up to 46 mm TL, males up to 76 mm TL) and gain of weight at 26°C. Temperatures lower than 25°C have a weak negative effect, those in excess of 28°C a substantial negative effect on growth. Female *A. cacatuoides* matures at an age between 140 and 350 days. This is not directly linked to temperature, but indirectly via the temperature-influenced reaching of a length of 30 to 34 mm TL, at which females spawn for the first time. The number of eggs per clutch and the number of clutches per female depend on temperature. Both low (20 to 22°C) and high (29 to 30°C) temperatures results in reduced numbers in comparison to intermediate temperatures (25 to 28°C). Eggs produced at low temperatures (< 25°C) are about one fifth larger than those produced at high temperatures (> 28°C). The reproductive success in the field seems not to be significantly influenced by temperature, but from predation and the female's capacity for sheltering the offspring in its mouth.

**Keywords:** biometry, environment, fecundity, maturation, temperature-dependent sex determination

**Zusammenfassung:** Die Umgebungstemperatur hat signifikanten Einfluß auf Wachstum und Reproduktion von Arten der Gattung *Apistogramma*. Hohe Temperaturen führen zur Reduktion der Überlebensrate der Nachkommen, zu einer Verringerung des Wachstums (Körperlänge und -gewicht), der Ei- und Gelegezahl sowie der Eigröße, was möglicherweise auf temperaturbedingte Energiedefizite zurückzuführen ist. Sechs Monate alte *A. cacatuoides* zeigen bei 26 °C optimales Wachstum (Männchen bis 76 mm TL, Weibchen bis 46 mm TL) und die beste Gewichtsentwicklung. Temperaturen unter 25 °C haben einen leicht negativen, solche über 28 °C einen deutlich negativen Effekt auf das Wachstum. Weibliche *A. cacatuoides* erreichen die Geschlechtsreife mit 140 bis 350 Lebenstagen. Der Eintritt der Geschlechtsreife ist nicht direkt mit der Temperatur gekoppelt, aber indirekt über das temperaturabhängige Erreichen einer Körperlänge von 30 bis 34 mm TL, bei der die Weibchen erstmals laichen, damit verknüpft. Die Zahl der Eier pro Gelege und die Zahl der Gelege ist von der Temperatur abhängig. Sowohl tiefe (20 bis 22 °C) als auch hohe (29 bis 28 °C) Temperaturen führen im Vergleich mit mittleren Wassertemperaturen (25 bis 28 °C) zu deren Verringerung. Eier, die bei niedrigen Wassertemperaturen (< 25 °C) abgelegt werden, sind etwa ein Fünftel größer als solche, die bei hohen Temperaturen

(> 28 °C) gezeitigt werden. Der Bruterfolg im Freiland wird anscheinend weniger von der Temperatur als vom Feinddruck und der maximal vom Weibchen im Maul transportierbaren Nachkommen beeinflusst.

Schlüsselwörter: Biometrie, Umwelt, Fruchtbarkeit, Geschlechtsreife, temperaturabhängige Geschlechtsbestimmung

## 1. Introduction

In many groups of animals the physical development has an influence on the probability of survival and reproduction. This is particularly true for small fishes that live in habitats where they are exposed to fierce inter- and intraspecific competition, predation, or extremely variable environmental conditions. It is known of marine *Menidia menidia* that temperature plays a key role in the development of the body, the reproductive system, and regarding the probability of survival of females (Conover 1984; Conover and Heins 1987a, b). Size and mass are furthermore often the determining factors in the choice of partners (Andersson 1994). Unfortunately, no such data are hitherto available for the group of dwarf-cichlids of the neotropical genus *Apistogramma*.

The cichlid-genus *Apistogramma* at present contains 53 valid taxa and about the same number of species still awaiting description (Römer 1998b). Apart from numerous taxonomical studies (e.g. Regan 1906; Kullander 1980, 1986; Koslowski 1985; Staack 1991; Römer 1994b etc.) only a few aspects apart from maintenance and breeding are known about the biology of this usually highly sexual dimorphic and dichromatic dwarf species-group.

In earlier papers Römer and Beisenherz (1995, 1996) presented results of research on environmental sex determination of *Apistogramma* species, within which group temperature-dependent sex determination (TSD) was found as a common mechanism (general overview in Barroiller

et al. 1999). Preliminary field studies have also shown that temperature plays a dominant role in the environment of this group of neotropical cichlids, which influences distribution of species as well as different classes of specimens (Römer 1998a, b). The area investigated in the Rio Negro system in the north-western Brazilian federal state Amazonas has been extensively described by Römer (1992a, b, 1994, 1998b). The region in large parts has retained intact and untouched ecosystems in primary rainforest. It has nevertheless to be mentioned that intense commercial collecting of ornamental fish takes place at certain hot-spots and may possibly have a negative influence on local populations. Such effects were, however, not discernible at my sampling sites. Accordingly, the water-bodies still hold many areas that are largely uninfluenced anthropologically and therefore perfectly suited for the study of small fishes. Data on ecology, behaviour, population densities, and reproduction were gathered during times of low as well as high water-levels (Römer 1992a, b, c, 1993a, b, 1994a, b, 1998a, b).

In addition to these studies the object of this paper is to present laboratory data on the influence of modificatory environmental parameters on the physical development of this freshwater fishes, especially the temperature-influenced development of the individuals and some parameters of productivity. To create a basis for the estimation how far these factors influence fitness, it was first investigated to what extent the temperature influences their growth and mass increase.

## 2. Material and methods

### 2.1. Experimental stocks

Cichlid fishes of the genus *Apistogramma* are distributed almost throughout the entire neotropics east of the Andes (summarized in Römer 1998b). Investigations on the influence of temperature were carried out on 37 species (listed in Römer and Beisenherz 1996), but focussed mainly on *A. cacaotoides* Hoedemann, 1951 and *A. mendezj* Römer, 1994. Information on the determination of species and sexes, preserved reference material, the origin of experimental stocks as well as information on maintenance, breeding and experimental design and set-ups are given in Römer and Beisenherz (1995, 1996) and Römer (1998b). Nomenclature used here follows Ufermann et al. (1987) and Römer (1998b). Biometrical studies involving live specimens were chiefly performed on *A. cacaotoides* since these had been found particularly robust in pre-tests.

### 2.2. Biometric measurements

To keep record of their growth, the *A. cacaotoides* used in the experiments were measured and weighed alive monthly. Their length was determined as total length in millimetres (mm TL) as described by Römer (1998b). This makes the standard deviation rise to a minor extent since it encompasses differences in the fin development of the individuals, particularly the effect of oversized fins in older specimens. Measuring of lengths was effected by means of a sheet of PVC calibrated with a millimetre matrix and a right-angle chock. Specimens were laid on their right side, aligned with the lower chock, and pushed to the left until the tip of the snout touched the left chock. This procedure results in a precise longitudinal alignment of the caudal fin that

in turn facilitates an exact reading. Preserved specimens of *Apistogramma* were measured with a vernier, aided by a measuring ocular in a binocular microscope in the case of very small ones, so that the standard deviation was limited to 0.1 mm.

At the end of their sixth month of life, five individuals of each brood of both sexes were caught in a one litre vessel and measurements were taken. To ensure their representative character this was preceded by observations. The gathered data were rounded to the closest full millimetre and thus produced close estimations of an average TL for all individuals of a particular brood. Measuring all individuals would have been impossible due to the loss of specimens in the process which were needed in further experiments (Römer and Beisenherz 1996).

Weight of live *A. cacaotoides* was determined with a laboratory scale (Sartorius) with an error margin of 1 mg. Specimens were not anaesthetised for measuring. Weighing live fish cannot be precise due to a certain amount of water that adheres to the specimen. The mass of a specimen was therefore calculated as the difference of following two weighings: In order to reduce the amount of adhesion-water, the subjects were wrapped in absorbent fleece paper and then weighed. Thereafter the fish, now free of dripping water, were released into their tanks and the fleece paper was weighed immediately. The error caused by the evaporation of water from the fleece paper was neglected as it has probably been fairly constant during the weighings.

Due to the limited availability of material, *A. mendezj* were weighed only as preserved specimens. For some species, the live weights were compared with weights of specimens preserved for six months. As no significant difference was found, this clarified that preserved material is suitable to estimate the live weights in future field studies.

The weights of clutches were determined by the difference in weight of females immediately before and immediately after depositing a clutch. The number of eggs in the clutches of all females was recorded after a spawning act was completed as described by Römer and Beisenherz (1996). Based on these two figures, the average weight of the individual eggs could be calculated. Each ten eggs were removed from ten clutches of all tested temperature ranges by detaching them with a scalpel blade from the spawning surface without any damage. Their sizes were recorded as length along the pole axis with a measuring ocular in a binocular microscope.

### 2.3. Determination of onset of fertility

Since differences in growth exist between males and females of sexually dimorphic cichlid fishes, it may be presumed that sex-dependent differences also exist with regard to their reproductive potentials.

In order to reliably determine the onset of fertility in the female offspring of *A. cacaotoides*, the dates of their first clutches were recorded. It was noted that individual females may produce their first clutch not before more than a year passed, but it is impossible to determine whether or not they would have been able to reproduce before. This delay may be based on an artefact resulting from unknown effects of the experiment. The general onset of fertility was therefore assumed to be the time when 50% of the females of a brood had produced a clutch. This method should reduce the error margin caused by both premature and backward specimens.

Determining the onset of fertility in male specimens is generally much more difficult as the release of sperm by fish of this size is only witnessed in exceptional cases and dissection was not possible. The male specimens of a brood were therefore

considered fertile when the first fertile clutches were noted in a raising tank.

Since this method could be influenced by premature males, about 10% of randomly selected males from five broods were tested with positively mature females in singular experimental fertility tests.

### 2.4. Determining fecundity

The fecundity of a female fish can be viewed from two basic perspectives, i.e. firstly as the fecundity per clutch, and secondly as the total fecundity during her life. The fecundity per clutch was determined by counting the eggs of all clutches deposited inside the transparent artificial spawning dens. For the determination of the potential total fecundity of individual females the total number of their clutches and the eggs contained and the frequency of the clutches were recorded. Twenty females of *A. cacaotoides* were furthermore constantly taken away their eggs immediately after they were laid in order to determine the minimum intervals between two clutches. This is also common practice in commercial hatcheries and causes *Apistogramma* females to produce new clutches in quick succession maximizing the total number of eggs in a given time unit.

### 2.5. Field studies

During field studies it was a priority to find brooding *Apistogramma* females. Clutches and larvae were collected as completely as possible and counted. The number of juveniles was determined either by catching them all or, in individual cases, by counting them repeatedly as much carefully as possible. The approximate age of free-swimming juveniles was determined on the basis of information available from observations in captivity. A number of juveniles of various species of *Api-*



*stogramma* older than four weeks, according to this estimation, were furthermore caught in order to determine their identities after some time of further rearing in the laboratory. Selected specimens were shipped to Europe in co-operation with a local exporter for subsequent identification in an aquarium.

Statistic analysis was carried out with the computer program CSS-Statistica as described by Römer and Beisenherz (1996) and Römer (1998b).

### 3. Results

#### 3.1. Survival rates of offspring

The investigation of the influence of (modificatory) factors on reproductive success and descendants obviously necessitates the survival of the descendants. For this reason pre-tests were performed to determine the survival ratios up to the sixth month of life for various species of *Apistogramma* and various temperature ranges. The analysis of a homogenous series of breeding experiments involving *A. cacatuoides* ( $n_{\text{broods}} = 311$ ) demonstrated that the probability of survival of the descendants varies (t-test) considerably within the various temperature ranges (Fig. 1). The highest survival ratio of young *A. cacatuoides* is found in the temperature

bracket 24 through 27 °C. Here, no influence of temperature on the survival ratio can be determined ( $r^2 = .0006$ ,  $t = .26$ ,  $p = .7$ ). Below and above this temperature range the conditions for survival are significantly more unfavourable for the offspring as indicated by a distinct increase of dispersion of the percentage of surviving juveniles per brood. Lower temperatures result in a lesser decrease of the survival ratio ( $r^2 = .145$ ,  $t = 4.08$ ,  $p = .00009$ ) than in cases where temperatures are elevated above the mean range ( $r^2 = .363$ ,  $t = -7.04$ ,  $p = .0000$ ).

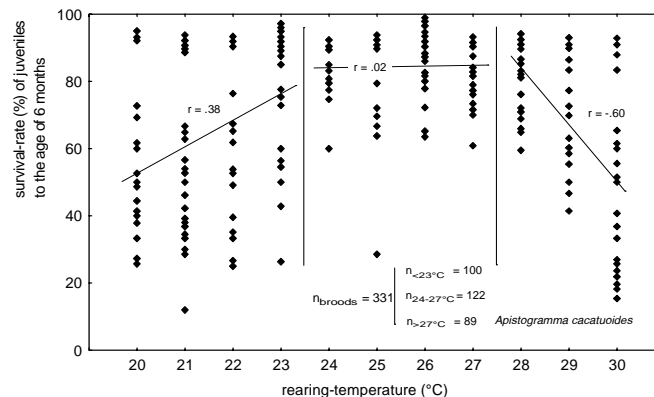
#### 3.2. Biometrics

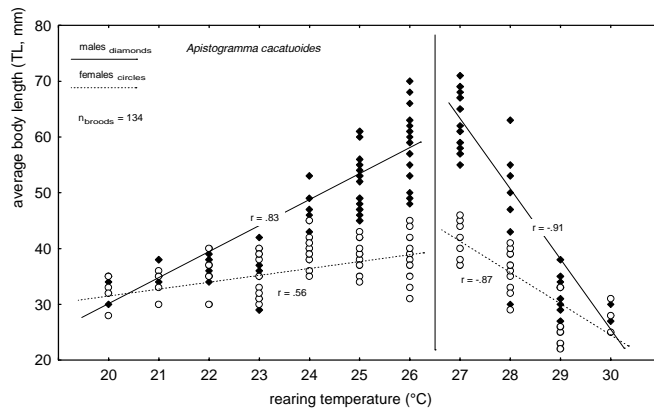
##### 3.2.1. Length and weight

The size of six month old *A. cacatuoides* raised under constant environmental conditions shows a significant slope function of the water temperature. Distribution of the length classes follows a Gauss-distribution curve that is slightly skewed to the right (Fig. 2). Optimal growth is in the 26 to 27 °C range, minima were found at 20-21 °C and 29-30 °C. At an age of six months specimens raised at 26°C are about twice as large as those raised in the 20 to 24°C or 29 to 30°C range. The degree of decline of growth is more prominent in males than in females and is higher

**Fig. 1:** Survival ratios of young *Apistogramma cacatuoides* in percent per brood up to the sixth month of life in relation to temperatures.

**Abb 1:** Überlebensrate junger *Apistogramma cacatuoides* (in %/Brut) bis zum sechsten Lebensmonat in Relation zur Aufzuchttemperatur.





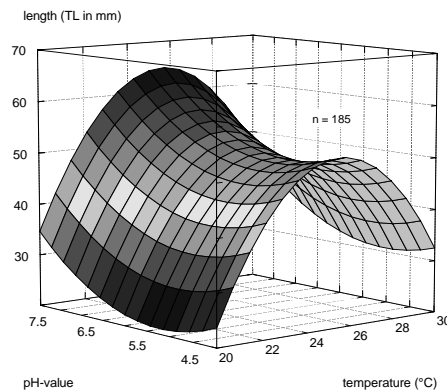
**Fig. 2:** Length of six month old *Apistogramma*, with *A. cacatuoides* as an example, in relation to a constant rearing-temperature at a pH of 5.5 (comp. fig. 3). Data on males (diamonds) and females (circles) are given separately. One dot represents the average value of one brood.  
**Abb. 2:** Länge sechs Monate alter *Apistogramma*, am Beispiel

von *A. cacatuoides*, in Abhängigkeit von konstanter Aufzuchttemperatur bei pH 5,5 (vergl. Abb. 3). Männchen (Rhombus) und Weibchen (Kreis) getrennt dargestellt. Ein Datenpunkt repräsentiert den Durchschnittswert einer Brut.

at water temperatures above the optimum range than at values below ( $n_{\text{broods}} < 27$  °C = 92: males  $r^2 = .696$ ,  $t = 14.38$ ,  $p = .0000$ ; females  $r^2 = .309$ ,  $t = 6.344$ ,  $p = .0000$ ).

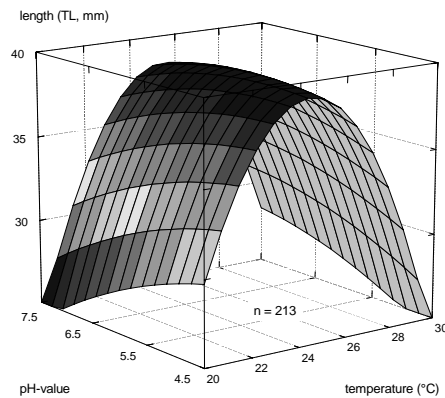
Specimens raised at 26 °C are grown to 55 to 60 mm TL after half a year and thus almost fully grown. Individuals raised at lower temperatures (below 25 °C) at the same time measure around 35 mm

TL, but make up the difference within the subsequent six to ten months of development. In contrast, specimens raised at high temperatures (29 to 30 °C) and measuring about 30 mm TL after six months do not make up the difference later and only exceptionally reach normal lengths. Twenty females kept constantly at 29 °C after two years had grown to only 28 to 30 mm TL.



**Fig. 3:** Length of six month old *A. cacatuoides* males in relation to rearing-temperatures and pH-values. CSS-surface-plot.

**Abb. 3:** Länge sechs Monate alter Männchen, von *A. cacatuoides*, in Abhängigkeit von Aufzuchttemperatur und pH-Wert. CSS-Surface-Plot.



**Fig. 4:** Length of six month old *A. cacatuoides* females in relation to rearing-temperatures and pH-values. CSS-surface-plot.

**Abb. 4:** Länge sechs Monate alter Weibchen von *A. cacatuoides*, in Abhängigkeit von Aufzuchttemperatur und pH-Wert. CSS-Surface-Plot.

Simultaneously we could prove that the pH has a minor influence on the growth of males (Fig. 3) as well as on females of *A. cacatuoides* (Fig. 4).

The state of physical development, expressed by the length/mass relation, is an important factor in the choice of partners in many species (Keenleyside et al. 1985; Andersson 1994), one of which is *Cichlasoma nigrofasciatum*. Sex-dependent differences in the length/mass relation are most obvious in sexually dimorphic species.

Up to a total length of about 50 mm the mass of *Apistogramma* males and females is in about exponential relation to length. Thereafter the increase in weight differs

caused by the over-proportionally growth of the caudal fins of the males; only these exceed 50 mm TL in length (Fig. 5). The relative gain in mass ( $\text{g}/\text{cm}_{\text{TL}}$ ) increases likewise (Fig. 6).

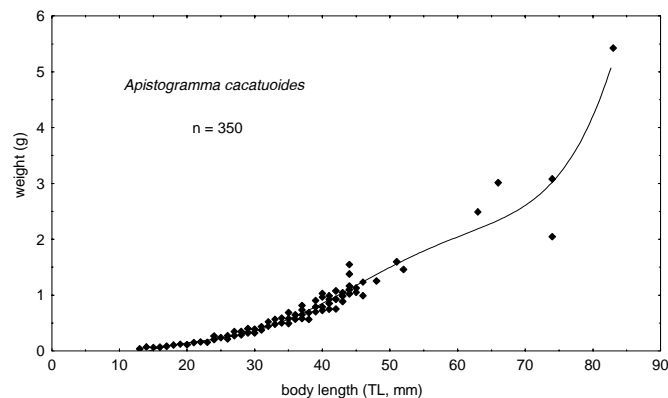
The length/mass relations determined in *A. cacatuoides* were confirmed by samples of aquarium material of another seven species of *Apistogramma* and preserved field material of *A. mendezii* (Fig. 7).

### 3.2.2. Egg weight and size

Temperatures could theoretically influence the reproductive success (fitness) of *Apistogramma* either via size or mass, or

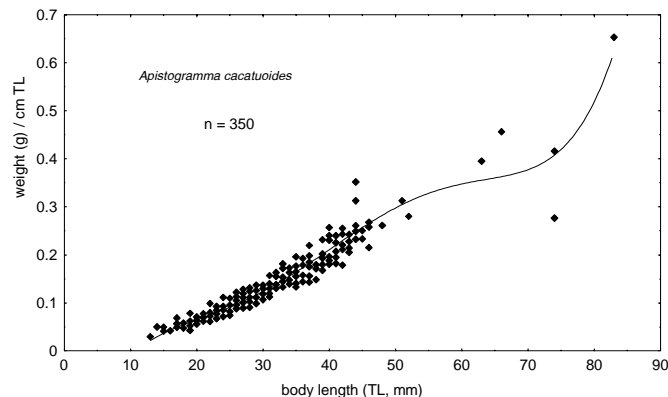
**Fig. 5:** Length/mass correlation in *A. cacatuoides* raised at a constant temperature of 26 °C. Both sexes are shown together. One dot may represent more than one value. The dots beyond the 60 mm mark represent old males with proportionally over-large fins.

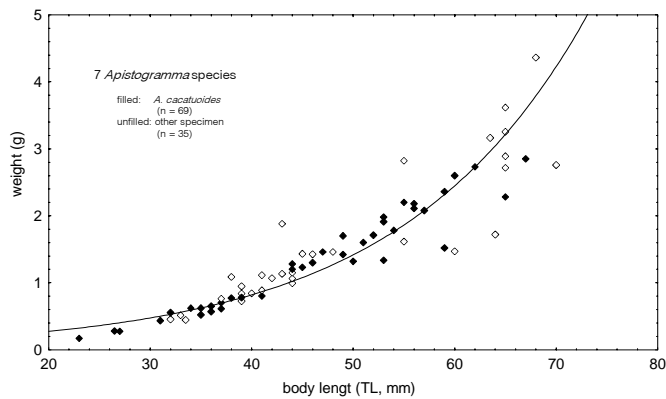
**Abb. 5:** Längen/Massen-Korrelation von *A. cacatuoides*, die bei konstant 26 °C aufgezogen wurden. Geschlechter gemeinsam dargestellt. Ein Punkt kann mehrere Einzelwerte darstellen. Werte über 60 mm repräsentieren alte Männchen mit überproportional großen Flossen.



**Fig. 6:** Relative increase in body-mass in *A. cacatuoides* raised at a constant water temperature of 26 °C.

**Abb. 6:** Relative Massenzunahme von *A. cacatuoides*, die bei konstant 26 °C aufgezogen wurden.





**Fig. 7:** Length/mass correlation of preserved specimens of seven species of *Apistogramma*. Sexes have been joined. *A. bitaeniata* (n = 1), *A. cacatuoides* (n = 69), *A. sp. „Chao”* (n = 1), *A. eunotus* (n = 1), *A. juruensis* (n = 14), *A. mendezii* (n = 19), *A. norberti* (n = 1). Differences in the length/mass rela-

on do not exist between these species.

**Abb. 7:** Längen/Massen-Korrelation konservierter Individuen von sieben *Apistogramma*-Arten. Geschlechter gemeinsam dargestellt. *A. bitaeniata* (n = 1), *A. cacatuoides* (n = 69), *A. sp. „Chao”* (n = 1), *A. eunotus* (N = 1), *A. juruensis* (N = 14), *A. mendezii* (n = 19), *A. norberti* (n = 1). Es bestehen keine Korrelationsunterschiede zwischen diesen Arten.

directly. In order to find out which is the case, weights of clutches and eggs and the size of eggs were determined. It showed that the weights of eggs and clutches tend to be higher at lower rather than at higher temperatures. There is also a tendency to a negative correlation between increa-

sing temperatures and the weights of eggs. The available data do not suggest a correlation between egg-size and size of the female, however.

The sizes of eggs of *Apistogramma* altogether show a significant negative dependence on the temperature (Tab. 1 and Fig. 8). Low

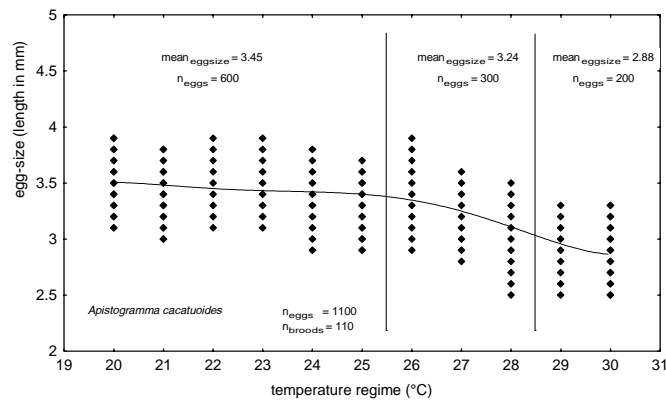
**Tab. 1:** Means of size (length in mm) of all eggs (n = 1100) of *Apistogramma cacatuoides* from selected temperatures (n = 100 each).

**Tab. 1:** Mittlere Größe (Länge in mm) aller Eier (n = 100) von *Apistogramma cacatuoides* bei ausgewählten Temperaturen (n = jeweils 100).

T (°C)	egg-length	min	max	std. div.	std. err.
20	3.545	3.37	3.68	.213	.045
21	3.458	3.28	3.61	.196	.039
22	3.505	3.33	3.65	.188	.035
23	3.518	3.39	3.63	.188	.035
24	3.391	3.18	3.57	.223	.05
25	3.310	3.13	3.42	.224	.050
26	3.480	3.31	3.68	.275	.076
27	3.223	3.14	3.33	.223	.05
28	3.034	2.76	3.34	.294	.037
29	2.916	2.84	3.00	.185	.034
30	2.854	2.78	2.94	.191	.037
all groups	3.294	2.5	3.9	.326	.106

**Fig. 8:** Length of *Apistogramma* eggs in relation to environmental temperature. One dot may represent more than one value.

**Abb. 8:** Länge von *Apistogramma*-Eiern in Relation zur Umgebungstemperatur. Ein Punkt kann mehrere Einzelwerte repräsentieren.



maintenance temperatures of 20 °C lead to eggs that are about one fifth larger than those obtained at high keeping temperatures of 30 °C. While a significant relation between egg size and temperature exists in the temperature range between 20 and 25 °C ( $r^2 = .090$ ,  $t = -7.73$ ,  $p = .0000$ ,  $n = 600$ ), an even more significant one exists in the 26 to 28 °C range ( $r^2 = .320$ ,  $t = -11.85$ ,  $p = .0000$ ,  $n = 300$ ). No significant regressive relation to egg sizes can be proven at even higher temperatures ( $r^2 = .026$ ,  $t = -2.32$ ,  $p = .020$ ,  $n = 200$ ). This suggests that the egg size is most strongly influenced by temperature in the 25 to 28 °C range.

### 3.3. Reproductive potential

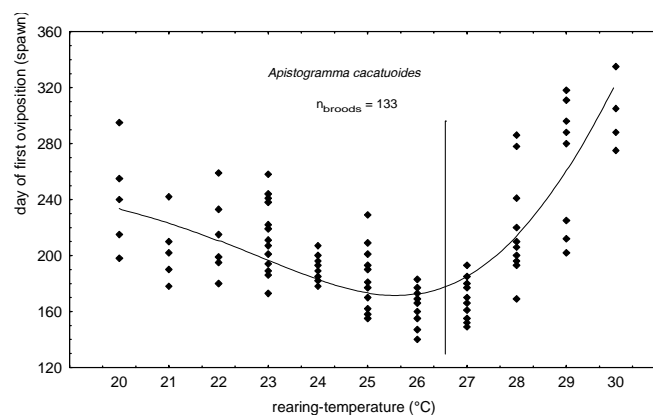
Due to the relations between water temperature, size of the eggs, and growth of juveniles of *Apistogramma*, it may be presumed that the former also has an influence on the reproductive potential of these cichlids.

#### 3.3.1. Maturation

To verify whether influencing maturation temperature also has an effect on reproduction, the point of time of maturation was determined in captive bred females of *A. cacauioides*. These investiga-

**Fig. 9:** Maturation of female *A. cacauioides* in relation to rearing-temperatures. A dot marks the point of time at which 50% of the females of one brood had produced their first clutches.

**Abb. 9:** Fertilitätseintritt weiblicher *A. cacauioides* in Abhängigkeit von der Temperatur. Ein Datenpunkt markiert den Zeitpunkt, an dem 50% der Weibchen einer Brut ihr erstes Gelege produziert hatten.



tions reveal that female *A. cacauioides* matures (first clutch) at an age of 140 days as earliest date and at an age of 350 days as latest date (Fig. 9).

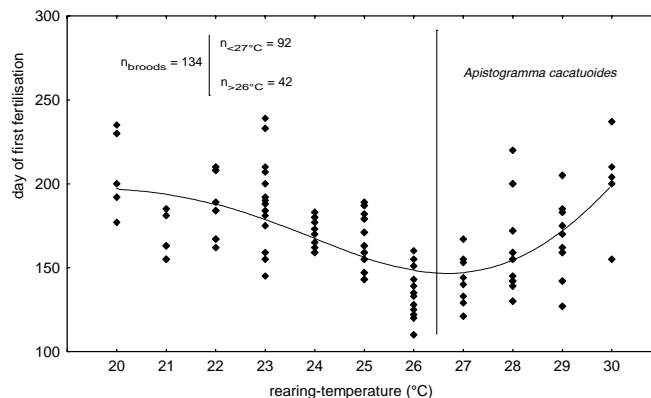
According to these observations, a direct, linear relation between maturation and temperature for temperatures below and above about 26.5 °C ( $T_{20-26\text{ °C}}$ :  $r^2 = .541$ ,  $t = 10.30$ ,  $p = .0000$ ,  $n = 92$ ;  $T_{27-30\text{ °C}}$ :  $r^2 = .732$ ,  $t = 10.33$ ,  $p = .0000$ ,  $n = 41$ ) exists. The earliest date at which female *A. cacauioides* matures at 26 °C is at around day 140. Due to the delayed growth, females raised at either lower or higher temperatures matured significantly later (Fig. 2). Reaching a total length of between 30 and 34 mm appears to be decisive for the onset of maturity, but reaching this size depends on the temperatures (see above). At lower temperatures, large females spawn earlier than smaller ones, while at high temperatures smaller ones spawn earlier than larger females. Only with the intermediate temperatures of around 26 °C the size of first-spawning females is relatively constant. About one third of the females raised at 29 to 30 °C ( $n = 38$ ) did not spawn at all during the time of observation (one year).

The experiment also showed that males of a brood generally matures earlier than their female siblings (Figs. 9 and 10). Si-

gnificant relations to the maturation exists below 27°C as well as above 26 °C ( $T < 27\text{ °C}$ :  $r^2 = .503$ ,  $t = -9.55$ ,  $p = .00006$ ,  $n = 92$ ;  $T > 26\text{ °C}$ :  $r^2 = .434$ ,  $t = 5.54$ ,  $p = <.0001$ ,  $n = 42$ ). It furthermore was shown that there are differences in maturation between the sexes and in relation to the rearing-temperatures and the sizes of specimens (comp. Figs. 2, 9 and 10). Although males raised at 26 °C grow almost twice as fast they mature only a little earlier (about one month) than their female siblings, while males that are raised at 29°C mature up to half a year earlier than females raised at the same temperature. This makes it obvious that elevated temperatures affect females more severely than males.

### 3.3.2. Fecundity

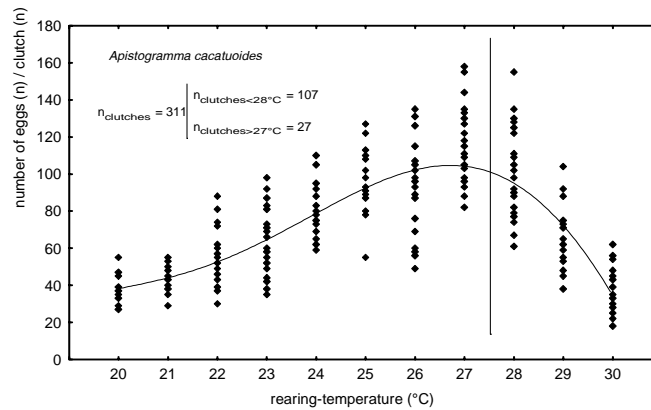
The fact that temperature influences the maturation of *A. cacauioides* suggested that also the reproductive rate might be altered by this factor. According to the number of eggs recorded for all clutches it can be demonstrated that the reproduction rates (number of eggs per clutch) of the females are strongly influenced by temperature (Fig. 11). A graphically almost linear increase in the number of eggs appears in the range between 20 and 27 °C



**Fig. 10:** Maturation of male *A. cacauioides* in relation to rearing-temperatures. A dot marks the point of time at which the first successful insemination by a male was noted.  
**Abb. 10:** Fertilitätseintritt männlicher *A. cacauioides* in Abhängigkeit von der Temperatur. Ein Datenpunkt markiert den Zeitpunkt an dem die erste Fertilisation eines Gelege durch ein Männchen einer Brut festgestellt wurde.

**Fig. 11:** Clutch sizes of *Apistogramma cacatuoides* in relation to constant keeping-temperatures (pH 4.5 to 7.5).

**Abb. 11:** Gelegegröße von *Apistogramma cacatuoides* in Abhängigkeit von konstanter Haltungstemperatur (pH 4,5 bis 7,5).



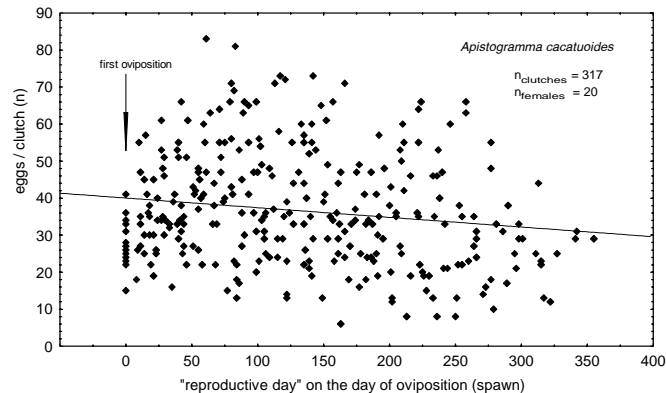
( $r^2 = .473$ ,  $t = 9.71$ ,  $p = <.00001$ ), above which the number of eggs decreases distinctly more steeply although it maintains its linear character ( $r^2 = .585$ ,  $t = -5.94$ ,  $p = .00002$ ). The influence of the pH is small.

In *A. cacatuoides* females whose clutches are taken away regularly after the first clutch (frequency test) the number of eggs per clutch regresses slightly while the fre-

quency of clutches progressed (Fig. 12), but the effect is expressed only comparably weak ( $r^2 = .024$ ,  $t = -2.78$ ,  $p = .005$ ,  $n = 317$ ). On the other hand, there is a correlation between temperature and spawning intervals. The spawning intervals are significantly spaced wider at higher temperatures contrary to lower or intermediate temperatures (Fig. 13). The lengths of the spawning intervals also increases

**Fig. 12:** Productivity (number of eggs) of 20 female *A. cacatuoides* in relation to the relative time of spawning. The time of the first spawning serves as starting point for the determination of the days of life spent on reproduction.

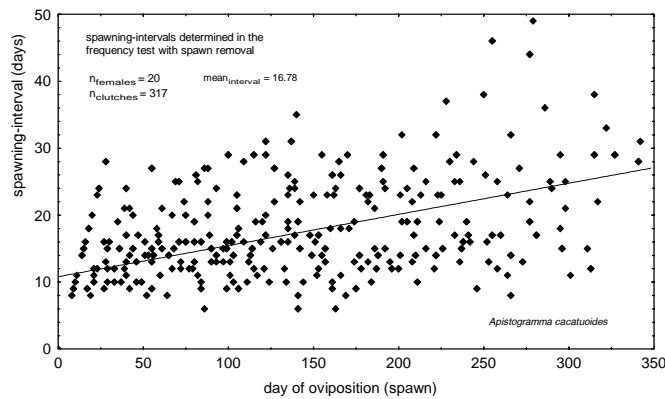
**Abb. 12:** Produktivität (Eizahl) von 20 Weibchen von *A. cacatuoides* in Abhängigkeit vom relativen Eiablagezeitpunkt. Der Zeitpunkt der ersten Eiablage dient als Startpunkt der Produktivitätsmessung über die reproduktiven Lebenstage.



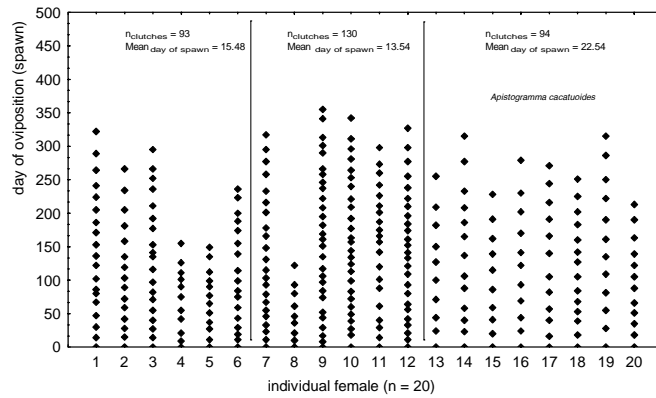
**Tab. 2:** Temperature dependence of total productivity of female *A. cacatuoides* ( $n = 10$ ). T-test for dependent samples ( $n_{\text{spawns}} = 317$ ).

**Tab. 2:** Temperaturabhängigkeit der gesamten Produktivität von Weibchen von *A. cacatuoides* ( $n = 10$ ). T-Test für abhängige Beispiele ( $n_{\text{Eiablage}} = 317$ ).

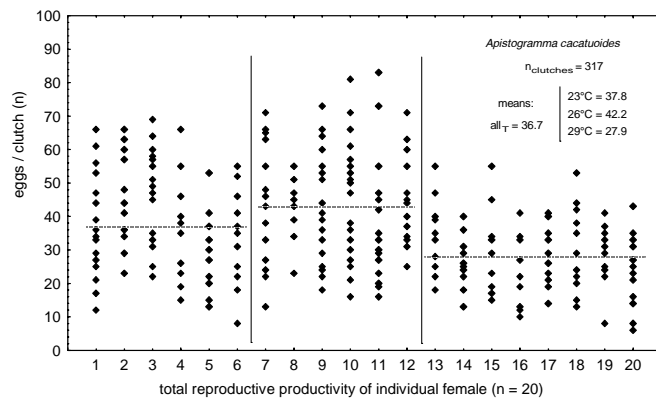
variable	mean	Std. div.	t	df	p
day of spawn	129.14	90.33	20.33	316	0.000
eggs (n)	36.66	15.95	-11.88	316	0.000



**Fig. 13:** Spawning intervals of *A. cacauioides* in relation to the time of life spent on reproduction (days after the first clutch) (frequency test). **Abb. 13:** Eiablageintervalle von *A. cacauioides* in Abhängigkeit vom reproduktiven Lebenstag (Tag nach der ersten Eiablage) im Frequenzversuch.



**Fig. 14:** Day of spawning, spawning intervals, and clutches of 20 female *A. cacauioides* in three temperature ranges (frequency test). Keeping temperatures: 1-6: 23°C, 7-12: 26°C, 13-20: 29°C. **Abb. 14:** Eiablagetag, Legeintervalle und Gelege von 20 Weibchen von *A. cacauioides* in drei Temperaturbereichen im Frequenzversuch. Haltungstemperatur: 1-6: 23 °C; 7-12: 26 °C; 13-20: 29 °C.



**Fig. 15:** Productivity (number of eggs) of 20 female *A. cacauioides* in relation to temperature (frequency test). Keeping temperatures: 1-6: 23°C, 7-12: 26°C, 13-20: 29°C. **Abb. 15:** Produktivität (Eizahl) von 20 Weibchen von *A. cacauioides* im Frequenzversuch in Abhängigkeit von der Temperatur. Haltungstemperatur: 1-6: 23 °C; 7-12: 26 °C; 13-20: 29 °C.

with the reproductive life span of the respective specimen ( $t = 23.10$ ,  $p = <.00001$ ) (Fig. 13).

The results mentioned above also suggest that the number of clutches produced by a female during the course of its life is in-



fluenced by the temperature. The removal-experiment shows that the clutch sizes diminish under these circumstances in correlation to the reproductive age (Tab. 2, Fig. 12). It also proved that the total number of clutches per female (Fig. 14) and the average number of eggs per clutch (Fig. 15) ( $r^2 = .063$ ,  $t = -4.58$ ,  $p = .000007$ ) are significantly influenced by the temperature. High temperatures of 29 °C induced a distinct prolongation of the clutch intervals as well as a curtailment of the number of eggs and clutches. On the other hand, the differences between the lower temperature ranges can hardly be expressed. The altogether reduced reproductive performance of female *Apistogramma* at high

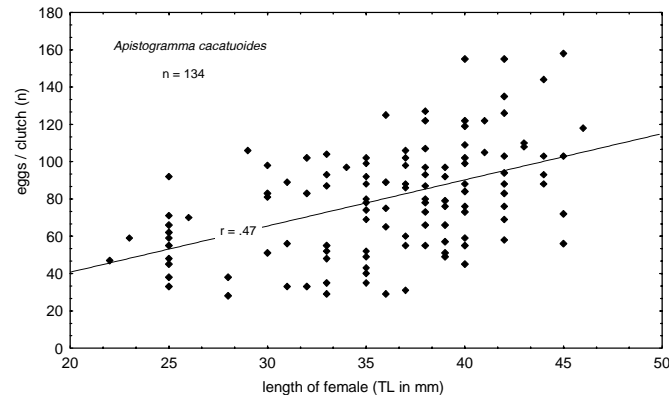
temperatures appears to be linked to the influences different thermal raising conditions have on sizes of females (Fig. 16, comp. Figs. 2 and 4). The number of eggs heavily depends on the size of a female ( $r^2 = .226$ ,  $t = 6.22$ ,  $p = <.000001$ ).

### 3.4. Field observation

In order to compare the productivity data of *Apistogramma* obtained from the predator-free environment of the laboratory with the situation in the natural habitat, and since only sparse data existed as yet (Römer 1992c, 1998b), particular emphasis was given to find breeding females in the field. A total number of 39 females,

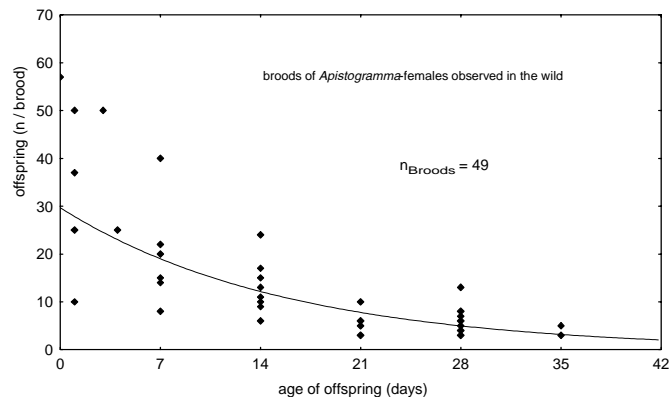
**Fig. 16:** Correlation between number of eggs and size of a female in *A. cacauioides*.

**Abb. 16:** Abhängigkeit der Eizahl von der Körpergröße des Weibchens bei *A. cacauioides*.



**Fig. 17:** Number of offspring guarded per female *Apistogramma* in nature. The number of descendants closely corresponds with how much a female can carry in her mouth at a time. Juveniles older than five weeks leave the territory of their parents.

**Abb. 17:** Anzahl der im Freiland von *Apistogramma*-Weibchen geführten Jungen. Die Zahl der zu einem Zeitpunkt geführten Jungen entspricht etwa der Kapazität der Mutter für deren Maultransport. Jungfische, die älter als fünf Wochen sind, verlassen das Elternrevier.



**Tab. 3:** Number of offspring of 39 females of different *Apistogramma* species in the central Rio Negro region (federal state of Amazonas; NW-Brazil). L# = larvae; L = larval day; F = day after first free-swimming. Data-values were taken by the catching-away method (\*) or estimated by rough counts.

**Tab. 3:** Anzahl der Nachkommen von 39 Weibchen verschiedener *Apistogramma*-Arten in der zentralen Rio Negro-Region (Bundesstaat Amazonas; NW-Brasilien). L# = Larven; L = Larvaltag; F = Tag nach dem ersten Freischwimmen. Die Datenwerte wurden durch die Wegfang-Methode ermittelt (\*) oder nach groben Zählungen geschätzt.

species	year	location	surveys	when out	age / days
<i>diplotaenia</i>	1991	Rio Atitama		25 L*	4 L
<i>diplotaenia</i>	1991	Rio Urubaxi	57*		hours
<i>diplotaenia</i>	1991	Rio Urubaxi		15*	7 F
<i>diplotaenia</i>	1991	Rio Urubaxi		14	7 F
<i>diplotaenia</i>	1992	Rio Uacixi		9*	14 F
<i>diplotaenia</i>	1992	Rio Uacixi		3*	21 F
<i>diplotaenia</i>	1992	Rio Uacixi		13*	14 F
<i>diplotaenia</i>	1992	Rio Uacixi		15*	14 F
<i>diplotaenia</i>	1992	Rio Uacixi		3*	28 F
<i>diplotaenia</i>	1992	Rio Uacixi		8*	7 F
<i>diplotaenia</i>	1992	Rio Uacixi		37*	1 F
<i>diplotaenia</i>	1992	Rio Uacixi		6	14 F
<i>diplotaenia</i>	1992	Rio Uacixi		5*	21 F
<i>diplotaenia</i>	1992	Rio Uacixi		22*	7 F
<i>diplotaenia</i>	1992	Rio Prêto		6*	21 F
<i>diplotaenia</i>	1992	Rio Prêto		3*	35 F
<i>diplotaenia</i>	1992	Rio Prêto		11	14 F
<i>diplotaenia</i>	1992	Rio Prêto		13*	14 F
<i>diplotaenia</i>	1992	Rio Prêto		5*	21 F
<i>elizabethae</i>	1992	Rio Laupês		5*	21 F
<i>elizabethae</i>	1994	Rio Laupês		50*	3 L
<i>elizabethae</i>	1994	Rio Laupês		17	14 L
<i>elizabethae</i>	1994	Rio Laupês		22*	7 F
<i>elizabethae</i>	1994	Rio Laupês		3*	28 F
<i>meinkeni</i>	1994	Rio Laupês		10*	1 F
<i>mendez</i>	1994	Rio Curucúari		20	7 F
<i>mendez</i>	1994	Rio Curucúari		50*	1 F
<i>mendez</i>	1994	Rio Curucúari		10*	21 F
<i>mendez</i>	1994	Rio Curucúari		5*	35 F
<i>mendez</i>	1994	Rio Curucúari		15*	7 F
<i>mendez</i>	1994	Rio Curucúari		10*	14 F
<i>mendez</i>	1994	Rio Curucúari		25	1 F
<i>mendez</i>	1994	Rio Curucúari		8*	28 F
<i>punctigramma</i>	1994	Rio Prêto		3*	28 F
<i>maupesi</i>	1991	Rio Urubaxi		40	7 F
<i>maupesi</i>	1991	Rio Urubaxi		15*	14 F
<i>maupesi</i>	1991	Rio Urubaxi		24*	14 F
<i>maupesi</i>	1991	Rio Urubaxi		6*	28 F
<i>maupesi</i>	1992	Rio Laupês		11*	14 F

representing six species of *Apistogramma*, was busy caring for larvae, all the others were observed whose numbers of young had free-swimming juveniles of various age-classes. Juveniles whose sizes indicated that they were older than five weeks (Fig. 17)

could never be seen in the care of a female fish. Quite contrary these regularly were targets of severe attacks by territorial or breeding females in various species.

The major reasons for losses among the descendants in nature were predatory conspecifics, pike-cichlids of the genus *Crenicichla* as well as predatory tetras of the genera *Erythrinus* and *Hoplias*. These were regularly recorded in the vicinity of breeding *Apistogramma* and were even observed preying upon juveniles (own observations; see also Goulding et al. 1988).

The number of offspring recorded from the field obviously depended on the female and its behaviour. In the presence of predators, females *Apistogramma* relocate their larvae and juveniles frequently from one site to another by taking them into the mouth. My observations reveal that the same is made in nature. The number of translocated descendants depends on the size of the mouth of the respective female and the size of the larvae or juveniles transported. Therefore it is little surprising that the number of descendants per female recorded from nature nearly corresponds with the carrying capacity of a respective female in captivity.

It must be taken into consideration, however, that female *Apistogramma* have the habit to integrate descendants of their neighbours into their own school of young (Burchard 1965; Lorenzen 1987, 1991; Römer 1998b). Therefore in nature it usually is impossible to state with certainty that the juveniles surrounding a particular female indeed are its offspring. This determination was possible, though, in nine cases where the respective females either resided isolated within a colony of another species, or the distance to the next breeding female was so large due to topographical reasons that it appeared unlikely that juveniles had been swapped. These schools of juveniles were caught com-

pletely and turned out to belong to the female's species.

#### 4. Discussion

The study shows that environmental temperature has a significant effect on all investigated aspects of *Apistogramma* biology. Survival rate and physical development of offspring, the maturation of adults, and the fecundity of females are highly influenced by raising and maintaining temperatures in experimental settings, but with different impact on sexes. In general, low temperatures have less negative influence on *Apistogramma*-species than high temperatures. The survival rate of offspring is highest at water temperatures around 26 °C, but still better at lower temperatures compared to higher temperatures. In principle females seem to have a better chance for survival in relatively cool, males in relatively warm environment.

Physical development of *Apistogramma* is distinctly delayed at extreme temperatures, with high temperatures having a more significant effect than low. While growth is fastest around 26 °C, it is partially, even irreversibly, impeded at higher temperatures, with specimens growing only to about half of the normal size. Here temperature has a more severe negative effect on growth, especially on females, than of their mates. Even the reproductive potential is significantly influenced by temperature, but apparently again, more in females than in males. Under the influence of high temperatures, size and number of eggs as well as the frequency of spawning is massively reduced. Temperatures over 28 °C often lead to sterility in females, while males remain fertile. The growth- and fecundity-impeding effects of high temperatures are reversible only to a limited extent in *Apistogramma* species. Although low maintaining and

rearing temperatures also have impeding effects on these parameters, these are considerably less severe than those of high temperatures.

Generally my results give strong evidence, that there is an optimal temperature interval for the investigated *Apistogramma* species at a temperature of about 26 °C. In addition recent studies of Eckert-Hetzel et al. (2001) on *Apistogramma cacatuoides* showed that temperature also affects behaviour. The aforementioned authors, comparable to the results for physiological parameters presented here, found an optimum temperature niche for selected behavioural aspects around 26 °C, and sub-optimal conditions at lower and higher temperatures, respectively. These findings correspond to results presented by Magnuson et al. (1979), who defined a „fundamental ecological niche” for temperature of about 4 °C for 24 fishes. In the case shown here a deviation of 3 °C from intermediate (26 °C) to higher or lower water temperatures, respectively, obviously takes *Apistogramma* species to unfavourable environmental conditions.

Based on studies conducted with carps (Cui and Wootton 1988), cyclostomatids and salmonids (Hughes and Koyama 1988), cichlids (Grantner and Taborsky 1998; Kindle and Whitmore 1986), spiny mackerels (Pipe and Walker 1987), and blue-eyes (Bengtson et al. 1987), it may be presumed that the observed effects are, among others, related to temperature dependent differences in the metabolism resulting in energy deficiencies, particularly at high temperatures, as the basic metabolic rate of fish is continuously growing with rising temperatures (Brett 1964, Fry 1971). Especially, the increase of foraging and fighting behaviour under sub-optimal temperature conditions could lead to major energy losses (Eckert-Hetzel et al. 2001). As ultimate reason, physiological key hormones could be insuffi-

ficiently adapted to environmental factors, especially at the influence of higher temperatures (Baroiller et al. 1999). This would lead to reduced relative metabolic rates at high temperatures (Hochachka and Somero 1971). At present time there are no metabolic data available for *Apistogramma* species, but Grantner and Taborsky (1998) have given basic information on an other small (African) cichlid fish (*Neolamprologus pulcher*). Their results support my presumption that energetic problems may indeed be of major importance in neotropical cichlid fish too. Interestingly, *Apistogramma* females suffer more severely from such effects than males. At higher temperatures they have only few to no reproductive success, but also suffer physical setbacks and drastically increased mortality. This shows that females are less well adapted than are males to high environmental temperatures and that high temperatures may represent an overall important limiting key factor for female *Apistogramma*.

A comparable role of the temperature, with differences in the adaptation of sexes to temperature, has been found in the Atlantic Silverside, *Menidia menidia*, a marine atherinid fish, by Conover (1984) and Conover and Heins (1987a-b). They found that the minimum water temperature have a limiting impact on overwintering females of that species: They will not survive low atlantic winter temperatures when not reaching a certain body mass, and thus, a minimum level of available energy for metabolic processes. *Menidia* compensate this negative effect by environmentally dependant sex determination (ESD), producing nearly all-female offspring at low water temperatures in spring, and male dominated offspring in the later season. This TSD prolongs the growing season for female offspring, ensuring that they gain enough weight before critical temperatures are reached in the follow-up winter. The afore-

mentioned authors come to the conclusion, that the Atlantic temperature regime has led to the evolution of this type of modificatory sex determination (MSD) in *Menidia*.

A similar adaptive background-problem may have led to the development of MSD in the genus *Apistogramma* (Römer and Beisenherz 1995, 1996). Referring to Charnov and Bull (1977) that sex should dominate amongst offspring, this is better adapted to the apparent environmental conditions, whenever ESD occurs. This guarantees a higher chance for the offspring to reach maturity and transmit the genetic information to the next generation, when the environmental conditions cannot be chosen by the parents. Hence, the observed effects of temperature should even theoretically lead to a higher amount of males amongst *Apistogramma* broods produced at higher temperatures, which indeed have been found by Römer and Beisenherz (1995, 1996). Nearly all of the 37 *Apistogramma*-species investigated until now show TSD (Römer and Beisenherz 1995, 1996). At high temperatures almost exclusively all-male broods appear, whilst males dominate offspring at low temperatures. Thus under the influence of inconvenient environmental conditions that sex of offspring is favoured which has better chances to grow up and reach reproductive success. Around 26 °C the sex ratio amongst descendants of most *Apistogramma* species is about balanced. Here optimal environmental temperature leads to the highest reproductive success, with the highest amount of fry surviving to reach maturity in the shortest time possible.

The results of laboratory studies on physiological and reproductive parameters completed by results on MSD (Römer and Beisenherz 1995, 1996) have led to the hypothesis that there should be ecological circumstances stabilising TSD. Accordingly *Apistogramma* should theoretically be

mainly found in areas with intermediate water temperatures. Preliminary observations have shown that adequate field studies are technically possible in principal (Römer 1992b, 1998a, b). Actually most reports on *Apistogramma* show a high preference for this temperature, but they are also frequently reported from sub-optimal temperature sectors (summarized in Römer 1998b). A more detailed and differentiated report on *Apistogramma mendezi* shows high pressure for both sexes to colonise areas with a temperature around 26 °C and also the high demand on physical condition of fertile adults to establish a breeding territory in that zone (Römer 1998a, b). Apart from environmental structure population density and social organisation within colonies dominate the distribution of specimens of both sexes differently. In general, only dominating specimens, healthy and powerful, are found in the intermediate temperature zone, whilst subdominant juveniles and weary adults are found in the transition zone to environmentally inconvenient areas, where physical development and fecundity are reduced. Dominating females raise as many offspring in the intermediate and in the extreme temperature zones as they are able to shelter in their mouth from predation, which is far less than their potential offspring known from the laboratory data. Thus the reproductive success may also be influenced by social factors like hierarchic dominance or critical population density (also compare Baroiller et al. 1999).

In nature the operational sex ratio of polygamous *Apistogramma* species generally seems to be skewed towards females in the 26 °C-zone (Römer 1998b). Although corresponding data are not yet sufficiently available it may be beneficial for a mother to raise a high amount of female offspring in this zone, as their optimal physical development is expectable in this environment. One may further speculate

that these female descendants could settle in direct neighbourhood to their mother. As the breeding territories of females are much smaller than the super-territories of males, a much higher number of descendant females would then be able to establish a territory in a given area at a time. In such a territorial situation they may additionally play an important supporting role as brood-helpers for their mothers or siblings or as defenders of a common territory and thus increase the reproductive success of the whole related genetic flock. This scenario would also satisfactorily explain why female *Apistogramma* are regularly observed steeling and guarding fry of neighbouring females (see e.g. Lorenzen 1989 and 1991; Koslowski 1985; Römer 1998b), or why female *Apistogramma diplotaenia* Kullander, 1987 defend joint territories against intraspecific intruders (own aquarium observations). It would also leave the potential for *Apistogramma* females to play an active role in the control of sex ratios amongst their offspring, reacting e.g. under influence of social factors dependent from population density (compare Baroiller et al. 1999).

In the end, that questions have to be topic of further behavioural and genetic investigations in the aquarium and in the field. The physical and reproductive adaptations to temperature effects including the evolution of TSD presented and discussed herein obviously have to be seen as cornerstones of a generally opportunistic reproductive strategy within the genus *Apistogramma*. This enables most *Apistogramma* species to produce offspring of that sex even under extreme and unfavourable environmental conditions, that may reach maturity fastest under the given circumstances. And, in spite of the fact that several questions have still to be solved by intense and detailed field studies, the above portrayed results help to

explain why TSD to a certain degree has evolved as a principle mechanism of ESD in the genus *Apistogramma*. But they still leave the question for the ultimate reasons and circumstances that have led to the evolution of MSD in that genus.

## Literature

- Andersson, M. 1994. Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton.
- Barroiller, J.-F., Guiguen, Y., Fostier, A. 1999. Endocrine and environmental aspects of sex differentiation in fish. Cell. Mol. Life Sci. 55, 910-931.
- Bengtson, J.C., Barkman, R.C., Berry, W. J. 1987. The effects of aluminium and low pH on chlorid fluxes in the brown trout, *Salmo trutta*. J. Fish Biol. 32, 937-947.
- Brett, J.R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. J. Fish. Res. Board Can. 21 (5), 1183-1226.
- Burchard, J.E.jr. 1965. Family strukture in the Dwarf Cichlid *Apistogramma trifasciata* Eigenmann and Kennedy. Z. Tierpsychol. 22, 150-162.
- Charnov, E.L., Bull, J.J. 1977. When is sex environmentally determined? Nature 266, 828-830.
- Conover, D.O. 1984. Adaptive Significance of Temperature-Dependant Sex Determination in a Fish. Amer. Nat. 123, 297-313.
- Conover, D.O., Heins, S.W. 1987a. Adaptive variation in environmental and genetic sex determination in a fish. Nature 326, 496-498.
- Conover, D.O., Heins, S.W. 1987b: The Environmental and Genetic Components of Sex Ratio in *Menidia menidia* (Pisces: Atherinidae). Copeia 1987 (3), 732-743.
- Cui, Y., Wootton, R.J. 1988: Bioenergetics of growth of a cyprinid, *Phoxinus phoxinus* (L.): the effect of ration and temperature on growth rate and efficiency. J. Fish Biol. 33, 763-773.
- Eckert-Hetzel, B., Römer, U., Beisenherz, W. 2001. Influence of temperature on the behaviour of *Apistogramma cacatuoides* Hoedemann, 1951 (Teleostei; Perciformes; Cichlidae). Verh. Ges. Ichthyol. 2, 49-55.

- Fry, F.E.J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. In: Hoar, W.S., Randall, D.J. (eds). Fish Physiology Vol VI, Academic Press, New York & London, 1-99.
- Goulding, M., Leal Carvalho, M., Ferreira, E.G. 1988. Rio Negro, Rich Life in Poor Water. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Grantner, A., Taborsky, M. 1998. The metabolic rates with resting, and with the performance of agonistic, submissive and digging behaviours in the cichlid fish *Neolamprologus pulcher* (Pisces: Cichlidae). J. Comp. Physiol. B 168, 427-433.
- Hochachka, P.W., Somero, G.N. 1971. Biochemical adaption to the environment. In: Hoar, W.S., Randall, D.J. (eds). Fish Physiology Vol VI, Academic Press, New York & London, 99-156.
- Hughes, G.M., Koyama, T. 1988. Effect of temperature on the deformability of a lamprey, *Entospenus japonicus*, and pacific salmon, *Oncorhynchus keta*, red blood cells, studied using a modified filtration method. J. Fish Biol. 33, 945-950.
- Keenleyside, M.H.A., Rangeley, R.W., Kupers, B.U. 1985. Female mate choice and parental defense behaviour in the cichlid fish *Cichlasoma nigrofasciatum*. Can. J. Zool. 63, 2489-2493.
- Kindle, K.R., Whitmore, D.H. 1986. Biochemical indicators of thermal stress in *Tilapia aurea* (Steindachner). J. Fish Biol. 29, 243-255.
- Koslowski, I. 1985. Descriptions of new species of *Apistogramma* (Teleostei: Cichlidae) from the Rio Mamoré system in Bolivia. Bonn. Zool. Beitr. 36 (1/2), 145-162.
- Kullander, S.O. 1980. A Taxonomical Study of the Genus *Apistogramma* REGAN, with a Revision of Brazilian and Peruvian Species (Teleostei: Percoidae: Cichlidae). Bonn. zool. Monogr. 14.
- Kullander, S.O. 1986. Cichlid Fishes from the Amazon River Drainage of Peru. Swedish Museum of Natural History, Stockholm.
- Lorenzen, E. 1989. Ein „Kidnapping“, bei dem niemand zu Schaden kommt. DATZ 42, 16-17.
- Lorenzen, E. 1991. Die Bedeutung von endogenen Faktoren bei der Auslösung der Nachfolgereaktion junger *Apistogramma borellii* (Regan, 1906) (Teleostei: Perciformes: Cichlidae). Dissertation. Georg-August Universität Göttingen, Göttingen.
- Magnuson, J.J., Crowder, L.B., Medvick, P.A. 1979. Temperature as an ecological resource. Am. Zool. 19, 331-343.
- Pipe, R.K., Walker, P. 1987. The effect of temperature on development and hatching of scads, *Trachurus trachurus* L., eggs. J. Fish Biol. 31, 675-682.
- Regan, C.T. 1906. A revision of the South-American cichlid genera *Retroculus*, *Geophagus*, *Heterogramma* and *Biotoecus*. Ann. Mag. nat. Hist., ser 7 (17) (97), 49-66.
- Römer, U. 1992a. Weitere Beobachtungen zur Verbreitung, Ökologie und Aquarienbiologie von *Laetacara* spec. „Orangeflossen“. DCG-Informationen 23, 74-83.
- Römer, U. 1992b. Freilandbeobachtungen an *Apistogramma diplotaenia* Kullander, 1987. In: Buntbarschjahrbuch 1 (1993), 58-71.
- Römer, U. 1992c. Weitere Beobachtungen zu Verbreitung und Ökologie des „Orangeflossen“-*Laetacara* im Rio Negro-Gebiet (NW-Brasilien). DCG-Informationen 23, 245-255.
- Römer, U. 1993a. Erste Beobachtungen an einer neu eingeführten Art der Gattung *Nannacara* REGAN, 1905. In: Buntbarschjahrbuch 2 (1994), 50-55.
- Römer, U. 1993b. Erste Ergebnisse von Untersuchungen an *Apistogramma elizabethae* Kullander, 1980. In: Buntbarschjahrbuch 2 (1994), 68-73.
- Römer, U. 1994a. *Laetacara* spec. „Orangeflossen“: Ergänzende Beobachtungen zur Verbreitung und Ökologie im Gebiet des Rio Negro (NW-Brasilien). DCG-Informationen 25, 274-288.
- Römer, U. 1994b. *Apistogramma mendezi* nov. sp. (Teleostei: Perciformes: Cichlidae): Description of a New Dwarf Cichlid from the Rio Negro System, Amazonas State, Brazil. aqua, J. Ichthyol. Aquatic Biol. 1, 1-12.
- Römer, U. 1998a. Einige Aspekte der Mikrohabitatwahl südamerikanischer Zwergbuntbarsche (Teleostei: Cichlidae). In: Verhalten der Aquarienfische, (H. Greven, R. Riehl, eds). Schmettkamp Verlag, Bornheim, pp 239-254.
- Römer, U. 1998b. Cichliden Atlas. Band 1: Naturgeschichte der Zwergbuntbarsche Südamerikas. Mergus-Verlag, Melle.

- Römer, U., Beisenherz, W. 1995. Modifikatorische Geschlechtsbestimmung durch Temperatur und pH-Wert bei Buntbarschen der Gattung *Apistogramma*. In: Fortpflanzungsbiologie der Aquarienfische (H. Greven, H., R. Riehl, eds). Schmettkamp Verlag, Bornheim, pp 261-266.
- Römer, U., Beisenherz, W. 1996. Environmental determination of sex in *Apistogramma* (Cichlidae) and two other freshwater fishes (Teleostei). J. Fish Biol. 48, 714-725.
- Staeck, W. 1991. Eine neue *Apistogramma*-Art (Teleostei: Cichlidae) aus dem peruanischen Amazonasgebiet. Ichthyol. Explor. Freshwaters 2, 139-149.
- Ufermann, A., Allgayer, R., Geerts, M. 1987. Katalog der Buntbarsche (Pisces, Perciformes, Cichlidae, Bonaparte, 1840). Eigenverlag, Oberhausen, Strasbourg, Swalmen.



## Einfluß der Temperatur auf das Verhalten des Kakadu-Zwergbuntbarsches *Apistogramma* *cacatuoides* Hoedemann, 1951 (Teleostei, Perciformes, Cichlidae)

Influence of temperature on the behaviour of *Apistogramma*  
*cacatuoides* Hoedemann, 1951 (Teleostei, Perciformes, Cichlidae)

Bastian Eckert-Hetzel\*, Uwe Römer\*\* und Wolfgang Beisenherz\*\*

\*Universität Bayreuth, Lehrstuhl für Tierphysiologie, Postfach 95440, D-95440 Bayreuth

\*\*Universität Bielefeld, Fakultät Biologie, Postfach 100131, D-33501 Bielefeld

**Zusammenfassung:** *Apistogramma cacatuoides* zeigen bei Temperaturen von 23, 26 und 29 °C Unterschiede im Verhalten. Bei 26 °C sind die Fische im Vergleich zu höheren und niedrigeren Temperaturen signifikant aktiver. Die erhöhte Aktivität ist mit einer verstärkten Nahrungsaufnahme gekoppelt. Auch beim agonistischen Verhalten sind Temperatureffekte festzustellen. So sind Männchen bei 26 °C weniger aggressiv als bei anderen Temperaturen. Die Ergebnisse lassen darauf schließen, daß für *A. cacatuoides* ein Temperaturoptimum bei etwa 26 °C besteht.

Schlüsselwörter: Fische, Temperatur, Aktivität, Nahrungsaufnahme, agonistisches Verhalten

**Summary:** *Apistogramma cacatuoides* maintained at 23, 26 and 29 °C show significant differences in behaviour. Individuals kept at 26 °C are significantly more active compared to those reared at higher or lower temperatures. Higher levels of activity are correlated to higher levels of food uptake. Effects of temperature are also present in agonistic behaviour. Males kept at 26 °C show the lowest level of aggression. We suggest, that there is a temperature-optimum at 26 °C.

Key words: fish, temperature, activity, feeding, agonistic behaviour

### 1. Einleitung

Die Temperatur ist einer der wichtigsten abiotischen Faktoren im Leben von Fischen. Sie übt massiven Einfluß auf die Entwicklung, den Stoffwechsel sowie auf verschiedene andere Parameter wie Gasaustausch, Reaktionsgeschwindigkeit, Nahrungsverwertung, Fortpflanzung, aber auch Nahrungsverfügbarkeit oder Räuberdruck aus (z.B. Brett 1970; Eccles 1985). Fische haben sich daher in ihrer Phylogenese an ihre Umgebungstempera-

tur adaptiert. Um sich auch kurzfristigen Temperaturänderungen anzupassen, haben sie physiologische Mechanismen entwickelt, die bereits von verschiedenen Autoren ausführlich untersucht und dargestellt wurden (z.B. Brett 1970; Fry 1971; Hochachka und Somero 1971; Crawshaw 1977). Über Auswirkungen der Temperatur auf das Verhalten finden sich jedoch nur wenige Informationen (z.B. Breder und Nigrelli 1935; Hess 1953; Hutchison und Maness 1979), die zudem zum Teil im Zusammenhang mit jahreszeitlichen

Rhythmen stehen und sich daher nicht ausschließlich auf Temperatureffekte zurückführen lassen.

## 2. Material und Methoden

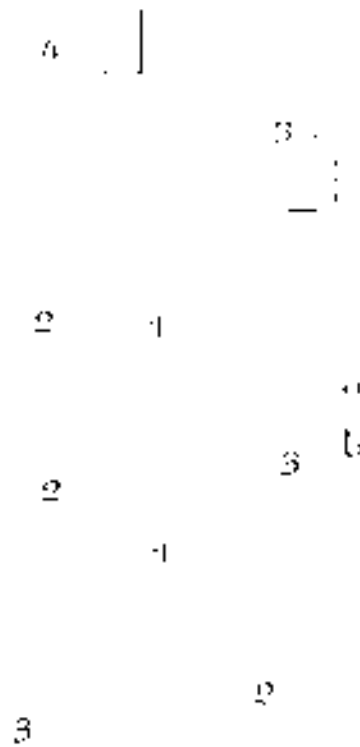
Aussehen, Vorkommen und Lebensweise des Kakadu-Zwergbuntbarsches *Apistogramma cacatuoides* Hoedemann, 1951 sind wiederholt beschrieben worden (Zusammenfassung bei Römer 1998).

Bei 23, 26 und 29 °C wurden je fünf Paare von *A. cacatuoides* paarweise in Aquarien mit einer Grundfläche von 50 x 50 cm gehalten. Die Aquarien waren einheitlich eingerichtet (Abb. 1). In die Mitte des Beckens wurde ein Tonkegel (umgedrehte Grabvase) gestellt. Zwei auf Glasplatten fixierte halbtransparente Filmdöschchen aus Kunststoff wurden mit ihrer Öffnung zur Beckenmitte so in zwei gegenüberliegenden Ecken des Aquariums plaziert, daß der Tonkegel als Sichtbarriere fungierte. Der Boden des Aquariums wurde mit einer dünnen Kiesschicht bedeckt. Gesteuert über ein elektronisches Regelgerät sorgten zwei Stabheizer in den beiden noch freien Ecken des Aquariums für eine konstante Temperatur ( $\pm 0,2$  °C). Auf eine Filterung wurde verzichtet, da diese die Beobachtung behindert hätte. Die Beleuchtung erfolgte mit Hilfe von Leuchtstofflampen. Sie folgte einem zwölfstündigen Hell-Dunkelrhythmus (Hellphase: ca. 400 Lux, Dunkelphase: ca. 65 Lux). Alle 4 h wurden die Tiere mit frisch geschlüpften, sehr kleinen Nauplien von *Artemia* spec. (nicht älter als 24 h) so gefüttert, daß Futter stets *ad libitum* zur Verfügung stand.

In Hälterungsbecken (110 cm x 40 cm x 50cm) wurden die Tiere nach Geschlechtern getrennt mindestens fünf Tage unter den gleichen Temperatur-, Futter- und Lichtbedingungen gehalten wie im Versuch. Erst nachdem sie ausreichend adaptiert waren, wurden sie in die Versuchsaquarien umgesetzt.

Nach etwa 24 h (nachts bei deutlich reduzierter Beleuchtung) wurde das Verhalten des jeweiligen Versuchspaares über 24 h aus der Vogelperspektive mit einer Videokamera aufgezeichnet.

Anhand der Videobänder wurden mit Unterstützung des Computerprogrammes



**Abb. 1:** Versuchsaufbau; a: Seitenansicht; b: Aufsicht: 1: Tonkegel; 2: Filmdöschchen, PVC, semitransparent (in a nur 1 von 2 dargestellt); 3: Regelheizer (in a nur 1 von 2 dargestellt); 4: Video-Kamera mit (verkürzt dargestelltem) Haltegestänge, die Bildaufzeichnung erfolgte extern.

**Fig 1:** Experimental design: a) lateral view; b) from top: 1: cone; 2: film box; PVC, semitransparent (in a only 1 out of 2 shown) 3: heater; (in a only 1 out of 2 shown) 4: camcorder with (only partially shown) mounting struts, the recording unit was placed externally.

„The Observer“ für ausgewählte Verhaltensweisen deren Häufigkeiten und die für sie aufgewendete Zeit ermittelt. Hierzu wurden, nachdem in einem Vorversuch sichergestellt worden war, daß die Ergebnisse repräsentativ waren, im Abstand von 10 min Intervalle von fünfminütiger Dauer, also 20 Minuten pro Stunde, ausgewertet. Es wurde unterschieden, ob die Tiere ruhten oder aktiv waren. Außerdem wurden drei ausgewählte Verhaltensweisen separat erfaßt:

Nahrungspicken ist eine stereotyp ablaufende Bewegungsfolge. Der Fisch bewegt sich aus einer horizontalen Schwimmhaltung vorwärts nach unten, wo er mit dem Maul vom Substrat Futterpartikel aufnimmt. Danach kehrt er durch eine Rückwärtsbewegung in seine Ausgangsposition zurück. Zwei Elemente, die dem agonistischen Verhalten zuzuordnen sind, sind das Anschwimmen und das Schwanzflossenschlagen. Anschwimmen ist eine auf andere Fische gerichtete Bewegung. Das Schwanzflossenschlagen tritt im Kampf oder bei der Balz auf. Der Fisch schickt dem Gegenüber durch einen kräftigen Schlag mit dem Schwanz einen Wasserschwall entgegen.

Mit Hilfe des Kruskal-Wallis-Tests (Bortz et al. 1990) wurde untersucht, ob sich Unterschiede zwischen dem Auftreten der ausgewählten Verhaltenselemente und den Versuchstemperaturen statistisch sichern lassen. Bei positivem Befund wurden anhand eines *post-hoc*-Tests (Conover 1980) die Häufigkeiten der Verhaltensweisen bei den drei Temperaturen verglichen, um festzustellen, wo die Unterschiede liegen.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1. Aktivität

Die Gesamtaktivität, das ist die Zeit, während der die Tiere nicht ruhen, zeigt für die Männchen signifikante, für die Weib-

chen hochsignifikante Unterschiede innerhalb des untersuchten Temperaturbereiches (Abb. 2). Das Maximum der Aktivität liegt bei beiden Geschlechtern bei 26 °C. Die Abnahme der Aktivität bei 23 °C ist bei Männchen hochsignifikant, bei Weibchen signifikant, bei 29 °C bei Männchen signifikant und bei Weibchen hochsignifikant.

#### 3.2. Nahrungsaufnahme

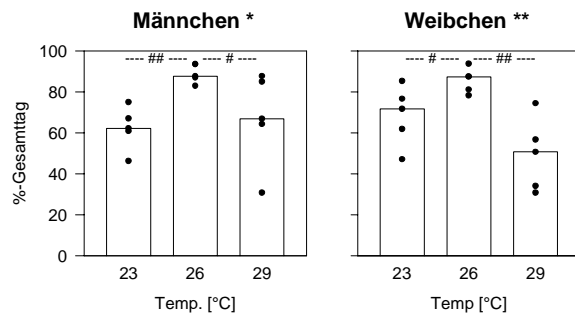
Bei 26 °C picken *A. cacaotoides* am häufigsten nach Futter (Abb. 3). Da stets junge, sehr kleine Nauplien von *Artemia* etwa gleicher Qualität und Größe gefüttert wurden, kann anhand der Pickfrequenz indirekt auf die aufgenommene Futtermenge geschlossen werden. Im Gegensatz zu den übrigen Versuchstemperaturen picken die Weibchen bei 26 °C deutlich häufiger nach Nahrung als die Männchen. Auch diese Ergebnisse sind statistisch gesichert.

#### 3.3. Agonistische Verhaltenselemente

Die Männchen zeigen bei 26 °C die geringste Aggressivität: Das Schwanzflossenschlagen (Abb. 4) und Anschwimmen der Weibchen (Abb. 5) treten bei dieser Temperatur am wenigsten häufig auf, jedoch lassen sich diese Ergebnisse nicht statistisch sichern. Bei Weibchen sind temperaturabhängige agonistische Verhaltensweisen insgesamt offenbar seltener als bei Männchen. Unterschiede lassen sich auch bei ihnen statistisch nicht sichern.

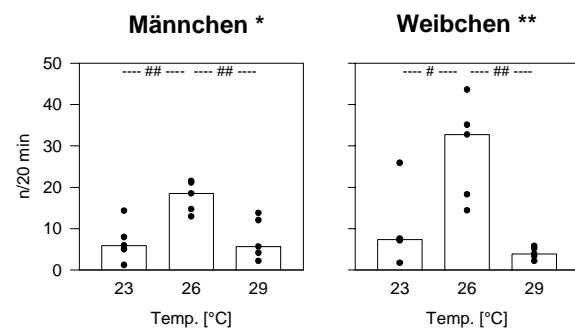
### 4. Diskussion

Die größte Gesamtaktivität zeigen *Apistogramma cacaotoides* bei 26 °C. In diesem Temperaturbereich wird auch die meiste Nahrung (gemessen an der Verhaltensweise Nahrungspicken) aufgenommen, wäh-



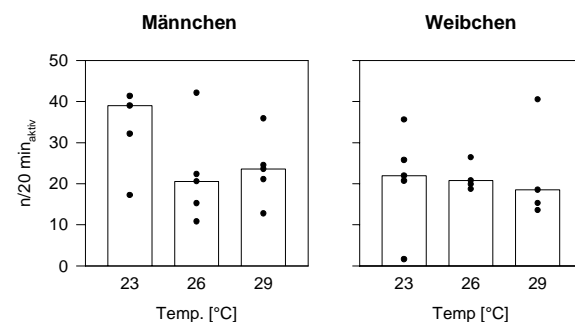
**Abb. 2:** Gesamtaktivität. Prozentualer Anteil eines Tages (24 h), während dem Männchen und Weibchen von *A. cacaotoides* bei verschiedenen Temperaturen aktiv waren (Punkte: Einzelwerte; Säulen: Mediane). Unterschiede innerhalb der drei Temperaturen nach dem Kruskal-Wallis-Test: \* signifikant ( $p < 0,05$ ), \*\* hochsignifikant ( $p < 0,01$ ). Unterschiede zwischen den Temperaturen

nach dem post-hoc-Test (Conover 1980): # signifikant ( $p < 0,05$ ), ## hochsignifikant ( $p < 0,01$ ).  
**Fig 2:** Total activity. Percentage of daily activity (24 h) of males and females of *A. cacaotoides* at different temperatures ( $n = 5$ , dot = single value, column = median). Significance of differences according Kruskal-Wallis-test: \* significant ( $p < 0,05$ ); \*\* highly significant ( $p < 0,01$ ). Significance of differences between experimental temperatures according post-hoc-test (Conover 1980) : # significant ( $p < 0,05$ ); ## highly significant ( $p < 0,01$ ).



**Abb. 3:** Nahrungspicken. Durchschnittliche Häufigkeit von Nahrungspicken je 20 min für Männchen und Weibchen von *A. cacaotoides* bei verschiedenen Temperaturen (Punkte: Einzelwerte; Säulen: Mediane). Unterschiede innerhalb der drei Temperaturen nach dem Kruskal-Wallis-Test: \* signifikant ( $p < 0,05$ ), \*\* hochsignifikant ( $p < 0,01$ ). Unterschiede zwischen den Temperaturen

nach dem post-hoc-Test (Conover 1980): # signifikant ( $p < 0,05$ ), ## hochsignifikant ( $p < 0,01$ ).  
**Fig 3:** Feeding. Mean of feeding within 20 min of males and females of *A. cacaotoides* at different temperatures ( $n = 5$ , dot = single value, column = median). Significance of differences according Kruskal-Wallis-test: \* significant ( $p < 0,05$ ); \*\* highly significant ( $p < 0,01$ ). Significance of differences between experimental temperatures according post-hoc-test (Conover 1980) : # significant ( $p < 0,05$ ); ## highly significant ( $p < 0,01$ ).

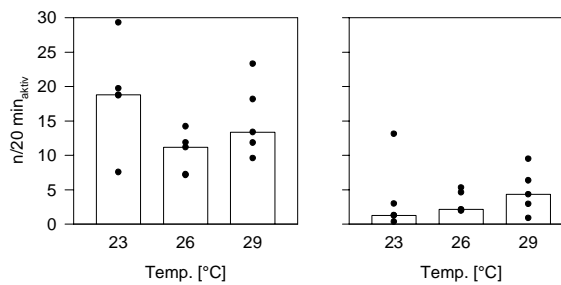


**Abb. 4:** Schwanzflossenschlagen. Durchschnittliche Häufigkeit von Schwanzflossenschlagen für Männchen und Weibchen von *A. cacaotoides* bezogen auf 20 min, in denen die Tiere aktiv sind, bei verschiedenen Temperaturen (Punkte = Einzelwerte, Säulen = Mediane).  
**Fig 4:** Tail-beats. Mean of appearance within 20 min for males and females of *A. cacaotoides* at different temperatures (dot = single value, column = median).

**Abb. 5:** Anschwimmen. Durchschnittliche Häufigkeit von Anschwimmvorgängen für Männchen und Weibchen von *A. caca-tuoides* bezogen auf 20 min, in denen die Tiere aktiv sind, bei verschiedenen Temperaturen (Punkte = Werte der einzelnen Tiere, Säulen = Mediane).

**Fig 5:** Fast-Swimming-Approach. Mean of appearance within 20 min

for males and females of *A. caca-tuoides* at different temperatures (dot = value for single specimen, column = median).



rend agonistische Verhaltensweisen hier (statistisch allerdings nicht gesichert) seltener gezeigt werden. Das Maximum der Gesamtaktivität und der Nahrungsaufnahme sowie anscheinend auch das Minimum des agonistischen Verhaltens liegen damit in einem Temperaturbereich, der nach Ergebnissen von Römer (2001) auch für das Wachstum und die Reproduktion von *A. caca-tuoides* optimal ist. Das Geschlechterverhältnis, das bei *A. caca-tuoides* modifikatorisch durch die Temperatur bestimmt wird, ist in dem Temperaturbereich um 26 °C ausgeglichen (Römer und Beisenherz 1996). Insgesamt ist also festzustellen, daß für *A. caca-tuoides* eine Temperatur von etwa 26 °C nicht nur für verschiedene physiologische Parameter, sondern auch für das Verhalten optimal ist. Ein Abweichen von diesem Wert führt bei beiden Geschlechtern zu einer Veränderung der Aktivität sowie zu unterschiedlichen Verhaltensmustern. Da sowohl reproduktionsbiologische als auch verhaltensbiologische Befunde die besondere Bedeutung des Temperaturbereichs um 26 °C erkennen lassen, kann geschlossen werden, daß *A. caca-tuoides* an diesen Temperaturbereich angepaßt ist.

Magnuson et al. (1979) geben für 24 Fischarten bezüglich der Temperatur eine Breite der "fundamentalen ökologischen Nische" von durchschnittlich etwa 4 °C an. Dieser Befund wird durch unsere Arbeit

gestützt. Bei einer Abweichung von 3 °C in beide Richtungen (Intervallbreite: 6 °C) sind auch bei *A. caca-tuoides* bereits deutliche Einschränkungen der Aktivität festzustellen. Die Tiere befinden sich im Randbereich des von uns untersuchten Intervalls offenbar schon außerhalb ihres optimalen Temperaturbereiches. Der im Vergleich zu den Männchen stärkere Effekt auf die Gesamtaktivität der Weibchen bei 29 °C deutet auf eine schlechtere Anpassungsfähigkeit an höhere Temperaturen bei letzteren hin. Dies wäre eine mögliche Ursache für die bei dieser und anderen *Apistogramma*-Arten nachgewiesene temperaturabhängige modifikatorische Geschlechtsbestimmung (Römer und Beisenherz 1996). Nach Charnov und Bull (1977) sollte bei einer umweltabhängigen Verteilung der Geschlechter immer jenes Geschlecht überwiegend produziert werden, das an die jeweils herrschenden Lebensbedingungen besser angepaßt ist. Dadurch wird gewährleistet, daß der Nachwuchs eine höhere Chance hat, zur Fortpflanzung zu gelangen. Die beobachtete stärkere Aktivitätseinschränkung der Weibchen bei höheren Temperaturen sollte also in diesem Temperaturbereich bereits auch nach theoretischen Überlegungen zu einem höheren Männchenanteil innerhalb der Bruten führen, wie es von Römer und Beisenherz (1996) auch tatsächlich nachgewiesen wurde.

Der Energiebedarf von Fischen hängt von verschiedenen Faktoren ab. Der Grundumsatz von Fischen steigt mit steigender Temperatur kontinuierlich an (Brett 1964; Fry 1971). Allerdings hängt der Energieverbrauch noch wesentlich stärker von der Dauer und Art bestimmter Aktivitäten ab (Brett 1964; Fry 1971; Boisclair und Tang 1993; Grantner und Taborski 1998). Die erhöhte Aktivität von *A. cacaotoides* bei 26 °C verursacht einen gegenüber den höheren oder tieferen Temperaturbereichen erhöhten Bedarf an Energie. Dies erklärt, warum bei der Temperatur, bei der die größte Gesamtaktivität zu beobachten ist, bei beiden Geschlechtern eine gesteigerte Nahrungsaufnahme beobachtet werden kann. Daß die Weibchen hier etwa doppelt so viel Nahrung aufnehmen wie die Männchen, ist wahrscheinlich auf die energieaufwendige Eiproduktion zurückzuführen, denn Römer (2001) stellte bei 26 °C für *A. cacaotoides* eine größere Eiproduktion als bei niedrigeren oder höheren Temperaturen fest.

Tendenziell, aber statistisch nicht gesichert, ist besonders bei Männchen von *A. cacaotoides* bei 26 °C in unseren Versuchen eine geringere Aggressivität zu beobachten als bei anderen Temperaturen. Nach Magnuson et al. (1979) sollte die Aggressivität im Bereich optimaler Umweltbedingungen am geringsten sein, da dort die benötigten Ressourcen nicht limitiert sind und somit nicht erkämpft werden müssen. Unsere Ergebnisse scheinen Magnuson et al. (1979) zu bestätigen, jedoch bleibt zu bedenken, daß Futter *ad libitum* zur Verfügung stand und daher im Versuchsansatz keine entsprechende Bedeutung hatte. Wenn also nicht grundsätzlich eine geringere Aggressivität bei der Optimaltemperatur eine Rolle spielt, wäre es auch denkbar, daß in unseren Versuchen die erhöhte Nahrungsaufnahme agonistisches Verhalten ersetzt. Auf der verfügbaren Datenbasis läßt sich dies nicht klären.

Durch die Untersuchung wurde gezeigt, daß *A. cacaotoides* offenbar bedingt an einen Temperaturbereich um 26 °C adaptiert ist. Diese Adaptation hat auch Auswirkungen auf das Verhalten von *A. cacaotoides*, das sich bereits in Temperaturbereichen ändert, in denen sich die Art ohne weiteres halten und auch noch züchten läßt. Da angenommen werden darf, daß diese Befunde auch für andere Fischarten zutreffen, sollten zukünftige Studien zum Verhalten daher vorher stets auch dahingehend standardisiert werden, daß für die zu untersuchende Art, bei Arten mit großem Verbreitungsgebiet möglicherweise auch für die zu untersuchende Population, die Optimaltemperatur ermittelt wird.

#### Literatur

- Boisclair, D., Tang, M. 1993. Empirical analysis of the influence of swimming pattern on the net energetic cost of swimming in fishes. *J. Fish Biol.* 42, 169-183.
- Bortz, J., Lienert, G.A., Boehnke, K. 1990. Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Breder, C.M., Nigrelli, R.F. 1935. The influence of temperature and other factors on the winter aggregations of the sunfish, *Lepomis auritus*, with critical remarks on the social behavior of fishes. *Ecology* 16, 33-47.
- Brett, J. R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *J. Fish Res. Board Canada* 21, 1183-1226.
- Brett, J.R. 1970. Temperature - Animals - Fishes, pp 515-560. In: *Marine Ecology Vol. 1, Part 1* (Kinne, O., ed.). E.J. Wiley, Chichester.
- Charnov, E.L., Bull, J.J. 1977. When is sex environmentally determined? *Nature* 266, 828-830.
- Conover, W.J. 1980. *Practical nonparametric statistics*. 2nd ed. Wiley, New York.
- Crawshaw, L.I. 1977. Physiological and behavioral reactions of fishes to temperature change. *J. Fish Res. Board Canada* 34, 730-734.

- Eccles, C.H. 1985. The effect of temperature and mass on the routine oxygen consumption in the South African cyprinid fish *Barbus aeneus* Burchel. J. Fish Biol. 27, 155-165.
- Fry, F.E.J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish, pp 1-99. In: Fish Physiology Vol VI (Hoar W.S, Randall, D.J., eds.). Academic Press, New York, London.
- Grantner, A., Taborsky, M. 1998. The metabolic rates with resting, and with the performance of agonistic, submissive and digging behaviours in the cichlid fish *Neolamprologus pulcher* (Pisces: Cichlidae). J. Comp. Physiol. B 168, 427-433.
- Hess, E.H. 1953. Temperature as a regulator of the attack-response of *Betta splendens*. Z Tierpsychol. 9, 379-382.
- Hochachka, P.W., Somero, G.N. 1971. Biochemical adaptation to the environment, pp 100-141. In: Fish Physiology Vol VI (Hoar, W.S., Randall, D.J., eds). Academic Press, New York, London.
- Hutchison, V.H., Maness, J.D. 1979. The role of behavior in temperature acclimation and tolerance in ectotherms. Am. Zool. 19, 367-384.
- Magnuson, J.J., Crowder, L.B., Medvick, P.A. 1979. Temperature as an ecological resource. Am. Zool. 19, 331-343.
- Römer, U. 1998. Cichliden Atlas: Band 1: Naturgeschichte der Zwergbuntbarsche Südamerikas. Mergus Verlag, Melle.
- Römer, U. 2001. Influence of temperature on fertility, growth rates, and reproductive success on selected species of *Apistogramma* (Teleostei; Cichlidae). Verh. Ges. Ichthyol. 2, 57-76.
- Römer, U., Beisenherz, W. 1996. Environmental determination of sex in *Apistogramma* (Cichlidae) and two other freshwater fishes (Teleostei). J Fish Biol 48, 714-725.





## On the taxonomic status of the Black Paradise Fish *Macropodus concolor* Ahl, 1937, and a natural population in Hong Kong (Teleostei, Belontiidae)

Zum taxonomischen Status des Schwarzen Makropoden *Macropodus concolor* Ahl, 1937, und Nachweis einer natürlichen Population in Hong Kong (Teleostei, Belontiidae)

Jörg Töpfer<sup>1</sup> and Bosco P.L. Chan<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Beethovenstrasse 1, D-01587 Riesa

<sup>2</sup>Department of Ecology and Biodiversity, 3N O4, Kadoorie Biological Sciences Building, The University of Hong Kong, Hong Kong

**Summary:** *M. concolor* Ahl, 1937 for a long time was considered to be a subspecies and its natural distribution is not yet fully known. The article presents evidence for the taxonomic classification of *M. concolor* as a distinct species. The presence of *M. concolor* was only confirmed in central Vietnam, until 1996, when a population was discovered at Sham Chung in Hong Kong. This first population has since been destroyed. In August 2000 the authors collected specimens of *M. concolor* in the Tai Po region of Hong Kong. The differences between this population and the central Vietnamese population are described, and the authors conclude that the Hong Kong population is natural. At present the Tai Po region is the only known location of the species in Hong Kong. This habitat is currently threatened by industrial and residential development.

**Keywords:** *Macropodus concolor* Ahl, 1937, taxonomic status, habitat, Hong Kong, natural population, conservation

**Zusammenfassung:** *M. concolor* Ahl, 1937 wurde lange als eine Unterart betrachtet, und sein natürliches Vorkommen war nicht eindeutig bekannt. Wir geben Hinweise dafür, daß *M. concolor* eine Art ist. Das Vorkommen von *M. concolor* war nur aus Vietnam bekannt, bis 1996 eine weitere Population in Sham Chung, Hong Kong, entdeckt wurde. Diese ist mittlerweile ausgestorben. Im August 2000 sammelten die Autoren Exemplare von *M. concolor* in der Tai Po-Region von Hong Kong. Die Unterschiede zwischen dieser Population und der in Zentralvietnam werden beschrieben. Offenbar handelt es sich in Hong Kong um eine natürliche Population. Die Tai Po-Region ist zur Zeit das einzige bekannte Vorkommensgebiet dieser Art in Hong Kong. Es wird im Moment durch Baumaßnahmen bedroht.

**Schlüsselwörter:** *Macropodus concolor* Ahl, 1937, taxonomischer Status, Lebensraum, Hong Kong, natürliches Vorkommen, Schutz

### 1. Introduction

The three species of the genus *Macropodus* Lacépède, 1802, *Macropodus concolor* Ahl, 1937, *Macropodus ocellatus* Cantor, 1842, and *Macropodus opercularis* (Lin-

naeus, 1758) of the family Belontiidae are freshwater fish endemic to the East Asian subregion of the Sino-Indian region, where the fauna and flora of the Oriental and Palaearctic coexist (Banarescu and Boscaiu 1978). *Macropodus* species occur from the

lowlands of Central Vietnam to northern China and Korea. According to Paepke (1994) there is a clear North-South demarcation in their distribution. In the northern part, *M. ocellatus* is present from Korea down to central China into the region around Shanghai, and probably further south. From central/southern China to northern Vietnam, *M. ocellatus* is replaced by *M. opercularis*, with some overlap. The range of *M. concolor* was unknown for a long time, and central Vietnam was the only confirmed location until Dudgeon and Chan (1996) discovered the species in Hong Kong.

In this article we will briefly describe the status of *M. concolor* Ahl, 1937 and make some notes on a natural population of *M. concolor* Ahl, 1937 in Hong Kong. We also discuss the problems this species poses in historical biogeography and conservation concerns.

## 2. On the taxonomic status of *Macropodus concolor* Ahl, 1937

A precise diagnosis of the genus *Macropodus* is rather difficult. Paepke (1991, 1994) emphasizes that members of the genus share many plesiomorphic characteristics of the family Belontiidae. Only the opercular spot is regarded as an apomorphic character. Both *M. ocellatus* and *M. opercularis* have a clearly visible opercular spot. However, the specimens of *M. concolor* bred in aquariums for generations have barely discernible opercular spots, whereas the opercular spot of the type material of *M. concolor* is distinct.

Live adult specimens of all three species are easy to distinguish by external characteristics. *M. opercularis* and *M. concolor* have a forked caudal fin with thread-like fin-rays that extend beyond the fin membrane. *M. ocellatus*, however, has a round, pointed caudal fin with fin-rays that nor-

mally end at the edge of the membrane. Additionally, the pectoral and ventral fin bases of *M. opercularis* and *M. concolor* bear scales that are absent in *M. ocellatus*. The lower edge of the lacrimal bones (lacrimalia) of *M. opercularis* and *M. concolor* are similar to each other but different from that of *M. ocellatus*.

*Macropodus opercularis* and *M. concolor* are most easily distinguished by their completely different color pattern, provided live, mature specimens are available. The body of *M. opercularis* is blue-green coloured with multiple transverse red stripes. The fin shines from bluish to red with a blue edge. The body of *M. concolor* is grey, but turns almost black during courtship. The unpaired fins have a net-like pattern. In 1937, Ahl described the Black Paradise Fish as a subspecies of *M. opercularis*. This opinion is still widespread, especially in Asia, making the accurate recording of the natural distribution of the two species difficult. Paepke (1990) demonstrated that in addition to the statistical differences of the body proportions and differences in the structure of the caudal fin, the form of the otoliths of the two *Macropodus* species is markedly different. While *M. opercularis* has a rounded sagitta with a relatively smooth edge, the sagitta of *M. concolor* is markedly serrated, with deep notches at the dorsal edge. Also, unlike *M. opercularis*, *M. concolor* has no distinct sex chromosomes. These differences lend further support to the classification of *M. concolor* as a valid species.

## 3. A natural population in Hong Kong: its distinctive features and habitat

In his first description, Ahl (1937) classified *M. concolor* as a subspecies and reported its locality as „Netherlands-India“ (modern Indonesia). But the accuracy of this claim has been questioned, because

the first specimens passed through many hands before they were subjected to scientific examination, resulting in a loss of information regarding their place of origin. Following Ahl (l.c.), Asian scientists also for a long time considered *M. concolor* to be a subspecies of *M. opercularis*. Therefore, finds of *M. concolor* may have been recorded as *M. opercularis*. In 1980, a specimen of *M. concolor* Ahl, 1937 was found at Hue in central Vietnam and brought to Germany, providing the first evidence concerning the natural location of this species. Hue remained the only confirmed location for naturally occurring *M. concolor* Ahl, 1937, until Dudgeon and Chan (1996) as well as Chan (1999) discovered this species in the coastal lowlands of Cham Chung in Hong Kong. Between 1996 and 2000, Chan collected specimens of Black Paradise fish from several streams in a hillside basin in the vicinity of Tai Po in Hong Kong.

The authors collected specimens from one of these streams in August 2000. The specimens were found in a meandering, low-gradient stream about 2-3 m wide and 30-150 cm deep. The substrate of this stream was mainly sand with scattered cobbles. The riparian vegetation consisted of trees and bushes, and the stream had a moderate amount of aquatic plants, mainly *Hydrilla verticillata* and several species of emergent sedges. There was also a profusion of trailing vegetation along the banks.

Specimens of *M. concolor* were found in the deeper, slow-flowing parts of the stream with much emergent vegetation. This species was evidently rare in this locality, as five hours of intensive collection efforts yielded only three specimens (1, 2). However, the stream was swollen due to recent rains. It may be easier to collect the fish when the stream is at baseflow. We took the following measurements of water quality in the middle of the rainy

season, on August 6th, 2000, at 3 p.m., after a morning of heavy rainfall: air temperature 29 °C, water temperature 24 °C, pH of about 6,4, total hardness 4-5 °dGH, carbonate hardness 6 °dH, nitrite 0,025 mg/l, iron 0,4 mg/l, and phosphate 0,25 mg/l. Ammonium and nitrate could not be detected. Most of these parameters may change slightly during the dry season. *Parazacco spilurus*, *Nicholsicypris normalis*, *Puntius semifasciolatus*, *Misgurnus anguillicaudatus*, and *Clarias fuscus* were the most common fish species found together with *M. concolor*. In the same stream we did not catch any *M. opercularis*. A search in surrounding pools and waterways on the same day also failed to locate any Paradise Fish. However, Chan's earlier collections did yield specimens of *M. opercularis* in the same stream.

The Black Paradise Fish collected from Hong Kong display a distinctive fin colouration. All other known *M. opercularis* and *M. concolor* have red ventral fins or red fins with white colouring covering the distal third of the length. *M. concolor* Ahl, 1937 from Hong Kong have completely white ventral fins. Specimens also have distinct opercular spots, like the type material and in contrast to the naturally occurring specimens found around Hue. The slight but consistent differences of the Hong Kong specimens compared to *M. concolor* from Vietnam, suggest that these fish were not introduced from Vietnam. Their secluded location in the hills gives further evidence that the Hong Kong population is natural.

Considering the confirmed occurrence of *M. concolor* only in Hong Kong and Central Vietnam this species either occurs together with *M. opercularis* from Northern Vietnam to South China and Hong Kong, or its distribution is patchy and limited to isolated localities such as Central Vietnam and Hong Kong.

#### 4. The habitat requirements of *Macropodus concolor* Ahl, 1937

In the Tai Po region of Hong Kong, the habitat requirements of *M. concolor* Ahl, 1937 appear similar to those of *M. opercularis*. Both species prefer standing water and slow-flowing streams. The riparian wetlands are an essential habitat for the survival of these species, because they build their bubble-nests in the flooded areas left after the rainy season. Both species are therefore vulnerable to drainage work and the destruction of seasonally inundated floodplains.

Unfortunately, even the remote locations of the Hong Kong population are threatened by expanding industrial and residential development pressure. The large Sham Chung population has already been destroyed. Though other locations might still be discovered, the Tai Po area is the only known location of *M. concolor* in Hong Kong today. However, this area is also threatened and its status currently depends on a court case in which the developer who owns the land is seeking a housing permit.

#### 5. Postscript

We deposited five specimens of *M. concolor* Ahl, 1937 from Hong Kong (two pairs from Chan's earlier Tai Po collections and one specimen from the author's Tai Po collection) in the Natural History Museum in Berlin. They are registered as number ZMB 33221-33223.

#### Acknowledgments

We are grateful to Prof. David Dudgeon of The University of Hong Kong for valuable comments on the draft, donation of specimens of *Macropodus concolor*, and providing transportation for the field work.

#### Literature

- Ahl, E. 1937. Neue Süßwasserfische aus dem Indischen und Malaiischen Gebiet. Zool. Anz. 117, 113-119.
- Banarescu, P., Boscaiu, N. 1978. Biogeographie, Fauna und Flora der Erde und ihre geschichtliche Entwicklung. Gustav Fischer, Jena.
- Chan, B. 1999. Black Paradise Fish salvaged from Sham Chung. Porcupine 19, 29.
- Dudgeon, D., Chan, E.W.C. 1996. Ecological Study of Freshwater Wetland. Habitats in Hong Kong. Prepared for the Agriculture & Fisheries Department, Hong Kong Government. Hong Kong: The University of Hong Kong.
- Paepke, H.-J. 1990. Die Otholiten der *Macropodus*-Arten (Pisces, Belontiidae). Mitt. Zool. Mus. Berlin 66, 79-90.
- Paepke, H.-J. 1991. Zur Phylogenie der Arten der Gattung *Macropodus* Lac. (Pisces, Belontiidae). Mitt. Zool. Mus. Berlin 67, 25-38.
- Paepke, H.-J. 1994. Die Paradiesfische. Die Neue Brehm-Bücherei Bd. 616. Westarp Wissenschaften. Magdeburg.

## Feeding habits of *Anableps microlepis* (Anablepidae, Cyprinodontiformes) from two ecologically different habitats in Trinidad, West Indies

Ernährungsweise von *Anableps microlepis* (Anablepidae, Cyprinodontiformes) aus zwei ökologisch unterschiedlichen Habitaten auf Trinidad, Westindische Inseln

Sven Kervath, Albrecht Götz and Hartmut Greven\*

\*Institut für Zoomorphologie und Zellbiologie, Heinrich-Heine-Universität, Universitätsstr. 1, D-40225 Düsseldorf, e-mail: grevenh@uni-duesseldorf.de

**Summary:** Two beaches at Trinidad populated by the Four-eyed Fish *Anableps microlepis* differ in substrate and organisms that serve as diet for the fish. Manzanilla at the west coast is characterised by a sandy beach of low organic content (2.02 - 2.26 %) and weak tides. Waterloo at the east coast has a muddy substrate of high organic content (5.14 - 12.13 %) and pronounced tides. In Manzanilla the diet of *A. microlepis* consisted of some microbenthos organisms and of *Emerita portoricensis* (Crustaceae) and *Donatia denticulata* (Bivalvia). In Waterloo fish fed on substrate including detritus and small food particles (< 2 mm in length, different „worms“, crustaceans, algae). Relative intestinal length revealed  $1.34 \pm 0.184$  on average in 22 specimens from Manzanilla and  $1.56 \pm 0.199$  on average in 17 specimens from Waterloo ( $p > 0.0005$ ).

**Key words:** *Anableps microlepis*, habitat, food, feeding, gut length, gut content

**Zusammenfassung:** Zwei von Vieraugenfischen (*Anableps microlepis*) besiedelte Strände Trinidads unterscheiden sich in der Beschaffenheit des Substrates und offensichtlich auch im Vorkommen von Organismen, die den Fischen als Nahrung dienen. Manzanilla an der Westküste der Insel besitzt einen Sandstrand mit geringem organischen Gehalt (2,02 - 2,26 %) und wenig ausgeprägten Gezeiten, Waterloo an der Ostküste ist durch ein schlammiges, mit organischen Substanzen (5,14 - 12,13 %) angereichertes Substrat und deutliche Tiden gekennzeichnet. In Manzanilla besteht die Nahrung von *A. microlepis* neben kleinerem Mikrobenthos-Organismen (< 2 mm) aus *Emerita portoricensis* (Crustacea) und *Donatia denticulata* (Bivalvia). In Waterloo scheinen die Fische Substrat, Detritus und kleinere Futterpartikel (< 2 mm lang, verschiedene „Würmer“, Crustaceen, Algen) zu fressen. Die relative Länge des Darms betrug bei 22 Vieraugenfischen von Manzanilla im Mittel  $1,34 \pm 0,184$ , bei 17 Fischen von Waterloo  $1,56 \pm 0,199$ . Die Unterschiede waren signifikant ( $p > 0.0005$ ).

**Schlüsselworte:** *Anableps microlepis*, Habitat, Nahrung, Nahrungsaufnahme, Darmlänge, Darminhalt

### 1. Introduction

The Four-eyed Fish *Anableps microlepis* is a viviparous cyprinodontiform fish

that inhabits coastal regions and nearby islands in northern and north-eastern South America up to the Amazon delta. Here it often lives close to the shore. De-

tailed studies on habitat characteristics, however, are largely missing (e.g. Schwassmann 1971, Zahl et al. 1977, Miller 1979).

During some stays in Trinidad we observed *A. microlepis* in estuaries, muddy shallow water and sandy beaches at the east, south and west coast (Wothke et al., in prep.) and recently we have characterised the actual and potential habitats of this species by substrate analysis, temperature, salinity and organic compounds. Two of the actual habitats, Manzanilla at the west coast and Waterloo at the east coast, that were populated by a reliable number of *A. microlepis*, differed considerably in substrate structure and height of tides (Kervath et al. 2001).

Manzanilla lies on the northern end of Cocos Bay, a 20 km wide, palm tree bordered bay on the west coast of Trinidad. The waves break a good distance away from the beach, so the surf zone reaches 11 km. During high tide the waves almost reach the foliage growing at the end of the beach (Fig. 1, see p. 127). The beach is made up of fine to medium grained sand. On each of 10 dates schools of *A. microlepis* consisting sometimes of more than 100 individuals could be observed. Waterloo is situated on the eastern coast of Trinidad at the Golf of Paria. At high tide the water partly reaches the 1 m high embankment. At low tide a short stretch of sandy beach is revealed. This sandy area quickly turns into a 520 m wide stretch of silt, which makes it impossible to reach the water line (Fig. 2, see p. 127). At the high tide level the substrate mainly consists of fine sand, whereas offshore it is predominantly silt. In 17 of 18 visits many schools often composed of more than 100 individuals could be seen (Kervath et al. 2001).

In the present paper both habitats will be examined more detailed with regard to

foraging, feeding, diet and gut length of *A. microlepis*.

## 2. Materials and Methods

Investigations were carried out during a six month stay at Trinidad (May 1997 - November 1997) largely under field conditions.

### 2.1. Stratification

A clear plastic tube (diameter 3.5 cm) was driven 60 cm into the ground. After removal the thickness of the different substrate layers could be determined.

### 2.2. Water quality

The following parameters were determined: oxygen (oxygenmeter, model 57, Yellow Spring Instruments), pH (pH-meter; ColeParmer PH-ORP model 5996-70), conductivity and salinity (multi-purpose device, Lab Comp SCT), alkalinity, hardness, and phosphate (Hach Digital Titration Cartridge, Hach OR/2000 Direct Reading Spectrometer and Hach Permacher Reagents) and standardised measuring procedures (as described in the DR/2000 Procedures Manual, procedures 8203, 8204, and 8190).

### 2.3. Meio-, micro- and macrobenthos

Meio- and microbenthos samples were taken with common syringes with the tip removed (capacity: 10 cm<sup>3</sup>, length 6 cm). Macrobenthos samples were taken using a scoop (Wildco, Saginaw, MI „Pettit Ponar 6” scoop, Model I 72 G30) with a capacity of 3.36 l. Six samples were taken at high and low tide water line at a distance of 20 m to one another at a section of each beach measuring 100 m in length. They were fixed in 10 % formaldehyde and 1 ml portion from each sam-

ple was transferred to a petri dish and examined with a binocular microscope (meio- and microbenthos). Macro-benthos samples were combined and sieved (Laboratory Test Sieves, Endecotts LTD, London, BS 410/1986, size: 1.00 mm). The organisms contained therein were fixed in 10 % formaldehyde, measured and counted. Organisms were identified as close as possible.

#### 2.4. Necton, megabenthos

In Manzanilla a seine net (length 30 m, mesh size 2 cm at the edges, 0.5 cm in the middle) was set up by seven people parallel to the shore, ca. 50 m from the water's edge, and then was dragged by the edges towards shore. This procedure was performed 5 times. In Waterloo cast nets were used instead of seine nets due to the bottom consisting of soft mud and silt. The taxonomic identification was restricted to the genus or family level.

#### 2.5. Organic matter

Substrate samples were put into a porcelain crucible of known weight. The crucibles were then placed into a muffle oven for 3 h at a temperature of 600 °C. After being allowed to cool off for approx. 20 min samples were weighed again. The loss of mass represents the amount of organic matter in the sample.

#### 2.6. Fishing and handling of *A. microlepis*

In Manzanilla 22 fish and in Waterloo 17 fish were caught using a seine net (see Wothke and Greven 1996). Standard length was measured to the nearest 1 mm. Intestines were removed and carefully pressed out; their content was weighed and placed in 70 % ethanol. Next, the mesentery tissue was cut and the intesti-

nes were stretched to their full length, so far possible, in a dissection pan, and measured to an accuracy of approx. 5 mm.

The content of each gut was transferred to a petri dish and then examined under a binocular. Food particles larger than 2 mm in size were measured using a set of callipers. Any existing predominance of a certain type of food matter in either was subjectively judged. The intestinal matter was taxonomically identified, when possible. The gut content and food particles larger than 2 mm were weighed to an accuracy of 0.001 g using an electronic scale (Sartorius 1265 NW).

#### 2.6. Data processing

The collected data were organised using MICROSOFT Access 97. Graphics and calculations were created using MICROSOFT Excel 97. Statistical calculation (t-test) was done using SPSS 7.5 for Windows.

### 3. Results

The substrate of Manzanilla did not show stratification down to a depth of 60 cm in the eulitoral. The organic content was rather low (2.02 to 2.26 %).

In Waterloo the substrate was divided in several well defined layers. Seawards from the high tide line exists a 6 m wide layer, which consists of 60 cm or thicker clay layer under a 4 cm sand layer. Six to 9 m seawards of the high tide line the sand-layer becomes even thinner. Under them a layer of ooze was present. At ca. 9 m from the high tide line this layer breaks through to the surface and has a thickness of 8 cm. At 15 m out to sea from the high tide water line this stratification did not change. The organic content increased from an already high 5.14 % in the sand to 12.13 % in the silt 100 m out from shore. The surf zone measured only 2 m even at high tide.

### 3.1. Water quality

The water quality was determined on August 5th, 1997 in Manzanilla and August 12th, 1997 in Waterloo. One of the most conspicuous features was the high phosphate content and the high pH-value in Waterloo (Tab. 1).

Salinity and water temperature were measured 9 times in Manzanilla and 8 times in Waterloo (Tab. 2). At both locations the highest salinity value measured was 33 ‰. Salinity decreased to 14 ‰ in Manzanilla and to 5 ‰ in Waterloo with the progression of the rainy season. In

Manzanilla the water temperature ranged from 28 °C to 32 °C (average value 30.1 °C), in Waterloo from 29 °C to 34 °C (average value 31.4 °C).

### 3.2. Benthos

In Manzanilla the macrobenthos fauna (> 2 mm) at the high tide water line consisted predominantly of the small sand dwelling crayfish *Emerita portoricensis* (seven specimens, 3 to 21 mm in length). The second most common species was the bivalve *Donax denticulata* (three specimens, 4 to 9 mm in length). In addition, one 12

Water quality Date	Manzanilla 5 Aug 97	Waterloo 12 Aug 97
Alcalinity [mg/l]	68	140
Hardness (CaCO <sub>3</sub> ) [mg/l]	1020	690
Conductivity [mS/m]	2940	3050
pH value	7.3	8.8
Phosphate content [mg /l]	0.04	0.3
Oxygen [mg/l]	6.5	10.2

**Tab. 1:** Water parameters at Manzanilla and Waterloo.

**Tab. 1:** Wasser-Parameter in Manzanilla und Waterloo.

**Tab. 2:** Water temperature and salinity at Manzanilla and Waterloo at different times.

**Tab. 2:** Wassertemperatur und Salinität zu verschiedenen Zeiten in Manzanilla und Waterloo.

Manzanilla			Waterloo		
Date	Temperature °C	Salinity ‰	Date	Temperature °C	Salinity ‰
27 May 97	28	33	29 May 97	29	33
7 June 97	28	25	26 June 97	32	21
			4 Aug 97	29	23
5 Aug 97	30	18	12 Aug 97	29	20
14 Aug 97	31	21			
20 Aug 97	30	20	21 Aug 97	34	25
11 Sept 97	30	14	13 Sept 97	32	15
20 Sept 97	31	15			
1 Oct 97	32	16			
10 Oct 97	31	15	15 Oct 97	34	5
			28 Oct 97	32	32



mm large sakura shrimp (Euphausiacea) as well as three polychaetes of the type „Errantia” (6 to 25 mm in length) and two polychaete fragments were found. Along the low tide line nine specimens of *D. denticulata* 7 to 17 mm in length were found. Furthermore, two incomplete polychaetes of the „Errantia”-type were present. The meiobenthos samples (< 2 mm) contained foraminiferans, polychaetes, nemerteans and nematodes in addition to various algae and parts of higher plants. The microscopic examination revealed nematodes, gnathostomulids, annelids, ciliates, copepods, tardigrades and diatoms.

In the neuston and megabenthos puffers of the genus *Colomesus*, and swimming crabs (genus *Callinectes*) were most common. Some Carangidae, Sciaenidae, Mugilidae, Anidae and Atherinidae were caught as well.

In Waterloo the low tide samples were taken 50 m seawards of the high tide mark, because of the muddy character of

the soil. Except for two incomplete „Errantia”-polychaetes found in the high tide water line sample, no other macrobenthos organisms were discovered in Waterloo.

Meiobenthos samples contained algae, parts of higher plants, polychaetes, nemerteans, nematodes, ostracodes and various diatoms. The microbenthos consisted of nematodes and diatoms, gnathostomulids, annelids, and ciliates.

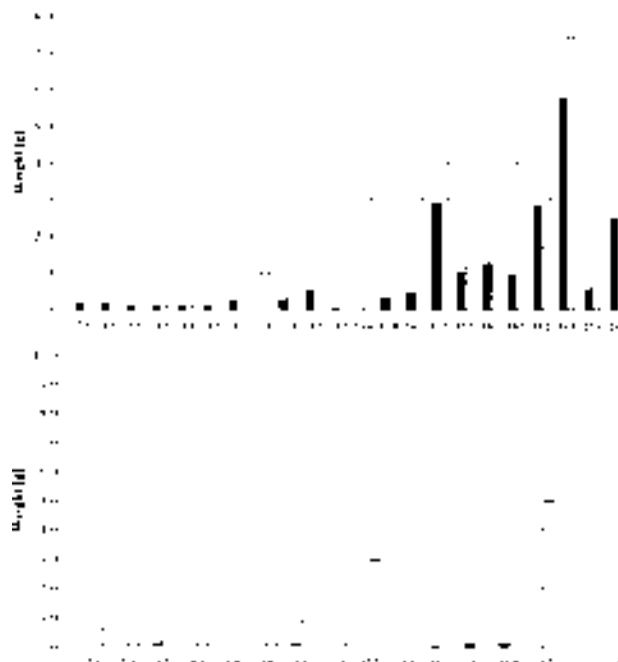
In Waterloo the dominant group of fish captured were catfish (Ariidae) and of crustaceans, swimming crabs (genus *Callinectes*).

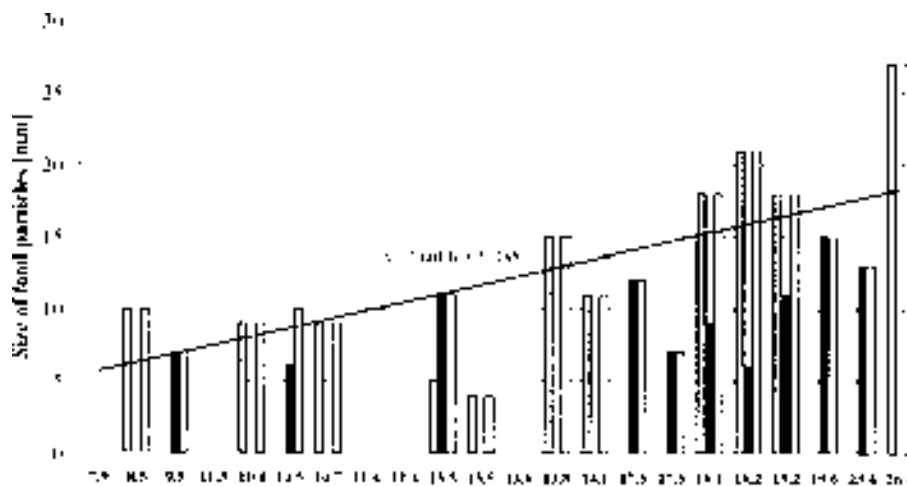
### 3.3. Gut content

Gut content was analysed in 38 *A. microlepis* (22 from Manzanilla, 16 from Waterloo) of both sexes. The fresh weight of the content was between 0.16 g and 9.34 g; the average values were similar in Manzanilla (1.97 g) and in Waterloo (1.77 g). However, there was an extreme diffe-

**Fig. 3:** Total weight of content (white) and weight of food particles > 2 mm in length (black) found in the intestines of 22 *A. microlepis* (standard length 7.9 to 26.4 cm) from Manzanilla (at the top) and 16 *A. microlepis* (standard length 7.3 to 22.5 cm) from Waterloo (at the bottom).

**Abb. 3:** Gesamtgewicht des Darminhaltes (weiß) und der Nahrungspartikel > 2 mm lang (schwarz) von 22 *A. microlepis* (Standardlänge 7,9 bis 26,4 cm) in Manzanilla (oben) und 16 *A. microlepis* (Standardlänge 7,3 bis 22,5 cm) in Waterloo (unten).





**Fig. 4:** Relationship between the maximum food particle size and the size of the 22 *A. microlepis* from Manzanilla. Stippled: *E. portoricensis*; black: *D. denticulata*; white: other food particles.  
**Abb. 4:** Beziehungen zwischen maximaler Partikelgröße der Nahrung und Länge von 22 *A. microlepis* in Manzanilla. Gepunktet: *E. portoricensis*; schwarz: *D. denticulata*; weiß: andere Futterpartikel.

rence in the amount of food particles with a size of larger than 2 mm. In Manzanilla the average percentage of this particles was 47.6 %, whereas in Waterloo it was only 4.6 % (see Fig 3).

In Manzanilla the food content larger than 2 mm consisted mainly of *E. portoricensis* and *D. denticulata*. *E. portoricensis* was found in 11 out of the 22 intestines examined and *D. denticulata* in 10. In eight of these samples items were present in high numbers. The largest specimen of *E. portoricensis* found in an intestine had a length of 27 mm, the largest *D. denticulata* one of 15 mm. Up to 17 crayfishes and 23 mussels could be identified in a single specimen. Crayfish as well as mussels were eaten whole and did not show any external damage in the samples examined. In addition, unidentifiable parts of plants and algae (six samples) and crustaceans (two samples) were found. The gut of one specimen contained also fish scales and fins in high numbers (1 sample). Maximum size of food particles corresponded to the size of the fish (Fig. 4).

Food particles smaller than 2 mm showed again *E. portoricensis* (nine samples, six of them with high numbers). Mostly parts of the carapace and legs were found. In addition, several other unidentified crustaceans occurred (17 samples, four with high numbers). Oftentimes there were also foraminiferans (five samples) and „worms“ (eight samples) present in the food. Some samples contained pieces of broken mussels (six samples). Four samples contained remnants of higher plants, two of them in high numbers; two samples contained remains of insects, two other ostracodes, three diatoms, four *D. denticulata*, four isopods and five foraminiferans. Even spiculae of an unidentifiable sponge species were found.

The small percentage of particles below 2 mm in length in the fish from Waterloo consisted of parts of plants (three samples) and an ant species (three samples). Mostly ostracodes (13 samples, three in high numbers), „worms“ (12 samples, 10 in high numbers), diatoms (seven samples), foraminiferans (four samples) and crusta-

ceans (four samples) could be identified, too. In addition, in some samples a considerable amount of the fine-grain substrate was present, too.

### 3.4. Gut length

In the 22 fish from Manzanilla with standard lengths of 7.9 cm to 26.4 cm absolute length of intestines ranged from 11 cm to 30 cm; relative length (intestine length divided by body length) varied between 1.02 and 1.36 (Fig. 5). In the 17 fish with standard lengths between 7.3 cm and 22.5 cm captured in Waterloo, the absolute intestinal length varied between 10 and 42 cm, the relative length between 1.2 and 1.56 (Fig. 5).

A comparison of the relative intestinal length of the fishes caught at the two sites revealed a significant difference ( $p < 0.0005$ ).

### 4. Discussion

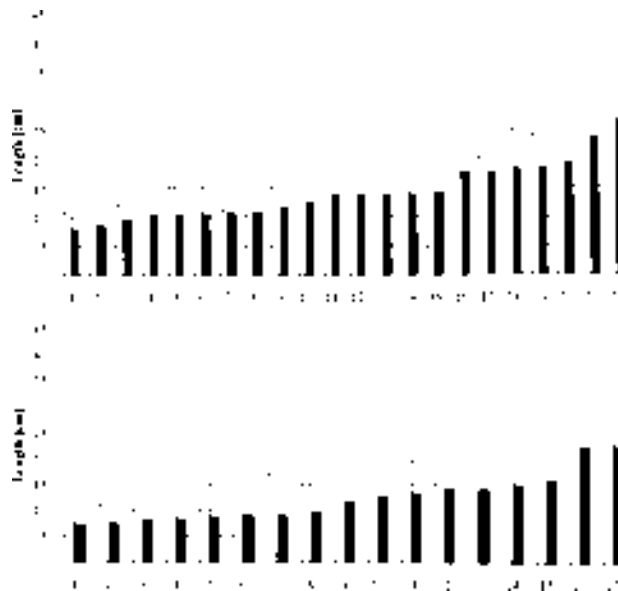
The beaches of Manzanilla and Waterloo were populated by a high number of *A.*

*microlepis* during the observed period. Fluctuation in their number might be explained by the fish's movement up and down the coast in their search for food. Thus, different schools were observed along the 100 m long observation sites at the beach. The different sizes of the individual fish as well as the different sizes of the schools support this assumption (unpublished).

The coast of Waterloo is characterised by muddy shallow water with a strong tide. During low tide water line recedes more than 100 m, uncovering a large region of slit. This substrate contains much organic matter and provides an ideal habitat for meio- and microbenthos organisms, which in turn serve as food for the Four-eyed Fish. At high tide the water nearly reaches the top of the beach and the surf zone very weak (see Kervath et al. 2001). Water temperature and salinity fluctuate because of the large area covered only by shallow water. The strong decrease in salinity during the rainy season was tolerated by the fish and may be caused by the increased flow of fresh water from the rivers.

**Fig. 5:** Length of the intestines (white) and standard length (black) of 22 *A. microlepis* from Manzanilla (at the top) and 17 *A. microlepis* from Waterloo (at the bottom). Fish are arranged according to their standard length (in cm).

**Abb. 5:** Darmlänge (weiß) und Standardlänge (schwarz) von 22 *A. microlepis* in Manzanilla (oben) und 17 *A. microlepis* in Waterloo (unten). Die Fische sind nach ihrer Standardlänge (in cm) geordnet.



Manzanilla has a sandy beach very common around the south and east coast in Trinidad. The tidal influence is relatively weak; during low tide the water line recedes only ca. 20 m. Because of the long flat dunes, surf zone is quite wide (Kervath et al. 2001). The organic content of the substrate is much lower than in Waterloo. The benthos fauna was dominated by the macrobenthic crayfish *E. portoricensis* and the bivalve *D. denticulata*, which appeared to serve as important or even main food source for *A. microlepis*. *E. portoricensis* is a surf zone dwelling anomuran, which lives in the wet sand, filtrating microscopically small particles out of the receding waves with their feather-like antennas. To maximise their feeding time, these crayfishes move up and down the beach with the tides (Nybakken 1993). Samples taken at the low water line did not contain any *E. portoricensis*, however, although the consistency of the soil was very similar to that at the high water line. Considering the animals' remarkable digging ability it is likely that they could have escaped while the sample was being taken, and that their absence in the low-water sample was simply coincidence. *D. denticulata*, a bivalve most common in the Caribbean, was often found in the low-tide water in Manzanilla.

Both beaches also differ in respect to several abiotic parameters of the water. The high pH-value (8.8) and the increased phosphate-content (0.3 mg/l) in Waterloo is most likely caused by pollution of the water by various fertilisers used in the intensive of sugar-cane farming close to the coast. Further, pollution may be caused by the petrochemical industry and the oil production in the Gulf of Paria. Aquarists describe *Anableps*-species as being omnivorous (e.g. Zurlo 1995), but studies of the feeding habits in the wild are rare and mostly anecdotal (Zahl 1977, Miller 1979, Wothke and Greven 1996,

Greven et al. 2001). According to them *A. anableps* and *A. dowi* feed primarily on insects, algae and benthos organisms such as amphipods, ostracodes, various „worms“, diatoms, etc. We have shown that the food spectrum of *A. microlepis* contains organisms of the eu- and sublittoral, crustaceans, mussels, several „worms“, diatoms and foraminiferans. Additionally, this fish take their food from the water surface including insects and even parts of terrestrial plants as was observed in Waterloo (Greven et al. 2001).

Fish captured in Waterloo contained hardly any particles larger than 2 mm in their food, whereas, on average, 50% of the intestinal content of fish caught in Manzanilla consisted of such particles. This portion contained mainly the aforementioned *E. portoricensis* and *D. denticulata*. Particles smaller than 2 mm were mostly fragments of crustaceans, again mainly belonging to *E. portoricensis*.

Intestinal samples from animals caught in Waterloo contained several meiobenthos organisms, namely ostracods, unidentifiable „worms“, and various algae. The predominant prey species found in fish from Manzanilla were not present in the intestines of any fish captured in Waterloo. The high amount of substrate in the intestines of fish from Waterloo was also conspicuous.

These results clearly show that *A. microlepis* uses different sources of food depending on the nature of their habitats. Fish from Manzanilla may selectively hunt crayfish and mussels, which dominate the macrobenthos fauna. The size of its prey increases according to the size of the fish. On the other hand, in Waterloo the fish feed upon insects and parts of plants in addition to fine grained organic slit. Zahl et al (1977) report the same on *A. anableps* in a similar habitat of the Suriname River, and mentioned a high proportion of „shore mud“ in the intestines of many specimens.



**Fig. 1:** Beach of Manzanilla at low tide.  
**Abb. 1:** Strand von Manzanilla bei Ebbe.



**Fig. 2:** Beach of Waterloo at high tide.  
**Abb. 2:** Strand von Waterloo bei Flut.

In many teleosts length of the gut is associated with the feeding habits and carnivorous species exhibit the shortest gut. Gut length depends upon the relationships between the components in the diet of omnivorous fishes (see among others Kapoor et al. 1975, Junger et al. 1985, Kramer and Bruyant 1995 a,b, Hugueny and Pouilly 1999). In addition, variation of intestine length occurs within the same species during ontogeny and within populations having different food supply. Although obtained by only rough measurements of intestines and using specimens of varying length, the difference in relative intestine length of both *A. microlepis*-populations was significant. This may be regarded as an effect of the different composition of the diet in the two populations examined. However, use of more elaborated methods, standardisation of the fish sizes as well as mass rather than length have been suggested for comparative purposes (e.g. Kramer and Bryant 1995 a,b).

*Anableps* species consume a great variety of food (e.g. Zahl 1977, Miller 1979, Zurlo 1995, Wothke and Greven 1998). Feeding behaviour was recently summarised by Greven et al. (2001) and appears to be related to the supply of food. In mangrove swamps or rivers the animals capture insects by jumping after them (e.g. midges) or engulf insects that have fallen into the water (e.g. ants, beetles) directly from the water surface. In shallow water under a strong tidal influence, the mud shore is an ideal source of food. The animals either dive to capture their food or they take it directly from the beach surface. However, when the fishes dive they will not exceed a time of 1 min (e.g. Wothke and Greven 1996). Zurlo (1995) observed a diving duration of no more than 5 to 6 s by *A. anableps* in the aquarium. In order to take up their food at beaches or ooze they let themselves carry onto the shore by waves. Once beached like this, they

take up mud from the shore (Zahl et al. 1977).

When they are carried onto the beach by waves, they move through the receding water with a serpentine motion in order to search for food. This is obviously the moment during which the animals feed. After that they let themselves carry back into the sea by the next wave (Zahl 1977, Greven et al. 2001). When the waves are flowing back out to sea, in Manzanilla the crayfish *E. portoricensis*, hidden in the sand, will stretch out its antennae and makes itself to easy prey for *A. microlepis*. Low intestine substrate content in the fish of Manzanilla may originate from *E. portoricensis* and *D. denticulata* captured by *A. microlepis* while trying to escape by digging themselves into the sand.

In Waterloo the feeding behaviour could be observed in more detail because of the weak surf zone and the short flight distance of the fish. Animals here allowed themselves to be carried onto the beach by small waves. The direction the fish were facing was almost always opposite the flow of water. This suggests that the fish were searching for insects or plants floating towards it. Between the waves the fish lie on the wet mud, covering the soil with their mouth. They may remain in this position on the mud for minutes at a time. The amount of time spent "beached" like this most likely depends on the food availability at the beach. The animal follow the water level with the tides. At absolute low tide the water line was too far away from the beach make precise observations about the feeding activities. It could not be determined whether the fish dove for food (see Greven 2001).

## References

- Greven, H., Götz, A., Kervath, S. 2001. Zur Nahrungsaufnahme von Vieraugenfischen, Gattung *Anableps*, pp. xx-xx. In: Verhalten der Aquarienfische (2) (Riehl, R., Greven,

- H., eds.). Birgit Schmettkamp Verlag, Bornheim (in press).
- Hugueny, B., Pouilly, M. 1999. Morphological correlates of diet in an assemblage of West African freshwater fishes. *J. Fish Biol.* 54, 1310-1325.
- Junger, H., Kotrschal, K., Goldschmid, A. 1989. Comparative morphology and ecomorphology of the gut in European cyprinids (Teleostei). *J. Fish Biol.* 34, 315-326.
- Kapoor, B.G., Smit, H., Verighina, J.A. 1975. The alimentary canal and digestion in teleosts. *Adv. Mar. Biol.* 13, 109-239.
- Kervath, S., Götz, A., Greven, H. 2001. Notes on actual and potential habitats of *Anableps microlepis* in Trinidad, West Indies. *Z. Fischkunde*, in press
- Kramer, D.L., Bryant, M.J. 1995a. Intestine length in the fishes of a tropical stream: 1- Ontogenetic allometry. *Environm. Biol. Fish.* 42, 115-127.
- Kramer, D.L., Bryant, M.J. 1995b. Intestine length in the fishes of a tropical stream: 2- Relationship to diet - the long and short of a convoluted tissue. *Environm. Biol. Fish.* 42, 129-141.
- Miller, R.R. 1979. Ecology, habits and relationship of the middle American Cuatro Ojos, *Anableps dowi* (Pisces, Anablepidae). *Copeia* 1979, 82-91
- Nybakken, J.W. 1993. *Marine Biology*. Harper Collins College Publishes, New York
- Schwassmann, H.O. 1971. Biological rhythms, pp. 371-428. In: *Fish Physiology* Vol. 6 (W.S. Hoar, D.J. Randall, eds.). Academic Press, New York
- Wothke, A., Greven, H. 1996. Wie fängt man Vieraugenfische? Freilandbeobachtungen an *Anableps microlepis* auf Trinidad. *Tetra-Informationen* 132, 18-22.
- Wothke, A., Greven, H. 1998. Freilandbeobachtungen an Vieraugenfischen, *Anableps anableps* (Anablepidae, Cyprinodontiformes), auf Trinidad. *Z. Fischkunde* 5, 59-75.
- Zahl, P.A., McLaughlin, J.A., Gomprecht, R.J. 1977. Visual versatility and feeding of the four-eyed fishes, *Anableps*. *Copeia* 1977, 791-793
- Zurlo, G. 1995. Zur Fortpflanzungsbiologie von Vieraugenfischen, pp. 165-172. In: *Fortpflanzungsbiologie der Aquarienfische* (Greven, H., Riehl, R. eds.). Birgit Schmettkamp Verlag, Bornheim.





## Auswirkungen resuspendierter Sedimente bei Staunispülungen auf einige Organe der Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*): Eine qualitative Studie

Effects of suspended solids from reservoir flushing on some tissues  
of rainbow trouts (*Oncorhynchus mykiss*): A qualitative study

Regina Petz-Glechner<sup>1</sup>, Robert A. Patzner<sup>1</sup> und Albert Jagsch<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Institut für Zoologie, Universität Salzburg, Hellbrunnerstr. 34, A-5020 Salzburg,  
e-mail: regina.petz@sbg.ac.at

<sup>2</sup>Bundesamt für Wasserwirtschaft, Institut für Gewässerökologie, Fischereibiologie  
und Seenkunde, Scharfling 18, A-5310 Mondsee

**Zusammenfassung:** Die Untersuchung beschäftigt sich mit den Auswirkungen erhöhter Konzentrationen von suspendierten Sedimenten auf die Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*). Ziel war es, eine Schwebstoffmenge zu ermitteln, die am Fisch keinerlei nachhaltige Schädigungen feststellen läßt. Um vergleichbare Ergebnisse zu erzielen und unerwünschte Parameter auszuschalten, wurden Versuche unter standardisierten Aquarienbedingungen durchgeführt. Variable Parameter waren Sedimentkonzentration und Expositionszeit. Wassertemperatur und Sauerstoffgehalt wurden während der Versuche konstant gehalten. Die verwendeten Sedimentkonzentrationen und Expositionszeiten sind vergleichbar mit Werten, wie sie bei realen Spülungen auftreten. Die getesteten Sedimentkonzentrationen lagen zwischen 2,5 und 80 g/l; die Mehrzahl der Versuche wurde im Bereich zwischen 10 g/l und 50 g/l durchgeführt. Die Expositionszeiten variierten zwischen 1 h und 48 h. Nach der Exposition wurden Kiemen, Epidermis und Cornea licht- und rasterelektronenmikroskopisch untersucht und auftretende Veränderungen mit einer Kontrollgruppe verglichen. Während bis zu einer Sedimentkonzentration von 50 g/l weder an der Epidermis noch an der Cornea lichtmikroskopisch nachweisbare Veränderungen auftraten, zeigten sich an den Kiemen bereits bei geringen Schwebstoffkonzentrationen und niedrigen Expositionszeiten deutliche Veränderungen. An der Epidermis konnten nur bei hohen Konzentrationen (80 g/l, lokal bei 50 g/l) Schädigungen festgestellt werden. Die Veränderung an den Kiemen wird als Vergrößerung der Schleimzellen sichtbar. Als Schutz vor mechanischen Verletzungen durch die feinen und scharfkantigen Sedimente wird vom Kiemenepithel vermehrt Schleim produziert. Die Fische sind dadurch in der Lage, ihre Kiemen gegen geringe bis mittlere Sedimentkonzentrationen über mehrere Stunden effektiv zu schützen. Im Anschluß werden Empfehlungen für Staunispülungen aus fischökologischer Sicht diskutiert.

Schlüsselwörter: Sediment, Kraftwerk, Staunispülung, Regenbogenforelle, Kiemen, Histologie, Rasterelektronenmikroskopie

**Summary:** The effects of increased concentrations of suspended sediments on rainbow trouts (*Oncorhynchus mykiss*) were studied in order to assess concentration and exposure time combinations, which do not lead to sustained damages. The experiments were conducted under standardized laboratory conditions in an aquarium in order to control environmental param-

ters. A special experimental apparatus was constructed for this. Water temperature and content of oxygen were kept constant. Two different kinds of sediments were tested. Concentrations of suspended sediments between 2.5 and 80 g/liter and exposure times between 1 and 48 h were used. These concentrations and exposure times are comparable to figures encountered during flushing of reservoirs in Austria. Immediately after the exposure to suspended solids, gills, epidermis and cornea were taken and investigated with the light- and scanning electron microscope. Unexposed fish were used as controls. Up to a concentration of 50 g/l neither epidermis nor cornea showed obvious damages. The epidermis was damaged by high concentrations (80 g/l, sometimes 50 g/l). Gills, however, were already affected by low concentrations and short exposure times. This effect is an enlargement of mucous cells. The mucus is apparently produced to protect gills from the tiny mineral particles. This enables the fish to endure low to moderate concentrations of sediments for several hours. Advices for flushing of reservoirs are discussed from a fish-ecological point of view.

Key words: sediment, turbidity, reservoir flushing, rainbow trout, gills, histology, scanning electron microscopy

## 1. Einleitung

Wasserkraft ist eine der wichtigsten Energiequellen. Speicher und Stau greifen in die Wasserführung eines Gewässers und somit auch in die Dynamik des Sedimenttransports ein. Erosionsmaterial aus dem Einzugsgebiet wird größtenteils in den Speichern abgelagert. Auch in Fluß-Stauräumen kommt es durch die verstärkte Sedimentation zu einer zunehmenden Verlandung. Durch die Reduktion des Nutzvolumens von Speichern und Stauen und durch die Gefahr, daß die Sedimente wichtige Einrichtungen (z.B. Grundablaß der Staumauer, Triebwasserfassung) verlegen, ist es notwendig, in regelmäßigen Abständen diese Sedimente durch Spülung zu entfernen. Dadurch kommt es im Unterwasser neben anderen Auswirkungen zu einem starken Anstieg der Sedimentkonzentration. Die gravierenden Folgen für die Biozönose des Gewässers sind vor allem auf die hohen Konzentrationen suspendierter Sedimente und auf die drastische Änderung der Strömungssituation zurückzuführen.

Immer wieder kommt es zu Diskussionen über Fischsterben oder Schädigungen der Fische durch erhöhte Trübstofffrachten in Folge von Stauraumspülungen. Das

Wissen über die Folgen dieser Stauraumspülungen auf die Gewässerorganismen ist aber gering (Gray und Ward 1982, Hesse und Newcomb 1982, Gerster und Rey 1994). Die meisten Studien beziehen sich auf die Problematik der Stauraumverlandung, Sedimentation und abiotische Faktoren (u.a. Westrich 1988, Vischer 1996a, b). Obwohl der Einfluß von Wassertrübung auf Fische schon mehrmals untersucht wurde (u.a. Wallen 1951, Cordone und Kelley 1961, Slanina 1962, Bruton 1985, Lloyd 1985, Redding et al. 1987, Newcombe und McDonald 1991), sind Fragen nach für Fische kritischen Sedimentkonzentrationen und Expositionszeiten in Hinblick auf Stauraumspülungen bisher nur unzulänglich beantwortet worden.

Ziel vorliegender Untersuchung ist die Ermittlung einer für die Fische in jeder Hinsicht unschädlichen Konzentration an suspendierten Sedimenten, also einer Konzentration, die keine nachhaltigen Auswirkungen auf den Fisch hat. Die Berücksichtigung dieser Konzentration durch Kraftwerksbetreiber soll ermöglichen, bei künftigen Stauraumspülungen die Anforderungen der Fischfauna soweit wie möglich zu berücksichtigen (Petz-Glechner et al. 1999).

## 2. Material und Methoden

Um vergleichbare Ergebnisse zu erzielen und unerwünschte Parameter auszuschalten, wurden Versuche unter standardisierten Bedingungen durchgeführt. Es wurde eine Anlage konstruiert, die es erlaubt, Fische unter definierten Trübstoffkonzentrationen zu halten (Petz-Glechner et al. 1999). Variable Parameter waren dabei Sedimentkonzentration und Expositionszeit (Tab. 1). Wassertemperatur und Sauerstoffgehalt wurden konstant gehalten. Als Fischart wurde die Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*) gewählt. Die Mehrzahl der Versuche wurde an dreisömmrigen Forellen durchgeführt, fallweise wurden auch einsömmrige Tiere herangezogen. Die getesteten Sedimentkonzentrationen und Expositionszeiten sind eng mit Werten korreliert, wie sie bei realen Spülungen auftreten (Ganahl, pers. Mitteilung).

Die verwendeten Sedimente stammen aus dem Speicher Margaritze (Großglockner-Gebiet, Österreich) und dem Speicher Bolgenach (Vorarlberg, Österreich). Das Sediment aus dem Speicher Margaritze ist sehr feinkörnig (Gletscherschluff) (Abb. 1).

Die rasterelektronenmikroskopische Untersuchung der Sedimentprobe zeigte, daß die Partikel extrem scharfkantig sind (Abb. 1). Die Hauptfraktion im Körnungsbereich ist kleiner als 0,063 mm. Die organische Substanz liegt unter einem halben Prozent. Das Sediment aus dem Speicher Bolgenach ist ebenfalls sehr feinkörnig, jedoch weniger scharfkantig. Das Sediment wurde in einem Wärmeschrank getrocknet, gesiebt und dem Wasser zugegeben.

Pro Versuchsdurchgang wurden fünf (Langzeitversuche) bis 20 Fische verwendet. Stündlich (bei Versuchsdauer bis zu 4 h) oder alle zwei Stunden wurden zwei Fische für die weitere Untersuchung entnommen. Nach der Exposition wurden Kiemen, Epidermis und Cornea dieser Fische licht- und rasterelektronenmikroskopisch untersucht und auftretende Veränderungen mit Kontrolltieren verglichen.

Für die Rasterelektronenmikroskopie wurden die Gewebeproben in Neutralformal nach Lillie fixiert, nach der Kritischen-Punkt-Methode getrocknet, mit Gold bedampft und in einem Rasterelektronenmikroskop der Firma Cambridge untersucht.

Tab. 1: Sediment-Konzentrationen und Expositionszeiten. M = Sediment Margaritze, B = Sediment Bolgenach.

Tab. 1: Sediment concentrations and exposition times. M - sediment Margaritze, B - sediment Bolgenach.

Konzentration	Sediment	Adultfische Expositionszeit (h)	Juvenilfische Expositionszeit (h)
2,5 g/l	M	12; 24	24; 48
5 g/l	M	1; 2; 3; 4; 12; 24	1; 2; 3; 4; 24
10 g/l	M	1; 2; 4; 5; 12; 24	1; 2; 3; 4; 24
	B	1; 2; 4; 6; 8	-
20 g/l	M	1; 2; 4; 6; 8	1; 2; 3; 4
	B	1; 2; 4; 6; 8	-
35 g/l	M	1; 2; 3; 4	1; 2; 3; 4
50 g/l	M	1; 2; 3; 4; 6; 7	-
80 g/l	M	0,5; 1; 1,5; 2	-

Für die Lichtmikroskopie wurden die Proben in Neutralformal nach Lillie fixiert, in Paraplast eingebettet, ca. 7 µm dick geschnitten, mit Trichromfärbung nach Goldner gefärbt und in Eukitt eingebettet. Zum Teil wurde Schleim mit PAS nachgewiesen.

### **3. Ergebnisse**

#### **3.1. Kiemen**

An den Kiemen zeigen sich bereits bei geringen Schwebstoffkonzentrationen und niedrigen Expositionszeiten deutliche Veränderungen. Bei Sedimentkonzentrationen zwischen 10 und 50 g/l sind jedoch keine konzentrationsbedingten Unterschiede in der Reaktion der Kiemen feststellbar. Im Rasterelektronenmikroskop sind mit Ausnahme von einzelnen Sedimentpartikeln zwischen den Sekundärlamellen keine Veränderungen erkennbar (Abb. 2).

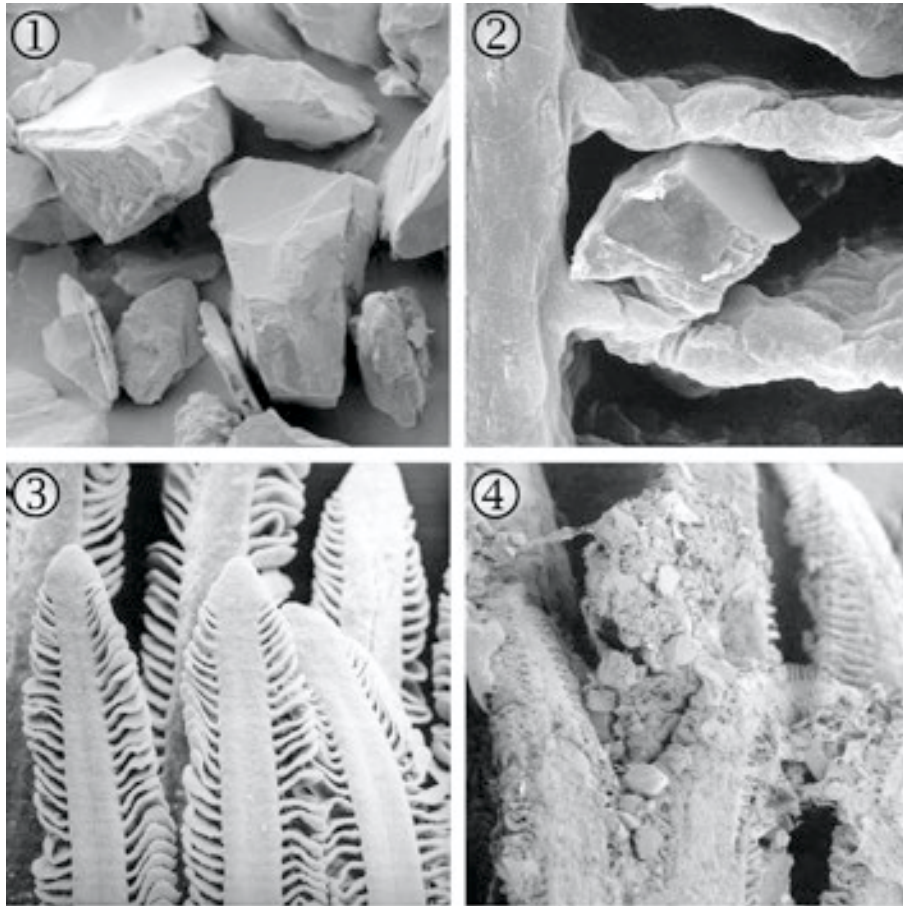
Erst bei höheren Konzentrationen (fallweise bei 50 g/l; generell bei 80 g/l) traten Schädigungen der Kiemenoberfläche auf, die sowohl im Lichtmikroskop als auch im Rasterelektronenmikroskop erkennbar sind. Bei einer Sedimentkonzentration von 80 g/l sind die Zwischenräume zwischen den Sekundärlamellen schließlich vollständig mit einem „Konglomerat“ aus Schleim und Sedimentpartikeln gefüllt (Abb. 3, 4). Die Schleimmenge ist groß und sowohl zwischen den Primärlamellen als auch zwischen den Sekundärlamellen sichtbar. Als Schutz vor mechanischen Verletzungen durch die feinen und scharfkantigen Sedimente wird bereits bei geringen Konzentrationen vermehrt Schleim produziert, was sich in einer starken Vergrößerung der Schleimzellen an den Primärlamellen bemerkbar macht (Abb. 5, 6). Die Reaktion wurde an adulten und juvenilen Regenbogenforellen gleichermaßen beobachtet.

#### **3.2. Epidermis und Cornea**

Bis zu einer Sedimentkonzentration von 50 g/l findet man weder an der Epidermis noch an der Cornea nachweisbare Veränderungen. Bei 50 g/l treten an der Epidermis lokale Schädigungen auf, und ab Konzentrationen von 80 g/l werden an Epidermis und Cornea intensive Schädigungen in Form von abschlüpfenden Epithelzellen festgestellt. Von der Epidermis lösen sich Zellen (Abb. 7, 8) stellenweise bis zur Basallamelle ab.

#### **3.3. Mortalität**

Die Mortalität der Versuchsfische war sehr gering. Konzentrationen von 5, 10 und 20 g/l hatten über einen Zeitraum von 8 h keine Ausfälle zur Folge. Auch 35 g/l wurden 4 h lang problemlos toleriert. Bei einer Konzentration von 50 g/l (20 Fische) waren nach sieben Stunden noch alle Fische am Leben. Allerdings zeigten sich Einbußen in der Vitalität der Tiere. In klarem Wasser trat jedoch eine rasche Erholung ein. Lediglich bei der Konzentration von 80 g/l war der schlechte Zustand der adulten Fische optisch bereits nach einer halben Stunde erkennbar. Nach zwei Stunden betrug die Mortalität 100 %. Die Kiemen der Fische, die während der Versuche verendeteten, waren stets völlig mit Sediment bedeckt. Die Kiemen der überlebenden Fische waren unabhängig von Sedimentkonzentration und Expositionszeit fast frei von Sediment. Jungfische erwiesen sich generell als widerstandsfähiger als Adultfische. Es war kein Ausfall zu verzeichnen, und die Tiere machten nach Versuchsende durchwegs einen vitalen Eindruck.



**Abb. 1:** Sediment aus dem Speicher Margaritze. Man beachte die scharfen Kanten der Partikel. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme. x 180.

**Fig. 1:** Sediment of the Margaritze-reservoir. Note the sharp edges of the particles. Scanning electron micrograph. x 180.

**Abb. 2:** Kieme, Sedimentkonzentration 35 g/l, Expositionszeit 3 h. Vereinzelt Sedimentpartikel zwischen den Sekundärlamellen. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme. x 720.

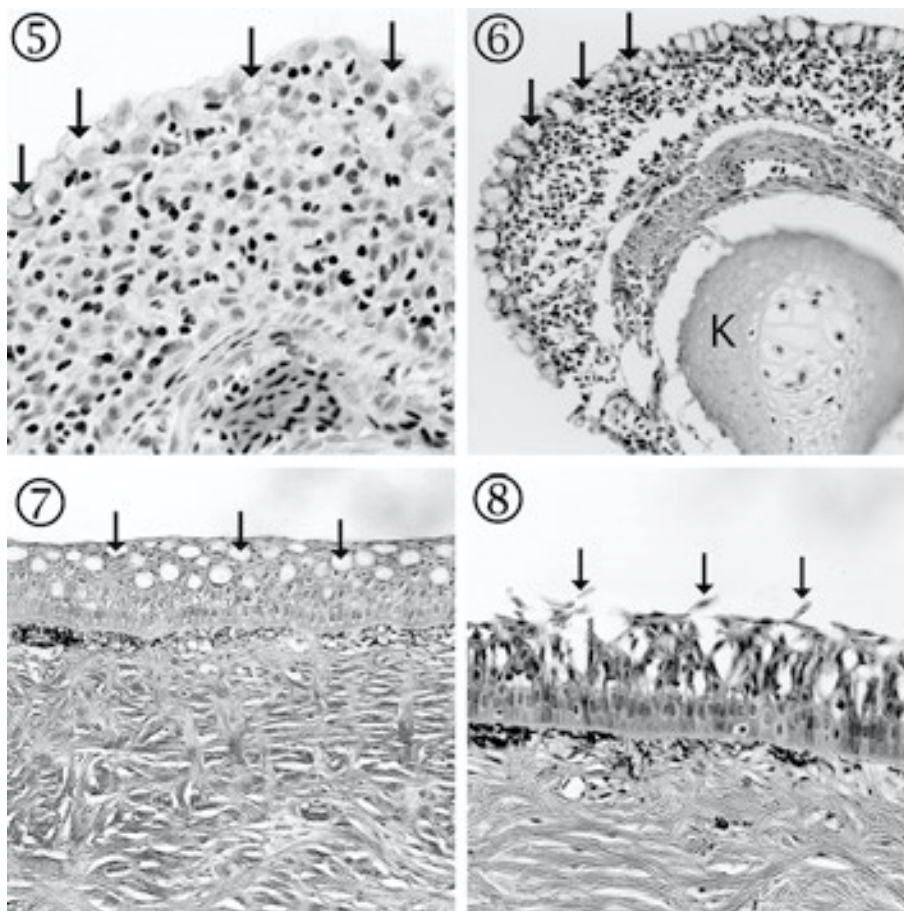
**Fig. 2:** Gill, sediment concentration 35 g/l, exposure time 3 h. Occasional sediment particles between the secondary lamellae. Control group. Scanning electron micrograph. x 720.

**Abb. 3:** Kieme, Enden der Primärlamellen. Kontrollgruppe. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme. x 50.

**Fig. 3:** Gill, end of the primary lamellae. Control group. Scanning electron micrograph. x 50.

**Abb. 4:** Kieme, Sedimentkonzentration 80 g/l, Expositionszeit 1,5 h. Die Kiemen sind völlig von Schleim und Sediment verklebt; schwere Schädigungen. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme. x 100.

**Fig. 4:** Gill, sediment concentration 80 g/l, exposure time 1,5 h. The gills are completely clogged with mucus and solids; severe damages. Scanning electron micrograph. x 100.



**Abb. 5:** Kieme, Querschnitt durch eine Primärlamelle. Kontrollgruppe. Pfeile zeigen auf die Schleimzellen. x 1800.

**Fig. 5:** Gill, cross section through a primary lamellae. Control group. Arrows show mucous cells. x 1800.

**Abb. 6:** Kieme, Querschnitt durch eine Primärlamelle. Sedimentkonzentration 10 g/l, Expositionszeit 2 h. Das Epithel der Primärlamelle ist von zahlreichen Schleimzellen (Pfeile) erfüllt. K = knorpeliger Kiemenstrahl. x 1000.

**Fig. 6:** Gill, cross section through a primary lamellae. Sediment concentration 10 g/l, exposure time 2 h. The epithelium of the primary lamellae is covered with mucous cells (arrows). K = cartilaginous gill bar. x 1000.

**Abb. 7:** Haut, Querschnitt durch einen unbeschuppten Teil in der Kopfregion. Kontrollgruppe. x 700.

**Fig. 7:** Skin, cross section through a not scaled part in the head region. Control group. x 700.

**Abb. 8:** Haut, Querschnitt in der Kopfregion. Sedimentkonzentration 80 g/l, Expositionszeit 2 h. Schwere Schädigung der Epidermis (Pfeile). x 1000.

**Fig. 8:** Skin, cross section in the head region. Sediment concentration 80 g/l, exposure time 2 h. Severe damages of the epidermis (arrows). x 1000.

## 4. Diskussion

### 4.1. Morphologische und physiologische Auswirkungen

Die Versuche ergaben, daß nach einer Expositionszeit von wenigen Stunden bei Konzentrationen zwischen 10 g/l und 50 g/l kaum konzentrationsbedingte Unterschiede bezüglich der Reaktion der Fischkiemen vorliegen. Das ist dadurch erklärbar, daß sich die Fische durch eine verstärkte Schleimproduktion effektiv gegen die scharfen Sedimentpartikel schützen. Erst nach längerer Expositionszeit oder bei sehr hohen Sedimentkonzentrationen kommt es zum Versagen des Schutzes durch den Schleim. Die Sekundärlamellen der Kiemen von Regenbogenforellen ohne Streßbelastung weisen an ihrer Oberfläche keinerlei Schleim auf (Handy und Eddy 1991). Schleimabsonderung an den Kiemen sind Reaktionen auf verschiedene Umwelteinflüsse (Übersicht bei Mallat 1985, vgl. auch McCahon et al. 1987, Handy und Eddy 1989, Reynolds et al. 1989, Audet und Wood 1993, Cardoso et al. 1996, Berntssen et al. 1997, Dutta et al. 1998, Munday und Hallegraff 1998). Generell wird Schleimabsonderung an Fischkiemen als Reaktion auf eine Streß-Situation gesehen.

Pickering und Macey (1977) untersuchten die Zunahme der oberflächlichen Schleimzellen der Haut von Seesaiblingen (*Salvelinus alpinus*) nach wiederholtem Hantieren und wiesen darauf hin, daß eine Gewöhnung der Reizung der Epidermis auftreten kann, da der maximale Anstieg der Schleimzellenzahl erst nach einer Woche erreicht wurde. Das heißt, es gibt neben einer raschen Abgabe von Schleim aus akutem Anlaß (unmittelbare Schutzfunktion) auch eine Gewöhnung und längerfristig eine Anpassung an den vermehrten Schleimbedarf in Form einer Zunahme der Schleimzellen.

Die Auswirkungen suspendierter Sedimente auf die Fischkiemen sind mit der Atemrate (und somit mit Wassertemperatur und Sauerstoffgehalt) korreliert. Die Effizienz der Atmung sinkt unter Bedingungen erhöhter Sedimentkonzentrationen und wird durch eine erhöhte Atemfrequenz ausgeglichen (Horkel und Pearson 1976). Je höher die Atemrate, desto öfter kommt die Kiemenoberfläche mit den suspendierten Sedimenten in Kontakt und desto mehr Auswirkungen sind daher zu erwarten. Für den Fisch ergibt sich dadurch das Problem, daß durch erhöhte Atemfrequenz auch der Kontakt mit den Sedimenten im Atemwasser vermehrt wird. Der Schleim, der von Fischen als Reaktion auf Umwelteinflüsse produziert wird, weist eine starre, zähe Konsistenz auf. Dadurch wird die Schutzfunktion verstärkt, der Abtransport mit dem Wasser allerdings erschwert (Lichtenfels et al. 1996). Bei verstärkter Belastung wird durch den Schleim die Atmung behindert, Sedimentpartikel bleiben im Schleim stecken. Die Schleimmasse wird immer dicker, bis die Fische ersticken. Eine Fusion der Sekundärlamellen und Verdickung des respiratorischen Epithels, wie sie nach lang andauernder Sedimentbelastung beobachtet wurden (Herbert und Merckens 1961, Herbert et al. 1961, Alabaster 1972, Mwase et al. 1998), trat nicht auf. Phagozytierte Sedimentpartikel, wie sie von Martens und Servizi (1993) nach einer Expositionszeit von vier Tagen im Kiemenepithel verschiedener Salmonidenarten nachgewiesen wurden, konnten ebenfalls nicht festgestellt werden.

Bei unseren Versuchen ergaben sich keine nennenswerten Unterschiede in der Empfindlichkeit von Jung- und Adultfischen. Jungfische wirkten nach Beendigung der Versuche allerdings eher unbeeinflusst und vital. Bei Newcombe und

Jensen (1996) erscheinen die Auswirkungen auf juvenile Salmoniden ebenfalls weniger drastisch als auf adulte. Viele Autoren bemerken jedoch, daß Jungfische und vor allem Brut gegenüber suspendierten Sedimenten wesentlich empfindlicher sind als ältere Fische (Einsele 1963, Sorensen et al. 1977, Reynolds et al. 1989, Servizi und Martens 1991).

#### 4.2. Einfluß der Gewässerstruktur

Bei der Beurteilung der Auswirkung erhöhter Sedimentfracht auf Fische muß man die natürliche Belastung eines Gewässers berücksichtigen. Wie man weiß, kann bei Fischen auch die Gewöhnung eine gewisse Rolle bezüglich der Toleranz spielen (Bisson und Bilby 1982). Nur wenige Gewässer sind völlig klar und ohne mitgeführte Sedimentpartikel. Meist liegt eine mehr oder weniger hohe, natürliche Konzentration vor, die je nach Jahreszeit und Wasserführung auch stark schwanken kann.

Eine intakte Ökomorphologie der Gewässer kann die negativen Einflüsse einer Staumspülung mindern. Für Fische sind vor allem Unterstände nötig, in denen sie Schutz vor dem Sediment, vor allem aber vor der plötzlich erhöhten Wasserführung und Strömung finden. Jungfische sind, wie die Ergebnisse dieser Studie zeigen, keinesfalls anfälliger gegenüber hohen Sedimentkonzentrationen als adulte Individuen. Sie sind allerdings bei Hochwasser stärker auf strömungsberuhigte Zonen und Unterstände angewiesen. Daher resultiert ihre Gefährdung bei Spülungen mehr in einem Mangel an Ausweichstellen und Unterständen als in der hohen Sedimentkonzentration. Daraus ergibt sich die dringende Forderung zur Restrukturierung der Gewässer. Vor allem müssen Unterstände geschaffen werden, die den Fischen bei hoher Wasserführung Zuflucht bieten können. In Ab-

wesenheit starker Strömung werden wahrscheinlich auch relativ hohe Konzentrationen an suspendierten Sedimenten kurzfristig leichter ertragen. Außerdem müssen Nebengewässer wieder angebunden werden, um den Fischen einen Aufstieg und somit ein Ausweichen zu ermöglichen. Eine Wiederherstellung des Fließkontinuums ermöglicht es schlußendlich den Fischen, die dennoch durch Strömung abgetrieben wurden, ihren früheren Lebensraum wieder zu besiedeln.

#### 4.3. Empfehlungen für Staum- und Speicherspülungen

Vorliegende Untersuchungsergebnisse belegen, daß Spülungen, die nur kurze (1 bis 2 h) Spitzenkonzentrationen bis zu 35 g/l aufweisen, von Regenbogenforellen problemlos toleriert werden. Für Sedimentkonzentrationen von 10 bis 20 g/l konnten 4 h als Grenzwert festgestellt werden. Längere Expositionszeit führt zu beginnenden Schädigungen der Kiemenoberfläche. Werte von 50 g/l haben schon nach kurzer Zeit lokale Schädigungen der Kiemen zur Folge. Bei Konzentrationen bis zu 50 g/l kann jedoch, wenn die Einwirkung nur kurz war (1 bis 2 h) von einer Regeneration der geschädigten Gewebe ausgegangen werden. Höhere Werte (im Versuch 80 g/l) führen bereits nach 30 min zu nachhaltigen Schädigungen des Kiemenepithels. Lang andauernde Belastung sollte 10 g/l (maximal 12 h) nicht überschreiten. Sedimentkonzentrationen von 5 g/l und darunter sind auch über einen längeren Zeitraum (24 h) unbedenklich. Die Beschaffenheit des Sediments (Korngröße, Struktur der Partikel, Scharfkantigkeit, organischer Anteil etc.) spielt eine große Rolle bei der Beurteilung der Auswirkung auf den Fisch. Eine Sedimentanalyse sollte daher vor jeder Spülung erfolgen. Die oben angegebenen Empfehlungen haben nur Gültigkeit, wenn



1. ein ausreichender Sauerstoffgehalt des Wassers während der gesamten Spülung gewährleistet ist;
2. Strukturen (Fischunterstände, strömungsberuhigte Zonen, Seitengewässer) vorhanden sind, die den Fischen ein Ausweichen aus der Hauptströmung ermöglichen.

Vermutlich ist nicht die erhöhte Sedimentkonzentration an sich, sondern ihre Kombination mit einer ungewohnt starken Strömung für die Fischfauna ein Problem. In Abwesenheit starker Strömung werden relativ hohe Konzentrationen an suspendierten Sedimenten ertragen.

Die Festlegung von genauen Grenzwerten ist insofern problematisch, als während eines einmal eingeleiteten Spülvorgangs kaum mehr eine Beeinflussung des Ablaufs möglich ist. Mangels brauchbarer Alternativen werden dennoch immer wieder Grenzwerte vorgeschrieben, die unbedingt auf das jeweilige Gewässer abgestimmt sein müssen. Auch Zeitpunkt und Frequenz der Spülungen müssen für jedes Gewässer individuell bestimmt und untersucht werden. Generell ist eine größere Häufigkeit von Spülungen anzustreben. Bei einer jährlichen Spülung ist naturgemäß die zu erwartende Sedimentkonzentration viel geringer als bei mehrjährigen Intervallen.

### Danksagung

Die Untersuchung wurde von der Austrian Hydro Power AG (Verbund) finanziert, wofür wir uns herzlich bedanken möchten. Für fachliche Diskussion danken wir besonders Dipl.-Ing. Paul Ganahl, Dipl.-Ing. Johannes Riegler und Dr. Herta Heger. Mag. Hubert Gassner sei für die Konstruktion der Versuchsanlage herzlich gedankt und den Mitarbeitern der Fischzucht Kreuzstein (Mondsee) für ihre Unterstützung bei der Versuchsdurchführung. Für technische Hilfe bedanken wir

uns bei Dr. Wolfgang Petz, Frau Heidrun Langer und Mag. Christine Lehner.

### Literatur

- Alabaster, J. S. 1972. Suspended solids and fisheries. Proc. Roy. Soc. London. B 180, 395-406.
- Audet, C., Wood, C. M. 1993. Branchial morphological and endocrine responses of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) to a long-term sublethal acid exposure in which acclimation did not occur. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 50, 198-209.
- Berntssen, M. H. G., Kroglund, F., Rosseland, B. O., Wendelaar Bonga, S. E. 1997. Responses of skin mucous cells to aluminium exposure at low pH in Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54, 1039-1045.
- Bisson, P. A., Bilby, R. E. 1982. Avoidance of suspended sediment by juvenile coho salmon. North Am. J. Fish. Manag. 4, 371-374.
- Bruton, M. N. 1985. The effects of suspensoids on fish. Hydrobiol. 125, 221-241.
- Cardoso, E. L., Chiarini-Garcia, H., Ferreira, R. M. A., Poli, C. R. 1996. Morphological changes in the gills of *Lophiosilurus alexandri* exposed to un-ionized ammonia. J. Fish Biol. 49, 778-787.
- Cordone, A. J., Kelley, D. W. 1961. The influence of inorganic sediment on the aquatic life of streams. California Fish Game 47, 189-228.
- Dutta, H. M., Roy, P. K., Singh, N. K., Adhikari, S., Munshi, J. D. 1998. Effect of sublethal levels of malathion on the gills of *Heteropneustes fossilis*: Scanning electron microscopic study. J. Environm. Pathol., Toxicol. Oncol. 17, 51-63.
- Einsele, W. 1963. Schwere Schädigungen der Fischerei und der biologischen Verhältnisse im Mondsee durch Einbringung von lehmig-tonigem Berg-Abraum. Der spezielle Fall und seine allgemeinen Lehren. Österreichs Fischerei 16, 1-9.
- Gerster, S., Rey, P. 1994. Ökologische Folgen von Stauraumspülungen. Schriftenreihe Umwelt Nr. 219, Hrsg.: Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft (BUWAL), Bern.
- Gray, L. J., Ward, J. V. 1982. Effects of sedi-

- ment releases from a reservoir on stream macroinvertebrates. *Hydrobiol.* 96, 177-184.
- Handy, R. D., Eddy, F. B. 1989. Surface absorption of aluminium by gill tissue and body mucus of rainbow trout, *Salmo gairdneri*, at the onset of episodic exposure. *J. Fish Biol.* 34, 865-874.
- Handy, R. D., Eddy, F. B. 1991. The absence of mucus on the secondary lamellae of unstressed rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *J. Fish Biol.* 38, 153-155.
- Herbert, D. W. M., Merckens, J. C. 1961. The effect of suspended mineral solids on the survival of trout. *Int. J. Air Wat. Poll.* 5, 46-55.
- Herbert, D. W. M., Alabaster, J. S., Dart, M. C., Lloyd, R. 1961. The effect of china-clay wastes on trout streams. *Int. J. Air Wat. Poll.* 5, 56-74.
- Hesse, L. W., Newcomb, B. A. 1982. Effects of flushing Spencer Hydro on water quality, fish, and insect fauna in the Niobrara River, Nebraska. *N. Am. J. Fish. Managem.* 2, 45-52.
- Horkel, J. D., Pearson, W. D. 1976. Effects of turbidity on ventilation rates and oxygen consumption of green sunfish, *Lepomis cyanellus*. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1, 107-113.
- Lichtenfels, A. J. F. C., Lorenzi-Filho, G., Guimarães Macchione M., Saldiva, P. H. N. 1996. Effects of water pollution on the gill apparatus of fish. *J. Comp. Path.* 115, 47-60.
- Lloyd, D. S. 1985. Turbidity in freshwater habitats of Alaska. A review of published and unpublished literature relevant to the use of turbidity as a water quality standard. Alaska Department of Fish and Game, Juneau.
- Mallat, J. 1985. Fish gill structural changes induced by toxicants and other irritants: a statistical review. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42, 630-648.
- Martens, D. W., Servizi, J. A. 1993. Suspended sediment particles inside gills and spleens of juvenile Pacific salmon (*Oncorhynchus* 'p.). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50, 586-590.
- McCahon, C. P., Pascoe, D., McKavanagh, C. 1987. Histochemical observations on the salmonids *Salmo salar* L. and *Salmo trutta* L. and the ephemeropterans *Baetis rhodani* (Pict.) and *Ecdyonurus venosus* (Fabr.) following a simulated episode of acidity in an upland stream. *Hydrobiol.* 153, 3-12.
- Munday, B. L., Hallegraff, G. M. 1998. Mass mortality of captive southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*) in April/May 1996 in Boston Bay, South Australia: A complex diagnostic problem. *Fish Pathol.* 33, 343-350.
- Mwase, M., Viktor, T., Norrgren, L. 1998. Effects on tropical fish of soil sediments from Kafue River, Zambia. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 61, 96-101.
- Newcombe, C. P., MacDonald, D. D. 1991. Effects of suspended sediments on aquatic ecosystems. *N. Am. J. Fish. Manag.* 11, 72-82.
- Newcombe, C. P., Jensen, J. O. 1996. Channel suspended sediment and fisheries. A synthesis for quantitative assessment of risk and impact. *N. Am. J. Fish. Manag.* 16, 693-727.
- Petz-Glechner, R., Patzner, R. A., Jagsch, A. 1999. Wassertrübe und Fische. Auswirkungen resuspendierter Sedimente aus Speichern auf die Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*). *Schriftenreihe Forschung im Verbund* 57, 1-122.
- Pickering, A. D., Macey, D. J. 1977. Structure, histochemistry and the effect of handling on the mucous cells of the epidermis of the char *Salvelinus alpinus* (L.). *J. Fish Biol.* 10, 505-512.
- Redding, J. M., Schreck, C. B., Everest, F. H. 1987. Physiological effects on coho salmon and steelhead of exposure to suspended solids. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 116, 737-744.
- Reynolds, J. B., Simmons, R. C., Burkholder, A. R. 1989. Effects of placer mining discharge on health and food of Arctic grayling. *Water Resources Bull.* 25, 625-635.
- Servizi, J. A., Martens, D. W. 1991. Effect of temperature, season, and fish size on acute lethality of suspended sediments to coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48, 493-497.
- Slanina, K. 1962. Beitrag zur Wirkung mineralischer Suspensionen auf Fische. *Wasser und Abwasser, Band 1962 "Beiträge zur Gewässerforschung"* III, 1-11.
- Sorensen, D. L., McCarthy, M. M., Middlebrooks, E. J., Porcella, D. B. 1977. Suspended and dissolved solids effects on freshwater biota: a review. Technical Report EPA-600/3-77-042.
- Vischer, D. (Hrsg.) 1996a. Verlandung von Stauseen und Stauhaltungen. Sedimentprobleme in Leitungen und Kanälen. Tagungs-

- band - Mitteilungen 142 der VAW, ETH Zürich.
- Vischer, D. (Hrsg.) 1996b. Verlandung von Stauseen und Stauhaltungen. Sedimentprobleme in Leitungen und Kanälen. Tagungsband - Mitteilungen 143 der VAW, ETH Zürich.
- Wallen, I. E. 1951. The direct effect of turbidity on fishes. Bull. Oklahoma Agricult. Mech. College 48, 1-27.
- Westrich, B. 1988. Fluvialer Feststofftransport - Auswirkungen auf die Morphologie und Bedeutung für die Gewässergüte. R. Oldenbourg Verlag, München, Wien.



## ***Nannostomus marginatus mortenthaleri* new subspec. from Peru (Teleostei: Lebiasinidae)**

### ***Nannostomus marginatus mortenthaleri*, eine neue Unterart von Peru (Teleostei: Lebiasinidae)**

Hans-Joachim Paepke<sup>1</sup> and Kai Arendt<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, Institut für  
Systematische Zoologie, Invalidenstrasse 43, D-10115 Berlin

<sup>2</sup>Walpurgisstrasse 13, D-38350 Helmstedt

**Summary:** A new subspecies of *Nannostomus marginatus* Eigenmann, 1909 is described from the Rio Nanay basin of the departamento Loreto, Peru. The new subspecies differs from the subspecies *N. marginatus picturatus* Hoedeman, 1954 in having 19-22 scales in the lateral scale series instead of only 17-19. The new subspecies can be distinguished from *N. marginatus marginatus* known up to now by up to 2 teeth on each maxillary bone. Tricuspid teeth with the median cusp longest predominate teeth with more cusps. Furthermore, adult males are distinguished by a broad red area between the primary and secondary horizontal stripe extending from the tip of the snout to the base of the caudal fin, including the upper half of the iris. All of the three dark horizontal stripes are strong and distinctive. The primary horizontal stripe of adult males extends ventrally up to the posterior half of the anal fin base. There is no black margin along the anterior edge of the anal fin as in *N. marginatus marginatus* and in *N. marginatus picturatus*. In contrast, in *N. marginatus mortenthaleri* the last ray of the anal fin and therefore the posterior edge of the anal fin is black. The anterior part of the dorsal fin of the males is white near the base and red at the tip. All dorsal fin rays are partially black creating dark streaks on the fin. The last rays of the pelvic fin and the anal fin are also black creating dark borders at the respective parts of the fins.

**Key words:** Lebiasinidae, *Nannostomus*, new subspecies, nomenclature

**Resumo:** Se describe una nueva subespecie de *Nannostomus marginatus* Eigenmann, 1909, de la región del Rio Nanay en el Departamento do Loreto, Peru. La nueva subespecie se distingue de la única subespecie descrita, *N. marginatus picturatus* Hoedeman, 1954, por un mayor número de escamas en la fila longitudinal (19-22 en vez de 17-19). Se diferencia de todos los representantes conocidos de *N. marginatus marginatus* por la existencia de hasta 2 dientes maxilares en cada lado de la cabeza, la predominancia de dientes tricuspides sobre los tetra, quinta o sextocúspides, y una coloración muy diferente. Los machos adultos tienen una coloración roja intensa entre la franja longitudinal primaria (media) y la secundaria (superior). El rojo intenso abarca la zona media del hocico y la mitad superior del iris, y se superpone a ambas franjas longitudinales oscuras que terminan en la base de la aleta caudal. La franja longitudinal primaria oscura llega a la base posterior de la aleta anal, lo que no ocurre en la especie nominal. En machos la parte anterior de la aleta dorsal tiene coloración blanco-rojo brillante. Todos los rayos de las aletas dorsales tienen una coloración negra parcial, por lo cual aparece una configuración rayada oscura. En contraste con los representantes conocidos de la especie, en esta subespecie, el último (interno) rayo de la aleta ventral y el último rayo de la aleta anal son de color negro, por lo que en esta zona las aletas aparecen con bordes negros.

**Palabras claves:** Lebiasinidae, *Nannostomus*, nueva subespecie, nomenclatura

**Zusammenfassung:** Eine neue Unterart des Zwergziersalmers, *Nannostomus marginatus* Eigenmann, 1909, wird aus dem Einzugsbereich des Rio Nanay im Departement Loreto, Peru, beschrieben. Die neue Unterart unterscheidet sich von der einzigen zuvor beschriebenen Subspezies *N. marginatus picturatus* Hoedeman, 1954 durch höhere Schuppenzahlen in der Längsreihe (19-22 anstatt 17-19) und insgesamt von allen bisher bekannten Vertretern der Nominatform *N. marginatus marginatus* durch das Vorkommen von 0-2 Zähnen auf jedem Maxillare, das Vorherrschen von dreispitzigen gegenüber vorwiegend vier-, fünf- bzw. sechsspitzigen Zähnen und insbesondere durch eine stark abweichende Färbung. Adulte Männchen sind zwischen der primären (mittleren) dunklen Längsbinde und der sekundären (obersten) Längsbinde intensiv rot gefärbt. Das kräftige Rot schließt den mittleren Schnauzenbereich und die obere Irishälfte ein und überlagert auf der Schwanzflossenbasis die dort endenden beiden dunklen Längsbinden. Die primäre dunkle Längsbinde trifft bereits auf die hintere Basis der Afterflosse; bei der Nominatform ist dies nicht der Fall. Die Rückenflosse ist bei den Männchen im vorderen Bereich leuchtend weiß-rot gefärbt. Alle Rückenflossenstrahlen sind partiell schwarz gefärbt, wodurch ein dunkles Strichmuster entsteht. Im Unterschied zu den bisher bekannten Vertretern der Art sind bei *N. marginatus mortenthaleri* der letzte (innerste) Bauchflossenstrahl und der letzte Afterflossenstrahl schwarz gefärbt, so daß sich in diesen Bereichen schwarze Flossenränder ergeben. Bei *N. marginatus mortenthaleri* ist also nicht der Vorderrand der Afterflosse schwarz gesäumt - wie bei *N. marginatus marginatus* und *N. marginatus picturatus* -, sondern der Hinterrand.

Schlüsselwörter: Lebiasinidae, *Nannostomus*, neue Unterart, Nomenklatur

## 1. Introduction

In March 2000 a new pencil fish of the genus *Nannostomus* was found in Peru by Martin Mortenthaler, which is not mentioned in the check list of the freshwater fishes of Peru by Ortega and Vari (1986). The beautiful species was introduced as an ornamental fish in Germany in June of the same year. The first importer was the company Aquarium Dietzenbach. Because of its glorious colouration the new ornamental fish has been much admired by hobbyists. Meanwhile it was reproduced first in captivity by Friedrich in Bielefeld. After its import to Germany the new fish aroused sensation, and its identity and possible relationships have been discussed in aquaristic journals (Bitter 2000; Bork 2001; Hoffmann and Hoffmann 2001; Römer 2001). Following our studies the new fish is shown to be closely related to *Nannostomus marginatus marginatus* Eigenmann, 1909 and is here described as a new subspecies of that species.

## 2. Material and methods

### 2.1. Holotype

MUSM 17719, greatest male of the type series (Fig. 1, p. 141); SL 28.5 mm; greatest body depth 7.4 mm; depth of caudal peduncle 3.5 mm; length of caudal peduncle 4.3 mm; snout tip to origin of dorsal fin 15.0 mm; snout tip to origin of anal fin 21.7 mm; head length 7.6 mm; eye diameter 2.6 mm; bony interorbital 2.2 mm; dorsal fin rays ii,8; anal fin rays iii,9; pectoral fin rays i,10 (left), i,9 (right); pelvic fin rays i,7; caudal fin rays 19; scales in lateral series 20; transverse scale rows 5 1/2; precaudal vertebrae 18; caudal vertebrae 16; locus typicus: Peru, departamento of Loreto, province of Maynas (previously the province of Iquitos), administrative district of Santa Maria, small tributary of Rio Nanay at the village of Alvarenga (before Puerto Alianza), about 130 km (air distance) west of Iquitos, 74° 25' 40" W, 3° 31' 10" S, coll. Martin Mortenthaler 2000.



**Fig. 1:** Holotype of *N. marginatus mortenthaleri* new. subspec.

**Abb. 1:** Holotypus von *N. marginatus mortenthaleri* nov. subspec.

**Fig. 5:** Initial phase of nocturnal colouring of a female of *N. marginatus mortenthaleri*.

**Abb. 5:** Anfangsphase der Nachtfärbung eines Weibchens von *N. marginatus mortenthaleri*.



**Fig. 2:** Brook near the village of Alvarenga, Rio Nanay drainage, Peru, locus typicus of *N. marginatus mortenthaleri*.

**Abb. 2:** Bach nahe des Dorfes Alvarenga, Nebenfluß des Rio Nanay, Peru, Typenfundort von *N. marginatus mortenthaleri*.



**Fig. 3:** Adult male of *N. marginatus mortenthaleri*.

**Abb. 3:** Erwachsendes Männchen von *N. marginatus mortenthaleri*.



**Fig. 4:** Female of *N. marginatus mortenthaleri*.  
**Abb. 4:** Weibchen von *N. marginatus mortenthaleri*.



**Fig. 6:** Advanced phase of nocturnal colouring of a male of *N. marginatus mortenthaleri*.  
**Abb. 6:** Spätere Phase der Nachtfärbung eines Männchens von *N. marginatus mortenthaleri*.  
**Fig. 7:** *N. marginatus marginatus* (male and female).  
**Abb. 7:** *N. marginatus marginatus* (Männchen und Weibchen).



**Fig. 8:** Initial phase of nocturnal colouring of *N. marginatus marginatus*.  
**Abb. 8:** Anfangsphase der Nachtfärbung von *N. marginatus marginatus*.  
**Fig. 9:** Advanced phase of nocturnal colouring of *N. marginatus marginatus*.  
**Abb. 9:** Spätere Phase der Nachtfärbung von *N. marginatus marginatus*.



## 2.2. Paratypes

MUSM 17720, 3 (20.6, 24.4 and 26.1 mm SL); ZMB 33228, 4 (21.9, 23.6, 25.8, and 27.4 mm SL); ZMB 33229, 6 stained and partially damaged (20.9, 25.0, 25.2, 25.3, 26.3 and 26.5 mm SL); MTD 24773, 3 (21.5, 22.9 and 27.3 mm SL). Same dates as the holotype.

## 2.3. Material for comparison

*Nannostomus marginatus marginatus* Eigenmann, 1909: ZMB 17849, 1 “cotype”, Maduni River, British Guiana, coll. Eigenmann, and 10 specimens from unknown locality without catalog numbers; *Nannostomus trifasciatus* Steindachner, 1876: ZMB 21323, 1 specimen, British Guiana, coll. Vogt; *Nannostomus beckfordi* Günther, 1872: ZMB 19642, 1 specimen Suriname, coll. Heller; ZMB 19708, 2 specimens, Paramaribo, coll. Heller; *Nannostomus vittatus* (Ahl, 1934). (= *N. trifasciatus* Steindachner, 1876): ZMB 20791, 5 syntypes, Para, leg. Schreitmüller.

Methods of counts, measurements and colour pattern terminology are the same as those described by Weitzman (1966) and Weitzman and Cobb (1975). However, measurements are given in mm and (except for head proportions) in % of standard length. The first number of the measurements is the arithmetical mean, numbers in brackets are the range. Differentiation between trunk and caudal vertebrae was carried out as described by Helfman et al. (1997). The scanning electron microscope examinations of the teeth were made with a „JSM 6300”. Abbreviations: MUSM = Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima (Peru); ZMB = Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Institut für Systematische Zoologie, Berlin (Germany); MTD-F = Staatliches Museum für Tierkunde, Fischsammlung, Dresden (Germa-

ny). Figures 3-9 (pp. 141-142) and 13-15 by K. Arendt, figure 2 (p. 141) by M. Morenthaler, figures 1 and 16 by H.-J. Paepke and figures 10-12 by E. Wäsch.

## 3. Results

### 3.1. Diagnosis

A relatively deep bodied member of the genus *Nannostomus* Günther, 1872 with a deep caudal peduncle. Body depth about 25.5 to 29.0 % of standard length, and minimum depth of caudal peduncle about 11.4 to 14.1 % of standard length. Premaxillary with 7 to 9, maxillary with 0 to 2 and dentary with 8 to 11 teeth on each side. Teeth tri- to tetracuspoid, conical or tricuspid in the maxillary. Primary, secondary and tertiary horizontal stripes well developed. Nocturnal oblique bands and permanent blotches absent. Scales in lateral series 19 to 22, usually 21. Perforated lateral line scales 0 to 1. Total vertebrae 32 to 34. Gill rakers 5-8 + 11-13. Adipose fin absent. Principal caudal fin rays 10/9, 10 terminating posteriorly in dorsal lobe, 9 in ventral lobe. Anal fin of male not modified. Eye about 115 % of bony interorbital width. Conspicuous because of the beautiful red colour of adult males.

### 3.2. Description

Body elongate, robust, compressed posteriorly. Greatest depth between posterior tip of apressed pectorals and anterior base of dorsal fin. Standard length 24.8 (20.7-28.5) mm; greatest body depth 26.7 (25.5-29.0); depth of caudal peduncle 12.5 (11.4-14.1), length of caudal peduncle (including both sexes) 14.2 (12.5-16.4); snout tip to origin of dorsal fin 51.9 (49.8-54.5); snout tip to origin of anal fin 73.8 (70.9-76.1), all measurements as % of SL. Head obtuse in vertical and horizontal profiles. Head in standard length 26.4

(25.6-28.3); eye in head 35.4 (32.8-37.1); snout in head 24.4 (21.3-27.4); bony interorbital in head 30.6 (25.4-35.0).

Premaxillary with 7 to 8 (in two cases 9) teeth on each side, predominantly tricuspid, sometimes tetracuspoid; largest cusp just medial to lateral cusps in tricuspid teeth; the largest cusp in tetracuspoid teeth is that of the medial cusps which is near the angle of the jaws (Fig. 10). Replacement teeth present. Maxillary with 0-2 small, conical or tricuspid teeth on each side (Fig. 11). We examined 8 right and 7 left maxillary bones of 8 specimens, and we found 6 times 0 teeth, 4 times 1 tooth and 5 times 2 teeth (mean: 1.07). Outer tooth row of dentary with 8 to 11 tricuspid, rarely tetracuspoid teeth on each side (Fig. 12). A second row composed of small teeth absent. Gill rakers in five stained specimens 9-13 + 5-8.

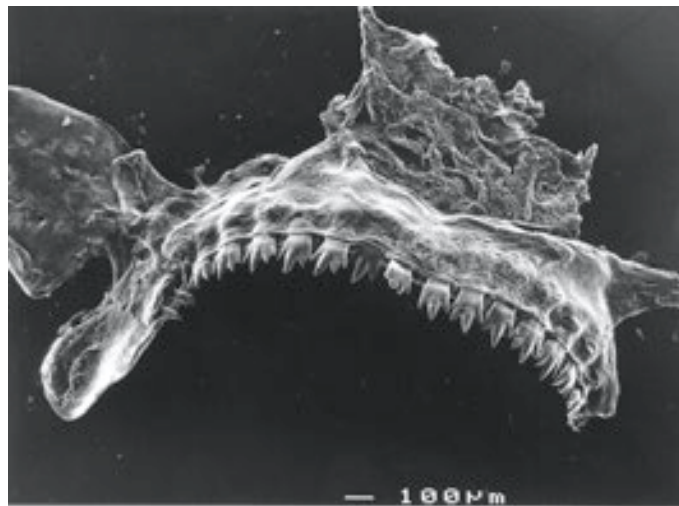
Dorsal fin rays ii,8; anal fin rays ii-iii,8-9; pectoral fin rays i,9 to i,11; pelvic fin rays ii,7 (rarely i,7). Adipose fin absent in all specimens examined. Caudal fin with principal rays 10/9; distal tips of all ray elements of the first 10 principal rays in upper caudal lobe. Lower caudal lobe containing the remaining 9 principal rays. Anal fin of males and females alike; rays of male's anal fin not modified.

Radial grooves of scales in third horizontal series lying below dorsal fin shown in fig. 16. Posterior field with 1 to 3 radial grooves. Dorsal and ventral field each with 1 radial groove and anterior field with 3 to 5 radial grooves. Scales in lateral series 21 (19-22); 0 or 1 perforated lateral line scales; 5.5 to 6 transverse scale rows; 9 to 10 scales in median predorsal series. Total number of vertebrae in 13 specimens 32 to 34: 1 with 32 vertebrae, 7 with 33, and 5 with 34 vertebrae. Precaudal vertebrae 17.8 (17-18); caudal vertebrae 15.5 (15-16). Outlines of the Sagitta of paratype 1 (SL 26.5 mm), shown in figure 16. The sagitta is 0.57 mm long and 0.31 mm high.

*Colour in alcohol* (Fig. 1, p. 141): A black stripe from posterior tip of head to anterior base of dorsal fin. Remaining field of anterior back between that stripe and secondary horizontal stripe light brown. Primarily horizontal stripe black, beginning on tip of lower jaw, across the eye, the 4<sup>th</sup> and 5<sup>th</sup> infraorbital and the opercle. Primarily horizontal stripe then continuing from under fleshly opercular flap posteriorly over lower portion of third scale row, complete fourth scale row, and upper portion of fifth scale row to terminate on anterior part of lower caudal fin lobe. Between posterior part of primarily horizontal stripe and posterior base of anal fin with a dark pigmented connection in adult males. Primary horizontal stripe covers the lower quarter of caudal peduncle. Second horizontal stripe black, beginning on tip of upper jaw, extending above eye and above opercular bone through first lateral scale row and upper part of second lateral scale row to upper portion of caudal fin base. The back behind the dorsal fin is very dusky but not as dark as the neighbouring secondary horizontal stripes on each side. Tertiary horizontal stripe beginning at same point of lower jaw as primary horizontal stripe. Tertiary horizontal stripe also black, passing lower parts of infraorbitals 1, 2 and 3, interopercle and subopercle, base of pectoral fin, base of pelvic fin, lower portion of fifth and upper part of sixth lateral scale row to terminate on anus. Posterior parts of the tertiary horizontal stripes of the left and right side of the body meet each other on the area between ventral fin bases and anus, causing a black triangle on that area (Fig. 15). Tertiary horizontal stripe is most conspicuous on lower part of head. A broad, pale area between primary and secondary horizontal stripe extending from eye to posterior margin of hypural fan. A narrow area between primary horizontal stripe and tertiary horizontal stripe also pale. This area extends from posterior rim of the eye to the anteri-

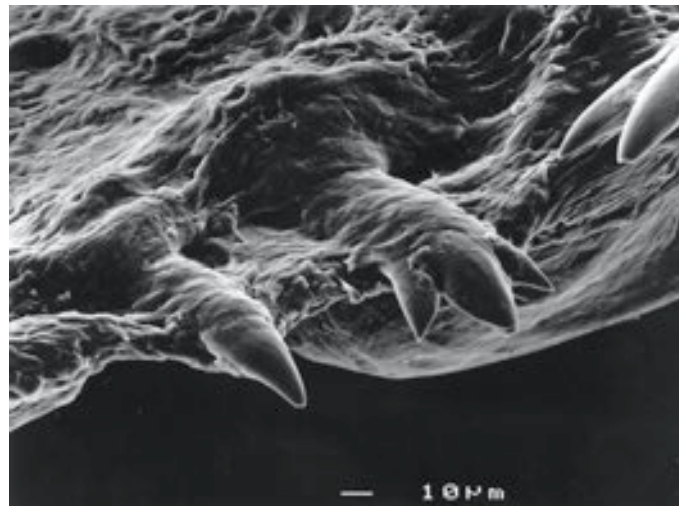
**Fig. 10:** Premaxillary of *N. marginatus mortenthaleri* with 14 tri- and tetracuspid teeth, and right maxillary with two small teeth.

**Abb. 10:** Praemaxillare von *N. marginatus mortenthaleri* mit 14 drei- bis vierspitzigen Zähnen und rechtes Maxillare mit zwei kleinen Zähnen.



**Fig. 11:** Right maxillary of *N. marginatus mortenthaleri* with one conical and one tricuspid tooth (see Fig. 10).

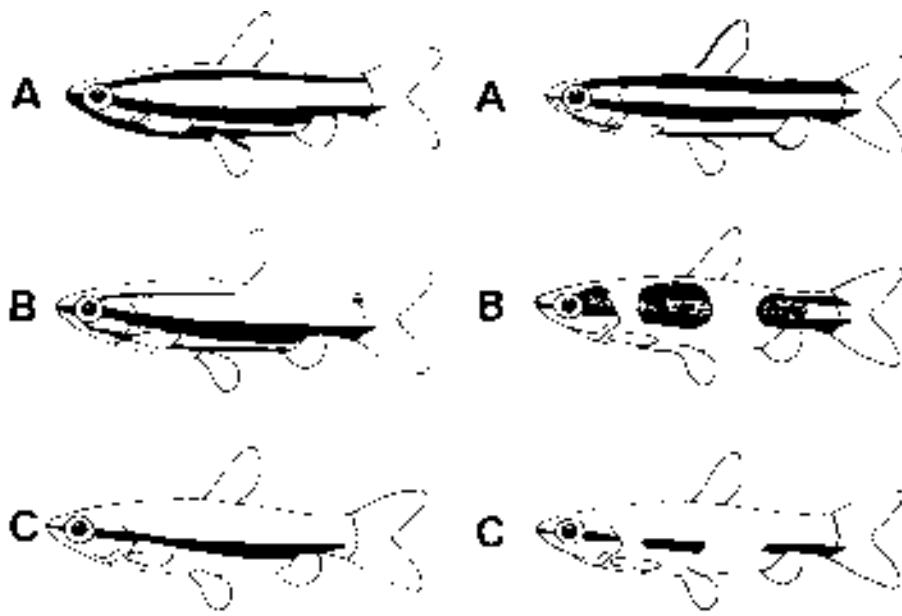
**Abb. 11:** Rechtes Maxillare von *N. marginatus mortenthaleri* mit einem konischen und einem dreispitzigen Zahn (vgl. Abb. 10).



**Fig. 12:** Left dentary of *N. marginatus mortenthaleri* with nine mostly tricuspid teeth

**Abb. 12:** Linkes Dentale von *N. marginatus mortenthaleri* mit neun überwiegend dreispitzigen Zähnen.





**Fig. 13:** Expression of horizontal stripes of *N. marginatus mortenthaleri*. (A) Colouring over the day, (B) initial phase of nocturnal colouring, (C) advanced phase of nocturnal colouring.

**Abb. 13:** Ausprägung der horizontalen Streifen von *N. marginatus mortenthaleri*. (A) Färbung während des Tages, (B) beginnende Phase der Nachtfärbung, (C) spätere Phase der Nachtfärbung.

or part of anal fin base. Pectoral fin translucent; pelvic fin same except for last ray, which is very dark. Anal fin pale to translucent with a very dark last ray. Anterior part of caudal fin pale with ends of the primary and secondary horizontal stripes, posterior part translucent, posterior edges of the fin lobes scattered by melanophores. All rays of dorsal fin partially dark, with at least a scattering of melanophores, fin membrane on anterior part white, on distal part translucent.

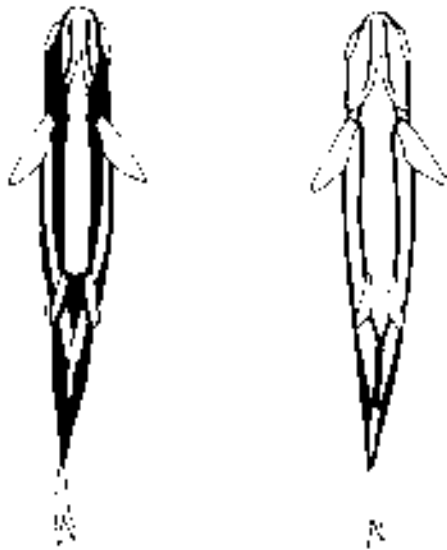
*Colour in life* (Fig. 3-6, pp. 141-142). The colour of aquarium specimens which were captured at the locus typicus is as follows: Primary, secondary, and tertiary horizontal stripes as well as the narrow stripe on



**Fig. 14:** Expression of horizontal stripes of *N. marginatus marginatus*. (A) Colouring over the day, (B) initial initial phase of nocturnal colouring, (C) advanced phase 1 of nocturnal colouring, (D) advanced phase 2 of nocturnal colouring.

**Abb. 14:** Ausprägung der horizontalen Streifen bei *N. marginatus marginatus*. (A) Färbung am Tage, (B) zu Beginn der Nacht, (C) fortgeschrittene Phase I während der Nacht, (D) fortgeschrittene Phase II während der Nacht.

the foreback between posterior tip of head and dorsal fin as described in colour in alcohol but much more prominent. Primary horizontal stripe extends to posterior half of anal fin base of adult males. Primary horizontal stripe is bordered above and below by two narrow stripes which are intensely red. The upper red stripe extending from tip of upper jaw to hypu-



**Fig. 15:** Ventral view of *N. marginatus mortenthaleri* (left) and *N. marginatus marginatus* (right).

**Abb. 15:** Bauchansicht von *N. marginatus mortenthaleri* (links) und *N. marginatus marginatus* (rechts).

ral fan and crossing the upper half of iris. The lower red stripe extending from posterior pectoral fin base to anterior part of anal fin base. Remaining field between primary and secondary horizontal stripes very broad, in adult males conspicuously brick-red, in subadult males and females gold to silver-coloured. Field between the red bordered primary horizontal stripe and tertiary horizontal stripe silver as for belly and lower part of head.

*Dorsal fin of males:* Proximal half of fin membranes between the first three to four dorsal rays intensely white, distal tip of fin red, forming a remarkable signal presumably with interspecific significance. Remaining fin membranes translucent. All rays partially black, causing irregular, vertical dark stripes on the fin. *Dorsal fin of females:* Membranes between the first two to three fin rays red, forming a narrow red anterior edge of the fin.

Remaining rays more or less dusky but not as dark as in males, membranes between them translucent.

*Anal fin:* Anterior part red, posterior part more pink; last ray forms a conspicuous black stripe at the rear edge of the fin.

*Caudal fin:* Anterior part in adult males red. Red overlies the ends of the primary and secondary horizontal stripes on the caudal fin base which are visible in subadult males and females. Posterior part of fin translucent in both sexes. Distal tips of the rays of the dorsal and anal lobes pigmented dark.

*Pelvic fins:* Second ray near the base and last ray completely black; other rays with some small dark pigmentation; rest of fin red to pink, in subadult males and females more translucent. Pectoral fins translucent, fin rays with some dark pigmentation.

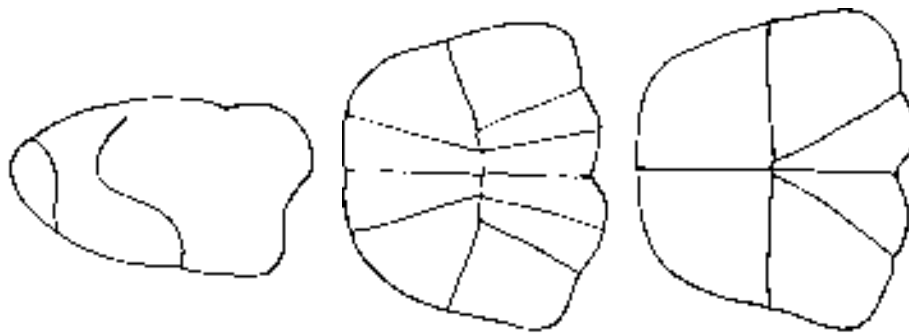
There are several phases of a nocturnal colouring (or diurnal colour patterns in the sense of Géry 1977): Primary horizontal stripe in all phases present, not interrupted. Secondary horizontal stripes in the first phase only on the anterior part of the body maintained, in second phase completely absent. Tertiary horizontal stripe in the first phase of nocturnal colouring present, in the second phase completely absent. Red colour of the males fade.

### 3.3. Etymology

The subspecific name *mortenthaleri* is chosen after Martin Mortenthaler, the owner of the Aquarium Rio Momon SRL., Iquitos, Brazil, and collector of the subspecies of *Nannostomus* herein described as new.

### 4. Discussion

According to Weitzman (1966), Weitzman and Cobb (1975), Weitzman (1978), Fernandez and Weitzman (1987) and Zarske (1987) there are about fifteen to sixteen *Nannostomus* species described yet. Among



**Fig. 16:** Sagitta of *N. marginatus mortenthaleri* (left), two scales with radial growes (right).  
**Abb. 16:** Sagitta von *N. marginatus mortenthaleri* (links), zwei Schuppen mit Radialfurchen (rechts).

them there are only three species and one subspecies having a colour pattern with three dark horizontal stripes, and thus having an external similarity with the fish described here as new subspecies. These are the „species pair” *N. trifasciatus* Steindachner, 1876 and *N. erythrurus* (Eigenmann, 1909) - as accepted by Géry (1977) -, furthermore, *N. marginatus marginatus* Eigenmann, 1909, and *N. marginatus picturatus* Hoedeman, 1954. *Nannostomus trifasciatus* [synonym: *N. vittatus* (Ahl, 1934)] is a low bodied, elongate species, having 26 to 27 lateral line scales and 35 to 36 vertebrae (Weitzman 1966). The same is in the case of *N. erythrurus* (Eigenmann, 1909) which is considered by Weitzman (1966) as subspecies of *N. trifasciatus*. Therefore they are not identical with the subspecies described here. In contrast the subspecies *Nannostomus marginatus picturatus* from Suriname was described as having only 17-19 lateral line scales, which are too few for it to be identical with the new subspecies *mortenthaleri*. On the other hand there are similarities with the typical *Nannostomus marginatus*, which is characterized by Weitzman (1966) as being widespread and polymorphic in a large area from British Guiana and the lower Amazon river to Columbia. Similarities are body size and shape, numbers of fin rays, scales and vertebrae,

as well as some basic patterns of colouration (mentioned above). As observed by H. Göbner (pers. comm.), a male of the new subspecies showed courtship behaviour in company with aquarium specimens of *N. marginatus marginatus* from an unknown locality. Our impression is that the new fish is a borderline case between the categories species and subspecies. In view of the high variability of the dwarf pencilfish mentioned above, we conclude that the new fish falls within the range of the remarkable species variation of *Nannostomus marginatus*. But because of some peculiarities, the new fish needs - at least - subspecific status.

Our claim that the new fish should be considered as a new subspecies of *N. marginatus* is based primarily on the teeth: There are 0 to 2 conical to tricuspid teeth on each maxillary (Fig. 11). This character is very conspicuous, because members of the genus *Nannostomus* are - beside some exceptions - characterized by only one maxillary tooth on each side (Weitzman 1964). The exceptions are *N. nitidus* Weitzman, 1978 where the maxillary is toothless (Weitzman 1978) and *N. marginatus marginatus* as far as known till now. Among many specimens of *N. marginatus marginatus* studied and listed by Weitzman (1966) only a single specimen from

Brazil, Para, Lagoa Grande (SU 50219), with only one conical tooth on one side was found. In other words, maxillary teeth are very rare in *N. marginatus* in contrast to the new subspecies. Furthermore members of *N. marginatus marginatus* are characterized by 6 to 7 premaxillary teeth on each side, quinque-, tetra- or tricuspid, by 7 to 8 dentary teeth in the first row of each side, quinque- to sexcuspid, posterior tooth conical, bicuspid or tricuspid, and also by 6 to 7 teeth in the second tooth row of the dentary (Weitzman 1966). In *N. marginatus mortenthaleri* we found 7 to 8 (in two cases 9) mostly tricuspid, sometimes tetracuspid teeth in each half of the premaxillary and 8 to 9 (in one case 10 and in one case 11) mostly tricuspid, rarely tetracuspid teeth in each half of the dentary. A secondary tooth row in the dentary was not visible. Altogether the total number of teeth in *N. marginatus mortenthaleri* is somewhat higher than in typical *N. marginatus*. Furthermore tricuspid teeth with the central cusp largest are most prevalent in *N. marginatus mortenthaleri* while the teeth of typical *N. marginatus* are often characterized by more (and often uniform) cusps. In *N. marginatus* from an unknown locality we found mostly quinque- to sixcuspid teeth, with all cusps of the same size.

In addition, the new subspecies differs from typical *N. marginatus* in colour pattern: The anterior part of the dorsal fin of males of *N. marginatus mortenthaleri* shows white-red signals, that of females a narrow red border which are clearly visible (Fig. 3, 4, pp. 141-142), and which are missing in *N. marginatus marginatus*. Furthermore there are irregular, dark pigmented parts of all rays of the dorsal fin. By comparison the dorsal fin of a typical *N. marginatus* shows only a red spot in the midanterior region (Fig. 7). Additionally the last ray of the pelvic fins of the new subspecies is black and forms a

dark inner border of the fin, while the last ray of the anal fin is also black creating a rear border of the fin. The broad primary horizontal stripe is not running in a straight line to the lower border of the caudal peduncle but extends to the posterior base of the anal fin (Fig. 13). The tertiary horizontal stripes of both sides of the body meet each other and form a dark triangle between the ventral fin bases and the anus (Fig. 15). In contrast in *N. marginatus marginatus* the tertiary horizontal stripe runs separate on each body side between the ventral fin bases and the anus and extends to the anterior border of the anal fin, causing a characteristic black margin along the anterior edge of that fin which is missing in *N. marginatus mortenthaleri* (Fig. 14, 15). These are also independent characters of the new subspecies. However, the most striking character of *N. marginatus mortenthaleri* is the beautiful red field between the primary and the secondary horizontal stripe of adult males. This red colour includes the upper half of the iris and also the middle part of the snout. Furthermore the red colour overlies the ends of the primary and secondary horizontal stripes on the base of the caudal fin (Fig. 3). In contrast to *N. marginatus marginatus* which is monomorphic coloured in both sexes the new subspecies shows a remarkable relation between social position of the individual and its colouring. The nocturnal colouring is also different from that of typical *N. marginatus*. In *N. marginatus mortenthaleri* the primary horizontal stripe remains complete during the night and shows no interruptions as it is in *N. marginatus marginatus* (Fig. 5, 6, 13 B, 13 C). In contrast the primary (and secondary) horizontal stripe of aquarium specimens of *N. marginatus marginatus* shows two remarkable interruptions in the first phase of the nocturnal colour-

ring (Fig. 8, 9, 14 B, 14 C). In the advanced phase of nocturnal colouring they are completely absent (Fig. 14 D).

Other characters are not so important for a differentiation between the new subspecies and other members of *N. marginatus*, but they may be listed as follows. Total number of vertebrae 32-34 (mostly 33 and 34) instead of 31-33 in *N. marginatus marginatus*; precaudal vertebrae 17-18 instead of 17-19; caudal vertebrae 15-16 instead of 13-14; scales in lateral line 19-22 (mostly 21) instead of 21-23, and scales in median predorsal series 9-10 instead of 10 in *N. marginatus marginatus*.

### Acknowledgements

We are very grateful to Martin Mortenthaler, Hans-Joachim Wott, both Iquitos, and Thomas Grosse, Berlin/Potsdam, for providing us with specimens of the new subspecies and with informations about the type locality. We are also very grateful to Dr. Elke Wäsch, Berlin, Vera Heinrich, Berlin, Dipl. med. Karin Klug, and Miss Wehrwach, Potsdam, for preparing REM photographs, x-ray photographs, photographs and drawings of the new species. We also would like to thank Dr. Jason Dunlop, Berlin, for improving the English version of the text and Prof. Dr. Susi Koref-Santibanez, Santiago (Chile), for preparing the Spanish summary. Last but not least we wish to thank Prof. Dr. Hartmut Greven, Düsseldorf, and Dr. Axel Zarske, Dresden, for their helpful comments to the manuscript.

### Literature

Bitter, F. 2000. *Nannostomus* spec. Aquaristik aktuell 9, 11.  
Bork, D. 2001. Der Purpurziersalm. Das Aquarium 35, 29-31.  
Eigenmann, C. H. 1909. I. Reports on the expedition to British Guiana of the Indiana University and the Carnegie Museum, 1908.

Some new genera and species of fishes from British Guiana. Ann. Carnegie Mus. 6, 4-54.  
Fernandez, J. M., Weitzman, S. H. 1987. A new species of *Nannostomus* (Teleostei: Lebiasinidae) from near Puerto Ayacucho, Rio Orinoco drainage, Venezuela. Proc. Biol. Soc. Washington 100, 164-172.  
Géry, J. 1977. Characoids of the world. T. F. H. Publications, Inc., Neptune City.  
Helfman, G. S., Collette, B. B., Facey, D. E. 1997. The diversity of fishes. - Blackwell Science, Malden, Massachusetts, 1-672.  
Hoedeman, J. J. 1954. Notes on the Ichthyology of Suriname (Dutch Guiana). 3. A new species and two new subspecies of *Nannostomidi* from the Suriname river. Beaufortia 4, 81-89.  
Hoffmann, P., Hoffmann, M. 2001. Roter Zwergziersalm? Aquar. Terr. Z. (DATZ) 54 (3), 6.  
Ortega, H., Vari, R. 1986. Annotated checklist of the freshwater fishes of Peru. Smithsonian. Contrib. Zool. 437, iii+25.  
Römer, U. 2001. Neues aus der Gattung *Nannostomus*. Aquarium heute 19, 9-10.  
Steindachner, F. 1876. Ichthyologische Beiträge (V). 2: Ueber einige neue Fischarten, insbesondere Characinen und Siluroiden aus dem Amazonenstrom. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Cl. 74, 49-240.  
Weitzman, S. H. 1964. Osteology and relationship of South American characid fishes of subfamilies Lebiasininae and Erythrininae with special reference to subtribe Nannostomina. Proc. U. S. Nat. Mus. 116, 127-170.  
Weitzman, S. H. 1966. Review of South American characid fishes of subtribe Nannostomina. Proc. U. S. Nat. Mus. 119, 1-56.  
Weitzman, S. H. 1978. Three new species of fishes of the genus *Nannostomus* from the Brazilian states of Pará and Amazonas (Teleostei: Lebiasinidae). Smith. Contrib. Zool. 263, 1-14.  
Weitzman, S. H., Cobb, J. S. 1975. A revision of the South American fishes of the genus *Nannostomus* Günther (Family Lebiasinidae). Smith. Contrib. Zool. 186, 1-36.  
Zarske, A. 1987: Unterordnung Characoidei (Salmmlerverwandte). In: G. Sterba (ed.) Süßwasserfische der Welt. Urania-Verlag Leipzig, Jena, Berlin, 58-200.



## Weitere Daten zur Biologie des Flußneunauges *Lampetra fluviatilis* in einem anthropogen überformten Fluß Nordrhein Westfalens

Further data on the biology of the river lamprey *Lampetra fluviatilis* in  
an anthropogenously altered river in Northrhine Westphalia

Andreas Wünstel und Hartmut Greven

Institut für Zoomorphologie und Zellbiologie der Heinrich-Heine Universität,  
Universitätsstr. 1, D-40225 Düsseldorf, e-mail: grevenh@uni-duesseldorf.de

**Zusammenfassung:** Die Untersuchungen zur Biologie von Neunaugen im Unterlauf der anthropogen überformten Dhünn (NRW) wurden 1998 fortgeführt. In diesem Jahr konnten 485 laichende Tiere und 184 Laichgruben mit einer durchschnittlichen Länge von 40,6 cm und einer durchschnittlichen Breite von 74,6 cm gezählt werden. Eine Beziehung zwischen Mondphase und Laichbeginn besteht offenbar nicht. Wesentlich für den Laichbeginn war eine Temperaturerhöhung im Rhein, die offenbar das Einwandern der Tiere in die Dhünn induzierte. Das Geschlechterverhältnis war 1996 und 1998 zu Beginn der Laichzeit zugunsten der Männchen verschoben, jedoch später nahezu ausgeglichen. 1997 waren stets die Weibchen in der Überzahl. Sohlgleiten und Querbauwerke sind keine nennenswerten Wanderhindernisse für Flußneunaugen, wenn unmittelbar hinter ihnen eine beruhigte Wasserzone liegt. Eine algenbewachsene Betonplatte von 4 m Länge stellte sich als unüberwindbares Hindernis heraus. Zur Beurteilung der Überwindbarkeit von Querstrukturen müssen neben Fallhöhe und Strömungsgeschwindigkeit auch die dahinter herrschenden Bedingungen berücksichtigt werden. Die Anzahl der Tiere in den Laichgruben war im Tagesverlauf nicht konstant.

Schlüsselwörter: *Lampetra fluviatilis*, Dhünn, Temperatur, Geschlechterverhältnis, Wanderhindernisse, Laichgruben

**Summary:** In continuation of our investigations on the biology of *Lampetra fluviatilis* in the lower reaches of the anthropogenously altered Dhünn, we counted in 1998 485 adults that spawned in 184 nests of 40,6 cm in length and 74,6 cm in width on average. There are no relations between the phases of the moon and the spawning. Of importance, however, was the increase of water temperature in the Rhine that induced immigration of lampreys into the Dhünn. In 1996 and 1998 the sex ratio was biased to the males at the beginning of the spawning period but approached the ratio 1 : 1 later. In 1997 the number of females always was greater than those of males. Diagonal constructions in the river did not prevent upstream migration of the lampreys when a zone of reduced water current was present behind them. However, animals were not able to come over a slab of concrete 4 m in width and covered with algae. To evaluate the barrier effect of diagonal constructions not only their height and water velocity, but also the conditions behind them should be considered. Number of animals within the nests is not constant during the day.

Keywords: *Lampetra fluviatilis*, Dhünn river, temperature, sex ratio, barriers for migrating, nests

## 1. Einleitung

In früheren Arbeiten haben wir den etwa 5000 m langen, anthropogen stark überformten Unterlauf der Dhünn, in den alljährlich Flußneunaugen (*Lampetra fluviatilis*) zum Ablichten einwandern, kartografiert und in den Jahren 1994, 1996 und 1997 die Anzahl der adulten Neunaugen sowie deren Nester gezählt, sowie die für die Laichplatzwahl ausschlaggebenden Parameter wie Substrat, Wassertiefe, Strömungsgeschwindigkeit und Strömungsdiversität bestimmt (Wünstel et al. 1996, 1998).

1998 haben wir diese Untersuchungen zu einem vorläufigen Abschluß gebracht. Die vorliegende Mitteilung berichtet über die entsprechenden Daten aus diesem Jahr (mit Ausnahme der Analyse des Sohlsubstrates, die 1998 nicht noch einmal durchgeführt wurde), und gibt weitere Informationen aus dem gesamten Untersuchungszeitraum, die in die Arbeit über Sohlsubstrat und Laichplatzwahl (Wünstel et al. 1998) nicht aufgenommen werden konnten.

## 2. Material und Methoden

Der Unterlauf der Dhünn, in dem die Neunaugen bisher ablichten, ist ausführlich bei Wünstel et al. (1996, 1998) beschrieben. Die jüngere der beiden Arbeiten enthält auch die Charakterisierung des Sohlsubstrats und einzelner Teilabschnitte (A-K) der etwa 5000 m langen Fließstrecke des Unterlaufs. Die Strecke von A-K wird im Text als unteres Untersuchungsgebiet bezeichnet. In A befand sich bis 1997 ein Absturz, der nicht von den Neunaugen überwunden werden konnte. Dieser und ein weiterer Absturz wurden 1997 durch eine raue Rampe ersetzt, so daß die Tiere ab 1997 auch Gebiete jenseits des Flußabschnitts A erreichen konnten (im Text als oberes Untersuchungsgebiet bezeichnet). Zur Temperaturmessung wurde ein Digi-

talthermometer (Firma Summit, Modell DT 150), zur Bestimmung der Strömungsgeschwindigkeit ein Taschenanemometer (Firma Höntzsch, Modell 2S 25 GFE) verwendet. Während der Laichzeit wurde die Fließstrecke täglich aufgesucht; die Tiere wurden mit einem Kescher gefangen, vermessen, z.T. fotografiert und anschließend wieder freigelassen.

Die Laichgruben wurden mit einem Zollstock vermessen.

Um die Fluktuation der Neunaugen in den Laichgruben zu bestimmen, wurden die Tiere in ausgewählten Nestern tagsüber im Abstand von 5 min gezählt, und für je zwei Stunden daraus der Mittelwert gebildet. Nachts wurden die Mittelwerte allerdings nur für je eine Stunde gebildet. Die Tiere wurden zur Zählung kurz (< 5 s) mit einer Taschenlampe angestrahlt.

## 3. Ergebnisse

### 3.1. Temperaturverlauf und Mondphasen in der Laichzeit

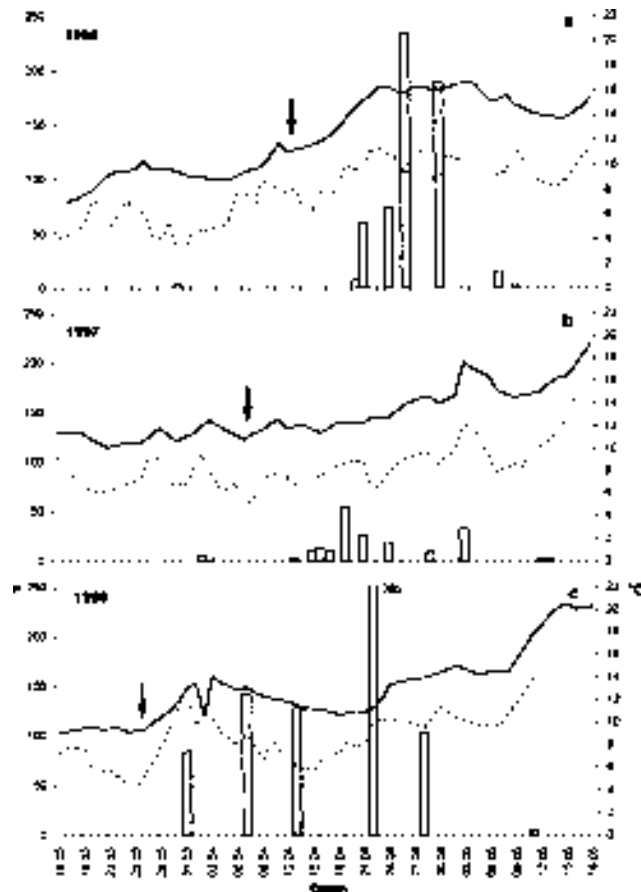
Die Laichaktivitäten begannen 1996 in der Dhünn 16 Tage nach Vollmond (zwei Tage nach Neumond), 1997 neun Tage nach Vollmond (24 Tage nach Neumond) und 1998 18 Tage nach Vollmond (drei Tage nach Neumond).

Die Laichzeit erstreckte sich 1996 über 20 Tage (die am 30.3. registrierten Neunaugen befanden sich in Ufernähe und zeigten keine Laichaktivitäten; daher ist deren Erscheinen nicht mit dem Beginn der Laichzeit gleichzusetzen), 1997 über 32 Tage (je ein Nachzügler am 12.5.1997 und 13.5.1997 sind nicht berücksichtigt) und 1998 über 42 Tage (s. Abb. 1 a-c).

In der Dhünn betrug die Wassertemperatur zu Beginn der Laichzeit 1996 (20.4.96) 9,6 °C, 1997 (2.4.97) 9,5 °C, 1998 (31.3.98) 11,9 °C und im Rhein 1996 14,6 °C, 1997 12,0 °C und 1998 13,0 °C. Ei-

**Abb. 1 a-c:** Zeitliches Auftreten von *L. fluviatilis* (weiße Säulen) in der Dhünn in der Laichsaison 1996 (a), 1997 (b) und 1998 (c) sowie der Temperaturverlauf in Rhein (durchgezogene Linie) und Dhünn (gestrichelte Linie). Man beachte die Temperaturerhöhung im Rhein (Pfeil) vor Beginn der Laichzeit.

**Fig. 1 a-c:** Frequency of *L. fluviatilis* (white columns) in the Dhünn in the spawning seasons 1996 (a), 1997 (b) and 1998 (c) and water temperature in the Rhine (continuous line) and the Dhünn (dotted line). Note increase of temperature in the Rhine (arrow) before the spawning period.



nen Tag vor Laichbeginn betrug die Temperatur in der Dhünn 1996 10,0 °C, 1997 8,1 °C, 1998 11,7 °C und im Rhein 1996 13,8 °C, 1997 11,3 °C und 1998 11,9 °C. Bis zum Beginn der Laichzeit stieg die Wassertemperatur 1996 in der Dhünn innerhalb von 2 Tagen um 2,8 °C, 1997 innerhalb eines Tages um 1,4 °C und 1998 in 5 Tagen um 7,3 °C an. Im Rhein konnte 1996 ein kontinuierlicher Temperaturanstieg in sieben Tagen (12.4. – 19.4.96) von 2,8 °C, 1997 (30.3. – 1.4.97) in zwei Tagen von 0,6 °C und 1998 (24.3. – 30.3.98) in sechs Tagen von 2,8 °C registriert werden (vgl. Abb. 1 a-c).

Die Berechnung von Tagesgraden (Temperatursummen) ergibt in der Dhünn für einen Zeitraum von 15 Tagen vor Laich-

beginn 114,6 °C (1996), 109,1 °C (1997), 106,8 °C (1998), für zehn Tage vor Laichbeginn 78,7 °C (1996), 74,4 °C (1997), 70,5 °C (1998) und für fünf Tage vor Laichbeginn 39,9 °C (1996), 35,5 °C (1997) und 46,2 °C (1998).

### 3.2. Populationsgröße

1998 wurden am 31.3.98 die ersten laichenden Neunaugen ( $n = 84$ ) beobachtet. Am 7.4.98 wurden 142, am 13.4.98 128 und am 22.4.98 295 Tiere gezählt. Am 28.4.98 war die Anzahl ( $n = 102$ ) bedeutend geringer. Die letzten laichenden Tiere ( $n = 4$ ) wurden am 11.5.98 gesichtet. Insgesamt konnten 755 Tiere gezählt werden (Abb. 1c). Die entsprechenden Daten

für 1996 und 1997 sind bereits früher mitgeteilt worden (Wünstel et al. 1998), aber auch der Abb. 1 a und b zu entnehmen.

### 3.3. Länge und Färbung der Neunaugen

Die aufwandernden Männchen hatten eine durchschnittliche Körperlänge (gemessen wurde die Totallänge) von 33,6 cm ( $\pm 1,9$ ; 30,1 - 39,1 cm) ( $n = 29$ ), die Weibchen von 32,9 cm ( $\pm 2,3$ ; 28,0 - 36,4 cm) ( $n = 26$ ). Dorsal wiesen die Tiere unterschiedliche, von dunkeloliv bis zu einem hellen Okker reichende Farbschattierungen auf. Etwa 70 % der Tiere besaßen ventral ein graues, unregelmäßig angeordnetes, dunkles Fleckenmuster auf weißem Untergrund. Der Rest war ventral einheitlich weiß gefärbt (Abb. 2).

Im Verlauf der Laichzeiten traten bei allen Tieren zunehmend durch die Laichaktivität bedingte Verletzungen sowie deren Folgeerkrankungen auf. Weibliche, ca.



**Abb. 2:** Unterschiedliche Färbung der Bauchseite adulter Neunaugen in der Dhünn.

**Fig. 2:** Different ventral colouration of adult lampreys in the Dhünn.

1,5 cm große, runde Abschürfungen, die durch das Ansaugen entstehen, verpilzten rasch und konnten gegen Ende der Laichzeit an allen Weibchen und an fast allen Männchen festgestellt werden. Die Weibchen hatten gegen Ende der Laichzeit vor allem Verletzungen in der Schwanzregion.

### 3.4. Geschlechterverhältnis

1996 konnte an fünf Aufnahmetagen (Daten vom 21.4.96 bis 7.5.96) bei 350 Tieren von den insgesamt 574 gezählten Tieren das Geschlecht bestimmt werden. Das Geschlechterverhältnis aller in der Laichsaison bestimmter Tiere betrug 1,2 : 1,0 (192 Männchen : 158 Weibchen), verschob sich aber im Verlauf der Laichsaison zugunsten der Weibchen. So betrug am 21.4.96 und 24.4.96 der Anteil der Weibchen 40 %, am 26.4.96 42 % und am 30.4.96 72 %.

1997 (2.4.97 - 13.5.97) gelang es, bei 175 Tieren von insgesamt 185 Tieren das Geschlecht zu bestimmen. Das Geschlechterverhältnis betrug insgesamt 1,0 : 1,65 (66 Männchen : 109 Weibchen). Bei allen Bestandszählungen (Ausnahme 2.4.97, Geschlechterverhältnis 1 : 1; 3.4.97 und 12.5.97 je 1 Männchen; 13.5.97 1 Weibchen) lag der Anteil der Weibchen deutlich über dem der Männchen (15.4.97: 87,5 %, 16.4.97: 84,6 %, 17.4.97: 60 %, 19.4.97: 54,5 %, 21.4.97: 70,4 %, 24.4.97: 63,2 %, 3.5.97: 60,6 %).

Vom 31.3.98 bis 11.5.98 war bei 581 von insgesamt 755 Tieren eine Geschlechtsbestimmung möglich. Das Geschlechterverhältnis betrug insgesamt 1,14 : 1 (310 Männchen : 271 Weibchen). Im Verlauf der Laichsaison verringerte sich der Anteil der Männchen von 63,8 % (31.3.98, Beginn der Laichsaison) auf 21,7 % (13.4.98) und stieg am 22.4.98 auf 60,5 % an. Am Ende der Laichzeit war das Verhältnis mit 48,6 % (28.4.98) und 50 % Männchen (11.5.98) ausgeglichen.

### 3.5. Verteilung von Neunaugen und deren Laichgruben entlang der Fließstrecke

Am 31.3.98 wurden 39, am 7.4.98 73, am 13.4.98 125, am 22.4.98 151, am 28.4.98 164 und am 11.5.98 184 Laichgruben gezählt (Abb. 3). Ein Anstieg der Zahl der Laichgruben steht, wie auch das Erscheinen der adulten Neunaugen, offenbar in direktem Zusammenhang mit ansteigenden Wassertemperaturen im Rhein (vgl. Abb. 1 c). Berücksichtigt man die unterschiedliche Länge der einzelnen Teilabschnitte und berechnet die Anzahl von Tieren und Gruben auf je 10 m Flußstrecke (vgl. Wüstel et al. 1998), ergibt sich folgendes Bild (Tab. 1). Die höchsten Individuenzahlen pro 10 Flußmeter wurden in den Flußabschnitten D, F und G, mittlere Zahlen in A, B, E, H, I und K registriert. Die niedrigste Zahl war in C zu beobachten.

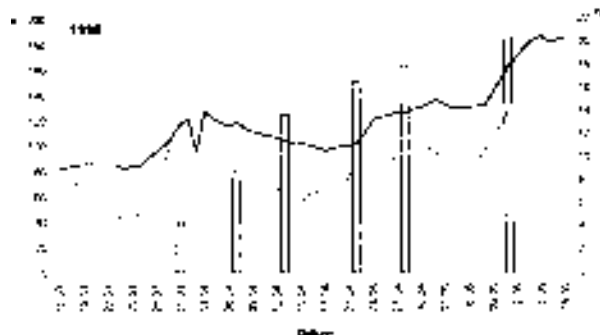
Die höchsten Grubenzahlen pro 10 m wurden 1998 in D und G, mittlere Zahlen in E und I und eine relativ geringe Anzahl in A, B, C, F, H und K ermittelt. Im oberen Untersuchungsgebiet wurden mittlere Tier- und Grubenzahlen registriert.

### 3.6. Beschaffenheit der Laichgruben

Zwanzig der im oberen Untersuchungsgebiet angelegten Gruben (1998) befanden sich durchschnittlich in 46,7 cm ( $\pm 12,6$ ; 25-73 cm), der Grubenboden in 53,3 cm ( $\pm 11,8$ ; 34-78 cm) und die Spitze des Walles in 44,4 cm Wassertiefe ( $\pm 13,1$ ; 22-68 cm). Das Sohlsubstrat stieg im Grubenbereich um 3,1 cm an. Die Grubenmaße betrugen durchschnittlich 40,6 cm (Länge) ( $\pm 17,5$ ; 20-85 cm)  $\times$  74,6 cm (Breite) ( $\pm 62,7$ ; 20 - 300 cm) und die des Walles 79,3 cm (Länge) ( $\pm 36,5$ ; 0-150 cm)  $\times$  53,1 cm (Breite) ( $\pm 28,0$ ; 0-110 cm) (zu entsprechenden Daten für 1996 und 1997 s. Wüstel et al. 1998).

**Abb. 3:** Anzahl der Laichgruben (weiße Säulen) sowie Temperaturverlauf in Rhein (durchgezogene Linie) und Dhünn (unterbrochene Linie) 1998 (vgl. Abb. 1 c).

**Fig. 3:** Number of nests (white columns) and water temperature in the Rhine (continuous line) and the Dhünn (dotted line) in 1998 (see Fig. 1 c).



**Tab. 1:** Durchschnittliche Verteilung von Neunaugen-Individuen und Laichgruben auf verschiedene Teilabschnitte (A -K) des Unterlaufs sowie des oberen Untersuchungsgebietes der Dhünn in der Laichsaison 1998, bezogen auf 10 m Flußstrecke. Weitere Erklärungen s. Text.  
**Tab. 1:** Mean distribution of lampreys and nests in different sections (A - K) per 10 m stretch of the lower reaches and the upper investigation area in the spawning season 1998. For further explanation see text.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	K	oberes Gebiet
Tiere	1,43	0,62	0,06	8,29	0,71	3,00	2,88	0,43	0,23	0,71	1,43
Gruben	40,21	0,31	0,14	2,00	0,71	0,15	3,03	40,07	0,54	0,24	0,31

Nachdem in Abschnitt A im Herbst 1997 ein Sturz entfernt worden war, konnten die Neunaugen in der Laichzeit 1998 bis zum Aermühlenwehr aufwandern (oberes Untersuchungsgebiet) und auch oberhalb des Abschnitts A Laichgruben (n = 74) anlegen.

### 3.7. Fluktuation adulter Neunaugen

In den Laichgruben ist die Anzahl an Tieren im Tagesverlauf nicht konstant. Gruben, in denen sich aktive Tiere aufhalten, werden nicht selten schon nach 30 min verlassen aufgefunden. Später, auch noch am folgenden Tag, sind häufig erneut Tiere in diesen Gruben zu finden.

In Abschnitt G (33 m lang) befanden sich am 28.4.1996 fünf Gruben in einem 20 m langen Flußbereich; oberhalb und unterhalb dieses Bereichs waren keine weiteren Gruben angelegt. Vor Beginn der Bestandszählungen (10<sup>50</sup> Uhr) hielten sich ein Tier in Grube I, vier Tiere in Grube II, zwei Tiere in Grube III, 17 Tiere in Grube IV und drei Tiere in Grube V auf. Abbildung 4 zeigt die Abundanzen in den fünf Gruben im Tagesverlauf. Tabelle 2 listet die für je 2 h berechneten Mittelwerte der Abundanzen von adulten Neunaugen in den fünf Laichgruben (I-V) auf. Aus Abb. 4 und Tab. 2 wird deutlich, daß die Anzahl der Tiere im Verlauf des Tages überwiegend abnimmt.

Diese Tendenz war auch in Laichgruben aus anderen Flußabschnitten (z.B. C) zu beobachten. Hier erhöhte sich in einer Grube von 10<sup>40</sup> bis 20<sup>40</sup> die mittlere Anzahl der Tiere von 2,7 auf über 4 und sank dann auf 2,6 ab. In zwei anderen Gruben war dagegen eine kontinuierliche Abnahme von 3,4 und 1,0 auf 0,6 und 0,2 festzustellen.

Nachts (20<sup>40</sup>-1<sup>00</sup> Uhr) waren die Ergebnisse - gewonnen an zwei Gruben in Abschnitt A, die von anderen Laichgruben isoliert waren (Entfernung beider Gruben zueinander 0,8 m) - uneinheitlicher. Um 20<sup>30</sup> Uhr zu Beginn der Zählung waren in einer Grube 5, in der anderen keine Tiere zu finden. Zwischen 20<sup>40</sup> und 21<sup>40</sup> Uhr hielten sich durchschnittlich 5,1 und 0, zwischen 21<sup>40</sup> und 22<sup>40</sup> Uhr 3,8 und 1,2, zwischen 22<sup>40</sup> und 23<sup>40</sup> Uhr 6,0 und 0,2, zwischen 23<sup>40</sup> und 0<sup>40</sup> Uhr 4,7 und 0,7 und zwischen 0<sup>40</sup> und 1<sup>00</sup> Uhr 3,0 und 1,5 Tiere in den Gruben auf.

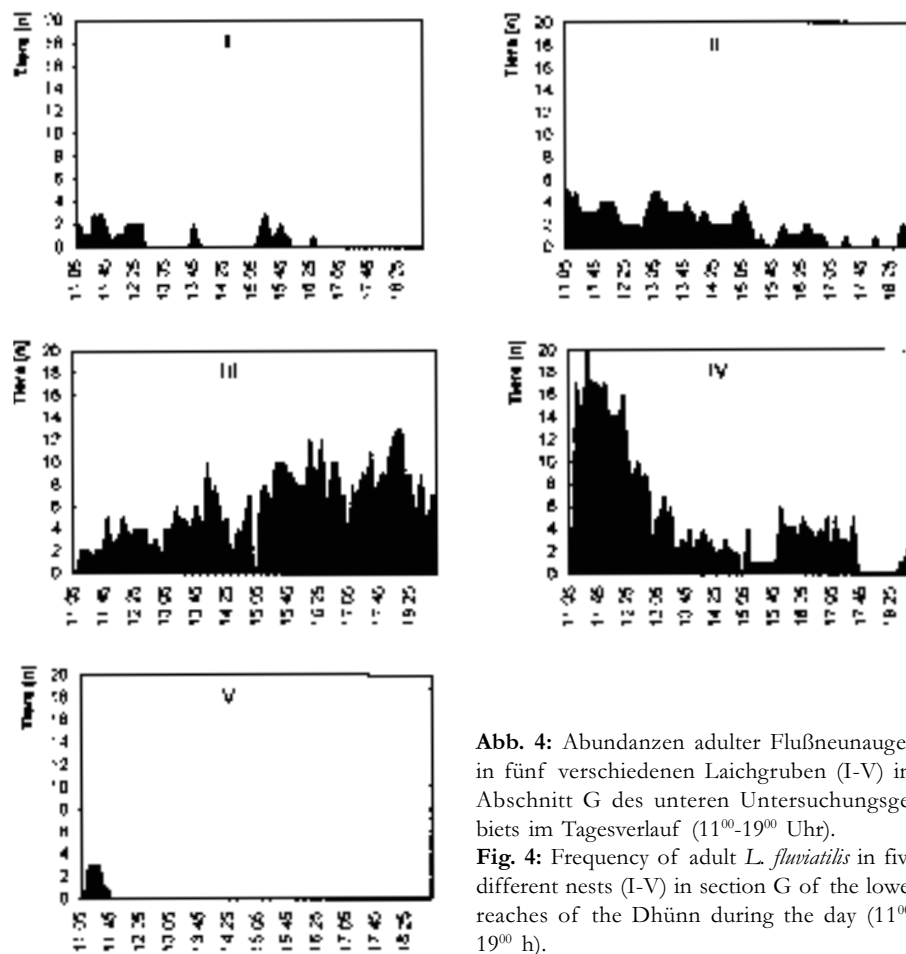
### 3.8. Wanderhindernisse

In den Abschnitten A-K befinden sich rauhe Sohlgleiten und kleine, künstlich angelegte Sohlenstufen innerhalb der Fließstrecke. Es handelt sich um Querbänke ohne Betonverfugung mit geringer Sturztiefe (< 20 cm) (s. Abb. 5), die aus Blocksteinsetzungen, Klinkersteinen oder Beton bestehen.

**Tab. 2:** Mittlere Abundanzen adulter Flußneunaugen in fünf Laichgruben (I - V) in Flußabschnitt G zu verschiedenen Tageszeiten.

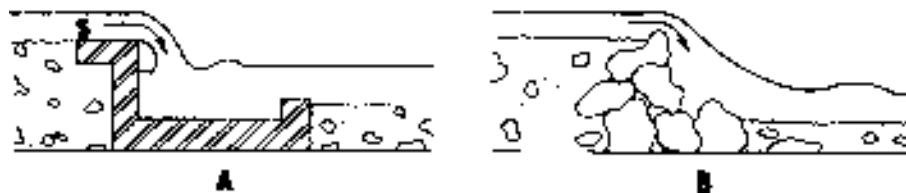
**Tab. 2:** Frequency (mean values) of adult *L. fluviatilis* in five nests (I - V; section G) at different times.

Grube	Anzahl der Tiere vor Beginn der Zählung	11 <sup>00</sup> - 13 <sup>00</sup>	13 <sup>00</sup> - 15 <sup>00</sup>	15 <sup>00</sup> - 17 <sup>00</sup>	17 <sup>00</sup> - 19 <sup>00</sup>
I	1	1,5	0,4	0,8	0
II	4	3,2	2,9	1,1	0,5
III	2	2,9	4,8	8,5	8,3
IV	17	13,5	3,0	2,9	1,4
V	3	0,7	0	0	0



**Abb. 4:** Abundanzen adulter Flußneunaugen in fünf verschiedenen Laichgruben (I-V) im Abschnitt G des unteren Untersuchungsgebiets im Tagesverlauf (11<sup>00</sup>-19<sup>00</sup> Uhr).

**Fig. 4:** Frequency of adult *L. fluviatilis* in five different nests (I-V) in section G of the lower reaches of the Dhünn during the day (11<sup>00</sup>-19<sup>00</sup> h).



**Abb. 5:** Sturz mit Tosbecken (A) und oberhalb der Wehrmauer ins Substrat eingelassener Betonplatte (s) sowie Sohlstufe aus unverfugten Blocksteinen (B).

**Fig. 5:** Drop structure with a stilling basin (A) and slab of concrete (s) and river bottom sills made of grouted blocks (B).

Die Wassertiefe oberhalb dieser Querstrukturen betrug in 4,5 m Entfernung durchschnittlich 44,3 cm ( $\pm 12,0$  cm), 3,0 m vor der Sturzkante 44,1 cm ( $\pm 10,1$  cm), 1,5 m davor 41,8 cm ( $\pm 9,5$  cm) und am Beginn der Befestigung 30,5 cm ( $\pm$

9,6 cm). Die Strömungsgeschwindigkeit oberhalb dieser Querstrukturen betrug über dem Substrat in 4,5 m und 3,0 m Entfernung zur Sturzkante durchschnittlich 0,16 m/s ( $\pm 0,03$  m/s), 1,5 m davor 0,19 m/s ( $\pm 0,03$  m/s), zu Beginn der Befestigung 0,18 m/s ( $\pm 0,10$  m/s) und auf der Sturzkante 1,12 m/s ( $\pm 0,19$  m/s) ( $n = 7$ ).

In den Abschnitten A und C befanden sich bis zum Herbst 1997 zwei baugleiche Abstürze. Neben einem mit Betonplatten ausgekleideten Tosbecken und einer steilwandigen Wehrmauer (Sprunghöhe 30 cm) war oberhalb der Wehrmauer eine eben anschließende Betonplatte ins Substrat eingelassen (Abb. 5). Die Länge dieser Betonplatte des Absturzes in Abschnitt A betrug 4,0 m, die in Abschnitt C 0,4 m; beide wiesen zur Laichzeit einen dichten Algenbewuchs auf.

Die Wassertiefe oberhalb dieser Querstrukturen betrug in 4,5 m Entfernung 54 cm (Abschnitt A) und 56 cm (Abschnitt C), 3,0 m vor der Sturzkante 55 cm (A) und 51 cm (C), 1,5 m davor 50 cm (A) und 47 cm (C) und auf der Betonplatte 28 cm (A) und 26 cm (C), die Strömungsgeschwindigkeit über dem Substrat in 4,5 m Entfernung zur Betonplatte 0,14 m/s (A) und 0,15 m/s (C), 3,0 m davor 0,16 m/s (A) und 0,16 m/s (C), 1,5 m davor 0,25 m/s (A) und 0,17 m/s (C), zu Beginn der Betonplatte 0,34 m/s (A) und 0,20 m/s (C) und auf dieser 1,40 m/s (A) und 1,22 m/s (C).

Beide Abstürze wurden im Herbst 1997 durch eine raue Rampe ersetzt.

Der Absturz in Abschnitt C konnte auch in den vorhergehenden Jahren von den Neunaugen überwunden werden. Der Absturz in A war bis Herbst 1997 eine unüberwindliche Barriere, da sich hier keine strömungsberuhigte Zone dicht hinter der Sturzkante befand (s. Diskussion).

#### 4. Diskussion

Auch 1998 wanderten, wie in den Jahren zuvor, Flußneunaugen in die Dhünn um abzulaichen (vgl. Wünnel et al. 1996, 1998). Ein wichtiger Faktor für den Beginn der Laichperiode von Flußneunaugen scheint neben der geographischen Lage des Laichgebiets (Laichbeginn in Schweden: Mai/Juni, Sjöberg 1980; in Südengland: April/Mai, Holcik 1986; in Seitengewässern des Oberrheins: Februar bis April, Lauterborn 1926) die lokale Wassertemperatur zu sein. Angaben in der Literatur reichen von 8,7 °C im Oberrhein (Lauterborn 1926) bis zu 14 °C in Litauen (Gaygalas und Matskevichyus 1968).

In der Dhünn lag die Wassertemperatur bei Laichbeginn in den Jahren 1996 - 1998 bei 9,5 - 11,9 °C, 1994 mit nur 6,5 °C jedoch deutlich darunter (Wünnel et al. 1996). Wegen der geringen Distanz zwischen Rhein und Dhünn (verbunden durch einen 1,6 km langen Abschnitt der Wuppermündung) ist die Wassertemperatur des Rheins für das Erscheinen der Tiere in der Dhünn von besonderer Bedeutung; sie betrug 1994 11 °C und lag 1996-1998 zwischen 12 °C und 14,6 °C. Stets erschienen die Tiere nach einem starken Temperaturanstieg im Rhein. Somit scheint dieser Temperaturanstieg zusammen mit dem Überschreiten eines bestimmten Schwellenwertes ( $> 11$  °C) (vgl. Abou-Seedo und Potter 1979) der auslösende Faktor für das Einwandern in die Dhünn zu sein. Dafür spricht auch, daß während der Laichzeit bis zu 2 Tage vor Erscheinen neuer Tiere in der Dhünn die Wassertemperatur im Rhein jeweils angestiegen war. Die Bedeutung eines bestimmten Schwellenwertes im Laichgewässer belegen auch die Abundanzen vom 30.3.1996 ( $n = 4$ ) und 2.4.1997 ( $n = 6$ ). 1996 betrug die Temperatur zu diesem Zeitpunkt in der Dhünn nur 3,1 °C, im



Rhein aber 9,7 °C; die Tiere wanderten zwar in die Dhünn ein, bauten aber keine Nester und laichten nicht ab. Die am 2.4.1997 gesichteten Tiere zeigten bei 9,5 °C zwar Laichaktivität, stellten diese aber ab dem 4.4.1997 aufgrund eines starken Temperaturabfalls vom 3.4.1997 (7,8 °C) bis zum 7.4.1997 (5,1 °C) ein.

Tesch (1967) hat einen Einfluß der Mondphase auf die Wanderaktivität von Flußneunaugen beschrieben. Dieser war in der Dhünn bisher nicht nachzuweisen.

Unsere Daten belegen z.Zt., daß Flußneunaugen erst im Frühjahr zum Ablai-chen in die Dhünn einwandern und nicht, wie von Lauterborn (1926) für Seitenge-wässer des Oberrheins zwischen Basel und Straßburg beschrieben, schon im November des Vorjahres. Dafür sprechen neben der starken Abhängigkeit des Laichbeginns von der Wassertemperatur des Rheins auch die Begehungen vor Be-ginn der Laichzeiten 1996 - 1998, an de-nen mit Ausnahme des 30.3.1996 keine Neunaugen gesichtet wurden (vgl. Wün-stel et al. 1996).

Bei der Ermittlung der Gesamtzahl aller während einer Laichperiode in die Dhünn eingewanderten Tiere ist zu berücksich-tigen, daß die einzelnen Tiere nicht über den gesamten Zeitraum ablaichen, son-derm etwa nur 4 Tage (Bahr 1953). Auf-grund individueller Merkmale (auffällige Färbung, markante Verletzungen) einzel-ner Tiere läßt sich der für das Ablai-chen in der Dhünn benötigte Zeitraum pro In-dividuum auf maximal 5 bis 6 Tage ein-grenzen. Daher handelt es sich z.B. bei dem am 21.4.96, 26.4.96, 30.4.96 und 7.5.96 erfaßten Bestand mit großer Wahr-scheinlichkeit um jeweils unterschiedliche Tiere. Durch Addition der gesichteten Tiere kann für 1994 ein Gesamtbestand von 410 Tieren (Wünstel et al. 1996), für 1996 ein Gesamtbestand von ca. 500 Tie-ren, für 1997 von ca. 200 Tieren (vgl. Wünstel et al. 1998) und für 1998 von ca.

750 Tieren errechnet werden. Die Laich-population in der Dhünn ist daher im Vergleich zu Flüssen Finnlands nach wie vor sehr klein (Valtonen 1980; Tuunainen et al. 1980).

Die Dauer der Laichzeit reichte von 20 Tagen (1996) über 32 Tage (1997) bis zu 42 Tagen (1998); eine längere Laichzeit ist demnach nicht gleichzusetzen mit einem erhöhten Tieraufkommen.

Die beträchtlichen Schwankungen der Körperlängen (30,1 - 39,1 cm) der 1997 in der Dhünn vermessenen adulten Neun-augen liegen im Bereich der in der Litera-tur angegebenen Größenordnungen von 27 - 42 cm (Lauterborn 1926; Ivanova-Berg 1933; Zanandrea 1961; Larsen 1980). Im Gegensatz zu Angaben von Lauterborn (1926) waren die Männchen nicht kleiner als die Weibchen, sondern durchschnitt-lich sogar 0,7 cm länger als diese (n = 29). Die von grünschwarz bis ocker reichende Variabilität der Dorsalfärbung bei Tieren in ein- und derselben Laichpopulation ist bei Flußneunaugen verbreitet (Lauterborn 1926) und nicht vom Geschlecht abhän-gig (Hagelin und Steffner 1958). Die Aus-prägung der unregelmäßig angeordneten dunklen Fleckenmuster auf der Ventralseite scheint eventuell „stimmungsabhängig“ zu sein. Die Intensität der dunklen Flecken nahm nach dem Fang und anschließenden Transport (ca. 1 h) deutlich ab.

Die sich im Verlauf aller Laichzeiten ein-stellenden Saugmale und Verletzungen sind nicht ungewöhnlich und konnten in allen Laichzeiten (1994 sowie 1996 - 1998) beobachtet werden. Sie werden durch das Festsaugen der Männchen an den Weib-chen hervorgerufen und später meist von Pilzen befallen (Hagelin und Steffner 1958). Am Ende der Laichzeit nehmen die Verletzungen und Pilzinfektionen zu, bis die Tiere schließlich sterben (Lauterborn 1926; Ivanova-Berg 1931; Bahr 1953). Die Tiere sterben auch, wenn sie am Ablai-chen gehindert (Applegate und Smith

1950; Larsen 1973) oder vor Pilzinfektionen geschützt werden (Larsen 1973). Dennoch waren in der Dünn am Ende der Laichzeiten stets nur wenige verendete Tiere im Umfeld der Laichgruben zu finden. Die Neunaugen ziehen sich nach dem Laichen an dunkle Stellen sowie in die Randverbauung zurück, wo sie sterben und schon nach wenigen Tagen stark verwest sind. Zudem erscheinen im Verlauf der Laichzeit immer wieder neu eingewanderte Tiere, so daß sich die Laichzeit zwar bis zu 42 Tagen (1998) erstrecken kann, die als erstes erschienenen Tiere aber bereits nach 5-6 Tagen absterben und sich die Menge an anfallenden Kadavern auf einen längeren Zeitraum verteilt. 1996 und 1998 zeigte sich in der Gesamtsumme aller in der jeweiligen Laichzeit bestimmten Tiere ein Überschuß an Männchen (1996 1,2 Männchen : 1,0 Weibchen, 1998 1,14 Männchen : 1,0 Weibchen), der sich im Verlauf der Laichperiode zugunsten der Weibchen verschob. Lediglich 1997 wurde ein Überschuß an Weibchen (1,0 Männchen : 1,65 Weibchen) festgestellt, der über die ganze Laichperiode anhielt. Angaben aus der Literatur reichen von einem leichten Überschuß (Bird und Potter 1979) bis hin zu einem deutlichen Überwiegen der Männchen (Abou-Seedo und Potter 1979), wie beispielsweise auch 1996 in der Wupper (Wüstel 1996).

Die in den Abschnitten A - K vorhandenen rauen Sohlgleiten und Sohlenstufen mit Fallhöhen < 30 cm und Strömungsgeschwindigkeiten von bis zu 1,4 m/s auf der Sturzkante konnten von den zu den Laichplätzen aufwandernden Neunaugen stets überwunden werden. Lediglich ein Absturz ca. 100 m unterhalb des Beginns von Abschnitt A stellte für die Tiere ein unüberwindbares Wanderhindernis dar. Dieser Sturz unterschied sich in Fallhöhe und Strömungsgeschwindigkeit auf der Sturzkronen nicht von einem baugleichen

Sturz in Abschnitt C; letzterer konnte aber in allen Laichzeiten von den Tieren überwunden werden. Sämtliche Querstrukturen, die von den Tieren überwunden wurden, zeichneten sich durch einen Anstieg der Wassertiefe und einen Abfall der Strömungsgeschwindigkeit bis 40 cm hinter der Sturzkronen (flußaufwärts gelegen) aus. So eine strömungsberuhigte Zone fand sich beim Sturz in Abschnitt A erst nach 4 m am Ende der Betonplatte (vgl. Abb. 5 A). Über den Betonplatten herrschten hohe Strömungsgeschwindigkeiten und keine Turbulenzen. Offenbar können die Tiere einen Sturz mit 30 cm Fallhöhe und hoher Strömungsgeschwindigkeit überwinden, wenn sich dicht hinter der Sturzkronen strömungsberuhigte Zonen mit tieferem Wasser befinden. Ebene Strecken von 4 m Länge, die zudem noch stark mit Algen bewachsen sind, können bei so hohen Strömungsgeschwindigkeiten nicht bewältigt werden. Zur Beurteilung der Überwindbarkeit von Querstrukturen muß somit neben Fallhöhe und Strömungsgeschwindigkeit auch die Gewässermorphologie in den Bereichen berücksichtigt werden, die an die Sturzkronen angrenzen. Vergleiche mit der maximalen Schwimmggeschwindigkeit (nach Abakumov 1956, für *L. fluviatilis* 1 m/s bei der Laichwanderung) oder der Fallhöhe (Unüberwindbarkeit von 30 cm Fallhöhe, *P. marinus*, Webster und Otis 1973; zitiert nach Hunn und Youngs 1980) sind daher unzureichend.

Für die Laichplatzwahl von *L. fluviatilis* sind neben der Substratbeschaffenheit auch Strömungsgeschwindigkeit und Strömungsdiversität von Bedeutung. Solche Habitate haben Flußneunaugen bisher auf einer etwa 5 km langen, begradigten Strecke des Unterlaufs der Dhünn bei Leverkusen (NRW) (Wüstel et al. 1996, 1998) gefunden. In diesem Flußabschnitt sind auch so viele Ansammlungen feiner Sedimente vorhanden, daß stets auch Lar-

ven unterschiedlichen Alters gefunden werden konnten (Wünstel und Greven in Vorber.). Seitdem Ende 1997 der unüberwindbare Sturz im mündungsfernen Abschnitt A entfernt wurde, können die Tiere nun sieben weitere Kilometer des Unterlaufs zur Eiablage nutzen. Daß dies auch getan wird, zeigt das Auffinden von zahlreichen Laichgruben bereits im Frühjahr 1998. Eine noch weitere Nutzung der Dhünn wird allerdings durch ein Wehr (Auermühlenwehr) in Höhe des Städtischen Krankenhauses Leverkusen-Morsbroich (Entfernung zur Mündung 7 km) verhindert.

### Danksagung

Wir danken dem Ministerium für Umwelt, Raumordnung und Landwirtschaft des Landes Nordrhein-Westfalens für die finanzielle Unterstützung des Projektes.

### Literatur

- Abakumov, V.A. 1956. Ob obraze zhizni baltiiskoi prokhodnoi monogi. Vopr. Ikhtiol. 6, 122-128.
- Abou-Seedo, F.S., Potter, I.C. 1979. The estuarine phase in the spawning run of the river lamprey (*Lampetra fluviatilis*). J. Zool. 188, 5-25.
- Applegate, V.C., Smith, B.R. 1950. Sea lamprey spawning runs in the Great Lakes, 1950. Special Scientific Report: Fisheries 61, 49.
- Bahr, K. 1953. Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie des Flußneunauges, *Petromyzon fluviatilis* L. Zool. Jb. 82, 58-69.
- Bird, D.J., Potter, I.C. 1979. Metamorphosis in the paired species of lampreys, *Lampetra fluviatilis* (L.) and *Lampetra planeri* (Bloch). 2. Quantitative data for body proportions, weights, lengths and sex ratios. Zool. J. Linn. Soc. 65, 145-160.
- Gaygalas, K.S., Matskevichyus, A.P. 1968. Fishing of the river lamprey (*Lampetra fluviatilis* (L.) in the basin of the Nyamunas River; some features and potentialities. Prob. Ichthyol. 8, 169-176.
- Hagelin, L.O., Steffner, N. 1958. Notes on the spawning habits of the river lamprey (*Petromyzon fluviatilis*). Oikos 9, 221-238.
- Holcik, J. 1986. The freshwater fishes of Europe, Vol. 1/Part I. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Hunn, J.B., Youngs, W.D. 1980. Role of physical barriers in the control of Sea Lamprey (*Petromyzon marinus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37, 2118-2122.
- Ivanova-Berg, M.M. 1931. Über die Lebensdauer der Larve von *L. planeri* aus dem Gebiete des Finnischen Busens. Zool. Anz. 96, 330-334.
- Ivanova-Berg, M.M. 1933. Zur Biologie des Flußneunauges (*Lampetra fluviatilis* L.). Arch. Hydrobiol. 25, 22-27.
- Larsen, L.O. 1973. Development in adult, freshwater river lampreys and its hormonal control. Starvation, sexual maturation and natural death. Thesis, University of Copenhagen, Copenhagen.
- Larsen, L.O. 1980. Physiology of adult lampreys, with special regard to natural starvation, reproduction and death after spawning. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37, 1762-1779.
- Lauterborn, R. 1926. Das Laichen des Flußneunauges (*L. fluviatilis* L.) in den Seitengewässern des Oberrheins. Zool. Anz. 68, 142-146.
- Sjöberg, K. 1980. Ecology of the European river lamprey (*Lampetra fluviatilis*) in northern Sweden. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37, 1974-1980.
- Tesch, F.W. 1967. Aktivität und Verhalten wandernder *Lampetra fluviatilis*, *Lota lota* und *Anguilla anguilla* im Tidegebiet der Elbe. Helgol. wiss. Meeresunters. 16, 92-111.
- Tuunainen, P., Ikonen, E., Auvinen, H. 1980. Lampreys and lamprey fisheries in Finland. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37, 1953-1959.
- Valtonen, T. 1980. European river lamprey (*Lampetra fluviatilis*) fishing and lamprey populations in some rivers running into Bothnian Bay, Finland. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37, 1967-1973.
- Wünstel, A. 1996. Laichende Flußneunaugen (*Lampetra fluviatilis* L.) in der Unteren Wupper, Frühjahr '96. Fischökologie Aktuell 10, 4-6.
- Wünstel, A., Mellin, A., Greven, H. 1996. Zur Fortpflanzungsbiologie des Flußneunauges, *Lampetra fluviatilis* (L.) in der Dhünn, NRW. Fischökologie 10, 11-46.

- Wünstel, A., Weiß, M., Greven, H. 1998. Sohlsubstrat und Laichplatzwahl des Flußneunauges *Lampetra fluviatilis* in einem anthropogen überformten Fluß Nordrhein-Westfalens. Verh. Ges. Ichthyol. 1, 225-240.
- Zanandrea, G. 1961. Studies on European lampreys. Evolution 15, 523-534.

## Einfluß von Querverbauungen und einer Fischaufstiegshilfe auf die Raumnutzung und Laichplatznutzung adulter Bachforellen *Salmo trutta* *fario* L. in der Nebel

Influence of weirs and a fish pass on home range and use of spawning  
sites of adult brown trout *Salmo trutta fario* L. in the River Nebel

Arno Waterstraat

Gesellschaft für Naturschutz und Landschaftsökologie e.V., Dorfstraße 31, D-17237  
Kratzeburg, Email: waterstraat.gnl@t-online.de

**Zusammenfassung:** Vorgestellt werden Untersuchungen an einer Bachforellenpopulation in der Nebel, einem Warnowzufluß in Mecklenburg-Vorpommern. Der Nebelabschnitt, der von Bachforellen besiedelt ist, wird auf einer Länge von 27 km durch vier Wehre begrenzt. In der Nebel sind adulte Bachforellen außerhalb der Laichzeit (Oktober/November) relativ ortstreu. Häufig fanden nur kleinräumige Wanderungen in einem Bereich von 100 m statt, seltener bis 500 m. Somit begrenzen die Wehre der Nebel außerhalb der Reproduktionszeit nicht die Wanderaktivitäten innerhalb des Home Ranges. Kommt es jedoch zu ausgedehnten Wanderungen (bis zu 12.000 m beobachtet) über die vorhandenen Wehre fließgewässerabwärts, so sind die davon betroffenen Tiere für die Population verloren. Während der Laichzeit (durchschnittlich 41 Tage im Zeitraum Oktober/November) werden unterhalb des Wehres Kölln alle Kiesbänke genutzt. Teilweise kommt es zu einem starken Ansteigen der Mehrfachnutzung der Laichgruben. Durch die Fischaufstiegshilfe (FAH) kommt es zu einer Reduzierung der Dichte laichender Bachforellenweibchen in der darunter liegenden Laichstrecke. Etwa 20 bis 30% der adulten Tiere aus dem Nebelabschnitt unterhalb des Wehres Kölln durchwandern die FAH und tragen so zu einer erfolgreicherer Reproduktion der Gesamtpopulation bei.

Schlüsselwörter: Habitatfragmentierung, Salmonidae, home range, Radiotelemetrie

**Summary:** In the river Nebel adult brown trouts mostly stayed at the same place out of spawning season (November/ December) Frequently fish moved in a range of 100 m, occasionally, however, in a range of 500 m. Thus, out of reproduction the weirs of the river Nebel did not limit movement activities within the home range. Extensive movements up to 12,000 m across the existing weirs, resulted in a loss of animals of the upstream population. During the spawning season within October/November (on average 41 days) all suitable spawning habitats downstream the weir Kölln were used. Often spawning sites were used repeatedly; this was connected with an increased spawning mortality. Due to a fish ladder the density of spawning females downstream the weir was reduced. About 20 to 30 % of the adults from the river downstream the weir crossed the ladder. Thus, they contributed to the reproduction success of the total population.

Keywords: fragmentation, Salmonidae, home range, radiotelemetry

## 1. Einleitung

Tiere der Fließgewässer sind im besonderen Maße der Fragmentierung ihres linearen Lebensraumes ausgesetzt. Längs- und Querbauwerke wie Wehre, Staudämme oder Deichbauwerke und Schleusen stellen oft in einer oder beide Richtungen unüberwindliche Hindernisse dar. Nach Dynesius und Nilsson (1994) sind in der gesamten Nordhalbkugel kaum noch unregulierte, nicht durch Fragmentierung gekennzeichnete Flüsse außerhalb der Arktis vorhanden. Bei der Analyse aller 139 großen Flüsse mit Abflüssen über 350 m<sup>3</sup>/s im nördlichen Drittel der Erde waren noch 39 % nicht durch Regulation beeinträchtigt. Alle diese Gewässersysteme liegen in der arktischen Region und in den Tundren Amerikas und Eurasiens. Zu den durchschnittlich beeinflussten Flüssen dieser Größenordnung (19 %) gehören danach der Rhein und die Oder, während Donau und Elbe zu den stark von der Fragmentierung beeinflussten Flüssen (42 %) gehören. Sowohl in der Zusammensetzung der Ichthyozönose als auch der Struktur und Dynamik von Populationen einzelner Arten treten Veränderungen in Folge dieser großräumigen Fragmentierung von Habitaten auf (Waterstraat et al. 1996, Krappe et al. 1996). Da die meisten Wehrbauten bereits in der Vergangenheit erfolgten, sind Phänomene der Dynamik und Isolation von Fischpopulationen im Gefolge der Querverbauung kaum noch zu untersuchen. Der Neubau von Fischaufstiegshilfen (FAH) und anderer Wanderhilfen bietet jedoch die Möglichkeit, Auswirkungen von wiederhergestellten Wandermöglichkeiten für Fische sowohl auf der Populations- als auch der Zönoseebene zu analysieren. Als Untersuchungsgewässer wurde die Nebel in ihrem Verlauf vom Krakower

See bis Güstrow ausgewählt, da Gewässerstruktur, Artenzusammensetzung und anthropogene Überformung Raum für die entsprechenden Forschungsansätze boten. Außerdem lag bereits umfangreiches Material zur Fischfauna und zur Gewässerstruktur aus zahlreichen Beprobungen der letzten zehn Jahre vor, so daß langfristige Effekte ausreichend bewertet werden können (Spieß und Waterstraat 1990, 1993). In diesem Rahmen sollen Auswirkungen der Zerschneidungen sowie der errichteten Fischaufstiegshilfe an einem Wehr auf die Bachforelle als eine Leitart der Fischfauna in der Nebel dargestellt werden. Vorrangig sollte dabei der direkte Einfluß der Fischaufstiegsanlage für die stromaufwärts gerichtete Wanderung untersucht werden; Ergebnisse wurden jedoch auch zur stromabwärts gerichteten Bewegung erwartet. Weitere hier nicht dargestellte Untersuchungen betrafen die Auswirkungen auf Populationen von Fluß- und Bachneunauge (Krappe et al. 1996) und die gesamte Ichthyozönose der Nebel.

Die Bachforelle stellt in der Nebel zwischen dem Krakower See und Güstrow eine der bestandsbestimmenden Arten der Ichthyofauna dar (Spieß und Waterstraat 1993). In den Durchbruchstätern stellt sie mit über 50 % Anteil die dominierende Art. In den mäßig ausgebauten Niederungsbereichen ist sie mit nahezu 10 % noch häufig und lediglich in den wenigen natürlichen Niederungsbachabschnitten ist sie selten. Da sie in der Lage ist, größere Gewässerabschnitte zu überwinden, war zu erwarten, daß die Querverbauung des Fließgewässers sowie die Errichtung von Fischaufstiegshilfen einen Einfluß auf ihre Raumnutzung und Reproduktion in der Nebel haben. Damit stellt die Bachforelle in der Nebel ein geeignetes Objekt zur Bewertung des Einflusses der großräumiger Habitatfragmentierungen dar.

## 2. Methoden und Untersuchungsgebiet

Die Nebel ist der wichtigste Warnowzufluß und hat eine Gesamtlänge von ca. 70 km. Die Untersuchungen wurden im ca. 23 km langen Mittelabschnitt zwischen dem Mühlenwehr Kuchelmiß und dem Hauptwehr Güstrow durchgeführt (Abb. 1). Die durchschnittliche Abflußmenge in diesem Bereich beträgt 1,5 m<sup>3</sup>/s. Im Sommer treten regelmäßig Niedrigwasser in der Nebel im Untersuchungsgebiet um 500 l/s auf, die sich häufig erst im Oktober wieder normalisieren. Die organische Belastung ist gering. Im Untersuchungsgebiet ist die Nebel überwiegend als Naturschutzgebiet ausgewiesen.

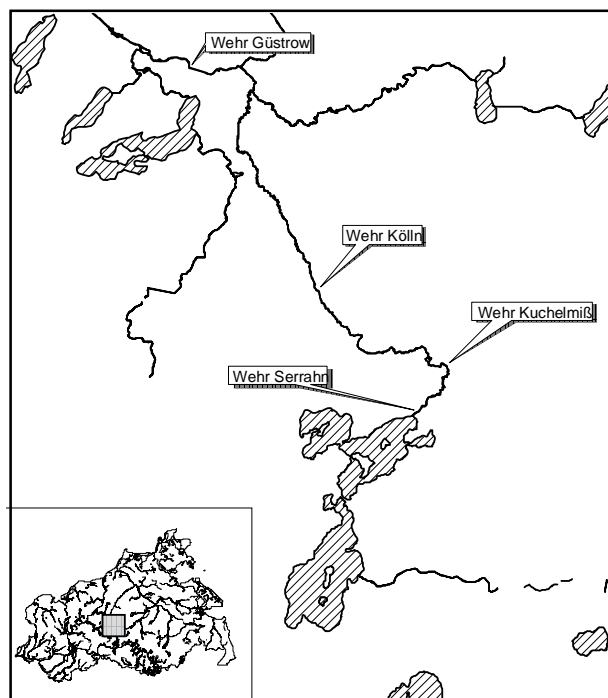
Der obere 8.500 m lange Abschnitt zwischen den Wehren Kuchelmiß und Kölln weist auf einer Länge von 3.825 m Durchbruchstal- und Moränencharakter auf, der 14.500 m lange untere Abschnitt nur 1.740 m. Natürliche Niederungsbereiche (1.600 m) wurden nur im oberen Unter-

suchungsabschnitt nachgewiesen. Alle anderen Niederungsbereiche sind anthropogen in unterschiedlichem Maße überformt. Der Anteil naturferner Gewässeranteile nimmt im Unterlauf deutlich zu. Weitere Aussagen zur Gewässergüte, Struktur und Abflußdynamik sind Spieß und Waterstraat (1993) und Mehl et al. (1995) zu entnehmen.

1990 wurde am Wehr Kölln eine Fischeufstiegshilfe (FAH) in Form eines 30 m langen Umgehungsgerinne errichtet, um die Fallhöhe von 1,8 m zu überwinden. 1994 erfolgte ein Umbau der FAH mit dem Einbau von Störsteinen, der Herstellung einer rauhen Steinsohle und der Optimierung der oberen Einlauföffnung. Um den Einfluß von Wehren und der Fischeufstiegshilfe am Wehr Kölln auf die Habitatnutzung zu erfassen, wurden in den Untersuchungsjahren 1996 und 1997/98 insgesamt 14 adulte Bachforellen telemetriert. 1997 wurden acht Forellen Ende September durch Elektrofischerei vor dem

**Abb. 1:** Lage der Nebel in Mecklenburg-Vorpommern und Verteilung der Wehre im Untersuchungsgebiet.

**Fig. 1:** Location of the River Nebel in Mecklenburg-Vorpommern and distribution of weirs in the investigation area.



Beginn der Laichwanderung und 1996 sechs Forellen durch Reusen während des Laichaufstieges gefangen. Nach einer Immobilisierung der Forellen durch Badebehandlung mit MS-222 (Tricain) (Summerfelt und Smith 1990) wurden die ca. 4 g schweren Sender (Frequenz: 150-151 kHz; Pulsrate 45-50 bpm; Lebensdauer ca. 150 Tage) in die Bauchhöhle implantiert. Bei der Auswahl der Forellen wurde darauf geachtet, daß die Masse des Sender nicht 1 % des Körpergewichtes überschritt. Während der Operation wurden die Tiere durch die Mundöffnung mit Frischwasser versorgt und vor der Freilassung in das Gewässer mehrere Stunden in einer Reuse zwischengehältet. Für die Untersuchungen wurden Ausrüstungen der Firmen Lotec und Laschewski-Siewers verwendet. Die entsprechenden fischerei-, tierschutz- und funkrechtlichen Genehmigungen lagen vor. 1996 erfolgte nach Abschluß der Untersuchungen ein Rückfang der Tiere mittels Elektrofischerei. Während der Wanderung zu und von den Laichplätzen, sowie während der Laichzeit, erfolgten täglich zwei manuelle Peilungen pro Tier, anschließend wurden 1997/98 die Intervalle sukzessiv vergrößert. Allen telemetrierten Forellen wurden Schuppen aus der Region des Schwanzstiels im Bereich in Höhe der Fettflosse oberhalb der Seitenlinie entnommen (Winkler 1989). Die Rückberechnung der Schuppen und Altersbestimmung wurde von Herrn Dr. H. M. Winkler (Universität Rostock) vorgenommen. In den Jahren 1995, 1996 und 1997 erfolgte vom 25. September bis Ende November eine Kontrolle des Laichaufstieges an der Fischaufstiegshilfe des Wehres Kölln. 1996 mit Herrn Trost (Güstrow) durchgeführte Reusenkontrollen ab Anfang August zeigten, daß vorher keine Laichwanderung von Bachforellen im Bereich des Wehres stattfand. In allen Jahren begann der Hauptteil der Wanderung erst

ab Mitte Oktober. Dazu wurde eine Kastenreuse am oberen Ende der FAH eingesetzt, die durch eine vollständige Absperrung den Fang aller Fische erlaubte. Die Leerung und Vermessung fand zweimal täglich (morgens und abends) statt. Da mehrfach Entnahmen von Tieren durch unbefugte Personen registriert wurden, erfolgten während der Laichzeit zusätzliche Kontrollen im Tagesverlauf. Die Forellen wurden auf einen halben Zentimeter (Totallänge  $L_t$ ) genau vermessen und auf 1 g genau gewogen und das Geschlecht bestimmt. Anschließend wurden die Tiere 50 m oberhalb des Wehres wieder freigelassen.

In den Jahren 1996 und 1997 wurde die Intensität des Laichgeschehens der Bachforellen an der Nebel durch mehrfach stattfindende Laichkontrollen erfaßt. Dabei wurden die Laichgruben nach Größe, Frischegrad und Verteilung im Gewässerlauf kartiert. Die Beschreibung der Laichgruben erfolgte in Anlehnung an Grost und Hubert (1991). Kriterien zur Bewertung der Laichgruben sind in Tab. 1 dargestellt. Der Frischegrad wurde an Hand Helligkeit der Sande und Kiese in zwei Klassen bewertet. Nur bei Vorhandensein heller gereinigter Sedimente wurde die Grube als frisch angelegt oder verändert anerkannt. Die Eignung der jeweiligen Gewässerabschnitte als Laichgebiet wurde subjektiv erfaßt. Grundlage war das Vorhandensein von geeigneten Schotterbänken, die Wassertiefe und das Strömungsverhalten. Weitere kleinräumige Mikrohabitatuntersuchungen wurden entsprechend der Fragestellung für die Bachforellenpopulation nicht speziell durchgeführt. Im Rahmen umfangreicher Biotopstrukturanalysen der Nebel und ihrer Auswirkungen auf die Ichthyozönosen (Spieß in Vorbereitung) wurden die wichtigsten Habitattypen der Bachforellen im Fluß jedoch beschrieben.



Zur Abschätzung der Bestandsgröße wurden alle bisher in unseren Untersuchungen vorliegenden Fänge der Bachforellen analysiert. Dazu wurden 82 quantitative Befischungen der Nebel zwischen 1987 und 1997 ausgewertet. Verwendet wurde ein Gleichstromgerät vom Typ DEKA 6000. Bei Gewässertiefen bis ca. 100 cm wurde im Wasser watend gefischt. Tieferer Niederungsbereiche konnten nur vom Boot aus befischt werden. Darüber hinaus konnten die Fangkarten der Angler durch die Unterstützung des Landesanglerverbandes Mecklenburg-Vorpommern e.V. für die Nebel von 1993-1997 ausgewertet werden.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1. Raumnutzung adulter Bachforellen

Zunächst soll die Frage geklärt werden, ob die Raumnutzung adulter Bachforellen in der Nebel außerhalb der Reproduktion durch Wehre in der Nebel beeinflusst wird. Grundlage der Ergebnisse sind zwei Peilungen pro Tag an insgesamt 14 Bachforellen in den Monaten Oktober und November 1996 und 1997 (nach Rückkehr vom Laichplatz) sowie sporadische Peilungen in

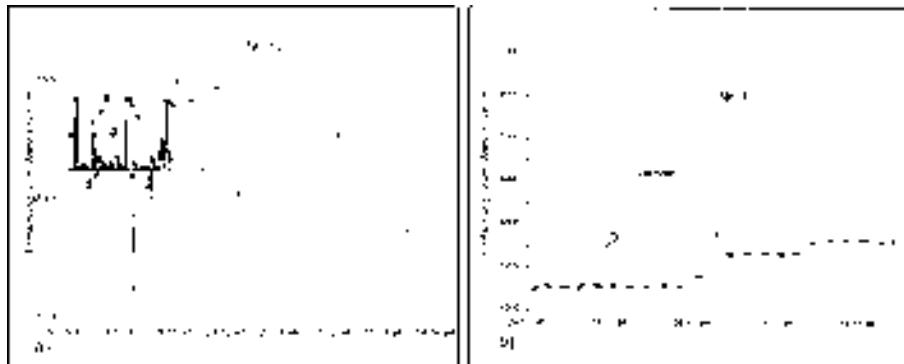
den Monaten Dezember 1997 bis März 1998. Als Aktionsraum wird hier die tägliche Ortsveränderung und als „home Range“ die räumliche Nutzung des Habitates über eine längere Periode (mindestens eine Woche) bezeichnet.

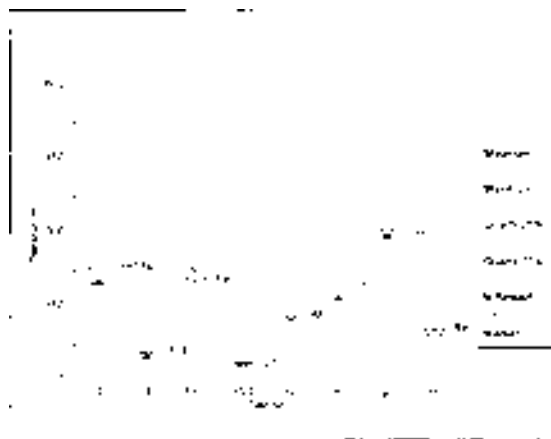
Bei unseren Untersuchungen erwiesen sich die Forellen als sehr standorttreu. Zum Teil hielten sich die Forellen über einen langen Zeitraum nur in einem Bereich von 100 m auf (Abb. 2a). Wie aus Abb. 3 hervorgeht, konnten zwar unterschiedliche Raum- und Habitatnutzungen bei den einzelnen Forellen festgestellt werden, insgesamt umfaßte das Home Range einen 500 m-Bereich mit zumeist deutlich engerer Begrenzung in einem Kernbereich von 100 m. Besonders deutlich wird dies durch die Angabe der Quartile (50% aller Peilungen innerhalb des darin gefaßten Bereichs).

Innerhalb des Untersuchungszeitraumes kam es bei sechs Forellen (1/1996; 5/1996; 13/1997; 11/1997; 8/1997; 12/1997) mindestens einmal zu großräumigeren Ortsveränderungen. Wenn auch in unseren Beispielen der neue Standort (mit Ausnahme der Forelle 13/1997 mit zeitweiligem neuen Standort nach der Laichwanderung) nicht weiter als 2000 m vom alten

**Abb. 2a und b:** Telemetrieergebnisse zur Raumnutzung der Bachforellen Nr. 10/1997 (a) und Nr. 1/1996 (b) in der Nebel.

**Fig 2a and b:** Results of spatial movements of radio-tagged brown trout number 10/1997 (a) and 1/1996 (b) in the river Nebel.





**Abb. 3:** Home Range der Bachforellen der Nebel auf der Basis von Telemetriedaten außerhalb der Laichzeit 1997 (n = Anzahl der Peilungen).

**Fig. 3:** Home range of brown trout in the river Nebel in 1997 out of spawning season (n = number of tracking signals).

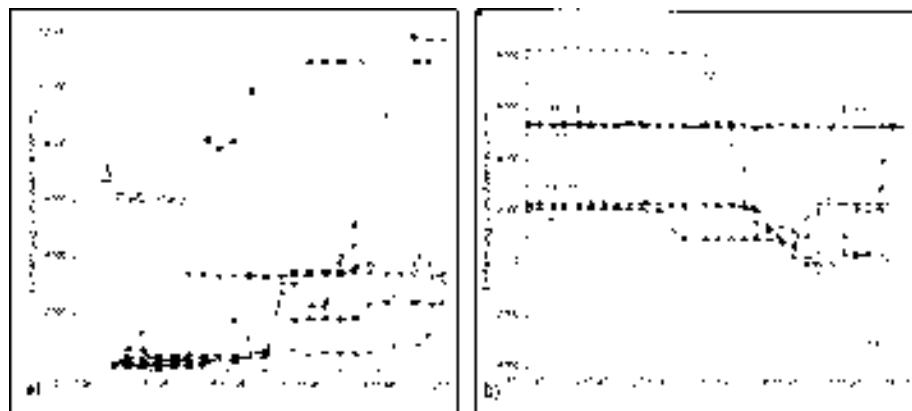
entfernt war, muß davon ausgegangen werden, daß in der mehrjährigen Adultphase mehrere vermutlich zum Teil weit entfernte Standorte besiedelt werden. Abb. 2b zeigt die Raumnutzung einer Bachforelle (Nr. 1/1996) nach der Laichzeit an zwei ca. 750 m voneinander entfernten Standorten. Innerhalb der jeweiligen Standortbereiche wird wieder ein kleiner Home Range-Bereich besiedelt. Für größere Wanderungen unabhängig von der Reproduktionszeit sprechen auch

unsere Reusenfänge juveniler und subadultler Forellen. Danach passierten in den Monaten Oktober und November 1995-1997 ca. 125 nicht geschlechtsreife Bachforellen die FAH, die Hälfte davon vom jeweiligen Jahrgang 0<sup>+</sup>.

Ein vollkommen anderes Raum-Zeit-Verhalten weisen die Bachforellen im Zusammenhang mit ihrer Reproduktion auf. Dazu konnten 1997 an fünf Bachforellen sowohl der Laichaufstieg als auch die Rückwanderung beobachtet werden. 1996

**Abb. 4a und b:** Aufenthalt auf dem Laichplatz und Rückwanderung von sechs Forellen in der Nebel 1996 (a) und die Zu- und Rückwanderung von sieben Forellen 1997 (b) während der Laichzeit auf der Grundlage von Telemetriedaten (ein Meßwert pro Tag).

**Fig 4a and b:** Occurrence and downstream movement of six brown trout of the river Nebel in 1996 (a) and upstream and downstream movements of seven brown trout during spawning season 1997 (on the basis of one tracking signal/day).



gab es nach dem Fang oberhalb der Fisch-  
treppe zwar weitere Versuche der Benut-  
zung der FAH, jedoch keine der Forellen  
passierte erfolgreich die FAH. So konn-  
ten 1996 lediglich Angaben zum Ausmaß  
der Rückwanderung gemacht werden.

1997 nahmen fünf telemetrierte Forellen  
an der Reproduktion teil. Sie legten von  
der Fang- und Aussetzstelle bis zum Laich-  
platz zwischen 2.300 und 8.200 m zurück  
(Abb. 4b).

Zwei nicht an der Reproduktion teilneh-  
menden Forellen blieben bis zum Erlö-  
schen der Sender im Frühjahr-Sommer  
1998 in ihren ursprünglichen Habitaten;  
eine Forelle wurde von einem nicht iden-  
tifizierten Säuger erbeutet.

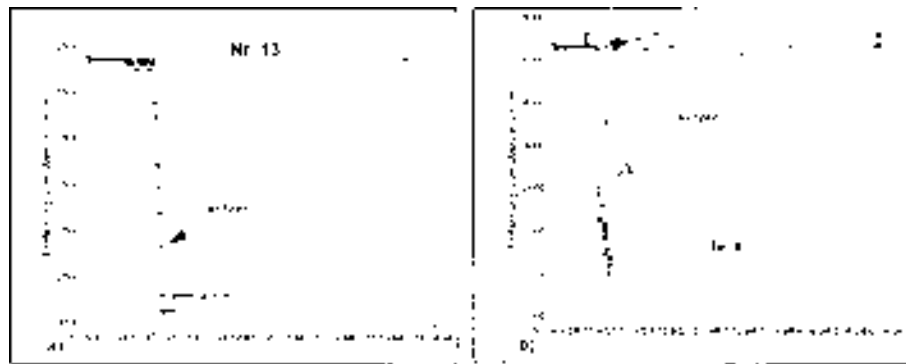
Eine Forelle (13/1997) überwand die FAH  
(Abb. 5a) und suchte einen ca. 3.000 m  
oberhalb gelegenen Laichplatz auf; eine  
andere konnte bei der erfolglosen Suche  
nach dem Einstieg der FAH gepeilt wer-  
den. Drei von fünf Forellen (Nr. 8, 9, 11)  
kehrten nach dem Abbläichen, Nr. 8/1997  
sogar ein zweites Mal während der Laich-  
zeit, an ihren Standort zurück (Abb. 5).  
Eine Forelle verlor ihren Sender beim  
Abbläichen und nur eine Forelle suchte  
sich zunächst einen neuen Einstand. Drei

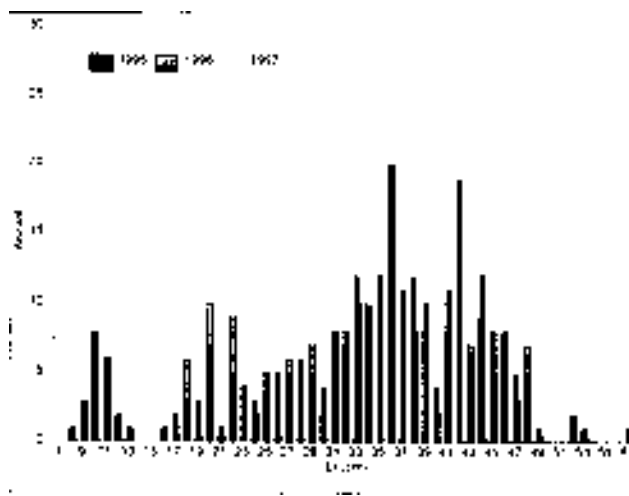
Monate nach Abschluß der Reprodukti-  
on kehrte auch dieses Tier an seinen ur-  
sprünglichen Standort zurück. Die Forel-  
len in der Nebel sind in der Lage nach  
der Fortpflanzung auch über größere  
Entfernungen ihren alten Standort wie-  
derzufinden.

Um die Migrationsdistanz der Forellen zu  
bestimmen, wurden die Maximalentfer-  
nungen der einzelnen Forellen zwischen  
Nahrungslebensraum und Laichplatz er-  
faßt. Insgesamt betrug die durchschnitt-  
lich von uns festgestellte Migrationslei-  
stung 4.430 m (Standardabweichung  
 $\pm 2.998$  m;  $n = 11$ ). Dabei ist jedoch zu  
berücksichtigen, daß 1996 alle von uns in  
der FAH gefangenen und unterhalb der  
FAH wieder ausgesetzten Forellen ohne  
unsere Fangaktion den nächsten Laich-  
platz oberhalb des Wehres Kölln (zusätz-  
lich mindestens 1500 m) erreicht hätten.  
Die Forellen können in der Nebel eine  
Maximalstrecke von 23.000 m zwischen  
den Wehren Güstrow und Kuchelmiß  
zurücklegen. Dies tritt jedoch, bedingt  
durch die Verteilung der Forellen im Fluß-  
lauf, kaum auf. Wir stellten eine Maxi-  
malentfernung von 12.500 m zwischen  
Laichplatz und Nahrungshabitat fest, die

**Abb. 5a und b:** Telemetrieergebnisse zur Raumnutzung der Bachforellen Nr. 13/1997 (a) und Nr. 8/1997 (b) in der Nebel während der Zuwanderung, dem Aufenthalt am Laichplatz und der Rückwanderung.

**Fig. 5a and b:** Results of radio-tracking of brown trout number 13/1997 (a) and 8/1997 (b) during upstream migration, spawning and downstream migration in the river Nebel.





**Abb. 6:** Summendarstellung der Längenverteilung der Bachforellen in der Reuse oberhalb der Fischaufstiegshilfe Kölln in der Nebel in den Jahren 1995-1997.

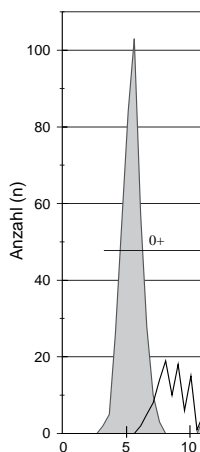
**Fig. 6:** Length distribution of brown trout collected in a trap upstream the fish ladder Kölln of the river Nebel (in total of the years 1995-1997).

jedoch von einzelnen Tieren noch überboten werden könnte.

Die Laichwanderung erstreckte sich nach Auswertung der Reusenfänge in den Jahren 1995 bis 1997 auf durchschnittlich 41 Tage (35-45 Tage). In allen drei Jahren traten zu Beginn der Laichzeit noch niedrige Durchflüsse unter 700 l/s auf. Bei der vorliegenden Konstruktion der FAH beeinflusste dies vermutlich besonders die Wanderung in der ersten Migrationsphase negativ, da hier sowohl die Lockströmung gering ausgeprägt war, als auch der Wasserstand in der FAH unter 20 cm lag. In allen drei Jahren stellten die Jahrgänge

3+ und die Jahrgänge 4+ und 2+ in dieser Reihenfolge den Schwerpunkt der Forellen in der Reuse dar (Abb. 6). Dabei beruhte die Altersschätzung auf den Vergleich mit der Längenhäufigkeitskurve aller Bachforellenfänge in der Nebel im Vergleich zwischen Frühjahr und Herbst (Abb. 7) und der Altersbestimmung auf Schuppenbasis der 14 telemetrierten Forellen. Danach handelt es sich bei den Bachforellen der Nebel um eine sehr gut wüchsige Population.

In der Nebel begannen in der ersten Phase besonders die Männchen mit der Laichwanderung. Die Wanderung der Weibchen

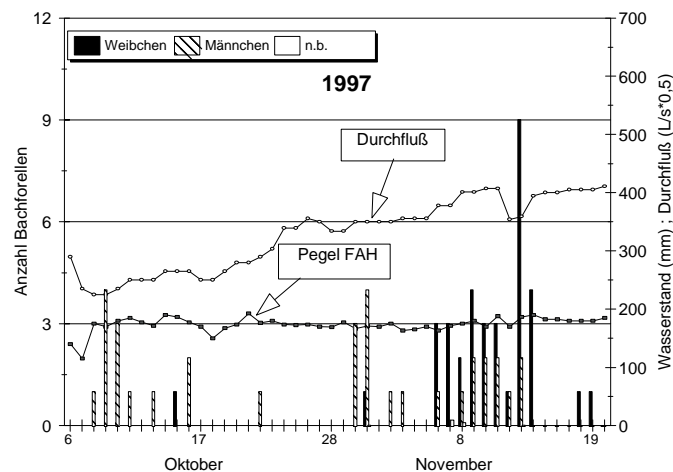


**Abb. 7:** Längenverteilung aller in unseren Untersuchungen von 1987-1994 in der Nebel gefangenen Bachforellen (Frühjahr n = 977; Herbst n = 229).

**Fig 7:** Length distribution of brown trout caught in the river Nebel between 1987 and 1994 (spring: n= 977; autumn: n = 229).

**Abb. 8:** Reusenfänge der Bachforellen oberhalb der Fischaufstiegshilfe Kölln in der Nebel 1997.

**Fig 8:** Catch of brown trout into the trap upstream the fish ladder Kölln in the River Nebel in 1997.



setzte dagegen erst Ende Oktober, kurz vor Beginn der Anlage der ersten Gruben ein (Abb. 8). Dabei konnten wir an den Fängen in der Reuse 1996 und 1997 feststellen, daß bei den Weibchen zuerst die großen Tiere mit der Wanderung beginnen.

### 3.2. Angaben zur Dauer des Aufenthaltes auf dem Laichplatz

Bezüglich der Gesamtaufenthaltsdauer auf dem Laichplatz schwankten die Werte zwischen den einzelnen Tieren beträchtlich. Jedoch konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Untersuchungsjahren oder den Geschlechtern gefunden werden (Tab. 2).

Erhebliche Unterschiede zwischen den sechs untersuchten Weibchen und den fünf Männchen traten aber beim Vergleich der Aufenthaltsdauer in den einzelnen

Laichgruben auf. Die Weibchen hielten sich ca. 4,5 Tage in einer Laichgrube und durchschnittlich nur noch einen halben Tag in einer anderen Laichgrube (0-3 Gruben) auf. Bei den drei Weibchen, die sich in mehr als einer Laichgrube aufhielten, gingen die kurzen Aufenthalte in anderen Laichgruben immer dem längerfristigen Aufenthalt in der Hauptlaichgrube voraus. Die Männchen dagegen wechselten wesentlich häufiger die Laichgruben (2-6) und hielten sich auch nur maximal zwei Tage in einer Laichgrube auf. Häufig betrug die Aufenthaltszeit weniger als einen halben Tag und ein Pendeln zwischen den Laichgruben konnte beobachtet werden.

### 3.3. Laichaktivität

Zur Erfassung der Laichaktivität wurde in den Jahren 1995 -1998 die Anzahl der

**Tab. 1:** Kriterien der Einstufung der Laichgruben in die einzelnen Größenklassen der Bachforellen der Nebel.

**Tab. 1:** Scales of size classes of spawning sites for brown trouts in the river Nebel.

Klasse	Maße (Breite x Länge)	Anzahl Weibchen	Bemerkungen
I	0-5m x 1m	1-5	Vorlaichgrube für größere Weibchen oder Laichgrube Weibchen 2
II	0-5m x 1-2m	1-5	Hauptlaichgrube für Weibchen 3
III	1-2m x 2-4m	2-5	als Hauptlaichgrube von 2 Weibchen genutzt
IV	fast gesamte Bachbreite	1-5	großer Laichplatz, der über lange Zeit genutzt

Tab. 2: Laichplatzverhalten durch Radiotelemetrie beobachteter Forellen 1996 und 1997.

Tab. 2: Spawning activity of brown trout recorded 1996 and 1997 by radio telemetry .

Nr.	Jahr	Geschlecht	Laichzeit	Dauer (Tage)	Anzahl Laichen	Aufenthalt pro Laichplatz (Tage)	Alter	Laichort
						maximal - seen		
8	1997	w	08.11 - 13.11	6	4	2	4	19
11	1997	w	04.11 - 10.11	6	3	4	6	43
13	1997	w	11.11 - 17.11	7	1	7	3	11,5
2	1996	w	29.10 - 02.11	4	1	7	4	42
3	1996	w	29.10 - 08.11	9	2	7	3	19
5	1996	w	29.10 - 03.11	5	1	6	3	40,5
9	1997	m	06.11 - 07.11	2	2	1	1	58,5
12	1997	m	06.11 - 16.11	10	3	2	1	41,5
1	1996	m	29.10 - 07.11	10	3	1	4	44
4	1996	m	29.10 - 04.11	6	4	2	4	43
6	1996	m	29.10 - 10.11	12	3,5	2	4	58,5

Tab. 3: Schätzung der Laicherzahlen und Laichgrubenanalyse zum jeweiligen Höhepunkt der Bachforellenlaichzeit in der Nebel zwischen dem Krakower See und Güstrow.

Tab. 3: Analysis of spawning sites and estimation of spawning brown trout in the river Nebel between lake Krakow and Güstrow.

	1995 (10 - 13.11)			1996 (10 - 13.11)			1997 (12 - 13.11)		
Laichgebiet	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Anzahl Laichgruben	25	50	105	52	87	13	45	76	15
mittlere Größe [m]	10,6	11,6	10,5	7,15	12,8	1,01	2,13	8,1	1,67
Anteil Klasse 1 [%]				26,9	42,5	38,5	15,6	42,1	53,3
Anteil Klasse 2 [%]				38,5	46,3	61,5	41,2	31,6	33,3
Anteil Klasse 3 [%]				30,9	11,1	0	31,1	26,5	13,3
Anteil Klasse 4 [%]				4,7	0	0	8,9	0	0
Anteil freier Laichgruben [%]	100	100	100	100	100	100	69	69	100
Anzahl Weibchen zum Laichhöhepunkt	54	100	100	71	99	21	66	100	16
Gesamtzahl Weibchen geschätzt (***)	48	125	100	81	99	21	87	102	8
Anteil Forellen im Bach		100			81**			86**	
Anteil Weibchen [%]		100			58*			85	

\* 1995 nur Teilkartierung mit 70 gezählten Laichgruben; Schätzung der Gesamtzahl an Hand von Vergleichszahlen 1997

\*\* 1996 und 1997 zusätzlich jeweils ca. 10 Forellen gestohlen

\*\*\* nach Annahme, daß 80% aller Weibchen zum Laichhöhepunkt am Laichplatz waren (nach Daten von 1997)

I - unterhalb Wehr Kölln; II - zwischen Wehr Kuchelmiß und Wehr Kölln; oberhalb Wehr Kuchelmiß

Laichgruben gezählt. In parallel laufenden Untersuchungen in einem kürzerem Flußabschnitt wurden durch wöchentliche Kontrollen der Laichhöhepunkt und die Dauer der Laichzeit ermittelt. Die Laichplätze konzentrierten sich im 14,5 km langen Nebelabschnitt unterhalb des Wehres Kölln auf einen nach der Habitatanalyse 1.070 m langen Bereich, im 8,5 km langen Abschnitt zwischen den Wehren Kölln und Kuchelmiß auf 3.840 m und im 4,0 km langen Oberlauf bis zum Krakower See auf 840 m. Anhand der Laichgrubenausmaße wurde zudem auf die Anzahl beteiligter Weibchen geschlossen (Tab. 1). Diese durch visuelle Beobachtungen an der Nebel aufgestellten Klassen stellen jedoch nur einen groben Anhaltspunkt dar und gelten nicht für andere Gewässer.

Die Ergebnisse der Laichgrubenanalyse der Jahre 1995 bis 1997 sind in Tab. 3 dargestellt.

Die Verteilung der Laichgruben zwischen den einzelnen Größenklassen zeigt, daß in den Untersuchungsjahren 1996 und 1997 im Bachunterlauf unterhalb Kölln ein großer Prozentsatz der Laichgruben (34,6 und 40%) mit großer Wahrscheinlichkeit von mehreren Weibchen genutzt wurde (siehe Größenklasse 3 und 4 in Tab. 3), während das im darüberliegenden Abschnitt nur bei 11,1 und 26,3% der Gruben zutrifft.

## 4. Diskussion

### 4.1. Raumnutzung

Die Untersuchungen zur Raumnutzung bezogen sich ausschließlich auf Adulte der Bachforellenpopulation, da radiotelemetrische Langzeitstudien mit Jungfischen häufig an der Größe der Sender scheitern. Verschiedene Untersuchungen konnten nachweisen, daß radiotelemetrische Untersuchungen mit implantierten Sendern

nicht zu Schädigungen und damit längerfristigen Verhaltensänderungen bei adulten Bachforellen führen (Laughton und Smith 1992). Unmittelbar nach der Implantation treten selbstverständlich erhöhte Belastungen auf, doch in unseren Untersuchungen nahmen die ersten Tiere 1996 bereits 2-3 Tage nach dem Eingriff an der Reproduktion teil. Nach dem Rückfang im Spätherbst 1996 und der anschließenden Obduktion der Fische konnte in unseren Untersuchungen eine gute Verträglichkeit der Sender und Antennen festgestellt werden, so daß von keiner erheblichen Behinderung ausgegangen werden muß. Dies steht in Übereinstimmung mit den Untersuchungen zu den Auswirkungen von intraperitonealen Sendern auf junge Lachse von Moore et al. (1990, 1992).

Adulte Forellen führen im Spätherbst eine ausgedehnte Laichwanderung in die Oberläufe der Bäche und Flüsse durch und wandern anschließend wieder zurück. Residente Forellen (*S. trutta f. fario*) führen im Vergleich zu den Meerforellen keine langen Wanderungen durch (Elliott 1994). Das Ausmaß der Laichwanderung ist jedoch auch hier abhängig von der Habitatausstattung. Außerhalb der Reproduktionszeit werden Bachforellen als relativ standorttreu beschrieben, Angaben aus Tieflandbächen liegen jedoch kaum vor. Wenn man residente Bachforellen jedoch in die Unterläufe aussetzt, können die Entfernungen, die bei der Laichwanderung zurückgelegt werden, durchaus beträchtlich sein und müssen sich nicht von denen der Meerforellen unterscheiden (Jonsson et al. 1995).

Hesthagen (1988) gibt für einen norwegischen Küstenbach einen täglichen Aktionsraum residenter Bachforellen von 75 m an. Auch Bridcut und Giller (1993) ermittelten einen täglichen Aktionsraum von 30 m (90 m<sup>2</sup>) für ein- bis dreijährige Forellen. Young (1996) stellte bei einer an-

deren ebenfalls standorttreuen Salmonidenart (*Oncorhynchus clarki pleuriticus*) innerhalb von 20 bis 80 Tagen ein durchschnittliches Home Range der einzelnen Tiere von 300 m fest. Da wir ähnliche Werte ermittelten, ist zu schließen, daß auch in der Nebel außerhalb der Reproduktionszeit die vorhandenen Wehre das Home Range nicht einschränken.

Wir konnten jedoch auch feststellen, daß es immer wieder vorkommt, daß neue Standorte besiedelt werden. Hierbei könnten innerartliche Konkurrenz, Prädationsrisiko oder Störungen mögliche Ursachen sein. In einer im Frühjahr 1998 an zwei mit noch funktionsfähigen Sendern ausgerüsteten Forellen durchgeführten Detailuntersuchung konnten kleinräumige Wanderungen festgestellt werden, die durch offenbar störende Bewegungen des Untersuchers am Gewässerufer induziert worden waren. In der Nebel gelangen also regelmäßig adulte Bachforellen in einen unterhalb des Hauptwehres Güstrow gelegenen Bachabschnitt und gehen der Population verloren, da dort keine geeigneten Laichsubstrate vorhanden sind. Nur so sind die wiederholten Fänge adulter Bachforellen in den ausgebauten Nebelabschnitten unterhalb des Hauptwehres Güstrow zu erklären. Das bedeutet, daß sehr wahrscheinlich auch außerhalb der Reproduktionszeit die Wehre in der Nebel Hindernisse für die Raumnutzung der adulten Bachforellen darstellen. Hesthagen (1988) fand in seinen Untersuchungen auch eine mobile (ca. 20 % des Bestandes) und eine mehr stationäre Form und bestätigt damit Ergebnisse von Solomon (1982) und Bridcut und Giller (1993). Darüber hinaus scheint die Abwärtswanderung von Forellen dichteabhängig zu sein und bevorzugt die konkurrenzschwächeren kleinen Tiere zu betreffen (Le Cren 1965). Andererseits müssen auch die Habitatbedingungen des Gewässers berücksichtigt werden. Adulte große

Forellen bevorzugen tiefere Gewässerabschnitte (Bohlin 1977; Bridcut und Giller 1993) und dürften daher in der Nebel gezielt in weiter unterhalb gelegene Abschnitte ausweichen. Die regelmäßig stattfindende Aufwärtswanderung von Jungtieren und Subadulten an der Fischaufstiegshilfe Kölln in der Nebel ist ein weiteres Indiz für größere Raumbewegungen der Forellen im Fluß. Inwieweit es sich hierbei um die Kompensation von Populationsverlusten des Oberlaufes durch das Wehr Kölln handelt, kann nicht eingeschätzt werden. Dafür hätten spezielle Reusen gestellt werden müssen. Auf jeden Fall hat diese Aufwärtswanderung juveniler und subadulter Tiere, die vermutlich im gesamten Jahresverlauf stattfindet, trotz ihres relativ geringen Ausmaßes im Verhältnis zur Bestandsdichte des Oberlaufes positive Konsequenzen für die Population. Im Falle von Katastropheneinflüssen auf die Population des Oberlaufes kann zusätzlich eine Wiederbesiedlung erfolgen.

Daß nicht alle adulten Forellen an der Reproduktion teilnehmen, bestätigten bereits Evensen (1985) und Stuart (1953). Wir gehen daher nach den Untersuchungsergebnissen von 1997 davon aus, daß die 1996 nach der Reproduktion besetzten Territorien mit großer Wahrscheinlichkeit auch die Ausgangsterritorien vor der Laichzeit waren. Lediglich die Peilungen des Tieres Nr. 2/1996 in der letzten Woche sind kritisch zu bewerten, da dieses Tier nicht versuchsbedingt durch einen Prädator (Vogel) verletzt wurde und die festgestellte Abwanderung daraus resultieren könnte. Bemerkenswert ist jedoch, daß ein Tier (5/1996) ein Territorium in der Löbnitz, einem Nebenbach der Nebel über 10 km vom Aussetzungspunkt entfernt, aufsuchte. Die Fähigkeit, auch weit entfernt gelegene Habitate wiederzufinden, bestätigen Armstrong und Herbert (1997). In einem Telemetriever-



sich mit Bachforellen kehrten 12 von 14 Tieren an ihre 800-3.600 m entfernt gelegenen ursprünglichen Standorte zurück. Da die Suchbewegungen gerichtet und nicht zufällig waren, gehen die Autoren von Homing aus.

Aus den Telemetriedaten läßt sich ableiten, daß erhebliche Distanzen während der Laichzeit (> 10.000 m) sowohl stromauf als auch stromab zurückgelegt werden. Damit liegen die Abstände zwischen den Wehren unter den festgestellten Wanderdistanzen der Forellen in der Nebel. Betrachtet man die große Anzahl tatsächlich das Wehr Kölln passierender Forellen, kann festgestellt werden, daß in der Vergangenheit dieses Wehr ohne FAH eine effektive Barriere für die Laichwanderung darstellte. Überdies ist daraus zu schließen, daß das weiter oberhalb gelegene Wehr Kuchelmiß ein Hindernis für wanderwillige Forellen darstellt.

Die Aufenthaltsdauer auf den Laichplätzen unterschied sich zwischen den Geschlechtern nicht. Auch Okland et al. (1994) fanden, allerdings bei Lachsen *S. salar*, keine signifikanten Unterschiede in der Aufenthaltszeit von Männchen ( $\bar{x}$  = 9,3 Tage) und Weibchen ( $\bar{x}$  = 7,0 Tage). Elliott (1994) fand bei laichenden Meerforellen, daß große Weibchen zuerst ablaichen und daß es eine negative Korrelation zwischen Körperlänge der Weibchen und Ablaichzeitpunkt gibt. Sakowicz (1962) stellte zudem im polnischen Wdzydze-See fest, daß die Länge der ablaichende Seeforellen-Weibchen (*S. trutta m. lacustris*) im Verlauf der Laichsaison abnimmt. Auch in unseren Untersuchungen begannen zuerst die Männchen bei Durchflüssen von zum Teil unter 300 L/s (1997) Mitte Oktober mit der Wanderung, bevor dann die Weibchen und unter ihnen zuerst die großen Weibchen in der Reuse gefangen wurden. Sollten sich die niedrigen Wasserstände auf die Laichwanderung auswirken, müßten daher be-

sonders die Migration und Reproduktion der Männchen und eventuell der großen Weibchen gestört sein. In unseren Untersuchungen ermittelten wir einen Männchenanteil von 42% (1996) und 48% (1997) bei der Passage der FAH. In vielen Bächen Norwegens (Jonsson 1985) überwiegen die Männchen. Allerdings gibt es auch Beispiele für ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis oder ein Überwiegen der Weibchen (Jonsson 1989; Enger 1936). Elliott (1994) fand in seiner Langzeitstudie an Meerforellen im englischen Black Brows Beck zwei geschlechtsreife Männchen pro Weibchen. Unter Ausschluß der kleinen "whitlings" genannten Männchen, welche die ganze Zeit im Bach verbleiben, dominierten jedoch die Weibchen (Geschlechterverhältnis 1,2 bis 1,5 zu 1).

#### 4.2. Laichplatznutzung

Die Vergrößerung einer Laichgrube durch ein neues Weibchen führt meist dazu, daß es zu Sedimentumlagerungen im schon bestehenden Laichbett kommt. Neben vielfältigen Literaturbelegen für dieses Verhalten bei Salmoniden (Hayes 1987; Heggeberger et al. 1988) sprechen dafür auch unsere Beobachtungen an den Laichgruben, die eine sukzessive Nutzung über Zeiträume von drei bis vier Wochen und eine Tendenz zur Vergrößerung der Laichgruben nachwiesen. Wir schließen daraus, daß unterhalb des Wehres Kölln die bereits befruchteten Eier eines erheblichen Teils der Weibchen im Verlauf der Fortpflanzungsperiode durch nachfolgende Laichgrubenaktivitäten aus den Gruben verdriftet werden. Es ist daher zu erwarten, daß in diesem Flußabschnitt eine wesentlich höhere Ei- und Larvalmortalität in den ersten drei bis vier Wochen nach der Befruchtung auftritt als im darüberliegenden Nebelabschnitt. Fahy (1985) stellt neben zufällig wirkenden Umwelteinflüssen wie Trockenfallen des Gewässers zur Laich-

zeit und Verlusten im Winter die dichte-regulierte Übernutzung von Laichplätzen als eine der wichtigsten Ursachen für die Abundanzschwankungen von adulten Forellen dar. Horton (1961) spricht sogar von einer optimalen Dichte laichender Weibchen in einem englischen Bach. Crisp et al. (1974) fanden zwar auch erhebliche jährliche Schwankungen in der Zahl der Forellenlarven, vermuteten aber eher Mortalitätsschwankungen im Ei- und Larvalstadium als Ursache, denn Unterschiede im Laicherfolg während der Laichzeit. Unabhängig vom Ausmaß der Wirkungen der Laichplatzkonkurrenz dürfte jedoch die von Elliott (1987) und Mortensen (1977) beschriebene dichteabhängige Sterblichkeit in der Larvalphase ebenfalls zu einer höheren Larvmortalität unterhalb des Wehres Kölln führen.

Darüber hinaus wurden zum Laichhöhepunkt unterhalb des Wehres Kölln kaum kleine Laichgruben gezählt. Im darüberliegenden Abschnitt bis Kuchelmiß waren immer über 40% aller Gruben klein. Da kleine Gruben neben der Nutzung durch kleine Weibchen (Ottaway et al. 1981) vor allem probeweise vor der Anlage der eigentlichen Laichgrube angelegt werden, kann der prozentuale Anteil als Indiz der Ausnutzung der Habitatkapazität gewertet werden. Danach wird die vorhandene Kapazität zur Anlage von Laichgruben unterhalb des Wehres Kölln viel stärker ausgenutzt, d.h. einmal angelegte Gruben werden zum großen Teil auch für die Reproduktion genutzt. Dies steht auch im Einklang mit dem geringeren zur Reproduktion zur Verfügung stehenden Raum in diesem Gewässerabschnitt.

### Danksagung

Die Untersuchungen fanden mit Unterstützung des Bundesministeriums für Bildung und Forschung (Förderkennzei-

chen 0339541 bzw. 0339535) statt. An den Geländeuntersuchungen waren U. Binner, D. Fabian, A. Hagenguth, D. Lämmel, U. Mörchen und K. Schenk beteiligt. Für die Reusenkontrollen wird besonders Herrn G. Trost aus Güstrow gedankt. Besonderer Dank gilt Herrn Dr. Spieß für die Unterstützung bei der Arbeit und der Durchsicht des Manuskriptes und Herrn Dr. Winkler für die Altersbestimmung der Forellen. Darüber hinaus danken wir dem Landesanglerverband Mecklenburg-Vorpommern e.V. für die Unterstützung.

### Literatur

- Armstrong, J.D., Herbert, N.A. 1997. Homing movements of displaced stream-dwelling brown trout. *J. Fish Biol.* 50, 445-449.
- Bohlin, T. 1977. Habitat selection and inter-cohort competition of juvenile sea-trout, *Salmo trutta*. *Oikos* 29, 112-117.
- Bridcut, E.E., Giller, P.S. 1993. Movement and site fidelity in young brown trout *Salmo trutta* populations in a southern Irish stream. *J. Fish. Biol.* 43, 889-899.
- Crisp, D., Mann, R.H.K., McCormack, J.C. 1974. The populations of fish at Cow Green, Upper Teesdale, before impoundment. *J. appl. Ecol.* 11, 969-996.
- Dynesius, M., Nilsson Ch. 1994. Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world. *Science* 226, 753-762.
- Elliott, J.M. 1987. Population regulation in contrasting populations of trout *Salmo trutta* in two lake district streams. *J. Animal Ecol.* 56, 83-98.
- Elliott, J.M. 1994. Quantitative Ecology and the brown trout. Oxford University Press Oxford, New York, Tokyo.
- Enger, M. 1936. XXII. Zur Monographie der Bachforelle. *Z. Fischerei* 34, 363-384.
- Evensen, T.H. 1985. Migration of brown trout (*Salmo trutta* f.) at a weir basin in an regulated river in Western Norway, pp 321-327. In: Regulated rivers (A. Lilleham, J. Stalweit, eds). Universitetsforlaget, AS Oslo.

- Fahy, E. 1985. Cyclic fluctuations in the abundance of trout *Salmo trutta* L. Arch. Hydrobiol. Suppl. 70, 404-428.
- Grost, R., Hubert, W.A. 1991. Description of brown trout redds in a mountain stream. Trans. Amer. Fisheries Society 120, 582-588.
- Hayes, J.W. 1987. Competition for spawningspace between brown (*Salmo trutta*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in a lake inlet tributary, New Zealand. Can. J. Aquat. Sci. 44, 40-70.
- Heggeberget, T.G., Haukebo, T., Mork, J., Stahl, B. 1988. Temporal and spatial segregation of spawning in sympatric populations of Salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L. J. Fish Biol. 33, 347-356.
- Hesthagen, T. 1988. Movements of brown trout, *Salmo trutta*, and juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, in a coastal stream in northern Norway. J. Fish Biol. 32, 639-653.
- Horton, P.A. 1961. The binomics of brown trout in a Dartmoor stream. J. Animal Ecol. 30, 311-338.
- Jonsson, B. 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. Trans. Amer. Fish. Soc. 114, 182-194.
- Jonsson, B. 1989. Life history and habitat use of Norwegian brown trout (*Salmo trutta*). Freshwater Biol. 21, 71-86.
- Jonsson, N., Jonsson, B., Aass, P., Hansen, L.P. 1995. Brown trout *Salmo trutta* released to support recreational fishing in a Norwegian fjord. J. Fish Biol. 46, 70-84.
- Krappe, M., Lemcke, R., Spieß, H.-J., Waterstraat, A., Winkler, H. 1996. Einfluß von Störungen und Zerschneidungen auf Neunaugenpopulationen und Fließgewässerichthyozönosen. Schr. Landesamt Um. Nat. Meck.-Vorp. 1, 67-70.
- Laughton, R., Smith, G.W. 1992. The relationship between the date of river entry and the estimated spawning position of adult atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in two major Scottish east coast rivers, pp 423-433. In: Wildlife telemetry (Priede, I.G., Swift, S.M. eds). Horwood, Chichester.
- Le Cren, E.D. 1965. Some factors regulating the size of populations of freshwater fish. Mitt. Int. Verein Theor. Angew. Limnologie 13, 88-105.
- Mehl, D., Könker, H., Hellmuth, O., Pivarci, R. 1995. Das Flußgebiet der Nebel - eine naturräumliche Charakterisierung. Nach. entomol. Ver. Apollo, Suppl. 15, 19-40.
- Moore, A., Russel, I., Potter, E.C.E. 1990. The effects of intraperitoneally implanted dummy acoustic transmitters on the behaviour and physiology of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). J. Fish Biology 37, 713-721.
- Moore, A., Potter, E.C.E., Buckley, A.A. 1992. Estuarine behaviour of migrating atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts, pp389-399. In: Wildlife Telemetry (Priede, I.G., Swift, S.M. eds). Horwood, Chichester.
- Mortensen, E. 1977. Population, survival, growth and production of trout *Salmo trutta* in a small Danish stream. Oikos 28, 9-15.
- Okland, F., Heggeberget, T.G., Jonsson, B. 1994. Migratory behaviour of wild and farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) during spawning. J. Fish Biol. 33, 1-7.
- Ottaway, E.M., Carling, P.A., Clarke, A., Reader, N.A. 1981. Observations on the structure of brown trout, *Salmo trutta* L., redds. J. Fish Biol. 19, 593-607.
- Sakowicz, S. 1962. The course of spawning of trout (*Salmo trutta m. lacustris* L.) from Wdzydze lake in 1960. Acta hydrobiol. 4, 39-45.
- Solomon, D.J. 1982. Migration and dispersal of juvenile brown and sea trout, pp 136-145. In: Proceedings of the salmon and trout migratory behavior symposium (Brannon, E.L., Salo, E.O., eds), Seattle, Washington: School of Fisheries. University Washington.
- Spieß, H.-J., Waterstraat, A. 1990. Results of endangered species of fish and cyclostomes from three streams of the GDR. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 75, 619-638.
- Spieß, H.-J., Waterstraat, A. 1993. Zur Ökologie von Fischen und Rundmäulern der Nebel (Land Mecklenburg-Vorpommern) und Ableitung von Schutzmaßnahmen. Arch. Naturschutz, Landschaftsforschung, 32, 113-133.
- Stuart, T.A. 1953. Spawning migration, reproduction and young stages of the Loch trout (*Salmo trutta*). Scot. Home Dept. Freshwat. Salmon Fish. Res. 5, 1-39.
- Summerfelt, R.C., Smith, L.S. 1990. Anesthesia, surgery and related techniques, pp 213-272. In: Methods of fish biology (Schreck, C.B., Moyle, P.B. eds). American Fisheries Society, Bethesda.

- Waterstraat, A., Baier, H., Holz, R., Spieß, H.-J., Ulbricht, J. 1996: Unzerschnittene störungsarme Landschaftsräume - Versuch der Beschreibung eines Schutzgutes. Schr. Landesamt Um. Nat. Meck.-Vorp 1, 5-24.
- Winkler, H.M. 1990. Einige Hinweise zur Altersbestimmung von Fischen. Ichthyofaunistik, 29-42.
- Young, M.K. 1996. Summer movements and habitat use by Colorado River cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki pleuriticus*) in small montane streams. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53, 1403-1408.

## Aufnahmeantrag für natürliche Personen

An der Geschäftsleitung der Gesellschaft für Ichthyologie

11. *How do you feel about the fact that the majority of the world's population lives in poverty?*

$$f(x) = \frac{1}{2} \left( \cos \left( \frac{\pi}{2} x \right) + \cos \left( \frac{\pi}{2} x \right) \right) = \cos \left( \frac{\pi}{2} x \right)$$
[illegible]

2. *Not a member of the*  $\mathcal{C}_1$  *class (with*  $\mathcal{C}_1 = \text{any class}$ ) *is*  
 3. *Not a member of the*  $\mathcal{C}_2$  *class (with*  $\mathcal{C}_2 = \text{any class}$ )

2000 年 12 月 12 日

• • • • •

the following: (a) the choice of statistical tests; and (b) the choice of exchangeable covariate weights. In this paper, we consider quadratics. Using computer simulations, we show that the best quadratic is the one that gives equal weight to all subjects in the sample.

Die Natur der GfB erkenne ich an. Aufänderungen werde ich unverzüglich der Geschäftsführung mitteilen. Änderungen der Bankverbindung unverzüglich dem Schuldensitzer

$\Delta(\Gamma) = \{ \gamma \in \Gamma : \gamma \neq 1, \gamma \text{ is not a } p\text{-power of an element of } \Gamma \}$ .  
 $\Delta(\Gamma) = \{ \gamma \in \Gamma : \gamma \neq 1, \gamma \text{ is not a } p\text{-power of an element of } \Gamma \}$ .

, day

[illegible]

An den Schaltermomenten des  $\mathcal{E}_i^{\text{d}}$ :  $\mathbf{m}_i = \mathbf{r}_i \times \mathbf{F}_i = \mathbf{r}_i \times \sum_{j=1}^N \mathbf{F}_{ij} = \mathbf{r}_i \times \sum_{j=1}^N \frac{1}{r_{ij}^2} \mathbf{r}_{ij} = \mathbf{r}_i \times \sum_{j=1}^N \frac{\mathbf{r}_j - \mathbf{r}_i}{r_{ij}^3} = \mathbf{r}_i \times \sum_{j=1}^N \frac{\mathbf{r}_j}{r_{ij}^3} - \mathbf{r}_i \times \sum_{j=1}^N \frac{\mathbf{r}_i}{r_{ij}^3} = \mathbf{r}_i \times \sum_{j=1}^N \frac{\mathbf{r}_j}{r_{ij}^3}$

1.  $\rho_{\text{max}} = \rho_{\text{min}} = 0$  if  $\rho_{\text{max}} = \rho_{\text{min}} = 0$  and  $\rho_{\text{max}} = \rho_{\text{min}} = 0$ .

• • • • •

• • • • •

Angaben des Kontostuhls:  $x_1, \dots, x_{n-1}, x_n = 1, \dots, n$

\* \* \* \* \*

[illegible]

\* The authors are grateful to the referees for their helpful comments.

<sup>1</sup> *same as book 1 of the series*

1

Cheng, J. and Wu, Y. (2011) The effect of the size of the sample on the power of the test for the equality of the variances of two normal distributions. *Journal of Statistical Theory and Applications*, 10(1), 1-10.

• 4<sup>th</sup>

$$I_{\text{eff}} =$$

Unterschrift des Zeichnungsberechtigten:



An die Geschäftsleitung der Gesellschaft für Hilfswesen.

1

<sup>†</sup>These authors do not regard  $\mathcal{H}_2$  as the stable manifold of  $\mathcal{H}_1$  in the sense of the definition of  $\mathcal{H}_2$  in [1].

<p>_____</p> <p>_____</p> <p>_____</p> <p>_____</p> <p>_____</p>	<p>_____</p> <p>_____</p> <p>_____</p> <p>_____</p> <p>_____</p>
--	--

Die Nutzung der Fall-Informationen wird an Änderungen in der Verteilungsgeschwindigkeit werden wir unverzüglich dem Geschäftsführer der Fall mitteilen.

1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9. 10. 11. 12. 13. 14. 15. 16. 17. 18. 19. 20. 21. 22. 23. 24. 25. 26. 27. 28. 29. 30. 31. 32. 33. 34. 35. 36. 37. 38. 39. 40. 41. 42. 43. 44. 45. 46. 47. 48. 49. 50. 51. 52. 53. 54. 55. 56. 57. 58. 59. 60. 61. 62. 63. 64. 65. 66. 67. 68. 69. 70. 71. 72. 73. 74. 75. 76. 77. 78. 79. 80. 81. 82. 83. 84. 85. 86. 87. 88. 89. 90. 91. 92. 93. 94. 95. 96. 97. 98. 99. 100. 101. 102. 103. 104. 105. 106. 107. 108. 109. 110. 111. 112. 113. 114. 115. 116. 117. 118. 119. 120. 121. 122. 123. 124. 125. 126. 127. 128. 129. 130. 131. 132. 133. 134. 135. 136. 137. 138. 139. 140. 141. 142. 143. 144. 145. 146. 147. 148. 149. 150. 151. 152. 153. 154. 155. 156. 157. 158. 159. 160. 161. 162. 163. 164. 165. 166. 167. 168. 169. 170. 171. 172. 173. 174. 175. 176. 177. 178. 179. 180. 181. 182. 183. 184. 185. 186. 187. 188. 189. 190. 191. 192. 193. 194. 195. 196. 197. 198. 199. 200. 201. 202. 203. 204. 205. 206. 207. 208. 209. 210. 211. 212. 213. 214. 215. 216. 217. 218. 219. 220. 221. 222. 223. 224. 225. 226. 227. 228. 229. 230. 231. 232. 233. 234. 235. 236. 237. 238. 239. 240. 241. 242. 243. 244. 245. 246. 247. 248. 249. 250. 251. 252. 253. 254. 255. 256. 257. 258. 259. 260. 261. 262. 263. 264. 265. 266. 267. 268. 269. 270. 271. 272. 273. 274. 275. 276. 277. 278. 279. 280. 281. 282. 283. 284. 285. 286. 287. 288. 289. 290. 291. 292. 293. 294. 295. 296. 297. 298. 299. 300. 301. 302. 303. 304. 305. 306. 307. 308. 309. 310. 311. 312. 313. 314. 315. 316. 317. 318. 319. 320. 321. 322. 323. 324. 325. 326. 327. 328. 329. 330. 331. 332. 333. 334. 335. 336. 337. 338. 339. 340. 341. 342. 343. 344. 345. 346. 347. 348. 349. 350. 351. 352. 353. 354. 355. 356. 357. 358. 359. 360. 361. 362. 363. 364. 365. 366. 367. 368. 369. 370. 371. 372. 373. 374. 375. 376. 377. 378. 379. 380. 381. 382. 383. 384. 385. 386. 387. 388. 389. 390. 391. 392. 393. 394. 395. 396. 397. 398. 399. 400. 401. 402. 403. 404. 405. 406. 407. 408. 409. 410. 411. 412. 413. 414. 415. 416. 417. 418. 419. 420. 421. 422. 423. 424. 425. 426. 427. 428. 429. 430. 431. 432. 433. 434. 435. 436. 437. 438. 439. 440. 441. 442. 443. 444. 445. 446. 447. 448. 449. 450. 451. 452. 453. 454. 455. 456. 457. 458. 459. 460. 461. 462. 463. 464. 465. 466. 467. 468. 469. 470. 471. 472. 473. 474. 475. 476. 477. 478. 479. 480. 481. 482. 483. 484. 485. 486. 487. 488. 489. 490. 491. 492. 493. 494. 495. 496. 497. 498. 499. 500. 501. 502. 503. 504. 505. 506. 507. 508. 509. 510. 511. 512. 513. 514. 515. 516. 517. 518. 519. 520. 521. 522. 523. 524. 525. 526. 527. 528. 529. 530. 531. 532. 533. 534. 535. 536. 537. 538. 539. 540. 541. 542. 543. 544. 545. 546. 547. 548. 549. 550. 551. 552. 553. 554. 555. 556. 557. 558. 559. 560. 561. 562. 563. 564. 565. 566. 567. 568. 569. 570. 571. 572. 573. 574. 575. 576. 577. 578. 579. 580. 581. 582. 583. 584. 585. 586. 587. 588. 589. 590. 591. 592. 593. 594. 595. 596. 597. 598. 599. 600. 601. 602. 603. 604. 605. 606. 607. 608. 609. 610. 611. 612. 613. 614. 615. 616. 617. 618. 619. 620. 621. 622. 623. 624. 625. 626. 627. 628. 629. 630. 631. 632. 633. 634. 635. 636. 637. 638. 639. 640. 641. 642. 643. 644. 645. 646. 647. 648. 649. 650. 651. 652. 653. 654. 655. 656. 657. 658. 659. 660. 661. 662. 663. 664. 665. 666. 667. 668. 669. 670. 671. 672. 673. 674. 675. 676. 677. 678. 679. 680. 681. 682. 683. 684. 685. 686. 687. 688. 689. 690. 691. 692. 693. 694. 695. 696. 697. 698. 699. 700. 701. 702. 703. 704. 705. 706. 707. 708. 709. 710. 711. 712. 713. 714. 715. 716. 717. 718. 719. 720. 721. 722. 723. 724. 725. 726. 727. 728. 729. 730. 731. 732. 733. 734. 735. 736. 737. 738. 739. 740. 741. 742. 743. 744. 745. 746. 747. 748. 749. 750. 751. 752. 753. 754. 755. 756. 757. 758. 759. 760. 761. 762. 763. 764. 765. 766. 767. 768. 769. 770. 771. 772. 773. 774. 775. 776. 777. 778. 779. 780. 781. 782. 783. 784. 785. 786. 787. 788. 789. 790. 791. 792. 793. 794. 795. 796. 797. 798. 799. 800. 801. 802. 803. 804. 805. 806. 807. 808. 809. 810. 811. 812. 813. 814. 815. 816. 817. 818. 819. 820. 821. 822. 823. 824. 825. 826. 827. 828. 829. 830. 831. 832. 833. 834. 835. 836. 837. 838. 839. 840. 84

[illegible][illegible]

1. 1

— 1 —

6. \_\_\_\_\_

[illegible]

\_\_\_\_\_  
(Unterschrift des Zeichnungsberechtigten)





# Veröffentlichungsmöglichkeiten im Verlag Natur & Wissenschaft

Der Verlag Natur & Wissenschaft bietet allen Wissenschaftlern und wissenschaftlich arbeitenden Interessenten die Möglichkeit, die Ergebnisse ihrer Arbeiten - auch für einen kleinen Interessentenkreis - in angemessener Form zu publizieren.

## Voraussetzungen:

- Das Thema muß aus dem Bereich Naturwissenschaften (einschließlich Geowissenschaften) oder Technik (VNW-Technik) im weitesten Sinne stammen.
- Das Lektorat des Verlags oder vom Verlag ausgewählte Gutachter müssen die Arbeit begutachtet und der Veröffentlichung zugestimmt haben.

Schicken Sie uns Ihr Manuskript/Vorlage. Wir wenden uns schnellstmöglich wieder an Sie. Nach der Begutachtung erhalten Sie mit unserer Rückantwort auch eine ausführliche Stellungnahme zu den verschiedenen Möglichkeiten des Publizierens in unserem Verlag. Auch wenn der Interessentenkreis zu klein für eine kommerziell erfolgreiche Veröffentlichung ist, finden wir sicher in Zusammenarbeit mit Ihnen eine Möglichkeit zu einer angemessenen Publikation.

Außerdem verlegen wir

- Universitätsschriften
- Sonderbände/Tagungsbände/Symposiumsbände
- Dissertationen
- Habilitationen
- Fachzeitschriften.

## **VNW Verlag Natur & Wissenschaft**

Postfach 17 02 09

D-42624 Solingen

Tel.: 0212-819878, Fax 0212-816216

info@verlagnw.de

**Suchen Sie ein ichthyologisches oder aquaristisches Buch? Bei uns sind Sie richtig! Einfach anfragen - Sie erhalten dann in kürzester Zeit ein unverbindliches Preisangebot. Wir beschaffen aktuelle Bücher aus allen Erdteilen und haben ein großes Lager aktueller und älterer Literatur (derzeit leider keine Listen). Anfragen an VNW, [buecher@verlagnw.de](mailto:buecher@verlagnw.de)**



## Z E I T S C H R I F T F Ü R F I S C H K U N D E

Halbjährlich erscheinende Zeitschrift für alle Gebiete der Ichthyologie. Preise: Im jährlichen Abonnement 34,- DM (ab 01.01.2002 17,50 Euro), Einzelheft 20,- DM (ab 1.1.2002 10,50 Euro), zzgl. Postversand. Abonnementbestellungen sind zu richten an: Verlag Natur & Wissenschaft, Postfach 17 02 09, D-42624 Solingen, Tel. 0212-819878, Fax 0212-816216. Die ZEITSCHRIFT FÜR FISCHKUNDE kann auch im wissenschaftlichen Zeitschriftentausch bezogen werden. Nähere Informationen dazu beim Verlag Natur & Wissenschaft.

### Herausgeber:

**Dr. Klaus Busse**, Bonn; **Prof. Dr. Gerti Dücker**, Münster; **Prof. Dr. Hartmut Greven**, Düsseldorf; **Harro Hieronimus**, Solingen; **Prof. Dr. Frank Kirschbaum**, Berlin; **Dozent Dr. Robert Patzner**, Salzburg; **Dr. Rüdiger Riehl**, Düsseldorf; **Dr. Jürgen Schmidt**, Ruhmannsfelden

Zielgruppe der ZEITSCHRIFT FÜR FISCHKUNDE sind ichthyologische arbeitende Biologen sowie fiskundlich interessierte und wissenschaftlich arbeitende Aquarianer, vornehmlich des deutschsprachigen Raumes. Eine weite Verbreitung der Zeitschrift wird durch die Teilnahme am wissenschaftlichen Zeitschriftentausch gewährleistet.

### Abonnement

☐ Bitte liefern Sie mir die ZEITSCHRIFT FÜR FISCHKUNDE ab der folgenden Ausgabe/Ausgabe Nr. \_\_\_\_\_

☐ Bitte liefern Sie mir die ZEITSCHRIFT FÜR FISCHKUNDE im wissenschaftlichen Zeitschriftentausch.

Mein Tauschangebot: \_\_\_\_\_

Die ZEITSCHRIFT FÜR FISCHKUNDE erscheint zweimal jährlich, ca. 100 Seiten Umfang, Format DIN A 5, Einzelheft 20,- DM, Jahresabonnement 34,- DM zzgl. Versandkosten (surface mail, airmail auf Anfrage). Das Abonnement ist jederzeit widerrufbar.

Name: \_\_\_\_\_

Anschrift: \_\_\_\_\_

Ort, Datum, Unterschrift: \_\_\_\_\_

Bankeinzug: ja/nein

Konto: \_\_\_\_\_ bei: \_\_\_\_\_ BLZ: \_\_\_\_\_

**Bitte ausschneiden und senden an:**

Verlag Natur & Wissenschaft  
Postfach 170209  
D-42624 Solingen

Bitte belasten Sie meine Kreditkarte

☐ Euro-/Mastercard ☐ Diners Club ☐ Visa (Zutreffendes ankreuzen)

Kartennummer: \_\_\_\_\_ Verfalldatum: \_\_\_\_\_

Kartenbesitzer, falls abweichend: \_\_\_\_\_



## ZEITSCHRIFT FÜR FISCHKUNDE

Bi-annually published magazine for all parts of ichthyology. Price: Annual subscription 34,- DM (from 01.01.2001 17.50 Euro), single magazine 20,- DM (from 01.01.2001 10.50 Euro), plus delivery. Subscriptions should be addressed to: Verlag Natur & Wissenschaft, P. O. Box 170209, D-42624 Solingen, Tel. (212) 819878, Fax (212) 816216. The ZEITSCHRIFT FÜR FISCHKUNDE may also be ordered in the scientific magazine exchange. Further information from Verlag Natur & Wissenschaft.

### Editorial board:

**Dr. Klaus Busse**, Bonn; **Prof. Dr. Gerti Dücker**, Münster; **Prof. Dr. Hartmut Greven**, Düsseldorf; **Harro Hieronimus**, Solingen; **Prof. Dr. Frank Kirschbaum**, Berlin; **Dozent Dr. Robert Patzner**, Salzburg; **Dr. Rüdiger Riehl**, Düsseldorf; **Dr. Jürgen Schmidt**, Ruhmannsfelden

The target group of the ZEITSCHRIFT FÜR FISCHKUNDE are biologists whose research is concerned with fishes as well as fish-oriented and scientifically working aquarists predominantly in the German language region. However, the magazine is included in the scientific magazine exchange and should be distributed widely.

---

---

### Subscription

- ☐ Please send the ZEITSCHRIFT FÜR FISCHKUNDE starting with the next issue/issue no. \_\_\_\_\_  
☐ Please send the ZEITSCHRIFT FÜR FISCHKUNDE in the scientific magazine exchange.

My exchange offer: \_\_\_\_\_

The ZEITSCHRIFT FÜR FISCHKUNDE will be published twice a year and has about 100 pp., format DIN A 5, single copy 20,- DM (10.50 Euro) , annual subscription 34,- DM (17.50 Euro) plus delivery (surface mail, airmail on request). The subscription may be cancelled at any time.

Name: \_\_\_\_\_

Address: \_\_\_\_\_

Place, date, signature: \_\_\_\_\_

### Please clip and send to:

Verlag Natur & Wissenschaft  
P.O.Box 170209  
D-42624 Solingen

### Please charge my credit card:

- ☐ Euro-/Mastercard ☐ Diners Club ☐ Visa ☐ American expresss (cross if applicable)

Card number: \_\_\_\_\_ Exp. date: \_\_\_\_\_

Card holder, if different from above: \_\_\_\_\_

