

Die Phylogenie der Centrarchidae unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Lepomis*

Denkt man an nordamerikanische Barsche, so dürfte einem vor allem die Familie der Centrarchidae, also der Sonnenbarsche, einfallen. Diese Familie bringt einige Fische von Relevanz für Angelsport (besonders Gattung *Micropterus*) und Aquaristik hervor; einige Arten bereichern seit Jahrzehnten Aquarien (Gattungen *Lepomis* und *Enneacanthus*) und bevölkern hiesige Gewässer (besonders *Lepomis*).

Viele der insgesamt 34 Arten dieser Familie (zusätzlich sind durch Fossilien nach Near et al. (2003) 33 bereits ausgestorbene Arten bekannt) sind bereits seit über hundert Jahren wissenschaftlich erfasst, wobei von 1883 bis ca. 1940 die Anzahl der wissenschaftlich beschriebenen Spezies bei 28 lange Zeit konstant geblieben ist. In den letzten Jahren hat die Forschung an den Verwandtschaftsverhältnissen dieser Kaltwasserfische nicht nachgelassen, gerade nach der Jahrtausendwende wurden diverse Publikationen z.B. von Near et al. (2004) und Harris et al. (2005) veröffentlicht. T.J. Cooke und D.P. Philipp haben dieses Jahr ein Buch herausgebracht („Centrarchid Fishes: Diversity, Biology and Conservation“) aus dem ich auf einen Aspekt (Phylogenie der *Lepomis*) eingehe. Im vorliegenden Text, bei dem es sich vornehmlich um eine Zusammenfassung der von Near und Koppelman (2009, in Cooke und Philipp enthalten) angeführten Fakten handelt, sollen neuere Erkenntnisse über die Phylogenie besonders der Gattung *Lepomis* aufgezeigt und mit älteren Hypothesen referierend verglichen werden.

Benannt wurde die Familie der Centrarchidae mit ihrem heute gültigen Namen durch Cope (1868), nachdem sie zuvor von Günther (1859) als Percidae und 1860 von Holbrook (1860) als Ichthelidae beschrieben worden war. Die Kenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Familie war zu diesem Zeitpunkt, zu dem noch keine genauen Analysen möglich waren, noch stark begrenzt. Erschwert wurde und wird die Arbeit durch die in vielen Fischfamilien und besonders bei den *Lepomis*-Arten bestehende Neigung zur Hybridisierung. Auch ist gerade aufgrund dessen der genaue Status von Subspezies noch größtenteils ungeklärt. Die Verwandtschaftsverhältnisse wurden bis weit ins 20. Jahrhundert hinein hauptsächlich unter Berücksichtigung anatomischer Merkmale abgeschätzt. So verwendete Bailey (1938) als Merkmale für seinen Stammbaum der Centrarchidae Merkmale wie die Anzahl der Strahlen der Anale, die Zahnung, Körperform, Schuppen- und Kiemenreusenmorphologie. Bailey unterteilte die Centrarchidae generell in die Unterfamilien Centrarchinae und Lepominae, wobei zu letzteren unter anderem die Enneacanthini und Lepomini gehörten. Die Einordnung der *Enneacanthus*-Arten (bzw. zu diesem Zeitpunkt auch noch *Mesogonistius*) zwischen den Lepomini und Micropteri, die als Schwesterlinien angesehen wurden, blieb jedoch unklar. Bezüglich der *Lepomis*-Arten kam Bailey zu den in der angefügten Graphik dargestellten Ergebnissen (Abb. 2).

Bailey's Einteilung bezüglich der verschiedenen *Lepomis*-Arten umfasste alle auch heute noch bekannten Spezies. Dennoch konnte und kann diese auf rein anatomischen bzw. morphologischen Merkmalen beruhende Einteilung nicht aufrechterhalten werden. Moderne Analysen richten sich vielmehr nach molekularen Markern. Die ersten Studien zur Bestimmung der Phylogenie der Centrarchidae wurden von Avise und Smith (1974a,b, 1977) durchgeführt. Sie verwendeten als Basis ihrer Untersuchungen Sequenzen von Allozymen, also alternative Formen von Enzymen, die von verschiedenen Allelen eines gegebenen Locus kodiert werden. Die Unterschiede zwischen den Allozymen wurden anschließend in Genabstände umgerechnet und über weitere Transformationsschritte ein Stammbaum erstellt. Die Analysen ergaben, dass die bereits bei vorherigen Analysen getroffenen Annahmen über die enge Verwandtschaft der Gattungen *Micropterus* und *Lepomis* bestätigt werden konnten. Allerdings traten in anderen Beziehungen deutliche Unterschiede auf. So wurde nach entgegen der bereits vorgestellten Arbeit von Bailey und einer späteren Arbeit von Branson und Moore (1962) der Art *Lepomis gulosus* die Art *L. macrochirus* als Schwisterspezies zugeordnet. Bisher konnte die *L. gulosus*-Art nicht näher mit anderen *Lepomis*-Spezies in Verbindung gebracht werden und sie nahm eine Extrastellung innerhalb der Gattung ein (Abb. 3).

Die ersten phylogenetischen Studien an der Familie der Centrarchidae wurden von Roe et al. (2002) durchgeführt. Diese Untersuchungen waren allerdings von nur geringer Bedeutung, da nur die Hälfte aller Arten dieser Familie untersucht wurde.

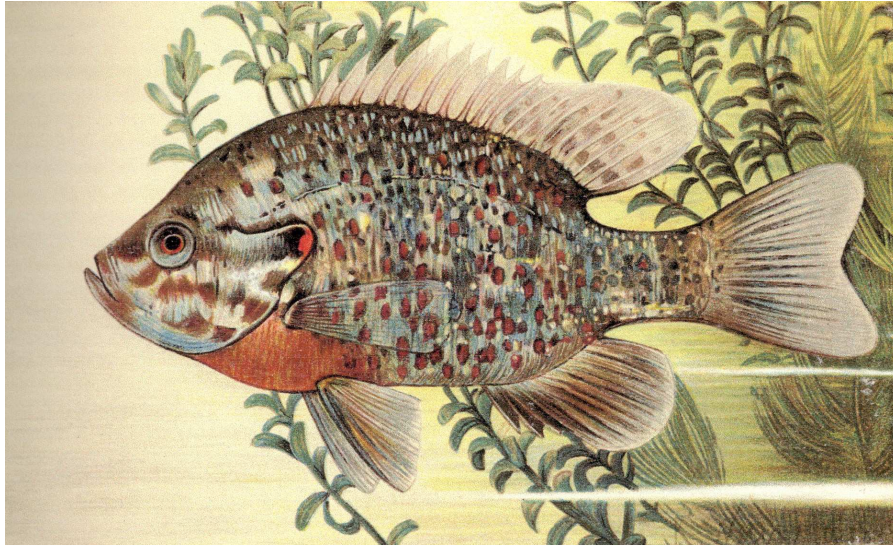


Abb. 1: Männchen vom Rotbrust-Sonnenbarsch *Lepomis auritus* (= *Eupomotis aureus* nach Dürigen 1897).

Eine der neueren und umfangreicheren Studien zu diesem Thema mit Hauptaugenmerk auf der Gattung *Lepomis* stammt von Harris et al. (2005). Hierfür wurden die kompletten codierenden Sequenzen des cytb-Genes (Cytochrom b) aus der mitochondrialen DNA (mtDNA) verwendet. Alle Arten bis auf *L.peltastes* wurden mit mehreren Einzelexemplaren untersucht. Die hierbei ermittelten Daten ergaben, dass fünf verschiedene *Lepomis* Spezies nicht monophyletisch waren, also nicht denselben Ursprung besaßen. Als mögliche Gründe hierfür führen Harris et al. u.a. Hybridisierungen an, die sich in der Tat in der Gattung *Lepomis* zwischen einigen Arten häufig beobachten lassen. Near et al. (2005) schließen jedoch auch Fehler bei der Einordnung der Arten nicht aus. Als Beispiele hierfür führen sie *L.symmetricus* und *L.cyanellus* sowie *L.auritus* (Abb. 1) und *L.gibbosus* an, die in den Gebieten, aus denen die Versuchs-exemplare von Harris et al. (2005) entnommen wurden, sympatrisch vorkommen. Die falsche Einordnung von Arten könnte also für die ermittelten nicht-monophyletischen Befunde innerhalb einiger *Lepomis* verantwortlich sein. Als weitere Ursache wurden von Near et al. Polymorphismen in Betracht gezogen, die sich im Erbgang innerhalb der Spezies und Tochterspezies weiter vermehrt haben könnten. Polymorphismus bezeichnet hierbei das Auftreten mehrerer verschiedener Genvarianten innerhalb einer Population oder Art. Near et al. (2004) kamen aufgrund eigener Studien mit umfangreicheren Proben zu der Erkenntnis, dass die *Lepomis* spp. als monophyletisch zu betrachten sind. Des Weiteren wurde die schon von Bailey (1938) vorgeschlagene enge Verwandtschaft von *Lepomis* und *Micropterus* bestätigt, sie stellen Schwesterlinien dar. Auch die von Bailey vermutete enge Verwandtschaft von *L.cyanellus* und *L.symmetricus* sowie *L.humilis* und *L.macrochirus* als Schwesterspezies wurde sowohl durch Studien an mitochondrialer als auch an Kern-DNA verifiziert. *L.gibbosus* und *L.microlophus* wurden jedoch als nicht so eng verwandt wie bisher vermutet eingestuft. Bisherige Verwandtschaftsanalysen dieser beiden Arten beruhten stark auf ähnlichen morphologischen und verhaltensspezifischen Eigenschaften. So sind diese beiden Arten die einzigen der Gattung *Lepomis*, die für das Knacken von Schnecken spezifische Merkmale entwickelt haben, was eine nahe Verwandtschaft logisch erscheinen ließ. Die aktuellen Studien hingegen weisen auf einen deutlich komplizierteren evolutionären Hintergrund hin.

Die Phylogeographie beschäftigt sich mit der Geschichte einzelner Arten bzw. Individuen. Sie ist darauf ausgerichtet, die historischen Prozesse, die zu der momentanen geographischen Verteilung dieser geführt haben, näher zu beleuchten. Solche Untersuchungen wurden bei den weit verbreiteten *Lepomis*-Arten von Avise und Smith (1974a,b) durchgeführt, die die Allelunterschiede verschiedener *L.macrochirus*-Populationen untersuchten. Diese Studien konnten ein Übergangsbereich der zwei beschriebenen Unterarten *L. macrochirus macrochirus* und *L. macrochirus mystacalis* offenbaren. Diese Ergebnisse wurden durch nachfolgende Tests von Avise und Smith (1977) und Avise et al. (1984) bestätigt.

Gleich vier verschiedenen Arten widmeten sich Bermingham und Avise (1986) an Studien mit mitochondrialer DNA von *L.miniatus*, *L.punctatus*, *L.microlophus* und *L.gulosus*. Berücksichtigt wurden hierbei Populationen an der Ostküste der USA. Interessant hierbei war, dass die Schwesterarten *L.miniatus* und *L.punctatus* hierbei dieselben geographischen Abgrenzungen zeigten wie *L.microlophus*, bei dem intra-spezifisch zwei größere Variationen vorzufinden waren. Grenze war hierbei jeweils der Apalachicola River, der das Verbreitungsgebiet in einen östlichen und westlichen Teil trennt.

Die phylogeographischen Diskontinuitäten, die anhand dieser Arten entdeckt wurden, führten Bermingham und Avise (1986) auf Schwankungen des Meeresspiegels im Pleistozän oder Pliozän zurück, die zu unterschiedlichen Zeiten verschiedene Flüsse verbanden bzw. voneinander isolierten. McElroy et al. (2003) zeigten, dass die

Dynamik der Artenbildung innerhalb der *L.punctatus*-Populationen in den Everglades mit jährlichen Fluktuationen des Wasserstandes in diesen Gebieten zu erklären sind.

Auch zu der Frage der bei den *Lepomis*-Arten sehr umstrittenen Subspezies konnten phylogeographische Studien Hinweise beisteuern. So werden z.B. für *L.megalotis* zwischen vier und sieben verschiedene Unterarten geführt. Für diese ließen sich jedoch in Studien von Jennings und Philipp (1992) keine fixierten Allelunterschiede feststellen, jedoch wurde auch hier wieder eine Grenze zwischen westlichen und östlichen Populationen vorgefunden. Der Status der diversen Unterarten innerhalb dieser Art ist immer noch nicht endgültig geklärt.

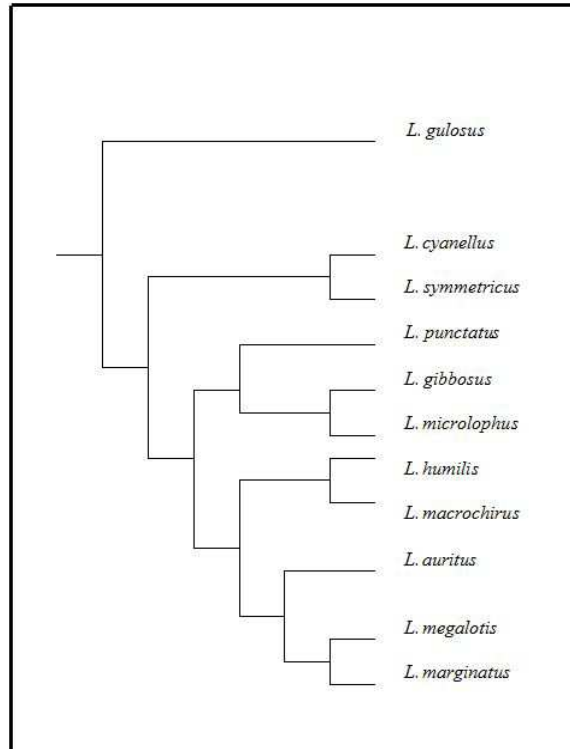


Abb. 2: Stammbaum der *Lepomis*-Spezies aufgrund morphologischer Merkmale nach Bailey (1938).

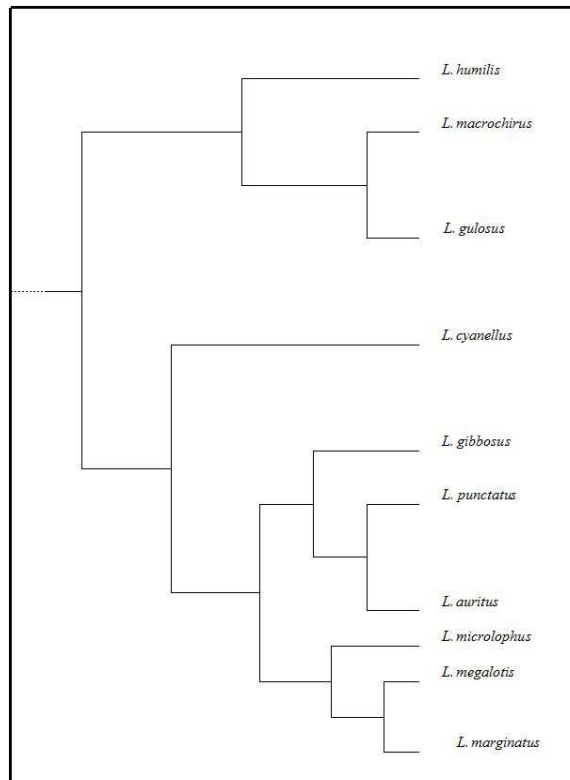


Abb. 3: Stammbaum der *Lepomis*-Spezies auf Allozym-Basis nach Avise & Smith (1977).

Literatur

- Avise, J.C. & Smith, M.H. (1974a): Biochemical genetics of sunfish. I. Geographic variation and subspecific intergradation in the bluegill, *Lepomis macrochirus*.- *Evolution* 28: 42–56.
- Avise, J.C. & Smith, M.H. (1974b): Biochemical genetics of sunfish. II. Genic similarity between hybridizing species.- *American Naturalist* 108: 458–472.
- Avise, J.C. & Smith, M.H. (1977): Gene frequency comparisons between sunfish (Centrarchidae) populations at various stages of evolutionary divergence.- *Systematic Zoology* 26: 319–335.
- Avise, J.C., Bermingham, E., Kessler, L.G. & Saunders, N.C. (1984): Characterization of mitochondrial DNA variability in a hybrid swarm between subspecies of bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*).- *Evolution* 38: 931–941.
- Bailey, R.M. (1938): A systematic revision of the centrarchid fishes with a discussion of their distribution, variations, and probable interrelationships.- Ph.D. University of Michigan, Ann Arbor, MI.
- Bermingham, E. & Avise, J.C. (1986): Molecular zoogeography of freshwater fishes in the southeastern United States.- *Genetics* 113: 939–965.
- Branson, B.A. & Moore, G.A. (1962): The lateralis components of the acoustico-lateralis system in the sunfish family Centrarchidae.- *Copeia* 1962: 1–108.
- Cooke, S.J. & Philipp, D.P. (2009): Centrarchid fishes, diversity, biology and conservation.- Blackwell Publishing, 560 pp.
- Cope, E. D. (1868): On the distribution of fresh-water fishes in the Allegheny region of southwestern Virginia. *Journal of the Academy of Natural Sciences Philadelphia* 6: 207–247.
- Dürigen, B. (1897): *Fremdländische Zierfische*.- Magdeburg.
- Günther, A. (1859): *Catalogue of the Fishes in the British Museum, Vol. 1*. British Museum, London.
- Harris, P.M., Roe, K.J. & Mayden, R.L. (2005): A mitochondrial DNA perspective on the molecular systematics of the sunfish genus *Lepomis* (Actinopterygii: Centrarchidae).- *Copeia* 340–346.
- Jennings, M.J. & Philipp, D.P. (1992): Genetic variation in the longer sunfish (*Lepomis megalotis*).- *Canadian Journal of Zoology* 70: 1673–1680.
- Holbrook, J.E. (1860): *Ichthyology of South Carolina, Vol. 1*.- Russell and Jones, Charleston, SC.
- McElroy, T.C., Kandl, K.L., Garcia, J. & Trexler, J.C. (2003): Extinction-colonization dynamics structure genetic variation of spotted sunfish (*Lepomis punctatus*) in the Florida Everglades.- *Molecular Ecology* 12: 355–368.
- Near, T.J., Kessler, T.W., Koppelman, J.B., Dillman, C.B. & Philipp, D.P. (2003). Speciation in North American black basses, *Micropterus* (Actinopterygii: Centrarchidae).- *Evolution* 57: 1610–1621.
- Near, T.J., Bolnick, D.I. & Wainwright, P.C. (2004): Investigating phylogenetic relationships of sunfishes and black basses (Actinopterygii: Centrarchidae) using DNA sequences from mitochondrial and nuclear genes.- *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32: 344–357.
- Near, T.J., Bolnick, D.I. & P. C. Wainwright, P.C. (2005): Fossil calibrations and molecular divergence time estimates in centrarchid fishes (Teleostei: Centrarchidae).- *Evolution* 59: 1768–1782.
- Near, T.J. & Koppelman, J.B. (2009): Species diversity, phylogeny and phylogeography of Centrarchidae, pp. 1-38. In: Cooke, S., Philipp, D.P. (eds.), *Centrarchid Fishes: Diversity, Biology and Conservation*.- Blackwell Publishing.
- Roe, K.J., P., Harris, P.M. & Mayden, R.L. (2002): Phylogenetic relationships of the genera of North American sunfishes and basses (Percoidei: Centrarchidae) as evidenced by the mitochondrial cytochrome b gene.- *Copeia* 2002: 897–905.

Anschrift des Autors:

Torben Mentrup, Ziegenhainer Str. 111, 07749 Jena, gibbosus@web.de .