

Genfluß und die genetische Struktur von Populationen

Alfred SEITZ

Einleitung

Populationen sind die biologischen Einheiten, in denen Evolution abläuft und die das Überleben oder Aussterben von Arten bestimmen (vgl. MAYR 1984). Ihre derzeitige Struktur ist das Ergebnis von in der Vergangenheit abgelaufenen und auch gegenwärtig ablaufenden Prozessen. Zwei qualitativ unterschiedliche Gruppen von Effekten bestimmen dabei die genetische Struktur von Populationen: Selektion auf der einen Seite und Zufallsereignisse auf der anderen. Voneinander isolierte Populationen würden sich im Laufe der Zeit immer stärker genetisch unterscheiden und schließlich so unterschiedlich werden, daß Individuen aus verschiedenen Populationen nicht mehr miteinander fortpflanzungsfähig wären. Dies ist ein allgemein akzeptierter Modus der Entstehung neuer Rassen, Unterarten und Arten (MAYR 1967; FUTUYMA 1989).

Populationen einer Art sind aber in der Regel nicht vollkommen voneinander isoliert, sondern stehen in mehr oder weniger starkem Individuenaustausch miteinander. Wir unterscheiden dabei zwei Modi: *Migration* als „die relativ weite Wanderung einer recht großen Individuenzahl zu etwa der gleichen Zeit und in gleicher Richtung“ und *Dispersion* als „mehr oder weniger zufällige, ungerichtete, kleinräumige und kontinuierliche Ortsveränderungen von Individuen als das Ergebnis ihrer normalen Aktivität“ (ENDLER 1977). Es ist offensichtlich, daß nicht alle Tier- und Pflanzenarten in diese Klassifizierung passen, etwa dann, wenn nur bestimmte Entwicklungsstadien (Larven oder Imagines) dispergieren und es so zu einer Synchronisation bezüglich der Zeit aber nicht der Richtung kommt oder wenn die Dispersionsrichtung durch den Habitat gegeben ist (etwa in einem Fluß oder entlang eines Tales) und so die Richtung, nicht aber der Zeitpunkt der Dispersion, möglicherweise sogar beide festgelegt sein können.

Aus der Sicht der Evolutionsbiologie verwendet man den Begriff *Migration* in bezug auf die Ausbreitung und Aufnahme von Allelen einer Population in eine andere. Es ist hier nicht entscheidend, wie diese Ausbreitung geschieht, sondern daß die Gene einer Population in den Genpool einer anderen aufgenommen werden. Die Verwendung in diesem Sinne führt bisweilen zu Verwechslungen, da *Migration im genetischen Sinn* mehr der Situation von Dispersion im ökologischen Wortgebrauch entspricht (ENDLER 1977, MERRELL 1981).

Es kann demnach gut sein, daß Migration oder Dispersion im ökologischen Sinn beobachtet werden kann, ohne daß Migration im Sinne der Genetik auftritt (etwa dann, wenn die sich ausbreitenden Organismen in der neuen Population keine Nach-

kommen bekommen und sterben, bevor sie sich fortgepflanzt haben). Es kann aber auch sein, daß Migration im genetischen Sinn beobachtet werden kann, ohne daß sich Individuen ausbreiten (z.B. wenn Gameten oder Sporen verdriftet werden).

Um diese Verwechslung zu vermeiden wird zunehmend der Begriff *Genfluß* verwendet, wenn man *Migration im genetischen Sinne* meint (SPIESS 1977). Im folgenden werde ich „Genfluß“ verwenden und bei der Interpretation davon ausgehen, daß in den meisten Fällen tatsächlich auch Individuen und nicht nur Gene wandern und so einerseits genetische Information zwischen Populationen transportieren, aber auch eine Population vergrößern oder verkleinern können.

Die Aufklärung von Ausmaß und Richtung des Genflusses in und zwischen Populationen trägt demnach einerseits Aspekte der populationsbiologischen Grundlagenforschung, wenn es z.B. auf die Untersuchung der Besiedelungsgeschichte Mitteleuropas, die Bestimmung des genauen Artstatus, der Populationsstruktur oder der Populationsregulation geht. Andererseits können damit auch Probleme aus dem Bereich der angewandten Populationsökologie bearbeitet werden, wie die Ausbreitung genetisch veränderter Organismen oder die Untersuchung des Vernetztheitsgrades räumlich strukturierter Populationen.

2. Modellvorstellungen zur Strukturiertheit von Populationen

Ideale Populationen sind unendlich groß, abgeschlossen und homogen in Raum und Zeit (Hardy-Weinberg-Population). Dies bedeutet, daß in ihnen keine Mutationen auftreten, keine neue genetische Information von außen in sie hinein kommt, daß keine Selektion stattfindet und die Paarung mit gleicher Wahrscheinlichkeit zwischen allen Individuen der Population (Panmixie) möglich ist. *Natürliche Populationen* weichen in den allermeisten Fällen mehr oder weniger stark bezüglich mehrerer Merkmale von dieser Idealpopulation ab. Im Zusammenhang mit der Diskussion über Genfluß sind vor allem die Kriterien der Abgeschlossenheit und der Panmixie interessant. In Abbildung 1 sind die vier unten diskutierten Typen von Populationsstrukturen dargestellt.

2.1 Isolation durch Entfernung

In (räumlich) großen Populationen ist das Kriterium der Panmixie selbst bei relativ mobilen Arten kaum zu erfüllen. Wir erwarten auch bei einer gleichmäßigen Besiedelbarkeit des Lebensraumes, daß näher beieinander lebende Individuen aufgrund der be-

grenzten Ortsbewegung sich mit einer größeren Wahrscheinlichkeit paaren als weiter entfernte. Dies wird bei ortstreuen Arten besonders deutlich. Wir erwarten unter diesen Bedingungen eine Abnahme der genetischen Ähnlichkeit von Individuen in Abhängigkeit der Entfernung (WRIGHT 1943). Dies konnte in vielen Fällen gezeigt werden (SLATKIN 1993; VEITH *et al.* 1996). Ein besonders eindrucksvolles Beispiel ist die genetische Struktur des Gartenbaumläufers (Seitz 1995, vgl. Abb. 2).

2.2 Isolation durch Biotopgrenzen

Für den Natur- und Artenschutz besonders interessant sind Strukturmodelle, die sich mit kleinen fragmentierten Populationen auseinandersetzen. Hier werden drei Gruppen unterschieden:

1. Das Festland-Inselmodell

Dieses Strukturmodell (Abb. 1A) nimmt an, daß es eine große stabile Population („Festlandpopulation“) gibt, von der aus kleine isolierte Teilpopulationen („Inselpopulationen“) besiedelt werden. Der Genfluß ist überwiegend in Richtung Insel. Die Inselpopulationen sind klein und können deshalb instabil sein, so daß sie nur durch regelmäßiges Wiederbesiedeln existieren können.

Genetische Unterschiede zwischen der „Festlandpopulation“ und den „Inselpopulationen“ entstehen durch genetische Drift bei der Erstbesiedelung (founder-Effekt) und durch genetische Drift der Inselpopulationen aufgrund der kleinen Populationsgröße. Längerfristig sollte die genetische Struktur der Inselpopulationen sich der der Festlandpopulation angleichen.

Realisiert ist das Festland-Inselmodell am Rand des Verbreitungsgebietes von Arten, wobei hier zusätzlich Selektionskräfte die Populationsstruktur verändern können, wenn die Verbreitungsgrenze durch eine Veränderung abiotischer oder biotischer Faktoren bestimmt ist.

2. Das Inselmodell

Das Modell gleichberechtigter Habitatinseln geht davon aus, daß alle Teilpopulationen durch Migranten zum Genpool aller Teilpopulationen beitragen, gleichgültig wie weit sie voneinander entfernt sind (vgl. Abb. 1B). Es gibt in diesem Modell keine Dominanz einer oder einer Gruppe von Teilpopulationen. Ökologisch findet dieses Modell seine Entsprechung beim Modell von Metapopulationen (LEVINS 1970; HANSKI 1994; POETHKE *et al.* 1996). Sowohl das Inselmodell als auch diese erste Definition einer „Metapopulation“ sind recht

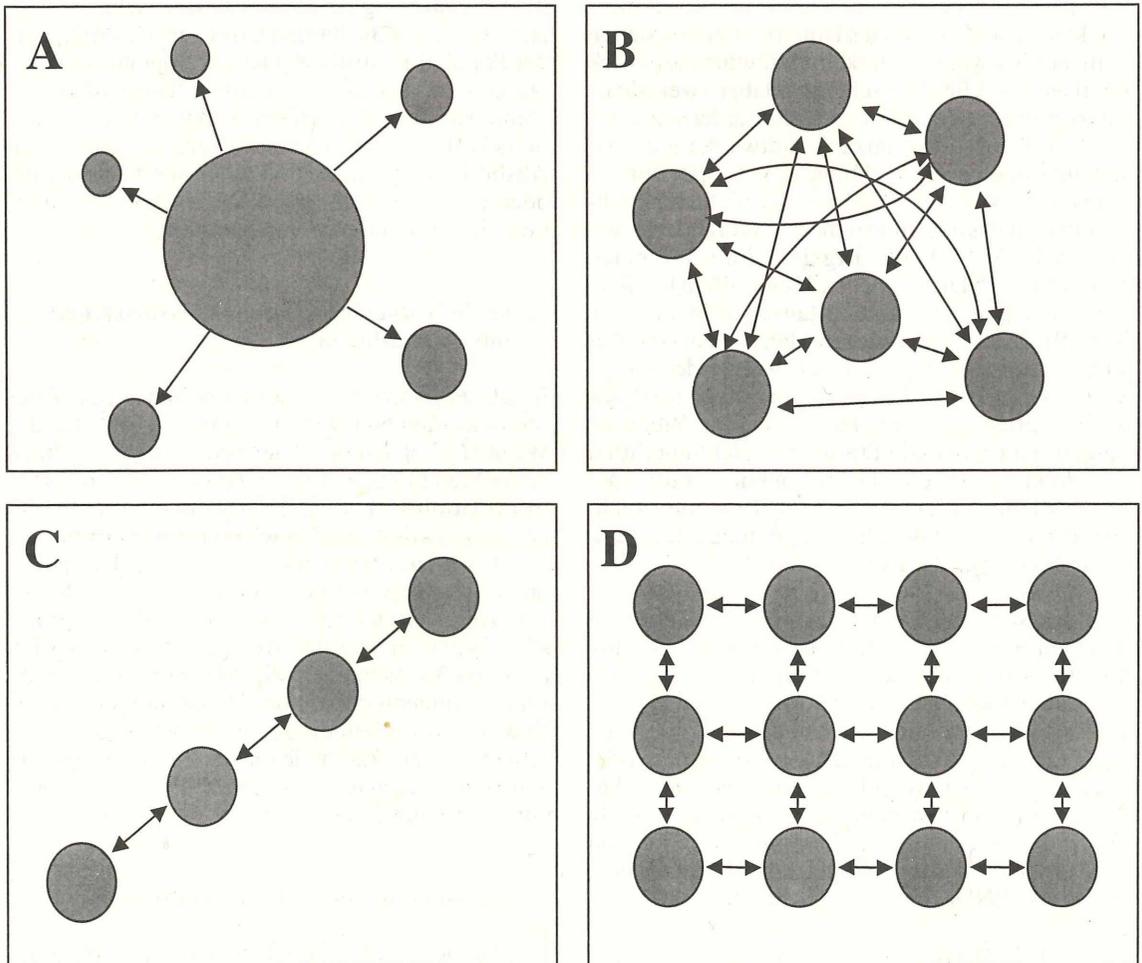
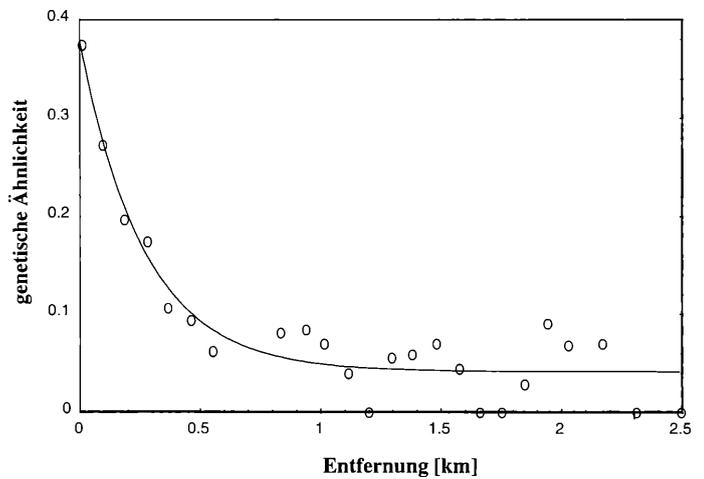


Abbildung 1

Strukturierungstypen von Populationen. A: Festland-Insel-Modell; B: Modell gleichberechtigter Habitatinseln; C: eindimensionales Trittsteinmodell; D: zweidimensionales Trittsteinmodell.

Abbildung 2

Abnahme der genetischen Ähnlichkeit von Individuen des Gartenbaumläufers (*Certhia brachydactyla*) im Lennebergwald bei Mainz. Der Kurvenverlauf entspricht der Funktion: $bsf = a \cdot \exp(-\text{Entfernung} \cdot b) + y = 0,34 \cdot \exp(-\text{Entfernung} \cdot 3,75) + 0,04$



abstrakte Situationen, die in realen Populationen nur selten zutreffen dürften. Dies bezieht sich insbesondere auf die Eigenschaften der Gleichberechtigung der Teilpopulationen und die Unabhängigkeit der Migrationsrate von der Entfernung zwischen ihnen. Dennoch ist dieses Modell interessant, da es die theoretische Basis für eine Reihe davon abgeleiteter realistischer Modelle ist. WRIGHT (1943) hat erstmals auf der Basis des Inselmodells Schätzmethoden für den Genfluß entwickelt. Trotz der deutlichen strukturellen Unterschiede zwischen dem Inselmodell und dem Festland-Insel-Modell sind die zu erwartenden genetischen Eigenschaften der Inseln in beiden Fällen gleich (da die zufällige Auswahl der Immigranten aus der Gesamtheit der Inseln wie eine Festlandpopulation wirkt).

3. Trittsteinmodelle

Trittsteinmodelle sind realistischer. Auch bei ihnen sind die Populationen etwa gleich groß. Individuenaustausch und Genfluß wird aber so gut wie ausschließlich zwischen den jeweils nächsten Nachbarn angenommen. Viele Tier- und Pflanzenarten, insbesondere solche mit speziellen Anforderungen an die Habitategenschaften, leben in mehr oder weniger großen Habitatinseln. Je nach Struktur des Lebensraumes können diese mehr oder weniger linear (z.B. entlang eines Flusses) oder zweidimensional vernetzt angeordnet sein. Wir sprechen dann von eindimensionalen bzw. zweidimensionalen Trittsteinmodellen (vgl. Abb. 1C und D).

Der wichtigste Unterschied besteht im Nachbarschaftseffekt, der zu einer Kombination des Modells von „Isolation durch Entfernung“ und dem „Inselmodell“ führt. Die mathematische Behandlung, insbesondere für den zweidimensionalen Fall, ist vergleichsweise kompliziert (KIMURA und WEISS 1964).

2.3 Methoden

Abschätzung des Genflusses

Direkte Beobachtungen des Individuenaustausches zwischen Populationen (z.B. durch Markierung) sind schwierig, eine Quantifizierung in den selten-

sten Fällen möglich, und eine historische Analyse von Besiedelungsvorgängen ist auf diese Art gänzlich unmöglich. Erfolgversprechend sind indirekte Methoden der Genflußschätzung mit Hilfe genetischer Marker und der Interpretation von Verteilungsmustern der Gen- und Genotyphäufigkeiten. Es existiert eine ganze Reihe von Schätzverfahren, auf die hier nicht im Detail eingegangen werden soll. Eine Diskussion findet sich bei SCHMELLER *et al.* 1996. Die diesen Schätzmethoden zugrunde liegenden Annahmen sind in der Regel selektionsneutrale genetische Marker, so daß zwei unterschiedliche Zufallsprozesse für eine genetische Differenzierung von Populationen verantwortlich gemacht werden. Bei sehr großen Populationen sind dies Mutationen, bei kleinen Populationen dagegen genetische Drift.

Diese beiden Grenzfälle können analytisch untersucht werden und führen im ersten Fall zu einer Schätzmethode, die die genetische Identität I als das Ergebnis eines Gleichgewichts zwischen Mutation und Migration interpretiert (NEI 1972). I kann aus den Allelfrequenzen geschätzt werden. Nimmt man für die Mutationsrate μ realistische Werte an, so läßt sich die Migrationsrate m berechnen.

Das zweite, sehr häufig verwendete Verfahren beruht auf der Berechnung des Fixationsindex F_{ST} und seiner Interpretation als das Ergebnis eines Gleichgewichts zwischen genetischer Drift und Migration (WRIGHT 1951). F_{ST} ist die auf den Erwartungswert bezogene relative Abweichung zwischen der beobachteten und (für den Fall der Panmixie) erwarteten mittleren Heterozygotie in Teilpopulationen:

$$F_{ST} = \frac{H_T - H_S}{H_T}$$

Dabei ist H_T der Erwartungswert für Panmixie, H_S ist die mittlere Heterozygotie der Subpopulationen. Es gibt auch alternative Betrachtungsweisen von F_{ST} als „die Korrelation zwischen zufällig ausgewählten Gameten innerhalb einer (Teil-) Population im Verhältnis zu der in der Gesamtpopulation“.

pulation“ (WRIGHT 1965) oder als das Verhältnis der Varianz der Allelfrequenzen innerhalb von Teilpopulationen zu der erwarteten in der Gesamtpopulation (COCKERHAM 1973). Schließlich haben WEIR & COCKERHAM (1984) eine Methode vorgestellt, wie F_{ST} -Werte für mehrere Genorte mit jeweils mehreren Allelen abgeschätzt werden können.

Das Gleichgewicht zwischen genetischer Drift und Migration wird alleine durch die Anzahl migrierender Gene und nicht durch die Populationsgrößen bestimmt. Diese auf den ersten Blick erstaunliche Tatsache (ein migrierendes Individuum bewirkt in einer Population mit 10.000 Individuen das gleiche wie in einer Population mit 100 Individuen) ist darauf zurückzuführen, daß in kleinen Populationen bei gleicher Zahl von Migranten zwar deren relativer Anteil (= Migrationsrate) größer ist, dafür aber auch die genetische Drift im gleichen Verhältnis steigt. Dies führt dazu, daß über F_{ST} -Werte zwar die Anzahl der Migranten (N_{em} , wobei N_e die effektive Populationsgröße und m die Migrationsrate ist), nicht aber die Migrationsrate m geschätzt werden kann, es sei denn man kann die effektive Populationsgröße auf einem anderen Weg (z.B. durch direkte Beobachtung) schätzen.

Die mathematische Beziehung zwischen der Anzahl migrierender Individuen pro Generation (N_{em}) und dem F_{ST} -Wert im Gleichgewicht für den Fall sehr vieler (theoretisch unendlich vieler), gleichwertiger und miteinander im Genaustausch stehender Teilpopulationen (ähnlich Abbildung 2) ist recht einfach (HARTL & CLARK 1988):

$$\hat{F}_{ST} = \frac{1}{4N_{em} + 1}$$

Für andere Populationsstrukturierungen und andere Modi des Genaustausches gelten andere aber ähnliche Beziehungen (SLATKIN & BARTON 1989).

Durch Umformen erhält man daraus eine Abschätzung der pro Generation effektiv migrierenden Individuen (d.h. der Anzahl, die dann auch in die

neue Population aufgenommen worden sind und sich in dieser erfolgreich reproduzieren):

$$N_{em} = \frac{1}{4} \cdot \left(\frac{1}{F_{ST}} - 1 \right)$$

Diese Beziehung wird am häufigsten zur Abschätzung des Genflusses verwendet. Sie ist in Abbildung 3 dargestellt. Es ist bemerkenswert, bei welchem geringem Genfluß bereits eine Differenzierung in genetisch unterschiedliche Teilpopulationen verhindert wird. Genflußwerte von kleiner als eins führen jedoch zu Gleichgewichten mit sehr unterschiedlichen Populationen.

Keiner dieser beiden oben erwähnten Grenzfälle ist in natürlichen Populationen ideal repräsentiert. SLATKIN (1981) schlägt deshalb ein Verfahren vor, bei dem die erwarteten Häufigkeiten der Allelfrequenzen in Teilpopulationen durch Simulation geschätzt und die kumulativen Häufigkeiten der simulierten und experimentell beobachteten Population verglichen werden.

Alle bis jetzt diskutierten Verfahren beruhen auf der Annahme von Gleichgewichtszuständen, die in natürlichen Populationen aufgrund schwankender Populationsgrößen und variierender Eigenschaften des Interhabitattraumes in der Regel nicht gegeben sind. Die Zeit, die verstreicht, bis eine fragmentierte Population ein Gleichgewicht der genetischen Struktur erreicht ist, entsprechend den Annahmen über die Ursachen der Differenzierung, eine Funktion der Migrationsrate und der effektiven Populationsgröße. CROW & AOKI (1984) haben dafür folgende Abschätzung entwickelt:

$$t \approx \frac{1}{2m + \frac{1}{2N_e}}$$

Das Gleichgewicht wird in Abhängigkeit der Migrationsrate und der Populationsgröße innerhalb von wenigen Generationen bis zu mehreren hundert Generationen erreicht. Bei großen Populationen (> 500 Individuen) spielt dabei die Migrations-

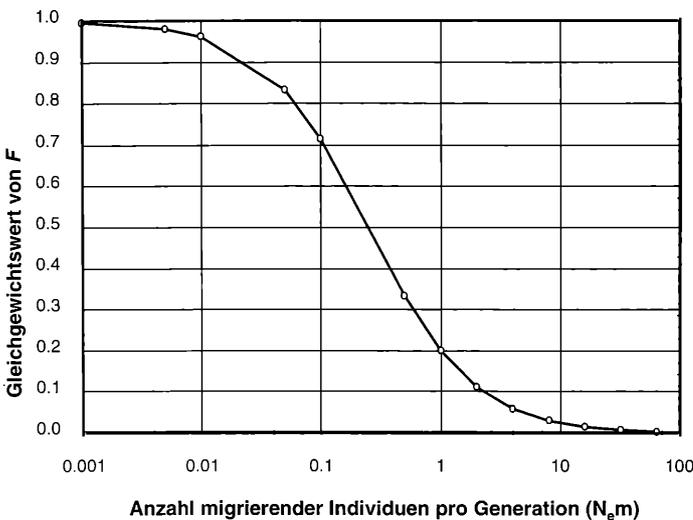


Abbildung 3
Beziehung zwischen der effektiven Anzahl von Migranten pro Generation und dem Gleichgewichtswert von F_{ST} .

rate die entscheidende Rolle. Man interpretiert die berechneten Werte deshalb am besten als Mittelwerte in Raum und Zeit, die über unterschiedliche lange Perioden in die Vergangenheit zurück reichen. In der Regel liegen darüber aber kaum Daten zur Populations- oder Arealgröße vor. Als Absolutwerte sind sie deshalb kaum brauchbar, sondern mehr dazu geeignet, Unterschiede zwischen Populationen der gleichen Art und ähnlicher Vergangenheit aufzudecken.

Material und Analysemethoden

Für die Bestimmung der genetischen Struktur von Populationen (eine Voraussetzung für die Anwendung der oben vorgestellten Berechnungsmethoden) stehen mehrere Verfahren zur Verfügung, die in Abhängigkeit des verfügbaren Probenmaterials (tiefgefrorenes Gewebe, Alkoholmaterial, konserviertes Blut, getrocknete Gewebereste oder Faeces) entweder zur Bestimmung des Enzym- oder DNA-Polymorphismus verwendet werden können. Dabei spielt bei den DNA-basierenden Verfahren die Polymerase-Kettenreaktion (PCR) eine entscheidende Rolle. Mit ihr ist es möglich, auch aus geringsten Spuren DNA-haltiger Überreste DNA-Abschnitte so weit zu amplifizieren, daß sie für eine Analyse ausreichen. Die Spezifität der verwendeten Primer ermöglicht es zudem, auch stark degradierte DNA zu untersuchen. Die Ergebnisse der Enzymelektrophorese und der Microsatellitenanalyse können unmittelbar populationsgenetisch als Allele interpretiert werden, so daß F_{ST} -Werte berechnet werden können. Bei der Minisatellitenanalyse (Multilocus-Fingerprinting) ist es dagegen notwendig, analoge Maße zu berechnen, aus denen F_{ST} -Werte geschätzt werden können.

Die Wahl des Verfahrens hängt einerseits vom verfügbaren Probenmaterial und der Art der Konservierung ab, ist aber auch eine Frage des zu treibenden zeitlichen und finanziellen Aufwandes. Enzymelektrophoretische Methoden sind verhältnismäßig einfach zur Untersuchung sehr unterschiedlicher Arten zu adaptieren. Sie erfordern jedoch eine sehr sorgfältige Lagerung des Probenmaterials bei -80°C , besser noch in flüssigem Stickstoff. Nur so läßt sich sicher ein teilweiser Zerfall der zu untersuchenden Proteine verhindern, der einen nicht vorhandenen Polymorphismus vortäuschen kann. Diese Lagerbedingungen erschweren die Freilandarbeit und den Transport in unzugänglichen Gegenden. Ein weiterer Nachteil der Untersuchung des Enzympolymorphismus ist die im Vergleich zum DNA-Polymorphismus geringere Variabilität und die Einengung auf Enzymgenorte.

DNA-basierende Techniken erfordern in der Regel keinen großen Aufwand bei der Probenlagerung. Am einfachsten ist in der Regel eine Fixierung in Alkohol, aber selbst getrocknete Gewebeproben aus Museumsbeständen enthalten oft noch genug DNA für eine Analyse. Hier ist es entscheidender, ob über die DNA der zu untersuchenden Organismen etwas bekannt ist oder nicht. Im ersten Fall kann man mit spezifischen Primern Microsatelliten analysieren, im zweiten mit Hilfe sogenannter „random primer“ eine RAPD-Analyse durchführen

oder, wenn viel und gut erhaltene DNA vorhanden ist, eine Minisatellitenanalyse.

Die im folgenden vorgestellten Beispiele zeigen, wie mit Hilfe genetischer Analysen Genflußschätzungen unter verschiedenen Aspekten durchgeführt werden können.

3. Fallbeispiele

Genfluß und Habitatfragmentierung

Insbesondere Arten mit niedrigen Populationsgrößen und fragmentierten Lebensräumen werden nach den obigen Überlegungen in ihrer genetischen Struktur durch diese Faktoren beeinflusst. Von JOHANNESSEN (1997), JOHANNESSEN *et al.* (1996) wurde der Feuerrote Scheckenfalter *Melitaea didyma* populationsgenetisch untersucht. Diese Art ist an meist südexponierte Trockenstandorte entlang von Flußtälern gebunden. In 21 Teilpopulationen zwischen Hassfurt (Franken) und dem Moseltal wurden Tiere gesammelt und mit Hilfe von Enzymelektrophorese genotypisch charakterisiert. Aus diesen Daten wurden Allelfrequenzen von 25 verschiedenen Enzymgenorten berechnet und aus diesen über die F -Statistik Schätzungen der Populationsfragmentierung und des Genflusses abgeleitet.

In Tabelle 1 sind die Ergebnisse für die Region Hammelburg, in der die meisten der untersuchten Teilpopulationen lagen, und die Populationen an der Mosel zusammengefaßt. Alle F_{ST} -Schätzwerte (auch die von den nicht in der Tabelle angegebenen Regionen) waren signifikant von Null verschieden. Dies ist ein Hinweis auf eine generelle räumliche Strukturiertheit der Populationen von *M. didyma* mit einem limitierten Genfluß zwischen den Teilpopulationen. Interessant ist der geringere Genfluß zwischen den Teilpopulationen an der Mosel im Vergleich zu den Hassfurt-Populationen. Dies kann auf den höheren Grad der Separation der Populationen an der Mosel zurückgeführt werden, die zum Teil auf verschiedenen Flußseiten lagen und aufgrund des gewundenen Flußlaufes auch für Schmetterlinge schwer erreichbar waren.

Die größere Anzahl von untersuchten Populationen in der Region Hammelburg ließ die Untersuchung der Auswirkungen der räumlichen Strukturen des Habitats zu. Die Populationen wurden auf drei verschiedenen Ebenen untersucht (vgl. Tabelle 1): Teilpopulationen, Populationen in einzelnen Tälern und Gesamtregion.

Diese hierarchische Analyse der genetischen Variation (WRIGHT 1978) zeigt, daß fast 40% davon auf die Strukturierung von Populationsgruppen innerhalb von Tälern zurückgeführt werden kann. Die Berechnung der Anzahl migrierender Individuen (Methode von SLATKIN & VOELM, 1991, für hierarchische Populationsstrukturierung) bestätigt diesen Befund. Die Migration zwischen Tälern (N_{em} für F_{VT} , Tabelle 1) ist erheblich kleiner als zwischen den Teilpopulationen innerhalb von Tälern (N_{em} für F_{SV}) oder im Gesamtgebiet (N_{em} für F_{ST}).

Tabelle 1

F_{ST}-Werte und Hierarchische F-Statistik (WRIGHT 1978) für *Melitaea didyma* (Daten aus JOHANNESSEN *et al.* 1996). Die Schätzungen beruhen auf den Allelfrequenzen von 25 Genorten, die 20 verschiedene Enzyme kodieren. N= Anzahl der untersuchten Teilpopulationen. Die F-Werte geben den Anteil der Abweichung zwischen erwarteter und beobachteter Heterozygotie an, der auf unterschiedliche Unterteilungen der Gesamtpopulation in Teilpopulationen zurückgeführt werden kann. F_{ST} = Subpopulation/Gesamtpopulation, F_{SV} = Subpopulation/Tal, F_{VT} = Tal/Gesamtpopulation.

	Mosel		Hammelburg	
N	4		13	
	F_{ST}	F_{SV}	(Wright 1978)	F_{VT}
F	0,044	0,011	0,016	0,006
N _{em}	3,06	19,15	13,10	2,04

Genfluß und Biogeographie

Die genetische Struktur fast aller heute in Europa lebender Tierarten wird durch ihre nacheiszeitliche Besiedelungsgeschichte mehr oder weniger stark geprägt. Dazu kommen die Umgestaltungen der Landschaft durch den Menschen in den letzten Jahrhunderten, die in neuester Zeit die Verteilung von Tier- und Pflanzenpopulationen geprägt haben. Diese Veränderungen haben eine Besiedelung für

bestimmte Arten erst möglich (z.B. durch die Schaffung großflächiger unbewaldeter Flächen) oder unmöglich gemacht hat (durch Trockenlegung oder Rodung). Besonders gut läßt sich dies bei Arten mit einer engen ökologischen Nische verfolgen (STONE & SUNNUCKS 1993). Hier ist es leicht möglich, die potentielle Besiedelbarkeit eines Areals sowie die Größe der Populationen und deren Dynamik zu untersuchen. Ein inzwischen mehrfach untersuchtes Beispiel ist die Bohrfliege *Urophora cardui*. Sie entwickelt sich bei einer Generationszeit von einem Jahr monophag in Stengelgallen, deren Bildung sie an der Ackerkratzdistel *Cirsium arvense* auslöst. Sie ist damit auf die Verbreitung ihrer Wirtspflanze (hauptsächlich Ruderalflächen und andere frühe Sukzessionsstadien) begrenzt und kann aufgrund der auffälligen Stengelgallen leicht kartiert werden (ZWÖLFER 1967). Die Verbreitungslücken von *U. cardui* in Europa können nicht mit klimatischen Bedingungen erklärt werden, so daß dafür unterschiedliche Hypothesen entwickelt worden sind. Als mögliche Ursachen gelten eine noch ablaufende nacheiszeitliche Besiedelung oder Wechselwirkungen mit Parasitoiden (ZWÖLFER *et al.* 1970, ZWÖLFER 1982). In beiden Fällen wäre eine Voraussetzung der Besiedelungslücken eine relativ geringe Dispersionsfähigkeit. Freilandbeobachtungen darüber führten zu widersprüchlichen Ergebnissen. Die Schätzungen über maximale jährliche Dispersionsdistanzen reichen von 100 m

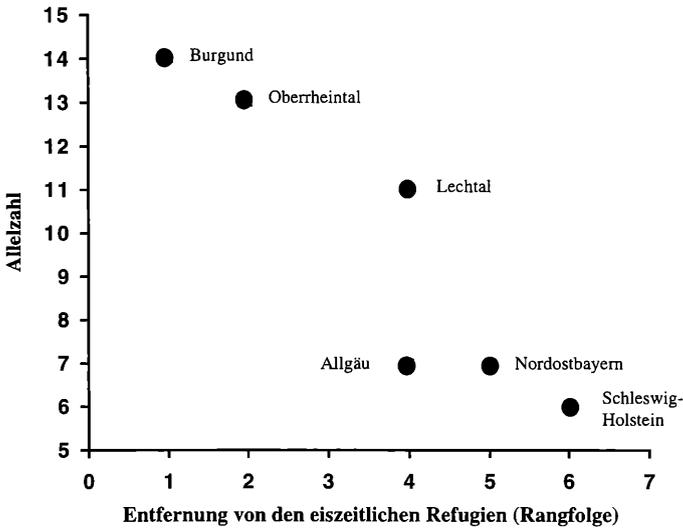


Abbildung 4

Summe der Allelzahl zweier Genorte in Populationen von *Urophora cardui* in Abhängigkeit der Entfernung von den eiszeitlichen Refugien (nach SEITZ & KOMMA 1984).

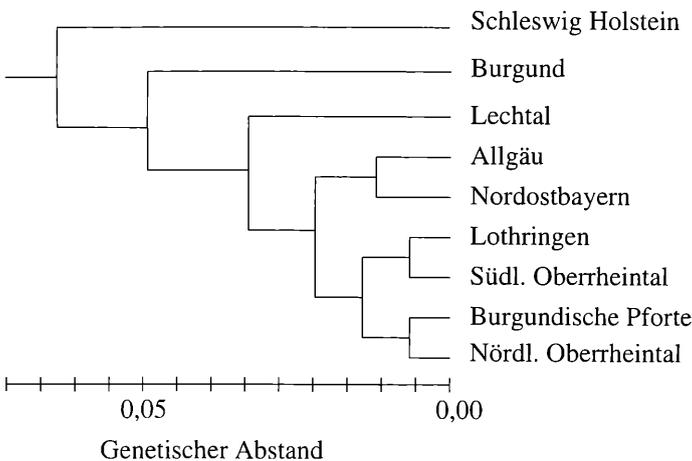


Abbildung 5

Dendrogramm nach der UPGMA-Methode aus genetischen Abständen (Methode nach NEI 1972) von Populationen von *Urophora cardui* in Mitteleuropa (nach SEITZ & KOMMA 1984)

(ZWÖLFER *et al.* 1970) bis zu mehreren km (SCHLUMPRECHT 1989, JANSSON 1992, EBER & BRANDL 1994).

In einer ersten populationsgenetischen Untersuchung von *U. cardui* fanden SEITZ & KOMMA (1984) eine ausgeprägte Variation der Allelzahl in einem Altersgradienten (Abbildung 4) der Populationen. Daneben zeigte eine Clusteranalyse (Abbildung 5) eine höhere Ähnlichkeit von räumlich nahe beieinander liegenden Populationsgruppen mit vermutlich ähnlicher Besiedelungsgeschichte. Letzterer Befund konnte in einer späteren Untersuchung von EBER & BRANDL (1997) bestätigt werden, nicht aber die Abnahme der Allelzahl von Süden nach Norden. Beobachtet wurde in dieser Untersuchung aber auch ein ausgeprägter, hochsignifikanter Nord-Südgradient in einer Hauptkomponentenanalyse der genetischen Daten. Bestätigt wurde auch der vermutete sehr geringe Genfluß zwischen den untersuchten Populationen (N_{em} 1,2 - 2,5). Eine Erklärungsmöglichkeit für die Widersprüche in den Literaturdaten über die Dispersionsfähigkeit von *U. cardui* wäre, daß der Genfluß zwar gering ist, daß aber wegen der auffälligen Gallenbildung und der Bindung an eine einzige Wirtspflanze auch extrem weit dispergierte Individuen leicht gefunden werden können.

Genfluß und Ausbreitungskorridore

In der Regel wissen wir über den genauen zeitlichen Verlauf von Besiedelungsprozessen wenig, es sei denn es handelt sich um spektakuläre Arten, Schädlinge oder solche, die zahlenmäßig dominierend und damit auffällig werden. Dies trifft vor allem für sogenannte Neozoen zu, also Arten, die in neuerer Zeit ihr Verbreitungsareal stark ausgeweitet haben (KINZELBACH 1966). Aquatische Arten sind als Habitatspezialisten leicht zu beobachten. Wenn sie zudem, wie Mollusken keine außerhalb des Wassers lebenden Verbreitungsstadien besitzen, können auch die Dispersionswege leicht abgeschätzt werden. Insbesondere Migrationsbarrieren sind leichter zu identifizieren als bei landlebenden Tieren. Großräumig werden die Migrationsbarrieren in Mitteleuropa durch die Wasserscheiden repräsentiert, die innerhalb Deutschlands die Einzugsgebiete des Rheins und der Donau trennen.

Diese Wasserscheiden wurden durch den Bau des im Herbst 1992 eröffneten Main-Donau-Kanals durchbrochen. Damit wurden auch ein Migrationskorridor für aquatische Organismen geöffnet. Evolutionsbiologisch und ökologisch interessant sind die Konsequenzen dieser Verbindung ehemals separierter Populationen und Lebensgemeinschaften.

Die Dreikantmuschel *Dreissena polymorpha* ist eine der Arten, die vor und nach der Öffnung des Main-Donau-Kanals sowohl im Einzugsgebiet des Rheins als auch der Donau vorhanden war. Als eine der älteren Neozooenarten hat sie Mitteleuropa im 19. und 20. Jahrhundert ausgehend von den Flußsystemen nördlich des Schwarzen Meeres besiedelt. Interessant wurde *Dreissena polymorpha* in den letzten Jahren als Indikatororganismus für Wasserverschmutzung und, bei Massenaufreten, als Problem bei der Trinkwassergewinnung.

Im Jahr 1994 wurde an 14 Sammelorten zwischen Obernburg (Main-km 109) und Kelheim (Main-Donau-Kanal-km 167) *Dreissena polymorpha* gesammelt und enzymelektrophoretisch untersucht (WÖLL 1996). Von den zwölf bearbeiteten Enzymcodierenden Genorten erwiesen sich elf als polymorph, d.h. es konnte jeweils mehr als eine elektrophoretisch identifizierbare Variante nachgewiesen werden. An allen Genorten waren mehr oder wenig starke Unterschiede der Allelhäufigkeiten zwischen den Populationen des Donau- und Rheineinzugsgebiets zu beobachten. Die zwei Beispiele davon sind in Abbildung 6 dargestellt. Nur an einem Genort (der zweite Locus der Fumarat-Hydratase, *fh2*) wurden diagnostische Allele festgestellt (solche, die typisch für eine bestimmte Population sind und nur dort vorkommen). Interessant an den beiden dargestellten Genorten ist, daß die Übergänge zwischen den beiden Populationsgruppen jeweils bei der Sammelstelle K5 (Nürnberg, MDK-km 64) erfolgt.

In Abbildung 6 ist beim Genort *fh2* anhand der dort auftretenden diagnostischen Allele erkennbar, wie weit Individuen aus dem Donausystem inzwischen in den Main eingewandert sind. An den Probenstellen K5 (Nürnberg, MDK-km 64), K6 (Erlangen, MDK-km 42), K7 (Bischberg, MDK-km 1) und M5 (Wertheim, Main-km 157) lassen sich für die Donau typische Allele nachweisen. Es wurde aber kein Fall gefunden, bei dem ein Tier im Donausystem ein Allel aus dem Rheinsystem trug.

Daß die Populationen noch fast vollständig voneinander getrennt sind, zeigt eine Clusteranalyse der genetischen Distanzen (Abbildung 7). Ob die geringeren Unterschiede innerhalb der Donau-Gruppe (D1, K1-K4) evolutionsbiologisch (z.B. kürzere Wege vom ehemaligen Verbreitungsgebiet) gedeutet werden können, müssen weitere Untersuchungen klären.

Die weitgehende Geschlossenheit der beiden Populationsgruppen zeigte auch eine F_{ST} -Analyse und die Abschätzung der Migration innerhalb und zwischen den Populationsgruppen (Tabelle 2). Wie sich dieses System weiterentwickelt, ist Gegenstand laufender Untersuchungen.

Tabelle 2

Schätzung des Genflusses aus paarweisen F_{ST} -Werten für Populationen von *Dreissena polymorpha* zwischen allen Probenorten, jeweils innerhalb des Verbreitungsgebiets der Donau bzw. des Mains und zwischen Standorten der Donau und des Mains. (Daten aus WÖLL 1996 unpubl.). Die Unterschiede zwischen dem Genfluß innerhalb und zwischen den Einzugsgebieten sind hochsignifikant ($P < 0,01$)

	Mittelwert	Std.-Abw.	Std.-Fehler	N
alle	15.15	25.93	2,80	86
Donau	32.22	29.11	9,70	9
Main	27.63	34.04	6,02	32
zwischen Do- und Main	2.90	1.26	0,19	45

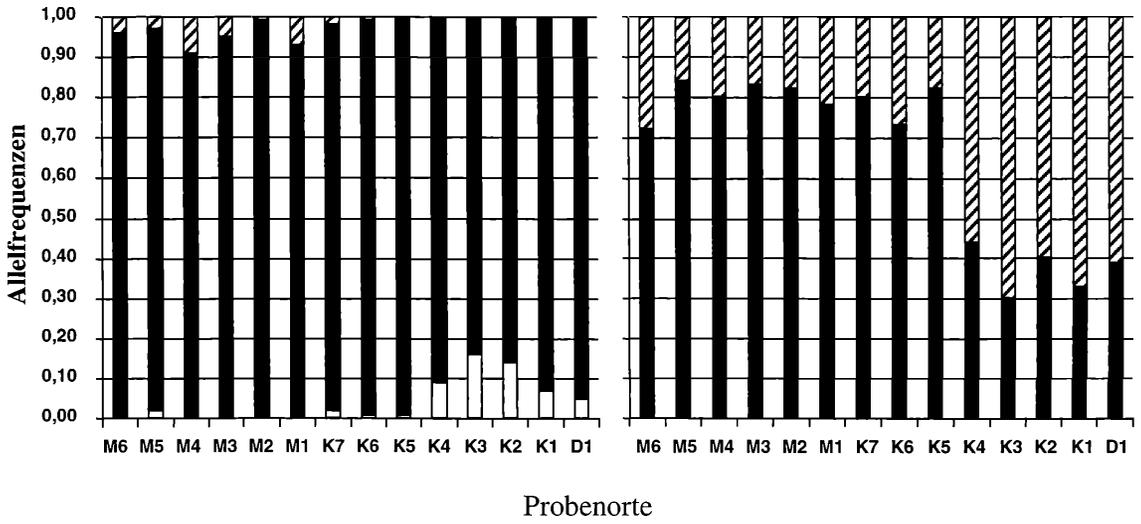


Abbildung 6

Allelfrequenzen an den untersuchten Populationen am Locus *gapdh* (links) und *fh2* (rechts). Die Standorte sind mit M= Main, K= Kanal und D= Donau gekennzeichnet. Sie sind etwa gleich weit voneinander entfernt. M1 liegt in der Nähe von Aschaffenburg, D1 bei Kehlheim (Daten aus WÖLL 1996, unpubl.).

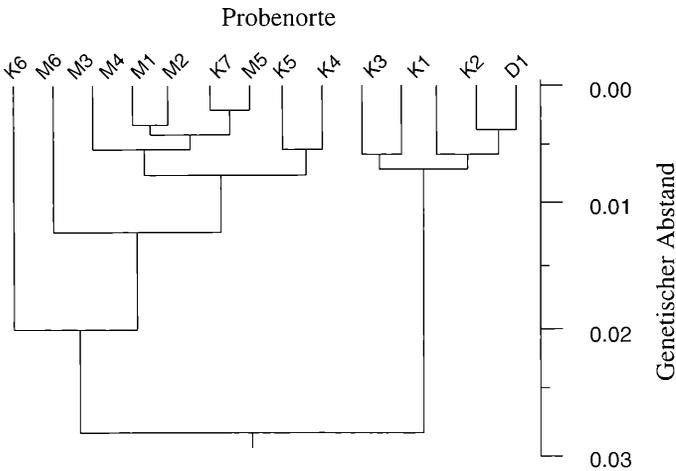


Abbildung 7

Dendrogramm nach der UPGMA-Methode aus genetischen Abständen (Methode nach Nei 1972) für Populationen von *Dreissena polymorpha*. Die Kennzeichnung der Standorte entspricht der in Abbildung 6. (Daten aus WÖLL 1996, unpubl.)

4. Ausblick

Genflußschätzungen haben sich auf verschiedenen Gebieten der Populationsökologie und Evolutionsbiologie als bewährte Werkzeuge herausgestellt. In neueren Zeiten werden vermehrt Anwendungen im Artenschutz diskutiert und zum Teil auch praktisch erprobt. Dabei haben sich verschiedene Stärken und Schwächen von genetischen gegenüber ökologischen Methoden gezeigt.

Ökologische Techniken (z.B. Markierung und Wiederfang) liefern eine Momentaufnahme des gegenwärtigen Zustands (es sei denn es stehen sehr lange Beobachtungszeiten zur Verfügung) und sind in der Regel nicht in der Lage, seltene oder sehr weite Dispersion von Organismen genügend genau zu bestimmen. Letzteres trifft nicht zu, wenn ein unbesiedeltes Gebiet neu besetzt wird und die untersuchten Arten auffällig sind.

Genetische Methoden können beim Vorhandensein geeigneter genetischer Marker auch relativ seltene Dispersionsereignisse feststellen, da die

Gesamtpopulation „markiert“ ist. Populationsgenetische Analysetechniken schließlich lassen Aussagen über einen Genfluß auch dann zu, wenn ein Gebiet bereits besetzt ist. Ihr Nachteil ist allerdings, daß der geschätzte Genfluß nicht auch historische Komponenten enthält, die ohne zusätzlich ökologische Daten zeitlich nicht aufgelöst werden können.

Fortschritte bei molekulargenetischen Arbeitstechniken lassen allerdings erwarten, daß unter bestimmten Umständen dieses Dilemma gelöst werden kann. Mit Hilfe der Polymerase-Kettenreaktion (PCR) ist es möglich, aus Sammlungsmaterial gewonnene DNA so weit zu vermehren und spezifisch von Verunreinigungen zu trennen, daß die gleichen Populationen zu verschiedenen Zeitpunkten, die weit auseinander liegen, analysiert werden können (NIELSEN *et al.* 1997).

Die PCR erlaubt zudem, praktisch ohne Eingriffe in die Individuen Proben für eine Analyse zu gewinnen. Sogar dann, wenn die Tiere selbst nicht direkt gefangen werden können, ist dies möglich,

da DNA in fast allen Geweben enthalten ist und so aus Haaren, Federn, Häuten oder sogar aus Kotproben gewonnen werden kann (KOHN & WAYNE 1977).

5. Zusammenfassung

Genfluß ist der Austausch von genetischer Information zwischen Populationen oder Teilpopulationen. Er kann durch migrierende Individuen, Sporen oder Keimzellen hervorgerufen werden. Genfluß trägt zur ökologischen und genetischen Kontinuität von Populationen bei, indem er durch Zufalls- und Selektionsprozesse hervorgerufene Unterschiede ausgleicht. Je nach Dispersionsfähigkeit der untersuchten Arten, der Art der Habitatstruktur und der zeitlichen Stabilität des Lebensraums werden unterschiedliche Populationsstrukturen erwartet. Ökologische Kenntnisse über den Modus des Individuenaustausches lassen die Anwendung verschiedener Modelle zur Abschätzung von Stärke und Richtung des Genflusses zu. Ihre Limitierung liegt in der räumlichen und zeitlichen Variabilität der Habitate und der Populationen.

An drei Beispielen wird die Abschätzung der Auswirkungen einer räumlichen Fragmentierung des Lebensraums (*Melitaea didyma*), einer gerichteten Ausbreitung (*Urophora cardui*) und der Aufhebung einer Migrationsbarriere (*Dreissena polymorpha*) gezeigt. Diese Beispiele sind im Einklang mit den theoretischen Überlegungen.

Aufgrund der räumlichen und zeitlichen Integration der genetischen Methoden zur Abschätzung von Individuenaustausch ergeben sich für den Artenschutz die Möglichkeiten, historische Abläufe zu rekonstruieren und Langzeiteffekte zu bewerten.

6. Literatur

- CROW, J.F. & K. AOKI (1984):
Group selection for a polygenic behavioral trait: Estimating the degree of population subdivision. – Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 81: 6073 - 6077
- EBER, S. & R. BRANDL (1994):
Ecological and genetic spatial patterns of *Urophora cardui* (Diptera: Tephritidae) as evidence for population structure and biogeographical processes. – J. Anim. Ecol. 63: 187 - 199
- EBER, S. & R. BRANDL (1997):
Genetic differentiation of the tephritid fly *Urophora cardui* in Europe as evidence for its biogeographical history. – Molecular Ecology 6: 651 - 660
- ENDLER, J.A. (1977):
Geographic variation, speciation and clines. – Princeton University Press
- FUTUYMA, D.J. (1989):
Evolutionsbiologie. – Birkhäuser Verlag Basel. 679 S.
- HANSKI, I. (1994):
A practical model of metapopulation dynamics. – J. animal Ecol. 63: 151 - 162
- HARTL, D. & A. CLARK (1988):
Principles of population genetics. – 2. Ed., Sinauer Ass. Sunderland, Mass.
- JANSSON, A. (1992):
Distribution and dispersal of *Urophora cardui* (Diptera, Tephritidae) in Finland in 1985 - 1991. – Entomologica Fennica 2: 211 - 216
- JOHANNESSEN, J. (1977):
Dispersal modes and genetic variation in arthropods. – Diss. FB Biologie Johannes Gutenberg-Universität Mainz 91 S.
- JOHANNESSEN, J.; M. VEITH & A. SEITZ (1996):
Population genetic structure of the butterfly *Melitaea didyma* (Nymphalidae) along a northern distribution range border. – Molecular Ecology 5: 259-268
- KIMURA, M. & G.H. WEISS (1964):
The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. – Genetics 49: 561 - 576
- KINZELBACH, R. (1966):
Die Neozoen. In: GEBHARDT H.; R.KINZELBACH & S. SCHMIDT-FISCHER (Eds.) Gebietsfremde Tierarten. Auswirkungen auf einheimische Arten, Lebensgemeinschaften und Biotope. Situationsanalyse. – Ecomed Verlagsgesellschaft, Landsberg S. 3-14
- KOHN, M.H. & R.K. WAYNE (1997):
Facts from feces revisited. – TREE 12: 233 - 227
- LEVINS R. (1970):
Extinction. In: GERSTENHABER, M. (Ed.): Some mathematical problems in biology. – Am. math. soc. Providence. 77-107
- MAYR, E. (1967):
Artbegriff und Evolution. – Verlag Paul Parey Hamburg. 617 S.
- (1984):
Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. Vielfalt, Evolution und Vererbung. – Springer Verlag Berlin. 766 S.
- MERRELL, D.J. (1981):
Ecological genetics. – Minnesota University Press, Minneapolis.
- NEI M. (1972):
Genetic distance between populations. – Am. Nat. 106: 283 - 291
- NIELSEN, E.E.; M.M. HANSEN & V. LOESCHCKE (1977):
Analysis of microsatellite DNA from old scale samples of Atlantic salmon *Salmo salar*: a comparison of genetic composition over 60 years. – Molecular Ecology 6: 487 - 492
- POETHKE, H.J.; A. SEITZ & C. WISSEL (1966):
Species survival and metapopulations: Conservation implications from ecological theory. In: SETTELE, J.; CH. MARGULES, P. POSCHLOD & K. HENLE (Eds.): Species survival in fragmented landscapes. – Kluwer Academic Publishers Dordrecht. 81 - 92
- SCHLUMPRECHT H. (1989):
Dispersal of the thistle gall fly *Urophora cardui* and its endoparasitoid *Eurytoma serratulae* (Hymenoptera: Eurytomidae). – Ecological Entomol. 14: 341 - 348
- SCHMELLER D.; M. VEITH & A. SEITZ (1996):
Genflußschätzungen und deren Aussagekraft, dargestellt am Beispiel der Westliche Beißschrecke *Platycleis albopunctata* (Goeze, 1778). – Articulata 11 (1): 1-10
- SEITZ A. (1995):
Gene flow and the genetic structure of populations of Central European animal species. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. 88.2: 61 - 76

- SLATKIN, M. & N.H. BARTON (1989):
A comparison of three methods of estimating average levels of gene flow. – *Evolution* 43: 1349 - 1368
- SLATKIN, M. & L. VOELM (1991):
 F_{ST} in a hierarchical island model. – *Genetics* 127: 627 - 629
- SLATKIN, M. (1981):
Estimating levels of gene flow in natural populations. – *Genetics* 99: 323 - 335
- (1993):
Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. – *Evolution* 47: 264 - 279
- SPIESS, E. (1977):
Genes in populations. – John Wiley, New York
- STONE, G.N. & P. SUNNUCKS (1993):
Genetic consequences of invasion through a patchy environment – the cynipid gallwasp *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera: cynipidae). – *Molecular Ecology* 2: 251-268
- VEITH, M.; J. JOHANNESSEN, B. NICKLAS-GORGEN, D. SCHMELLER, U. SCHWING & S. SEITZ (1996):
Genetics of insect populations in fragmented landscapes - a comparison of species and habitats. In: SETTELE J.; CH. MARGULES, P. POSCHLOD & K. HENLE (Eds.): *Species survival in fragmented landscapes*. – Kluwer Academic Publishers Dordrecht. 344-355
- WEIR B.S. & C.C. COCKERHAM (1984):
Estimating *F*-Statistics for the analysis of population structure. – *Evolution* 38: 1358-1370
- WÖLL S. (1996):
Populationsgenetische Untersuchungen an der Dreikantmuschel *Dreissena polymorpha* PALLAS (Mollusca: Bivalvia) in Main-Donau-Kanal, Mainz und Donau. – Diplomarbeit Fachbereich Biologie der Johannes Gutenberg-Universität Mainz. 60 S. + Anhang, unpubl.
- WRIGHT, T S. (1943):
Isolation by distance. *Genetics* 28: 114 - 138
- (1951):
The genetical structure of populations. – *Ann. Eugenics* 1: 323 - 354
- (1965):
The interpretation of population structure by *F*-statistics with special regard to systems of mating. – *Evolution* 19: 395 - 420
- (1978):
Evolution and the genetics of populations. Vol. 4. Variability within and among natural populations. – University of Chicago Press, Chicago.
- ZWÖLFER, H. (1982):
Das Verbreitungsareal der Bohrfliege *Urophora cardui* L. (Diptera, Tephritidae) als Hinweis auf die ursprünglichen Habitate der Ackerdistel (*Cirsium arvense* (L.) Scop.) – *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 75: 298
- ZWÖLFER H.; W. ENGLERT & W. PATTULLO (1970):
Investigations on the biology, population ecology and the distribution of *Urophora cardui* L. Weep projects for Canada. – Progress Report No. XXVII, Commonwealth Institute of Biological Control, Delémont.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Alfred Seitz,
Institut für Zoologie – Abteilung Ökologie,
Johannes Gutenberg-Universität Mainz
Saarstraße 21
D-55099 Mainz

ZOBODAT - 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): Seitz Alfred

Artikel/Article: [Genfluß und die genetische Struktur von Populationen 7-16](#)