



Weibchen und halbwüchsige Tiere von *Tropheus* sp. „Crescentic“ können wie dieses, im Flachwasser südlich von Halembe fotografierte Exemplar, ein unvollständiges Streifenmuster zeigen. Männchen sind gewöhnlich einfarbig grünlich-braun.

Anmerkungen zu Brichards *Tropheus*: *Tropheus brichardi*, *Tropheus* sp. „Crescentic“, *Tropheus* sp. „Lukuga“ und „Kushangaza“

Magnus Karlsson und Mikael Karlsson

(Übersetzung: Rico Morgenstern)

Kushangaza – eine Farbanomalie

Unter allen *Tropheus*-Arten der tansanischen Küste des Tanganjikasees wurden Individuen beobachtet, die eine Farbanomalie zeigen – eine chromatische Mutation, die gewöhnlich eine Mischung von hauptsächlich schwarzen, gelben und orangenen Farben umfasst, manchmal in Kombination mit der Normalfärbung der Art oder ihrer Varianten. Exemplare der Gattungsgruppe Tropheini mit einer solchen Anomalie sind lokal als „Kushangaza“ bekannt (Suaheli für „überraschend“). Dieser Begriff wurde 1990 geprägt: Das erste, bei Udachi (Karte: Q7) entdeckte *Tropheus*-Exemplar mit einer solchen Färbung wurde „Golden Ku-

shangaza“ genannt. Auch von *Tropheus moorii* „Red Rainbow“ aus dem Süden Tansanias ist das Auftreten von Kushangaza-Tieren bekannt.

Tropheus brichardi

Bei Halembe (vgl. Karte S. 158: L5), etwa 35 km süd-südöstlich von Kap Kabogo (Karte: J4) in Tansania, gibt es eine Kushangaza-Variante der dort häufig vorkommenden *Tropheus*-Art, die ziemlich auffällig, aber auch extrem selten ist. Es treten Individuen mit ausschließlich schwarzer und gelber Farbe in ziemlich unregelmäßigen Kombinationen auf. Die Normalfärbung dieser *Tropheus*-Art besteht aus einem durchgehenden Grünlichbraun oder einem

dunkelbraunen Körper mit einer kleinen runden gelben oder gelblichen Stelle an der Brust. Diese Art wird im Allgemeinen als *Tropheus brichardi* identifiziert. Es ist jedoch unwahrscheinlich, dass diese Bestimmung richtig ist. Die Form, die man als den echten *T. brichardi* bezeichnen könnte, lebt nur bei Nyanza (Typuslokalität: E3) in Burundi (NELISSEN & Thys VAN DEN AUDENAERDE 1975). Das Verbreitungsgebiet erstreckt sich nach den verfügbaren Informationen in Tansania (BRICHARD 1989: 154; eigene Beobachtung) entlang der Küste südwärts von Nyanza (oder Nyanza Lac *sensu* BRICHARD 1989) bis zur Felsenzone unmittelbar nördlich der Malagarasi-Mündung (I5) sowie entlang der Küste nördlich

von Nyanza Lac (BRICHARD 1989: 168; 183, Karte). Die Färbung der zwischen der burundisch-tansanischen Grenze und dem Malagarasi gefundenen Formen variiert nur wenig, früher wurden sie als „gestreifte Variante“ zusammengefasst (STAECK 1985: 114). *T. brichardi* scheint jedoch in den Felsbiotopen an der Küste des Gombe Stream Nationalparks (G3), nördlich von Kigoma (H3), zu fehlen (SEEHAUSEN 1993: 170). Weiterhin gehört die *Tropheus*-Variante von Rumonge (D3), 25 km nördlich von Nyanza Lac und jenseits einer aus sandigen und sumpfigen Abschnitten bestehenden geografischen Barriere, einer anderen Art an (BRICHARD 1989: 162, 190).

Tropheus sp. „Crescentic“

Die *Tropheus*-Art von Halembe wird hier als *Tropheus* sp. „Crescentic“ bezeichnet. Sie wurde wahrscheinlich zuerst von BRICHARD (1989: 158 Tabelle, 166, 169f; 180 Tabelle) als eigene Art erkannt. Er gibt an, dass eines ihrer Merkmale ein „höherer, längerer und sichelförmiger Schwanz“ ist (BRICHARD 1989: 166), daher die provisorische Bezeichnung *Tropheus* sp. „Crescentic“. BRICHARD verwendete jedoch keinen solchen beschreibenden Namen. Vielmehr bezeichnete er diesen Abstammungszweig als „Unidentifizierte Linie“ und fügte hinzu, dass es eine „Linie mit unklarem taxonomi-



Tropheus brichardi bei Masaka Point, Bulombora (Karte I4). Die südlichen Populationen der Art scheinen die farbenprächtigsten zu sein. Die Kigoma-Variante wurde 1974 von Wolfgang STAECK entdeckt und 1975 von Klaus GROM erstmals exportiert.

schem Status“ ist. Er unterscheidet jedoch drei verschiedene Rassen (Varianten) dieser Linie (hier: Art): Die „Ubwari-Rasse“, bei der der „Schwanz lang und sichelförmig ist“ (BRICHARD 1989: 170), die „Yungu-Rasse“, deren „Schwanz sichelförmig und sehr lang und hoch ist“ (BRICHARD 1989: 170) und deren geografische Verbreitung 130 km der Küste zwischen der Kasimia-Bucht (F2) (südlich von Ubwari) und der Toa-(Mtoa-)Bucht (K3) umfasst (BRICHARD 1989: 170), sowie die „Kavimvira-Rasse“ (BRICHARD 1989: 159, Abb. zweite von oben, links; 169f). BRICHARDS Dokumentation der

Art umfasst lediglich die geografischen Varianten, die er an der kongolesischen Küste von den Kavala-Inseln (K3) nördlich über Yungu (H2) bis zur Ubwari-Halbinsel (E2), und sogar an noch weiter nördlich gelegenen Fundorten wie etwa Kavimvira (A2) (auch bekannt als Kamvivira, POLL 1952; KULLANDER & ROBERTS 2012: 372) im äußersten Norden, gefunden hat (BRICHARD 1989: 170). Die ähnlichen Formen von der gegenüberliegenden tansanischen Küste sind nahezu identisch, ohne offensichtliche Unterschiede und daher wahrscheinlich konspezifisch. BRICHARD erkannte das jedoch nicht; es fiel ihm nicht auf, dass die grünlich- oder gelblich-dunkelbraunen *Tropheus*-Formen, die südlich des Malagarasi und südwärts bis Halembe zu finden sind, ebenfalls seiner „unidentifizierten Linie“, also *T. sp. „Crescentic“*, und nicht *T. brichardi* angehören (siehe BRICHARD 1989: 168–169).



Ein Kushangaza-Exemplar von *Tropheus* sp. „Crescentic“ südlich von Halembe. Der Name „Crescentic“ geht auf Pierre BRICHARDS Beobachtungen an *Tropheus* in den späten 1970er und 1980er Jahren zurück.

Das wahrscheinlich deutlichste diagnostische Merkmal von *T. sp. „Crescentic“* ist – wenig überraschend – die sichelförmige Schwanzflosse mit den auffällig spitzen Enden. Selbst wenn sie nicht so ausgeprägt sichelförmig ist wie bei *T. polli* und möglicherweise *T. annectens*, so ist sie doch deutlich anders geformt als die Schwanzflossen aller anderen *Tropheus*, die oberflächlich *T.*



Entlang der Kungwe Bay Forest Reserve leben zwischen Segunga und Halembe Populationen von *Tropheus* sp. „Crescentic“, die eine ziemlich schwache gelblich- bis grünlichbraune Färbung zeigen: Auf dem Bild ein erwachsenes Tier bei Kungwe Point.

brichardi ähneln. Es scheint, dass *T.* sp. „Crescentic“ auch in anderen morphologischen Merkmalen abweicht: Der hintere Körperbereich ist weniger hoch, das Kopfprofil ist möglicherweise etwas anders, der Kopf könnte ein wenig größer sein, der innere Bereich des Auges hat eine andere Farbe (zu-

mindest bei den tansanischen Varianten), und die Schwanzflosse ist nicht nur sichelförmig, sondern auch größer als bei vielen anderen *Tropheus*-Arten, insbesondere *T. brichardi*. Weiterhin scheinen die Querstreifen an den Körperseiten schmaler als bei *T. brichardi* zu sein und daher eher denen von *T.*



Von *Tropheus polli* gibt es mehrere geografische Farbvarianten. Das Bild zeigt ein laichendes Paar der farbenprächtigen gelblichgrünen Variante von Katumba Point (M4). Verbreitet in einem Gebiet, in dem die Gattung *Tropheus* ihre größte Artenvielfalt erreicht, können *T. polli* und die Schwesternart *T. annectens* die ältesten Vertreter der Gattung und möglicherweise Urahnen einiger anderer Arten sein. Die Zahl der Afterflossenstacheln von *Tropheus polli* (sensu AXELROD 1977) und *Tropheus annectens* deutet ferner eine Verbindung zwischen *Tropheus* und den weniger spezialisierten *Simochromis* an. Das hatte auch BOULENGER (1900) im Sinn, als er den Artnamen *annectens* wählte (lat. *annectere* = anknüpfen, anbinden). Auf den ersten Blick haben *T. polli* und *S. diagramma* eine grünliche Körperfarbe gemeinsam, genauso, und das ist noch bemerkenswerter, die kleinen roten Punkte auf dem Körper (z. B. *T. polli*, Isonga, Tansania). Diese Punkte weist auch *Ctenochromis horei* auf, ein anderer Vertreter der Vorfahren der Tropheini. Auch Molekular-Analysen lassen den Schluss zu, dass die Gattungen *Tropheus* und *Simochromis* nahe verwandt sind (STURMBAUER et al. 1997).

moorii zu ähneln. Noch weitere Merkmale scheinen sie von anderen, *T. brichardi* ähnlichen Arten, abzugrenzen, zum Beispiel die geringere Körperlänge. Diese Feststellungen sind jedoch mangels einer eingehenden Analyse als vorläufig zu betrachten.

***Tropheus* sp. „Lukuga“**

Nach Freilandbeobachtungen von BRICHARD (1989) lebt *Tropheus* sp. „Crescentic“ an der kongolesischen Küste teilweise sympatrisch mit einer weiteren unbeschriebenen *Tropheus*-Art. Dies ist *Tropheus* sp. „Lukuga“. Der Name leitet sich ebenfalls von BRICHARDS Bezeichnungen ab, nämlich „Lukuga (Kalemie)-Linie“ beziehungsweise „Kalemie-Linie (oder Lukuga Linie)“ (1989: 152 Tabelle; 158 Tabelle; 163, 166, 180). Die Bezeichnung bezieht sich auf die geografische Verbreitung in der D.R. Kongo beiderseits des Lukuga-Flusses (L1), wobei jeweils etwa die Hälfte des Verbreitungsgebietes nördlich und südlich des Lukuga liegt (BRICHARD 1989). Dieses Vorkommen umfasst etwa 200 km Küstenlinie (BRICHARD 1989: 166). Nach BRICHARD (1989: 180 Tabelle) gibt es sechs Varianten dieser Art, die nördlichste lebt nördlich des Kabogo-Flusses (J2), die südlichste bei Mtoto (Q4). Letztere wurde in KARLSSON & KARLSSON (2012) als *T.* sp. „Lukuga“ bezeichnet. Formen von *T.* sp. „Lukuga“ von Mtoto und Kap Tembwe wurden von uns in den 90er Jahren häufig gefangen und unter den Namen *T. brichardi* „Yellow – Mtoto“ beziehungsweise *T. brichardi* „Lemon chin – Cape Tembwe“ exportiert (PERSSON 1997: 23, Abb. unten rechts). Etwa fünf Jahre später exportierten wir auch die Variante von Kabimba, nördlich der Kavala-Inseln, die als „Canary cheek“ bekannt ist. Die Färbung von *T.* sp. „Lukuga“ von Mtoto ist gräulich-dunkelbraun am Körper, nach vorn in die schwach gelbliche Färbung des Kopfes übergehend. Die bei Kap Tembwe gefundene Form sieht ähnlich aus, aber das Gelb ist stärker auf das Kinn und die Wangen konzentriert.



Tropheus sp. „Lukuga“ an der Insel Kalela (auch als Magambo bekannt). Erwachsene Tiere dieser Art haben typischerweise einen einfarbig graubraunen Körper und leuchtend gelbe Brustflossen.

Tropheus sp. „Lukuga“ ist auch in Tansania zu finden; die bekannteste Form von dort ist wahrscheinlich die von der Insel Karilani (M4), auch bekannt als „Goldfin“ oder „Karilani goldfin“. Von uns wurde sie früher als *T. brichardi* „Goldfin – Karilani Island“ exportiert (ZADENIUS 1991; 1992a; JOHANSSON 1994). In Tansania wurde *T. sp. „Lukuga“* zwischen Magambo Point (M4) und der Lufungu-Bucht (N4) (eigene Beobachtungen) angetroffen. Das Verbreitungsgebiet umfasst damit ungefähr 45 km. Die Karilani-Form wurde 2007 von uns für wissenschaftliche Studien gesammelt und ist im Schwedischen Museum für Naturgeschichte als *T. sp. „Lukuga – Karilani Island“* hinterlegt.

Tropheus sp. „Lukuga“ wurde wahrscheinlich erstmals von L. STAPPERS während dessen Expedition von 1911–1913 gesammelt. BOULENGER, der STAPPERS Fischsammlung vom Tanganjikasee bearbeitet hat, listete ein einzelnes Exemplar von „Tumpa“ (Tumpa war zur Kolonialzeit der Name einer kleinen Siedlung am nördlichen Rand der Ortschaft Moba und liegt in der Nähe des Flüsschens Mulobozi) [L2] auf. Dieses hat sechs Analstacheln und „steht *T. annectens* und mehr noch *T. moorii* nahe“ (BOULENGER 1920: 48). Bei Kitumba in der D.R. Kongo gibt es zwei *Tropheus*-Arten: *T. sp. „Lukuga“*, die sechs Analstacheln besitzen, und eine Art mit nur vier Stacheln, möglicherweise *T. annectens* (sensu BRICHARD 1989: 149f; eigene Beobachtungen; siehe jedoch KONINGS 2013a). STAP-



Tropheus sp. „Lukuga“ bei Karilani. Diese Variante ist als „Goldfin“ bekannt. Der provisorische Name „Lukuga“ geht auf Pierre BRICHARDS Beobachtungen an der Gattung in den späten 1970er und 1980er Jahren zurück.

PERS Exemplar in BOULENGER (1920) gehörte also offensichtlich *T. sp. „Lukuga“* an. Es wurde jedoch zu *T. moorii* gestellt, und BOULENGER (1920: 48) warf die Frage auf, ob *T. moorii* und *T. annectens* (seinerzeit die beiden einzigen taxonomisch anerkannten Arten) nicht in Wirklichkeit ein und dieselbe Art sind. *Tropheus* sp. „Lukuga“ zeigt viel Ähnlichkeit zu *T. brichardi* und ist nicht so leicht von letzterem zu unterscheiden wie *T. sp. „Crescentic“*. Geringe, aber wichtige Unterschiede betreffen zum Beispiel die Färbung der Flossen (hauptsächlich der Brustflossen, die bei erwachsenen Tieren gelb, gegenüber farblos, sind) und der Augen. Abweichungen in der Ausprägung der Querstreifen scheint es auch zu geben. Weiterhin besteht ein leichter Unterschied in der Form der Schwanzflosse.

Bei *T. sp. „Lukuga“* ist sie am Hinterrand gerade geschnitten sowie oben und unten gerundet, während sie bei *T. brichardi* leicht eingebuchtet mit zugespitzten Zipfeln ist. Auch diese Beobachtungen sind jedoch vorläufig, da eine eingehende Analyse noch aussteht.

Verhalten und Jugendkleid

Obwohl Unterschiede in der Aggressivität der einzelnen *Tropheus*-Arten eher unbedeutend sind, können sie dennoch beobachtet werden. Aufgrund unserer Erfahrungen sowohl im natürlichen Lebensraum als auch im Aquarium betrachten wir *T. sp. „Crescentic“* als aggressivste *Tropheus*-Art, dicht gefolgt von *T. brichardi*. *Tropheus* sp. „Lukuga“ ist dagegen wahrscheinlich eine der am wenigsten aggressiven For-



Tropheus sp. „Lukuga“ in der Lufungu-Bucht. Dort mündet ein gleichnamiger Fluss ein, weshalb häufig Krokodile vorkommen.



Nkwasi Point (Karte: N4) liegt am zentralen Küstenabschnitt des Mahale-Mountains-Nationalpark. Bei hohem Wasserstand ist dieser Punkt vom Festland abgeschnitten und wird zur Insel. Er liegt etwas mehr als 2 km nördlich der Lufungu-Bucht, des südlichsten Fundortes von *Tropheus* sp. „Lukuga“ (eigene Beobachtung).

men. Letzterer wird häufig in sogenannten „Fress-Schulen“ beobachtet, wobei Tausende von Individuen gemeinsam epilithische Algen abweiden (eigene Beobachtung).

Bezüglich der Jugendfärbung besteht zwischen allen drei Arten (*T. brichardi*, *T. sp.* „Crescentic“ und *T. sp.* „Lukuga“) eine gewisse Ähnlichkeit. Sie alle zeigen eine rötlichgelbe Färbung, was für eine enge phylogenetische Verwandtschaft sprechen würde. Unabhängig davon, ob solche Beziehungen bestehen, handelt es sich jedoch bei der Jugendfärbung möglicherweise um eine Konvergenz, ein Merkmal das aufgrund ähnlicher Umweltbedingungen mehrfach unabhängig voneinander entstanden sein kann. Die rötlichgelbe Färbung muss daher nicht notwendigerweise nur innerhalb der Artengruppe entstanden sein, die jetzt dieses Jugendkleid zeigt. Einige Arten, wie etwa *T. polli* und besonders Formen, die entlang der Küste der Mahale-Berge (N4) auftreten, zeigen im Jugendstadium nicht nur eine schwache rötlichgelbe Färbung, sondern auch eine mehr oder weniger rote Rückenflosse. Darüber hinaus gibt es weitere *Tropheus*-Arten im südöstlichen Teil des Sees, die auch eine wenigstens teilweise rötlichgelbe Jugendfärbung besitzen, aber im Erwachsenenstadium nur eine entfernte phänotypische Ähnlichkeit zu den drei

hier diskutierten Arten aufweisen. Diese rötlichgelbe Färbung innerhalb der Gattung *Tropheus*, ob nun vollständig oder nur teilweise entwickelt, sollte daher als ursprünglich und nicht als abgeleitet betrachtet werden. Außerdem scheint der Farbwechsel von juvenilen zu adulten Tieren in Beziehung zum Fortpflanzungs-

stadium in der Entwicklungsgeschichte der Art zu stehen (KARLSSON & KARLSSON 2014b).

Nur Variationen von *Tropheus moorii*?

Die Population von *T. brichardi* bei Nyanza Lac wurde wahrscheinlich schon 1937 von A. LESTRADE erstmals gesammelt, wobei vier Exemplare gefangen (POLL 1946: 266) und später von MATTHES (1962: 48ff; 50, Tabelle III) genauer beschrieben wurden. Beide Autoren betrachteten diese Form als Farbvariante von *T. moorii*, eine Praxis der Namensgebung, der auch STAECK (1974, 1975, 1985) teilweise folgte, als er eine ähnliche Form bei Kigoma entdeckte und als gestreifte Variante von *T. moorii* beschrieb. In unserem Reisebericht über Kigoma bezeichneten auch wir sie als *T. moorii* (KARLSSON & LUNDBLAD 1989); wir fingen sie im September 1988 und exportierten sie nach Schweden. Die Kigoma-Form wurde zuerst 1975 von Klaus GROM gefangen und zu dessen Firma „Tagis-



Jungtier (4 cm lang) von *Tropheus* sp. „Lukuga“ bei Karilani Island („Goldfin“)



Jungtier (3 cm lang) von *Tropheus* sp. „Crescentic“ bei Segunga Nord („Yellow Stain“).



Jungtier (3 cm lang) von *Tropheus brichardi* bei Moyobozi.



Jungfisch (Größe 2 cm) von *Tropheus polli* bei Pasagulu Point (M4), Mahale-Mountains-Nationalpark. Das Tier zeigt rötliche Markierungen am Körper und einen deutlichen roten Dorsalsaum. Die ursprüngliche Ausprägung der Jugendfärbung ist möglicherweise dunkelbraun oder dunkelrötlichbraun mit rötlicher Beflossung.

Aquarium“ in Sprendlingen (in der Nähe von Frankfurt/Main) gesandt. Bei seinen ersten Bemühungen, in Kigoma Tanganjikasee-Cichliden zu fangen und zu exportieren, wurde er von Wolfgang STAECK und Trevor DAVIES (Sohn der Exporteure von Malawisee-Fischen Peter und Henny DAVIES) begleitet (STAECK 1975; STAECK 2015, persönliche Mitteilung). Später fasste BERGLUND (1976: 3) die Unterschiede von *T. brichardi* zu *T. moorii* wie folgt zusammen: „ein breiteres Maul, längerer Kopf, kürzere Bauchflossen und eine schmalere Zwischenaugenweite sowie eine komplett unterschiedliche Lebensfärbung“. Einige Autoren, die über *Tropheus* schrieben, fanden die Originalbeschreibung von *T. brichardi* nicht sehr überzeugend, und die Gültigkeit der Art wurde aufgrund der Auffassung, dass die „morphometrischen und anatomischen Merkmale des Formenkreises um *T. moorii* variieren können“, in Frage gestellt (STAECK 1977: 224ff; 1985: 109). Auch an anderer Stelle wurde argumentiert, dass *T. brichardi* nur eine geografische Farbvariante von *T. moorii* ist (SCHEUERMANN 1975, 1976a, b; HEDFELD 1978). Wahrscheinlich war es die Veröffentlichung weiterer Informationen über *T. brichardi*, insbesondere sein Verhalten betreffend (NELISSEN 1977, 1978), die zu einer breiteren Akzeptanz der Validität der Art führte. ZADENIUS (1981) schlug aufgrund des

damaligen Kenntnisstandes vor, *T. brichardi* in Ermangelung weiterer Studien als gültige Art anzuerkennen. Heute, nachdem mehrere DNS-Analysen an *Tropheus* durchgeführt wurden, ist *T. brichardi* aller Wahrscheinlichkeit nach als eine valide Art zu betrachten, die sowohl vom eigentlichen *T. moorii* als auch von mehreren unbeschriebenen Formen abgrenzbar

ist (siehe beispielsweise BARIC et al. 2003, STURMBAUER et al. 2005).

Frühere Bezeichnungen

Einige der ersten Formen von *T. sp. „Crescentic“* wurden 1974 von STAECK entlang der Felsenküste zwischen dem Malagarasi und dem Lugufu (J5) entdeckt und als geografische Farbvarianten von *T. moorii* betrachtet; sie wurden als „Grüne Variante“ oder „Goldmoorii“ bekannt (SCHEUERMANN 1975, 1976b: 402; STAECK 1985: 114). Diese Formen aus dem Gebiet südlich des Malagarasi-Flusses (zum Beispiel Karago [I4] und Maswa [J4]) sind auch als „Grüne Wimpel-Moorii“ bekannt (siehe beispielsweise HERRMANN 1987: 168; KONINGS 1988: 35; 2013b: 84; SCHNEIDEWIND 2005: 108), ein Name, den auch wir für unsere früheren Exporte verwendeten (*T. brichardi* „Green wimple – Cape Kabogo“). Er bezieht sich auf die Form der Schwanzflosse erwachsener Exemplare (SCHNEIDEWIND

2005). KONINGS (1988: 35) sah Unterschiede zwischen dem „Grünen Wimpel-Tropheus“ und *T. brichardi* im Verhalten und der Bevorzugung bestimmter Lebensräume (1988: 35) und bezeichnete zwei Varianten des ersteren als „*Tropheus spec. aff. brichardi* II Malagarasi“ und „*T. sp. aff. brichardi* II Kabogo“ (KONINGS 1988: 35, 38), eine Form der Benennung, die auch von anderen Autoren beibehalten wurde, zum Beispiel ZADENIUS (1992a, b) und BURNEL (1993), jedoch nicht von KONINGS selbst (1998, 2013b). Obwohl KONINGS auch weitere, nicht artgleiche Varianten unter dem vorläufigen Namen „*Tropheus spec. aff. brichardi* II“ zusammenfasste (z. B. *T. sp. „Kaiser/Ikola“* und *T. sp. „Double Blotch/Kirschfleck“*; KONINGS 1988: 28, Abb. unten; 38), dürfte dies die erste besondere Bezeichnung für *T. sp. „Crescentic“* gewesen sein, nachdem Populationen dieser Art nicht mehr lediglich als geografische Rassen von *T. moorii* oder *T. brichardi* betrachtet wurden.

Geografische Farbvarianten von *Tropheus sp. „Crescentic“* im nördlichen Teil der D.R. Kongo

Die geografische Verbreitung von *T. sp. „Crescentic“* im Nordteil der D.R. Kongo ist ziemlich unklar. Selbst wenn mehrfach *Tropheus* in diesem Gebiet beobachtet wurden, gibt es anscheinend keine oder nur widersprüchliche Meldungen betreffend *T. sp. „Crescentic“*.



Die wunderschöne Landschaft bei Kap Kabogo. Im üppigen Wald dieser Gegend studierten japanische Wissenschaftler in den Jahren 1961-1962 Schimpansen. Ein paar Jahre später wurde das Projekt, an dem noch immer gearbeitet wird, in die Mahale-Berge (1985 als Nationalpark ausgewiesen) verlagert.

MARLIER (1959) berichtete über drei geografische Farbvarianten aus dem nördlichen Bereich der D.R. Kongo und eine aus Burundi. Später folgten viele ethologische und ökologische Arbeiten, etwa über das Territorial- (KAWANABE 1981), das Sozial- (KOHDA 1991) und das Paarungsverhalten (YANAGISAWA & NISHIDA 1991) sowie über die vertikale Verbreitung (KOHDA & YANAGISAWA 1992). Diese Berichte befassten sich mit zwei *Tropheus*-Formen: Eine stammt von Luhanga (B2), etwa 10 km südlich von Uvira (A2), die andere von Bemba (=Pemba) (B2), zirka 25 km südlich von Uvira. Alle diese Formen gehören jedoch ebenso wie auch die von MARLIER vorgestellten einer anderen, seinerzeit falsch als *T. moorii* bestimmten Art an.

BRICHARD (1989: 162, 170) sprach im Zusammenhang mit den Varianten seiner „Blacktail“-Linie (auch als *T. moorii moorii* bezeichnet) und der „unidentifizierten Linie“, die im nördlichen Teil der D.R. Kongo von Makobola (B2) über Luhanga und Uvira bis nach Kavimvira verbreitet sind, von einem „Schmelztiegel

von Varietäten mit sehr veränderlichen Mustern“. Sowohl bei Uvira als auch bei Kavimvira besaßen etwa 50% der dokumentierten Exemplare von BRICHARDS „unidentifizierter Linie“ (= *T. sp. „Crescentic“*) fünf Analstacheln, die anderen 50% sechs. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass diese sogenannten „Hybrid-Populationen“ und der „Schmelztiegel von Varietäten“ in Wirklichkeit aus den beiden erwähnten Arten bestehen, die an mehreren Fundorten koexistieren und sich in der Färbung vermutlich sehr ähnlich sehen, aber dennoch leichte Unterschiede zeigen und nicht notwendigerweise hybridisieren. Das sind die „Blacktail“-Linie und *T. sp. Crescentic*“.

Außerdem berichtet KONINGS (2012: 18) über die Luhanga-Form, die er als *T. sp. „Black“* (die „Blacktail“-Linie oder *T. moorii moorii* sensu BRICHARD 1989) bezeichnet und als olivgrün bis bronzefarben beschreibt. Diese Form ist möglicherweise dieselbe wie die, die BRICHARD (1989: 153, Abb. oben links) als Bronze-Variante von *T. moorii* bezeichnet. Nach dem Kopfprofil, der nach hinten abfallenden Körperhöhe und der anscheinend gegabelten Schwanzflosse zu urteilen, dürfte der abgebildete Fisch jedoch eher *T. sp.*



Die nördlichste und zugleich auffälligste Form von *Tropheus* sp. „Crescentic“ in Tansania („Yellow Band“) hat ein nahezu „perfektes“ gelbes Band auf der Körperseite. Entdeckt wurde sie 1974 von Wolfgang STAECK. Das Bild wurde Ende Dezember 2007 (Regenzeit) im Flachwasser bei Kiti Point, Karago, aufgenommen, als die Sichtweite unter Wasser weniger als einen Meter betrug.

„Crescentic“ entsprechen. Außerdem wurde dasselbe Bild bereits von BRICHARD (1978: 316, Abb. oben) veröffentlicht, weist dort aber einen anderen Farbstich auf, weshalb der Fisch eher olivgrün als bronzefarben erscheint. Dies dürfte eher der Realität entsprechen, und die Färbung scheint mit der der olivgrünen Form von *T. sp. „Crescentic“* bei Kavimvira übereinzustimmen (BRICHARD 1989: 159, zweite Abb. von oben links).

SCHREYEN (2001: 9) berichtet von zwei sympatrischen *Tropheus*-Arten bei Muzimu (D2), einem Ort nahe der Nordspitze der Uviri-Halbinsel, wobei eine als „schwarze Variante mit einem schmalen gelben Band“, die andere

„mit einem kleinen gelben Dreieck hoch am Rücken“ geschildert wird. Die letztere Form erinnert an mehrere Varianten von der Küste Burundis, wie etwa die von Rumonge mit „einem schwachen beige-braunen, dreieckigen Fleck unter der Rückenflossenbasis“ (BRICHARD 1989: 190; STAECK 1985: 113; eigene Beobachtung), gehört aber wahrscheinlich zu *T. sp. „Crescentic“*. Darüber hinaus bestätigt KONINGS (2011: 10) das Vorkommen der Form bei Muzimu, die „einen gelben Fleck im oberen Flankenbereich“ zeigt. Ferner erwähnt er zwei sympatrische *Tropheus*-Arten im oberen Felsbiotop etwas nördlich der Südspitze von Uviri, von denen er eine als „Variante von *Tropheus brichardi*, auch bekannt als Grüner Moorii“ bezeichnet. Dies scheint jedoch eher eine Form von *T. sp. „Crescentic“* zu sein.

Geografische Farbvarianten von *Tropheus* sp. „Crescentic“ in Tansania

In Tansania ist *Tropheus* sp. „Crescentic“ von Karago (südlich des Malagarasi) bis zur Felsküste unmittelbar südlich von Halembe zu finden, eine

Strecke von fast 70 km. Aus diesem Teil des Sees sind mehrere geografische Varianten der Art bekannt. Von Karago kommt eine wunderschöne Form, die wir in früheren Exporten als „Yellow band“ bezeichnet haben. Die Tiere besitzen ein perfekt ausgeprägtes gelbes Band am Körper, sehr ähnlich der Variante von *T. duboisi* vom selben Fundort. Beide Formen werden infolge der ganzjährig schlechten Unterwassersicht (verursacht durch die Nähe der Mündung des Malagarasi, der trübes Wasser führt) nur selten gefangen. Die Felsküste unmittelbar südlich von Kibwe Bay (J4) und Kirando (J4) ist unter dem Namen Maswa bekannt. Hier lebt eine andere hübsche Variante von *T. sp. „Crescentic“*, die der vorigen

etwas ähnelt. Der Maswa-Form fehlt jedoch das gelbe Band. Stattdessen zeigt sie einen großen, goldig- oder silbrig-gelben Fleck an der Flanke, der manchmal bis zum Bauch hinabreicht. Weiter im Süden, nachdem man Lubengela (J4), Kirandoo Point (J4), Kabora Point (J4) und die Mündung des Msehezi (K5) hinter sich gelassen hat, erscheint am Kap Kabago eine grünlichbraune Variante, der jede Spur von Gelb fehlt. Zwischen den Ortschaften Mkuyu (J4) und Segunga (K4) ist eine Form mit einem gelben Fleck an der Brust zu finden. In der Nähe von Mkuyu haben wir mehrere Exemplare von *T. sp.* „Crescentic“ angetroffen, bei denen sich der gelbe Brustfleck sogar auf den Kiemendeckel erstreckt. Von Segunga südwärts bis Halembe, entlang der Küste der Kungwe Bay Forest Reserve findet man grünliche bis gelblichbraune Formen mit kleineren Unregelmäßigkeiten in Form gelber Markierungen sowie normalerweise einem kleinen gelben Bauchfleck. In diesem Gebiet wurde auch eine Anzahl verschiedener Kushangaza-Exemplare beobachtet, von denen einige nur kleinere Farbmutationen, wie gelbe Lippen oder Teile der Beflossung, zeigen, während andere ausgedehntere Farbanomalien aufweisen und vollständig in Kushangaza-Farben gehüllt sein können. Die gelbfleckige Segunga-Form wurde 2007 von uns für wissenschaftliche Untersuchungen gesammelt und im Schwedischen Museum für Naturgeschichte als *Tropheus sp.* „Crescentic – Segunga“ hinterlegt.



In der Nähe der Ortschaft Kirando befinden sich die weißen Felsen von Maswa. In Spalten an der kahlen Felswand wachsen viele Aloe-Pflanzen. Oberhalb der Felswand breitet sich ein Maniokfeld aus. Das Bild wurde im Dezember 2007 aufgenommen, vergleiche das 20 Jahre ältere Foto derselben Ansicht in Konings (1988: 25; 1998: 9).



Bei Maswa ist eine weitere Variante von *T. sp.* „Crescentic“ zu finden, die der vorigen etwas ähnelt. Der Maswa-Form fehlt jedoch das gelbe Band. Stattdessen zeigt sie einen großen, goldig- oder silbrig-gelben Fleck an der Flanke, der manchmal bis zum Bauch hinabreicht. (Eine Aufnahme im flachen Wasser vor den weißen Felsen von Maswa)



Ein Kushangaza-Exemplar von *Tropheus sp.* „Crescentic“ im flachen Wasser bei Kungwe Point. Dieses Exemplar zeigt nur eine leicht abnormale Färbung.

Frühere Unsicherheiten

Es sei darauf hingewiesen, dass BRICHARD (1989) *T. sp.* „Crescentic“ und *T. sp.* „Lukuga“ zunächst wahrscheinlich nicht als verschiedene Arten oder „Linien“ betrachtet hat. Er stellte sie als ein und dieselbe Form unter den Namen „Green northern“ oder „Kalemie“-Linie vor und gab an, dass sie zwischen Mtoto und Ubwari (1989: 154) vorkommt. Zudem stellte er fest, dass diese Linie „an beiden Enden des Verbreitungsgebietes mit anderen *Tropheus*-Linien konkurriert“ (BRICHARD 1989: 154), was auf *T. annectens*, oder die „Moba“-Linie (sensu BRICHARD 1989: 149f, 177; 180 Tabelle), im Süden und die „Blacktail“-Linie (BRICHARD 1989: 150) im Norden anspielt. Er scheint *T. sp.* „Crescentic“ und *T. sp.* „Lukuga“ auch als artgleich angesehen zu haben, als er über eine Art von Mtoto mit „einer gelben Schnauze [*T. sp.* ‚Lukuga‘] und normalerweise eingekerbtem Schwanz [*T. sp.* ‚Crescentic‘]“ berichtete (BRICHARD 1989: 156); an anderer Stelle heißt es, dieser *Tropheus* „hat 6 Analstacheln, eine normalerweise gegabelte Schwanzflosse [*T. sp.* ‚Crescentic‘], und ein Farbmuster, das durch einen einfarbigen Körper und eine gelbe Schnauze charakterisiert ist [*T. sp.* ‚Lukuga‘]“ (1989: 177). Es sollte jedoch erwähnt werden, dass BRICHARD *T. sp.* „Lukuga“ als eine Art mit einer etwas gegabelten Schwanzflosse betrachtete, indem er angab: „Schwanzflosse normalerweise gegabelt und nicht außergewöhnlich lang“ (BRICHARD 1989: 163). Unserer Ansicht nach hat *T. sp.* „Lu-



In den Gewässern von Kap Kabogo lebt eine der am wenigsten farbenfrohen Varianten von *Tropheus* sp. „Crescentic“. Die Art wurde zuerst von BRICHARD (1989: 169 f.) erkannt und als „unidentified“-Linie bezeichnet. Sie darf nicht mit BRICHARDS sogenannter „Crescent tail“-Linie verwechselt werden, die *T. polli* entspricht (BRICHARD 1989: 154).

kuga“ eine der am wenigsten gegabelten Schwanzflossen der Gattung, denn sie ist gerade geschnitten, bestenfalls leicht eingebuchtet. Nichtsdestotrotz scheint BRICHARD an anderer Stelle in demselben Kapitel seine Ansicht über die „Green northern“/„Kalemie“-Linie geändert zu haben. Erstens werden in einer Tabelle (1989: 152) zwei separate Linien mit ähnlichen Namen dokumentiert: die „Kalemie“-Linie und die „Northern green“-Linie, von denen die letztere wahrscheinlich zwei Arten enthält, die als „Hybriden“ bezeichnet werden. Zweitens werden Formen der ursprünglichen „Green northern/Kalemie“-Linie später definitiv als zwei Arten, und zwar als „Unidentified“-Linie (*T. sp.* „Crescentic“) und als „Lukuga (Kalemie)“-Linie (*T. sp.* „Lukuga“) (BRICHARD 1989: 158 Tabelle; 163, 169; 180 Tabelle) betrachtet, von denen auch angegeben wird, dass sie „von den Inseln der Toa Bay [Mtoa Bay; gemeint sind die Kavala-Inseln] nordwärts“ (BRICHARD 1989: 166) sympatrisch vorkommen. Auch in der Verbreitungskarte der *Tropheus*-Arten (BRICHARD 1989: 182) ist das so dargestellt. Die alternative Benennung und die Verwendung der Namen für unterschiedlich abgegrenzte Formen sind doch etwas verwirrend.

SCHNEIDEWIND (1993) vermutet den Ursprung der Gattung *Tropheus* wegen der dort höheren innerartlichen Variabilität im nördlichen Teil des Sees. Nach heutigem Kenntnisstand gibt es aber im zentralen Teil dasselbe Ausmaß an Variation und auch eine höhere Anzahl von Arten. Darunter ist auch *T. duboisi*, der südlich des Lubulungu-Flusses (N4) beobachtet wurde (KONINGS 2013b; eigene Beobachtung). *T. duboisi* ist möglicherweise eine der ältesten

Arten der Gattung. Es wurde jedoch festgestellt, dass es sich bei dieser Art nicht um einen *Tropheus* handelt, sondern um eine parallele Entwicklungslinie, die näher mit *Simochromis* verwandt ist (STURMBAUER 2003: 27; STURMBAUER et al. 2003: 55, 61). Die Kiefer- und Zahnmorphologie von *T. duboisi* ist der von *S. diagramma* sehr ähnlich und unterscheidet ihn von allen anderen *Tropheus*-Arten (eigene Beobachtung). Es ist nicht unwahrscheinlich, dass der Ursprung der echten *Tropheus* im zentralen Teil des Sees zu suchen ist. Vielleicht hat sich dort eine Art, die man heute der Gattung *Tropheus* zuordnen würde, entwickelt und nach Norden und Süden ausgebreitet. Dies wird dadurch gestützt, dass es benachbarte Arten im nördlichen und südlichen Abschnitt des zentralen Teiles gibt, die in ihrer Erscheinung *T. polli* und *T. annectens* ähneln.

Morphologische Merkmale von *Tropheus*

Allopatrische Artbildung führt oft zu ökologisch äquivalenten Schwesterarten. Diese können manchmal sehr kryptisch und schwierig zu identifizieren sein. Die frühere Ansicht, nicht sympatrische Schwesterarten als artgleich zu betrachten, ist irreführend. Es wird oft behauptet, dass der Tanganjikasee bei Weitem weniger Cichlidenarten beherr-



Tropheus sp. „Crescentic“ nördlich von Segunga. Diese Variante ist durch den gelben Fleck an der Brustflossenbasis gekennzeichnet und allgemein als „Yellow stain“ bekannt. Sie wurde 1987 von Horst Walter DIECKHOFF entdeckt und mit der Fundortangabe Isonga (O5) vorgestellt (KONINGS 1988: 124, Abb. links, dritte von oben). Sie ist im Gebiet nördlich der Segunga-Bucht bis unmittelbar südlich von Mkuyu verbreitet. Sie wurde 1992 von unserem Team wiederentdeckt und als *T. brichardi* „Yellow stain“ exportiert.

bergt als der Malawi- und der Victoria-see. Das ist jedoch teilweise darauf zurückzuführen, dass allopatrische Formen in den beiden letzteren Seen als heterospezifisch angesehen werden. Mangels weiterer Forschungsarbeit im Tanganjikasee und an seinen Cichliden ist es unklar, ob der See wirklich so viel artenärmer ist (TURNER et al. 2001: 802).

Im Prinzip kann jede stabile Merkmalsausprägung zur Artdefinition herangezogen werden, einschließlich genetischer Eigenschaften. Zwei häufige diagnostische Merkmale für Fische wie die

„modernen Haplochrominen“, zu denen auch die *Tropheus* gehören, sind die Färbung und die Anzahl der Hart- und Weichstrahlen in den verschiedenen Flossen. *Tropheus*-Formen sind dafür bekannt, dass sie eine beträchtliche zwischenartliche, aber nur eine geringe innerartliche Variation in der Anzahl der Analstacheln aufweisen, daher nehmen alle morphologischen Studien Bezug auf diesen Zählwert (NELISSEN 1979). Nach POLL (1956: 266f) soll die Anzahl der Rücken- und Afterflossenstrahlen bei *Tropheus* variieren. Dem wurde von NELISSEN (1979:

30) widersprochen, der die Flossenzählwerte als innerartlich ziemlich konstant betrachtete. Ein weiteres Beispiel eines meristischen Merkmals ist die Zahl der Schwanzflossenstrahlen, die üblicherweise innerartlich eine geringe Variation zeigt (FRICKE 1983).

Die Studie der Gattung *Tropheus* durch SNOEKS et al. (1994) konzentriert sich auf zwei meristische Merkmale: Die Anzahl der Anal- und der Dorsalstacheln. Sie führte zu dem Ergebnis, dass es diesbezüglich eine große Variation zwischen den Populationen gibt. Dabei



Linke Seite von oben nach unten:

Tropheus sp. „Crescentic“ von Karago („Yellow band“), NRM 61565
Tropheus sp. „Crescentic“ von Halembé
Tropheus sp. „Lukuga“ von Karilani („Goldfin“), NRM 57969

Rechte Seite von oben nach unten:

T. sp. „Crescentic“ vom Norden der Segunga-Bucht („Yellow stain“), NRM 58001
T. sp. „Crescentic“ vom Süden der Segunga-Bucht; beachte den gelben Dorsalfleck.
Tropheus brichardi von Kitwe Point, Katonga (Karte: H3), NRM 61567

zeigte sich ein deutliches geografisches Muster von abgrenzbaren Populationsgruppen, also möglicherweise Arten (SNOEKS et al. 1994: 366). BRICHARD, der die Anzahl der Analstacheln bei *Tropheus* ebenfalls als innerartlich ziemlich konstant ansah (1989: 150, 152, 156), klassifizierte alle *Tropheus*-Varianten in Kombination mit ihrer Färbung auf Grundlage dieses Merkmals. In den Großen Seen Afrikas gibt es wahrscheinlich viele Schwesterarten-Komplexe, in denen die Färbung das deutlichste, oft sogar das einzige verlässliche diagnostische Artmerkmal ist (MARSH 1983: 9).

Die Färbung ist ein schnell evolvierendes Merkmal - „manchmal mit genetischen Veränderungen vollständig außer Takt“ (STIASSNY & MEYER 1999a, b). Bei *Tropheus* kann die Färbung sowohl inner- als auch zwischenartlich stark variieren. In einigen Fällen haben genetisch nahe verwandte Populationen recht unterschiedliche Farbkleider (vergleiche die Bilder der geografischen Varianten von *T. sp. „Crescentic“*). Somit ist trotz der diagnostischen Bedeutung der Färbung nicht jede geografische Farbvariante als eigenständige Art anzusehen, da Arten hinsichtlich der Färbung polymorph sein können. Im Gegensatz zur ihrer ausgeprägten farblichen Variabilität haben sich die *Tropheus* seit wahrscheinlich über einer Million Jahren (MEYER 1993: 284), oder sogar anderthalb Millionen Jahren (STURMBAUER 2003: 27), morphologisch kaum verändert. Mit den heutigen technologischen Möglichkeiten ist es jedoch möglich, selbst feine Struktur- und Formunterschiede zwischen den *Tropheus*-Populationen festzustellen (HERLER et al. 2010; LECHNER 2010; KERSCHBAUMER et al. 2014).

Stenotopie und Allopatrie

Tropheus sind sehr standorttreu, und sowohl Männchen als auch Weibchen neigen dazu, über mehrere Jahre hinweg Nahrungs- und Brutreviere zu verteidigen, was einen eingeschränkten Genfluss wahrscheinlich macht. Außerdem sind die Bruten nicht sehr umfang-

reich. Beide Faktoren begünstigen die Diversifikation und allopatrische Artbildung, die der häufigste Speziationsmechanismus in der Gattung *Tropheus* zu sein scheint. Der Tanganjikasee hat beinahe 100 Zuflüsse (KULLANDER & ROBERTS 2012: 372), die den Genaustausch zwischen vielen *Tropheus*-Populationen wirksam verhindern und letztlich deren Artstatus stützen. In einer kürzlich veröffentlichten molekularen Analyse wurde eine hohe genetische Vielfalt und Populationsstrukturierung bei einer Art aus dem Südteil des Sees (*T. moorii*) vorgefunden, während die Diversität und Strukturierung bei *Ophthalmotilapia ventralis*, einem weniger stenotopen felsbewohnenden Cichliden aus demselben Gebiet, deutlich geringer war (SEFC et al. 2007). Die meisten *Tropheus*-Varianten sind allopatrisch verbreitet, aber phylogeografische Daten lassen darauf schließen, dass die Populationen wiederkehrende Zyklen von Aufspaltung und sekundärem Kontakt durchlaufen haben (EGGER et al. 2008). Ihre evolutionäre Reise, die zur heutigen geografischen Verbreitung führte, ist in ihrer DNS gespeichert. Dieses phylogenetische Netzwerk von evolutionären Pfaden wurde in jüngerer Zeit erforscht (zum Beispiel BARIC et al. 2003; STURMBAUER et al. 2005; EGGER et al. 2007; KOBLMÜLLER et al. 2010, 2011).

DNS und *Tropheus*

Molekulare phylogenetische Analysen haben in den letzten Jahren viel zum besseren Verständnis der Stammesgeschichte der afrikanischen Cichliden beigetragen, wobei verschiedene Marker untersucht wurden, so etwa Allozyme, die Kontrollregion der mitochondrialen DNS (mtDNS), die mitochondrialen Gene für Cytochrom b und ND2, sowie nichtcodierende Regionen des nuklearen Genoms (siehe Bibliografie in TAKAHASHI et al. 2001: 2057). Doch selbst wenn einige Verwandtschaftsverhältnisse durch die Analyse von Markern eines bestimmten Genortes, wie etwa der mtDNS, gestützt werden, bleibt die Möglichkeit einer phylogenetischen Fehlinterpretation.

Um die Verlässlichkeit der Ergebnisse zu erhöhen, wird die Verwendung möglichst vieler genetischer Marker empfohlen (MADDISON & KNOWLES 2006). Dieser Ansatz wurde in der phylogenetischen Analyse und Beschreibung von *Neolamprologus timidus* verfolgt, wo Abschnitte dreier mitochondrialer und zweier nuklearer Gene untersucht wurden (KULLANDER et al. 2014: 303). Eine Übersicht über die DNS-bezogene Erforschung der Tanganjikasee-Cichliden findet sich bei RÜBER (1998).

Molekulare phylogenetische Analysen der Gattung *Tropheus* wurden mehrfach veröffentlicht, zuerst von STURMBAUER & MEYER (1992), zusammengefasst in französisch von FONTAINE (1993). Diese Analysen basierten in erster Linie auf Genabschnitten der mtDNS, die als wichtige Indikatoren für die Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse zwischen nah verwandten Arten gelten (KOCHER et al. 1995; CLABAUT et al. 2005). Außerdem evolviert mtDNS schneller als nukleare, und phylogenetische Analysen basierend auf mtDNS (insbesondere der schnell evolvierenden Kontrollregion) erzielen eine höhere Auflösung, die notwendig ist, um die Verwandtschaftsverhältnisse entwicklungsgeschichtlich junger Arten zu klären (MEYER 1993). Darüber hinaus sind bereits kurze Sequenzen eines mitochondrialen Genabschnittes von der innerartlichen Ebene bis hin zu den Beziehungen zwischen Gattungen phylogenetisch informativ (KOCHER et al. 1989; CLABAUT et al. 2005). Daher sind mtDNS-Sequenzen auch zur unabhängigen Ergebnisprüfung in taxonomischen Arbeiten geeignet.

Die Ergebnisse der ersten mtDNS-basierten Analysen an *Tropheus* wurden als nicht mit der vorherrschenden Arttaxonomie übereinstimmend betrachtet (zum Beispiel STURMBAUER & MEYER 1992; STURMBAUER et al. 1997). Daher schlugen STURMBAUER & MEYER (1992) vor, die Taxonomie mit Hilfe molekularer Daten kritisch zu überprüfen. Mehrere weitere molekulare phylogenetische Analysen folgten, so etwa BARIC et al. (2003) und STURMBAUER et

al. (2005). Diese basierten auf einer größeren Anzahl von Exemplaren und Populationen (Fundorten), eine Vorgehensweise, von der man sich präzisere Aussagen bezüglich der phylogenetischen Beziehungen zwischen Arten oder Populationen verspricht (MADDISON & KNOWLES 2006). In einige Arbeiten (etwa STURMBAUER et al. 2005) wurde auch der geografische Ursprung und die Ausbreitung der verschiedenen *Tropheus*-Linien auf der Basis von mtDNS-Analysen untersucht.

Unvollständige Linientrennung bei der Diversifikation der Gattung *Tropheus*

Die Ergebnisse molekularer phylogenetischer Analysen sind in erster Linie Stammbäume der Gene. Obwohl sie beträchtliche Aussagekraft bezüglich der Phylogenese der Arten besitzen, ist seit langem bekannt, dass die genetische Stammesgeschichte nicht notwendigerweise mit der der Arten selbst übereinstimmen muss. Das heißt, ein genetischer Stammbaum muss nicht notwendigerweise mit dem Artenbaum übereinstimmen (PAMILO & NEI 1988; DOYLE 1992; ROSENBERG 2002; AVISE 2004: 143). Bisherige DNS-basierte Studien an *Tropheus* (beispielsweise STURMBAUER & MEYER 1992; BARIC et al. 2003; STURMBAUER et al. 2005) vermitteln den Eindruck, dass sie den Anspruch erheben, im Wesentlichen die phylogenetischen Beziehungen der Arten oder Populationen zu repräsentieren. So wurde es zumindest von verschiedenen Autoren interpretiert. Verschiedene Prozesse können jedoch die mangelnde Übereinstimmung zwischen Gen- und Artenbaum erklären. Am häufigsten diskutiert werden in diesem Zusammenhang (1) Hybridisierung und (2) Linientrennung („Koaleszenz-Theorie“; DOYLE 1992; MADDISON 1997; ROSENBERG & NORDBORG 2002). Obwohl diese Vorgänge gegensätzliche (hemmende beziehungsweise fördernde) Auswirkungen auf die Artaufspaltung haben, sind sie bei Arten, die mehrere Perioden von Isolation und Ausbreitung durchlaufen haben, schwer auseinanderzuhalten (MADDISON & KNOWLES 2006).



Bulu Point und die Insel Karilani. Im Hintergrund ist Pasagulu Point im Mahale-Mountains-Nationalpark zu sehen.

Die Linientrennung ist ein genetischer Prozess in der Art-/Populationsaufspaltung, bei dem Allele weitervererbt werden oder auch mit der Zeit verloren gehen, was sich auf molekularer Ebene nachweisen lässt. „Koaleszenz“ bezeichnet den Punkt (retrospektivisch), an dem zwei Allele zu einer einzigen ursprünglichen Kopie zusammenlaufen. Wenn dieser Punkt deutlich weiter zurückliegt als die Aufspaltung der Arten mit den entsprechenden Allelen, spricht man von einer „tiefen Koaleszenz“ (LELIAERT et al. 2014). Sie kann beim zufälligen Verlust von koexistierenden Genlinien durch genetische Drift entstehen. Unvollständige Linientrennung ist die Aufrechterhaltung genetischer Variation innerhalb einer Metapopulation (eine Gruppe von Subpopulationen mit zeitlich eingeschränktem Genfluss) von einem Speziationsereignis zum nächsten, was zu tiefer Koaleszenz und fehlender Übereinstimmung zwischen Arten- und Genbaum führt (LELIAERT et al. 2014). Mit anderen Worten: Von einer vollständigen Linientrennung spricht man, wenn der letzte gemeinsame Vorläufer verschiedener Genkopien zeitlich in die Dauer der Existenz einer Art oder eines bestimmten Artbildungsereignisses fällt, während bei unvollständiger Linientrennung dieser Vorläufer vor diesem Zeitraum, also in einer Ursprungsart aufgetreten ist.

Unvollständige Linientrennung kann nicht nur bei entwicklungsgeschichtlich jungen Arten, sondern auch bei älteren Aufspaltungen zu Widersprüchen zwischen Gen- und Artenbaum führen, wenn die zeitlichen Abstände zwischen aufeinanderfolgenden Artbildungsereignissen gering sind (ROSENBERG & NORDBORG 2002; MADDISON & KNOWLES 2006).

Entwicklungslinien, die sich vollständig getrennt haben, können trotzdem in Teilen des Genoms genetischen Polymorphismus aufweisen, was auf sekundäre Vermischung (Hybridisierung) zurückzuführen ist. Unvollständige Linientrennung und Vermischung führen zu ähnlichen genetischen Mustern. Gemeinsame Allele in verschiedenen Linien können deshalb das Ergebnis eines dieser beiden Prozesse oder beider gemeinsam sein (MADDISON 1997). Darüber hinaus können diese Vorgänge phylogenetische Rückschlüsse erheblich erschweren (MADDISON & KNOWLES 2006). Der Umstand, dass verschiedene *Tropheus*-Arten, die an Fundorten außerhalb des natürlichen Vorkommens ausgesetzt wurden (am häufigsten *T. sp. „Kaiser/Ikola“* und *T. sp. „Double-blotch/Kirschfleck“*), sich mit den an der jeweiligen Stelle natürlich vorkommenden Arten verpaaren, dürfte ernsthafte Probleme bei der Rekonstruktion der Stammesgeschichte anhand molekularer Analysen bereiten; siehe KARLSSON & KARLSSON (2013: 3; 2014a).

Tropheus – ein Beispiel unvollendeter Artbildung

Unvollständige Linientrennung tritt häufig in großen Populationen (mit einer größeren genetischen Variabilität und vielen Individuen, die sich potentiell miteinander fortpflanzen) auf. Das betrifft vor allem Arten mit „vorübergehend getrennten“ Populationen, beispielsweise einigen *Tropheus*-Arten, die möglicherweise in einem endlosen Prozess von Diversifikation und Speziation durchmischt werden, mit dem Ergebnis unvollständiger Artbildung. Aufgrund der wechsellvollen Geschichte des Tanganjikasees kann man annehmen, dass sich die Verbreitungsgebiete der Arten und „Unterarten“ im Laufe der Zeit wiederholt ausgedehnt und wieder verkleinert haben und ebenso die Individuenzahl innerhalb einzelner Populationen zu- und abnahm. Der angestammte genetische Polymorphismus der *Tropheus*-Arten nach wiederholter Aufspaltung und Durchmischung der Populationen in Verbindung mit zu wenig Zeit und zu großen Populationen, um eine vollständige Linientrennung zu erreichen, könnte sich als innerhalb der Gattung weit verbreitet herausstellen. Statt *Tropheus* als Beispiel für Artbildung zu betrachten, wie einst von MARLIER vorgeschlagen, sollte die Gattung vielleicht besser als Muster für eine unvollendete Artbildung angesehen werden.

Genetische Überlegungen zu *Tropheus* sp. „Crescentic“ und *T. sp.* „Lukuga“

Die molekulare phylogenetische Analyse von BARIC et al. (2003) ergab Untereinheiten von *Tropheus*, die weitgehend mit verschiedenen morphologisch identifizierten Arten übereinstimmen. Die Studie basierte auf 365 Exemplaren von 55 Fundorten, die einen Großteil der Küste des Tanganjikasees abdecken. Unter ihnen fand man 243 Typen mitochondrialer Muster (Haplotypen: Sätze spezifischer Allele), die sich zu elf Gruppen nahe verwandter Haplotypen zusammenfassen ließen. Eine davon, die sogenannte „Linie A1“, setzt sich aus mtDNS-Proben von Exempla-



Karte des Tanganjikasees mit den Verbreitungsgebieten der im Text beschriebenen *Tropheus*-Arten. Bei der ersten Nennung von Lokalitäten im Text sind die Koordinaten der Karte genannt.

ren zusammen, die innerhalb der Verbreitungsgrenzen von *T. sp. „Crescentic“* in Tansania gesammelt wurden (BARIC et al. 2003: 58, Abb. 2; 61: Abb. 4a–b); Fundorte sind Kiti Point (I4), die Kibwe-Bucht und Kabwe (auch bekannt als Halembé). Exemplare von *T. sp. „Crescentic“* aus der D.R. Kongo wurden nicht einbezogen, dementsprechend wurde die mtDNS-Linie A1 dort auch nicht nachgewiesen. Eine andere Serie eng verwandter Haplotypen ist die „Linie A2“, die hauptsächlich Proben von Exemplaren enthält, die im Verbreitungsgebiet von *T. sp. „Lukuga“* gesammelt wurden, zum Beispiel am Kap Tembwe, an den Kavala-Inseln und im Gebiet von Karilani und Bulu Point (M4); eine Probe von letzterem Fundort wurde als *T. „yellow“* (61: Abb. 4a) bezeichnet. Diese mtDNS-Linie enthielt jedoch auch Haplotypen von Exemplaren aus dem Süden, die nicht artgleich mit *T. sp. „Lukuga“* sind. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass diese genetische Ähnlichkeit auf unvollständige Linientrennung angestammter Polymorphismen im Laufe aufeinanderfolgender Wendungen im Artbildungsprozess zurückgeht (siehe beispielsweise PAMILO & NEI 1988). Das heißt, die beiden Arten (oder auch nur bestimmte Populationen von ihnen) teilen einen alten Satz polymorpher Genkopien, sind aber deshalb nicht notwendigerweise die nächsten Verwandten innerhalb der Gattung („Angestammter Polymorphismus“ bezeichnet genetische Variation, die auf die Zeit vor einem bestimmten Diversifikationsereignis zurückgeht. Ein derartiger gemeinsamer Polymorphismus der Vorfahren kann ebenfalls zu einem Konflikt zwischen Gen- und Artenbäumen führen; MADDISON & KNOWLES 2006; LELIAERT et al. 2014). Alles in allem kann man also sagen, dass diese molekulare Analyse die Existenz der Arten *T. sp. „Crescentic“* und *T. sp. „Lukuga“* stützt.

Die mtDNS-Phylogenie der Gattung *Tropheus*, wie von BARIC et al. (2003) und teilweise auch von STURMBAUER et al. (1997) dargestellt, wurde von SCHUPKE (2003) unter Einbeziehung

seiner eigenen Feld- und Aquarienbeobachtungen interpretiert. Jede mtDNS-Linie (oder auch Teile davon oder deren Kombination) wird als Gruppe von angeblich artverwandten Populationen (als Farbformen oder -varianten bezeichnet) betrachtet, darunter Populationsgruppen, die weitgehend oder teilweise *T. sp. „Crescentic“* und *T. sp. „Lukuga“* entsprechen und als „Line 5“ beziehungsweise „Linie 3“ (SCHUPKE 2003: 46ff, 59ff) bezeichnet werden. Es gibt jedoch Fehleinschätzungen bezüglich der Zusammensetzung: *T. sp. „Crescentic“* (Linie 5) kommt nicht, wie angegeben (SCHUPKE 2003: 61, Abb), nördlich des Malagarasi vor. Die drei Populationen Rumonge, Nyanza, und Kigoma, wie berichtet, existieren nicht, während die übrigen elf Populationen *T. sp. „Crescentic“* entsprechen. Was *T. sp. „Lukuga“* (Linie 3, teilweise) betrifft, so kommt diese Art nach unserer Meinung an der Ostküste nicht nördlich der Gegend von Magambo in Tansania vor. SCHUPKES „Linie 3“ (SCHUPKE 2003: 46ff) scheint ein „Gemisch“ aus *T. brichardi* (teilweise) und *T. sp. „Lukuga“* zu sein.

Der Nachbar ist gewöhnlich der engste Verwandte

Selbst wenn DNS-Analysen ergeben haben, dass bestimmte Gene von geographisch weit voneinander entfernten *Tropheus*-Varianten einander entsprechen können (BARIC et al. 2003; EGGER et al. 2007), stimmt die Schlussfolgerung von BRICHARD (1989: 150), dass Formen aus einem bestimmten Teil des Sees „näher miteinander verwandt sind als mit Rassen [Varianten und Arten], die am anderen Ende des Sees leben“, wahrscheinlich mit der Arttaxonomie überein und sollte bis auf weiteres akzeptiert werden. Daher sind *Tropheus*-Arten vom mittleren und südlichen Teil des Sees nicht notwendigerweise nahe mit *T. brichardi* verwandt, selbst wenn sie vielleicht etwas oder sogar sehr ähnlich aussehen. Der Name *Tropheus brichardi* sollte deshalb nicht für diese mehr oder weniger ähnlichen, aber doch verschiedenen Arten verwendet, sondern besser auf die Populationen be-

schränkt werden, die zwischen Nyanza Lac und dem Malagarasi vorkommen.

Insgesamt haben die Ergebnisse der molekularen Analysen, die bisher an *Tropheus* durchgeführt wurden, zwar einiges zum Wissen über die evolutionäre Geschichte der Gattung, aber wenig zur taxonomischen Kenntnis beigetragen. Ein besseres Verständnis der Beziehungen zwischen den verschiedenen *Tropheus*-Arten ist bisher offenbar nicht zustande gekommen (vergleiche STAECK 2008, 2009). Außerdem werden die Dinge nicht nur durch den Konflikt zwischen Gen- und Artenbaum verkompliziert, sondern auch durch die Frage des Artkonzeptes. Die Art als evolutionäre oder als taxonomische Einheit sind nur zwei konkurrierende Konzepte unter vielen, die den Anspruch erheben, den Artbegriff objektiv zu definieren, auch wenn wahrscheinlich nie ein allgemeingültiges Artkonzept gefunden wird. Nach weitverbreiteter Auffassung sind Populationen evolutionäre, sich schrittweise verändernde Einheiten, und die Interpretation des Variationsmusters dieser Populationen, basierend auf irgendeiner Form oder Anzahl von Merkmalen, so statisch diese auch sein mögen, ergeben die taxonomische Art.

Unter Berücksichtigung der wiederholten Aufspaltung und sekundären Vermischung, die die meisten *Tropheus*-Varianten anscheinend durchlaufen haben, scheint eine strikt DNS-basierte Phylogenie einer nützlichen und vernünftigen Arttaxonomie zu widersprechen. Ist es nötig, die möglicherweise netzwerkartigen phylogenetischen Beziehungen des *Tropheus*-Genoms zu entwirren, um die existierenden Arten taxonomisch zu identifizieren?

Literatur

- AVISE, J. C. (2004): Molecular markers, natural history, and evolution. Second edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, MA, 684pp.
 AXELROD, G. S. (1977): A new species of *Tropheus* (Pisces: Cichlidae) from Lake Tanganyika. The J.L.B Smith Institute of Ichthyology Special Publication (17): 1-12.

- BARIC, S., W. SALZBURGER & C. STURMBAUER (2003): Phylogeography and Evolution of the Tanganyikan Cichlid Genus *Tropheus* based upon Mitochondrial DNA Sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 56 (1): 54–68; doi: 10.1007/s00239-002-2380-7.
- BERGLUND, G. (1976): Två nya Tanganyikaarter. *Ciklidbladet*, 9 (4): 3. Nordiska Ciklidsällskapet.
- BOULENGER, G. A. (1898): Report on the collection of fishes made by Mr. J. E. S. Moore in Lake Tanganyika during his expedition, 1895–96. *Transactions of the Zoological Society of London*, 15 (1, 1): 1–30.
- BOULENGER, G. A. (1900): Matériaux pour la faune du Congo. Poissons nouveaux du Congo. Sixième Partie. Mormyres, Characins, Cyprins, Silures, Acanthoptérygiens, Dipneustes. *Annales du Musée du Congo (Series Zoology)*, 1 (6): 129–164.
- BOULENGER, G. A. (1920): Poissons de la Mission Stappers, 1911–1913, pour l'exploration hydrographique et biologique des lacs Tanganika et Moéro. *Revue Zoologique Africaine*, 8 (1): 1–57.
- BRICHARD, P. (1978): *Fishes of Lake Tanganyika*. T. F. H. Publications Inc., Ltd., Hong Kong, 448 pp.
- BRICHARD, P. (1989): Pierre Brichard's book of cichlids and all the other fishes of Lake Tanganyika. T.F.H. Publications, Neptune City, NJ, 544 pp.
- BURNEL, P. (1993): Les *Tropheus*, aperçu géographique. *Revue Française des Cichlidophiles* (127): 7–28. [March 1993]
- CLABAUT, C., W. SALZBURGER & A. MEYER (2005): Comparative phylogenetic analyses of the adaptive radiation of Lake Tanganyika cichlid fish: Nuclear sequences are less homoplasious but also less informative than mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution*, 61 (5): 666–681.
- COHEN, A. S., K.-E. LEZZAR, J.-J. TIERCELIN & M. SOREGHAN (1997): New palaeogeographic and lake-level reconstructions of Lake Tanganyika: implications for tectonic, climatic and biological evolution in a rift lake. *Basin Research*, 9 (2): 107–132.
- EGGER, B., S. KOBLMÜLLER, C. STURMBAUER & K. M. SEFC (2007) Nuclear and mitochondrial data reveal different evolutionary processes in the Lake Tanganyika cichlid genus *Tropheus*. *BMC Evolutionary Biology*, 7 (137): 14 pp; doi: 10.1186/1471-2148-7-137.
- EGGER, B., B. OBERMÜLLER, E. EIGNER, C. STURMBAUER & K. M. SEFC (2008): Assortative mating preferences between colour morphs of the endemic Lake Tanganyika cichlid genus *Tropheus*. *Hydrobiologia*, 615 (1): 37–48.
- FONTAINE, M. (1993): Divergence génétique, spéciation et “conservatisme” morphologique dans la lignée *Tropheus*. *Revue française des Cichlidophiles* (127): 29–36.
- FRICKE, R. (1983): A method for counting caudal fin rays of actinopterygian fishes. *Braunschweiger Naturkundliche Schriften*, 1 (4): 729–733. Braunschweig.
- HEDFELD, M. (1978): Die Gattung *Tropheus*: Nur lokale Farbformen oder mehrere selbständige Arten? *DCG-Informationen*, 9 (6): 101–105. Deutsche Cichliden-Gesellschaft e. V.
- HERLER, J., M. KERSCHBAUMER, P. MITTEROECKER, L. POSTL & C. STURMBAUER (2010) Sexual dimorphism and population divergence in the Lake Tanganyika cichlid fish genus *Tropheus*. *Frontiers in Zoology*, 7 (4): 10 pp.
- HERRMANN, H.-J. (1987): Die Buntbarsche der Alten Welt - Tanganjikasee. Reimar Hobbing, Essen, West Germany, 239 pp.
- JOHANSSON, J.-Å. (1994): Importnytt från Åleds Akvarium AB. *Ciklidbladet*, 27 (5): 38–40. Nordiska Ciklidsällskapet.
- KARLSSON, M. & M. KARLSSON (2012): *Tropheus moorii* “Murago”. *Ciklidbladet*, 45 (2): 6–15. Nordiska Ciklidsällskapet.
- KARLSSON, M. & M. KARLSSON (2013): *Lepidolamprologus kamambae* - A new predatory cichlid from Lake Tanganyika. *African Diving Lakesite articles*, 1 (1): 1–24; no. 1. First edition; printed. MMK, Sweden.
- KARLSSON, M. & M. KARLSSON (2014a): Displaced *Tropheus* in Lake Tanganyika. *African Diving Blog*. Available from: http://blog.africandivingltd.com/2014/05/displaced-tropheus-lake-tanganyika_31.html (accessed 27 Feb. 2015)
- KARLSSON, M. & M. KARLSSON (2014b): *Variabilichromis moorii* - A species of populations being phenotypically uniform but genotypically distinct. *African Diving Blog*. Available from: <http://blog.africandivingltd.com/2014/11/variabilichromis-moorii-species-of.html> (accessed 27 Feb. 2015)
- KARLSSON, M. & M. KARLSSON (2015): *Kushangaza* at Halembe in Lake Tanganyika, and observations on Brichard's *Tropheus*. *African Diving Blog*. Available from: <http://blog.africandivingltd.com/2015/03/kushangaza-at-halembe-in-lake.html>
- KARLSSON, M. & J. LUNDBLAD (1989): En tur till Tanganyikasjön. *Ciklidbladet*, 22 (1): 14–16, cover. Nordiska Ciklidsällskapet.
- KAWANABE, H. (1981): Territorial behaviour of *Tropheus moorei* (Osteichthyes: Cichlidae) with a preliminary consideration on the territorial forms in animals. *African Study Monographs*, 1: 101–108.
- KERSCHBAUMER, M., P. MITTEROECKER & C. STURMBAUER (2014): Evolution of body shape in sympatric versus non-sympatric *Tropheus* populations of Lake Tanganyika. *Heredity*, 112 (2): 89–98.
- KOBLMÜLLER, S., B. EGGER, C. STURMBAUER & K. M. SEFC (2010): Rapid radiation, ancient incomplete lineage sorting and ancient hybridization in the endemic Lake Tanganyika cichlid tribe Tropheini. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55 (1): 318–334.
- KOBLMÜLLER, S., W. SALZBURGER, B. OBERMÜLLER, E. EIGNER, C. STURMBAUER & K. M. SEFC (2011): Separated by sand, fused by dropping water: habitat barriers and fluctuating water levels steer the evolution of rock-dwelling cichlid populations in Lake Tanganyika. *Molecular Ecology*, 20 (11): 2272–2290.
- KOBLMÜLLER, S., K. M. SEFC & C. STURMBAUER (2008): The Lake Tanganyika cichlid species assemblage: recent advances in molecular phylogenetics. *Hydrobiologia*, 615 (1): 5–20.
- KOCHER, T. D., J. A. CONROY, K. R. MCKAYE, J. R. JR. STAUFFER & S. F. LOCKWOOD (1995): Evolution of NADH Dehydrogenase Subunit 2 in East African cichlid fish. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 4 (4): 420–432.
- KOCHER, T. D., W. K. THOMAS, A. MEYER, S. V. EDWARDS, S. PÄÄBO, F. X. VILLABLANCA & A. C. WILSON (1989): Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of The National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, 86 (16): 6196–6200.
- KOHDA, M. (1991): Intra- and interspecific social organization among three herbivorous cichlid fishes in Lake Tanganyika. *Japanese Journal of Ichthyology*, 38 (2): 147–163.
- KOHDA, M. & Y. YANAGISAWA (1992): Vertical distributions of two herbivorous cichlid fishes of the genus *Tropheus* in Lake Tanganyika, Africa. *Ecology of Freshwater Fish*, 1 (2): 99–103.
- KONINGS, A. (1988): *Tanganyika cichlids*. *Verduijn Cichlids and Lake Fish Movies*, Zevenhuizen and Herten, 272 pp.
- KONINGS, A. (1998): *Tanganyika cichlids in their natural habitat*. Cichlid Press, El Paso, TX, 272 pp.
- KONINGS, A. (2011): *Burundi and northern Congo expedition 2011 - Part 1*. Cichlid News, 20 (4): 6–10. Aquatic Promotions Division, Miami, FL.
- KONINGS, A. (2012): *Burundi and northern Congo expedition 2011 - Part 2*. Cichlid News, 21 (1): 14–20. Aquatic Promotions Division, Miami, FL.
- KONINGS, A. (2013a): New information on *Tropheus annectens* Boulenger 1900. *Cichlid News*, 22 (1): 12–16. Aquatic Promotions Division, FL.
- KONINGS, A. (2013b): *Tropheus* in their natural habitat. Cichlid Press, El Paso, TX, 160 pp.
- KULLANDER, S. O. & T. R. ROBERTS (2012): Out of Lake Tanganyika: endemic lake fishes inhabit rapids of the Lukuga River. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 22 (4): 355–376. http://www.pfeilverlag.de/04biol/pdf/ief22_4_08.pdf
- KULLANDER, S. O., M. NORÉN, M. KARLSSON & M. KARLSSON (2014): Description of *Neolamprologus timidus*, new species, and review of *N. furcifer* from Lake Tanganyika (Teleostei: Cichlidae). *Ichthyological Explorations of Freshwaters*, 24 (4): 301–328. http://www.pfeilverlag.de/04biol/pdf/ief24_4_03.pdf
- LECHNER, W. (2010): *Tropheus moorii* & *Tropheus polli* - Populationen unterscheiden sich nicht nur an der Färbung. *DATZ*, 63 (5): 21. Eugen Ulmer-Verlag, Stuttgart.
- LELIAERT, F., H. VERBRUGGEN, P. VANORMELINGEN, F. STEEN, J. M. LOPEZ-BAUTISTA, G. C. ZUCCARELLO & O. DE CLERCK (2014): DNA-based species delimitation in algae. *European Journal of Phycology*, 49 (2): 179–196.
- MADDISON, W. P. (1997): Gene trees in species trees. *Systematic Biology*, 46 (3): 523–536; doi: 10.1093/sysbio/46.3.523
- MADDISON, W. P. & L. KNOWLES (2006): Inferring phylogeny despite incomplete lineage sorting. *Systematic Biology*, 55 (1): 21–30.
- MARLIER, G. (1959): Observations sur la biologie littorale du Lac Tanganyika. *Revue de Zoologie & de Botanique Africaines*, 59 (1–2): 164–183.

- MARSH, A. C. (1983): A taxonomic study of the fish genus *Petrotilapia* (Pisces: Cichlidae) from Lake Malawi. *Ichthyological Bulletin of the J. L. B. Smith Institute of Ichthyology* (48): 1-14.
- MATTHES, H. (1962): Poissons nouveaux ou intéressants du lac Tanganika et du Ruanda. *Annales, Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Sér. in-8°, Sciences Zoologiques* (111): 27-88.
- MEYER, A. (1993): Phylogenetic relationship and evolutionary processes in East African cichlid fishes. *Trends in Ecology and Evolution*, 8 (8): 279-284.
- NELISSEN, M. H. J. (1977): Über den taxonomischen Status von *Tropheus brichardi* Nelissen & Thys van den Audenaerde, 1975. Translated from English to German by Werner Schmettkamp. *DCG-Informationen*, 8 (2): 29-31. Deutsche Cichliden-Gesellschaft e. V.
- NELISSEN, M. H. J. (1978): Contribution to the ethology of *Tropheus brichardi* Nelissen and Thys 1975 (Pisces: Cichlidae). *Acta Zoologica & Pathologica Antverpiensia*, 70: 141-147.
- NELISSEN, M. H. J. (1979): A taxonomic revision of the genera *Simochromis*, *Pseudosimochromis* and *Tropheus* (Pisces: Cichlidae). *Annales du Musée royal de l'Afrique Centrale, Série in-8°, Sciences Zoologiques* (229): 1-54. Tervuren.
- NELISSEN, M. H. J. AND THYS VAN DEN AUDENAERDE, D. F. E. (1975): Description of *Tropheus brichardi* sp. nov. from Lake Tanganyika (Pisces, Cichlidae). *Revue Zoologique Africaine*, 89 (4): 974-980.
- PAMILO, P. & M. NEI (1988): Relationships between gene trees and species trees. *Molecular Biology and Evolution*, 5 (5): 568-583.
- PERSSON, R. (1997): De överträffar våra vildaste drömmar: Nyheter från African Diving. *Ciklidbladet*, 30 (4): 22-23. Nordiska Ciklidsällskapet.
- POLL, M. (1946): Révision de la faune ichthyologique du Lac Tanganika. *Annales du Musée du Congo Belge. Série C (Zoologie) (sér. 1)*, 4 (3): 141-364.
- POLL, M. (1952): Poissons de rivières de la région des lacs Tanganika et Kivu recueillis par G. Marlier. *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines*, 46 (3-4): 221-236.
- POLL, M. (1956): Poissons Cichlidae. *Exploration Hydrobiologique du Lac Tanganika* (1946-1947). *Résultats scientifiques*, 3 (5B): 1-619.
- RÜBER, L. (1998): Herkunft der Tanganjikasee-Cichliden. Pp. 10-13 in: Stawikowski, R. (ed.) *Tanganjikasee, DATZ-Sonderheft*, 1998. Eugen Ulmer-Verlag, Stuttgart.
- ROSENBERG, N. A. (2002): The probability of topological concordance of gene trees and species trees. *Theoretical Population Biology*, 61(2): 225-247.
- ROSENBERG, N. A. & M. NORDBORG (2002): Genealogical trees, coalescent theory and the analysis of genetic polymorphisms. *Nature Reviews Genetics*, 3 (5): 380-390.
- SCHUEERMANN, H. (1975): Reich an Varianten ist *Tropheus moorii*. *Das Aquarium*, 9: 530-535; no. 78.
- SCHUEERMANN, H. (1976a): Der taxonomische Status von *Tropheus moorii* (Boulenger, 1898), *T. annectens* (Boulenger, 1900) und *T. brichardi* (Nelissen & Thys van den Audenaerde, 1975). *DCG-Informationen*, 7 (12): 226-230. Deutsche Cichliden-Gesellschaft e. V.
- SCHUEERMANN, H. (1976b): Die Varianten von *Tropheus moorii*. *Aquarien Terrarien*, 23 (12): 400-405. Urania-Verlag, Leipzig.
- SCHUPKE, P. (2003): *Aqualog. African Cichlids II, Tanganyika I, Tropheus*. (Cichlids of Lake Tanganyika, Part 1, The species of the genus *Tropheus*). Translation from German to English by Mary Bailey. Original title: *Buntbarsche des Tanganjikasees, Teil 1: Die Arten der Gattung Tropheus*. Verlag A. C. S. GmbH, Rodgau, Germany, 190 pp.
- SCHNEIDEWIND, F. (1993): Auf der Suche nach dem Ursprung - Phylogenetische Betrachtungen zur Gattung *Tropheus*. *DCG-Informationen*, 24 (7): 141-151. Deutsche Cichliden-Gesellschaft e. V.
- SCHNEIDEWIND, F. (2005): *MiniAtlas. Tropheus. Bede* - Verlag, Ruhmannsfelden, 336 pp.
- SCHREYEN, M. (2001): Explorations on Lake Tanganyika: Safari to Ubwari. *Cichlid News*, 10 (3): 6-11. Aquatic Promotions Division, Miami, FL.
- SEEHAUSEN, O. (1993): Beobachtungen an Vertretern der Gattungsgruppe *Tropheini*. *DATZ*, 46 (3): 168-172. Eugen Ulmer-Verlag, Stuttgart / Urania-Verlag, Leipzig.
- SEFC, K. M., S. BARIC, W. SALZBURGER & C. STURMBAUER (2007): Species-specific population structure in rock-specialized sympatric cichlid species in Lake Tanganyika, East Africa. *Journal of Molecular Evolution*, 64 (1): 33-49. (Epub 09 Dec 2006)
- SNOEKS, J., L. RÜBER & E. VERHEYEN (1994): The Tanganyika problem: comments on the taxonomy and distribution patterns of its cichlid fauna. Pp. 355-372 in: Martens, K., Goddeeris, B. and Coulter, G. (eds.) *Speciation in ancient lakes*. *Archiv für Hydrobiologie - Advances in Limnology*, 44.
- STAECK, W. (1974): Eine neue geographische Rasse des Brabantbuntbarsches. *Aquarien Magazin*, 8 (12): 504-509. Kosmos-Verlag, Stuttgart.
- STAECK, W. (1975): Als Duboisi-Fänger in Kigoma - Der Weißpunkt-Brabantbuntbarsch und sein Biotop. *Aquarien Magazin*, 9 (11): 470-477. Kosmos-Verlag, Stuttgart.
- STAECK, W. (1977): *Cichliden: Verbreitung, Verhalten, Arten*. Band 2. Engelbert Pfriem Verlag, Wuppertal-Elberfeld, Germany, 296 pp.
- STAECK, W. (1985): *Cichliden: Tanganjika-See*. Engelbert Pfriem Verlag, Wuppertal, Germany, 124 pp.
- STAECK, W. (2008): Half a century of experience with *Tropheus* species: A summary, part 1. *Tropical Fish Hobbyist*, 57 (4): 78-83; no. 633. [December 2008]
- STAECK, W. (2009): Half a century of experience with *Tropheus* species: A summary, part 2. *Tropical Fish Hobbyist*, 57 (5): 82-86; no. 634. [January 2009]
- STAECK, W. & H. LINKE (1994): *African Cichlids II: Cichlids from eastern Africa*. 1st completely revised edition. Tetra-Press, Melle, Germany, 199 pp.
- STIASSNY, M. L. J. & A. MEYER (1999a): *Cichlids of the Rift Lakes*. *Scientific American*, 280 (2): 64-69.
- STIASSNY, M. L. J. & A. MEYER (1999b): *Buntbarsche - Meister der Anpassung*. *Spektrum der Wissenschaft*, 22 (6): 36-43.
- STURMBAUER, C. (2003): The evolution of the genus *Tropheus*. Pp. 26-27 in: Schupke, P. (ed.) *Aqualog. African Cichlids II, Tanganyika I, Tropheus*. (Cichlids of Lake Tanganyika, Part 1, The species of the genus *Tropheus*). Translation from German to English by Mary Bailey. Original title: *Buntbarsche des Tanganjikasees, Teil 1: Die Arten der Gattung Tropheus*. Verlag A. C. S. GmbH, Rodgau, Germany, 190 pp.
- STURMBAUER, C. & A. MEYER (1992): Genetic divergence, speciation and morphological stasis in a lineage of African cichlid fishes. *Nature*, 358 (6387): 578-581.
- STURMBAUER, C. & A. MEYER (1993): Mitochondrial phylogeny of the endemic mouthbrooding lineages of cichlid fishes from Lake Tanganyika in eastern Africa. *Journal of Molecular and Biological Evolution*, 10 (4): 751-768.
- STURMBAUER, C., U. HAINZ, S. BARIC, E. VERHEYEN & S. SALZBURGER (2003): Evolution of the tribe *Tropheini* from Lake Tanganyika: synchrone explosive speciation producing multiple evolutionary parallelism. *Hydrobiologia*, 500 (1-3): 51-64.
- STURMBAUER, C., S. KOBLMÜLLER, K. M. SEFC & N. DUFTNER (2005): Phylogeographic history of the genus *Tropheus*, a lineage of rock-dwelling cichlid fishes endemic to Lake Tanganyika. *Hydrobiologia*, 542 (1-3): 335-366; doi:10.1007/s10750-004-4664-y
- STURMBAUER, C., E. VERHEYEN, L. RÜBER & A. MEYER (1997): Phylogeographic patterns in populations of cichlid fishes from rocky habitats in Lake Tanganyika. Pp. 97-111 in: Kocher, T. D. and Stepien, C. A. (eds.) *Molecular Systematics of Fishes*. Academic Press, San Diego, CA, xi + 314 pp.
- TAKAHASHI, K., Y. TERAI, M. NISHIDA & N. OKADA (2001): Phylogenetic relationships and ancient incomplete lineage sorting among cichlid fishes in Lake Tanganyika as revealed by analysis of the insertion of retroposons. *Molecular Biology and Evolution*, 18 (11): 2057-2066.
- TURNER, G. F., O. SEEHAUSEN, M. E. KNIGHT, C. J. ALLENDER & R. L. ROBINSON (2001): How many species of cichlid fishes are there in African lakes? *Molecular Ecology*, 10 (3): 793-806.
- YANAGISAWA, Y. & M. NISHIDA (1991): The social and mating system of the maternal mouthbrooder *Tropheus moorii* (Cichlidae) in Lake Tanganyika. *Japanese Journal of Ichthyology*, 38 (3): 271-282.
- ZADENIUS, M. (1981): *Tropheus*. *Ciklidbladet*, 14 (6): 5-35. Nordiska Ciklidsällskapet.
- ZADENIUS, M. (1991): *Importnytt - Nyheter från Äldes Akvarium*. *Ciklidbladet*, 24 (9): 42-45. Nordiska Ciklidsällskapet.
- ZADENIUS, M. (1992a): *Tanganjikasees skönheter - Tropheus-släktet, del 2*. *Ciklidbladet*, 25 (1): 14-22. Nordiska Ciklidsällskapet.
- ZADENIUS, M. (1992b): *Nya fakta om Tropheus-släktet*. *Akvariet*, 66 (3): 69-71