

# Bei einer verbreiteten Landschnecke, *Cochlicopa lubrica* (O.F. MÜLLER), wird die Frequenz von molekularen Phänotypen durch Selbstbefruchtung und habitatspezifische Selektion beeinflusst

Georg ARMBRUSTER

## 1. Einleitung

Auf der Populationsebene wird das genetische Potential einer Art durch mehrere Faktoren beeinflusst, vor allem durch

- 1) die Mutationsrate und die Selektion,
- 2) zufällige Phänomene wie Drift und 'bottlenecks',
- 3) die geographisch-räumliche Verteilung molekularer Varianten,
- 4) die effektive Populationsgröße,
- 5) die Gameten-Austauschraten zwischen Populationen (Genfluß) und
- 6) die Inzucht bzw. Selbstbefruchtungsrate.

Diese Faktoren sind oft miteinander verknüpft (FUTUYMA, 1990; JARNE, 1995; KIMURA, 1983; NEI, 1987; SPIESS, 1977). Bei der Erforschung der genetischen Diversität und bei Artenschutzkonzepten spielt eine Interpretation dieser Evolutionsfaktoren eine große Rolle (BLAB *et al.*, 1995).

Vorrangiges Ziel des Artenschutzes ist der „Erhalt evolutionsfähiger Populationen, deren genetisches Potential es ihnen erlaubt, auf Umweltveränderungen zu reagieren“ (VEITH & SEITZ, 1995; S. 219). Im vorliegenden Beitrag sollen anhand von *Cochlicopa lubrica* (Gastropoda; Pulmonata) Aspekte des Populationsschutzes diskutiert werden.

*Cochlicopa lubrica* zählt zu den kleinen Landschneckenarten. Ihre Gehäusehöhe liegt bei etwa 5-7 mm. Diese Art ist in Mitteleuropa weit verbreitet und kommt in den unterschiedlichsten Habitaten vor (KERNEY *et al.*, 1983). Die Formen von *C. lubrica* zeichnen sich außerdem durch eine hohe konchologische und genitalanatomische Variabilität aus (ARMBRUSTER, 1994; ARMBRUSTER, 1995a). Bei einer Analyse der genetischen Vielfalt von *C. lubrica* ist besonders die hohe Selbstbefruchtungsrate in den Freilandpopulationen zu berücksichtigen (siehe ARMBRUSTER & SCHLEGEL, 1994).

Ein Einblick in die molekulare Populationsstruktur von *C. lubrica* läßt sich mit Hilfe des Alloenzym polymorphismus ermitteln. Die Allozymphänotypen des Aspartat-Aminotransferase-1-Locus *Aat 1* (und die von *Idh 1*; Daten nicht gezeigt) sind in „feuchten, schattigen“ und „trockeneren, exponierten“ Habitaten in unterschiedlicher Häufigkeit vertreten. Im Mittelpunkt der nachfolgenden Erörterung stehen zwei Fragenkomplexe:

1) Ist der Evolutionsfaktor „Selektion“ an der lokalen Verteilung der genetischen Typen beteiligt und welche Schlußfolgerungen lassen sich hieraus bezüglich der genetischen Substrukturierung der Populationen ziehen?

2) Wie kann die genetische Vielfalt von selbstbefruchtenden Landschneckenarten interpretiert werden?

## 2. Material & Methoden

795 Individuen aus 29 mitteleuropäischen Populationen wurden auf den AAT 1 Polymorphismus getestet ( $\bar{N} = 27$  Individuen/Population). Dabei wurden zwei Allelvarianten gefunden: Aat 1 „20“ und Aat 1 „80“. Nur zwei Individuen zeigten ein heterozygotes Bandenmuster mit „20“/„80“. Alle übrigen wiesen ein homozygoten Muster auf („20“/„20“ bzw. „80“/„80“). Die sehr geringe Anzahl von Heterozygoten kann mit der extrem hohen Selbstbefruchtungsrate erklärt werden. Eine Übersicht über die Herkunft der Populationen und die Durchführung der Isoenzymelektrophorese findet sich bei ARMBRUSTER & SCHLEGEL (1994) und bei ARMBRUSTER (1995b).

Anhand von auffallenden Leitpflanzen und deren Feuchtigkeitskoeffizienten (ELLENBERG *et al.*, 1991) wurde eine Einteilung in zwei Habitattypen vorgenommen. Die untersuchten Standorte umfaßten zum einen Auwälder, feuchte Mischwälder, verbuschte Riede bzw. Feuchtwiesen („feuchte, schattige Habitate“; 12 Populationen) und zum anderen „trockenere und exponierte“ Standorte, wie Wacholderheiden, Straßenränder, intensiv genutztes Grünland bzw. Ackerrandgesellschaften (17 Populationen).

14 der 29 Populationen wurden in Paar-Vergleichen analysiert. Bei jedem der sieben Populationspaarvergleiche lag ein feuchtes Habitat und ein trockener Standort nur 30-400 Meter auseinander. Nähere Angaben finden sich bei ARMBRUSTER (1995b).

Die genetische Substrukturierung zwischen den Populationen wurde mit dem Koeffizienten  $F_{ST}$  (WRIGHT, 1978) ermittelt. Datengrundlage sind die populationsspezifischen Häufigkeiten der zwei Allele des Aat 1 Locus. Sind nur zwei Allele (p und q) an einem Locus nachweisbar, reicht die varianz-

analytische Abschätzung eines Allels aus, um  $F_{ST}$  zu bestimmen:

$$F_{ST} = \frac{\sigma^2 [p]}{\sigma[p] * (1 - \sigma[p])} , \text{ mit}$$

$\sigma^2 [p]$  = Varianz der Allelfrequenzen von p und  
 $\sigma[p]$  = mittlere Allelfrequenz von p.

Von 11 der 29 getesteten Populationen liegen zusätzliche genetische Kenngrößen vor (ARMBRUSTER & SCHLEGEL, 1994). Dabei wurden 21 Isoenzym-Loci untersucht. Der Anteil der polymorphen und schwach polymorphen Loci an der Gesamtzahl der untersuchten Loci betrug 38 %. Die Berechnung der genetischen Distanz nach Nei zwischen 6 Populationen aus feuchten, schattigen Habitaten und 5 Populationen von trockeneren Standorten ergab einen Wert von  $D = 0,08$  (genetische Identität = 0,92).

### 3. Ergebnisse

**Tabelle 1**

**Verteilung der Allozym-Phänotypen AAT 1 „80“ und AAT 1 „20“ in den zwei Habitattypen.** 29 mitteleuropäische Populationen wurden ausgewertet. Die Felderbesetzung ist hochsignifikant unterschiedlich ( $p < 0,001$ ).

	AAT 1 „80“ (homozygot „80“/„80“)	AAT 1 „20“ (homozygot „20“/„20“)
Trockenere, exponierte Habitats	93	367
Feuchte, schattige Habitats	272	61

In Tabelle 1 ist die Verteilung der Allozym-Phänotypen in den beiden Habitattypen dargestellt. Dabei sind die zwei heterozygoten Individuen nicht berücksichtigt (s.o.). Die Individuen mit AAT 1 „80“ sind vor allem an feuchten Standorten vertreten, während die Tiere mit AAT 1 „20“ bevorzugt in trockeneren Habitaten zu finden sind.

In Abbildung 1 sind die 29 Populationen nach ihren relativen Anteilen des „80“-Allels dargestellt. An den feuchten Standorten liegt die Frequenz des Allels „80“ zwischen 0,6 und 1,0 (Häufigkeit zwischen 60 % und 100 %). Im Rahmen der Untersuchungen wurde kein derartiger Standort gefunden, an dem die Tiere mit „20“ dominierten.

Die trockeneren Habitats zeigen meist „80“-Frequenzen zwischen 0 („80“-Allele wurden nicht gefunden) und  $< 0,4$  (Häufigkeit unter 40 %). An diesen Lokalitäten dominierten die „20“-Allele. Allerdings zeigen zwei Standorte, die als „trocken und exponiert“ klassifiziert wurden, eine unerwartet hohe Häufigkeit von 60 % bzw. 73 % (siehe Pfeile in Abbildung 1).

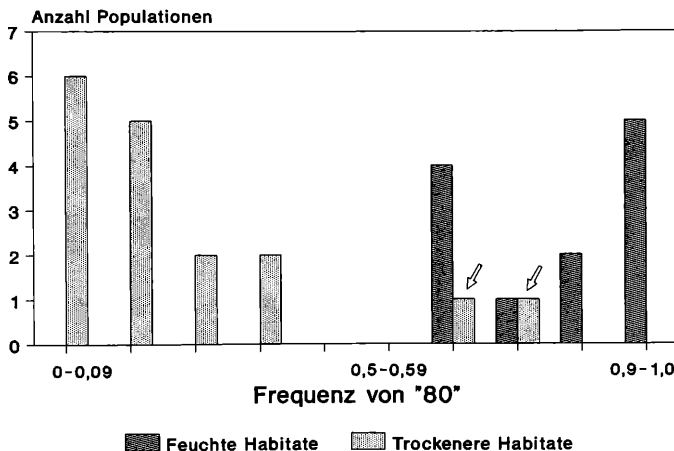
Wird der  $F_{ST}$ -Index ermittelt, so ergibt sich über alle 29 Populationen ein Wert von 0,53. Werden nur die feuchten, schattigen Standorte analysiert, so ist  $F_{ST} = 0,14$ . Für alle 17 Populationen, die aus den trockenen Habitats entstammen, ergibt sich ein Koeffizient von 0,3. Dieser Wert fällt aber auf 0,15 ab, wenn die beiden Populationen unberücksichtigt bleiben, welche die unerwartet hohen „80“-Frequenzen aufweisen.

### 4. Diskussion

#### 4.1 Die habitatspezifische Verteilung der Aat 1 Allozym-Phänotypen von *Cochlicopa lubrica*

Die auffallend unterschiedliche Verteilung der „20“- und „80“- Aat 1 Allele (Tabelle 1; Abbildung 1) läßt auf den Einfluß von natürlicher Selektion in verschiedenen Habitats schließen. Die Fitness (Fortpflanzungserfolg und Überlebensrate) von Tieren mit „20“ scheint an trockeneren Standorten höher zu sein, als die der „80“-Typen. Die Individuen mit „80“ scheinen dagegen an feuchten, schattigen Habitats eine höhere Fitness zu haben. Daß nur stochastische Prozesse diese Allelverteilung verursachen, ist bei der Stichprobenzahl von 29 Populationen aus verschiedenen Gebieten Mitteleuropas unwahrscheinlich. Siebenmal wurden zeitgleich verschiedene feuchte, schattige Standorte mit nahegelegenen, trockeneren Standorten verglichen (s.o.). Die Unterschiede in der

**Frequenz des Allels Aat 1 „80“**



**Abbildung 1**

**Häufigkeit des Allels Aat 1 „80“ in den zwei verschiedenen Habitattypen.** Die meisten Populationen aus trockeneren Habitats zeigen eine niedrige Frequenz dieses Allels, während Populationen von feuchten Standorten eine hohe Frequenz von „80“ aufweisen. Zwei als trockener klassifizierte Habitats (Pfeile) zeigen aber eine hohe Frequenz des Allels Aat 1 „80“

Häufigkeit der „80“- bzw. „20“-Typen waren bei diesen Populationspaarvergleichen immer signifikant (Chi-qu.-Vierf.-Tests; siehe ARMBRUSTER, 1995b).

Allerdings gibt es unter den 17 als „trockener und exponiert“ klassifizierten Standorten zwei, die eine hohe Frequenz des „80“-Allels aufweisen (Abbildung 1). An solchen Populationen wird deutlich, daß weitere pflanzensoziologische und bodenkundliche Studien notwendig sind, um die Habitatverteilung der Allozym-Phänotypen genauer zu charakterisieren. Ungeklärt bleibt in diesem Zusammenhang auch die Dynamik der Neubesiedelung von Standorten und die Frage nach dem Vorkommen von „intermediären“ Habitattypen.

Im vorliegenden Fall kann sich Selektion sowohl auf die Genprodukte der untersuchten Allele als auch auf die Genprodukte gekoppelter Loci beziehen (JOHANNESSEN & JOHANNESSEN, 1989; JARNE, 1995). Die mögliche Koppelung von unbekannt Genen läßt also vorerst keine Aussagen darüber zu, ob und auf welche Umweltvariablen die AAT 1 Phänotypen adaptiert sind (siehe RIDDOCH, 1993). Selektionskräfte, die einen Einfluß auf die Fitness der selbstbefruchtenden Allozym-Phänotypen haben könnten, wären z.B. Temperatur- oder Feuchtigkeitsverhältnisse (NEVO & BAR, 1976).

Selbstbefruchtung beinhaltet starke Inzucht und extreme genetische Drift innerhalb der Populationen. Durch die hohe Selbstbefruchtungsrate verlieren die genetischen Linien „von selbst“ einen hohen Anteil der (unbekannten) rezessiven Letalallele. Selbstbefruchtung bewirkt somit nicht nur eine allgemeine Allelverarmung, sondern kann auch eine Fixierung von vorteilhaften Allozym-Genen bzw. von gekoppelten, unbekannt Loci im homozygoten Zustand zur Folge haben (siehe MCCRAKEN & SELANDER, 1980; LACY, 1992).

Bei mitteleuropäischen Landschneckenpopulationen wurde der Einfluß von natürlicher Selektion auf Allozym-Phänotypen bisher nur ganz vereinzelt diskutiert (SELANDER & HUDSON, 1976; BOATO, 1988). Diese Studien beschäftigen sich allerdings mit auskreuzungsfähigen Arten. In anderen Untersuchungen, die ebenfalls auskreuzungsfähigen Taxa (z.B. Helicidae) betreffen, wird davon ausgegangen, daß genetische Drift und Founder-Effekte die populationsgenetischen Muster der Populationen beeinflussen (OCHMAN *et al.*, 1987; WILSON, 1996). Bei selbstbefruchtenden, kleinen Landschnecken wie *C. lubrica* bedarf das Thema „Selektion durch Habitatfaktoren“ unbedingt eines erweiterten und verfeinerten methodischen Ansatzes.

#### 4.2 Die genetische Substrukturierung der Populationen

Der  $F_{ST}$ -Index liefert Werte zwischen 0 (keine Substrukturierung der Allelverteilungen zwischen den Populationen ist ersichtlich) und 1 (hohe Substrukturierung der Populationen mit extrem abweichenden

Allelverteilungen zwischen den Einzelpopulationen).

Sexuell auskreuzende Land- und Süßwasserschnecken zeigen oft geringe  $F_{ST}$ -Werte (etwa zwischen 0,02 und 0,3). Im Gegensatz dazu sind höhere  $F_{ST}$ -Koeffizienten ein bekanntes Phänomen bei selbstbefruchtenden Gastropoden-Populationen (siehe FOLTZ *et al.*, 1984; OCHMAN *et al.*, 1987 und die Zusammenfassung von JARNE, 1995). Auch bei der meist selbstbefruchtenden *C. lubrica* deutet der  $F_{ST}$ -Gesamtwert von 0,53 am Aat 1 Locus auf eine hohe Substrukturierung zwischen den einzelnen Populationen hin. Auffallende Unterschiede in den Frequenzen von Aat 1 Allelen können bei *C. lubrica* schon innerhalb einer Distanz von wenigen 100 Metern festgestellt werden, wenn zwei unterschiedliche Habitattypen verglichen werden (ARMBRUSTER, 1995b).

Werden die zwei Habitattypen allerdings getrennt voneinander analysiert, dann liegen die  $F_{ST}$ -Koeffizienten erheblich niedriger (0,14-0,3), was für eine geringere Populationsdifferenzierung innerhalb der feuchten, schattigen bzw. innerhalb der trockeneren Habitate spricht. Die Populationen der beiden Habitattypen erweisen sich auch in einer Clusteranalyse mit Nei'schen genetischen Distanzen als verschieden. 21 Isoenzymloci wurden hierfür berücksichtigt (siehe ARMBRUSTER & SCHLEGEL, 1994).

#### 4.3 Anmerkungen zum Populationsschutz

Bei Schutzkonzepten von selbstbefruchtenden Landschneckenpopulationen sollte die genetische Vielfalt an unterschiedlichen Standorten und Habitaten gesondert geprüft werden. Ob und inwieweit zwischen den Populationen noch Gameten ausgetauscht werden, kann mit verschiedenen populationsgenetischen Methoden abgeschätzt werden. Die Schätzungen ermitteln aber immer „ein Integral über Raum und Zeit“ (VEITH & SEITZ, 1995; S. 222) und müssen daher kritisch bewertet werden (SCHMELLER *et al.*, 1996). In vielen Fällen eignen sich die  $F_{ST}$ -Werte, um die Genflußrate  $Nm$  zwischen Populationen zu berechnen (WRIGHT, 1969; S. 290 ff). Eine allgemeine Abschätzung des Genflusses zwischen *C. lubrica*-Populationen ist vorerst nicht möglich, wenn Selektion an der Verteilung der Phänotypen beteiligt ist. Zur Berechnung von  $Nm$  dürfen nur selektionsneutrale Loci verwandt werden (siehe z.B. WRIGHT, 1969; SCHMELLER *et al.*, 1996). Wie bei *C. lubrica* die Genflußrate zwischen feuchten und trockenen Standorten zu ermitteln ist, bedarf somit noch weiterer Untersuchungen.

Bei Selbstbefruchtern ist die genetische Variabilität in der Regel geringer, als bei sexuell auskreuzenden Taxa (s.o.). Im Falle von *Cochlicopa lubrica* kann nicht davon ausgegangen werden, daß der geringe Alloenzym polymorphismus (ARMBRUSTER & SCHLEGEL, 1994) und die hohe Selbstbefruchtungsrate zu einer „Gefährdung“ dieser Tierart führen. In manchen Arbeiten werden enzy-melektrophoretisch monomorphen, selbstbefruchtenden Schnecken-taxa sogar breitere Nischen zugeordnet, als verwandten Arten, die sich sexuell

fortpflanzen (MCCRACKEN & SELANDER, 1980).

## 5. Zusammenfassung und Ausblick

Die vorliegenden Ergebnisse bieten ein facettenreiches Spektrum von offenen Fragen über den Schutz, die Populationsdynamik, die Ökologie und die Evolutionsbiologie von selbstbefruchtenden Landschnecken. Molekulare Selektion kann einen Einfluß auf das habitatspezifische Vorkommen bestimmter Taxa haben. Dies ist für Genflußabschätzungen zwischen den Populationen von Bedeutung. Inwieweit die selektive Verteilung der *C. lubrica* Allozymphenotypen außerdem mit dem Alter und der Größe der Habitate in Zusammenhang steht, muß in weiteren Studien geklärt werden.

Das Beispiel von *Cochlicopa lubrica* zeigt, daß der Verlust einer Allozymvariabilität bei Selbstbefruchtung (vgl. JARNE, 1995) nicht in der „Gefährdung“ eines Taxons endet.

## 6. Danksagung

Für die Durchsicht des Manuskripts danke ich W. Rähle und G. Steinbrück.

## Literatur

ARMBRUSTER, G. (1994):

The taxonomically relevant parts of the male genitalia of *Cochlicopa*: seasonal variability within two field populations and observations under laboratory conditions (Gastropoda: Pulmonata: Cochlicopidae). Malakologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde Dresden 17: 47-56.

————— (1995a):

Univariate and multivariate analyses of shell variables within the genus *Cochlicopa* (Gastropoda: Pulmonata: Cochlicopidae), Journal of Molluscan Studies 61: 225-235.

————— (1995b):

Die mitteleuropäischen *Cochlicopa*-Arten (Gastropoda: Pulmonata: Cochlicopidae) – Eine Untersuchung zur Formenvielfalt anhand schalenmorphometrischer, genitalanatomischer und molekularer Merkmale. – Dissertation Universität Tübingen.

ARMBRUSTER, G. & M. SCHLEGEL (1994):

The land snail species of *Cochlicopa* (Gastropoda: Pulmonata: Cochlicopidae): Presentation of taxon-specific allozyme patterns, and evidence for a high level of self-fertilization. – Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 32: 282-296.

BLAB, J.; M. KLEIN & A. SSYMANK (1995):

Biodiversität und ihre Bedeutung in der Naturschutzarbeit. – Natur und Landschaft 70 (1): 11-18.

BOATO, A. (1988):

Microevolution in *Solatopupa* landsnails (Pulmonata: Chondrinidae): genetic diversity and founder effects. – Biological Journal of the Linnean Society 34: 327-348.

ELLENBERG, H.; H.E. WEBER, R. DÜLL, V. WIRTH, W. WERNER, D. PAULISSEN (1991):

Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. In: Scripta Geobotanica 18 (Lehrstuhl für Geobotanik der Universität Göttingen, Hrsg.); Goltze KG, Göttingen.

FOLTZ, D.W.; H. OCHMAN, R.K. SELANDER (1984):

Genetic diversity and breeding systems in terrestrial slugs of the families Limacidae and Arionidae. – Malacologia 25: 593-605.

FUTUYMA, D.J. (1990):

Evolutionary biology. – Birkhäuser, Basel.

JARNE, P. (1995):

Mating system, bottlenecks and genetic polymorphism in hermaphroditic animals. – Genetical Research Cambridge 65: 193-207.

JOHANNESSON, K. & B. JOHANNESSON (1989):

Differences in allele frequencies of Aat between high- and mid-rocky shore populations of *Littorina saxatilis* (Olivi) suggest selection in this enzyme locus. – Genetical Research Cambridge 54: 7-11.

KERNEY, M.P.; R.A.D. CAMERON, J.H. JUNGBLUTH (1983):

Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. – Parey Verlag Hamburg.

KIMURA, M. (1983):

The neutral theory of molecular evolution. In: Evolution of Genes and Proteins (M. NEI & R.K. KOEHN, eds). – Sinauer Ass. Inc., Sunderland.

LACY, R. C. (1992):

The effects of inbreeding on isolated populations: are minimum viable population sizes predictable? In: Conservation Biology. The Theory and Practice of Nature Conservation Preservation and Management (P. L. FIEDLER & S. K. JAIN, eds). – Chapman and Hall, New York.

MCCRACKEN, G.F. & R.K. SELANDER (1980):

Self-fertilization and monogenic strains in natural populations of terrestrial slugs. – Proceedings of the National Academy of Science of USA 77: 684-688.

NEI, M. (1987):

Molecular Evolutionary Genetics. – Columbia University Press. New York.

NEVO, E. & Z. BAR (1976):

Natural selection of genetic polymorphisms along climatic gradients. In: Population Genetics and Ecology (S. KARLIN & E. NEVO, eds). – Academic Press Inc., New York.

OCHMAN, H.; J.S. JONES, R.K. SELANDER (1987):

Large scale patterns of genetic differentiation at enzyme loci in the land snail *Cepaea nemoralis* and *Cepaea hortensis*. – Heredity 58: 127-138.

RIDDOCH, B. J. (1993):

The adaptive significance of electrophoretic mobility in phosphoglucose isomerase (PGI). – Biological Journal of the Linnean Society 50: 1-17.

SCHMELLER, D.; M. VEITH & A. SEITZ (1996):

Genflußschätzungen und deren Aussagekraft, dargestellt am Beispiel der Westlichen Beißschrecke *Platycleis albopunctata* (GOEZE, 1778). – Articulata 11 (1): 1-10.

SELANDER, R.K. & R.O. HUDSON (1976):

Animal population structures under close inbreeding: the land snail *Rumina* in southern France. – The American Naturalist 110: 695-718.

SPIESS, E. B. (1977):

Genes in Populations. – John Wiley & Sons, New York.

VEITH, M. & A. SEITZ (1995):

Anwendungsmöglichkeiten der Populationsgenetik für den Artenschutz. – Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 24: 219-226.

WILSON, I. F. (1996):

Application of ecological genetics techniques to test for selection by habitat on allozymes in *Cepaea neworalis* (L.). – *Heredity* 77: 324-335.

WRIGHT, S. (1969):

Evolution and the Genetics of Populations (Vol. 2). Theory of Gene Frequencies. – The University of Chicago Press, Chicago.

———— (1978):

Evolution and the Genetics of Populations (Vol. 4). Variability Within and Among Natural Populations. – The University of Chicago Press, Chicago.

**Anschrift des Verfassers:**

Dr. Georg Armbruster,  
Zoologisches Institut  
der Universität Leipzig,  
– Spezielle Zoologie –  
Talstr. 33,  
04103 Leipzig

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge \(LSB\)](#)

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: [2\\_1998](#)

Autor(en)/Author(s): Armbruster Georg

Artikel/Article: [Bei einer verbreiteten Landschnecke, \*Cochlicopa lubrica\* \(o.f. Müller\), wird die Frequenz von molekularen Phänotypen durch Selbstbefruchtung und habitatspezifische Selektion beeinflusst 39-43](#)