Aus dem Institut für Tierökologie und Spezielle Zoologie
der Justus-Liebig-Universität Gießen

Populationsstruktur und genetische Isolierung der amerikanischen Springkrebs-Arten *Munida flinti, Agononida longipes* und *Munidopsis riveroi* (Crustacea, Decapoda, Anomura, Galatheidae)

Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)
der Justus-Liebig-Universität Gießen.
Fachbereich 08 Biologie, Chemie und Geowissenschaften

vorgelegt von
ADRIANA BERMÚDEZ-TOBÓN
aus Bogotá, Kolumbien
Gießen, 2007

1. Gutachter: Prof. Dr. Bernd Werding
2. Gutachter: Prof. Dr. Andreas Vilcinskas

INHALTSVERZEICHNIS

Danksagung ix

Zusammenfassung xi

1. Einleitung 1

2. Material und Methoden 14

2.1 Untersuchungsgebiet 14

2.1.1 Geomorphologie 14

2.1.2 Klima 15

2.1.3 Ozeanographie 15

2.1.4 Der Eintrag von Süßwasser in das karibische Meer von der Küste Kolumbiens 17

2.1.5 Ökoregionen der karibischen Küste Kolumbiens 19

2.2 Anatomische Beschreibung der untersuchten Arten der Familie Galatheidae 20

2.2.1 *Munida flinti* Benedict, 1902 21

2.2.2 *Agononida longipes* (A. Milne-Edwards, 1880) 23

2.2.3 *Munidopsis riveroi* Chace, 1939 25

2.3 Probenahme 25

2.4 Morphologische Methode 26

2.5 Molekular Methode 29

2.5.1 DNA-Extraktion 29

2.5.2 AFLP Methode 30

2.5.3 Detektion der AFLP-Fragmente 34

2.6 Populationsgenetische Analyse 36

2.6.1 Beschreibung der genetischen Diversität 36

2.6.2 Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) innerhalb und zwischen den Populationen 37

2.6.3 Hauptkomponenten-Analyse (PCA) 37
2.6.4 Neighbor-joining-Analyse....37
2.6.5 Zuweisungstest der Individuen zu Populationen....38
2.6.6 Beziehung zwischen geographischen und genetischen Distanzen....38

3. Ergebnisse....39

3.1 Zusammenfassung der vorherigen morphologischen Ergebnisse von *Munida flinti* und *Agononida longipes* und Beschreibung der Analyse für *Munidopsis riveroi*....39

3.2 Beschreibung der genetischen Diversität innerhalb der Arten....51

3.2.1 *Munida flinti*....52
3.2.2 *Agononida longipes*....53
3.2.3 *Munidopsis riveroi*....54

3.3 Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) innerhalb und zwischen den Populationen....55

3.4 Hauptkomponenten-Analyse (PCA)....59

3.5 Neighbor-joining-Analyse....61

3.6 Zuweisungstest....65

3.7 Beziehung zwischen geographischen und genetischen Distanzen....67

4. Diskussion....68

5. Literaturverzeichnis....81

ABBILDUNGSVERZEICHNIS

Abb. 1 Oberflächenströmungen des tropischen westlichen Atlantiks 5

Abb. 2 Verbindungsmodell zwischen den Fischgemeinschaften an den Korallenriffen des Karibischen Meeres 6

Ilustración 3. A) Geographische Lage der karibischen Küste Kolumbiens und B) Ähnlichkeitsdendrogramm zwischen den Probenahmestellen von der Expedition INVEMAR-Macrofauna I 8

Abb. 4 Schema der AFLP Methode 10

Abb. 5 Geographische Lage des Untersuchungsgebietes an der karibischen Küste Kolumbiens und Einteilung in Ökoregionen 14

Abb. 6 Mittelwert der jährlichen der Temperaturen im Karibischen Meer Kolumbiens in unterschiedlicher Tiefe und in den verschieden ökologischen Regionen 16

Abb. 7 Meeresströmungen im karibischen Meer Kolumbiens in 200 m Tiefe während der Trockenzeit 16

Abb. 8 Das langjährige Mittel der Wassertrübung durch den Rio Magdalena 18

Abb. 9 Wassertrübung durch den Rio Magdalena während November 2004 18

Abb. 10 Anatomie der Galatheidae 21

Abb. 11 *Munida flinti*. Dorsalansicht 22

Abb. 12 *Agononida longipes*. Dorsalansicht 23

Abb. 13 *Munidopsis riveroi*. Dorsalansicht 25

Abb. 14 „Landmarks“ auf dem Sternum eines Individuums von *Munidopsis riveroi* 27

Abb. 15 Morphologische Strukturen. Stacheln und Regionen auf der Dorsalseite des Carapax der Galatheidae 28

Abb. 16 PCR-Programm. Schema der benutzten Temperaturen und Zyklen für die Selektive Amplifikation 32

Abb. 17 Beispiel eines Polyacrylamidgels mit Produkten aus sechs Primer-Kombinationen 33

Abb. 18 Beispiel für die Auftrennung der Fragmente der Individuen von *Agononida longipes*. 34

Abb. 19 Beispiel für die visuelle Prüfung eines Gels 35

Abb. 20 Vergleich der Konsenskonfigurationen des Sternums der Weibchen und Männchen von *Munida flinti*. 39

Abb. 21 Hauptkomponenten-Analyse für *Munida flinti*: Unterschiede zwischen den Geschlechtern aufgrund der morphologischen „Landmarks“ des Sternums eines jeden Individuums. 40

Abb. 22 Vergleich der Konsenskonfigurationen des Sternums von PALOMINO und ARCHIPIELAGOS für die Individuen von *Munida flinti*. 40

Abb. 23 Hauptkomponenten-Analyse für *Munida flinti*: Unterschiede zwischen den Populationen aufgrund der morphologischen „Landmarks“ des Sternums eines jeden Individuums 41

Abb. 24 Diskriminanz-Analyse der Männchen von *Munida flinti* anhand der morphometrischen Variablen 42

Abb. 25 Diskriminanz-Analyse der Weibchen von *Munida flinti* anhand der morphometrischen Variablen 42

Abb. 26 Vergleich der Konsenskonfigurationen des Sternums der Weibchen und Männchen von *Agononida longipes.* 43

Abb. 27 Hauptkomponenten-Analyse für *Agononida longipes*: Unterschiede zwischen den Geschlechtern aufgrund der morphologischen „Landmarks“ des Sternums eines jeden Individuums 43

Abb. 28 Vergleich der Konsenskonfiguration des Sternums der Weibchen aus GUAJIRA und aus DARIEN von *Agononida longipes* 44

Abb. 29 Hauptkomponenten-Analyse der Weibchen von *Agononida longipes:* Unterschiede zwischen den Populationen aufgrund der morphologischen „Landmarks“ des Sternums eines jeden Individuums. 44

Abb. 30 Diskriminanz-Analyse der Weibchen von *Agononida longipes* anhand der morphometrischen Variablen 45

Abb. 31 Vergleich der Konsenskonfiguration des Sternums der Männchen aus GUAJIRA und aus DARIEN von *Agononida longipes*. 46

Abb. 32 Hauptkomponenten-Analyse der Männchen von *Agononida longipes*: Unterschiede zwischen den Populationen aufgrund der morphologischen „Landmarks“ des Sternums eines jeden Individuums 46

Abb. 33 Diskriminanz-Analyse der Männchen von *Agononida longipes* aufgrund der morphometrischen Variablen 47

Abb. 34 Vergleich der Konsenskonfiguration des Sternums der Weibchen und Männchen von *Munidopsis riveroi*. 48

Abb. 35 Hauptkomponenten-Analyse für *Munidopsis riveroi*: Unterschiede zwischen den Geschlechtern aufgrund der morphologischen „Landmarks“ des Sternums eines jeden Individuums 48

Abb. 36 Hauptkomponenten-Analyse der Weibchen von *Munidopsis riveroi*: Unterschiede zwischen den Populationen aufgrund der morphologischen „Landmarks“ des Sternums eines jeden Individuums 49

Abb. 37 Diskriminanz-Analyse der Weibchen von *Munidopsis riveroi* anhand der morphologischen Variablen 49

Abb. 38 Hauptkomponenten-Analyse der Männchen von *Munidopsis riveroi*: Unterschiede zwischen den Populationen aufgrund der morphologischen „Landmarks“ des Sternums eines jeden Individuums 50

Abb. 39 Diskriminanz-Analyse der Männchen von *Munidopsis riveroi* anhand der morphometrischen Variablen 50

Abb. 40 Dendrogramm der genetischen Distanzen zwischen Populationen von *Munida flinti* 56

Abb. 41 Dendrogramm der genetischen Distanzen zwischen Populationen von *Agononida longipes* 57

Abb. 42 Dendrogramm der genetischen Distanzen zwischen Populationen von *Munidopsis riveroi* 58

Abb. 43 Hauptkomponenten-Analyse für *Munida flinti* 59

Abb. 44 Hauptkomponenten-Analyse für *Agononida longipes* 60

Abb. 45 Hauptkomponenten-Analyse für *Munidopsis riveroi* 60

Abb. 46 Ähnlichkeitsdendrogramm zwischen Individuen von *Munida flinti* .. 62

Abb. 47 Ähnlichkeitsdendrogramm zwischen Individuen von *Agononida longipes* 63

Abb. 48 Ähnlichkeitsdendrogramm zwischen Individuen von *Munidopsis riveroi* 64

Abb. 49 Zuweisungstest für *Munida flinti* 65

Abb. 50 Zuweisungstest für *Agononida longipes* 66

Abb. 51 Zuweisungstest für *Munidopsis riveroi* 66

Abb. 52 Graphische Darstellung der Populationsstruktur von *Munida flinti*.. 71

Abb. 53 Graphische Darstellung der Populationsstruktur von *Agononida longipes*. 73

Abb. 54 Graphische Darstellung der Populationsstruktur von *Munidopsis riveroi*. 73

TABELLENVERZEICHNIS

Tab. 1 Anzahl der Individuen pro Population in der morphologische Analyse 26

Tab. 2 Liste der morphometrische Variablen 29

Tab. 3 Zugehörigkeit der genetisch analysierte Individuen zu Arten und Populationen 30

Tab. 4 Komponenten der selektiven Amplifikation 32

Tab. 5. Auswahl der fünf Primer-Kombinationen für jede Art 33

Tab. 6 Anzahl der ausgewerteten polymorphen Banden 51

Tab. 7 Deviation Information Criterion, berechnet für jedes Analyse-Modell und jede Art 52

Tab. 8 Übersicht zur genetischen Diversität von *Munida flinti* 53

Tab. 9 Übersicht zur genetischen Diversität von *Agononida longipes* 54

Tab. 10. Übersicht zur genetischen Diversität von *Munidopsis riveroi* 55

Tab. 11 Analysen der molekularen Varianz der AFLP-Fragmente von *Munida flinti, Agononida longipes* und *Munidopsis riveroi,* basierend auf den euklidischen Distanzen 55

Tab. 12 Genetische Unterschiede zwischen Populationen von *Munida flinti*, erhalten durch die Methode des paarweise Vergleichs 57

Tab. 13 Genetische Unterschiede zwischen Populationen von *Agononida longipes*, erhalten durch die Methode des paarweisen Vergleichs 58

Tab. 14 Genetische Unterschiede zwischen Populationen von *Munidopsis riveroi*, erhalten durch die Methode des paarweisen Vergleichs 59

Danksagung

Mein Dank gilt an erster Stelle, Herrn Prof. Dr. Bernd Werding, meinem Doktorvater. Durch sein persönliches Engagement wurde mir das Promotions-Studium an der Justus-Liebig-Universität Gießen ermöglicht. Besonders danke ich ihm für seine Geduld während der Doktorarbeit.

Ich danke außerdem Prof. Dr. Volkmar Wolters, Institutsdirektor des Instituts für Tierökologie und Spezielle Zoologie, Abteilung Tierökologie sowie den Mitgliedern seiner Arbeitsgruppe Dr. Klemens Ekschmitt für die besondere Unterstützung bei der statistischen Analyse, Frau Dr. Alexandra Hiller-Galvis für ihre Hilfe bei der molekularen Methode, Herrn Dr. Holger Kraus und M.Sc. Mateo López für ihre freundliche Unterstützung. Ich bedanke mich bei der technischen Mitarbeiterin Frau Birgit Wasmus für ihre Hilfe und besonders bei Herr Heinz Döring für seine Freundschaft, ich weiß seine Hilfe sehr zu schätzen. Bei Frau Dipl.-Biol. Stephanie Holzhauer möchte ich besonders für ihre sehr wichtige Unterstützung und für fachliche Diskussionen Danke sagen.

Prof. Dr. Dr. h.c. Wolfgang Friedt, Leiter des Instituts für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung und seiner wunderbaren Arbeitsgruppe, besonders Frau Dr. Ana Gloria Badani und Frau Dipl.-Biol. Katrin Humbroich danke für ihre Unterstützung. Ich bedanke mich herzlich für die Hilfe im Labor und die sehr freundliche Atmosphäre bei den technische Assistentinnen Liane Renno, Annette Plank und Petra Degen und besonders bei dem technischen Mitarbeiter Stavros Tzigos.

Cap. Nav. Francisco Arias Isaza, Leiter des „Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andreis INVEMAR“, besonders den Mitgliedern speziell denen des Museo de Historia Natural Marina de Colombia und der Grupo de Taxonomía, Sistemática y Ecología Marina. Die verschiedenen Phasen des Projekts *INVEMAR-Macrofauna* ermöglichten die Probennahme an der gesamten karibische Küste Kolumbiens. Die Arbeit in Kolumbien wurde finanziell unterstützt durch COLCIENCIAS mittels der Projekte Cod. 2105-13-079-97, 210509-10401 und 2105-09-11248.

Dr. Annie Machordom, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Spanien, danke ich herzlich für wichtige Erklärungen. Sie war immer eine wertvolle

Diskussionspartnerin. Allen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des Museums, die mich im Laufe dieser Arbeit unterstützt haben, danke ich sehr, außerdem Dr. Enrique Macpherson, Centro de Estudios Avanzados de Blanes, Spanien.

Bei Prof. Dr. Néstor Hernando Campos, Universidad Nacional de Colombia, möchte ich mich besonders für die Unterstützung bei den Untersuchungen der Krebstiere bedanken.

Dr. Rafael Lemaitre (National Museum of Natural History, Smithsonian Institution), Dr. Ardis Johnston (Museum of Comparative Zoology), Michael Hendrickx (Universidad Autónoma de Méjico) und Michael Türkay (Forschungsinstitut Senckenberg) danke ich für das Museumsmaterial und ihre Hilfe.

Frau Dr. Marie-Luise Schnetter danke ich herzlich für ihre Geduld bei der Korrektur der deutschen Sprache.

Dem “Programme Alßan, European Union Programme of High Level Scholarships for Latin America, identification number E03D23428CO” und dem „Financial support of the European Commission’s Research Infrastructure Action via the SYNTHESYS Project at the Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), España”, danke ich für die Finanzierung meiner Promotion und der Laborarbeit.

Bei meinen Freunden Dipl. Biol. Melina Rodríguez, Dipl.-Biol. Juan Pablo Patrón, Dipl. Monica Cano, Ing. Carlos Cárdenas, Martha Santiago, Herrn Dr. Alvaro Bernal und seiner Familie bedanke ich mich für ihre unermüdliche Ermutigung.

Meiner Mutter Margarita Tobón und meinem Bruder Andrés Bermúdez gilt mein Dank für ihre tatkräftige Unterstützung während der Durchführung meiner Promotion. Ich danke auch vielmals der Familie González-Tobón.

Meinem Lebensgefährten M.Sc. Gabriel Navas danke ich herzlich dafür, dass er für mich da ist.

Zusammenfassung

In den Jahren 1998 und 2000 wurde im Rahmen der Expeditionen „INVEMAR-Macrofauna I und II“ des INVEMAR die Bodenfauna der gesamten karibischen Küste Kolumbiens bis zu einer Tiefe von 500 m erfasst. Während der Expedition „INVEMAR-Macrofauna I“ wurden Individuen von 103 Decapodenarten gesammelt. Die Analyse der räumliche Verteilung ergab, dass die Decapodengemeinschaften zwei Hauptgruppen unterscheiden lassen, wobei die eine Gruppe die Proben aus 300 m Tiefe vereinigt und die zweite Gruppe die Proben aus 500 m Tiefe. Innerhalb dieser zwei Hauptgruppen lassen sich die Proben in zwei Untergruppen unterteilen. Diese Untergruppen vereinigen zum einen die Proben aus dem mittleren und dem nordöstlichen Küstenabschnitt, die zweite Untergruppe vereinigt alle Proben aus dem südwestlichen Küstenabschnitt. Die Beobachtung der Faunenunterschiede in den Küstenökosystemen und die Existenz von Ausbreitungsbarrieren, sowie in Voruntersuchungen festgestellte morphologische Variationen zwischen Populationen aus verschiedenen Bereichen des Kontinentalsockels warfen die Frage auf, inwieweit die Tiefenfauna des Kontinentalsockels durch ökologische Barrieren beeinflusst wird und inwieweit sich die in den oberen Küstenbereichen feststellbaren Barrieren auf die Struktur und den Zusammenhang der Tiefenpopulationen auswirken.

In der vorliegende Arbeit werden unterschiedliche Populationen darauf hin untersucht, inwieweit sie genetisch voneinander isoliert sind. Um dieses Ziel zu erreichen, wurde der Grad der morphologischen und genetischen Ähnlichkeit der Individuen von drei Arten der Galatheidae, *Munida flinti* Benedict, 1902, *Agononida longipes* (Milne-Edwards, 1880) und *Munidopsis riveroi* Chace, 1939, verglichen. Die Individuen jeder Art wurden auf der Basis ihrer Präsenz innerhalb der Ökoregionen verschiedenen Populationen zugeordnet. Bei *M. flinti* wurden fünf Populationen ausgewählt: PALOMINO (24 Individuen), TAYRONA (18 Individuen), MAGDALENA (20 Individuen), ARCHIPIELAGOS (19 Individuen) und DARIEN (12 Individuen). Bei *A. longipes* ebenfalls fünf Populationen: GUAJIRA (27 Individuen), PALOMINO

(18 Individuen), TAYRONA (16 Individuen), MAGDALENA (13 Individuen) und DARIEN (19 Individuen). Im Fall von *M. riveoi* wurden diejenigen drei Populationen ausgewählt, bei denen die Voruntersuchungen erkennbare Unterschiede gezeigt hatten: GUAJIRA (26 Individuen), MAGDALENA (4 Individuen) und ARCHIPIELAGOS (32 Individuen).

Die morphologische Analyse beruht auf der Vermessung von Distanzen zwischen Strukturen des Carapax und der Extremitäten und wurde für *Munida flinti* und *Agononida longipes* in einer früheren Arbeit durchgeführt und für *Munidopsis riveroi* hier vervollständigt. Für die morphometrische Bearbeitung wurde mittels 16 anatomischer Punkte auf dem Sternum (landmarks) jedes Tieres eine geometrisch - morphometrische Analyse durchgeführt und damit die Populationsstruktur untersucht. Zusätzlich wurden in einer molekularen Untersuchung AFLP-Marker verwendet.

Die Ergebnisse zeigen für jede Art unterschiedliche Populationsmuster, wobei ein Zusammenhang zwischen der Trennung der Populationen und den jeweiligen ozeanographischen Bedingungen in jeder Tiefe erkannt werden kann.

Munida flinti befindet sich in 150 m Tiefe, sie zeigt keinen Sexualdimorphismus und nur geringe morphometrisch erkennbare Veränderung der Sternums zwischen den Populationen. Dagegen ergibt sich eine deutliche Trennung der Populationen auf Basis der morphologischen Variabeln. Die Populationen weisen Unterschiede bezüglich der Breite des Carapax, der Länge der Gastrikal- und Kardiakalregionen, der Größe der Abdominaltergiten, der Größe der Augen und des Basalglieds der Antennula auf. Die genetische Analyse ergibt ein mosaikartiges Muster innerhalb der Art ohne eine klare Reihenfolge der geographischen Regionen, wobei sich allerdings die Populationen von TAYRONA und ARCHIPIELAGOS von den restlichen Gebieten unterscheiden. Außerdem zeigen diese beiden Ökoregionen eine hohe genetische Diversität.

Die verglichenen Populationen von *Agononida longipes* stammen aus 300 m Tiefe. Sie weisen sowohl nach den Ergebnissen der geometrischen

Morphometrie als auch nach der genetischen Struktur Unterschiede zwischen den Populationen auf. Die morphometrischen „landmarks“ Methode zeigt für *A. longipes* ein Einfluss des Geschlechts auf die Form des Sternums. Der Vergleich der Körperproportionen zeigte ebenfalls einen deutlichen Sexualdimorphismus. Auf der Basis der Größe der Uropoden, die Länge der Kardiakalregion des Carapax, die Länge der dritten Maxillipeden und die Größe der Augen erweisen sich GUAJIRA und DARIEN als die am besten differenzierten Populationen. Die molekulare Analyse ergibt klare Unterschiede zwischen den Populationen, wobei TAYRONA die höchste genetische Diversität aufweist.

Muniopsis riveroi lebt in 500 m Tiefe. Auf Grund der geometrischen Morphometrie und der AFLP Methoden zeigt sich eine ausgeprägte Homogenität zwischen den Populationen. Bei *M. riveroi* wird ein deutlicher Sexualdimorphismus, aber nur geringe morphometrische Veränderung des Sternums zwischen den Populationen gefunden. Dagegen weisen die morphologischen Variabeln geringfügige Unterschiede zwischen den Populationen auf. Die morphologische Unterschiede begründen sich in der Breite der Epibranchialregion, der Länge des Rostrums, der Länge des Basalglieds der Antennula und der Länge des Merus des zweiten Paraeopoden. Dieser Befund weist auf einen möglichen Einfluss der Unweltbedingungen auf den Phänotyp hin.

Bei dieser Studie konnte keine klare Beziehung zwischen den geographischen Entfernungen und den genetischen Distanzen beobachtet werden. Dieser Befund wird dahingehend interpretiert, dass die Differenzierungen zwischen Populationen mehr durch unterschiedliche Strömungsmuster, durch unterschiedliche Temperaturen und die Salinität beeinflusst werden als durch die geographische Distanz zwischen den Populationen.

1. Einleitung

Die Anzahl der Populationsuntersuchungen an marinen Tierarten stieg wegen der Bedeutung, die dem Wissen über die lokalen und regionalen Artbestände beigemessen wird, in den letzten Jahren an. Der Zustand der Populationen bestimmt ihre Produktivität und schließlich das Überleben der Arten. Die Mehrzahl der Populationsanalysen im marinen Bereich dient vor allem der Erhaltung der Fischereiressourcen (Estrella & Cadrin, 1995; López & Pfister, 2001). In den letzten Jahrzehnten wurden solche Studien jedoch zunehmend als Grundlage für den Schutz und die Erhaltung der Populationen und für das Umweltmonitoring verwendet (Nadig et al., 1998; Melville & Burchett, 2002; Ross et al., 2002) sowie zur Erfassung von Ausbreitungsmechanismen invasiver und eingeschleppter Arten herangezogen (Roughgarden et al., 1988; Botsford et al., 2001; Palumbi, 2003).

Wegen der Wirkungen unterschiedlicher Umweltfaktoren können die Populationsmuster bei Meerestieren komplexe Ursachen haben. Im marinen Bereich gibt die Dynamik und Dimension der Wassermassen den unterschiedlichen Stadien der Tierarten, Eiern, Larven und Adulten, viele Möglichkeiten der Ausbreitung in horizontaler und vertikaler Richtung. Trotz dieser vielfältigen Verbindungswege innerhalb des Verbreitungsgebietes der Arten ist die Aufteilung der Arten in Populationen bzw. Subpopulationen bei Meerestieren ein wohlbekanntes Phänomen.

Im Allgemeine verbreiten sich benthische marine Wirbellose durch die Larvalstadien. Danach folgen juvenile und adulte benthontische Phasen mit geringer Ausbreitungsmöglichkeit (Thorson, 1950; Eckman, 1996). Dieser Entwicklungsgang erlaubt es den Arten, sich weit zu verbreiten und sich an Orten mit weniger Konkurrenz anzusiedeln.

Die marinen Wirbellosen zeigen viele Strategien, um die Ausbreitung der Larven zu garantieren und gleichzeitig das Überleben der Larven zu erhöhen. Zum Beispiel können Larven durch die Verkürzung der Larvalphase an Orten siedeln, welche nahe an der Parental-Population gelegen sind und

ähnlich Lebensbedingungen bieten. Einige Larven von Wirbellosen können auch die Entwicklung in der planktontischen Phase und somit der Ausbreitung verlängern und sich erst in einem fortgeschrittenen Entwicklungsstadium ansiedeln. Jede dieser Strategien hat unterschiedliche Auswirkungen: eine verkürzte Larvalphase kann zu intraspezifischer Konkurrenz führen, wogegen eine Phasenverlängerung die Larven weit von dem Ort optimaler Lebensbedingungen wegführen kann. Außerdem erhöht sich dann Sterblichkeit der Larven auf Grund von physiologischem Stress, Prädation, Krankheiten und Parasitismus. Die Larven einiger Wirbelloser können die Ansiedlungsorte an denen die spätere Entwicklung zum Adultstadium abläuft durch physiologische Mechanismen auswählen (Woodin, 1986, 1991; Shanks et al., 2003). Durch unterschiedliche lokale Gegebenheiten ergibt sich, dass verschiedene Teilpopulationen (Subpopulationen) der gleichen Art entstehen, die untereinander einen eingeschränkten Genaustausch haben. Dieses komplexe Szenarium führt zu besonderen Populationsmustern für jede Art.

Wenn es in einem Gebiet mehrere Subpopulationen der gleichen Art gibt, die miteinander in eingeschränktem Austausch stehen, kann sich eine Metapopulation herausbilden. Unter einer Metapopulation versteht man die Gesamtheit der Subpopulationen einer Art in einem bestimmten Verbreitungsgebiet. In der Literatur werden vier Metapopulationsmodelle diskutiert und angewendet: Das Festland-Inselmodell (MacArthur & Wilson, 1967), das Trittstein-Modell (Stepping-Stone-Model) (Kimura, 1953), das Insel-Archipel-Modell (Forman, 1995) und das Modell ephemerer Habitatinseln (Wilson, 1992). In Populationsstudien an marinen Organismen wird normalerweise das Festland-Inselmodell verwendet, um das gefundene Muster zu erklären. Das Festland-Inselmodell postuliert, dass von einer großen Population Individuen zu kleinen Habitatinseln wandern. In diesem Modell hat die Entfernung zwischen Populationen einen großen Einfluss auf die Populationsstruktur. Je weiter Populationen voneinander entfernt sind, desto stärker ist die genetische Differenzierung (Wright, 1931; Palumbi, 2003).

In einigen Fälle kann die Populationsisolierung durch geographische Distanz und das Festland-Inselmodell die Populationsstruktur nicht erklären. Ein Beispiel ist die Schwarze Koralle *Antipathes fiordensis,* eine endemische Art aus dem Südwesten Neuseelands*.* Die Larven besitzen keine Schwebefortsätze, eine kurze Larvalphase und eine geringe Mobilität. Somit kann man eine Isolierung durch Distanz vermuten. Trotzdem gibt es keinen Hinweis für einen Einfluss der geographischen Distanz auf die Populationsstruktur (Miller, 1997a). Indessen gibt es andere Arten mit einem großen Ausbreitungspotential, die aber eine ausgeprägten Populations-struktur aufweisen, z.B. die Seespinnen *Inachus dorsettensis* und *Hyas coarctatus* (Weber et al., 2000).

Durch das artspezifische Fortpflanzungsverhalten prägt sich somit ein jeweils eigenes Populationsmuster innerhalb des Verbreitungsgebietes aus. Die Populationsmuster von Meerestieren entstehen durch die Anwesenheit von geografischen, biologischen oder ökologischen Barrieren, die vor allem die Überlebensfähigkeit und den Zusammenhalt der Larven beeinflussen. Außerdem spielen lokale Faktoren wie Temperatur, Salzgehalt, Strömung, Sauerstoffkonzentration und Lichtdurchlässigkeit eine entscheidende Rolle in der Populationshomogenität. Hiervon ist die Temperatur vielleicht der wichtigste Faktor für die Populationsstruktur in marinen Lebensräumen (Hedgecock et al., 1982; Rumrill, 1990; Palumbi, 1994; Creasey & Rogers, 1999; Fetzner & Crandall, 1999; Barki et al., 2000; Creasey et al., 2000; Riginos & Nachman, 2001; Douek et al., 2002; Baus et al., 2005). Die komplexen Kombinationen dieser Faktoren erzeugen unterschiedliche Strukturen in den Meerestierpopulationen. Die Temperatur beeinflusst den Phänotyp der Larven, sowie der juvenilen und adulten Stadien der Arten (Kunisch & Anger, 1984; Lárez et al., 2000; Barria et al., 2005; Cimmaruta et al., 2005). Außerdem kann sie den Entwicklungszyklus verändern (Christiansen & Anger, 1990; Giménez, 2006), die Nahrungsreserven der Larven beeinflussen (Boidron-Métarion, 1995; Hart & Strathmann, 1995; Torres et al., 2002; Phillips, 2006) und die Verbreitung der Kohorten erhöhen (Rivera & Mujica, 2004; Giménez, 2006). Unterschiedliche Temperaturen können bei den Arten die Fortpflanzungsmengen, die Reproduktionszeit, die

Häufigkeit der Eiproduktion pro Jahr sowie die Fruchtbarkeit innerhalb der Populationen beeinflussen (Haefner, 1981; Jablonski, 1986; Hartnoll et al., 1992; Russo et al., 1994; Cadrin, 1995, 2000; Silva & Russo, 2000; Kronenberger & Türkay, 2003; Hohenlohe, 2004). Insgesamt können solche Unterschiede in der Populationsdynamik eine Populationstrennung in den Ausbreitungsgebieten der Arten hervorrufen.

Veränderungen der Temperatur und der Salinität beeinflussen bei Decapoden die Eibiomasse, das Schlüpfen der Larven und die Metamorphose der Larve zum juvenilen Stadium. Es gibt Belege dafür, dass die Wirkung der Umweltbedingungen während der ersten Phase des Lebenszyklus latent bleibt. Danach kann sich der Effekt dieser Faktoren in der Morphologie der juvenilen Tiere oder im Zeitpunkt der Geschlechtsreife manifestieren (Giménez, 2006). Ein weiteres Beispiel für die Wirkung der Temperatur beobachtet man bei der Seespinne *Hyas araneus.* Bei hohen Temperaturen während der Embryogenese zeigt diese Art niedrige Entwicklungsraten und geringe Körpergrößen während der Metamorphose (Kunisch & Anger, 1984). Niedrige Temperatur dagegen vergrößert beim Taschenkrebs *Cancer magister* die Eibiomasse und verändert die Brutdauer und die Morphologie der Larven (Shirley et al., 1987). Eine Veränderung der Morphologie der Larven wurde auf Grund von unterschiedlichen Temperaturen auch bei der Krabbe *Acanthocyclus hassleri* beobachtet (Barria et al., 2005). Unterschiede von 5 °C verursachen Veränderungen in der Larvalmorphologie, der Anzahl der Larvalphasen und der Dauer der planktontischen Phase bei Arten der Galatheidae (Lebour, 1930; Boyd & Johnson, 1963; Fagetti & Campodonico, 1971; Gore, 1979; Christiansen & Anger, 1990). Die Wirkungen von niedrigem Salzgehalt zeigen sich bei verschiedenen Crustacea durch eine Verringerung der Biomasse während der Embryogenese und eine Beeinträchtigung der Biomasse der Larven (Giménez & Anger, 2003). Dies verringert das Überleben der Larven und die Individuendichte in den Regionen und kann die Populationstrennung der Arten beeinflussen.

Temperatur und Salzhalt sind im kolumbianischen karibischen Meer jahreszeitlich unterschiedlich, weshalb es denkbar ist, dass diese Faktoren

einen Einfluss auf die Populationsstrukturen der Meerestiere haben. Jahreszeitliche Unterschiede beobachtet man dort auch in der Richtung und der Geschwindigkeit der Meeresströmungen. Die vorherrschenden Oberflächenströmungen an der karibischen Küste Kolumbiens sind die Nordäquatorialströmung, die Karibische Strömung und der stationäre Wirbel Panama-Kolumbien (Abb. 1). Die Karibische Strömung entsteht hauptsächlich aus den warmen Wassern des atlantischen Südäquatorialstroms und Teilen des Nordäquatorialstroms. Sie passiert die Nordküste Südamerikas bei Venezuela und Kolumbien in Richtung Nordwesten bis zum Golf von Mexiko, dreht dann nordwärts durch die Yucatánstraße und weiter in Richtung Osten. Der stationäre Wirbel Panama-Kolumbien fließt an der karibischen Küste Panamas und Kolumbiens in west-östlicher Richtung. Er wird durch den Passatwind und durch südöstliche Winde beeinflusst.

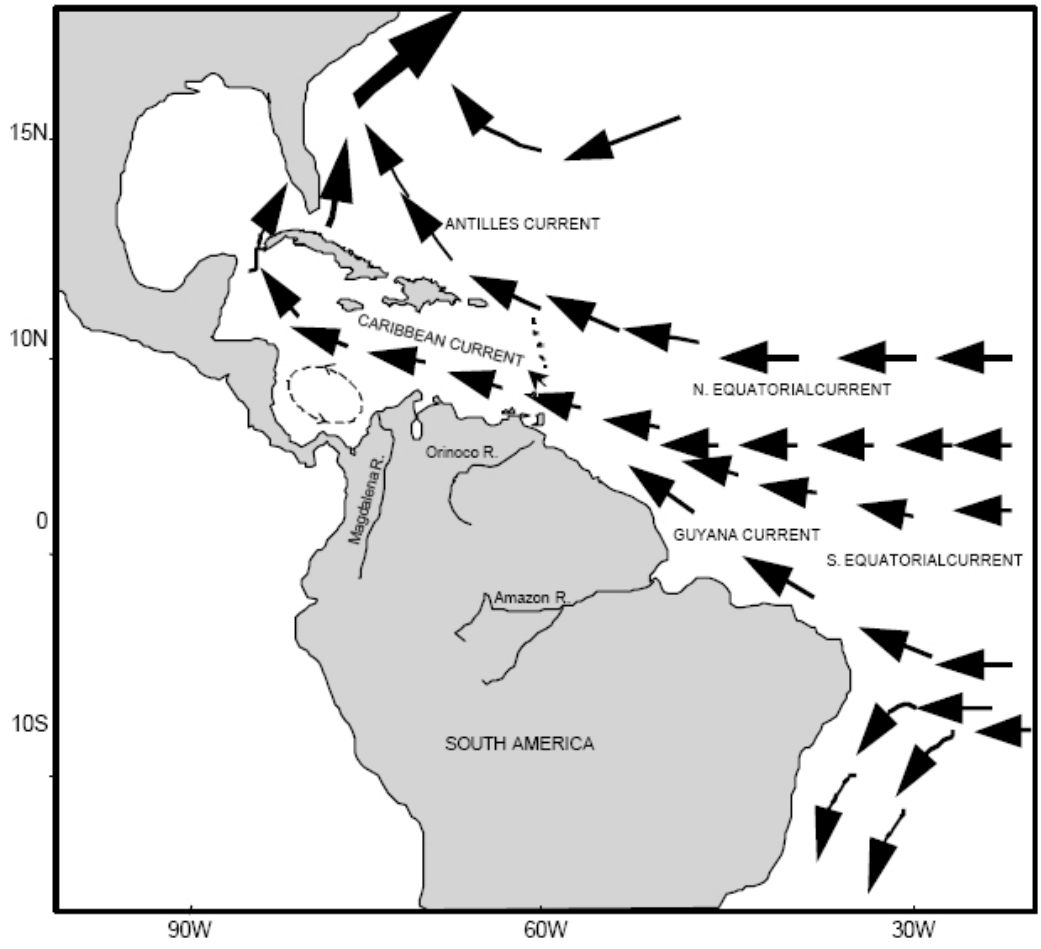

Abb. 1 Oberflächenströmungen des tropischen westlichen Atlantiks (Andrade-Amaya, 2000).

Aus der Dynamik der Meeresströmungen ergeben sich verschiedenartige Strömungsmuster. Dies erhöht die Habitatdiversität in der Region, und es bilden sich verschiedene Unterregionen aus. Diese sind voneinander getrennt und ihre Populationen weisen einen unterschiedlichen Grad der genetischen Verbindung auf (Cowen et al., 2006). Aufgrund der besonderen Strömungsbedingungen im Karibisches Meer wird vermutet, dass es eine Populationsisolierung in der südwestlichen Region des Karibischen Meeres gibt. Als Beispiel soll hier das Modell für Fische, das Cowen et al. (2006) erarbeitet haben, dargestellt werden. Diese Autoren entwickelten ein Modell aufgrund des Verhaltensmusters von Fischlarven, welches sie mit morphologischen und genetischen Daten in Beziehung brachten.

Die Ergebnisse zeigen in allen Fällen ein vergleichbares Muster. Die Analyse weist zwei Regionen mit einem relative hohen Genfluss innerhalb dieser Regionen aus. Die erste Region liegt vor den Bahamas, die zweite vor der karibischen Küste Nicaraguas. Außerdem zeigen sich zwei ökologische Barrieren: Eine liegt zwischen Puerto Rico und Aruba, die andere nördlich von Nicaragua (Abb. 2). Von den Larven außerhalb dieser beiden Gebiete verbleiben 57% in dem stationären Wirbel Panama-Kolumbien. Von den Larven aus dem Golf von Mexiko dagegen bleiben nur 9% in der Region.

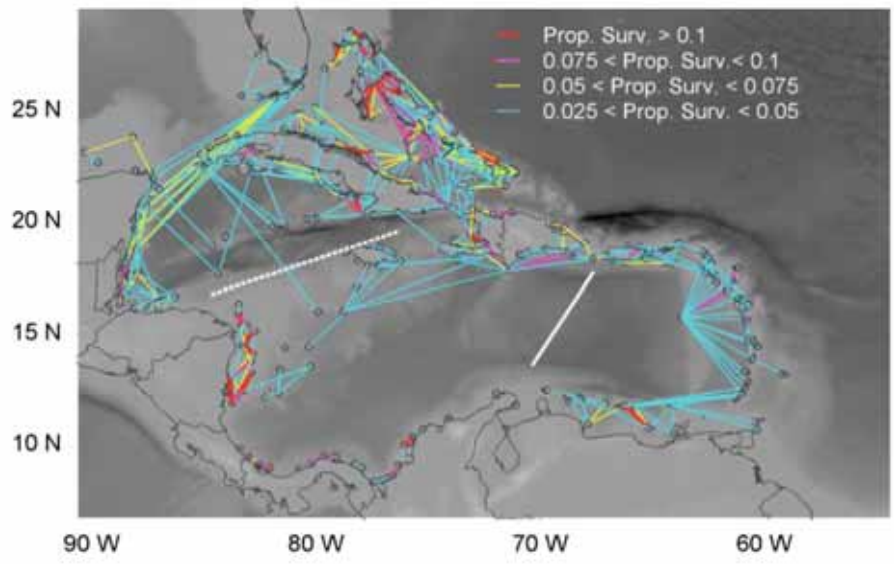

Abb. 2 Verbindungsmodell zwischen den Fischgemeinschaften an den Korallenriffen des Karibischen Meeres. Geographische Lage der zwei biogeographischen Barrieren: Die erste im südöstlichen Teil des Karibischen Meeres (weiße Linie). Die zweite vor der nördlichen Küste Nicaraguas (gepunktete Linie) (Cowen et al., 2006).

Wahrscheinlich gibt es auch an der karibischen Küste Kolumbiens eine Isolierung zwischen den Populationen, allerdings gibt es kaum Studien zur Populationsstruktur der benthontischen marinen Pflanz- und Tierarten (z.B. Sarver et al., 1998; Díaz & Garzón-Ferreira, 2001; Martínez & Acosta, 2005; Vidal et al., 2005; Duarte et al., 2006). Die Mehrzahl der Studien in der Region waren taxonomische Arbeiten. Zu den ersten Bestandsaufnahmen im Karibischen Meer trugen die Forschungsreisen ausländischer Expeditionen bei von denen die „*Argo*“ (1875), „*Chazalie*“ (1886), „*Velero* III“ (1939), „*Pillsbury*“ (1966-67) und „*Oregon“* (1969) zu nennen sind. In den sechziger Jahren begannen am Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras „*Jose Benito Vives de Andreis*“ (INVEMAR) systematische Bestandsaufnahmen der marinen Flora und Fauna, die sich weitgehend auf das obere Litoral beschränkten. Die Expeditionen „*INVEMAR-Macrofauna I* und *II*“ zwischen den Jahren 1998 und 2000 dehnte diese Bestandsaufnahmen auf tiefere Bereiche der gesamten Küste aus und erfasste die Bodenfauna bis zu einer Tiefe von 500 m. Sie wurden finanziell vom Umweltministerium Kolumbiens und von COLCIENCIAS unterstützt und fachlich vom Institut für Allgemeine und Spezielle Zoologie der Justus-Liebig-Universität Gießen, dem National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington und der Universidad Nacional de Colombia, Bogotá begleitet.

Während der Expedition „INVEMAR-Macrofauna I“ wurden Individuen von 103 Decapodenarten gesammelt (Campos et al., 2005). Die Analyse der räumliche Verteilung wurde anhand des Bray Curtis-Index eine taxonomische Klassifizierungsanalyse durchgeführt. Diese Analyse ergab, dass sich zwei Hauptgruppen unterscheiden lassen, wobei die eine Gruppe die Proben aus 300 m Tiefe vereinigt und die zweite Gruppe die Proben aus 500 m Tiefe. Innerhalb dieser zwei Hauptgruppen ließen sich die Proben darüber hinaus in zwei Untergruppen unterteilen. Die Verteilung dieser Untergruppen wurde ein korrelierte Breitengrad Muster gezeigt, wo einer Untergruppe finden sich die Proben aus dem mittleren und dem nordöstlichen Küstenabschnitt. Die zweite Untergruppe vereinigte alle Proben aus dem südwestlichen Küstenabschnitt (Abb. 3 A und B) (Bermúdez, 2000; Cruz, 2001).

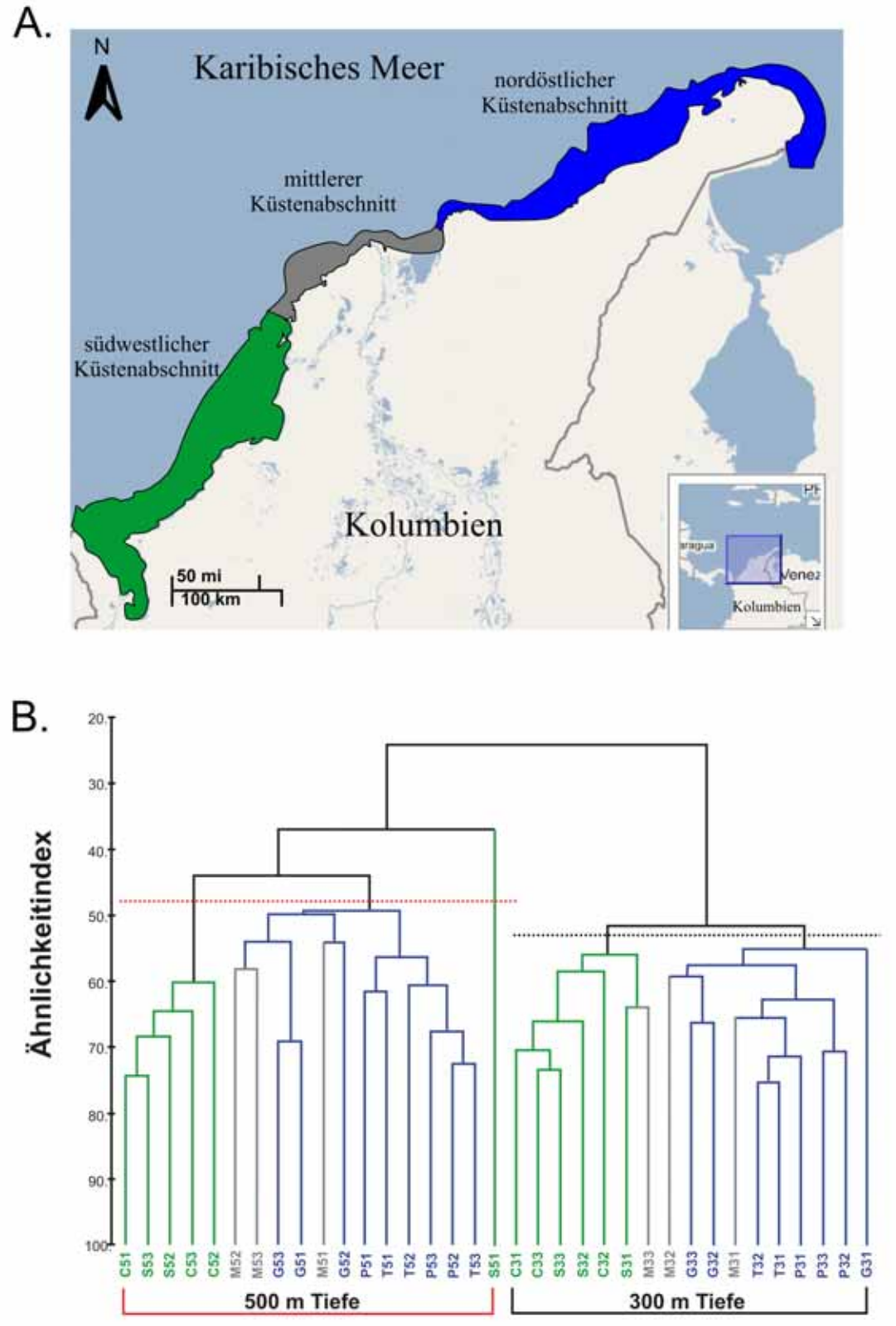

Abb. 3 A) Geographische Lage der karibischen Küste Kolumbiens und **B)** Ähnlichkeitsdendrogramm zwischen den Probenahmestellen von der Expedition „INVEMAR-Macrofauna I“, aufgrund des Bray-Curtis-Index von Krebstieren .

Es gibt verschiedene Methoden, um die Trennung der Populationen untersucht und der Anwesenheit von Barrieren bestätig. Beispielsweise könnten morfometrische, morphologische oder genetische Methoden benutz. Die morphologische Varianz der Individuen innerhalb von Populationen und zwischen Populationen ist durch die sogenannte Biometrie erforscht. Diese Disziplin beschäftigt sich mit der morphometrischen Distanz- und Winkelmessung an den Objekten. Die Daten können mit verschiedenen statistischen Methoden ausgewertet und so eine Darstellung des Formähnlichkeitsgrad der Populationen untereinander erzeugt werden. Im Bereich der Zoologie wurde in den letzten Jahrzehnten eine Methode für die Unterscheidung zwischen den Körperformen eines Organismus entwickelt: die sogenannte geometrische Morphometrie oder „Geometric morphometrics“ (Bookstein, 1990, 1991; Zelditch et al., 2004). Bei dieser Methode versucht man aus der Formenvielfalt der Individuen bestimmte Merkmale eines Organismus herauszufiltern, und dadurch eine Zuweisung zu bestimmten Gruppen abzuleiten. Für die geometrische Morphometrie Analyse werden verschiedene anatomische Punkte (sogenannten „Landmarks“) definiert. Aus den Punktkoordinaten jedes Individuums kann eine zentrale Punktverteilung berechnet werden. Dabei werden störende Faktoren wie Größe, Position und Orientierung ausgeglichen. Die Koordinaten jeder Punktewolke werden durch eine Hauptkomponenten-Analyse (PCA) oder eine Diskriminanz-Analyse ausgewertet und Individuen von bestimmten Populationen zugeordnet (eine detaillierte Beschreibung geben Zelditch et al., 2004).

Die morphologische Ergebnisse könnten durch molekulare Methoden bestätig. Dafür gibt es der AFLP-Methode (**A**mplified **F**ragment **L**ength **P**olymorphism). Die AFLP ist eine molekulare Technik, um einen genetischen „Fingerabdruck“ anzufertigen. Dazu wird die DNA durch zwei Restriktionsenzyme in Fragmente zerschnitten. Danach werden mit Hilfe zweier PCR einige Fragmente vervielfältigt („amplifiziert“) (Abb. 4). Durch Unterschiede in der Anzahl der Restriktions-Schnittstellen entstehen verschieden lange Fragmente, deren Muster auf einem Elektrophorese-Gel

zur Unterscheidung von Individuen und dabei auch zur Darstellung des Verwandtschaftsgrades genutzt werden kann (Vos et al., 1995).

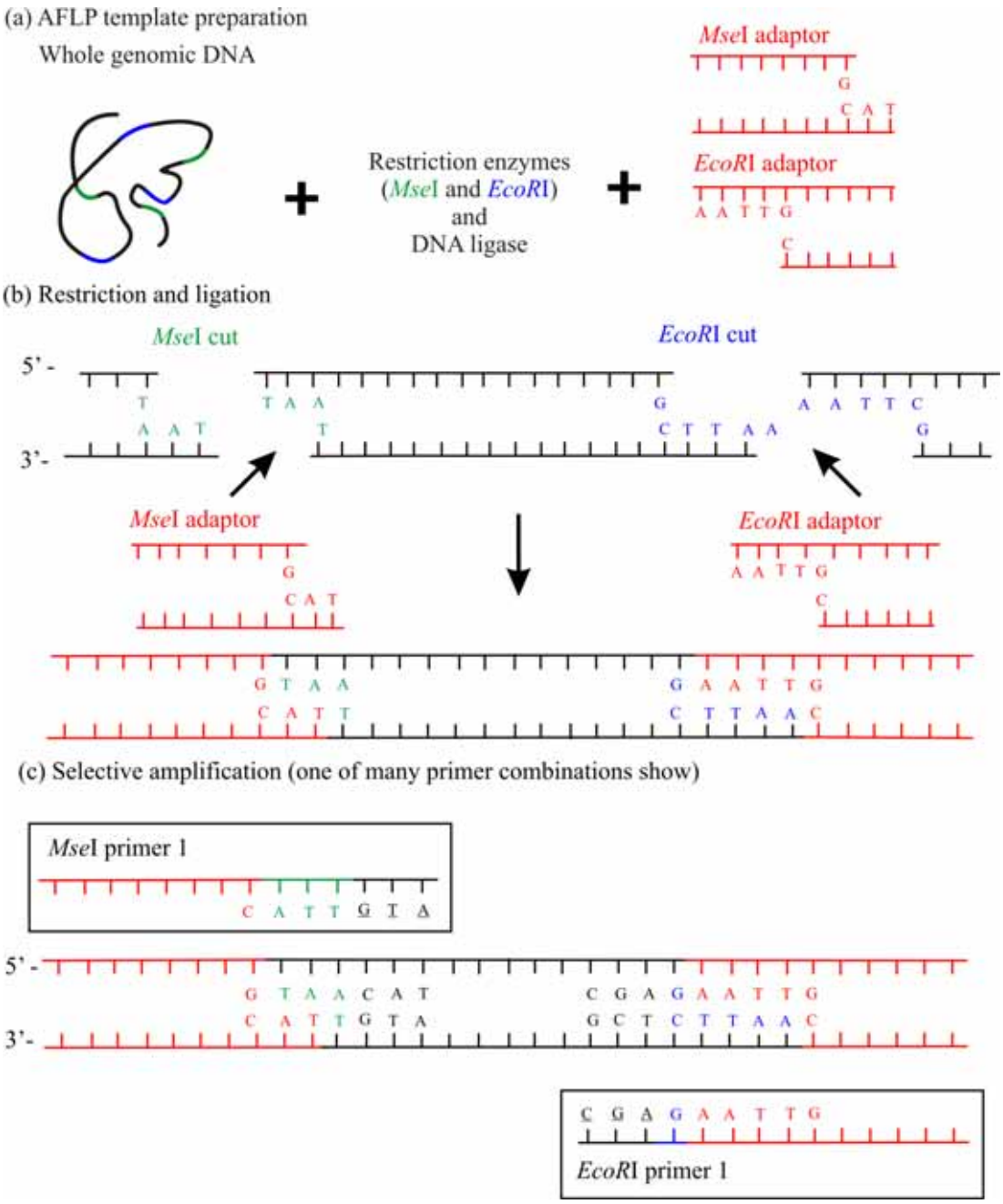

Abb. 4 Schema der AFLP Methode (nach Mueller & Wolfenbarger, 1999).

Durch den Vergleich der Muster aus den Fragmenten kann die genetische Diversität bestimmt werden. Das Muster kann für jedes Individuum zwei Fragmenttypen aufweisen: monomorphe und polymorphe Fragmente. Diese unterschiedlichen Fragmente werden wegen der Mutationen im

Restriktionssegment erzeugt. Die Mutationstypen (oder Sequenzvariationen), die die Länge der Fragmente verändern und ein einziges Muster für jedes Individuum entstehen lassen können, sind Einzelnukleotidpolymorphismen, Insertions und Deletionspolymorphismen und Multiplikationen.

Seit den 90er Jahren wurde die AFLP-Methode in genetischen Untersuchungen von Pflanzen, pflanzlichen Genvariationen, Pflanzenkrankheiten, Krankheitsresistenzen, Pflanzenschädlingen und Resistenzgenen verwendet (z.B. Travis et al., 1996; Han et al., 1999; Cardoso et al., 2000; Narváez R. et al., 2000; Mariette et al., 2001; Sawkins et al., 2001; Rivera-Ocasio et al., 2002; Juan et al., 2004; Nguyen et al., 2004; Odat, 2004; Odat et al., 2004; Bensch & Akesson, 2005). Neuerdings wird die AFLP-Methode auch für Populationsuntersuchungen bei Wirbellosen (z. B. Wilding et al., 2001; Darling et al., 2004; Baus et al., 2005), einschließlich der Krebstieren eingesetzt (z. B. Triantaphyllidis et al., 1997; Fetzner & Crandall, 1999; Sun et al., 1999; Lu et al., 2000; Ross et al., 2002; Gómez-Uchida et al., 2003). Außerdem wird sie für Populationsanalysen bei Wirbeltieren benutzt (z.B. Paetkau et al., 1998; Ogden & Thorpe, 2002; Whitehead et al., 2003; Bensch & Akesson, 2005) .

Anhand von AFLP-Markern wird eine genetische Kartierung durch die Lokalisierung von quantitativen Merkmalsloci (Quantitative Trait Loci, QTL) durchgeführt, die auch in Vaterschaftsuntersuchungen, in der phylogenetischen Systematik, in der Tier- und Pflanzenzüchtung und für die Biodiversitätsforschung eingesetzt werden kann (Mueller & Wolfenbarger, 1999). Die Mehrzahl dieser Studien bezieht sich auf Populationen unter kontrollierten Bedingungen im Gegensatz zu Untersuchungen der Populationen im natürlichen Raum.

Die Untersuchung mit AFLP-Markern ist einfacher und kostengünstiger als die mit Mikrosatelliten-Markern, die eine vergleichbare Trennschärfe bei Populationsuntersuchungen aufweist. Bei der AFLP-Methode können mit einer einzige Polymerase-Kettenreaktion (PCR) Hunderte von polymorphen Markern erzeugt werden. Diese sind besser reproduzierbar (Standardfehler von 0,6% zwischen verschiedenen Laboratorien) als die mit der RAPD-

Methode (Randomly Amplified Polymorphic DNA) gewonnenen (Mueller & Wolfenbarger, 1999). Somit ist sie eine gute Methode für die Populationsuntersuchung von Arten, für die es nur geringe molekulargenetische Vorkenntnisse gibt.

Allerdings ist es bei der AFLP-Methode nicht möglich, bei Individuen hetero- von homozygoten Loci zu unterscheiden, weil die entstehenden Fragmente zum dominanten Markertyp gehören (Mueller & Wolfenbarger, 1999; Mariette et al., 2002; Bensch & Akesson, 2005). Folglich können die Allelhäufigkeiten innerhalb von Populationen nicht direkt ermittelt werden. Als Alternative wird die Häufigkeit des rezessiven Allels („Nullallel“) unter der Annahme eines Hardy-Weinberg-Gleichgewichts abgeschätzt (Lynch & Milligan, 1994). Neuerdings wird auch eine Bayes'sche Approximation benutzt (Holsinger et al., 2002; Holsinger & Lewis, 2003; Holsinger & Wallace, 2004). Trotz des dominanten Markercharakters ist es dennoch möglich, die Zugehörigkeit jedes Individuums zu einer Population zu bestimmen (Campbell et al., 2003).

In der vorliegenden Arbeit soll nun untersucht werden, inwiefern sich die Erkenntnisse der Artenzusammensetzung auf genetische Populationsmuster und morphologische Merkmalsunterschiede zwischen Populationen übertragen lassen. Zudem soll der Zusammenhang zwischen den Lebensraum prägenden Umweltfaktoren und den Populationsstrukturen beleuchtet werden.

Insbesondere stellen sich folgende Fragen:

- Welche morphologischen und genetischen Populationsmuster können an der karibischen Küste Kolumbiens gefunden werden?
- Gibt es ökologische Barrieren zwischen den untersuchten Küstenabschnitten?
- Welchen Einfluss hat die geographische Distanz zwischen den Populationen auf deren genetische Isolierung?
- Gibt es eine Beziehung zwischen morphologischer und genetischer Verschiedenheit der Populationen?

Um diese Fragen zu beantworten, wurden drei Arten der Familie Galatheidae ausgewählt: *Munida flinti* Benedict, 1902, *Agononida longipes* (A. Milne-Edwards, 1880) und *Munidopsis riveroi* Chace, 1939. Diese Arten haben eine planktontische Larvalphase und bentontische juvenile und adulte Phasen. Die Arten haben eine weite Verbreitung an der karibischen Küste Kolumbiens und weisen einen großen Individuenreichtum auf. Außerdem haben sie symmetrische und feste Körper, was eine morphometrische Analyse der Körper erlaubt. Für *Munida flinti* und *Agononida longipes* wurde in einer vorherigen Arbeit eine morphometrische Analyse durchgeführt (Bermúdez, 2005) und hier für *Munidopsis riveroi* vervollständigt.

2. Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

2.1.1 Geomorphologie

Das Untersuchungsgebiet ist ca. 1 600 km lang und liegt auf dem Kontinentalsockel der karibischen Küste Kolumbiens zwischen Castilletes (11°50' N -71°18' W) bis Cabo Tiburón (08°42' N – 77°19' W) (Abb. 5).

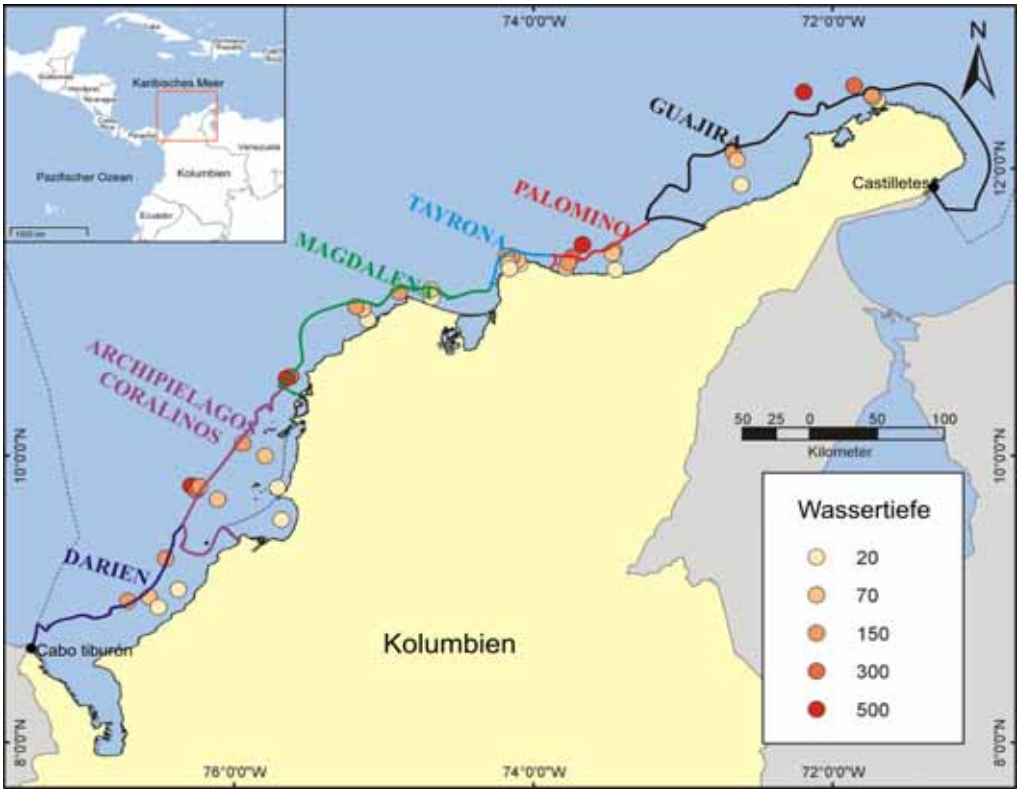

Abb. 5 Geographische Lage des Untersuchungsgebietes an der karibischen Küste Kolumbiens und Einteilung in Ökoregionen. Die Kreise markieren die Probenahmestellen. Die Karte wurde von der Abteilung "Geographische Informationssysteme" des INVEMAR erstellt.

Die Breite des Kontinentalsockels ist sehr unregelmäßig, sie reicht von weniger als 1 km vor dem Tayrona-Nationalpark bis zu 75 km vor dem Golfo de Morrosquillo. Auch der Kontinentalabhang ist heterogen: In der nördlichen Region Guajira ist der Untergrund sehr unregelmäßig. Südlich der Guajira bis Barranquilla weist er vier unterseeische Erhebungen: „Rancherí a", „Aguja", „Magdalena" und „Turipana" sowie 2 Täler auf: „Guajira" und „Taganga" auf. Westwärts der Erhebung „Turipana" ist der Kontinentalabhang homogen mit

wenigen Hügeln. Zwischen Cartagena und dem Golfo de Morrosquillo ist der Meeresboden wieder sehr hügelig. In der südlichen Region wird er wieder homogen mit einem allmählich abfallenden Abhang (Tabares et al., 1996).

2.1.2 Klima

Das Untersuchungsgebiet wird vom Passatwind und der Nord-Süd-Abweichung der Intertropischen Konvergenzzone (ITKZ) beeinflusst (HIMAT, 1985; Pujos et al., 1986). Die ITKZ schwankt mit den Jahreszeiten und beeinflusst dadurch das Klima und die Richtung, die Stärke und Bewegung der oberflächlichen Wasserströmungen in der Region. Durch dieses System entstehen zwei Jahreszeiten: die Trockenzeit von Dezember bis Mai und die Regenzeit von Juni bis November.

2.1.3 Ozeanographie

Das Karibische Meer vor der Küste Kolumbiens wird von der Karibischen Strömung und dem stationären Wirbel Panama-Kolumbien beeinflusst. In der Region befinden sich zwei Auftriebsgebiete, eins befindet sich vor der Küste der Guajira und das andere vor dem Tayrona-Nationalpark (Gordon, 1967; Bula-Meyer, 1977; Corredor, 1979; Carton & Chao, 1999; Andrade-Amaya et al., 2003). Das Untersuchungsgebiet weist verschiedene Wasserschichten auf. Die Schicht zwischen 50 und 200 m Tiefe wird jahreszeitlich durch den Passatwind beeinflusst und weist eine Temperatur von ca. 22 °C und einen Salzgehalt zwischen 34,5 und 36 auf (Abb. 6) (Giraldo, 1994; Schlitzer, 2004). Während der Regenzeit beeinflusst der stationäre Wirbel Panama-Kolumbien die nordöstlichen Regionen bis hin zur Guajira-Halbinsel. Während der Trockenzeit ist der Einfluss der Karibischen Strömung größer und drückt die Wassermassen in Richtung Südwesten (Pujos et al., 1986).

Unterhalb der Tiefe von 200 m tritt ein Schicht mit einem geringen Sauerstoffgehalt und einer Temperatur von 15 °C auf. In dieser Tiefe überwiegt im Südwesten der stationäre Wirbel Panama-Kolumbien, der sich zum Nordosten hin abschwächt (Abb. 7) (Mooers & Gao, 1996; Andrade-Amaya, 2000). Im Februar und August, wird das Meerwasser von Panama und dem Südwesten Kolumbiens in 380 m Tiefe relativ kalt und von niedriger

Salinität charakterisiert. An der nördlichen karibischen Küste Kolumbiens bis hin zum Cayman Graben und der Yucatanbecken dagegen finden sich hoch variable Temperaturen und Salinität (Sheng & Tang, 2003). Die Tiefen zwischen 400 m bis 600 m werden durch kälteres Wasser aus dem Nordatlantik geprägt, es weist eine Temperatur von ca. 8 °C und einen Sauerstoffgehalt von ca. 3 ml/L auf (Andrade-Amaya, 2000).

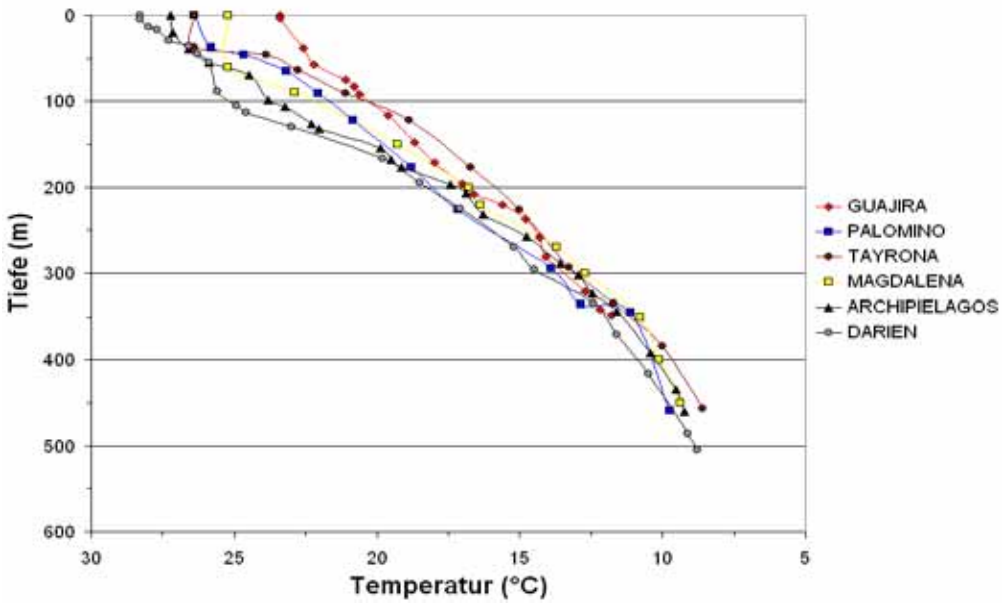

Abb. 6 Mittelwert der jährlichen der Temperaturen im Karibischen Meer Kolumbiens in unterschiedlicher Tiefe und in den verschieden ökologischen Regionen (Schlitzer, 2004).

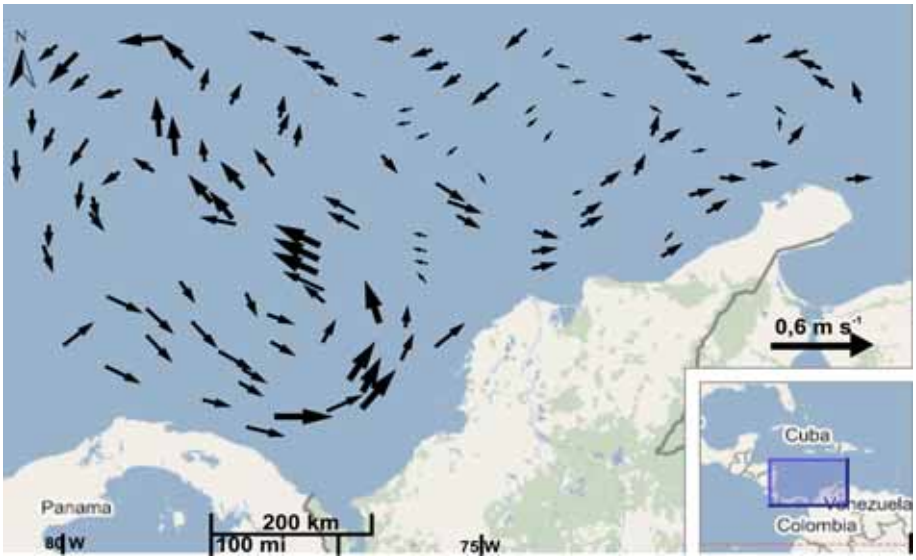

Abb. 7 Meeresströmungen im karibischen Meer Kolumbiens in 200 m Tiefe während der Trockenzeit (Andrade-Amaya, 2000)

2.1.4 Der Eintrag von Süßwasser in das karibische Meer von der Küste Kolumbiens

Die Monatsmitteltemperatur zeigt während der Monate Februar und August in den ersten 100 m Tiefe weniger Variabilität. Dagegen zeigt die Salinität in der durchmischten Oberflächenschicht relative große horizontale Schwankungen. Diese Variation wird durch den Eintrag von Süßwasser, besonders vom Río Magdalena beeinflusst. Unter 100 m Tiefe bis 1 000 m weisen die Monatsmitteltemperatur und die Salinität relativ große horizontale Schwankungen auf (Sheng & Tang, 2003).

Der Río Magdalena ist der Hauptfluss Kolumbiens. Er fließt zwischen der Ost- und der Zentralkordillere durch das ganze Land und mündet nach rund 1 500 km im Norden bei Barranquilla ins Karibische Meer. Er hat eine Wasserführung von etwa 6 500 m^3/s und ist der Ursprung einer großen Süßwasserfahne in das Karibisches Meer (Abb. 8) (Rivera-Monroy et al., 2004). Diese Flusswasserfahne lässt sich über eine Länge von ca. 230 km und einer Fläche von 53 000 km^2 beobachten und reicht bis 4 000 m Tiefe (Ercilla et al., 2002). In der Mündungsregion des Río Magdalena liegt die Küstenlagune Ciénaga Grande de Santa Marta mit einer Wasserführung von ca. 167 m^3/s in der Boca de la Barra. Das Wasser des Río Magdalena wirkt in der Regenzeit (Abb. 9), wenn der Einfluss des Passats gering ist, bis in die nördliche Region der karibischen Küste Kolumbiens vor der Guajira-Halbinsel. Während der Trockenzeit drückt der Passatwind das Wasser des Flusses in Richtung Südwesten.

Die nächst größeren Flüsse in der Region sind der Río Atrato mit etwa 5 000 m^3/s und der Río Sinú mit etwa 342 m^3/s. Das Wasser des Río Atrato fließt an der Oberfläche, bedingt durch den stationären Wirbel Panama-Kolumbien mit einer Geschwindigkeit von weniger als 0,01 m/s von Süden nach Norden und wirkt sich in nordöstlicher Richtung bis zur Provinz Córdoba aus.

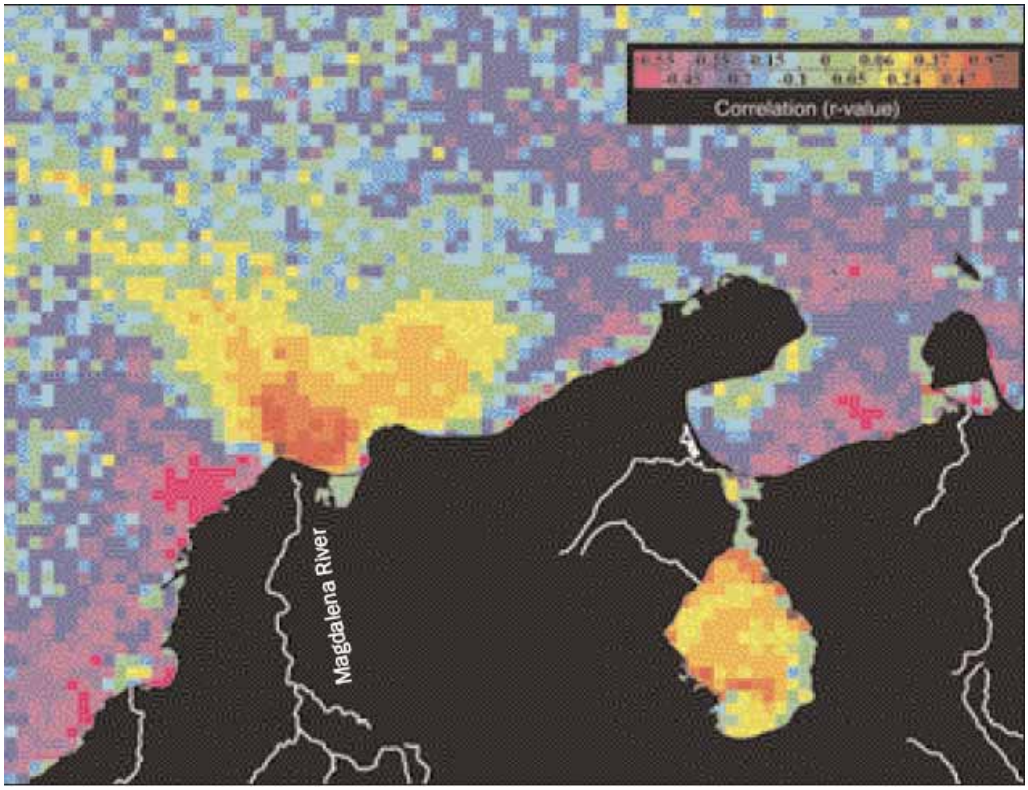

Abb. 8 Das langjährige Mittel der Wassertrübung durch den Rio Magdalena (11.1997 – 10.2002) zeigt die Hauptrichtungen der Sedimentfahne in nördlicher und östlicher Richtung (Rivera-Monroy et al., 2004)

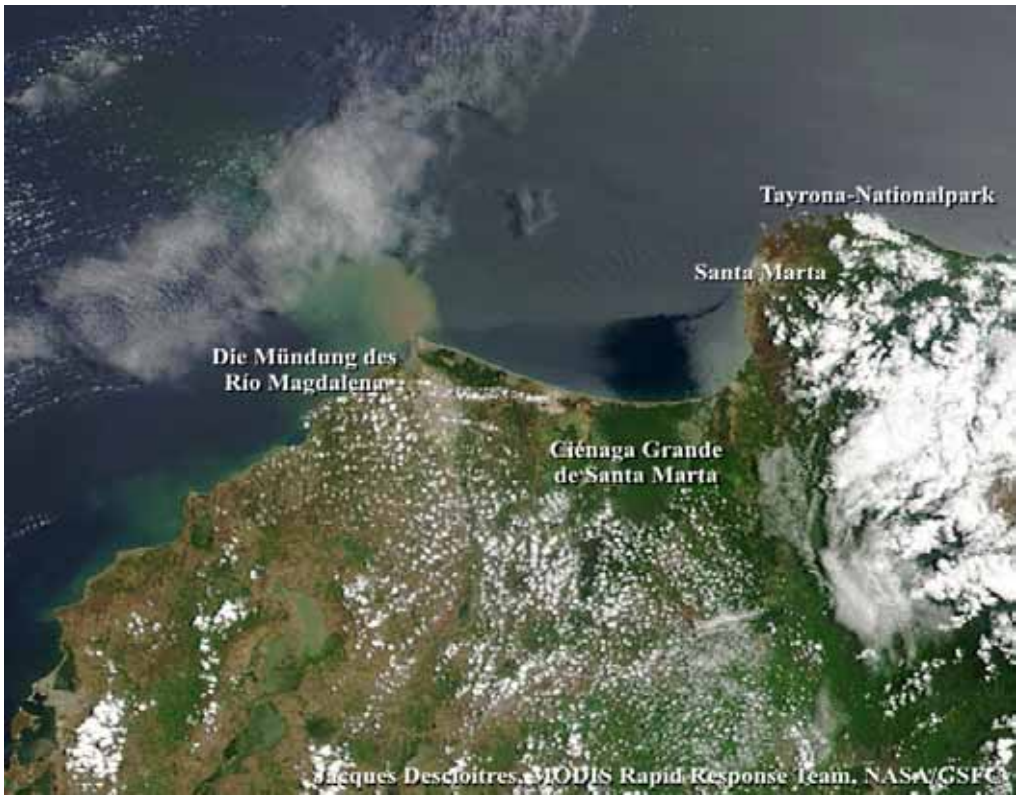

Abb. 9 Wassertrübung durch den Rio Magdalena während November 2004 (J. Descloitres, MODIS Rapid Response Team, NASA/GSFC. Visible Earth-NASA 2006)

2.1.5 Ökoregionen der karibischen Küste Kolumbiens

Die gesamte Küste wurde auf Grund von strukturellen Merkmalen und charakteristischen Ökosystemen in sechs verschiedene Ökoregionen unterteilt: GUAJIRA (GUA), PALOMINO (PAL), TAYRONA (TAY), MAGDALENA (MAG), ARCHIPIÉLAGOS CORALINOS (ARCO) und DARIÉN (DAR) (Abb. 5, Díaz & Gómez, 2000).

Die Ökoregion GUAJIRA ist durch einen ca. 40 km breiten Kontinentalsockel charakterisiert. Im oberen Litoral dominieren Seegraswiesen (Díaz & Garzón-Ferreira, 2001) und Gemeinschaften von Makroalgen. Während der Trockenzeit ist in der Region ein Auftriebsphänomen zu beobachten.

In PALOMINO münden einige kleine Flüsse ins Meer, das Wasser ist bewegt und relativ trübe, und das Litoral ist durch Sandstrände und kleinere Mangrovenvorkommen geprägt.

Die Ökoregion TAYRONA ist durch die „Sierra Nevada de Santa Marta“ geprägt. Der Kontinentalsockel ist besonders schmal und die Ausläufer des Gebirges bilden ein stark gegliedertes System von Buchten mit felsigen Steilküsten und davon umschlossenen Stränden. Hier findet man Korallenriffe am Rande des Kontinentalsockels (Díaz et al., 2000) und 200 m Tiefe (Reyes et al., 2005), Seegraswiesen und kleine Mangrovenformationen. Der größte Fluss dieses Gebietes ist der Río Piedras.

In MAGDALENA mündet der größte kolumbianische Fluss, der Río Magdalena ins Meer. Hier liegt auch die Lagune Ciénaga Grande de Santa Marta, das größte Naturschutzgebiet an der karibische Küste Kolumbiens.

Die Ökoregion ARCHIPIELAGOS CORALINOS ist durch ausgedehnte Sandstrände, Mangrovensümpfe und Korallenformationen am Rande des Kontinentalsockels charakterisiert. Hier ist das Meer trübe und relativ stürmisch.

Die Region DARIEN ist gekennzeichnet durch breite Strände auf einem breiten Kontinentalsockel und durch geringe Wasserbewegung. Hier münden die Flüsse Río Atrato, Río San Juan und Río Sinú ins Meer wodurch das Wasser in der Region relativ trüb ist. In den zugehörigen Flussdeltas bilden sich ausgedehnte Mangrovensysteme.

2.2 Anatomische Beschreibung der untersuchten Arten der Familie Galatheidae

Die untersuchten Arten *Munida flinti* Benedict, 1902, *Agononida longipes* (A. Milne-Edwards, 1880) und *Munidopsis riveroi* Chace, 1939 gehören zur Familie Galatheidae (Crustacea: Decapoda: Anomura). Wie die meisten Arten der Krebstiere spielen eine wichtige Rolle in den Nahrungsketten der Meere. Sie haben eine weite Verbreitung am kolumbianischen Kontinentalsockel und zeichnen sich durch einen großen Individuenreichtum und eine geringe Ausbreitungsmöglichkeit im Adultstadium aus. Deswegen sind sie für eine Untersuchung der Isolationsmechanismen an der karibischen Küste Kolumbiens besonders gut geeignet. In dem Untersuchungsgebiet wurden insgesamt 806 Individuen von *A. longipes*, 144 von *M. flinti* und 237 von *M. riveroi* gesammelt.

Die Arten der Galatheidae ähneln Krabben. Sie haben ein Carapax, der länger als breit ist, mit gut entwickeltem spitzem Rostrum, die Oberfläche weist meist Querriefen auf, die mit kurzen Borsten besetzt sind. Das Abdomen ist ventral eingekrümmt, aber nur selten fest unter den Cephalothorax geschlagen. Das Telson ist in mehrere Platten unterteilt. Das 1. Laufbein mit den Scheren ist stark verlängert und schlank (Abb. 10). Die 3. bis 5. Pleopoden sind bei Männchen und Weibchen unterschiedlich ausgebildet. Die Stielaugen sind lang und der Antennenschaft ist 4- oder 5-gliedrig.

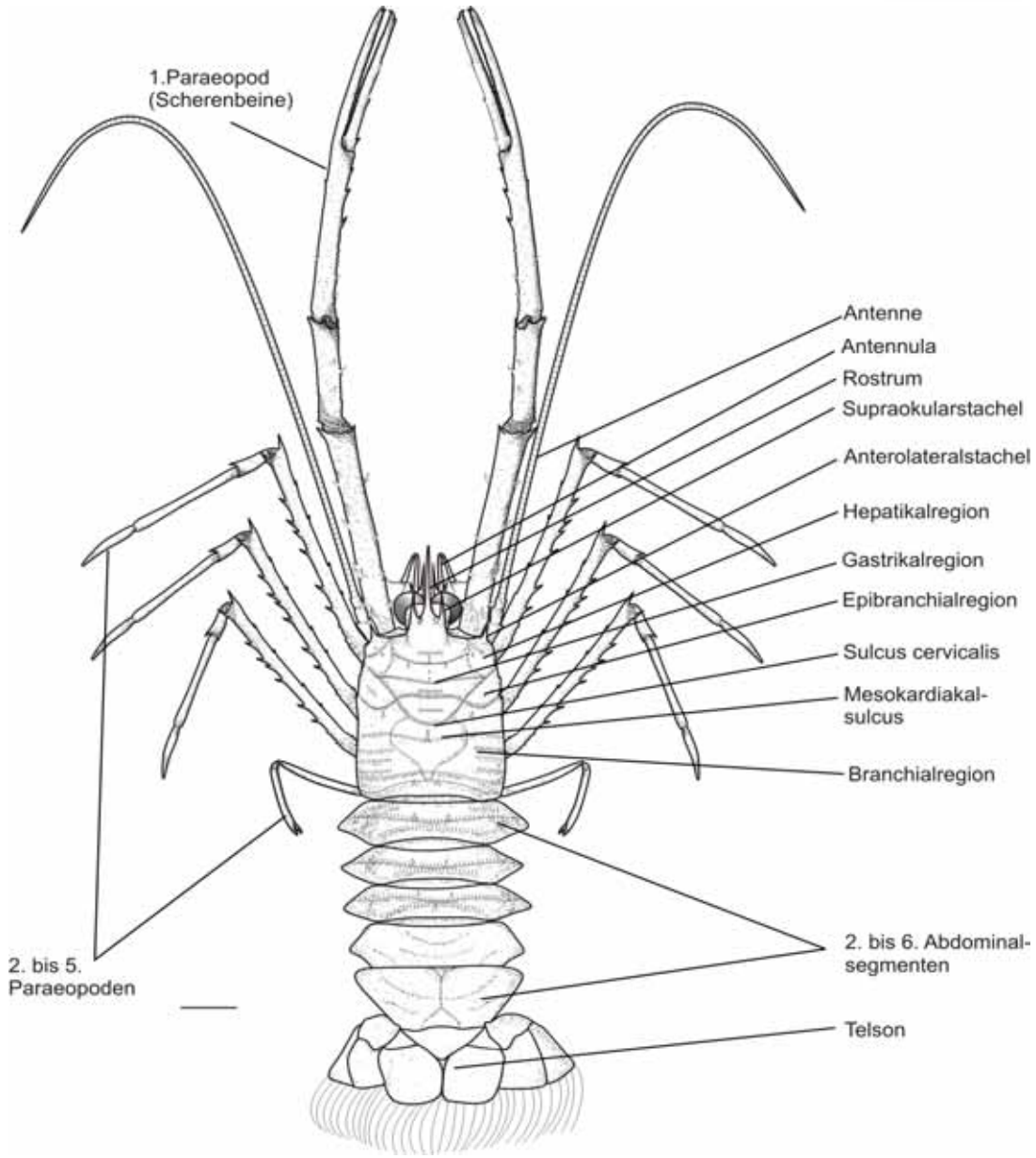

Abb. 10 Anatomie der Galatheidae. Abbildungsmaßstab 1 mm

2.2.1 *Munida flinti* Benedict, 1902

Beschreibung — Das Rostrum ist spitz und vorstehend. Die Supraokularstacheln sind parallel zueinander angeordnet. Sie reichen bis zum mittleren Teil des Auges. Die Seitenränder des Carapax sind konvex (Abb. 11). Sie haben 5 Stacheln, von welchen der Anterolateralstachel am deutlichsten ist. Die anderen Stacheln fließen zu einer Linie zusammen. Die Gastrikalregion hat ein Paar Gastrikal-, ein Paar Epigastrikal- und ein Paar Protogastrikalstacheln. Jede Hepatikalregion trägt einen Parahepatikalstachel an der Seite.

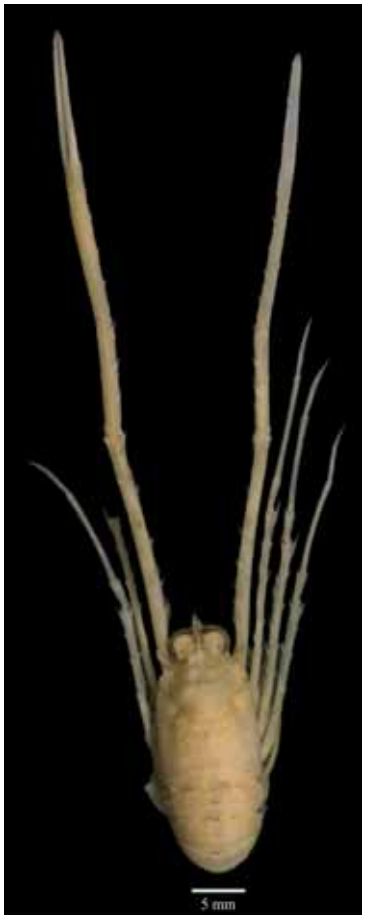

Abb. 11 *Munida flinti*. Dorsalansicht. Ein Männchen aus 150 m Tiefe.

Außerdem besitzen die Tiere einen Postcervikalstachel an jeder Seite des Carapax. Der Mesokardiakalsulcus zeigt einen deutlichen Stachel, und der Hinterrand trägt zwei Stacheln. Die Branchial- und Epibranchialregionen sind stachellos, wie auch die restliche Oberfläche des Carapax. Das Sternum trägt keine Stacheln. Meistens weisen die 2. und 3. Abdominaltergiten 6 bzw. 4 Stacheln am Vorderseitenrand auf. Der 4. Abdominaltergit zeigt zwei Zentralstacheln und einen Terminalstachel am Hinterrand. Die Augen sind größer als der Stiel. Das Basalglied der Antennula trägt zwei Stacheln, von welchen der Außerstachel kürzer ist als der Innenstachel. Der Außenrand zeigt zwei Stacheln. Das 1. Segment des Basalglieds der Antenne ist stachellos, das 2. Segment trägt an dem distalen Ende einen kleinen Außenstachel. Der 3. Maxilliped weist an dem Außenrand des Merus einen deutlichen Stachel auf. Der 1. Paraeopod ist länger als der Körper und wird weit vorgestreckt getragen. Der Dactylus ist kürzer als die Palma.

Die Oberfläche des Carapax und des Abdomens weist rote Querriefen mit kurzen Borsten auf, die bei frischen Tieren durch rote Linien markiert sind. Die Branchialregionen sind rötlicher als die restliche Oberfläche. Die

Geographische Verbreitung — *M. flinti* ist aus dem westlichen Atlantischen Ozean: vom Golf von Mexiko, der Antillen, Kolumbien, Surinam, Brasilien, Guyana und Uruguay, aus Tiefen zwischen 11 und 630 m bekannt (Takeda, 1983; Melo-Filho & Melo, 1992; Navas et al., 2003). *M. flinti* wurde im kolumbianische Karibik Meer aus 150 m Tiefe gesammelt.

Bemerkungen — Die Art steht morphologisch *Munida stimpsoni* A. Milne-Edwards 1880 nahe. Sie weist eine große Variabilität bezüglich der Breite des Carapax, der Stachelanzahl des Lateralrands und des Vorhandenseins der Protogastrikal- und Mesokardiakalstacheln auf (Melo-Filho & Melo, 1997).

2.2.2 *Agononida longipes* (A. Milne-Edwards, 1880)

Beschreibung — Das Rostrum ist spitz und vorstehend. Es ist kleiner als die Supraokularstacheln, erreicht aber den Distalrand der Augen. Der Carapax ist nur wenig länger als breit. Die Seitenränder des Carapax sind konvex. Die Gastrikalregion ist gewölbt (Abb. 12).

Die Epigastrikalregion weist 4 Stacheln auf, die gleichen Abstand von einander haben. Von diesen Stacheln sind die Zentralstacheln länger als Lateralstacheln. Die Zentralstacheln der Epigastrikalregion sitzen hinter den Supraokularstacheln. Der Lateralrand zeigt 6 Stacheln, von welchen der Anterolateralstachel der größte ist. Die anderen Stacheln stehen in einer Linie zusammen. Die Metagastrikalregion ist stachellos. Die Kardiakalregion trägt beiderseits 3 Stacheln. Der Mesokardiakalsulcus zeigt einen deutlichen Zentralstachel. Die Branchialregion trägt einige kleine Stacheln nahe der Kardiakalregion. Der Sulcus cervicalis ist gut ausgebildet. Der Hinterrand trägt ein Paar Zentralstacheln. Das Sternum ist stachellos. Die 2. bis 4. Abdominaltergiten tragen 4 Stacheln.

Abb. 12 *Agononida longipes*. Dorsalansicht. Ein Männchen aus 340 m Tiefe.

Die Augen sind größer als die Stiele. Das Basalglied der Antennula trägt zwei Stacheln, von welchen der Außenstachel länger als der Innenstachel ist. Das 3. Segment des Basalglieds der Antenne trägt einen Distolateralstachel. Der 3. Maxilliped weist an dem Außerrand des Merus einen deutlichen Stachel auf. Der 1. Paraeopod ist länger als der Körper und wird weit vorgestreckt getragen. Das Ischium ist stachellos. Der Merus zeigt 3 Stachelreihen, von welchen 2 lateral und 1 ventral sind. Der Innenrand des Carpus trägt 3 Stacheln. Die Palma ist 5 mal länger als breit. Der Dactylus ist kürzer als die Palma. Die 2. bis 4. Paraeopoden sind lang und schmal, länger als 1. Paraeopod. Carpus und Merus der Schreitbeine tragen 2 laterale Stachelreihen. Dactylus und Propodus sind stachellos. Die Paraeopoden tragen keinen Epipoditen. Die Oberfläche von Carapax und Abdomen ist bei frischen Tieren orangefarbig. Sie weist rotfarbige Querriefen auf, die Granulae und irisierend Borsten tragen. Die Oberfläche der Scherenbeine zeigt rot- und weißfarbige Streifen. Die Eier sind blau.

Geographische Verbreitung — *A. longipes* ist aus dem westlichen Atlantischen Ozean von Virginia und Florida bis nach Brasilien bekannt. Sie kommt im Golf von Mexiko, den Antillen, Kolumbien, Venezuela und Guyana zwischen 40 und 730 m Tiefe vor (Melo, 1999; Navas et al., 2003).

Bemerkungen — *A. longipes* lässt sich leicht von anderen Arten der Galatheidae aus dem westlichen Atlantischen Ozean unterscheiden, weil die Schreitbeine länger als die Scherenbeine sind. Außer bei juvenilen Tieren, ist das Rostrum kleiner als die Supraokularstacheln (Pequegnat & Pequegnat, 1970). Die Art zeigt eine große Variabilität bezüglich der Stachelanzahl des Carapax. Ursprünglich gehörte *A. longipes* zur Gattung *Munida*. Sie wurde von Navas et al. (2003) der Gattung *Agononida* zugeordnet, weil die Männchen wie es für *Agononida* charakteristisch ist, nur ein Paar Pleopoden am 2. Abdominalsegment tragen (Baba & Saint Laurent, 1995). Im Gegensatz dazu besitzen die Männchen von *Munida* zwei Paar Pleopoden, wobei sich ein Paar am 1. und das andere am 2. Abdominal-segment befindet.

2.2.3 *Munidopsis riveroi* Chace, 1939

Beschreibung — Das Rostrum ist sehr robust, breit und ist auf der Oberseite eingedellt. Der Lateralrand und die Oberfläche des Carapax tragen keine Stacheln. Die Carapaxregionen sind durch deutliche Erhebungen markiert (Abb. 13). Die Stirn trägt ein postanntenales Läppchen. Die Augen sind stachellos. Die Paraeopoden tragen keine Epipoditen. Die 2. bis 4. Abdominaltergiten zeigen zwei Querkiele, jeder mit einem stumpfen Zahn. Die Oberfläche des Carapax, des Abdomens und der Scherenbeine ist bei frischen Tieren rosafarbig. Die Erhebungen des Carapax sind dunkel-rosafarbig markiert. Die Schreitbeine und die Lateralränder des Carapax sind weiß.

Abb. 13 *Munidopsis riveroi*. Dorsalansicht. Ein Männchen des Sammelorts INV. 018 aus 448 m Tiefe.

Geographische Verbreitung — *M. riveroi* kommt in Honduras, Kolumbien, Venezuela und Dominika zwischen 260 und 683 m Tiefe vor (Pequegnat & Pequegnat, 1971; Navas et al., 2003).

Bemerkungen — Die Männchen von *M. riveroi* tragen eine Borstenlinie auf dem Lateralrand des Telsons, jedoch zeigen die Weibchen keine Borsten. Die Scherenbeine sind bei den Männchen größer als bei den Weibchen (Mayo, 1974).

2.3 Probenahme

Das Material, das für die vorliegende Untersuchung benutzt wurde, wurde während der Expeditionen INVEMAR-MACROFAUNA I – II in den Jahren 1998 und 2001 an der karibischen Küste Kolumbiens gesammelt.

Es wurden vor jede Ökoregion und in jeder Tiefe (20, 150, 300 und 500 m) drei Stationen definiert. Ingesamt wurden mit dem Schiff Ancón 170 Fänge mit einem Bodennetz von 9 x 1 m Öffnung und 35 mm Maschenweite durchgeführt. An jeder Station wurde das Netz 20 min über den Boden gezogen. Während der Expeditionen wurden 26 Krebsarten mit 2 087 Individuen aus der Überfamilie Galatheoidea gesammelt und in 99%igem Ethanol konserviert. Wobei waren die Arten *Munida flinti, Agononida longipes* und *Munidopsis riveroi* am häufigsten vertreten.

Bei *M. flinti* wurden fünf Populationen ausgewählt: PALOMINO (24 Individuen), TAYRONA (18 Individuen), MAGDALENA (20 Individuen), ARCHIPIELAGOS (19 Individuen) und DARIEN (12 Individuen). Bei *A. longipes* ebenfalls fünf Populationen: GUAJIRA (27 Individuen), PALOMINO (18 Individuen), TAYRONA (16 Individuen), MAGDALENA (13 Individuen) und DARIEN (19 Individuen). Im Fall von *M. riveoi* wurden diejenigen drei Populationen ausgewählt, bei denen die Voruntersuchungen erkennbare Unterschiede gezeigt hatten: GUAJIRA (26 Individuen), MAGDALENA (4 Individuen) und ARCHIPIELAGOS (32 Individuen) (Tab. 1).

Tab. 1 Anzahl der Individuen pro Population in der morphologische Analyse: GUAJIRA (GUA), PALOMINO (PAL), TAYRONA (TAY), MAGDALENA (MAG), ARCHIPIELAGOS (ARCO) und DARIEN (DAR).

Art	Anzahl der Tiere für die morphologische Analyse	Wassertiefe	Populationen					
			GUA	PAL	TAY	MAG	ARCO	DAR
Munida flinti	144	150 m		24	23	11	66	20
Agononida longipes	279	300 m	93	48		120		18
Munidopsis riveroi	62	500 m	26			4	32	

2.4 Morphologische Methode

Für *Munida flinti* und *Agononida longipes* wurde in einer früheren Arbeit eine geometrische Morphometrie-Analyse durchgeführt (Bermúdez, 2005). In der vorliegenden Arbeit wurde diese durch morphologische Untersuchungen an *Munidopsis riveroi* vervollständigt.

Die morphometrische Bearbeitung wurde mit Hilfe eines konventionellen Scaners eine digitale Aufnahme der Ventralseite jedes Individuums erstellt

(Reyes & Navas, 2000). Es wurde mittels 16 anatomischer Punkte (Abb. 14) auf dem Sternum jedes Tieres digital erfasst. Die Punktkoordinaten wurden mit Hilfe des Programms TPSDig Version 1,4 (Rohlf, 2004a) definier. Auf diese Weise erhalten die Relativverzerrungswerten bzw. „Relative Warpscores“ (Rohlf, 2004b), solchen wurden in eine Hauptkomponenten-Analyse mit dem Programm PAST Version 1.43 (Hammer et al., 2001) benutzt und damit die Populationsstruktur untersucht.

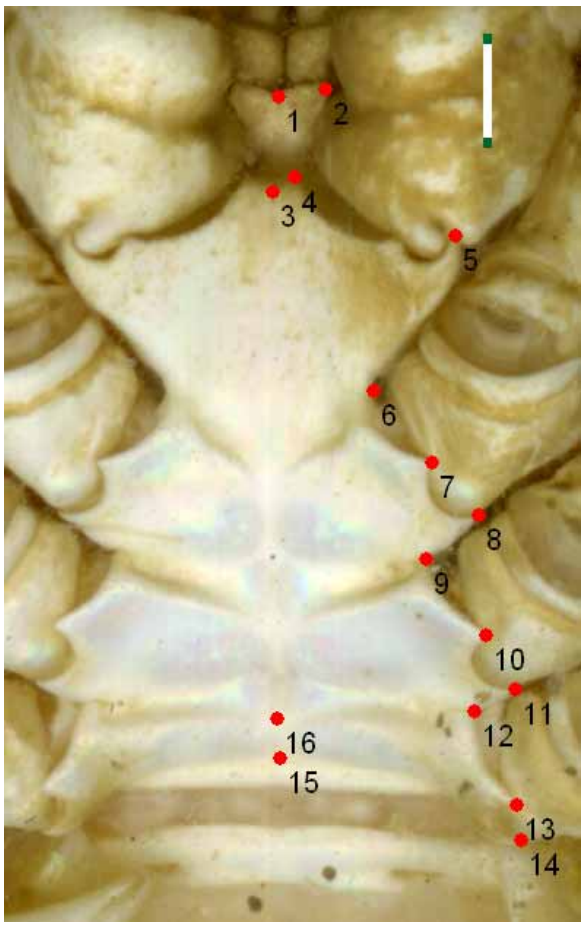

Abb. 14 „Landmarks“ auf dem Sternum eines Individuums von *Munidopsis riveroi*. Sternalplatte des Exemplars Nr. Mr5 (Männchen). Länge des Carapax 10.62 mm. Skala 1 mm.

Zusätzlich zu der Auswertung der anatomischen Punkte wurde bei jedem Exemplar weitere 37 morphometrische Variablen genommen (Abb. 15 und Tab. 2) , die über die Länge des Carapax standardisiert wurden. Auf Basis dieser Variablen wurden eine Hauptkomponenten- und eine Diskriminanten-Analyse durchgeführt, um mögliche Unterschiede zwischen den Populationen zu bestimmen, wobei das Programm STATISTICA Version 6 eingesetzt wurde (StatSoft, 1984-2002).

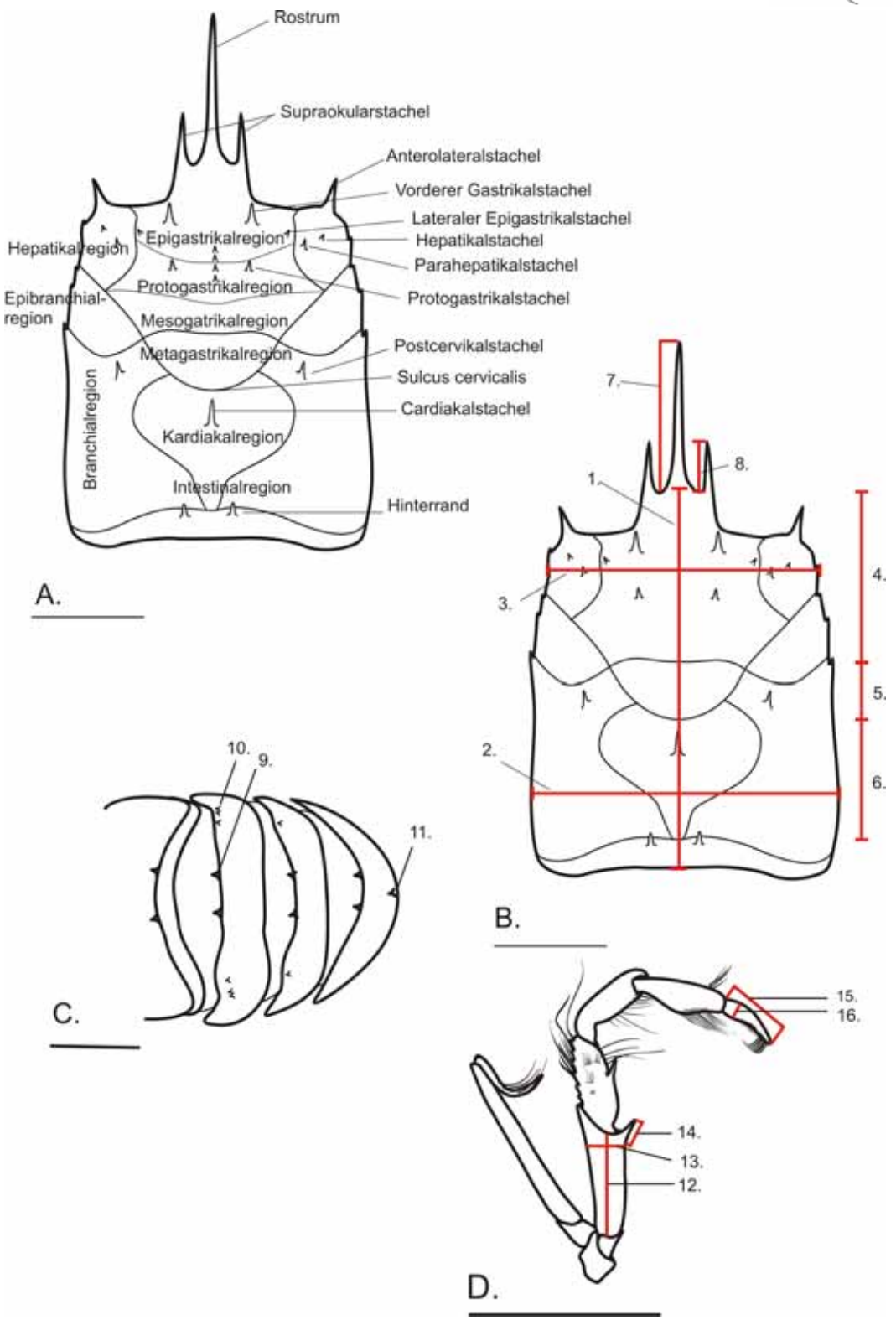

Abb. 15 Morphologische Strukturen. A. Stacheln und Regionen auf der Dorsalseite des Carapax der Galatheidae. B. Dorsalansicht des Carapax. 1: Länge des Caparax. 2: Breite des Carapax. 3: Breite des Carapax über der Epibranchialregion. 4: Länge der Gastrikalregion. 5: Länge der Metagastrikalregion. 6: Länge der Kardiakalregion. 7: Länge des Rostrums. 8: Länge der Supraokularstacheln. C. **Dorsalansicht des Abdomens** (nur 2. - 4. Abdominaltergiten). 9: Zentralstacheln. 10: Rechter Seitenstachel. 11: Terminaler Stachel am 4. Segment. **D. 3. Maxilliped.** 12: Länge des Ischium. 13: Breite des Ischium. 14: Länge des Ischiumstachels. 15: Länge des Dactylus. 16: Breite des Dactylus. Skala 5 mm. (Bermúdez, 2005).

Tab. 2 Liste der morphometrische Variablen

	Variablen
1	Länge des Carapax
2	Breite des Carapax
3	Breite des Carapax über der Epibranchialregion
4	Länge der Gastrikalregion
5	Länge der vorige Kardiakalregion
6	Länge der hintere Kardiakalregion
7	Länge des Rostrums
8	Länge der Supraokularstachel
9	Länge der 2. Abdominaltergite
10	Breite der 2. Abdominaltergite
11	Länge der 3. Abdominaltergite
12	Breite der 3. Abdominaltergite
13	Länge des Exopoden des Uropods
14	Breite des Exopoden des Uropods
15	Länge des Endopoden des Uropods
16	Breite des Endopoden des Uropods
17	Länge der Stielauge
18	Breite der Augen
19	Länge des Basalglieds der Antennula
20	Länge des 3. Antennularglieds
21	Länge der Außerstachel
22	Länge des 4. Antennenglieds
23	Länge des Ischium 3. Maxilliped
24	Breite des Ischium 3. Maxilliped
25	Länge der Ischiumstachels 3. Maxilliped
26	Länge des Dactylus 3. Maxilliped
27	Breite des Dactylus 3. Maxilliped
28	Länge die Schere
29	Breite die Schere
30	Länge des Merus der Scherebeine
31	Länge des Carpus der Scherebeine
32	Länge des Propodus der Scherebeine
33	Länge des Dactylus der Scherebeine
34	Länge des Merus 2. Paraeopode
35	Länge des Carpus 2. Paraeopode
36	Länge des Propodus 2. Paraeopode
37	Länge des Dactylus 2. Paraeopode

2.5 Molekular Methode

2.5.1 DNA-Extraktion

Insgesamt wurde DNA von 248 Individuen extrahiert, die die Arten *Munida flinti* (93 Individuen), *Agononida longipes* (93 Individuen) und *Munidopsis riveroi* (62 Individuen) repräsentierten (Tab. 3). Die Extraktion der DNA aus

Ethanolfixiertem Muskelgewebe des Abdomens der einzelnen Tiere erfolgte mit dem „ChargeSwitch® gDNA Mini Tissue Kit“ (INVITROGEN, 2005) unter Befolgung der dem Kit beiliegenden Instruktionen.

Tab. 3 Zugehörigkeit der genetisch analysierte Individuen zu Arten und Populationen: GUAJIRA (GUA), PALOMINO (PAL), TAYRONA (TAY), MAGDALENA (MAG), ARCHIPIELAGOS CORALINOS (ARCO) und DARIEN (DAR).

Art	Anzahl der gesammelten Tiere	Anzahl der für die AFLP Analyse benutzen Tiere	Wassertiefe	Populationen					
				GUA	PAL	TAY	MAG	ARCO	DAR
Munida flinti	535	93	150 m		24	18	20	19	12
Agononida longipes	982	93	300 m	27	18	16	13		19
Munidopsis riveroi	236	62	500 m	26			4	32	

Zur Erfolgskontrolle der DNA-Extraktion wurden je 5 µl der DNA-Lösungen auf ein 0,8%iges ca. 15 cm langes Agarose-Gel aufgetragen. Die Elektrophorese dauerte 15-30 min bei 100 V. Die DNA-Konzentration wurde fluorometrisch mit einem DNA-Fluorometer (TKO 100, Hoefer Scientific Instruments) unter Verwendung des Farbstoffes H33258 (Hoechst) bestimmt. Der Farbstoff bindet an die DNA und wird bei einer Wellenlänge von 365 nm zur Fluoreszenz angeregt und emittiert Licht der Wellenlänge 460 nm, das vom Fluorometer gemessen wird.

2.5.2 AFLP Methode

Restriktion-Ligation

Nach der DNA-Isolierung folgte die Restriktion und Ligation der DNA. Die Restriktionsenzyme schneiden an bestimmten Stellen im Genom, die eine sogenannte "Erkennungssequenz" beinhalten. In dieser Arbeit wurden die Enzyme *Eco*RI (sog. „6-Cutter“) und *Mse*I (sog. „4-Cutter“) verwendet, die eine besondere Selektivität für die Erkennungssequenz GAATTC bzw. TTAA haben. Die bei der AFLP verwendeten Restriktionsenzyme schneiden den DNA-Doppelstrang nicht in gleich lange Stücke, wodurch ein Strang als Einzelstrang übersteht. Nun erfolgt eine Ligation mit den Adaptern an Enden eines jeden Strangs. Die den Restriktionsstellen entsprechenden Enden der Adapter entsprechen üblicherweise nicht den eigentlichen Restriktionsstellen, sondern sind in einer Base verändert. Dadurch können Restriktion und Ligation in einem Reaktionsschritt erfolgen. Nach Zugabe des Enzyms

T4-Ligase und der doppelsträngigen Adaptoren für die *Mse*I- und *Eco*RI-Schnittstellen zum Reaktionsgemisch, folgte eine zweistündige Inkubation bei 20 °C (Ivors et al., 2004).

Für die Restriktion wurde die „AFLP® Core Reagent Kit“ (INVITROGEN, 2003) benutzt. Für jede Probe wurden jeweils 0,5 µl Lösung der Enzyme *Eco*RI und *Mse*I und ca. 100 ng der DNA-Isolierung verwendet, die bei einer zweistündigen Inkubation bei 37 °C verdaut wurden. Die Reaktion wurde durch eine 15-minütige Inkubation bei 70 °C beendet und damit die Enzyme deaktiviert.

Präamplifikation

Für die Präamplifikation wurden zwei Primer zu einer 1:10 Verdünnung des Ligationsansatzes hinzugegeben, die sich an die entsprechenden Gegensequenzen in der DNA anlagern. Die Primer dienen als Startpunkt für eine Vervielfältigungsreaktion der DNA. Dazu wurde der Gegenstrang als Vorlage benutzt, um den Primer zu verlängern. Dadurch wird bei jedem Schritt die Anzahl der DNA-Stränge verdoppelt. Die Präamplifikation wurde mit dem „AFLP® Pre-amp Primer Mix I“ (INVITROGEN, 2003) durchgeführt und folgende zusätzlichen Reagenzien wurden unter Einhaltung der Standardangaben eingesetzt: *Eco*RI und *Mse*I präselektive Primer, welche am 3’-Ende um eine selektive Base verlängert sind, Taq-Polymerase und dNTPs. Die Präamplifikation wurde mit einem thermocycler GeneAmp PCR System 9700 (PE Applied Biosystems) unter folgenden Bedingungen durchgeführt: 20 Zyklen mit 30 sec bei 94 °C, 1 min bei 56 °C, 1 min bei 72 °C. Danach wurde das gewonnene PCR-Produkt 1:20 mit TE-Puffer verdünnt und für die abschließende Selektive Amplifikation benutzt.

Selektive Amplifikation

Um die Anzahl der Präamplifikationsfragmente auf ein Optimum zu verringern und einzelne Fragmente anzureichern, wurde eine selektive Amplifikation durchgeführt. Dafür wurden zwei Primer zu den Präamplifikationsprodukten eingesetzt. Einer dieser Primer muss fluoreszenzmarkiert sein, damit die Produkte der selektiven Amplifikation

erkannt werden können. Diese selektive Amplifikation wurde wie folgt durchgeführt: 13 Zyklen mit 45 sec bei 94 °C, 1 min bei *65 °C (*bei jedem Zyklus 0,7 °C reduziert) und 1 min bei 72 °C, danach 23 Zyklen mit 45 min bei 94 °C, 1 min bei 56 °C und 1 min 20 sec bei 72 °C (Abb. 16). Die einzelnen Bestandteile der selektiven Amplifikation und ihre Konzentrationen sind in Tab. 4 zusammengefasst.

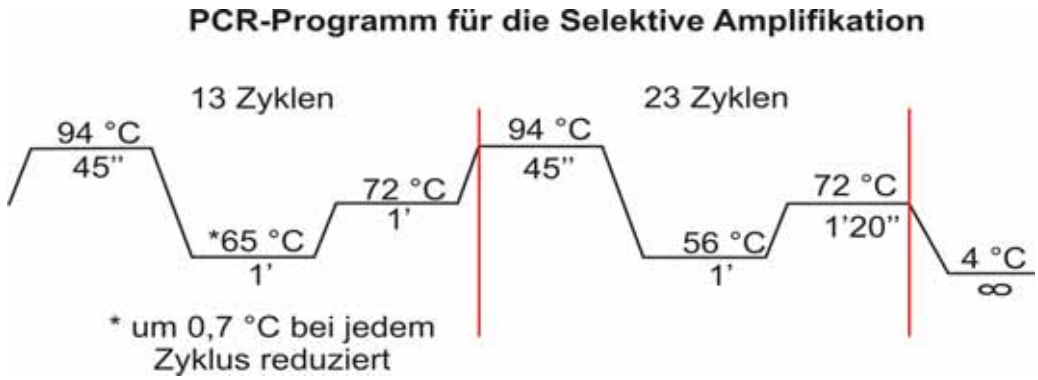

Abb. 16 PCR-Programm. Schema der benutzten Temperaturen und Zyklen für die Selektive Amplifikation.

Tab. 4 Komponenten der selektiven Amplifikation

Reagenzien (Amplifikation-Mix)	Konzentration	Volumen [µl]
H_20_{dd}		11,2
Puffer (Eppendorf)	[10X]	2,0
dNTP (PeqLab)	[10 mM/µl]	0,4
*Mse*I-Primer (MWG-BioTech-AG)	[50 ng/µl]	1,2
*Eco*RI/IRD-Primer (markiert mit IRD 700/IRD 800) (MWG-BioTech-AG)	[50 ng/µl]	0,2
Taq-Polymerase (Eppendorf)	5U/µl	0,2
Gesamtvolumen Mix		15,2
Amplifikationsansatz:		
Amplifikations-Mix		15,0
Produkt der Präselektiven Amplifikation		5,0
Gesamtvolumen Mix		20,0

Insgesamt wurden 36 selektive *Eco*RI-*Mse*I-Primer-Kombinationen zur Identifikation von polymorphen Genloci eingesetzt, deren Amplifikationsqualität und Polymorphiegrad mit Hilfe von Polyacrylamidgelen visualisiert wurde (Abb. 17). Von 36 Primer-Kombinationen wurden für jede Art diejenigen fünf ausgewählt, die den höchsten Polymorphiegrad besaßen (Tab. 5).

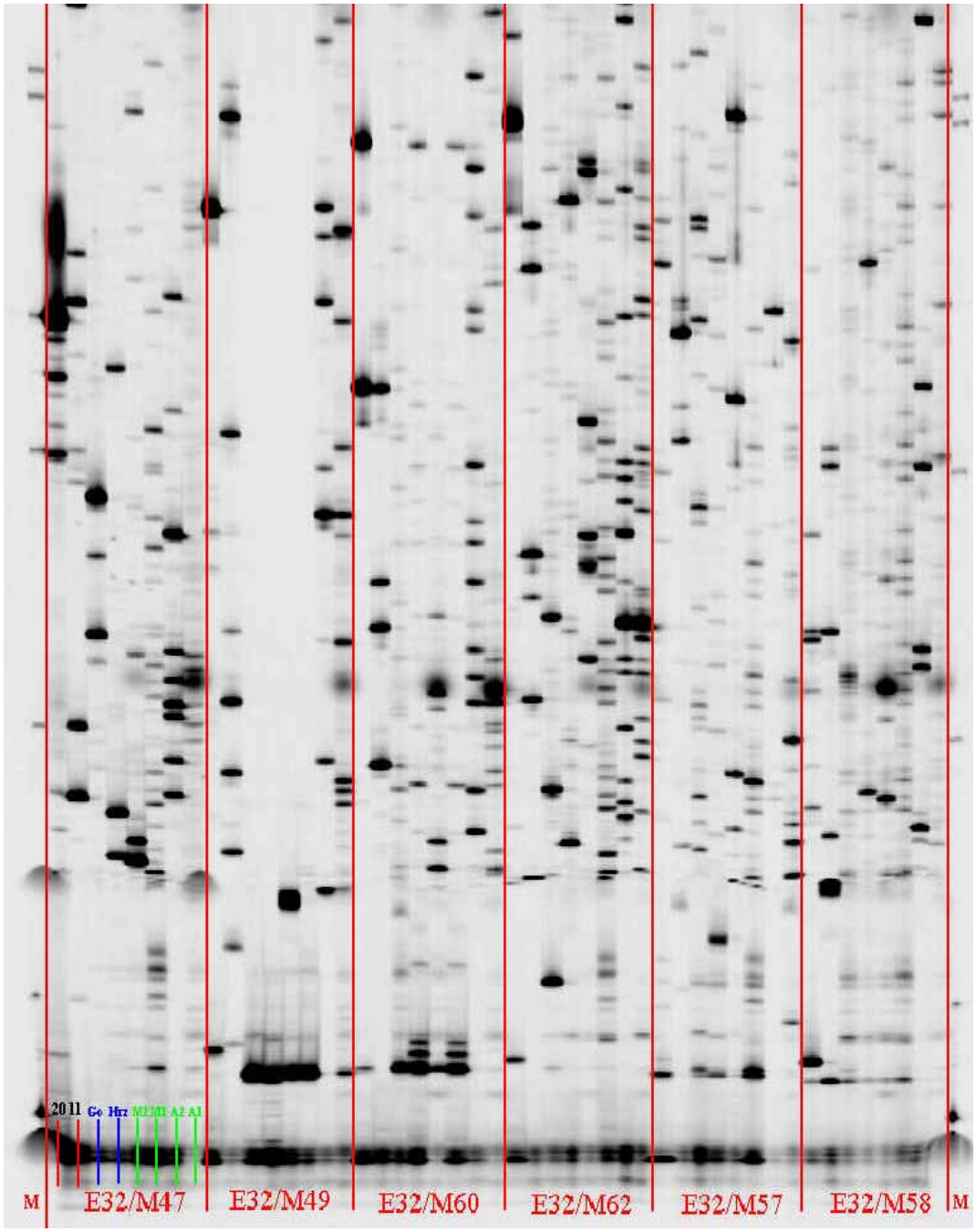

Abb. 17 Beispiel eines Polyacrylamidgels mit Produkten aus sechs Primer-Kombinationen M: Größestandard für die Fragmentlänge; *Eco*l-Primer: E32 = E-AC; *Mse*l-Primer: M47 = M-CAA; M49 = M-CAG; M60 = M-CTC; M62 = M-CTT; M57 = M-CGG; M58 = M-CGT.

Tab. 5. Auswahl der fünf Primer-Kombinationen für jede Art. Fluoreszenzmarkierten Primer sind durch Sternchen (*) gekennzeichnet.

	Munida flinti	*Agononida longipes*	*Munidopsis riveroi*
Primer-Kombinationen für jede Art	E-AC* / M-CAA	E-AC* / M-CCA	E-AC* / M-CCA
	E-AC* / M-CTC	E-AC* / M-CCC	E-AC* / M-CCC
	E-AC* / M-CTT	E-AC* / M-CCT	E-AC* / M-CCT
	E-CT* / M-CAT	E-AC* / M-CGC	E-AC* / M-CGC
	E-CT* / M-CTA	E-CT* / M-CCC	E-CT* / M-CCC

2.5.3 Detektion der AFLP-Fragmente

Polyacrylamid-Gelelektrophorese

Nach der selektiven Amplifikation werden die markierten Fragmente mit Hilfe einer Elektrophorese aufgetrennt. Dazu kann z.B. ein Polyacrylamidgel benutzt und die Banden mit Hilfe eines Lasers visualisiert werden. Die Produkte der selektiven Amplifikation wurden mit dem LI-COR Gene Analyzer 4300 mit Doppel-Laser System (700nm und 800nm) aufgetrennt (Abb. 18).

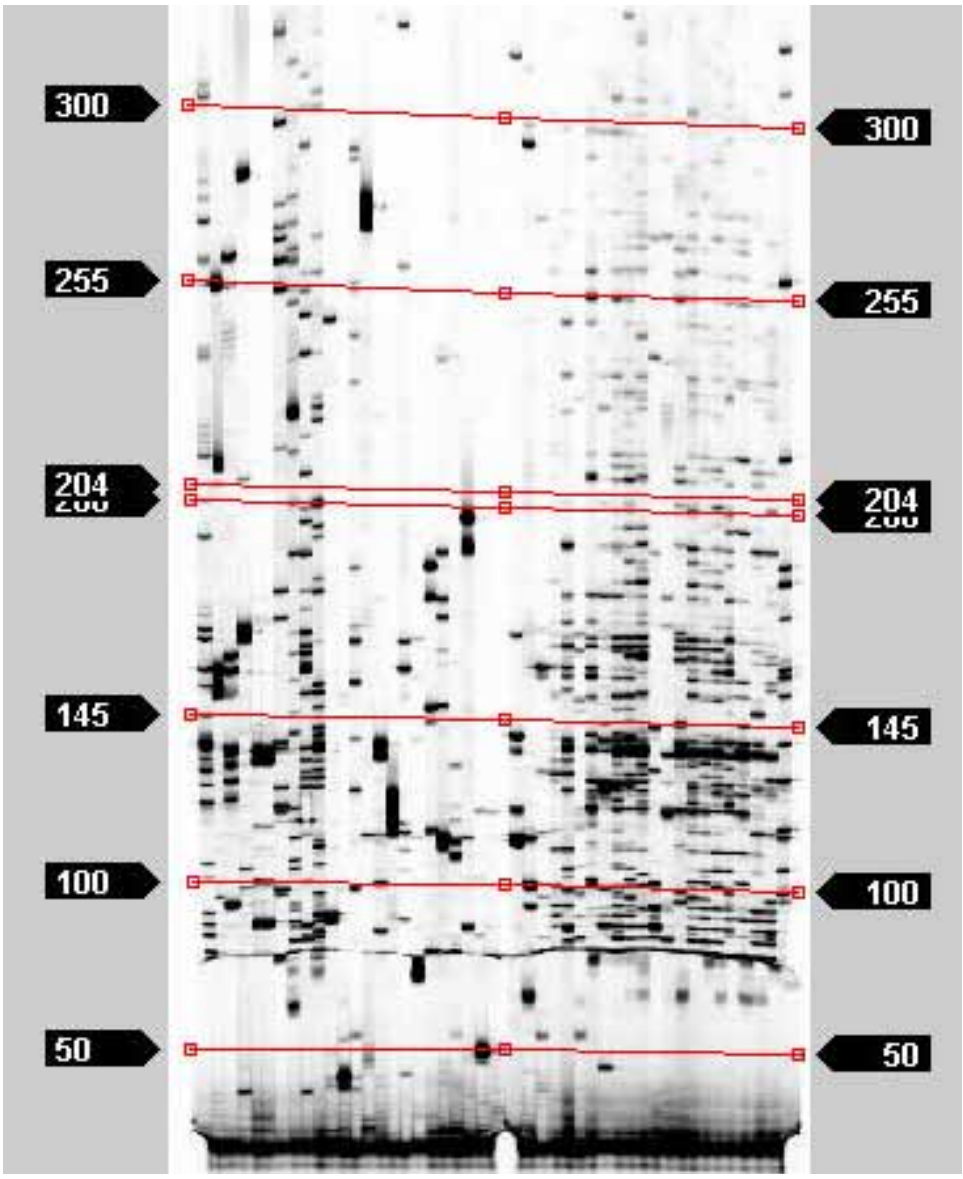

Abb. 18 Beispiel für die Auftrennung der Fragmente der Individuen No. 49 bis 93 von *Agononida longipes* mit der Primer-Kombination E-AC/ M-CCA mittels Polyacrylamid-Gelelektrophorese. Die Pfeile geben die Fragmentlänge (50-300bp) an.

Die elektrophoretische Auftrennung verlief über ca. 3 Stunden bei 1500 V, 40 W, 35 mA und 48 °C. Die Produkte der selektiven Amplifikation wurden mit Stop-Puffer (Fuschin Formamid-Stop/Lade-Puffer) im Verhältnis 1:1 vermischt und bei 94 °C 2 min denaturiert, davon wurden 0,7 µl auf ein Polyacrylamid-Gel aufgetragen. Die Auftrennung der Fragmente erfolgte in einem denaturierenden Polyacrylamid-Gel (7%-igen PAA, 10 x TBE-Long Ranger-Puffer, 25 cm Länge, 0,2 mm Stärke; Größenstandard 50 – 700bp (Standard LI-COR mit IRDye 700 bzw. IRDye 800). Pro Gel und Wellenlänge wurden 48 Proben sowie 3 Größenstandards an den Seiten und in der Mitte der Gels aufgetragen.

Detektion der Amplifikationsprodukte

Die Gele wurden mit Hilfe des Programms SAGA^{TM} (LI-COR Inc., 2000-2004) in eine 0/1 Tabelle umgewandelt. Die Anwesenheit (1) bzw. Abwesenheit (0) der einzelnen Banden wurden visuell überprüft (Abb. 19). Die Daten der einzelnen Primer-Kombinationen wurden in einer gemeinsamen Tabelle vereinigt und im ASCII Format abgespeichert (Cardoso et al., 2000; Campbell et al., 2003; Ivors et al., 2004). Diese Tabelle wurde für alle weiteren statistischen Analysen verwendet.

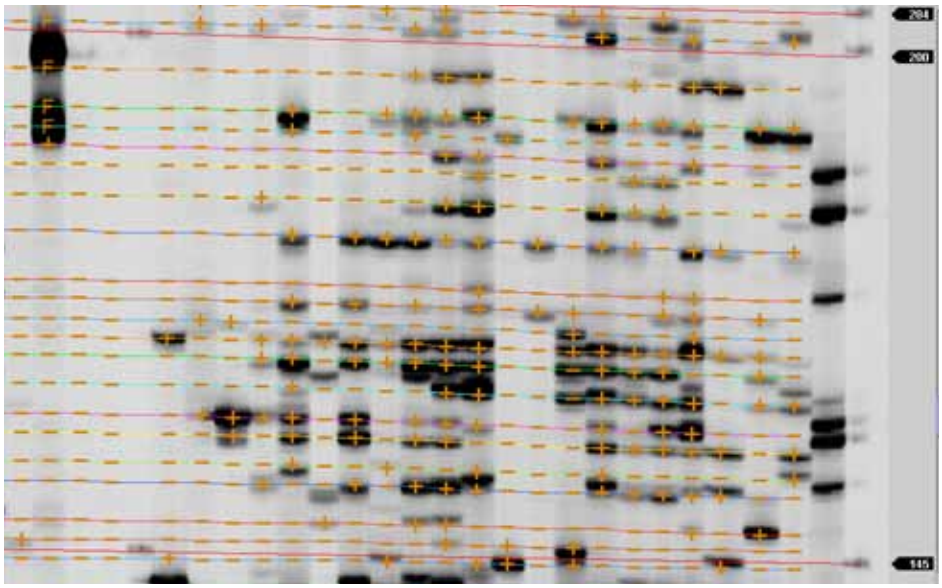

Abb. 19 Beispiel für die visuelle Prüfung eines Gels auf Anwesenheit (+) bzw. Abwesenheit (-), Unspezifische Banden (F). Art: *Agononida longipes*. Primer-Kombination: E-AC/ M-CCA. Individuen 68 bis 93.

2.6 Populationsgenetische Analyse

2.6.1 Beschreibung der genetischen Diversität

Die genetische Diversität wurde anhand der folgenden Diversitätsindizes ausgewertet: 1) Anzahl der gemeinsamen Banden d.h. gemeinsamer Haplotypen (Bandenmuster pro Individuum) zwischen Populationen mit Hilfe des Programms ARLEQUIN Version 3.0 (Excoffier et al., 2005); 2) Prozentsatz polymorpher Loci in jeder Population und 3) Fixierungsindex und Heterozygotiegrad der Populationen (Nei, 1987), wobei nur die Fragmente mit mehr als 5% Polymorphiegrad in mindestens einer Population berücksichtigt wurden.

Wegen des dominanten Charakters der AFLP wurden verschiedene Fixierungs-Indizes erhoben. Mit der Methode nach Lynch & Milligan (1994) und mit Hilfe des Programms AFLPsurv Version 1.0 (Vekemans, 2002) wurden neben der Frequenz der „Nullallele", der Fixierungsindex F_{IS} und F_{ST} sowie der Heterozygotiegrad berechnet. Zusätzlich wurde der Fixierungsindex (F_{IS} und F_{ST}) auf Basis der Bayes'schen Approximation näherungsweise berechnet (Holsinger et al., 2002). Diese Annäherung setzt keine a priori Kenntnis über den Inzuchtgrad innerhalb der Populationen voraus. Die Indices *f* (entspricht F_{IS}) und θ^B (entspricht F_{ST}) wurden mit dem Programm HICKORY Version 1.03 (Holsinger & Lewis, 2003) für jede Art, jeweils für die Gesamtpopulation und für alle paarweisen Vergleiche der Subpopulationen berechnet. Die Indices wurden mit den Parametern burnin = 5 000, $n_{samples}$ = 25 000, *thin factor* = 5 berechnet. Es wurden vier Analyse-Modelle geprüft (Baus et al., 2005):

- Das vollständige Modell, das den F_{IS} der Populationen berechnet;
- Das Modell $f = 0$, das keine Inzucht annimmt;
- Das Modell $\theta^B = 0$, das einer Schätzung von F_{ST} auf der Basis von Zufallsproben entspricht und annimmt, dass keine Differenzierung zwischen den Populationen vorliegt und
- Das Modell *f-free*, das keine dieser beiden Annahmen voraussetzt.

Aus diesen Modellen wurde dasjenige ausgewählt, das dem Deviation Information Criterion (DIC) entsprechend die beste Anpassung an die Daten aufwies. Ein hoher Wert im Vergleich mit den DIC der anderen Modelle zeigt dabei eine starke Anpassung an. Das Kriterium DIC fasst die Anpassungsgüte (Dbar) und die Modellkomplexität (pD) zusammen (Spiegelhalter et al., 2002; Holsinger & Lewis, 2003; Holsinger & Wallace, 2004).

2.6.2 Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) innerhalb und zwischen den Populationen

Die Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) wurde mit dem Programm ARLEQUIN (Excoffier et al., 2005) durchgeführt. Es wurde für jeder Art innerhalb der Populationen, zwischen den Populationen, und zwischen den Geschlechtern verglichen. Danach wurde ein Dendrogramm der genetischen Distanzen mit Hilfe des Programms MEGA Version 3.1 (Kumar et al., 2004) und der Methode „unweighted pair group algorithm with arithmetic means“ (UPGMA) erstellt.

2.6.3 Hauptkomponenten-Analyse (PCA)

Basierend auf den euklidischen Distanzen zwischen Individuen, errechnet aus der 0/1-Matrix der einzelner Art, wurde eine Hauptkomponenten-Analyse mit Hilfe des Programms GENALEX Version 6 (Peakall & Smouse, 2006) und der Methode „Covariance-Standardized“ durchgeführt.

2.6.4 Neighbor-joining-Analyse

Mit Hilfe des Programms FreeTree (Pavlicek et al., 1999; Hampl et al., 2001) wurde eine Ähnlichkeitsmatrix zwischen den Individuen hergestellt. Mit der „Neighbor-joining“ Methode und dem Jaccard-Ähnlichkeitskoeffizienten (Jaccard, 1908) wurde ein Dendrogramm erstellt, welches mit 1 000 zufälligen bootstrap-Iterationen (Wiederholungen) geprüft wurde. Das Dendrogramm wurde anschließend mit dem Programm MESQUITE Version 1.11 (Maddison & Maddison, 2006) visualisiert.

2.6.5 Zuweisungstest der Individuen zu Populationen

Für jede einzelne Art wurde ein „Assignment-Test“ durchgeführt. Dieser Test bestimmt die Zugehörigkeit jedes Individuums zu einer a priori festgelegten Population. Wenn die Individuen in der Mehrzahl der Fälle einer a priori festgelegten Population zugeordnet werden, bedeutet dies, dass die Gesamtheit der Probe die natürliche Beschaffenheit der Population wiederspiegelt. Der „Assignment-Test“ wurde mit dem Programm AFLPOP Version 1.1 durchgeführt (Duchesne & Bernatchez, 2002).

2.6.6 Beziehung zwischen geographischen und genetischen Distanzen

Mit Hilfe des Programms TFPGA Version 1.3 (Miller, 1997b) wurde ein Mantel-Test durchgeführt um die Beziehung zwischen geographischen und genetischen Distanzen zu prüfen. Die geographischen Distanzen wurden für diese Analyse auf der Basis des Durchschnitts der Distanzen zwischen den Stationen in jedem Gebiet berechnet. Die geographischen Koordinaten wurden von der Abteilung Geographische Informationssysteme (GIS) des INVEMAR ermittelt. Die genetischen Distanzen wurden auf der Basis der Bayes’schen Approximation (θ^B) bestimmt.

3. Ergebnisse

3.1 Zusammenfassung der vorherigen morphologischen Ergebnisse von *Munida flinti* und *Agononida longipes* und Beschreibung der Analyse für *Munidopsis riveroi*

Morphologische Analyse von *Munida flinti*

Die morphologische Analyse brachte keinen Nachweis eines sexuellen Diphormismus innerhalb von *Munida flinti* (Abb. 20 und 21). Dagegen gab es geringe Unterschiede zwischen den Populationen PALOMINO, TAYRONA und ARCHIPIELAGOS. Die Unterschiede betrafen hauptsächlich morphologische Veränderungen auf der Hinterseite des Sternums, die Plattenform auf der Höhe der zweiten Paraeopoden und die Breite des Sternums des dritten Maxillipeden (Abb. 22). In der Hauptkomponenten-Analyse zeigte die Anordnung der Individuen eine Mosaikverbreitung. Es bestand eine leichte Tendenz der Populationen sich nach den Ökoregionen aufzutrennen. In dem erörterten Fall befanden sich die Individuen von ARCHIPIELAGO vorwiegend auf der linken Seite, die von PALOMINO im Zentrum und die von TAYRONA auf der rechten Seite der Graphik (Abb. 23).

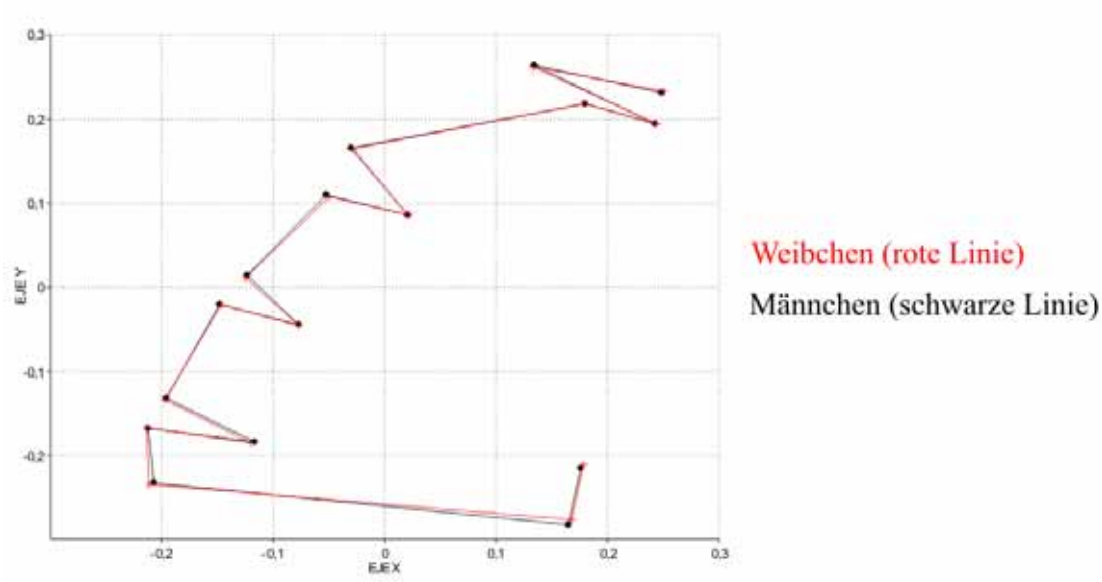

Abb. 20 Vergleich der Konsenskonfigurationen des Sternums der Weibchen (rote Linie) und Männchen (schwarze Linie) von *Munida flinti*.

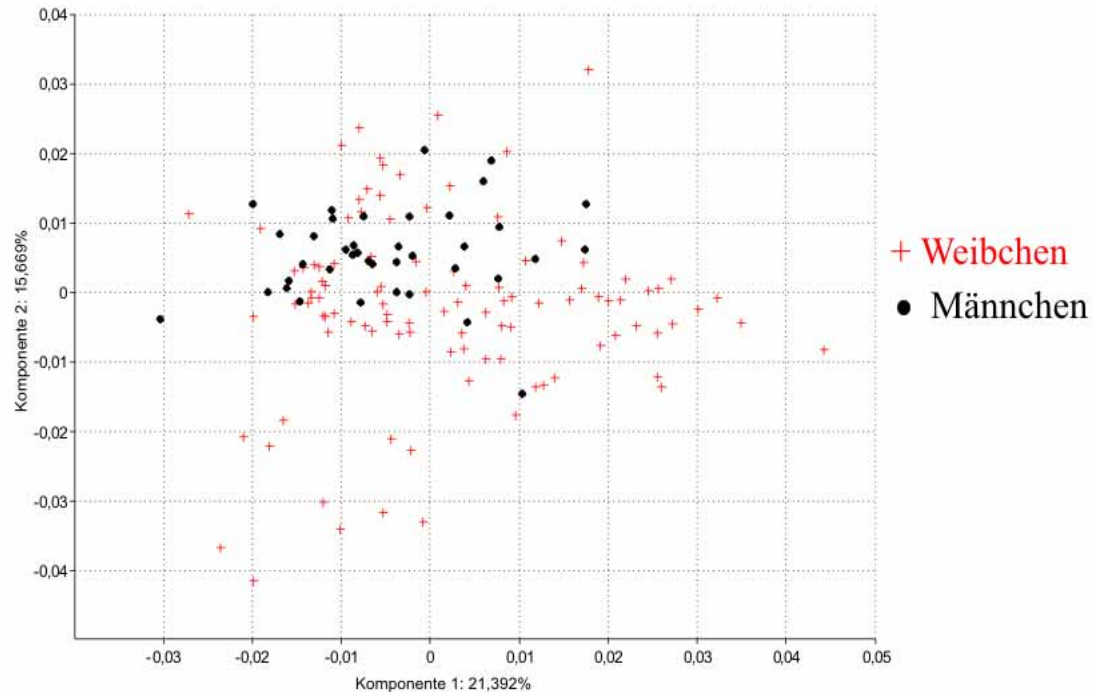

Abb. 21 Hauptkomponenten-Analyse für *Munida flinti*: Unterschiede zwischen den Geschlechtern aufgrund der morphologischen „Landmarks“ des Sternums eines jeden Individuums.

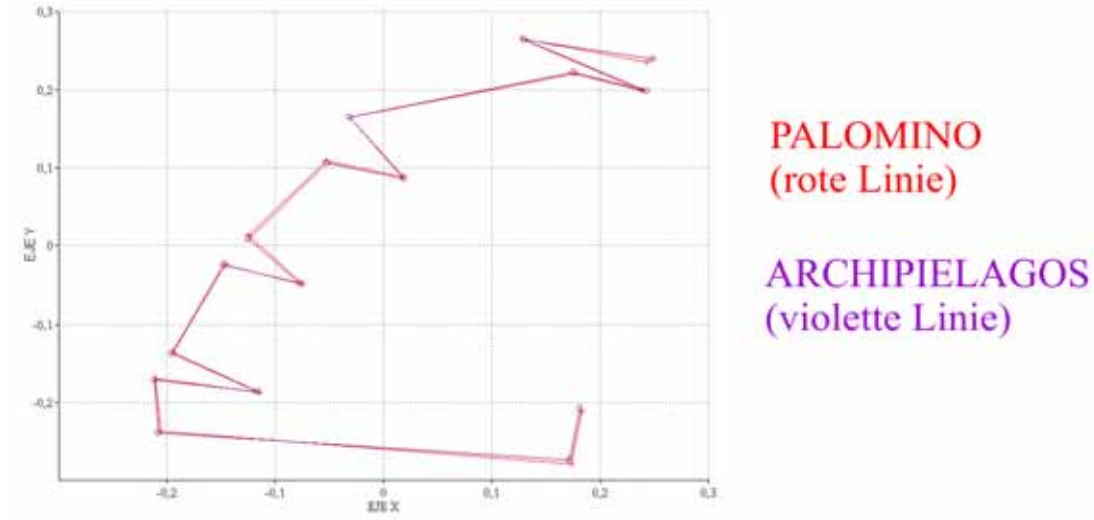

Abb. 22 Vergleich der Konsenskonfigurationen des Sternums von PALOMINO (rote Linie) und ARCHIPIELAGOS (violette Linie) für die Individuen von *Munida flinti*.

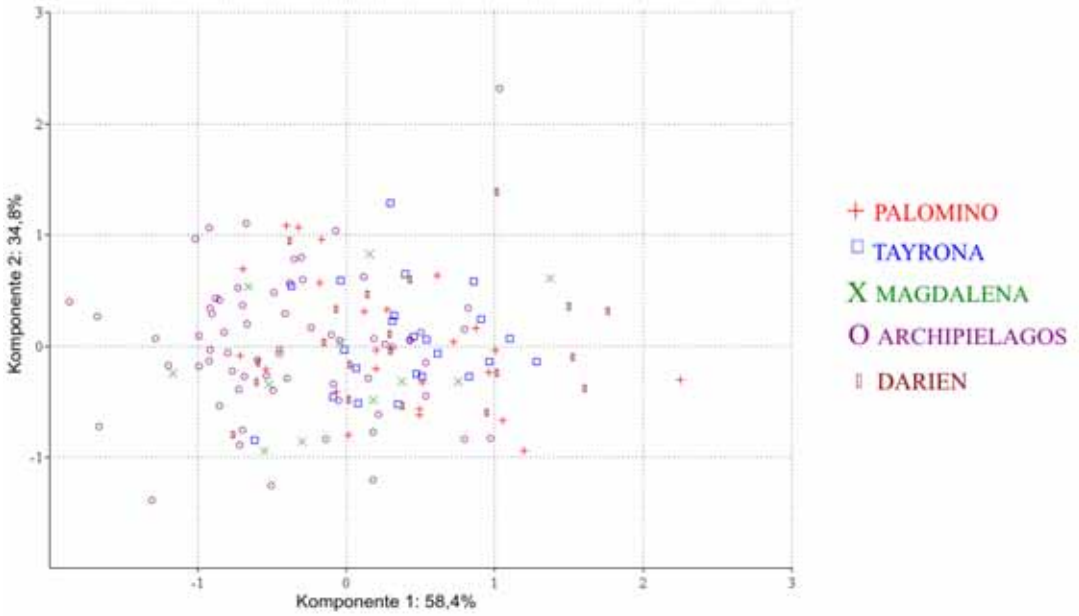

Abb. 23 Hauptkomponenten-Analyse für *Munida flinti*: Unterschiede zwischen den Populationen aufgrund der morphologischen „Landmarks" des Sternums eines jeden Individuums.

Die statistische Auswertung der morphologischen Variablen wies für *M. flinti* eine deutliche Trennung der Populationen auf. Sie zeigte ein Anwesenheit sexuellen Dimorphismus bei einigen der Variablen, wobei die Breite des dritten Abdominaltergits, die Größe des Ischium des dritten Maxillipeds und die Länge der Palma der Scherenbeine den größten Einfluss für die Aufteilung hatten. Die Männchen wiesen eine deutliche Trennung zwischen den Populationen PALOMINO und ARCHIPIELAGOS auf (Abb. 24). Die Populationen der Weibchen waren weniger getrennt als die der Männchen, sie die zeigten nur eine leichte Tendenz, sich nach Ökoregionen aufzuteilen. Dies wird in Abb. 25 sichtbar, wo insbesondere ARCHIPIELAGOS im oberen rechten Bereich der Graphik und MAGDALENA auf der unteren rechten Seite vereinigt sind. Die Populationen von *M. flinti* zeigten zwischen den Ökoregionen Unterschiede in der Breite des Carapax, der Länge der Gastrikal- und Kardiakalregionen, der Größe der Abdominaltergiten, der Größe der Augen und des Basalglieds der Antennula.

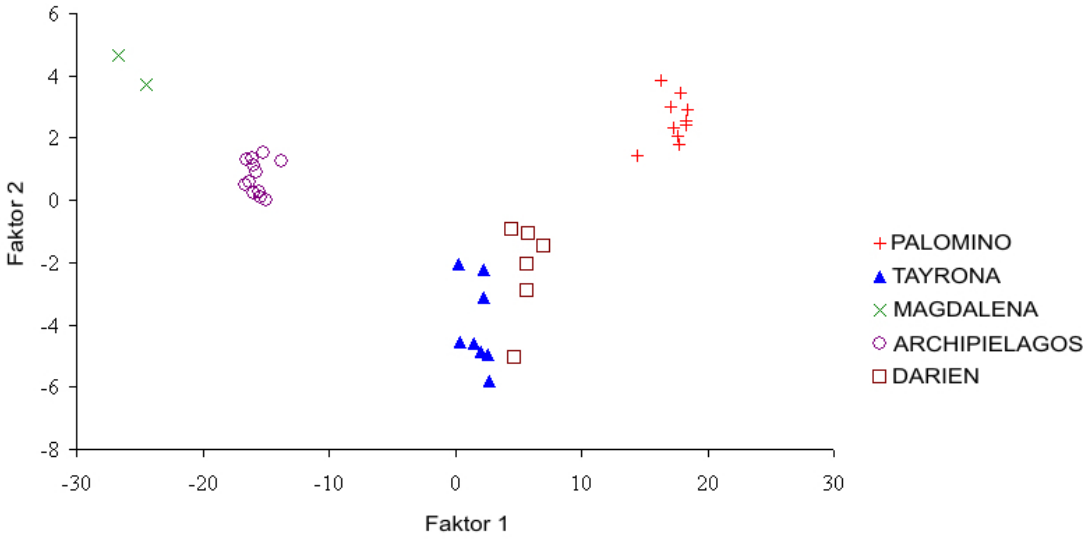

Abb. 24 Diskriminanz-Analyse der Männchen von *Munida flinti* anhand der morphometrischen Variablen.

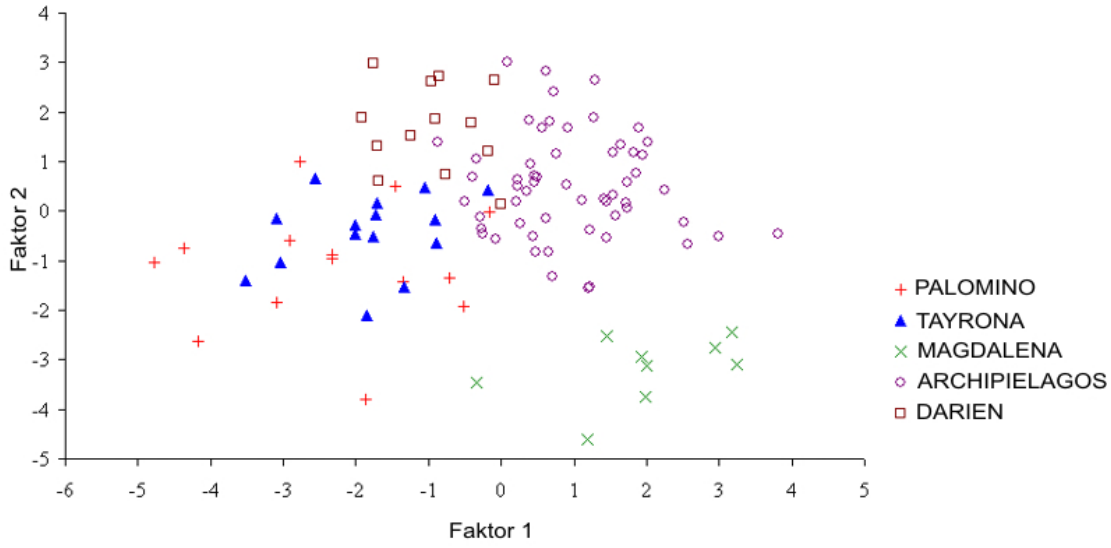

Abb. 25 Diskriminanz-Analyse der Weibchen von *Munida flinti* anhand der morphometrischen Variablen.

Morphologische Analyse von *Agononida longipes*

Mittels der morphologischen „Landmarks“ Methode wurde für *Agononida longipes* ein Einfluss des Geschlechts auf die Form des Sternums sowie auf die Körperproportionen gefunden. Bei den Weibchen war das Sternum breiter und die Platte des dritten Paraeopoden war länger als bei den Männchen (Abb. 26 und 27).

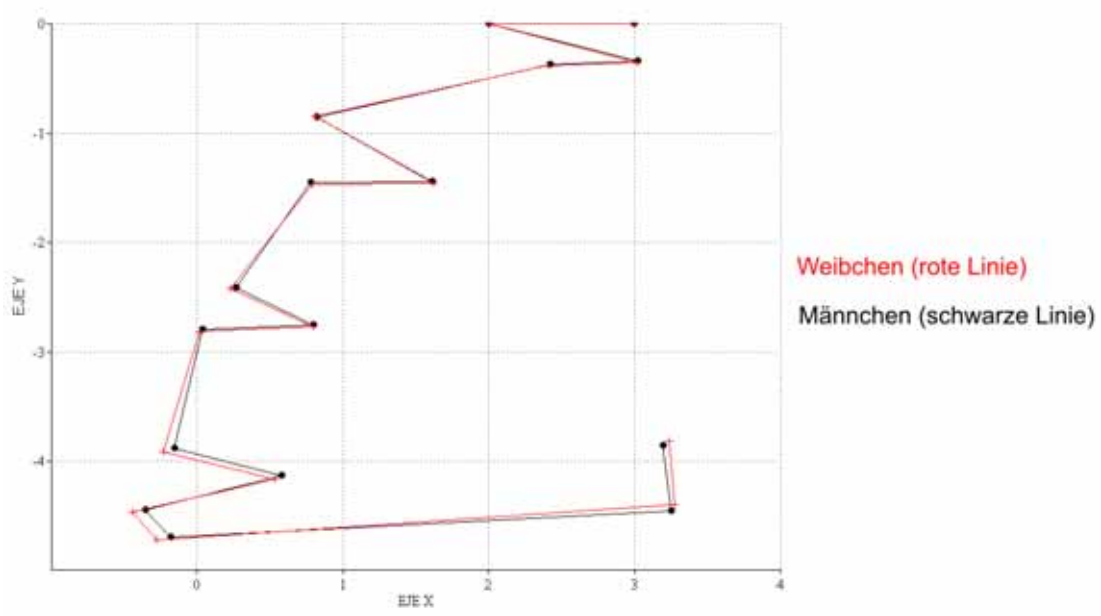

Abb. 26 Vergleich der Konsenskonfigurationen des Sternums der Weibchen (rote Linie) und Männchen (schwarze Linie) von *Agononida longipes.*

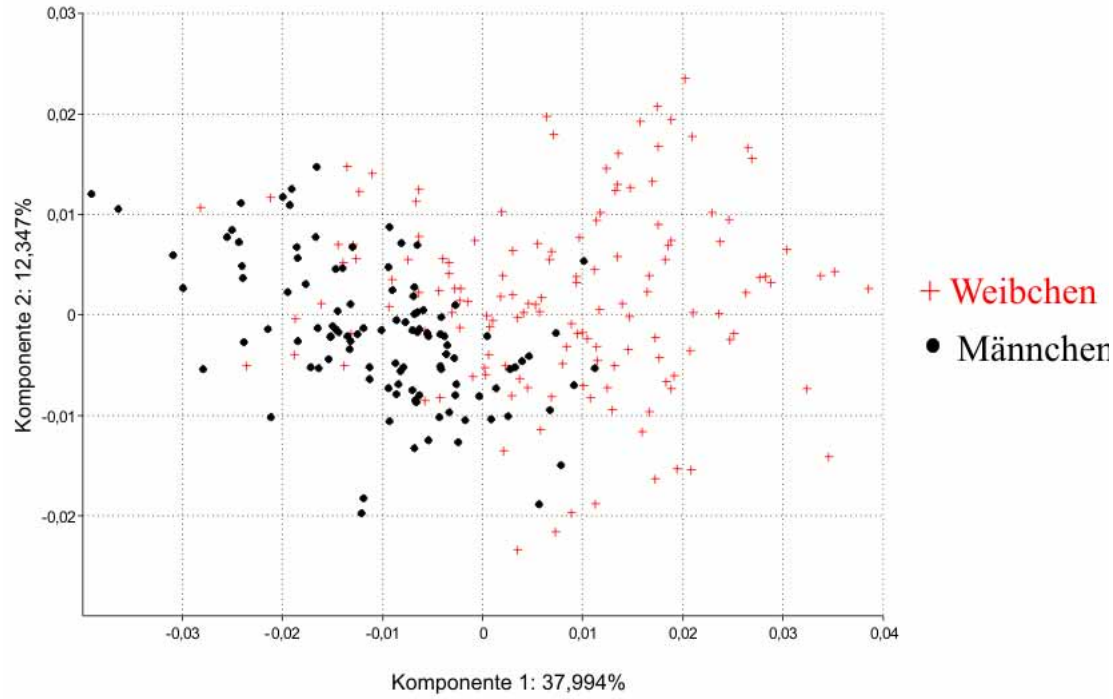

Abb. 27 Hauptkomponenten-Analyse für *Agononida longipes*: Unterschiede zwischen den Geschlechtern aufgrund der morphologischen „Landmarks“ des Sternums eines jeden Individuums.

Die Populationen wiesen Unterschiede zwischen den Weibchen von DARIEN und GUAJIRA auf. Bei den Weibchen von DARIEN war der vorderer Teil des Sternums breiter und der hinterer Teil schmäler (Abb. 28). Die PCA wies aufgrund der „Landmarks“ eine deutliche Trennung der Individuen der Ökoregion GUAJIRA von denen von MAGDALENA und DARIEN auf, wie aus Abb. 29 hervorgeht.

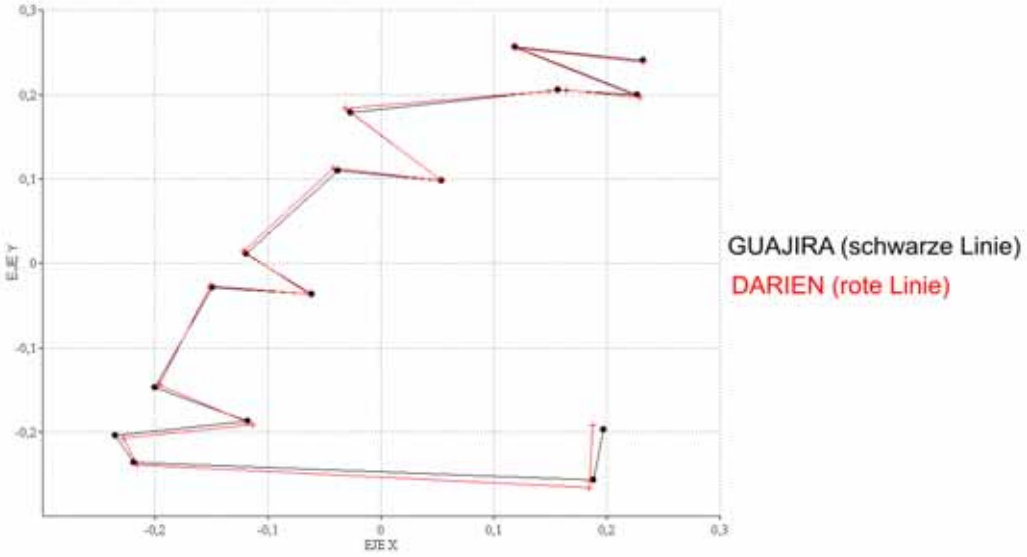

Abb. 28 Vergleich der Konsenskonfiguration des Sternums der Weibchen aus GUAJIRA (schwarze Linie) und aus DARIEN (rote Linie) von *Agononida longipes*.

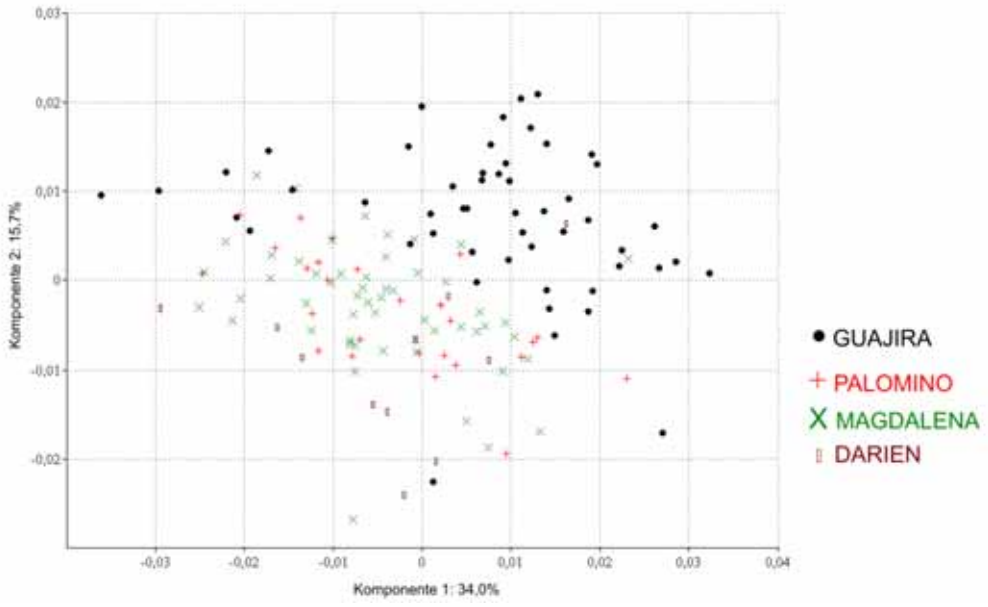

Abb. 29 Hauptkomponenten-Analyse der Weibchen von *Agononida longipes:* Unterschiede zwischen den Populationen aufgrund der morphologischen „Landmarks“ des Sternums eines jeden Individuums.

Die Trennung zwischen den Populationen wurde durch die PCA und die Diskriminanz-Analyse anhand der morphologischen Variablen bestätigt (Abb. 30). GUAJIRA und DARIEN waren die am besten differenzierten Populationen, während die Populationen von PALOMINO und MAGDALENA im Zentrum der Grafik gemischt waren. Die Variablen, die bei den Weibchen von *A. longipes*, den größten Einfluss auf die Populationstrennung hatten waren die Größe des Uropoden, die Länge der Kardiakalregion des Carapax, die Länge der dritten Maxillipeden und die Größe der Augen.

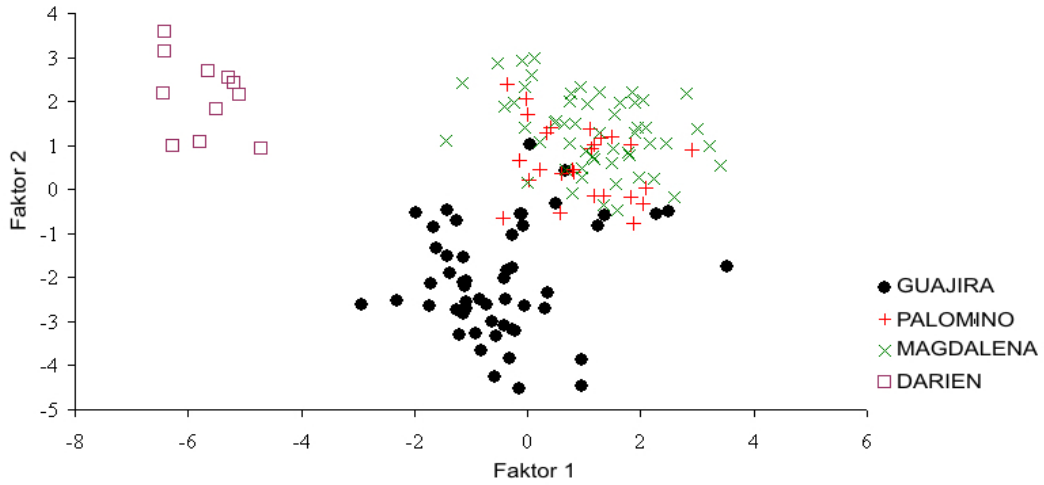

Abb. 30 Diskriminanz-Analyse der Weibchen von *Agononida longipes* anhand der morphometrischen Variablen.

Bei den Männchen war das Sternum eine Struktur mit wenig Veränderung zwischen den Populationen. Der Vergleich der Konsensform der Individuen aus GUAJIRA mit der Konsensform aus DARIEN wies keine deutlichen Unterschiede zwischen beiden Populationen auf (Abb. 31). Die geringe Variabilität in der Form des Sternums spiegelte sich in der PCA wider (Abb. 32). Bei den Männchen ließ sich im Gegensatz zu den Weibchen keine Trennung der Populationen nachweisen.

Indessen zeigten die morphometrischen Variablen eine deutliche Populationstrennung, wobei die Individuen von PALOMINO und DARIEN von den anderen Gruppen abgesondert waren (Abb. 33). Dabei spielten die Größe der Uropoden, die Größe der Abdominaltergiten, die Breite der Epibranchialregion, die Größe des Basalglieds der Antennula und die Größe der Scherenbeine eine entscheidende Rolle bei der Abtrennung.

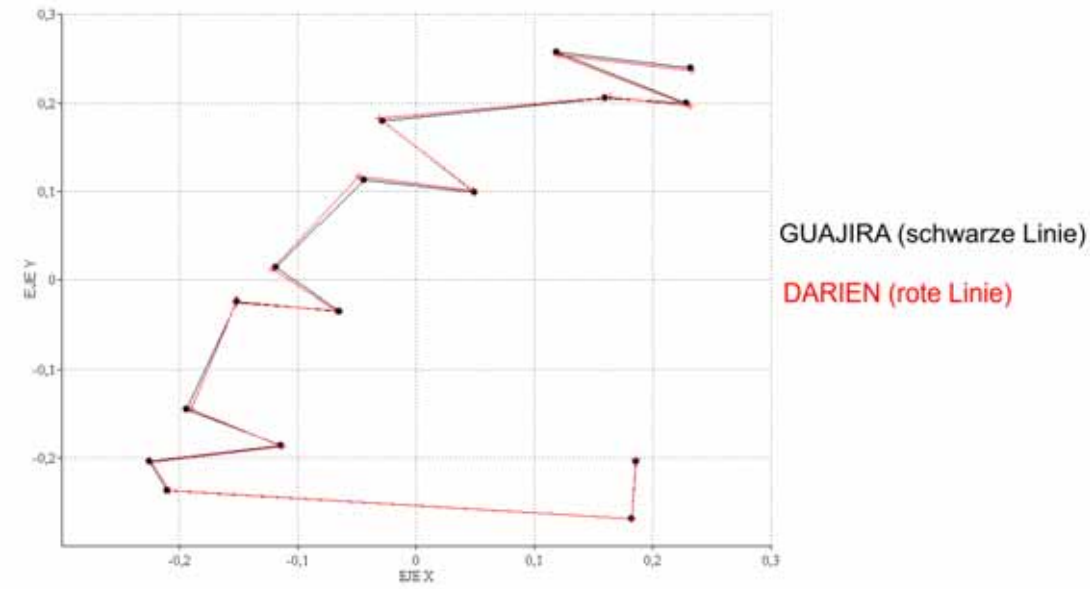

Abb. 31 Vergleich der Konsenskonfiguration des Sternums der Männchen aus GUAJIRA (schwarze Linie) und aus DARIEN (rote Linie) von *Agononida longipes*.

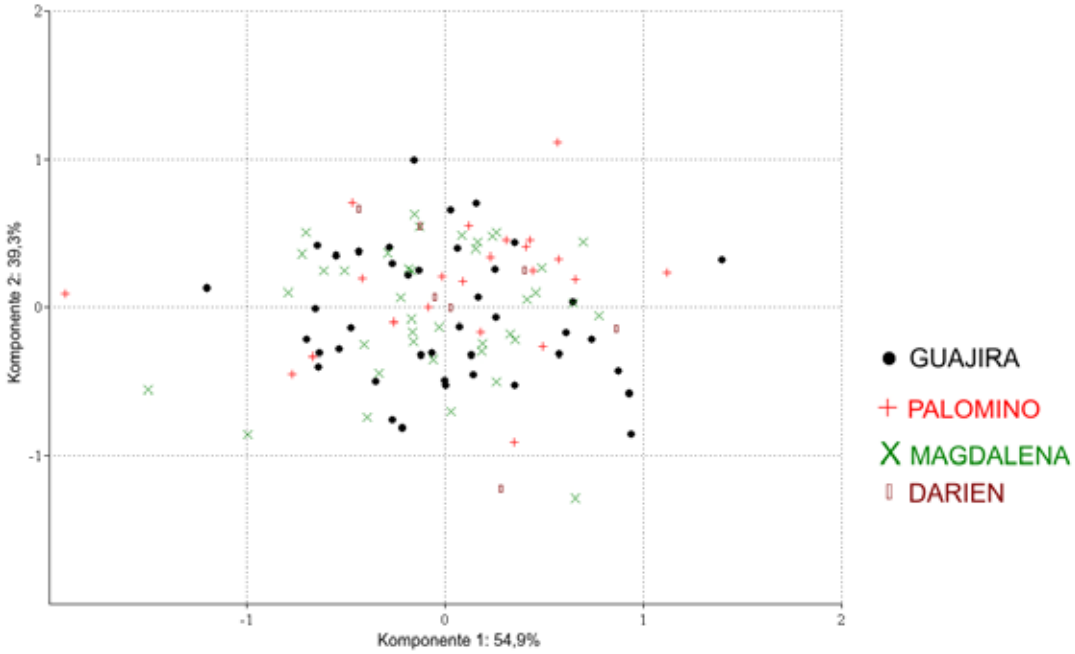

Abb. 32 Hauptkomponenten-Analyse der Männchen von *Agononida longipes*: Unterschiede zwischen den Populationen aufgrund der morphologischen „Landmarks“ des Sternums eines jeden Individuums.

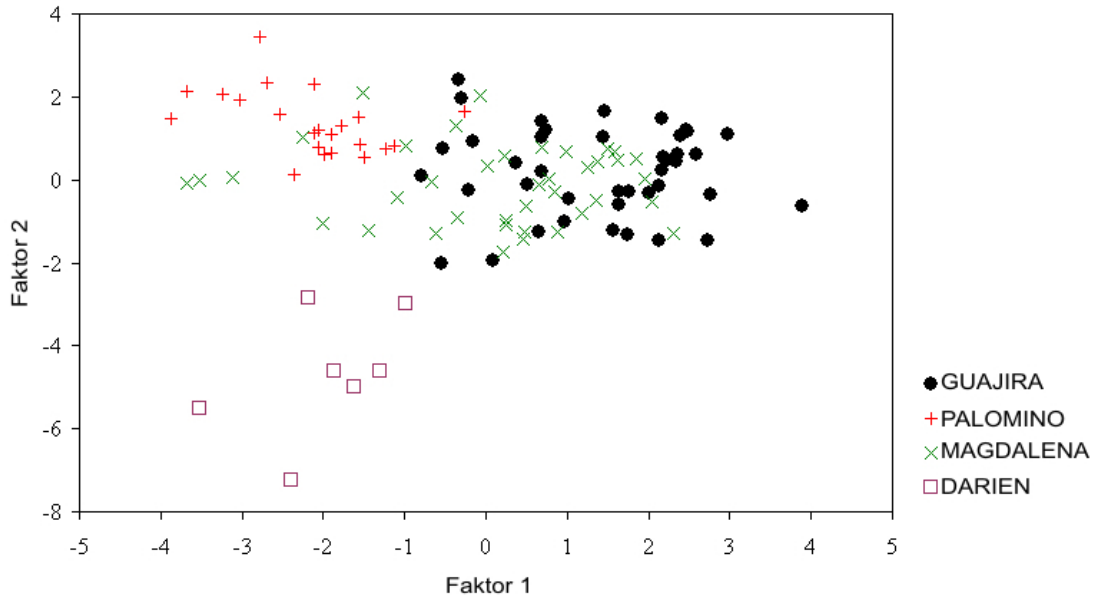

Abb. 33 Diskriminanz-Analyse der Männchen von *Agononida longipes* aufgrund der morphometrischen Variablen.

Weitere Informationen und Ergebnisse der morphologischen Analyse von *Munida flinti* und *Agononida longipes* finden sich bei Bermúdez (2005).

Morphologische Analyse für *Munidopsis riveroi*

Bei *Munidopsis riveroi* zeigte die morphologische Analyse des Sternums Unterschiede zwischen den Geschlechtern (Abb. 34 und 35) aber keine Differenzen zwischen den Populationen. Bei den Weibchen erklärten die beiden ersten Faktoren der Hauptkomponenten-Analyse 64% der Gesamtvarianz. Die Platzierung der Individuen in der Graphik zeigte eine Mischung der drei Populationen GUAJIRA, MAGDALENA und ARCHIPIELAGOS (Abb. 36). Dagegen wies die Diskriminanz-Analyse, die mit den zusätzlichen morphometrischen Variablen arbeitet, bei den Weibchen Unterschiede zwischen den Populationen auf (Abb. 37). Die Trennung begründet sich in der Breite der Epibranchialregion, der Länge des Rostrums, der Länge des Basalglieds der Antennula und der Länge des Merus des zweiten Paraeopoden.

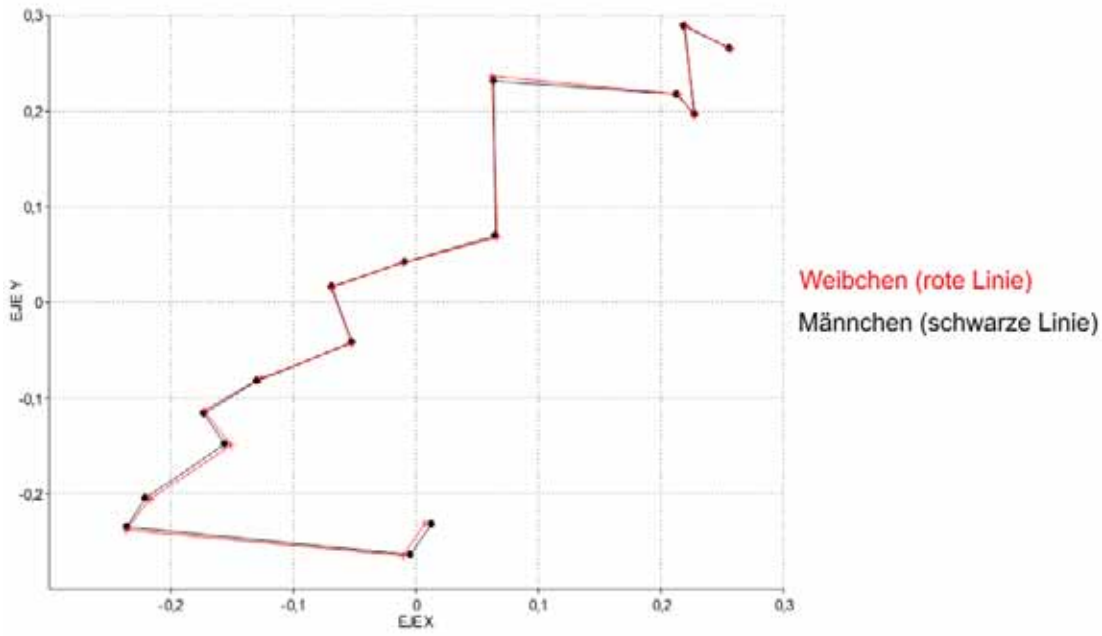

Abb. 34 Vergleich der Konsenskonfiguration des Sternums der Weibchen (rote Linie) und Männchen (schwarze Linie) von *Munidopsis riveroi*.

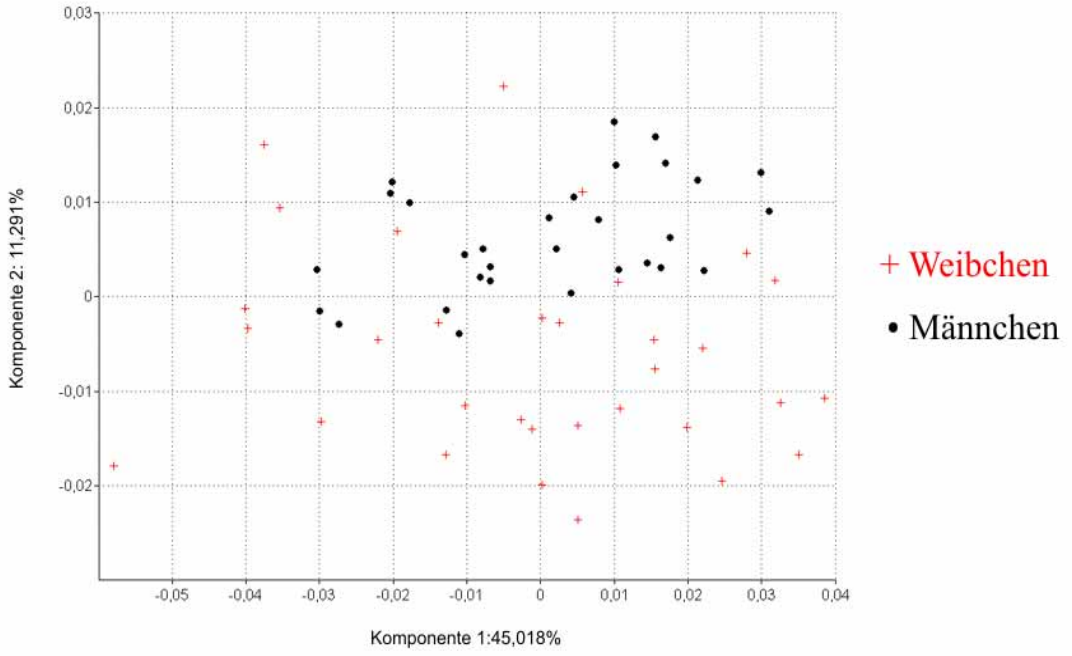

Abb. 35 Hauptkomponenten-Analyse für *Munidopsis riveroi*: Unterschiede zwischen den Geschlechtern aufgrund der morphologischen „Landmarks“ des Sternums eines jeden Individuums.

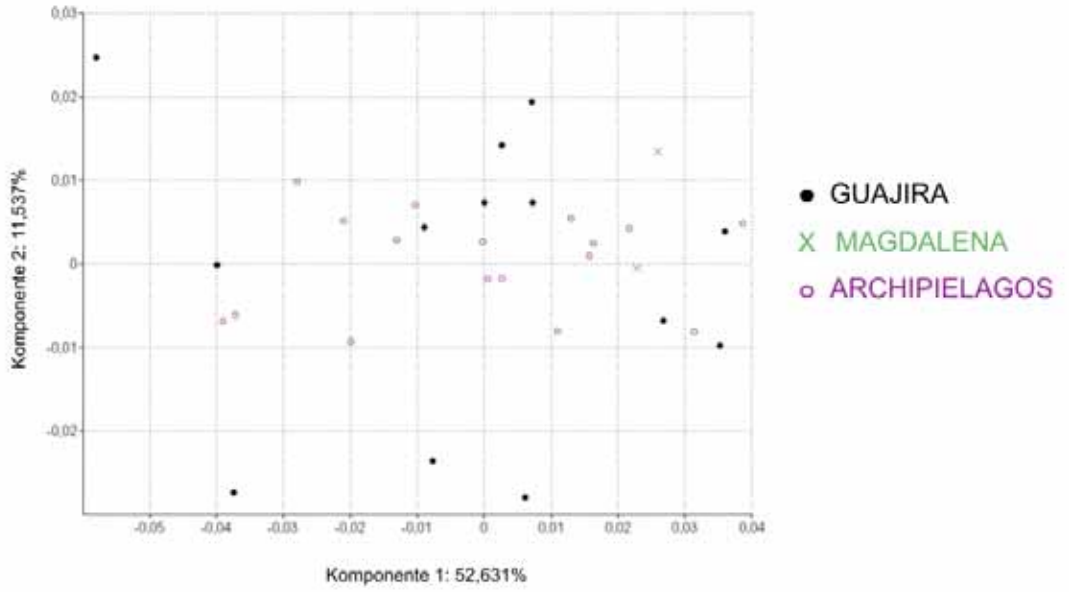

Abb. 36 Hauptkomponenten-Analyse der Weibchen von *Munidopsis riveroi*: Unterschiede zwischen den Populationen aufgrund der morphologischen „Landmarks“ des Sternums eines jeden Individuums.

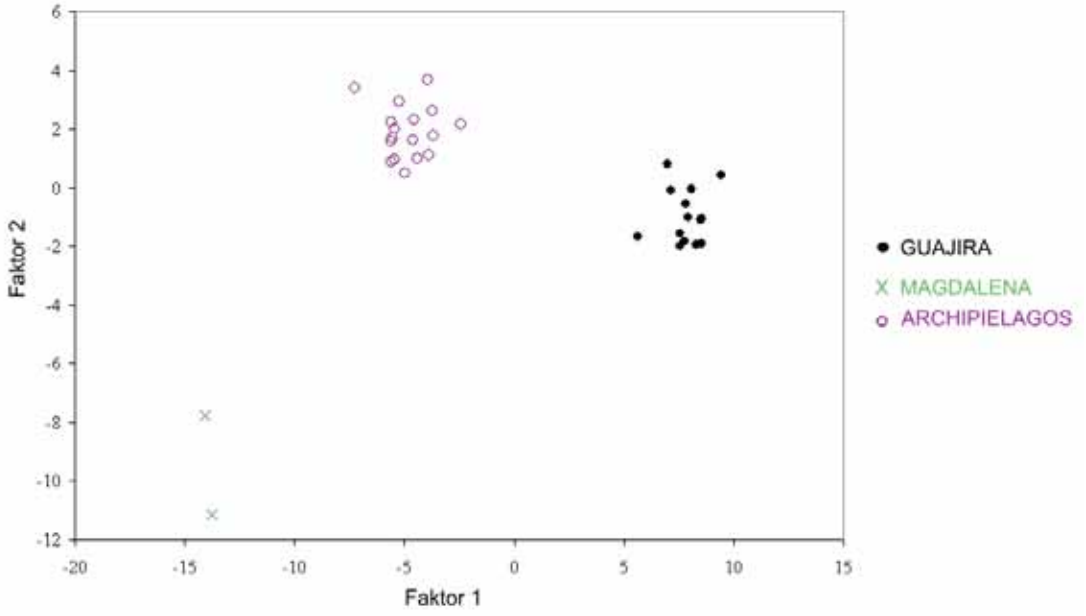

Abb. 37 Diskriminanz-Analyse der Weibchen von *Munidopsis riveroi* anhand der morphologischen Variablen.

Bei den Männchen waren die Ergebnisse ähnlich wie bei den Weibchen. Die Variation der Form des Sternums zeigte keine Unterschiede zwischen den Populationen (Abb. 38), dagegen ergaben die morphologischen Variablen eine klare Trennung (Abb. 39). Dabei spielten die Breite des zweiten Abdominaltergits, die Länge des Basalglieds der Antennula, die Länge des

Merus des dritten Maxillipeds sowie die Größe der Scherenbeine eine wichtige Rolle für die Abgrenzung.

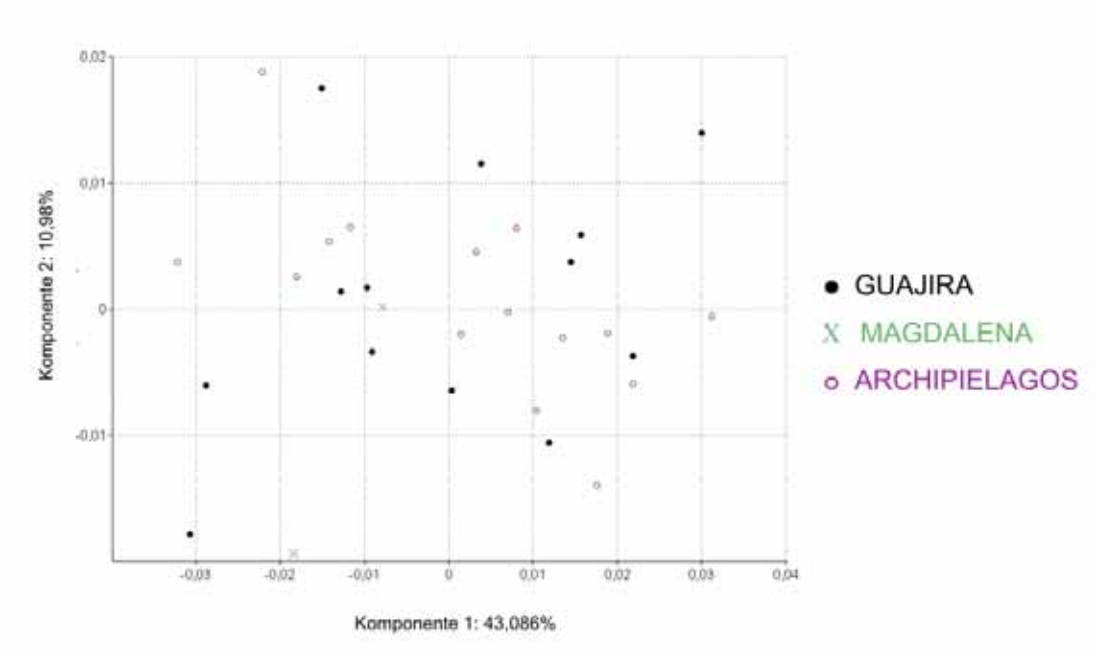

Abb. 38 Hauptkomponenten-Analyse der Männchen von *Munidopsis riveroi*: Unterschiede zwischen den Populationen aufgrund der morphologischen „Landmarks“ des Sternums eines jeden Individuums.

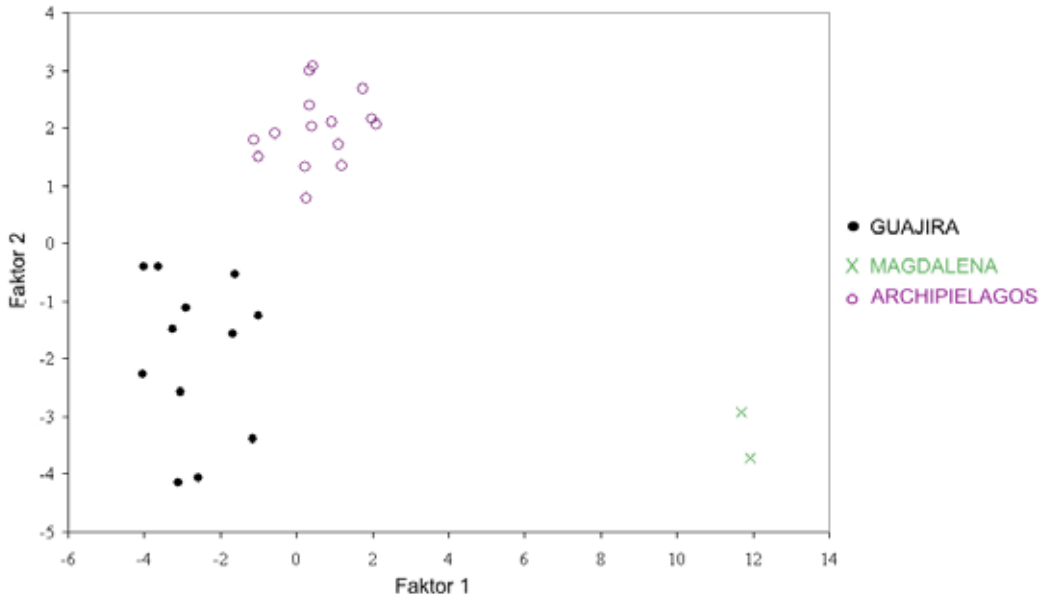

Abb. 39 Diskriminanz-Analyse der Männchen von *Munidopsis riveroi* anhand der morphometrischen Variablen.

3.2 Beschreibung der genetischen Diversität innerhalb der Arten

Mit den verwendeten fünf verschiedenen Primer-Kombinationen konnten für jede Art 441 bis 502 AFLP-Fragmente ausgewertet werden. Je nach eingesetzter Primer-Kombination variierte die Anzahl an auswertbaren Banden zwischen 79 und 113. Bei allen Gelen wurden nur Banden einer Größe zwischen 50 und 600 Basenpaare (bp) ausgewertet (Tab. 6).

Tab. 6 Anzahl der ausgewerteten polymorphen Banden für jede der fünf unterschiedlichen Primer-Kombinationen. Niedrigstes (Min bp) und höchstes Molekulargewicht (Max. bp).

Art	AFLP-Primerkombination	Anzahl	Mín. bp.	Máx. bp.
Munida flinti	E-AC/M-CAA	113	50	598
	E-AC/M-CTC	101	50	589
	E-AC/M-CTT	108	50	600
	E-CT/M-CAT	86	55	596
	E-CT/M-CTA	94	50	595
	Gesamtzahl	502		
Agononida longipes	E-AC/M-CCA	100	51	550
	E-AC/M-CCC	95	54	598
	E-AC/M-CCT	105	54	584
	E-AC/M-CGC	84	53	575
	E-CT/M-CCC	90	50	596
	Gesamtzahl	474		
Munidopsis riveroi	E-AC/M-CCA	84	53	597
	E-AC/M-CCC	86	56	574
	E-AC/M-CCT	93	55	567
	E-AC/M-CGC	99	52	596
	E-CT/M-CCC	79	77	598
	Gesamtzahl	441		

Innerhalb der Arten wurden 93 Individuen und 479 Banden für *Munida flinti*, 93 Individuen und 443 Banden für *Agononida longipes*, sowie 62 Individuen und 435 Banden für *Munidopsis riveroi* ausgewertet. Alle untersuchten Individuen wiesen unterschiedliche Haplotypen auf. Dies bedeutet, dass die genetische Variabilität innerhalb der Arten sehr hoch war.

Zur Beschreibung der Populationsunterschiede innerhalb jeder Art wurden vier Analyse-Modelle geprüft: 1) das Vollständige Modell, 2) das Modell $f = 0$, 3) das Modell $\theta^B = 0$, und 4) das Modell *f-free*. Das für die Daten geeignetste Modell wurde mit Hilfe des DIC ausgewählt (Tab. 7). Im Zweifelsfall wurden die Indizes Dbar und pD (nicht angeben) ebenfalls berücksichtigt.

Tab. 7 Deviation Information Criterion (DIC), berechnet für jedes Analyse-Modell und jede Art. Der niedrigste DIC ist **Fette Schrift** und durch Unterstreichung hervorgehoben.

	Vollständige Modell	$f = 0$	$\theta^B = 0$	*f*-Free
Munida flinti	9890.9549	**9879.2640**	12175.8253	10015.2645
Agononida longipes	9117.3654	**9106.8187**	11443.2401	9237.4439
Munidopsis riveroi	**5544.6664**	5560.4839	5556.3558	5860.8304

Für *M. flinti* und *A. longipes* wies das Modell $f = 0$ die beste Anpassung an die Daten auf. Dies bedeutet, dass keine Inzucht innerhalb der Populationen vermutet werden muss. Für das Modell $\theta^B = 0$ wurde bei diesen Arten ein hoher DIC-Wert ermittelt. Dies besagt, dass es möglicherweise unterschiedliche Populationen innerhalb *M. flinti* und *A. longipes* gibt. Für *Munidopsis riveroi* zeigte das vollständige Modell die beste Anpassung an die Daten, was bedeutet, dass Inzucht innerhalb der Populationen möglich ist (Holsinger & Wallace, 2004).

3.2.1 *Munida flinti*

Ingesamt wurden für 93 Individuen von *Munida flinti* 502 AFLP-Fragmente ausgewertet, wovon 479 Fragmente in die weitere Analyse einbezogen wurden. Im Durchschnitt wurden 101,7 AFLP-Fragmente pro Individuum von *M. flinti* ausgewertet, wobei 30,9 bis 78,7% der Fragmente polymorph waren (Tab. 8). Die Fixierungsindizes betrugen $\theta^B = 0{,}0576$, $F_{ST} = 0{,}0706$ unter der Annahme des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts und $F_{ST} = 0{,}12898$ auf Basis der molekularen Varianz (AMOVA).

Die Ökoregion ARCHIPIELAGOS hatte die höchste genetische Diversität (78,7% polymorpher Loci), gefolgt von TAYRONA und PALOMINO (78,5% bzw. 71,9%). Außerdem hatten die Proben dieser drei Gebiete die höchsten Heterozygotie-Indizes unter der Annahme des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts (0,28329; 0,26536 bzw. 0,16370) und auf Basis der Bayes'schen Approximation (0,2527; 0,2403 bzw. 0,1724). Die ökologischen Gebiete MAGDALENA und DARIEN hatten den niedrigsten Polymorphie-Index mit 41,8% bzw. 30,9% polymorphen Loci. Ebenso waren die Heterozygotie-Indizes unter der Bedingung des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts (0,10433 bzw. 0,09023) und auf Grund der Bayes'schen Approximation (0,1355 bzw. 0,1384) niedrig. Man kann daraus schließen,

dass die Populationen von *M. flinti* der nordöstlichen Gebiete der karibischen Küste Kolumbiens geringere Inzuchtgrade und damit weniger genetische Isolierung aufweisen als diejenigen der südwestlichen Gebiete.

Tab. 8 Übersicht zur genetischen Diversität von *Munida flinti*. **n:** Individuenzahl; **#loc_P:** Anzahl polymorpher Loci; **PLP:** Prozentsatz polymorpher Loci; **Hj:** Mittelwert Heterozygotie unter der Annahme des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts (Nei's gene diversity); **S.E.(Hj):** Standardfehler von Hj; **hs:** Bayes'schen Approximation der Heterozygotie in jeder Population, unter der Annahme, dass kein Hardy-Weinberg-Gleichgewicht besteht. **S.D.(hs):** Standardabweichung von hs.

Population	n	#loc_P	PLP	Hj	S.E.(Hj)	hs	S.D. (hs)
PALOMINO	24	361	71,9	0,16370	0,00454	0,1724	0,0025
TAYRONA	18	394	78,5	0,26536	0,00672	0,2403	0,0028
MAGDALENA	20	210	41,8	0,10433	0,00420	0,1355	0,0028
ARCHIPIELAGOS	19	395	78,7	0,28329	0,00679	0,2527	0,0028
DARIEN	12	155	30,9	0,09023	0,00420	0,1384	0,0033

3.2.2 *Agononida longipes*

Für *Agononida longipes* wurden 93 Proben und 474 AFLP-Fragmente erfasst, von welchen 443 Banden ausgewertet wurden. Im Durchschnitt wurden 91,4 Fragmente pro Individuum mit einem Polymorphiegrad zwischen 33,5 und 86,7% pro Population ausgewertet (Tab. 9). Die errechneten Fixierungs-Indizes unter der Bayes'schen Approximation (θ^B= 0,0572), unter der Annahme des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts (F_{ST} = 0,0827) und auf Grund der AMOVA (F_{ST} = 0,16626) glichen den Fixierungs-Indizes für *M. flinti.*

Die Ökoregion TAYRONA hatte die höchste genetische Diversität gefolgt von DARIEN (86,7% bzw. 75,9% polymorpher Loci). Außerdem hatten die Individuen dieser beiden Gebiete die höchsten Heterozygotie-Indizes unter der Bedingung des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts (0,23524 bzw 0,27725) und auf Basis der Bayes'schen Approximation (0,2143 bzw. 0,2560). Die Ökoregionen GUAJIRA, PALOMINO und MAGDALENA zeigten die niedrigste Polymorphie (von 44,1 bis 33,5%). Ebenso waren die Heterozygotie-Indizes unter der Annahme des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts (von 0,11986 bis 0,11661) und auf Grund der Bayes'schen Approximation (von 0,1394 bis 0,1478) niedrig. Man kann daraus schließen,

dass die Populationen von *A. longipes* aus GUAJIRA, PALOMINO und MAGDALENA den höchsten Inzuchtgrad aller Gebiete aufwiesen, was auf eine große genetische Isolierung dieser Gruppen hinweist. DARIEN und TAYRONA hatten dagegen einen größeren Heterozygotiegrad als andere Regionen, was einen höheren Genfluss zwischen den Populationen und deshalb weniger genetische Isolierung bedeutet.

Tab. 9 Übersicht zur genetischen Diversität von *Agononida longipes*. **n:** Individuenzahl; **#loc_P:** Anzahl polymorpher Loci; **PLP:** Prozentsatz polymorpher Loci; **Hj:** Mittelwert Heterozygotie unter der Annahme des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts (Nei's gene diversity); **S.E.(Hj):** Standardfehler von Hj; **hs:** Bayes'schen Approximation der Heterozygotie in jeder Population, unter der Annahme, dass kein Hardy-Weinberg-Gleichgewicht besteht. **S.D.(hs):** Standardabweichung von hs.

Population	n	#loc_P	PLP	Hj	S.E.(Hj)	hs	S.D. (hs)
GUAJIRA	27	209	44,1	0,11986	0,00517	0,1394	0,0024
PALOMINO	18	223	47,0	0,14039	0,00646	0,1573	0,0027
TAYRONA	16	411	86,7	0,23524	0,00621	0,2143	0,0031
MAGDALENA	13	159	33,5	0,11661	0,00570	0,1478	0,0030
DARIEN	19	360	75,9	0,27725	0,00827	0,2560	0,0029

3.2.3 *Munidopsis riveroi*

Für *Munidopsis riveroi* wurden 62 Proben und 441 AFLP-Fragmente erfasst. Hiervon wurden 435 Fragmente ausgewählt, im Durchschnitt 92,9 Fragmente pro Individuum die einen Polymorphiegrad von 56,5 bis 66,7% ergaben. Die Fixierungs-Indizes betrugen $\theta^B = 0{,}0029$, $F_{ST} = 0{,}0185$ unter der Annahme des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts und $F_{ST} = 0{,}04941$ auf Grund der Varianzanalyse (AMOVA).

Die genetische Variabilität war in allen Populationen homogen. Die höchsten Werte fanden sich in ARCHIPIELAGOS mit 66,7% polymorpher Fragmente, gefolgt von MAGDALENA mit 65,3% und GUAJIRA mit 56,5%. Der Heterozygotiegrad unter der Annahme des Hardy-Weinberg-Gleichwichts (von 0,19831 bis 0,16527) und auf Grund der Bayes'schen Approximation (von 0,3339 bis 0,3303) bewegte sich auf ähnlichem Niveau (Tab. 10) und ergab daher eine geringe genetische Variabilität innerhalb der Art.

Tab. 10. Übersicht zur genetischen Diversität von *Munidopsis riveroi*. **n:** Individuenzahl; **#loc_P:** Anzahl polymorpher Loci; **PLP:** Prozentsatz polymorpher Loci; **Hj:** Mittelwert Heterozygotie unter der Annahme des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts (Nei's gene diversity); **S.E.(Hj):** Standardfehler von Hj; **hs:** Bayes'schen Approximation der Heterozygotie in jeder Population, unter der Annahme, dass kein Hardy-Weinberg-Gleichgewicht besteht. **S.D.(hs):** Standardabweichung von hs.

Population	n	#loc_P	PLP	Hj	S.E.(Hj)	hs	S.D. (hs)
GUAJIRA	26	249	56,5	0,16527	0,00607	0,3303	0,0030
MAGDALENA	4	288	65,3	0,28032	0,00794	0,3335	0,0030
ARCHIPIELAGOS	32	294	66,7	0,19831	0,00729	0,3339	0,0029

3.3 Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) innerhalb und zwischen den Populationen

Auf der Basis des gesamten AFLP-Datensatzes wurde eine Analyse der molekularen Varianz (AMOVA) durchgeführt, um die genetische Variabilität jeder Art innerhalb der Populationen, zwischen den Populationen und zwischen den Geschlechtern zu untersuchen. Die AMOVA zeigte bei keiner Art eine signifikante Differenzierung zwischen den Geschlechtern. Dagegen trat in *Munida flinti, Agononida longipes* und *Munidopsis riveroi* eine signifikante Differenzierung innerhalb und zwischen den Populationen auf. Die AMOVA zeigte auch, dass zwischen 83,37 und 95,06 % der gesamten genetischen Variabilität innerhalb der Arten den Unterschieden zwischen den Individuen zugeschrieben werden kann ($p < 0,05$) (Tab. 11).

Tab. 11 Analysen der molekularen Varianz **(AMOVA)** der AFLP-Fragmente von *Munida flinti, Agononida longipes* und *Munidopsis riveroi,* basierend auf den euklidischen Distanzen. Angegeben sind Freiheitsgrade **(df)**, Summe der Quadrate **(SSD)**, Varianzkomponenten **(CV)**, Prozentanteil der Gesamtvarianz **(%total)**. Die Signifikanzwerte **(*p*)** für die Varianzkomponenten zwischen den Populationen sind nach 1 000 Permutationen berechnet und **Fette Schrift** und durch Unterstreichung markiert.

Gruppierung	df	SSD	CV	%total	*p*
Munida flinti					
Zwischen Populationen	4	841,456	7,929	11,96	**0,020**
Zwischen Geschlechtern	4	253,025	0,621	0,94	0,431
Innerhalb der Populationen	88	4850,229	57,741	87,10	**0,000**
Total	92	5944,710	66,291		
Agononida longipes					
Zwischen Populationen	4	845,510	8,696	15,69	**0,000**
Zwischen Geschlechtern	4	203,137	0,521	0,94	0,276
Innerhalb der Populationen	84	3882,342	46,218	83,37	**0,000**
Total	92	4930,989	55,435		
Munidopsis riveroi					
Zwischen Populationen	2	200,794	2,538	4,44	**0,000**
Zwischen Geschlechtern	3	171,318	0,284	0,50	0,659
Innerhalb der Populationen	56	3040,437	54,293	95,06	**0,002**
Total	61	3412,548	57,116		

Dagegen entfielen nur zwischen 4,44 und 15,69 % der genetische Variabilität auf die Variation zwischen den Populationen einer Art ($p < 0,05$).

Der paarweise Vergleich der genetischen Distanzen zwischen Populationen zeigte hochsignifikante Unterschiede zwischen den Populationen von *M. flinti* (Abb. 40 und Tab. 12). Das Dendrogramm zeigt zwei Gruppierungen der Populationen: in einer Gruppe sind die Ökoregionen PALOMINO, MAGDALENA und DARIEN zusammengefasst, in den anderen Gruppe die Gebiete TAYRONA und ARCHIPIELAGOS.

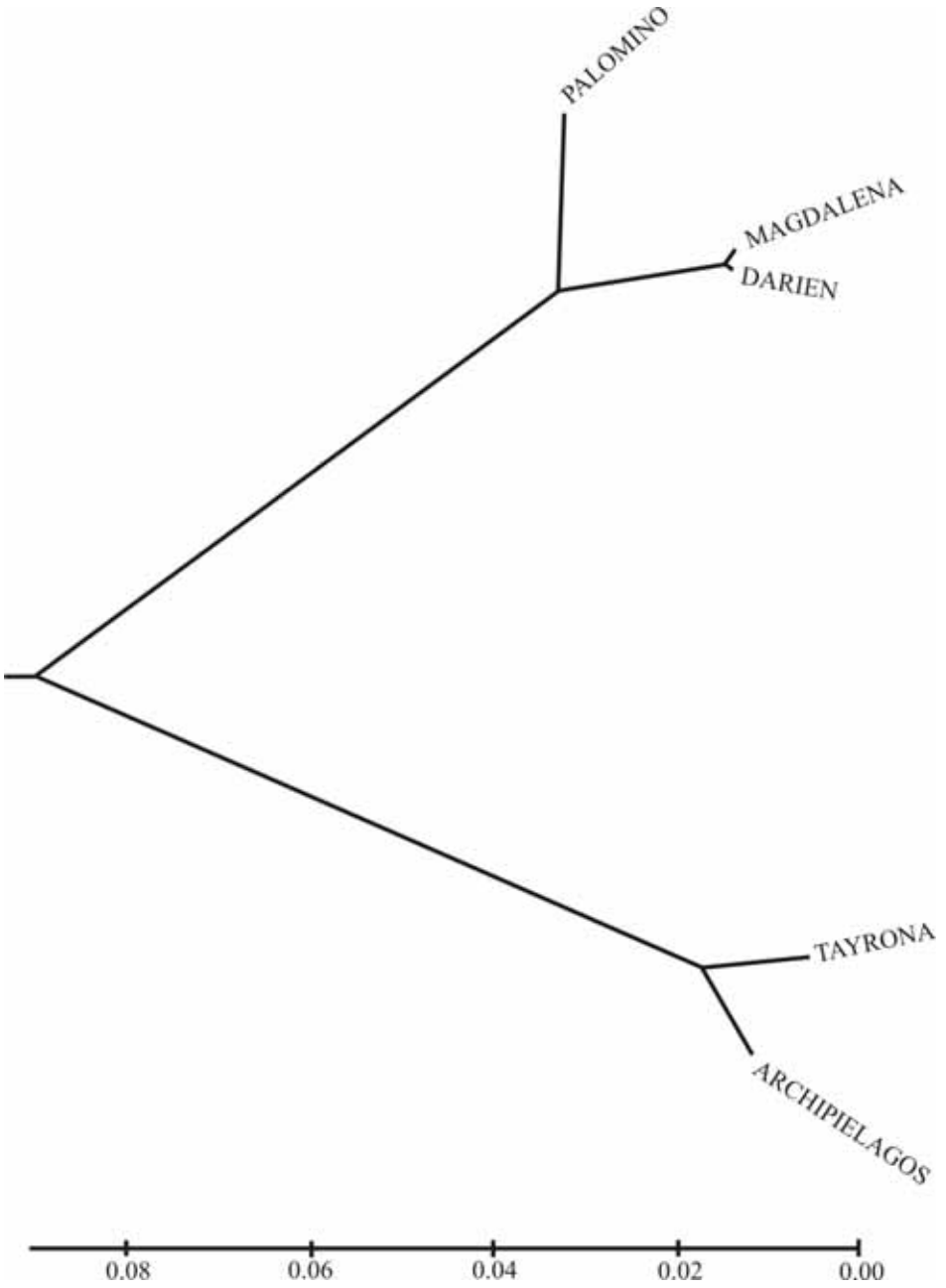

Abb. 40 Dendrogramm der genetischen Distanzen zwischen Populationen von *Munida flinti*.

Tab. 12 Genetische Unterschiede zwischen Populationen von *Munida flinti*, erhalten durch die Methode des paarweise Vergleichs. Signifikante Unterschiede sind durch Sternchen (*) gekennzeichnet ($p < 0,05$)

	PALOMINO	TAYRONA	MAGDALENA	ARCHIPIELAGOS	DARIEN
PALOMINO					
TAYRONA	0,11012*				
MAGDALENA	0,03956*	0,22382*			
ARCHIPIELAGOS	0,10735*	0,02281	0,20624*		
DARIEN	0,03746	0,22816*	0,00191	0,20597*	

Die Auswertung für *A. longipes* zeigt hochsignifikante Unterschiede zwischen Populationen. Das Dendrogramm der genetischen Distanzen zwischen Populationen zeigt, dass die nordöstlichen ökologischen Gebiete GUAJIRA, PALOMINO und MAGDALENA gruppiert vorlagen. Die Populationen TAYRONA und DARIEN waren in einer anderen Gruppe zusammengefasst (Abb. 41 und Tab. 13).

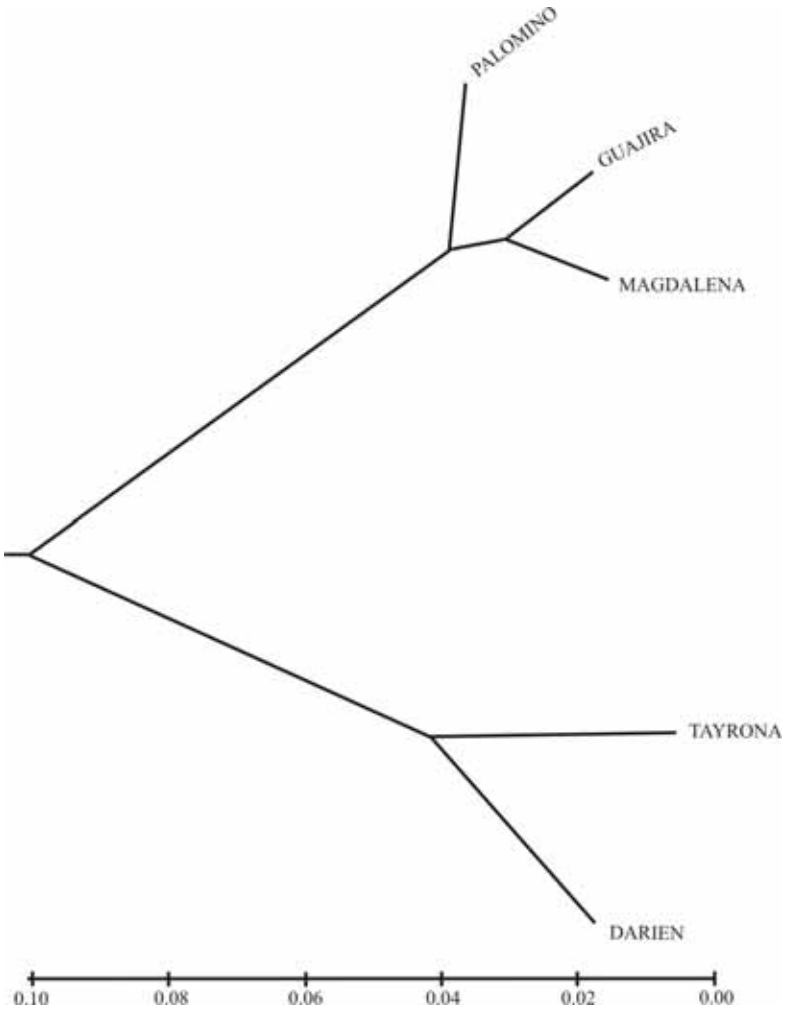

Abb. 41 Dendrogramm der genetischen Distanzen zwischen Populationen von *Agononida longipes*.

Tab. 13 Genetische Unterschiede zwischen Populationen von *Agononida longipes*, erhalten durch die Methode des paarweisen Vergleichs. Signifikante Unterschiede sind durch Sternchen (*) gekennzeichnet (p < 0,05)

	GUAJIRA	PALOMINO	TAYRONA	MAGDALENA	DARIEN
GUAJIRA					
PALOMINO	0,03373*				
TAYRONA	0,14370*	0,12862*			
MAGDALENA	0,03309*	0,06545*	0,13568*		
DARIEN	0,28496*	0,25044*	0,07156*	0,26528*	

Für *Munidopsis riveroi* zeigt der paarweise Vergleich hochsignifikante Unterschiede zwischen allen Populationen. Die deutliche Trennung der im Gebiet MAGDALENA gefundenen Individuen von denen der anderen Gebiete im Dendrogramm beruht möglicherweise auf einer zu geringen Individuenzahl (n=4) (Abb. 42 und Tab. 14).

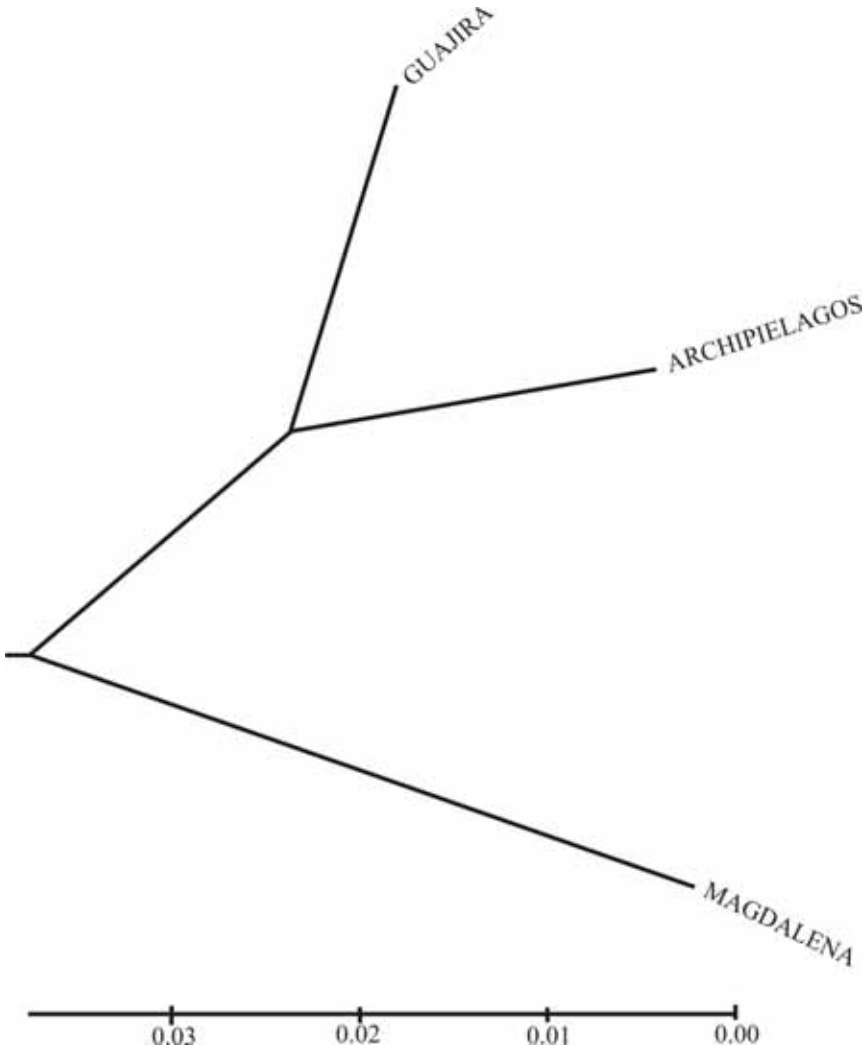

Abb. 42 Dendrogramm der genetischen Distanzen zwischen Populationen von *Munidopsis riveroi*.

Tab. 14 Genetische Unterschiede zwischen Populationen von *Munidopsis riveroi*, erhalten durch die Methode des paarweisen Vergleichs. Signifikante Unterschiede sind durch Sternchen (*) gekennzeichnet (p < 0,05)

	GUAJIRA	MAGDALENA	ARCHIPIELAGOS
GUAJIRA			
MAGDALENA	0,09893*		
ARCHIPIELAGOS	0,03973*	0,05191*	

3.4 Hauptkomponenten-Analyse (PCA)

Für jede Art wurde eine Hauptkomponenten-Analyse der euklidischen Distanzen zwischen Individuen durchgeführt. Die PCA für *Munida flinti* zeigt eine mosaikartiges Muster. Die ersten zwei Komponenten erklärten 78,40% der Gesamtvarianz. Abb. 43 verdeutlicht, dass die Ökoregionen TAYRONA und ARCHIPIELAGOS die größte Variation aufwiesen, während PALOMINO, MAGDALENA und DARIEN in sich homogen und untereinander ähnlich waren.

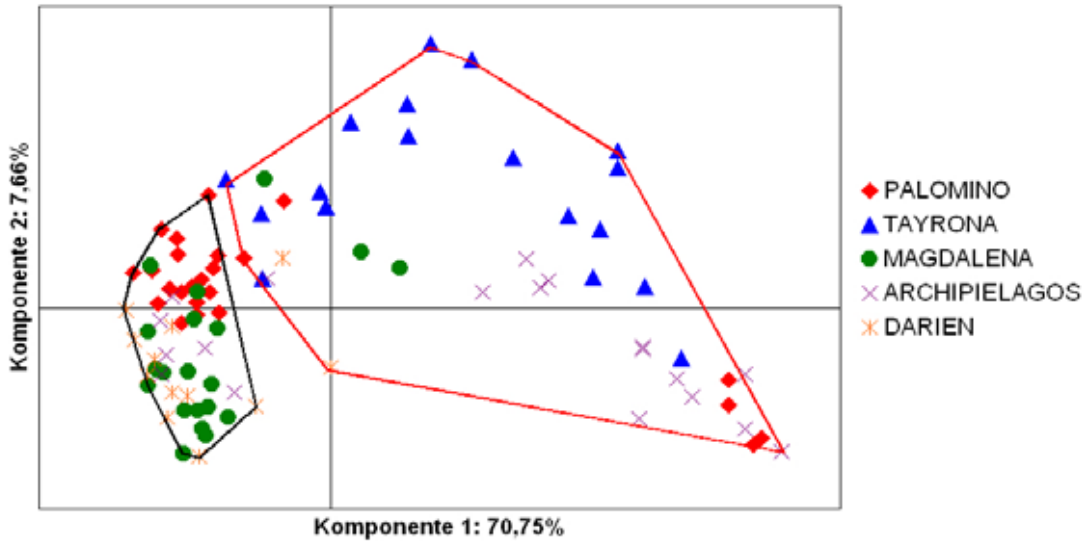

Abb. 43 Hauptkomponenten-Analyse für *Munida flinti*. Die erste Hauptkomponente erklärt 70,75% und die zweite 7,66% der Gesamtvarianz.

Die PCA für *Agononida longipes* zeigt deutliche Unterschiede zwischen den Populationen. Die ersten zwei Komponenten erklären 70% der Gesamtvarianz. Die PCA zeigt, dass die Tiere von TAYRONA und DARIEN eine hohe Ähnlichkeit aufwiesen. Trotzdem gab es einige Individuen aus diesen Gebieten, die sich unter die Populationen der nordöstlichen Region

mischten. Dies bedeutet möglicherweise, dass der Genfluss zwischen den Populationen behindert ist (Abb. 44).

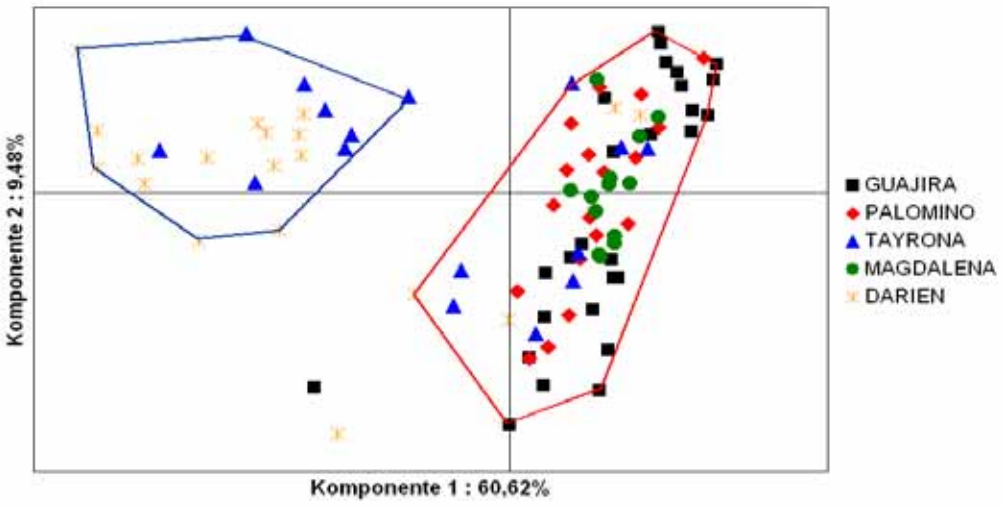

Abb. 44 Hauptkomponenten-Analyse für *Agononida longipes*. Die erste Hauptkomponente erklärt 60,62% und die zweite 9,48% der Gesamtvarianz.

Die PCA für *Munidopsis riveroi* zeigt keine Unterschiede zwischen den Populationen, im Gegensatz zu der AMOVA und dem UPGMA-Dendrogramm. Dagegen zeigt die Hauptkomponentenanalyse eine deutliche Mischung der Individuen und eine hohe genetische Variabilität innerhalb der Art (Abb. 45). Die ersten zwei Komponenten erklären nur 53% der Gesamtvarianz des Datensatzes, hiervon die erste Komponente 35% und die zweite Komponente 17%.

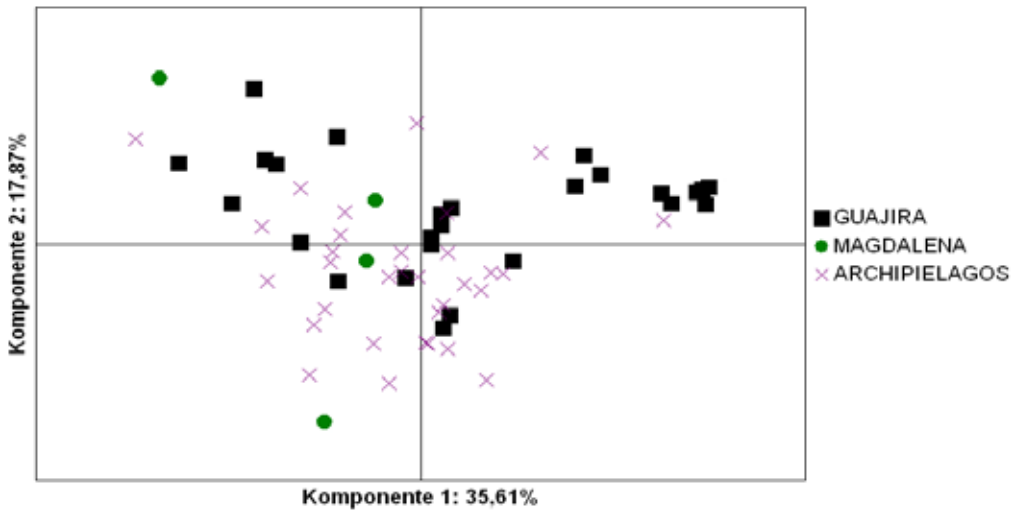

Abb. 45 Hauptkomponenten-Analyse für *Munidopsis riveroi*. Die erste Komponente erklärt 35,61% und die zweite 17,87% der Gesamt-Varianz.

3.5 Neighbor-joining-Analyse

Auf Basis der genetischen Ähnlichkeitsmatrix zwischen Individuen wurde ein Dendrogramm mit der Methode „Neighbor-joining“ und dem Jaccard-Ähnlichkeitskoeffizienten erstellt. Das Dendrogramm wurde durch 1 000 Boostrap-Iterationen geprüft. In dem Dendrogramm für *Munida flinti* (Abb. 46) ist die Gruppierung der Individuen gering strukturiert und zeigt eine mosaikartige Anordnung ähnlich wie in der Hauptkomponentenanalyse. Die Analyse ergab keine klare Reihenfolge der geographischen Regionen. Wie dieses Dendrogramm zeigt, ergibt sich eine Trennung der Proben von TAYRONA und ARCHIPIELAGOS von den restlichen Gebieten. Außerdem zeigen sich geringe genetische Distanzen zwischen den Individuen. Trotzdem gibt es eine Mischung der Proben von PALOMINO und MAGDALENA und eine schwache Bootstrap-Unterstützung, was bedeutet, dass die Gruppierung wenig Konsistenz hat. Beim Vergleich mit den erzielten AMOVA-Ergebnissen deutet sich möglicherweise an, dass die hochsignifikanten Unterschiede zwischen den Populationen in *M. flinti* ihren Ursprung in der genetischen Variabilität innerhalb der Populationen haben. TAYRONA und ARCHIPIELAGOS wiesen die höchste Variabilität auf.

In dem Dendrogramm der Individuen von *Agononida longipes* (Abb. 47) ist eine deutliche Trennung zwischen zwei Gruppen mit 100% Bootstrap-Unterstützung zu erkenne: die Gruppe A vereint die meisten Individuen aus GUAJIRA, PALOMINO und MAGDALENA und die Gruppe B die Individuen aus TAYRONA und DARIEN. Dieses Ergebnis wird durch die AMOVA und die Hauptkomponentenanalyse bestätigt.

Für *Munidopsis riveroi* (Abb. 48) zeigt das Neighbor-joining-Dendrogramm, ähnlich wie für *M. flinti,* keine Unterschiede zwischen den geographischen Gebieten, aber mehr genetische Variabilität innerhalb der Art als bei *M. flinti* und *A. longipes*. Zusammen mit der Bayes’schen Approximation bedeutet dieses Ergebnis, dass es möglicherweise einen hohen Inzuchtgrad innerhalb der Art zusammen mit einer relativ hohen genetischen Variabilität gibt.

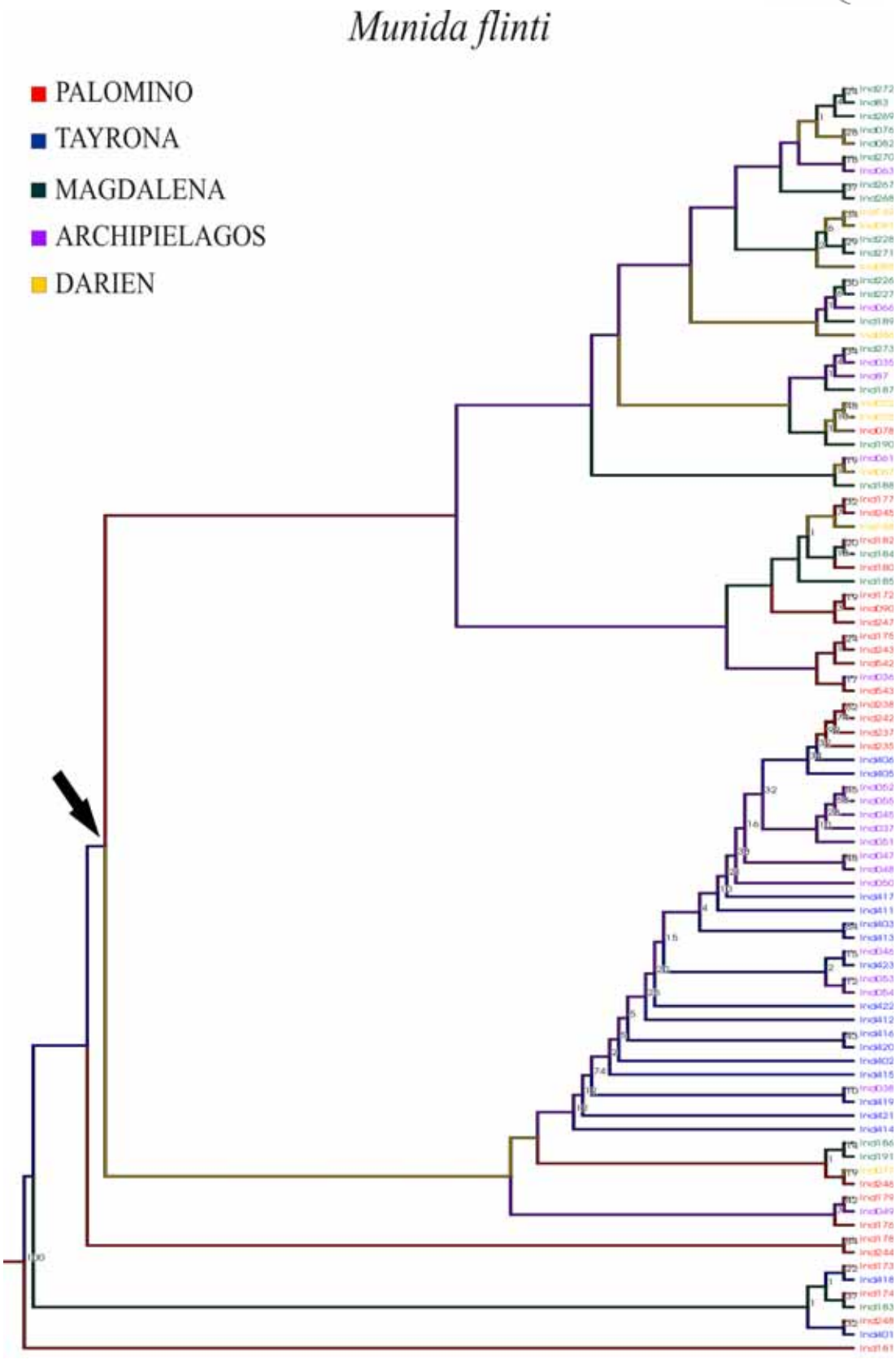

Abb. 46 Ähnlichkeitsdendrogramm zwischen Individuen von *Munida flinti* erstellt mit der Methode des „Neighbor-joining“ und dem Jaccard-Ähnlichkeitskoeffizienten. Die Zahlen zwischen den Ästen geben die Bootstrap-Unterstützung nach 1 000 zufälligen Wiederholungen an.

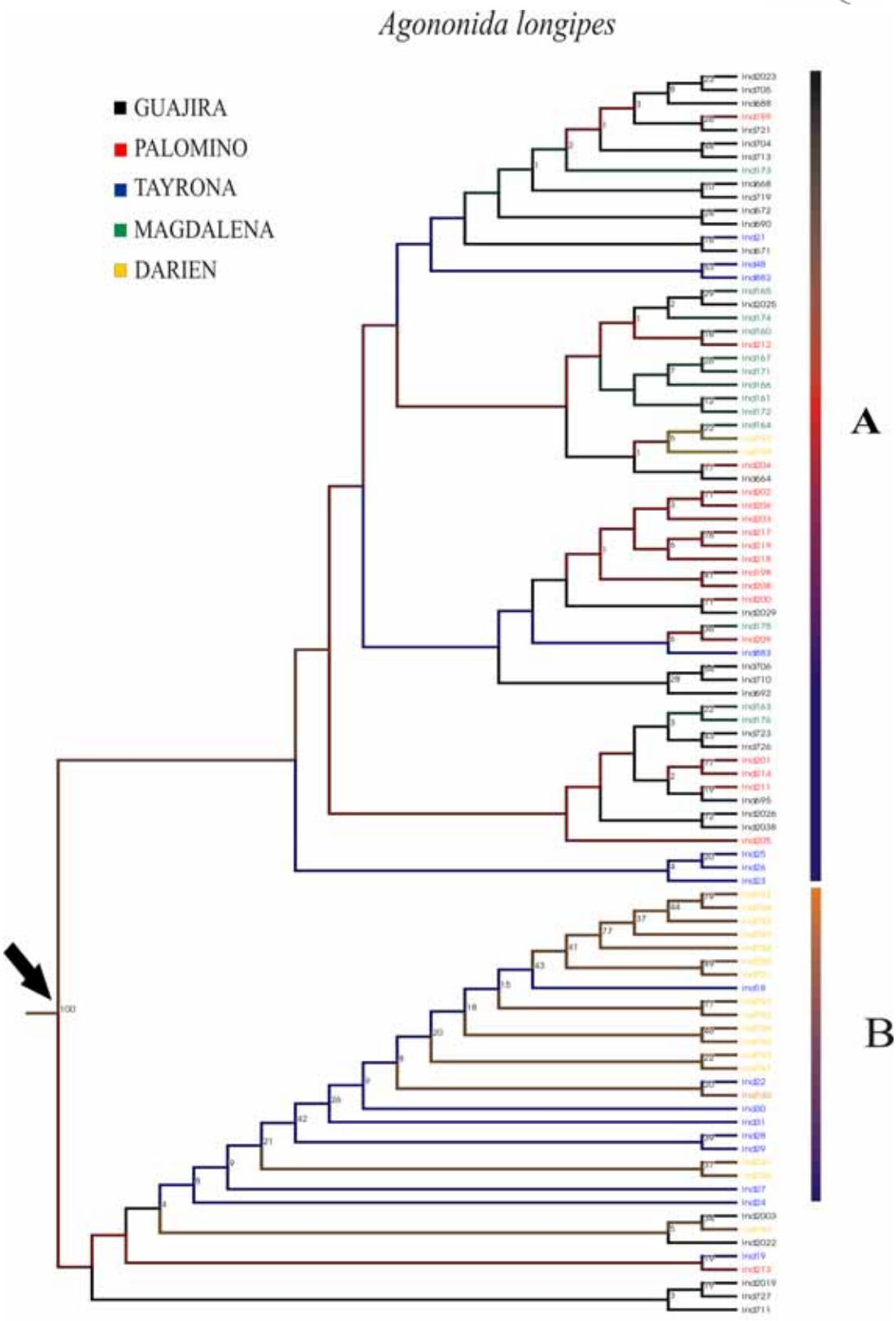

Abb. 47 Ähnlichkeitsdendrogramm zwischen Individuen von *Agononida longipes* erstellt mit der Methode des „Neighbor-joining“ und dem Jaccard-Ähnlichkeitskoeffizienten. Die Zahlen zwischen den Ästen geben die Bootstrap-Unterstützung nach 1 000 zufälligen Wiederholungen an.

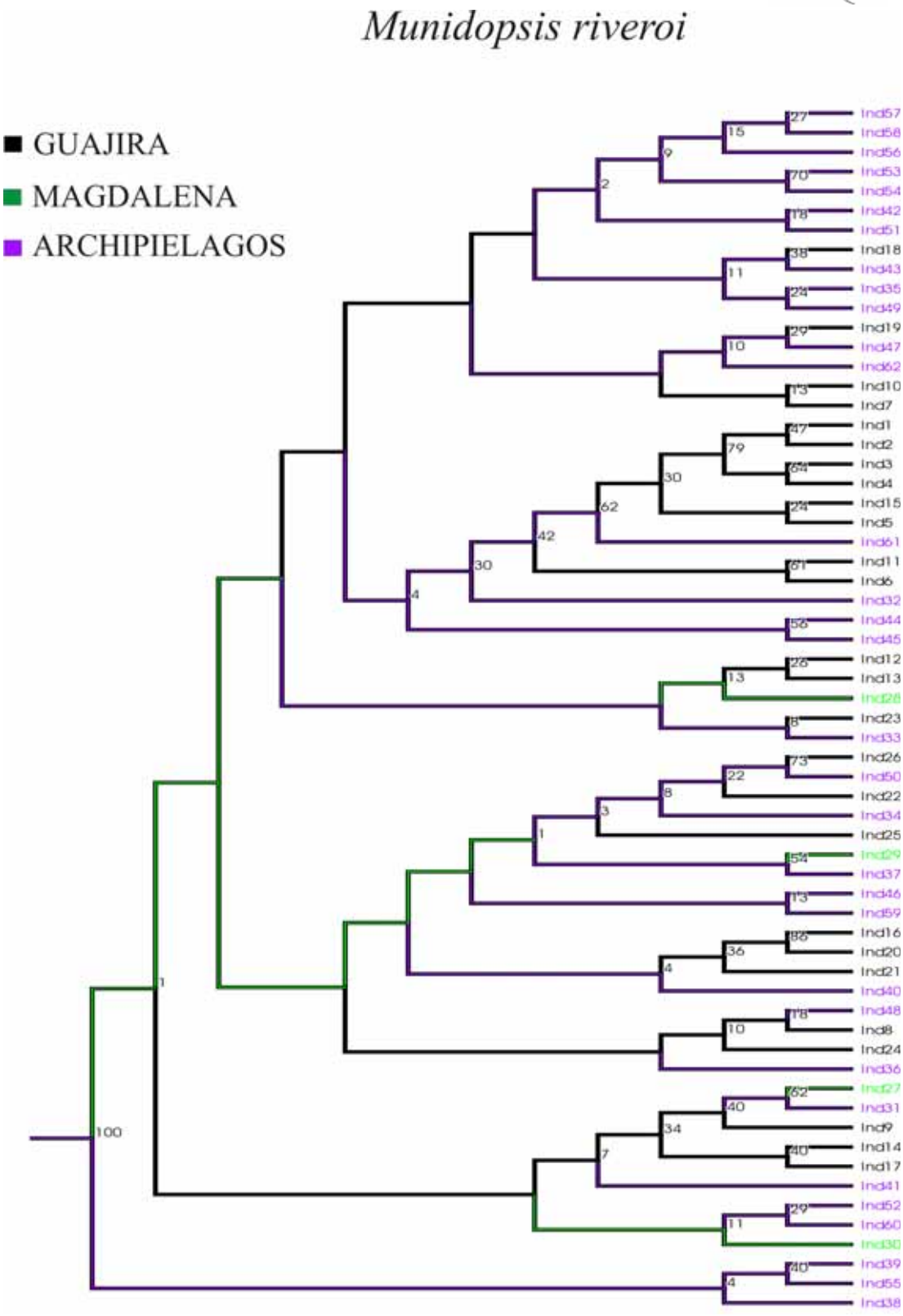

Abb. 48 Ähnlichkeitsdendrogramm zwischen Individuen von *Munidopsis riveroi* erstellt mit der Methode des „Neighbor-joining“ und dem Jaccard-Ähnlichkeitskoeffizienten. Die Zahlen zwischen den Ästen geben die Bootstrap-Unterstützung nach 1 000 zufälligen Wiederholungen an.

3.6 Zuweisungstest

Der Zuweisungstest bestimmt die Zugehörigkeit jedes Individuums zu einer a priori festgelegten Population aufgrund der genetischen Ähnlichkeit zwischen den Proben. Der Zuweisungstest für *Munida flinti* zeigt eine große genetische Diversität, besonders bei den Individuen aus DARIEN. Kein Individuum, das a priori DARIEN zugeordnet war, ließ sich dort einordnen sondern wurde anderen Populationen zugerechnet. Die beste Zuordnung ergab sich für die ökologischen Gebiete TAYRONA und ARCHIPIELAGOS (Abb. 49).

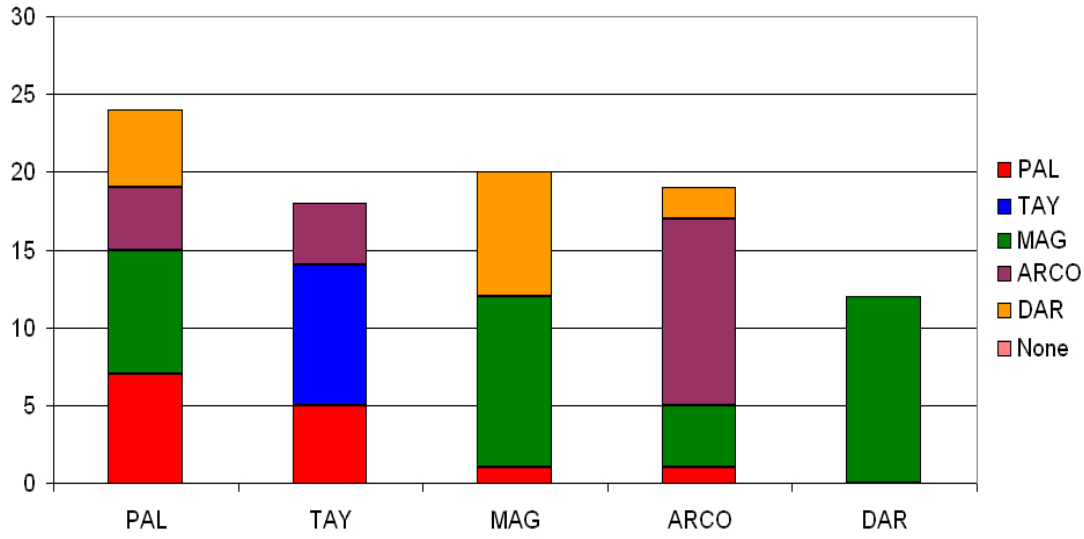

Abb. 49 Zuweisungstest für *Munida flinti*. **PAL:** PALOMINO, **TAY:** TAYRONA, **MAG:** MAGDALENA, **ARCO:** ARCHIPIELAGOS, **DAR:** DARIEN.

Die Ergebnisse für *Agononida longipes* zeigten eine bessere Zuordnung. Mehr als 50% der Individuen aus GUAJIRA, PALOMINO und DARIEN wurden der jeweiligen Populationen wieder zugeordnet, was bedeutet, dass die a priori Zuweisung richtig war. Zum Beispiel wurden nur 3 von 27 Individuen von GUAJIRA in anderen Populationen eingeordnet, 7 von 18 Individuen von PALOMINO wurden in GUAJIRA zugeordnet, und 4 von 19 Individuen von DARIEN anderen Populationen zugeteilt. Die Anzahl der Individuen der Populationen TAYRONA und MAGDALENA, die ihrem Gebiet wieder zugeordnet wurden, war dagegen geringer (Abb. 50).

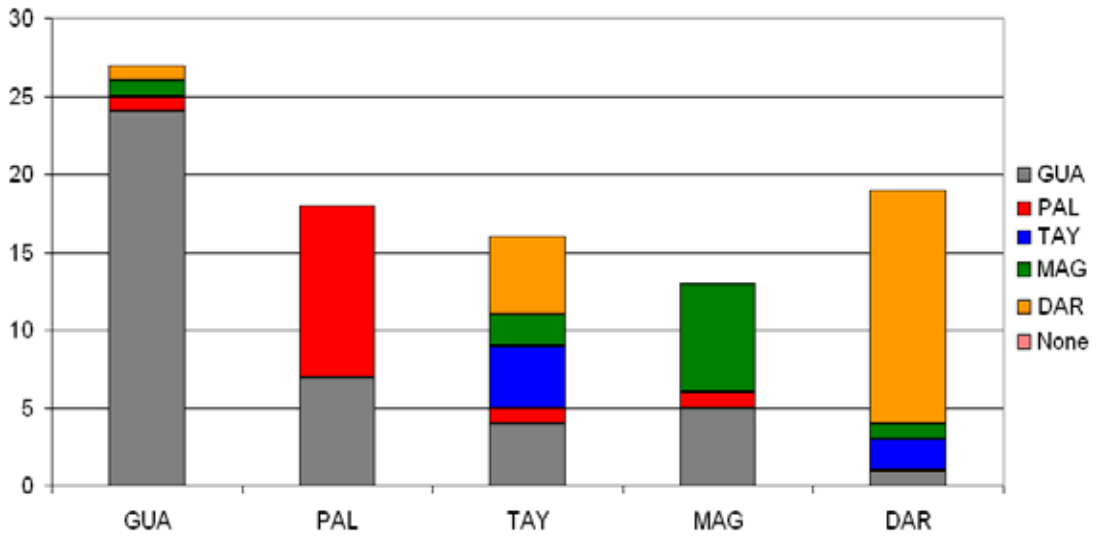

Abb. 50 Zuweisungstest für *Agononida longipes.* **GUA:** GUAJIRA, **PAL:** PALOMINO, **TAY:** TAYRONA, **MAG:** MAGDALENA, **DAR:** DARIEN.

Der Zuweisungstest zeigte für *Munidopsis riveroi*, dass 17 von 26 Individuen aus GUAJIRA wieder in die gleiche Population einordnet wurden. Genauso wurden 26 von 32 Individuen aus ARCHIPIELAGOS wieder dort zugeordnet. Die Individuen aus MAGDALENA wurden sowohl auf den Ursprungsort als auch auf ARCHIPIELAGOS verteilt. Dies bedeutet, dass zwischen beiden Populationen eine hohe genetische Ähnlichkeit bestand (Abb. 51).

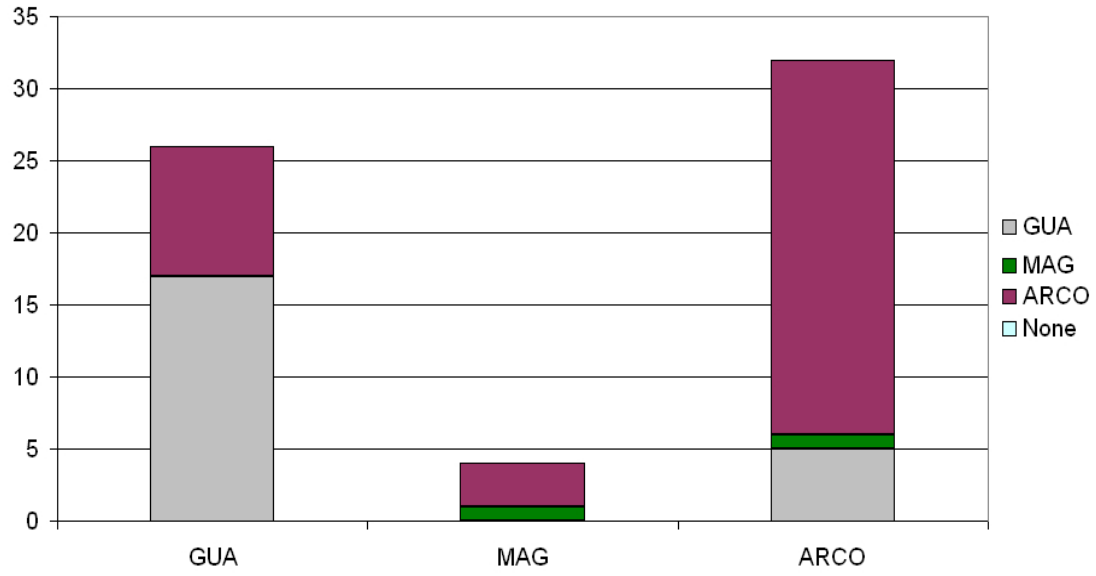

Abb. 51 Zuweisungstest für *Munidopsis riveroi*. **GUA:** GUAJIRA, **MAG:** MAGDALENA, **ARCO:** ARCHIPIELAGOS.

3.7 Beziehung zwischen geographischen und genetischen Distanzen

Auf Grundlage der genetischen und geographischen Distanzen wurde ein Manteltest durchgeführt. Die Ergebnisse zeigen keine signifikante Beziehung zwischen geographischen und genetischen Distanzen innerhalb jeder Art. Der Mantel-Korrelationskoeffizient von *Munida flinti* deutete eine negative Beziehung mit einem Wert von r = -0,201 (p = 0,763) an, für *Agononida longipes* ergab sich eine positive Beziehung r = 0,472 (p = 0,094) und für *Munidopsis riveroi* war r = 0,108 (p = 0,508). Somit ergab sich kein Hinweis auf eine Abhängigkeit von der Distanz.

4. Diskussion

Die kolumbianische Karibikküste verfügt über die gesamte Vielfalt der typischen Ökosysteme des tropischen Westatlantiks mit weitläufigen Sandstränden, denen Seegraswiesen vorgelagert sind, Felsküsten mit artenreichen Algenbeständen, Korallenformationen und Ästuaren mit Küstenlagunen und Mangrovenwäldern. Die Unterschiedlichkeit verschiedener Küstenabschnitte hat zur Einteilung der kolumbianischen Küste in verschiedene Ökoregionen geführt, wobei drei Hauptkriterien im Vordergrund gestanden haben. Eines der Bewertungskriterien waren die unterschiedlichen hydrographischen und ozeanografischen Einflüsse wie der Zufluss von Süßwasser aus Flüssen und Lagunensystemen und die damit verbundene Sedimentfracht sowie die Meeresströmungen und regionale Auftriebssysteme. Ein weiteres Kriterium waren geomorphologische Strukturen der Küste, geologische Formationen, unterschiedliche Sedimenttypen, Ausdehnung und Profil des Kontinentalsockels und Exposition der Küste. Das dritte Kriterium berücksichtigte in erster Linie die Präsenz und Verteilung der typischen Ökosysteme und die Produktivität der Systeme (Díaz & Gómez, 2000).

Die Heterogenität der Küstenstrukturen und Unterschiedlichkeit der Ökosysteme spiegelt sich in der Zusammensetzung und Vielfalt der Flora und Fauna wider und wurde durch zahlreiche Studien belegt, z.B. für die Mollusken (Díaz & Puyana, 1994), Algen (Schnetter, 1981) und Zooplankton (Bernal-Valderrama, 2000). Aus der Faunenverteilung sind unterschiedliche Faunenregionen ersichtlich, die offensichtlich durch ökologische Barrieren getrennt werden. Solche Barrieren sind in den Auftriebsgebieten der Guajira Halbinsel (Fajardo, 1979) und des Tayrona-Nationalparks (Bula-Meyer, 1977) beschrieben worden, eine weitere Barriere bildet offenbar die Einmündung des Rio Magdalena in das Karibische Meer. Der Einfluss des Auftriebswassers manifestiert sich im wesentlichen in den oberen 200 Metern und tritt an der kolumbianischen Küste jahrezeitlich bedingt auf. Insbesondere das Auftriebsgebiet der Guajira zeichnet sich durch eine örtlich begrenzte hohe Primärproduktion aus.

Im Mündungsgebiet des Rio Magdalena erreicht die Sedimentfahne eine Länge von annähernd 230 km mit einer Flächenausdehnung von über 50 000 km^2 und einem geschätzten Volumen von 180 000 km^3. Die Auswirkungen sind bis in 4 000 m Tiefe feststellbar (Wetzel, 1993; Reading & Richards, 1994). Diese Sedimentfahne besteht mit jahreszeitlichen Schwankungen das ganze Jahr über und scheint für viele Arten bis in große Tiefen eine Barriere darzustellen, die Populationen im Nordosten der karibischen Küste Kolumbiens von denen der südwestlichen Ökoregionen trennt und den Genfluss dazwischen behindert.

Die Beobachtung der Faunenunterschiede in den Küstenökosystemen und die Existenz von Ausbreitungsbarrieren sowie in Voruntersuchungen festgestellte morphologische Variationen in Populationen aus verschiedenen Bereichen des Kontinentalsockels werfen die Frage auf, inwieweit die Tiefenfauna des Kontinentalsockels durch ökologische Barrieren beeinflusst wird und inwieweit sich die im Oberflächenwasser feststellbaren Barrieren auf die Struktur und den Zusammenhang der Tiefenpopulationen auswirken. Dabei kann erwartet werden, dass längere Isolierung zu morphologischen und genetischen Unterschieden zwischen getrennten Populationen führt. Eventuelle Isolationsfaktoren müssten sich durch Korrelation feststellbarer Unterschiede zwischen lokalen Populationen mit möglichen Barrieren wie dem Rio Magdalena oder Auftriebsgebieten und ökologischen Strukturen, besonders Unterschieden im Substrattyp, sichtbar machen lassen.

Es gibt eine Reihe von Populationsuntersuchungen, in denen die Ergebnisse von molekularen Analysen mit morphologischen Daten verglichen wurden und die eine Übereinstimmung zwischen den Ergebnissen beider Untersuchungsmethoden zeigen. An Crustacea arbeiteten Triantaphyllidis et al. (1997), Müller et al. (1998), Sarver et al. (1998), Creasey et al. (2000), Sarver et al. (2000), Daniels et al. (2001), Daniels et al. (2002), und Young et al. (2002), Insekten wurden von Dujardin et al. (1999) und Solano et al. (1999) untersucht und Corti & Crosetti (1996), Agnèse et al. (1997) und Rognon et al. (1998) analysierten Populationen von Fischen. Für die vorliegende Studie ist festzustellen, dass bei *Munida flinti, Agononida longipes* und *Munidopsis riveroi* die morphologischen und die genetischen

Untersuchungen zu ähnlichen Ergebnisse kamen. Jede der bearbeiteten Arten wies einzige genetische und morphologische Abweichungen zwischen den Populationen auf, jedoch waren die Muster bei jeder Art verschieden.

Bei *Munida flinti* zeigte sich ein mosaikartiges Muster mit einer deutlichen Verbindung zwischen den Populationen TAYRONA und ARCHIPIELAGOS die vermutlich durch Austausch während der Larvalphase bewirkt wird. Dieses Populationsmuster wurde auch bei dem Brachyuren *Cancer magister* vor der Küste Washingtons (McConnaughey et al., 1992) und dem Balaniden *Balanus glandula* vor der Küste Kaliforniens (Roughgarden et al., 1988) beobachtet. In beiden Gebieten führen jahreszeitlich wechselnde Winde zu Veränderungen der Oberflächenströmungen, ähnlich wie das periodische Auftreten des Passatwindes an der Küste Kolumbiens. Dieser Wandel verursacht möglicherweise eine hohe genetische Heterogenität weil die Larven in unterschiedliche Richtungen verbreitet werden. Im Fall von *M. flinti* zeigten die Tiere von TAYRONA und ARCHIPIELAGOS einen hohen Prozentsatz an polymorphen Loci und eine große genetische Ähnlichkeit zwischen beiden Populationen. Auf der anderen Seite wiesen sie morphologische Unterschiede in der Carapaxgröße und der Größe der Abdominaltergiten auf, während sich das Sternum wenig unterschied. Eine graphische Darstellung (Abb. 52) zeigt die möglichen Verbindungen zwischen den Populationen der karibischen Küste Kolumbiens. In der ersten Gruppierung sind die Populationen PALOMINO, MAGDALENA und DARIEN vereint, hier zeigt PALOMINO einen hohen Polymorphiegrad, und die genetische Diversität verringerte sich in Richtung Nordost-Südwest. Die mögliche Verbindung zwischen diesen Populationen ist in der Abbildung durch die rote Fläche angezeigt, der Polymorphiegrad jeder Population wird durch die Breite der Fläche dargestellt. Die zweite Gruppierung TAYRONA und ARCHIPIELAGOS stimmt mit der gelben Fläche in der Abbildung überein.

Munida flinti befindet sich in 150 m Tiefe, wo die Wassermassen jahreszeitlichen Schwankungen ausgesetzt sind. Die Mehrzahl der eiertragenden Weibchen wurde am Ende der Trockenzeit gesammelt, was bedeutet, dass möglicherweise die Larven am Anfang der Regenzeit oder

während der Übergangsperiode zwischen den zwei klimatischen Zeiten schlüpfen. Deshalb könnte die Mehrzahl der Larven durch lokale Wirbel vor TAYRONA und ARCHIPIELAGOS zurückgehalten werden. Die Larven, die später schlüpfen könnten von der Gegenströmung Panama-Kolumbien von Südwesten nach Nordosten transportiert werden. Dadurch könnte eine zeitweise Verbindung zwischen den Populationen DARIEN, MAGDALENA und PALOMINO in der Regenzeit entstehen. Dieser Mechanismus könnte die hohe genetische Variabilität der Tiere aus TAYRONA und ARCHIPIELAGOS und die relativ geringe Variation bei den Individuen aus den übrigen Gebieten erklären.

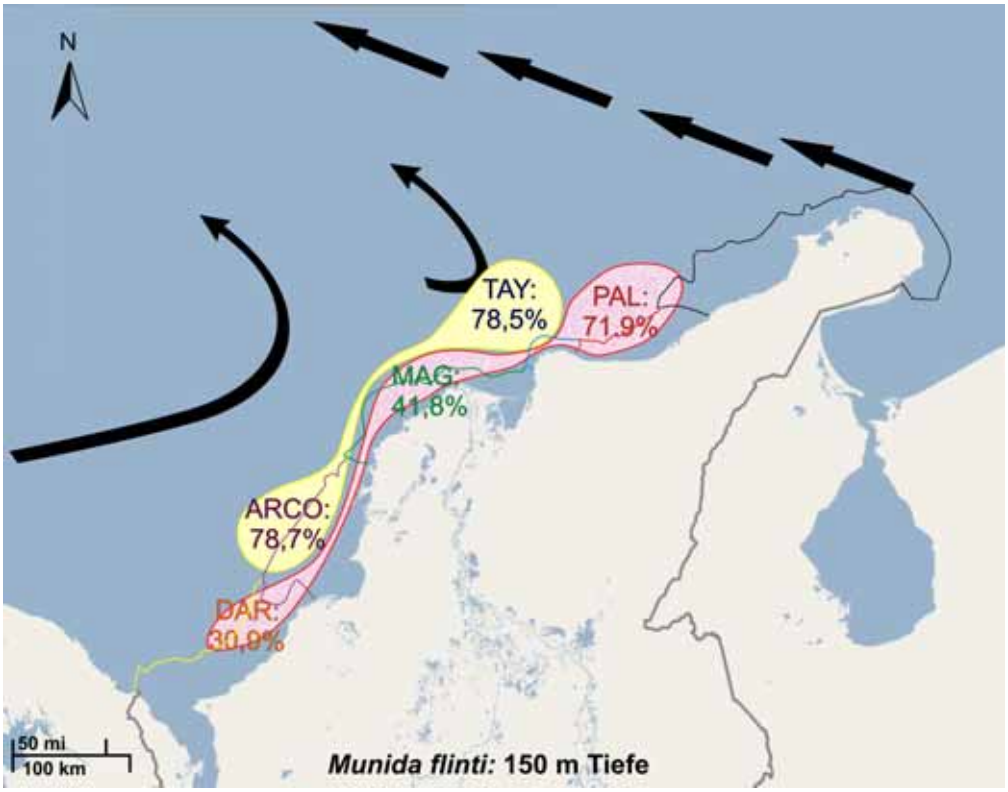

Abb. 52 Graphische Darstellung der Populationsstruktur von *Munida flinti*. Die rote Fläche verbindet die Populationen PALOMINO (PAL), MAGDALENA (MAG) und DARIEN (DAR) auf Grund der genetischen Ähnlichkeit in der PCA und im "Neighbor-joining" Dendrogramm. Die Populationen TAYRONA (TAY) und ARCHIPIELAGOS (ARCO) sind durch die gelbe Fläche verbunden. Die Größe der Fläche entspricht dem Prozentsatz der polymorphen Loci einer jeden Population. Die Pfeile geben die Richtung der Strömungen während der Regenzeit an.

In dem Maße, wie die Tiefe zunimmt, lassen die Heterogenität des Meeresbodens die Strömungsgeschwindigkeit und der Einfluss des Passatwinds nach. Unter 200 m Tiefe wirkt hauptsächlich der stationäre Wirbel Panama-Kolumbien das ganze Jahr über. In dieser Tiefe zeigt sich ein

Einfluss der subtropischen Wasserschicht mit hoher Salinität, zudem erscheint eine Gegenströmung in Richtung West-Ost vom Golfo del Darién (Kolumbien) nach dem Golfo de Mosquitos (Panama) (Andrade-Amaya, 2000; Andrade-Amaya et al., 2003). Die Gegenströmung Panama-Kolumbien fließt nahe der kolumbianischen Küste und ist noch unter 300 m Tiefe wirksam. Möglicherweise bestimmt dies das Verhalten der Populationen von *Agononida longipes*.

Im 300 m Tiefe, sind die Richtungen der Meeresströmungen, die Temperatur und der Salzgehalt zwischen Ökoregionen verschieden, aber das ganze Jahr über relativ konstant. Hier befindet sich *Agononida longipes* und der Individuen eine hohe genetische (Abb. 53) und morphologische Variabilität zwischen den Populationen der nordöstlichen und der südwestlichen Ökoregionen aufweisen. Für *A. longipes* lassen sich die geringen lokalen Veränderungen der Wasserbedingungen auch an der eingeschränkten Formbarkeit des Körpers inklusive des Sternums erkennen. Die Trennung der Populationen DARIEN und TAYRONA (Abb. 53, gelbe Fläche) von den übrigen Gebieten könnte durch die Anwesenheit der lokalen Wirbel erklärt werden. Die Verbindung zwischen den Populationen GUAJIRA, PALOMINO und MAGDALENA (Abb. 53, rote Fläche) ist durch die Gegenströmung Panama-Kolumbiens erklärbar.

Munidopsis riveroi lebt in 500 m Tiefe, hier die Wasserschicht kaum von den Bedingungen der Wasseroberfläche beeinflusst wird und die weitgehend stabile Umweltbedingungen aufweist. Die Populationshomogenität von *M. riveroi* (Abb. 54) und der relativ hohe Inzuchtgrad sowie eine geringe Formbarkeit des Sternums können durch die der stabilen Wasserbedingungen in 500 m Tiefe erklärt werden. Die größte genetische Variabilität befindet sich im südwestlichen Gebiet des kolumbianischen karibischen Meers. Sie zeigt eine Verringerung in Richtung Nordost in direkter Abhängigkeit von der Strömung. Die zu beobachtende unterschiedliche Ausbildung der Scherenbeine zwischen den nordöstlichen und südwestlichen Gebieten ist vermutlich auf unterschiedliche ökologische Bedingungen in den beiden Gebieten zurückzuführen.

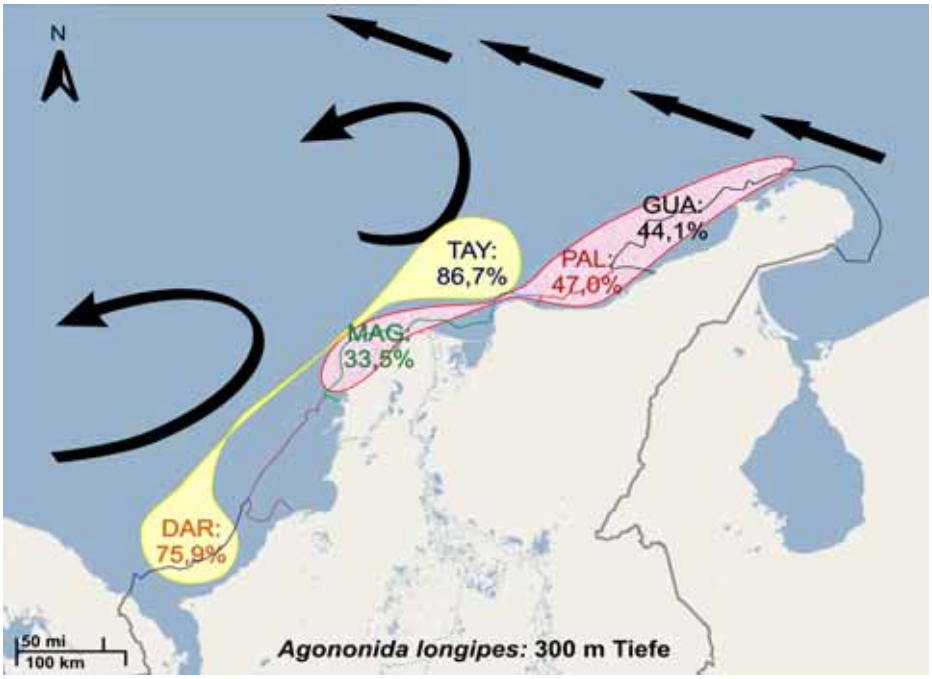

Abb. 53 Graphische Darstellung der Populationsstruktur von *Agononida longipes*. Die rote Fläche verbindet die Populationen GUAJIRA (GUA), PALOMINO (PAL) und MAGDALENA (MAG) auf Grund der genetischen Ähnlichkeit in der PCA und im "Neighbor-joining" Dendrogramm. Die Populationen TAYRONA (TAY) und DARIEN (DAR) sind durch die gelbe Fläche verbunden. Die Größe der Fläche entspricht dem Prozentsatz der polymorphen Loci einer jeden Population. Die Pfeile geben die Richtung der Strömungen in der Region das ganze Jahr über an.

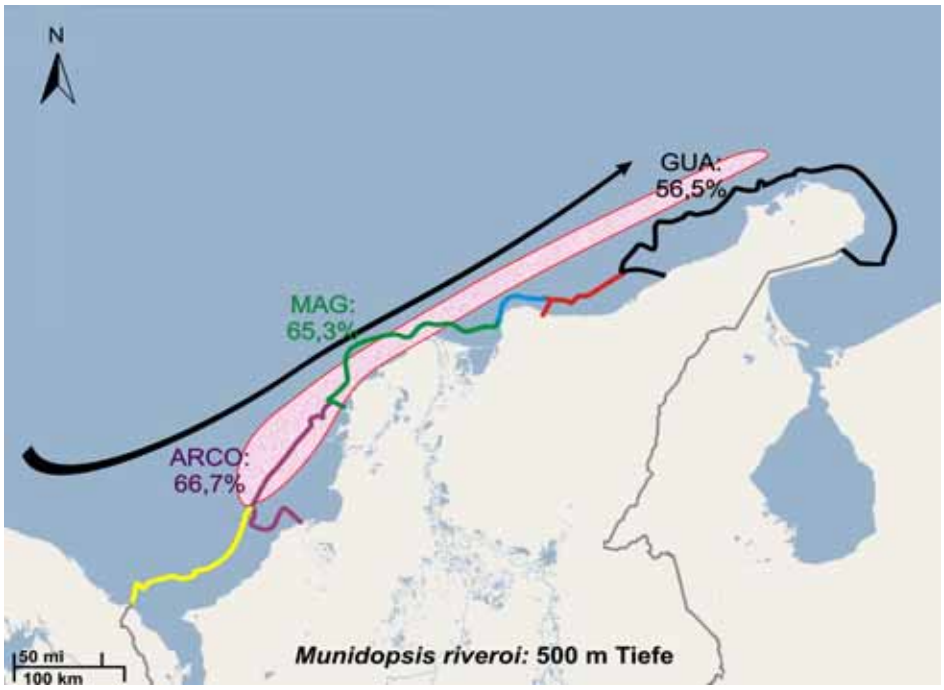

Abb. 54 Graphische Darstellung der Populationsstruktur von *Munidopsis riveroi*. Die rote Fläche verbindet die Populationen GUAJIRA (GUA), MAGDALENA (MAG) und ARCHIPIELAGOS (ARCO) auf Grund der genetischen Ähnlichkeit in der PCA und im "Neighbor-joining" Dendrogramm. Die Größe der Fläche entspricht dem Prozentsatz der polymorphen Loci einer jeden Population. Die Pfeile geben die Richtung der Strömungen an der Region das ganze Jahr über an.

Die Gründe für die Populationsstruktur bei marinen Lebewesen sind vielfältig, und die Wechselwirkungen zwischen den verursachenden Faktoren sind weitgehend unbekannt. In vielen Fällen ist die ozeanische Dynamik für die Verbindung oder die Isolierung zwischen den Populationen verantwortlich (Hedgecock, 1994; Gaylord & Gaines, 2000). In anderen Fällen spielen die Selektion, die geographische Entfernung, die geologische Geschichte und die Fortpflanzungsbiologie eine entscheidende Rolle bei der Abtrennung (Palumbi, 1992, 1994).

Die marinen Wirbellosen weisen eine Reihe von Fortpflanzungsstrategien auf, mit denen sie auf spezifische Umweltbedingungen reagieren und die dazu geeignet sind, eine Verbindung innerhalb der Populationen aufrecht zu erhalten. Unter stabilen Bedingungen und bei niedrigen Wanderungsraten wird möglicherweise die genetische Diversität innerhalb der Populationen zurückgehen (Darling et al., 2004; Baus et al., 2005). In Regionen mit unterschiedlichen Jahreszeiten wie sie an der kolumbianischen Küste herrschen, oder wenn sich klimatische Bedingungen im Verbreitungsgebiet einer Art unterscheiden, können die Wirbellosen den Zeitraum der Fortpflanzung und das Schlüpfen der Larven mit den günstigsten Umweltbedingungen in Übereinstimmung bringen. Trotz dieser Mechanismen gelingt es nicht immer, einen ununterbrochenen Genfluss zwischen den Populationen aufrecht zu erhalten.

Die Biologie der Mehrzahl der Galatheidae Arten sowie die Verbreitung der Populationen ist noch weitgehend unbekannt. Eine Reihe von Publikationen hatten die Beschreibung der Larvalzyklen der Arten zum Gegenstand (z.B. Lebour, 1930, 1931; Fagetti & Campodonico, 1971; Gore, 1979; Christiansen & Anger, 1990; Gómez-Gutiérrez & Sánchez-Ortíz, 1997; Konishi & Saito, 2000). Biologische Aspekte und die Verbreitung der Arten spielten in weiteren Untersuchungen eine Rolle (z.B. Wenner, 1982; Hartnoll et al., 1992; Tapella et al., 2002; Romero et al., 2004; Samadi et al., 2006). Viele Arbeiten behandeln taxonomische und systematische Aspekte (z.B. Miyake & Baba, 1970; Mayo, 1972; Pequegnat & Pequegnat, 1973; Mayo, 1974; Macpherson, 1991; Melo-Filho, 1992; Melo-Filho & Melo, 1992; Baba & Saint Laurent, 1995; Macpherson & Machordom, 2000; Melo-Filho & Melo, 2001a,

b, c; Macpherson & Saint Laurent, 2002; Navas et al., 2003; Baba, 2005; Macpherson et al., 2005; Macpherson, 2006, 2007). Die phylogenetischen Verwandtschaftsziehungen der Familien sowie die Populationsstruktur der Arten sind jedoch wenig bekannt. Nur in wenigen Arbeiten wurden bisher morphologische und molekulare Merkmale vergleichend benutzt (z. B. Creasey et al., 2000; Macpherson & Machordom, 2001; Jones & Vrijenhoek, 2004)

Bei *Munida flinti, Agononida longipes* und *Munidopsis riveroi* wurden bis jetzt keinerlei Studien über die Fortpflanzungsbiologie durchgeführt. Auf Grund der Beziehungen zwischen der Eigröße und der Anzahl der Eier je Muttertier (Friedrich, 1965) ist bei Arten von Galatheidae mit kleineren, dotterärmeren Eiern und einer hohen Anzahl an Eiern zu vermuten, dass die Larven planktotroph sind (van Dover & Williams, 1991). Bei *M. flinti* und *A. longipes* ist auf Grund der Eiermenge und der Eigröße anzunehmen, dass beide Arten planktotrophe Larven besitzen. Bei *M. flinti* betrug die Eiermenge 50 bis 5500 Eier pro eiertragendem Weibchen, und die Eier hatten einen Durchmesser von etwa 0,51 (± 0,008 mm), bei *A. longipes* wurden 100 bis 6 000 Eier pro eiertragendem Weibchen und eine Größe des Eis von 0,56 (± 0,003 mm) im Durchmesser gefunden (Fierro, 2004). Bei denjenigen Arten der Galatheidae, die planktotrophe Larven besitzen, sind vier bis fünf Zoea-Stadien bekannt, so bei einigen Arten von *Munida* und *Galathea*. Die Zeit als planktontische Larve kann insgesamt bis zu 60 Tage dauern (Lebour, 1930, 1931; Gore, 1979; Christiansen & Anger, 1990; Konishi & Saito, 2000). Deshalb könnte möglicherweise für *M. flinti* und *A. longipes* ein lange Ausbreitungszeit durch die Larvalphase annehmen. Die Arten der Gattung *Munidopsis* besitzen dagegen lecitotrophe Larven. Sie weisen wenige aber größere Eier und eine kürzere Larvenentwicklung auf (Konishi & Saito, 2000). Beispielsweise besitzen die Arten von *Munidopsis tridentata* und *Munidopsis polymorpha* Eier von etwa 1,8 mm im Durchmesser und nur zwei bis drei Zoea-Stadien auf (Fage & Monod, 1936; Samuelsen, 1972). Weibchen von *Munidopsis riveroi* trugen 2 bis 150 Eier, die Eier hatten einen Durchmesser von etwa 1,4 (± 0,01 mm) (Fierro, 2004) was dafür spricht, dass die Larven lecitotroph sind und eine kürzere Ausbreitungszeit haben. Daher kann man annehmen,

dass die geographische Distanz zwischen den Populationen und die Ausbreitungszeit durch der Larvalphase, eine entscheidende Rolle bei der genetischen Trennung der Populationen spielt. Trotzdem wurde bei der vorliegenden Studie keine Beziehung zwischen den geographischen und den genetischen Distanzen beobachtet. Ähnliche Ergebnisse wurden von anderen Studien an Wirbellosen festgestellt. Die meisten genetischen Populationsuntersuchungen ergaben, dass die Differenzierung zwischen Populationen mehr durch unterschiedliche Strömungsmuster, durch unterschiedliche Temperaturen und die Salinität beeinflusst werden als durch die Distanz zwischen den Populationen. Deutliche Beispiele dafür bieten die Brachyuren *Inachus dorsettensis* und *Hyas coarctatus*, die planktotrophen Larven besitzen. Beide Arten zeigen eine starke Populationstrennung zwischen Orten, die nur 40 km voneinander entfernt liegen (Weber et al., 2000).

Faktoren wie Temperatur, Salzgehalt, Strömung und Sauerstoffkonzentration spielen eine entscheidende Rolle für die Populationshomogenität. Hiervon ist die Temperatur vermutlich der wichtigste Faktor für die Populationsstruktur in marinen Lebensräumen (Palumbi, 1994). In der Untersuchungsregion gibt es möglicherweise einen Einfluss der Temperatur auf die Fortpflanzungsprozesse innerhalb der Populationen von *M. flinti* und *A. longipes*. Die Muttertiere von *M. flinti* und *A. longipes* sind während der Tragzeit den Bedingungen hohen Salzgehalts und niedriger Temperatur der Trockenzeit ausgesetzt, dagegen entwickeln sich die Larven während der Regenzeit bei niedrigem Salzgehalt und hoher Temperatur. Solche unterschiedlichen Umweltbedingungen beeinflussen die Eibiomasse, das Schlüpfen der Larven und die Metamorphose der Larve zum juvenilen Stadium und haben eine latente Wirkung während der ersten Phase des Lebenszyklus (Giménez, 2006) die bestimmend auf die Populationsstruktur wirkt.

Die Temperatur ist auch für die morphologische Plastizität bei Crustacea verantwortlich und beeinflusst die Entwicklung während der Larvalphase, sowie in den juvenilen und adulten Stadien (Kunisch & Anger, 1984; Lárez et al., 2000; Barria et al., 2005). Es ist zu vermuten, dass die Temperatur sich

auch auf die Fortpflanzungsgröße der Tiere auswirkt. So wurde bei *M. flinti* in TAYRONA die kleinste Fortpflanzungsgröße der Weibchen mit einer Carapaxlänge von 8 bis 10 mm gefunden, diese Ökoregion weist während der Trockenzeit unter allen Ökoregionen die niedrigsten Temperaturen auf. Dagegen betrug die Fortpflanzungsgröße der Weibchen aus ARCHIPIELAGOS 10 bis 12 mm Carapaxläange (Fierro, 2004). Bei *A. longipes* wurde die kleinste Reproduktionsgröße der Weibchen mit 11 mm Carapaxlänge in GUAJIRA beobachtet, dagegen zeigt die kleinsten eiertragende Weibchen aus DARIEN 15 mm Carapaxlänge (Fierro, 2004). Möglicherweise spiegeln diese unterschiedliche Fortpflanzungsgrößen zwischen den Ökoregionen einen Trennung der Populationen im Nordosten der karibischen Küste Kolumbiens von denen im Sudwesten wider. Für *M. riveroi* waren keine signifikanten Unterschiede zwischen den Fortpflanzungsgrößen der Weibchen zu erkennen.

Auf der Basis der Ergebnisse der genetischen Datensätze konnte auch eine Populationstrennung innerhalb der hier bearbeiteten Arten erkannt werden, jedes Individuum wies Einzelmuster der Fragmente auf. Dies bedeutet, dass ein hoher Grad an genetischer Variabilität innerhalb der Arten besteht. Bei marinen Tierarten, zeigen die AFLP-Fragmente in vielen Fällen ein polymorphe Muster, dass wie eine komplexe Populationsstruktur sich interpretiert.

Die Unterschiede bei den Reproduktionsstrategien können den niedrigen Inzuchtgrad bei *Munida flinti* und *Agononida longipes* sowie die relativ höheren Werte bei *Munidopsis riveroi* erklären. Bei den ersten beiden Arten wurde eine geringere Inzucht innerhalb der Art sowie innerhalb der Populationen im Vergleich zu anderen Studien errechnet (Gómez-Uchida et al., 2003; Darling et al., 2004; Baus et al., 2005). Das weist darauf hin, dass es bei dieser Studie Verbindungen zwischen den Populationen gab, obwohl klare Abtrennungsmuster zwischen ihnen erkennbar waren, während bei den Vergleichsuntersuchungen keine oder wenig Verbindungen bestanden.

Bei *Munida flinti*, *Agononida longipes* und *Munidopsis riveroi* war der Prozentsatz der polymorphen Loci ähnlich wie bei anderen Studien an

Wirbellosen, bei denen die AFLP-Methode angewendet wurde. Zum Beispiel zeigten die Seeanemone *Actinia equina* einen Polymorphiegrad zwischen 36,1% und 47,2% (Douek et al., 2002), die Koralle *Parerythropodium fulvum fulvum* 55,7% bis 88,9% (Barki et al., 2000), der Seestern *Asterina gibbosa* 48,4% bis 78,7% (Baus et al., 2005) und der Süßwasserkrebs *Orconectes luteus* 24,1% bis 64,7% (Fetzner & Crandall, 1999).

Die Heterozygotie-Indizes von *Munida flinti*, *Agononida longipes* und *Munidopsis riveroi* entsprachen ebenfalls den Angaben für Galatheidae, bei denen diese Werte von 0,070 bis 0,123 variierten (Hedgecock et al., 1982) und für andere Krebstiere aus Tiefenwasser, für die Werte zwischen 0,000 und 0,158 mit einem Mittelwert von 0,086 bestimmt wurden (Creasey & Rogers, 1999). Der Heterozygotie-Index von *M. riveroi* war etwas niedriger als erwartet. Außerdem wurden klare Unterschiede zwischen dem mit Hilfe der Bayes'schen Approximation und der AMOVA errechneten Fixierung-Index F_{ST} beobachtet. Diese Unterschiede betrugen im Fall von *M. flinti* und *A. longipes* mehr als Faktor 2 und fast Faktor 20 im Fall von *M. riveroi*. Dies erklärt sich dadurch, dass die AMOVA die Varianz auf der Basis der euklidischen Distanzen zwischen Individuen berechnet und dann die Varianz als F_{ST} ausgibt (Holsinger et al., 2002). Außerdem setzt die AMOVA eine a priori Kenntnis über den Inzuchtgrad innerhalb der Populationen voraus. Beide Gründe werden bei der Bayes'schen Aproximation bereinigt, was die Unterschiede zwischen Ergebnissen erklärt.

Die hohe genetische Variabilität von *Munida flinti* und *Agononida longipes* spiegelt sich in einem niedrigen Inzucht-Index sowie in Unterschieden beim Polymorphiegrad zwischen den Populationen einer jeden Art wider. Für beide Arten wurden in den Ökoregionen PALOMINO, TAYRONA und DARIEN die größten Prozentsätze ermittelt. Bei *A. longipes* hatten die Individuen aus DARIEN einen hohen Prozentsatz polymorpher Loci und einen hohen Heterozygotie-Index. Wahrscheinlich bedeutet dies einen relativ hohen Genfluss zwischen dieser Population und den anderen Gebieten. Die Population von GUAJIRA unterschied sich mit einem kleinen Heterozygotie-Index deutlich von denjenigen anderer Ökoregionen. Möglicherweise gibt es zwischen dieser und den anderen Populationen einen nur geringen Genfluss.

Dagegen war bei *Munidopsis riveroi* der Polymorphiegrad zwischen den Populationen ähnlich. Wahrscheinlich bedeutet dies, dass diese Art geringe Verbindungen mit anderen Populationen aus angrenzenden Gebieten hat, was die genetische Diversität innerhalb der Art verringert.

Erklärung

Ich versichere hiermit, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel verwendet habe. Stellen, die anderen Werken wörtlich oder sinngemäß entnommen sind, sind als solche kenntlich gemacht.

5. Literaturverzeichnis

Agnèse, J.F., G.G. Teugels, P. Galbusera, R. Guyomard & F. Volckaert. 1997. Morphometric and genetic characterization of sympatric populations of *Clarias gariepinus* and *C. anguillaris* from Senegal. Journal of Fish Biology. 50 (6): 1143-1157

Andrade-Amaya, C.A. 2000. Circulation and variability of the Colombian Basin in the Caribbean Sea. Thesis PhD, University of Wales, U.K., Menai Bridge. 223 pp.

Andrade-Amaya, C.A., E.D. Barton & C.N.K. Mooers. 2003. Evidence for an eastward flow along the Central and South American Caribbean Coast. Journal of Geophysical Research. 108 (C6): 3185, doi:10.1029/2002JC001549

Baba, K. 2005. Deep-sea Chirostylid and Galatheid Crustaceans (Decapoda: Anomura) from the Indo-pacific, with list of species. pp. 317. In: T. Wolff (ed.). Galathea Report. 20, Apollo Books. Stenstrup, Denmark.

Baba, K. & M. Saint Laurent, de. 1995. Crustacea Decapoda : Revision of the genus *Bathymunida* Balss, 1914, and description of six new related genera (Galatheidae). pp. 433-502. In: A. Crosnier (ed.). Résultats des Campagnes MUSORSTOM. 15, Mémoires Muséum national d'Histoire naturelle, 168. Paris.

Barki, Y., J. Douek, D. Graur, D. Gateno & B. Rinkevich. 2000. Polymorphism in soft coral larvae revealed by amplified fragment-length polymorphism (AFLP) markers. Marine Biology. 136 (1): 37-41

Barria, E.M., C.G. Jara & K.A. Paschke. 2005. La temperatura como factor de variabilidad en el desarrollo y morfología de larvas zoeas de *Acanthocyclus hassleri* Rathbun (Decapoda, Brachyura, Atelecyclidae) cultivadas en laboratorio. Investigaciones Marinas Valparaíso. 33 (1): 25-41

Baus, E., D.J. Darrock & M.W. Bruford. 2005. Gene-flow patterns in Atlantic and Mediterranean populations of the Lusitanian sea star *Asterina gibbosa*. Molecular Ecology. 14: 3373-3382

Benedict, J.E. 1902. Description of a new genus and forty six new species of crustaceans of the family Galatheidae with a list of the known marine species. Proceedings of the Biological Society of Washington. 26 (1311): 243-334

Bensch, S. & M. Akesson. 2005. Ten years of AFLP in ecology and evolution: why so few animals? Molecular Ecology. 14 (10): 2899-2914

Bermúdez, A. 2000. Diversidad y distribución de los crustáceos decápodos de la franja superior del talud continental (300-500 m de profundidad) en la parte norte del Caribe colombiano. Pregrado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 414 pp.

Bermúdez, A. 2005. Caracterización morfológica de las poblaciones de *Agononida longipes* y *Munida flinti* (Crustacea: Decapoda: Galatheidae) en el mar Caribe colombiano. Magister Scientiae, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 101 pp.

Bernal-Valderrama, A.R. 2000. Die Struktur der Zooplanktongemeinschaft im Neritischen Bereich des Kolumbianischen Karibischen Meeres. Inagural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades, Justus-Liebig-Universität, Giessen. 142 pp.

Boidron-Métarion, I.F. 1995. Larval nutrition. pp. 223-248. In: L. McEdward (ed.). Ecology of marine invertebrate larvae. CRC Press. Boca Raton, Fl.

Bookstein, F.L. 1990. Introduction to methods of landmark data. pp. 215-225. In: F.J. Rohlf & F.L. Bookstein (ed.). Proceedings of the Michigan morphometrics workshop. Special publication number 2

Bookstein, F.L. 1991. Morphometric tools for landmark data. Geometry and Biology. Cambridge University Press. New York. 435 pp.

Botsford, L.W., A. Hastings & S.D. Gaines. 2001. Dependence of sustainability on the configuration of marine reserves and larval dispersal distance. Ecology Letters. 4: 144-150

Boyd, C.M. & M.W. Johnson. 1963. Variations in the larval stages of a decapod crustacean *Pleuroncodes planipes* (Stimpson) (Galatheidae). The Biological Bulletin. 124: 141-152

Bula-Meyer, G.A. 1977. Algas marinas bénticas indicadoras de un área afectada por aguas de surgencia frente a la costa Caribe de Colombia. Anales del Instituto de Investigaciones Marinas Punta Betín. 9: 45-71

Cadrin, S.X. 1995. Discrimination of American lobster (*Homarus americanus*) stocks off southern New England on the basis of secondary sex character allometry. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 52: 2712-2723

Cadrin, S.X. 2000. Advances in morphometric identification of fishery stocks. Reviews in Fish Biology and Fisheries. 10: 91-112

Campbell, D., P. Duchesne & L. Bernatchez. 2003. AFLP utility for population assignment studies: analytical investigation and empirical comparison with microsatellites. Molecular Ecology. 12: 1979-1991

Campos, N.H., G.R. Navas, A. Bermúdez & N. Cruz. 2005. Los crustáceos decápodos de la franja superior del talud continental (300-500 m) del mar Caribe colombiano G. Andrade (ed.). Universidad Nacional de Colombia. Sede Bogotá. Instituto Nacional de Ciencias Naturales. Monografía II de la Fauna de Colombia. Bogotá. 272 pp.

Cardoso, S.R.S., N.B. Eloy, J. Provan, M.A. Cardoso & P.C.G. Ferreira. 2000. Genetic differentiation of *Euterpe edulis* Mart. populations estimated by AFLP analysis. Molecular Ecology. 9: 1753-1760

Carton, J.A. & Y. Chao. 1999. Caribbean Sea eddies inferred from TOPEX/POSEIDON altimetry and a 1/6° Atlantic Ocean model simulation. Journal of Geophysical Research. 104 (C4): 7743-7752

Chace, F.A., Jr. 1939. Reports on the scientific results of the first *Atlantis Expedition* to the West Indies, under the joint auspices of the University of Havana and Harvard University Preliminary Descriptions of one new genus and seventeen new species of Decapod and Stomatopod Crustacea. Memorias de la Sociedad Cubana de Historia Natural "Felipe Poey". 13 (1): 31-54

Christiansen, M.E. & K. Anger. 1990. Complete larval development of *Galathea intermedia* Lilljeborg reared in laboratory culture (Anomura: Galatheidae). Journal of Crustacean Biology. 10 (1): 87-111

Cimmaruta, R., P. Bondanelli & G. Nascetti. 2005. Genetic structure and environmental heterogeneity in the European hake (*Merluccius merluccius*). Molecular Ecology. 14 (8): 2577-2591

Corredor, J.E. 1979. Phytoplankton response to low level nutrient enrichment through upwelling in the Colombian Caribbean basin. Deep-Sea Research Part A. 26: 731-741

Corti, M. & D. Crosetti. 1996. Geographic variation in the grey mullet: a geometric morphometric analysis using partial warp scores. Journal of Fish Biology. 255-269

Cowen, R.K., C.B. Paris & A. Srinivasan. 2006. Scaling of connectivity in Marine populations. Science. 311: 522-527

Creasey, S. & A. Rogers. 1999. Population genetics of bathyal and abyssal organisms. pp. 1-151. In: Advances in Marine Biology 35.

Creasey, S., A. Rogers, P. Tyler, J. Gage & D. Jollivet. 2000. Genetic and morphometric comparisons of squat lobster, *Munidopsis scobina* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) populations, with notes on the phylogeny of the genus *Munidopsis*. Deep-Sea Research II. 47: 87-118

Cruz, N. 2001. Caracterización de los crustáceos decápodos de la franja superior del Talud continental en la parte sur del mar Caribe colombiano. Pregrado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 354 pp.

Daniels, S.R., B.A. Stewart & P.A. Cook. 2002. Congruent patterns of genetic variation in a burrowing freshwater crab revealed by allozymes and mt DNA sequence analysis. Hydrobiologia. 468: 171-179

Daniels, S.R., B.A. Stewart, T.M. Ridgway & W. Florence. 2001. Carapace dentition patterns, morphometrics and allozyme differentiation amongst two toothed freshwater crab species (*Potamonautes warreni* and *P. unispinus*) (Decapoda: Brachyura: Potamonautidae) from river systems in South Africa. Journal of Zoology, London. 255: 389-404

Darling, J.A., A.M. Reitzel & J.R. Finnerty. 2004. Regional population structure of a widely introduced estuarine invertebrate: *Nematostella vectensis* Stephenson in New England. Molecular Ecology. 13: 2969-2981

Díaz, J.M. & M. Puyana. 1994. Moluscos del Caribe colombiano: Un catálogo ilustrado. Fundación Natura/INVEMAR. Santa fé de Bogotá. 291 pp.

Díaz, J.M. & D.I. Gómez (ed.). 2000. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras "*José Benito Vives de Andréis*". Programa nacional de investigación en biodiversidad marina y costera (PNIBM). INVEMAR, FONADE y MMA, Santa Marta, Colombia. 80 pp.

Díaz, J.M. & J. Garzón-Ferreira. 2001. Estado de las praderas de pastos marinos en Colombia año 2000. In: M. Santos A. (ed.). Informe del Estado de los Ambientes Marinos y Costeros en Colombia. Unidad de Divulgación - SINAM. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras "*José Benito Vives De Andréis*" Vinculado al Ministerio del Medio Ambiente. Santa Marta Colombia. 148 p.

Díaz, J.M., L.M. Barrios, M. Sendales, J. Garzón-Ferreira, J. Geister, M. López-Victoria, G. Ospina, F. Parra-Velandia, J. Pinzón, B. Vargas-Ángel, F. Zapata & S. Zea. 2000. Áreas Coralinas de Colombia INVEMAR (ed.) Serie Publicaciones Especiales No 5 Santa Marta-Colombia. 176 pp.

Douek, J., Y. Barki, D. Gateno & B. Rinkevich. 2002. Possible cryptic speciation within the sea anemone *Actinia equina* complex detected by AFLP markers. Zoological Journal of the Linnean Society. 136: 315-320

Duarte, L.O., P. Gómez-Canchong, L.M. Manjarrés, C.B. García, F.D. Escobar, J. Altamar, J.E. Viaña, K. Tejada, J. Sánchez & F. Cuello. 2006. Variabilidad circadiana de la tasa de captura y la estructura de tallas en camarones e ictiofauna acompañante en la pesquería de arrastre del Mar Caribe de Colombia. Investigaciones Marinas Valparaíso. 34 (1): 23-42

Duchesne, P. & L. Bernatchez. 2002. AFLPOP: A computer program for simulated and real population allocation based on AFLP data. Molecular Ecology Notes. 3: 380-383 http://www.bio.ulaval.ca/louisbernatchez/downloads.htm.

Dujardin, J.P., P. Panzera & C.J. Schofield. 1999. Triatominae as a model of morphological plasticity under ecological pressure. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro. 94 (Suppl. 1): 223-228

Eckman, J.E. 1996. Closing the larval loop: linking larval ecology to the population dynamics of marine benthic invertebrates. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 200: 207-237

Ercilla, G., B. Alonso, F. Estrada, F.L. Chiocci, J. Baraza & M.l. Farran. 2002. The Magdalena Turbidite System (Caribbean Sea): present-day morphology and architecture model. Marine Geology. 185: 303-318

Estrella, B.T. & S.X. Cadrin. 1995. Fecundity of the American lobster (*Homarus americanus*) in Massachusetts coastal waters. ICES. Marine Science Symposia. 199: 61-72

Excoffier, L., G. Laval & S. Schneider. 2005. ARLEQUIN: An integrated software package for population genetics data analysis. Evolutionary Bioinformatics Online. 1: 47-50

Fage, L. & T. Monod. 1936. Biospeologica. LXIII La faunne marine due jameo de agua Lac. souterrain de l'ile de Lanzarote (Canaries). Archives de Zoologie Experimentale et Generale. 78: 97-113

Fagetti, E. & I. Campodonico. 1971. Larval development of the red crab *Pleuroncodes monodon* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) under laboratory conditions. Marine Biology. 8 (70-81)

Fajardo, G.E. 1979. Surgencia costera en las proximidades de la península colombiana de la Guajira. Boletín Científico CIOH. 2: 17-19

Fetzner, J.W., Jr & K.A. Crandall. 1999. Genetic variability within and among populations of the Golden Crayfish (*Orconectes luteus*): A comparison using Amplified Fragment Length Polymorphisms (AFLPs) and Mitochondrial 16s Gene Sequences. pp. 396-412. In: Max, M.M. Keller, B. Oidtmann, R. Hoffmann & G. Vogt (ed.). Freshwater Crayfish. 12

Fierro, M. 2004. Estudio de los principales aspectos biológicos y de distribución de las especies dominantes de *Agononida*, *Munida* y *Munidopsis* en el Caribe colombiano (Crustacea: Decapoda: Galatheidae). Pregrado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 122 pp.

Forman, R.T.T. 1995. Land mosaics: the ecology of landscapes and regions. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 632 pp.

Friedrich, H. 1965. Meeresbiologie. Eine Einführung in die Probleme und Ergebnisse. Gebrüder Borntraeger. Berlin. 436 pp.

Gaylord, B. & S.D. Gaines. 2000. Temperature or Transport? Range limits in marine species mediated solely by flow. The American Naturalist. 155 (6): 769-789

Giménez, L. 2006. Phenotypic links in complex life cycles: conclusions from studies with decapod crustaceans. Symposium: "Integrating function over marine life cycles" presented at the annual meeting of the society for integrative and comparative biology. Orlando, Florida. 1-8

Giménez, L. & K. Anger. 2003. Larval performance in an estuarine crab, *Chasmagnathus granulata*, is a consequence of both larval and embryonic experience. Marine Ecology Progress Series. 249: 251-264

Giraldo, L. 1994. Análisis de masas de agua y control de calidad de la información oceanográfica. Boletín Científico CIOH. 15: 17-37

Gómez-Gutiérrez, J. & C.A. Sánchez-Ortíz. 1997. Larval drift and population structure of the pelagic phase of *Pleuroncodes planipes* (Stimpson) (Crustacea: Galatheidae) off the Southwest coast of Baja California, México. Bulletin of Marine Science. 61 (2): 305-325

Gómez-Uchida, D., D. Weetman, L. Hauser, R. Galleguillos & M. Retamal. 2003. Allozyme and AFLP analyses of genetic population structure in the hairy edible crab *Cancer setosus* from the Chilean coast. Journal of Crustacean Biology. 23 (2): 486-494

Gordon, A.L. 1967. Circulation of the Caribbean Sea. Journal of Geophysical Research. 72 (6207-6223): 6207-6223

Gore, R.H. 1979. Larval development of *Galathea rostrata* under laboratory conditions, with a discussion of larval development in the Galatheidae (Crustacea Anomura). Fishery Bulletin. 76: 781-806

Haefner, P.A., Jr. 1981. Morphometry, reproductive biology, and diet of *Acanthocarpus alexandri* Stimpson, 1871 (Decapoda, Brachyura) in the Middle Atlantic Bight. Journal of Crustacean Biology. 1 (3): 384-357

Hammer, O., D.A.T. Harper & P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica. 4 (1): 9pp, 178kb http://palaeo-electronica.org.co/2001_1/past/issue1_01.htm.

Hampl, V., A. Pavlicek & J. Flegr. 2001. Construction and bootstrap analysis of DNA fingerprinting-based phylogenetic trees with the freeware program FreeTree: aplication to trichomonad parasites. International Journal of Systematic and Evolutionaty Microbiology. 51: 731-735

Han, T.H., H.J. van Eck, M.J. De Jeu & E. Jacobsen. 1999. Optimization of AFLP fingerprinting of organisms with a large-sized genome: a study on *Alstroemeria* spp. TAG. Theoretical and Applied Genetics. 98: 465-471

Hart, M.W. & R.R. Strathmann. 1995. Mechanisms and rates of suspension feeding. In: L. McEdward (ed.). Ecology of marine invertebrate larvae. 193-222, CRC Press. Boca Raton, Fl.

Hartnoll, R.G., A.L. Rice & M.J. Attrill. 1992. Aspects of the biology of the galatheid genus *Munida* (Crustacea, Decapoda) from the Porcupine Seabight, Northeast Atlantic. SARSIA. 76: 231-246

Hedgecock, D. 1994. Does variance in reproductive success limit effective population sizes of marine organisms? In: A.R. Beaumont (ed.). Genetics and Evolution of Aquatic Organisms. Chapman y Hall. London.

Hedgecock, D., M.L. Tracey & K. Nelson. 1982. Genetics. pp. 283-403. In: L.G. Abele (ed.). The Biology of Crustacea. Embryology, Morphology and Genetics. 2, Academic Press. New York.

HIMAT. 1985. Calendario meteorológico. pp. 169-190. HIMAT. Bogotá

Hohenlohe, P.A. 2004. Limits to gene flow in marine animals with planktonic larvae: models of *Littorina* species around Point Conception, California. Biological Journal of the Linnean Society. 82: 169-187

Holsinger, K.E. & P.O. Lewis. 2003. Hickory: A package for analysis of population genetic data Ver. v1.0.

Holsinger, K.E. & L.E. Wallace. 2004. Bayesian approaches for the analysis of population genetic structure: an example from *Platanthera leucophaea* (Orchidaceae). Molecular Ecology. 13: 887-894

Holsinger, K.E., P.O. Lewis & D.K. Dey. 2002. A Bayesian approach to inferring population structure from dominant markers. Molecular Ecology. 11: 1157-1164

INVITROGEN. 2003. Instruction Manual. AFLP® Analysis System I. AFLP® Starter Primer Kit. Version B. pp. 24

INVITROGEN. 2005. Instruction Manual. ChargeSwitch® gDNA Tissue Kits. For purification of genomic DNA from tissue samples. pp. 32

Ivors, K.L., K.J. Hayden, P.J.M. Bonants, D.M. Rizzo & M. Garbelotto. 2004. AFLP and phylogenetic analyses of North American and European populations of *Phytophthora ramorum*. Mycological Research. 108 (4): 378-392

Jablonski, D. 1986. Larval ecology and macroevolution in marine invertebrates. Bulletin of Marine Science. 39: 565-587

Jaccard, P. 1908. Nouvelles recherches sur la distribution florale. Bulletin de la société Vaudoise des Sciences Naturelles. 44: 223-270

Jones, W.J. & R.C. Vrijenhoek. 2004. Population genetics and phylogenetic relationships of Gulf of California squat lobsters (Galatheidae: *Munidopsis*). Gulf of California Conference, Tucson, Arizona.

Juan, A., M.B. Crespo, R.S. Cowan, C. Lexer & M.F. Fay. 2004. Patterns of variability and gene flow in *Medicago citrina*, an endangered endemic of islands in the western Mediterranean, as revealed by amplified fragment length polymorphism (AFLP). Molecular Ecology. 13: 2679-2690

Kimura, M. 1953. "Stepping stone" model of population. Annual Report National Institute of Genetics, Japan. 3: 62-63

Konishi, K. & T. Saito. 2000. Larvae of the Deep-Sea Squat Lobsters, *Agononida incerta* (Henderson, 1888) and *Munida striola* Macpherson and Baba, 1993 with Notes on Larval Morphology of the Family (Crustacea: Anomura: Galatheidae). Zoological Science. 17: 1021-1029

Kronenberger, K. & M. Türkay. 2003. A population study of *Galathea intermedia* (Crustacea: Decapoda: Anomura) in the German Bight. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 83: 133-141

Kumar, S., K. Tamura & M. Nei. 2004. MEGA 3: Integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequences alignment. Briefings in Bioinformatics. 5: 150-163

Kunisch, M. & K. Anger. 1984. Variation in development and growth rates of larval and juvenile spider crabs *Hyas araneus* reared in the laboratory. Marine Ecology Progress Series. 15: 293-301

Lárez, M.B., J.L. Palazón-Fernández & C.J. Bolaños. 2000. The effect of salinity and temperature on the larval development of *Mithrax caribbaeus* Rathbun, 1920 (Brachyura: Majidae) reared in the laboratory. Journal of Plankton Research. 22 (10): 1855-1869

Lebour, M.V. 1930. The larvae of the Plymouth Galatheidae. I. *Munida banffica, Galathea strigosa* and *Galathea dispersa*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 17 (1): 175-187

Lebour, M.V. 1931. The larvae of the Plymouth Galatheidae. II *Galathea squamifera* and *Galathea intermedia*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 17 (2): 385-390

LI-COR Inc. 2000-2004. SAGA^{MX}. Automated AFLP® Analysis Software Ver. 3.2.

López, J.E. & C.A. Pfister. 2001. Local population dynamics in metapopulation models: Implications for conservation. Conservation Biology. 15 (6): 1700-1709

Lu, R., T. Qiu, C. Xiang, H. Xie & J. Zhang. 2000. RAPD and AFLP techniques for the analysis of genetic relationships in two genera of Decapoda. Crustaceana. 73 (9): 1027-1036

Lynch, M. & B.G. Milligan. 1994. Analysis of population genetic structure with RAPD markers. Molecular Ecology. 3: 91-99

MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press. 203 pp.

Macpherson, E. 1991. A new species of the genus *Munida* Leach, 1819 (Crustacea, Decapoda, Anomura, Galatheidae) from the Western Indian Ocean, with the redescription of *M. africana* Doflein and Balss, 1913. Scientia Marina. 55 (4): 551-556

Macpherson, E. 2006. Galatheidae (Crustacea, Decapoda) from the Austral Islands, Central Pacific. pp. (193) 285-333. In: B.R. De Forges & J.L. Justine (ed.). Tropical Deep-Sea Benthos. 24, Memoires du Muséum national d'Histories naturelle. París.

Macpherson, E. 2007. Species of the genus *Munidopsis* Whiteaves, 1784 from the Indian and Pacific Oceans and reestablishment of the genus *Galacantha* A. Milne-Edwards, 1880 (Crustacea, Decapoda, Galatheidae). Zootaxa. 1417: 1-135

Macpherson, E. & A. Machordom. 2000. *Raymunida*, new genus (Decapoda: Anomura: Galatheidae) from the Indian and Pacific Oceans. Journal of Crustacean Biology. 20 (Special number 2): 253-258

Macpherson, E. & A. Machordom. 2001. Phylogenetic relationships of species of *Raymunida* (Decapoda: Galatheidae) based on morphology and mitochondrial cytochrome oxidase sequences, with the recognition of four new species. Journal of Crustacean Biology. 21 (3): 696-714

Macpherson, E. & M. Saint Laurent, de. 2002. On the genus *Munida* Leach, 1820 (Decapoda, Galatheidae) from the Western and Southern Indian Ocean, with the description of four new species. Crustaceana. 75 (3-4): 465-484

Macpherson, E., W.J. Jones & M. Segonzac. 2005. A new squat lobster family of Galatheoidea (Crustacea, Decapoda, Anomura) from the hydrothermal vents of the Pacific-Antarctic Ridge. Zoosystema. 27 (4): 709-723

Maddison, W.P. & D.R. Maddison. 2006. MESQUITE: a modular system for evolutionary analysis Ver. 1.11.

Mariette, S., V. Corre, Le, F. Austerlitz & A. Kremer. 2002. Sampling within the genome for measuring within-population diversity: trade-offs between markers. Molecular Ecology. 11: 1145-1156

Mariette, S., D. Chagné, C. Lézier, P. Pastuska, A. Raffin, C. Plomion & A. Kremer. 2001. Genetic diversity within and among *Pinus pinaster* populations: comparison between AFLP and microsatellite markers. Heredity. 86: 469-479

Martínez, S. & A. Acosta. 2005. Cambio temporal en la estructura de la comunidad coralina del área de Santa Marta - Parque Nacional Natural Tayrona (Caribe colombiano). Boletín Investigaciones Marinas y Costeras. 34: 161-191

Mayo, B. 1972. Three new species of the Family Galatheidae (Crustacea, Anomura) from the western Atlantic. Bulletin of Marine Science. 22 (2): 522-535

Mayo, B. 1974. The systematics and distribution of the deep-sea genus *Munidopsis* (Crustacea, Galatheidae) in the Western Atlantic Ocean. Doctor of Philosophy, University of Miami, Miami. 342 pp.

McConnaughey, R.A., D.A. Armstron, B.M. Hickey & D.R. Gunderson. 1992. Juvenile Dungeness crab (*Cancer magister*) recruitment variability and oceanic transport during the pelagic larval phase. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 49: 2028-2044

Melo, G.A.S. 1999. Manual de idemificação dos crustacea decapoda do litoral brasileiro: Anomura, Thalassinidea, Palinuridea, Astacidea Plêiade/FAPESP (ed.) São Paulo. 551 pp.

Melo-Filho, G.A.S. 1992. Taxonomia e distribuição do gênero *Munida* Leach (Crustacea: Decapoda: Galatheidae) na costa brasileira. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista. 187 pp.

Melo-Filho, G.A.S. & G.A.S. Melo. 1992. Reexamination of the material of *Munida* Leach (Crustacea: Anomura: Galatheidae) collected by the H.M.S. *Challenger* (1872-1876) along the Brazilian Coast. Proceedings of the Biological Society of Washington. 105 (4): 760-774

Melo-Filho, G.A.S. & G.A.S. Melo. 1997. Redescrição e designação de lectótipos para duas espécies do gênero *Munida* Leach 1820 (Crustacea: Decapoda: Galatheidae) coletadas pelo U.S.F.C. "*Albatross*" (1885) no Golfo do México. Papéis Avulsos de Zoologia. 40 (12): 189-202

Melo-Filho, G.A.S. & G.A.S. Melo. 2001a. Espécies do gênero *Munida* Leach (Crustacea, Decapoda, Galatheidae) coletadas entre Torres (Rio Grande do Sul, Brasil) e Maldonado (Uruguai) pelo Programa Rio Grande do Sul (PRS I-II, GEDIP). Revista Brasileira de Zoología. 18 (4): 1177-1196

Melo-Filho, G.A.S. & G.A.S. Melo. 2001b. Espécies do gênero *Munida* Leach (Crustacea, Decapoda, Galatheidae), distribuídas na costa do Brasil. Revista Brasileira de Zoología. 18 (4): 1135-1176

Melo-Filho, G.A.S. & G.A.S. Melo. 2001c. Taxonomia e zoogeografia das espécies do género *Munida* Leach, 1820 (Crustacea: Decapoda: Galatheidae) distribuídas ao longo da costa temperada-quente do Atlântico sul ocidental. Tropical Oceanography, Recife. 29 (1): 37-59

Melville, F. & M. Burchett. 2002. Genetic variation in *Avicenia marina* in three estuaries of Sydney (Australia) and implications for rehabilitation and management. Marine Pollution Bulletin. 44: 469-479

Miller, K.J. 1997a. Genetic structure of black coral populations in New Zealand's fiords. Marine Ecology Progress Series. 161: 123-132

Miller, M.P. 1997b. Tools for population genetic analysis (TFPGA): A windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data. Computer software distributed by author Ver. 1.3.

Milne-Edwards, A. 1880. Reports on the results of dredging under the supervision of Alexander Agassiz, in the Gulf of Mexico, and in the Caribbean sea, 1877, '78, '79, by the U.S. Coast Survey Steamer "*Blake*", Lieut. Commander C.D. Sigsbee, U.S.N., and Commander J.R. Bartlett, U. S. N., Commanding. VIII. Ètudes prèliminaires sur les Crustacés, première partie. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University. 8: 1-68

Miyake, S. & K. Baba. 1970. The Crustacea Galatheidae from the tropical-subtropical region of West Africa, with a list of the known species. pp. 61-97. In: Atlantide Report No. 11. Scientific results of the Danish expedition to the coasts of Tropical West Africa 1945-1946. Danish Sciences Press. LTD. Copenhagen.

Mooers, C.N.K. & L. Gao. 1996. Numerical simulations of the Intra- Americas Sea, Part I. Transactions of the American Geophysical Union. 76: OS 118, suppl. (abstract only)

Mueller, U.G. & L.L. Wolfenbarger. 1999. AFLP genotyping and fingerprinting. TREE. 14 (10): 389-394

Müller, J., E. Partsch, A. Link & A. Seitz. 1998. Differentiation of two cryptic *Gammarus fossarum* types in a contact area: Morphology, habitat preference, and genetics. pp. 279-305. In: F.R. Schram & J.C. von Vaupel Klein (ed.). Crustaceans and the biodiversity crisis: Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress. Amsterdam.

Nadig, S.G., K.L. Lee & S.M. Adams. 1998. Evaluating alterations of genetic diversity in sunfish populations exposed to contaminants using RAPD assay. Aquatic toxicology. 43: 163-178

Narváez R., C., J. Valenzuela B., C. Muñoz Sch. & P. Hinrichsen R. 2000. Comparación de RAPD y AFLP como métodos de identificación genética de vid basados en el estudio de fragmentos genómicos anónimos. Agricultura Técnica (Chile). 60 (4): 320-340

Navas, G.R., A. Bermúdez, N. Cruz & N.H. Campos. 2003. Galatéideos (Decapoda, Anomura, Galatheidae) del Caribe colombiano, incluyendo doce primeros registros. Boletín Investigaciones Marinas y Costeras. 32: 3-18

Nei, M. 1987. Molecular evolutionary genetics. Columbia University Press. New York. 512 pp.

Nguyen, T.T., P.W.J. Taylor, R.J. Redden & R. Ford. 2004. Genetic diversity estimates in *Cicer* using AFLP analysis. Plant Breeding. 123: 173-179

Odat, N. 2004. On the relationship between biotic and abiotic habitat diversity and genetic diversity of *Ranunculus acris* L. (Ranunculaceae), *Plantago lanceolata* L. (Plantaginaceae), and *Anthoxanthum odoratum* L. (Poaceae) within and between grassland sites. Dissertation Doctor rerum naturalium, Friedrich-Schiller- Universität Jena, Jena. 103 pp.

Odat, N., G. Jetschke & F.H. Hellwig. 2004. Genetic diversity of *Ranunculus acris* L. (Ranunculaceae) populations in relation to species diversity and habitat type in grassland communities. Molecular Ecology. 13: 1257-1257

Ogden, R. & R.S. Thorpe. 2002. The usefulness of amplified fragment length polymorphism markers for Taxon discrimination across graduated fine evolutionary levels in Caribbean *Anolis* lizards. Molecular Ecology. 11: 437-445

Paetkau, D., G.F. Shields & C. Strobeck. 1998. Gene flow between insular, coastal and interior populations of brown bears in Alaska. Molecular Ecology. 7: 1283-1292

Palumbi, S.R. 1992. Marine speciation on a small planet. Trends in Ecology and Evolution. 7: 114-117

Palumbi, S.R. 1994. Genetic divergence, reproductive isolation and marine speciation. Annual Review of Ecology and Systematics. 25: 547-572

Palumbi, S.R. 2003. Populations genetics, demographic connectivity and the design of marine protected areas. Ecological Aplications. 13: S146-S158

Pavlicek, A., S. Hrda & J. Flegr. 1999. FreeTree-Freeware program for construction of phylogenetic trees on the basis of distances data and bootstrap/jackknife analysis of the tree robustness. Aplication in the RAPD analysis of the genus *Frenkelia*. Folia Biologica (Praha). 45: 97-99

Peakall, R. & P.E. Smouse. 2006. GENALEX 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software fro teaching and research. Molecular Ecology Notes. 6: 288-295 http://www.blackwell-synergy.com/doi/abs/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x.

Pequegnat, L.H. & W.E. Pequegnat. 1970. Deep sea anomurans of superfamily Galatheoidea with descriptions of three new species. pp. 125-170. In: W.E. Pequegnat & F.A. Chace, Jr (ed.). Contributions on the biology of the Gulf of Mexico. Texas A & M. Univ. Oceanogr. Studies.

Pequegnat, W.E. & L.H. Pequegnat. 1971. New species and new records of *Munidopsis* (Decapoda: Galatheidae) from the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. Texas A&M University Oceanographic Studies, Gulf Publishing Co. Suplement volume 1:1-25. Houston, Texas.

Pequegnat, W.E. & L.H. Pequegnat. 1973. *Munidopsis albatrossae*, a new species of deep-sea Galatheidae (Decapoda, Anomura) from the Eastern Pacific Ocean. Crustaceana. 24: 163-168

Phillips, N.E. 2006. Natural variability in size and condition at settlement of 3 species of marine invertebrates. Integrative and Comparative Biology. 46 (5): 598-604

Pujos, M., J.-L. Pagliardini, R. Steer, G. Vernette & O. Weber. 1986. Influencia de la Contra-Corriente Norte colombiana para la circulación de las aguas en la plataforma continental: su acción sobre la dispersión de los efluentes en suspensión del Río Magdalena. Boletín Científico CIOH. (6): 3-15

Reading, H.G. & M. Richards. 1994. Turbidite systems in deep-water basin margins classified by grain size and feeder system. American Association of Petroleum Geologists Bulletin. 78: 792-822

Reyes, J., N. Santodomingo, A. Gracia, G. Borrero-Pérez, G.R. Navas, L.M. Mejía-Ladino, A. Bermúdez & M. Benavides. 2005. Southern Caribbean azooxanthellate coral communities off Colombia. pp. 309-330. In: A. Freiwald & J.M. Roberts (ed.). Cold-Water Corals and Ecosystems. Springer Berlin Heidelberg.

Reyes, J.O. & G.R. Navas. 2000. El escáner convencional, una herramienta útil para la catalogación de organismos marinos. Boletín Investigaciones Marinas y Costeras. 29: 41-50

Riginos, C. & M.W. Nachman. 2001. Population subdivision in marine environments: the contributions of biogeography, geographical distance and discontinuous habitat to genetic differentiation in a blennioid fish, *Axoclinus nigricaudus*. Molecular Ecology. 10: 1439-1453

Rivera, J. & A. Mujica. 2004. Distribución horizontal de larvas de crustáceos decápodos capturadas entre Caldera e isla de Pascua (Pacífico sudoriental), octubre de 1999. Investigaciones Marinas Valparaíso. 32 (2): 37-58

Rivera-Monroy, V.H., R.R. Twilley, D. Bone, D.L. Childers, C. Coronado-Molina, I.C. Feller, J. Herrera-Silveira, R. Jaffe, E. Mancera, E. Rejmankova, J.E. Salisbury & E. Weil. 2004. A conceptual framework to develop long-term ecological research and management objectives in the wider Caribbean Region. Bioscience. 54 (9): 843-856

Rivera-Ocasio, E., T.M. Aide & W.O. McMillan. 2002. Patterns of genetic diversity and biogeographical history of the tropical wetland tree, *Pterocarpus officinalis* (Jacq.), in the Caribbean basin. Molecular Ecology. 11: 675-683

Rognon, X.G., G.G. Teugels, R. Guyomard, P. Galbusera, M. Andriamanga, F. Volckaert & J.F. Agnèse. 1998. Morphometric and allozyme variation in the African catfishes. Journal of Fish Biology. 53 (1): 192-207

Rohlf, F.J. 2004a. Tps Utility program Ver. 1.29. Ecology & Evolution, SUNY at Stony Brook. State University of New York at Stony Brook

Rohlf, F.J. 2004b. Relative Warp Analysis Ver. 1.39. Ecology & Evolution, SUNY at Stony Brook. State University of New York at Stony Brook

Romero, M.C., G.A. Lovrich, F. Tapella & S. Thatje. 2004. Feeding ecology of the crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) in the Beagle Channel, Argentina. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 84: 359-365

Ross, K., N. Cooper, J.R. Bidwell & J. Elder. 2002. Genetic diversity and metal tolerance of two marine species: a comparison between populations from contaminated and reference sites. Marine Pollution Bulletin. 44: 671-679

Roughgarden, J., S. Ganies & H. Possingham. 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. Science. 241: 1460-1466

Rumrill, S.S. 1990. Natural mortality of marine invertebrate larvae. OPHELIA. 32: 163-198

Russo, C.A.M., A.M. Sole-Cava & J.P. Thorpe. 1994. Population structure and genetic variation in two tropical sea anemones (Cnidaria, Actiniidae) with different reproductive strategies. Marine Biology. 119: 267-276

Samadi, S., L. Bottan, E. Macpherson, B.R. De Forges & M.-C. Boisselier. 2006. Seamount endemism questioned by the geographic distribution and population genetic structure of marine invertebrates. Marine Biology. 149: 1463-1475

Samuelsen, T.J. 1972. Larvae of *Munidopsis tridentata* (Esmark) (Decapoda, Anomura) reared in the laboratory. SARSIA. 48: 91-98

Sarver, S.K., J.D. Silberman & P.J. Walsh. 1998. Mitochondrial DNA sequence evidence supporting the recognition of two subspecies or species of the Florida spiny lobster *Panulirus argus*. Journal of Crustacean Biology. 18 (1): 177-186

Sarver, S.K., D.W. Freshwater & P.J. Walsh. 2000. The occurrence of the provisional Brazilian subspecies of spiny lobster (*Panulirus argus westonii*) in Florida waters. Fishery Bulletin. 98: 870-878

Sawkins, M.C., B.L. Maass, B.C. Pengelly, H.J. Newbury, B.V. Ford-Lloyd, N. Maxted & R. Smith. 2001. Geographical patterns of genetic variation in two species of *Stylosanthes* Sw. using amplified fragment length polymorphism. Molecular Ecology. 10: 1947-1958

Schlitzer, R. 2004 Ocean Data View http://www.awi-bremerhaven.de/GEO/ODV última actualización: 2004

Schnetter, R. 1981. Aspectos de la distribución regional de algas marinas en la Costa Atlántica de Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 15 (57): 63-74

Shanks, A.L., J. Largier & J. Brubaker. 2003. Observations on the distribution of meroplankton during an upwelling event. Journal of Plankton Research. 25 (6): 645-667

Sheng, J. & L. Tang. 2003. A numerical study of circulation in the western Caribbean Sea. Journal of Physical Oceanography. 33: 2049-2069

Shirley, S.M., T.C. Shirley & S.D. Rice. 1987. Latitudinal variation in the Dungeness crab, *Cancer magister*: zoeal morphology explained by incubation temperature. Marine Biology. 95: 371-376

Silva, E.P. & C.A.M. Russo. 2000. Techniques and statistical data analysis in molecular population genetics. Hydrobiologia. 420: 119-135

Solano, P., S. De la Roque, D. Cuisance, B. Geoffroy, T. De Meeus, G. Cuny & G. Duvallet. 1999. Intraspecific variability in natural populations of *Glossina palpalis gambiensis* from West Africa, revealed by genetic and morphometric analyses. Medical and Veterinary Entomology. 13: 401-407

Spiegelhalter, D.J., N.G. Best, B.P. Carlin & A. van der Linde. 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. Journal of the Royal Statistical Society B. 64 (583-639)

StatSoft, I. 1984-2002. STATISTICA Ver. 6.0.

Sun, Y., W.-Q. Song, Y.-C. Zhong, R.-S. Zhang, T.J. Abatzopoulos & R.-Y. Chen. 1999. Diversity and genetic differentiation in *Artemia* species and populations detected by AFLP markers. International Journal of Salt Lake Research. 8: 314-350

Tabares, N., J.M. Soltau & J. Díaz. 1996. Caracterización geomorfológica del sector suroccidental del mar Caribe. Boletín Científico CIOH. 17: 3-16

Takeda, M. 1983. Crustaceans. In: M. Takeda & T. Okutani (ed.). Crustaceans and mollusks trawled off Suriname and French Guiana. Japan Marine Fishery Resource Research Center. Tokio.

Tapella, F., G.A. Lovrich, M.C. Romero & S. Thatje. 2002. Reproductive biology of the crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) in the Beagle Channel, Argentina. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 82: 589-595

Thorson, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. Biological Review. 25: 1-45

Torres, G., L. Giménez & K. Anger. 2002. Effects of reduced salinity on the biochemical composition (lipid, protein) of zoea 1 decapod crustacean larvae. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 277: 43-60

Travis, S.E., J. Maschinski & P. Keim. 1996. An analysis of genetic variation in *Astragalus cremnophylax* var. *cremnophylax*, a critically endangered plant, using AFLP markers. Molecular Ecology. 5: 735-745

Triantaphyllidis, G.V., G.R.J. Criel, T.J. Abatzopoulos, K.M. Thomas, J. Peleman, J.A. Beardmore & P. Sorgeloos. 1997. International study on *Artemia*. LVII. Morphological and molecular characters suggest conspecificity of all bisexual European and North African *Artemia* populations. Marine Biology. 129: 477-487

van Dover, C.L. & A.B. Williams. 1991. Egg size in squat lobsters (Galatheoidea): Constraint and freedom. pp. 143-156. In: A. Wenner & A. Kuris (ed.). Crustacean Egg Production. A.A. Balkema. Rotterdam.

Vekemans, X. 2002. AFLP-SURV Ver. 1.0. Laboratoire de Génétique et Ecologie Végétale. Université Libre de Bruxelles, Belgica

Vidal, A.M., C.M. Villamil & A. Acosta. 2005. Composición y densidad de corales juveniles en dos arrecifes profundos de San Andrés Isla, Caribe Colombiano. Boletín Investigaciones Marinas y Costeras. 34: 211-225

Vos, P., R. Hogers, M. Bleeker, M. Reijans, T. Van De Leet, M. Hornes, A. Frijters, J. Pot, J. Peleman, M. Kuiper & M. Zabeau. 1995. AFLP: a new technique for DNA Fingerprinting. Nucleic Acid Research. 23 (21): 4407-4414

Weber, L.I., R.G. Hartnoll & J.P. Thorpe. 2000. Genetic divergence and larval dispersal in two spider crabs (Crustacea: Decapoda). Hydrobiologia. 420: 211-219

Wenner, E.L. 1982. Notes on the distribution and biology of Galatheidae and Chirostylidae (Decapoda: Anomura) from the middle Atlantic Bight. Journal of Crustacean Biology. 2 (3): 360-377

Wetzel, F.C. 1993. The transfer of river load to deep-sea fans: A quantitative approach. American Association of Petroleum Geologists Bulletin. 77: 1679-1692

Whitehead, A., S.L. Anderson, K.M. Kuivila, J.L. Roach & B. May. 2003. Genetic variation among interconnected populations of *Catostomus occidentalis*: implications for distinguishing impacts of contaminants from biogeographical structuring. Molecular Ecology. 12: 2817-2833

Wilding, C.S., R.K. Butlin & J. Grahame. 2001. Differential gene exchange between parapatric morphs of *Littorina saxatilis* detected using AFLP markers. Journal of Evolutionary Biology. 14: 611-619

Wilson, D.S. 1992. Complex interactions in metacomunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. Ecology. 73: 1984-2000

Woodin, S.A. 1986. Settlement of infauna: larval choice? Bulletin of Marine Science. 39: 401-407

Woodin, S.A. 1991. Recruitment of infauna: Positive or negative cues? American Zoologist. 31: 797-807

Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. Genetics. 16: 97-159

Young, A.M., C. Torres, J.E. Mack & C.W. Cunningham. 2002. Morphological and genetic evidence for vicariance and refugium in Atlantic and Gulf of Mexico populations of the hermit crab *Pagurus longicarpus*. Marine Biology. 140: 1059-1066

Zelditch, M.L., D.L. Swiderski, H.D. Sheets & W.L. Fink. 2004. Geometric morphometrics for biologist: A primer. Elsevier Academic Press.