

**Zur Systematik, Phylogenie und Biogeographie  
chilenischer Arten der Gattung  
*Orestias* VALENCIENNES, 1839 (Teleostei, Cyprinodontidae):  
Morphologische, biochemische und molekularbiologische Befunde.**

**DISSERTATION  
zur Erlangung des Doktorgrades des Fachbereiches Biologie  
der Universität Hamburg**

**vorgelegt von  
Arne Lüssen**

**Hamburg  
2003**



Genehmigt vom  
Fachbereich Biologie der  
Universität Hamburg  
auf Antrag von Herrn Professor Dr. W. VILLWOCK  
Weitere Gutachter der Dissertation:  
Herr Professor Dr. L. RENWRANTZ

Tag der Disputation: 30. Mai 2003

Hamburg, den 16. Mai 2003



A handwritten signature in black ink, appearing to read "Frühwald".

Professor Dr. A. Frühwald  
Dekan

## **Danksagung**

Herrn Prof.Dr. W. Villwock danke ich herzlich für die Überlassung des Themas, die Gesamtbetreuung meiner Arbeit sowie für die zahlreichen Anregungen und langjährige Zusammenarbeit.

Ein Großteil der Laborversuche wurden in den Räumen der Arbeitsgruppe Immunbiologie von Herrn Prof.Dr. L. Renwratz durchgeführt, für deren Nutzungsmöglichkeit ich mich bedanke.

Herrn Prof.Dr. H. Kausch danke ich für seine gutachterliche und beratende Tätigkeit.

Dem Zoologischen Institut und Zoologischen Museum danke ich für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes sowie der Hälterungsanlagen für die Versuchstiere.

Mein besonderer Dank gilt

Herrn Dr. T.M. Falk für die fachliche Unterstützung und methodische Anleitung sowie für die ungezählten stimulierenden Diskussionen,

Frau V. Wagschal für Ihre unschätzbare technische Hilfe sowie für ihre unermüdliche Geduld.

Herrn Dr. Y. Fermont und Herrn M. von Harling danke ich für die Unterstützung bei der Analyse der morphometrischen und meristischen Datensätze.

Herrn Dr. P.Ráb danke ich für seine fachliche Beratung im Zusammenhang mit cyto genetischen Fragen und seine hilfreichen methodischen Anregungen.

Mein Dank gilt ebenso

Herrn Dr. F. Buck und Frau A. Wever für ihre Unterstützung bei der Sequenzierung mitochondrialer DNA Fragmente,

Frau H. Possenheim für die zeitweilige Versorgung der Versuchstiere,

Herrn M. Griebel für die Beschaffung und den Transport zusätzlichen Untersuchungsmaterials.

Außerdem gilt mein Dank

der Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) die meine Arbeiten innerhalb eines internationalen Forschungsprojektes finanziell unterstützte,

und nicht zuletzt dem Referat für die Förderung des wissenschaftlichen und künstlerischen Nachwuchses der Universität Hamburg für die Förderung meiner Arbeit im Rahmen eines Stipendiums.

# INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
<b>1. Einleitung</b>	<b>1-30</b>
1.1 Neotropische Diversität und ihre geologischen Grundlagen	1 - 5
1.2 Der Altiplano und seine Gewässer	5 -10
1.3 Die Gattung <i>Orestias</i>	11-13
1.3.1 Beschreibung der untersuchten Arten	13-22
1.3.2 Intra- und intergenerische phylogenetische Beziehungen der Orestiini	22-27
1.4 Einführung in alternative und ergänzende Methoden zur Studie systematischer und phylogenetischer Beziehungen	28-30
1.5 Zielsetzung für die vorliegende Studie	30
<b>2. Material &amp; Methoden</b>	<b>31-51</b>
2.1 Herkunft, Hälterung und Nachzucht der untersuchten Arten	31
2.2 Betäubung und Fixation des Lebendmaterials	32
2.3 Morphologische Untersuchungen	33-38
2.4 Biochemische Analysen	38-46
2.4.1 Herstellung der Muskelextrakte	38
2.4.2 Blutprobenentnahme und Hämolysataufbereitung	39
2.4.3 Isoelektrische Fokussierung (IEF) der Hämoglobine	39-40
2.4.4 Elektrophoretische Auftrennung der Hämolysate unter dissozzierenden Bedingungen	40-41
2.4.5 Isoelektrische Fokussierung (IEF) von Parvalbuminen (PA)	42
2.4.6 Elektrophoretische Untersuchungen von Muskelproteinen und Hämolysaten in Polyacrylamid-Gradientengelen und Stärkegel (Allozymmusteruntersuchungen)	42-44
2.4.6.1 Enzymnachweise	44-46
2.5 Molekularbiologische Untersuchungen	46-51
2.5.1 DNA Extraktion aus Muskelgewebe	46
2.5.2 Cytochrom-b Sequenzierungen	46-47
2.5.2.1 Amplifikation von Cytochrom-b Fragmenten	48-49
2.5.3 Kontrollregions-Sequenzierungen	49-51

	Seite
<b>3. Ergebnisse</b>	<b>52-89</b>
3.1 Morphologische Untersuchungen	52-67
3.1.1 Darstellung und Charakterisierung der Basisdaten	52-55
3.1.2 Darstellung und Charakterisierung der meristischen Variablen	55-58
3.1.3 Darstellung und Charakterisierung der morphometrischen Variablen	59-67
3.1.4 Diskriminanzanalysen	59-60
3.1.5 Hauptkomponentenanalysen	61-67
3.2 Biochemische Untersuchungen	67-77
3.2.1 Darstellung und Charakterisierung von <i>Orestias</i> Hämoglobinen und monomeren Globinkettenvarianten	67-69
3.2.2 Parvalbuminanalysen	70-71
3.2.3 Allozymmusteruntersuchungen	71-75
3.2.4 Genetische Beziehungen der in dieser Arbeit berücksichtigten <i>Orestias</i> Taxa basierend auf biochemischen Charakteristika	75-77
3.3 Molekularbiologische Untersuchungen	77-89
3.3.1 mtDNA-Kontrollregions-Sequenzierungen	77-83
3.3.2 Cytochrom-b Sequenzierungen	83-89
<b>4. Diskussion</b>	<b>90-115</b>
4.1 Morphologische Charakteristika	90-95
4.1.1 Meristische Merkmale	90-93
4.1.2 Morphometrische Merkmale	93-95
4.2 Biochemische Charakterisierungen	95-102
4.2.1 <i>Orestias</i> Hämoglobine	96-97
4.2.2 Monomere <i>Orestias</i> -Globinketten	98
4.2.3 Parvalbumine und Allozymmuster	99-101
4.2.4 Genetische Beziehungen basierend auf biochemischen Charakteristika	101-102

	Seite
4.3 Mitochondriale DNA-Sequenzanalysen	102-112
4.3.1 Kontrollregions-Sequenzanalysen	103-106
4.3.1.1 Systematik und Phylogenie des „Agassii Komplexes“	103-105
4.3.1.2 Biogeographische Bezüge	106-108
4.3.1.3 Limitierungen der Kontrollregions-Sequenzanalysen	108
4.3.2 Cytochrom-b Sequenzanalysen	109-111
4.3.2.1 Die phylogenetische Stellung des Genus <i>Orestias</i> innerhalb der Cyprinodontiformes	111-112
4.4 Potentielle Migrationswege in das Altiplanohochland	112-113
4.5 Schlußbemerkung	114-115
<b>5. Zusammenfassung</b>	<b>116</b>
<b>6. Literatur</b>	<b>117-128</b>
<b>Anhang</b>	<b>129-180</b>

## ABBILDUNGSVERZEICHNIS

	Seite
<b>Abb.1</b> Wesentliche Flußsysteme Südamerikas und Paläogeographie	2-3
<b>Abb.2</b> Lage des Altiplanos und des Titicacasees; Titicacasee mit Tiefenlinien	6
<b>Abb.3</b> Der Altiplano und seine Gewässer	7
<b>Abb.4</b> Plio-Pleistozäne Gewässer und Wasserstände der Paläoseen	8-9
<b>Abb.5</b> Verbreitungsgebiet der Gattung <i>Orestias</i>	11
<b>Abb.6</b> <i>Orestias</i> Formen	14
<b>Abb.7</b> Systematik innerhalb des Genus <i>Orestias</i> nach PARENTI (1984)	24
<b>Abb.8</b> Verwandtschaftliche Beziehungen chilenischer Taxa nach THOMANN (1990)	25
<b>Abb.9</b> Großsystematische Verwandtschaftsverhältnisse nach PARENTI (1984)	26
<b>Abb.10</b> Großsystematische Verwandtschaftsverhältnisse nach COSTA (1997)	27
<b>Abb.11</b> Geographische Herkunft der untersuchten Populationen	31
<b>Abb.12</b> Darstellung der 33 morphometrischen Messungen	36
<b>Abb.13</b> Darstellung der 9 meristischen Zählungen	37
<b>Abb.14</b> Größenklassen und prozentuale Anteile der Populationen am Gesamtmaterial	53
<b>Abb.15</b> Größenabhängigkeit der Variablen (Korrelationsanalyse)	54
<b>Abb.16</b> Geschlechtsspezifische Unterschiede (Varianzanalyse)	55
<b>Abb.17</b> ANOVA der meristischen Variablen in <i>O. agassii</i> Populationen	56
<b>Abb.18</b> ANOVA der meristischen Variablen aller chilenischen Taxa	57
<b>Abb.19</b> ANOVA der meristischen Variablen ( <i>O. agassii</i> und <i>O. luteus</i> )	58
<b>Abb.20</b> ANOVA der meristischen Variablen ( <i>O. agassii</i> , <i>O. luteus</i> und <i>O. ispi</i> )	58
<b>Abb.21</b> Ergebnisse der Diskriminanzanalyse	60
<b>Abb.22</b> Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse (PC1/PC2) aller Merkmale	62
<b>Abb.23</b> Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse (PC2/PC3) aller Merkmale	63
<b>Abb.24</b> Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse (PC1/PC2) Flossenmerkmale	64
<b>Abb.25</b> Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse (PC1/PC2) Kopfmerkmale	65
<b>Abb.26</b> Ergebnisse der Hauptkomponentenanalyse (PC1/PC2) Rumpfmerkmale	66
<b>Abb.27</b> Darstellung der Variationen der Hämoglobine (IEF)	68
<b>Abb.28</b> Globinkettenvariationen im 8 M Harstoffgel	69
<b>Abb.29</b> IEF von <i>Orestias</i> -Parvalbuminen (pH 3,0-5,0)	70
<b>Abb.30</b> Allelische Variationen an verschiedenen enzymcodierenden Genorten	74
<b>Abb.31</b> Darstellung der genetischen Beziehungen (biochemische Analysen)	76
<b>Abb.32</b> Sequenzsättigungsanalyse von 22 Kontrollregions-Haplotypen	80



	Seite
<b>Abb.33</b> NJ-Phylogenie und geographische Verteilung (Kontrollregions-Haplotypen)	81
<b>Abb.34</b> Phylogenie und Verteilung der Kontrollregions-Haplotypen (inkl. Referenzen)	83
<b>Abb.35</b> NJ-Phylogenie und geographische Verteilung (Cytochrom-b-Haplotypen)	86
<b>Abb.36</b> Sequenzsättigungsanalyse von 35 Cytochrom-b-Haplotypen	88
<b>Abb.37</b> NJ-Phylogenie und räumliche Verteilung der <i>Orestias</i> Cytochrom-b Haplotypen und potentiell nächstverwandter Cyprinodontiformes	89

## TABELLENVERZEICHNIS

<b>Tab.1</b> Auflistung aller <i>Orestias</i> Arten und Artenkomplexe nach PARENTI (1984)	23
<b>Tab.2</b> Anzahl und Herkunft der untersuchten Individuen	32
<b>Tab.3</b> Benötigte Lösungen für die elektrophoretische Auftrennung der Hämolysate unter dissoziierenden Bedingungen	41
<b>Tab.4</b> Gelzusammensetzung für 8 M Harstoffgele nach FALK <i>et al.</i> (1996, 1998)	41
<b>Tab.5</b> Benötigte Lösungen für elektrophoretische Untersuchungen von Muskelproteinen und Hämolysaten in Polyacrylamid-Gradientengelen	43
<b>Tab.6</b> Gelzusammensetzung für Polyacryl-Gradientengele in Hoefer-Vertikalkammersystemen nach FALK <i>et al.</i> (1996, 1998).	43
<b>Tab.7</b> Material der Cytochrom b Sequenzanalyse inkl. Haplotypenbezeichnungen und GenBank Zugangsnummern	47
<b>Tab.8</b> Material der Kontrollregions-Sequenzanalyse inkl. Haplotypenbezeichnungen und GenBank Zugangsnummern	51
<b>Tab.9</b> Allelenfrequenztafel der Allozymmusteruntersuchung	72-73
<b>Tab.10</b> Genetische Distanzen (NEI 1978) basierend auf Allelenfrequenzverschiebungen zwischen allen Arten und Populationen	75
<b>Tab.11</b> Genetische Distanzen (NEI 1978) basierend auf Allelenfrequenzverschiebungen zwischen der „Agassii Gruppe“, <i>O. luteus</i> und <i>O. ispi</i>	75
<b>Tab.12</b> Substitutionelle Variationen des Kontrollregions-Sequenzabschnitts	78
<b>Tab.13</b> Genetische Distanzen (KIMURA 1980) basierend auf Substitutionen des Kontrollregions-Sequenzabschnitts	79
<b>Tab.14</b> Substitutionelle Variationen des Cytochrom-b Sequenzabschnitts	85
<b>Tab.15</b> Genetische Distanzen (KIMURA 1980) basierend auf Substitutionen des Cytochrom-b Sequenzabschnitts	85

## TABELLEN IM ANHANG

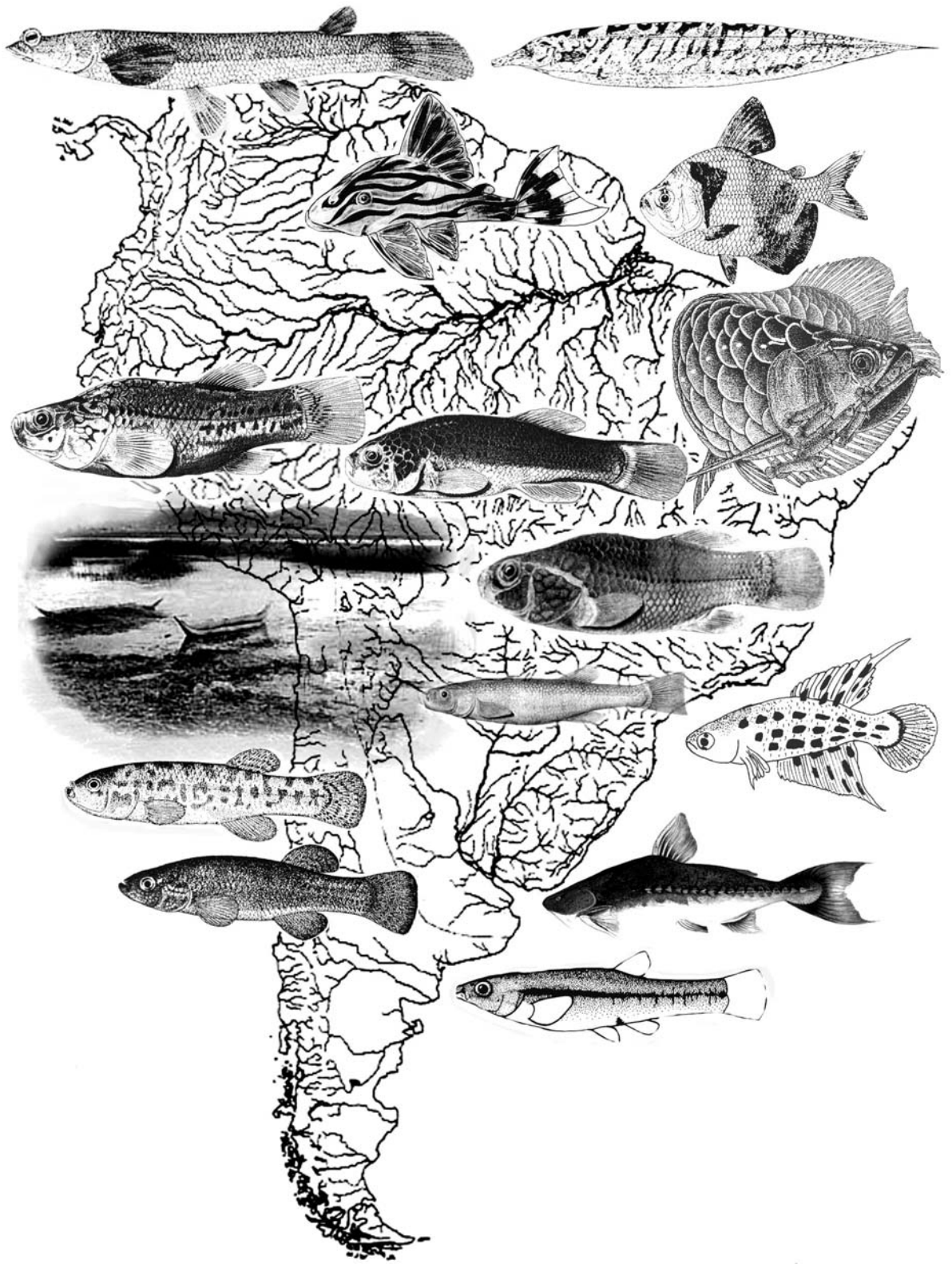
	Seite
<b>Tab.A1</b> Datenmatrix der morphometrischen und meristischen Daten	129-148
<b>Tab.A2</b> Basisstatistik der morphometrischen und meristischen Daten	149-157
<b>Tab.A3</b> Log.transformierte Matix der morphometrischen und meristischen Daten	158-172
<b>Tab.A4</b> Regressionskoeffizienten ( $R^2$ ) der Korrelationsanalyse	173
<b>Tab.A5</b> Diskriminanzfunktionswerte und Hauptkomponentenwerte	174-178
<b>Tab.A6</b> Funktionswerte der Gruppenzentroide der Diskriminanzanalyse	179
<b>Tab.A7</b> Funktionswerte der Komponentenmatrix der Hauptkomponentenanalyse	180

## ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS

AAT	Aspartat Aminotransferase
Abb.	Abbildung
A.bidest.	zweifach destilliertes Wasser
AD	Augendurchmesser
A.demin.	demineralisiertes Wasser
ADH	Alkohol Dehydrogenase
ANOVA	Analysis of Variance (Varianzanalyse)
AP	Allgemeine Proteinfärbung
BL	Bauchlänge
bp	Basepairs
Dis1, Dis2, Dis3	Diskriminanzfunktion 1, 2 und 3
DSchSt(Lau)	Dorsale Schwanzstiellänge nach Tchernavin
dNTP	Nucleotid-Desoxynucleosid-Triphosphat
EST	Esterase
FLBAn	Flossenbasis der Anlais
FLBDor	Flossenbasis der Dorsalis
FLStAn	Flossenstrahlänge und Anzahl in der Anlais
FLStCau	Flossenstrahlänge und Anzahl in der Caudalis
FLStDor	Flossenstrahlänge und Anzahl in der Dorsalis
FLStPec	Flossenstrahlänge und Anzahl in der Pectoralis
Hb	Hämoglobin
HSchSt(Lau)	Höhe des Schwanzstiels nach LAUZANNE (1982)
HSchSt(Tch)	Höhe des Schwanzstiels nach TCHERNAVIN (1944)
HT	Haplotyp
IDH	Isocitrat Dehydrogenase
IEF	Isoelektrische Fokussierung
IEP	Isoelektrischer Punkt
IO	Interorbitalraum
KB(Lau)	Körperbreite gemessen nach LAUZANNE (1982)
KB(Tch)	Körperbreite gemessen nach TCHERNAVIN (1944)
kDa	Kilo Dalton
KH(Par)	Körperhöhe gemessen nach PARENTI (1984)
KH(Tch)	Körperhöhe gemessen nach TCHERNAVIN (1944)
KL(Lau)	Kopflänge gemessen nach LAUZANNE (1982)
KL(Par)	Kopflänge gemessen nach PARENTI (1984)
KL(Tch)	Kopflänge gemessen nach TCHERNAVIN (1944)
KoB(Lau)	Kopfbreite gemessen nach LAUZANNE (1982)
KoB(Tch)	Kopfbreite gemessen nach TCHERNAVIN (1944)
konz.	konzentriert
LDH	Lactat Dehydrogenase
Lsg.	Lösung
LSchSt(Lau)	Länge des Schwanzstiels gemessen nach LAUZANNE (1982)
LSchSt(Tch)	Länge des Schwanzstiels gemessen nach TCHERNAVIN (1944)
M	Molar
MB	Maulbreite
MDH	Malat Dehydrogenase
ME	Mercaptoethanol
MH	Maulhöhe
MJ	Millionen Jahre

ML	Maximum Likelihood
ML(Lau)	Maullänge gemessen nach LAUZANNE (1982)
ML(Par)	Maullänge gemessen nach PARENTI (1984)
ML(Tch)	Maullänge gemessen nach TCHERNAVIN (1944)
MLR	Mittlere Längsreihe
mmol	millimolar
mOsm	milliosmolar
MP	Maximum Parsimony
mtDNA	Mitochondriale Desoxyribonukleinsäure
MTT	3-(4,5-Dimethylthiazol-2-yl)-2,5-Diphenyltetrazoliumbromid
NAD	Nikotinamid-Adenin-Dinukleotid
NADP	Nikotinamid-Adenin-Dinukleotid-Phosphat
NJ	Neighbor Joining
NN	Normal Null
OpSp	Operculumspalte
PBS	Phosphatpuffer
PCA	Principal Component Analysis (Hauptkomponentenanalyse)
PCR	Polymerase Chain Reaction (Polymerase Kettenreaktion)
PGI	Phosphoglucoisomerase
PGM	Phosphoglucomutase
pI	Isoelektrischer Punkt
PMS	N-Methyldibenzopyrazinmethylsulfat
PO	Postorbitalraum
RL	Schuppen auf der Rückenlinie
SchCau	Schuppenreihen auf der Caudalis
SchHoHo	Schuppen vom Hinterrand der Orbita zum Hinterrand des Operculums
SchMLR	Schuppen in der mittleren Längsreihe
SDH	Sorbitoldehydrogenase
SL	Standardlänge
SOD	Superoxid Dismutase
Tab.	Tabelle
TCA	Trichloressigsäure
Temed	Tetramethylethylendiamine
TL	Totallänge
TR	Schuppenreihen in der Transversalen
tRNA <sup>Pro</sup>	Transfer-Ribonukleinsäure des Prolins
Tris	Tris-Hydroxyl-Aminomethan
Ts	Transitionen
Tv	Transversionen
Vol.	Volumen
VR	Länge des vorderen Rückenbereichs





### 1. Einleitung

#### 1.1 Neotropische Diversität und ihre geologischen Grundlagen

Mit mehr als 24tausend bislang beschriebenen Arten (NELSON, 1994) stellen die Teleostier die bei weitem artenreichste Gruppe innerhalb der Vertebraten dar. Neotropische Süßwasserfische Süd- und Zentralamerikas bilden mit geschätzten 8.000 Arten (SCHAEFER 1998), die sich auf ca. 60 Familien verteilen, allein etwa 30 % aller weltweit verbreiteten Fischarten (GERY 1969, 1977, BURGESS 1989, MAGO-LECCIA 1994, LUNDBERG 1998). Damit weist diese Gruppe etwa 1/8 aller Vertebratenarten auf (VARI & MALABARA 1998). Gleichzeitig sind sie aber nur in 0,003 % der weltweiten Wasserressourcen beheimatet. Diese Befunde begleitend, kann man eine bemerkenswerte Diversität an Morphen feststellen. Insbesondere die Ostariophysi und speziell die Characiformes und Siluriformes haben in der Neotropis eine weltweit einzigartige Formenfülle entwickelt. Die Frage, warum ein so großer Anteil der ichtyofaunistischen Diversität auf dem südamerikanischen Kontinent versammelt ist, ist bislang im Detail bei weitem nicht abschließend geklärt. Da die Biogeographie und Evolution zumindest der Süßwasserformen oft untrennbar an die Genese der Gewässer gebunden sind, lassen sich allerdings Bezüge zwischen der Entwicklung biologischer Diversität und paleolimnologischen und geologischen Befunden herstellen.

Geologisch gesichert erscheint die Separation Südamerikas von Afrika vor etwa 118 Millionen Jahren und die Andenhebung im Zuge einer Ost-West Kompression des Kontinents in mehreren Phasen im Verlauf der letzten 90 Millionen Jahre (LUNDBERG *et al.* 1998). Parallel zum Prozess der Andenhebung entwickelte sich im Osten das südamerikanische Flachland mit den wesentlichen Drainageabflüssen vom Amazonas bis zum Paraná (Abbildung 1a). Das Bild dieses Tieflandes war außerdem lange Zeit durch große Seen und marine Transgressionen geprägt. Sie bildeten sich sowohl im Osten als auch im Westen und Norden des Kontinents und führten mehrfach zu massiven Einbrüchen mariner Wassermassen, die sich von der Karibik bis nach Argentinien ausbreiteten (Abbildung 1b-g). Die wesentlichen südamerikanischen Flusssysteme änderten ebenfalls mehrfach ihre Drainagewege. Die Trennung des Amazonas-Orinoco Systems vom Paraná erfolgte vor ungefähr 30 Millionen Jahren (Abbildung 1g).

# Einleitung

## Abbildung 1

a. Die wesentlichen Flußsysteme Südamerikas.

b. Paleogeographische Situation vor 83 – 67 Millionen Jahren (späte Kreidezeit).

c. Paleogeographische Situation vor 67 – 61 Millionen Jahren (späte Kreidezeit – frühes Tertiär).

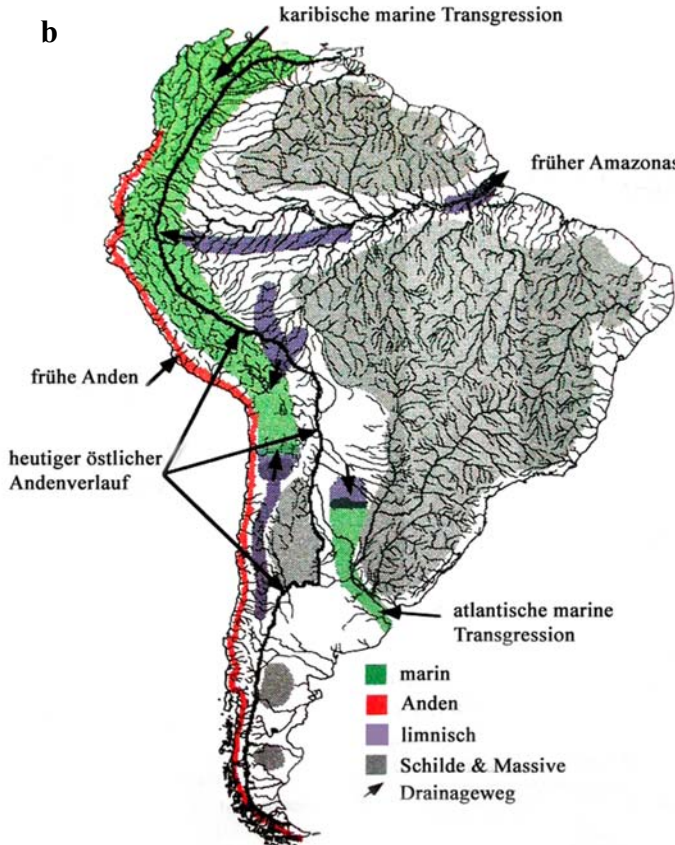
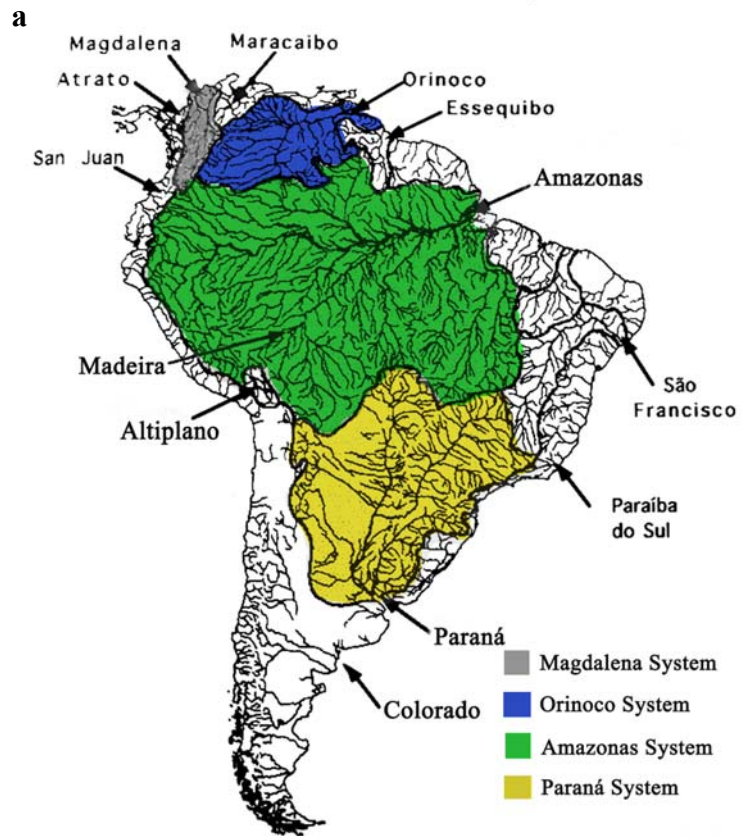
d. Paleogeographische Situation vor 61 – 60 Millionen Jahren (frühes Tertiär).

e. Paleogeographische Situation vor 60 – 43 Millionen Jahren (spätes Paleozän – mittleres Eozän).

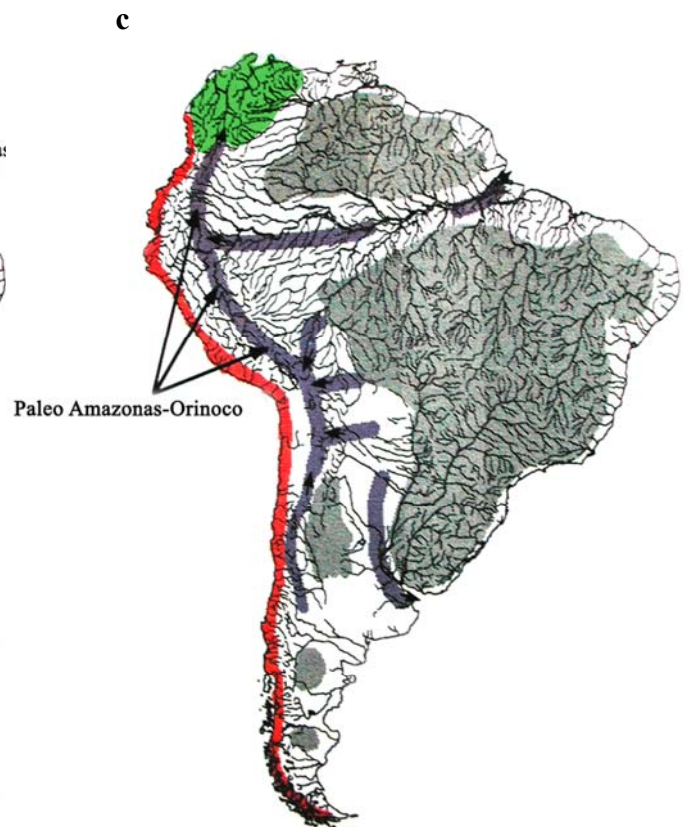
f. Paleogeographische Situation vor 43 – 30 Millionen Jahren (mittleres Eozän – frühes Oligozän).

g. Paleogeographische Situation vor 30 – 20 Millionen Jahren (spätes Oligozän – frühes Miozän).

Alle Abbildungen verändert nach Lundberg *et al.* 1998.



83 – 67 Millionen Jahre

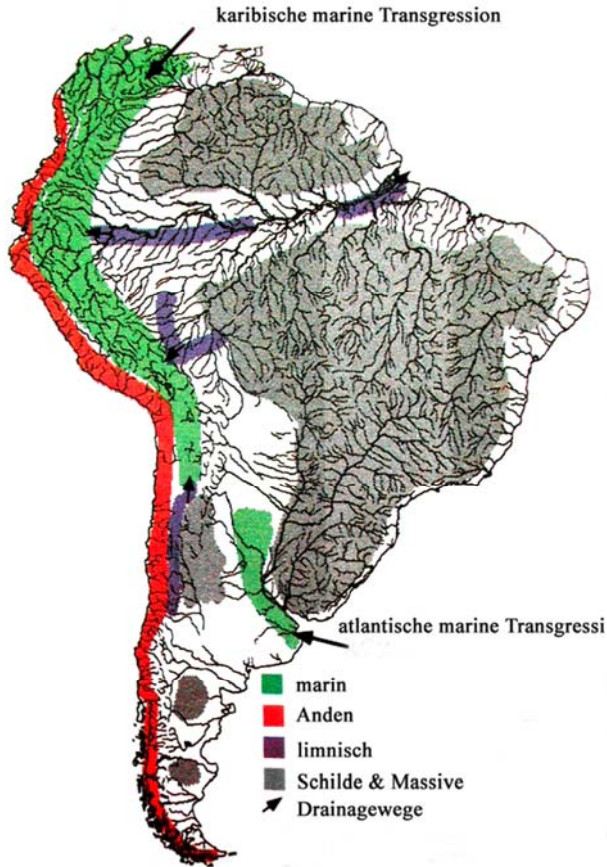


67 – 61 Millionen Jahre



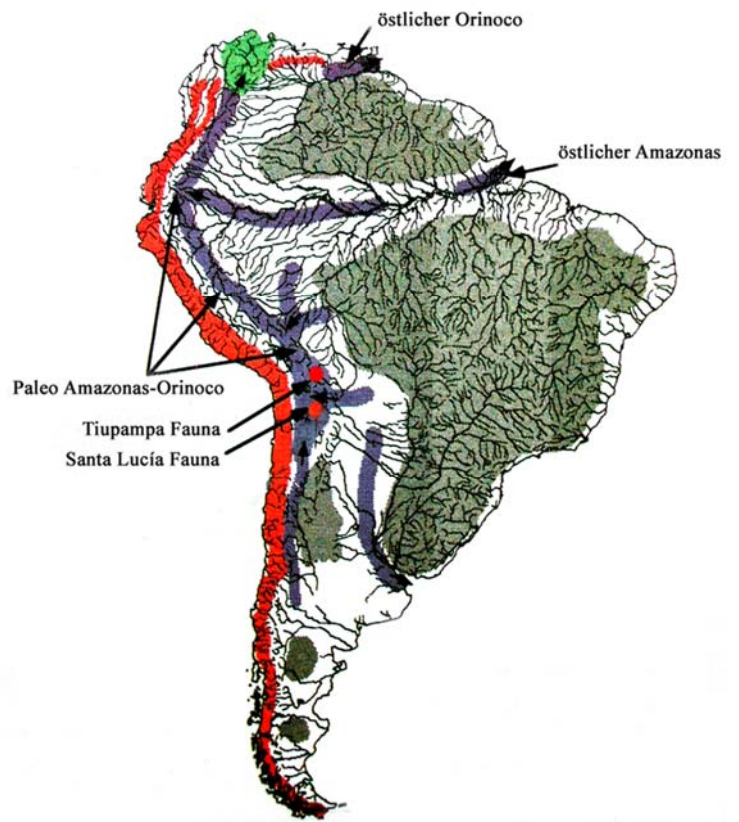
# Einleitung

d



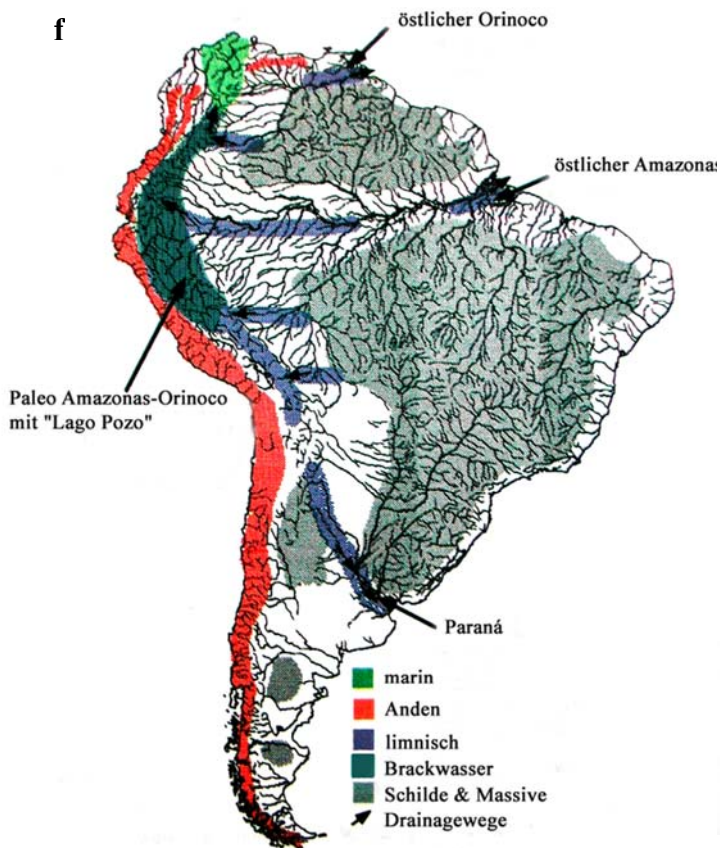
61 – 60 Millionen Jahre

e



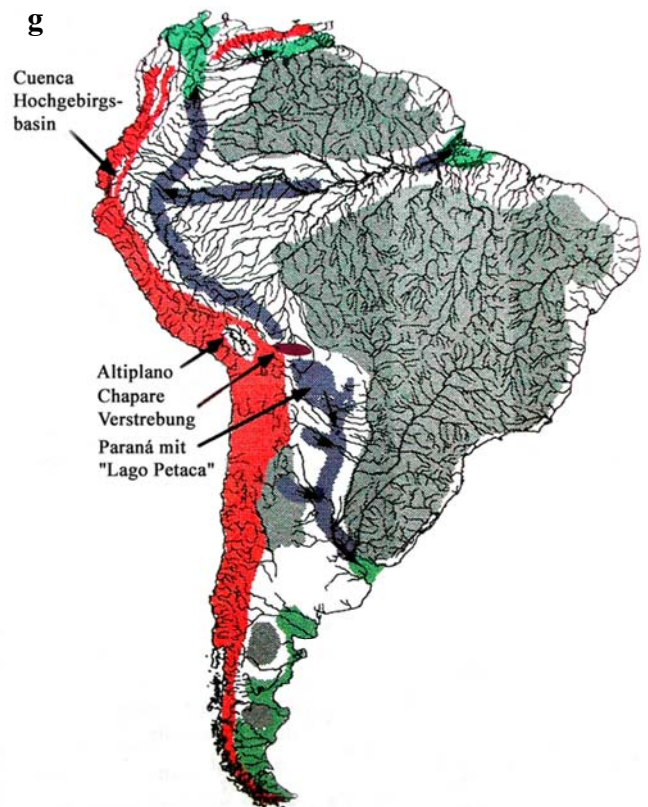
60 – 43 Millionen Jahre

f



43 – 30 Millionen Jahre

g



30 – 20 Millionen Jahre

## Einleitung

---

Im Zuge der letzten Hebungsphase der Ostkordilliere der Anden beginnend vor etwa 10 Millionen Jahren bildete sich die heutige Situation des Amazonas-Orinoco Systems heraus, die seit ca. 8 Millionen Jahren besteht (Abbildung 1a). Seit dieser Zeit entwässert der Amazonas vollständig in den Atlantik. Ereignisse, die für die Entstehung der Formenvielfalt und des Endemismenreichtums auf dem südamerikanischen Kontinent verantwortlich gemacht werden können, ergeben sich insbesondere aus der phasenweisen Andenhebung. Diese schuf u.a. neue Hochlandhabitats, wie z.B. das als Altiplano bezeichnete Hochplateau zwischen West- und Ostkordilliere und veränderte die Drainagewege von Flüssen. Schon EIGENMANN (1920) und viele nach ihm (LUNDBERG *et al.* 1986, 1988, LUNDBERG 1997; VARI & WEITZMANN, 1990; RETZER, 1994; REIS 1998) erkannten die Bedeutung der Andenhebung für die Evolution neotropischer Fische und postulierten, dass viele monophyletische Gruppierungen mindestens so alt sein müssten, wie die trennenden Bergketten zwischen ihnen. Da sich die Andenhebung über einen sehr langen Zeitraum erstreckte und phasenweise ablief, stellt sie kein singuläres Ereignis dar, sondern muss als ständig wirkender Faktor berücksichtigt werden, der eine Fülle von Fragmentations- und Isolationsereignissen induzierte. Starke Hebungsphasen konnten auf Zeiten vor 89 MJ, 73 MJ, 59 MJ, 43 MJ, 30 MJ und 11 MJ datiert werden (MARSHALL & SEMPERE, 1993; SEMPERE *et al.* 1997). Ferner wurde die stärkste Hebungsphase für die zentralen Anden auf ca. 20-30 MJ datiert (Abbildung 1g). Starke Hebungen fanden außerdem in den nördlichen Anden vor 5 MJ bis 3 MJ statt. Im Zusammenhang mit diesen Hebungen wurde das zentrale Andenhochland (Altiplano) isoliert und die östlichen Kordillieren der Anden Ecuadors und Kolumbiens aufgefaltet. Neben der Veränderung der Abflusswege der großen südamerikanischen Flüsse spielten vermutlich auch marine Wassermassen für die Entwicklung der Ichthyofauna eine Rolle, die infolge des Absinkens von Flachlandgebieten zu mehreren Zeitpunkten eindringen konnten und große Teile des südamerikanischen Tieflandes überfluteten. Derartige marine Transgressionen stellen potentielle Migrationsrouten dar. Die Auffüllung des Tieflandes durch Sedimente verursachte letztendlich wiederum Vikarianzereignisse, die ebenfalls für die phylogenetische Entwicklung der Fischfauna Südamerikas von Bedeutung gewesen sein dürften. Im Zusammenspiel der tektonischen Prozesse kam es so wiederholt zur Isolation peripherer limnischer Systeme. Diese Isolationsszenarien bilden aus heutiger Sicht die Grundlage für derartige Speziationsprozesse und liefern Erklärungen für das Vorkommen isolierter, teilweise endemischer Teleostee.

Aus der direkten fossilen Dokumentation (LUNDBERG 1998, GAYET & MEUNIER 1998) ist bekannt, dass sich die neotropische Fischfauna in bezug auf höherrangige Taxa bis zum Ende des Miozäns weitestgehend diversifizierte. Obwohl es in der Geschichte oft zu lokalen Extinktionen einzelner Gruppierungen gekommen sein dürfte, zeigen Vergleiche zwischen fossilen und rezenten Süßwasserfischfaunen der Neotropis keine Hinweise auf die Extinktionen wesentlicher Linien. Paleozoische Fische (primitive Agnatha, Chondrichthyes, Placodermata, Acanthodier, Actinopterygier und Sarcopterygier) sind insbesondere aus Bolivien bekannt, triassische Fische (primitive Neopterygier) aus Argentinien und zahlreiche gut erhaltene jurassische Formen (Teleostei, Pycnodontiformes, Semionotiformes und Pachycormiformes) aus Chile (ARRATIA & CIONE 1996). Aus der Kreidezeit und dem Känozoikum sind ferner Faunen bekannt, die Chondrichthyes, primitive Actinopterygier, Halecostomen und zahlreiche Teleostier sowie wenige Sarcopterygier umfassen.

Die Formation der bolivianischen Anden isolierte vor etwa 30 Millionen Jahren eine ursprünglich im Flachland beheimatete Gruppe cyprinodonter Teleostier in einer Art "vertikaler Arche Noah" (sensu MCKENNA 1973). Im Zuge der Andenhebung radierte diese Gruppe, die heute im Genus *Orestias* (VALENCIENNES 1839) zusammengefasst wird, in den Gewässern des Altiplano, deren Ausdehnung im historischen Verlauf im folgenden Abschnitt näher beschrieben werden soll.

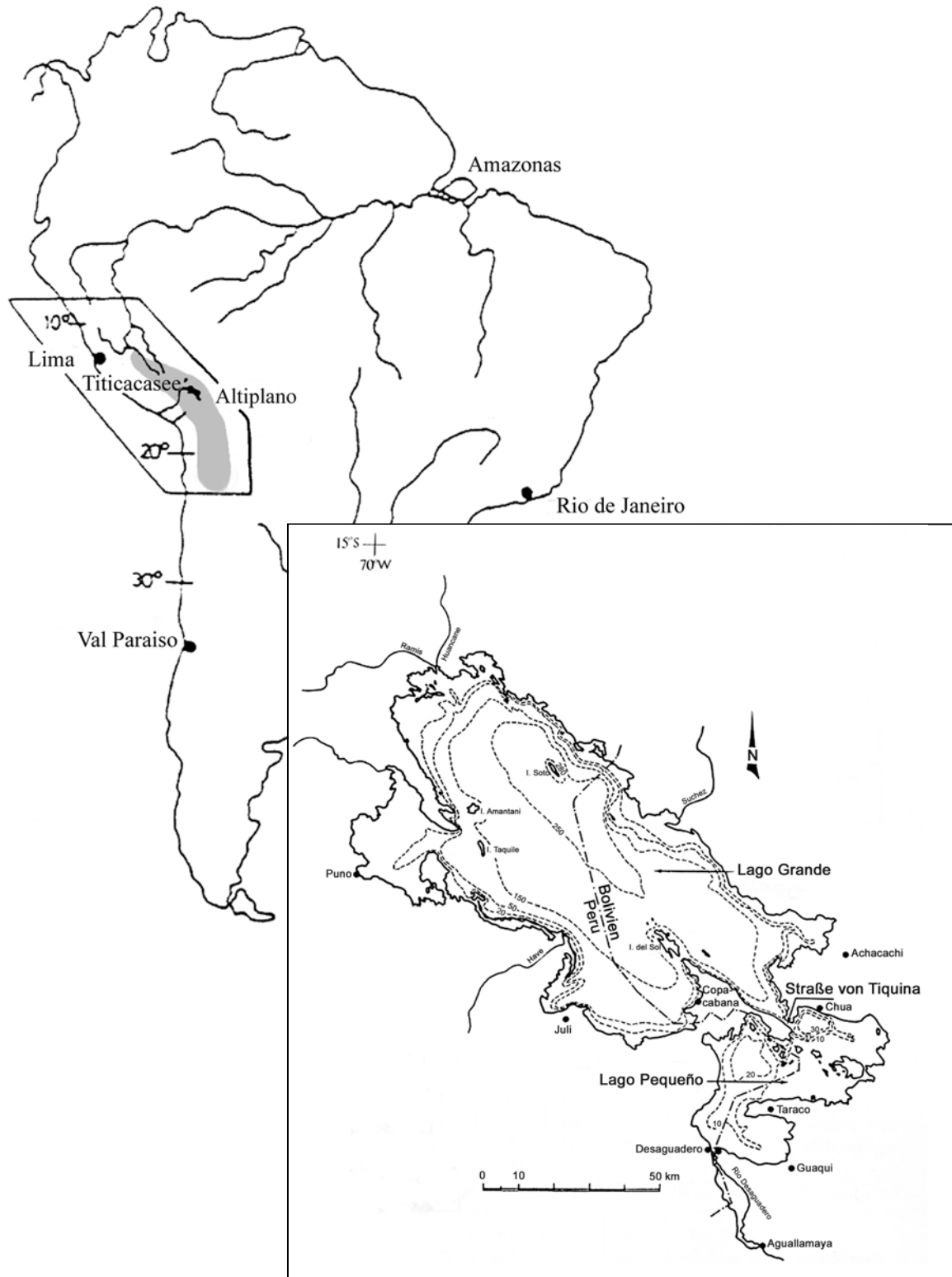
### 1.2 Der Altiplano und seine Gewässer

Als "Altiplano" wird das südamerikanische Hochgebirgsplateau in den zentralen Hochanden von Peru, Bolivien, Chile und Argentinien bezeichnet, das sich etwa zwischen 66° und 71° westlicher Länge sowie 15° und 22° südlicher Breite ausdehnt und auf 3700 - 4600 Metern Höhe über NN liegt. Die Hebung der Anden, die zur Bildung des Altiplano-Hochplateaus führte, begann vor etwa 60 Millionen Jahren (Abbildung 1e) und isolierte vor ca. 30 Millionen Jahren das Gebiet (Abbildung 1g). Während dieser Periode wurde das Altiplano-Hochplateau um mehr als 3.000 Meter gehoben (MARSHALL & SEMPERE 1993, LUNDBERG *et al.* 1998). Es erstreckt sich von Norden nach Süden auf einer Länge von etwa 2.000 Kilometern und besitzt eine Fläche von etwas mehr als 200.000 km<sup>2</sup> (Abbildung 2). Eingefasst wird das Hochplateau durch die beiden Gebirgsketten der Anden, im Osten durch die Cordillera Real und im Westen durch die Cordillera Occidental, die sich beide parallel in Nord-Süd Richtung ausdehnen (Abbildung 3).

## Einleitung

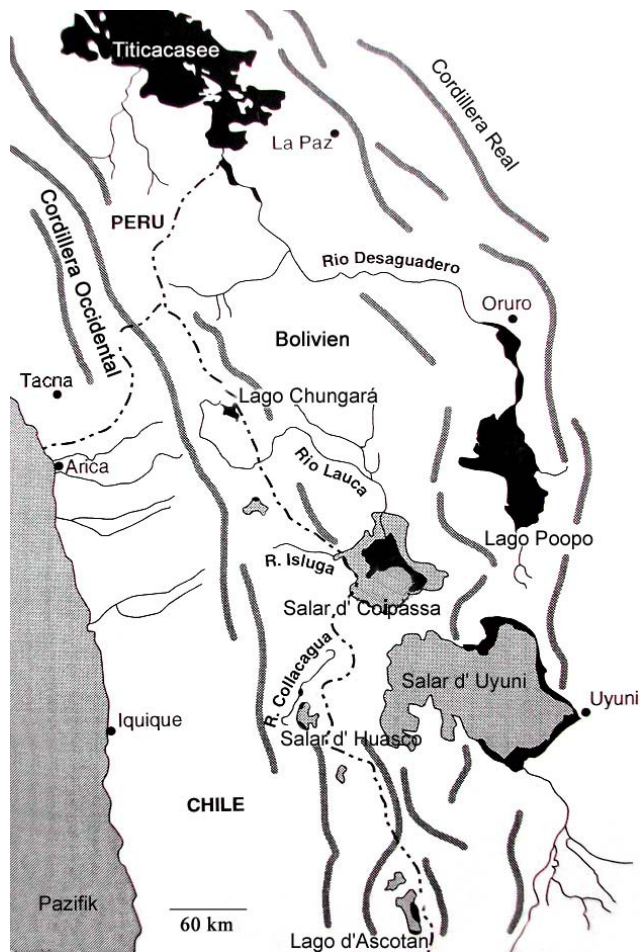
### Abbildung 2

Lage des Altiplanos und des Titicacasees; verändert nach Villwock 1966. Ausschnittsvergrößerung des Titicacasees mit Tiefenlinien verändert nach Wirmann 1992.



### Abbildung 3

Der Altiplano und seine rezenten Gewässer, verändert nach Villwock *et al.* 2000.



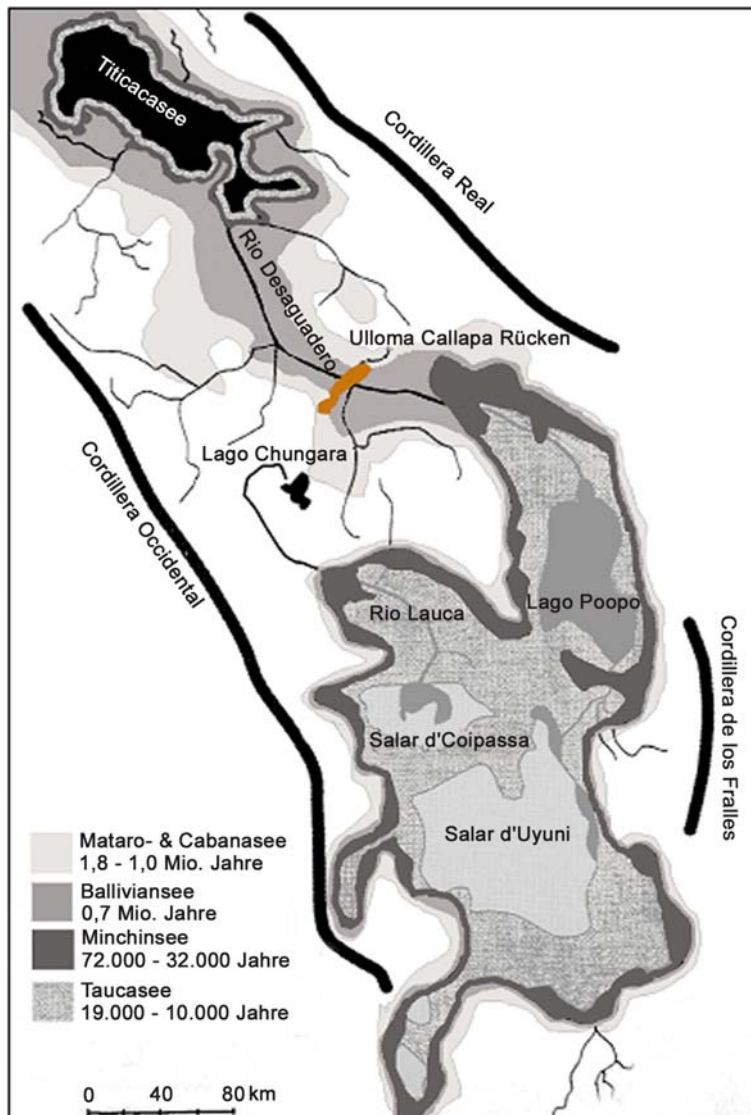
Ferner ist der gesamte Altiplano von einem sogenannten strukturellen Bogen eingefasst (Structural Arch sensu LUNDBERG *et al.* 1998). Strukturelle Bögen resultieren aus Kompressionen innerhalb tektonischer Platten, die parallel zur Auffaltung der Anden Barrieren für Drainagesysteme von Flüssen bilden und so zur Isolation weiter Landstriche führen (z.B. Serra do Moa und Serra do Divisor bei Iquitos). Strukturelle Bögen stellen aktive Systeme dar, die immer noch in Hebung begriffen sind. Bei Iquitos haben diese Hebungen in jüngster Zeit zur Ausbildung von Terrassen geführt, die 30 Meter über dem umliegenden Niveau liegen. Über den Ursprung und die Lokalisation dieser Bögen ist noch relativ wenig bekannt.

Im Norden des Altiplano liegt der Titicacasee (Abbildung 2 und 3), das Diversitätszentrum des Genus *Orestias*. Es befindet sich auf 3810 Meter Höhe über dem Meeresspiegel im Grenzgebiet zwischen Bolivien und Peru. Der See erstreckt sich zwischen  $15^{\circ}13'19''$  und  $16^{\circ}35'37''$  südlicher Breite sowie zwischen  $68^{\circ}33'36''$  und  $70^{\circ}02'13''$  westlicher Länge. Mit mehr als 8500 km<sup>2</sup> ist er der größte schiffbare Hochgebirgssee der Erde. Die Küstenlinie umfasst etwa 915 Kilometer und die größte Längenausdehnung beträgt etwa 178 Kilometer. Der See weist neben zentralen Tiefenzonen mit einer maximalen Tiefe von 284 Metern ausgedehnte Flachwasserzonen im stark gebuchteten Uferbereich auf. Neben dem Titicacasee existieren auf dem Altiplano noch einige weitere größere Seen, z.B. Lago Poopo, Lago Chungara, Salar d'Coipassa, Salar d'Uyuni, sowie kleinere Gewässer und Salare (Salzseen) mit teilweise nur temporärer Wasserführung, z.B. Salar d'Huasco, Lago d'Ascotan. Der Titicacasee selbst besteht aus zwei Teilen, einem nördlichen großen

## Einleitung

### Abbildung 4a

Paleogewässer verändert nach Lavenu 1992, Wirrmann *et al.* 1992 und Villwock *et al.* 2000.



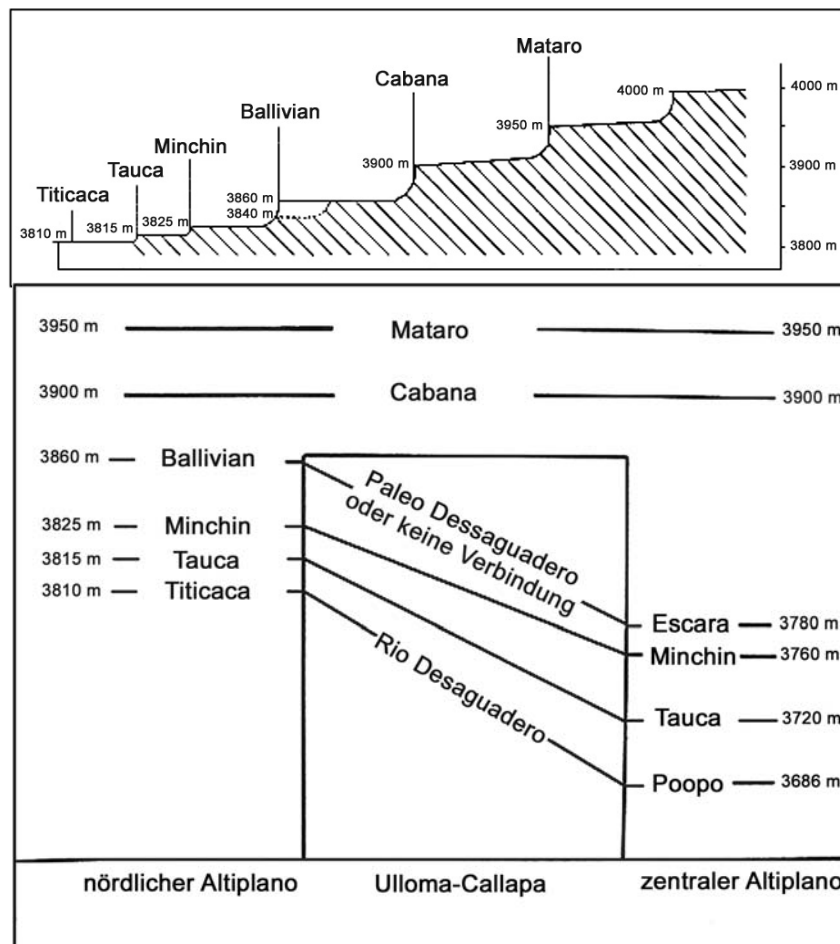
"Lago Grande" und einem kleineren südlichen "Lago Pequeño". Beide Teile sind durch eine 850 Meter breite und nur 21 Meter tiefe Gewässerenge (Straße von Tiquina) miteinander verbunden. Der Lago Pequeño ist nicht nur wesentlich kleiner als der Lago Grande - er nimmt nur 16 % der Fläche des gesamten Titicacasees ein - sondern ist auch wesentlich flacher (maximal 41 Meter). Im Süden des Lago Pequeño bildet der Rio Dessaguadero den einzigen Abfluss des Titicacasees. Er verbindet den Titicacasee mit dem 200 Kilometer südlich gelegenen Lago Poopo.

Die heutige Situation der Gewässer auf dem

Altiplano ist jedoch relativ jung (Abbildung 3). Aufgrund der tektonischen und vulkanischen Aktivität des Gebiets und infolge radikaler Veränderungen der Umweltbedingungen während der plio- und pleistozänen Glazialperioden wurden weite Teile des Altiplanos zu verschiedenen Zeiten weitgehend überschwemmt (LAVENU 1992, WIRRMANN *et al.* 1992). Den Darstellungen mehrere Autoren folgend, die eine Synthese der limnologischen und geologischen Kenntnisse in DEJOUX & ILTIS (Eds. 1992) geben, lässt sich die Gewässersituation während der letzten 1,8 Millionen Jahre in fünf paleolimnologischen Perioden zusammenfassen (Abbildung 4a und 4b).

## Abbildung 4b

Wasserstände der Paleoseen des nördlichen und zentralen Altiplanos.  
Verändert nach Lavenu 1992.



Im frühen Pleistozän entwickelte sich der Matarosee mit einem Wasserstand von 140 Metern oberhalb des heutigen Titicacaseeniveaus (3810 Meter). Er bedeckte zum Zeitpunkt seiner maximalen Ausdehnung nach der Calvario Eiszeit (vor rund 1,8 Millionen Jahren) den gesamten nördlichen und zentralen Altiplano und repräsentiert das ausgedehnteste bekannte Paleogewässersystem. Der darauf folgende Paleosee Cabana erschien im mittleren Pleistozän. Auch er umspannte den nördlichen und zentralen Altiplano. Beide historische Seen, Mataro und Cabana, schlossen das gesamte rezente Verbreitungsgebiet der in dieser Arbeit berücksichtigten Taxa ein. Sedimente des folgenden Paleosees, bekannt als Balliviansee, aus dem oberen Pleistozän wurden nach der Sorata Eiszeit gebildet, die vor 700.000 Jahren endete. Sie reichen bis in eine Höhe von 3860 Metern. Die Verbindung zwischen dem nördlichen und südlichen Teil des Altiplano wurde in diesem Gewässersystem allerdings durch den sogenannten Ulloma-Callapa Rücken unterbrochen (100 Kilometer südlich des heutigen Titicacasees). Wahrscheinlich korrespondierten die beiden ausgedehnten Gewässerteile aber über einen Vorläufer des heutigen Rio Desaguadero. Das Ende des Pleistozäns wird markiert durch den Minchinsee, der bis in eine Höhe von 3825 Metern reichte. Auch dieser altertümliche See war durch den Ulloma-Callapa Rücken in zwei große Wasserkörper geteilt und im Süden deutlich größer als im Norden.

Im frühen Pleistozän entwickelte sich der Matarosee mit einem Wasserstand von 140 Metern oberhalb des heutigen Titicacaseeniveaus (3810 Meter). Er bedeckte zum Zeitpunkt seiner maximalen Ausdehnung nach der Calvario Eiszeit (vor rund 1,8 Millionen Jahren) den gesamten nördlichen und zentralen Altiplano und repräsentiert das ausgedehnteste bekannte Paleogewässersystem. Der darauf folgende Paleosee Cabana erschien im

## Einleitung

---

Die Sedimentterrassen des Minchinsees wurden auf ein Alter zwischen 72.000 - 32.200 Jahren datiert (FORNARI *et al.* 2001, SERVANT & FONTES 1978). Obwohl es so aussieht, als ob eine Lücke von 600.000 Jahren zwischen den beiden letztgenannten Paleoseen klafft, haben Untersuchungen aus jüngster Zeit (FORNARI *et al.* 2001) altertümliche Seesedimente dokumentiert, die innerhalb des heutigen Salar d'Uyuni in 46 Metern Tiefe unterhalb des Wasserspiegels liegen. Diese Sedimente, die sowohl vulkanische Asche als auch biologische Rückstände enthalten, wurden zu dem sogenannten Escarasee in Beziehung gesetzt. Das Alter der Sedimente wurde auf 190.000 Jahre datiert. Stratigraphisch scheint es so, als ob der Escarasee mit dem nördlichen Balliviansee in Beziehung stand und aus dessen Überfluss entstanden ist. FORNARI *et al.* (2001) schlagen deshalb vor, dass die Seesedimente aus der Escara Zeit auf Beziehungen zwischen großen Wasserkörpern im Norden und Süden des Altiplano hinweisen. Abschließend markiert der jüngste Paleosee, der am Ende der letzten Eiszeit gebildet wurde und vor ca. 19.100 - 10.000 Jahren existierte, den Beginn des Holozän auf dem Altiplano. Dieser Taucasee hatte annähernd dieselbe Ausdehnung wie der Minchinsee. Zusammenfassend kann die Situation für die Paleoseen Ballivian, Minchin und Tauca so beschrieben werden, dass sie grundsätzlich aus zwei voneinander getrennten Wasserkörpern bestanden haben: Einem Nördlichen, das heutige Ausbreitungsgebiet des Titicacasees umfassenden und einem Südlichen, das Gebiet des zentralen und südlichen Altiplanos bedeckenden. Die einzig mögliche Verbindung zwischen den Gewässern bestand im Rio Dessaguadero, der auch heute noch den Titicacasee mit dem Lago Poopo verbindet. Zwischen den isoliert auf dem zentralen und südlichen Altiplano liegenden Gewässern sind allerdings durch die angesprochenen Sedimentuntersuchungen Verbindungen bis zum Beginn des Holozäns nachgewiesen. Ferner ergeben die Untersuchungen von FORNARI *et al.* (2001), dass die paleolimnologische Entwicklungsgeschichte der altertümlichen Seen des südlichen und zentralen Altiplano zumindest teilweise durch den Überfluss der im nördlichen Altiplano gelegenen Gewässerteile geprägt wurde.

Die hier detailliert skizzierte Entwicklungsgeschichte der Gewässer des Altiplano besaß mit größter Wahrscheinlichkeit einen entscheidenden Einfluss auf die Speziationsphänomene innerhalb des Genus *Orestias* und ist ebenso für die Biogeographie der hier untersuchten Taxa von nicht zu unterschätzender Bedeutung. Die Gattung wird im folgenden Abschnitt näher charakterisiert.



## Einleitung

---

### 1.3 Die Gattung *Orestias*

Die Arten der Gattung *Orestias* (VALENCIENNES 1839) besiedeln, sieht man einmal von Vertretern der Siluridengattungen *Trichomycterus* und *Astroblepus* sowie einigen eingeführten Salmoniden ab, als weitgehend einzige Vertreter der Ichthyofauna nicht nur den Titicacasee selbst sondern auch viele andere Hochgebirgsgewässer auf dem Altiplano (EIGENMANN & ALLEN 1942, ARRATIA 1982, PARENTI 1984, VILLWOCK & THOMANN 1987). Abbildung 5 zeigt das bislang bekannte Verbreitungsgebiet der Gattung, das sich von der Ancash Provinz im Norden Perus bis zur Antofagasta Provinz im Norden Chiles erstreckt (PARENTI 1984).

Die Gattung ist gekennzeichnet durch das Fehlen der Ventralflossen, des ersten Postcleithrums sowie des Vomers, wobei TCHERNAVIN (1944) allerdings den Vomer als dünne, runde Platte unterhalb des Parasphenoids beschreibt. Die Existenz des Vomers wird später von SETHI (1960) und PARENTI (1981) bestritten. Supra-, Sub- und Postorbitale fehlen den *Orestias* ebenso wie das Orbitosphenoid, das Basisphenoid sowie das Metapterygoid (TCHERNAVIN 1944).

Die Parietalia sind nicht paarig (nach TCHERNAVIN 1944 sogar fehlend) und das Parasphenoid verfügt über keine lateralen Fortsätze zum Alisphenoid (MYERS 1931). Zusätzlich können vier weitere potentielle Synapomorphien angegeben werden. Diese beziehen sich auf die knorpelige Ausprägung der mittleren Dorsal- und Analflossenstrahlen, eine bauchseitige Trennung des posterioren und anterioren Ceratohyales, eine einzigartige Beschuppungs- und Kopfporenanlage sowie das Fehlen einer ventralen Verlängerung auf dem Anguloarticulare (PARENTI 1984). Die Beschuppung ist bei der Mehrzahl der Arten teilweise reduziert. Reduktionszonen finden sich insbesondere im Bauchbereich, auf dem Rücken cranial

#### Abbildung 5

Verbreitungsgebiet der Gattung *Orestias* (Altiplano), verändert nach Parenti (1984) und Reis (1998).



## Einleitung

---

der Dorsalis sowie ventral direkt hinter dem Operculum. Die Schuppen fehlen in diesen Bereichen vollständig oder sind verkleinert, liegen isoliert und überlappen einander nicht. Insbesondere die Kopfschuppen sowie die Schuppen der cranialen Körperhälfte sind bei einigen Arten verdickt und glatt oder weisen granuläre Tuberkelstrukturen auf. Außerdem werden bei geschlechtsreifen Individuen von verschiedenen Autoren kamm- oder hakenähnliche Zähne auf den Schuppen und an den Flossenstrahlen beschrieben (VILLWOCK 1964, CLAUSEN 1967, WILEY & COLLETTE 1970, LAUZANNE 1982). Neben morphometrischen Merkmalen spielen insbesondere derartige qualitative und quantitative Beschuppungsmerkmale eine Rolle in der taxonomischen Literatur (TCHERNAVIN 1944, PARENTI 1984).

Die Gattung *Orestias* ist nicht nur endemisch auf dem Altiplano sondern bildet auch vor dem Hintergrund, dass sie weitgehend konkurrenzfrei eines der größten zusammenhängenden Süßwasserseegebiete der Erde besiedeln konnte, ein vielleicht einzigartiges Studienobjekt (ARRATIA 1982, PARENTI 1984, VILLWOCK 1986, VILLWOCK & THOMANN 1987, VILLWOCK *et al.* 2000). Darüber hinaus ist die Ichtyofauna, sieht man einmal von eingeführten Salmoniden innerhalb des Titicacasees ab, in einem weitgehend natürlichen, unverfälschten Zustand. Als kaltstenotherme, langsam wachsende Fische von geringer Größe haben die *Orestias* keine überregionale Bedeutung und Verbreitung erfahren. Die wirtschaftliche Bedeutung ist als gering einzuschätzen. Zwar spielen die Fische für die regionale Fischerei und insbesondere als Eiweißquelle für die am Titicacasee ansässige Indiobevölkerung eine Rolle (942t von insgesamt 6.000t des jährlichen Fischereiertrags des Titicacasees entfallen nach FAO<sup>1</sup> auf *Orestias* Fänge), allerdings sind sie weder in der Aquakultur noch als Aquarienfisch verbreitet. Anthropogene Einflüsse auf ihre rezente Verbreitung, können somit weitgehend ausgeschlossen werden.

Von besonderer Bedeutung für die vorliegende Arbeit ist die Tatsache, dass sowohl die intragenerischen als auch die großsystematischen Verwandtschaftsverhältnisse des Genus *Orestias* nur unzureichend untersucht wurden. Dies gilt auch für die in dieser Arbeit berücksichtigten Taxa. Die meisten Arten und Fundorte von *Orestias spp.* sind wissenschaftlich in den letzten 150 Jahren bearbeitet worden. Die Systematik der Gattung wurde dabei im Laufe der Zeit mehrfach zusammenhängend oder teilweise neu bearbeitet. VALENCIENNES (1839) beschreibt zunächst die Gattung und zusammen mit CUVIER (1846) neun Arten. CASTELNEAU (1855) fügt anhand von weiterem Material eine neue Art hinzu. GÜNTHER (1866) reduziert die Gattung später anhand desselben Materials, welches

## Einleitung

---

Valenciennes und Cuvier bearbeiteten, auf sechs Arten. COPE (1876) beschreibt drei neue Arten, die allerdings später von EIGENMANN & ALLEN (1942) bestritten werden.

GARMAN (1876) reduziert die Gattung anhand von eigenem Sammlungsmaterial zunächst auf fünf und 1895 auf elf Arten und eine Unterart. Artunterscheidende Merkmale in seinem Bestimmungsschlüssel sind neben der Körperform auch die Maulgröße, die Schlundbezahnung und der Beschuppungsgrad. Es folgen einzelne Artbeschreibungen von BOULANGER (1902), PELLEGRIN (1904) und FOWLER (1916, 1940). Die erste Revision der Gattung stammt von EIGENMANN & ALLEN (1942) und umfasst 16 Arten. Neben der Beschreibung der Körperform dienen insbesondere Beschuppungsmerkmale im Bestimmungsschlüssel der Artdiagnose. In einer folgenden Revision der Gattung beschreibt TCHERNAVIN (1944) 20 verschiedene Arten und fünf Unterarten. LAUZANNE (1981), ARRATIA (1982) und VILA & PINTO (1986) beschrieben sechs weitere Taxa aus dem Titicacasee und dem Norden Chiles. Die jüngste Revision von PARENTI (1984) enthält 43 Arten, unter ihnen 14 neu beschriebene Taxa. Die Mehrzahl der neu beschriebenen Arten stammt aus dem Titicacasee oder kleineren isolierten peruanischen und chilenischen Gewässern.

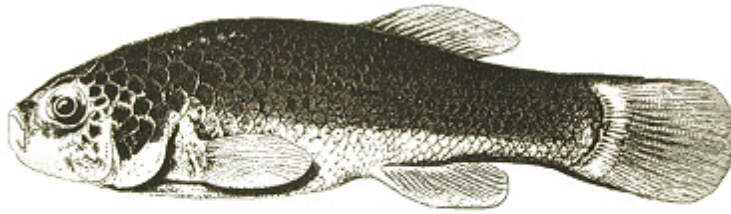
Im Anschluss an die Beschreibung der in dieser Arbeit berücksichtigten Species wird auf die wesentlichen Beiträge zur Taxonomie und Systematik innerhalb der Orestiini, sowie auf die wesentlichen Beiträge zu intra- und intergenerischen phylogenetischen Beziehungen einzugehen sein. Im Hinblick auf die Zielsetzung der vorliegenden Arbeit wird insbesondere die Revision PARENTIS (1984) detailliert erörtert.

### 1.3.1 Beschreibung der untersuchten Arten

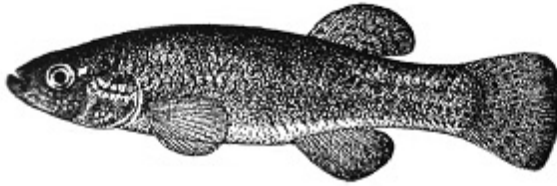
In der vorliegenden Studie stehen insbesondere die chilenischen Populationen der Art *Orestias agassii* (Rio Isluga, Rio Collacagua, Salar d' Huasco) sowie Arten aus den isolierten Gewässern Nordchiles im Mittelpunkt der Analysen. Folgende Taxa wurden vergleichend untersucht: *O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. parinacotensis*, *O. laucaensis*, *O. ascotanensis*, *O. tschudii*, *O. luteus* und *O. ispi*.

Im Folgenden werden sie näher beschrieben (siehe auch Abbildung 6). Bis auf *O. ispi* („Cuvieri Komplex“) zählen alle übrigen hier untersuchten Taxa zum „Agassii Komplex“. Auf diese von PARENTI (1984) aufgestellten monophyletischen Gruppierungen innerhalb des Genus, wird später im Detail eingegangen.

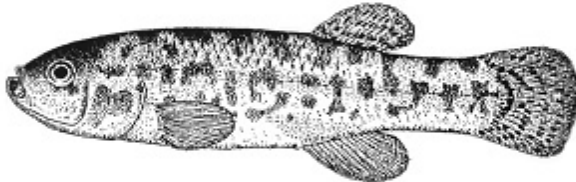
Abbildung 6



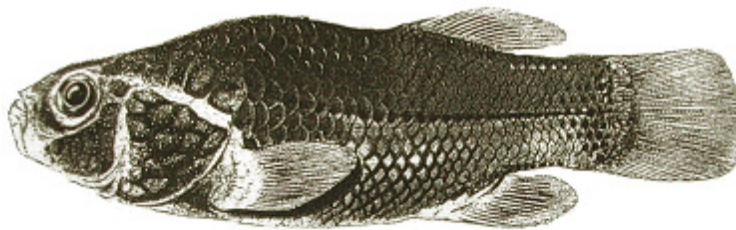
*Orestias agassii* Cuvier & Valenciennes 1846; aus dem Titicacasee / Forme littorale nach Lauzanne 1992



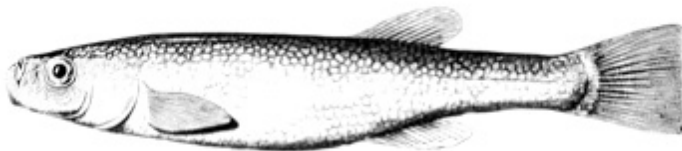
*Orestias agassii* Männchen (Rio Isluga); nach Zeichnung Wildekamp aus Villwock *et al.* 2000



*Orestias laucaensis* Weibchen (Rio Lauca); nach Zeichnung Wildekamp aus Villwock *et al.* 2000



*Orestias luteus* Cuvier & Valenciennes 1846; aus dem Titicacasee nach Lauzanne 1992



*Orestias ispi* Lauzanne 1981; aus dem Titicacasee nach Lauzanne 1992

### Arten des „Agassii Komplexes“:

#### *Orestias agassii* (CUVIER & VALENCIENNES 1846)

Synonyme: Obwohl der Name nach den internationalen Regeln für die zoologische Nomenklatur eigentlich *O. agassizii* lauten müsste, hat sich der Originalname *O. agassii* in der Literatur durchgesetzt und wird auch in der vorliegenden Arbeit benutzt. Synonym treten darüber hinaus folgende Namen für die Art auf: *O. ortinii* (COPE 1876); *O. frontosus* (COPE 1876), *O. agassizii* (GARMAN 1876), *O. agassizii affinis* (GARMAN 1895); *O. tirapatae* (BOULANGER 1902); *O. agassizi crequii* (PELLEGRIN 1904); *O. agassizi inornata* (PELLEGRIN 1904); *O. agassizi senechali* (PELLEGRIN 1904); *O. agassizi typica* (PELLEGRIN 1904); *O. uyunius* (FOWLER 1940); *O. rospigliossii* (EIGENMANN & ALLEN 1942); *O. langui* (TCHERNAVIN 1944); *O. agassi* (PARENTI 1981).

Aussehen: Siehe Abbildung 6. *O. agassii* wird als relativ schlanke Art mit hohem Schwanzstiel und deutlich kleinerem Kopf als z.B. *O. luteus* beschrieben (TCHERNAVIN 1944, PARENTI 1984). Die Tiere erreichen eine Totallänge von ca. 10 cm. Die Farbgebung ist sehr variabel (LAUZANNE 1982). Die jüngeren Individuen haben einen gelblich-grünen Rücken und gelbliche Seiten, die älteren Individuen sind dagegen überwiegend grau. Die Beschuppung ist im adulten Zustand weitgehend vollständig. Schuppenfrei oder nur unvollständig beschuppt bleibt der Bauchbereich cranial der Analis sowie der Bereich rückenseitig cranial der Dorsalis (rechts und links einer medianen Schuppenreihe, die sich von der Dorsalis bis zum Kopf erstreckt).

Sexuelle Dimorphismen: Bei *O. agassii* ist der Größenunterschied zwischen gleich alten adulten Tieren beider Geschlechter größer, als z.B. bei *O. luteus*. Die Männchen sind von *O. agassii* deutlich kleiner als die Weibchen und haben teilweise eine kräftig gelb gefärbte ventrale Schwanzstielhälfte. Die Weibchen sind dagegen überwiegend grau. Ferner sind sowohl die Basen der Flossen (Dorsalis, Analis, Pectoralis) als auch deren Strahlen bei männlichen Tieren länger als bei weiblichen (TCHERNAVIN 1944). LAUZANNE (1982) beschreibt darüber hinaus kammartigen Dornen auf den Schuppen sowie an den Flossenstahlen der Dorsalis, Analis und Pectoralis. Diese sind besonders

## Einleitung

---

deutlich bei den Männchen ausgeprägt, finden sich aber auch bei reifen weiblichen Tieren. Die Rücken- und Afterflossen der Männchen sind deutlich größer als jene der Weibchen.

**Biologie:** *O. agassii* ist ein benthopelagischer, halotoleranter Süßwasserfisch (LAUZANNE 1992). Er kommt sowohl in reinem Süßwasser als auch in Salaren mit hohem Salzgehalt vor (Leitwert im Salar d' Huasco ca. 590  $\mu\text{S}/\text{cm}$  nach THOMANN 1990). Geschlechtsreif sind die Tiere ungefähr ab einer Länge von 6 cm in beiden Geschlechtern (LOUBENS & SARMIENTO 1985, LOUBENS 1989). Die Nahrungskomponenten sind überwiegend Zooplankton (Crustaceen), Insekten und deren Larven, Mollusken, sowie pflanzlicher Nahrung (Algen). Sowohl *O. agassii* als auch die hier berücksichtigten chilenischen *Orestias* Taxa (s.u.) sind als trophische Generalisten anzusprechen (LOUBENS 1989), die sich in ihrer Ernährung kaum voneinander unterscheiden. (THOMANN 1990).

**Verbreitung:** *O. agassii* ist sowohl innerhalb des Titicacasees als auch in kleineren bolivianischen und chilenischen Gewässern außerhalb des Titicacasees verbreitet. Referenzen innerhalb des Titicacasees stammen aus der Puno Bucht (Peru), Cumana (Lago Pequeño / Bolivien) und Huatajata (Lago Pequeño / Bolivien). Referenzen außerhalb des Titicacasees stammen aus Regionen nördlich des Titicacasees (Ulla Ulla, La Paz), dem südlichen Abfluss des Titicacasees (Rio Dessaguadero), sowie bolivianischen Gewässern des zentralen Altiplanos wie z.B. aus dem Lago Poopo, Oruro (nordwestlich des Lago Poopos) und chilenischen Gewässern (Rio Isluga, Rio Collacagua, Salar d'Huasco). Die Art ist die nach heutigem Wissensstand am weitesten verbreitete *Orestias* Art.

In dieser Studie berücksichtigte Populationen: Titicacasee - Puno Bucht (Peru); Rio Isluga (Chile); Rio Collacagua (Chile); Salar d'Huasco (Chile).

### *Orestias ascotanensis* (PARENTI 1984)

**Synonyme:** Keine

**Aussehen:** Siehe *O. agassii* .

**Sexuelle Dimorphismen:** Siehe *O. agassii*

**Biologie:** Siehe *O. agassii*.

## Einleitung

---

Verbreitung: *O. ascotanensis* ist endemisch im Lago d'Ascotan (Chile). Weitere Vorkommen sind aus Cebollar (Chile) in der Nähe des Lago d'Ascotan beschrieben (PARENTI 1984). Der Salar d'Ascotan liegt bei 21°30' südlicher Breite und 61°15' westlicher Länge auf etwa 3.700 Meter über NN und verfügt, wie die meisten Salare über mindestens eine eigene Quelle (THOMANN 1990). Salare sind topographische Senken in ariden oder semiariden Klimaten, die regelhaft keinen Abfluss besitzen. Sie zeichnen sich insbesondere durch die Tatsache aus, dass sich in ihnen Salze ablagern, die aufgrund der hohen Verdunstung auskristallisieren. Salare können permanent wasserführend sein oder zeitweilig vollständig austrocknen, so dass sie krustenartige Salzpflanzen bilden. Die Zusammensetzung der Ablagerungen und Salze schwankt von Gewässer zu Gewässer. Regelhaft findet man Borax, Gips, Natrium- und Kaliumkarbonate, Natriumjodat und Natriumsulfat. Neben *O. ascotanensis* beinhaltet die vorliegende Arbeit eine zweite Population (*O. agassii*) aus einem Salar (Salar d'Huasco).

In dieser Studie berücksichtigte Populationen: Typuslokalität aus dem Lago d'Ascotan

### *Orestias chungarensis* (VILA & PINTO 1986)

Synonyme: Keine

Aussehen: Siehe *O. agassii*.

Sexuelle Dimorphismen: Siehe *O. agassii*

Biologie: Siehe *O. agassii*.

Verbreitung: *O. chungarensis* ist endemisch im Lago Chungara (Chile), der bei 18°15' südlicher Breite und 69°10' westlicher Länge auf 4520 m über NN liegt. Er ist etwa 21 km<sup>2</sup> groß und maximal 38 Meter tief. Entstanden ist der heute endorheische See vor etwa 13,500 Jahren infolge eines Ausbruchs des Parinacota Vulkans, nachdem Lawinen einen vorher existierenden Fluss aufstauten (SCHWALB *et al.* 1999).

In dieser Studie berücksichtigte Populationen: Typuslokalität aus dem Lago Chungara

Anmerkung: Die Art *O. chungarensis* konnte in der Revision von PARENTI (1984) keine Berücksichtigung finden, da sie erst zwei Jahre später beschrieben wurde. Sie wird hier trotzdem innerhalb des „Agassii Komplex“ vorgestellt, da die

## Einleitung

---

geographisch nächstliegenden Populationen (*O. laucaensis*, *O. parinacotensis*) ebenfalls dem „Agassii Komplex“ angehören.

### *Orestias laucaensis* (ARRATIA 1982)

Synonyme: Keine

Aussehen: Siehe Abbildung 6 und vgl. *O. agassii*.

Sexuelle Dimorphismen: Siehe *O. agassii*. Ferner besitzen die Männchen nach ARRATIA (1982) 52 Chromosomen, die Weibchen 50 oder 51. Der Chromosomensatz aller übrigen untersuchten *Orestias* Arten (LUEKEN 1962) besteht dagegen aus 48 Chromosomen (2n).

Biologie: Siehe *O. agassii*.

Verbreitung: *O. laucaensis* ist endemisch im Flusssystem des Rio Lauca (Nordchile). Der Rio Lauca stellt zusammen mit der Bofedale d'Parinacota (s.u.) ein zusammenhängendes hydrographisches System dar (THOMANN 1990).

In dieser Studie berücksichtigte Populationen: Rio Lauca

### *Orestias parinacotensis* (ARRATIA 1982)

Synonyme: Keine

Aussehen: Siehe *O. agassii*.

Sexuelle Dimorphismen: Siehe *O. agassii*

Biologie: Siehe *O. agassii*.

Verbreitung: *O. parinacotensis* ist endemisch in Nordchile (Bofedale d'Parinacota). Die Bofedale d'Parinacota ist ein von Bächen durchzogenes Überschwemmungsgebiet etwa 12 km nordwestlich des Chungarasees, zu dem es keine Verbindung hat. Es liegt auf 4.300 bis 4.390 Meter über NN und wird aus mindestens 9 Quellen gespeist, die ein netzwerkartiges System aus kleineren Bächen versorgen. Diese bilden gleichzeitig den Oberlauf des Lauca Flusses (THOMANN 1990).

In dieser Studie berücksichtigte Populationen: Typuslokalität aus der Bofedale d'Parinacota



### *Orestias luteus* (CUVIER & VALENCIENNES 1846)

Synonyme: *O. cypho* (FOWLER 1916)

Aussehen: Siehe Abbildung 6. *O. luteus* wird als eine vergleichsweise großwüchsige Art mit einer adulten Totallänge bis etwa 17 cm beschrieben (TCHERNAVIN 1944, PARENTI 1984). Die Art ist von gedrungener Gestalt (hochrückig) und zeichnet sich gegenüber *O. agassii* durch einen großen, breiten Kopf aus (LAUZANNE 1982). Dieser ist insbesondere im Opercularbereich soweit verbreitert, dass sich hier immer die breiteste Stelle des Körpers befindet. Die Körperbreite fällt hinter den Operculae und den Brustflossenansätzen stark ab. Ferner ist der Schwanzstiel besonders kurz und gleichzeitig hoch (TCHERNAVIN 1944). Die Rückenlinie bildet cranial der Dorsalis eine Art Kiel aus, der besonders bei älteren Tieren ausgeprägt ist (LAUZANNE 1982). Ungefähr ab dem dritten Lebensjahr (LÜSSEN 1998) entwickeln sich auf den Kopfschuppen tuberkelartige Strukturen (TCHERNAVIN 1944, LAUZANNE 1982), die den Kopfschuppen eine, mit bloßem Auge sichtbar, raue Oberfläche verleihen. Die Tuberkelstruktur dehnt sich mit zunehmendem Alter der Tiere auch auf die vordere Körperbeschuppung aus. Der Bauch bleibt auch bei adulten Tieren in weiten Bereichen unbeschuppt. In der Schuppenanlage unterscheidet sich *O. luteus* von *O. agassii* durch die ontogenetische Anlage der Seitenlinienschuppen (LÜSSEN 1998). Ferner sind die Schuppenzahlen in der Transversalen sowie der Rückenlinie cranial der Dorsalis verringert (TCHERNAVIN 1944). Die Farbvariationen der Tiere reichen von einheitlich grauen Tieren über Varianten mit gelbem Bauch bis hin zu Tieren mit sehr dunklen Rückenpartien.

Sexuelle Dimorphismen: Die Geschlechter lassen sich außerordentlich schwer anhand der äußeren Morphologie unterscheiden. LAUZANNE (1982) beschreibt für die männlichen Tiere kammartige Dornen am Hinterrand der Körperbeschuppung sowie an den vorderen Strahlen der Analis und Dorsalis sowie den oberen Strahlen der Pectoralis.

Biologie: *O. luteus* wird als benthopelagischer Fisch mit überwiegend bodennaher Lebensweise beschrieben (LAUZANNE 1982). Die Art ernährt sich nach LOUBENS (1989) überwiegend von Pflanzen sowie tierischen Organismen auf den Pflanzen (Insekten, Amphipoden, Mollusken), nach LAUZANNE (1982,

## Einleitung

---

1992) dagegen vor allem von Mollusken und Zooplankton. Geschlechtsreift ist *O. luteus* im männlichen Geschlecht ab einer Länge von 7,5 cm, im weiblichen Geschlecht ab ca. 8,2 cm (LOUBENS & SARMIENTO 1985, LOUBENS 1989).

Verbreitung: Im Titicacasee gibt es Referenzen aus Capachica (Peru), Chucuito / Puno Bucht (Peru), Juliaca (Peru), Calacoto (Peru), Calata (Peru), Villa Cacachi (Bolivien). Im Lago Pequeño (Bolivien) existieren Referenzen aus Huatajata (Bolivien), Huancané (Bolivien), Guaqui (Bolivien). Außerhalb des Titicacasees kommt *O. luteus* im Arapasee (nördlich des Titicacasees) sowie im Lago Umayo vor (westlich der Punobucht).

In dieser Studie berücksichtigte Populationen: Puno Bucht (Peru), Villa Cacachi (Bolivien).

### *Orestias tschudii* (CASTELNAU 1855)

Synonyme: *O. owenii* (GÜNTHER 1866), *O. agassizii* (GARMAN 1876), *O. agassii tschudii* (TCHERNAVIN 1944), *O. ortonii* (COPE 1876), *O. frontosus* (COPE 1876).

Aussehen: *O. tschudii* erreicht eine Totallänge von ca. 20 cm und zählt damit zu den großwüchsigen Arten innerhalb des Genus (TCHERNAVIN 1944, PARENTI 1984). Gleichzeitig lässt sich die Art morphologisch außerordentlich schwer von *O. agassii* unterscheiden (TCHERNAVIN 1944, LAUZANNE 1982). Sowohl in der Körperform als auch in der Färbung gleichen sie *O. agassii*, haben aber im Adultzustand meist einen ausgeprägt dunklen bis schwarzen Rücken und einen hellen Bauch. Weitere Unterschiede im Vergleich zu *O. agassii* ergeben sich durch eine erhöhte Zahl an Seitenliniensuppen und Kiemenreusendornen (TCHERNAVIN 1944).

Sexuelle Dimorphismen: Die Basen der Flossen (Dorsalis, Analis, Pectoralis) und deren Strahlen sind bei männlichen Tieren länger als bei weiblichen (TCHERNAVIN 1944).

Biologie: Siehe *O. agassii*.

Verbreitung: Im Titicacasee sind Referenzen aus der Puno Bucht (Peru) sowie der Region zwischen der Punobucht und Capachica (Peru) bekannt. Im Lago Pequeño gibt es Fundorte in Guaqui (Bolivien) und Huatajata (Bolivien). Außerhalb des Titicacasees kommt *O. tschudii* in Taraco (Peru, zwischen Titicacasee und Arapasee) vor.

In dieser Studie berücksichtigte Populationen: Huatajata / Lago Pequeño (Bolivien).

### Arten des „Cuvieri Komplexes“:

#### *Orestias ispi* (LAUZANNE 1981)

Synonyme: Keine

Aussehen: Siehe Abbildung 6. *O. ispi* ist eine sehr schmale, silbrig graue *Orestias* Art, die insbesondere durch ihre geringe Körperhöhe und Körperbreite sowie den dünnen Schwanzstiel charakterisiert wird. Die Art ist neben *O. pentlandii* die schlankste *Orestias* Form (LAUZANNE 1982). Sie verfügt darüber hinaus über einen vergleichsweise kleinen Kopf. Adulte Tiere erreichen eine Totallänge von bis zu 9 cm. Geschlechtsreif wird *O. ispi* ab ca. 5,5 cm (LOUBENS & SARMIENTO 1985, LOUBENS 1989). Der Mund ist sehr protraktil, und der 90° Winkel, den der Unterkiefer mit der Ventrallinie des Körpers bildet, wird als charakteristisch für die Art beschrieben (LAUZANNE 1982). Die Beschuppung ist weitgehend vollständig und die Schuppenzahl in der mittleren Längsreihe im Vergleich zu allen übrigen hier berücksichtigten Taxa erhöht.

Sexuelle Dimorphismen: Die Männchen sind kleiner als die Weibchen und besitzen gut sichtbare kammartige Zähnen auf den Schuppen und den Flossenstrahlen (LAUZANNE 1982).

Biologie: *O. ispi* wird als vorwiegend pelagische Art beschrieben (LAUZANNE 1982, 1992), die sich überwiegend von Zooplankton ernährt (LOUBENS 1989).

Verbreitung: Die Art ist endemisch im Titicacasee (Peru / Bolivien). Innerhalb des Sees sind Referenzen aus der Punobucht (Peru), der vorgelagerten Isla Taquile, der Copacabana (Peru) sowie der Straße von Tiquina (Peru / Bolivien) bekannt.

In dieser Studie berücksichtigte Populationen: Punobucht und Copacabana (Straße von Tiquina).

Ein Vergleich der Artbeschreibungen der in dieser Arbeit berücksichtigten Species belegt die notorischen Schwierigkeiten, anhand allgemeiner Merkmale der äußeren Gestalt Arten innerhalb des Genus *Orestias* zweifelsfrei zu identifizieren. Diese Schwierigkeiten wachsen unproportional mit abnehmender Individuengröße und führen bei Jungfischbestimmungen dazu, dass nicht einmal *O. luteus* und *O. agassii* klar voneinander unterschieden werden können. Auf etwaige morphologische Identifizierungsmöglichkeiten der oben angesprochenen Arten anhand der wesentlichen systematischen Beiträge (TCHERNAVIN 1944,

## Einleitung

---

LAUZANNE 1982, PARENTI 1984, THOMANN 1990, MÜLLER 1993) wird im Diskussionsteil näher einzugehen sein. Von den in dieser Arbeit untersuchten Taxa waren Tchernavin allerdings nur *O. agassii*, *O. tschudii* und *O. luteus* bekannt. *O. parinacotensis* konnte in der Arbeit von Lauzanne nicht berücksichtigt werden, und weder Parenti noch Lauzanne kannten die erst 1986 von Vila und Pinto beschriebene Art *O. chungarensis*.

Im folgenden Abschnitt sollen, im Hinblick auf die Zielsetzung der vorliegenden Arbeit, Hypothesen zu intra- und intergenerischen phylogenetischen Beziehungen der Orestiini anhand der wesentlichen Literaturbeiträge (PARENTI 1984, THOMANN 1990, PARKER & KORNFIELD 1995, PARKER 1997, COSTA 1997) erörtert werden.

### 1.3.2 Intra- und intergenerische phylogenetische Beziehungen der Orestiini

Die aktuelle Taxonomie und Systematik, insbesondere die Darstellung der intragenerischen Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb des Genus *Orestias* basieren fast ausschließlich auf morphologischen Analysen (TCHERNAVIN 1944, LAUZANNE 1982, PARENTI 1984) und sind bis dato nicht abschließend und zweifelsfrei geklärt. Die für die vorliegende Arbeit wichtigste Revision der Gattung *Orestias* durch PARENTI (1984) stellt nicht nur die wesentliche, international anerkannte Arbeit zur Taxonomie, Systematik und Phylogenie der Orestiini dar, sondern ist gleichzeitig die wohl umstrittenste Arbeit zu diesem Themenkomplex (MÜLLER 1993, VILLWOCK *et al.* 2000). Sie enthält neben der Beschreibung von 43 Arten, unter ihnen 14 neu beschriebene Taxa, auch die Formulierung von vier Artenkomplexen (Tabelle 1): Der „Cuvieri Komplex“ enthält vier Arten; Der „Mulleri Komplex“ enthält fünf Arten; Der „Gilsoni Komplex“ besteht aus zehn Arten und letztlich, der „Agassii Komplex“, der sich im ganzen aus 24 Arten zusammensetzt. Diese Artenkomplexe, die ausschließlich durch morphologische Synapomorphien begründet werden, stellen monophyletische Einheiten innerhalb des Genus *Orestias* dar und dienen der Beschreibung der intragenerischen Beziehungen (siehe Abbildung 7a).

Alle Arten des „Cuvieri Komplexes“, des „Mulleri Komplexes“ sowie des „Gilsoni Komplexes“ kommen endemisch im Titicacasee vor, während der „Agassii Komplex“ auch Arten enthält, die sowohl im Titicacasee als auch in kleineren peruanischen und chilenischen Gewässern beheimatet sind. Bis auf *O. ispi* („Cuvieri Komplex“) gehören alle in dieser Arbeit berücksichtigten Taxa dem „Agassii Komplex“ an. Dies betrifft die Populationen von *O. agassii* aus den Titicacasee und Chile, die chilenischen Arten *O. chungarensis*,

## Einleitung

**Tabelle 1**

Auflistung aller nach Parenti (1984) bekannten *Orestias* Arten nach deren Zugehörigkeit zu Artenkomplexen ("species complex"). Die in der vorliegenden Studie sind markiert (\*).

Artenkomplex	Art
Agassii Komplex	<i>O. agassii</i> *
	<i>O. ascotanensis</i> *
	<i>O. albus</i>
	<i>O. ctenolebias</i>
	<i>O. elegans</i>
	<i>O. empyraeus</i>
	<i>O. farfani</i>
	<i>O. frontosus</i>
	<i>O. gymnotus</i>
	<i>O. hardini</i>
	<i>O. jussiei</i>
	<i>O. laucaensis</i> *
	<i>O. luteus</i> *
	<i>O. multiporis</i>
	<i>O. mundus</i>
	<i>O. olivaceus</i>
	<i>O. parinacotensis</i> *
	<i>O. polonorum</i>
	<i>O. puni</i>
	<i>O. richersoni</i>
<i>O. rotundipinnis</i>	
<i>O. silustani</i>	
<i>O. tschudii</i> *	
<i>O. ututo</i>	
Cuvieri Komplex	<i>O. cuvieri</i>
	<i>O. forgeti</i>
	<i>O. ispi</i> *
	<i>O. pentlandii</i>
Gilsoni Komplex	<i>O. gilsoni</i>
	<i>O. imarpe</i>
	<i>O. minimus</i>
	<i>O. minutus</i>
	<i>O. mooni</i>
	<i>O. robustus</i>
	<i>O. taquiri</i>
	<i>O. tchernavini</i>
	<i>O. tomcooni</i>
	<i>O. uruni</i>
Mulleri Komplex	<i>O. crawfordii</i>
	<i>O. gracilis</i>
	<i>O. incae</i>
	<i>O. mulleri</i>
	<i>O. tutini</i>

*O. parinacotensis*, *O. laucaensis*, *O. ascotanensis* sowie die Arten *O. tschudii* und *O. luteus* aus

dem Titicacasee. Die Monophylie des „Agassii Komplexes“ begründet Parenti mit drei Synapomorphien. Diese sind in Abbildung 7a mit den Markierungen 41, 42 und 43 gekennzeichnet und betreffen neben vorgrößerten Schuppen auf dem Kopf und der Rückenlinie insbesondere die vergrößerten Schuppen direkt hinter dem Pektoralflossenansatz. Dieses Merkmal, von ihr als „lateral shield“ bezeichnet, variiert innerhalb der Gruppe stark. Daneben ist für alle Taxa des „Agassii Komplexes“ ein hoher Schwanzstiel charakteristisch. Die Arten des „Agassii Komplexes“ nehmen nach Parenti eine basale Stellung innerhalb des Genus ein und sind nächstverwandt mit Arten des „Gilsoni Komplexes“.

Die Arten *O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. parinacotensis*, *O. laucaensis*, *O. ascotanensis*, *O. tschudii* und *O. luteus* werden aufgrund von weiteren morphologischen Synapomorphien und Beschuppungsmerkmalen unterschiedlichen monophyletischen Gruppierungen innerhalb des „Agassii Komplexes“ zugeordnet. Wie Abbildung 7b zeigt, sind die Arten aus den kleineren isolierten chilenischen Gewässern, z.B. *O. parinacotensis*, *O. laucaensis* und *O. ascotanensis* systematisch von *O. agassii*

und *O. tschudii* getrennt. *O. agassii* und *O. tschudii* werden mit *O. luteus* in eine eigene monophyletischen Gruppierung gestellt. Diese Gruppierung wird von Parenti durch den

## Einleitung

Besitz verdickter und vergrößerter Kopf und Körperseitenschuppen sowie verdickter vorderer Rippen begründet (siehe Abbildung 7b, Markierung 109 und 110). Innerhalb dieser Einheit stehen sich *O. luteus* und *O. agassii* aufgrund einer Synapomorphie bezüglich ihrer Körperhöhe (Markierung 115) näher als *O. agassii* und *O. tschudii*.

### Abbildung 7

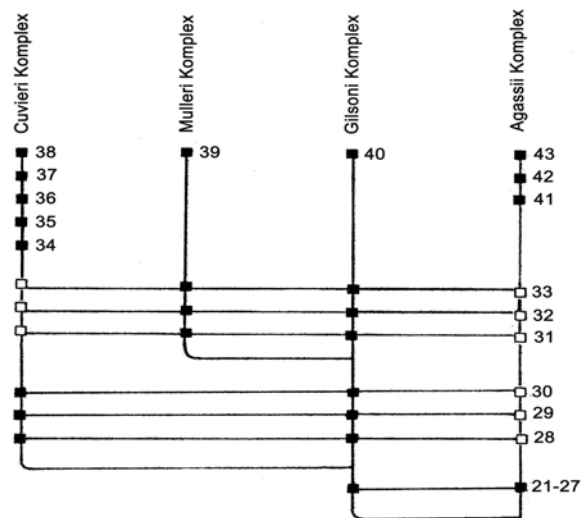
Darstellung der Systematik innerhalb des Genus *Orestias* nach Parenti (1984). Synapomorphe Merkmale sind schwarz markiert, symplesiomorphe Merkmale weiß. Die Zahlen an den Merkmalen korrespondieren mit denen der Originalarbeit (Parenti 1984) und sind partiell im Text zur vorliegenden Arbeit erklärt.

A: Darstellung der Beziehungen zwischen den einzelnen Artenkomplexen.

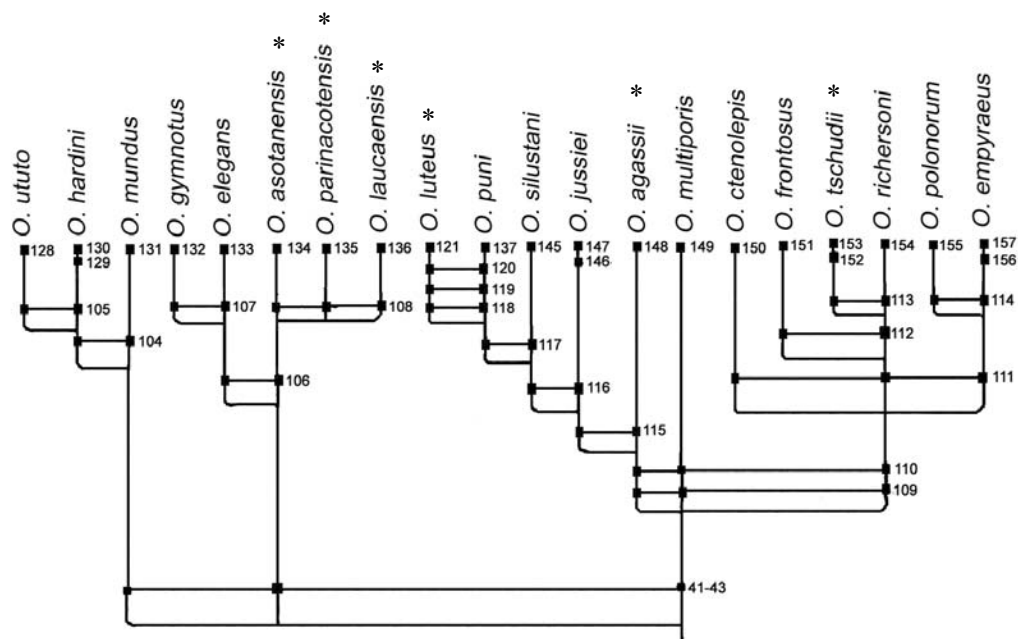
B: Darstellung der Beziehungen zwischen den Arten innerhalb des Agassii Komplexes.

Die in der vorliegenden Arbeit berücksichtigten Taxa sind markiert (\*)

A



B



Agassii Komplex

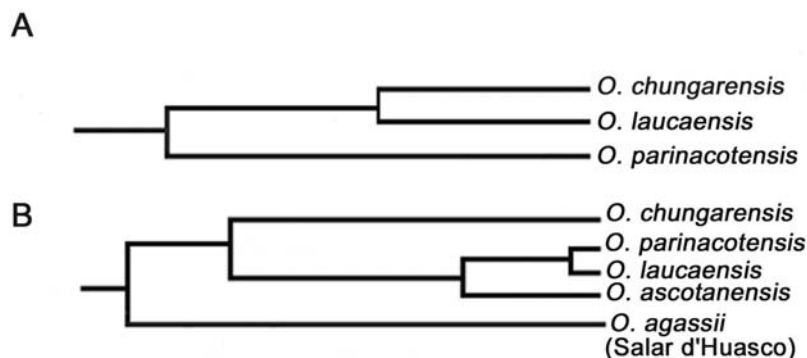
## Einleitung

---

Die Revision PARENTIS (1984) wurde in Bezug auf die hohe darin enthaltene Anzahl neu beschriebener Arten und in Bezug auf die aufgestellten taxonomischen Gruppierungen mehrfach angezweifelt (MÜLLER 1993, VILLWOCK & SIENKNECHT 1996, VILLWOCK *et al.* 2000). Auch PARKER & KORNFIELD (1995) und PARKER (1997) kommen hinsichtlich der intragenerischen Verwandtschaftsverhältnisse zu Ergebnissen, die Parentis Hypothesen deutlich widersprechen. PARKER & KORNFIELD (1995) und PARKER (1997) finden enge Beziehungen zwischen *O. luteus* und *O. ispi*. Beide Arten bilden eine Gruppierung, die *O. agassii* gegenübersteht. Insbesondere die von Parenti dargestellte Positionierung von *O. luteus* relativ zu *O. ispi* und *O. agassii* erscheint daher äußerst zweifelhaft. Die Arbeiten von Parker und Kornfield berücksichtigen allerdings ausschließlich *O. luteus*, *O. ispi* und *O. agassii*. Es existieren bislang keine weiteren Arbeiten, die die Stellung aller oben dargestellten Gruppierungen näher untersuchen. Die einzig bislang bekannte Arbeit zu Verwandtschaftsbeziehungen der chilenischen *Orestias* Arten (*O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. parinacotensis*, *O. laucaensis*, *O. ascotanensis*) ist die von THOMANN (1990) angefertigte Dissertationsschrift. Thomann gibt darin allerdings zwei unterschiedliche Beschreibungen der Beziehungen der drei chilenischen Arten *O. chungarensis*, *O. laucaensis* und *O. parinacotensis* an, die auf Allozymmusteranalysen einerseits und morphologischen Analysen andererseits beruhen (Abbildung 8a und 8b). Aufgrund dieser Widersprüchlichkeiten müssen die intragenerischen Verwandtschaftsbeziehungen folglich auch weiterhin als bei weitem nicht abschließend geklärt bezeichnet werden.

### Abbildung 8

Darstellung der verwandtschaftlichen Beziehungen chilenischer *Orestias* Taxa nach Thomann (1990). A: Genetische Beziehungen aufgrund von Allozymmusteranalysen. B: Darstellung der Beziehungen aufgrund von morphologischen Analysen.

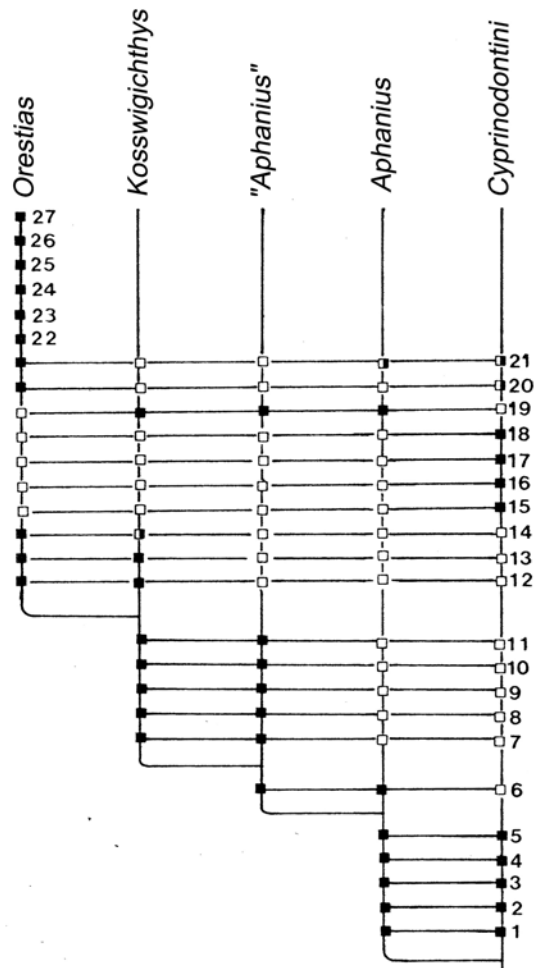


## Einleitung

Weitestgehend ungeklärt sind außerdem die phylogenetischen Beziehungen des Genus *Orestias* auf höherer taxonomischer Ebene. Dementsprechend existieren bislang lediglich Hypothesen über den Ursprung und die nächsten phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen zu anderen Cyprinodontidengattungen. Als nächstverwandte rezente Zahnkarpfengattungen werden die nord- und südamerikanischen Gattungen *Fundulus* (VALENCIENNES 1839, CUVIER & VALENCIENNES 1846, GARMAN 1895, REGAN 1911, MILLER 1948), *Empetrichthys* (JORDAN & EVERMANN 1896, PELLEGRIN 1906, EIGENMANN 1920) und *Cynolebias* (FOSTER 1967), sowie die mediterranen Gattungen *Aphanius* und *Kosswigichthys* (PARENTI 1981, 1984, PARKER & KORNFIELD 1995, PARKER 1997) diskutiert.

### Abbildung 9

Darstellung großsystematischen Verwandtschaftsverhältnisse des Genus *Orestias* innerhalb der Cyprinodontinae aus Parenti (1984). Synapomorphe Merkmale sind schwarz markiert, symplesiomorphe Merkmale weiß. Schwarz-weiße Merkmale (20, 21) sind nicht bei allen Angehörigen der terminalen Taxa vorhanden. Die Zahlen an den Merkmalen korrespondieren mit denen der Originalarbeit (Parenti 1984) und sind partiell im Text zur vorliegenden Arbeit erklärt. Von den zwei Gruppierungen innerhalb der Gattung *Aphanius* steht eine ("Aphanius") den Gattungen *Kosswigichthys* und *Orestias* nahe.



Die von PARENTI (1981, 1984) vorgestellte Hypothese zu den intergenerischen Beziehungen der Gattung *Orestias* ist in Abbildung 9 dargestellt. Innerhalb der Unterfamilie Cyprinodontinae fasst Parenti die mediterranen Gattungen *Aphanius* und *Kosswigichthys* sowie die Gattung *Orestias* zu den Orestiini zusammen. Die Monophylie der Orestiini wird durch ein synapomorphes Merkmal die Ausprägung eines Prozessus auf dem Dentale betreffend begründet (Abbildung 9, Markierung 6). Innerhalb der Orestiini stehen sich *Orestias* und *Kosswigichthys* nahe. Gleichzeitig findet Parenti innerhalb der Gattung *Aphanius* Arten (z.B. *A. mento*), die den Gattungen *Orestias* und *Kosswigichthys* aufgrund von fünf synapomorphen Merkmalen näher stehen als den übrigen *Aphanius* Arten (Abbildung 9, Charaktere 7-11). Diese Gruppierung ist in Abbildung 9 gekennzeichnet. Den Orestiini stehen



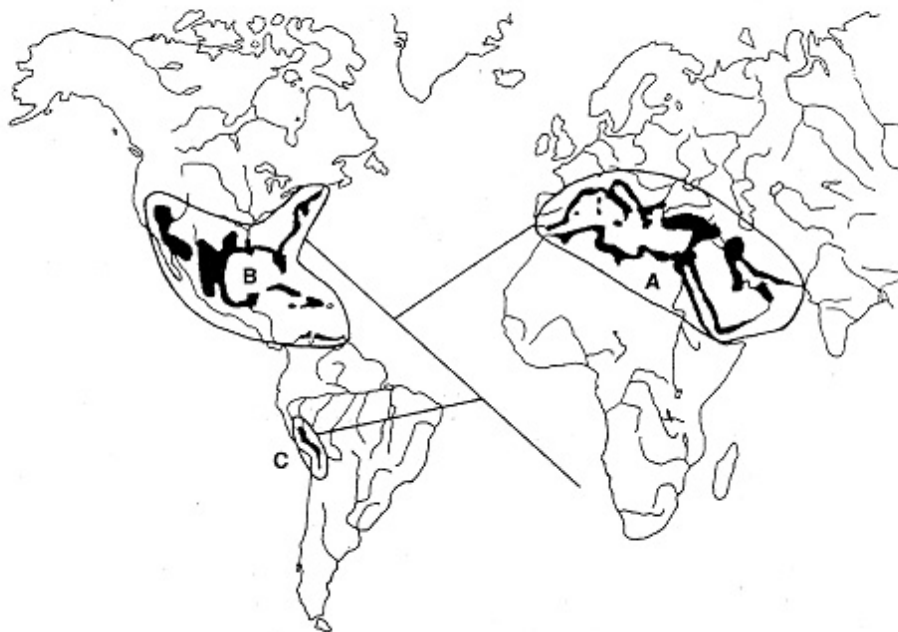
## Einleitung

---

die Cyprinodontini gegenüber, die von den nord- und zentralamerikanischen Gattungen *Cyprinodon*, *Jordanella*, *Cualac*, *Floridichthys* und *Megupsilon* gebildet werden. Diese phylogenetische Hypothese wird auch durch PARKER & KORNFIELD (1995) und PARKER (1997) gestützt. Im Gegensatz dazu steht die von COSTA (1997) vorgestellte Hypothese, wonach sowohl die nord- und zentralamerikanischen Cyprinodontidae (z.B. Gattung *Cyprinodon*) als auch die mediterranen Cyprinodontidae (z.B. Gattung *Aphanius*) in einem gleichberechtigten Schwestergruppenverhältnis zur Gattung *Orestias* stehen. Diesen jüngsten Interpretationen zufolge bilden die *Orestias* also eine Schwestergruppe zu den auf die nördliche Hemisphäre der alten- und neuen Welt beschränkten Cyprinodontini (siehe Abbildung 10).

### Abbildung 10

Darstellung der großsystematischen Verwandtschaftsverhältnisse des Genus *Orestias* nach Costa (1997). A: Mediterrane Aphaniini; B: Nord- und zentralamerikanische Cyprinodontini; C: südamerikanische Orestiini.



Auch die intergenerischen Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung *Orestias* müssen folglich als weitgehend ungeklärt bezeichnet werden. Im folgenden Abschnitt werden diejenigen Methoden zur Untersuchung derartiger Beziehungsgefüge vorgestellt, die für die vorliegende Arbeit von zentraler Bedeutung sind.

### 1.4 Alternative und ergänzende Methoden zur Analyse phylogenetischer Beziehungen

Die Untersuchungen zur Systematik und die Phylogenie neotropischer Fische und insbesondere der hier berücksichtigten Taxa stützen sich, wie oben dargestellt, vorwiegend auf morphologische Untersuchungen (TCHERNAVIN 1944, PARENTI 1984, NELSON 1994; STIASSNY *et al.* 1996). Morphologische Methoden haben jedoch vielfach für eine exakte Identifizierung von Individuen nahe verwandter Taxa oft nur eine unzureichende Aussagekraft. Diese führt dazu, dass eine Artidentifizierung insbesondere juveniler Individuen fast unmöglich wird. Darüber hinaus sind morphologische Merkmale in ihrer Ausprägung von äußeren- und ontogenetischen Faktoren abhängig und nicht ohne weitere Kenntnisse dieser Abhängigkeiten interpretierbar. Die Beurteilung der Ausprägung morphologischer Merkmale ist daher im Detail häufig schwierig (TCHERNAVIN 1944, PARENTI 1984, MÜLLER 1993, LÜSSEN 1998, VILLWOCK *et al.* 2000).

Gleichzeitig stehen eine Reihe alternativer und ergänzender Methoden zur Analyse systematischer und phylogenetischer Beziehungen zur Verfügung, die diese Nachteile nicht aufweisen. Insbesondere im Zusammenhang mit der Analyse von DNA und ihren Primärprodukten (Proteinen) konnten in den vergangenen 20 Jahren eine Vielzahl populationsgenetischer Methoden entwickelt werden, die es heute erlauben, Individuen, Populationen und höhere Taxa biochemisch und molekularbiologisch zu charakterisieren. Diese Methoden basieren auf der Untersuchung von Häufigkeitsverteilungen genetischer Varianten (Polymorphismen) innerhalb von Populationen und liefern so vielfach ein hochauflösendes, verbessertes Werkzeug für die Artdiagnose und die Untersuchung verwandtschaftlicher Beziehungen.

Eine dieser Möglichkeiten ist die Analyse von Enzymvariationen intrazellulärer Proteine, die aus Gewebeextrakten gewonnen werden können. Derartige Allozymmusteruntersuchungen, einschließlich der Analyse von hitzebeständigen calciumbindenden Proteinkomponenten (Parvalbuminen), zeigen bei vielen Teleostern taxonspezifische Muster (MCANDREW & MAJUMDAR 1983, WHITMORE 1986, REHBEIN & VAN LESSEN 1989, POUYAUD & AGNÈSE 1995, FALK *et al.* 2000). Sie zählen deshalb heute auch bei der Untersuchung zahlreicher Cyprinodontidentaxa (z.B. *Oryzias*, *Aphanius*, *Cyprinodon*) zu den populationsgenetischen Standardmethoden, mit deren Hilfe eine Abschätzung der intraspezifischen genetischen Variabilität möglich ist und Aussagen über artcharakteristische

## Einleitung

---

Unterschiede und verwandtschaftliche Beziehungen formuliert werden können (SAKAIZUMI 1985, ECHELLE & ECHELLE 1993, 1993b, MALTAGLIATI 1998c, 1999).

Neben spezifischen enzymatischen Nachweisen haben sich weiterhin insbesondere Untersuchungen an Hämoglobinen und monomeren Globinketten als taxonomisch außerordentlich wertvoll und phylogenetisch hochinformativ erwiesen. Die Komponenten der roten Blutfarbstoffe der meisten modernen Knochenfische zeichnen sich durch ein hohes Maß an Komplexität und Spezifität aus. Untersuchungen an Hämoglobinen neotropischer Teleostei, zeigten darüber hinaus, trotz der bekannten Funktionalität der Blutfarbstoffe, eine bemerkenswerte Unabhängigkeit der Merkmalsausprägungen von äußeren Faktoren (FYHN *et al.* 1979, PEREZ & RYLANDER 1985, VAL *et al.* 1987). Infolgedessen findet man selbst bei sehr nahe verwandten Arten, die in unterschiedlichen Lebensräumen vorkommen, häufig spezifische Hämoglobin und Globinkettenspektren (FALK *et al.* 1998a, 1998b). Sowohl auf der Ebene von Populationen als auch auf höherer taxonomischer Ebene haben Untersuchungen zur Variabilität von Hämoglobinen und monomeren Globinketten deshalb einen wesentlichen Anteil an der Identifizierung taxonspezifischer genetischer Marker sowie der Aufklärung bislang unbekannter verwandtschaftlicher Beziehungen (FALK *et al.* 1999).

Mit der Entwicklung geeigneter molekularbiologischer Methoden, insbesondere der PCR Technik und der Sequenzierung von DNA Fragmenten, gewannen diese neben biochemischen Methoden an Bedeutung für die Analyse systematischer und evolutionsbiologischer Fragestellungen (MEYER 1994, HILLIS *et al.* 1996, STEPIEN & KOCHER 1997). Molekularbiologische Untersuchungen an mitochondrialer DNA beispielsweise zählen heute zu den wichtigsten Methoden zur Analyse intra- und intergenerischer phylogenetischer Beziehungen (WILSON *et al.* 1985, AVISE 1994, SIMON *et al.* 1994) und stellen darüber hinaus das wesentliche Instrument zur Studie phylogeographischer Verbreitungsmuster dar (AVISE *et al.* 1987, NIELSEN *et al.* 1997, BIRMINGHAM *et al.* 1997, FABER & STEPIEN 1997, AVISE 2000, FALK *et al.* im Druck). Einige Sequenzabschnitte der mitochondrialen DNA (z.B. das Cytochrom-b Gen) eignen sich dabei insbesondere für die Analyse divergenter Gruppen auf höherrangiger systematischer Ebene (HILLIS & DIXON 1991), hypervariabele Bereiche (z.B. die mitochondriale Kontrollregion) werden dagegen regelhaft zur Analyse sehr nahe verwandter systematischer Gruppierungen herangezogen (FABER & STEPIEN 1997, FALK *et al.* im Druck). Die zentrale Bedeutung mitochondrialer DNA Analysen für die Aufklärung intragenerischer Beziehungen und phylogeographischer Verbreitungsmuster innerhalb einzelner Cyprinodontidengattungen unterstreichen eine Reihe aktueller Studien. Dies sind insbesondere die an der südamerikanischen Gattungen *Rivulus* durchgeführten Arbeiten von

## Einleitung

---

MURPHY & COLLIER (1996) und MURPHY *et al.* (1999), die Studien zu den Artenkomplexen der nordamerikanischen Gattung *Cyprinodon* (ECHELLE & DOWLING 1992, ECHELLE *et al.* 2000) sowie die jüngsten Veröffentlichungen zu den Artenkomplexen der mediterranen Gattung *Aphanius* (HRBEK *et al.* 2002, HRBEK & MEYER 2003). Außerdem belegen die wenigen verfügbaren Arbeiten zu Verwandtschaftsverhältnissen zwischen den Cyprinodontidengenera den Wert derartiger - und die Notwendigkeit weiterer - Analysen für die Aufklärung bislang ungeklärter phylogenetischer Beziehungen auf höherem taxonomischem Niveau (PARKER & KORNFELD 1995, MURPHY & COLLIER 1997, MURPHY *et al.* 1999).

### 1.5 Zielsetzung für die vorliegende Studie

Die Taxonomie und Systematik innerhalb der Gattung *Orestias* ist, wie oben dargestellt, bei weitem nicht abschließend geklärt. Molekulare Studien zu den in der vorliegenden Arbeit berücksichtigten Taxa fehlen bislang völlig, und weitere genetische Informationen sind nur vereinzelt vorhanden (THOMANN 1990). Darüber hinaus sind nur lückenhafte Informationen zur Systematik der Gruppe auf höherer Ebene verfügbar (PARKER & KORNFELD 1995, PARKER 1997, MURPHY & COLLIER 1997, MURPHY *et al.* 1999, HRBEK & LARSON 1999). Aus dieser mangelhaften Informationslage bezieht die vorliegende Arbeit ihre Zielsetzung.

1. Es sollen Identifizierungsmöglichkeiten für die morphologisch schwer differenzierbaren chilenischen *Orestias* Arten des „Agassii Komplexes“ gefunden werden. Zu diesem Zweck wurden hochauflösende statistische Analysen morphologischer Daten (Diskriminanzanalysen, Hauptkomponentenanalysen), biochemische Untersuchungen (Hämoglobin- und Globinkettenanalysen, Parvalbumin- und Allozymmusteranalysen) und molekularbiologische Analysen (mtDNA-Sequenzierungen) eingesetzt.
2. Intragenerische verwandtschaftliche Beziehungen der hier berücksichtigten Taxa sollen mit biochemischen und molekularbiologischen Methoden (insbesondere Kontrollregions-Sequenzierungen) analysiert werden.
3. Die Gesamtuntersuchung vervollständigend sollen mittels molekularbiologischer Analysen (Cytochrom-b Sequenzierungen) phylogenetische Beziehungen des Genus *Orestias* zu potentiell nächstverwandten Cyprinodontiden aufgezeigt werden.

## 2. Material & Methoden

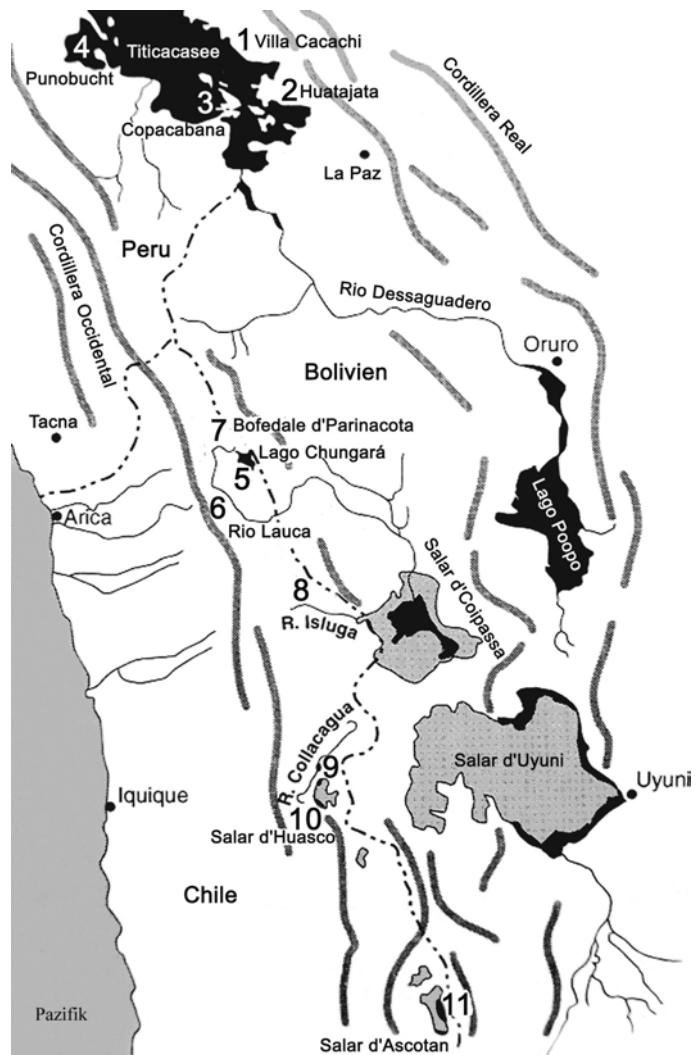
### 2.1 Herkunft, Hälterung und Nachzucht der untersuchten Arten

Material 11 unterschiedlicher *Orestias* Populationen aus Peru, Bolivien und Chile wurde zwischen 1991 und 1995 gesammelt (Abbildung 11). Die Herkunft der Populationen und die Anzahl der untersuchten Individuen sind in Tabelle 2 angegeben. Die Artbestimmung wurde nach PARENTI (1984) vorgenommen. Ein Teil des Materials wurde direkt nach dem Fang fixiert, oder in gefrorenem Zustand nach Hamburg transportiert. Die Lagerung erfolgte zwischen  $-70^{\circ}\text{C}$  und  $-30^{\circ}\text{C}$ . Lebendmaterial wurde ebenso nach Hamburg exportiert und in der Aquarienanlage des Zoologischen Instituts und Zoologischen Museums nach Populationen getrennt gehalten. Die Tiere wurden entsprechend den Bedingungen in ihren Heimatgewässern bei Temperaturen

um ca.  $13^{\circ}\text{C}$  ( $\pm 3^{\circ}\text{C}$ ) in Glas- oder Acrylglasaquarien gehalten. Das Aquarienwasser wurde über Kies-Aktivkohle gefiltert und zusätzlich belüftet. Salz wurde zeitweilig bis zu einer Konzentration von etwa 5‰ zugesetzt. Durch regelmäßige Kontrolle der Pflanzenbestände in den Aquarien konnten Eier per Hand ausgelesen werden. Auf diese Weise wurden Nachzuchten ermöglicht, die teilweise in die Analysen integriert wurden.

Abbildung 11

Herkunft der untersuchten Arten und Populationen. Die Nummerierung der Probenorte (1-11) korrespondiert mit den in Tabelle 2 angegebenen Lokalitäten.



**Tabelle 2**

Anzahl und Herkunft der untersuchten Individuen. Die Nummerierung der Probenorte korrespondiert mit den in Abbildung 11 angegebenen Lokalitäten.

Art	Populations/Lokalität	Probenort	Morphologie		Hämoglobin & Globinketten Analysen		Parvalbumin- Analysen		Allozymmuster- Analysen		Cyt-b Sequenzierungen		Kontrollregions- Sequenzierungen	
			Nr.	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	
<i>O. agassii</i>	Punobucht, L. Titicaca, Peru	4												
	Rio Ishga, Chile	8	9					9		9		2		3
	Rio Collacagua, Chile	9	20					10		20		3		6
<i>O. cfaurugarensis</i>	Salar d Huasco, Chile	10	31				12	9		31		3		3
	Lago Chungara, Chile	5	6				8	5		7		2		6
	Bofedale d'Parinacota, Chile	7	13					10		13				9
<i>O. lazaeensis</i>	Rio Laura, Chile	6	11				7	5		12		3		7
	Salar d Ascotan, Chile	11	1					1		1		1		1
<i>O. ascotansensis</i>	Huatajata, L. Titicaca, Bolivien	2	16				6	10		16		2		6
	Villa Cacachi, L. Titicaca, Bolivien	1	34				8	13		34		3		6
<i>O. lufeus</i>	Punobucht, L. Titicaca, Peru	4	10					10		10		6		5
	Copacabana, L. Titicaca, Peru	3	10									3		2
<i>O. igni</i>	Punobucht, L. Titicaca, Peru	4										1		4
	gesamt		151		41		82		153		31		67	

## 2.2 Betäubung und Fixierung des Lebendmaterials

Die Fixierung des Lebendmaterials erfolgte durch Einfrieren (-70°C) nach vorheriger Betäubung (MS 222 / 3-Aminobenzoic acid ethyl ester methanesulfonate / C<sub>9</sub>H<sub>11</sub>NO<sub>2</sub>-CH<sub>4</sub>SO<sub>3</sub> der Firma Serva, Heidelberg). Für die morphometrische und meristische Analyse wurden sowohl alle verfügbaren Wildfangtiere der jeweiligen Taxa als auch Nachzuchten verwendet, wobei der Anteil an nachgezüchteten Tieren bewusst möglichst gering gehalten wurde. Das gleiche gilt für die biochemischen Analysen. Für die molekularbiologischen Untersuchungen wurden ausschließlich Wildfänge verwendet

### 2.3 Morphologische Untersuchungen

Die morphologischen Untersuchungen bestanden in der einer Erhebung morphometrischer und meristischer Datensätze sowie deren anschließender Auswertung mit Hilfe der deskriptiven univariaten Statistik (Varianzanalyse, ANOVA; Kolmogorov Smirnov Test auf Normalverteilung; Korrelationsanalyse). Ferner wurden die Daten mittels zweier Methoden der multivariaten Statistik analysiert. Diese Analysen bestanden zum einen in einer Diskriminanzanalyse und zum anderen in einer Hauptkomponentenanalyse.

Dreiunddreißig morphometrische Messungen (Abbildung 12) und neun meristische Zählungen (Abbildung 13) wurden an insgesamt 151 Individuen aus zehn Populationen, die acht Arten repräsentieren, vorgenommen (Tabelle 2). Die Messdaten sind in Tabelle A1, die Mittelwerte der Messungen für die einzelnen Populationen sowie die Standardabweichungen in Tabelle A2 im Anhang zu dieser Studie angegeben. Die Auswahl der erhobenen Daten orientierte sich an den in der systematischen Literatur verwendeten Merkmalen (TCHERNAVIN 1944, LAUZANNE 1981, PARENTI 1984). Maße, die von den Autoren in unterschiedlicher Weise genommen wurden, sind gesondert gekennzeichnet. Folgende Messungen und Zählungen wurden an jedem Individuum vorgenommen:

#### Morphometrische Maße:

1. **Totallänge / TL:** Gemessen vom Vorderende des Oberkiefers bei zugeklapptem Maul zu den mittleren Flossenstrahlen der Caudalflosse.
2. **Standardlänge / SL:** Gemessen vom Vorderende des Oberkiefers zum distalen Ende der letzten Schuppen auf dem Schwanzstiel.
3. **Körperhöhe sensu TCHERNAVIN (1944) / KH(Tch):** Gemessen vom Ventrum zur Rückenlinie auf Höhe der Mitte der angelegten Pectoralflosse. Von Tchernavin selbst als fehlerbehaftetes Maß beurteilt, da Fixierungsartefakte und Hungerzustände das Maß stark verändern können.
4. **Körperhöhe sensu PARENTI (1984) / KH(Par):** Gemessen am Hinterende des Operculums.
5. **Kopflänge sensu TCHERNAVIN (1944) / KL(Tch):** Gemessen vom Vorderende des Oberkiefers zum Hinterende des Operculums in direkter Linie, wobei der häutige Ursprung des Operculums nicht mit gemessen wird.

## Material & Methoden

---

6. **Kopflänge sensu LAUZANNE (1982) / KL(Lau):** Gemessen vom Vorderende des Oberkiefers zum Hinterende des Operculums unter Einschluss des häutigen Ursprungs des Operculums.
7. **Kopflänge sensu PARENTI 1984 / KL(Par):** Gemessen von der Spitze des Unterkiefers zum Hinterrand des Operculums.
8. **Vorderer Rückenbereich / VR:** Gemessen vom Vorderende des Oberkiefers zur Basis des ersten Flossenstrahls der Dorsalis.
9. **Länge des Schwanzstiels sensu TCHERNAVIN (1944) / LSchSt(Tch):** Gemessen auf der ventralen Mittellinie des Schwanzstiels von der hinteren Basis der Analflosse zum Hinterende der letzten Schuppen auf dem Schwanzstiel, auch wenn diese schon auf der Caudalflosse liegen.
10. **Ventrale Schwanzstiellänge sensu LAUZANNE (1982) / LSchSt(Lau):** Gemessen von der Basis des letzten Analflossenstrahls zur letzten Schuppe auf dem Schwanzstiel, die Schuppen auf der Caudalis werden nicht mitgemessen.
11. **Dorsale Schwanzstiellänge sensu LAUZANNE (1982) / DSchSt(Lau):** Gemessen von der Basis des letzten Dorsalflossenstrahls zur letzten Schuppe auf dem Schwanzstiel, nicht mitgemessen Schuppen auf der Caudalis.
12. **Höhe des Schwanzstiels sensu TCHERNAVIN (1944) / HSchSt(Tch):** Gemessen unmittelbar an der Basis der ersten Flossenstrahlen der Caudalflosse von ventral nach dorsal.
13. **Höhe des Schwanzstiels sensu LAUZANNE (1982) / HSchSt(Lau):** Vertikal gemessen auf Höhe der Mitte des Schwanzstiels.
14. **Körperbreite sensu TCHERNAVIN (1944) / KB(Tch):** Gemessen durch den Körper in Höhe der Basis der Pectoralflossen.
15. **Körperbreite sensu LAUZANNE (1982) / KB(Lau):** Von dorsal horizontal auf Höhe der Mitte der Pectorale gemessen.
16. **Kopfbreite sensu TCHERNAVIN (1944) / KoB(Tch):** Gemessen durch den Körper von der rechten zur linken Operculummitte.
17. **Kopfbreite sensu LAUZANNE (1982) / KoB(Lau):** Gemessen horizontal von dorsal direkt hinter dem Operculum.
18. **Augendurchmesser / AD:** Gemessen in Längsrichtung zur Körperausdehnung.
19. **Maullänge/Praeorbitaldistanz sensu TCHERNAVIN (1944) / ML(Tch):** Gemessen vom Vorderrand des Oberkiefers, der nicht vorgestreckt ist, zum Vorderrand der Orbita auf direkter Linie, also nicht in Körperlängsrichtung.



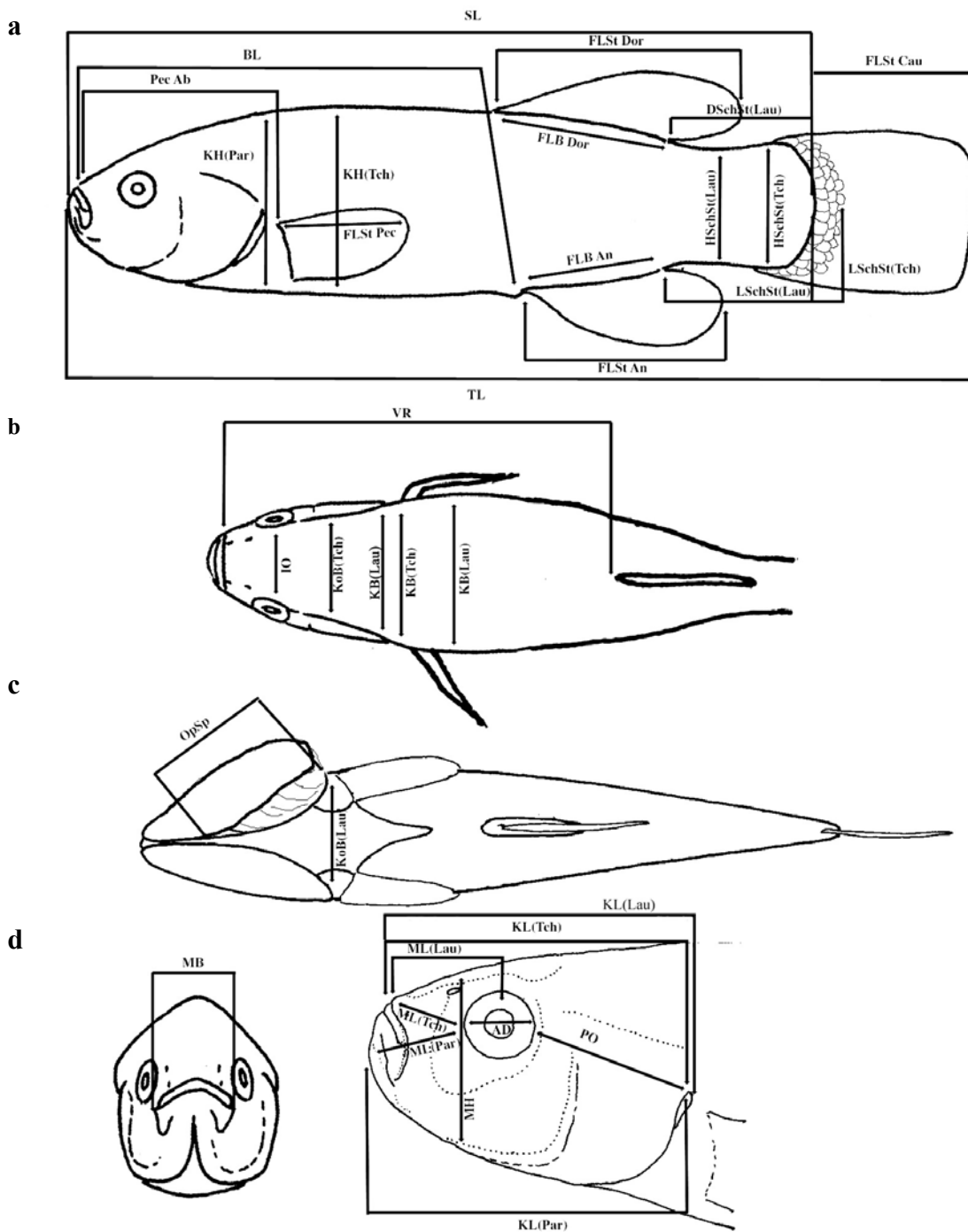
## Material & Methoden

---

20. **Maullänge sensu LAUZANNE (1982) / ML(Lau):** Gemessen von der Maulspitze (Oberkiefer) zur Schnittlinie zwischen den Pupillenmittelpunkten.
21. **Maullänge/Praeorbitaldistanz sensu PARENTI (1984) / ML(Par):** Gemessen von der Spitze des Unterkiefers zum Vorderrand der Orbita.
22. **Maulhöhe / MH:** Gemessen von lateral unmittelbar vor der Orbita.
23. **Postorbitalraum / PO:** Gemessen vom Hinterrand der Orbita auf direkter Linie zum Hinterrand des Operculums.
24. **Interorbitalraum / Augenabstand / IO:** Gemessen von dorsal über dem Frontale auf Höhe der Augenmittelpunkte von einer Seite zur anderen, wobei die Augäpfel selbst nicht in das Maß eingehen, selbst wenn sie über den Kopf hinaus stehen.
25. **Maulspaltenbreite / MB:** Gemessen horizontal von einem Maulwinkel zum anderen.
26. **Flossenbasis länge der Dorsal - und Analflosse / FLBDor / FLBAn:** Gemessen vom vordersten zum hintersten Flossenstrahl an der Basis der jeweiligen Flosse.
27. **Flossenstrahllänge der Dorsalis / FLStDor:** Gemessen von der Basis des vordersten Flossenstrahls der Dorsalis bis zur Spitze des längsten Flossenstrahls bei angelegter Flosse.
28. **Flossenstrahllänge der Analis / FLStAn:** Gemessen von der Basis des vordersten Flossenstrahls der Analis bis zur Spitze des längsten Flossenstrahls bei angelegter Flosse.
29. **Flossenstrahllänge der Pectoralis / FLStPec:** Gemessen von der Basis des obersten Flossenstrahls der Pectoralis zur Spitze des längsten Flossenstrahls.
30. **Flossenstrahllänge der Caudalis / FLStCau:** Gemessen vom distalen Ende des längsten Flossenstrahls zum Schwanzstielansatz auf der Höhe der Mitte der Caudalflosse.
31. **Opercularspaltenlänge / OpSp:** Gemessen vom cranialen zum distalen Ende der Opercularspalte bei geöffnetem Operculum.
32. **Bauchlänge / BL:** Gemessen von der Spitze des Oberkiefers zur Basis des ersten Flossenstrahls der Analis.
33. **Pectoralabstand / PecAb:** Gemessen von der Spitze des Oberkiefers zur Basis des obersten Flossenstrahls der Pectoralis.

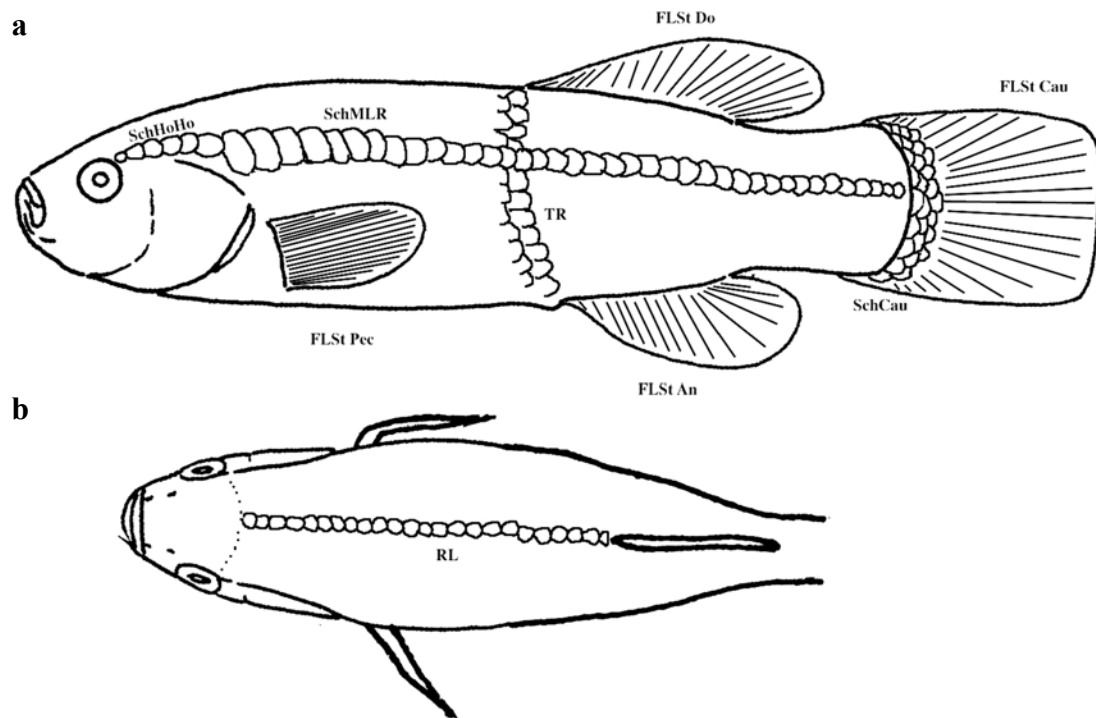
Abbildung 12

Darstellung der 32 morphometrischen Messungen, die am *Orestias* Material vorgenommen wurden. Die Auswahl der Messpunkte orientiert sich an der systematischen Literatur (Tchernavin 1944, Lauzanne 1981, Parenti 1984). Die Abkürzungen der Maße sind im Text erläutert. Abbildung a Lateralsicht, b Dorsalsicht, c Ventralsicht, d Kopf Frontalsicht, e Kopf Lateralsicht.



### Abbildung 13

Darstellung der 9 meristischen Zählungen, die am *Orestias* Material vorgenommen wurden. Die Auswahl der Charakteristika orientiert sich an der systematischen Literatur (Tchernavin 1944, Lauzanne 1981, Parenti 1984). Die Abkürzungen der Maße sind im Text erläutert. Abbildung a Lateralsicht, b Dorsalsicht.



#### Meristische Daten:

1. **Schuppen in der mittleren Längsreihe / SchMLR:** Gezählt werden Schuppen vom Hinterende des Operculums zum Hinterende des Schwanzstiels, wobei die Schuppen auf der Basis der Caudalis nicht mitgezählt werden.
2. **Schuppen vom Hinterende der Orbita zum Hinterende des Operculums / SchHoHo**
3. **Schuppenreihen auf der Caudalis / SchCau**
4. **Schuppenzahl auf der Rückenlinie / RL:** Gezählt werden Schuppen vor der Dorsalis in Kopfrichtung bis zum Occiput, wo sich die beiden Supraorbitalkanäle treffen.
5. **Schuppenzahl in der Transversalen./ TR:** Gezählt werden die Schuppenreihen von der cranialen Basis der Analis zur cranialen Basis der Dorsalis.
6. **Flossenstrahlenzahl der Dorsalis / FLStDor**
7. **Flossenstrahlenzahl der Analis / FLStAn**
8. **Flossenstrahlenzahl der Pectoralis / FLStPec**
9. **Flossenstrahlenzahl der Caudalis / FLStCau**

In einem ersten beschreibenden Schritt wurde die Verteilung der Größenklassen sowie der prozentuale Anteil der Populationen am Gesamtmaterial dargestellt. Anschließend wurden die Messungen hinsichtlich ihrer Normalverteilung getestet (Kolmogorov Smirnov Test) und die Abhängigkeit der einzelnen Variablen von der Größe der Tiere (Standardlänge) im Rahmen einer Korrelationsanalyse untersucht. In einem zweiten Schritt wurde eine Varianzanalyse (ANOVA) mit dem Ziel durchgeführt Sexualdimorphismen innerhalb der Populationen zu detektieren. Weitere Varianzanalysen dienten der Charakterisierung morphometrischer und meristischer Differenzen zwischen den einzelnen Arten und Populationen. Die gewonnenen Daten wurden anschließend logarithmiert und mit zwei klassischen Methoden der multivariaten Statistik untersucht: a. Diskriminanzanalysen nach FISHER (1936) weiterentwickelt von TATSUOKA (1971); b. Hauptkomponentenanalyse nach HUMPHRIES *et al.* (1981) weiterentwickelt von BOOKSTEIN *et al.* (1985). Dabei wurde zunächst die vollständige Datenmatrix aller morphometrischer Variablen verwendet. In einem weiteren Analyseschritt wurden zur Verifizierung der Ergebnisse partielle Datensätze gebildet und diese separat einer Hauptkomponentenanalyse unterzogen. Insgesamt wurden drei partielle Datensätze untersucht: a. Datensatz der Flossenmaße; b. Datensatz der Kopfmaße; c. Datensatz der Rumpfmaße.

Die Berechnungen der Basisstatistik wurden mit den Programmen EXCEL (MS Office 2000) und SPSS für Windows, Version 7.5.2G (SPSS Inc.) durchgeführt. Für multivariate Analysen wurden SPSS und Statistica für Windows, Version 5.1B (StatSoft Inc.) eingesetzt.

## 2.4 Biochemische Analysen

### 2.4.1 Herstellung der Muskelextrakte

Von jedem Individuum wurden 50 mg bis 1 g Rumpfmuskulatur aus der rechten Körperseite entnommen. Schuppen und Haut wurden entfernt und die Probe anschließend auf Eis mit einem äquivalenten Volumen (1+1) eisgekühltem A. bidest. im Mörser homogenisiert. Nach 12 stündiger Inkubation bei  $-20^{\circ}\text{C}$  wurden die Homogenate bei 20,000 g und  $4 - 5^{\circ}\text{C}$  für 30-40 Min. zentrifugiert. Der klare Überstand wurde abgenommen und bei  $-20^{\circ}\text{C}$  gelagert (FALK *et al.* 1996).

### 2.4.2 Blutprobenentnahme und Hämolysataufbereitung

Die Blutprobenentnahme sowie die Hämolysatpräparation wurde nach FALK *et al.* (1996, 1998) durchgeführt: Die Tiere wurden betäubt (0,05% Ethyl-4-aminobenzoat; Merck, Darmstadt) und das Blut durch Punktierung der Schwanzvenen von ventral entnommen. Als Gerinnungshemmer wurde Natriumheparinat verwendet (Liquemin 20.000 I.U./ml, Hoffmann la Roche, Grenzach-Wyhlen). Auf diese Weise konnten 100 µl bis 300 µl Vollblut pro Fisch gewonnen werden. Die Vollblutproben wurden mit vorgekühltem PBS Puffer (300 mOsm/kg, pH 7,4; Zusammensetzung: 1,815 g KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, 9,496 g Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>, 5,072 g NaCl, 0,094 g MgCl<sub>2</sub>, ad 1000 ml A.bidest.) auf 1 ml aufgefüllt und die Blutzellen durch Zentrifugation (800 g bei 4 – 5°C für 10 Min.) pelletiert. Der Überstand wurde verworfen. Nach dem Pelletieren wurden die Zellen dreimal mit dem zehnfachen Volumen Phosphatpuffer (PBS; 300mOsm/kg, pH 7,4, Zusammensetzung s.o.) gewaschen und anschließend 1 : 2 in A. bidest. (4°C) lysiert. Die Zellbestandteile wurden nachfolgend durch Zentrifugation (20,000g bei 4 – 5°C für 15 Min.) entfernt und der Überstand abgenommen. Die so gewonnene Hämolysate wurden 1 + 1 in eine PBS gepufferte 80 %ige Glycerinlösung aufgenommen (pH 7,4). Die Lagerung der Proben erfolgte bei -20°C.

### 2.4.3 Isoelektrische Fokussierung (IEF) der Hämoglobine

IEF-Auftrennungen der Hämoglobine erfolgten in einer horizontalen Multiphor II Elektrophoreseeinheit 2117 (Pharmacia LKB) unter Benutzung von Servalyt Precotes (pH Gradient 3-10) entsprechend FALK *et al.* 1996.

Spezifizierung der Gele: Servalyt Pecotes pH 3-10; Serva Heidelberg, Dimension: 125 x 125 mm; Geldicke: 150 µm; Polymerkonzentration: 5 %; Vernetzungsgrad: 3 %; Ampholytkonzentration: 5 %.

Elektrodenflüssigkeiten: Anodenflüssigkeit 3 (3,3 g L-Aspartic Acid und 3,7 g L-Glutamic Acid / 1 A. bidest.); Kathodenflüssigkeit 10 (4 g L-Arginine, 4 g L-Lysine, 120 ml Ethylenediamine / 1 A. bidest.).

Die Gele wurden bei 6° C auf 500 V vorfokussiert. Anschließend wurden die Proben (10µl) aufgetragen und die Spannung auf 1700 V limitiert. Die Applikatorstreifen wurden 2,75 cm von der Anode entfernt plaziert. Die Auftrennungen wurden nach etwa 3,5 Stunden Laufzeit bei Erreichen einer konstanten Stromstärke von 2 mA/Gel beendet.

## Material & Methoden

---

Die Hämolysate wurden mit 5 % Mercaptoethanol versetzt und mit A.demin. auf eine Konzentration von ca. 15-20 mg/ml eingestellt. Nach Inkubation bei 4°C (15 Min.) wurden 10 µl Probe pro Spur aufgetragen. Zur Bestimmung der isoelektrischen Punkte wurden Standardproteine verwendet, deren ME Endkonzentration ebenfalls bei 5 % lag. Es wurden folgende Proteine (Firma Serva Heidelberg) eingesetzt: Cytochrome C pI 10,65; Ribonuclease A pI 9,45; Lectin pI 8,3 / 8,0 / 7,75; Myoglobin pI 7,35 / 6,9; Carboanhydrase pI 6,0; β-Lactoglobulin pI 5,3 / 5,15. Häm-Gruppen tragende Proteine wurden über ihre Pseudoperoxidaseaktivität angesprochen. Für die Färbung der Gele wurden eine frisch angesetzte Lösung aus 60 ml 4-Chloro-1-Naphthol / Methanol (120 mg Chloro-1-Naphthol; 60 ml Methanol), 340 ml PBS Puffer pH 7,4 (300 mOsm/kg siehe Hämolysataufbereitung) und 1 ml H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (30 %) eingesetzt. Die Reaktion erfolgte unter Lichtabschluss innerhalb von 30-60 Minuten. Anschließend wurden die Gele in destilliertem Wasser gewaschen und dokumentiert. Im ungefärbten Zustand waren die einzelnen Hämoglobinfraktionen bereits an ihrer roten Farbe identifizierbar.

### 2.4.4 Elektrophoretische Auftrennung der Hämolysate unter dissoziierenden Bedingungen

Globinkettenanalysen erfolgten in sauren 12 % Polyacrylamidgelen unter dissoziierenden Bedingungen nach FALK *et al.* 1996 und FALK *et al.* 1998 (12 % Acrylamid, 8 M Harnstoff, 2 % Triton x-100, 5 % Eisessig). Als Elektrophoreseeinheiten dienten Vertikalkammergradienten (Hoefer Vertikalkammersysteme), in denen zwei Gele (16 x 18 x 0,15 cm) parallel gestartet werden konnten. Die Hämolysate wurden zunächst im Verhältnis 1:15 mit eine Lösung von 600 µl 12 M Harnstoff, 50 µl Eisessig, 80 µl 2-Mercaptoethanol und 270 µl A. bidest. aufgenommen. Nach Inkubation dieser Proben (30 min.) bei 5 °C wurde ihnen (10 µl) 4 µl einer Methylgrün/Glycerin Lösung (300 µl 1 % Methylgrün, Serva; 700 µl Glycerin) zugesetzt. Für die einzelnen Trennungen wurde ein Probenvolumen von 8 µl verwendet. Als Elektrodenpuffer diente eine 5 %ige Essigsäure. Die elektrophoretischen Trennungen erfolgten bei 280 V für 15,5 Stunden bei 14°C. Nach Fixierung (1h) in 12,5 % TCA (Trichloressigsäure, Merck, Darmstadt) wurden die Gele für 4-6 Stunden in Coomassie (Coomassie Brilliant Blue, G-1250, Serva, Heidelberg), Methanol und Eisessig (0,25 % Coomassie, 10 % Essigsäure, 45 % Methanol) gefärbt.

## Material & Methoden

---

**Tabelle 3**

Benötigte Lösungen nach FALK *et al.* (1996, 1998).

Acrylamid/Bis (60%,0,6%)	30g Acrylamid	0,3g N,N'-Methylen- bisacrylamid	ad 50 ml A.demin.
Harnstofflösung 12 M	18 g Harnstoff		ad 25 ml A.demin.
Ammoniumperoxo- disulfat (60%)	600 mg Ammoniumperoxo- disulfat (60%)		ad 1 ml A.demin.

**Tabelle 4**

Gelzusammensetzung für 8 M Harnstoffgele nach FALK *et al.* (1996, 1998).  
Die Angaben entsprechen den benötigten Volumina für ein Gel.

Gelkomponenten	Volumina der benötigten Komponenten	
	3,8 % Sammelgel	12 % Trenngel
Acrylamid/Bis (60%,0,6%)	0,95 ml	6,0 ml
Harnstofflösung 12 M	11,0 ml	20 ml
konz. Essigsäure	0,75 ml	2,5 ml
A.demin	2,0 ml	0,9 ml
Triton x 100	0,3 ml	0,6 ml
Summe Vol.	15,0 ml	30,0 ml
Temed <sup>1</sup>	75,0 µl	150,0 µl
Ammoniumperoxo- disulfat (60%)	75 µl	70 µl

---

<sup>1</sup> Temed (Tetramethylethyldiamine), Serva, Heidelberg

### 2.4.5 Isoelektrische Fokussierung (IEF) von Parvalbuminen (PA)

IEF-Auftrennungen hitzebeständiger Parvalbumine erfolgten im wesentlichen wie unter 2.5.3 angegeben. Es wurden allerdings Servalyt Precotes mit einem pH Gradienten von 3-5 verwendet. Der Probenauftrag erfolgte 3,75 cm von der Kathode entfernt. Die Versuchsdurchführung entsprach FALK *et al.* 1996.

Zur Bestimmung der isoelektrischen Punkte wurden Standardproteine verwendet (Firma Serva, Heidelberg). Es wurden folgende Proteine eingesetzt: Trypsininhibitor pI 4,5; Glucoseoxidase pI 4,2. Ferner wurden Parvalbumine von *Oreochromis niloticus* mit den bekannten pI's bei pH 4,0, pH 4,08 und pH 4,40 (FALK *et al.* 1996) eingesetzt.

Zur Anreicherung der Parvalbumine wurden die Muskelextrakte (2.5.1) 15 Min. bei 70-75°C inkubiert, anschließend auf 5°C gekühlt und zentrifugiert (25,000 g ; 15 Min.; 5°C). Die klaren Überstände wurden 1 : 2 in A. bidest. aufgenommen. Das Probenvolumen der IEF-Analysen betrug 15 µl.

Die Parvalbuminkomponenten der einzelnen Individuen wurden nach Fixation in Trichloressigsäure (12,5 %; 15 Min.) und anschließender 30 minütiger Färbung in 0,05 % Coomassie Brilliant Blue sowie Entfärbung (10 % Eisessig; 5 % Methanol) dokumentiert.

### 2.4.6 Elektrophoretische Untersuchungen von Muskelproteinen und Hämolysaten in Polyacrylamid-Gradientengelen und Stärkegel (Allozymmusteruntersuchungen)

Elektrophoretische Trennungen in Polyacryl-Gradientengelen wurden in Vertikalkammergeräten (Hofer-Vertikalkammersystem) durchgeführt. Die Gelzusammensetzungen sowie Puffer und Trennbedingungen entsprechen den in Tabelle 5 und 6 dargestellten Angaben; abweichende Acrylamidkonzentrationen wurden durch Umrechnung der angegebenen Konzentrationen ermittelt.



## Material & Methoden

**Tabelle 5**

Benötigte Lösungen nach FALK *et al.* (1996, 1998).

Acrylamid/Bis	29,1 g Acrylamid	0,9g N,N'-Methylen- bisacrylamid	ad 50 ml A.demin.
Sammelgelpuffer (pH 6,8)	7,88 g Tris		ad 100 ml A.demin.
Trenngelpuffer (pH 8,8)	23,64 g Tris		ad 100 ml A.demin.
Elektrodenpuffer (pH 8,3)	15,15 g Tris	72 g Glycin	ad 5,000 ml A.demin.
Probenpuffer (pH 6,8)	6,25 ml Sammelgel- puffer; 15 ml 66,7% Glycin	2,5 ml 1 % Bromphenol- blau	ad 50 ml A.demin.
Ammoniumperoxo- disulfat (60%)	600 mg Ammoniumperoxo- disulfat (60%)		ad 1 ml A.demin.

**Tabelle 6**

Gelzusammensetzung für Polyacryl-Gradientengele in Hoefervertikalkammersystemen nach FALK *et al.* (1996, 1998).

Die Angaben entsprechen den benötigten Volumina für ein Gel.

Gelkomponenten	Volumina der benötigten Komponenten		
	Sammelgel	5-30 % Gradientengel	
		Leichte Lsg.	Schwere Lsg.
Acrylamid/Bis	0,833 ml	1,25 ml	7,50 ml
Trenngelpuffer		3,75 ml	3,75 ml
Sammelgelpuffer	2,500 ml		
Glycerin (60%)			3,75 ml
A.demin.	6,667 ml	10,0 ml	
Summe Vol.	10,0 ml	15,0 ml	15,0 ml
Temed <sup>1</sup>	7,500 µl	10,0 µl	10,0 µl
Ammoniumperoxo- disulfat (60%)	15,0 µl	20,0 µl	20,0 µl

<sup>1</sup> Temed (Tetramethylethylendiamine), Serva, Heidelberg

Es wurden ausschließlich Gele einer Dimension von 16 x 18 x 0,15 cm angefertigt. In Abhängigkeit von den zu untersuchenden Enzymsystemen wurden 5-20 %ige, 5-25%, 5-30%, sowie 10-20% Gradientengele eingesetzt. Entsprechend den jeweiligen zu untersuchenden Enzymsystemen wurden die Hämolysate und Muskelextrakte in sehr unterschiedlichen Konzentrationen mit oder ohne Zusatz von 5 % 2-Mercaptoethanol verwandt. Die Laufzeiten der Elektrophoresen betrug 19-24 Stunden bei 350-400V (6°C). Die Bestimmung der Molekulargewichte erfolgte unter Verwendung folgender Eichproteine (Pharmacia, Erlangen): Thyroglobulin (669 kDa), Ferretin (440 kDa), Catalase (232 kDa), Lactatdehydrogenase (140 kDa), Rinder Serum Albumin (67 kDa),  $\alpha$ -Lactalbumin (14,2 kDa).

Vergleichende elektrophoretische Untersuchungen der Muskelextrakte und Hämolysate erfolgten ebenso in horizontalen 12 %igen Stärkegelelen. Es wurde ein kontinuierliches Tris/Citrat Puffersystem (pH 8,0) nach MCANDREW und MAJUMDAR (1983) verwandt. Die Laufzeit der elektrophoretischen Trennungen betrug 4-6 Stunden bei 160 V. Auch in diesem System wurden die jeweiligen Proben (Hämolysate, Muskelextrakte) entsprechend den nachzuweisenden Enzymsystemen in sehr unterschiedlichen Konzentrationen verwandt. Es wurden Gele einer Dimension von 18,5 x 15,5 x 1 cm eingesetzt. Nach Beendigung eines Laufes standen für anschließende Enzymnachweise somit 4-5 Kopien ein und desselben Geles zur Verfügung (Horizontalschnitte eines Geles).

### 2.4.6.1 Enzymnachweise

Nach elektrophoretischer Trennung wurden Gradienten- wie auch Stärkegele dreimal jeweils 10 Min. im entsprechenden Puffer gewaschen und anschließend mit den jeweiligen Enzymsubstraten und Koenzymen (falls vorhanden) inkubiert. Die Reaktionen erfolgten innerhalb von 20-90 Minuten. Im folgenden sind die entsprechenden Enzymnachweise nach MURPHY *et al.* (1990) aufgelistet. Im Ergebnisteil dieser Arbeit wird für die Beschreibung der jeweiligen Genorte und Allele die Nomenclatur von SHAKLEE *et al.* (1990) verwandt.

## Material & Methoden

---

### Enzymnachweise nach MURPHY *et al.* (1990):

#### Aspartat Aminotransferase (AAT)

5mg Pyridoxal-5-Phosphat  
20mg L-Cysteinsulfinic acid  
20mg  $\alpha$ -Ketoglutaric acid  
20mg PMS  
14mg MTT  
in 30 ml 0,2 M Tris/HCl (pH 8,6)

#### Alkohol Dehydrogenase (ADH)

5ml Ethanol  
14mg NAD  
10mg PMS  
6mg MTT  
in 30ml 0,2M Tris/HCl (pH 8,0)

#### Esterase (EST)

30mg  $\alpha$ -Naphthylacetat (in 1ml Aceton vorgelöst)  
150mg Fast Blue BB  
in 60ml 0,2 M Phosphatpuffer (pH 7,0)

#### Isocitrat Dehydrogenase (IDH)

6mg NADP  
100mg Isocitrat  
20mg MgCl<sub>2</sub>  
20mg PMS  
14mg MTT  
in 30ml 0,2M Tris/HCl (pH 8,0)

#### Lactat Dehydrogenase (LDH)

15mg NAD  
1ml Sodium-Lactat Lsg.  
20mg PMS  
14mg MTT  
in 30ml 0,2M Tris/HCl (pH 8,0)

#### Malat Dehydrogenase (MDH)

10mg NAD  
150mg L-Malic-acid  
14mg MTT  
20mg PMS  
in 30ml 0,2M Tris/HCl (pH 8,0)

#### Phosphogluco Isomerase (PGI)

4mg NADP  
20mg Fructose-6-phosphat  
75 $\mu$ l Glucose-6-Phosphat-Dehydrogenase (666U/ml in bidest)  
20mg MgCl<sub>2</sub>  
14mg MTT  
20mg PMS  
in 30ml 0,2M Tris/HCl (pH 8,0)

## Material & Methoden

---

### Phosphoglucose Mutase (PGM)

6mg NADP  
200mg Glucose-1-Phosphat  
75µl Glucose-6-Phosphat-Dehydrogenase (666U/ml in bidest)  
20mg MgCl<sub>2</sub>  
14mg MTT  
20mg PMS  
in 30ml 0,2M Tris/HCl (pH 8,0)

### Sorbitol Dehydrogenase (SDH)

187mg Sorbitol  
20mg MgCl<sub>2</sub>  
10mg NAD  
14mg MTT  
20mg PMS  
in 30ml 0,2 M Tris Citrat

### Superoxid Dismutase (SOD)

14mg MTT  
20mg PMS  
in 30 ml 0,2 M Tris/HCl (pH 9,0)

### Proteinfärbung (AP) - kein spezifischer Enzymnachweis

Stock Lsg: 1% Amidoschwarz in 1:5:5 (Eisessig, Metanol, A.bidest.)  
Färb. Lsg: 1:3 Stock mit 1:5:5 (Eisessig, Metanol, A.bidest)  
Entfärber : 1:5:5 (Eisessig, Metanol, A.bidest).

Abkürzungen siehe Abkürzungsverzeichnis

## 2.5 Molekularbiologische Untersuchungen

### 2.5.1 DNA Extraktion aus Muskelgewebe

Im Anschluss an einen Proteinase K Verdau des Muskelgewebes 50-100 mg wurden gesamt DNA Proben der einzelnen Individuen durch Phenol/Chloroform Extraktion isoliert (HILLIS *et al.* 1990).

### 2.5.2 Cytochrom-b Sequenzierungen

Acht verschiedenen *Orestias* Arten aus Peru, Bolivien und Chile wurde in diesem Teil der Studie untersucht. Die geographische Herkunft der einzelnen Populationen (vgl. Abbildung 11) und die Anzahl untersuchter Individuen sind in Tabelle 7 aufgelistet. Die Bestimmung der Arten erfolgte nach PARENTI (1984).

## Material & Methoden

### Tabelle 7

Anzahl und Herkunft der untersuchten Individuen einschließlich des Referenzmaterials aus GenBank. Die Abkürzungen der identifizierten Haplotypen, wie sie in der vorliegenden Studie Verwendung finden, sind ebenfalls angegeben.

Art	Lokalität	Nr: Probenorte	Haplotypen (Abkürzungen)	Anzahl untersuchter Individuen	GenBank Zugangsnummern
<i>O. agassii</i>	Punobucht; Peru	4	OTschud2	2	
			OAgapun7		
	Rio Isluga; Chile	8	OAgals11	2	
			HT10		
	Rio Collacagua; Chile	9	OAgacol5	3	
			OAgacol6		
			OAgacol19		
	Salar d'Huasco; Chile	10	OAgacol6	3	
			HT10		
<i>O. chungarensis</i>	Lago Chungara; Chile	5	OChunga11	3	
			OChunga12		
<i>O. parinacotensis</i>	Bofedale d'Parinacota; Chile	7	OChunga11	2	
<i>O. laucaensis</i>	Rio Lauca; Chile	6	OChunga12	3	
			OLauca17		
			HT10		
<i>O. ascotanensis</i>	Salar d'Ascotan; Chile	11	OAgacol6	1	
<i>O. tschudii</i>	Huatajata; Bolivien	2	OTschud2	2	
			OTschud3		
<i>O. luteus</i>	Villa Cacachi; Bolivien	1	HT10*	3	
	Punobucht; Peru	4	OLutPun9	6	
			HT10		
			OLutPun21		
			OLutPun22		
<i>O. ispi</i>	Punobucht; Peru	4	OIspPun20	1	
	Copacabana; Peru	3	OIspCop15	3	
			OIspCop16		
			OIspCop18		
GenBank Referenzen					
<i>O. agassii</i>	Titicacasee		OAgatit13	1	U06180
<i>O. luteus</i>			OLuteusTit14	1	U06191
<i>O. ispi</i>			OispiTit8	1	U06186
<i>Cyprinodon diabolus</i>	Death Valley, Kalifornien; USA			1	U06184
<i>Cyprinodon nevadensis</i>	Ash Meadows, Nevada; USA			1	U09107
<i>Floridichthys carpio</i>	Tampa Bay, Florida; USA			1	U06189
<i>Megupsilon aporus</i>	Aquarienstamm; Mexico			1	U06192
<i>Cualac tessellatus</i>	San Luis Potosi; Mexico			1	U06182
<i>Jordanella pulchra</i>	Yucatan; Mexico			1	U06188
<i>Kosswigichthys asquamatus</i>	Aquarienstamm; vermutl. Türkei			1	U06190
<i>Aphanius chantrei</i>	vermutl. Türkei			1	U06193
<i>Aphanius iberus</i>	Alicante; Spanien			1	AF299290
<i>Cynolebias costai</i>	vermutl. Brasilien			1	AF002461
<i>Cynolebias antenori</i>	vermutl. Brasilien			1	U73298
<i>Roloffia maeseni</i>	Aquarienstamm;vermutl. Westafrika			1	AF000712
<i>Roloffia viride</i>	Aquarienstamm;vermutl. Westafrika			1	AF000715
<i>Rivulus violaceus</i>	Aquarienstamm;vermutl. Brasilien			1	AF002505

### 2.5.2.1 Amplifikation von Cytochrom-b Fragmenten

Cytochrom-b Fragmente (307 bp) wurden unter Verwendung spezifischer Primer amplifiziert: H15149 (5'- CCC CTC AGA ATG ATA TTT GTC CTC A - 3'); L14841 (5'- CCA TCC AAC ATC TCA GCA TGA TGA A - 3') (KOCHER *et al.*, 1989). Die PCR Reaktionen wurden in 50µl Ansätzen folgender Zusammensetzung durchgeführt:

1x Reaktionspuffer (Proof *Sprinter* kit, Hybaid), 3.5 mM MgCl<sub>2</sub>, 1.2 µM jedes Primers, etwa 40-90 ng Gesamt-DNA, 0.4 mM jedes dNTP's (dNTP-Mix, Hybaid) und 1.5 Einheiten Tag/Pwo Polymerase Mix (Proof *Sprinter*, Hybaid). Folgendes PCR Profil wurde verwandt:

1. 94°C/2 Min. (1 Zyklus); 2. 94°C/20 Sek.; 56°C/90 Sek.; 72°C/60 Sek. (35 Zyklen); 3. 72°C/15 Min. (1 Zyklus). Die so amplifizierten PCR Produkte wurden anschließend elektrophoretisch gereinigt (1,5% QualexGold Agarosegel (Hybaid); GFX PCR Gelextraktion Kit (Amersham Pharmacia Biotech Inc)). Die isolierten doppelsträngigen mtDNA Produkte wurden direkt im Cycle-Sequencing eingesetzt (BigDye Terminator Cycle-Sequencing Mix; Applied Biosystems). Das Cycle-Sequencing erfolgte in 20 µl Ansätzen: 3 µl BigDye, 5µl 2.5x Puffer (Applied Biosystems), 10 µl der amplifizierten Cytochrom-b Fragmente (200-350 ng) und 2 µl Primer (1 µM). Es wurde folgendes Reaktionsprofil gewählt: 96°C/30 Sek.; 55°C/15 Sek.; 60°C/4 Min. (30 Zyklen). Nach Entfernung überschüssiger fluoreszenzmarkierter Nukleotide (DyeEx, Qiagen) wurden die Cycle-Sequencing Produkte denaturiert und die Proben automatisch sequenziert (ABI Prims 377 (Applied Biosystems)).

Die auf diese Weise erhaltenen Sequenzen wurden visuell überprüft und „aligned“ (Bio Edit Version 5.0.9 (HALL 1999)). Auch die Alignments wurden im Anschluss visuell überprüft und manuell optimiert. Basisstatistiken sowie genetische Distanzberechnungen erfolgten mit Hilfe der Programme MEGA2 Version 2.1 (KUMAR *et al.* 2001) und PAUP 4.0b.8a (SWOFFORD 1998). Standardabweichungen der genetischen Distanzen wurden über Bootstrapping Verfahren ermittelt. Sequenzsättigungseffekte wurden unter der Verwendung des Programms DAMBE Version 4.0.75 (XIA & XIE, 2001) analysiert.

Phylogenetische Analysen der Sequenzdaten wurden mit MEGA2 Version 2.1 (KUMAR *et al.* 2001) und PAUP 4.0b.8a (SWOFFORD 1998) durchgeführt. Phenetische Analysen basierten auf unkorrigierten der genetischen Distanzabschätzungen (KIMURA 1980), auf korrigierten genetischen Distanzen nach TAMURA & NEI (1993) sowie auf unkorrigierten p-Distanzen. Diese Distanzabschätzungen wurden ausschließlich in Neighbor-Joining

## Material & Methoden

---

(SAITOU & NEI, 1987) sowie Minimum-Evolution Analysen phylogenetisch untersucht. Signifikanztests der erhaltenen Phylogenien umfassten 1000 Replikate des jeweiligen Datensatzes. Phylogenetische Rekonstruktionen unter Verwendung des Maximum-Parsimony Algorithmus wurden mit Hilfe der heuristischen Suchoption des Programms PAUP 4.0b.8a (SWOFFORD 1998) durchgeführt. Es wurde die beschleunigte Transformationsoption gewählt. Insertionen bzw. Deletionen wurden entweder als Transversionen gewertet oder nicht berücksichtigt. Die resultierenden Topologien wurden ebenfalls mit Hilfe des Bootstrapping-Verfahrens (1000 Replikate) getestet. In Maximum-Likelihood Analysen (PAUP 4.0b.8a; SWOFFORD 1998) wurde das HKY85 Modell (HASEGAWA *et al.* 1985) gewählt. Optimale Transitions/Transversions Verhältnisse sowie Basenfrequenzen, und Heterogenitäten der jeweiligen Sequenzpositionen wurden zuvor berechnet und als Modell-Parameter der Analysen verwandt. Das Bootstrapping-Verfahren der Maximum-Likelihood Analysen basiert auf 500 Replikaten.

Referenz- und Außengruppenvergleiche wurden unter Verwendung publizierter Cytochrom-b Sequenzen von *Orestias agassii*, *Orestias luteus* und *Orestias ispi* (GenBank Zugangsnummern: U06180; U06186; U06191) und potentiell nächstverwandter Taxa durchgeführt. Cytochrom-b Sequenzen der folgenden Cyprinodontiformes wurden in die Analysen einbezogen: Nord- und zentralamerikanische Sequenzdaten von *Cyprinodon diabolus* (GenBank U06184) und *Cyprinodon nevadensis* (GenBank 09107), sowie *Floridichthys carpio* (GenBank U06189), *Megupsilon aporus* (GenBank U06192), *Cualac tessellatus* (GenBank U06182) und *Jordanella pulchra* (GenBank U06188). Außerdem wurden aus dem mediterranen und nahöstlichen Verbreitungsgebiet der Cyprinodontidae Sequenzen von *Kosswigichthys asquamatus* (GenBank U06190), *Aphanius chantrei* (GenBank U06193) und *Aphanius iberus* (GenBank AF299290) verwendet. Südamerikanische Arten: *Cynolebias costai* (GenBank AF002461), *Cynolebias antenori* (GenBank U73298) und *Rivulus violaceus* (GenBank UAF002505). Afrikanische Arten: *Roloffia maeseni* (GenBank AF000712) und *Roloffia viridae* (GenBank AF000715).

### 2.5.3 Kontrollregions-Sequenzierungen

Material von acht verschiedenen *Orestias* Arten aus Peru, Bolivien und Chile wurde in diesem Teil der Studie untersucht. Die geographische Herkunft der Populationen (vgl. Abbildung 11) und die Anzahl untersuchter Individuen sind in Tabelle 8 aufgelistet.

Variationen der ersten hypervariablen Region der Kontrollregion wurden ebenfalls mit Hilfe der PCR und anschließender direkter automatischer Sequenzierung der amplifizierten Produkte untersucht. Die Kontrollregions-Fragmente (383-385 bp) wurden unter Verwendung spezifischer Primer (Falk *et al.*, im Druck) amplifiziert: H-Smel (5'-AGGAACCAGATGCCAGGAATA-3') und L-Smel (5'-TTACCCCTAACTCCCAAAGCT-3').

Die PCR-Ansätze, PCR-Profile sowie alle weiteren Vorgehensweisen zur Sequenzierung von Kontrollregions-Fragmenten entsprechen den zuvor bereits dargestellten Angaben (Cytochrom-b Sequenzierungen). Dies gilt ebenso für die Analysen der Sequenzdaten sowie alle phylogenetischen Rekonstruktionen. Die Sequenzen der ersten hypervariablen Region der Kontrollregion wurden anschließend in GenBank abgelegt: AF542395-AF542416.

Referenz- und Außengruppenvergleiche wurden unter Verwendung publizierter Kontrollregions-Sequenzen von 11 verwandten *Orestias* Arten durchgeführt (GenBank: U06067; U93132; U93133; U93134; U93138; U93142; U93145; U93147; U93149; U93152; U93153; U93154; U93155; U93156; U93159).



## Material & Methoden

### Tabelle 8

Anzahl und Herkunft der untersuchten Individuen einschließlich des Referenzmaterials aus GenBank. Die Abkürzungen der identifizierten Haplotypen, wie sie in der vorliegenden Studie Verwendung finden sind ebenfalls angegeben.

Art	Lokalität	Nr: Probenorte	Haplotypen (Abkürzungen)	Anzahl untersuchter Individuen	GenBank Zugangsnummern
<i>O. agassii</i>	Punobucht; Peru	4	OAgPun11	3	AF542405
	Rio Isluga; Chile	8	OLaucae4	9	AF542398
			HT22		AF542416
	Rio Collacagua; Chile	9	OAgCol6	6	AF542400
Salar d'Huasco; Chile	10	OAgCol7	3	AF542401	
		OAgHua5		AF542399	
<i>O. chungarensis</i>	Lago Chungara; Chile	5	OChunga1	6	AF542395
			OLaucae4		AF542398
<i>O. parinacotensis</i>	Bofedale d'Parinacota; Chile	7	OParina2	9	AF542396
			OParina3		AF542397
			OLaucae4		AF542398
<i>O. laucaensis</i>	Rio Lauca; Chile	6	OLaucae4	7	AF542398
			HT22		AF542416
<i>O. ascotanensis</i>	Salar d'Ascotan	11	OAscota8	1	AF542402
<i>O. tschudii</i>	Huatajata; Bolivien	2	OTschud9	6	AF542403
			OTschud10		AF542404
			OAgPun11		AF542405
			HT22		AF542416
<i>O. luteus</i>	Villa Cacachi; Bolivien	1	OLutCac12	6	AF542406
			OLutCac13		AF542407
			HT22		AF542416
	Punobucht; Peru	4	OLutPun14	5	AF542408
			OLutPun15		AF542409
			OLutPun16		AF542410
<i>O. ispi</i>	Punobucht; Peru	4	HT22	4	AF542416
			OIsPun17		AF542411
			OIsPun18		AF542412
			OIsPun19		AF542413
Copacabana; Peru	3	HT22	2	AF542416	
		OIsCop20		AF542414	
		OIsCop21		AF542415	

#### References from GenBank

<i>O. ascotanensis</i>	Salar d'Ascotan	OAscota24	1	U93132
		OAscota25	1	U93133
<i>O. agassii</i>	Titicacasee	OAgTit23	1	U06067
<i>O. imarpe</i>		OImarpe26	1	U93147
		OImarpe27	1	U93144
		OImarpe28	1	U93145
<i>O. crawfordii</i>		OCrawfo29	1	U93134
<i>O. gilsoni</i>		OGilson30	1	U93138
<i>O. pentlandii</i>		OPentla31	1	U93155
<i>O. taquiri</i>		OTaquir32	1	U93159
<i>O. mooni</i>		OMooni33	1	U93154

### 3. Ergebnisse

#### 3.1 Morphologische Untersuchungen

In einer ersten Analyse wurden die für die Taxonomie und Systematik innerhalb des Genus *Orestias* wesentlichen morphometrischen und meristischen Daten aufgenommen. Sie wurden nun zunächst mit Methoden der univariaten Statistik beschrieben und anschließend mittels Diskriminanzanalysen (FISHER 1936, TATSUOKA 1971) sowie Hauptkomponentenanalysen nach HUMPHRIES *et al.* (1981), und weiterentwickelt nach BOOKSTEIN *et al.* (1985) analysiert.

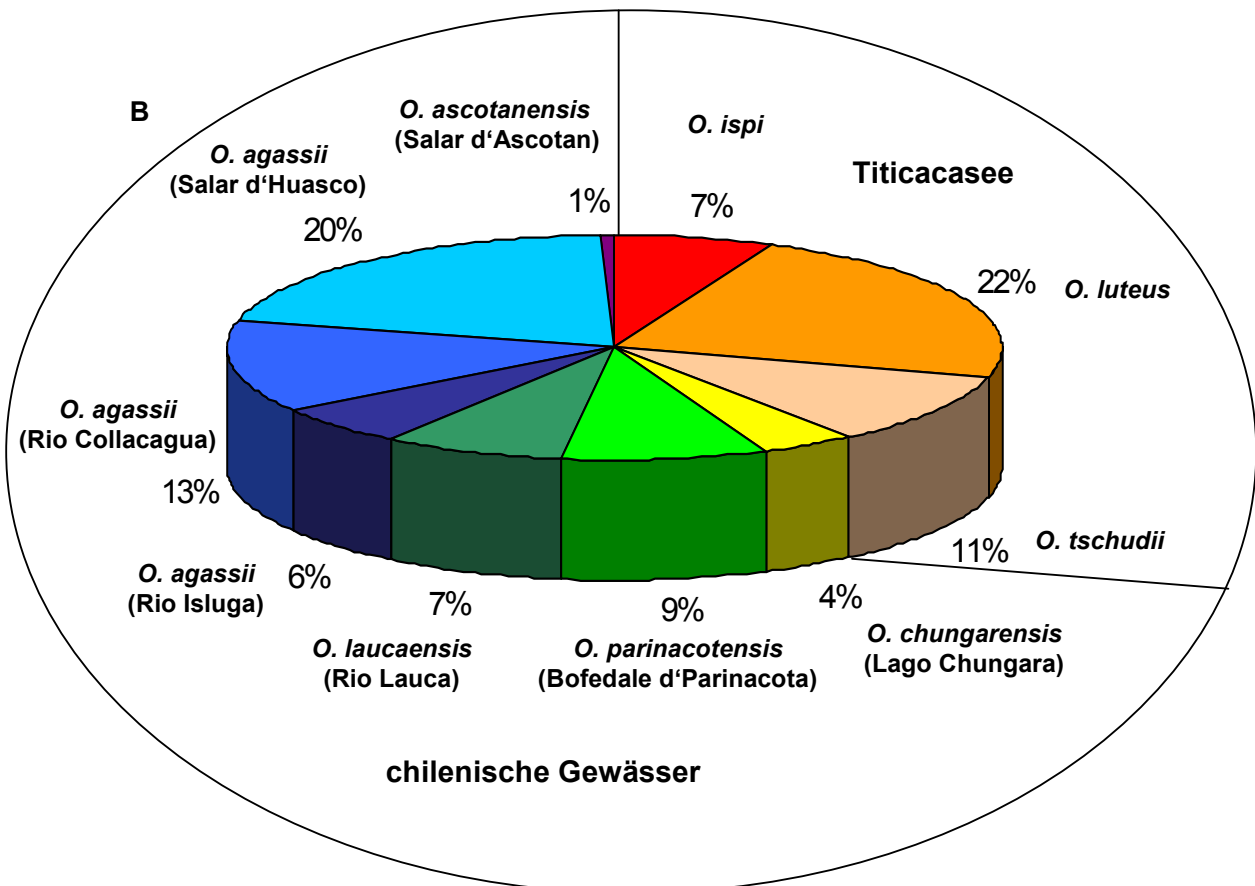
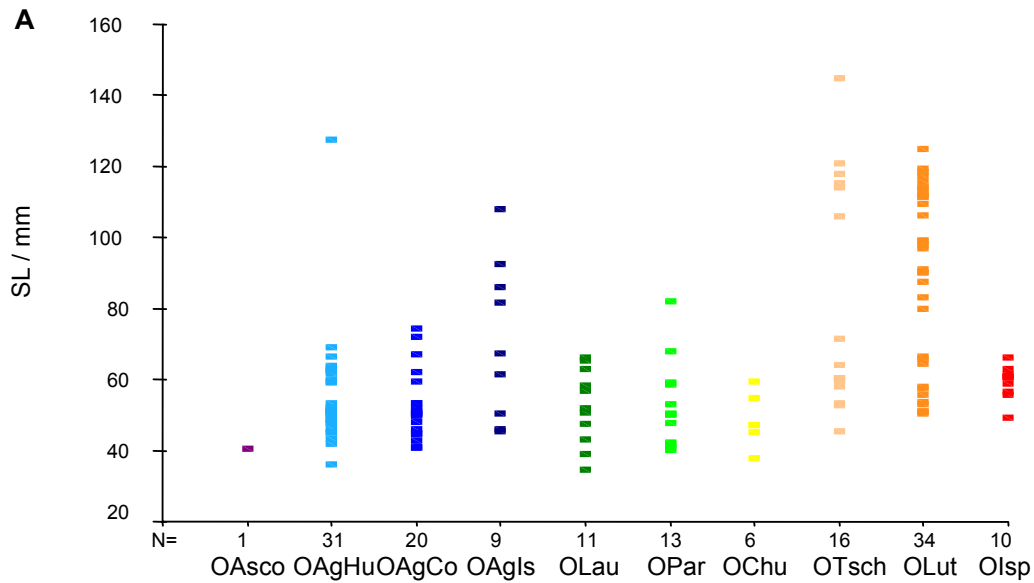
##### 3.1.1 Darstellung und Charakterisierung der Basisdaten

Wie in Abbildung 14 dargestellt beinhaltet das Material Tiere mit einer Standardlänge (SL) zwischen 35 mm und 150 mm. Die Anteile der Populationen am Gesamtmaterial sowie die Größenklassenverteilung zwischen den Populationen ist erwartungsgemäß unterschiedlich. Insbesondere die Populationen von *O. tschudii* und *O. luteus* aus dem Titicacasee weisen einen hohen Anteil vergleichsweise großer Tiere auf ( $> 100$  mm SL). In einzelnen chilenischen Populationen von *O. agassii* (Salar d'Huasco und Rio Isluga) kommen ebenfalls vereinzelt Tiere vor, die eine Standardlänge von 100 mm überschreiten. Die Mehrzahl aller Tiere im Gesamtmaterial und insbesondere innerhalb der im Mittelpunkt der Analyse stehenden chilenischen *Orestias* Taxa (*O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. parinacotensis*, *O. laucaensis*, *O. ascotanensis*) misst zwischen 40 mm und 80 mm (SL). Die Normalverteilung der Messwerte sowie deren Korrelation mit der Standardlänge der Tiere wurde im Rahmen eines Kolmogorov Smirnov Tests sowie einer Korrelationsanalyse untersucht. Im Ergebnis zeigt sich, dass die Mehrzahl der morphometrischen Charakteristika linear mit der Größe der Tiere korreliert ist ( $p < 0,01$ ), während die meristischen Daten diese Korrelation erwartungsgemäß nicht aufweisen ( $p > 0,05$ ). Abbildung 15 verdeutlicht exemplarisch diesen Zusammenhang anhand einer ausgewählten morphometrischen und einer meristischen Variable. In Tabelle A4 im Anhang sind die jeweiligen Regressionskoeffizienten ( $R^2$ ) für die Korrelation der morphometrischen Variablen mit der SL angegeben. Hinsichtlich der Stichproben kann außerdem von einer Normalverteilung für die Variablen innerhalb der einzelnen Populationen ausgegangen werden ( $p > 0,05$ ). Die Signifikanz (2-seitig) im Kolmogorov Smirnov Test liegt für die einzelnen Populationen zwischen  $p = 0,11$  (*O. agassii*; Salar d'Huasco) und  $p = 0,92$  (*O. parinacotensis*; Bofedale d'Parinacota).

Abbildung 14

**A:** Größenklassenverteilung (SL) für jede Population: OASco (*O. ascotanensis*, Lago d'Ascotan, Chile); OAGHu (*O. agassii*, Salar d'Huasco, Chile); OAGCo (*O. agassii* (Rio Collacagua, Chile); OAGIs (*O. agassii*, Rio Isluga, Chile); OLaU (*O. laucaensis*, Rio Lauca, Chile); OPar (*O. parinacotensis*, Bofedale d'Parinacota, Chile). OChu (*O. chungarensis*, Lago Chungara, Chile); OTsch (*O. tschudii*, Titicacasee, Bolivien); OLut (*O. luteus* (Titicacasee, Bolivien); OIsp (*O. ispi*, Titicacasee, Peru);

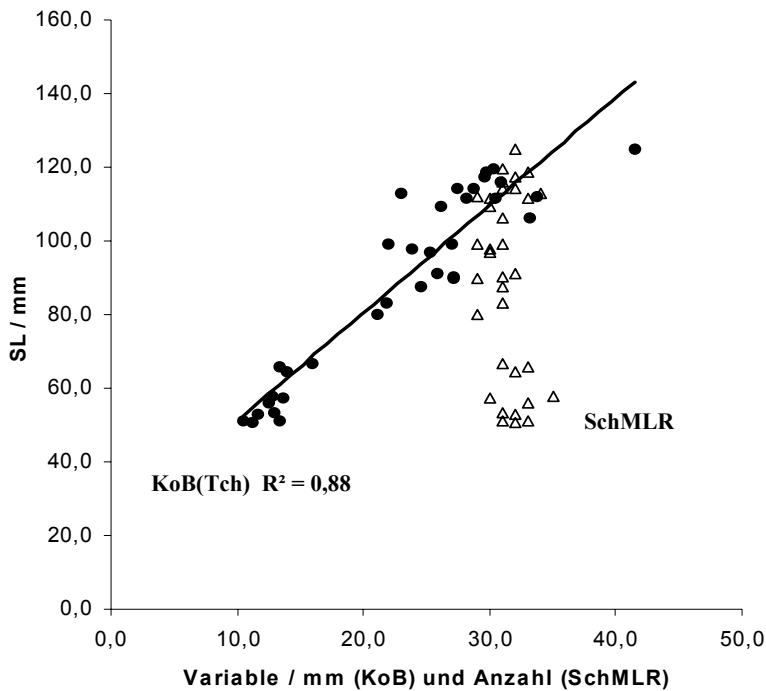
**B:** Die relativen Anteile der Populationen am Gesamtmaterial (n=151) und Herkunft der Populationen (Titicacasee, chilenische Gewässer).



## Ergebnisse

### Abbildung 15

Ergebnisse einer Korrelationsanalyse zur Untersuchung der Abhängigkeit der morphometrischen und meristischen Variablen von der Standardlänge (SL), exemplarisch dargestellt für die *O. luteus* Population (n=34) aus dem Titicacasee. Die ausgewählte meristische Variable „Kopfbreite sensu Tchernavin“ (KoB) zeigt eine starke Größenabhängigkeit ( $R^2 = 0,88$ ) (schwarze Punkte). Die meristische Variable „Schuppen in der mittleren Längsreihe (SchMLR) zeigt diese Abhängigkeit nicht (weiße Dreiecke). Die Bestimmtheitsmaße ( $R^2$ ) aller Variablen für alle Populationen sind im Anhang zu dieser Studie gegeben (Tabelle A4).

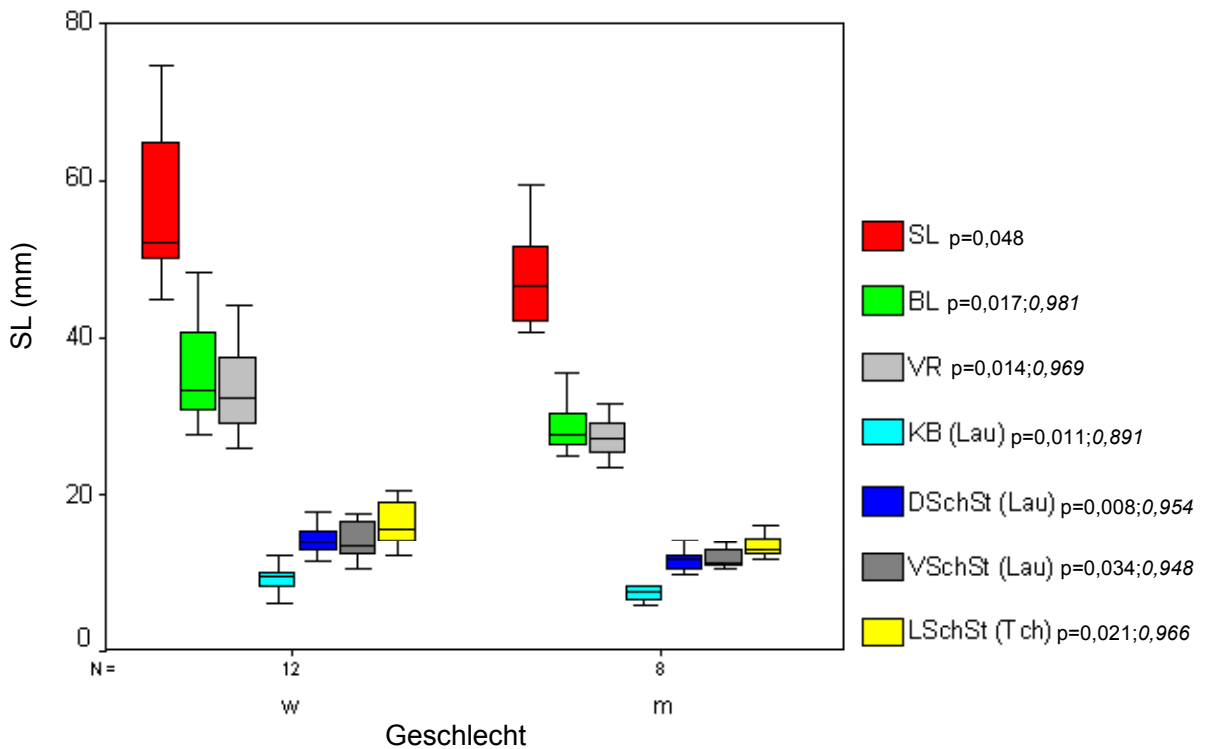


Es konnten weiterhin keine sexuellen Dimorphismen statistisch signifikante Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zwischen den Geschlechtern innerhalb der einzelnen Taxa im Rahmen einer Varianzanalyse (ANOVA) festgestellt werden, die nicht durch ein hohes Maß an Korrelation der jeweiligen Variablen mit der SL der Tiere erklärt würden. Bei den drei *O. agassii* Populationen (Rio Isluga, Rio Collacagua, Salar d'Huasco), innerhalb derer ausschließlich geschlechtsspezifische Unterschiede in einzelnen Variablen durch

die Varianzanalyse angezeigt wurden, konnte gleichzeitig ein wesentlicher geschlechtsspezifischer Unterschied hinsichtlich der Größenzusammensetzung nachgewiesen werden. Die weiblichen Tiere in jeder Population sind signifikant größer als die männlichen Tiere ( $p = 0,089$ ;  $0,048$ ;  $0,078$ ). Abbildung 16 verdeutlicht diesen Zusammenhang am Beispiel der *O. agassii* Population aus dem Rio Collacagua (Chile). Sieben morphometrische Merkmale zeigen in der Varianzanalyse (ANOVA) signifikante geschlechtsspezifische Unterschiede ( $p < 0,05$ ). In keiner weiteren Population einschließlich der Außengruppentaxa (*O. luteus*, *O. ispi*, *O. tshudii*) konnten Sexualdimorphismen in Bezug auf eine oder mehrere Variable nachgewiesen werden. Von *O. ispi* lag allerdings ausschließlich weibliches Material vor.

### Abbildung 16

Exemplarisch dargestellt sind die Ergebnisse einer Varianzanalyse (ANOVA) sowie einer Korrelationsanalyse (Pearson) zu geschlechtsspezifischen Unterschieden innerhalb einer *O. agassii* Population (Rio Collacagua)  $n=20$ . Die Signifikanzniveaus ( $p$ ) der Varianzanalyse sowie die Koeffizienten der Korrelationsanalyse (kursiv) für sieben morphometrische Variable sind angegeben. Standardlänge (SL); Bauchlänge (BL); Länge des vorderen Rückenbereiches (VR); Körperbreite sensu Lauzanne (KB(Lau)); dorsale Schwanzstiellänge sensu Lauzanne (DSchSt(Lau)); ventrale Schwanzstiellänge sensu Lauzanne (VSchSt(Lau)); Länge des Schwanzstiels sensu Tchernavin (LSchSt(Tch)). Das Signifikanzniveau der Korrelationsanalyse liegt für jeden Wert bei  $p < 0,001$ .



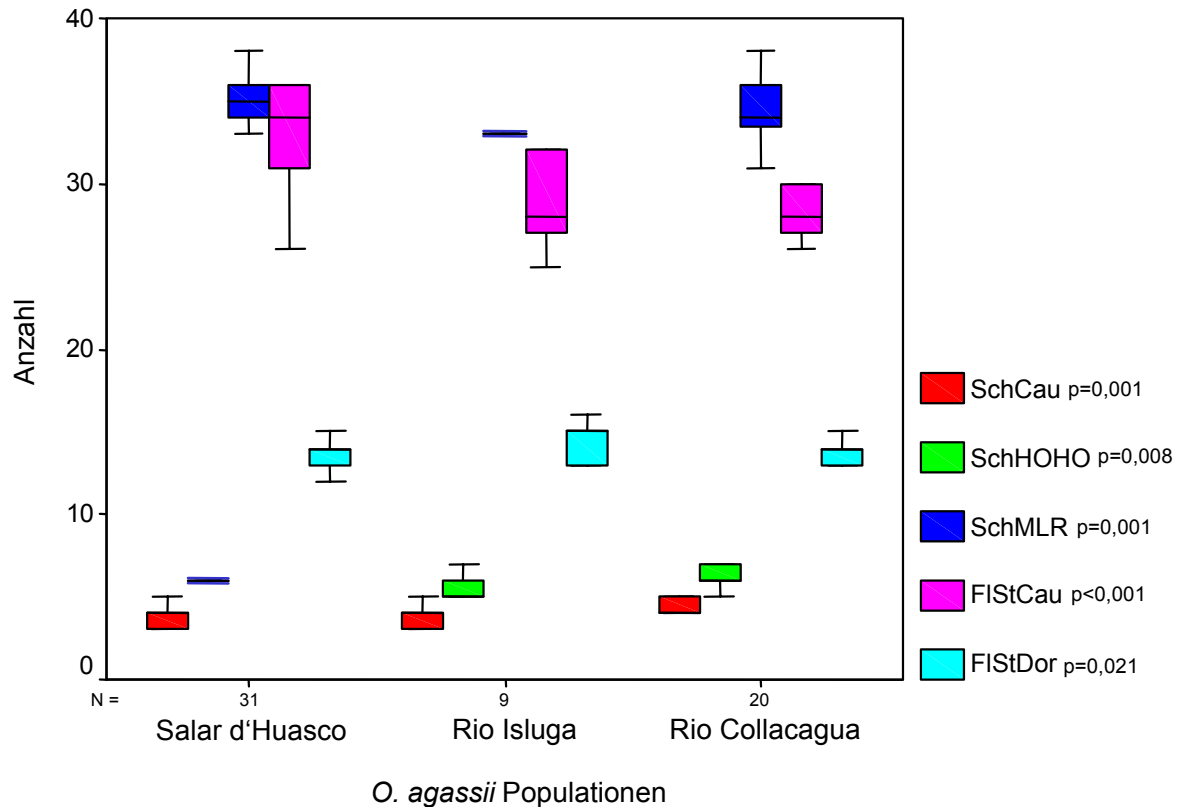
### 3.1.2 Darstellung und Charakterisierung der meristischen Variablen

Die taxonspezifische Untersuchung der meristischen Variablen erfolgte im Rahmen einer einfaktoriellen Varianzanalyse (ANOVA). Ein Vergleich der drei *O. agassii* Populationen (Rio Collacagua, Rio Isluga, Salar d'Huasco) weist für fünf meristische Merkmale signifikante Unterschiede auf (Abbildung 17). Diese Befunde betreffen die Anzahl der Flossenstrahlen in der Caudalis (FISStCau), die Anzahl der Flossenstrahlen in der Dorsalis (FISStDo), die Schuppenzahlen auf der Caudalis (SchCau) und die Schuppenzahlen von Hinterrand der Orbita zum Hinterrand der Operculums (SchHoHo) sowie die Schuppen in der mittleren Längsreihe (SchMLR). Trotz des hohen Signifikanzniveaus liegen die hier dargestellten meristischen Differenzen im Bereich der in der Literatur angegebenen Gesamtvariabilität der Art *O. agassii* (TCHERNAVIN 1944, LAUZANNE 1982, PARENTI 1984).

## Ergebnisse

**Abbildung 17**

Dargestellt sind die Ergebnisse einer Varianzanalyse (ANOVA) zu Unterschieden zwischen drei *O. agassii* Populationen (Rio Collacagua, Rio Isluga, Salar d'Huasco; n = 60 ) in Bezug auf insgesamt neun meristische Variable. Fünf meristische Variable zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Populationen ( $p < 0,05$ ): Schuppenanzahl auf der Caudalis (SchCau); Schuppenanzahl vom Hinterrand der Orbita bis zum Hinterrand des Operculums (SchHoHo); Schuppenanzahl in der mittleren Längsreihe (SchMLR); Flossenstrahlanzahl in der Caudalis (F1StCau); Flossenstrahlanzahl in der Dorsalis (F1StDor). Die Signifikanzniveaus ( $p$ ) sind für jede Variable angegeben. Die Verteilung aller Variablen liegt im Bereich der für die Art *O. agassii* in der Literatur angegebenen Varianzbreite (Tchernavin 1944, Lauzanne 1982, Parenti 1984).

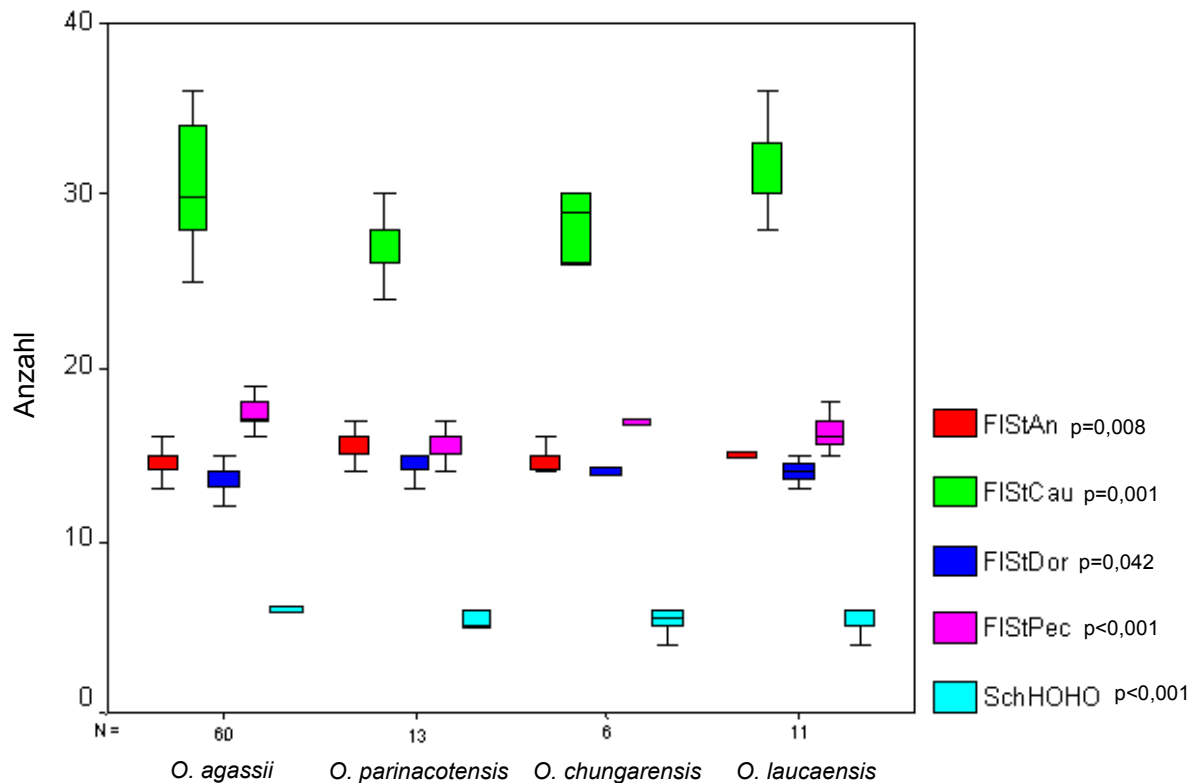


Identische Ergebnisse konnten in Varianzanalysen aller chilenischen *Orestias* Taxa erzielt werden. Fünf meristische Variable weisen zwar signifikante Unterschiede zwischen *O. agassii* und den übrigen chilenischen Taxa *O. chungarensis*, *O. laucaensis* und *O. parinacotensis* auf (Abbildung 18), die sich jedoch nicht voneinander differenzieren ließen. Diese Befunde betreffen insbesondere die Flossenstrahlzahlen (Analis, Caudalis, Dorsalis und Pectoralis) sowie die Schuppenzahlen vom Hinterrand der Orbita bis zum Operculum (SchHoHo). Aller Varianzunterschiede zum Trotz liegen jedoch auch diese Differenzen zwischen den meristischen Variablen im Bereich des für die Art *O. agassii* in der Literatur angegebenen Varianzrahmens. Das Einzeltier der Art *O. ascotanensis* lag in allen Variablen ebenfalls im Varianzbereich von *O. agassii*. Das Ergebnis der Varianzanalysen von *O. agassii* und *O. tschudii* zeigt ebenfalls keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Arten in Bezug auf die neun erhobenen meristischen Merkmale.

## Ergebnisse

### Abbildung 18

Dargestellt sind die Ergebnisse einer Varianzanalyse (ANOVA) zu Unterschieden zwischen drei chilenischen *O. agassii* Populationen (Rio Collacagua, Rio Isluga, Salar d'Huasco) und drei chilenischen *Orestias* Arten (*O. parinacotensis*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*) in Bezug auf insgesamt neun meristische Variable. Fünf meristische Variable zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Taxa ( $p < 0,05$ ): Flossenstrahlenanzahl in der Analis (FIStAn); Flossenstrahlenanzahl in der Caudalis (FIStCau); Flossenstrahlenanzahl in der Dorsalis (FIStDor); Flossenstrahlenanzahl in der Pectoralis (FIStPec); Schuppenanzahl vom Hinterrand der Orbita bis zum Hinterrand des Operculums (SchHoHo). Die Signifikanzniveaus ( $p$ ) sind für jede Variable angegeben. Die Verteilung aller Variablen liegt im Bereich der für die Art *O. agassii* in der Literatur angegebenen Varianzbreite (Tchernavin 1944, Lauzanne 1982, Parenti 1984).



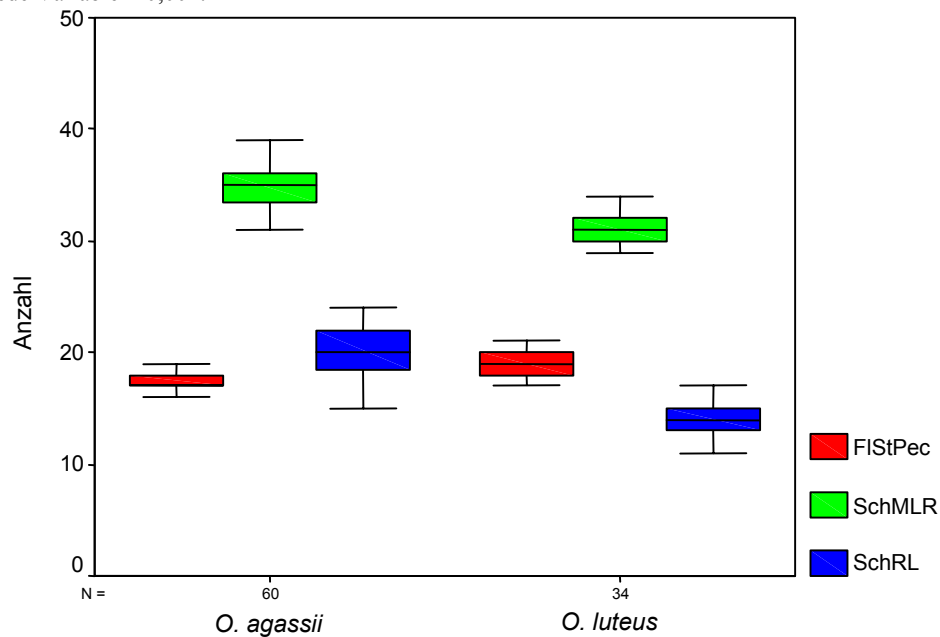
Im Gegensatz zu *O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*, *O. parinacotensis* und *O. ascotanensis*, lässt sich *O. luteus* klar von diesen Taxa differenzieren. Drei meristische Merkmale zeigen diesen Befund (Abbildung 19) auf hohem Signifikanzniveau ( $p < 0,001$ ). Zunächst verfügt *O. luteus* über eine erhöhte Anzahl an Pectoralflossenstrahlen (17-21). Außerdem grenzt sich *O. luteus* durch eine reduzierte Anzahl an Schuppen in der mittleren Längsreihe (29-35) gegenüber den übrigen Taxa ab und verfügt zusätzlich nur über 11-18 Schuppen in der Rückenlinie (*O. agassii* 15-24). Die Ergebnisse eines zusätzlichen Außengruppenvergleichs mit *O. ispi* (Titicacasee) aus dem „Cuvieri Komplex“ (Parenti 1984) zeigen, (Abbildung 20), dass sich die beiden Arten der Außengruppe (*O. luteus* und *O. ispi*) ebenfalls anhand der oben angeführten Merkmale identifizieren lassen. *O. ispi* verfügt im Vergleich zu *O. agassii* und *O. luteus* über eine reduzierte Zahl an Pectoralflossenstrahlen (14-17) sowie über eine erhöhte Zahl an Schuppen in der mittleren Längsreihe (41-48) und in der Rückenlinie (23-30). Basierend auf den Varianzanalysen der meristischen Variablen

## Ergebnisse

lassen sich somit ausschließlich drei „Taxa“ voneinander differenzieren: 1. *O. ispi*, 2. *O. luteus* und 3. *O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*, *O. parinacotensis*, *O. tschudii*.

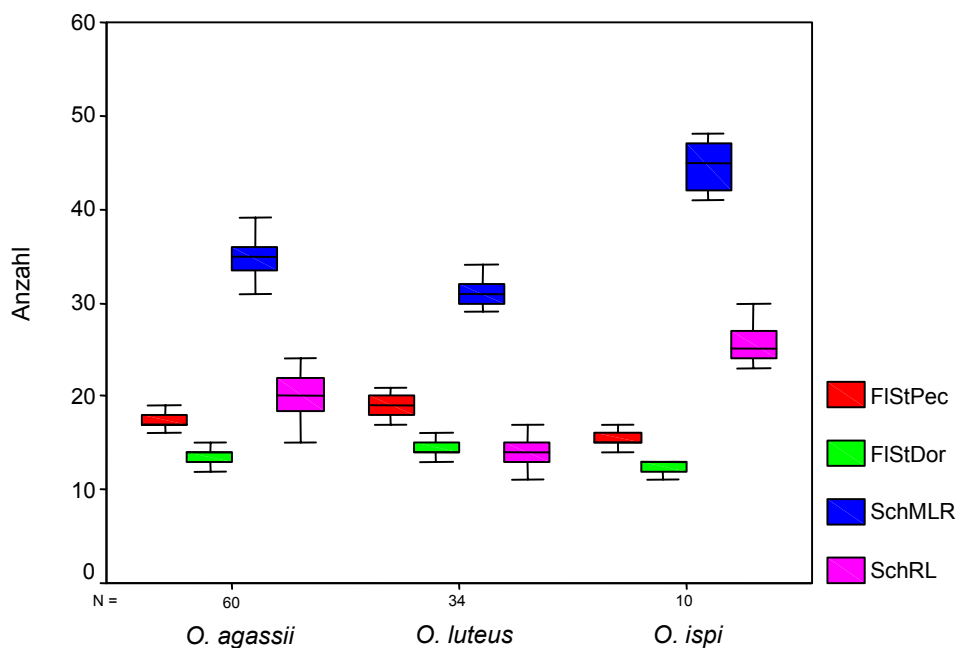
**Abbildung 19**

Dargestellt sind die Ergebnisse einer Varianzanalyse (ANOVA) zu Unterschieden zwischen drei *O. agassii* Populationen (Rio Collacagua, Rio Isluga, Salar d’Huasco, n = 60 ) und einer *O. luteus* Population (Titicacasee, n = 34) in Bezug auf insgesamt neun meristische Variable. Drei meristische Variable zeigen hochsignifikante Unterschiede zwischen den Taxa. Flossenstrahlenanzahl in der Pectoralis (FIStPec); Schuppenanzahl in der mittleren Längsreihe (SchMLR); Schuppenanzahl in der Rückenlinie (SchRL). Das Signifikanzniveau (p) ist für jede Variable < 0,001.



**Abbildung 20**

Dargestellt sind die Ergebnisse einer Varianzanalyse (ANOVA) zu Unterschieden zwischen drei *O. agassii* Population (Rio Collacagua, Rio Isluga, Salar d’Huasco, n = 60 ), *O. luteus* (Titicacasee, n = 34) sowie *O. ispi* (Titicacasee, n = 10) in Bezug insgesamt neun meristische Variable. Vier meristische Variable zeigen hochsignifikante Unterschiede zwischen den Taxa. Das Signifikanzniveau (p) ist für jede Variable < 0,001. Flossenstrahlenanzahl in der Pectoralis (FIStPec); Flossenstrahlenanzahl in der Dorsalis (FIStDor); Schuppenanzahl in der mittleren Längsreihe (SchMLR); Schuppenanzahl in der Rückenlinie (SchRL).





### 3.1.3 Darstellung und Charakterisierung der morphometrischen Variablen

Die Ergebnisse der Varianzanalyse der morphometrischen Daten zeigen zunächst keine signifikanten Unterschiede zwischen den drei *O. agassii* Populationen und den chilenischen *Orestias* Arten (*O. chungarensis*, *O. laucaensis*, *O. parinacotensis*). Aber schon der Vergleich mit *O. tschudii* weist der Mehrzahl der Variablen hochsignifikante ( $p < 0,001$ ) Varianzunterschiede zu. Diese sind jedoch, wie schon eingangs erwähnt, ausschließlich auf Größenunterschiede (TL / SL) zwischen den Individuen der Populationen zurückzuführen und daher nicht ohne Vorbehalte aussagekräftig.

Im Vorwege der Diskriminanzanalysen sowie der Hauptkomponentenanalysen wurde daher eine log. transformierte (linearisierte) Datenmatrix auf der Basis der Messdaten erstellt um den Einfluss derartiger Wachstumsverschiebungen (Größendifferenzen) zu reduzieren (siehe Tabelle A3 im Anhang zu dieser Studie).

### 3.1.4 Diskriminanzanalysen

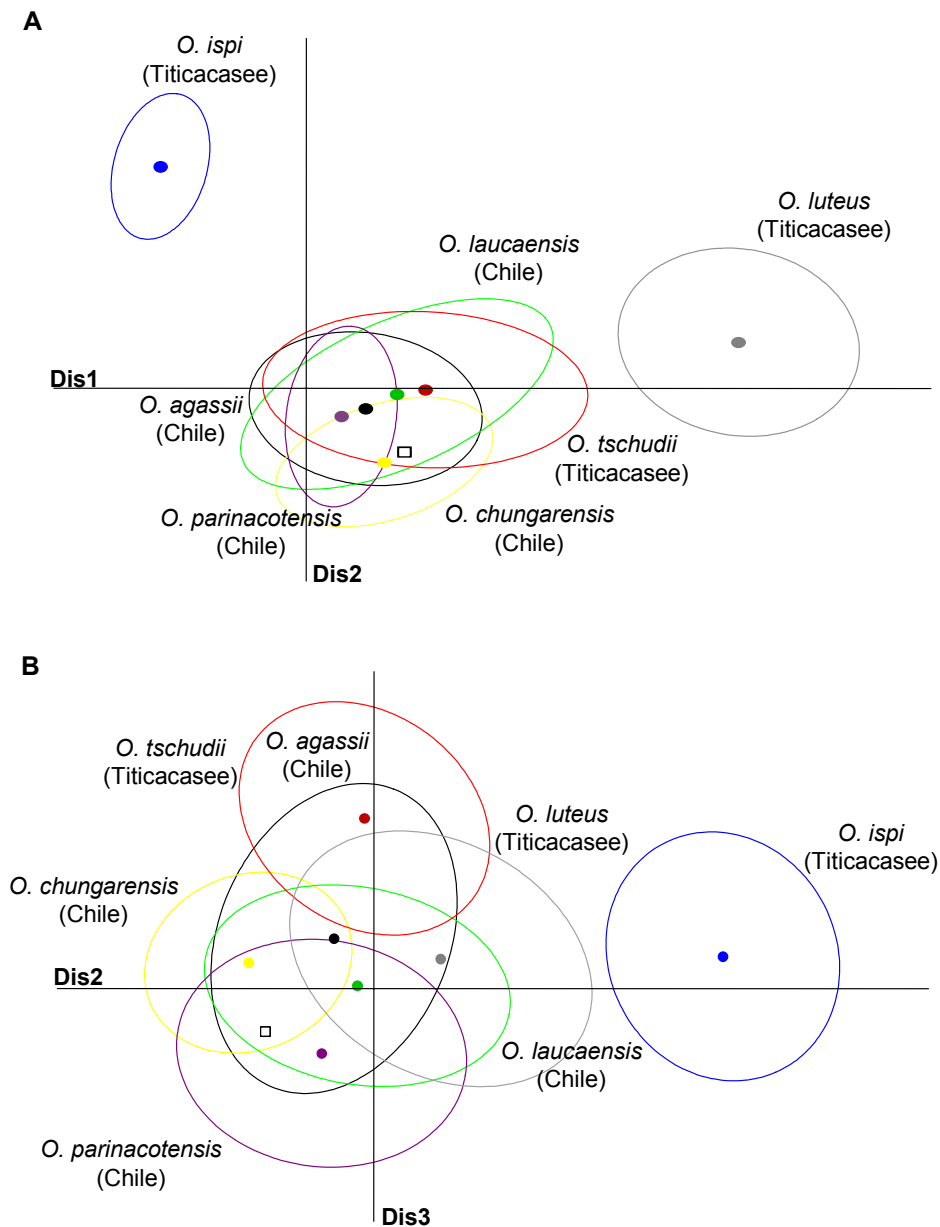
Die aus 33 log-transformierten Messungen an 151 Tieren gebildeten Diskriminanzfunktionswerte lassen sich graphisch wie in Abbildung 21 gezeigt darstellen. Die drei Populationen der Art *O. agassii* wurden aufgrund ihrer übereinstimmenden Charakteristika zusammengefasst. Im Ergebnis lassen sich sowohl *O. luteus* als auch *O. ispi* klar von allen übrigen Taxa trennen. *O. luteus* lässt sich insbesondere anhand der ersten Diskriminanzfunktion unterscheiden, *O. ispi* dagegen vor allem anhand der ersten und zweiten Diskriminanzfunktion. Die Trennung der Art *O. ispi* von allen übrigen *Orestias* Taxa ist auch im zweidimensionalen Plot der zweiten gegen die dritte Diskriminanzfunktion gegeben (siehe Abbildung 21 B). *O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*, *O. parinacotensis*, *O. ascotanensis* und *O. tschudii* lassen sich dagegen nicht voneinander diskriminieren. Dieses Ergebnis ändert sich auch nicht, wenn man die Längenvariablen (SL / TL) sowie diejenigen Variablen, die von unterschiedlichen Autoren in graduell abweichender Art und Weise genommen wurden (z.B. Kopflänge sensu Tchernavin; Kopflänge sensu Parenti) von der Untersuchung ausschließt bzw. nur eine der jeweils in graduell abweichender Weise gemessenen Variablen verwendet. Die erste der drei Diskriminanzfunktionen erklärt 66,3 % der gefundenen Variabilität, ist jedoch auch durch allometrische Wachstumsverschiebungen beeinflusst.

## Ergebnisse

Die zweite Diskriminanzfunktion erklärt weitere 19,7 % der Variabilität und die dritte 5,4 %. Damit lässt sich insgesamt 91,4 % der gefundenen Variabilität erklären. Die Diskriminanzfunktionswerte sowie die Funktionswerte für die Gruppenzentroide der 95 % Konfidenzellipsen (Abbildung 21) sind in den Tabellen A5 und A6 im Anhang zu dieser Studie angegeben.

### Abbildung 21

Dargestellt sind die 95 % Konfidenzellipsen dreier Diskriminanzfunktionen auf der Basis von 33 log-transformierten morphometrischen Messungen an insgesamt 151 Individuen, die acht Arten innerhalb der Gattung *Orestias* zuzurechnen sind. *O. luteus* - Titicacasee (grau), *O. ispi* - Titicacasee (blau), *O. laucaensis* - Chile (grün), drei Populationen *O. agassii* - Chile (schwarz), *O. tschudii* - Titicacasee (rot) und *O. chungarensis* - Chile (gelb) sowie *O. parinacotensis* - Chile (violett). *O. ascotanensis* (Chile) ist als schwarzes Kästchen angegeben. Die Abbildungen zeigen den Auftrag der ersten gegen die zweite Diskriminanzfunktion (A) sowie der zweiten gegen die dritte Diskriminanzfunktion (B). Die ersten drei Diskriminanzfunktionen erklären insgesamt 91,4 % der gefundenen Variabilität. Die Werte der Diskriminanzfunktionen sowie die Funktionswerte der Gruppenzentroide sind im Anhang zu dieser Studie angegeben (Tabelle A5 und A6).



### 3.1.5 Hauptkomponentenanalysen

Ein weiterer Ansatz zur Untersuchung einzelner taxonomischer Gruppierungen bestand in Hauptkomponentenanalysen der log-transformierten morphomerischen Daten (Abbildung 22 und 23). Es wurden drei Hauptkomponenten extrahiert. Die erste Komponente erklärt 91,6 % der Gesamtvarianz, die zweite 2 % und die dritte 1,1 %. Die Variabelnzusammensetzung sowie die Koeffizientenmatrix der Komponentenwerte sind im Anhang zu dieser Studie gegeben und die Komponentenladung in den Ladungsdiagrammen (Komponentendiagramm) zu den Abbildungen gezeigt. Die drei Populationen der Art *O. agassii* wurden auch hier zusammengefasst.

Wie die Plotgraphiken zeigen, lassen sich *O. agassii*, *O. tschudii*, *O. chungarensis*, *O. parinacotensis*, *O. laucaensis* sowie *O. ascotanensis* auch in dieser Analyse nicht voneinander differenzieren. Alle Arten zeigen, wie schon im Rahmen der Diskriminanzanalyse demonstriert, starke Überlappungsbereiche im Auftrag der ersten gegen die zweite Hauptkomponente (Abbildung 22) sowie der zweiten gegen die dritte Hauptkomponente (Abbildung 23). Demgegenüber lässt sich *O. luteus* von den oben genannten Arten über den negativen Sektor der zweiten Hauptkomponente klar separieren. Dieser wird überwiegend von der Körperbreite und Körperhöhe sowie den Kopfteilmaßen (Kopfbreite, Interorbitalraum, Postorbitalraum, Maulbreite, Maulhöhe) bestimmt. Auch *O. ispi* zeigt nahezu keine Überlappungsbereiche mit den übrigen Arten und lässt sich über den positiven Sektor der zweiten und den negativen Sektor der dritten Hauptkomponente differenzieren. Diese werden beide im wesentlichen durch die Bauchlänge, die Länge des vorderen Rückenbereiches, die Maullänge sowie die Schwanzstiellänge beeinflusst. Die Taxa des "Agassii Komplex" (exklusive *O. luteus*) liegen in allen Analysen somit zwischen *O. luteus* und *O. ispi* und zeigen mit beiden Arten ausschließlich geringe Überlappungsbereiche.

Obwohl die erste Hauptkomponente, die über 90 % der Variabilität in allen Analysen erklärt, durch allometrische Wachstumsverschiebungen beeinflusst wird, lässt sich aus den Faktorenladungen (siehe Komponentendiagramme zu den Abbildungen) der Komponenten erkennen, dass die Kopfteilmaße einen wesentlichen Anteil an der isolierten Stellung von *O. luteus* haben. Gleichzeitig wird deutlich, dass die Schwanzstiellmaße entscheidend die Morphe von *O. ispi* charakterisieren.

## Ergebnisse

**Abbildung 22**

Plotgrafik der Hauptkomponentenanalyse der morphometrischen Merkmale. Dargestellt ist die erste gegen die zweite Hauptkomponente unter Verwendung von 33 log-transformierten Messungen an 151 Individuen der Gattung *Orestias*. *O. luteus* aus dem Titicacasee (grau), *O. ispi* aus dem Titicacasee (blau), *O. laucaensis* aus Chile (grün), *O. agassii* mit drei zusammengefassten Populationen aus Chile (schwarz), *O. tschudii* aus dem Titicacasee (rot) und *O. chungarensis* aus Chile (gelb) sowie *O. parinacotensis* aus Chile (violett). *O. ascotanensis* ist als schwarzes Kästchen angegeben. Das Komponentendiagramm gibt die Ladungen der Variablen an. Die Funktionswerte der Hauptkomponenten sowie die Funktionswerte der Komponentenmatrix sind im Anhang zu dieser Studie angegeben (Tabelle A5 und A7).

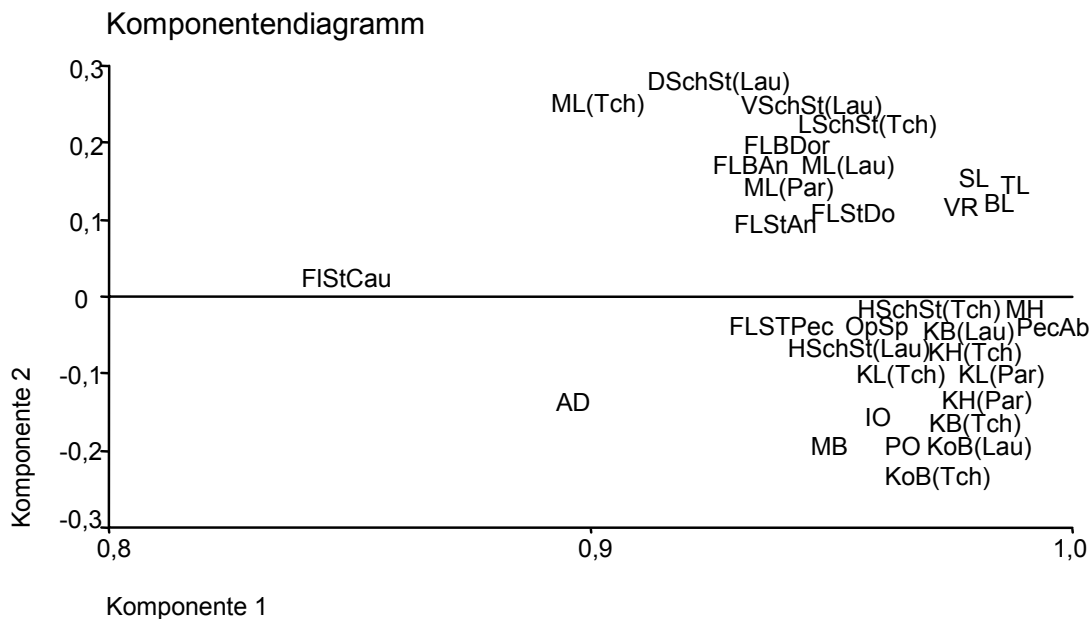
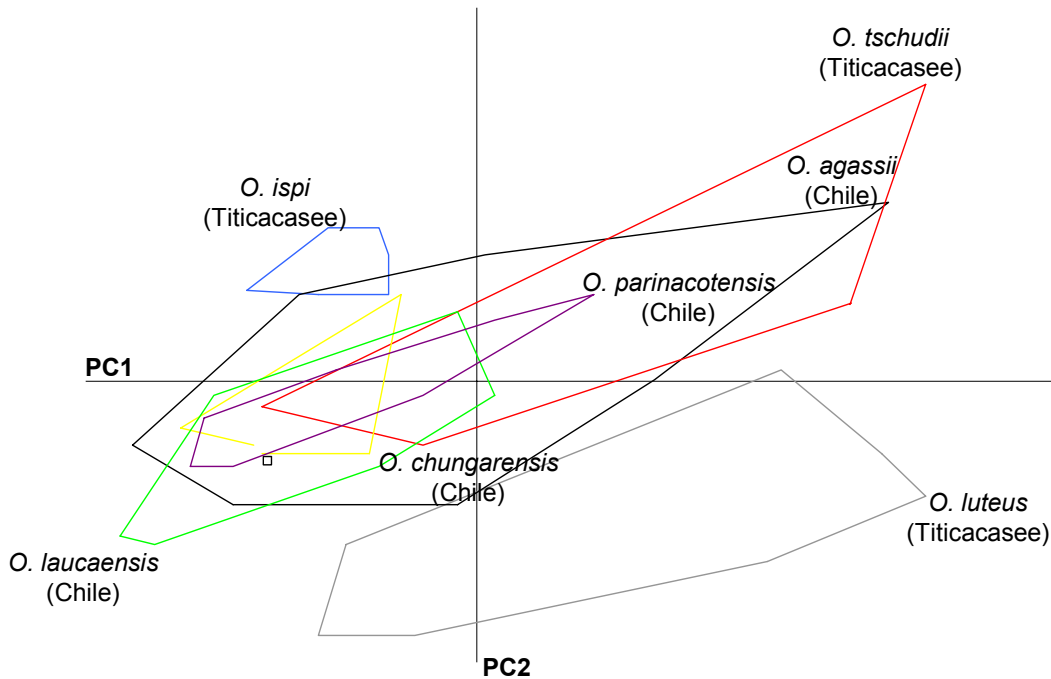
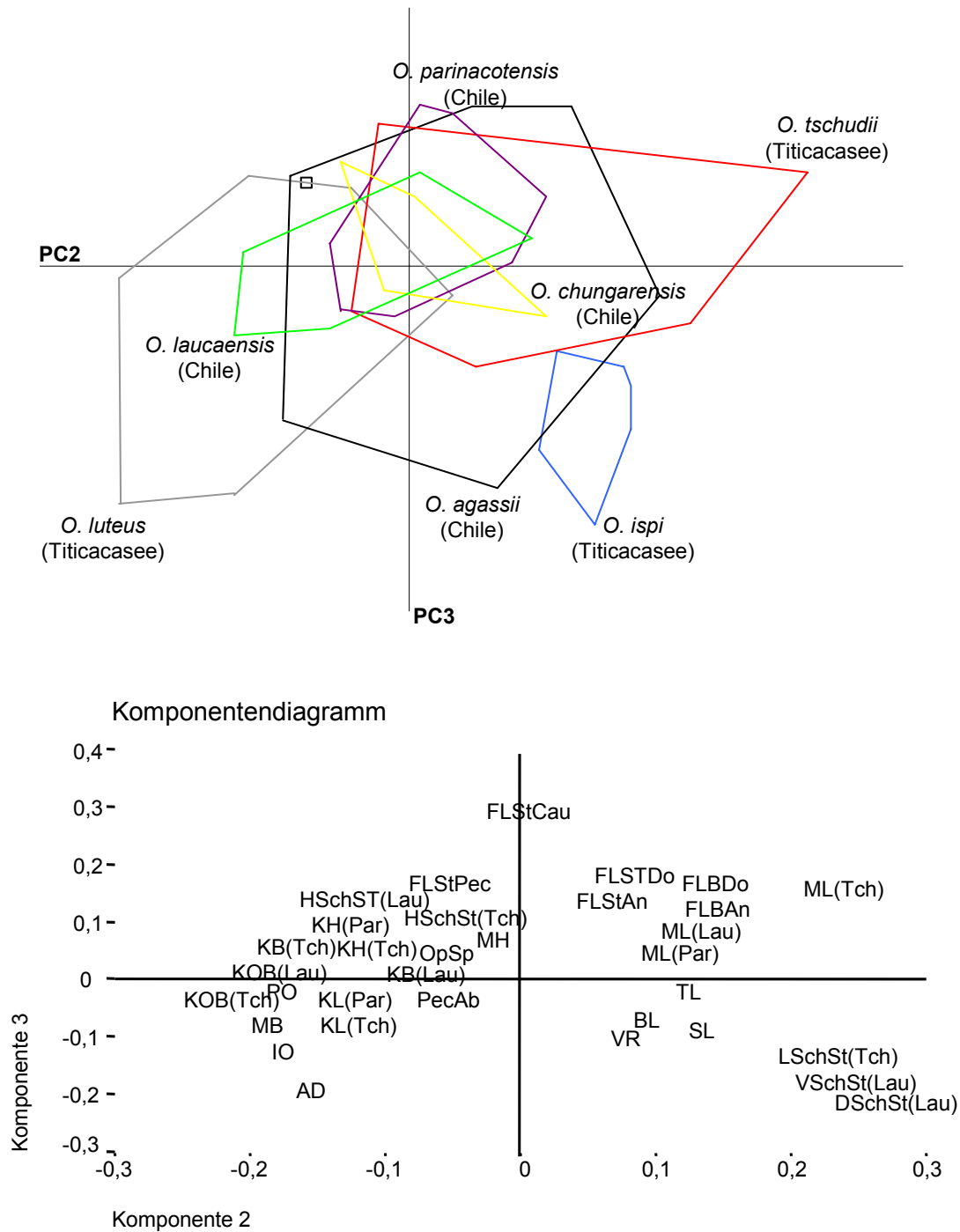


Abbildung 23

Plotgrafik der Hauptkomponentenanalyse der morphometrischen Merkmale. Dargestellt ist die zweite gegen die dritte Hauptkomponente unter Verwendung von 33 log-transformierten Messungen an 151 Individuen der Gattung *Orestias*. *O. luteus* aus dem Titicacasee (grau), *O. ispi* aus dem Titicacasee (blau), *O. laucaensis* aus Chile (grün), *O. agassii* mit drei zusammengefassten Populationen aus Chile (schwarz), *O. tschudii* aus dem Titicacasee (rot) und *O. chungarensis* aus Chile (gelb) sowie *O. parinacotensis* aus Chile (violett). *O. ascotanensis* ist als schwarzes Kästchen angegeben. Das Komponentendiagramm gibt die Ladungen der Variablen an. Die Funktionswerte der Hauptkomponenten sowie die Funktionswerte der Komponentenmatrix sind im Anhang zu dieser Studie angegeben (Tabelle A5 und A7).

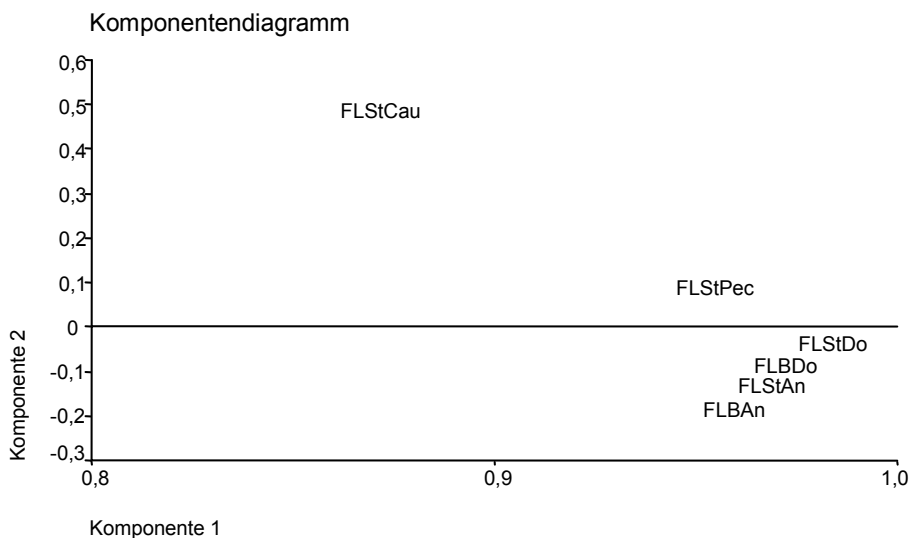
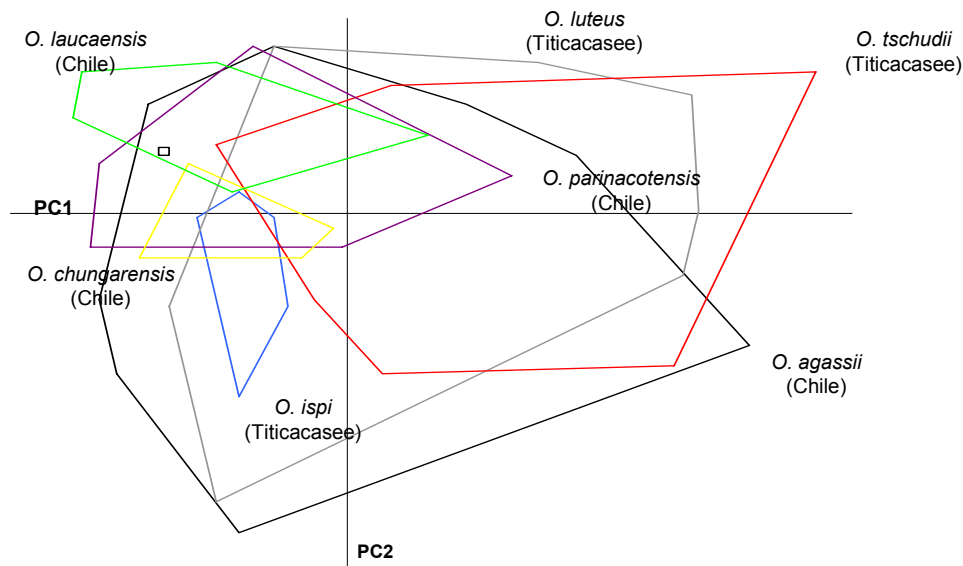


## Ergebnisse

Abschließend wurden aus dem Gesamtdatensatz drei partielle Datensätze gebildet, mit dem Ziel, die Wertigkeiten bestimmter Variablen für die Diskreminierung der berücksichtigten Taxa im Detail zu untersuchen. Die erste Datenmatrix berücksichtigt lediglich die Flossenteilmaße, die zweite Datenmatrix berücksichtigt die Kopfteilmaße und die dritte lediglich die Rumpfteilmaße. Jeder Datensatz wurde separat einer Hauptkomponentenanalyse unterzogen. Wie Abbildung 24 zeigt lassen sich aufgrund der Flossenteilmaße keine Hauptkomponenten extrahieren, die eine Differenzierung der hier berücksichtigten Taxa erlauben.

**Abbildung 24**

Plotgrafik der Hauptkomponentenanalyse der morphometrischen Merkmale. Dargestellt ist die erste gegen die zweite Hauptkomponente unter Verwendung von 6 log-transformierten Flossenmaßen, genommen an 151 Individuen der Gattung *Orestias*. *O. luteus* aus dem Titicacasee (grau), *O. ispi* aus dem Titicacasee (blau), *O. laucaensis* aus Chile (grün), *O. agassii* mit drei zusammengefassten Populationen aus Chile (schwarz), *O. tschudii* aus dem Titicacasee (rot) und *O. chungarensis* aus Chile (gelb) sowie *O. parinacotensis* aus Chile (violett). *O. ascotanensis* ist als schwarzes Kästchen angegeben. Das Komponentendiagramm gibt die Ladungen der Variablen an. Die Funktionswerte der Hauptkomponenten sowie die Funktionswerte der Komponentenmatrix sind im Anhang zu dieser Studie angegeben (Tabelle A5 und A7).

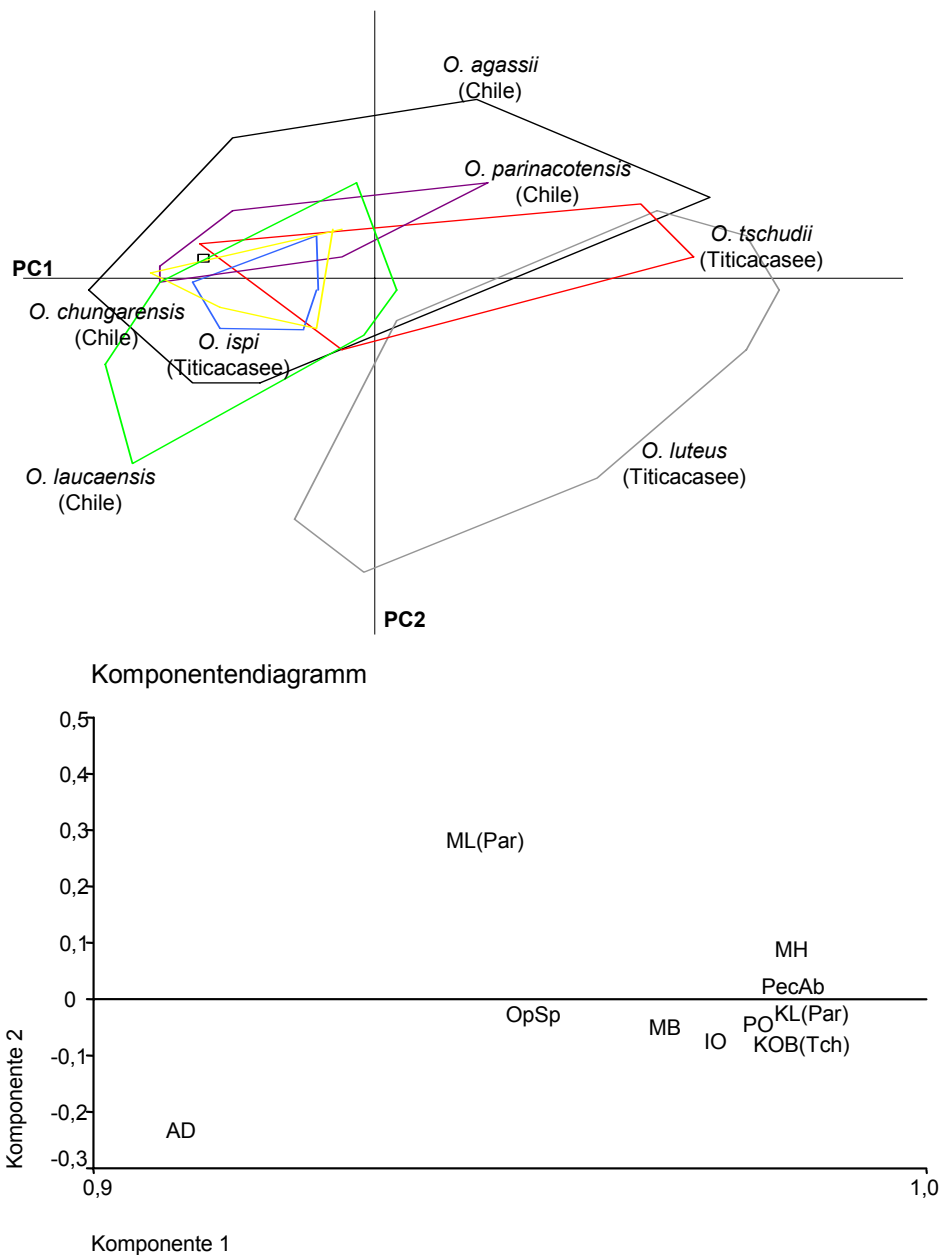


## Ergebnisse

Die Analyse der zweiten Datenmatrix (Kopfteilmaße) zeigt, dass sich *O. luteus* schon über die Kopfteilmaße von allen anderen Taxa trennen lässt (Abbildung 25). Dieses Ergebnis bleibt auch konstant, wenn dem Datensatz die Maulteilmaße (ML, MH) entzogen und separat untersucht werden.

**Abbildung 25**

Plotgrafik der Hauptkomponentenanalyse der morphometrischen Merkmale. Dargestellt ist die erste gegen die zweite Hauptkomponente unter Verwendung von 11 log-transformierten Kopfmaßen, genommen an 151 Individuen der Gattung *Orestias*. *O. luteus* aus dem Titicacasee (grau), *O. ispi* aus dem Titicacasee (blau), *O. laucaensis* aus Chile (grün), *O. agassii* mit drei zusammengefassten Populationen aus Chile (schwarz), *O. tschudii* aus dem Titicacasee (rot) und *O. chungarensis* aus Chile (gelb) sowie *O. parinacotensis* aus Chile (violett). *O. ascotanensis* ist als schwarzes Kästchen angegeben. Das Komponentendiagramm gibt die Ladungen der Variablen an. Die Funktionswerte der Hauptkomponenten sowie die Funktionswerte der Komponentenmatrix sind im Anhang zu dieser Studie angegeben (Tabelle A5 und A7).

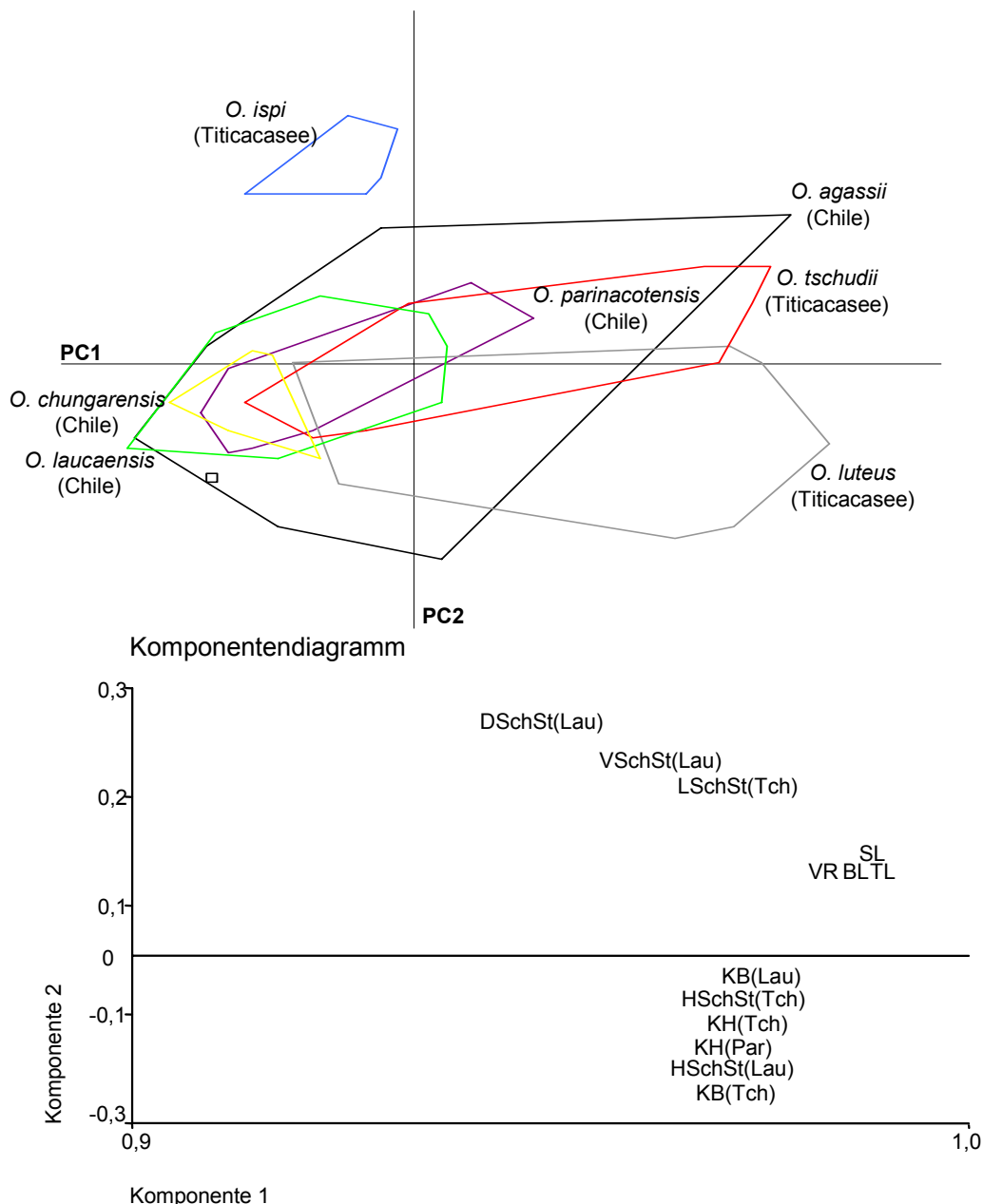


## Ergebnisse

Die Reduktion des Datensatzes auf die Rumpfteilmaße (Abbildung 26) hingegen zeigt, dass sich *O. ispi* von allen anderen Taxa anhand der Schwanzstielmaße trennen lässt. Dieses Ergebnis bleibt auch konstant, wenn nur die Schwanzstielmaße in der Analysematrix verbleiben.

**Abbildung 26**

Plotgrafik der Hauptkomponentenanalyse der morphometrischen Merkmale. Dargestellt ist die erste gegen die zweite Hauptkomponente unter Verwendung von 13 log-transformierten Rumpfmaße, genommen an 151 Individuen der Gattung *Orestias*. *O. luteus* aus dem Titicacasee (grau), *O. ispi* aus dem Titicacasee (blau), *O. laucaensis* aus Chile (grün), *O. agassii* mit drei zusammengefassten Populationen aus Chile (schwarz), *O. tschudii* aus dem Titicacasee (rot) und *O. chungarensis* aus Chile (gelb) sowie *O. parinacotensis* aus Chile (violett). *O. ascotanensis* ist als schwarzes Kästchen angegeben. Das Komponentendiagramm gibt die Ladungen der Variablen an. Die Funktionswerte der Hauptkomponenten sowie die Funktionswerte der Komponentenmatrix sind im Anhang zu dieser Studie angegeben (Tabelle A5 und A7).





In keiner der auf diese Weise reduzierten Analysematrices ließen sich *O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*, *O. parinacotensis*, *O. ascotanensis* und *O. tschudii* voneinander diskriminieren. Die Werte für die drei extrahierten Hauptkomponenten des Gesamtdatensatzes über alle Variablen sowie der Hauptkomponenten der reduzierten Datensätze sind im Anhang (Tabelle A5) aufgeführt.

Die Ergebnisse der morphologischen Untersuchungen zusammenfassend lassen sich *O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*, *O. parinacotensis*, *O. ascotanensis* und *O. tschudii* nicht auf der Basis der wesentlichen morphometrischen und meristischen Merkmale, die in der Literatur bislang für die Unterscheidung dieser Arten innerhalb des Genus *Orestias* angegeben wurden, voneinander diskriminieren. Einzig *O. luteus* und *O. ispi* sind eindeutig voneinander und von allen übrigen Arten abgrenzbar. Da mit keiner morphologischen Analyse eine Auflösung der chilenischen *Orestias* Taxa sowie *O. tschudii* erzielt werden konnte, wurde im weiteren Verlauf der vorliegenden Arbeit zunächst versucht biochemische artcharakteristische Merkmale zu identifizieren.

### 3.2 Biochemische Untersuchungen

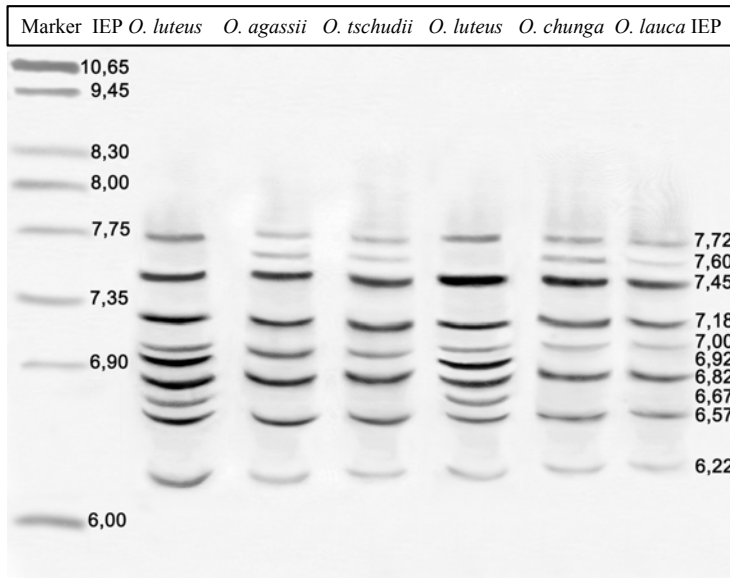
#### 3.2.1 Darstellung und Charakterisierung von *Orestias* Hämoglobinen und monomeren Globinkettenvarianten

Hämolysate moderner Knochenfische zeichnen sich häufig durch eine hohe Komplexität ihrer roten Blutfarbstoffe aus. In vielen Untersuchungen ließ sich zeigen, dass selbst zwischen sehr nahe verwandten Spezies artspezifische Hämoglobinkomponenten identifiziert werden können. Die Darstellung der in der vorliegenden Arbeit untersuchten *Orestias*-Hämoglobine erfolgte mit Hilfe der isoelektrischen Fokussierung im pH-Gradienten von 3-10. Die Oxy-Hämoglobine wurden vor der Fokussierung stets mit 5 % 2-Mercaptoethanol reduziert.

## Ergebnisse

**Abbildung 27**

IEF von *Orestias* Hämoglobinen: *O. luteus* (Titicacasee); *O. agassii* (Chile); *O. tschudii* (Titicacasee); *O. chungarensis* (Chile); *O. laucaensis* (Chile). Die IEPs der Hämoglobinkomponenten sind rechts angegeben. Als Markerproteine wurden Cytochrome C IEP 10,65; Ribonuclease A IEP 9,45; Lectin IEP 8,3 / 8,0 / 7,75; Myoglobin IEP 7,35 / 6,9 und Carboanhydrase IEP 6,0 verwendet ( $R^2 = 0,9958$ ). Färbung: 4-Chloro-1-naphtol /  $H_2O_2$



IEF-Auftrennungen reduzierter *Orestias*-Hämolysate resultierten in durchaus komplexen Hämoglobin-Mustern, die zumindest für *O. luteus* artspezifische Charakteristika erkennen ließen (Abbildung 27). Insgesamt konnten zehn Hämoglobinfraktionen unterschieden werden, deren isoelektrische Punkte einen pH-Bereich von 6,22 bis 7,72 abdeckten. Das Hämoglobin-Spektrum von *O. luteus* ist eindeutig über zwei Hauptkomponenten bei IEP's von 6,67 und 6,92 charakterisiert. Alle

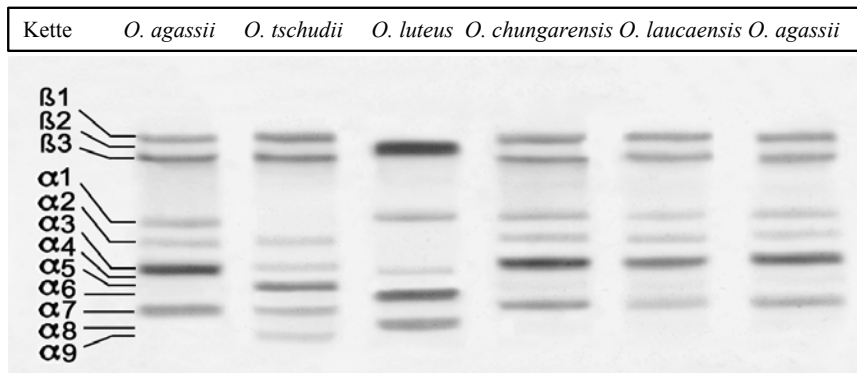
übrigen untersuchten Taxa (*O. agassii*, *O. tschudii*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*) waren demgegenüber nicht voneinander differenzierbar. Im Vergleich mit *O. luteus* waren aber auch sie über eine spezifische Hämoglobinfraktion bei einem IEP von 7,6 charakterisiert. Allen *Orestias* Arten waren acht Hämoglobinfraktionen gemein: IEP's bei pH: 6,22; 6,57; 6,82; 7,00; 7,18; 7,45 und 7,72. Insgesamt konnten 41 Individuen 5 verschiedener *Orestias* Arten berücksichtigt werden. Alle über ihre Pseudo-Peroxidase-Aktivität lokalisierbaren Hb-Komponenten waren in ungefärbten Gelen ebenfalls als rotgefärbte Hämoglobin-Banden zu erkennen und konnten daher als Hämoglobine angesprochen werden. Zusätzliche Fraktionen traten nach 4-Chloro-1-naphtol Färbung nicht auf. Die Heterogenität der Hämoglobine der untersuchten *Orestias* Arten, wie sie sich in IEF-Trennungen darstellte, ließ ebenfalls multiple monomere Globinketten erwarten. Ziel der folgenden elektrophoretischen Analysen war die Darstellung dieser Globinkettenvarianten und die Überprüfung ihrer Artspezifität. Die Auftrennung der Globinketten erfolgte in homogenen 12 % Polyacrylamidgelen unter dissoziierenden Bedingungen (8 M Harnstoff; 2 % Triton x-100; 5 % Essigsäure, pH der Gel-Lsg.: 3,3). Exakt diese Bedingungen ermöglichen eine optimale Trennung der einzelnen Globinkettenvarianten.

## Ergebnisse

Aus insgesamt 24 ausgewählten Trennungen wurden die Globinkettenkompositionen der einzelnen Taxa bestimmt; entsprechend ihrer elektrophoretischen Mobilität wurden in Anlehnung an die Nomenklatur für Säuger-Globine  $\alpha$ - und  $\beta$ - Globinketten unterschieden. Innerhalb beider Gruppierungen wurden die Fraktionen nach steigender Mobilität nummeriert. Insgesamt konnten in diesen Trennungen bei allen untersuchten Arten neun  $\alpha$ -Ketten und drei  $\beta$ -Ketten unterschieden werden (Abbildung 28).

### Abbildung 28

Globinkettenvariationen der untersuchten *Orestias* Arten: *O. luteus* (Titicacasee); *O. agassii* (Chile); *O. tschudii* (Titicacasee); *O. chungarensis* (Chile); *O. laucaensis* (Chile). Die Auftrennung der Globinkomponenten erfolgen im sauren 8 M Harnstoffgel. Die Abbildung zeigt die drei wesentlichen Komponenten im  $\alpha$ -Ketten Bereich sowie die neun gefundenen Komponenten im  $\beta$ -Ketten Bereich. Die Komponenten  $\beta$  2,  $\alpha$  4 und  $\alpha$  6 sowie  $\alpha$  8 charakterisieren *O. luteus*. Die  $\alpha$ -Ketten  $\alpha$  5 und  $\alpha$  9 *O. tschudii*.



*O. luteus* und *O. tschudii* waren klar durch den Besitz spezifischer  $\alpha$ - oder  $\beta$ -Ketten charakterisiert. Unterschiede in den elektrophoretischen Spektren der Globine zwischen den Populationen der im Mittelpunkt der Analyse stehenden chilenischen *Orestias* Arten (*O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*) waren demgegenüber nicht nachweisbar. Das uniforme Spektrum ihrer Globine umfasst 2  $\beta$ - ( $\beta$ 1/3) sowie 4  $\alpha$ -Ketten ( $\alpha$ 1/2/3/7). *O. tschudii* ist demgegenüber eindeutig über die  $\alpha$  5- und  $\alpha$ -9-Globine anzusprechen. Dies gilt ebenso für *O. luteus* ( $\alpha$  6/  $\alpha$  8/  $\beta$  2). Insgesamt wurden auch in diesen Analysen 41 Individuen 5 untersuchter *Orestias* Arten berücksichtigt.

Zusammenfassend ergaben sich weder auf der Basis von Hämoglobin noch auf der Basis von Globinketten-Untersuchungen Differenzierungsmöglichkeiten zwischen den chilenischen *Orestias* Arten. Es muss hier jedoch angemerkt werden, dass für diese Analysen nicht alle *Orestias* Spezies zur Verfügung standen, da nur einige Arten am Zoologischen Institut gehalten werden konnten.

## Ergebnisse

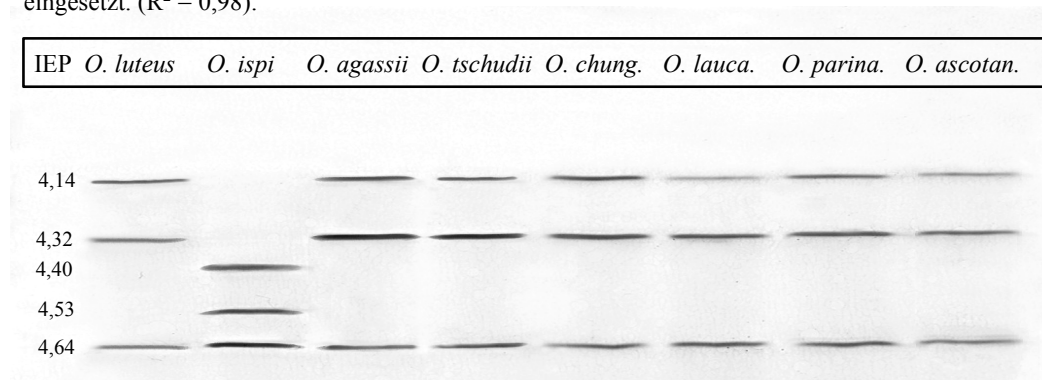
### 3.2.2 Parvalbuminanalysen

Wie für Hämoglobine bzw. Globine, so gilt auch für sogenannte hitzebeständige (70-75°C), saure Parvalbumine der Skelettmuskulatur von Teleostern, dass sie sehr häufig von taxonomischer Bedeutung sein können.

Die Darstellung der untersuchten *Orestias*-Parvalbumine erfolgte mit Hilfe der Isoelektrischen Fokussierung im pH-Gradienten von 3-5. Sie wurden zuvor aus Muskelextrakten über Hitzeinkubation (70-75°C) angereichert. Die Ergebnisse der IEF-Trennungen zeigten jedoch kaum Varianzen zwischen den hier berücksichtigten Taxa. Abbildung 29 zeigt das uniform bei allen chilenischen Arten (*O. agassii*, *O. laucaensis*, *O. chungarensis*, *O. parinacotensis*) sowie bei *O. tschudii* und *O. luteus* beobachtete Spektrum der drei wesentlichen Parvalbuminkomponenten (pI 4,14; pI 4,32; pI 4,64). Die Komponente bei pI 4,64 konnte außerdem bei *O. ispi* nachgewiesen werden. Diese Art zeichnet sich darüber hinaus durch zwei charakteristische Komponenten (pI 4,40; pI 4,53) aus, die allen übrigen Arten fehlen. Gleichzeitig fehlen *O. ispi* die Komponenten mit den pI's bei 4,14 und 4,32. Da die Parvalbuminprofile der meisten Taxa über das gesamte Material identisch waren, und lediglich *O. ispi* ein in Teilen abweichendes Muster aufwies, wurde auf die Untersuchung weiteren Materials verzichtet. Insgesamt wurden 82 Individuen 10 verschiedener Populationen 8 unterschiedlicher *Orestias* Arten analysiert.

#### Abbildung 29

IEF von *Orestias* Parvalbuminen (pH 3,0-5,0): *O. luteus* (Titicacasee); *O. ispi* (Titicacasee); *O. agassii* (Chile); *O. tschudii* (Titicacasee); *O. chungarensis* (Chile); *O. laucaensis* (Chile); *O. parinacotensis* (Chile); *O. ascotanensis* (Chile). Die IEPs der Parvalbuminkomponenten, berechnet anhand von Markerproteinen (nicht dargestellt) sind links angegeben. Folgende Markerproteine wurden verwendet: Trypsininhibitor IEP 4,5; Glucoseoxidase IEP 4,2; Außerdem wurden bekannte Parvalbuminkomponenten von *Oreochromis niloticus* mit den IEP's 4,0; 4,08; 4,40 (Falk *et al* 1996) eingesetzt. ( $R^2 = 0,98$ ).



Da die bislang eingesetzten morphologischen und biochemischen Analysetechniken keine Differenzierung zwischen den chilenischen Taxa des „Agassii Komplexes“ erlaubten, wurde im Rahmen von Allozymmusteruntersuchungen nun versucht, zumindest Allelenfrequenzverschiebungen zwischen den Populationen dieser Arten nachzuweisen. Auch derartige Frequenzverschiebungen erlauben Rückschlüsse in Bezug auf Genflussereignisse.

### 3.2.3 Allozymmusteruntersuchungen

Allozymmustervariationen wurden in Polyacrylamid-Gradientengelen und vergleichend in homogenen Stärkegelelen analysiert. Es wurden sowohl Muskulaturextrakte als auch Hämolyse für die hier dargestellten Ansätze verwandt. Erklärtes Ziel war die Charakterisierung der Populationen und Arten der chilenischen *Orestias* Spezies, die genetisch bislang nicht differenzierbar waren. Alle übrigen Arten wurden jedoch auch in diese Untersuchungen einbezogen. Insgesamt wurden 18 enzymcodierende Genorte analysiert: Aspartat Aminotransferase-1 –3 (AAT-1; AAT-3); Esterase-1 –2 –3 –4 (Est-1; Est-2; Est-3; Est-4); Isozitat Dehydrogenase (IDH); Laktat Dehydrogenase (LDH-1; LDH-2); Malat Dehydrogenase (MDH-1; MDH-2); Glucosephosphat Isomerase-1 –2 (GPI-1; GPI-2); Phosphogluco Mutase (PGM); Superoxyd Dismutase (SOD); allgemeines Protein (AP-1 –2 –3).

13 von 18 untersuchten enzymcodierenden Genorten waren zumindest über zwei unterschiedliche Allele charakterisiert (Tabelle 9). Äußerst polymorphe Enzymsysteme mit drei bis 5 Allelen pro Locus ließen sich an folgenden Genorten nachweisen: AAT-3, Est-2, Est-4, LDH-2, MDH-1, GPI-1, GPI-2 und PGM. Monomorphe enzymcodierende Genorte waren: AAT-1, AP-3, EST-3 und IDH, sowie SOD.

Der Anteil heterozygoter Individuen innerhalb der untersuchten Population variierte zwischen 1 % (*O. agassii*; Rio Collacagua) und 7 % (*O. ispi*, Copacabana, Titicacasee). Die durchschnittliche Heterozygotie, berechnet für die Gesamtheit aller untersuchter Individuen, betrug 2 %.

Der beobachtete Polymorphiegrad (P99%) variierte zwischen 11,1 % (*O. agassii*, Rio Isluga) und 55,6 % (*O. tschudii*, Titicacasee). Abweichungen zwischen den erwarteten und tatsächlich beobachteten Heterozygotiewerten (Tabelle 9) sind auf eine geringe Stichprobenzahl und das Auftreten extrem seltener Allele in einzelnen Populationen zurückzuführen. Signifikante Abweichungen vom Hardy Weinberg Gleichgewicht konnten für keine Population festgestellt werden (Chi-Quadrat Test).

## Ergebnisse

**Tabelle 9**

Allelenfrequenzdaten für neun Populationen 7 verschiedener *Orestias* Spezies. Es wurden 13 polymorphe enzymcodierende Genorte detektiert. Die berechneten Molekulargewichte (kDa) der entsprechenden Allele sind in Klammern angegeben. e: Erythrozytenhämolysat; m: Muskelextrakt. Die drei Populationen von *O. agassii* tragen folgende Abkürzungen: Hu (Salar d'Huasco); Coll (Rio Collacagua); Is (Rio Isluga).

Locus / Allele	Populationen									
	<i>O. agassii</i> / Hu Südchile			<i>O. agassii</i> / Coll	<i>O. agassii</i> / Is	<i>O. chungarensis</i>	<i>O. parinacotaensis</i>	<i>O. laucaensis</i>	<i>O. tschudii</i> <i>O. luteus</i> <i>O. ispi</i> Titicacasee	
<b>AAT-3 (m)</b>										
N	31	20	9	7	13	12	16	34	10	
A (121)							0,06	0,68	1,00	
B (119)							0,25	0,31		
C (113)	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,69	0,01		
<b>AP-1 (m)</b>										
N	31	20	9	7	13	12	16	34	10	
A	0,74	0,80	0,56	1,00	1,00	0,83	0,94	0,07	0,20	
B	0,26	0,20	0,44			0,17	0,06	0,93	0,80	
<b>AP-2 (m)</b>										
N	31	20	9	7	13	12	16	34	10	
A	0,90	1,00	1,00	0,29	0,92	0,42	0,69	0,09	1,00	
B	0,10			0,71	0,08	0,58	0,31	0,91		
<b>EST-1 (m)</b>										
N	31	20	9	7	13	12	16	34	10	
A	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,88	1,00		0,90	
B						0,12		1,00	0,10	
<b>EST-2 (e/m)</b>										
N	31	20	9	7	13	12	16	34	10	
A (80)				0,57	0,15		0,16	0,04		
B (78)	0,81	0,80		0,43	0,62	0,08	0,09			
C (75)	0,19	0,20	1,00		0,23	0,92	0,75	0,96	0,90	
D (73)									0,10	
<b>EST-4 (m)</b>										
N	31	20	9	7	13	12	16	34	10	
A (29)	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,88	1,00	0,80	
B (26)							0,03		0,20	
C (25)							0,09			
<b>LDH-1 (e/m)</b>										
N	31	20	9	7	13	12	16	34	10	
A (418)	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,09		
B (380)								0,91	1,00	
<b>LDH-2 (e/m)</b>										
N	31	20	9	7	13	12	16	34	10	
A									1,00	
B	0,05	0,17	0,17		0,12	0,17	0,19	0,07		
C	0,95	0,83	0,83	1,00	0,88	0,83	0,81	0,93		
<b>MDH-1 (e/m)</b>										
N	31	20	9	7	13	12	16	34	10	
A (350)									0,50	
B (334)									0,30	
C (270)	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,20	
<b>MDH-2 (e/m)</b>										
N	31	20	9	7	13	12	16	34	10	
A (95)							0,19	0,53	0,70	
B (85)	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,81	0,47	0,30	

## Ergebnisse

Fortsetzung Tabelle 9

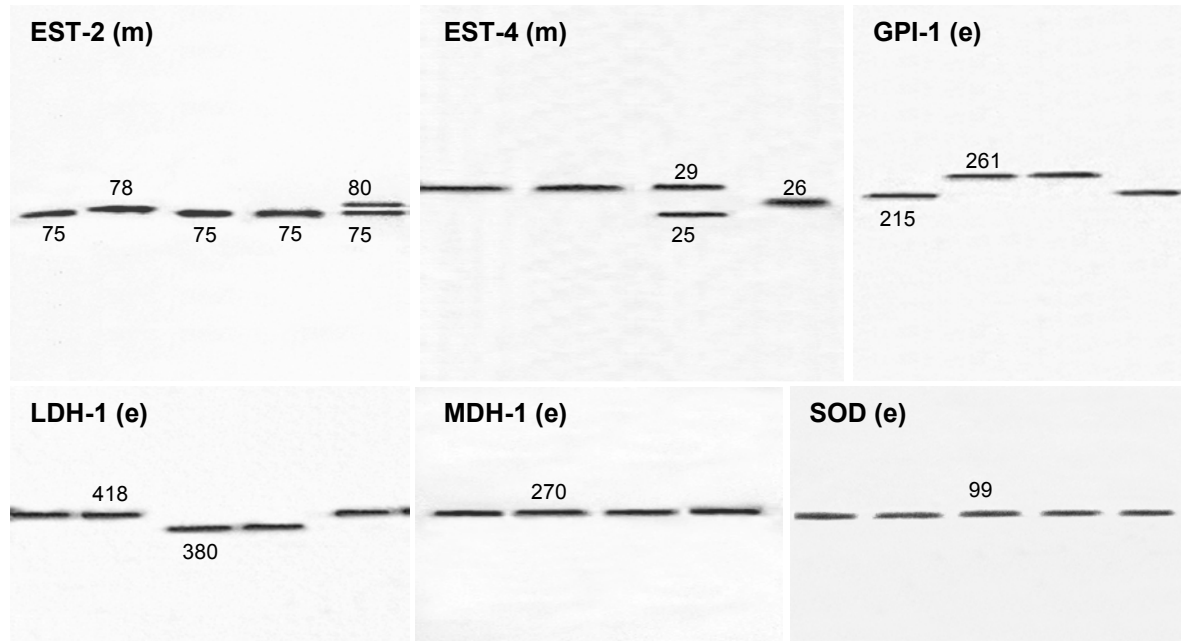
Locus / Allele	Populationen								
	<i>O. agassii</i> / Hu Südchile			<i>O. agassii</i> / Is Nordchile			Titicacasee		
	<i>O. agassii</i> / Hu	<i>O. agassii</i> / Coll	<i>O. agassii</i> / Is	<i>O. chungarensis</i>	<i>O. parinacotaensis</i>	<i>O. laucaensis</i>	<i>O. tschudii</i>	<i>O. luteus</i>	<i>O. ispi</i>
GPI-1 (e/m)									
N	31	20	9	7	13	12	16	34	10
A (307)									0,10
B (261)								1,00	0,90
C (215)	1,00	1,00	1,00	0,86	0,92	0,92	0,81		
D (169)				0,14	0,08	0,08	0,19		
GPI-2 (e/m)									
N	31	20	9	7	13	12	16	34	10
A							0,06		
B						0,08		0,50	0,60
C	0,97	1,00	1,00	0,86	0,15		0,63		
D	0,03			0,14	0,85	0,92	0,31		
E								0,50	0,40
PGM (m)									
N	31	20	9	7	13	12	16	34	10
A (100)									0,05
B (95)							0,09	1,00	0,90
C (90)	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,91		
D (88)									0,05
H exp.	0,06(±0,12)	0,05(±0,12)	0,05(±0,14)	0,08(±0,17)	0,07(±0,14)	0,10(±0,15)	0,19(±0,20)	0,12(±0,18)	0,17(±0,21)
H obs.	0,01(±0,02)	0,01(±0,08)	0,02(±0,06)	0,00	0,01(±0,02)	0,02(±0,04)	0,04(±0,06)	0,02(±0,05)	0,07(±0,07)
P (%)	27,8	16,7	11,1	22,2	27,8	38,9	55,6	44,4	44,4

Abbildung 30 zeigt einige phenotypische allelische Varianten an verschiedenen enzymcodierenden Genorten. Die Produkte der Allele AAT-3 \*A und \*B (121 kDa; 119 kDa), PGM \*A und \*B (100 kDa; 95 kDa) sowie MDH-2 \*A (95 kDa) waren nur bei den Arten des Titicacasees nachzuweisen (*O. tschudii*, *O. luteus*, *O. ispi*). Die Allele LDH-1 \*B (380 kDa), GPI-1 \*B (261 kDa) und GPI-2 \*E traten ausschließlich in Populationen von *O. luteus* und *O. ispi* auf. Die letztgenannte Art war weiterhin über eine Vielzahl privater Allele charakterisiert: MDH-1 \*A (350 kDa), MDH-1 \*B (334 kDa), LDH-2 \*A, GPI-1 \*A (307 kDa), PGM \*A (100 kDa) und \*D (88 kDa). Die chilenischen Arten (*O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. parinacotaensis*, *O. laucaensis*, *O. ascotanensis*) waren auch in diesen Untersuchungen nicht über ihnen eigene private Allele charakterisierbar bzw. identifizierbar. Ihre Allelenkomposition entsprach weitestgehend den Allozymmustern der Populationen von *O. agassii* (Rio Isluga, Rio Collacagua, Salar d'Huasco). Allelenfrequenzdifferenzen zwischen den untersuchten Populationen sind in Tabelle 9 angegeben.

Allozymmustervariationen der Genorte AP-1, AP-2, EST-1, GPI-2 und LDH-2 wurden ausschließlich in Stärkegelele analysiert. Für alle übrigen allelischen Varianten sind die entsprechenden Molekulargewichte in Tabelle 9 angegeben. Es wurden keine Unterschiede in Bezug auf das Auflösungsvermögen beider elektrophoretischer Systeme detektiert.

**Abbildung 30**

Phenotypische allelische Variationen an verschiedenen enzymcodierenden Genorten (EST-2; EST-4; GPI-1; LDH-1; MDH-1; SOD) analysiert in diskontinuierlichen Polyacrylamid-Gradientengelen. Die Molekulargewichte (kDa) der Allele sind an den jeweiligen Banden und in Tabelle 9 angegeben. Heterozygote Zustände sind ebenfalls dargestellt. Erythrozytenhämolysate (e); Muskelextrakte (m).



Genetische Distanzenabschätzungen (NEI 1978) auf der Basis von Allelenfrequenzen (Tebellen 10 und 11) lassen die schon zuvor identifizierten genetisch distinkten Gruppierungen erkennen. Die Populationen von *O. ispi* und *O. luteus* aus dem Titicacasee sind klar voneinander und ebenso von den Populationen der chilenischen Taxa außerhalb des Titicacasees (*O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*, *O. parinacotensis*) sowie von *O. tschudii* abgrenzbar. Die chilenischen Populationen von *O. agassii* sowie *O. tschudii* (Titicacasee) und die weiteren nordchilenischen Populationen der drei *Orestias* Arten (*O. chungarensis*, *O. parinacotensis* und *O. laucaensis*) bilden auf der Basis genetischer Distanzabschätzungen eine nicht weiter aufzulösende einheitliche Gruppierung. Die mittleren genetischen Distanzen basierend auf Allozymmusterdaten zwischen den hier berücksichtigten Populationen berechnet nach NEI (1978) sind in Tabelle 10 angegeben. Die mittlere genetische Distanz zwischen *O. agassii* Populationen (Salar d'Huasco, Rio Collacagua, Rio Isluga), *O. tschudii* sowie den Populationen der weiteren chilenischen *Orestias* Taxa (*O. chungarensis*, *O. parinacotensis*, *O. laucaensis*) liegt mit 0,057 ( $\pm$  0,027) in einem Bereich, der durchaus für Populationen einer einzigen Art charakteristisch wäre. Mittlere Distanzabschätzungen zwischen *O. luteus*, *O. ispi* und der „Agassii-Gruppe“, alle übrigen Taxa umfassend, erreichen ca. 8fach höhere Distanzwerte.



**Tabelle 10**

Genetische Distanzen (Nei, 1978) zwischen neun Populationen 7 unterschiedlicher Orestias Arten basierend auf Allelfrequenzverschiebungen. Die Abkürzungen der *O. agassii* Populationen sind: Hu (Salar d'Huasco, Chile); Col (Rio Collacagua, Chile); Isl (Rio Isluga, Chile). In der „Agassii-Gruppe“ wurden alle Populationen der chilenischen Arten (*O. agassii*, *O. parinacotensis*, *O. laucaensis*, *O. chungarensis*) sowie *O. tschudii* aus dem Titicacasee zusammengefasst.

Population	<i>O. agassii</i> (Hu)	<i>O. agassii</i> (Col)	<i>O. agassii</i> (Isl)	<i>O. laucaensis</i>	<i>O. chungarensis</i>	<i>O. parinacotensis</i>	<i>O. tschudii</i>	<i>O. luteus</i>
<i>O. agassii</i> (Col)	0,002							
<i>O. agassii</i> (Isl)	0,042	0,041						
<i>O. laucaensis</i>	0,104	0,113	0,083					
<i>O. chungarensis</i>	0,043	0,051	0,093	0,087				
<i>O. parinacotensis</i>	0,046	0,047	0,086	0,042	0,063			
<i>O. tschudii</i>	0,047	0,049	0,032	0,039	0,048	0,044		
<i>O. luteus</i>	0,589	0,617	0,517	0,455	0,556	0,608	0,462	
<i>O. ispi</i>	0,620	0,614	0,521	0,584	0,722	0,624	0,509	0,229

**Tabelle 11**

	„Agassii-Gruppe“	Luteus
„Agassii-Gruppe“	0,057 (± 0,027)	
Luteus	0,544 (± 0,218)	-
Isipi	0,599 (± 0,242)	0,229

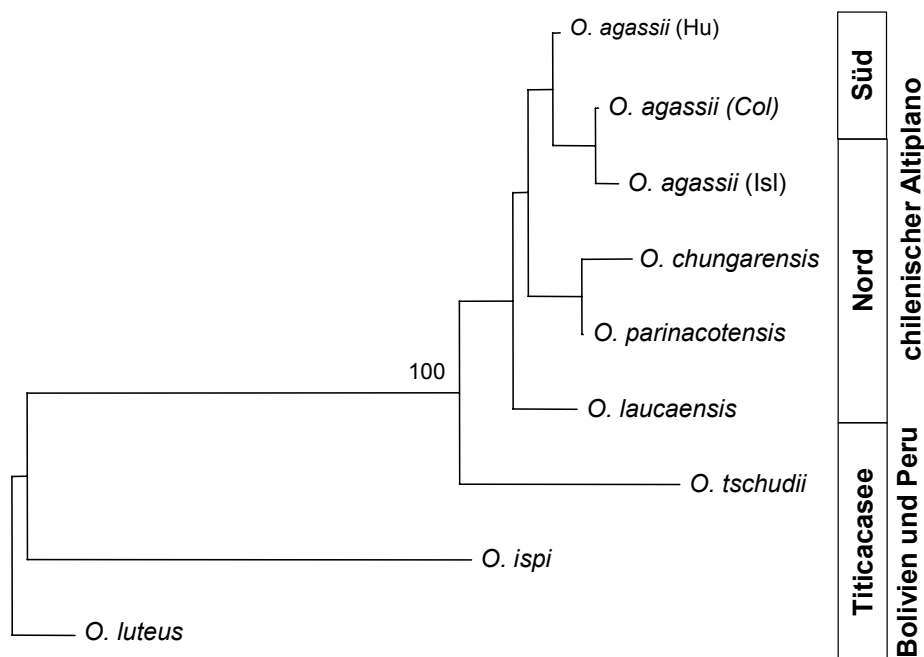
### 3.2.4 Genetische Beziehungen der in dieser Arbeit berücksichtigten *Orestias* Taxa basierend auf biochemischen Charakteristika

Um einen weiteren Eindruck in Bezug auf die genetischen Beziehungen der in dieser Arbeit berücksichtigten *Orestias* Taxa zu erhalten, wurden alle bisher gewonnenen biochemischen Daten ( $\alpha$ - /  $\beta$ -Globinketten; Parvalbumine, allelische Varianten der untersuchten Enzymsysteme) 1 / 0 kodiert und in einer Datenmatrix zusammengefasst. Insgesamt standen somit 56 Charakteristika zur Verfügung, die phylogenetisch analysiert werden konnten.

Abbildung 31 zeigt eine auf diese Weise konstruierte Neighbor-Joining Phylogenie (PAUP). Die Länge der Verzweigungen entsprechen mittleren genetischen Distanzen, abgeleitet aus einer Anwesenheits/Abwesenheitsmatrix (1 / 0-Matrix) von 56 biochemischen Charakteren. Die Topologie wurde mit *O. luteus* gewurzelt.

**Abbildung 31**

Darstellung der genetischen Beziehungen sowie der geographischen Verteilung der in dieser Arbeit berücksichtigten *Orestias* Taxa, anhand einer Neighbor-Joining Phylogenie, basierend auf 56 biochemischen 1/0 kodierten Charakteristika. Die Abkürzungen der *O. agassii* Populationen sind: Hu (Salar d'Huasco, Chile); Col (Rio Collacagua, Chile); Isl (Rio Isluga, Chile). Die Phylogenie wurde gegen *O. luteus* gewurzelt. Bootstrapping: 1000 Replikate, ein Bootstrap-Wert ist angegeben (100 %).



Auch diese Analyse bestätigt die klare genetische Abgrenzung von *O. ispi*, *O. luteus* und allen übrigen hier untersuchten *Orestias* Taxa. Innerhalb des „Agassii Komplexes“, *O. luteus* klar ausschließend, nimmt *O. tschudii* eine basale Position ein. Desweiteren lassen sich nord- und südchilenische Taxa in dieser Analyse weitgehend voneinander trennen. Sehr ähnliche Topologien wurden mit alternativen phylogenetischen Rekonstruktionstechniken (Maximum Parsimony / Maximum Likelihood) erhalten. Es muss jedoch an dieser Stelle darauf hingewiesen werden, dass die in Abbildung 31 wiedergegebenen Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb des „Agassii Komplexes“, *O. luteus* ausschließend, ausgedehnten Signifikanztests (Bootstrapping / Jackknifing) nicht standhielten. Sie waren somit ausschließlich als Trendanalyse zu verstehen.

### 3.3 Molekularbiologische Untersuchungen

#### 3.3.1 mtDNA-Kontrollregions-Sequenzierungen

Aufgrund des scheinbar sehr engen Verwandtschaftsverhältnisses der chilenischen Taxa des „Agassii Komplexes“ ließen die bisherigen biochemischen Untersuchungen kaum Rückschlüsse in Bezug auf ihren systematischen Status bzw. ihre verwandtschaftlichen Verhältnisse zu. Die nun folgenden Analysen konzentrierten sich daher auf Sequenzvergleiche der ersten hypervariablen Region der mitochondrialen Kontrollregion. Dieser Abschnitt kann als einer der hochauflösendsten genetischen Marker bezeichnet werden.

Insgesamt wurden mtDNA-Sequenzen von 67 Individuen 13 unterschiedlicher Populationen acht verschiedener *Orestias* Arten untersucht. Die zur Verfügung stehenden Primer-Sets erlaubten die Sequenzierung eines kurzen Abschnitts des mt-tRNA<sup>Pro</sup>-Gens (13bp) sowie der sich daran anschließenden, kompletten ersten hypervariablen Region (382-385 bp) der Kontrollregion.

Substitutionen innerhalb der mtDNA Haplotypen jeder Art / Population sind in Tabelle 12 angegeben. Es wurden keine signifikanten quantitativen Unterschiede in der Basenzusammensetzung der Sequenzen der einzelnen Taxa beobachtet (Chi-Quadrat Test der Homogenität der Basenfrequenzen). Außerdem waren sie durch ein moderates Transitions- / Transversions-Verhältnis (Ts / Tv) charakterisiert (bis maximal 7:1). Insgesamt konnten 53 Substitutionen (13 %) identifiziert werden, davon 12 sogenannte „Singletons“, die nur in einer einzigen Sequenz auftraten. Transitionen bildeten 56 % der Substitutionen von denen 55 % C / T Austausch darstellten.



## Ergebnisse

Streuungsdiagramme der paarweisen genetischen Distanzen gegen die Anzahl der Transitionen (Ts) bzw Transversionen (Tv) für alle Haplotypen zeigen, dass Transitionen und Transversionen mit zunehmender genetischer Distanz linear anstiegen (Ts:  $r^2=0,98$ ; Tv:  $r^2=0,98$ ) (Abbildung 32). Sequenzsättigungseffekte konnten somit vernachlässigt werden. 41 von 53 Substitutionen waren parsimony-informativ.

In einem ersten Schritt der phylogenetischen Analysen wurden ausschließlich Transversionen berücksichtigt (ohne Abbildung). Neighbor-Joining-Rekonstruktionen bestätigten die Existenz zweier großer monophyletischer Gruppierungen. Die erste umfasst alle chilenischen Arten und Populationen (*O. laucaensis*, *O. parinacotensis*, *O. chungarensis* und *O. agassii*) sowie alle Populationen von *O. tschudii* und *O. agassii* aus dem Titicacasee; die zweite alle Populationen von *O. luteus* und *O. ispi*. Identische Ergebnisse wurden mit Maximum Parsimony und Maximum Likelihood Analysen erzielt. In einem zweiten Schritt wurden sowohl Transversionen als auch Transitionen analysiert. Deletionen und Insertionen wurden nicht berücksichtigt. Wie in der vorherigen Analyse und in Abbildung 33 dargestellt gruppieren sich die Kontrollregions-Haplotypen in zwei monophyletische Einheiten, die statistisch in hohem Maße abgesichert werden konnten.

**Tabelle 13**

Mittlere interspezifische genetische Distanzen (Kimura, 1980) zwischen den Arten des Genus *Orestias* (mtDNA-Kontrollregionsdaten; Transversionen und Transitionen wurden berücksichtigt). Intraspezifische genetische Distanzen sind fett gedruckt.

Arten	<i>O. agassii</i>	<i>O. tschudii</i>	<i>O. chungarensis</i>	<i>O. parinacotensis</i>	<i>O. laucaensis</i>	<i>O. asotatensis</i>	<i>O. luteus</i>	<i>O. ispi</i>
<i>O. agassii</i>	<b>0,007 ±0,003</b>							
<i>O. tschudii</i>	0,008 ±0,003	<b>0,003 ±0,002</b>						
<i>O. chungarensis</i>	0,010 ±0,004	0,005 ±0,003	<b>0,003 ±0,002</b>					
<i>O. parinacotensis</i>	0,011 ±0,004	0,007 ±0,003	0,005 ±0,003	<b>0,005 ±0,003</b>				
<i>O. laucaensis</i>	0,009 ±0,004	0,004 ±0,003	0,003 ±0,002	0,004 ±0,002	<b>0,005 ±0,003</b>			
<i>O. asotatensis</i>	0,010 ±0,004	0,015 ±0,006	0,017 ±0,006	0,018 ±0,006	0,015 ±0,006	0		
<i>O. luteus</i>	0,088 ±0,014	0,092 ±0,014	0,089 ±0,014	0,091 ±0,014	0,088 ±0,015	0,083 ±0,014	<b>0,016 ±0,004</b>	
<i>O. ispi</i>	0,097 ±0,014	0,102 ±0,015	0,099 ±0,015	0,101 ±0,015	0,098 ±0,015	0,092 ±0,014	0,027 ±0,006	<b>0,020 ±0,005</b>

## Abbildung 32

Sequenz-Sättigungsanalyse von 22 Kontrollregions-Haplotypen. Es wurden alle in Abbildung 33 berücksichtigten Taxa einbezogen. Aufgetragen sind die genetischen Distanzen gegen die Anzahl der Substitutionen (A Transitionen; B Transversionen) im paarweisen Sequenzvergleich. Die Regressionskoeffizienten ( $R^2$ ) sind ebenfalls angegeben.

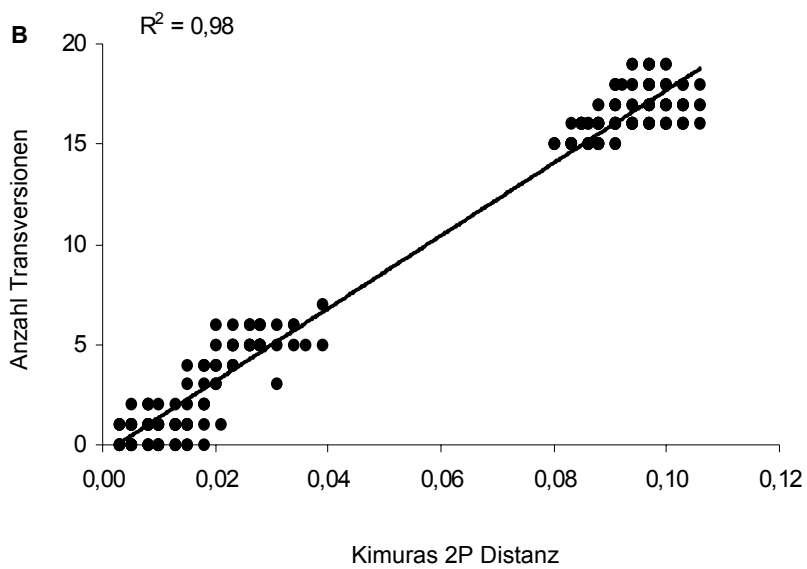
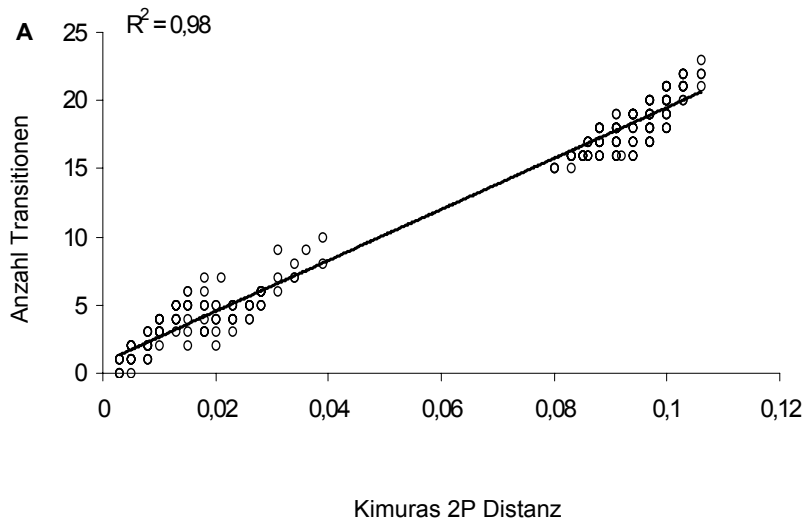
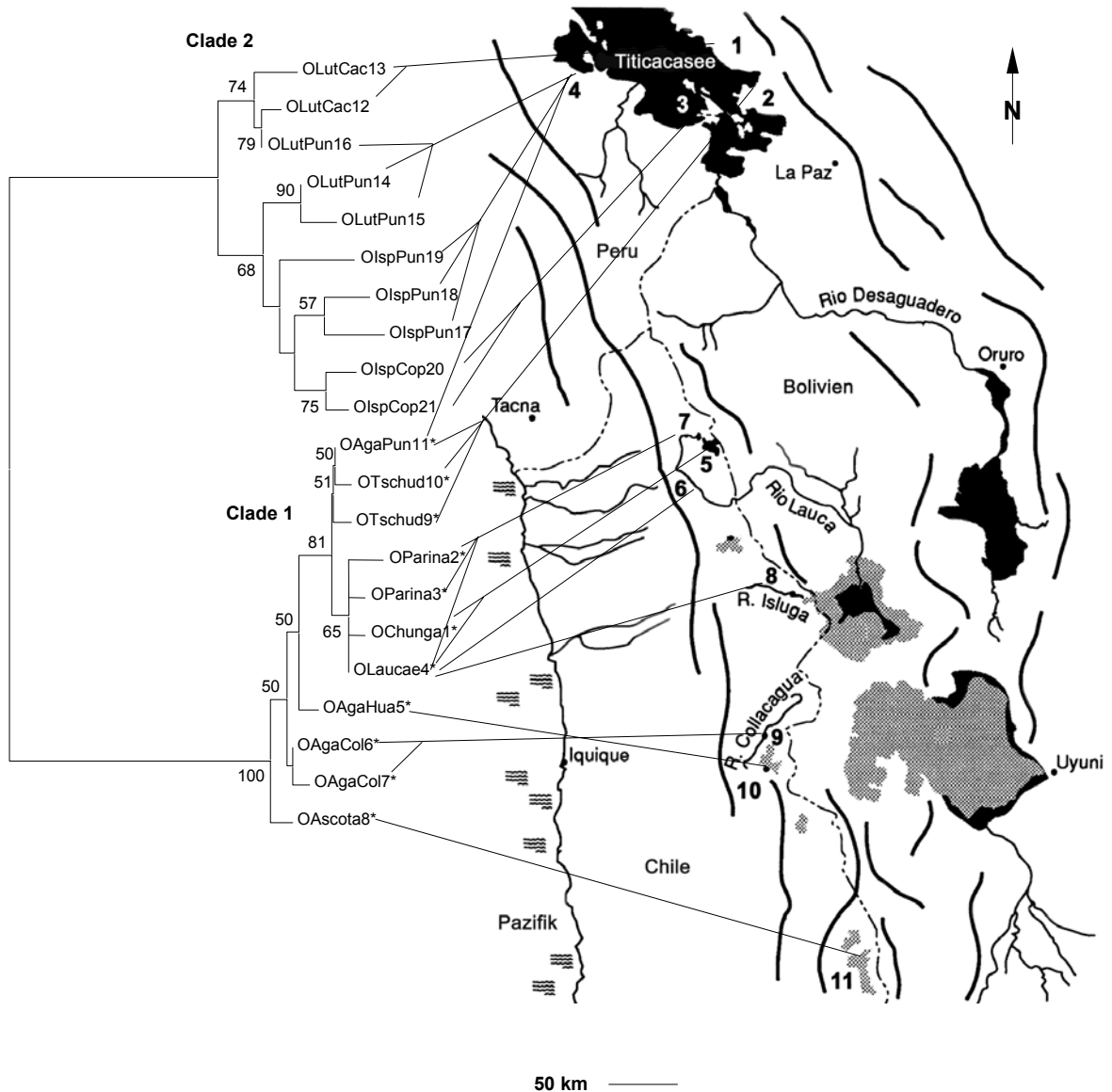


Abbildung 33

Neighbor-Joining Phylogenie und geographische Verteilung der 21 unterschiedlichen mtDNA Haplotypen, die innerhalb des sequenzierten Teils der Kontrollregion identifiziert werden konnten (383-385 bp). Genetische Distanzen wurden unter Berücksichtigung von Transitionen und Transversionen abgeschätzt (2-Parameter-Modell; Kimura 1980). Die Werte an den Verzweigungen geben die prozentuale Unterstützung der jeweiligen Verzweigung an (Bootsrapping: 1000 Replikate). Die Nummerierung der Herkunftslokalitäten sowie die Haplotypenbezeichnungen korrespondieren mit denjenigen der Tabelle 8.



Die erste der Gruppierungen (Clade 1) schließt wiederum alle Populationen von *O. agassii*, *O. tschudii* sowie alle chilenischen Arten ein, während sich in der zweiten Gruppierung (Clade 2) ausschließlich die Populationen von *O. ispi* und *O. luteus* aus unterschiedlichen Regionen des Titicacasees vereinigen. Innerhalb der chilenischen Taxa, sowie *O. tschudii* (Clade 1) lassen sich ferner zwei genetisch distinkte Linien unterscheiden. An der Basis dieser monophyletischen Gruppierung stehen die südchilenischen Arten und Populationen aus dem Rio Collacagua, dem Salar d’Huasco und dem Salar d’Ascotan.

## Ergebnisse

---

In abgeleiteter Position finden sich die nordchilenischen Arten und Populationen aus dem Chungarasee, der Bofedale d'Parinacota und dem Rio Isluga. Außerdem beinhaltet diese nördliche Linie alle Haplotypen der Arten *O. tschudii* und *O. agassii* aus dem Titicacasee. Die Validität beider Linien erreichte einen statistisch signifikanten Wert von 81% (Bootstrapping).

Signifikante Gruppierungen waren ebenfalls innerhalb der Populationen von *O. ispi* und *O. luteus* (siehe Abbildung 33) nachweisbar. Sie entsprechen jedoch weder geographischen Regionen noch taxonomischen Einheiten.

In einem dritten Analyseschritt wurde die Signifikanz der phylogenetischen Rekonstruktion (Neighbor-Joining Analyse) durch Außengruppenvergleiche, sowie Berücksichtigung zusätzlicher Referenzhaplotypen des „Agassii Komplexes“ getestet. Zu diesem Zweck wurden publizierte Sequenzen (PARKER & KORNFIELD 1995, PARKER & KORNFIELD eingereicht) der mitochondrialen Kontrollregion einer Vielzahl von *Orestias* Arten aus dem Titicacasee vergleichend in die Analyse einbezogen. Die verfügbaren Sequenzdaten beziehen sich auf die Außengruppentaxa *Orestias crawfordii*, *O. gilsoni*, *O. imarpe*, *O. mooni*, *O. pentlandii*, *O. robustus*, *O. taquiri* sowie Referenzhaplotypen von *O. luteus*, *O. ispi*, *O. agassii* und *O. ascotanensis*. Die Referenzhaplotypen von *O. agassii* aus dem Titicacasee und *O. ascotanensis* (PARKER & KORNFIELD 1995, PARKER & KORNFIELD eingereicht) clusterten in derartigen Rekonstruktionen klar mit entsprechenden Haplotypen beider Arten, die in der vorliegenden Studie für die jeweiligen geographischen Regionen identifiziert wurden. Die Außengruppenhaplotypen aller übrigen untersuchten Taxa clusterten demgegenüber ausschließlich mit der zweiten Großgruppierung (*O. luteus*; *O. ispi*). Die hier dargestellten Analysen bestätigten somit die Monophylie der chilenischen *Orestias*-Taxa, einschließlich der Arten *O. agassii* und *O. tschudii* (Clade 1). Innerhalb dieser Taxa wurden weiterhin erstmals zwei klar voneinander getrennte genetische Linien identifiziert. An der Basis dieser Gruppierung (Clade 1) stehen ausschließlich südchilenische Taxa. Equivalente Phylogenien wurden in ungewichteten Parsimonieanalysen (MP), Minimum Evolution Rekonstruktionen (ME) und der Maximum Likelihood Analysen (ML) bestätigt. Geringe Differenzen zwischen NJ, MP, ME und ML Phylogenien betrafen lediglich Positionen terminaler Haplotypen innerhalb der beschriebenen signifikanten Gruppierungen.

Ein weiteres wesentliches Ergebnis der Kontrollregionsanalyse lässt sich den phylogenetischen Rekonstruktionen in Bezug auf das Clustern der *O. luteus* und *O. ispi* Haplotypen entnehmen (Abbildung 34). Die Haplotypen beider Arten, sowie weiterer *Orestias* Species dieser Gruppierung (Clade 2) clustern weder geographisch orientiert noch

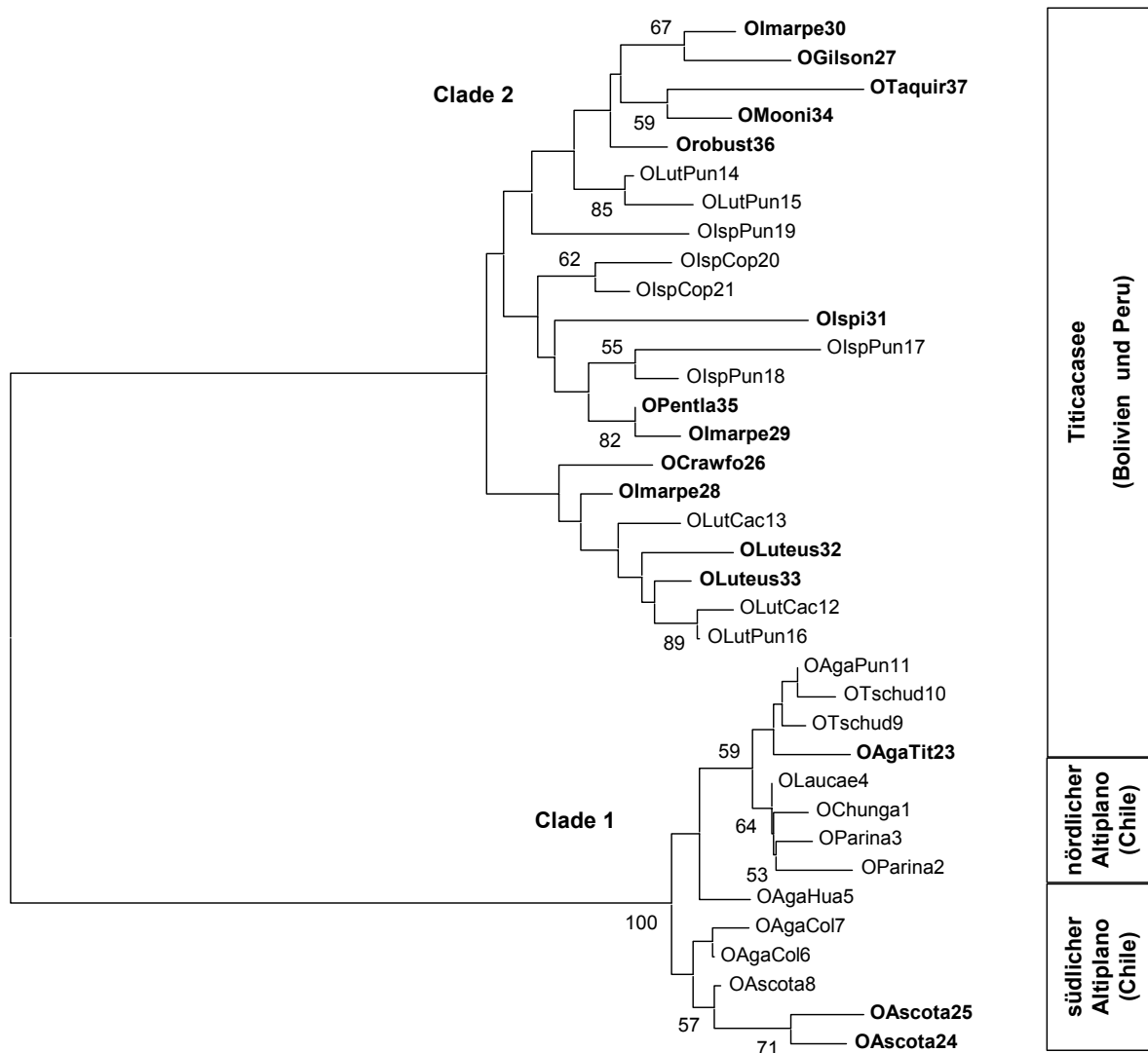


## Ergebnisse

Taxon spezifisch. Ein Befund, der klar daraufhinweist, dass diese hypervariable mtDNA Region für großsystematische phylogenetische Analysen klare Limitierungen aufweist. Aufgrund dieser Beobachtungen konzentrierten sich die abschliessenden Untersuchungen zur phylogenetischen Stellung der Orestiini innerhalb der Cyprinodontiformes auf die Analyse des Cytochrom-b Genes.

### Abbildung 34

Neighbor-Joining Phylogenie der 36 mtDNA Kontrollregions-Haplotypen unterschiedlicher *Orestias* Arten. Distanzabschätzungen folgen dem zwei-Parameter-Modell von Kimura (1980). Es wurden sowohl Transversionen als auch Transitionen berücksichtigt. Die Werte an den Verzweigungen geben die prozentuale Unterstützung (>50 %) der jeweiligen Verzweigung an (Bootstrapping: 1000 Replikate). Die Abkürzungen der Haplotypen sind in Tabelle 8 aufgeführt. Publizierte Kontrollregion Sequenzen sind fett gedruckt.



### 3.3.2 Cytochrom-b Sequenzierungen

Zur weiteren Absicherung der bereits dargestellten phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Taxa innerhalb des Genus *Orestias* und zur Klärung der phylogenetischen Stellung des Genus innerhalb der Cyprinodontiformes wurden im abschließenden Untersuchungsteil partielle Cytochrom-b Analysen eingesetzt. Insgesamt wurden 34 Individuen 13 unterschiedlicher Populationen acht verschiedener *Orestias* Species berücksichtigt.

Zur Überprüfung der Sequenzidentität und zur Bestimmung der Codon-Positionen wurden publizierte Sequenzen der Arten *O. agassii*, *O. luteus* und *O. ispi* verwendet (PARKER & KORNFIELD 1995). Die sequenzierten Bereiche des Cytochrom-b erfassten 307 Nukleotide, die für 102 Aminosäuren dieses Proteins codieren (Positionen 33-134). Im paarweisen Sequenzvergleich der *Orestias* Spezies konnten maximal 4 Aminosäuresubstitutionen detektiert werden (Position: 46, 97, 119, 120). Insgesamt wurden 32 Nucleotid-Substitutionen (11%) detektiert, von denen 27 dritte Codon-Positionen betrafen. 59 % aller Substitutionen entfielen auf Transitionen (54 % C / T Substitutionen). Innerhalb der 34 untersuchten Individuen konnten 18 unterschiedliche Haplotypen identifiziert werden. Sie sind in Tabelle 14 dargestellt. Lediglich vier Haplotypen wurden in unterschiedlichen Taxa bzw. an mehreren geographischen Regionen gefunden: OTschud2 (*O. agassii* – Punobucht / Titicacasee und *O. tschudii* – Huatajata / Titicacasee), OChunga11 (*O. chungarensis* und *O. parinacotensis*), OChunga12 (*O. laucaensis* und *O. chungarensis*) sowie OAgaCol6 (*O. agassii* – Rio Collacagua und Salar d’Hiasco / Chile und *O. ascotanensis*). Außerdem konnte ein mutmaßlich ursprünglicher Haplotyp identifiziert werden, der bei fast allen untersuchten Taxa auftrat (Haplotyp 10 / HT10).

Unkorrigierte genetische Distanzen (KIMURA 1980) zwischen verschiedenen Haplotypen (Tabelle 15) variierten zwischen 0,1 % und 9,2 % mit einem Mittelwert von 4,9 % ( $\pm 0,9$ ). Die mittlere genetische Distanz zwischen Haplotypen von *O. agassii*, *O. tschudii* und allen chilenischen Arten (*O. chungarensis*, *O. parinacotensis*, *O. laucaensis*, *O. ascotanensis*) war jedoch auch in dieser Analyse signifikant niedriger ( $0,7\% \pm 0,3$ ). Streudiagramme der paarweisen genetischen Distanzen gegen die Anzahl der Transitionen (Ts) bzw. Transversionen (Tv) zeigten, dass Transitionen wie auch Transversionen mit zunehmender genetischer Distanz linear anstiegen (Ts:  $r^2= 0,99$ ; Tv:  $r^2= 0,98$ ). Sequenzsättigungseffekte konnten somit auch in diesem Fall vernachlässigt und die Mehrzahl der Substitutionen als phylogenetisch relevant betrachtet werden. 29 der 32 polymorphen Sequenzpositionen waren parsimony-informativ.

## Ergebnisse

**Tabelle 14**

Substitutionen innerhalb der mtDNA Haplotypen des partiell sequenzierten Cytochrom-b-Genes aller untersuchter *Orestias* Arten. HT10 wurde bei *O. luteus*, *O. agassii* und *O. laucaensis* gefunden. Potentiell synapomorphe Substitutionen (Synap) sind markiert (\*). Zu den Abkürzungen vgl. Tabelle 7.

		11111	1112222222	222222222	223
Haplotypen		236700122	3990002234	555556678	890
		6779525736	2021475610	256894795	846
		CAGCTGTATT	CAAAACTCCT	ATATCGAAT	TTC
<b>Chile</b>	<b>süd nord</b>				
			..G.....	.....	..
			..G.....	.....	.C.
		.....A.....	..GG.....	.....	.C.
			..GG...T..	.....	.C.
			..GG...T..	..A....	.C.
			..GG...T..	.....	.C.
		...T.....	..GG.....	.....	.C.
			..GG.....	.....	.C.
<b>Bolivien</b>					
			..GG.....	.....	.C.
<b>Peru</b>		GGATAA.TA.	AT..CGCTTA	GCGC.CGG.	CCA
		GGA.AA.TAC	AT..TGCTTA	GCGC.NGG.	CCA
		GGATAA.TAC	AT..TGCTTA	GCGC..GG.	CCA
		GG..AA.NA.	AT..GCTTA	GC.C..GGC	CCA
		GG.TAA.TA.	AT..TGCTTA	GCGC.CGG.	CCA
		GG..AAATA.	AT..TGCTTA	GCGC.CGG.	CCA
		AG.TAA.TA.	AT..NGCTTA	GCGC..GG.	CCA
		GGATAA.TAC	AT..TGCTTA	GCGC.CGG.	CCA
		** * *	** ** **	** * **	** *

Phylogenetische Rekonstruktionen auf der Basis der Cytochrom-b Daten (Abbildung 35) bestätigten klar die bereits beschriebenen genetischen Beziehungen innerhalb des Genus *Orestias*. Wie zuvor in Kontrollregions-Analysen gezeigt, ließen sich auch hier die Haplotypen von *O. luteus* und *O. ispi* klar von allen übrigen *Orestias* Taxa trennen. Innerhalb der chilenischen *Orestias* Arten und den Populationen von *O. tschudii* und *O. agassii* waren ebenso wie über die vorherigen molekularen Analysen der Kontrollregion zwei voneinander getrennte genetische Linien zu beobachten. Eine südliche Linie, die Haplotypen aus dem Rio Collacagua, dem Salar d’Huasco und dem Salar d’Ascotan (OAgCol5, OAgCol19, OAgCol6) umfassend, und eine nördliche Linie, die Haplotypen aus dem Chungarasee, der Bofedale de Parinacota und dem Rio Isluga (OChunga11,

**Tabelle 15**

Mittlere interspezifische und intraspezifische genetische Distanzen (Kimura, 1980) zwischen Arten und Populationen des Genus *Orestias* basierend auf partiellen Cytochrom-b-Sequenzen (Transitionen und Transversionen wurden berücksichtigt).

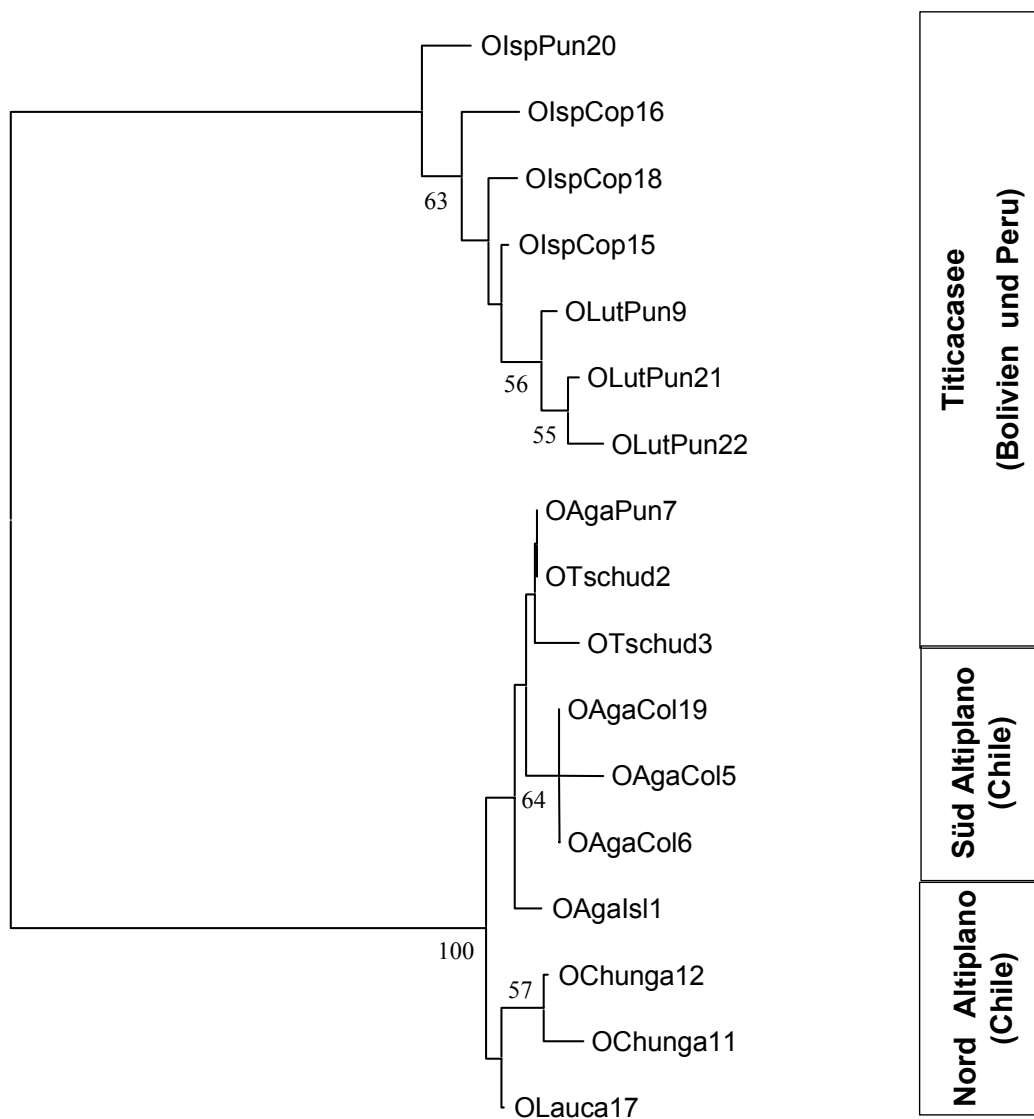
Arten	<i>O. agassii</i>	<i>O. tschudii</i>	<i>O. chungarensis</i>	<i>O. parthocacensis</i>	<i>O. laucaensis</i>	<i>O. ascotensis</i>	<i>O. luteus</i>	<i>O. ispi</i>
<i>O. agassii</i>	0,005 ± 0,002							
<i>O. tschudii</i>	0,006 ± 0,004	0,003 ± 0,003						
<i>O. chungarensis</i>	0,011 ± 0,005	0,012 ± 0,006	0,003 ± 0,003					
<i>O. parthocacensis</i>	0,012 ± 0,005	0,010 ± 0,005	0,001 ± 0,001	0,003 ± 0,003				
<i>O. laucaensis</i>	0,006 ± 0,004	0,007 ± 0,004	0,004 ± 0,002	0,001 ± 0,001	0			
<i>O. ascotensis</i>	0,003 ± 0,002	0,004 ± 0,003	0,010 ± 0,005	0,006 ± 0,003	0,012 ± 0,006	0		
<i>O. luteus</i>	0,091 ± 0,016	0,092 ± 0,017	0,091 ± 0,017	0,080 ± 0,016	0,089 ± 0,016	0,080 ± 0,016	0,007 ± 0,004	
<i>O. ispi</i>	0,083 ± 0,016	0,085 ± 0,016	0,083 ± 0,016	0,073 ± 0,014	0,081 ± 0,016	0,073 ± 0,014	0,013 ± 0,005	0,011 ± 0,004

## Ergebnisse

OChunga12, OLauca17, OAgals1) vereinigend. Außerdem beinhaltet die nördliche Linie Haplotypen von *O. tschudii* und *O. agassii* aus dem Titicacasee (OTschud2, OTschud3, OAgapun7). Neighbor-Joining Phylogenien, wie in Abbildung 35 dargestellt, wurden in Maximum Parsimony (MP) und Maximum Likelihood (ML) Analysen bestätigt.

### Abbildung 35

Neighbor-Joining Phylogenie und geographische Verteilung der 17 mtDNA Haplotypen, die im Rahmen der partiellen Sequenzierungen des Cytochrom-b Genes identifiziert werden konnten (307 bp). Die genetischen Distanzen entsprechen dem zwei-Parameter-Modell (Kimura 1980). Es wurden Transitionen und Transversionen berücksichtigt. Die Werte an den Verzweigungen geben die prozentuale Unterstützung für die jeweilige Verzweigung an (1000 Bootstrap Replikate). Werte < 50 % sind nicht angegeben.



## Ergebnisse

---

Für die abschließende Analyse in Bezug auf die phylogenetische Stellung des Genus *Orestias* innerhalb der Cyprinodontiformes wurden bereits publizierte Sequenzen (PARKER & KORNFIELD 1995, MURPHY & COLLIER 1996, 1997, MURPHY *et al.* 1999, 1999b, PERDICES *et al.* 2001) des Cytochrom-b Genes einiger *Orestias* Arten aus dem Titicacasee sowie einer Vielzahl von Zahnkarpfenartigen (Cyprinodontiformes) Nord-, Zentral- und Südamerikas, Afrikas sowie Eurasiens vergleichend in die phylogenetische Analyse eingebunden. Die verfügbaren Sequenzdaten beziehen sich auf die eurasischen Außengruppentaxa *Aphanius chantrei*, *Aphanius iberus*, *Kosswigichthys asquamatus*, die südamerikanischen Taxa *Cynolebias costai*, *Cynolebias antenori* und *Rivulus violaceus*, die zentral- und nordamerikanischen Taxa *Cyprinodon diabolus*, *Cyprinodon nevadensis*, *Jordanella pulchra*, *Floridichthys carpio*, *Megupsilon aporus* und *Cualac tesselatus* und die afrikanischen Taxa *Roloffia viride* und *Roloffia maeseni* sowie publizierte Haplotypen von *O. luteus*, *O. ispi* und *O. agassii*. Im Außengruppenvergleich erhöht sich die Anzahl polymorpher Nucleotidpositionen auf 153 (50%) und die maximale genetische Distanz (KIMURA 1980) auf 44,7 %. Streudiagramme der paarweisen genetischen Distanzen gegen die Anzahl der Transitionen (Ts) bzw. Transversionen (Tv) für alle Haplotypen einschließlich der Außengruppen zeigten jedoch, dass Transitionen bzw. Transversionen auch bei derartig hohen Divergenzen mit zunehmender genetischer Distanz nahezu linear anstiegen (Ts:  $r^2= 0,93$ ; Tv:  $r^2= 0,89$ ) (Abbildung 36). Sequenzsättigungseffekte konnten somit auch in dieser abschließenden Analyse vernachlässigt werden. Von den 153 polymorphen Nucleotidpositionen waren 127 parsimony informativ.

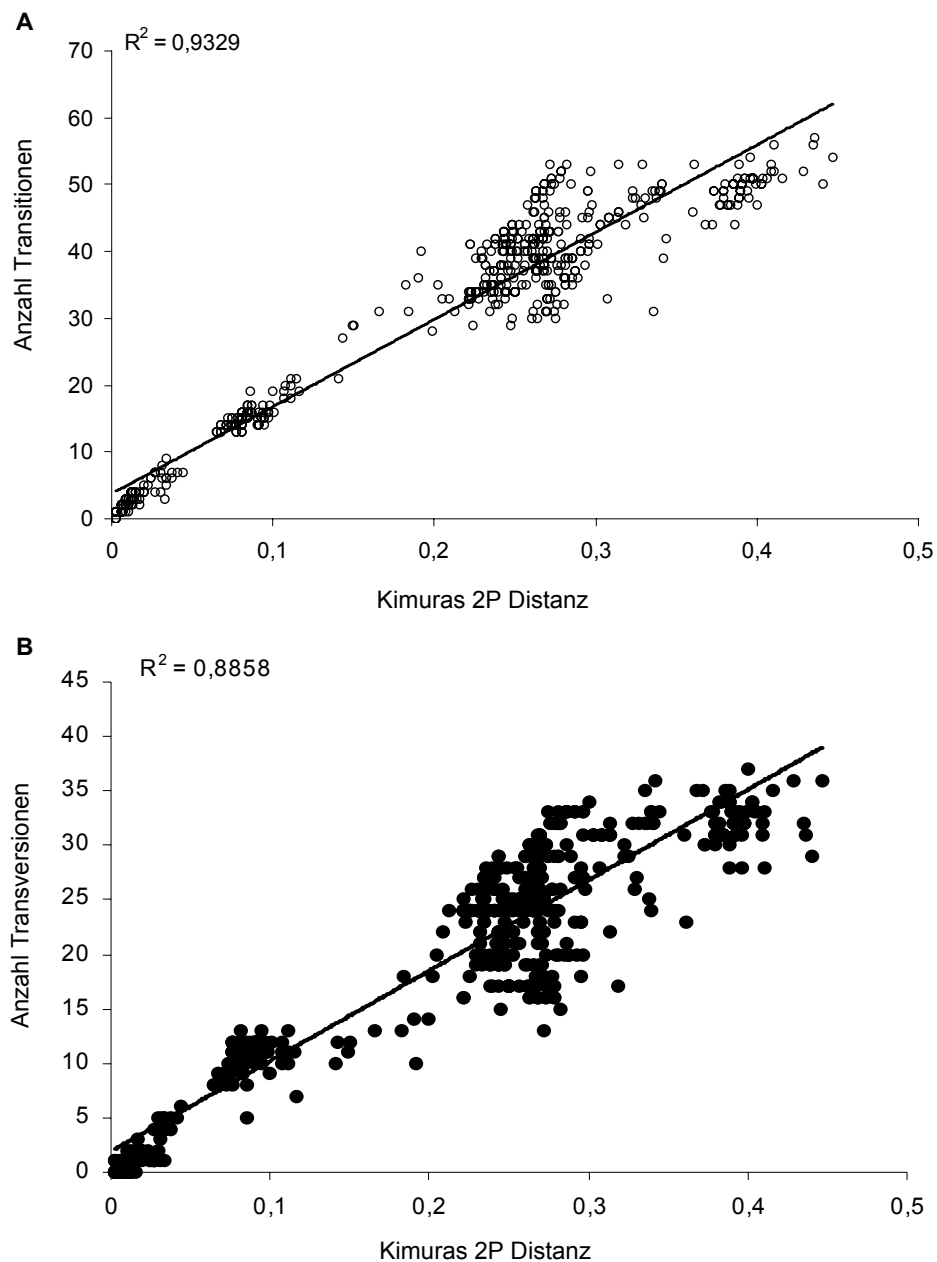
Phylogenetische Analysen unter Berücksichtigung aller Außengruppentaxa mittels cladistischer und phenetischer Analysemethoden (Maximum-Parsimony, Neighbor-Joining) zeigten nahezu identische Topologien. Wie die Abbildung 37 darstellt, clusterten die Referenz-Haplotypen von *O. agassii* (PARKER & KORNFIELD 1995) aus dem Titicacasee und die Referenz-Haplotypen von *O. luteus*, und *O. ispi* (PARKER & KORNFIELD 1995) klar Taxon spezifisch. Die Schwestergruppe der *Orestias* wird sowohl von den eurasischen als auch den nord- und zentralamerikanischen Taxa gebildet (*Aphanius*, *Kosswigichthys*, *Jordanella*, *Cualac*, *Floridichthys*, *Megupsilon* und *Cyprinodon*). Das statistische Signifikanzniveau für dieses Schwestergruppenverhältniss erreichte Werte von 74 % in Neighbor-Joining Analysen (Bootstrapping: 1000 Replikate). Die südamerikanischen Taxa (*Cynolebias*) sowie die afrikanischen Taxa (*Roloffia*) konnten demgegenüber aus diesem Schwestergruppenverhältniss klar ausgeschlossen werden. Sie stehen stets an der Basis der phylogenetischen Rekonstruktionen. Alle Phylogenien wurden mit *Rivulus violaceus*

## Ergebnisse

gewurzelt. Eine exaktere Definition der Schwestergruppe des Genus *Orestias* ließ sich auf der Basis der vorliegenden Daten nicht formulieren. Equivalente Topologien ließen sich in Maximum Parsimony (MP), Minimum Evolution (ME) sowie Maximum Likelihood Analysen (ML) bestätigen.

**Abbildung 36**

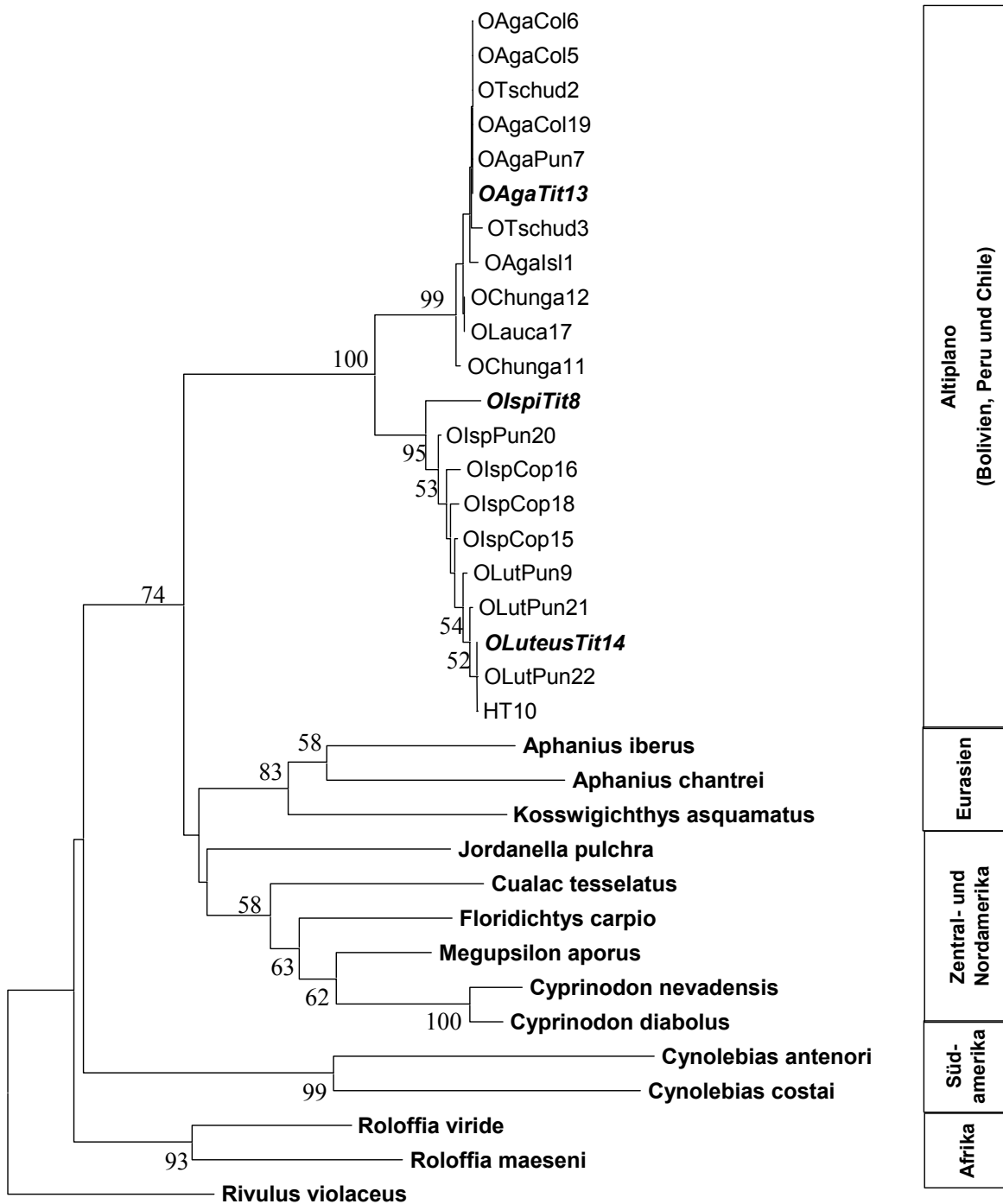
Sequenz-Sättigungsanalyse von 35 Cytochrom-b Haplotypen. Es wurden alle in Abbildung 37 berücksichtigten Taxa einbezogen. Aufgetragen sind die genetischen Distanzen gegen die Anzahl der Substitutionen (A Transitionen; B Transversionen) im paarweisen Sequenzvergleich. Die Regressionskoeffizienten ( $R^2$ ) sind ebenfalls angegeben.



## Ergebnisse

Abbildung 37

Cytochrom-b-Phylogenie (Neighbor-Joining) des Genus *Orestias* und verwandter afrikanischer, süd-, zentral und nordamerikanischer Genera sowie eurasischer Vertreter der Cyprinodontiformes. Die genetischen Distanzen entsprechen dem 2-Parameter-Modell (Kimura 1980). Es wurden sowohl Transitionen als auch Transversionen berücksichtigt. Die Werte an den Verzweigungen entsprechen der prozentualen Unterstützung der jeweiligen Verzweigung (1000 Bootstrap-Replikate). Werte < 50 % sind nicht angegeben. Die Phylogenie wurde über *Rivulus violaceus* gewurzelt.



### 4. Diskussion

#### 4.1 Morphologische Charakteristika

Die Taxonomie und Systematik innerhalb des Genus *Orestias* basiert im wesentlichen auf morphologischen Untersuchungen (TCHERNAVIN 1944, LAUZANNE 1982, PARENTI 1984). Deshalb wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit zunächst versucht, anhand der wesentlichen morphologischen Merkmale, die berücksichtigten Taxa voneinander zu differenzieren und zu identifizieren. Die zweifelsfreie Identifizierung von einzelnen Individuen muss eine wesentliche Forderung an morphologische Merkmale sein, die zur Beschreibung von Arten und zur Definition taxonomischer Gruppierungen herangezogen werden. Es ließen sich hier jedoch lediglich drei *Orestias* Taxa anhand morphologischer Merkmale zweifelsfrei voneinander unterscheiden: *O. luteus*, *O. ispi* und alle übrigen in dieser Arbeit berücksichtigten *Orestias* Arten (*O. agassii*, *O. tschudii*, *O. laucaensis*, *O. chungarensis*, *O. parinacotensis*, *O. ascotanensis*).

Die im Mittelpunkt der Analyse stehenden chilenischen *Orestias* Arten (*O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*, *O. parinacotensis*, *O. ascotanensis*) ließen sich jedoch weder anhand ihrer meristischen noch anhand ihrer morphometrischen Charakteristika voneinander und auch nicht von *O. tschudii* diskriminieren. In den folgenden Abschnitten werden die meristischen und morphometrischen Analysen separat diskutiert.

##### 4.1.1 Meristische Merkmale

Meristische Merkmale eignen sich insbesondere für die Identifizierung von Arten, da sie im Gegensatz zu morphometrischen Merkmalen im Adultzustand keine Korrelation mit der Größe der Tiere aufweisen. Die hierin untersuchten Merkmale zeigen diese Korrelation ebenfalls nicht. Sie sollten folglich eine zweifelsfreie Identifizierung von Individuen unterschiedlicher ontogenetischer Stadien erlauben. Eine Vielzahl meristischer Merkmale spielen deshalb in der taxonomischen und systematischen Literatur der Teleostee und so auch innerhalb der Gattung *Orestias* eine wesentliche Rolle. Diese Merkmale betreffen vor allem die Ausprägung der Beschuppung (Schuppenzahlen in unterschiedlichen Körperregionen) sowie die Flossenstrahlzahlen. Nach TCHERNAVIN (1944) unterscheiden sich die, in der vorliegenden Arbeit berücksichtigten Taxa *O. agassii* und *O. agassii tschudii* (hierin *O. tschudii* sensu PARENTI 1984) beispielsweise in der Anzahl der Schuppen in der mittleren



## Diskussion

---

Längsreihe. *O. agassii* soll nach TCHERNAVIN in dieser Region im Mittel 32-33 und *O. tschudii* 33-35 Schuppen aufweisen. Gleichzeitig merkt TCHERNAVIN jedoch an, dass sich *O. agassii* und *O. agassii tschudii* oft nur schwer voneinander trennen lassen. Diese wie auch andere Differenzen seien erst in Serienuntersuchungen nachweisbar. Eigene ontogenetische Untersuchungen (LÜSSEN 1998, VILLWOCK *et al.* 2000) zur Beschuppungsentwicklung von *O. agassii* und *O. tschudii* haben darüber hinaus gezeigt, dass sich sowohl die Anzahl der Schuppen in verschiedenen Körperregionen als auch deren Oberflächenstruktur bis etwa zum Erreichen des dritten Lebensjahres verändern. Die Beurteilung derartiger Beschuppungsmerkmale bei juvenilen Tieren ist daher oft schwierig. Ferner sind die beiden Taxa nach TCHERNAVIN durch zwei von ihm beschriebene Übergangsformen verbunden (*O. agassii owenii* und *O. agassii pequeni*). Für die Unterscheidung der ebenfalls in dieser Arbeit berücksichtigten Art *O. luteus* von *O. agassii* gibt TCHERNAVIN eine, bei *O. luteus* reduzierte, Schuppenzahl in der Rückenlinie (11-15), der Transversalen (11-13), sowie eine erhöhte Anzahl an Flossenstrahlen in der Pectoralis an (18-22). *O. agassii* besitzt demgegenüber 14-24 Rückenlinienschuppen, 12-16 Schuppen in der Transversalen und 14-21 Pectoralflossenstrahlen. Derartige meristische Merkmale spielen auch in der aktuellen taxonomischen und systematischen Literatur der Gattung *Orestias* eine wesentliche Rolle. LAUZANNE (1982) beschreibt beispielsweise für *O. ispi* 42-53 Schuppen in der mittleren Längsreihe. Diese hohe Zahl sei charakteristisch für die Art, da sie neben der von *O. pentlandii* die höchste innerhalb des Genus darstelle. Im Vergleich zu dieser haben *O. agassii* (31-35) und *O. luteus* (30-33) wenige Schuppen in der mittleren Längsreihe. Auch die jüngste Revision der Gattung *Orestias* durch PARENTI (1984) enthält eine Vielzahl derartiger Angaben zu meristischen Merkmalsdifferenzen zwischen den in der vorliegenden Arbeit berücksichtigten Arten. *O. agassii* verfügt nach Parenti beispielsweise nur über 11-16 Flossenstrahlen in der Analis, wohingegen alle Arten des „Cuvieri Komplexes“ (u.a. *O. ispi*) eine synapomorph erhöhte Zahl an Analflossenstrahlen besitzen sollen (16-19). *O. tschudii* sei ferner durch eine erhöhte Flossenstrahlzahl in der Dorsalis (15-16) und Pectoralis (17-19) gekennzeichnet.

Die Analysen dieser Merkmale im Rahmen der vorliegenden Arbeit lassen jedoch ausschließlich die Diskriminierung der eingangs genannten drei Gruppierungen innerhalb der hier berücksichtigten Taxa zu: *O. ispi*, *O. luteus*, alle übrigen *Orestias* Arten. Es konnten keine signifikanten Varianzunterschiede zwischen den chilenischen *Orestias* Species (*O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*, *O. parinacotensis*) sowie *O. tschudii* gefunden werden. Diese Befunde decken sich mit den Angaben THOMANN'S (1990), der ebenfalls keine

## Diskussion

---

signifikanten Varianzunterschiede in den meristischen Merkmalsverteilungen zwischen den Arten *O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis* und *O. parinacotensis* finden konnten. Alle in der vorliegenden Arbeit gefundenen Verteilungen der meristischen Merkmale sind weitgehend deckungsgleich mit denen, die Thomann für die entsprechenden Arten finden konnte. Ferner liegen alle beobachteten Differenzen vollständig innerhalb des in der Literatur angegebenen Varianzrahmens der Art *O. agassii* (TCHERNAVIN 1944, LAUZANNE 1982, PARENTI 1984). Damit ergeben sich aus der Analyse der meristischen Daten keine Identifizierungsmöglichkeiten für diese Taxa. Die Befunde TCHERNAVINS (1944), wonach sich *O. tschudii* (*O. agassii tschudii* sensu Tchernavin) von *O. agassii* über seine erhöhte Anzahl an Schuppen in der mittleren Längsreihe unterscheiden lässt, konnten also ebenso wenig bestätigt werden, wie die von PARENTI (1984) für *O. tschudii* angegebene erhöhte Zahl an Dorsal- und Pectoralflossenstrahlen. Vielmehr werden die Ergebnisse dieser Arbeit von den Befunden LAUZANNES (1982) gestützt, der ebenfalls keine morphologische Evidenz für die von Tchernavin formulierte Unterart *O. agassii tschudii* findet.

Demgegenüber konnte *O. luteus* eindeutig im Rahmen der vorliegenden Arbeit durch seine erhöhte Anzahl an Pectoralflossenstrahlen, seine verringerte Anzahl an Schuppen in der Rückenlinie sowie seine reduzierte Anzahl an Schuppen in der mittleren Längsreihe charakterisiert werden. Diese Befunde sind kongruent zu denen TCHERNAVINS (1944) und LAUZANNES (1982). LAUZANNE beschreibt für *O. luteus* eine erhöhte Zahl an Pectoralflossenstrahlen und TCHERNAVIN (1944) eine reduzierte Anzahl an Schuppen in der Rückenlinie (s.o.). Die hierin für *O. luteus* gefundenen Schuppenzahlen in der mittleren Längsreihe (29-35) decken sich außerdem weitgehend mit den Angaben PARENTIS (30-33). Gleichzeitig muss angemerkt werden, dass sich *O. luteus* zwar durch jedes einzelne dieser Merkmale von den übrigen hier untersuchten Arten statistisch signifikant abgrenzen lässt, jedoch Überlappungsbereiche insbesondere mit *O. agassii* existieren. Die eingangs geforderte zweifelsfreie Identifizierung von *O. luteus* Individuen anhand einzelner meristischer Merkmale ist folglich nicht ohne weiteres gegeben.

Für *O. ispi* konnte dagegen zumindest ein meristisches Merkmal gefunden werden, das eine zweifelsfreie Identifizierung dieser Art erlaubt. Dies betrifft die Anzahl der Schuppen in der mittleren Längsreihe (41-48). In Bezug auf dieses Merkmal zeigt *O. ispi* keinerlei Überlappungsbereiche mit den chilenischen *Orestias* Arten (30-39), *O. tschudii* (31-36) oder *O. luteus* (29-35). Diese Befunde sind deckungsgleich mit den Angaben LAUZANNES (1982) und PARENTIS (1984). Die Schuppenzahl in der MLR ist hinter der von *O. pentlandii* (49-61) die höchste innerhalb des Genus (LAUZANNE 1982). Nur geringe Überlappungsbereiche zeigt

*O. ispi* darüber hinaus mit den übrigen hier berücksichtigten *Orestias* Arten hinsichtlich der Anzahl an Schuppen in der Rückenlinie (erhöht auf 23-30), sodass auch dieses meristische Merkmal eingeschränkt als charakteristisch für die Art gelten kann. Gleiches gilt für die reduzierte Anzahl an Pectoral- und Dorsalflossenstrahlen (14-17 und 11-13). Die Befunde PARENTIS (1984), wonach *O. ispi* über eine synapomorph erhöhte Anzahl an Analflossenstrahlen (16-17) verfügt, konnten dagegen nicht bestätigt werden.

### 4.1.2 Morphometrische Merkmale

Morphometrische Merkmale zeigen im allgemeinen und wie im Ergebnisteil dieser Arbeit demonstriert, eine starke Korrelation mit der Größe der Individuen. Aufgrund dieser Tatsache wurden die morphometrischen Daten linearisiert und mit multivariaten statistischen Methoden untersucht (Diskriminanzanalyse, Hauptkomponentenanalyse). Die vorliegende Arbeit enthält die ersten derartigen Analysen für chilenische Arten und Populationen innerhalb des Genus *Orestias*. Die bislang bekannten Arbeiten, die morphometrische Merkmale analysieren, enthalten entweder lediglich univariate, beschreibende statistische Ansätze (THOMANN 1990) oder verzichten gänzlich auf eine Signifikanzprüfung (TCHERNAVIN 1944, PARENTI 1984). Lediglich LAUZANNE (1982) unternimmt den Versuch einer Faktorenanalyse unter Berücksichtigung von 15 Arten des Titicacasees, darunter *O. agassii*, *O. luteus* und *O. ispi*. Die Untersuchungen Lauzannes stellen jedoch keine Faktorenanalysen im Sinne der multivariaten Statistik dar, sondern klassifiziert Merkmalszustände, die auf der Berechnung von Indices basieren. Die Länge des Schwanzstiels in Relation zur Totallänge wird beispielsweise in drei Merkmalszustände unterteilt (< 23 %, 24-28%, > 28%). Auf der Basis dieser Daten berechnet Lauzanne Ähnlichkeitsgrade zwischen den von ihm untersuchten Arten und findet acht Gruppierungen. Von den in der vorliegenden Arbeit berücksichtigten Arten gehören *O. agassii*, *O. luteus* und *O. ispi* jeweils unterschiedlichen Gruppierungen an.

Sowohl im Rahmen der hierin durchgeführten Diskriminanzanalysen als auch im Rahmen der Hauptkomponentenanalysen ließen sich ausschließlich diese, von LAUZANNE gefundenen und schon in der Analyse der meristischen Daten vorgestellten, drei evidenten Gruppierungen bestätigen (*O. ispi*, *O. luteus*, alle übrigen Taxa einschließlich *O. agassii*, und *O. tschudii*). Die Ergebnisse unterstützen damit die schon zuvor dargestellten Limitierungen, anhand der wesentlichen morphologischen Merkmale chilenische *Orestias* Arten (*O. chungarensis*, *O. laucaensis*, *O. parinacotensis*, *O. ascotanensis*) und *O. tschudii* zu identifizieren und von *O. agassii* differenzieren zu können.

## Diskussion

---

Gleichzeitig ließen sich *O. luteus* und *O. ispi* erneut eindeutig auch auf der Basis morphometrischer Charakteristika voneinander und von allen übrigen Taxa differenzieren. Beide Arten zeigten in der Diskriminanzanalyse im Auftrag der ersten gegen die zweite Diskriminanzfunktion keine Überlappungsbereiche mit anderen Arten. Dieses Ergebnis blieb für *O. ispi* selbst im Auftrag der zweiten gegen die dritte Diskriminanzfunktion stabil. Nahezu identische Ergebnisse ließen sich in den Hauptkomponentenanalysen erzielen.

Auch in diesen Untersuchungen zeigten beide Arten keinerlei Überlappungsbereiche untereinander und nur geringe Überlappungsbereiche mit den übrigen Arten. Außerdem war es in diesen Analysen möglich, die Wertigkeit bestimmter morphometrischer Variablen für die Identifizierung und Differenzierung anzugeben. *O. luteus* ist insbesondere durch die Kopfteilmaße charakterisiert (Kopfbreite, Kopflänge, Postorbitalraum, Interorbitalraum, Maulbreite), *O. ispi* dagegen durch die Schwanzstielmaße (Länge und Höhe des Schwanzstiels). Beide Arten stehen sich in bezug auf die Rumpfmaße gegenüber (Körperbreite, Körperhöhe, Bauchlänge, Länge des vorderen Rückenbereiches), wobei *O. luteus* als hochrückige, gedrungene *Orestias* Art Überlappungsbereiche mit den übrigen *Orestias* Taxa aufweist (insbesondere mit *O. agassii* und *O. tschudii*). *O. ispi* zeigt als schlanke und schmale *Orestias* Art jedoch keinerlei derartige Überlappungsbereiche mit anderen Arten und ist deshalb anhand dieser Merkmale eindeutig zu identifizieren. Die Flossenmaße spielen für die Identifizierung keiner dieser Arten eine Rolle.

Diese Befunde werden auch durch die, in der Literatur angegebenen Identifizierungsmöglichkeiten dieser Taxa gestützt. Die Tatsache, dass sich *O. ispi* anhand seiner schlanken Form sowie seiner Schwanzstielmaße charakterisieren lässt, wurde bereits von LAUZANNE (1982) beschrieben, und sowohl Lauzanne als auch TCHERNAVIN (1944) und PARENTI (1984) erkannten, dass *O. luteus* durch seine gedrungene Körperform und seinen großen Kopf charakterisiert ist. Die Art unterscheidet sich hierin insbesondere von *O. ispi* und *O. agassii*, die schmalere Köpfe besitzen. Ferner ist *O. luteus* nach LAUZANNE (1982) und PARENTI (1984) anhand seiner großen Schwanzstielhöhe im Verhältnis zur Standardlänge identifizierbar.

In der aktuellsten Revision der Gattung durch PARENTI (1984), spielen die hier untersuchten morphometrischen Merkmale außerdem eine wesentliche Rolle in der Beschreibung der intragenerischen Beziehungen der einzelnen Taxa. Die Körperhöhe und die Schwanzstielhöhe sind nach Parenti beispielsweise Merkmale, die *O. luteus* mit den übrigen Arten des „Agassii-Komplexes“ (*O. agassii*, *O. tschudii*, *O. parinacotensis*, *O. laucaensis*, *O. parinacotensis*, *O. ascotanensis*) gemeinsam aufweist. Die Schwanzstielhöhe begründet

## Diskussion

---

u.a. die Monophylie des „Agassii-Komplexes“. Tatsächlich zeigt die Hauptkomponentenanalyse, dass *O. luteus* in Bezug auf diese Merkmale mit den angesprochenen Arten Überlappungsbereiche aufweist. Ein weiteres Merkmal mit dem Parenti *O. agassii*, *O. luteus* und *O. tschudii* als monophyletische Gruppierung innerhalb des „Agassii-Komplexes“ von den chilenischen *Orestias* Arten (*O. ascotanensis*, *O. parinacotensis*, *O. laucaensis*) trennt, bezieht sich auf die Körperbreite. Diese soll bei *O. agassii*, *O. luteus* und *O. tschudii* infolge verdickter vorderer Rippen größer sein als bei den übrigen Arten des „Agassii-Komplexes“. Diese Befunde können nicht bestätigt werden. Es ergeben sich vielmehr vor dem Hintergrund der hier dargestellten Analysen keine Möglichkeiten der Diskriminierung von *O. agassii*, *O. luteus* und *O. tschudii* von den übrigen hier berücksichtigten Species des „Agassii-Komplexes“ (*O. ascotanensis*, *O. parinacotensis*, *O. laucaensis*) anhand der Körperbreite. Ebenso verhält es sich mit dem Befund Parentis wonach sich *O. luteus* und *O. agassii* als Teil einer weiteren monophyletischen Gruppierung innerhalb des „Agassii-Komplexes“ von den übrigen Arten durch ihre Körperhöhe differenzieren lassen.

Aufgrund der hier dargestellten notorischen Schwierigkeiten *Orestias* Arten zweifelsfrei identifizieren zu können, wurde der Versuch unternommen, biochemische artcharakteristische Merkmale für die jeweiligen Taxa zu finden.

### 4.2 Biochemischen Charakterisierungen

Biochemische Untersuchungen insbesondere die Analyse von Hämoglobinen und monomeren Globinketten, aber auch Allozymmusteruntersuchungen einschließlich der Analyse von Parvalbuminen, haben sich bei einer Vielzahl von Teleostern als außerordentlich wertvolle Mittel zur Charakterisierung von Arten und Populationen bewährt (MCANDREW & MAJUMDAR 1983, ECHELLE & ECHELLE 1993, 1993b, POUYAUD & AGNÈSE 1995, MALTAGLIATI 1999, FALK *et al.* 2000). Sie zeigen häufig auch bei nahe verwandten Arten spezifische Merkmalszustände an, und sind darüber hinaus weder von äußeren noch regelhaft von ontogenetischen Faktoren abhängig. Die in der vorliegenden Arbeit dargestellten biochemischen Analysen stellen in Art und Umfang die ersten derartigen Untersuchungen an Arten und Populationen innerhalb des Genus *Orestias* dar. Die übrigen verfügbaren Informationen zu genetischen Verwandtschaftsverhältnissen beschränken sich auf Allozymmusteruntersuchungen eines Teils der hierin berücksichtigten Taxa und sind in der

Dissertationsschrift THOMANN (1990) enthalten. In den folgenden Abschnitten werden die verschiedenen biochemischen Charakterisierungsversuche separat diskutiert.

### 4.2.1 *Orestias* Hämoglobine

Die Komponenten der roten Blutfarbstoffe der meisten modernen Knochenfische zeichnen sich durch ein außerordentlich hohes Maß an Komplexität und Spezifität aus, und zeigen gleichzeitig trotz ihrer Funktionalität eine bemerkenswerte Unabhängigkeit von den Biotopbedingungen (FYHN *et al.* 1979, PEREZ & RYLANDER 1985, VAL *et al.* 1987). Infolgedessen findet man selbst bei sehr nahe verwandten Arten, die in unterschiedlichen Lebensräumen vorkommen, häufig spezifische Hämoglobin- und Globinkettenspektren (FALK 1994, FALK *et al.* 1998, 1998b). Sowohl auf der Ebene von Populationen als auch auf höherer taxonomischer Ebene haben Untersuchungen zur Variabilität von Hämoglobinen und monomeren Globinketten deshalb einen wesentlichen Anteil an der Identifizierung Taxon spezifischer genetischer Marker sowie der Aufklärung bislang unbekannter verwandtschaftlicher Beziehungen (FALK *et al.* 1999). Darüber hinaus lassen sich anhand der Hämoglobin- und Globinkettenspektren Hybriden nahe verwandter Arten bei Kenntnis der elterlichen Spektren detektieren (CHEN & TSUYUKI 1970, HINES *et al.* 1971, FALK 1994). Es existieren bislang jedoch keinerlei Untersuchungen über die Zusammensetzung der Hämoglobine oder monomeren Globinketten in bezug auf Arten und Populationen innerhalb des Genus *Orestias*, und darüber hinaus auch nur in sehr eingeschränktem Maße in bezug auf potentiell nächstverwandte Cyprinodontiden (MIED & POWERS 1978). Dies ist sicherlich auch in der Tatsache begründet, dass die Gewinnung von Hämolysaten bei den relativ kleinwüchsigen Cyprinodontiden überaus schwierig ist. In der vorliegenden Arbeit bestand hierin eine wesentliche Limitierung dieser Untersuchungen. Trotzdem gelang es, von insgesamt 41 Individuen fünf verschiedener *Orestias* Arten Hämolysate zu gewinnen.

Bei einigen neotropischen Süßwasserfischen (Cichlidae) konnten im homogenen Polyacrylamidgel bis zu 7 Hämoglobinkomponenten nachgewiesen werden, von denen einige artspezifisch waren (SULLIVAN 1977, FYHN *et al.* 1979). Die Anzahl an Hämoglobinvarianten ist, vergleichend über große evolutive Linien, jedoch recht unterschiedlich, und es kann weder ein allgemeiner Trend zur Zu- oder Abnahme an Hämoglobinfraktionen formuliert werden. Neotropische Ostariophysi besitzen im Mittel 3,3 Hb-Varianten, Acanthopterygier 6,7 und die phylogenetisch viel älteren Holosteer (*Amia calva*) schon fünf (WEBER *et al.* 1976). Die Anzahl identifizierbarer Hämoglobinvarianten ist jedoch stark von den gewählten

## Diskussion

---

Trennsystemen abhängig. Während im homogenen Polyacrylamidgel bei altweltlichen Tilapien (Gattungen *Oreochromis*, *Sarotherodon*, *Tilapia*) durchschnittlich 11 elektrophoretisch separierbare Hämoglobinkomponenten darstellbar waren (CHEN & TSUYUKI 1970, HINES *et al.* 1971) gelang es z.B. bei *Oreochromis niloticus* mit Hilfe der isoelektrischen Fokussierung im pH Gradienten von 3-10 bis zu 26 Hämoglobinkomponenten zu identifizieren (FALK 1994).

Insgesamt konnten im Rahmen der vorliegenden Arbeit erstmalig zehn Hämoglobinfractionen fünf verschiedener *Orestias* Arten mit Hilfe der isoelektrischen Fokussierung unterschieden werden (*O. agassii*, *O. tschudii*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*, *O. luteus*). Die isoelektrische Punkte der gefundenen Fraktionen deckten einen pH-Bereich von 6,22 bis 7,72 ab. Das Hämoglobin-Spektrum von *O. luteus* ist eindeutig über zwei Hauptkomponenten bei IEP's von 6,67 und 6,92 charakterisiert. Alle übrigen untersuchten Taxa (*O. agassii*, *O. tschudii*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*) waren demgegenüber nicht voneinander differenzierbar. Im Vergleich mit *O. luteus* waren aber auch sie über eine spezifische Hämoglobinfraction bei einem IEP von 7,6 charakterisiert. Allen *Orestias* Arten waren acht Hämoglobinfractionen gemein: IEP's bei pH: 6,22; 6,57; 6,82; 7,00; 7,18; 7,45 und 7,72.

Die Anzahl gefundener Hämoglobinkomponenten liegt zwar deutlich unterhalb derer, die bei anderen Teleostern mit identischen Methoden gefunden wurden (FALK 1994), sollte aber gleichzeitig hoch genug sein, um artcharakteristische Differenzen identifizieren zu können. Gleichzeitig liegt sie höher als die, z.B. bei *Fundulus heteroclitus* (Cyprinodontidae) nachweisbaren vier Hb-Varianten (MIED & POWERS 1978). Das gänzliche Fehlen artspezifischer Hämoglobine aller hierin untersuchten chilenischen *Orestias* Arten kann daher vorläufig als Hinweis auf deren unvollkommene genetische Differenzierung gewertet werden. Da sich *O. luteus* immerhin durch zwei Hämoglobinfractionen eindeutig identifizieren ließ, kann nicht davon ausgegangen werden, dass Untersuchungen an *Orestias*-Hämoglobinen generell ungeeignet zur Artdifferenzierung sind. Weitere Untersuchungen unter Berücksichtigung aller übrigen Species, insbesondere *O. ispi*, sind notwendig, um das gesamte intragenerische Spektrum an Hämoglobinvarianten abschätzen zu können und erscheinen vor dem Hintergrund der zweifelhaften taxonomischen Stellung zahlreicher *Orestias* Arten vielversprechend. Leider stand für die vorliegende Untersuchung nur ein begrenzter Ausschnitt dieser Taxa zur Verfügung.

### 4.2.2 Monomere *Orestias*-Globinketten

Vor dem Hintergrund der vorgefundenen Heterogenität tetramerer Hämoglobine in den IEF-Analysen erschien die Ausdehnung der Untersuchung auf deren Untereinheiten, die monomeren Globinketten sinnvoll. Es wurde erwartet, dass einer derartigen Komplexität tetramerer Hämoglobine eine entsprechende Vielzahl an monomeren Globinketten gegenüber steht. Weiterhin war zu erwarten, dass sich zumindest *O. luteus* auch in dieser Untersuchung über artspezifische Charakteristika identifizieren lassen würde. Die Auftrennung der Globinketten erfolgte in homogenen Polyacrylamidgelen unter dissoziierenden Bedingungen. Insgesamt konnten in diesen Trennungen bei allen untersuchten Arten (siehe Hämoglobine) neun  $\alpha$ -Ketten und drei  $\beta$ -Ketten unterschieden werden. Die Nomenklatur erfolgte in Anlehnung an die für Säuger-Globinketten. Tatsächlich zeichnete sich *O. luteus* durch den Besitz spezifischer Globinketten aus ( $\alpha$  6/  $\alpha$  8/  $\beta$  2), und auch *O. tschudii* verfügte in dieser Untersuchung über private Fraktionen ( $\alpha$  5/  $\alpha$  9). Demgegenüber waren alle übrigen Taxa wieder nicht voneinander differenzierbar (*O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*). Das uniforme Spektrum ihrer Globine umfasst 2  $\beta$ - ( $\beta$ 1/3) sowie 4  $\alpha$ -Ketten ( $\alpha$ 1/2/3/7). Es konnte keine Globinkette gefunden werden, die allen *Orestias* gemein ist. Die Befunde dieser Untersuchung liefern einerseits einen weiteren Hinweis auf die fehlende genetische Ausdifferenzierung der hier berücksichtigten chilenischen *Orestias* Taxa (*O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*) und unterstreichen andererseits die Notwendigkeit weiterer Untersuchungen. Die Anzahl identifizierter Fraktionen entspricht außerdem weitgehend derjenigen, die bei anderen modernen Knochenfischen (z.B. Tilapien) mit identischen Methoden gefunden wurden (FALK 1994, FALK *et al.* 1999). Sie liegt sogar geringfügig höher als diejenige, die bei *Fundulus heteroclitus* (Cyrinodontidae) festgestellt wurde. MIED & POWERS (1978) identifizierten bei dieser Art zwei unterschiedliche  $\alpha$ - und zwei  $\beta$ -Globine. *Orestias*-Globinketten scheinen darüber hinaus eine höhere Variabilität und Spezifität im Bereich der elektrophoretisch mobileren  $\alpha$ -Ketten zu zeigen. Das Spektrum beobachteter Fraktionen ist im  $\alpha$ -Kettenbereich bei allen hier untersuchten Species mindestens doppelt so hoch wie im  $\beta$ -Kettenbereich. Während sich im  $\beta$ -Kettenbereich außerdem nur *O. luteus* von allen übrigen *Orestias* Arten differenzieren ließ, zeigte *O. tschudii* im  $\alpha$ -Kettenbereich ebenfalls private Fraktionen. *O. tschudii* konnte auf diese Weise erstmalig im Rahmen der vorliegenden Arbeit von den chilenischen *Orestias* Arten (*O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*) abgegrenzt werden.



### 4.2.3 Parvalbumine und Allozymmuster

Parvalbumin- und Allozymmusteruntersuchungen haben sich bei zahlreichen Cyprinodontidentaxa als zuverlässiges Mittel zur Untersuchung der genetischen Variabilität innerhalb von Populationen bewährt (ECHELLE & ECHELLE 1993b, MALTAGLIATI 1998). Ferner sind sie nach Abschätzung der intraspezifischen Variabilität geeignet, Aussagen über artcharakteristische Unterschiede und interspezifische verwandtschaftliche Beziehungen zu formulieren (SAKAIZUMI 1985, WHITMORE 1986, REHBEIN & VAN LESSEN 1989).

Die Ergebnisse der hierin durchgeführten IEF-Trennungen der Parvalbumine zeigten jedoch kaum eine Varianz zwischen den hier berücksichtigten Taxa. Das uniform bei allen chilenischen Arten (*O. agassii*, *O. laucaensis*, *O. chungarensis*, *O. parinacotensis*) sowie bei *O. tschudii* und *O. luteus* beobachtete Spektrum bestand aus drei wesentlichen Parvalbuminkomponenten (pI 4,14; pI 4,32; pI 4,64). Einzig *O. ispi* ließ sich eindeutig von diesen Arten differenzieren, da *O. ispi* über zwei Komponenten (pI 4,40; pI 4,53) verfügt, die allen übrigen Taxa fehlen. Gleichzeitig fehlen *O. ispi* die Komponenten bei den pIs 4,14 und 4,32. Die Anzahl der identifizierten Parvalbumin-Komponenten entspricht weitgehend derjenigen, die auch bei anderen Cyprinodontiden gefunden wurde. Bei fünf unterschiedlichen *Oryzias* Arten konnten zwischen einer und drei Komponenten identifiziert werden, *Gambusia affinis* zeigt ebenfalls drei und *Poecilia formosa* vier Komponenten (SAKAIZUMI 1985). Ferner liegen die isoelektrischen Punkte der *Orestias* Parvalbumine (pH 4,14 bis pH 4,64) in einem Bereich, der auch für die Parvalbuminkomponenten anderer Teleostee charakteristisch ist (WHITMORE 1986, FALK *et al.* 1996). Obwohl Parvalbumine bei vielen Teleosteen darunter einige Cyprinodontiden (z.B. *Oryzias*) artcharakteristische Spektren aufweisen, sind ebenfalls nahezu identische, taxonübergreifende Spektren zwischen Cyprinodontidengenera (*Oryzias* / *Poecillia*) beschrieben worden (MONACO *et al.* 1982, SAKAIZUMI 1985). Weitere Untersuchungen zur Abschätzung der intragenerischen Variabilität der Parvalbumine unter Berücksichtigung möglichst zahlreicher *Orestias* Arten könnten die taxonomische Aussagekraft dieser Merkmale verifizieren. Aufgrund des fehlenden Auflösungsvermögens dieser Analysen in Bezug auf die chilenischen *Orestias* Arten (*O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*, *O. parinacotensis*, *O. ascotanensis*) wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit jedoch auf die Untersuchung weiteren Materials verzichtet. Anhand von Allozymmusteruntersuchungen wurde vielmehr versucht, zumindest Allelenfrequenzverschiebungen zwischen den Populationen dieser Arten nachzuweisen. Auch derartige Frequenzverschiebungen erlauben Rückschlüsse in Bezug auf Genflussereignisse.

## Diskussion

---

Das erklärte Ziel der Allozymmusteruntersuchungen war folglich die Charakterisierung der Populationen und Arten der chilenischen *Orestias* Spezies, die genetisch bislang nicht differenzierbar waren (*O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*, *O. parinacotensis*, *O. ascotanensis*). Alle übrigen Arten wurden jedoch auch in diese Untersuchungen einbezogen. Insgesamt wurden 18 enzymcodierende Genorte analysiert, von denen 13 über zumindest zwei Allele charakterisiert waren. Der beobachtete Polymorphiegrad für die einzelnen Arten und Populationen variierte zwischen 11% und 55% und liegt damit unterhalb der von THOMANN (1990) beobachteten Polymorphie (58%) für die chilenischen *Orestias* Arten *O. chungarensis*, *O. laucaensis* und *O. parinacotensis*. Gleichzeitig liegen die hierin gefundenen Werte teilweise deutlich oberhalb derer, die bei potentiell nächstverwandten Cyprinodontiden gefunden wurden. MALTAGLIATI (1998) gibt beispielsweise für fünf mediterrane *Aphanius fasciatus* Populationen einen durchschnittlichen Polymorphiegrad von 27,9 % an, und ECHELLE & ECHELLE (1993) finden Polymorphiewerte bis 30% bei vier Arten der Gattung *Cyprinodon*. Sehr hohe Polymorphiewerte (32-48%) werden ebenfalls innerhalb der Gattung *Valencia* von PERCIDES *et al.* (1996) beschrieben und scheinen damit für Cyprinodontiden nicht außergewöhnlich.

Der Anteil heterozygoter Individuen der hierin untersuchten *Orestias* Populationen war demgegenüber mit 1-7% vergleichsweise gering. Die Werte lagen jedoch innerhalb eines Rahmens, der auch für Populationen der Gattungen *Cyprinodon* (0-9,1%) oder *Aphanius* (2,4-6%) beobachtet wurde (ECHELLE & ECHELLE 1998, MALTAGLIATI 1998b). Abweichungen zwischen den erwarteten und tatsächlich beobachteten Heterozygotiewerten sind auf eine geringe Stichprobenzahl und das Auftreten extrem seltener Allele in einzelnen Populationen zurückzuführen. Signifikante Abweichungen vom Hardy Weinberg Gleichgewicht konnten jedoch für keine Population festgestellt werden.

Die beobachtete genetische Variabilität war bei den Arten und Populationen des Titicacasees (*O. tschudii*, *O. luteus*, *O. ispi*) am höchsten. Insgesamt 5 Allele dreier Isozyme waren nur bei diesen Arten nachzuweisen. Darüber hinaus traten drei Allele ausschließlich bei Populationen von *O. luteus* und *O. ispi* auf, und letztgenannte Art war zusätzlich über den Besitz von 6 privaten Allelen charakterisiert. Demgegenüber waren die chilenischen Arten (*O. chungarensis*, *O. parinacotensis*, *O. laucaensis*, *O. ascotanensis*) auch in diesen Untersuchungen nicht über ihnen eigene private Allele charakterisierbar bzw. identifizierbar. Ihre Allelenkomposition entsprach weitestgehend den Allozymmustern der chilenischen Populationen von *O. agassii* (Rio Isluga, Rio Collacagua, Salar d'Huasco). Genetische Distanzabschätzungen (NEI 1978) auf der Basis von Allelenfrequenzen ließen die schon zuvor

## Diskussion

---

identifizierten genetisch distinkten Gruppierungen erkennen. Die Populationen von *O. ispi* und *O. luteus* aus dem Titicacasee sind klar voneinander und ebenso von den Populationen der chilenischen Taxa außerhalb des Titicacasees (*O. agassii*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*, *O. parinacotensis*) sowie von *O. tschudii* abgrenzbar. Die Populationen von *O. agassii*, *O. tschudii* und die weiteren nordchilenischen Populationen der drei *Orestias* Arten (*O. chungarensis*, *O. parinacotensis*, *O. laucaensis*) bilden auf der Basis genetischer Distanzabschätzungen eine nicht weiter aufzulösende einheitliche Gruppierung. Die mittlere genetische Distanz zwischen *O. agassii* Populationen (Salar d'Huasco, Rio Collacagua, Rio Isluga), *O. tschudii* sowie den Populationen dieser chilenischen *Orestias* Taxa (*O. chungarensis*, *O. parinacotensis*, *O. laucaensis*) liegt mit 0,057 ( $\pm$  0,027) in einem Bereich, der durchaus für Populationen einer einzigen Art charakteristisch ist (AVISE & AQUADRO 1982). Intraspezifische genetische Distanzen potentiell nächstverwandter Cyprinodontiden liegen exakt in diesem Bereich. Zwei Populationen von *Garmanella pulchra* weisen genetische Distanzen von 0,06 auf (ECHELLE & ECHELLE 1993) und elf Populationen der mediterranen Art *Aphanius fasciatus* zeigen Distanzen zwischen 0,001 – 0,098 (MATLAGLIATI 1998). Mittlere Distanzabschätzungen zwischen *O. luteus*, *O. ispi* und der „Agassii-Gruppe“, alle übrigen Taxa umfassend, erreichen um ein Vielfaches höhere Distanzwerte (0,544 - 0,599). Diese, sowie die genetische Distanz, die zwischen *O. luteus* und *O. ispi* festgestellt werden konnte (0,229), sind charakteristische Distanzwerte, die zwischen congenerischen Arten innerhalb der Cyprinodontidae regelhaft auftreten (ECHELLE & ECHELLE 1993, PERDICES *et al.* 1996, MALTAGLIATI 1998c). Diese Befunde sind außerdem kongruent zu denen THOMANNS (1990), der auf der Basis von Allozymmusteruntersuchungen für die chilenischen Arten *O. chungarensis*, *O. laucaensis* und *O. parinacotensis* ebenfalls geringe genetische Distanzen (0,006 - 0,013) findet.

### 4.2.4 Genetische Beziehungen basierend auf biochemischen Charakteristika

Die Ergebnisse der Parvalbumin- und Allozymmusteruntersuchungen unterstützen die schon anhand der Hämolysatuntersuchungen festgestellten Befunde, dass sich die chilenischen *Orestias* Taxa (*O. agassii*, *O. laucaensis*, *O. chungarensis*, *O. pariancotensis*, *O. ascotanensis*) durch ein äußerst geringes Maß an genetischer Eigenständigkeit auszeichnen. Biochemische Untersuchungen, die bei anderen Teleostei einschließlich nächstverwandter Cyprinodontiden zuverlässige taxonspezifische Merkmale erkennen lassen, scheinen innerhalb diese Gruppierung keine Identifizierungsmöglichkeiten zu bieten. Dieser

## Diskussion

---

Befund ist umso erstaunlicher vor dem Hintergrund der Tatsache, dass zumindest ein Teil eben dieser Taxa rezent in isolierten Gewässern vorkommt, während sich die Arten des Titicacasees klar voneinander differenzieren lassen. Genflussereignisse in jüngster Zeit könnten eine Erklärung für das vollständige Fehlen privater Merkmalszustände in allen biochemischen Untersuchungen sowie die geringen genetischen Distanzen zwischen diesen Taxa liefern.

Die Analyse der genetischen Beziehungen basierend auf allen biochemischen Charakteristika gestattete jedoch einen ersten Ausblick auf eine mögliche phylogenetische Rekonstruktion der hierin berücksichtigten Taxa. Neben den oben dargestellten evidenten Gruppierungen zeichnete sich in dieser Trendanalyse die Möglichkeit ab, nördliche- und südliche Populationen innerhalb der chilenischen *Orestias* voneinander differenzieren zu können. Aufgrund dieser Befunde wurden Sequenzierungen mitochondrialer DNA Regionen (Kontrollregion, Cytochrom-b) durchgeführt und damit die Analyse bekanntermaßen hochauflösender genetischer Marker zur Untersuchung intragenerischer Verwandtschaftlicher Beziehungen.

### 4.3 Mitochondriale DNA-Sequenzanalysen

Aufgrund der offensichtlich sehr engen Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den chilenischen Taxa (*O. agassii*, *O. laucaensis*, *O. chungarensis*, *O. parinacotensis*, *O. ascotanensis*) ließen die bisherigen morphologischen und biochemischen Untersuchungen kaum Rückschlüsse auf deren systematischen Status bzw. ihre verwandtschaftlichen Verhältnisse untereinander zu. Dies betrifft auch den systematischen Status und die verwandtschaftlichen Verhältnisse von *O. tschudii* aus dem Titicacasee. Die Sequenzvergleiche der mitochondrialen Kontrollregion konzentrierten sich daher exakt auf diese Fragestellungen. Der sequenzierte Abschnitt der ersten hypervariablen Region der mitochondrialen Kontrollregion kann als einer der hochauflösten genetischen Marker bezeichnet werden. Die anschließenden partiellen Cytochrom-b Sequenzierungen dienten der Absicherung dieser Ergebnisse sowie der Klärung der phylogenetischen Stellung des Genus *Orestias* innerhalb der Cyprinodontiformes. Sequenzanalysen mitochondrialer DNA nehmen heute eine zentrale Stellung in der phylogenetischen Analyse zahlreicher Cyprinodontiformes ein (ECHELLE & DOWLING 1992, MURPHY & COLLIER 1996, 1997, MURPHY *et al.* 1999, ECHELLE *et al.* 2000, HRBEK *et al.* 2002, HRBEK & MEYER 2003). Für eine begrenzte Anzahl *Orestias* Taxa sind ebenfalls Sequenzdaten verfügbar. Es existieren jedoch bislang lediglich

zwei Darstellungen, die einen Teil dieser Daten berücksichtigen (PARKER & KORNFIELD 1995, PARKER 1997). Diese Arbeiten sind jedoch nicht auf die Analyse intragenerischer verwandtschaftlicher Beziehungen fokussiert, sondern ausschließlich auf die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Cyprinodontiformes. Sie berücksichtigen außerdem lediglich Sequenzdaten der drei *Orestias* Taxa *O. luteus*, *O. ispi* und *O. agassii*. Die vorliegende Arbeit stellt damit in Art und Umfang die erste derartige Untersuchung zu intragenerischen verwandtschaftlichen Beziehungen der *Orestias* basierend auf mitochondrialen DNA Sequenzdaten dar. Ein Teil der hierin publizierten Ergebnisse ist bereits mit Genehmigung veröffentlicht (LÜSSEN *et al.* im Druck).

### 4.3.1 Kontrollregions-Sequenzanalysen

Insgesamt wurden Kontrollregions-Sequenzen von 13 unterschiedlichen Populationen (67 Individuen) acht verschiedener *Orestias* Arten untersucht und 22 Haplotypen identifiziert. Die Mehrzahl aller gefundenen Haplotypen ist den oben genannten chilenischen Arten und Populationen zuzurechnen, die in der jüngsten Revision der Gattung durch PARENTI (1984) einer monophyletischen Einheit innerhalb des Genus *Orestias*, dem sogenannten „Agassii Komplex“ angehören (*O. agassii*, *O. laucaensis*, *O. chungarensis*, *O. parinacotensis*, *O. ascotanensis*, *O. tschudii*). Vergleichend wurden ebenfalls Populationen unterschiedlicher Arten aus dem Titicacasee in die Analyse einbezogen.

#### 4.3.1.1 Systematik und Phylogenie des „Agassii Komplexes“

Die Ergebnisse der Kontrollregions-Sequenzierungen bestätigen die schon zuvor gefundenen engen verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Arten *O. agassii*, *O. tschudii*, *O. chungarensis*, *O. parinacotensis*, *O. laucaensis* und *O. ascotanensis*. Alle diese Taxa gehören einer einzigen monophyletischen mtDNA Linie innerhalb des Genus *Orestias* an. Abgesehen von den Haplotypen, die nur für einzelne Populationen gefunden werden konnten, ist diese Gruppierung insbesondere durch das Vorkommen gemeinsamer Haplotypen charakterisiert. Dieser Befund bezieht sich insbesondere auf einen Haplotypen, der bei *O. agassii* und *O. tschudii* aus dem Titicacasee gefunden wurde, und auf einen weiteren Haplotypen, der bei allen nordchilenischen Populationen identifiziert wurde (*O. laucaensis*, *O. parinacotensis*, *O. chungarensis*, *O. agassii* - Rio Isluga). Insgesamt ließen sich darüber hinaus 24 potentiell synapomorphe Substitutionsmerkmale für diese Gruppierung finden.

## Diskussion

---

Dementsprechend bildeten die Haplotypen dieser Taxa in allen phylogenetischen Analysen eine monophyletische Linie, deren Validität in allen Rekonstruktionen eine statistische Unterstützung von 100 % im Bootstrapping erfuhr. Referenzhaplotypen der Arten *O. agassii* und *O. ascotanensis* (PARKER & KORNFIELD 1995) custeren klar mit den Haplotypen, die für die entsprechenden Arten im Rahmen der vorliegenden Arbeit identifiziert werden konnten.

Die zweite wesentliche mtDNA Linie enthält Haplotypen der Arten *O. luteus* und *O. ispi* aus dem Titicacasee. Nach PARENTI (1984) gehört *O. luteus* jedoch ebenfalls wie alle übrigen oben genannten Arten dem „Agassii Komplex“ an, während *O. ispi* mit drei weiteren Arten Bestandteil des „Cuvieri Komplexes“ ist. Die Ergebnisse der hierin dargestellten Kontrollregions-Sequenzierungen sind folglich inkongruent zu den Darstellungen der intragenerischen verwandtschaftlichen Verhältnisse in der jüngsten Revision der Gattung durch PARENTI (1984). Die dargestellten Befunde lassen die Monophylie des „Agassii Komplexes“ in der Zusammensetzung Parentis äußerst zweifelhaft erscheinen. Die Art *O. luteus* gehört entgegen den Darstellungen Parentis vielmehr einer gänzlich anderen mitochondrialen DNA Linie an, als alle übrigen Taxa des „Agassii Komplexes“. Eine abgeleitete phylogenetische Position von *O. agassii* zu *O. luteus* und *O. ispi* wird auch durch PARKER & KORNFIELD (1995) und PARKER (1997) gestützt.

Gleichermaßen inkongruente Verhältnisse lassen sich bezüglich der von Parenti vorgeschlagenen Beziehungen zwischen den wesentlichen phylogenetischen Linien innerhalb des „Agassii Komplexes“ (jedoch exklusive *O. luteus*) konstatieren. Nach Parenti bilden die hierin berücksichtigten chilenischen *Orestias* Taxa (*O. ascotanensis*, *O. laucaensis*, *O. parinacotensis*) eine monophyletische Linie unter Ausschluss von *O. agassii* und *O. tschudii*. Letztgenannte Arten sind jeweils Bestandteil weiterer monophyletischer Gruppierungen innerhalb des „Agassii Komplexes“. Diese Befunde Parentis stehen im klaren Widerspruch zu den hier vorgestellten Ergebnissen der Kontrollregions-Sequenzierungen, die klare biogeographische Bezüge der gefundenen Haplotypen aufzeigen. Innerhalb des „Agassii Komplexes“ lassen sich zwei genetisch distinkte Linien unterscheiden. An der Basis des „Agassii Komplexes“ stehen die Arten und Populationen aus dem südlichen Verbreitungsgebiet (*O. agassii*, Rio Collacagua, Salar d’Huasco; *O. ascotanensis*, Salar d’Ascotan). In abgeleiteter Position finden sich die Arten und Populationen aus dem nördlichen Verbreitungsgebiet (*O. agassii*, Rio Isluga; *O. chungarensis*, Chungarasee; *O. parinacotensis*, Bofedale d’Parinacota; *O. tschudii*, Titicacasee; *O. agassii*, Titicacasee). Die statistische Unterstützung für die Validität beider Linien erreichte 81 % im Bootstrapping. Darüber hinaus konnte eine moderate Unterstützung für die Abgrenzung der

## Diskussion

---

Populationen von *O. agassii* und *O. tschudii* aus dem Titicacasee von allen übrigen Taxa des nördlichen Verbreitungsgebietes erzielt werden (65 %). Die phylogenetischen Beziehungen der unterschiedlichen Taxa des „Agassii Komplexes“ in der von Parenti vorgeschlagenen Form erscheinen vor dem Hintergrund dieser Ergebnisse äußerst fragwürdig.

Darüber hinaus zeichneten sich die Arten des „Agassii Komplexes“ (exklusive *O. luteus*) durch eine bemerkenswert geringe genetische Diversität aus. Die mittlere genetische Distanz (KIMURA 1980) zwischen ihnen war erwartungsgemäß deutlich niedriger (0,92 %,  $\pm$  0,28) als die mittlere genetische Distanz zwischen allen untersuchten Haplotypen (5,5 %  $\pm$  0,81%). Diese geringen genetischen Distanzen sind Ausdruck der schon in den vorangegangenen Analysen beobachteten sehr engen verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Arten und spiegeln sich ebenfalls in der Haplotypenverteilung wider. Ein einziger Haplotyp konnte beispielsweise bei 21 von 31 untersuchten Individuen der nordchilenischen Arten identifiziert werden (*O. chungarensis*, *O. parinacotensis*, *O. laucaensis*, *O. agassii* -Rio Isluga). Eine Identifizierung der chilenischen Taxa (*O. chungarensis*, *O. parinacotensis*, *O. laucaensis*, *O. ascotanensis*) sowie eine Differenzierung dieser Arten von *O. agassii* erscheint folglich weiterhin notorisch problematisch. Ferner konnten in dieser Analyse keine Hinweise für die Differenzierung der Art *O. tschudii* von *O. agassii* gefunden werden. Das Auftreten gemeinsamer Haplotypen zwischen *O. agassii* und *O. tschudii* Populationen innerhalb des Titicacasees sowie das Auftreten eines derartigen Haplotyps innerhalb der nordchilenischen Populationen ist ein klarer Hinweis auf die engen phylogenetischen verwandtschaftlichen Verhältnisse der betreffenden Taxa. Darüber hinaus kann ein wahrscheinlich revisionsbedürftiges Artenkonzept als Grund für das Vorkommen taxonübergreifender Haplotypen genannt werden. Alternativ könnten aber auch Hybridisierungsereignisse in jüngerer Zeit für das Vorkommen gemeinsamer Haplotypen verantwortlich sein. Es muss in diesem Zusammenhang angemerkt werden, dass gemeinsame Haplotypen ausschließlich innerhalb geographisch definierter, eng umgrenzter Gebiete auftraten. Der relativ junge Ursprung der chilenischen Gewässer könnte Erklärungen für deren Auftreten zumindest zwischen Haplotypen dieser Region liefern.

### 4.3.1.2 Biogeographische Bezüge

Die hier vorgestellten phylogenetischen Rekonstruktionen zeigen klare Bezüge zu rezenten biogeographischen Verbreitungsmustern der chilenischen *Orestias* Taxa. Mitochondriale DNA-Sequenzdaten bieten darüber hinaus die Möglichkeit, Zeiträume für die Trennung phylogenetischer Linien abzuschätzen. Berücksichtigt man die gängigen Kalibrierungen für mtDNA Kontrollregions-Sequenzdaten Süd- und Zentralamerikanischer Süßwasserfische (1,2% - 2,8% pro Mio. Jahre; SIVASUNDAR *et al.* 2001; STRECKER *et al.* 1996) hätten sich die unterschiedlichen mtDNA Linien innerhalb des „Agassii Komplexes“ (exklusive *O. luteus*) innerhalb der vergangenen 530.000 bis 880.000 Jahre entwickelt. Eine Kolonisation des chilenischen Altiplanos im späten Quartär wäre damit am wahrscheinlichsten. Vergleichbare Abschätzungen lassen sich unter Verwendung der hierin enthaltenen Cytochrom-b Sequenzdaten und einer Kalibrierung von 1,2% pro Mio. Jahre (BERMINGHAM *et al.* 1997) erzielen. Weiterhin hätten sich auf der Basis dieser Kalibrierungen die nordchilenischen Populationen von den südchilenischen Populationen vor ca. 370.000 bis 600.000 Jahren getrennt.

Die eingangs dargestellten klimatischen Ereignisse und die damit verbundenen Extensionen und Rezessionen von Wasserkörpern in diesem Zeitraum (LAVENU 1992, WIRRMANN 1992) erklären am ehesten die Unterschiede und Gemeinsamkeiten in der faunistischen Zusammensetzung der Region (DEJOUX & ILTIS 1992) einschließlich der genetischen Ähnlichkeiten zwischen den chilenischen Arten und Populationen innerhalb des „agassii complex“. Mehrere Paleoseen, die infolge plio- pleistozäner Eiszeiten entstanden, verbanden den Titicacasee im Norden des Altiplanos mit den Gewässerkörpern im südlichen und zentralen Altiplano (SERVANT & FONTES 1978, FORNAI *et al.* 2001). Diese zeitweiligen Verbindungen zwischen Wasserkörpern, die partiell auch auf Wasserstandschwankungen innerhalb des heutigen Titicacaseeareals zurückzuführen sind, könnten Teilpopulationen Expansionswege geschaffen haben und bilden damit potentielle Migrationsrouten. Die Besiedelung des zentralen und südlichen Altiplanos fällt mit der oben angegebenen Zeitabschätzung (530.000 bis 880.000 Jahre) in die Ära des Balliviansees. Dieser war aufgrund der Bildung des Ulloma Callapa Rückens zweigeteilt. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass eine Gewässerverbindung zwischen dem nördlichen Teil des Balliviansees im heutigen Titicacaseegebiet und dem zentralen Altiplano über den Paleo-Rio Dessaguadero bestanden hat. Die alternative Hypothese würde eine Besiedelung des zentralen Altiplanos am Ende der Kaluyo Eiszeit vor etwa 1 Mio. Jahren implizieren. In diesem Fall hätten sich die Fische



## Diskussion

---

ungehindert im Rahmen des Cabanasees ausbreiten können, der das gesamte rezente Verbreitungsgebiet der Gattung umspannte. In dieser Hinsicht erscheint es am wahrscheinlichsten, dass die chilenischen Gewässer von Stammpopulationen aus dem Titicacasee besiedelt wurden, welcher das unbestrittene rezente Diversitätszentrum für die gesamte Gattung *Orestias* darstellt (KOSSWIG & VILLWOCK 1965, VILLWOCK 1983, PARENTI 1994, LAUZANNE 1992).

Die Kontrollregions-Sequenzierungen zeigen jedoch, dass die ursprünglichsten chilenischen Arten und Populationen des „Agassii Komplexes“ in der südlichen Linie zu finden sind und ein klares Schwestergruppenverhältnis zwischen den Arten und Populationen der nördlichen Linie und den Populationen von *O. agassii* und *O. tschudii* aus dem Titicacasee besteht. Diese Ergebnisse führen zu der Hypothese, dass diese speziellen Populationen von *O. agassii* und *O. tschudii* aus dem Titicacasee nicht die Basis für die gesamte Linie des „Agassii Komplexes“ (exklusive *O. luteus*) darstellen. Nach derzeitigem Kenntnisstand muss davon ausgegangen werden, dass sie von nordchilenischen Taxa abstammen und den Titicacasee erst in jüngster Zeit besiedelt haben. Ferner liegen zum jetzigen Zeitpunkt keine Informationen über potentiell ursprüngliche Populationen innerhalb des Titicacasees vor, die diese gesamte monophyletische Linie innerhalb des Genus *Orestias* begründet hätten.

Es wird an dieser Stelle ausdrücklich nicht ausgeschlossen, dass derartige Gründerpopulationen im Titicacasee zu finden sind, jedoch sind sie im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht erfasst. Sollte eine Besiedelung des zentralen und südlichen Altiplanos tatsächlich vom Titicacasee ausgegangen sein, ist jedoch die Frage zu klären, warum lediglich Vertreter der einen *Orestias* Linie („Agassii Komplex“) den zentralen und südlichen Altiplano besiedelt haben. Für eine Extinktion der ursprünglichen *O. agassii* Population innerhalb des Titicacasees fehlen ebenso die Belege wie für eine Extinktion anderer *Orestias* Arten außerhalb des Titicacasees. Ferner lassen die Daten zum jetzigen Zeitpunkt nur den Schluss zu, dass es sich bei der Invasion des Altiplanos um ein singuläres Ereignis gehandelt hat.

Gleichwohl können klimatische Ereignisse im späten Quartär nicht die genetischen Divergenzen zwischen dem „Agassii Komplex“ (exklusive *O. luteus*) und allen anderen *Orestias* Arten aus dem Titicacasee, die in der vorliegenden Studie berücksichtigt wurden, erklären. Die Trennung der beiden evolutiven Linien ist mit Sicherheit sehr viel älter (3-5 Mio. Jahre) und chronologisch wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Hebung der nördlichen und östlichen Anden im beginnenden Miozän zu sehen (GAYET 1991, ARRATIA &

CIONE 1996, LUNDBERG *et al* 1998, LUNDBERG 1998, GAYET & MEUNIER 1998, HRBEK & LARSON, 1999, GRACIA-MORENO & FJELDSÅ, 2000). Für diesen Zeitraum stehen allerdings keine paläolimnologischen Daten über die Gewässersituation auf dem Altiplano zur Verfügung.

### 4.3.1.3 Limitierungen der Kontrollregions-Sequenzanalysen

Eine vollständig gegensätzliche Situation ergibt sich bei der Betrachtung der zweiten wesentlichen mtDNA Linie, die im Rahmen der vorliegenden Arbeit identifiziert werden konnte. Diese Linie umfasste Haplotypen der Arten *O. luteus* und *O. ispi* aus dem Titicacasee sowie publizierte Haplotypen verschiedener weiterer *Orestias* Arten, die ausschließlich aus dem Titicacasee bekannt sind (*O. crawfordii*, *O. gilsoni*, *O. imarpe*, *O. mooni*, *O. pentlandii*, *O. robustus*, *O. taquiri*). Die Haplotypen dieser Taxa zeigten weder eine taxonspezifische noch eine geographische Verteilung. Darüber hinaus konnte eine Vielzahl identischer Haplotypen bei unterschiedliche Taxa gefunden werden. Selbst Haplotypen, die nur für eine Art identifiziert werden konnten, zeigten keine taxonspezifische Verteilung. Zwei mögliche Erklärungen können für diese Befunde gegeben werden. Zum einen können mtDNA Haplotypen als ursprüngliche Polymorphismen eines gemeinsamen Vorfahren aller dieser Taxa in den Populationen unverändert überdauert haben (AVISE *et al.* 1984). Zum anderen können introgressive Hybridisationsereignisse gefolgt von horizontalem Gentransfer eine Erklärung für dieses Phänomen liefern. Aufgrund der weitreichenden Verbreitung dieser Polymorphismen über fast alle Taxa des Titicacasees erscheint die Hypothese, dass es sich bei diesen Haplotypen um ancestrale Polymorphismen handelt wahrscheinlicher. Dies gilt ebenso für den in der vorliegenden Studie identifizierten Haplotyp 22, der bei nahezu allen berücksichtigten Taxa auftrat.

Im Gegensatz zu der beobachteten Vielzahl putativ-ancestraler Polymorphismen innerhalb der Arten des Titicacasees konnten keine derartigen Haplotypen in den Analysen der Taxa des „Agassii Komplexes“, *O. luteus* klar ausschließend, gefunden werden. Diese Tatsache ist wahrscheinlich auf einen deutlich jüngeren Ursprung dieser Linie zurückzuführen und/oder auf einen eingeschränkteren Genpool des letzten gemeinsamen Vorfahren dieser Linie. Aufgrund dessen erscheint es ebenfalls wahrscheinlich, dass die oben dargestellten Beziehungen zwischen den Taxa des „Agassii Komplexes“ (exklusive *O. luteus*) auf echten phylogenetischen Signalen beruhen.

### 4.3.2 Cytochrom-b Sequenzanalysen

Zur weiteren Absicherung der bereits dargestellten phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Taxa innerhalb des Genus *Orestias*, insbesondere aber zur Klärung der phylogenetischen Stellung des Genus innerhalb der Cyprinodontiformes wurden vergleichende Cytochrom-b Analysen durchgeführt. Insgesamt wurden Cytochrom-b-Sequenzen von 13 unterschiedlichen Populationen acht verschiedener *Orestias* Species berücksichtigt und 18 Haplotypen identifiziert. Phylogenetische Rekonstruktionen auf der Basis der Cytochrom-b Daten bestätigten klar die bereits beschriebenen genetischen Beziehungen innerhalb des Genus *Orestias*, insbesondere aber die engen verwandtschaftlichen Beziehungen der Taxa des „Agassii Komplexes“ (exklusive *O. luteus*). Wie zuvor in Kontrollregions-Analysen gezeigt, ließen sich auch hier die Haplotypen von *O. luteus* und *O. ispi* klar von allen übrigen *Orestias* Taxa trennen. Die Zweifel an der bestehenden Systematik innerhalb des Genus sensu PARENTI (1984), insbesondere an der Stellung von *O. luteus* im „Agassii Komplex“, erhärteten sich vor dem Hintergrund dieser Sequenzanalysen. Die Monophylie des „Agassii Komplexes“ exklusive *O. luteus* konnte bestätigt werden.

Innerhalb der chilenischen *Orestias* Arten und den Populationen von *O. tschudii* und *O. agassii* aus dem Titicacasee waren ebenso wie über die vorherigen molekularen Analysen der Kontrollregion zwei voneinander getrennte genetische Linien zu beobachten. Die biogeographischen Bezüge waren ebenfalls identisch. Es konnten eine südliche Linie, die Haplotypen aus dem Rio Collacagua, dem Salar d’Huasco und dem Salar d’Ascotan umfassend, und eine nördliche Linie, die Haplotypen aus dem Chungarasee, der Bofedale d’Parinacota und dem Rio Isluga vereinigend, bestätigt werden. Außerdem beinhaltet die nördliche Linie Haplotypen von *O. tschudii* und *O. agassii* aus dem Titicacasee. Die von PARENTI (1984) dargestellte Abgrenzung der chilenischen Arten (*O. laucaensis*, *O. parinacotensis* und *O. ascotanensis*) von *O. agassii* und *O. tschudii* war damit abermals nicht zu bestätigen. Das gleiche gilt für die Differenzierung der Art *O. tschudii* von *O. agassii*. Die berücksichtigten Referenzhaplotypen clusterten auch in diesen Analysen klar mit den Haplotypen, die für die jeweiligen Arten im Rahmen der vorliegenden Arbeit identifiziert werden konnten.

Auch in den Cytochrom-b Sequenzanalysen waren diese Taxa des „Agassii Komplexes“ exklusive *O. luteus* durch gemeinsame Haplotypen gekennzeichnet. Diese traten weitgehend zwischen den identischen Populationen und damit ausschließlich in

## Diskussion

---

geographischen benachbarten Regionen auf. Ein Haplotyp konnte abermals sowohl bei *O. agassii* als auch bei *O. tschudii* aus dem Titicacasee gefunden werden, zwei Haplotypen waren jeweils in nordchilenischen Populationen von *O. chungarensis* und *O. parinacotensis* bzw. *O. chungarensis* und *O. laucaensis* identisch, und ein Haplotyp kam in allen Populationen der südlichen Linie vor (*O. agassii*, Rio Collacagua und Salar d'Huasco; *O. ascotanensis*). Während in der Analyse der Kontrollregions-Sequenzen innerhalb der südlichen Linie keine gemeinsamen Haplotypen benachbarter Populationen gefunden wurden, zeigen die Ergebnisse der Cytochrom-b Sequenzuntersuchungen, dass auch hier vermutlich Genflussereignisse in jüngster Zeit stattgefunden haben. Ferner unterstützen die Untersuchungen die Zweifel am bestehenden Artkonzept innerhalb der Gattung *Orestias* (MÜLLER 1993, VILLWOCK *et al.* 2000). Außerdem konnte abermals ein mutmaßlich ursprünglicher Haplotyp identifiziert werden, der bei fast allen untersuchten Taxa auftrat (Haplotyp 10).

Die Taxa des „Agassi Komplexes“ (exklusive *O. luteus*) zeichneten sich erwartungsgemäß auch in der Analyse der Cytochrom-b Sequenzdaten durch ein geringes Maß an genetischer Variabilität aus. Die mittlere genetische Distanz (KIMURA 1980) zwischen Haplotypen von *O. agassii*, *O. tschudii* und allen chilenischen Arten (*O. chungarensis*, *O. parinacotensis*, *O. laucaensis*, *O. ascotanensis*) war um ein Vielfaches geringer ( $0,7\% \pm 0,3$ ) als die mittlere genetische Distanz zwischen allen Haplotypen ( $4,9\% \pm 0,9$ ). Obwohl genetische Distanzen basierend auf Cytochrom-b Daten nicht zwangsläufig mit taxonomischen Niveaus korreliert sein müssen und der intergenerische Vergleich derartiger Distanzunterschiede sicherlich unzulässig ist, kann an dieser Stelle jedoch angemerkt werden, dass interspezifische Distanzwerte  $< 1\%$  innerhalb der Cyprinodontiformes und selbst innerhalb neotropischer Teleostee auffallend untypisch sind (GLENN & AVISE 1998, BERMINGHAM *et al.* 1997).

Die zweite wesentliche mtDNA Linie, alle übrigen Taxa des „Agassi Komplexes“ klar ausgrenzend, vereinigte Haplotypen von *O. luteus* und *O. ispi*. Diese Haplotypen, einschließlich der Referenzhaplotypen dieser beiden Arten zeigen zwar eine taxonspezifische Gruppierung, die sogar eine schwache statistische Unterstützung erhält, da jedoch bislang keine Cytochrom-b Sequenzdaten weiterer Arten des Titicacasee vorliegen (siehe Kontrollregions-Sequenzierungen), können an dieser Stelle keine Aussagen über potentiell ancestrale Polymorphismen gemacht werden. Es ist allerdings zu erwarten, dass bei Berücksichtigung zahlreicher Arten abermals derartige Polymorphismen aufgefunden werden

und die dargestellten Limitierungen derartiger Analysen für die Arten des Titicacasees auch hier zutreffen.

### 4.3.2.1 Die phylogenetische Stellung des Genus *Orestias* innerhalb der Cyprinodontiformes

Für die abschließende Analyse in Bezug auf die phylogenetische Stellung des Genus *Orestias* innerhalb der Cyprinodontiformes wurden bereits publizierte Sequenzen (PARKER & KORNFIELD 1995, MURPHY & COLLIER 1996, 1997, MURPHY *et al.* 1999, 1999b, PERDICES *et al.* 2001) des Cytochrom-b Genes einer Vielzahl von Zahnkarpfenartigen (Cyprinodontiformes) Nord-, Zentral- und Südamerikas, Afrikas sowie Eurasiens vergleichend in die phylogenetische Analyse eingebunden. Die verfügbaren Sequenzdaten beziehen sich auf die eurasischen Außengruppentaxa *Aphanius chantrei*, *Aphanius iberus*, *Kosswigichthys asquamatus*, die südamerikanischen Taxa *Cynolebias costai*, *Cynolebias antenori* und *Rivulus violaceus*, die zentral- und nordamerikanischen Taxa *Cyprinodon diabolus*, *Cyprinodon nevadensis*, *Jordanella pulchra*, *Floridichthys carpio*, *Megupsilon aporus* und *Cualac tessellatus* und die afrikanischen Taxa *Roloffia viride* und *Roloffia maeseni*.

Phylogenetische Analysen unter Berücksichtigung aller Außengruppentaxa mittels cladistischer und phenetischer Analysemethoden stützten die bereits von COSTA (1997) aufgestellte Hypothese. Die Schwestergruppe der *Orestias* wird sowohl von den eurasischen als auch den nord- und zentralamerikanischen Taxa gebildet (*Aphanius*, *Kosswigichthys*, *Jordanella*, *Cualac*, *Floridichthys*, *Megupsilon* und *Cyprinodon*). Das statistische Signifikanzniveau für dieses Schwestergruppenverhältnis erreichte Werte von 74 %. Die südamerikanischen Taxa (*Cynolebias*) sowie die afrikanischen Taxa (*Roloffia*) konnten demgegenüber aus diesem Schwestergruppenverhältnis klar ausgeschlossen werden. Sie stehen stets an der Basis der phylogenetischen Rekonstruktionen. Alle Phylogenien wurden mit *Rivulus violaceus* gewurzelt. Eine exaktere Definition der Schwestergruppe des Genus *Orestias* ließ sich auf der Basis der vorliegenden Daten nicht formulieren. Die Hypothese PARENTIS (1994), wonach die Gattungen *Orestias*, *Kosswigichthys* und *Aphanius* als Orestiini den nord- und zentralamerikanischen Cyprinodontini (*Cyprinodon*, *Jordanella*, *Cualac*, *Floridichthys* und *Megupsilon*) gegenüberstehen, kann an dieser Stelle weder verifiziert noch falsifiziert werden. Die phylogenetischen Bezüge der Gattung *Orestias* zu Cyprinodontiformes der nördlichen Hemisphäre können allerdings bestätigt werden (PARKER

& KORNFIELD 1995, PARKER 1997). Diese Bezüge sind vor dem Hintergrund der einleitend dargestellten geologischen Daten diskutierbar.

### 4.4 Potentielle Migrationswege in das Altiplanohochland

Wie bereits einleitend dargestellt muss man sich aufgrund der geologischen Datenlage die Immigration der Stammart aller rezenten *Orestias* in das Altiplanohochland als einen Einwanderungsprozess eines ursprünglich im Flachland beheimateten Cyprinodontiden vorstellen, der im Verlauf der Andenauffaltung sowie infolge Einkesselung durch die Bildung struktureller Bögen isoliert und später phasenweise auf das heutige Hochgebirgsniveau angehoben wurde (LUNDBERG *et al.* 1998). Nach heutigem Wissensstand muss der *Orestias* Vorfahre bis vor etwa 20 MJ-30 MJ und damit bis zum Ende des Eozäns und Anfang des Oligozäns das Gebiet des heutigen Altiplano erreicht haben. Eine Einwanderung zu einem späteren Zeitpunkt ist aufgrund der vollständigen Isolation des Gebiets im Oligozän und einer Hebung um 3000 Meter unwahrscheinlich (MARSHALL & SEMPERE 1993). Gleichzeitig lassen Untersuchungen an fossilen Fischfaunen der zentralen Anden (SCHAEFFER 1963, GAYET 1991, GAYET *et al.* 1992, 1993, CIONE *et al.* 1995, ARRATIA & CIONE 1996, GAYET & MEUNIER 1998) auf eine mehrfache Immigration unterschiedlicher Teleoseer zwischen der oberen Kreide (73 MJ) und dem Paläozän (58 MJ) schließen. Fossile Nachweise von Cyprinodontiden fehlen auf dem Altiplano leider vollständig und sind auch weltweit nur lückenhaft bis ins Oligozän vorhanden (GAUDANT 1978, 1979). Jedoch geht man heute davon aus, dass sich die Cyprinodontiden im späten Mesozoikum (100 MJ) entwickelt haben (PARKER & KORNFIELD 1995, MURPHY & COLLIER 1997).

Als potentielle Immigrationswege für die Gattung *Orestias* in das Altiplanogebiet werden in der Literatur sowohl nördliche Routen über das Amazonassystem als auch südliche Routen über das Paranásystem diskutiert (VILLWOCK & SIENKNECHT 1993). Unwahrscheinlich hingegen ist es aus heutiger Sicht anzunehmen, dass der *Orestias* Vorfahre von der pazifischen Seite auf einem mit dem Südamerikanischen Kontinent fusionierten Landteil Südamerika erobert hat (PARENTI 1984b), da sich die ersten Andenvorläufer schon vor über 100 MJ im Westen des südamerikanischen Kontinents auftürmten (SMITH *et al.* 1994). Vor dem Hintergrund der hier dargestellten nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen des Genus *Orestias* zu den Cyprinodontiformes der nördlichen Hemisphäre erscheint eine Einwanderung aus dem Norden insgesamt wahrscheinlicher als die Einwanderung aus dem Süden über den Paraná. Der Einfluss des Paranásystems auf das

## Diskussion

---

Gebiet des Altiplano ist lediglich für einen schmalen Zeithorizont vor ca. 70 MJ möglich gewesen (ZAMBRANO 1987, RICCARDI 1988). Gleichzeitig sind vielfache Einflüsse des nördlich gelegenen Paleo-Amazonas-Orinoco-Systems dokumentiert. Dieses Flusssystem stand mehrfach in Verbindung zu marinen Transgressionen, die von der karibischen Seite in den südamerikanischen Kontinent eindringen (LUNDBERG *et al.* 1998).

Vor der Hebung des Altiplano spielten in dem für die Immigration wahrscheinlichen Zeitraum (73 MJ bis 20 MJ) sowohl limnische als auch marine Wassermassen im Gebiet des prospektiven Altiplano eine wesentliche Rolle (siehe Abbildung 1). Vor 73 - 67 MJ erstreckte sich eine breite marine Transgression im Westen des südamerikanischen Kontinents von der Karibik bis in den Nordwesten Argentinien, genau dort, wo sich heute die Hochgebirgsketten der Anden befinden (SEMPERE *et al.* 1997). Die Hauptströmungsrichtung verlief vermutlich in Nord-Süd Richtung. Diese marine Transgression stieß in ihrer südlichsten Ausdehnung auf limnische Wassermassen, die von Süden her in das Gebiet eindrangen. Eine durchgehende Verbindung dieser Wassermassen zum Paraná ist jedoch nicht sicher belegt. Diese erste marine karibische Transgression verschwand bis auf einen nordwestlichen Rest. Unter Richtungsabflussumkehr trat an ihre Stelle zunächst ein breites und zusammenhängendes limnisches System aus Flüssen und Seen und später eine zweite marine Transgression. Diese erfasste das heutige Gebiet der zentralen Anden und führte wieder von der Karibik über das Altiplanogebiet bis nach Chile. Vor 60 MJ trat an ihre Stelle abermals ein limnisches Gewässersystem, das den karibischen Raum mit dem prospektiven Altiplano verband und bis nach Argentinien reichte. Aufgrund der tektonischen Aktivität die eine weitere Auffaltung der westlichen Andenkette bewirkte, reduzierte sich die Ausdehnung dieses zusammenhängenden Gewässersystems im Zeitraum bis vor ca. 30 MJ auf den nördlichen Teil von der Karibik bis in das prospektive Altiplanogebiet. Das Gebiet des Altiplano selbst war auf diese Weise wahrscheinlich durch ein System aus Flüssen, Seen und Feuchtgebieten mit dem Paleo-Amazonas-Orinoco System und der Karibik verbunden. Obwohl also im mittleren Eozän (43 – 30 MJ) starke Hebungen in den zentralen Anden stattgefunden haben, war das Altiplanogebiet zu dieser Zeit noch nicht vollständig isoliert und eine Einwanderung von Fischen möglich. In einem Bereich nördlich des Altiplano, bildete sich der sogenannte „Lago Pozo“ aus. Dieser Brackwassersee reichte im Süden bis nach Peru und im Norden bis Ecuador. Die vollständige Isolierung des Altiplanos fand im Zeitraum zwischen 30 MJ und 20 MJ statt. Sowohl die Andenauffaltung als auch die Bildung struktureller Bögen um das Titicacaseengebiet lassen eine Einwanderung von Fischen zu einem späteren Zeitpunkt unmöglich erscheinen.

### 4.5 Schlussbemerkung

Ein Vergleich der einzelnen Charakterisierungs- und Identifizierungsversuche der in dieser Arbeit untersuchten *Orestias* Arten belegt die notorischen Schwierigkeiten die chilenischen *Orestias* Taxa (*O. chungarensis*, *O. laucaensis*, *O. parinacotaensis*, *O. ascotanensis*) zweifelsfrei identifizieren und voneinander sowie von *O. agassii* differenzieren zu können. Es konnten insbesondere keine morphologischen Charakteristika gefunden werden, die eine Differenzierung dieser chilenischen Taxa erlauben. Auch die Differenzierung von *O. tschudii* und *O. agassii* war aufgrund morphologischer Merkmale unmöglich. Gleichzeitig ließen sich die Arten *O. luteus* und *O. ispi* aus dem Titicacasee klar voneinander und auch von allen übrigen Taxa trennen. Identische Ergebnisse ließen sich im Rahmen der biochemischen Untersuchungen erzielen. Auch hier war es unmöglich, Merkmale in artcharakteristischer Ausprägung für die chilenischen Taxa zu finden. Weiterhin konnte gezeigt werden, dass diese sehr nahe verwandten Arten durch ein außerordentlich geringes Maß an genetischer Variabilität und Integrität gekennzeichnet sind. Die genetischen Distanzen zwischen diesen Taxa basierend auf biochemischen und molekularbiologischen Daten bewegten sich in einem Rahmen, der für Populationen einer Art typisch ist und lassen auf Genflussereignisse in jüngster Zeit zwischen diesen Populationen schließen. Gleichzeitig war es erstmalig möglich *O. tschudii* aus dem Titicacasee von allen übrigen Taxa anhand seiner partiell charakteristischen Globinketten zu differenzieren. Ebenso ließen sich *O. luteus* und *O. ispi* aus dem Titicacasee anhand zahlreicher artcharakteristischer biochemischer Merkmale eindeutig identifizieren. Biochemische Untersuchungen unter Berücksichtigung weiterer Arten erscheinen vor diesem Hintergrund für die systematische Analyse insbesondere der *Orestias* Artengemeinschaft des Titicacasees aussagekräftig.

Die phylogenetischen Analysen zeigten darüber hinaus klare biogeographische Bezüge und unterstreichen die bemerkenswert engen verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den chilenischen *Orestias* Taxa. Es ließen sich jedoch mit Hilfe hochauflösender molekularer Marker erstmalig zwei evolutive Linien innerhalb der chilenischen Taxa nachweisen; eine nördliche und eine südliche. Die nördliche umfasst Populationen vom Lago Chungara bis zum Rio Isluga, die südliche Populationen von Rio Collacagua bis zum südlichsten Verbreitungslimit (Salar d'Ascotan). Abgesehen vom Nachweis dieser beiden evolutiven Linien innerhalb der chilenischen Taxa des „Agassii Komplexes“ konnten die bestehenden Zweifel an der intragenerischen Systematik nach PARENTI (1994) bestätigt werden. *O. luteus* und *O. ispi* gehören mit zahlreichen anderen Arten des Titicacasees einer weiteren



## Diskussion

---

wesentlichen phylogenetischen Linie innerhalb des Genus *Orestias* an, die chilenischen *Orestias* Taxa sowie *O. tschudii* klar ausschließend. Bemerkenswert erscheint in diesem Zusammenhang das Vorkommen potentiell ancestraler Polymorphismen innerhalb der Arten des Titicacasees, über die an dieser Stelle kein abschließendes Urteil abgegeben werden kann. Ebenso können die nächsten Verwandtschaftsbeziehungen des Genus *Orestias* nicht abschließend beurteilt werden. Die Trendanalysen in der vorliegenden Arbeit unterstützen allerdings die, schon von anderen Autoren gefundenen Bezüge zu Cyprinodontiden der nördlichen Hemisphäre. Deshalb ist eine Einwanderung des *Orestias*-Vorfahren in das Altiplanogebiet über eine nördliche Route insgesamt wahrscheinlicher.

Unter Berücksichtigung der übereinstimmenden und sich ergänzenden Einzelergebnisse erscheint die Validität der chilenischen Arten *O. chungarensis*, *O. laucaensis*, *O. parinacotensis* und *O. ascotanensis* äußerst zweifelhaft. Sie sind vermutlich als Populationen der Art *O. agassii* anzusprechen. Diese Einschätzung unterstützend, zeigen auch kreuzungsgenetische Analysen (VILLWOCK *et al.* 2000), dass alle hier berücksichtigten chilenischen Arten untereinander kreuzbar sind und fertile Nachkommen erzeugen. Ferner erscheint die Schlussfolgerung berechtigt, dass die Systematik innerhalb des Genus *Orestias* dringend einer revisionistischen Überarbeitung bedarf. Die vorliegenden Untersuchungen verdeutlichen deshalb die Notwendigkeit weiterer Untersuchungen unter Einbeziehung aller bekannten *Orestias* Taxa. Wesentliche Beiträge zur Detektierung artcharakteristischer Merkmale könnten die in der vorliegenden Arbeit gewählten multivariaten statistischen Analysemethoden morphologischer Merkmale sowie die gewählten biochemischen Methoden liefern. Systematische Konsequenzen aus diesen und weiteren phylogenetischen Untersuchungen basierend auf molekularen Studien sind unzweifelhaft zu erwarten.

## Zusammenfassung

### 5. Zusammenfassung

Entsprechend der Zielsetzung lassen sich die aus der vorliegenden Arbeit ableitbaren Resultate wie folgt zusammenfassen:

(1) Morphologische Untersuchungen eignen sich nur eingeschränkt zur Identifizierung der acht berücksichtigten *Orestias* Arten. Lediglich zwei Arten, *O. luteus* und *O. ispi*, aus dem Titicacasee ließen sich zweifelsfrei voneinander und von allen übrigen *Orestias* Arten differenzieren. Es konnten darüber hinaus jedoch keine Hinweise auf derartige Differenzierungsmöglichkeiten zwischen den chilenischen *Orestias* Arten (*O. chungarensis*, *O. parinacotensis*, *O. laucaensis*, *O. ascotanensis*), *O. agassii* und *O. tschudii* gefunden werden.

(2) Weitgehend identische Ergebnisse konnten im Rahmen der biochemischen Untersuchungen erzielt werden. Weder in den Analysen der roten Blutfarbstoffe, noch in den Analysen der untersuchten wasserlöslichen Muskelproteine zeigten die chilenischen Taxa artcharakteristische Merkmale. *O. luteus* und *O. ispi* waren hingegen in nahezu allen biochemischen Untersuchungen durch eine Vielzahl artspezifischer Merkmale charakterisiert.

(3) Erstmals ließ sich *O. tschudii* anhand der partiell spezifischen Ausprägung seiner monomeren Globinketten von den chilenischen *Orestias* Taxa und *O. agassii* differenzieren.

(4) Die bestehenden Hypothesen zu den intragenerischen Verwandtschaftsverhältnissen innerhalb des Genus *Orestias* konnten präzisiert und in Teilen verifiziert werden. Innerhalb der chilenischen *Orestias* Taxa konnten erstmals zwei genetisch distinkte Linien nachgewiesen werden, die klare biogeographische Bezüge zeigten. Gleichzeitig ließ sich deren Entwicklung mit paläolimnologischen Ereignissen infolge plio- pleistozäner Glazialperioden korrelieren. Darüber hinaus konnte die Monophylie des „Agassii Komplexes“ exklusive *O. luteus* bestätigt werden.

(5) *O. luteus* und *O. ispi* gehören einer gemeinsamen evolutiven Linie innerhalb des Genus *Orestias* an, alle übrigen hier berücksichtigten Arten des „Agassii Komplexes“ klar ausschließend. Die zur Zeit gültige intragenerische Systematik steht daher teilweise im Widerspruch zu den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit. Die Differenzierung der beiden wesentlichen evolutiven Linien (*O. luteus*, *O. ispi* vs. alle übrigen Taxa des „Agassii Komplexes“) erfolgte wahrscheinlich im Miozän.

(6) Intergenerische Beziehungen zu potentiell nächstverwandten Cyprinodontiden der nördlichen Hemisphäre (mediterrane, nord- und zentralamerikanische Genera) konnten bestätigt werden.

## Literatur

### 6. Literatur

**Arratia, F.G. 1982.** Pesces del Altiplano de Chile. In: Bustos-Obregon, A., Bustos-Obregon, E. (Eds.), El hombre y los ecosistemas de montaña. El ambiente natural y las poblaciones humanas de los Andes del norte grande de Chile (Arica, Lat. 18°28'S). Vol I. Proyecto MAB-6, UNESCO, Santiago de Chile, pp. 93-144.

**Arratia, F.G., Cione, A. 1996.** Arratia, F.G., Cione, A., 1996. The record of fossil fishes of southern South America. In: Arratia, G. (Ed.), Contributions of southern South America to vertebrate paleontology. Münch. Geowiss. Abh. 30, 9-72.

**Avise, J.C., Aquadro, C.F. 1982.** A comparative summary of genetic distances in the vertebrates: patterns and correlations. *Evol. Biol.* 15, 151-185.

**Avise, J.C., Neigel, J.E., Arnold, J., 1984.** Demographic influences on mitochondrial DNA lineages survivorship in animal populations. *J. Mol. Evol.* 20, 99-105.

**Avise, J.C. 1994.** Molecules markers, natural history, and evolution. Chapman and Hall, New York, p. 511.

**Avise, J.C., Arnold, Ball, R.M., Bermingham, E.Jr., Lamb, T., Neigel, J.E., Reeb, C.A., Saunders, N.C. 1987.** Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18, 489-522.

**Avise, J.C. 2000.** Phylogeography : the history and formation of species. Harvard University Press, Cambridge, p. 447.

**Bermingham, E., McCafferty, S.S., Martin, A.P. 1997.** Fish Biogeography and Molecular Clocks: Perspectives from the Panamanian Isthmus. In: Kocher, T.D., Stepien, C.A. (Eds.), *Molecular Systematics of Fishes*, Academic Press, San Diego, pp. 113-126.

**Bookstein, F.L., Chernoff, B., Elder, R., Humphries, J., Smith, G., Strauss, R. 1985.** Morphometrics in evolutionary biology. *Academy of Natural Science of Philadelphia* 15, 1-277.

**Boulenger, G.A. 1902.** Description of a new cyprinodontid fish from eastern Peru. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 7, 153-154.

**Burgess, W. 1989.** An Atlas of freshwater and marine catfishes: A preliminary survey of the Siluriformes. T.F.H. Publications Inc. Neptune City, N.J.

**Castelnau, F. 1855.** Poissons-genre *Orestias*. In: Bertrand, P. (Ed.), Animaux nouveaux ou rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, de Rio de Janeiro a Lima, et de Lima au Para; exécutée par ordre du gouvernement Français pendant les années 1843 a 1847. Paris, pp. 1-112.

**Chen, F.Y., Tsuyuki, H. 1970.** Zone electrophoretic studies on the protein of *T. mossambica* and *T. hornorum* and their F1 hybrids, *T. zillii* and *T. melanopleura*. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 27, 2167-2174.

## Literatur

- Clausen, H.S. 1967.** Tropical Old World Cyprinodonts. Akademisk Forlag, Copenhagen.
- Cione, A.L., Pereira, S.M., Alonso, R., Arias, J. 1985.** Los peces bagres (Osteichthyes, Siluriformes) de la Formación Yacoraite (Cretácico tardío). Consideraciones biogeográficas y bioestratigráficas. *Ameghiniana* 21, 294-304.
- Cope, E.D. 1876.** Note on the ichthyology of Lake Titicaca. *J. Acad. Nat. Sci. Phila.* 2, 185-187.
- Costa, W.J.E.M. 1997.** Phylogeny and Classification of the Cyprinodontidae revisited (Teleostei: Cyprinodontiformes). Are Andean and Anatolian killifishes sister taxa? *J.Comp.Biol.* 2, 1-16.
- Cuvier, G.L., Valenciennes, M.A. 1846.** Histoire naturelle des poissons. Bertrand P. (Ed), Libraire de la Société Géologique de France, Paris, pp. 212-244.
- Dejoux, C., Iltis, A., Eds. 1992.** Lake Titicaca. A Synthesis of Limnological Knowledge. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, p. 573.
- Echelle, A.A., Dowling, T.E. 1992.** Mitochondrial DNA variation and evolution of Death Valley pupfishes (*Cyprinodon*, Cyprinodontidae). *Evolution* 46, 193-206.
- Echelle, A.A., Echelle, A.F. 1993.** Allozyme variation and systematics of the New World Cyprinodontines (Teleostei: Cyprinodontidae). *Biochem. Syst. Ecol.* 21, 583-590.
- Echelle, A.A., Echelle, A.F. 1993b.** Allozyme Perspective on Mitochondrial DNA Variation and Evolution of the Death Valley Pupfishes (Cyprinodontidae: *Cyprinodon*). *Copeia* 2, 275-287.
- Echelle, A.A., Echelle, A.F. 1998.** Evolutionary Relationships of Pupfishes in the *Cyprinodon eximus* Complex (Atherinomorpha: Cyprinodontiformes). *Copeia* 4, 852-865.
- Echelle, A.A., Van Den Busche, R.A., Malloy Jr., T.P., Haynie, M.L., Minckley, C.O. 2000.** Mitochondrial DNA Variation in Pupfishes Assigned to the Species *Cyprinodon macularius* (Atherinomorpha : Cyprinodontidae): Taxonomic implications and conservation genetics. *Copeia* 2, 353-364.
- Eigenmann, C.H. 1920.** The Magdalena basin and the horizontal and vertical distribution of its fishes. *Indiana Univ. Stud.* 7, 21-34.
- Eigenmann, C.H., Allen, W.R. 1942.** Fishes of western South America. I. The Intercordilleran and Amazonian lowlands of Peru. II. The high pampas of Peru, Bolivia, and northern Chile. With a revision of the Peruvian Gymnotidae, and of the Genus *Orestias*. University of Kentucky, Lexington, USA, p. 494.
- Faber, J.E., Stepien, C.A. 1997.** The utility of mitochondrial DNA control region sequences for analyzing phylogenetic relationships among populations, species, and genera of the Percidae. In: Kocher, T.D., Stepien, C.A. (Eds.), *Molecular Systematics of Fishes*. Academic Press, San Diego, pp. 129-140.

## Literatur

- Falk, T.M., 1994.** Biochemische und immunologische Untersuchungen an Tilapien Haemoglobinen (Teleostei, Cichlidae). Ein Versuch der Artdifferenzierung. Dissertationsschrift, Fachbereich Biologie der Universität Hamburg.
- Falk, T.M., Abban, E.K., Oberst, S., Villwock, W., Pullin, R.S.V., Renwranztz, L. 1996.** A Biochemical Laboratory Manual for Species Characterization of Some Tilapiine Fishes. ICLAM Educ. Ser. 17, p. 93 .
- Falk, T.M., Villwock, W., Renwranztz, L. 1998a.** Heterogeneity and subunit composition of the haemoglobins of 5 tilapiine species (Teleostei, Cichlidae) of the genera *Oreochromis* and *Sarotherodon*. J. Comp. Physiol. 168, 9-16.
- Falk, T.M., Teugels G.G., Abban, E.K., Villwock, W., Renwranztz, L. 1998b.** Species-characteristic and subspecies-characteristic haemoglobins in some tilapiine fishes and a comparative study on their globin chains. Aquacult. Intern. 6, 133-145.
- Falk, T.M., Teugels G.G., Abban, E.K., Villwock, W. 1999.** Population genetic analysis of the haemoglobins of the black-chinned tilapia. J. Fish Biol. 55, 233-242.
- Falk, T.M., Teugels G.G., Abban, E.K., Villwock, W., Renwranztz, L. 2000.** Morphometric and allozyme variation in the black-chinned tilapia *Sarotherodon melanotheron* (Perciformes, Cichlidae), with a revision of the subspecies complex. J. Nat. Hist. 34, 1849-1863.
- Falk, T.M., Teugels G.G., Abban, E.K., Villwock, W., Renwranztz, L.** Phylogeographic patterns in populations of the black-chinned tilapia complex (Teleostei, Cichlidae) from coastal areas in West Africa: support for the refuge zone theory. Molecular Phylogenetics and Evolution, im Druck.
- FAO<sup>1</sup>.** <http://www.fao.org/docrep/x5628e/x5628e05.htm>
- Fisher, R.A. 1936.** The use of multiple measurements in taxonomic problems. Annals of Eugenics 7, 179-188.
- Fornari, M., Risacher, F., Feraud, G. 2001.** Dating of paleolake in the central Altiplano of Bolivia. Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology 172, 269-282.
- Foster, N.R. 1967.** Trends in the evolution of reproductive behavior in killifishes. Stud.Trop.Oceanogr. 5, 546-566.
- Fowler, H.W. 1916.** Notes on fishes of the orders Haplomi and Microcyprini. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. 415-439.
- Fowler, H.W. 1940.** Zoological results of the second Bolivian expedition for the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 1936-1937. Part I.-The fishes. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila., pp.43-103.
- Fyhn, U.E.H., Fyhn, H.J., Davis, B.J., Powers, D.A., Fink, W.L., Garlick, R.L. 1979.** Hemoglobin heterogeneity in Amazonian fishes. Comp. Biochem. Physiol. 62, 39-66.
- Garman, S. 1876.** Exploration of the Lake Titicaca by Alexander Agassiz and S.W. Barman. I Fisches and Reptiles. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. 3, 273-277.

## Literatur

- Garman, S. 1895.** The cyprinodonts. Mem. Mus. Comp. Zool. 1-179.
- Gaudant, J. 1978.** Sur une nouvelle espèce de Poissons Téléostéens Cyprinodontiformes de l'Oligocène des environs de Manosque (Alpes de Haute-Provence). Géologie Méditerranéenne 5, 281-290.
- Gaudant, J. 1979.** *Pachylebias crassicaudus* (Agassiz) (Poissons Téléostéen, Cyprinodontidae), un constituant majeur de l'Ichthyofaune de Messinien continental du bassin Méditerranéen. Géobios 12, 47-73.
- Gayet, M. 1991.** "Holostean" and Teleostean fishes of Bolivia. In: Suarez, R. (Ed.), Fosiles y facies de Bolivia. Revista Técnica de Yacimientos Petroliferos Fiscales Bolivianos 12, 453-494.
- Gayet, M., Marshall, L.G., Sempere, T. 1992.** The Mesozoic and Paleocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. In: Suárez-Soruco (Ed.), Fósiles y facies de Bolivia. Revista Técnica de Yacimientos Petroliferos Fiscales Bolivianos 12, 493-433.
- Gayet, M., Sempere, T., Cappetta, H., Jaillard, E., Levey, A. 1993.** La presence de fossils marines dans le Cretace terminal des Andes centrales et ses consequences paleogeographiques. Palaeogeog., Palaeoecol. 102, 283-319.
- Gayet, M., Meunier, F.J. 1998.** Maastrichtian to early late Paleocene freshwater Osteichthyes of Bolivia: additions and comments. In Malabara, L.R., Reis, R.E., Vari, R.P., Lucena, C.A.S., Lucena, Z.M.S. (Eds.), Phylogeny and classification of neotropical fishes, Porto Alegre, Brazil, pp. 85-110.
- Géry, J. 1969.** The fresh-water fishes of South America. In: Fittkau, E.J. (Ed.), Biogeography and Ecology in South America. The Hague, pp. 828-848.
- Glenn, C.J., Avise, J.C., 1998.** A comparative summary of genetic distances in the vertebrates from the mitochondrial Cytochrome *b* gene. Mol. Biol. Evol. 15, 1481-1490.
- Gracia-Moreno, J., Fjeldså, J. 2000.** Cronology and mode of speciation in the Andean avifauna. In: Rheinwald, G. (Ed.). Isolated Vertebrate Communities in the Tropics. Proc. 4th Int. Symp., Bonn. Bonn. zool. Monogr. 46, 25-46.
- Günther, A. 1866.** A catalogous of the fishes in the British Museum. Printed by order of the Trustees 6, 299-331.
- Hall, T.A. 1999.** BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucl. Acids. Symp. Ser. 41, 95-98.
- Hasegawa, M., Kishino, H., Yano, T. 1985.** Dating the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial RNA. J. Mol. Evol. 22, 160-174.
- Hillis, D.M., Larson, A., Davis, S.K., Zimmer, E.A. 1990.** Nucleic acids III: sequencing. In: Hillis, D.M., Moritz, C. (Eds.), Molecular Systematics. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, MA, pp. 318-370.

## Literatur

- Hillis, D.M., Dixon, M.T. 1991.** Ribosomal DNA: Molecular evolution and phylogenetic inference. *Quart. Rev. Biol.* 66, 411-453.
- Hillis, D.M., Mable, B.K., Moritz, C. 1996.** Applications of molecular systematics. In: Hillis, D.M., Mable, B.K., Moritz C. (Eds.), *Molecular systematics*. Sinaur, Sunderland, Massachusetts, pp. 515-543.
- Hines, R., Yashouv, A. Wilamovski, A. 1971.** Differences in the electrophoretic mobility of the hemoglobins of *T. aurea*, *T. vulcani* and their hybrid cross. *Bamidgeh* 23, 53-55.
- Hrbek, T., Larson, A., 1999.** The Evolution of diapause in the Killifish family Rivulidae (Atherinomorpha, Cyprinodontiformes): A Molecular Phylogenetic and Biogeographic Perspective. *Evolution* 53, 1200-1216.
- Hrbek, T., Küçük, F., Frickey, T., Stölting, K.N., Wildekamp, R., Meyer, A. 2002.** Molecular phylogeny and historical biogeography of the *Aphanius* (Pisces, Cyprinodontiformes) species complex of central Anatolia, Turkey. *Mol. Phylogenet. Evol.* 25, 125-137.
- Hrbek, T., Meyer, A. 2003.** Closing of the Tethys Sea and the phylogeny of Eurasian killifishes (Cyprinodontiformes: Cyprinodontidae). *J. Evol. Biol.* 16, 17-36.
- Humphries, J.M., Bookstein, F.L., Chernoff, B., Smith, G.R., Elder, R.L., Poss, S.G. 1981.** Multivariate discrimination by shape in relation to size. *Systematic Zoology* 30, 291-308.
- Jordan, D.S., Evermann, B.W. 1896.** The fishes of North and Middle America, part I. *Bull. U.S. Nat.Mus.* 47, p. 1240.
- Kimura, M. 1980.** A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.* 16, 111-120.
- Kocher, T.D., Thomas, W.K., Meyer, A., Edwards, S.V., Pääbo, S., Villablanca, F.X. Wilson, A.C. 1989.** Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers. *Proc. Nat. Acad. Sc.* 86, 6196-6200.
- Kosswig, C., Villwock, W. 1965.** Das Problem der intralakustrischen Speziation im Titicaca- und Lanao-See. *Verhdl. Dtsch. Zool. Ges.* 28, 85-102.
- Kumar, S., Tamura, K., Jakobsen I.B., Nei, M. 2001.** MEGA2: Molecular Evolutionary Genetics Analysis software, Arizona State University, Tempe, Arizona, USA.
- Lauzanne, L. 1981.** Description de trois *Orestias* nouveaux du Lac Titicaca. *O.ispi* n.sp., *O.forgeti* n.sp. et *O. tschernavini* n.sp. (Pisces, Cprinodontidae). *Cybiurn* 5, 71-91.
- Lauzanne, L. 1982.** Les *Orestias* (Pisces, Cyprinodontidae) du Petit lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 15, 39-70.
- Lauzanne, L. 1992.** The *Orestias*, VI.5. Fish Fauna, VI.5a Native species. In: Dejoux, C., Iltis, A. (Eds.), *Lake Titicaca. A synthesis of limnological knowledge*. *Monographiae Biologicae* 68. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp. 405-420.

## Literatur

**Lavenu, A. 1992.** I. Origins, I.1. Formation and geological evolution. In: Dejoux, C., Iltis, A. (Eds.), Lake Titicaca. A synthesis of limnological knowledge. Monographiae Biologicae 68. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp. 3-15.

**Loubens, G., Sarmiento, J. 1985.** Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca. II. *Orestias agassii*, Valenciennes, 1846 (Pisces, Cyprinodontidae). Rev.Hydrobiol.trop. 18, 159-171.

**Loubens, G. 1989.** Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca. IV. *Orestias spp.*, *Salmo gairdneri* et problèms d'aménagement. Rev.Hydrobiol.trop. 22, 157-177.

**Lueken, W. 1962.** Chromosomenzahl bei *Orestias*. Mitt.hamb.zool.Mus.Inst. 60, 195-198.

**Lüssen, A. 1998.** Vergleichende Untersuchung zur frühen Ontogenie neuweltlicher Zahnkarpfen der Gattung *Orestias* Valenciennes 1839 (Teleostei, Cyprinodontidae) unter besonderer Berücksichtigung der Schuppenanlagen. Unveröffentl. Diplomarbeit. FB Biologie, Universität Hamburg.

**Lüssen, A., Falk, T.M., Villwock, W.** Phylogenetic patterns in populations of Chilean species of the genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae): results of mitochondrial DNA analysis. Mol. Phylogenet. Evol. im Druck.

**Lundberg, J.G., Machado-Allison, A., Kay, R.F. 1986.** Miocene characid fishes from Colombia: evidence for evolutionary stasis and extirpation in the South American ichthyofauna. Science 234, 208-209.

**Lundberg, J.G., Linares, O.J., Antonio, M.E., Nass, P. 1988.** *Phractocephalus hemiliopterus* (Pimelodidae, Siluriformes) from the upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela: a further case of evolutionary stasis and local extinction among South American fishes. J. Vert. Paleo. 8, 131-138.

**Lundberg, J.G. 1997.** Fishes of the La Venta Fauna: additional taxa biotic and paleoenvironmental implications. In: Kay, R.F (Ed.), Vertebrate paleontology in the Neotropics: The Miocene fauna of La Venta Colombia. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 67-91.

**Lundberg, J.G. 1998.** The temporal context for the diversification of neotropical fishes. In Malabara, L.R., Reis, R.E., Vari, R.P., Lucena, C.A.S., Lucena, Z.M.S. (Eds.), Phylogeny and classification of neotropical fishes, Porto Alegre, Brazil, pp. 49-68.

**Lundberg, J.G., Marshall, L.G., Guerrero, J., Horton, B., Malabara, M.C.S.L. Wesselingh, F. 1998.** The stage of neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. In: Malabara, L.R., Reis, R.E., Vari, R.P., Lucena, C.A.S., Lucena, Z.M.S. (Eds.), Phylogeny and classification of neotropical fishes. Porto Alegre, Brazil, pp. 13-48.

**Mago-Leccia, F. 1994.** Electric fishes of the continental waters of America. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas. Matemáticas y Naturales, Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas. Matemáticas y Naturales, Caracas.



## Literatur

- Maltagliati, F. 1998.** Does the Mediterranean killifish *Aphanius fasciatus* (Teleostei: Cyprinodontidae) fit the one-dimensional stepping-stone model of gen flow? *Env. Biol. Fish.* 53, 385-392.
- Maltagliati, F. 1998b.** A preliminary investigation of genetic variation and population geographical structure in *Aphanius fasciatus* from Italian brackish-water habitats. *J. Fish Biol.* 52, 1130-1140.
- Maltagliati, F. 1998c.** Allozyme differences between two endangered Mediterranean killifishes, *Aphanius iberus* *A. fasciatus* (Teleostei: Cyprinodontidae). *Ital. J. Zool* 65, 303-306.
- Maltagliati, F. 1999.** Genetic divergence in natural populations of the Mediterranean brackish-water killifishes, *Aphanius fasciatus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 179, 155-162.
- Marshall, L.G., Sempere, T. 1993.** Evolution of the Neotropical Cenozoic land mammal fauna in its geochronologic, stratigraphic, and tectonic context. In: Goldblatt, P. (Ed.), *Biological Relationships between Africa and South America*. Yale University Press. New Haven., pp. 329-392.
- McAndrew, B.J., Majumdar, K.C., 1983.** Tilapia stock identification using electrophoretic markers. *Aquaculture*, 30, 249-261.
- McKenna, M.C. 1973.** Sweepstakes, filters, corridors, Noah's arks, and beached viking funeral ships in palaeogeography. In: Tarling, D.H., Runcorn, S.K (Eds.), *Implication of continental drift to the earth sciences*. Academic Press, London and New York., pp. 21-46.
- Meyer, A. 1994.** DNA technology and phylogeny of fish. In: Beaumont, A.R. (Ed.), *Genetics and Evolution of Aquatic Organisms*, Chapman and Hall, London, pp. 219-249.
- Mied, P.A, Powers, D.A. 1978.** Hemoglobins of the killifish *Fundulus heteroclitus*. Separation, characterization and a model for subunit composition. *J. Biol. Chem.* 353, 3521-3528.
- Miller, R.R. 1948.** The cyprinodont fishes of the Death Valley system of Eastern California and Southwestern Nevada. *Univ. Mich. Mus. Zool. Misc. Publ.* p. 155.
- Monaco, P.J., Rasch, E.M. Balsano, J.S., Turner, B.J. 1982.** Muscle protein phenotypes and the probable evolutionary origin of a unisexual fish, *Poecilia formosa*, and its triploid derivatives. *J. Exp. Zool.* 221, 265-274.
- Müller, R. 1993.** Kritische Anmerkungen zur Revision der Gattung *Orestias* (Pisces: Cyprinodontidae) durch Parenti (1984). *Zool. Jb. Anat.* 123, 31-58.
- Murphy, R.W., Sites, J.W., Buth, D.G., Haufler, C.H., 1990.** Protein I: isozyme elektrophoresis. In: Hillis, D.M., Moritz, C. (Eds.), *Molecular Systematics*. Sunderland, Sinauer Associates, MA, pp. 45-126.
- Murphy, W.J., Collier, G.E. 1996.** Phylogenetic relationships within the Aplocheiloid fish genus *Rivulus* (Cyprinodontiformes, Rivulidae): implications for Caribbean and Central American Biogeography. *Mol. Biol. Evol.* 13, 642-649.

## Literatur

- Murphy, W.J., Collier, G.E. 1997.** A molecular phylogeny for Aplocheiloid fishes (Atherinomorpha, Cyprinodontiformes): The role of vicariance and the origins of annualism. *Mol. Biol. Evol.* 14, 790-799.
- Murphy, W.J., Thomerson, J.E., Collier, G.E. 1999.** Phylogeny of the neotropical Killifish family Rivulidae (Cyprinodontiformes, Aplocheiloidei) inferred from mitochondrial DNA Sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 13, 289-301.
- Murphy, W.J., Nguyen, T.N., Taylor, E.B., Collier, G.E., 1999b.** Mitochondrial DNA phylogeny of West African aplocheiloid killifishes (Cyprinodontiformes, Aplocheilidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 11, 343-350.
- Myers, G.S., 1931.** The primary groups of oviparous Cyprinodont fishes. *Stanford Univ. Publ. Biol. Sci.* 6, 143-254.
- Nelson, J.S. 1994.** *Fishes of the World*, 3rd Ed. Wiley, New York.
- Nei, M. 1978.** Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89, 583-590.
- Nielsen, J.L., Fountain, M.C., Wright, J.M. 1997.** Biogeographic analysis of Pacific Trout (*Oncorhynchus mykiss*) in California and Mexico based on mitochondrial DNA and nuclear Microsatellites. In: Kocher, T.D., Stepien, C.A. (Eds.), *Molecular Systematics of Fishes*. Academic Press, San Diego, pp. 53-70.
- Parenti, L.R. 1981.** A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 168, 335-557.
- Parenti, L.R. 1984.** A taxonomic revision of the Andean Killifish Genus *Orestias* (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae). *Bul. Am. Mus. Nat. Hist.* 178, 107-214.
- Parenti, L.R. 1984b.** Biogeography of the Andean killifish genus *Orestias* with comments on the species flock concept. In: Echelle, A.A, Kornfield, I. (Eds), *Evolution of species flocks*. University of Maine at Orono Press., pp. 85-92.
- Parker, A., Kornfield, I. 1995.** Molecular perspective on evolution and zoogeography of Cyprinodontid Killifishes (Teleostei; Atherinomorpha). *Copeia* 1, 8-21.
- Parker, A. & Kornfield, I. (eingereicht).** Rapid diversification of the killifish species flock of Lake Titicaca.
- Parker, A. 1997.** Combining molecular and morphological data in fish systematics: Examples from the Cyprinodontiformes. In: Kocher, T.D., Stepien, C.A. (Eds.), *Molecular Systematics of Fishes*. Academic Press, San Diego, pp. 163-188.
- Pellegrin, J. 1904.** Mission G. de Créqui-Montfort et E. Sénéchal de la Grange. Note sur les poissons des Lacs Titicaca et Poopo. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, pp. 90-96.
- Pellegrin, J. 1906.** Poissons. In: Neveu-Lemaire, M. (Ed.), *Les lacs des hautes plateaux de l'Amérique du Sud*. Imprimerie Nationale, Paris, pp. 106-192.

## Literatur

- Perdices, A., Machordom, A., Doadrio, I. 1996.** Allozymic variation and relationships of the endangered cyprinodontid genus *Valencia* and its implications for conservation. *J. Fish. Biol.* 49, 1112-1127.
- Perdices, A., Carmona, J.A., Fernandez-Delgado, C., Doadrio, I. 2001.** Nuclear and mitochondrial data reveal high genetic divergence among Atlantic and Mediterranean populations of the Iberian killifish *Aphanius iberus* (Teleostei: Cyprinodontidae). *Heredity* 87, 314-324.
- Perez, J.E., Rylander, M.K. 1985.** Hemoglobin heterogeneity in Venezuelan fishes. *Comp. Biochem. Physiol.* 80, 641-646.
- Pouyaud, L., Agnès, J.-F. 1995.** Phylogenetic relationships between 21 species of three tilapiine genera *Tilapia*, *Sarotherodon* and *Oreochromis* using allozyme data. *J. Fish. Biol.* 47, 26-38.
- Regan, C.T. 1911.** XXXV. - The osteology and classification of the teleostean fishes of the order Microcyprini. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 7, 320-327.
- Rehbein, H., Van Lessen, E. 1989.** Hinweise auf die Existenz von Parvalbuminen in Lachsen und Forellen. *Arch. Fisch. Wiss.* 39, 147-162.
- Reis, R.E., 1998.** Systematics, biogeography and the fossil record of the Callichthyidae: a review of the available data. In: Malabara, L.R., Reis, R.E., Vari, R.P., Lucena, C.A.S., Lucena, Z.M.S. (Eds.), *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Porto Alegre, Brazil, pp. 351-362.
- Retzer, M.E., 1994.** Systematics of the stick catfishes (*Farlowella*, Loricariidae). Ph.D. thesis, The University of Illinois, USA.
- Riccardi, A.C., 1988.** The cretaceous system of southern South America. *Geol. Soc. Am. Mem.*, p. 168.
- Saitou, N., Nei, M. 1987.** The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* 4, 406-425.
- Sakaizumi, M. 1985.** Species-specific expression of parvalbumins in the genus *Oryzias* and in its related species. *Comp. Biochem. Physiol.* 80, 3, 499-505.
- Schaeffer, B. 1963.** Cretaceous fishes from Bolivia, with comments on Pristid evolution. *American Museum Novitates*, 2159, 1-56.
- Schaefer, S.A. 1998.** Conflict and resolution: impact of new taxa on phylogenetic studies of the Neotropical cascudinhos (Siluroidei: Loricariidae). In: Malabara, L.R., Reis, R.E., Vari, R.P., Lucena, C.A.S., Lucena, Z.M.S. (Eds.), *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Porto Alegre, Brazil, pp. 375-400.
- Schwalb, A., Burns, S.J., Kelts, K., 1999.** Holocene environments from stable isotope stratigraphy of ostracods and authigenic carbonate in Chilean Altiplano lakes. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 148, 153 - 168.

## Literatur

**Sempere, T., Butler, R.F., Richards, D.R., Marshall, L.G., Sharp, W., Swisher, C.C. 1997.** Stratigraphy and chronology of upper Cretaceous-lower Paleogene strata in Bolivia and northwest Argentina. *Bull. Geol. Soc. America* 109, 709-727.

**Servant, M., Fontes, J.C. 1978.** Les lacs quaternaires des hauts plateaux des Andes boliviennes. Premières interprétations paléoclimatiques. *Cahiers, OSTORM, Paris, Géologie* 10, 1, 9-23.

**Sethi, R.P., 1960.** Osteology and phylogeny of oviparous cyprinodont fishes (Order Cyprinodontiformes). Ph.D. thesis, Univ. Florida., p. 275.

**Shaklee, J.B., Allendorf, F.W., Morizot, D.C., Whitt, G.S., 1990.** Gene nomenclature for protein-coding loci in fish. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119, 2-15.

**Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu, H., Flook, P. 1994.** Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 87, 651-701.

**Sivasundar, A., Bermingham, E., Orti, G. 2001.** Population structure and biogeography of migratory freshwater fishes (*Prochilodus*: Characiformes) in major South American rivers. *Mol. Ecol.* 10, 407-417.

**Smith, A.G., Smith, D.G., Funnell, B.M. 1994.** Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines. Cambridge University Press.

**Stepien, C.A., Kocher, T.D. 1997.** Molecules and Morphology in studies of fish Evolution. In: Kocher, T.D., Stepien, C.A. (Eds.), *Molecular Systematics of Fishes*. Academic Press, San Diego, pp. 1-11.

**Stiassny, M.L.J., Parenti, L.R., Johnson, G.D. 1996.** *Interrelationships of Fishes*. Academic Press, San Diego.

**Strecker, U., Meyer C.G., Sturmbauer, C., Wilkens, H. 1996.** Genetic divergence and speciation in an extremely young species flock in Mexico formed by the genus *Cyprinodon* (Cyprinodontidae, Teleostei). *Mol. Phylogenet. Evol.* 6, 143-149.

**Sullivan, B. 1977.** Hemoglobin variation and its significance in fish. US-USSR Workshop on Physiology and Biochemistry of Aquatic Animals. Georgetown, SC.

**Swofford, D.L. 1998.** Swofford, D.L., 2000. PAUP\* (Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 4.0b8a). Sinauer Associates, Sunderland, MA.

**Tamura, K., Nei, M. 1993.** Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of the mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Mol. Biol. Evol.* 10, 512-526.

**Tatsuoka, M.M. 1971.** Discriminant Analysis and Canonical Correlation. In: Wiley, J., *Multivariate Analysis. Techniques for Educational and Psychological Research*, New York, p. 157-193.

## Literatur

**Tchernavin, V.V. 1944.** A revision of the subfamily Orestiinae. Proc. Zool. Soc., London 114, 140-233.

**Thomann, R. 1990.** Systematische und ökologische Untersuchungen an *Orestias* - Populationen (Valenciennes, 1839) (Pisces: Cyprinodontidae) im chilenischen Hochland. Dissertationsschrift, Fachbereich Biologie der Universität Hamburg.

**Val, A.L., Almeida-Val, V.M.F., Monteiro, P.J.C. 1987.** Aspectos biológicos de peixes amazônicos. IV. Padrões eletroforéticos de hemoglobinas de 22 espécies coletadas na Ilha de Marchantraia (Manaus-AM). Acta Amazonica 16/17, 125-134.

**Valenciennes, A. 1839.** Rapport sur quelques poissons d'Amérique, rapportés par M. Pentland. L'Institut. 7, p. 118.

**Vari, R.P., Malabara, L.R. 1998.** Neotropical Ichthyology: An Overview. In: Malabara, L.R., Reis, R.E., Vari, R.P., Lucena, C.A.S., Lucena, Z.M.S. (Eds.), Phylogeny and classification of neotropical fishes. Porto Alegre, Brazil, pp. 1-12.

**Vila, I., Pinto, M. 1986.** A new species of Killifish (Pisces, Cyprinodontidae) from the Chilean Altiplano. Rev. Hydrobiol. trop. 19, 233-239.

**Villwock, W. 1964.** Vermeintliche Artbastarde in der Gattung *Orestias* (Pisces, Cyprinodontidae). Mitt.hamb.zool.Mus.Inst., pp. 285-291.

**Villwock, W. 1983.** The genus *Orestias* (Pisces: Cyprinodontidae) and the phenomenon of its speciation in the Altiplano of Peru and Bolivia. Informe Final, IX. CLAZ (Congreso Latino-Americano de Zoolocía), Peru, pp. 67-74.

**Villwock, W. 1986.** Speciation and adaptive radiation in Andean *Orestias* fishes. In: Vuilleumier, F., Monasterio, M. (Eds. ), High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press, Oxford, pp. 387-403.

**Villwock, W., Thomann, R. 1987.** Mitteilung über einen neuen Fundort von *Orestias* (Valenciennes, 1839) (Pisces: Cyprinodontidae) aus dem nördlichen Altiplano von Chile. Ein Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung der Gattung *Orestias*. Mitt.hamb.zool.Mus.Inst. 84, 167-174.

**Villwock, W., Sienknecht, U. 1993.** Die Zahnkarpfen der Gattung *Orestias* (Valenciennes, 1839) (Teleostei: Cyprinodontidae) aus dem Altiplano von Bolivien, Chile und Peru. Ein Beitrag zur Entstehung ihrer Formenvielfalt und intragenerischen Verwandtschaftsbeziehungen. Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. 90, 321-362.

**Villwock, W., Sienknecht, U. 1996.** Contribución al conocimiento e historia de los peces Chilenos. Los Cyprinodontidos del género *Orestias* VAL. 1839 (Teleostei: Cyprinodontidae) del Altiplano Chileno. Medio Ambiente 13, 119-126.

**Villwock, W., Sienknecht, U., Lüssen, A. 2000.** Taxonomic considerations on the genus *Orestias* Valenciennes, 1839 (Teleostei: Cyprinodontidae) of the Chilean Altiplano. In: Rheinwald, G (Ed.), Isolated Vertebrate Communities in the Tropics. Bonn. zool. Monogr. 46, 55-67.

## Literatur

**Weber, R.E., Sullivan, B., Bonaventura, J. 1976.** The hemoglobin system of the primitiv fish, *Amia calva*: Isolation and characterization of the individual hemoglobin components. *Biochim. Biophys. Acta* 434, 18-31.

**Whitmore, D.H. 1986.** Identification of sunfish species by muscle protein isoelectric focussing. *Comp. Biochem. Physiol.* 84, 177-180.

**Wiley, M.L., Collette, B.B., 1970.** Breeding tubercles and contact organs in fishes their occurrence structure and significannce. *Bull.Am.Mus.Nat.Hist.* 143, 147-216.

**Wilson, A.C., Cann, R.L., Carr, S.M., George, M.Jr., Gyllensten, B., Helm-Bychowski, K., Higuchi, R.C., Palumbi, S.R., Prager, E.M., Sage, R.D., Stoneking, M. 1985.** Mitochondrial DNA and two perspectives on evolutionary genetics. *Biol. J. Linnean Soc.* 26, 375-400.

**Wirrmann, D. 1992.** Chapter II. Geomorphology and Sedimentation; II.1. Morphology and bathymetry. In: Dejoux, C., Iltis, A. (Eds.), *Lake Titicaca. A synthesis of limnological knowledge. Monographiae Biologicae 68.* Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp. 16-23.

**Wirrmann, D., Ybert, J-P., Mourguiart, P. 1992.** Chapter III. Paleohydrology; III.1. A 20,000 years paleohydrological record from Lake Titicaca. In: Dejoux, C., Iltis, A. (Eds.), *Lake Titicaca. A synthesis of limnological knowledge. Monographiae Biologicae 68.* Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp. 40-48.

**Xia, X., Xie. Z. 2001.** DAMBE: Data analysis in molecular biology and evolution. *Heredity* 92, 371-373.

**Zambrano, J.J. 1987.** Las cuencas sedimentarias de America del Sur durante el Jurasico y Cretacico: Su relacion con la actividad tectonica y magmatica. In: Volkheimer, I. (Ed.), *Bioestratigrafia de los Sistemas Regionales del Jurásico y Cretácico de América del Sur.* Comite Sudamericano del Jurasico y Cretacico, Mendoza, pp. 1-48.

**Tabelle A1**

Angabe sind die Vermessungsdaten (Variablen) von 33 morphometrischen Merkmalen und neun menschen Charakteren untersucht an insgesamt 151 Individuen aus zehn Populationen innerhalb des Genus *Oryzias*. Die Abkürzungen für die Variablen sind im Material und Methoden Teil erklärt.

Art/Population	Geschlecht (m/w/fjwv)	TL	SL	KH(Te h)	KH(Par)	KL(Te h)	KL(Par)	VR	LschSt(Te h)	VschSt(Gau)	DschSt(Gau)	HschSt(Te h)
O. agassii	m	51,4	42,0	9,3	9,7	10,2	11,0	25,0	12,7	10,9	10,9	5,8
Salard'Huasco	m	43,8	36,1	8,9	7,6	8,9	9,2	20,5	10,5	9,1	8,8	5,1
Chile	m	58,9	48,6	11,2	11,0	11,3	12,2	27,7	12,9	10,8	12,6	7,3
	m	60,0	50,8	11,4	10,9	11,9	12,7	28,6	13,2	11,8	12,5	7,9
	m	62,2	49,8	11,7	10,9	11,2	12,3	26,1	15,0	12,7	12,0	8,4
	m	58,2	51,4	12,4	12,2	11,4	12,2	29,0	14,2	12,7	13,3	7,5
	m	60,8	53,2	10,6	10,5	11,3	12,4	28,4	14,2	11,8	12,5	7,1
	m	57,6	50,1	11,9	11,4	11,8	12,9	27,7	14,1	12,2	12,3	7,0
	m	55,8	48,5	10,7	10,5	10,5	11,6	27,6	13,9	11,9	11,5	6,1
	w	61,7	51,6	14,5	12,0	12,3	13,0	30,8	15,0	13,5	13,2	7,4
	w	51,0	43,5	11,1	9,3	10,0	9,9	26,0	11,2	10,1	11,6	5,8
	w	70,2	59,3	12,7	11,8	14,3	14,8	35,4	14,4	15,4	16,3	8,1
	w	82,2	66,6	14,4	14,2	15,6	16,4	39,2	20,8	17,9	19,6	10,5
	w	73,2	60,1	12,4	12,2	12,9	14,1	35,7	16,4	14,1	15,7	8,4
	w	74,5	63,4	11,9	11,9	14,7	15,2	38,2	16,6	15,0	16,5	8,0
	w	76,9	62,7	13,5	13,8	13,8	14,8	37,3	17,4	15,4	17,1	10,3
	w	68,4	59,5	13,6	13,0	13,1	14,1	35,2	17,0	14,3	15,3	8,1
	w	69,9	61,8	14,1	13,4	14,3	15,5	35,8	17,9	15,5	16,2	10,3
	w	63,3	52,2	13,1	12,7	12,6	13,7	30,8	14,9	12,7	13,1	8,0
	w	61,5	51,2	11,9	11,2	12,0	13,3	30,6	13,8	11,2	12,4	6,3
	w	63,2	51,5	11,8	11,0	12,9	13,3	30,2	15,6	13,4	13,1	8,1
	w	59,4	50,6	11,7	11,5	12,0	12,7	30,5	14,5	12,2	12,2	8,3
	w	59,1	47,9	10,6	10,5	11,3	11,8	28,9	14,0	11,9	12,1	7,2
	w	58,9	48,2	11,0	10,9	12,2	13,2	28,5	14,5	12,2	12,4	7,7
	w	50,8	45,1	11,2	10,3	11,3	11,6	27,4	12,9	11,0	11,5	7,0
	w	52,0	45,2	11,6	10,4	11,3	12,0	25,8	12,8	11,0	11,4	7,2
	w	56,3	46,3	11,1	11,2	10,8	12,1	27,5	13,6	11,7	12,2	7,6
	w	74,8	69,2	15,6	13,7	17,4	17,1	38,0	18,5	17,9	19,8	8,9
	w	66,9	62,5	12,0	13,1	15,5	16,0	36,2	17,0	14,8	16,2	7,9
	w	72,9	63,9	13,9	14,0	15,6	16,0	37,9	18,5	16,6	16,4	8,8
	w	143,5	127,5	35,2	31,8	32,5	33,0	70,0	36,1	34,4	36,4	20,3

**Anhang**

Fortsetzung Tabelle A1

Art/Population	Geschlecht (m./w./juv.)	TL	SL	KH(Te h)	KH(Par)	KL(Te h)	KL(Par)	VR	LSc hSt(Te h)	VSc hSt(Lau)	DSc hSt(Lau)	HSc hSt(Te h)
		m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.
<i>O. agassii</i>	m	112,8	86,2	23,9	21,6	21,8	23,5	51,2	22,7	21,3	20,2	14,9
Rio Isfuga	m	72,8	61,6	15,9	15,3	15,0	15,3	33,4	19,2	16,3	14,5	9,8
Chile	m	57,0	45,4	13,1	12,2	12,1	12,4	26,7	14,4	11,8	10,4	7,9
	m	70,2	67,4	26,1	25,7	24,6	25,5	33,0	16,6	13,5	13,1	9,7
	m	51,8	45,9	12,9	11,6	11,5	12,9	26,8	11,8	10,4	10,4	7,8
	w	111,1	92,5	22,9	21,7	20,9	22,0	52,8	25,0	21,2	23,4	14,9
	w	117,4	108,0	24,2	21,1	22,2	22,6	56,4	29,3	25,4	24,3	14,3
	w	105,7	81,8	22,2	20,5	20,0	20,9	49,9	22,4	23,1	19,9	14,3
	w	60,7	50,4	14,2	13,8	14,5	14,8	31,2	14,8	12,7	12,7	8,0
<i>O. agassii</i>	m	73,4	59,4	14,1	13,8	15,5	16,0	31,5	16,1	13,4	14,4	8,7
Rio Collacagua	m	48,5	41,1	9,3	9,3	10,6	11,1	26,1	11,8	11,0	10,0	6,7
Chile	m	62,0	51,9	13,1	11,4	12,5	13,8	28,8	15,6	13,9	12,8	8,4
	m	50,7	40,7	9,8	9,6	10,0	10,5	23,9	12,0	10,6	10,1	5,5
	m	59,2	48,1	12,5	10,8	11,1	11,6	27,3	12,7	11,2	11,8	6,5
	m	55,0	44,8	12,0	11,2	10,9	11,4	26,6	12,9	10,8	11,9	6,6
	m	52,0	42,7	9,9	9,4	11,0	11,8	23,4	12,3	10,7	10,9	6,2
	m	61,1	51,3	12,1	11,2	11,9	12,2	29,0	13,6	12,5	12,3	7,1
	w	83,3	74,4	17,5	17,0	19,8	20,4	43,2	20,5	17,7	17,1	10,8
	w	89,4	72,1	16,0	15,7	17,4	18,5	44,0	20,2	17,2	17,8	10,9
	w	77,2	62,2	14,4	13,9	15,0	15,7	35,8	17,7	16,4	14,4	9,7
	w	81,3	67,0	14,1	14,3	16,8	17,8	39,1	20,4	17,2	16,3	10,5
	w	54,9	44,5	9,9	9,4	11,1	12,1	26,3	12,4	10,7	11,3	6,5
	w	62,6	50,5	11,1	10,2	12,0	12,9	29,1	13,7	11,3	13,7	7,9
	w	63,2	53,3	13,9	12,2	13,4	13,8	33,1	15,4	13,3	14,5	6,9
	w	61,1	50,8	13,2	11,9	12,2	12,9	32,2	14,8	12,6	12,9	6,7
	w	62,5	53,2	13,8	12,0	12,9	13,4	32,7	15,7	13,8	14,1	7,5
	w	59,5	49,8	11,4	10,7	12,0	12,3	28,7	13,9	11,7	12,3	6,5
	w	54,3	45,9	10,8	9,5	10,5	11,5	26,0	14,1	12,6	12,7	6,1
	w	59,4	50,0	13,2	11,4	11,3	11,8	29,8	15,6	13,2	13,5	7,0



Fortsetzung Tabelle A1

Art/Population	Geschlecht (m/w/f/uv)	TL	SL	KH(Te h)	KH(Par)	KL(Te h)	KL(Par)	VR	LSehSt(Te h)	VSehSt(Dau)	DSehSt(Dau)	HSehSt(Te h)
<i>O. chungarensis</i> Lago Chungara Chile	m	57,5	47,2	9,9	9,5	11,9	12,6	27,9	13,9	12,2	11,8	6,8
	m	57,9	47,2	10,4	9,8	11,8	12,1	26,7	13,0	11,7	11,1	6,3
	m	53,2	45,0	10,3	9,6	11,0	11,5	25,9	12,2	10,6	10,2	6,4
<i>O. laucaensis</i> Rio Lauca Chile	m	45,4	37,8	9,4	8,8	9,4	9,7	22,8	11,2	10,2	9,9	5,5
	m	66,1	54,9	11,7	11,7	13,1	14,4	31,2	13,5	10,2	11,1	7,8
	w	70,1	59,5	12,2	12,4	15,1	15,9	33,2	18,6	16,6	15,0	8,4
	m	65,2	52,0	11,5	12,0	15,3	15,8	28,0	14,9	14,3	15,0	6,9
	m	57,0	47,4	11,8	11,1	10,9	12,0	29,8	12,5	11,0	10,5	7,5
<i>O. pernacotaensis</i> Bolledale d'Parnacota Chile	w	76,9	63,0	14,7	13,7	15,5	15,8	39,0	17,8	15,9	16,2	8,9
	w	68,1	56,8	12,2	11,4	13,3	13,9	33,4	13,0	11,5	12,8	7,9
	w	53,7	43,2	9,1	9,2	9,9	10,1	25,2	12,3	10,8	11,8	6,6
	w	43,6	34,7	8,3	7,9	8,5	9,2	20,3	9,9	8,8	9,0	5,3
	w	48,7	38,9	8,7	7,8	9,1	9,9	24,4	11,5	9,8	9,0	6,1
	w	82,4	66,3	17,6	16,0	16,3	17,7	41,9	16,5	13,5	15,1	9,8
	w	62,4	50,8	12,5	11,4	11,6	13,0	32,4	12,6	10,9	11,9	7,5
	w	70,2	58,4	13,1	12,5	13,4	14,4	36,4	14,9	12,9	15,0	9,1
	w	79,5	65,3	14,5	14,7	14,4	14,9	39,2	18,1	16,0	16,8	9,9
	m	62,1	50,2	12,0	12,9	13,2	13,7	30,8	14,8	13,1	11,8	8,3
	w	93,2	81,9	17,5	15,7	17,8	18,7	48,9	20,8	17,5	19,4	11,8
<i>O. ascotanaensis</i> Lago d'Ascotán Chile	w	83,2	67,8	16,1	15,1	15,7	16,5	40,2	21,4	19,2	16,4	9,9
	w	69,6	59,2	14,4	14,0	14,7	15,1	36,7	16,7	14,5	15,8	8,6
	w	60,4	50,1	12,3	12,0	13,9	14,3	32,0	13,9	11,8	11,3	7,1
	w	61,4	58,5	13,0	11,6	13,5	14,0	30,9	13,6	11,3	11,1	7,9
	w	58,7	47,8	11,7	11,2	13,1	13,9	29,0	11,8	10,7	11,3	7,4
	w	61,2	50,5	11,2	10,8	12,8	13,5	29,7	13,4	12,3	12,2	7,5
	w	63,4	53,0	12,4	11,6	13,5	14,0	34,7	15,3	13,1	12,4	7,8
	w	50,5	40,9	9,9	9,4	10,3	10,7	25,4	12,1	10,5	10,0	6,7
	w	52,2	42,1	11,9	10,0	10,5	11,2	26,5	12,2	11,0	10,9	7,2
	w	47,1	40,1	9,3	7,9	10,5	10,9	23,4	11,7	10,8	10,0	6,2
	w	50,0	41,5	10,4	9,4	9,0	9,4	26,1	12,8	11,9	11,3	6,3
	m	49,2	40,4	10,3	9,6	10,3	11,1	23,2	11,4	9,8	9,8	6,2

Fortsetzung Tabelle A1

Art/Population	Geschlecht (m./w./juv.)	TL mm	SL mm	KH(Te h) mm	KH(Par) mm	KL(Te h) mm	KL(Par) mm	VR mm	LSc hSt(Te h) mm	VSc hSt(Lau) mm	DSc hSt(Lau) mm	HSc hSt(Te h) mm
<i>O. tschudii</i>	m	134,7	115,2	30,0	28,0	26,5	28,4	61,6	35,0	31,5	35,5	19,5
Tibetacasee	m	120,0	106,0	32,3	30,1	27,2	28,8	62,2	28,9	26,0	26,1	17,9
Bolivien	m	63,8	52,7	13,9	12,9	12,8	14,0	31,1	13,2	11,1	11,7	7,3
	m	68,8	58,0	14,6	14,6	14,4	15,3	32,8	15,7	12,7	12,4	8,8
	m	71,4	60,3	13,7	14,3	13,6	14,4	32,8	16,4	14,2	12,8	9,2
	m	66,6	53,2	12,4	12,8	13,3	13,9	31,8	14,5	12,6	12,9	7,8
	w	67,9	59,5	13,1	12,5	16,0	15,7	35,3	14,8	13,4	13,8	7,9
	w	75,2	64,1	14,5	13,8	15,3	15,4	37,9	16,9	15,6	15,6	7,9
	w	137,3	120,7	32,2	30,0	30,5	33,0	70,8	32,5	31,1	31,8	21,0
	w	130,2	114,0	34,1	31,6	26,8	27,3	64,8	31,9	28,8	32,0	20,5
	w	125,1	117,9	27,9	24,9	23,9	25,7	56,4	30,3	26,8	29,8	19,5
	w	73,1	60,4	14,6	13,8	13,8	14,5	36,2	16,7	14,0	13,3	8,0
	w	173,9	144,8	37,6	31,2	29,4	31,3	83,3	41,1	37,4	38,8	22,4
	w	81,2	71,5	17,0	16,9	16,9	17,8	41,2	20,1	16,2	18,3	10,2
	w	56,1	45,5	11,8	11,0	11,2	12,3	25,8	12,7	10,8	11,2	5,9
	w	75,6	60,3	15,7	15,7	16,2	17,6	38,1	17,2	15,0	14,8	8,8
<i>O. isyri</i>	w	66,1	58,8	10,5	9,4	11,8	12,0	35,3	16,3	14,5	15,4	6,0
Tibetacasee	w	63,4	55,6	11,2	10,1	12,3	12,9	33,3	16,7	14,7	16,0	6,0
Chile	w	72,2	66,3	12,4	11,7	13,7	14,5	40,1	18,9	17,8	18,5	7,3
	w	72,9	63,0	12,8	11,2	13,9	13,6	39,1	18,0	16,3	16,6	7,3
	w	72,0	60,7	11,4	10,5	12,6	13,2	35,7	17,4	15,2	16,3	7,5
	w	70,4	60,5	11,2	10,2	12,1	13,4	36,3	17,7	16,3	18,2	6,2
	w	71,0	60,9	10,7	9,7	11,6	12,7	34,9	17,2	15,5	17,4	6,1
	w	57,7	49,3	9,0	7,5	10,8	11,9	29,0	14,2	12,4	13,1	5,0
	w	71,8	61,4	12,5	11,5	13,4	14,7	36,5	17,4	15,8	16,5	6,2
	w	65,0	56,5	10,1	9,9	12,0	13,1	35,4	16,4	15,1	15,9	5,9

Fortsetzung Tabelle A1

Art/Population	Geschlecht (m/f/juv)	TL mm	SL mm	KH(Te h) mm	KH(Par) mm	KL(Te h) mm	KL(Par) mm	VR mm	LschSt(Te h) mm	VschSt(Qau) mm	DschSt(Qau) mm	HschSt(Te h) mm
<i>O. ferox</i>	m	68,3	57,9	15,7	14,2	18,9	19,4	35,3	15,9	14,6	15,3	8,3
Thracasae	m	118,7	99,2	31,9	29,0	26,5	27,5	58,5	27,4	23,4	23,6	16,9
Bolmen	m	128,9	119,5	35,0	32,5	25,0	25,9	66,2	26,1	22,7	29,1	22,3
	m	128,3	111,5	37,4	33,6	35,0	35,9	68,8	26,9	24,3	23,2	20,8
	m	118,4	113,0	29,7	27,0	27,4	29,0	66,8	25,9	25,0	27,1	19,7
	m	140,0	125,0	43,5	41,2	38,7	40,0	83,5	30,0	27,5	32,0	24,2
	m	128,8	106,2	36,3	36,4	35,8	36,5	68,9	27,4	24,5	24,5	18,0
	m	110,3	90,1	35,3	32,0	30,2	31,5	59,3	26,1	21,7	17,7	17,3
	m	117,6	90,0	34,2	32,8	29,1	30,5	56,3	22,8	20,0	20,3	19,2
	m	107,0	97,7	27,4	28,6	29,0	29,5	56,8	25,0	21,5	19,9	18,0
	m	63,3	50,9	13,1	13,0	15,5	16,4	30,7	13,6	11,5	12,6	7,6
	m	79,4	66,6	19,1	18,2	20,2	21,1	39,7	19,4	15,9	16,9	10,5
	m	109,2	91,1	28,8	25,7	23,5	27,0	55,1	24,5	21,2	20,6	19,4
	m	103,4	87,6	27,4	26,7	26,1	28,0	49,1	23,0	19,5	19,9	17,3
	m	101,2	83,1	27,3	25,4	25,1	27,3	51,9	23,2	19,2	19,7	16,1
	w	63,2	53,0	14,2	13,5	16,3	17,3	32,0	13,9	11,5	12,1	8,5
	w	129,0	116,0	39,4	36,7	34,3	37,2	74,5	27,4	24,0	24,2	20,5
	w	115,3	99,0	31,9	28,3	30,8	31,4	61,9	21,5	20,8	20,1	18,7
	w	126,2	118,5	34,3	29,8	30,1	32,5	64,9	26,9	24,8	26,2	17,8
	w	131,3	112,0	39,1	36,0	33,1	35,0	68,0	29,5	28,2	27,8	20,2
	w	132,3	114,2	37,7	35,3	33,2	34,1	71,5	31,6	29,4	26,1	19,9
	w	116,9	111,5	34,0	30,7	28,1	29,4	63,1	25,2	24,0	22,5	28,6
	w	68,1	53,5	16,5	15,3	16,6	17,4	32,9	15,2	13,1	13,9	7,9
	w	113,9	96,8	27,8	28,2	31,8	32,5	57,7	23,2	19,8	20,8	19,7
	w	125,8	114,1	31,3	28,3	32,4	33,5	63,6	29,9	26,2	27,1	19,5
	w	128,1	117,3	34,2	31,4	30,9	33,4	65,8	28,6	24,8	25,7	22,7
	w	130,1	109,4	33,8	30,7	32,7	33,9	65,2	28,3	23,8	22,9	21,5
	w	79,3	64,5	16,6	16,7	20,3	20,7	37,8	16,7	15,0	15,8	10,6
	w	98,3	80,0	24,1	24,2	24,9	25,7	52,4	19,5	17,1	18,2	14,1
	juv.	57,2	50,9	13,1	11,8	15,5	16,7	30,1	13,8	12,2	12,5	5,8
	juv.	65,6	55,8	17,2	15,2	16,6	17,7	31,1	17,4	14,7	14,7	8,8
	juv.	70,0	57,5	11,7	15,5	18,2	19,3	36,0	15,1	14,9	12,8	8,8
	juv.	57,5	50,5	13,8	12,2	15,1	15,7	28,2	16,5	15,0	13,8	7,2
	juv.	69,5	66,0	16,5	15,9	18,1	19,5	35,3	17,5	15,1	12,5	7,2

Fortsetzung Tabelle A1

Art/Population	Geschlecht (m,w/juv.)	HSc	hSt (Lau)	KB (Tch)	KB (Lau)	KoB (Tch)	KoB (Lau)	AD	ML (Tch)	ML (Lau)	ML (Par)	MH	PO
		mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm
<i>O. agassii</i>	m	5,5	6,0	5,8	6,3	5,9	3,2	2,5	3,5	3,0	5,7	5,7	5,7
Salard/Huasco	m	5,1	5,8	5,6	5,5	5,5	2,8	1,8	3,1	2,2	4,6	4,3	4,3
Chile	m	7,0	7,9	7,7	7,2	7,1	3,1	2,5	4,0	3,5	5,9	5,9	5,9
	m	6,8	7,5	6,9	7,1	7,2	3,7	3,2	4,7	3,9	7,4	7,4	5,7
	m	7,5	7,6	7,3	7,2	7,2	4,4	2,1	3,7	2,6	6,8	6,8	5,9
	m	7,2	8,0	7,9	7,9	7,8	3,9	2,1	4,4	3,4	7,0	7,0	5,2
	m	6,2	7,1	7,0	6,9	7,0	4,0	2,5	3,8	3,2	6,3	6,3	5,4
	m	6,8	8,6	8,4	7,8	8,0	3,8	2,5	4,4	3,7	5,9	5,9	5,7
	m	5,8	8,0	7,6	7,4	7,5	3,5	2,2	3,8	2,7	6,4	6,4	5,0
	w	6,8	8,4	9,5	8,0	8,1	3,4	3,0	4,5	3,8	7,3	7,3	5,8
	w	5,9	6,5	7,7	6,4	6,1	3,1	2,2	3,3	2,8	5,9	5,9	5,0
	w	7,2	8,8	9,5	8,8	8,7	4,3	2,4	4,4	4,2	7,9	7,9	7,0
	w	8,9	10,3	10,2	10,3	10,1	4,5	3,1	5,9	4,7	9,4	9,4	8,5
	w	7,3	8,6	8,8	8,3	8,2	4,1	2,3	5,0	3,5	8,5	8,5	6,8
	w	6,9	8,8	8,7	9,0	8,4	4,0	2,8	4,7	3,9	8,0	8,0	7,4
	w	7,9	9,4	9,6	10,3	9,4	3,8	2,8	5,0	3,9	8,5	8,5	7,0
	w	7,1	9,2	9,8	8,1	8,5	4,7	2,8	4,4	3,6	7,9	7,9	6,0
	w	8,0	10,2	10,0	10,0	10,1	4,3	3,1	4,7	3,8	8,3	8,3	7,3
	w	7,6	9,3	9,2	8,8	9,2	4,1	2,8	4,4	3,6	7,2	7,2	6,1
	w	7,0	9,2	9,1	9,2	9,2	4,0	3,0	4,7	4,2	7,4	7,4	5,7
	w	6,6	8,5	8,5	8,3	8,2	3,4	2,7	4,2	3,9	7,4	7,4	6,6
	w	6,3	8,3	8,2	8,0	8,3	3,6	2,7	4,3	3,4	7,0	7,0	6,6
	w	6,8	7,4	7,5	7,0	7,5	3,7	2,8	4,1	3,6	6,3	6,3	5,2
	w	6,5	7,9	7,6	7,8	8,0	3,9	2,7	4,1	3,7	7,0	7,0	6,5
	w	6,4	7,5	7,7	7,2	7,5	3,7	1,7	3,3	2,8	6,4	6,4	5,7
	w	6,3	7,5	7,9	7,6	7,7	3,6	2,4	3,6	3,1	7,0	7,0	5,8
	w	7,1	8,4	8,2	8,2	8,4	3,7	2,5	3,8	3,3	6,5	6,5	5,6
	w	9,0	11,1	11,1	10,9	10,9	5,0	4,2	6,6	4,9	9,0	9,0	9,0
	w	7,2	7,9	7,7	9,9	8,7	3,9	3,9	5,2	4,5	7,8	7,8	7,8
	w	9,6	10,2	10,1	9,9	10,0	4,5	3,7	5,9	4,8	9,3	9,3	7,4
	w	19,9	24,6	24,4	23,1	23,9	7,5	7,4	11,9	7,5	18,8	18,8	16,2

Fortsetzung Tabelle A1

Art/Population	Geschlecht (m/w/juv)	HSc (St (Dan))		KB (Tr h)		KB (Dan)		KoB (Tr h)		KoB (Dan)		AD		ML (Tr h)		ML (Dan)		ML (Par)		MH		PO	
		m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m
Otagassii	m	13,8	16,8	18,6	15,5	17,3	5,0	4,7	6,2	5,4	12,2	11,5											
	m	9,2	10,9	11,5	10,4	10,9	4,3	2,8	4,7	3,9	8,8	8,4											
Rio Isinga	m	8,1	8,2	8,3	8,2	8,3	3,6	2,2	3,3	3,1	6,5	6,3											
	m	9,9	11,2	11,8	10,0	11,2	4,3	2,5	4,2	3,9	7,8	7,2											
Chile	m	7,8	8,3	8,4	7,8	8,0	3,6	2,2	3,5	3,1	5,9	5,9											
	w	14,2	16,8	16,7	16,3	16,1	5,5	4,3	6,4	5,2	14,4	11,9											
	w	12,4	19,9	20,2	19,0	18,6	5,7	5,2	7,2	5,9	14,4	11,5											
	w	12,9	16,1	16,8	14,7	16,2	5,1	4,5	5,5	5,1	11,6	11,9											
	w	7,7	8,6	8,4	8,2	7,9	3,4	2,7	3,8	3,2	7,8	7,5											
	w	8,2	9,1	8,5	9,9	9,0	4,2	3,5	5,2	4,1	8,8	7,9											
Rio Collacagua	m	5,8	6,3	5,9	7,3	5,5	3,2	2,1	3,9	2,7	6,3	6,0											
	m	7,5	7,9	8,4	8,0	7,7	3,5	2,7	5,0	3,9	8,3	6,8											
Chile	m	5,3	6,0	5,9	6,6	5,9	3,0	2,0	3,6	2,9	5,5	5,2											
	m	6,2	7,9	7,3	8,1	8,0	4,3	2,6	4,0	3,3	7,2	6,3											
	w	9,9	12,3	12,2	12,6	11,9	4,4	4,7	7,0	6,2	11,4	10,4											
	w	10,3	12,2	12,7	12,2	11,9	4,3	4,3	6,3	5,7	10,5	9,0											
	w	9,2	9,9	9,3	10,2	9,5	4,5	3,8	5,2	4,1	8,8	7,9											
	w	9,4	10,0	9,9	10,8	9,3	4,1	3,9	6,9	5,0	8,8	7,5											
	w	5,5	6,7	6,2	7,3	6,3	3,2	2,9	4,7	3,5	6,8	5,8											
	w	6,4	7,8	7,9	8,4	7,7	3,9	2,0	3,5	3,2	6,3	6,1											
	m	6,3	7,9	8,1	7,4	7,8	3,2	2,4	4,5	3,1	6,4	5,3											
	w	7,2	8,9	10,0	8,7	9,0	3,9	3,0	4,9	3,8	7,7	6,4											
	w	7,0	8,8	9,4	8,4	9,0	3,1	2,5	4,6	3,0	7,1	6,2											
	w	6,5	9,2	9,4	8,4	9,3	3,9	2,6	4,2	3,8	8,1	6,5											
	w	6,0	7,9	8,4	7,8	7,7	4,4	2,1	4,2	3,0	6,9	5,8											
	w	6,2	6,8	7,6	7,1	6,6	4,1	2,3	3,9	3,1	6,4	5,0											
	w	7,1	8,5	9,3	7,7	7,8	4,4	2,2	4,1	2,9	6,1	5,5											
	m	6,2	7,4	7,2	7,5	7,5	3,6	2,0	3,5	2,6	6,2	5,2											
	m	6,7	7,9	7,6	8,2	7,9	4,2	2,3	4,2	3,1	6,9	5,7											

Fortsetzung Tabelle A1

Art/Population	Geschlecht (m/w/juv.)	HSc	hSt (Lau)	KB (Tch)	KB (Lau)	KoB (Tch)	KoB (Lau)	AD	ML (Tch)	ML (Lau)	ML (Par)	MH	PO
		mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm
<i>O. chungarzensis</i>	m	6,5	7,9	8,1	7,6	7,8	3,6	2,4	4,5	3,0	7,2	6,2	
Lago Chungara	m	5,9	7,0	6,5	7,5	6,4	3,2	2,0	3,8	2,9	6,4	5,9	
Chile	m	5,9	7,7	7,6	7,2	6,7	3,4	2,3	4,4	2,7	6,5	5,4	
	m	5,3	6,0	5,5	5,9	6,1	3,4	2,2	3,8	2,5	5,7	4,5	
	m	7,5	9,7	9,1	8,9	9,3	5,0	2,7	4,7	3,5	7,9	5,9	
	w	7,5	8,2	7,9	9,0	7,9	4,4	3,3	5,1	3,9	8,1	7,8	
<i>O. laucaensis</i>	m	6,5	8,5	8,0	10,2	9,1	5,1	3,1	4,5	3,7	7,2	8,5	
Rio Lauca	m	7,1	8,1	8,0	7,9	7,8	3,6	2,0	3,9	3,2	7,0	5,4	
Chile	w	8,8	10,7	11,4	9,8	10,0	4,2	3,6	6,2	4,2	8,5	7,1	
	w	7,0	9,2	9,3	9,2	8,7	4,3	2,7	5,2	3,8	7,4	6,3	
	w	5,9	5,7	5,5	6,4	5,7	3,0	2,1	3,8	2,5	5,2	5,3	
	w	5,1	5,6	5,7	6,0	5,6	3,0	1,6	2,7	2,2	4,8	4,4	
	w	5,4	5,6	5,5	6,0	5,8	3,6	1,3	2,6	2,4	5,4	5,3	
	w	9,1	10,9	11,6	10,1	10,4	4,9	3,0	5,9	4,5	10,0	8,5	
	w	6,9	7,9	8,0	8,2	7,7	4,2	2,2	3,9	3,5	7,0	6,1	
	w	8,8	8,8	8,4	8,8	8,9	4,3	2,5	4,4	3,8	7,3	6,7	
	w	10,2	11,5	12,2	9,1	11,0	3,7	3,0	5,1	3,7	8,2	7,3	
<i>O. permacofaensis</i>	m	7,8	7,9	7,2	7,7	8,1	3,5	2,8	4,5	3,2	7,5	6,8	
Bolshédale d'Parnacota	w	10,6	13,0	19,9	12,5	12,2	5,0	4,3	6,4	5,9	11,6	10,3	
Chile	w	9,5	11,5	11,8	11,3	11,5	4,3	3,8	5,0	4,2	9,1	8,7	
	w	8,2	10,6	11,1	10,2	10,7	3,8	2,9	4,1	3,6	8,8	7,5	
	w	6,8	8,2	8,5	8,7	7,9	3,4	3,9	4,0	4,0	7,4	6,5	
	w	6,7	8,6	8,7	8,1	8,5	3,4	3,5	4,8	3,9	7,4	7,2	
	w	7,0	7,2	7,9	7,5	7,3	3,6	3,6	5,0	4,1	6,7	6,3	
	w	6,8	8,3	8,0	8,1	8,1	3,5	3,1	4,9	4,1	7,3	6,3	
	w	7,6	7,7	8,1	8,2	7,8	3,6	2,8	4,7	3,2	7,7	7,1	
	w	5,9	7,8	8,2	7,0	7,1	3,6	2,4	3,6	3,0	6,0	5,1	
	w	6,1	7,7	8,3	8,0	7,6	3,5	2,7	4,3	3,3	6,4	5,1	
	w	5,8	7,0	7,5	6,7	6,6	3,1	2,0	3,3	2,9	5,2	5,0	
	w	5,6	6,8	7,2	6,7	6,5	3,0	2,1	3,3	2,5	5,2	5,1	
<i>O. ascotensis</i>	m	6,1	7,9	7,2	7,3	7,4	3,5	2,4	3,6	3,0	5,4	5,7	
Lago d'Ascotan													
Chile													

Fortsetzung Tabelle A1

Art/Population	Geschlecht (m/f/w/v)	HSc (St/Gau)		KB (C/h)		KB (Gau)		KoB (C/h)		KoB (Gau)		AD		ML (C/h)		ML (Gau)		ML (Par)		MH		PO	
		m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m
<i>O. schubertii</i>	m	16,6	20,8	20,8	20,4	20,6	5,6	6,7	8,0	9,4	17,7	14,4											
	f	16,5	25,1	26,2	22,7	24,4	5,4	7,3	9,5	8,5	17,2	14,0											
Tibacasee	m	7,0	8,3	8,0	8,4	8,2	4,0	2,5	4,5	3,5	8,0	6,7											
	f	7,3	9,3	11,3	9,8	9,9	5,2	3,2	5,3	3,9	8,4	6,6											
Bolwien	m	7,9	9,8	10,2	10,0	10,2	5,1	2,9	5,2	3,4	8,2	6,8											
	f	7,4	9,3	8,7	9,1	9,0	4,2	2,9	4,4	3,6	7,9	6,4											
	w	7,2	10,4	9,6	10,0	10,2	5,0	3,2	4,9	4,4	8,9	7,7											
	v	7,4	10,5	11,5	10,2	10,3	5,1	3,7	5,3	4,1	8,0	7,3											
	w	19,5	24,6	24,3	24,3	24,4	6,2	5,7	9,2	7,2	17,7	19,1											
	f	18,4	23,7	24,5	21,6	24,2	6,1	6,1	9,4	6,2	20,3	13,9											
	w	16,9	20,6	20,9	20,0	20,8	6,4	5,0	9,5	7,8	13,5	13,3											
	f	7,8	9,9	10,2	9,5	9,6	4,9	2,4	4,5	4,2	8,3	6,9											
	w	20,0	25,8	26,3	24,6	25,4	6,8	8,5	11,4	10,9	21,7	15,2											
	f	9,4	12,1	12,5	12,6	12,5	5,6	3,7	5,9	5,0	9,8	7,9											
	w	5,9	7,1	7,1	6,9	7,0	3,2	2,2	4,3	3,3	5,6	6,9											
	f	8,2	10,8	9,8	10,5	10,5	5,2	3,1	5,9	4,4	9,9	8,0											
<i>O. tzipi</i>	w	5,8	6,2	6,3	6,9	6,6	4,0	2,0	3,9	3,5	6,3	5,6											
Tibacasee	w	5,5	6,9	8,3	7,4	7,6	4,4	2,4	4,3	3,2	5,9	5,3											
	w	6,4	7,8	8,9	8,2	8,1	4,4	2,6	4,6	3,9	6,8	6,9											
Chile	w	6,1	8,2	8,5	8,1	8,1	4,8	2,5	4,9	3,8	6,2	5,8											
	w	6,1	7,8	9,5	8,2	7,9	4,1	2,5	4,1	3,8	6,9	5,5											
	w	5,7	7,0	8,4	6,7	6,5	4,0	2,4	4,2	3,2	6,5	5,4											
	w	6,2	7,2	8,1	5,9	7,0	3,7	1,9	3,9	3,2	6,5	5,1											
	w	4,8	6,3	6,6	5,9	5,7	4,0	2,2	3,9	3,1	5,5	4,6											
	w	5,4	7,2	7,8	7,7	7,6	4,4	3,0	5,1	3,9	7,7	6,3											
	w	5,3	6,8	7,4	7,2	6,9	4,3	2,5	4,3	3,4	6,1	5,6											

Fortsetzung Tabelle A1

Art/Population	Geschlecht (m/w/juv.)	HSc	hSt (Lau)	KB (Tch)	KB (Lau)	KoB (Tch)	KoB (Lau)	AD	ML (Tch)	ML (Lau)	ML (Par)	MH	PO
		mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm
<i>O. latifus</i>	m	8,9	10,5	10,5	12,8	10,7	5,4	2,4	4,7	3,4	8,4	10,2	
<i>Tibicasee</i>	m	16,7	20,4	17,5	22,0	21,2	5,5	3,9	7,3	6,5	18,1	16,4	
<i>Bolmen</i>	m	19,4	28,8	27,7	30,3	29,8	6,8	5,4	8,2	7,4	17,8	22,0	
	m	19,1	30,2	28,8	30,4	30,4	6,3	6,2	9,8	8,7	17,6	20,0	
	m	17,2	22,6	22,6	23,0	22,4	5,8	5,9	8,5	6,7	16,2	17,2	
	m	21,9	39,8	37,8	41,5	39,0	6,0	6,2	9,2	7,3	19,5	25,2	
	m	17,5	31,5	31,8	33,2	32,0	6,1	6,0	9,0	7,8	19,7	21,3	
	m	17,0	25,0	23,9	27,2	26,0	7,2	6,1	8,2	7,5	17,6	17,3	
	m	17,7	26,1	22,3	27,2	25,9	6,4	6,0	8,3	6,9	16,9	18,0	
	m	16,1	22,8	20,4	23,8	22,5	6,3	5,0	7,6	6,0	15,6	16,7	
	m	8,0	11,9	11,0	13,4	13,2	5,5	2,6	5,2	4,2	9,5	8,1	
	m	10,8	13,7	11,1	16,0	14,6	5,8	3,3	6,0	4,9	10,8	10,9	
	m	16,0	25,2	23,0	25,9	25,0	7,1	3,6	6,9	6,4	13,6	14,2	
	m	14,6	22,9	19,6	24,5	23,3	6,9	3,0	6,5	5,5	13,8	14,7	
	m	15,2	20,3	17,7	21,9	20,2	6,4	3,9	6,4	5,7	14,1	15,9	
	w	7,4	10,3	9,9	11,7	10,8	5,2	2,3	5,0	3,7	7,6	9,2	
	w	21,8	27,8	26,8	30,9	30,8	7,1	4,9	9,2	7,9	20,2	21,3	
	w	15,4	26,0	25,7	27,0	25,9	6,1	4,3	7,9	6,0	15,5	17,7	
	w	15,3	30,3	30,2	29,8	29,6	7,7	5,1	8,6	6,0	17,0	18,1	
	w	18,7	31,5	28,6	33,8	31,6	7,2	5,9	9,4	9,3	20,8	21,0	
	w	18,2	27,3	25,6	27,5	27,1	7,2	4,9	8,7	6,2	17,2	19,8	
	w	27,1	26,6	25,4	28,2	25,8	7,3	4,8	8,3	7,0	17,7	16,9	
	w	8,0	11,8	10,4	13,0	12,0	5,3	1,9	4,4	2,8	7,8	8,9	
	w	15,4	21,9	19,8	25,3	21,8	6,4	5,8	8,8	7,7	14,6	17,5	
	w	17,9	26,8	24,4	28,8	28,2	6,9	5,0	7,4	7,3	17,2	19,3	
	w	18,3	28,7	25,2	29,6	29,4	7,6	4,5	8,0	7,2	15,8	18,7	
	w	17,7	25,4	23,5	26,1	25,6	6,9	5,1	8,0	6,9	16,3	19,8	
	w	10,7	11,9	11,2	13,9	12,8	6,5	3,1	5,3	4,0	10,8	10,7	
	w	13,6	17,9	15,3	21,1	19,1	6,3	3,6	6,9	6,0	13,0	13,4	
	juv.	6,2	8,7	7,3	10,5	9,7	4,6	1,8	2,9	3,0	7,2	8,7	
	juv.	8,7	11,1	12,4	12,5	11,5	5,5	2,6	5,4	4,0	9,1	10,2	
	juv.	9,3	11,4	10,2	13,7	11,9	3,8	2,7	5,2	4,0	9,2	9,8	
	juv.	7,7	10,1	9,9	11,2	9,9	4,5	1,8	3,5	2,5	7,4	7,3	
	juv.	8,0	11,5	11,2	13,3	11,0	4,7	2,5	4,0	3,5	8,8	10,0	



Fortsetzung Tabelle A1

Art/Population	Geschlecht (m/f/w)	IO	MB	FLB Dor	FLB An	FLSt Dor	FLSt An	FLSt Pec	FLSt Cau	Op Sp	BL	Pec Ab
Otagassu	m	4,2	2,7	6,0	6,5	9,4	10,3	8,8	10,4	5,7	25,1	12,4
	m	3,5	2,5	5,7	6,1	9,2	8,7	6,8	7,9	5,8	21,7	9,9
Salard'Huasco	m	4,7	3,5	7,3	6,8	10,9	10,4	8,5	11,1	7,8	30,2	12,5
	m	5,2	3,2	8,8	9,0	12,6	13,5	8,6	9,4	8,9	30,8	14,8
Chile	m	4,5	2,9	8,0	8,0	10,6	10,8	8,7	12,7	7,8	29,4	14,2
	m	5,0	3,1	8,2	8,8	13,6	13,0	8,8	7,2	8,0	30,5	15,1
	m	4,6	2,6	10,1	8,5	13,8	13,2	7,0	8,2	7,9	31,2	13,9
	m	4,6	2,4	9,3	8,4	12,6	11,1	8,7	7,1	7,3	30,5	14,0
	m	4,6	2,9	8,8	8,5	11,2	10,1	9,0	7,7	6,2	27,7	13,0
	w	6,0	3,4	7,6	6,9	10,4	10,0	7,9	10,2	8,0	31,1	14,2
	w	4,3	3,0	7,0	5,7	8,8	7,9	6,6	8,9	7,5	27,5	11,9
	w	5,6	3,4	6,7	7,0	10,5	10,4	7,7	11,5	9,0	38,1	16,3
	w	7,1	3,9	9,0	8,0	13,9	11,4	11,0	14,5	11,0	40,1	19,4
	w	6,2	3,7	8,5	7,2	11,6	9,8	9,2	13,0	9,7	38,8	16,9
	w	5,6	3,4	7,3	7,8	11,5	10,6	8,1	10,2	9,7	41,9	17,3
	w	6,4	4,2	7,1	7,5	12,0	10,7	8,8	14,4	9,4	40,2	16,2
	w	6,8	3,3	8,7	8,8	10,3	13,2	6,7	8,9	8,1	37,9	15,2
	w	6,3	3,7	9,1	8,3	14,3	12,0	9,3	8,8	10,1	38,4	16,8
	w	5,9	3,1	8,1	7,9	11,7	11,0	8,8	11,1	8,8	32,1	14,8
	w	5,9	3,4	6,4	7,4	10,8	10,0	8,8	11,1	8,3	32,7	14,9
	w	4,7	3,5	6,9	7,2	11,5	10,0	9,0	11,3	8,0	33,2	15,2
	w	4,9	3,4	6,3	6,2	11,1	10,3	7,8	10,5	6,9	32,1	13,7
	w	4,7	2,9	7,2	6,8	11,5	10,7	8,8	11,4	7,6	29,4	13,3
	w	5,0	3,0	7,2	6,8	10,9	9,2	8,3	11,3	7,7	30,4	13,4
	w	4,7	2,7	5,6	5,6	8,7	8,5	7,0	6,8	6,6	29,1	11,8
	w	5,0	3,4	6,6	6,6	9,7	10,4	7,8	6,7	8,5	29,0	13,6
	w	5,3	3,3	6,6	6,0	10,0	8,9	7,9	10,5	7,9	29,7	13,8
	w	7,7	5,4	9,8	9,1	11,1	9,4	9,8	7,9	9,1	42,9	19,3
	w	6,2	4,7	8,8	8,0	12,3	11,9	7,9	7,4	6,6	37,4	18,2
	w	8,3	5,1	9,6	9,2	12,6	12,5	10,8	10,2	7,8	40,1	16,5
	w	14,6	9,3	23,7	18,0	30,4	30,0	28,5	17,9	18,0	75,7	36,2

Fortsetzung Tabelle A1

Art/Population	Geschlecht (m/w/juv.)	IO m/m	MB m/m	FLB Dor m/m	FLB An m/m	FLSt Dor m/m	FLSt An m/m	FLSt Pec m/m	FLSt Cau m/m	Op Sp m/m	BL m/m	Pec Ab m/m
<i>O. agassii</i>	m	8,6	7,2	13,6	9,9	19,7	18,1	16,4	17,2	17,1	57,2	25,0
Rio Isuga	m	7,0	4,3	11,5	10,0	16,3	14,4	10,3	11,2	12,1	38,8	17,0
Chile	m	5,3	3,1	7,6	6,9	11,1	9,7	8,4	11,8	8,8	26,8	13,7
	m	4,7	3,6	9,4	9,5	15,9	13,4	9,2	13,2	9,5	36,9	16,1
	m	4,0	2,8	8,1	8,3	12,9	11,9	9,1	5,9	7,8	29,2	14,8
	w	8,4	5,9	16,2	11,8	22,5	19,7	16,7	19,1	13,8	56,7	25,4
	w	11,0	7,7	18,1	13,8	22,0	18,0	14,9	18,8	15,7	63,5	25,6
	w	9,3	6,2	13,2	10,0	18,5	16,7	13,4	15,9	14,2	54,8	19,7
	w	5,3	3,8	8,8	7,3	13,2	12,5	9,3	11,1	9,5	31,1	15,0
<i>O. agassii</i>	m	6,0	4,1	10,8	8,2	17,4	14,6	10,9	14,9	9,9	35,3	18,4
Rio Collacagua	m	4,0	3,0	7,1	5,8	10,2	8,5	5,9	6,5	7,1	26,3	12,8
Chile	m	5,2	4,0	9,1	7,7	14,9	11,4	9,3	10,0	10,2	28,7	14,1
	m	4,3	2,6	6,2	5,9	10,7	9,4	7,7	10,3	7,7	24,7	13,0
	m	4,6	3,2	8,5	7,6	12,8	12,3	10,3	10,2	8,3	28,8	13,8
	w	7,1	5,0	12,7	10,0	16,5	14,0	11,1	13,9	13,1	48,2	23,0
	w	6,6	5,0	12,2	10,8	17,9	15,2	11,5	18,4	12,3	48,2	21,8
	w	6,3	4,2	13,9	11,4	18,4	16,1	8,2	14,4	12,8	38,7	15,0
	w	6,0	4,2	11,8	8,1	17,6	11,9	10,8	14,5	10,7	42,7	19,3
	w	4,4	2,5	7,6	5,4	11,3	8,8	7,1	10,5	8,0	27,7	14,1
	w	4,8	2,8	7,5	7,8	12,8	11,3	8,4	12,9	8,9	30,4	14,8
	m	4,4	2,8	8,9	7,2	13,0	10,6	7,6	11,0	7,5	26,3	12,5
	w	5,0	3,6	8,4	7,3	12,9	11,5	9,3	10,5	8,4	34,4	15,3
	w	5,2	3,7	6,8	6,5	10,1	9,1	8,5	10,4	8,2	32,8	14,8
	w	5,7	3,5	7,4	6,5	10,7	9,5	8,6	10,5	8,4	33,6	15,7
	w	5,5	3,8	7,3	6,4	10,3	9,0	8,0	10,2	7,8	32,1	14,5
	w	5,4	3,4	6,0	5,5	9,5	8,2	7,8	10,1	7,3	29,2	13,1
	w	5,1	3,1	7,6	7,0	11,9	9,3	8,1	10,4	8,2	31,0	14,6
	m	4,6	2,8	7,4	6,8	11,4	10,5	6,8	10,1	7,1	26,7	11,6
	m	4,9	2,8	9,0	7,2	12,9	10,5	10,8	10,0	8,0	32,1	15,7

Fortsetzung Tabelle A1

Art/Population	Geschlecht (m/f/w/v)	IO	MB	FLB Dor	FLB An	FLSt Dor	FLSt An	FLSt Pec	FLSt Cau	Op Sp	BL	Pec Ab
<i>O. chungarensis</i> Lago Chungara Chile	m	5,0	3,2	7,1	6,2	11,3	8,2	8,3	9,8	8,1	29,8	14,1
	m	4,8	3,2	8,0	7,1	13,4	9,9	7,7	10,8	8,0	29,9	14,7
	m	5,0	2,8	7,4	6,8	9,9	8,2	9,7	8,9	7,4	25,5	13,7
<i>O. laeaeensis</i> Rio Lauca Chile	m	4,0	2,7	6,9	5,4	10,4	8,2	7,5	7,7	5,4	23,0	12,8
	m	6,1	3,6	9,7	8,7	14,0	11,9	10,1	11,6	8,8	35,8	16,7
	w	5,7	3,8	11,0	7,5	15,2	9,9	9,4	10,2	7,8	37,1	17,4
<i>O. parnacotaensis</i> Bolifedale d'Parnacota Chile	m	7,0	4,5	8,5	7,0	11,4	9,9	10,2	11,8	9,7	30,2	16,3
	m	5,8	3,3	7,2	6,6	11,8	10,3	8,8	10,1	7,5	30,5	13,9
	w	6,6	4,0	10,7	8,0	14,8	11,3	11,9	13,4	9,4	42,1	17,2
	w	5,7	3,5	9,0	6,7	13,8	13,0	10,1	11,9	9,2	37,1	16,5
	w	4,5	3,0	5,8	6,2	9,1	8,6	7,9	10,4	7,1	26,3	11,8
	w	4,3	2,8	5,2	5,3	7,9	6,4	6,5	8,9	5,8	21,7	9,7
	w	4,2	2,5	5,5	4,6	8,6	6,6	6,9	9,4	6,3	23,5	10,7
	w	7,0	4,3	11,5	8,8	16,8	14,4	12,5	15,2	11,6	43,6	19,4
	w	5,8	3,4	6,7	6,1	10,8	9,2	9,4	12,0	8,1	33,6	12,0
	w	6,2	3,6	8,8	7,1	13,1	10,5	10,0	12,2	9,2	37,2	16,0
	w	6,6	3,4	10,3	8,4	13,6	12,2	11,2	13,5	9,1	40,5	17,0
	<i>O.ascoctanensis</i> Lago d'Ascotán Chile	m	4,8	4,0	10,5	8,2	14,8	12,7	9,9	11,4	9,8	30,8
w		8,7	5,8	14,3	11,0	19,8	16,4	14,9	16,5	13,1	51,8	22,1
w		6,7	4,5	9,5	8,4	16,6	13,9	11,3	15,1	11,3	43,9	19,8
w		6,1	4,3	10,4	7,8	14,3	12,3	11,4	11,0	10,7	40,9	16,2
w		5,3	3,9	9,4	7,8	12,5	11,0	9,5	10,7	8,1	32,1	14,5
w		5,4	4,2	9,3	7,3	12,4	11,7	9,4	12,0	9,2	30,6	12,9
w		4,7	3,8	8,6	6,9	12,4	10,6	7,5	11,4	8,7	32,0	13,9
w		4,4	3,6	7,5	6,5	11,8	9,6	8,9	13,3	8,0	33,5	15,3
w		5,5	3,0	10,4	6,8	13,0	9,4	10,1	11,2	9,5	31,8	16,7
w		4,8	3,3	6,7	6,3	9,9	8,3	7,2	8,9	6,3	26,2	12,4
w		5,0	3,2	6,0	6,0	9,8	8,9	7,5	9,5	7,9	27,1	12,2
w		4,2	2,5	6,1	5,0	9,0	8,1	6,5	7,4	6,2	26,2	11,9
m	4,0	3,0	5,8	5,1	9,3	8,3	5,5	9,0	6,8	25,2	12,3	
m	4,0	3,2	6,3	6,9	9,9	7,7	6,9	10,2	7,8	25,9	11,9	

Fortsetzung Tabelle A1

Art/Population	Geschlecht (m/w/juv.)	IO	MB	FLB Dor	FLB An	FLSt Dor	FLSt An	FLSt Pec	FLSt Cau	Op Sp	BL	Pec Ab
		m/m	m/m	m/m	m/m	m/m	m/m	m/m	m/m	m/m	m/m	m/m
<i>O. tschudii</i>	m	12,9	7,1	17,1	15,2	23,7	20,5	17,4	19,1	16,5	68,6	30,5
Thüracasee	m	13,3	8,5	20,1	16,8	27,0	21,5	16,3	16,0	16,3	68,1	31,8
Bolivien	m	5,9	3,0	8,4	9,0	14,2	11,3	11,3	12,4	8,9	32,3	14,4
	m	6,8	3,5	11,3	10,6	17,0	16,7	12,2	11,1	9,2	34,3	17,0
	m	6,4	3,9	12,5	11,6	16,5	15,0	13,9	11,5	9,9	34,7	17,2
	m	5,4	4,0	10,8	10,7	15,7	14,9	10,2	10,3	8,9	33,1	16,0
	w	8,4	5,0	8,2	8,4	13,4	13,4	10,9	9,8	8,3	37,9	17,4
	w	7,2	5,7	9,0	9,0	14,7	13,1	10,0	12,5	8,2	41,4	17,2
	w	16,5	11,0	20,9	16,1	31,5	26,5	19,9	19,8	17,2	75,8	34,4
	w	12,5	8,7	22,8	16,8	30,2	23,5	19,1	16,2	17,2	69,8	28,5
	w	12,1	6,6	22,4	15,0	25,9	21,0	13,2	17,5	17,5	65,1	27,8
	w	6,1	4,2	9,7	10,0	14,1	13,6	10,5	14,2	9,9	37,5	16,5
	w	15,6	8,0	25,9	18,3	38,1	27,9	26,2	32,4	21,8	89,0	35,5
	w	7,4	4,6	10,2	9,9	15,6	13,8	10,4	9,9	11,1	45,4	19,6
	w	4,5	2,4	7,4	6,9	11,0	8,8	8,4	10,9	7,7	27,1	12,5
	w	7,2	4,6	9,3	8,6	15,1	13,4	12,6	15,4	11,0	36,0	18,1
<i>O. ispi</i>	w	4,3	3,8	8,3	8,0	11,8	11,3	8,1	7,9	9,5	37,4	13,2
Thüracasee	w	4,5	3,0	7,1	6,4	11,1	10,1	8,0	8,9	9,1	34,2	13,2
Chile	w	5,2	3,7	7,9	7,5	12,7	11,2	9,2	7,3	11,1	42,0	15,9
	w	5,3	4,0	7,7	7,2	12,1	11,2	10,4	9,5	10,9	38,8	15,0
	w	4,9	3,6	7,5	8,0	11,8	11,5	9,7	10,7	10,3	38,2	14,8
	w	4,9	3,4	7,3	7,6	11,3	10,5	7,5	10,9	10,0	35,0	13,9
	w	4,5	2,8	7,8	8,4	11,1	11,2	9,4	10,9	9,1	37,2	13,6
	w	4,1	2,3	7,0	6,4	10,0	9,4	8,9	9,0	8,4	30,4	12,3
	w	5,7	3,3	9,2	8,5	13,2	11,2	8,5	9,6	11,0	37,1	14,7
	w	4,4	2,9	7,9	7,1	11,7	9,2	8,0	10,0	9,9	35,8	14,2

Fortsetzung Tabelle A1

Art/Population	Geschlecht (m/f/juv)	IO	MB	FLB Dor	FLB An	FLSt Dor	FLSt An	FLSt Pec	FLSt Cau	Op Sp	BL	Pec Ab
<i>O. kibeus</i>	m	9,6	5,5	7,8	7,1	14,6	12,0	12,0	10,9	9,1	37,1	20,2
Thibacasee	m	14,5	10,0	17,5	12,2	23,1	18,8	19,4	16,3	20,0	66,7	28,8
Bolwe n	m	16,5	11,9	18,8	15,5	23,0	19,0	19,0	18,5	21,2	66,3	34,0
	m	21,8	10,5	21,0	15,0	29,1	23,2	20,3	17,7	20,5	77,1	38,2
	m	13,0	8,4	16,1	13,1	23,5	20,3	20,0	16,4	20,2	63,8	30,7
	m	17,8	14,0	20,5	16,5	26,7	25,0	21,5	18,9	27,2	82,1	39,5
	m	14,8	10,7	18,0	14,2	27,3	23,3	19,2	22,5	27,6	74,4	35,5
	m	14,8	10,2	15,1	13,2	22,8	17,5	18,2	17,2	24,3	66,2	31,8
	m	13,9	10,2	16,8	14,0	20,2	22,0	17,8	18,5	23,2	62,3	31,0
	m	11,8	8,7	15,3	12,7	26,3	21,4	17,5	17,3	21,9	57,0	28,9
	m	7,8	5,4	7,6	6,4	11,6	10,3	11,0	13,0	10,6	32,1	16,1
	m	9,4	6,7	9,3	9,0	17,2	15,8	9,9	12,8	13,4	38,6	20,8
	m	12,0	8,6	15,8	12,5	23,9	20,2	19,7	17,3	20,6	61,1	29,3
	m	11,6	6,9	16,8	13,6	23,9	21,3	16,0	16,7	19,2	56,3	28,2
	m	11,1	7,0	11,8	11,1	20,8	18,1	17,5	20,3	19,6	51,7	28,0
	w	7,9	4,8	6,9	6,3	10,6	12,5	9,5	11,4	7,5	33,0	17,6
	w	17,7	11,3	19,9	13,9	30,8	19,4	20,8	16,3	21,6	79,8	39,2
	w	15,4	9,4	17,5	12,2	22,5	19,5	20,0	18,3	18,7	65,3	31,8
	w	15,8	10,3	15,5	10,9	26,8	20,9	30,1	17,7	22,5	74,3	32,1
	w	17,1	11,1	21,2	15,5	30,2	18,2	23,8	24,5	27,6	72,0	35,2
	w	16,3	9,4	18,0	14,3	27,0	24,4	22,1	19,7	28,1	74,2	35,1
	w	15,4	9,0	14,7	12,2	24,9	19,5	18,9	17,3	25,2	63,8	30,6
	w	7,9	5,2	9,6	7,9	13,9	13,0	11,2	14,2	11,3	33,3	16,4
	w	13,1	9,4	16,4	12,2	20,2	17,7	15,9	16,9	22,0	63,6	32,8
	w	14,5	10,2	20,2	13,0	29,4	20,2	19,3	21,8	23,7	68,0	35,9
	w	13,1	9,1	16,6	13,7	29,3	21,7	19,5	21,6	25,2	69,2	34,4
	w	13,9	10,1	20,8	16,4	26,5	26,3	21,3	21,8	24,9	70,0	34,8
	w	9,2	5,4	8,4	8,0	14,0	13,1	13,6	15,3	13,3	43,4	21,5
	w	11,8	9,5	11,5	10,0	18,0	16,3	14,7	17,7	16,7	52,8	27,2
	juv.	7,0	4,5	5,7	6,8	8,8	10,5	9,1	7,5	7,4	31,4	16,6
	juv.	9,4	7,1	9,6	9,6	16,2	12,9	12,9	10,5	7,9	34,7	17,8
	juv.	7,9	5,7	7,8	8,5	15,5	13,9	10,5	12,0	9,4	39,5	18,4
	juv.	6,5	4,3	9,0	7,2	11,3	11,3	8,5	6,0	7,2	29,9	15,8
	juv.	9,1	5,3	9,2	7,5	12,6	10,8	9,8	13,6	12,3	39,7	18,9

Fortsetzung Tabelle A1

Art/Population	Geschlecht (m./w./juv.)	Sc hMLR		Sc hHOHO		Sc hCau		Sc hRL		Sc hTR		FLStDo		FLStAn		FLStPec		FLStCau		
		Anza hl	Anza hl	Anza hl	Anza hl	Anza hl	Anza hl	Anza hl	Anza hl	Anza hl	Anza hl	Anza hl	Anza hl	Anza hl	Anza hl	Anza hl	Anza hl	Anza hl	Anza hl	Anza hl
<i>O. agassii</i>	m	37	7	5	21	17	14	15	20	30										
Sahard/Huasco	m	36	6	4	23	10	13	14	17	30										
Chile	m	36	5	5	17	13	14	15	15	32										
	m	33	6	3	10	13	14	16	18	34										
	m	35	6	4	20	15	14	14	17	34										
	m	35	5	4	8	11	13	15	17	36										
	m	34	6	3	23	15	14	15	18	36										
	m	36	6	3	8	9	14	14	19	34										
	m	35	6	3	17	11	14	15	18	34										
	w	35	5	5	20	16	14	15	17	30										
	w	39	6	4	23	15	14	14	16	32										
	w	37	6	3	23	12	13	15	17	34										
	w	34	6	4	18	14	13	14	19	32										
	w	36	6	4	22	13	14	14	17	30										
	w	37	6	3	21	12	14	14	16	32										
	w	37	6	3	23	18	12	13	17	36										
	w	33	6	4	20	14	13	14	16	36										
	w	36	6	3	20	16	13	15	16	36										
	w	34	6	4	22	18	14	15	17	34										
	w	34	7	4	22	16	14	15	17	32										
	w	37	7	4	23	19	15	15	18	36										
	w	38	7	4	22	19	13	14	16	36										
	w	33	6	4	19	16	13	15	17	34										
	w	34	6	3	19	17	14	15	18	36										
	w	35	6	3	23	18	12	13	17	32										
	w	35	6	3	24	17	13	15	17	36										
	w	34	6	4	20	16	14	15	16	36										
	w	35	5	4	22	14	13	13	18	26										
	w	35	5	4	15	12	14	14	17	28										
	w	35	5	5	21	14	13	14	16	27										
	w	35	5	4	17	14	14	15	17	28										

Fortsetzung Tabelle A1

Art/Population	Geschlecht (m/w/f/uv)	SchMR	SchHO	SchCa	SchRL	SchTR	FLSDe	FLStAn	FLSPec	FLStCa
		Anzahl	Anzahl	Anzahl	Anzahl	Anzahl	Anzahl	Anzahl	Anzahl	Anzahl
Otagassii	m	33	5	4	19	15	14	15	19	27
	m	34	7	5	19	16	15	16	17	30
Rio Isinga	m	32	6	4	20	13	13	13	17	32
	m	32	5	3	16	13	15	15	16	32
Chile	m	33	6	3	16	16	15	16	18	32
	w	35	5	3	24	16	16	15	17	25
	w	33	6	4	19	15	15	15	17	28
	w	33	5	3	20	15	13	13	17	26
	w	33	5	4	18	15	13	15	16	28
	m	31	6	5	19	14	13	13	17	28
	m	35	7	4	22	15	14	14	17	26
Rio Collocagua	m	37	6	5	18	13	13	14	16	26
	m	36	6	5	22	14	13	14	15	28
	m	34	6	4	19	14	14	14	17	28
	w	32	7	5	21	15	14	15	18	26
	w	38	6	5	21	15	15	16	19	26
	w	35	7	4	20	14	14	14	17	28
	w	36	7	5	23	14	14	14	18	30
	w	34	6	4	23	13	14	14	17	30
	w	33	6	4	18	16	13	14	17	30
	m	34	6	4	20	13	14	14	18	28
Chile	w	36	7	5	21	14	13	13	17	28
	w	34	6	4	20	14	13	14	16	26
	w	34	7	4	21	13	13	14	18	30
	w	35	7	4	21	13	13	14	18	30
	w	34	6	4	20	14	14	16	17	30
	w	34	7	5	22	15	14	15	17	30
	w	36	6	4	24	15	14	15	17	28
	m	33	6	4	17	16	14	14	17	28
	m	33	6	4	17	16	14	14	17	28
	m	33	5	4	18	13	13	14	18	28

Fortsetzung Tabelle A1

Art/Population	Geschlecht (m./w./juv.)	Sc hMLR	Sc hHOHO	Sc hCau	Sc hRL	Sc hTR	FLStDo	FLStAn	FLStPec	FLStCau	
		Anza hl	Anza hl	Anza l	Anza hl	Anza l	Anza hl	Anza hl	Anza hl	Anza hl	
<i>O. chunaguensis</i> Lago Chungara Chile	m	34	6	5	24	13	14	14	17	26	
	m	36	6	4	19	15	14	14	18	28	
	m	34	5	4	22	15	13	15	17	26	
	m	37	4	3	0	11	15	14	16	30	
	m	35	5	3	8	11	14	16	17	30	
w	36	6	4	21	12	14	15	17	30		
<i>O. laucaensis</i> Rio Lauca Chile	m	34	5	3	18	12	14	15	18	28	
	m	32	4	4	18	13	12	12	17	30	
	w	36	5	5	22	15	15	15	17	30	
	w	37	5	5	22	10	15	15	18	28	
	w	34	6	3	16	13	14	15	15	36	
	w	34	5	3	3	12	14	15	16	34	
	w	34	5	4	21	15	14	15	15	36	
	w	34	6	4	28	18	13	13	16	30	
	w	33	5	3	21	14	14	15	16	30	
	w	33	6	3	18	13	13	15	17	30	
	w	36	6	4	21	15	15	15	15	32	
	<i>O. pernacotaensis</i> Bolle dale d'Pamacota Chile	m	35	6	4	22	14	13	15	17	26
		w	35	5	5	22	16	15	15	15	26
w		36	5	4	20	15	14	14	16	25	
w		34	5	4	21	15	14	14	14	24	
w		32	5	4	20	14	15	16	15	26	
w		33	6	4	26	13	14	15	17	26	
w		36	5	3	20	13	13	15	16	28	
w		34	6	4	20	14	15	16	16	30	
w		36	5	4	21	13	15	15	16	26	
w		30	5	4	19	12	15	16	16	32	
w		34	6	4	22	12	15	17	16	28	
w		34	5	4	21	13	15	17	16	26	
w		35	5	4	21	12	14	15	15	28	
m		34	5	3	0	8	13	14	22	30	
<i>O. ascotensis</i> Lago d'Ascotan Chile		m	34	5	3	0	8	13	14	22	30



Fortsetzung Tabelle A1

Art/Population	Geschlecht (m/w/fj/vw)	SehMR	SehHOH	SehCau	SehRL	SehTR	FLSDö	FLStan	FLSPec	FLSiCau
		Anzahl	Anzahl	Anzahl	Anzahl	Anzahl	Anzahl	Anzahl	Anzahl	Anzahl
<i>O. schradii</i>	m	36	6	4	23	15	14	15	17	26
Tibrocassae	m	31	6	3	19	14	13	15	18	28
	m	33	7	4	19	17	14	16	17	32
Boliven	m	35	6	4	17	18	16	18	17	32
	m	36	5	4	16	14	15	17	18	34
	m	34	5	4	16	15	13	15	18	32
	w	34	5	3	21	13	14	15	17	27
	w	35	5	4	20	15	14	15	16	26
	w	33	8	4	17	14	15	18	17	32
	w	35	6	4	17	15	14	13	17	27
	w	36	6	3	15	13	14	15	17	30
	w	36	6	6	22	16	14	16	18	28
	w	36	6	4	19	16	15	15	17	30
Chile	w	33	6	4	18	15	13	15	17	34
	w	35	7	4	21	14	14	15	17	34
	w	33	6	4	21	14	14	15	17	34
	w	33	6	4	20	15	14	13	17	30
<i>O. ispi</i>	w	46	6	4	25	18	13	15	15	32
Tibrocassae	w	47	7	5	26	16	11	14	15	28
	w	43	7	4	30	16	13	15	15	28
Chile	w	41	7	5	25	14	12	15	16	32
	w	41	6	5	23	14	13	15	17	32
	w	45	8	4	27	17	12	15	15	30
	w	48	5	5	24	14	13	16	14	32
	w	42	7	6	25	15	13	15	15	28
	w	45	7	5	24	14	12	16	16	32
	w	47	7	6	27	15	13	14	15	28

Fortsetzung Tabelle A1

Art/Population	Geschlecht (m./w./juv.)	Sc hMLR	Sc hHOHO	Sc hCau	Sc hRL	Sc hTR	FLStDo	FLStAn	FLStPec	FLStCau
		Anza hl	Anza hl	Anza l	Anza hl	Anza l	Anza hl	Anza hl	Anza hl	Anza hl
<i>O. latifus</i>	m	35	6	3	14	13	14	14	19	26
Tibetacasee	m	29	5	3	14	13	15	15	19	26
Bolivien	m	31	5	3	15	17	14	16	20	30
	m	30	7	4	13	14	14	14	18	26
	m	34	5	3	13	12	14	15	19	28
	m	32	5	4	14	14	13	15	21	32
	m	31	5	3	12	15	14	15	20	30
	m	31	4	4	12	15	13	14	18	32
	m	29	4	4	14	13	15	15	20	35
	m	30	5	5	12	14	15	15	19	30
	m	31	5	4	16	15	15	15	18	32
	m	31	4	3	15	14	14	16	18	32
	m	32	5	3	14	14	14	14	19	34
	m	31	5	3	11	13	14	14	20	34
	m	31	7	4	15	13	14	14	19	30
	w	32	5	3	13	15	14	15	18	28
	w	31	5	4	14	13	16	16	19	28
	w	31	6	3	12	16	14	14	19	32
	w	33	6	4	16	13	14	15	20	30
	w	29	5	4	13	13	15	15	19	35
	w	32	6	3	15	14	14	15	20	34
	w	33	5	3	13	14	15	14	19	33
	w	31	4	3	14	15	15	16	17	30
	w	30	5	3	11	15	16	16	21	34
	w	31	5	3	12	11	14	13	18	30
	w	32	6	3	16	13	15	16	19	36
	w	30	5	3	15	16	14	15	19	30
	w	32	6	3	15	14	14	16	19	30
	w	29	6	3	15	13	14	16	18	32
juv.	juv.	33	5	3	18	14	14	15	20	26
juv.	juv.	33	6	3	16	15	13	14	20	28
juv.	juv.	30	5	3	14	14	14	15	17	30
juv.	juv.	32	5	3	13	13	14	14	17	28
juv.	juv.	33	4	3	17	15	15	15	19	30

Tabelle A2

Angaben sind die Standardabweichungen, Mittelwerte sowie Minimum und Maximum Werte von 33 morphometrischen Variablen untersucht an insgesamt 151 Individuen aus neun Populationen innerhalb des Genus *Oryzias*. Die Abkürzungen für die Variablen sind im Material und Methoden Teil angegeben.

Table with columns: Population, Q. angust#, Gehörbein, TL, SL, KH/Tb, KHPar, KL/Tb, KLP. Par, VR, LSchSta, VSchSt, DschSt, HSchSt, HSchSt, KerSt, KerL, KEB, KEBL, KEBT, KEBLL, KEBLT, KEBBL, KEBBT. Rows include Schar d'Hausco, Rio Luiza, Rio Colca, and Rio Colcaagua, each with 'gesamt' and 'w' sub-rows for various metrics like mean, SE, min, max, and n.

Fortsetzung Tabelle A2

Population	Geschlecht	TL	SL	KHTCh	KHPAR	KLtCh	KLPAR	VR	LSchStCh	VSchStLau	DschStLau	HschStCh	HSchStCh	HSchStLau	KBtCh	KBELau	KoBtCh		
<i>O. chungsensis</i> Lago Chungara Chik	w	70,1	59,5	12,2	12,4	15,1	15,9	33,2	18,6	16,6	15	8,4	7,5	8,2	7,9	9			
	m	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6		
	mean	58,37	48,60	11,02	10,63	12,05	12,70	28,53	13,55	11,92	11,52	6,87	6,43	7,75	7,45	7,45	7,68		
	SE	8,87	7,64	1,14	1,42	1,93	2,19	4,55	2,33	2,44	1,84	1,06	0,91	1,24	1,27	1,15	1,15		
	min	45,4	37,8	9,4	8,8	9,4	9,7	22,8	11,2	10,2	9,9	5,5	5,3	6,0	5,5	5,9	5,9		
	max	70,1	59,5	12,2	12,4	15,1	15,9	34,7	18,6	16,6	15,0	8,4	7,5	9,7	9,1	9,0	9,0		
Gesamt	n	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6		
	mean	58,37	48,60	11,02	10,63	12,05	12,70	28,53	13,55	11,92	11,52	6,87	6,43	7,75	7,45	7,45	7,68		
	SE	8,9	7,6	1,1	1,4	1,9	2,2	4,5	2,6	2,4	1,8	1,1	0,9	1,2	1,3	1,2	1,2		
	min	45,4	37,8	9,4	8,8	9,4	9,7	22,8	11,2	10,2	9,9	5,5	5,3	6,0	5,5	5,9	5,9		
	max	70,1	59,5	12,2	12,4	15,1	15,9	34,7	18,6	16,6	15	8,4	7,5	9,7	9,1	9,1	9,1		
	n	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
<i>O. leucacensis</i> Rio Lauca Chik	w	61,10	49,70	11,65	11,55	13,10	13,90	28,90	13,70	12,65	12,75	7,20	6,80	8,20	8,00	8,00	9,05		
	m	5,80	3,25	0,21	0,64	3,11	2,69	1,27	1,70	2,33	3,18	0,42	0,42	0,28	0,00	0,00	1,63		
	mean	57,0	47,4	11,5	11,1	10,9	12,0	28,0	12,5	11,0	10,5	6,9	6,5	8,1	8,0	7,9	7,9		
	SE	65,2	52,0	11,8	12,0	15,3	15,8	29,8	14,9	14,3	15,0	7,5	7,1	8,5	8,0	10,2	10,2		
	min	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	
	max	65,06	53,04	12,30	11,62	12,44	13,21	32,47	14,07	12,33	13,07	7,90	7,90	8,43	8,62	8,18	8,18		
Gesamt	n	13,92	11,76	3,13	2,92	2,82	2,92	7,58	2,90	2,54	2,91	1,65	1,82	2,58	2,70	1,63	1,63		
	mean	43,6	34,7	8,3	7,8	8,5	9,2	20,3	9,9	8,8	9,0	5,3	5,1	5,6	5,5	6,0	6,0		
	SE	82,4	66,3	17,6	16,0	16,3	17,7	41,9	18,1	16,0	16,8	9,9	10,2	11,5	12,2	10,1	10,1		
	min	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	
	max	64,34	52,44	12,18	11,61	12,56	13,34	31,82	14,00	12,31	13,01	7,77	7,75	8,41	8,51	8,34	8,34		
	SE	12,68	10,65	2,82	2,62	2,72	2,76	6,94	2,65	2,40	2,79	1,51	1,66	2,13	2,43	1,59	1,59		
<i>O. parnacensis</i> Bofedak d'Parnacou Chik	w	43,6	34,7	8,3	7,8	8,5	9,2	20,3	9,9	8,8	9,0	5,3	5,1	5,6	5,5	6,0	6,0		
	m	82,4	66,3	17,6	16,0	16,3	17,7	41,9	18,1	16,0	16,8	9,9	10,2	11,5	12,2	10,1	10,1		
	mean	62,1	50,2	12	12,9	13,2	13,7	30,8	14,8	13,1	11,8	8,3	7,8	7,9	7,2	7,7	7,7		
	SE	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	
	min	62,58	52,78	12,51	11,56	12,94	13,52	31,96	14,64	12,88	12,68	7,87	7,22	8,70	9,60	8,58	8,58		
	max	13,78	12,53	2,45	2,37	2,53	2,64	7,26	3,26	2,82	2,94	1,60	1,54	1,95	3,53	1,84	1,84		
Gesamt	n	47,1	40,1	9,3	7,9	9,0	9,4	23,4	11,7	10,5	10,0	6,2	5,6	6,8	7,2	6,7	6,7		
	mean	93,2	81,9	17,5	15,7	17,8	18,7	48,9	21,4	19,2	19,4	11,8	10,6	13,0	19,9	12,5	12,5		
	SE	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	
	min	62,54	52,58	12,47	11,66	12,96	13,53	31,87	14,65	12,90	12,61	7,90	7,26	8,64	9,42	8,52	8,52		
	max	13,19	12,02	2,35	2,30	2,42	2,53	6,96	3,21	2,70	2,82	1,54	1,48	1,88	3,44	1,77	1,77		
	SE	47,1	40,1	9,3	7,9	9,0	9,4	23,4	11,7	10,5	10,0	6,2	5,6	6,8	7,2	6,7	6,7		
<i>O. asercensis</i> Lago d'Acocan Chik	w	93,2	81,9	17,5	15,7	17,8	18,7	48,9	21,4	19,2	19,4	11,8	10,6	13,0	19,9	12,5	12,5		
	m	49,2	40,4	10,3	9,6	10,3	11,1	23,2	11,4	9,8	9,8	6,2	6,1	7,9	7,2	7,2	7,2		
	mean	62,1	50,2	12	12,9	13,2	13,7	30,8	14,8	13,1	11,8	8,3	7,8	7,9	7,2	7,7	7,7		
	SE	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	
	min	62,58	52,78	12,51	11,56	12,94	13,52	31,96	14,64	12,88	12,68	7,87	7,22	8,70	9,60	8,58	8,58		
	max	13,78	12,53	2,45	2,37	2,53	2,64	7,26	3,26	2,82	2,94	1,60	1,54	1,95	3,53	1,84	1,84		

Fortsetzung Table A2

Populations	Case/He/Ch	TL		KH/TA		KH/Par		KL/TA		KL/Par		WR		ISCH/STH		WSCH/STU		DSCH/STU		HSCH/STH		HSCH/STU		KE/TA		KE/Par		KE/TA		KE/Par					
		n	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6				
O. tectus Thracasae Bolham	w	mean	87,55	74,23	19,48	18,78	17,97	19,13	42,05	20,62	18,02	18,57	11,75	10,45	13,77	14,20	13,40																		
		SE	31,28	28,46	9,09	8,01	6,90	7,53	15,39	9,05	8,55	9,94	5,45	4,73	7,26	7,49	6,38																		
		min	63,8	52,7	12,4	12,8	12,8	13,9	31,1	13,2	11,1	11,7	7,3	7,0	8,3	8,0	8,4																		
		max	134,7	115,2	32,3	30,1	27,2	28,8	62,2	35,0	31,5	35,5	19,5	16,6	25,1	26,2	22,7																		
		n	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10																	
	Gesamt	mean	99,56	85,87	21,87	20,14	20,00	21,06	48,98	23,42	20,91	21,94	13,21	12,07	15,55	15,67	15,02																		
		SE	38,93	34,66	9,92	8,34	6,98	7,54	18,70	9,67	9,22	10,03	6,69	5,83	7,22	7,42	6,81																		
		min	56,1	45,5	11,8	11,0	11,2	12,3	25,8	12,7	10,8	11,2	5,9	7,1	7,1	6,9																			
		max	173,9	144,8	37,6	31,6	30,5	33,0	83,3	41,1	37,4	38,8	22,4	20,0	25,8	26,3	24,6																		
		n	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16																		
O. tectus Thracasae Perru	w	mean	95,06	81,51	20,98	19,63	19,24	20,34	46,38	22,37	19,83	20,68	12,66	11,46	14,88	15,12	14,41																		
		SE	35,06	32,01	9,28	7,97	6,79	7,28	17,35	9,24	8,80	9,80	6,11	5,34	7,04	7,23	6,48																		
		min	56,1	45,5	11,8	11,0	11,2	12,3	25,8	12,7	10,8	11,2	5,9	7,1	7,1	6,9																			
		max	173,9	144,8	37,6	31,6	30,5	33,0	83,3	41,1	37,4	38,8	22,4	20,0	25,8	26,3	24,6																		
		n	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10																		
	Gesamt	mean	102,95	89,11	27,33	25,65	26,09	27,31	53,50	22,79	19,54	20,36	15,99	14,75	21,43	19,96	22,97																		
		SE	26,90	25,12	9,41	8,51	6,94	7,14	15,56	5,50	5,93	6,54	5,98	5,03	8,19	7,89	8,03																		
		min	57,2	50,5	11,7	11,8	15,1	15,7	28,2	13,6	12,1	12,1	5,8	6,2	8,7	7,3	10,5																		
		max	140,0	123,0	43,5	41,2	38,7	40,0	83,5	30,0	27,5	32,0	24,2	21,9	39,8	37,8	41,5																		
		n	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14																		
O. tectus Thracasae Bolham	juv	mean	63,96	56,14	14,46	14,12	16,70	17,78	32,14	16,06	14,38	13,26	7,56	7,98	10,56	10,20	12,24																		
		SE	6,27	6,29	2,22	1,96	1,43	1,64	3,28	1,59	1,23	0,97	1,27	1,17	1,18	1,89	1,26																		
		min	57,2	50,5	11,7	11,8	15,1	15,7	28,2	13,8	12,2	12,5	5,8	6,2	8,7	7,3	10,5																		
		max	70,0	66,0	17,2	15,9	18,2	19,5	36,0	17,5	15,1	14,7	8,8	9,3	11,5	12,4	13,7																		
		n	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15																		
	Gesamt	mean	108,19	92,65	29,47	27,75	27,20	28,37	56,46	23,81	19,34	21,49	17,04	15,74	23,45	21,71	24,87																		
		SE	23,50	21,63	8,36	7,85	6,38	6,33	13,94	4,46	6,31	4,79	3,85	7,73	7,78	7,54																			
		min	63,3	50,9	13,1	13,0	15,5	16,4	30,7	13,6	2,1	12,6	7,6	8,0	10,5	10,5	12,8																		
		max	140,0	123,0	43,5	41,2	38,7	40,0	83,5	30,0	27,5	32,0	24,2	21,9	39,8	37,8	41,5																		
		n	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14																		

Fortsetzung Tabelle A2

Populations		Ges. blecht		Ko	EL	AD	ML	Tch	ML	Lau	ML	Par	MH	PO	IO	ME	FLE	Dor	FLE	Pa	FLE	S	Dor	FLE	S	Dec	FLE	S	Cau	Op	Sp	EL	Pec	Ab			
O. agassizii	Sakr d'Huasco	n		9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9			
		mean	7,02	3,60	2,28	3,93	3,13	6,22	5,42	4,54	2,87	8,02	7,84	11,54	11,23	8,32	9,08	7,27	28,57	13,31																	
		SE	0,82	0,50	0,40	0,50	0,56	0,83	0,52	0,49	0,36	1,47	1,08	1,70	1,64	0,82	1,95	1,11	3,21	1,59																	
		min	5,5	2,8	1,8	3,1	2,2	4,6	4,3	2,4	5,7	6,1	9,2	8,7	6,8	7,1	5,7	21,7	9,9																		
	w	n	8	4	4	3	2	4	7	3	9	7	4	5	9	5	2	3	5	10	1	9	0	13	8	13	5	9	0	12	7	8	9	3	1,2	15	1
		mean	9,32	4,13	3,05	4,91	3,98	8,20	7,05	6,24	3,87	8,35	7,82	12,07	11,31	9,39	10,66	8,83	36,72	16,31																	
		SE	3,42	0,88	1,12	1,76	0,98	2,28	2,29	2,13	1,59	3,92	2,49	4,32	4,26	2,66	4,22	2,66	2,34	9,95	4,92																
		min	6,1	3,1	1,7	3,3	2,8	5,9	5,0	4,3	2,7	5,6	5,6	8,7	7,9	6,6	6,7	6,6	27,5	11,8																	
gesamt	n	23	9	7	5	7	11	9	7	5	18	16	12	14	6	9	3	23	18	30	4	30	4	30	4	30	4	30	4	30	4	30	4	30	4		
	mean	8,65	3,97	2,85	4,63	3,73	7,63	6,57	5,75	3,58	8,26	7,83	11,92	11,29	9,08	10,20	8,28	34,35	15,44																		
	SE	3,09	0,82	1,01	1,56	0,95	2,39	2,07	1,96	1,27	3,12	2,15	3,72	3,75	2,55	4,16	2,82	4,42																			
	min	5,5	2,8	1,7	3,1	2,2	4,6	4,3	3,5	2,4	5,6	5,6	8,7	7,9	6,6	6,7	6,6	27,5	11,8																		
	n	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5		
	mean	11,14	4,16	2,88	4,38	3,88	8,24	7,86	5,92	4,20	10,04	8,92	15,18	13,50	10,68	11,86	11,06	37,78	17,32																		
	SE	3,74	0,59	1,05	1,16	0,94	2,48	2,25	1,86	1,77	2,50	1,32	3,32	3,12	3,27	4,07	3,73	11,97	4,47																		
	min	8,0	3,6	2,2	3,3	3,1	5,9	5,9	4,0	2,8	7,6	6,9	11,1	9,7	8,4	5,9	7,8	26,8	13,7																		
w	n	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4			
	mean	14,70	4,93	4,18	5,73	4,85	12,05	10,70	8,50	5,90	14,08	10,73	19,05	16,73	13,58	16,23	13,30	51,33	21,43																		
	SE	4,68	1,05	1,06	1,46	1,16	3,13	2,14	2,39	1,61	4,95	2,76	4,29	3,07	3,15	3,71	2,66	14,12	5,08																		
	min	7,9	3,4	2,7	3,8	3,2	7,8	7,5	5,3	3,8	8,8	7,3	13,2	12,5	9,3	11,1	9,5	31,1	15,0																		
	n	18	6	5	7	5	14	11	11	0	7	18	13	22	19	7	16	17	57	23																	
	mean	12,72	4,50	3,46	4,98	4,31	9,93	9,12	7,07	4,96	11,83	9,72	16,90	14,93	11,97	13,80	12,06	43,89	19,14																		
	SE	4,23	0,86	1,20	1,41	1,10	3,28	2,55	2,39	1,83	3,72	2,15	4,07	3,26	3,38	4,23	3,22	14,10	4,94																		
	min	7,9	3,4	2,2	3,3	3,1	5,9	5,9	4,0	2,8	7,6	6,9	11,1	9,7	8,4	5,9	7,8	26,8	13,7																		
O. agassizii	Rio Collecagua	n	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8			
		mean	7,41	3,65	2,45	4,24	3,21	6,95	6,05	4,75	3,16	8,38	7,05	12,91	10,98	8,66	10,38	8,23	28,61	13,99																	
		SE	1,15	0,52	0,70	0,62	0,54	1,11	0,94	0,62	0,58	1,43	0,85	2,25	1,86	1,92	2,28	1,20	3,52	2,16																	
		min	5,5	3,0	2,0	3,5	2,6	5,5	5,2	4,0	2,6	6,2	5,8	10,2	8,5	5,9	6,5	7,1	24,7	11,6																	
	w	n	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12		
		mean	8,83	4,02	3,03	4,96	3,94	7,91	6,84	5,59	3,73	9,10	7,73	13,18	11,16	8,95	12,23	9,51	35,75	16,33																	
		SE	1,78	0,46	0,92	1,17	1,12	1,70	1,58	0,79	0,78	2,72	2,00	3,44	2,68	1,42	2,62	2,12	7,10	3,20																	
		min	6,3	3,1	2,0	3,5	2,9	6,1	5,0	4,4	2,5	6,0	5,4	9,5	8,2	7,1	10,1	7,3	27,7	13,1																	
gesamt	n	11	9	4	5	4	7	0	6	2	11	10	4	7	1	5	0	13	9	14	18	4	16	1	11	5	18	4	13	1	48	2	23	0			
	mean	8,27	3,87	2,80	4,67	3,65	7,53	6,53	5,26	3,51	8,81	7,46	13,08	11,09	8,84	11,49	9,00	32,90	15,40																		
	SE	1,68	0,50	0,82	1,03	0,98	1,53	1,39	0,82	0,74	2,28	1,64	2,98	2,23	1,60	2,60	1,88	6,83	3,01																		
	min	5,5	3,0	2,0	3,5	2,6	5,5	5,0	4,0	2,5	6,0	5,4	9,5	8,2	7,1	10,1	7,3	27,7	13,1																		
	n	11	9	4	5	4	7	0	6	2	11	10	4	7	1	5	0	13	9	14	18	4	16	1	11	5	18	4	13	1	48	2	23	0			
	mean	11,9	4,5	4,7	7	6,2	11,4	10,4	7,1	5	13,9	11,4	18,4	16,1	11,5	18,4	13,1	48,2	23,0																		
	SE	3,74	0,59	1,05	1,16	0,94	2,48	2,25	1,86	1,77	2,50	1,32	3,32	3,12	3,27	4,07	3,73	11,97	4,47																		
	min	8,0	3,6	2,2	3,3	3,1	5,9	5,9	4,0	2,8	7,6	6,9	11,1	9,7	8,4	5,9	7,8	26,8	13,7																		

Fortsetzung Tabelle A2

Population	Geschlecht	Kobian	AD	MLTch	MLTan	MLPAr	MH	PO	DO	MB	FLBDor	FLBAr	FLSDor	FLSAr	FLSPec	FLSUCan	OPSp	EL	PecAD	
																				w
<i>O. chrysomus</i> Lago Chungara Chile	w	n	79	44	33	51	39	81	78	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
		mean	737	383	252	438	322	697	595	510	322	835	695	1183	915	878	983	758	3018	1478
	m	n	120	971	052	051	051	093	109	073	043	165	113	163	150	110	139	116	553	187
		mean	61	32	20	38	25	57	45	40	27	69	54	99	82	75	77	54	230	128
	gesamt	n	93	50	33	51	39	81	78	61	38	110	87	140	119	101	116	88	371	174
		mean	737	383	252	438	322	697	595	510	322	835	695	1183	915	878	983	758	3018	1478
	w	n	12	07	05	05	05	09	11	07	04	16	11	16	15	11	14	12	55	19
		mean	61	32	20	38	25	57	45	40	27	69	54	99	82	75	77	54	230	128
	m	n	61	32	20	38	25	57	45	40	27	69	54	99	82	75	77	54	230	128
		max	93	5	33	51	39	81	78	61	38	11	87	14	119	101	116	88	371	174
<i>O. leucostis</i> Rio Lareca Chile	w	n	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
		mean	845	435	255	420	345	710	695	640	390	785	680	1160	1010	950	1095	860	3035	1510
	m	n	092	106	078	042	035	014	219	085	085	092	028	028	028	099	120	156	021	170
		mean	78	36	20	39	32	70	54	58	33	72	66	114	99	88	101	75	302	139
	gesamt	n	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9
		mean	820	391	244	442	340	709	635	566	339	817	680	1206	1024	960	1188	842	3396	1448
	w	n	56	30	13	26	22	48	44	42	25	52	46	79	64	65	89	58	217	97
		mean	110	49	36	62	45	100	85	70	43	115	88	168	144	125	152	116	436	194
	m	n	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11
		mean	825	399	246	438	341	709	645	579	348	811	680	1197	1022	958	1171	845	3330	1459
gesamt	n	191	068	070	117	075	153	135	104	061	219	127	277	249	194	190	169	750	314	
	mean	56	30	13	26	22	48	44	42	25	52	46	79	64	65	89	58	217	97	
w	n	110	51	36	62	45	100	85	70	45	115	88	168	144	125	152	116	436	194	
	max	110	51	36	62	45	100	85	70	45	115	88	168	144	125	152	116	436	194	
<i>O. parnacensis</i> Bofe de d'Parrnacota Chile	w	n	81	35	28	45	32	75	68	48	4	105	82	148	127	99	114	98	308	157
		mean	848	365	309	445	373	740	668	542	376	867	798	1257	1071	914	1133	882	3344	1502
	m	n	192	054	074	088	088	180	162	128	088	246	161	317	254	258	263	209	814	324
		mean	65	30	20	33	25	52	50	42	25	58	50	90	81	55	74	62	252	119
	gesamt	n	122	50	43	64	59	116	103	87	58	143	110	198	164	149	165	131	518	221
		mean	845	364	307	445	368	741	669	537	378	881	716	1274	1086	920	1134	889	3324	1507
	w	n	184	052	071	084	086	173	155	124	084	241	158	310	249	248	252	202	783	310
		mean	65	30	20	33	25	52	50	42	25	58	50	90	81	55	74	62	252	119
	m	n	122	50	43	64	59	116	103	87	58	143	110	198	164	149	165	131	518	221
		max	122	50	43	64	59	116	103	87	58	143	110	198	164	149	165	131	518	221
<i>O. ascotensis</i> Lago d'Acocan Chile	w	n	74	35	24	36	3	54	57	4	32	63	69	99	77	69	102	78	259	119
		mean	845	435	255	420	345	710	695	640	390	785	680	1160	1010	950	1095	860	3035	1510
	m	n	12	07	05	05	05	09	11	07	04	16	11	16	15	11	14	12	55	19
		mean	61	32	20	38	25	57	45	40	27	69	54	99	82	75	77	54	230	128
	gesamt	n	86	42	29	42	8	65	68	48	36	79	73	115	102	86	116	110	314	138
		mean	737	383	252	438	322	697	595	510	322	835	695	1183	915	878	983	758	3018	1478
	w	n	12	07	05	05	05	09	11	07	04	16	11	16	15	11	14	12	55	19
		mean	61	32	20	38	25	57	45	40	27	69	54	99	82	75	77	54	230	128
	m	n	64	37	29	42	3	54	57	4	32	63	69	99	77	69	102	78	259	119
		max	86	42	29	42	8	65	68	48	36	79	73	115	102	86	116	110	314	138

Fortsetzung Tabelle A2

Population		Geslecht						Alter						Region											
		m		w		Gesamt		NW		NE		SO		SW		Gesamt									
		n	mean	SE	min	max	n	mean	SE	min	max	n	mean	SE	min	max	n	mean	SE	min	max				
O. n. chugchi	Thickasse	1372	492	4,25	6,15	5,38	1123	9,15	8,45	5,00	13,37	12,32	19,02	16,65	13,55	13,40	11,62	45,18	21,15	3,43	3,72	17,97	7,82		
	Bohlen	6,94	0,66	2,15	2,10	2,78	4,82	3,92	3,63	2,24	4,37	3,02	5,10	3,81	2,85	3,43	3,72	17,97	7,82	3,43	3,72	17,97	7,82		
		8,2	4,0	2,5	4,4	3,4	7,9	6,4	5,4	9,0	14,2	11,3	10,2	10,3	8,9	32,3	14,4	19,1	16,5	68,6	31,8	10,3	8,9	32,3	14,4
		10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
		15,49	5,46	4,36	7,03	5,75	12,00	10,62	9,75	6,08	14,58	11,90	20,96	17,50	14,12	15,86	12,99	52,50	22,75	6,69	4,98	20,72	8,11		
		7,28	1,03	1,96	2,57	2,32	6,06	4,38	4,14	2,53	7,39	4,17	9,55	6,62	5,72	6,69	4,98	20,72	8,11	6,69	4,98	20,72	8,11		
		7,0	3,2	2,2	4,3	3,3	4,3	6,9	4,5	2,4	7,4	6,9	11,0	8,8	8,4	9,8	7,7	27,1	12,5	8,4	9,8	7,7	27,1	12,5	
		25,4	6,8	8,5	11,4	10,9	21,7	19,1	16,5	11,0	25,9	18,3	38,1	27,9	26,2	32,4	21,8	89,0	35,5	32,4	21,8	89,0	35,5		
		16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	
		14,83	5,26	4,32	6,70	5,61	11,71	10,07	9,26	5,68	14,13	12,06	20,23	17,18	13,91	14,94	12,48	49,76	22,15	14,94	12,48	49,76	22,15		
O. wpt	Thickasse	7,20	4,21	2,40	4,32	3,38	6,39	5,61	4,78	3,40	7,72	7,64	11,91	10,68	8,93	9,47	9,93	36,61	14,08	9,47	9,93	36,61	14,08		
	Bohlen	0,79	0,31	0,31	0,42	0,50	0,62	0,63	0,51	0,40	0,72	0,92	0,76	0,84	0,95	1,23	0,91	3,08	1,06	0,95	1,23	0,91	3,08	1,06	
		5,7	3,7	1,9	3,9	2,3	5,5	4,6	4,1	2,8	6,5	6,4	11,1	9,2	7,5	7,3	8,4	30,4	12,3	7,5	7,3	8,4	30,4	12,3	
		8,1	4,8	3,0	5,1	3,9	7,7	6,9	7,7	6,9	9,2	9,2	13,2	11,5	10,4	10,9	11,1	42,0	15,9	10,9	11,1	42,0	15,9		
O. lateus	Thickasse	10,80	4,62	2,88	4,20	3,40	6,34	9,20	7,98	5,38	8,26	7,92	12,88	11,74	10,16	9,92	8,84	35,04	17,50	9,92	8,84	35,04	17,50		
	Bohlen	0,97	0,61	0,44	1,08	0,65	2,26	1,21	1,27	1,12	1,58	1,13	3,05	1,37	1,71	3,14	2,12	4,51	1,28	1,71	3,14	2,12	4,51	1,28	
		9,7	3,8	1,8	2,9	2,5	3,9	7,3	6,5	4,3	5,7	6,8	8,8	10,5	8,5	6,0	7,2	29,9	15,8	6,0	7,2	29,9	15,8		
		11,9	5,5	2,7	5,4	4,0	9,1	10,2	9,4	7,1	9,6	9,6	16,2	13,9	12,9	13,6	12,3	39,7	18,9	13,6	12,3	39,7	18,9		
		15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15		
		23,75	6,23	4,63	7,45	6,33	15,28	16,34	13,36	8,98	15,21	12,41	22,27	19,21	17,27	16,95	19,91	59,52	29,40	17,27	16,95	19,91	59,52	29,40	
		7,47	0,58	1,44	1,49	1,42	3,52	4,59	3,58	2,42	4,25	2,92	4,79	4,08	3,55	2,95	5,31	14,59	6,48	3,55	2,95	5,31	14,59	6,48	
		10,7	5,4	2,4	4,7	3,4	8,4	8,1	7,8	5,4	7,6	6,4	11,6	10,3	9,9	10,9	9,1	32,1	16,1	9,9	10,9	9,1	32,1	16,1	
		39,0	7,2	6,2	9,8	8,7	19,7	25,2	21,8	14,0	21,0	16,5	29,1	25,0	21,5	22,5	27,6	82,1	39,5	21,5	22,5	27,6	82,1	39,5	
		14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	14	
	23,61	6,69	4,37	7,56	6,29	15,11	16,59	13,51	8,87	15,51	11,89	23,15	18,76	18,62	18,18	20,59	61,62	30,33	18,62	18,18	20,59	61,62	30,33		
	7,19	0,77	1,22	1,60	1,77	4,04	4,27	3,24	2,14	4,72	2,97	6,74	4,09	5,25	3,47	6,28	15,14	7,06	5,25	3,47	6,28	15,14	7,06		
	10,8	5,2	1,9	4,4	2,8	7,6	8,9	7,9	4,8	6,9	6,3	10,6	12,5	9,5	11,4	7,5	33,0	16,4	9,5	11,4	7,5	33,0	16,4		
	31,6	7,7	5,9	9,4	9,3	20,8	21,3	17,7	11,3	21,2	16,4	30,8	26,3	30,1	24,5	28,1	79,8	39,2	30,1	24,5	28,1	79,8	39,2		
	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34	34		
	21,79	6,19	4,18	7,02	5,88	13,89	15,48	12,63	8,41	14,31	11,54	21,25	17,93	16,78	16,42	18,56	56,79	28,03	16,78	16,42	18,56	56,79	28,03		
	8,10	0,95	1,46	1,87	1,80	4,74	4,83	3,69	2,46	4,83	3,10	6,43	4,55	5,01	4,18	6,70	16,37	7,58	5,01	4,18	6,70	16,37	7,58		
	9,7	3,8	1,8	2,9	2,5	3,9	7,3	6,5	4,3	5,7	6,3	8,8	10,3	8,5	6,0	7,2	29,9	15,8	8,5	6,0	7,2	29,9	15,8		
	39,0	7,7	6,2	9,8	9,3	20,8	25,2	21,8	14,0	21,2	16,5	30,8	26,3	30,1	24,5	28,1	79,8	39,5	30,1	24,5	28,1	79,8	39,5		



Fortsetzung Tabelle A2

Populations- Charakteristika	Gesamtheit	SCHMIR-SCHHOLOSCHCAUSCHRLSCHTRFLSDDOFLSVAHFLSPEFLSKCAN									
		n	9	9	9	9	9	9	9	9	9
Otagosiv Salardhuasco Chile	m	mean	35,22	5,89	3,78	16,33	12,67	13,78	14,78	17,67	33,33
		SE	1,20	0,60	0,83	6,16	2,65	0,44	0,67	1,41	2,24
		min	33,0	5,0	3,0	8,0	9,0	13,0	14,0	15,0	30,0
		max	37,0	7,0	5,0	23,0	17,0	14,0	16,0	20,0	36,0
		n	22	22	22	22	22	22	22	22	22
	w	mean	35,36	5,91	3,77	20,86	15,45	13,45	14,36	16,91	32,68
		SE	1,59	0,61	0,61	2,25	2,22	0,74	0,73	0,81	3,31
		min	33,0	5,0	3,0	15,0	12,0	12,0	13,0	16,0	26,0
		max	39,0	7,0	5,0	24,0	19,0	15,0	15,0	19,0	36,0
		n	31	31	31	31	31	31	31	31	31
gesamt	mean	35,32	5,90	3,77	19,55	14,65	13,55	14,48	17,13	32,87	
	SE	1,47	0,60	0,67	4,25	2,64	0,68	0,72	1,06	3,02	
	min	33,0	5,0	3,0	8,0	9,0	12,0	13,0	15,0	26,0	
	max	39,0	7,0	5,0	24,0	19,0	15,0	16,0	20,0	36,0	
	n	5	5	5	5	5	5	5	5	5	
Otagosiv Roißhaga Chile	m	mean	32,80	5,80	3,80	18,00	14,60	14,40	15,00	17,40	30,60
		SE	0,84	0,84	0,84	1,87	1,52	0,89	1,22	1,14	2,19
		min	32,0	5,0	3,0	16,0	13,0	13,0	13,0	16,0	27,0
		max	34,0	7,0	5,0	20,0	16,0	15,0	16,0	19,0	32,0
		n	4	4	4	4	4	4	4	4	4
	w	mean	33,50	5,25	3,50	20,25	15,25	14,25	14,50	16,75	26,75
		SE	1,00	0,50	0,58	2,63	0,50	1,50	1,00	0,50	1,50
		min	33,0	5,0	3,0	18,0	15,0	13,0	13,0	16,0	25,0
		max	35,0	6,0	4,0	24,0	16,0	16,0	15,0	17,0	28,0
		n	9	9	9	9	9	9	9	9	9
gesamt	mean	33,11	5,56	3,67	19,00	14,89	14,33	14,78	17,11	28,89	
	SE	0,93	0,73	0,71	2,40	1,17	1,12	1,09	0,93	2,71	
	min	32,0	5,0	3,0	16,0	13,0	13,0	13,0	16,0	25,0	
	max	35,0	7,0	5,0	24,0	16,0	16,0	16,0	19,0	32,0	
	n	8	8	8	8	8	8	8	8	8	
Otagosiv Rio Collacagua Chile	m	mean	34,13	6,00	4,38	19,38	14,00	13,50	13,88	16,88	27,50
		SE	1,89	0,53	0,52	1,85	1,07	0,53	0,35	0,99	0,93
		min	31,0	5,0	4,0	17,0	13,0	13,0	13,0	15,0	26,0
		max	37,0	7,0	5,0	22,0	16,0	14,0	14,0	18,0	28,0
		n	12	12	12	12	12	12	12	12	12
	w	mean	34,75	6,50	4,42	21,17	14,33	13,75	14,50	17,33	28,50
		SE	1,60	0,52	0,51	1,64	0,89	0,62	0,90	0,78	1,73
		min	32,0	6,0	4,0	18,0	13,0	13,0	13,0	16,0	26,0
		max	38,0	7,0	5,0	24,0	16,0	15,0	16,0	19,0	30,0
		n	20	20	20	20	20	20	20	20	20
gesamt	mean	34,50	6,30	4,40	20,45	14,20	13,65	14,25	17,15	28,10	
	SE	1,70	0,57	0,50	1,90	0,95	0,59	0,79	0,88	1,52	
	min	31,0	5,0	4,0	17,0	13,0	13,0	13,0	15,0	26,0	
	max	38	7	5	24	16	15	16	19	30	
	n	38	38	38	38	38	38	38	38	38	

Fortsetzung Tabelle A2

Population	Geschlecht	SchMLR	SchHOHOS	ehCau	SchREL	SchTR	FLS	Do	FLS	tan	FLS	Pac	FLS	Cau
<i>O. chungensis</i> Lago Chungara Chile	w	36	6	4	21	12	14	14	15	17	17	6	6	30
	m	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
	mean	35,33	5,33	3,83	15,67	12,83	14,00	14,67	17,00	17,00	28,33			
	SE	1,21	0,82	0,75	9,52	1,83	0,63	0,82	0,63	1,97				
	min	34,0	4,0	3,0	0,0	11,0	13,0	14,0	16,0	16,0	26,0			
	max	37,0	6,0	5,0	24,0	15,0	15,0	16,0	18,0	18,0	30,0			
	gesamt	n	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
	mean	35,33	5,33	3,83	15,67	12,83	14,00	14,67	17,00	17,00	28,33			
	SE	1,2	0,8	0,8	9,5	1,8	0,6	0,6	0,6	2,0				
	min	34,0	4,0	3,0	0,0	11,0	13,0	14,0	16,0	16,0	26,0			
max	37	6	5	24	15	15	16	18	18	30				
<i>O. lauceensis</i> Rio Lauca Chile	m	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	n	33,00	4,50	3,50	18,00	12,50	13,00	13,50	17,50	17,50	29,00			
	SE	1,41	0,71	0,71	0,00	0,71	1,41	2,12	0,71	1,41				
	min	32,0	4,0	3,0	18,0	12,0	12,0	12,0	17,0	17,0	28,0			
	max	34,0	5,0	4,0	18,0	13,0	14,0	15,0	18,0	18,0	30,0			
	w	n	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9
	mean	34,56	5,44	3,78	19,11	13,89	14,11	14,78	16,11	16,11	31,78			
	SE	1,42	0,53	0,83	6,86	2,26	0,78	0,67	1,05	2,91				
	min	33,0	5,0	3,0	3,0	10,0	13,0	13,0	15,0	15,0	28,0			
	max	37,0	6,0	5,0	28,0	18,0	15,0	15,0	18,0	18,0	36,0			
gesamt	n	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	
mean	34,27	5,27	3,73	18,91	13,64	13,91	14,55	16,36	16,36	31,27				
SE	1,49	0,65	0,79	6,16	2,11	0,94	1,04	1,12	2,87					
min	32,0	4,0	3,0	3,0	10,0	12,0	12,0	15,0	15,0	28,0				
max	37,0	6,0	5,0	28,0	18,0	15,0	15,0	18,0	18,0	36,0				
<i>O. parvicostensis</i> Bofédale d'Parmacota Chile	m	35	6	4	22	14	13	15	17	17	26			
	w	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12			
	mean	34,08	5,25	4,00	21,08	13,50	14,50	15,42	15,67	15,67	27,08			
	SE	1,78	0,45	0,43	1,78	1,31	0,67	1,00	0,78	2,23				
	min	30,0	5,0	3,0	19,0	12,0	13,0	14,0	14,0	24,0				
	max	36,0	6,0	5,0	26,0	16,0	15,0	17,0	17,0	32,0				
	gesamt	n	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13
	mean	34,15	5,31	4,00	21,15	13,54	14,38	15,38	15,77	15,77	27,00			
	SE	1,72	0,48	0,41	1,72	1,27	0,77	0,96	0,83	2,16				
	min	30,0	5,0	3,0	19,0	12,0	13,0	14,0	14,0	24,0				
max	36,0	6,0	5,0	26,0	16,0	15,0	17,0	17,0	32,0					
<i>O. ascostensis</i> Lago d'Ascotan Chile	m	34	5	3	0	8	13	14	22	22	30			

Fortsetzung Tabelle A2

Population	Case	Meth	SCHMIDT, SCHÖHÖS, CHCAN, SCHRI, SCHITZ, FLS, DO, FLS, TAN, FLS, REC, FLS, CAN									
			n	h	6	5	6	5	6	5	6	5
<i>O. trophidus</i> Tibetcassee Bolivien	m	n	mean	34,17	5,83	3,83	18,33	15,50	14,17	16,00	17,50	30,67
			SE	1,94	0,75	0,41	2,66	1,64	1,17	1,26	0,55	3,01
			min	31,0	5,0	3,0	16,0	14,0	13,0	15,0	17,0	26,0
			max	36,0	7,0	4,0	23,0	18,0	16,0	18,0	18,0	34,0
			n	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	w	n	mean	34,60	6,10	4,00	19,00	14,60	14,10	15,00	17,00	29,80
			SE	1,26	0,88	0,82	2,21	1,07	0,57	1,41	0,47	2,86
			min	33,0	5,0	3,0	15,0	13,0	13,0	13,0	16,0	26,0
			max	36,0	8,0	6,0	22,0	16,0	15,0	18,0	18,0	34,0
			n	16	16	16	16	16	16	16	16	16
gesamt	n	mean	34,44	6,00	3,94	18,75	14,94	14,13	15,38	17,19	30,13	
		SE	1,50	0,82	0,68	2,32	1,34	0,81	1,41	0,54	2,85	
		min	31,0	5,0	3,0	15,0	13,0	13,0	13,0	16,0	26,0	
		max	36,0	8,0	6,0	23,0	18,0	16,0	18,0	18,0	34,0	
		n	10	10	10	10	10	10	10	10	10	
	w	n	mean	44,50	6,70	4,90	25,60	15,30	12,50	15,00	15,30	30,20
			SE	2,59	0,82	0,74	2,01	1,42	0,71	0,67	0,82	1,99
			min	41,0	5,0	4,0	23,0	14,0	11,0	14,0	14,0	28,0
			max	48,0	8,0	6,0	30,0	18,0	13,0	16,0	17,0	32,0
			n	10	10	10	10	10	10	10	10	10
<i>O. typi</i> Tibetcassee Peru	w	n	mean	32,20	5,00	3,00	15,60	14,20	14,00	14,60	18,60	28,40
			SE	1,30	0,71	0,00	2,07	0,84	0,71	0,55	1,52	1,67
			min	30,0	4,0	3,0	13,0	13,0	13,0	14,0	17,0	26,0
			max	33,0	6,0	3,0	18,0	15,0	15,0	15,0	20,0	30,0
			n	15	15	15	15	15	15	15	15	15
	m	n	mean	31,20	5,13	3,53	13,60	13,93	14,13	14,73	19,13	30,47
			SE	1,61	0,92	0,64	1,40	1,22	0,64	0,70	0,92	2,95
			min	29,0	4,0	3,0	11,0	12,0	13,0	14,0	18,0	26,0
			max	35,0	7,0	5,0	16,0	17,0	15,0	16,0	21,0	35,0
			n	14	14	14	14	14	14	14	14	14
gesamt	n	mean	31,14	5,36	3,21	13,86	13,93	14,57	15,14	18,93	31,57	
		SE	1,29	0,63	0,43	1,56	1,38	0,76	0,95	1,00	2,53	
		min	29,0	4,0	3,0	11,0	11,0	14,0	13,0	17,0	28,0	
		max	33,0	6,0	4,0	16,0	16,0	16,0	21,0	21,0	36,0	
		n	34	34	34	34	34	34	34	34	34	
	gesamt	n	mean	31,32	5,21	3,32	14,00	13,97	14,29	14,88	18,97	30,62
			SE	1,45	0,77	0,53	1,67	1,22	0,72	0,81	1,03	2,77
			min	29,0	4,0	3,0	11,0	11,0	13,0	13,0	17,0	26,0
			max	35,0	7,0	5,0	18,0	17,0	16,0	16,0	21,0	36,0
			n	70	70	70	70	70	70	70	70	70

Tabelle A3

Angegeben sind die log. transformierten Vermessungsdaten von 33 morphometrischen Merkmalen untersucht an insgesamt 151 Individuen aus zehn Populationen innerhalb des Genus *Orestias*. Die Abkürzungen für die Variablen sind im Material und Methoden Teil erklärt.

Art/Population	Geschlecht (m./w./juv.)	TL	SL	KH(Te h)	KH(Par)	KL(Te h)	KL(Par)	VR	LSc hSt(Te h)	VSc hSt(Lau)	DSc hSt(Lau)	HSc hSt(Te h)
		mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm
<i>O. agassii</i>	m	3,940	3,738	2,230	2,272	2,322	2,398	3,219	2,542	2,389	2,389	1,758
Salar d'Huasco	m	3,780	3,586	2,186	2,028	2,186	2,219	3,020	2,351	2,208	2,175	1,629
Chile	m	4,076	3,884	2,416	2,398	2,425	2,501	3,321	2,557	2,380	2,534	1,988
	m	4,094	3,928	2,434	2,389	2,477	2,542	3,353	2,580	2,468	2,526	2,067
	m	4,130	3,908	2,460	2,389	2,416	2,510	3,262	2,708	2,542	2,485	2,128
	m	4,064	3,940	2,518	2,501	2,434	2,501	3,367	2,653	2,542	2,588	2,015
	m	4,108	3,974	2,361	2,351	2,425	2,518	3,346	2,653	2,468	2,526	1,960
	m	4,054	3,914	2,477	2,434	2,468	2,557	3,321	2,646	2,501	2,510	1,946
	m	4,022	3,882	2,370	2,351	2,351	2,451	3,318	2,632	2,477	2,442	1,808
	w	4,122	3,944	2,674	2,485	2,510	2,565	3,428	2,708	2,603	2,580	2,001
	w	3,932	3,773	2,407	2,230	2,303	2,293	3,258	2,416	2,313	2,451	1,758
	w	4,251	4,083	2,542	2,468	2,660	2,695	3,567	2,667	2,734	2,791	2,092
	w	4,409	4,199	2,667	2,653	2,747	2,797	3,669	3,035	2,885	2,976	2,351
	w	4,293	4,096	2,518	2,501	2,557	2,646	3,575	2,797	2,646	2,754	2,128
	w	4,311	4,149	2,477	2,477	2,688	2,721	3,643	2,809	2,708	2,803	2,079
	w	4,343	4,138	2,603	2,625	2,625	2,695	3,619	2,856	2,734	2,839	2,332
	w	4,225	4,086	2,610	2,565	2,573	2,646	3,561	2,833	2,660	2,728	2,092
	w	4,247	4,124	2,646	2,595	2,660	2,741	3,578	2,885	2,741	2,785	2,332
	w	4,148	3,955	2,573	2,542	2,534	2,617	3,428	2,701	2,542	2,573	2,079
	w	4,119	3,936	2,477	2,416	2,485	2,588	3,421	2,625	2,416	2,518	1,841
	w	4,146	3,942	2,468	2,398	2,557	2,588	3,408	2,747	2,595	2,573	2,092
	w	4,084	3,924	2,460	2,442	2,485	2,542	3,418	2,674	2,501	2,501	2,116
	w	4,079	3,869	2,361	2,351	2,425	2,468	3,364	2,639	2,477	2,493	1,974
	w	4,076	3,875	2,398	2,389	2,501	2,580	3,350	2,674	2,501	2,518	2,041
	w	3,928	3,809	2,416	2,332	2,425	2,451	3,311	2,557	2,398	2,442	1,946
	w	3,951	3,811	2,451	2,342	2,425	2,485	3,250	2,549	2,398	2,434	1,974
	w	4,031	3,835	2,407	2,416	2,380	2,493	3,314	2,610	2,460	2,501	2,028
	w	4,315	4,237	2,747	2,617	2,856	2,839	3,638	2,918	2,885	2,986	2,186
	w	4,203	4,135	2,485	2,573	2,741	2,773	3,589	2,833	2,695	2,785	2,067
	w	4,289	4,157	2,632	2,639	2,747	2,773	3,635	2,918	2,809	2,797	2,175
	w	4,966	4,848	3,561	3,459	3,481	3,497	4,248	3,586	3,538	3,595	3,011

Fortsetzung Tabelle A3

Art/Population	Geschlecht (m/w/f/juv)	TL mm	SL mm	KH(Cr.b) mm	KH(Par) mm	KL(Cr.b) mm	KL(Par) mm	VR mm	LSchSt(Cr.b) mm	VScSchSt(Dau) mm	DSchSt(Dau) mm	HScLSSt(Cr.b) mm
Oregassii	m	4,726	4,457	3,174	3,073	3,082	3,157	3,936	3,122	3,059	3,006	2,701
	m	4,288	4,121	2,766	2,728	2,708	2,728	3,509	2,955	2,791	2,674	2,282
Rio Isinga	m	4,043	3,816	2,573	2,501	2,493	2,518	3,285	2,667	2,468	2,342	2,067
	m	4,251	4,211	3,262	3,246	3,203	3,239	3,497	2,809	2,603	2,573	2,272
Chile	m	3,947	3,826	2,557	2,451	2,442	2,557	3,288	2,468	2,342	2,342	2,054
	w	4,710	4,527	3,131	3,077	3,040	3,091	3,967	3,219	3,054	3,153	2,701
Oregassii	w	4,766	4,682	3,186	3,049	3,100	3,118	4,032	3,378	3,235	3,190	2,660
	w	4,661	4,404	3,100	3,020	2,996	3,040	3,910	3,109	3,140	2,991	2,660
Rio Collocagua	w	4,106	3,920	2,653	2,625	2,674	2,695	3,440	2,695	2,542	2,542	2,079
	m	2,449	4,296	4,084	2,646	2,625	2,741	2,773	3,450	2,779	2,595	2,667
Chile	m	2,067	3,882	3,716	2,230	2,230	2,361	2,407	3,262	2,468	2,398	2,303
	m	2,318	4,127	3,949	2,573	2,434	2,526	2,625	3,360	2,747	2,632	2,549
Oregassii	m	2,063	3,926	3,706	2,282	2,262	2,303	2,351	3,174	2,485	2,361	2,313
	m	2,238	4,081	3,873	2,526	2,380	2,407	2,451	3,307	2,542	2,416	2,468
Rio Collocagua	m	2,188	4,007	3,802	2,485	2,416	2,389	2,434	3,281	2,557	2,380	2,477
	m	2,122	3,951	3,754	2,293	2,241	2,398	2,468	3,153	2,510	2,370	2,389
Chile	m	2,251	4,113	3,938	2,493	2,416	2,477	2,501	3,367	2,610	2,526	2,510
	w	2,657	4,422	4,309	2,862	2,833	2,986	3,016	3,766	3,020	2,874	2,839
Oregassii	w	2,642	4,493	4,278	2,773	2,754	2,856	2,918	3,784	3,006	2,845	2,879
	w	2,503	4,346	4,130	2,667	2,632	2,708	2,754	3,578	2,874	2,797	2,667
Chile	w	2,530	4,398	4,205	2,646	2,660	2,821	2,879	3,666	3,016	2,845	2,791
	w	2,143	4,006	3,795	2,293	2,241	2,407	2,493	3,270	2,518	2,370	2,425
Oregassii	w	2,237	4,137	3,922	2,407	2,322	2,485	2,557	3,371	2,617	2,425	2,617
	w	2,333	4,146	3,976	2,632	2,501	2,595	2,625	3,500	2,734	2,588	2,674
Chile	w	2,257	4,113	3,928	2,580	2,477	2,501	2,557	3,472	2,695	2,534	2,557
	w	2,304	4,135	3,974	2,625	2,485	2,557	2,595	3,487	2,754	2,625	2,646
Oregassii	w	2,217	4,086	3,908	2,434	2,370	2,485	2,510	3,357	2,632	2,460	2,510
	w	2,149	3,995	3,826	2,380	2,251	2,351	2,442	3,258	2,646	2,534	2,542
Chile	w	2,241	4,084	3,912	2,580	2,434	2,425	2,468	3,395	2,747	2,580	2,603

Fortsetzung Tabelle A3

Art/Population	Geschlecht (m./w./juv.)	TL	SL	KH(Tc h)	KH(Par)	KL(Tc h)	KL(Par)	VR	LSc hSt(Tc h)	VSc hSt(Lau)	DSc hSt(Lau)	HSc hSt(Tc h)
		m/m	m/m	m/m	m/m	m/m	m/m	m/m	m/m	m/m	m/m	m/m
<i>O. chunaguensis</i>	m	2,200	4,052	3,854	2,293	2,251	2,477	2,534	3,329	2,632	2,501	2,468
Lago Chungara	m	2,171	4,059	3,854	2,342	2,282	2,468	2,493	3,285	2,565	2,460	2,407
Chile	m	2,139	3,974	3,807	2,332	2,262	2,398	2,442	3,254	2,501	2,361	2,322
	m	2,011	3,816	3,632	2,241	2,175	2,241	2,272	3,127	2,416	2,322	2,293
	m	2,343	4,191	4,006	2,460	2,460	2,573	2,667	3,440	2,603	2,322	2,407
	w	2,387	4,250	4,086	2,501	2,518	2,715	2,766	3,503	2,923	2,809	2,708
<i>O. laucaensis</i>	m	2,355	4,177	3,951	2,442	2,485	2,728	2,760	3,332	2,701	2,660	2,708
Rio Lauca	m	2,209	4,043	3,859	2,468	2,407	2,389	2,485	3,395	2,526	2,398	2,351
Chile	w	2,483	4,343	4,143	2,688	2,617	2,741	2,760	3,664	2,879	2,766	2,785
	w	2,343	4,221	4,040	2,501	2,434	2,588	2,632	3,509	2,565	2,442	2,549
	w	2,065	3,983	3,766	2,208	2,219	2,293	2,313	3,227	2,510	2,380	2,468
	w	1,912	3,775	3,547	2,116	2,067	2,140	2,219	3,011	2,293	2,175	2,197
	w	1,962	3,886	3,661	2,163	2,054	2,208	2,293	3,195	2,442	2,282	2,197
	w	2,549	4,412	4,194	2,868	2,773	2,791	2,874	3,735	2,803	2,603	2,715
	w	2,238	4,134	3,928	2,526	2,434	2,451	2,565	3,478	2,534	2,389	2,477
	w	2,362	4,251	4,067	2,573	2,526	2,595	2,667	3,595	2,701	2,557	2,708
	w	2,469	4,376	4,179	2,674	2,688	2,667	2,701	3,669	2,896	2,773	2,821
<i>O. permecofaensis</i>	m	2,318	4,129	3,916	2,485	2,557	2,580	2,617	3,428	2,695	2,573	2,468
Bolledale d'Pamacoa	w	2,724	4,535	4,405	2,862	2,754	2,879	2,929	3,890	3,035	2,862	2,965
Chile	w	2,554	4,421	4,217	2,779	2,715	2,754	2,803	3,694	3,063	2,955	2,797
	w	2,437	4,243	4,081	2,667	2,639	2,688	2,715	3,603	2,815	2,674	2,760
	w	2,302	4,101	3,914	2,510	2,485	2,632	2,660	3,466	2,632	2,468	2,425
	w	2,317	4,117	4,069	2,565	2,451	2,603	2,639	3,431	2,610	2,425	2,407
	w	2,258	4,072	3,867	2,460	2,416	2,573	2,632	3,367	2,468	2,370	2,425
	w	2,272	4,114	3,922	2,416	2,380	2,549	2,603	3,391	2,595	2,510	2,501
	w	2,310	4,149	3,970	2,518	2,451	2,603	2,639	3,547	2,728	2,573	2,518
	w	2,111	3,922	3,711	2,293	2,241	2,332	2,370	3,235	2,493	2,351	2,303
	w	2,157	3,955	3,740	2,477	2,303	2,351	2,416	3,277	2,501	2,398	2,389
	w	2,032	3,852	3,691	2,230	2,067	2,351	2,389	3,153	2,460	2,380	2,303
	w	2,050	3,912	3,726	2,342	2,241	2,197	2,241	3,262	2,549	2,477	2,425
<i>O. ascotensis</i>	m	2,102	3,896	3,699	2,332	2,262	2,332	2,407	3,144	2,434	2,282	2,282
Lago d'Ascotan												
Chile												

Fortsetzung Tabelle A3

Art/Population	Geschlecht		TL	SL	KH(Tc h)	KH(Par)	KL(Tc h)	KL(Par)	VR	LScSt(Tc h)	VScSt(Dau)	DScSt(Dau)	HScSt(Tc h)
	m	w											
<i>O. schradii</i>	m	m	3,079	4,903	4,747	3,401	3,332	3,277	3,346	4,121	3,555	3,450	3,570
	m	w	3,091	4,787	4,663	3,475	3,405	3,303	3,360	4,130	3,364	3,258	3,262
Tibetcasee	m	m	2,313	4,156	3,965	2,632	2,557	2,549	2,639	3,437	2,580	2,407	2,460
	m	w	2,445	4,231	4,060	2,681	2,681	2,667	2,728	3,490	2,754	2,542	2,518
Bolshen	m	m	2,454	4,268	4,099	2,617	2,660	2,610	2,667	3,490	2,797	2,653	2,549
	m	w	2,367	4,199	3,974	2,518	2,549	2,588	2,632	3,459	2,674	2,534	2,557
	w	w	2,430	4,218	4,086	2,573	2,526	2,773	2,754	3,564	2,695	2,595	2,625
	w	w	2,475	4,320	4,160	2,674	2,625	2,728	2,734	3,635	2,827	2,747	2,747
	w	w	3,180	4,922	4,793	3,472	3,401	3,418	3,497	4,260	3,481	3,437	3,459
	w	w	3,119	4,869	4,736	3,529	3,453	3,288	3,307	4,171	3,463	3,360	3,466
	w	w	3,026	4,829	4,770	3,329	3,215	3,174	3,246	4,032	3,411	3,288	3,395
	w	w	2,429	4,292	4,101	2,681	2,625	2,625	2,674	3,589	2,815	2,639	2,588
	w	w	3,304	5,158	4,975	3,627	3,440	3,381	3,444	4,422	3,716	3,622	3,658
	w	w	2,582	4,397	4,270	2,833	2,827	2,827	2,879	3,718	3,001	2,785	2,907
	w	w	2,154	4,027	3,818	2,468	2,398	2,416	2,510	3,250	2,542	2,380	2,416
	w	w	2,511	4,325	4,099	2,766	2,734	2,785	2,868	3,640	2,845	2,708	2,695
<i>O. ispi</i>	w	w	2,223	4,191	4,074	2,351	2,241	2,468	2,485	3,564	2,791	2,674	2,734
Tibetcasee	w	w	2,226	4,149	4,018	2,416	2,313	2,510	2,557	3,506	2,815	2,688	2,773
	w	w	2,356	4,279	4,194	2,518	2,460	2,617	2,674	3,691	2,939	2,879	2,918
Chile	w	w	2,344	4,289	4,143	2,549	2,416	2,632	2,610	3,666	2,890	2,791	2,809
	w	w	2,316	4,277	4,106	2,434	2,351	2,534	2,580	3,575	2,856	2,721	2,791
	w	w	2,263	4,254	4,103	2,416	2,322	2,493	2,595	3,592	2,874	2,791	2,901
	w	w	2,245	4,263	4,109	2,370	2,272	2,451	2,542	3,552	2,845	2,741	2,856
	w	w	2,105	4,055	3,898	2,197	2,015	2,380	2,477	3,367	2,653	2,518	2,573
	w	w	2,337	4,274	4,117	2,526	2,442	2,595	2,688	3,597	2,856	2,760	2,803
	w	w	2,234	4,174	4,034	2,313	2,293	2,485	2,573	3,567	2,797	2,715	2,766

Fortsetzung Tabelle A3

Art/Population	Geschlecht		SL	KH(Te h)	KH(Par)	KL(Te h)	KL(Par)	VR	LSc hSt(Te h)	VSc hSt(Lau)	DSc hSt(Lau)	HSc hSt(Te h)
	m	w										
<i>O. hirtus</i>	m	2,482	4,224	4,059	2,754	2,653	2,939	2,965	3,564	2,766	2,681	2,728
Thüringense	m	3,015	4,777	4,597	3,463	3,367	3,277	3,314	4,069	3,311	3,153	3,161
Böhmen	m	3,152	4,859	4,783	3,555	3,481	3,219	3,254	4,193	3,262	3,122	3,371
	m	3,208	4,854	4,714	3,622	3,515	3,555	3,581	4,231	3,292	3,190	3,144
	m	3,059	4,774	4,727	3,391	3,296	3,311	3,367	4,202	3,254	3,219	3,300
	m	3,317	4,942	4,828	3,773	3,718	3,656	3,689	4,425	3,401	3,314	3,466
	m	3,202	4,858	4,665	3,592	3,595	3,578	3,597	4,233	3,311	3,199	3,199
	m	3,077	4,703	4,501	3,564	3,466	3,408	3,450	4,083	3,262	3,077	2,874
	m	3,074	4,767	4,500	3,532	3,490	3,371	3,418	4,031	3,127	2,996	3,011
	m	3,011	4,673	4,582	3,311	3,353	3,367	3,384	4,040	3,219	3,068	2,991
	m	2,424	4,148	3,930	2,573	2,565	2,741	2,797	3,424	2,610	2,442	2,534
	m	2,646	4,374	4,199	2,950	2,901	3,006	3,049	3,681	2,965	2,766	2,827
	m	2,998	4,693	4,512	3,360	3,246	3,239	3,296	4,009	3,199	3,054	3,025
	m	2,944	4,639	4,473	3,311	3,285	3,262	3,332	3,894	3,135	2,970	2,991
	m	2,913	4,617	4,420	3,307	3,235	3,223	3,307	3,949	3,144	2,955	2,981
	w	2,384	4,146	3,970	2,653	2,603	2,791	2,851	3,466	2,632	2,442	2,493
	w	3,205	4,860	4,754	3,674	3,603	3,535	3,616	4,311	3,311	3,178	3,186
	w	3,141	4,838	4,775	3,463	3,343	3,428	3,447	4,126	3,068	3,035	3,001
	w	3,244	4,877	4,718	3,666	3,584	3,405	3,481	4,173	3,292	3,211	3,266
	w	3,182	4,885	4,738	3,630	3,564	3,503	3,529	4,270	3,453	3,339	3,325
	w	3,115	4,761	4,714	3,526	3,424	3,336	3,381	4,145	3,227	3,178	3,262
	w	2,452	4,221	3,980	2,803	2,728	2,809	2,856	3,493	2,721	2,573	2,632
	w	3,028	4,735	4,573	3,325	3,339	3,459	3,481	4,055	3,144	2,986	3,035
	w	3,145	4,835	4,737	3,444	3,343	3,478	3,512	4,153	3,398	3,266	3,300
	w	3,148	4,853	4,765	3,532	3,447	3,431	3,509	4,187	3,353	3,211	3,246
	w	3,152	4,868	4,695	3,520	3,424	3,487	3,523	4,177	3,343	3,170	3,131
	w	2,601	4,373	4,167	2,809	2,815	3,011	3,030	3,632	2,815	2,708	2,760
	w	2,853	4,588	4,382	3,182	3,186	3,215	3,246	3,959	2,970	2,839	2,901
	juv.	2,516	4,184	4,022	2,845	2,721	2,809	2,874	3,437	2,856	2,688	2,688
	juv.	2,258	4,047	3,930	2,573	2,468	2,741	2,815	3,405	2,625	2,501	2,526
	juv.	2,487	4,248	4,052	2,460	2,741	2,901	2,960	3,584	2,715	2,701	2,549
	juv.	2,304	4,052	3,922	2,625	2,501	2,715	2,754	3,339	2,803	2,708	2,625
	juv.	2,487	4,241	4,190	2,803	2,766	2,896	2,970	3,564	2,862	2,715	2,526



Fortsetzung Tabelle A3

Art/Population	Geschlecht (m/w/uv)	HSt(Dau)	KB(Grh)	KB(Dau)	KbB(Grh)	KbB(Dau)	AD	ML(Grh)	ML(Dau)	ML(Par)	MH	PO	Gesamtheit		
													m	w	
Otagosai Salardhuasco Chib	m	1,705	1,792	1,758	1,841	1,775	1,163	0,916	1,253	1,099	1,740	1,740	m	m	
	m	1,629	1,758	1,723	1,705	1,705	1,030	0,588	1,131	0,788	1,526	1,459	m	m	
	m	1,946	2,067	2,041	1,974	1,960	1,131	0,916	1,386	1,253	1,775	1,775	m	m	
	m	1,917	2,015	1,932	1,960	1,974	1,308	1,163	1,548	1,361	2,001	1,740	m	m	
	m	2,015	2,028	1,988	1,974	1,974	1,482	0,742	1,308	0,956	1,917	1,775	m	m	
	m	1,974	2,079	2,067	2,067	2,054	1,361	0,742	1,482	1,224	1,946	1,649	m	m	
	m	1,825	1,960	1,946	1,932	1,946	1,386	0,916	1,335	1,335	1,163	1,841	1,686	m	m
	m	1,917	2,152	2,128	2,054	2,079	1,335	0,916	1,482	1,308	1,775	1,740	m	m	
	m	1,758	2,079	2,028	2,001	2,015	1,253	0,788	1,335	0,993	0,993	1,856	1,609	m	m
	w	1,917	2,128	2,251	2,079	2,092	1,224	1,099	1,504	1,504	1,335	1,988	1,758	w	w
	w	1,775	1,872	2,041	1,856	1,808	1,131	0,788	1,194	1,030	1,775	1,609	1,609	w	w
	w	1,974	2,175	2,251	2,175	2,163	1,459	0,875	1,482	1,435	2,067	1,946	1,946	w	w
	w	2,186	2,332	2,322	2,332	2,313	1,504	1,131	1,775	1,548	2,241	2,140	2,140	w	w
	w	1,988	2,152	2,175	2,116	2,104	1,411	0,833	1,609	1,253	2,140	1,917	1,917	w	w
	w	1,932	2,175	2,163	2,197	2,128	1,386	1,030	1,548	1,361	2,079	2,001	2,001	w	w
	w	2,067	2,241	2,262	2,332	2,241	1,335	1,030	1,609	1,361	2,140	1,946	1,946	w	w
w	1,960	2,219	2,282	2,092	2,140	1,548	1,030	1,482	1,281	2,067	1,792	1,792	w	w	
w	2,079	2,322	2,303	2,303	2,313	1,459	1,131	1,548	1,335	2,116	1,988	1,988	w	w	
w	2,028	2,230	2,219	2,175	2,219	1,411	1,030	1,482	1,281	1,974	1,808	1,808	w	w	
w	1,946	2,219	2,208	2,219	2,219	1,386	1,099	1,548	1,435	2,001	1,740	1,740	w	w	
w	1,887	2,140	2,140	2,116	2,104	1,224	0,993	1,435	1,361	2,001	1,887	1,887	w	w	
w	1,841	2,116	2,104	2,079	2,116	1,281	0,993	1,459	1,411	1,841	1,649	1,649	w	w	
w	1,917	2,001	2,015	1,946	2,015	1,308	1,030	1,411	1,281	1,841	1,887	1,887	w	w	
w	1,872	2,067	2,028	2,054	2,079	1,361	0,993	1,411	1,308	1,946	1,872	1,872	w	w	
w	1,856	2,015	2,041	1,974	2,015	1,308	0,531	1,194	1,030	1,856	1,740	1,740	w	w	
w	1,841	2,015	2,067	2,028	2,041	1,281	0,875	1,281	1,131	1,946	1,758	1,758	w	w	
w	1,960	2,128	2,104	2,104	2,128	1,308	0,916	1,335	1,194	1,872	1,723	1,723	w	w	
w	2,197	2,407	2,407	2,389	2,389	1,609	1,435	1,887	1,589	2,197	2,197	2,197	w	w	
w	1,974	2,067	2,041	2,293	2,163	1,361	1,361	1,649	1,504	2,251	2,054	2,054	w	w	
w	2,262	2,322	2,313	2,293	2,303	1,504	1,308	1,775	1,569	2,230	2,001	2,001	w	w	
w	2,991	3,203	3,195	3,140	3,174	2,015	1,825	2,477	2,015	2,934	2,785	2,785	w	w	

Fortsetzung Tabelle A3

Art/Population	Geschlecht (m./w./juv.)	HScHSt(Lau)		KB (Tch)		KB (Lau)		KoB (Tch)		KoB (Lau)		AD		ML (Tch)		ML (Lau)		ML (Par)		MH		PO	
		m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.	m.m.
<i>O. agassii</i> Rio Isiluga Chile	m	2,625	2,821	2,923	2,741	2,851	1,609	1,548	1,825	1,686	2,501	2,442											
	m	2,219	2,389	2,442	2,342	2,389	1,459	1,030	1,548	1,361	2,175	2,128											
	m	2,092	2,104	2,116	2,104	2,116	1,281	0,788	1,194	1,131	1,872	1,841											
	m	2,293	2,416	2,468	2,303	2,416	1,459	0,916	1,435	1,361	2,054	1,974											
	m	2,054	2,116	2,128	2,054	2,079	1,281	0,788	1,253	1,131	1,775	1,775											
	w	2,653	2,821	2,815	2,791	2,779	1,705	1,459	1,856	1,649	2,667	2,477											
	w	2,518	2,991	3,006	2,944	2,923	1,740	1,649	1,974	1,775	2,667	2,442											
	w	2,557	2,779	2,821	2,688	2,785	1,629	1,504	1,705	1,629	2,451	2,477											
	w	2,041	2,152	2,128	2,104	2,067	1,224	0,993	1,335	1,163	2,054	2,015											
		m	2,104	2,208	2,140	2,293	2,197	1,435	1,253	1,649	1,411	2,175	2,067										
<i>O. agassii</i> Rio Collacagua Chile	m	1,758	1,841	1,775	1,988	1,705	1,163	0,742	1,361	0,993	1,841	1,792											
	m	2,015	2,067	2,128	2,079	2,041	1,253	0,993	1,609	1,361	2,116	1,917											
	m	1,668	1,792	1,775	1,887	1,775	1,099	0,693	1,281	1,065	1,705	1,649											
	m	1,825	2,067	1,988	2,092	2,079	1,459	0,956	1,386	1,194	1,974	1,841											
	m	1,841	2,067	2,092	2,001	2,054	1,163	0,875	1,504	1,131	1,856	1,668											
	m	1,825	2,001	1,974	2,015	2,015	1,281	0,693	1,253	0,956	1,825	1,649											
	m	1,902	2,067	2,028	2,104	2,067	1,435	0,833	1,435	1,131	1,932	1,740											
	w	2,293	2,510	2,501	2,534	2,477	1,482	1,548	1,946	1,825	2,434	2,342											
	w	2,332	2,501	2,542	2,501	2,477	1,459	1,459	1,841	1,740	2,351	2,197											
	w	2,219	2,293	2,230	2,322	2,251	1,504	1,335	1,649	1,411	2,175	2,067											
<i>O. agassii</i>	w	2,241	2,303	2,293	2,380	2,230	1,411	1,361	1,932	1,609	2,175	2,015											
	w	1,705	1,902	1,825	1,988	1,841	1,163	1,065	1,548	1,253	1,917	1,758											
	w	1,856	2,054	2,067	2,128	2,041	1,361	0,693	1,253	1,163	1,841	1,808											
	w	1,974	2,186	2,303	2,163	2,197	1,131	1,099	1,589	1,335	2,041	1,856											
	w	1,946	2,175	2,241	2,128	2,197	1,131	0,916	1,526	1,099	1,960	1,825											
	w	1,872	2,219	2,241	2,128	2,230	1,361	0,956	1,435	1,335	2,092	1,872											
	w	1,792	2,067	2,128	2,054	2,041	1,482	0,742	1,435	1,099	1,932	1,758											
	w	1,825	1,917	2,028	1,960	1,887	1,411	0,833	1,361	1,131	1,856	1,609											
	w	1,960	2,140	2,230	2,041	2,054	1,482	0,788	1,411	1,065	1,808	1,705											

Fortsetzung Tabelle A3

Art/Population	Geschlecht (m/f/w/v)	HSc (St/Gau)		KB (Tr/h)		KB (Gau)		KoB (Tr/h)		KoB (Gau)		AD		ML (Tr/h)		ML (Gau)		ML (Par)		MH		PO	
		m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m
<i>O. chingensis</i> Lago Chungara Chile	m	1,872	2,067	2,092	2,028	2,054	1,281	0,875	1,504	1,099	1,974	1,825											
	m	1,775	1,946	1,872	2,015	1,856	1,163	0,693	1,335	1,065	1,856	1,775											
	m	1,775	2,041	2,028	1,974	1,902	1,224	0,833	1,482	0,993	1,872	1,686											
<i>O. laeaeensis</i> Rio Lauca Chile	m	1,668	1,792	1,705	1,775	1,808	1,224	0,788	1,335	0,916	1,740	1,504											
	m	2,015	2,272	2,208	2,186	2,230	1,609	0,993	1,548	1,253	2,067	1,775											
	w	2,015	2,104	2,067	2,197	2,067	1,482	1,194	1,629	1,361	2,092	2,054											
<i>O. laeaeensis</i> Rio Lauca Chile	m	1,872	2,140	2,079	2,322	2,208	1,629	1,131	1,504	1,308	1,974	2,140											
	m	1,960	2,092	2,079	2,067	2,054	1,281	0,693	1,361	1,163	1,946	1,686											
	w	2,175	2,370	2,434	2,282	2,303	1,435	1,281	1,825	1,435	2,140	1,960											
<i>O. laeaeensis</i> Rio Lauca Chile	w	1,946	2,219	2,230	2,219	2,163	1,459	0,993	1,649	1,335	2,001	1,841											
	w	1,775	1,740	1,705	1,856	1,740	1,099	0,742	1,335	0,916	1,649	1,668											
	w	1,629	1,723	1,740	1,792	1,723	1,099	0,470	0,993	0,788	1,569	1,482											
<i>O. laeaeensis</i> Rio Lauca Chile	w	1,686	1,723	1,705	1,792	1,758	1,281	0,262	0,956	0,875	1,686	1,668											
	w	2,208	2,389	2,451	2,313	2,342	1,589	1,099	1,775	1,504	2,303	2,140											
	w	1,932	2,067	2,079	2,104	2,041	1,435	0,788	1,361	1,253	1,946	1,808											
<i>O. parnacotaensis</i> Bolifada de Parnacota Chile	w	2,175	2,175	2,128	2,175	2,186	1,459	0,916	1,482	1,335	1,988	1,902											
	w	2,322	2,442	2,501	2,208	2,398	1,308	1,099	1,629	1,308	2,104	1,988											
	m	2,054	2,067	1,974	2,041	2,092	1,253	1,030	1,504	1,163	2,015	1,917											
<i>O. parnacotaensis</i> Bolifada de Parnacota Chile	w	2,361	2,565	2,991	2,526	2,501	1,609	1,459	1,856	1,775	2,451	2,332											
	w	2,251	2,442	2,468	2,425	2,442	1,459	1,335	1,609	1,435	2,208	2,163											
	w	2,104	2,361	2,407	2,322	2,370	1,335	1,065	1,411	1,281	2,175	2,015											
<i>O. parnacotaensis</i> Bolifada de Parnacota Chile	w	1,917	2,104	2,140	2,163	2,067	1,224	1,361	1,386	1,386	2,001	1,872											
	w	1,902	2,152	2,163	2,092	2,140	1,224	1,253	1,569	1,361	2,001	1,974											
	w	1,946	1,974	2,067	2,015	1,988	1,281	1,281	1,609	1,411	1,902	1,841											
<i>O. parnacotaensis</i> Bolifada de Parnacota Chile	w	1,917	2,116	2,079	2,092	2,092	1,253	1,131	1,589	1,411	1,988	1,841											
	w	2,028	2,041	2,092	2,104	2,054	1,281	1,030	1,548	1,163	2,041	1,960											
	w	1,775	2,054	2,104	1,946	1,960	1,281	0,875	1,281	1,099	1,792	1,629											
<i>O. parnacotaensis</i> Bolifada de Parnacota Chile	w	1,808	2,041	2,116	2,079	2,028	1,253	0,993	1,459	1,194	1,856	1,629											
	w	1,758	1,946	2,015	1,902	1,887	1,131	0,693	1,194	1,065	1,649	1,609											
	w	1,723	1,917	1,974	1,902	1,872	1,099	0,742	1,194	0,916	1,649	1,629											
<i>O. ascockensis</i> Lago de Ascotán Chile	m	1,808	2,067	1,974	1,988	2,001	1,253	0,875	1,281	1,099	1,686	1,740											

Fortsetzung Tabelle A3

Art/Population	Geschlecht		HSc hSt (Lau)		KB (Tch)		KB (Lau)		KoB (Tch)		KoB (Lau)		AD		ML (Tch)		ML (Lau)		ML (Par)		MH		PO	
	m	w	m	w	m	w	m	w	m	w	m	w	m	w	m	w	m	w	m	w	m	w	m	w
<i>O. fischuadi</i>	2,809		3,035		3,035		3,016		3,025		1,723		1,902		2,079		2,241		2,874		2,667			
Thüracasee	2,803		3,223		3,266		3,122		3,195		1,686		1,988		2,251		2,140		2,845		2,639			
Bolmen	1,946		2,116		2,079		2,128		2,104		1,386		0,916		1,504		1,253		2,079		1,902			
	1,988		2,230		2,425		2,282		2,293		1,649		1,163		1,668		1,361		2,128		1,887			
	2,067		2,322		2,322		2,303		2,322		1,629		1,065		1,649		1,224		2,104		1,917			
	2,001		2,230		2,163		2,208		2,197		1,435		1,065		1,482		1,281		2,067		1,856			
	1,974		2,342		2,262		2,303		2,322		1,609		1,163		1,589		1,482		2,186		2,041			
	2,001		2,351		2,442		2,322		2,332		1,629		1,308		1,668		1,411		2,079		1,988			
	2,970		3,203		3,190		3,190		3,195		1,825		1,740		2,219		1,974		2,874		2,950			
	2,912		3,165		3,199		3,073		3,186		1,825		1,808		2,241		1,825		3,011		2,632			
	2,827		3,025		3,040		2,996		3,035		1,856		1,609		2,251		2,054		2,603		2,588			
	2,054		2,293		2,322		2,251		2,262		1,589		0,875		1,504		1,435		2,116		1,932			
	2,996		3,250		3,270		3,203		3,235		1,917		2,140		2,434		2,389		3,077		2,721			
	2,241		2,493		2,526		2,534		2,526		1,723		1,308		1,775		1,609		2,282		2,067			
	1,775		1,960		1,960		1,932		1,946		1,163		0,788		1,459		1,194		1,723		1,932			
	2,104		2,380		2,282		2,351		2,351		1,649		1,131		1,775		1,482		2,293		2,079			
<i>O. ispi</i>	1,758		1,825		1,841		1,932		1,887		1,386		0,693		1,361		1,253		1,841		1,723			
Thüracasee	1,705		1,932		2,116		2,001		2,028		1,482		0,875		1,459		1,163		1,775		1,668			
Chile	1,856		2,054		2,186		2,104		2,092		1,482		0,956		1,526		1,361		1,917		1,932			
	1,808		2,104		2,140		2,092		2,092		1,569		0,916		1,589		1,335		1,825		1,758			
	1,808		2,054		2,251		2,104		2,067		1,411		0,916		1,411		1,335		1,932		1,705			
	1,740		1,946		2,128		1,902		1,872		1,386		0,875		1,435		1,163		1,872		1,686			
	1,825		1,974		2,092		1,932		1,946		1,308		0,642		1,361		1,163		1,792		1,629			
	1,569		1,841		1,887		1,775		1,740		1,386		0,788		1,361		1,131		1,705		1,526			
	1,686		1,974		2,054		2,041		2,028		1,482		1,099		1,629		1,361		2,041		1,841			
	1,668		1,917		2,001		1,974		1,932		1,459		0,916		1,459		1,224		1,808		1,723			

Fortsetzung Tabelle A3

Art/Population	Geschlecht		HS (St/Gau)	KB (C/h)	KB (Gau)	KoB (C/h)	KoB (Gau)	AD	ML (C/h)	ML (Gau)	ML (Par)	MH	PO	
	m	f												
<i>O. leucis</i>	m	m	2,186	2,351	2,351	2,549	2,370	1,686	0,875	1,548	1,224	2,128	2,322	
<i>Tibacasee</i>	m	m	2,815	3,016	2,862	3,091	3,054	1,705	1,361	1,988	1,872	2,896	2,797	
Bolmen	m	m	2,965	3,360	3,321	3,411	3,395	1,917	1,686	2,104	2,001	2,879	3,091	
	m	m	2,950	3,408	3,360	3,414	3,414	1,841	1,825	2,282	2,163	2,868	2,996	
	m	m	2,845	3,118	3,118	3,135	3,109	1,758	1,775	2,140	1,902	2,785	2,845	
	m	m	3,086	3,684	3,632	3,726	3,664	1,792	1,825	2,219	1,988	2,970	3,227	
	m	m	2,862	3,450	3,459	3,503	3,466	1,808	1,792	2,197	2,054	2,981	3,059	
	m	m	2,833	3,219	3,174	3,303	3,258	1,974	1,808	2,104	2,015	2,868	2,851	
	m	m	2,874	3,262	3,105	3,303	3,254	1,856	1,792	2,116	1,932	2,827	2,890	
	m	m	2,779	3,127	3,016	3,170	3,114	1,841	1,609	2,028	1,792	2,747	2,815	
	m	m	2,079	2,477	2,398	2,595	2,580	1,705	0,956	1,649	1,435	2,251	2,092	
	m	m	2,380	2,617	2,407	2,773	2,681	1,758	1,194	1,792	1,589	2,380	2,389	
	m	m	2,773	3,227	3,135	3,254	3,219	1,960	1,281	1,932	1,856	2,610	2,653	
	m	m	2,681	3,131	2,976	3,199	3,148	1,932	1,099	1,872	1,705	2,625	2,688	
	m	m	2,721	3,011	2,874	3,086	3,006	1,856	1,361	1,856	1,740	2,646	2,766	
	w	w	2,001	2,332	2,293	2,460	2,380	1,649	0,833	1,609	1,308	2,028	2,219	
	w	w	3,082	3,325	3,288	3,431	3,428	1,960	1,589	2,219	2,067	2,067	3,006	3,059
	w	w	2,734	3,258	3,246	3,296	3,254	1,808	1,459	2,067	1,792	2,741	2,874	
w	w	2,728	3,411	3,408	3,395	3,388	2,041	1,629	2,152	1,792	2,833	2,896		
w	w	2,929	3,450	3,353	3,520	3,453	1,974	1,775	2,241	2,230	3,035	3,045		
w	w	2,901	3,307	3,243	3,314	3,300	1,974	1,589	2,163	1,825	2,845	2,986		
w	w	3,300	3,281	3,235	3,339	3,250	1,988	1,569	2,116	1,946	2,874	2,827		
w	w	2,468	3,282	2,986	3,265	2,485	1,668	0,642	1,482	1,030	2,054	2,186		
w	w	2,734	3,086	2,986	3,231	3,082	1,856	1,758	2,175	2,041	2,681	2,862		
w	w	2,885	3,288	3,195	3,360	3,339	1,932	1,609	2,001	1,988	2,845	2,960		
w	w	2,907	3,357	3,227	3,388	3,381	2,028	1,504	2,079	1,974	2,760	2,929		
w	w	2,874	3,225	3,157	3,262	3,243	1,932	1,629	2,079	1,932	2,791	2,986		
w	w	2,370	2,477	2,416	2,632	2,549	1,872	1,131	1,668	1,386	2,380	2,370		
w	w	2,610	2,885	2,728	3,049	2,950	1,841	1,281	1,932	1,792	2,565	2,595		
juv.	juv.	2,163	2,407	2,518	2,526	2,442	1,705	0,956	1,686	1,386	1,099	1,974	2,322	
juv.	juv.	1,825	2,163	1,988	2,351	2,272	1,526	0,588	1,065	1,099	1,974	2,163		
juv.	juv.	2,230	2,434	2,322	2,617	2,477	1,335	0,993	1,649	1,386	2,219	2,282		
juv.	juv.	2,041	2,313	2,293	2,416	2,293	1,504	0,588	1,253	0,916	2,001	1,988		
juv.	juv.	2,079	2,442	2,416	2,588	2,398	1,548	0,916	1,386	1,253	2,175	2,303		

Fortsetzung Tabelle A3

Art/Population	Geschlecht (m./w./juv.)	IO	MB	FLB Dor		FLB An		FLSt Dor		FLSt An		FLSt Pec		FLSt Cau		Op Sp	BL	PecAb
				m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m			
<i>O. agassii</i>	m	1,435	0,993	1,792	1,872	2,241	2,332	2,241	2,332	2,175	2,342	1,740	3,223	2,518				
Salar/Huasco	m	1,253	0,916	1,740	1,808	2,219	2,163	2,219	2,163	1,917	2,067	1,758	3,077	2,293				
Chile	m	1,548	1,253	1,988	1,917	2,389	2,342	2,389	2,342	2,140	2,407	2,054	3,408	2,526				
	m	1,649	1,163	2,175	2,197	2,534	2,603	2,534	2,603	2,152	2,241	2,186	3,428	2,695				
	m	1,504	1,065	2,079	2,079	2,361	2,380	2,361	2,380	2,163	2,542	2,054	3,381	2,653				
	m	1,609	1,131	2,104	2,175	2,610	2,565	2,610	2,565	2,175	1,974	2,079	3,418	2,715				
	m	1,526	0,956	2,313	2,140	2,625	2,580	2,625	2,580	1,946	2,104	2,067	3,440	2,632				
	m	1,526	0,875	2,230	2,128	2,534	2,407	2,534	2,407	2,163	1,960	1,988	3,418	2,639				
	m	1,526	1,065	2,175	2,140	2,416	2,313	2,416	2,313	2,197	2,041	1,825	3,321	2,565				
	w	1,792	1,224	2,028	1,932	2,342	2,303	2,342	2,303	2,067	2,322	2,079	3,437	2,653				
	w	1,459	1,099	1,946	1,740	2,175	2,067	2,175	2,067	1,887	2,186	2,015	3,314	2,477				
	w	1,723	1,224	1,902	1,946	2,342	2,342	2,342	2,342	2,041	2,442	2,197	3,640	2,791				
	w	1,960	1,361	2,197	2,079	2,632	2,434	2,632	2,434	2,398	2,674	2,398	3,691	2,965				
	w	1,825	1,308	2,140	1,974	2,451	2,282	2,451	2,282	2,219	2,565	2,272	3,658	2,827				
	w	1,723	1,224	1,988	2,054	2,442	2,361	2,442	2,361	2,092	2,322	2,272	3,735	2,851				
	w	1,856	1,435	1,960	2,015	2,485	2,370	2,485	2,370	2,175	2,667	2,241	3,694	2,785				
	w	1,917	1,194	2,163	2,175	2,332	2,580	2,332	2,580	1,902	2,186	2,092	3,635	2,721				
	w	1,841	1,308	2,208	2,116	2,660	2,485	2,660	2,485	2,230	2,175	2,313	3,648	2,821				
w	1,775	1,131	2,092	2,067	2,460	2,398	2,460	2,398	2,175	2,407	2,175	3,469	2,695					
w	1,775	1,224	1,856	2,001	2,380	2,303	2,380	2,303	2,175	2,407	2,116	3,487	2,701					
w	1,548	1,253	1,932	1,974	2,442	2,303	2,442	2,303	2,197	2,425	2,079	3,503	2,721					
w	1,589	1,224	1,841	1,825	2,407	2,332	2,407	2,332	2,054	2,351	1,932	3,469	2,617					
w	1,548	1,065	1,974	1,917	2,442	2,370	2,442	2,370	2,175	2,434	2,028	3,381	2,588					
w	1,609	1,099	1,974	1,917	2,389	2,219	2,389	2,219	2,116	2,425	2,041	3,414	2,595					
w	1,548	0,993	1,723	1,723	2,163	2,140	2,163	2,140	1,946	1,917	1,887	3,371	2,468					
w	1,609	1,224	1,887	1,887	2,272	2,342	2,272	2,342	2,054	1,902	2,140	3,367	2,610					
w	1,668	1,194	1,887	1,792	2,303	2,186	2,303	2,186	2,067	2,351	2,067	3,391	2,625					
w	2,041	1,686	2,282	2,208	2,407	2,241	2,407	2,241	2,282	2,067	2,208	3,759	2,960					
w	1,825	1,548	2,175	2,079	2,510	2,477	2,510	2,477	2,067	2,001	1,887	3,622	2,901					
w	2,116	1,629	2,262	2,219	2,534	2,526	2,534	2,526	2,380	2,322	2,054	3,691	2,803					
w	2,681	1,932	3,165	2,890	3,414	3,401	3,414	3,401	3,350	3,161	2,890	4,327	3,589					

Fortsetzung Tabelle A3

Art/Population	Geschlecht (m/f/juv)	IO	MB	FLB Dor	FLB An	FLSt Dor	FLSt An	FLSt Pec	FLSt Cau	Op Sp	BL	Pec Ab
O'egassiti	m	2.152	1.974	2.610	2.293	2.981	2.896	2.797	2.845	2.839	4.047	3.219
	m	1.946	1.459	2.442	2.303	2.791	2.667	2.332	2.416	2.493	3.658	2.833
Rio Lebuga	m	1.668	1.131	2.028	1.932	2.407	2.272	2.128	2.468	2.175	3.288	2.617
	m	1.548	1.281	2.241	2.251	2.766	2.595	2.219	2.580	2.251	3.608	2.779
Chile	m	1.386	1.030	2.092	2.116	2.557	2.477	2.208	1.775	2.054	3.374	2.695
	w	2.128	1.775	2.785	2.468	3.114	2.981	2.815	2.950	2.625	4.038	3.235
	w	2.398	2.041	2.896	2.625	3.091	2.890	2.701	2.934	2.754	4.151	3.243
	w	2.230	1.825	2.580	2.303	2.918	2.815	2.595	2.766	2.655	4.004	2.981
	w	1.668	1.335	2.175	1.988	2.580	2.526	2.230	2.407	2.251	3.437	2.708
O'egassiti	m	1.792	1.411	2.380	2.104	2.856	2.681	2.389	2.701	2.293	3.564	2.912
Rio Colhaegua	m	1.386	1.099	1.960	1.758	2.322	2.140	1.775	1.872	1.960	3.270	2.549
	m	1.649	1.386	2.208	2.041	2.701	2.434	2.230	2.303	2.322	3.357	2.646
Chile	m	1.459	0,956	1,825	1,775	2,370	2,241	2,041	2,332	2,041	3,207	2,565
	m	1,526	1,163	2,140	2,028	2,549	2,510	2,332	2,322	2,116	3,360	2,625
	m	1,482	1,030	2,186	1,974	2,565	2,361	2,028	2,398	2,015	3,270	2,526
	m	1,526	1,030	2,001	1,917	2,434	2,351	1,917	2,313	1,960	3,285	2,451
	m	1,589	1,030	2,197	1,974	2,557	2,351	2,380	2,303	2,079	3,469	2,754
	w	1,960	1,609	2,542	2,303	2,803	2,639	2,407	2,632	2,573	3,875	3,135
	w	1,887	1,609	2,501	2,380	2,885	2,721	2,442	2,912	2,510	3,875	3,082
	w	1,841	1,435	2,632	2,434	2,912	2,779	2,104	2,667	2,549	3,656	2,708
	w	1,792	1,435	2,468	2,092	2,868	2,477	2,380	2,674	2,370	3,754	2,960
	w	1,482	0,916	2,028	1,686	2,425	2,175	1,960	2,351	2,079	3,321	2,646
	w	1,569	1,030	2,015	2,054	2,549	2,442	2,128	2,557	2,186	3,414	2,695
	w	1,609	1,281	2,128	1,988	2,557	2,442	2,230	2,351	2,128	3,538	2,728
	w	1,649	1,308	1,917	1,872	2,313	2,208	2,140	2,342	2,104	3,490	2,695
	w	1,740	1,253	2,001	1,872	2,370	2,251	2,152	2,351	2,128	3,515	2,754
	w	1,705	1,335	1,988	1,856	2,332	2,197	2,079	2,322	2,054	3,469	2,674
	w	1,686	1,224	1,792	1,705	2,251	2,104	2,054	2,313	1,988	3,374	2,573
	w	1,629	1,131	2,028	1,946	2,477	2,230	2,092	2,342	2,104	3,434	2,681

Fortsetzung Tabelle A3

Art/Population	Geschlecht (m/w/juv.)	IO	MB	FLB Dor	FLB An	FLSt Dor	FLSt An	FLSt Pec	FLSt Cau	Op Sp	BL	Pec Ab
<i>O. chungaraensis</i>	m	1,609	1,163	1,960	1,825	2,425	2,104	2,116	2,282	2,092	3,395	2,646
Lago Chungara	m	1,569	1,163	2,079	1,960	2,595	2,293	2,041	2,380	2,079	3,398	2,688
Chile	m	1,609	1,030	2,001	1,917	2,293	2,104	2,272	2,186	2,001	3,239	2,617
	m	1,386	0,993	1,932	1,686	2,342	2,104	2,015	2,041	1,686	3,135	2,549
	m	1,808	1,281	2,272	2,163	2,639	2,477	2,313	2,451	2,175	3,578	2,815
	w	1,740	1,335	2,398	2,015	2,721	2,293	2,241	2,322	2,054	3,614	2,856
<i>O. laucaensis</i>	m	1,946	1,504	2,140	1,946	2,434	2,293	2,322	2,468	2,272	3,408	2,791
Rio Lauca	m	1,758	1,194	1,974	1,887	2,468	2,332	2,175	2,313	2,015	3,418	2,632
Chile	w	1,887	1,386	2,370	2,079	2,695	2,425	2,477	2,595	2,241	3,740	2,845
	w	1,740	1,253	2,197	1,902	2,625	2,565	2,313	2,477	2,219	3,614	2,803
	w	1,504	1,099	1,758	1,825	2,208	2,152	2,067	2,342	1,960	3,270	2,468
	w	1,459	1,030	1,649	1,668	2,067	1,856	1,872	2,186	1,758	3,077	2,272
	w	1,435	0,916	1,705	1,526	2,152	1,887	1,932	2,241	1,841	3,157	2,370
	w	1,946	1,459	2,442	2,175	2,821	2,667	2,526	2,721	2,451	3,775	2,965
	w	1,758	1,224	1,902	1,808	2,380	2,219	2,241	2,485	2,092	3,515	2,485
	w	1,825	1,281	2,175	1,960	2,573	2,351	2,303	2,501	2,219	3,616	2,773
	w	1,887	1,224	2,332	2,128	2,610	2,501	2,416	2,603	2,208	3,701	2,833
<i>O. permacotaensis</i>	m	1,569	1,386	2,351	2,104	2,695	2,542	2,293	2,434	2,282	3,428	2,754
Bolfe dale d'Parmacota	w	2,163	1,758	2,660	2,398	2,986	2,797	2,701	2,803	2,573	3,947	3,096
Chile	w	1,902	1,504	2,251	2,128	2,809	2,632	2,425	2,715	2,425	3,782	2,986
	w	1,808	1,459	2,342	2,054	2,660	2,510	2,434	2,398	2,370	3,711	2,785
	w	1,668	1,361	2,241	2,054	2,526	2,398	2,251	2,370	2,092	3,469	2,674
	w	1,686	1,435	2,230	1,988	2,518	2,460	2,241	2,485	2,219	3,421	2,557
	w	1,548	1,335	2,152	1,932	2,518	2,361	2,015	2,434	2,163	3,466	2,632
	w	1,482	1,281	2,015	1,872	2,468	2,262	2,186	2,588	2,079	3,512	2,728
	w	1,705	1,099	2,342	1,917	2,565	2,241	2,313	2,416	2,251	3,459	2,815
	w	1,569	1,194	1,902	1,841	2,293	2,116	1,974	2,186	1,841	3,266	2,518
	w	1,609	1,163	1,792	1,792	2,282	2,186	2,015	2,251	2,067	3,300	2,501
	w	1,435	0,916	1,808	1,609	2,197	2,092	1,872	2,001	1,825	3,266	2,477
	w	1,435	1,099	1,758	1,629	2,230	2,116	1,705	2,197	1,917	3,227	2,510
<i>O. ascotensis</i>	m	1,386	1,163	1,841	1,932	2,293	2,041	1,932	2,322	2,054	3,254	2,477
Lago d'Ascotan												
Chile												



Fortsetzung Tabelle A3

Art/Population	Geschlecht (m/f/w/v)	IO	MB	FLB Dor	FLB An	FLSt Dor	FLSt An	FLSt Pec	FLSt Cau	Op Sp	BL	Pec Ab
O. schubertii	m	2,557	1,960	2,839	2,721	3,165	3,020	2,856	2,950	2,803	4,228	3,418
	m	2,588	2,140	3,001	2,821	3,296	3,068	2,791	2,773	2,791	4,221	3,459
Tibacasee	m	1,775	1,099	2,128	2,197	2,653	2,425	2,425	2,518	2,186	3,475	2,667
	m	1,917	1,253	2,425	2,361	2,833	2,815	2,501	2,407	2,219	3,535	2,833
Bolivien	m	1,856	1,361	2,526	2,451	2,803	2,708	2,632	2,442	2,293	3,547	2,845
	m	1,686	1,386	2,380	2,370	2,754	2,701	2,322	2,332	2,186	3,500	2,773
	w	2,128	1,609	2,104	2,128	2,595	2,595	2,389	2,282	2,116	3,635	2,856
	w	1,974	1,740	2,197	2,197	2,688	2,573	2,303	2,526	2,104	3,723	2,845
	w	2,803	2,398	3,040	2,779	3,450	3,277	2,991	2,986	2,845	4,328	3,538
	w	2,526	2,163	3,127	2,821	3,408	3,157	2,950	2,785	2,845	4,246	3,350
	w	2,493	1,887	3,109	2,708	3,254	3,045	2,580	2,862	2,862	4,176	3,325
	w	1,808	1,435	2,272	2,303	2,646	2,610	2,351	2,653	2,293	3,624	2,803
	w	2,747	2,079	3,254	2,907	3,640	3,329	3,266	3,478	3,082	4,489	3,570
	w	2,001	1,526	2,322	2,293	2,747	2,625	2,342	2,293	2,407	3,816	2,976
	w	1,504	0,875	2,001	1,932	2,398	2,175	2,128	2,389	2,041	3,300	2,526
	w	1,974	1,526	2,230	2,152	2,715	2,595	2,534	2,734	2,398	3,584	2,896
O. sp1	w	1,459	1,335	2,116	2,079	2,468	2,425	2,092	2,067	2,251	3,622	2,580
	w	1,504	1,099	1,960	1,856	2,407	2,313	2,079	2,186	2,208	3,532	2,580
Tibacasee	w	1,649	1,308	2,067	2,015	2,542	2,416	2,219	1,988	2,407	3,738	2,766
	w	1,668	1,386	2,041	1,974	2,493	2,416	2,342	2,251	2,389	3,658	2,708
Chile	w	1,589	1,281	2,015	2,079	2,468	2,442	2,272	2,370	2,332	3,643	2,695
	w	1,589	1,224	1,988	2,028	2,425	2,351	2,015	2,389	2,303	3,555	2,632
	w	1,504	1,030	2,054	2,128	2,407	2,241	2,241	2,389	2,208	3,616	2,610
	w	1,411	0,833	1,946	1,856	2,303	2,241	2,186	2,197	2,128	3,414	2,510
	w	1,740	1,194	2,219	2,140	2,580	2,416	2,140	2,262	2,398	3,614	2,688
	w	1,482	1,065	2,067	1,960	2,460	2,219	2,079	2,303	2,293	3,578	2,653

Fortsetzung Tabelle A3

Art/Population	Geschlecht (m./w./juv.)	IO	MB	FLB Dor		FLB An		FLSt Dor		FLSt An		FLSt Pec		FLSt Cau		Op Sp	BL	Pec Ab
				m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m	m			
<i>O. latifus</i>	m	2,262	1,705	2,054	1,960	2,681	2,485	2,485	2,485	2,485	2,485	2,485	2,389	2,208	3,614	3,006		
<i>Tinnacasee</i>	m	2,674	2,303	2,862	2,501	3,140	2,934	2,965	2,965	2,965	2,965	2,965	2,791	2,996	4,200	3,360		
<i>Bolwien</i>	m	2,803	2,477	2,934	2,741	3,135	2,944	2,944	2,944	2,944	2,944	2,944	2,918	3,054	4,194	3,526		
	m	3,082	2,351	3,045	2,708	3,371	3,144	3,011	2,996	2,996	2,996	2,996	2,874	3,020	4,345	3,643		
	m	2,565	2,128	2,779	2,573	3,157	3,011	2,996	2,996	2,996	2,996	2,996	2,797	3,006	4,156	3,424		
	m	2,879	2,639	3,020	2,803	3,285	3,219	3,068	2,939	2,939	2,939	2,939	3,114	3,318	4,408	3,676		
	m	2,695	2,370	2,890	2,653	3,307	3,148	2,955	2,901	2,845	2,845	2,845	3,190	3,190	4,193	3,459		
	m	2,695	2,322	2,715	2,580	3,127	2,862	2,901	2,879	2,879	2,879	2,879	2,845	3,190	4,193	3,459		
	m	2,632	2,322	2,821	2,639	3,006	3,091	2,879	2,918	2,918	2,918	2,918	3,144	3,144	4,132	3,434		
	m	2,468	2,163	2,728	2,542	3,270	3,063	2,862	2,862	2,862	2,862	2,862	2,851	3,086	4,043	3,364		
	m	2,054	1,686	2,028	1,856	2,451	2,332	2,398	2,398	2,398	2,398	2,398	2,565	2,361	3,469	2,779		
	m	2,241	1,902	2,230	2,197	2,845	2,760	2,293	2,293	2,293	2,293	2,293	2,549	2,595	3,653	3,035		
	m	2,485	2,152	2,760	2,526	3,174	3,006	2,981	2,981	2,981	2,981	2,981	2,851	3,025	4,113	3,378		
	m	2,451	1,932	2,821	2,610	3,174	3,059	2,773	2,815	2,815	2,815	2,815	2,815	2,955	4,031	3,339		
	m	2,407	1,946	2,468	2,407	3,035	2,896	2,862	3,011	2,976	2,976	2,976	3,011	2,976	3,945	3,332		
	w	2,067	1,569	1,932	1,841	2,361	2,526	2,251	2,434	2,434	2,434	2,434	2,251	2,015	3,497	2,868		
	w	2,874	2,425	2,991	2,632	3,428	2,965	3,035	2,791	2,907	2,907	2,907	2,907	3,073	4,380	3,669		
	w	2,734	2,241	2,862	2,501	3,114	2,970	2,996	2,970	2,996	2,996	2,996	2,907	2,929	4,179	3,459		
	w	2,760	2,332	2,741	2,389	3,288	3,040	3,405	2,874	3,114	3,114	3,114	2,874	3,114	4,308	3,469		
	w	2,839	2,407	3,054	2,741	3,408	2,901	3,170	3,199	3,199	3,199	3,199	3,199	3,318	4,277	3,561		
	w	2,791	2,241	2,890	2,660	3,296	3,195	3,096	2,981	3,336	3,336	3,336	2,981	3,336	4,307	3,558		
	w	2,734	2,197	2,688	2,501	3,215	2,970	2,939	2,851	3,227	3,227	3,227	2,851	3,227	4,156	3,421		
	w	2,067	1,649	2,262	2,067	2,632	2,565	2,416	2,653	2,653	2,653	2,653	2,653	2,425	3,506	2,797		
	w	2,573	2,241	2,797	2,501	3,006	2,874	2,766	2,827	3,091	3,091	3,091	2,827	3,091	4,153	3,490		
	w	2,674	2,322	3,006	2,565	3,381	3,006	2,960	3,082	3,165	3,165	3,165	3,082	3,165	4,220	3,581		
	w	2,573	2,208	2,809	2,617	3,378	3,077	2,970	3,073	3,227	3,227	3,227	3,073	3,227	4,237	3,538		
	w	2,632	2,313	3,035	2,797	3,277	3,270	3,059	3,082	3,215	3,215	3,215	3,082	3,215	4,248	3,550		
	w	2,219	1,686	2,128	2,079	2,639	2,573	2,610	2,728	2,588	2,588	2,588	2,728	2,588	3,770	3,068		
	w	2,468	2,251	2,442	2,303	2,890	2,791	2,688	2,874	2,815	2,815	2,815	2,874	2,815	3,967	3,303		
	juv.	2,241	1,960	2,262	2,262	2,785	2,501	2,557	2,351	2,067	2,067	2,067	2,351	2,067	3,547	2,879		
	juv.	1,946	1,504	1,740	1,917	2,175	2,351	2,208	2,015	2,001	2,001	2,001	2,015	2,001	3,447	2,809		
	juv.	2,067	1,740	2,054	2,140	2,741	2,632	2,351	2,485	2,241	2,241	2,241	2,485	2,241	3,676	2,912		
	juv.	1,872	1,459	2,197	1,974	2,425	2,425	2,140	1,792	1,974	1,974	1,974	1,792	1,974	3,398	2,760		
	juv.	2,208	1,668	2,219	2,015	2,534	2,380	2,282	2,610	2,510	2,510	2,510	2,610	2,510	3,681	2,939		

Tabelle A4

Abhängigkeit der Variablen von der Standardlänge der Individuen. Angegeben sind die Regressionskoeffizienten ( $R^2$ ) der Regressionsanalyse bei 31 morphometrischen Merkmalen untersucht an insgesamt 151 Individuen aus neun Populationen innerhalb des Genus *Orestias*.

Art/Population	KH (Tch)		KH (Par)		KL (Tch)		KL (Par)		VR	ISeSt (Tch)	VSeSt (Lau)	DSeSt (Lau)	HSeSt (Tch)	HSeSt (Lau)	KB (Tch)	
	KH (Lau)	KoB (Tch)	KoB (Lau)	AD	ML (Tch)	ML (Lau)	ML (Par)	MH								PO
<i>O. agassii</i> (Huasco)	0,903	0,945	0,972	0,979	0,981	0,962	0,976	0,983	0,906	0,913	0,920					
<i>O. agassii</i> (Is hga)	0,685	0,558	0,636	0,626	0,938	0,951	0,902	0,947	0,870	0,807	0,978					
<i>O. agassii</i> (Collacagua)	0,737	0,811	0,903	0,883	0,940	0,933	0,900	0,907	0,790	0,820	0,752					
<i>O. schudii</i>	0,955	0,923	0,938	0,937	0,967	0,983	0,983	0,972	0,976	0,970	0,939					
<i>O. churruarquis</i>	0,927	0,935	0,975	0,992	0,988	0,752	0,464	0,675	0,969	0,911	0,616					
<i>O. lauaensis</i>	0,891	0,933	0,849	0,850	0,952	0,849	0,742	0,839	0,929	0,878	0,937					
<i>O. parnacorensis</i>	0,920	0,829	0,875	0,881	0,944	0,825	0,725	0,857	0,933	0,891	0,880					
<i>O. bicus</i>	0,897	0,879	0,844	0,858	0,953	0,904	0,915	0,908	0,877	0,839	0,889					
<i>O. wipi</i>	0,722	0,787	0,642	0,534	0,909	0,927	0,890	0,757	0,685	0,763	0,555					
<b>Art/Population</b>	<b>KH (Lau)</b>	<b>KoB (Tch)</b>	<b>KoB (Lau)</b>	<b>AD</b>	<b>ML (Tch)</b>	<b>ML (Lau)</b>	<b>ML (Par)</b>	<b>MH</b>	<b>PO</b>	<b>IO</b>	<b>MB</b>					
<i>O. agassii</i> (Huasco)	0,909	0,946	0,923	0,867	0,840	0,945	0,837	0,961	0,939	0,925	0,876					
<i>O. agassii</i> (Is hga)	0,950	0,975	0,944	0,957	0,890	0,966	0,966	0,928	0,827	0,829	0,878					
<i>O. agassii</i> (Collacagua)	0,659	0,837	0,741	0,386	0,748	0,731	0,857	0,979	0,789	0,734	0,814					
<i>O. schudii</i>	0,928	0,957	0,943	0,730	0,887	0,954	0,894	0,914	0,877	0,925	0,768					
<i>O. churruarquis</i>	0,557	0,967	0,577	0,600	0,700	0,730	0,959	0,913	0,804	0,840	0,933					
<i>O. lauaensis</i>	0,902	0,776	0,924	0,422	0,756	0,865	0,890	0,884	0,653	0,767	0,526					
<i>O. parnacorensis</i>	0,794	0,885	0,884	0,804	0,614	0,697	0,735	0,933	0,980	0,886	0,838					
<i>O. bicus</i>	0,872	0,875	0,889	0,560	0,758	0,837	0,782	0,877	0,913	0,811	0,809					
<i>O. wipi</i>	0,390	0,588	0,564	0,092	0,107	0,266	0,516	0,413	0,642	0,553	0,602					
<b>Art/Population</b>	<b>HB Dor</b>	<b>HB An</b>	<b>HLSt Dor</b>	<b>HLSt An</b>	<b>FLSt Pec</b>	<b>FLSt Lau</b>	<b>Op Sp</b>	<b>BL</b>	<b>Pec Ab</b>							
<i>O. agassii</i> (Huasco)	0,839	0,824	0,827	0,770	0,813	0,854	0,830	0,982	0,974							
<i>O. agassii</i> (Is hga)	0,941	0,864	0,938	0,851	0,792	0,831	0,780	0,956	0,893							
<i>O. agassii</i> (Collacagua)	0,718	0,695	0,643	0,591	0,581	0,564	0,836	0,963	0,806							
<i>O. schudii</i>	0,922	0,891	0,926	0,894	0,790	0,723	0,970	0,985	0,954							
<i>O. churruarquis</i>	0,872	0,663	0,763	0,482	0,440	0,576	0,550	0,950	0,959							
<i>O. lauaensis</i>	0,936	0,872	0,902	0,833	0,949	0,915	0,825	0,969	0,844							
<i>O. parnacorensis</i>	0,771	0,828	0,892	0,869	0,887	0,827	0,887	0,911	0,838							
<i>O. bicus</i>	0,856	0,816	0,870	0,776	0,816	0,658	0,848	0,932	0,920							
<i>O. wipi</i>	0,210	0,379	0,621	0,599	0,122	0,003	0,699	0,882	0,762							

Tabelle A5

Angegeben sind die Diskriminanzfunktionswerte (Dis1-Dis3) aus der Diskriminanzanalyse sowie die Komponenten aus der Hauptkomponentenanalyse (PCA) 33 log. transformierter (linearisierter) morphometrischer Variablen, untersucht an insgesamt 151 Individuen, die zehn Populationen innerhalb des Genus *Orestias* zuzurechnen sind.

Art/Population	Geschlecht (m/w/juv.)	alle Var.			Flossen			Kopf			Rumpf		
		Dis 1	Dis 2	Dis 3	PCA1	PCA2	PCA3	PCA1	PCA2	PCA3	PCA1	PCA2	PCA3
<i>O. agassii</i>	m	-1,664	-1,700	0,194	-1,107	0,237	0,858	-0,881	0,679	-1,104	0,850	-1,163	0,163
Salard/Huasco	m	-2,237	-1,442	-0,835	-1,550	-0,428	0,957	-1,310	-0,431	-1,620	-0,132	-1,574	-0,824
Chile	m	-2,274	-1,163	-1,263	-0,781	0,123	1,002	-0,665	0,611	-0,848	0,874	-0,747	-0,474
	m	-3,250	-1,581	0,993	-0,580	0,916	1,373	-0,281	-1,391	-0,558	1,439	-0,709	-0,115
	m	-1,587	-3,343	0,487	-0,702	-0,063	0,500	-0,443	0,835	-0,823	-1,195	-0,649	-0,177
	m	-1,800	0,132	2,829	-0,623	0,431	-0,164	-0,434	-2,577	-0,736	-0,358	-0,590	-0,124
	m	-3,972	-0,691	1,243	-0,727	1,065	0,488	-0,385	-2,234	-0,824	0,176	-0,739	0,432
	m	-2,427	-0,647	1,719	-0,689	0,628	0,177	-0,539	-2,447	-0,807	0,554	-0,662	-0,317
	m	-2,321	-0,869	1,579	-0,877	0,370	0,104	-0,612	-1,809	-1,017	-0,181	-0,848	0,029
	w	-2,785	-1,011	0,331	-0,568	0,359	-0,072	-0,763	0,145	-0,573	1,224	-0,475	-0,102
	w	-3,409	-1,566	-2,467	-1,151	-0,241	-0,018	-1,281	0,219	-1,130	0,357	-1,063	-0,481
	w	-2,254	0,480	0,898	-0,382	0,225	-1,499	0,738	0,778	-0,351	-0,144	-0,245	0,917
	w	-1,411	-0,126	1,216	0,121	0,998	-0,801	-0,037	1,323	0,079	0,372	0,223	1,484
	w	-2,064	-0,501	0,004	-0,330	0,417	-0,709	-0,442	1,226	-0,372	-0,560	-0,227	0,956
	w	-2,709	0,865	0,949	-0,308	0,861	-1,518	-0,616	-0,168	-0,299	0,366	-0,175	1,515
	w	-1,587	-0,135	0,824	-0,177	0,515	-0,588	-0,408	1,686	-0,246	0,307	-0,006	0,859
	w	-2,689	-0,555	2,168	-0,358	0,717	-1,430	-0,564	-1,636	-0,394	-0,185	-0,203	0,652
	w	-2,035	0,096	-0,001	-0,146	0,545	-0,978	-0,306	-1,445	-0,179	0,249	-0,034	0,528
	w	-1,043	-0,940	0,712	-0,460	-0,011	0,349	-0,447	0,112	-0,487	0,255	-0,438	-0,448
	w	-0,195	-0,065	1,192	-0,556	-0,204	0,251	-0,688	0,654	-0,436	0,875	-0,617	-0,389
	w	-2,606	-1,825	-0,046	-0,560	0,361	0,142	-0,616	0,706	-0,575	1,001	-0,512	0,317
	w	-1,703	-2,505	-0,243	-0,679	-0,075	-0,055	-0,854	0,629	-0,685	0,571	-0,605	-0,178
	w	-3,616	-0,930	-0,372	-0,750	0,526	0,855	-0,598	0,718	-0,804	0,996	-0,752	0,010
	w	-1,776	-1,498	-0,296	-0,685	0,039	0,223	-0,741	0,865	-0,635	0,544	-0,695	0,016
	w	-0,575	-0,629	-0,509	-1,059	-1,025	-1,785	-1,472	-0,918	-1,050	-1,162	-0,878	-0,555
	w	-1,281	-0,385	-1,307	-0,877	-0,662	-0,648	-1,090	-1,752	-0,742	0,043	-0,876	-0,685
	w	-0,833	-1,685	-1,760	-0,779	-0,538	-0,115	-0,977	0,895	-0,720	0,156	-0,718	-0,561
	w	-1,320	-0,173	0,397	0,115	0,736	-2,551	-0,511	-1,783	0,267	0,865	0,195	1,246
	w	-1,136	-1,083	0,973	-0,251	1,038	-1,356	-0,593	-2,222	-0,085	1,652	-0,261	1,358
	w	-0,789	-0,607	1,136	0,026	0,780	-0,771	-0,117	-0,882	0,047	0,918	0,051	0,744
	w	0,759	0,527	2,840	2,124	2,023	-0,341	2,379	-1,360	1,889	0,891	2,156	1,651

Fortsetzung Tabelle A5

Art/Population	Geschlecht (m/f/w/uv)	Ds1	Ds2	Ds3	alle Var.			Flüssen			Kopf			Rumpf		
					PCA1	PCA2	PCA3	PCA1	PCA2	PCA3	PCA1	PCA2	PCA3	PCA1	PCA2	PCA3
O. agassii	m	-1,617	0,284	-1,533	1,002	0,289	0,339	0,990	0,776	0,907	0,773	1,094	-0,036			
	m	-0,478	-0,723	0,830	0,045	0,246	0,362	0,250	-1,101	-0,046	-0,284	0,065	-0,098			
	m	0,395	-2,089	-1,000	-0,721	-0,960	0,938	-0,641	0,924	-0,736	-0,372	-0,695	-1,347			
Rio Isbaga	m	-0,932	-1,173	1,890	0,040	-0,954	1,021	0,103	0,079	-0,208	-0,371	0,163	-2,189			
	m	-1,200	-0,918	-0,907	-0,804	-0,625	0,536	0,628	-0,634	-3,283	-0,865	-0,090	-1,826			
	w	-0,021	-2,516	1,039	1,067	0,983	0,628	1,349	0,602	0,858	0,326	1,152	0,604			
Chile	w	-0,544	-0,380	1,230	1,276	1,441	-0,229	1,367	0,153	1,129	0,675	1,374	1,417			
	w	-1,394	-0,553	0,102	0,834	0,471	-0,217	0,767	0,411	0,717	0,545	0,993	0,320			
	w	-0,678	-1,854	-1,689	-0,456	-0,285	0,946	-0,295	-0,006	-0,482	0,350	-0,466	-0,642			
O. agassii	m	-0,244	-3,293	0,768	-0,073	0,480	1,863	0,321	0,784	-0,067	0,846	-0,242	0,010			
	m	-0,192	-1,628	-1,777	-1,159	-0,287	-0,386	-1,365	-1,633	-1,036	-0,085	-1,160	-0,357			
	m	-2,270	0,219	0,009	-0,449	0,495	0,903	-0,290	-0,601	-0,441	0,764	-0,514	-0,033			
Rio Collacagua	m	-1,049	-0,504	0,056	-1,165	-0,158	0,996	-0,974	0,781	-1,142	0,196	-1,236	-0,196			
	m	-1,177	-1,170	1,400	-0,670	-0,130	1,073	-0,307	-0,380	-0,646	-0,054	-0,811	-0,427			
	m	-2,263	-1,938	0,534	-0,820	0,326	1,762	-0,498	0,075	-0,967	0,654	-0,855	-0,731			
Chile	m	-0,309	-1,700	-0,258	-1,006	-0,470	0,756	-0,788	-0,039	-1,041	-0,717	-1,058	-0,530			
	m	-1,614	-1,627	0,513	-0,628	0,066	0,344	-0,380	-0,194	-0,705	-0,481	-0,652	-0,046			
	w	-0,813	-1,077	-0,851	0,507	1,073	0,622	0,434	-0,047	0,577	2,019	0,437	0,488			
O. agassii	w	-2,101	-0,874	-0,344	0,470	1,360	1,453	0,707	1,120	0,395	1,771	0,434	0,644			
	w	-2,165	-0,012	0,556	0,082	1,303	1,848	0,554	-0,640	-0,003	0,799	-0,013	0,334			
	w	-2,588	-0,552	-1,093	0,165	1,551	0,767	0,232	0,843	0,075	1,602	0,175	0,986			
Rio Collacagua	w	-1,849	-2,771	-1,258	-0,936	0,454	1,097	-0,967	0,860	-0,815	1,548	-1,042	0,040			
	w	-0,989	0,537	0,352	-0,670	-0,046	0,644	-0,376	0,870	-0,741	-0,766	-0,677	0,135			
	w	-2,630	0,120	-0,425	-0,404	0,479	0,091	-0,403	-0,114	-0,452	0,804	-0,382	0,194			
Chile	w	-1,449	-0,054	-1,473	-0,633	-0,182	-0,314	-0,870	0,662	-0,695	0,384	-0,510	-0,146			
	w	-2,200	-1,174	-0,290	-0,493	-0,055	-0,889	-0,766	0,545	-0,455	0,299	-0,400	0,287			
	w	-0,926	-0,808	-0,197	-0,730	-0,599	-0,874	-0,880	0,493	-0,660	-1,207	-0,720	0,070			
O. agassii	w	-1,864	-0,260	-1,205	-0,918	-0,201	-1,134	-1,169	1,101	-0,814	-0,422	-0,859	0,526			
	w	-2,135	-0,740	0,034	-0,659	0,002	-0,708	-0,703	0,267	-0,761	-0,980	-0,522	0,067			

Fortsetzung Tabelle A5

Art/Population	Geschlecht (m/w/juv.)	Dis 1	Dis 2	Dis 3	alle Var.					Flossen			Kopf			Rumpf		
					PCAL	PCAL	PCAL	PCA2	PCA3	PCAL	PCA2	PCAL	PCA2	PCAL	PCA2	PCAL	PCA2	PCAL
<i>O. churuganensis</i>	m	-1,393	-1,694	-1,285	-0,784	-0,188	-0,192	-0,917	0,491	-0,730	-0,022	-0,796	0,113					
Lago Chungara	m	-0,793	-2,063	0,265	-0,857	0,046	0,875	-0,581	0,209	-0,879	-0,313	-0,922	0,148					
Chile	m	-0,506	-2,341	-0,106	-0,958	-0,445	0,581	-0,836	-0,074	-0,937	-0,036	-1,023	-0,745					
	m	-2,227	-3,949	-0,910	-1,309	-0,217	0,407	-1,225	-0,430	-1,274	0,107	-1,379	-0,433					
	m	-0,089	-2,574	0,433	-0,376	-0,535	1,224	-0,083	-0,154	-0,328	-0,591	-0,544	-1,065					
	w	-2,278	-2,280	-0,166	-0,235	1,091	-0,586	-0,267	-0,461	-0,220	0,561	-0,227	1,375					
<i>O. laucaensis</i>	m	1,841	1,219	-0,214	-0,347	-0,621	-0,740	-0,461	0,852	-0,071	-0,640	-0,537	0,743					
Rio Lauca	m	-0,023	-1,478	-0,270	-0,766	-0,760	0,556	-0,685	0,211	-0,781	-0,542	-0,759	-1,066					
Chile	w	-2,808	-1,048	-0,653	0,023	0,955	0,313	0,069	0,776	-0,106	0,995	0,076	0,551					
	w	-0,834	-0,786	-0,686	-0,375	-0,066	0,850	-0,214	0,470	-0,378	0,022	-0,462	-0,371					
	w	-1,796	0,011	-0,847	-1,156	0,105	0,284	-1,091	1,003	-1,202	-0,046	-1,118	0,332					
	w	-0,552	-1,274	-1,658	-1,607	-1,350	0,159	-1,640	0,998	-1,527	-0,975	-1,607	-0,958					
	w	-0,475	-0,094	-2,065	-1,453	-1,429	-0,759	-1,577	1,457	-1,382	-2,035	-1,383	-0,386					
	w	-0,889	-0,556	0,466	0,206	0,070	1,079	0,443	0,788	0,151	-0,126	0,147	-0,443					
	w	-0,713	1,057	-0,528	-0,678	-0,800	-0,015	-0,750	1,538	-0,641	-0,644	-0,640	-0,598					
	w	-1,394	0,290	-1,376	-0,320	0,020	-0,126	-0,326	0,803	-0,371	-0,328	-0,247	0,084					
	w	-2,865	-2,680	0,018	-0,024	0,849	0,276	0,052	0,653	-0,308	0,634	0,182	0,239					
<i>O. parmacotaensis</i>	m	-2,222	-1,184	-2,013	-0,446	0,348	1,747	-0,034	-0,327	-0,518	0,515	-0,551	-0,337					
Bolfe dale d'Parnacota	w	-2,313	0,456	-1,049	0,696	1,080	0,810	0,955	0,376	0,631	1,064	0,675	0,544					
Chile	w	-1,799	-1,160	-0,318	0,219	0,842	0,064	0,248	1,044	0,127	0,824	0,317	0,906					
	w	-1,916	0,192	-2,561	-0,128	0,106	-0,058	-0,052	-0,255	-0,208	0,229	-0,058	0,182					
	w	-2,335	-1,036	-2,174	-0,501	0,277	1,517	-0,332	-0,186	-0,415	2,079	-0,622	-0,521					
	w	-1,920	-0,566	-2,338	-0,465	0,085	1,830	-0,292	0,449	-0,429	1,589	-0,588	-0,770					
	w	-3,115	-1,154	-2,664	-0,620	0,232	1,809	-0,551	0,389	-0,503	1,847	-0,776	-0,851					
	w	-2,632	-2,728	-1,935	-0,577	0,312	1,169	-0,566	1,679	-0,538	1,532	-0,641	-0,128					
	w	-1,559	-0,372	-2,937	-0,470	0,306	0,661	-0,375	0,444	-0,495	0,436	-0,490	0,092					
	w	-1,765	-3,372	-1,075	-1,045	-0,631	0,278	-1,115	-0,005	-0,974	0,167	-1,055	-0,974					
	w	-1,487	-0,373	-1,005	-0,916	-0,492	0,359	-1,109	0,472	-0,825	0,714	-0,921	-0,953					
	w	-1,713	-1,863	-3,121	-1,266	-0,559	-0,487	-1,498	-0,348	-1,229	0,153	-1,194	-0,545					
	w	-2,445	-1,674	-2,024	-1,213	-0,154	-0,547	-1,461	0,501	-1,234	0,029	-1,038	-0,047					
<i>O. ascotensis</i>	m	-0,808	-2,177	-1,538	-1,074	-0,844	0,974	-1,084	0,634	-0,978	0,215	-1,144	-1,291					
Lago d'Ascotan																		
Chile																		

Fortsetzung Tabelle A5

Art/Population	Geschlecht (m/w/uxv)	Dis1	Dis2	Dis3	alle Var.											
					PCAI	PCA2	PCA3	Flossen			Kopf			Rumpf		
<i>O. tschudati</i>	m	-1,240	-1,098	3,944	1,696	2,286	-0,684	1,588	-0,020	1,565	2,320	1,874	1,987			
	m	0,696	-2,084	2,544	1,703	1,320	0,615	1,691	-1,438	1,610	2,323	1,733	-0,005			
	m	-0,178	-0,985	2,766	-0,460	-0,242	1,617	-0,063	0,390	-0,499	-0,072	-0,583	-0,827			
Titiacasee	m	-0,827	0,002	3,017	-0,081	0,196	1,567	0,454	-1,363	-0,136	-0,098	-0,268	-0,748			
	m	-0,819	0,080	2,200	-0,057	0,305	1,369	0,561	-1,242	-0,185	-0,697	-0,200	-0,344			
	m	1,088	-1,058	1,647	-0,135	-0,471	-0,543	-0,189	-0,847	0,048	-0,110	-0,281	0,028			
Bolivien	w	-1,806	-0,350	1,311	-0,001	0,405	-0,390	0,012	0,074	0,019	0,181	-0,022	0,644			
	w	3,335	0,001	1,213	1,964	1,005	-0,249	2,084	-0,555	1,816	0,217	2,024	1,062			
	w	-0,530	-1,935	3,159	1,794	1,577	-0,034	1,939	-1,583	1,519	0,792	1,932	0,720			
w	0,287	0,303	2,398	1,545	1,864	-0,193	1,586	-0,947	1,333	0,601	1,674	1,113				
w	-0,951	0,954	2,014	-0,127	0,088	0,609	0,195	0,418	-0,196	-0,736	-0,163	-0,027				
w	-2,271	0,119	3,933	2,345	3,208	1,079	2,769	1,436	2,032	2,495	2,436	2,347				
w	-0,880	1,142	2,264	0,299	0,557	-1,168	0,083	-1,491	0,321	0,219	0,358	0,481				
w	-1,517	-0,874	1,880	-0,305	0,419	1,429	0,210	-1,627	-0,366	0,217	-0,446	-0,314				
w	-1,028	-0,529	1,241	-0,909	-0,015	1,086	-0,752	0,688	-0,962	0,385	-0,945	-0,441				
w	0,690	0,625	1,698	0,101	-0,157	0,601	0,247	1,270	0,153	-0,282	-0,027	-0,019				
<i>O. ispi</i>	w	-5,852	7,367	-0,465	-0,677	1,482	-1,845	-0,624	-1,731	-0,760	-0,567	-0,566	2,504			
	w	-5,497	6,516	-0,841	-0,677	1,080	-2,068	-0,862	-0,348	-0,753	-0,408	-0,527	2,092			
	w	-5,615	7,274	-0,476	-0,312	1,482	-2,992	-0,630	-1,890	-0,361	-0,149	-0,099	2,632			
Chile	w	-5,264	7,209	-0,338	-0,345	1,060	-2,136	-0,495	-0,368	-0,426	-0,569	-0,205	2,093			
	w	-5,790	5,322	-0,107	-0,429	1,241	-1,223	-0,419	-0,023	-0,529	0,101	-0,292	1,901			
	w	-6,725	5,835	0,184	-0,565	1,753	-1,879	-0,648	0,193	-0,686	-0,189	-0,362	2,777			
	w	-6,157	6,096	0,551	-0,614	1,751	-1,386	-0,424	-0,027	-0,900	-0,550	-0,391	2,570			
	w	-5,664	4,735	-1,134	-1,008	1,164	-0,991	-0,904	-0,074	-1,047	-0,055	-0,985	1,901			
	w	-5,489	5,764	1,954	-0,360	1,708	-1,188	-0,365	-0,994	-0,352	0,449	-0,350	2,356			
	w	-5,938	6,069	-1,129	-0,646	1,505	-1,609	-0,717	0,015	-0,688	-0,063	-0,546	2,485			

Fortsetzung Tabelle A5

Art/Population	Geschlecht (m/f/juv.)	alle Var.										Flossen			Kopf			Rumpf		
		Dis1	Dis2	Dis3	PCA1	PCA2	PCA3	PCA1	PCA2	PCA3	PCA1	PCA2	PCA3	PCA1	PCA2	PCA3	PCA1	PCA2	PCA3	
<i>O. latipes</i>	m	6,309	0,947	-0,488	0,087	-1,440	-0,584	0,125	-0,796	0,243	-1,833	-0,080	-0,671							
Thiacasee	m	4,694	0,548	0,784	-0,636	-2,333	-2,732	-1,054	-0,974	-0,329	-2,557	-0,685	-0,009							
Bolwien	m	6,751	-1,007	1,439	0,001	-1,135	0,344	-0,026	0,062	0,119	-0,457	-0,140	-0,549							
	m	7,224	-0,770	0,747	-0,509	-1,421	-2,643	-0,786	-2,934	-0,468	-2,711	-0,417	-0,084							
	m	3,058	1,523	-0,724	-0,001	-1,728	-0,865	-0,233	1,157	0,215	-1,764	-0,056	-0,348							
	m	8,132	2,857	-1,759	-0,006	-1,848	-1,539	-0,224	0,245	0,199	-2,376	-0,103	-0,190							
	m	6,713	1,401	-0,199	1,482	-0,421	-0,487	1,384	-0,203	1,495	-0,576	1,510	-0,017							
	m	6,301	0,720	-0,349	1,846	-0,715	-0,403	1,613	-0,153	1,917	-0,375	1,888	-0,786							
	m	6,744	-0,715	0,252	2,006	-0,694	0,442	1,885	-0,755	2,090	0,452	1,903	-1,178							
	m	5,729	0,500	-0,316	1,610	0,332	-0,333	1,454	-0,321	1,586	0,746	1,665	0,165							
	m	5,762	1,029	-1,078	2,293	-0,961	-0,514	1,986	-0,623	2,282	-0,126	2,364	-0,915							
	m	5,919	1,756	1,476	1,986	-0,887	0,674	1,847	0,710	2,071	0,370	1,893	-1,004							
	m	5,796	2,188	-0,721	1,639	-1,470	0,215	1,311	0,126	1,901	0,117	1,500	-1,741							
	m	7,355	0,935	1,410	1,625	-1,298	1,020	1,483	-0,007	1,791	0,270	1,487	-1,970							
	m	6,873	0,725	-0,042	1,466	-0,802	0,607	1,461	-0,135	1,528	-0,277	1,367	-0,985							
	w	6,411	-0,120	-0,307	-0,185	-2,317	-0,147	-0,448	1,619	0,150	-1,402	-0,427	-1,342							
	w	7,391	0,680	0,062	0,455	-1,121	-0,561	0,217	-0,166	0,680	-1,025	0,322	-0,423							
	w	7,101	0,268	-1,045	1,428	-1,276	-0,061	1,445	0,052	1,424	-1,574	1,403	-1,175							
	w	5,957	2,315	-0,588	1,279	-1,389	0,244	1,431	-0,553	1,256	-2,248	1,202	-1,259							
	w	6,330	1,307	0,923	1,193	-1,398	0,355	1,133	1,538	1,293	-1,016	1,120	-1,082							
	w	5,655	3,289	0,315	-0,286	-2,198	-0,707	-0,582	0,789	-0,052	-1,876	-0,419	-1,237							
	w	7,115	-0,471	-1,170	2,002	-1,185	-0,560	1,718	-0,728	2,099	-0,785	1,976	-1,131							
	w	6,137	2,715	-0,509	1,555	-1,602	0,303	1,465	0,357	1,598	-0,998	1,483	-1,544							
	w	5,651	1,034	-1,567	1,825	-1,194	-1,118	1,653	0,616	1,850	-1,281	1,824	-0,283							
	w	5,638	1,015	-1,665	2,113	-0,541	0,368	2,039	1,199	2,214	0,100	2,013	-0,460							
	w	5,944	2,130	0,079	1,954	-0,459	-0,675	1,870	0,055	1,908	-1,172	1,991	0,002							
	w	5,249	1,959	-0,759	1,745	-1,321	-0,256	1,379	0,182	1,794	-0,814	1,835	-1,873							
	w	5,007	-0,157	-0,618	-0,098	-2,143	-0,105	0,055	1,011	-0,054	-3,314	-0,216	-0,947							
	w	6,817	2,105	-0,573	1,513	-0,846	0,173	1,174	0,069	1,745	0,456	1,378	-1,031							
juv.	juv.	5,076	-0,342	1,819	1,846	-0,451	-0,205	1,797	0,771	1,900	-0,566	1,801	0,169							
juv.	juv.	5,669	3,064	-0,082	1,856	-0,776	-0,191	1,772	0,736	1,837	-1,152	1,872	-0,551							
juv.	juv.	5,493	0,125	0,071	1,869	-0,468	0,887	2,082	0,019	1,856	-0,577	1,764	-0,645							
juv.	juv.	3,972	0,715	-0,533	0,334	-1,689	-0,622	0,140	1,599	0,570	-1,775	0,196	-0,541							
juv.	juv.	5,677	1,268	-1,974	1,021	-1,737	-0,150	0,775	1,191	1,234	-1,200	0,894	-1,129							



**Tabelle A6**

Angegeben sind die Funktionswerte (F1-F3) der Gruppenzentroide aus der Diskriminanzanalyse) 33 log. transformierter (linearisierten) morphometrischer Variablen, untersucht an insgesamt 151 Individuen, die zehn Populationen innerhalb des Genus *Orestias* zuzurechnen sind.

<b>Art/Population</b>	<b>F1</b>	<b>F2</b>	<b>F3</b>
<i>O. agassii</i> Salar d'Huasco Rio Collacagua Rio Isluga Chile	-1,598	-0,913	0,143
<i>O. chungarensis</i> Lago Chungara Chile	-1,214	-2,484	-0,295
<i>O. laucaensis</i> Rio Lauca Chile	-0,955	-0,485	-0,710
<i>O. parinacotaens</i> Bolfedale d'Parinacota Chile	-2,094	-1,141	-1,940
<i>O. ascotanensis</i> Lago d'Ascotan Chile	-0,808	-2,177	-1,538
<i>O. tschudii</i> Titicacasee Bolivien	-0,372	-0,355	2,327
<i>O. ispi</i> Titicacasee Chile	-5,799	6,219	-0,180
<i>O. luteus</i> Titicacasee Bolivien	6,049	1,045	

**Tabelle A7**

Angegeben sind die Hauptkomponenten (PC1-PC3) der Komponentenmatrix zu den Variablen aus der Hauptkomponentenanalyse 33 log. transformierter (linearisierter) morphometrischer Variablen, untersucht an insgesamt 151 Individuen, die zehn Populationen innerhalb des Genus *Orestias* zuzurechnen sind.

<b>Variable</b>	<b>PC1</b>	<b>PC2</b>	<b>PC3</b>
AD	0,898	-0,159	-0,173
BL	0,979	0,098	-0,097
DSchSt(Lau)	0,923	0,266	-0,226
FLBAn	0,931	0,155	0,116
FLBDor	0,942	0,153	0,159
FLStAn	0,940	0,074	0,127
FLStCau	0,850	0,002	0,280
FLStDo	0,956	0,087	0,168
FLStPec	0,949	-0,060	0,066
HSchSt(Lau)	0,974	-0,086	0,060
IO	0,961	-0,177	-0,078
HSchSt(Tch)	0,972	-0,040	0,061
KB(Lau)	0,975	-0,073	-0,016
KB(Tch)	0,980	-0,145	0,011
KH(Par)	0,980	-0,111	0,044
KH(Tch)	0,977	-0,105	0,015
KL(Par)	0,978	-0,119	-0,031
KL(Tch)	0,977	-0,119	-0,036
KOB(Lau)	0,979	-0,165	-0,010
KOB(Tch)	0,973	-0,204	-0,024
LSchSt(Tch)	0,953	0,214	-0,140
MB	0,951	-0,188	-0,064
MH	0,984	-0,030	0,021
ML(Lau)	0,947	0,141	0,059
ML(Par)	0,949	0,127	0,042
ML(Tch)	0,902	0,230	0,145
OpSp	0,955	-0,058	0,013
PecAb	0,985	-0,055	-0,025
PO	0,966	-0,187	-0,022
SL	0,980	0,132	-0,090
TL	0,985	0,123	-0,035
VR	0,977	0,095	-0,100
VSchSt(Lau)	0,942	0,228	-0,184