

Genetische Aspekte fragmentierter Pflanzenpopulationen - Eine Übersicht

ANDREA BERHOLZ & PETER POSCHLOD

Abstract: Genetic aspects of fragmented plant populations - A Review

The genetic consequences of fragmentation in plant populations have received attention since the beginning of conservation biology as a field of research (FRANKEL & SOULE 1981). Population genetic theories describe the influence of genetic drift and inbreeding for small population sizes. Fragmentation and spatial isolation are followed by a loss of genetic variation within the remnant populations and increased differentiation between them. Due to the fact that the basis of the population genetic theories is mainly zoological research it is still a question if they are valid for plants (BAUERT et al. 1996).

1. Einleitung

Während der letzten Jahrzehnte ging die Zahl natürlicher und naturnaher Habitats vor allem durch veränderte Landnutzungsformen stark zurück. Die Fragmentierung der Landschaft nahm zu, wobei ehemals kontinuierliche Habitats in mehrere kleine Reststücke, die räumlich isoliert voneinander liegen, getrennt wurden. Die Populationen, die in entsprechenden Habitats leben, werden durch die Fragmentierung in verschiedene Teilpopulationen unterteilt, deren Populationsgröße gegenüber der Ursprungs-Individuenanzahl oft stark verringert ist. Diese kleinen Populationen sind in ihrem Überleben im stärkeren Maße von stochastischen Ereignissen betroffen als große Populationen (SHAFFER 1981). Shaffer zählt zu den stochastischen Ereignissen Schwankungen im Umweltbereich und Katastrophen, aber auch demographische und genetische Einflüsse. Bei Populationen mit sehr geringen Individuenzahlen zeigen Zufallsereignisse in der Demographie und der Genetik einen besonders starken Einfluß (BARRETT & KOHN 1991).

Das Hauptaugenmerk bei der Untersuchung der Auswirkungen von Fragmentierung lag lange Zeit auf der Verminderung der Habitatqualität durch verstärkte Randeffekte, z.B. durch erhöhten Nährstoffeintrag und erhöhten Herbivorendruck (BURGESS 1988). Auch ökologische Veränderungen wie z.B. veränderte Nährstoff-, Licht- und Wasserhaushaltsverhältnisse können zu einer Verschiebung des Artenspektrums in den Fragmenten führen.

Erst in neuerer Zeit wurde dem Einfluß genetischer Prozesse in kleinen fragmentierten Populationen erhöhte Aufmerksamkeit gewidmet (TEMPLETON 1990, OSTERMEIJER et al. 1996, YOUNG et al. 1996). Die Theorien zu diesem Thema stammen vor allem aus der Populationsgenetik (WRIGHT 1931), wobei die mathematischen Modelle auf Grunddaten basieren, die vor allem zoologische Gruppen geliefert

Vegetationsökologie von Habitatinseln und linearen Strukturen.

Tagungsbericht des Braunschweiger Kolloquiums vom 22.-24. November 1996.

Hrsg. von Dietmar Brandes.

Braunschweiger Geobotanische Arbeiten, Bd. 5. S. 61-67.

ISBN 3-927115-31-2

© *Universitätsbibliothek der TU Braunschweig 1998*

haben. Es werden daher oft Annahmen für diploide, allogame Organismen mit separaten Geschlechtern gemacht. Bei der Anwendung der Theorien auf pflanzliche Populationen, bei denen Polyploidie, Hermaphroditismus und variable Stufen der Autogamie auftreten, ergeben sich deshalb Probleme.

2. Habitatfragmentierung und Populationsgenetik

2.1. Genetische Drift

In Populationen mit geringen Individuenzahlen kann Zufallsauswahl bei zwei Allelen an einem Genlocus, die die gleiche Fitness bewirken, eine Veränderung ihrer Frequenzen in der nachfolgenden Generation verursachen. Diese zufällige Änderung ist der Stichprobenfehler, der entsteht, wenn aus einer großen diversen Menge sehr kleine Stichproben entnommen werden.

In der Populationsgenetik wird diese Änderung der Allelfrequenzen als Genetische Drift bezeichnet (FALCONER 1981, BARRETT & KOHN 1991).

Es kann vor allem in sehr kleinen Teil-Populationen dazu kommen, daß in der einen Teilpopulation ein ursprünglich seltenes Allel fixiert wird, d.h. mit einer Frequenz von 1 vorliegt (LACY 1987, VAN TREUREN 1993). In einer anderen Teilpopulation kann das gleiche Allel dagegen ganz verloren gehen (Abb.1).

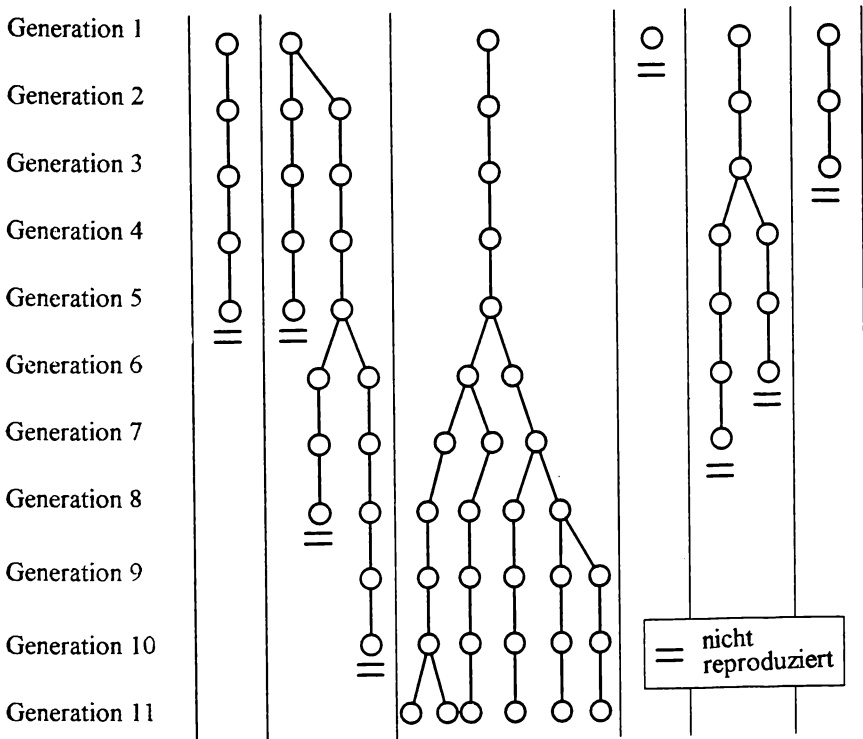


Abb. 1 : Wirkung von Genetischer Drift auf die Allel-Frequenzen am Beispiel von 6 Allelen und ihrer Verteilung im Laufe von 11 Generationen. Durch Zufallsauswahl nehmen einige Allele nicht mehr an der Reproduktion teil (z.B. Nr.1 ab Generation 6), andere dagegen können zwei Kopien beisteuern (z.B. Allel 3 in der Generation 6). Es kommt zur Fixierung des Allels Nr. 3 (nach RIDLEY 1996).

Die unterschiedlichen Teilpopulationen evolvieren in diesem Fall aufgrund ihres unterschiedlichen genetischen Ausgangsmaterials mehr oder weniger unabhängig voneinander weiter, was zu einer verstärkten Differenzierung zwischen ihnen führt. Die Konsequenz ist ein Verlust an Polymorphie in den einzelnen Teilpopulationen der Fragmente, d.h. sie besitzen nur einen Teil der Allele der Gesamtpopulation.

Auch beim Gründereffekt, d.h. der Etablierung einer neuen Population durch wenige Ausgangsindividuen (im Extremfall einem Individuum), kommt es zu einem Verlust an Polymorphie, da diese nur eine kleine Fraktion der totalen genetischen Variabilität der Eltern-Generation tragen (MAYR 1963). Je weniger Individuen beteiligt sind, und je kleiner die Variation der Ausgangsindividuen ist, desto niedriger ist die Wahrscheinlichkeit, an einem Genlocus mehr als ein Allel vorzufinden (RIDLEY 1996).

Ein dem Gründereffekt vergleichbarer Vorgang ist eine starke Fluktuation der Populationsgröße bei einer bereits bestehenden Population. Hier kann es ebenfalls zu einem Verlust von genetischer Variabilität kommen. Die Population geht in dem Fall durch einen genetischen 'Flaschenhals' (ELLSTRAND & ELAM 1993).

2.2. Inzucht

In kleinen Populationen steigt die Wahrscheinlichkeit der Inzucht, d.h. der Fortpflanzung zwischen nahe verwandten Individuen (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1987). Aufgrund der Sessilität von pflanzlichen Organismen und der z.T. stark eingeschränkten Fähigkeit zur Ausbreitung von Pollen und Diasporen über längere Distanzen ist Inzucht bei botanischen Gruppen wesentlich häufiger als bei zoologischen. Bei pflanzlichen Organismen findet sich zudem die stärkste Form der Inzucht, die Autogamie (RICHARDS 1986). Diese Faktoren führen bei Pflanzen zu einer ausgeprägten genetischen Nachbarschaftsstruktur (BARRETT & KOHN 1991).

Die Hauptauswirkung der Inzucht ist, aufgrund der Vererbungsregeln von Mendel, die Zunahme homozygoter Genotypen. Sie können grundsätzlich auf zwei Wegen entstehen. Zum einen durch die Kombination des gleichen Allels von verschiedenen Individuen, zum anderen durch die Kombination zweier Kopien desselben Allels, z.B. bei Autogamie (Abb. 2).

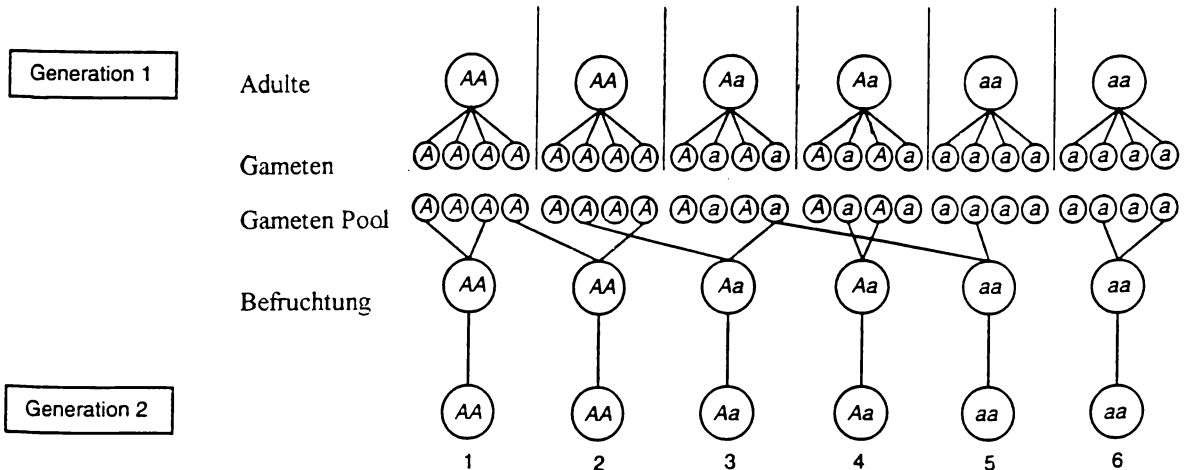


Abb. 2 : Inzuchtgeschehen bei kleinen Populationen, dargestellt an 6 Individuen. Die Bildung von homozygoten Genotypen (AA bzw. aa) kann durch Kombination des gleichen Allels von verschiedenen Individuen (Nr.2 und 5) oder durch die Kombination zweier Kopien desselben Allels (Nr. 1) verursacht werden (nach RIDLEY 1996).

Eine Beobachtung, die oft in Verbindung mit Inzucht gemacht wird, ist eine Reduzierung der Fitness bei den Nachkommen, die sogenannte Inzucht-Depression (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1987). Inzucht-Depression kann sich durch reduzierte Biomasse, Wachstum, Samengewicht, Keimungsrate und -etablierung ausdrücken (MENGES 1991, OOSTERMEIJER et al. 1992, 1994, OUBORG & VAN TREUREN 1995; vgl. auch Abb. 3). Diese Faktoren beeinflussen vermutlich die Populationsdynamik von Pflanzenarten entscheidend und können zum lokalen Aussterben führen (SCHMID & MATTHIES 1994). Entscheidend für die langfristige Überlebensfähigkeit von Pflanzenpopulationen sind damit auch die Ausbreitungsmöglichkeiten von Diasporen in der Landschaft (FISCHER et al. 1995, POSCHLOD 1996). In welcher Weise die Zusammensetzung von Pflanzengemeinschaften fragmentierter Lebensräume durch Inzucht und verringerte Ausbreitung beeinflusst werden, ist noch unklar.

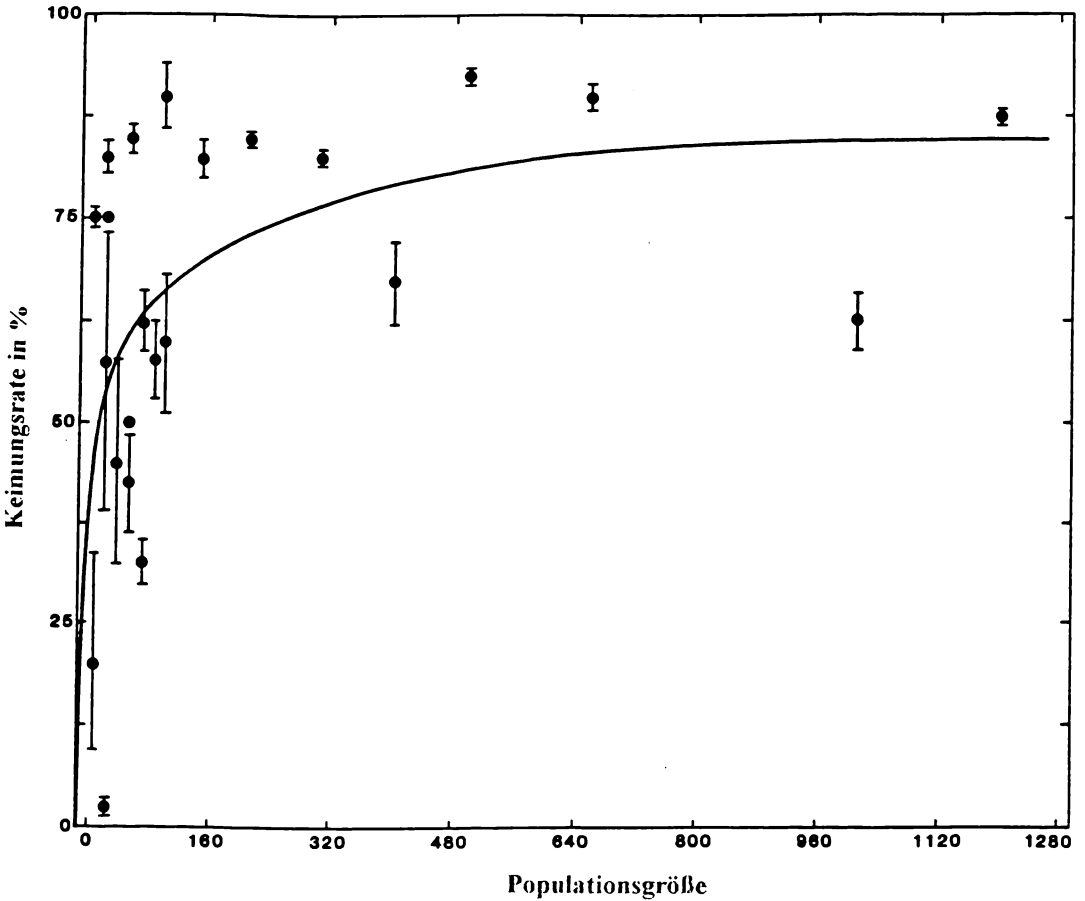


Abb. 3 : Keimungsraten (in %) von *Silene regia* bei Ausgangspopulationen unterschiedlicher Größe (nach MENGES 1991).

Auch die exakten Ursachen der Inzucht-Depression sind noch in der Untersuchung, dennoch bestehen zwei Haupt-Hypothesen (LANDE & SCHEMSKE 1985, CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1987).

Die Dominanzhypothese nimmt an, daß die Reduzierung der Fitness dadurch entsteht, daß negativ wirkende rezessive Allele vermehrt homozygot an den entsprechenden Genorten auftreten und dadurch zur Ausprägung kommen. Die Anzahl der Genloci mit nachteiligen Allelen wird als die Genetische Bürde bezeichnet.

Die Überdominanz-Hypothese geht von einem allgemeinen Vorteil heterozygoter Individuen aus. Die Ursachen liegen z.B. in der additiven Wirkung wachstumsfördernder Stoffe im Genom und Plasmon (Plasmon = extrachromosomales Erbgut in den Plastiden (Plastom) und den Mitochondrien (Chondriom)) und in der Bildung leistungsfähiger Hybridenzysteme.

Bei beiden Hypothesen besitzen heterozygote Individuen gegenüber den Homozygoten eine höhere Fitness, ein Effekt der als Heterosis bezeichnet wird (FRANKEL 1983). Der Heterosis-Effekt kann vor allem in der Pflanzenzüchtung vielfach beobachtet werden. Die Abnahme der Heterozygoten bei Inzucht führt demnach zu einer Fitnessabnahme der Population.

Neben der Beobachtung von Inzucht-Depression gibt es allerdings eine Vielzahl von botanischen Beispielen, die trotz Inzucht äußerst erfolgreich sind, z.B. viele autogame Pflanzen.

Unter Annahme der Dominanzhypothese können bei einer Population in späteren Generationen negative, zur Ausprägung gekommene Allele eliminiert werden, wenn eine natürliche Selektion dieser Allele besteht. Es kommt zu einem Reinigungsprozeß, bei dem genetische Variation verlorengeht, die Fitness aber kurzfristig nicht weiter reduziert wird. Ein Faktor, der dabei allerdings eine entscheidende Rolle spielt, ist die Zeit. Ein Simulationsmodell von VAN TREUREN errechnet, daß erst nach 50 Generationen und der entsprechenden Reproduktionszeit von einer Reinigung und Stabilisierung der Fitness ausgegangen werden kann (VAN TREUREN 1993).

3. Ausblick und Zusammenfassung

Fragmentierung von pflanzlichen Populationen führt durch die Wirkung von Genetischer Drift und Inzucht einerseits zum Verlust von genetischer Variabilität innerhalb der entstehenden Teilpopulationen, andererseits wird die Differenzierung zwischen den Teilpopulationen verstärkt.

Fragmentierung wirkt sich jedoch nicht auf alle Pflanzenarten gleich aus. Bei Arten, in deren Entwicklungsgeschichte Fragmentierung und Isolation immer eine Rolle gespielt haben (z.B. aufgrund von geographisch eingeschränkter Verbreitung) ist es sehr wahrscheinlich, daß sie sich im Laufe der Zeit an die entsprechenden Umstände angepaßt haben. Durch eine Eliminierung von negativ wirkenden Allelen kann die Wirkung der Inzuchtdepression vermieden werden. Eine Aufhebung von Fortpflanzungsbarrieren kann bei ihnen sogar negative Folgen haben. Durch den sogenannten Outbreeding-Effekt kann es zu einem Verlust von lokalen Anpassungen kommen, welche zur Reduzierung der Fitness der Individuen führt (TEMPLETON 1986).

Anders ist es bei Arten, die früher verbreitet waren und in hohen Populationsgrößen vorkamen. Durch die schnelle Fragmentierung ihres Lebensraumes heutzutage müssen sie mit Konditionen umgehen, an die sie nicht adaptiert sind, und das geschieht in einem sehr viel schnelleren Tempo, als daß evolutionäre Veränderungen, durch natürliche Selektion, ausgleichend wirken können. Bei ihnen ist zu vermuten, daß sie besonders von negativen genetischen Effekten betroffen sind bzw. in Zukunft sein werden.

Die langfristige Überlebensfähigkeit von Pflanzen- und auch Tierpopulationen setzt die Fähigkeit der Anpassung an sich ändernde Umweltbedingungen voraus (BEADMORE 1983, FRANKEL et al. 1996). Genetisch vielfältige Populationen bieten bei dem Voranschreiten evolutiver Prozesse bessere Voraussetzungen.

Die Überprüfung der populationsgenetischen Modelle und ihre Anwendbarkeit auf pflanzliche Populationen muß durch die Erhebung empirischer Daten weiter vorangetrieben werden (BAUERT et al. 1996, YOUNG et al. 1996, OOSTERMEIJER et al. 1996)

Folgenden Fragen sollte in weiteren Forschungen erhöhte Aufmerksamkeit gewidmet werden:

- Wie stark und in welcher Form wirken sich Inzuchteffekte wirklich auf kleine Pflanzenpopulationen aus?
- Unter welchen Bedingungen können Fragmentpopulationen sich von der genetischen Bürde reinigen?
- In welcher Weise kann die Maßeinheit für Fitness bei seltenen und gefährdeten Arten verbessert werden?
- Welche Interaktionen bestehen zwischen genetischen und demographischen Prozessen in Fragmentpopulationen?
- Wie stark ist der Einfluß der genetischen Variabilität auf das langfristige Überleben von Populationen?

Literatur

- BARRETT, S.C.H. & J.R. KOHN (1991): Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. - In: D.A. FALK & K.E. HOLSINGER (eds.): Genetics and Conservation of Rare Plants. New York: pp. 3-30.
- BAUERT, M.R., M. BALTISBERGER & P. EDWARDS (1996): Genetic structure of fragmented plant populations: a comparison of two arctic-alpine species with contrasting breeding systems (a new project). - Bulletin of the Geobotanical Institut ETH, 62: 83-88.
- BEADMORE, J.A. (1983): Extinction, survival, and genetic variation. - In: C.M. SCHONEWALDCOX, S.M. CHAMBERS, B. MACBRYDE & W.L. THOMAS (eds.): Genetics and Conservation. - Menlo Park, California: pp. 125-151.
- BURGESS, R.L. (1988): Community organisation: effects of landscape fragmentation. - Can. J. Bot., 66: 2687-2690.
- CHARLESWORTH, D. & B. CHARLESWORTH (1987): Inbreeding depression and its evolutionary consequences. - Annu. Rev. Ecol. Syst., 18: 237-268.
- ELLSTRAND, N.C. & D.R. ELAM (1993): Population genetic consequences of small population size: Implication for plant conservation. - Annu. Rev. Ecol. Syst., 24: 217-242.
- FALCONER, D.S. (1981): Introduction to Quantitative Genetics. 2nd ed. - London.
- FISCHER, S.F., P. POSCHLOD & B. BEINLICH (1995): Die Bedeutung der Wanderschäferei für den Artenaustausch zwischen isolierten Schaftriften. - Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., 83: 229-256.
- FRANKEL, O.H. (1983): The place of management in conservation. - In: C.M. SCHONEWALDCOX, S.M. CHAMBERS, B. MACBRYDE & L. THOMAS (eds.): Genetics and Conservation. - Menlo Park: pp. 1-14.
- FRANKEL, O.H., A.H.D. BROWN & J.J. BURDON (1995): The Conservation of Plant Biodiversity. - Cambridge.
- FRANKEL, O.H. & M.E. SOULE (1981): Conservation and Evolution. - Cambridge.

- LACY, R.C. (1987): Loss of genetic diversity from managed populations: Interacting effects of drift, mutation, immigration, selection and population subdivision. - *Conservation Biology*, 1: 143-158.
- LANDE, R. & D.W. SCHEMSKE (1985): The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. - *Evolution*, 39: 24-40.
- MAYR, E. (1963): *Animal species and Evolution*. - Cambridge, Massachusetts.
- MENGES, E.S. (1991): Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. - *Conservation Biology*, 5: 158-164.
- OOSTERMEIJER, J.G.B., J.C.M. DEN NIJS, L.E.L. RAIJMAN & S.B.J. MENKEN (1992): Population biology and management of the Marsh Gentian (*Gentiana pneumonanthe* L.), a rare species in The Netherlands. - *Botanical Journal of the Linnean Society*, 108: 117-130.
- OOSTERMEIJER, J.G.B., M.W. VAN EIJCK & J.C.M. DEN NIJS (1994): Offspring fitness in relation to population size and genetic variation in the rare perennial plant species *Gentiana pneumonanthe* (*Gentianaceae*). - *Oecologia*, 97: 289-296.
- OOSTERMEIJER, J.G.B., A. BERHOLZ, P. POSCHLOD (1996): Genetical aspects of fragmented plant populations. - In: SETTELE, J., C. MARGULES, P. POSCHLOD & K. HENLE (eds.): *Species survival in fragmented landscapes*. - Dordrecht. 381 S.
- OUBORG, N.J. & R. VAN TREUREN (1995): Variation in fitness-related characters among small and large populations of *Salvia pratensis*. - *Journal of Ecology*, 83: 369-380.
- POSCHLOD, P. (1996): Das Metapopulationskonzept - eine Betrachtung aus pflanzenökologischer Sicht. *Z. Ökologie u. Naturschutz*, 5: 161-185.
- RICHARDS, A.J. (1986): *Plant Breeding Systems*. - London.
- RIDLEY, M. (1996): *Evolution*. - Massachusetts. 719 S.
- SCHMID, B. & D. MATTHIES (1994): Seltenheit und Gefährdung - Populationsbiologische Grundlagen des Artenschutzes. - *Naturwissenschaften*, 81: 283-292.
- SHAFFER, M.L. (1981): Minimum population size for species conservation. - *Bio Science*, 31: 131-134.
- TEMPLETON, A.R. (1986): Coadaptation and outbreeding depression. - In: M.E. SOULE (ed.): *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. - Sunderland, Massachusetts: pp. 105-116.
- TEMPLETON, A.R., K. SHAW, E. ROUTMAN & S.K. DAVIES (1990): The genetic consequences of habitat fragmentation. - *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 77: 13-27.
- VAN TREUREN, R. (1993): The significance of genetic erosion for the extinction of locally endangered plant populations. Ph.D. Thesis, State University of Groningen. The Netherlands.
- WRIGHT, S. (1931): Evolution in Mendelian populations. - *Genetics*, 16: 97-159.
- YOUNG, A., T. BOYLE & T. BROWN (1996): The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. - *Trends in Ecology and Evolution*, 11/10: 413-418.

Dipl. Biol. Andrea Berholz
 Prof. Dr. Peter Poschlod
 Fachbereich Biologie
 Arbeitsgruppe Naturschutz II
 Philipps-Universität Marburg

D-35032 Marburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Braunschweiger Geobotanische Arbeiten](#)

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Berholz Andrea, Poschlod Peter

Artikel/Article: [Genetische Aspekte fragmentierter Pflanzenpopulationen - Eine Übersicht 61-67](#)