©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Laufener Seminarbeiträge 2/98, 23-30 Bayer. Akad. Natursch. Landschaftspfl. – Laufen/Salzach 1998

Die Bedeutung der genetischen Vielfalt für das Überleben von Populationen

Markus FISCHER & Bernhard SCHMID

1. Einleitung

Die Evolution hat auf allen Ebenen biologischer Organisation zu einer grossen Vielfalt geführt: von den Genen über die Zellen, Individuen, Populationen, Lebensgemeinschaften, bis zu den Ökosystemen. Heute führen die Aktivitäten der Menschen zur Bedrohung und zum Verlust von biologischer Vielfalt auf all diesen Ebenen (KAREIVA et al. 1993). Viele Arten sind indirekt über die Veränderung von Boden, Wasser und Luft gefährdet. Zusätzlich wurden viele Arten durch die direkte Zerstörung weiter Teile ihrer Lebensräume auf Resthabitate zurückgedrängt. Insgesamt übertrifft die gegenwärtige, von Menschen verursachte Aussterberate von Tier- und Pflanzenarten sogar die geschätzten natürlichen Aussterberaten für die fünf grossen Massenaussterben der Erdgeschichte (LAWTON & MAY 1995).

Populationen und Arten setzen sich aus genetisch verschiedenen Individuen (Genotypen) zusammen. Die Reaktion von Populationen, Individuen und Genen auf ihre Umwelt erfolgt in enger evolutiver Wechselwirkung. Dabei bestimmt der Genotyp das Potential eines Individuums, ein bestimmtes Merkmal auszudrücken, während die tatsächlich verwirklichte Gestalt (Phänotyp) und die Vitalität (Fitness) auch von der Umwelt abhängen. Ein Beispiel für die Bedeutung genetischer Vielfalt unter gegenwärtigen Umweltbedingungen ist die Reaktion von Pflanzenpopulationen auf Schädlinge, z.B. Viren oder Pilzbefall. Durch die unterschiedliche genetische Ausstattung einzelner Pflanzen sind individuell verschiedene Reaktionen gewährleistet, so daß die Chance steigt, daß wenigstens einige Individuen der Population immun oder resistent sind.

Die genetische Vielfalt bildet die Grundvoraussetzung für die evolutive Anpassungsfähigkeit einer Population an veränderte Bedingungen. Unter veränderten Umweltbedingungen kann die Selektion andere Phänotypen begünstigen als unter gegenwärtigen Umweltbedingungen. In veränderter Umwelt unterliegen Phänotypen aber nicht nur unterschiedlicher Selektion, sondern es kann sich auch die Beziehung zwischen den Genotypen und den tatsächlich ausgedrückten Phänotypen ändern (SCHMID 1992). Zusammen verursachen diese Mechanismen eine Änderung der genetischen Konstitution von Populationen und Arten und ermöglichen so die Anpassung an veränderte Umweltbedingungen. Zusätzlich kann eine Umweltänderung aber auch zu einer Verringerung der genetischen Vielfalt von Populationen führen und damit deren Überleben gefährdet werden. Gehen genetisch unterschiedliche Populationen verloren, so gefährdet dies auch das Überleben verbleibender Populationen, da durch die damit verbundene Verringerung des genetischen Austausches zwischen Populationen das Anpassungspotential reduziert wird. Die Bedeutung der genetischen Vielfalt für die Überlebensfähigkeit von Populationen und die evolutionären Wechselwirkungen von Genen mit Individuen, Populationen und Arten machen es schwierig, die Effekte menschlicher Eingriffe vorherzusagen. Umgekehrt können Vorhersagen, welche die genetische Vielfalt und die Möglichkeit von evolutiven Anpassungen nicht berücksichtigen, so unzuverlässig sein, daß sie mehr schaden als nützen.

Auf einige theoretische und methodische Grundlagen aufbauend, illustrieren wir in diesem Beitrag die Bedeutung genetischer Vielfalt anhand von Fallbeispielen. Wir beschreiben den menschlichen Einfluss auf die genetische Vielfalt natürlicher Pflanzenpopulationen und die Konsequenzen des Verlustes dieser genetischen Vielfalt. Im ersten Beispiel illustrieren wir die Bedeutung der genetischenVielfalt für die Ausbreitung und Persistenz einer aus Amerika nach Europa eingeführten Pflanzenart. Dann beschreiben wir die Bedeutung genetischer Vielfalt für die Reaktion von Pflanzen in Halbtrockenrasen auf veränderte Umweltbedingungen am Beispiel eines experimentell erhöhten CO_2-Gehaltes der Luft. Im dritten Beispiel besprechen wir die Auswirkungen der experimentellen Fragmentierung eines Lebensraums auf die genetische Vielfalt von Pflanzen, und mögliche Konsequenzen dieser Auswirkungen. Im letzten Beispiel untersuchen wir die Konsequenzen einer durch Habitatszerstörung verursachten Reduktion der genetischen Vielfalt in kleinen isolierten Populationen einer seltenen Art. Die Schlußfolgerung aus diesen Fallbeispielen wird sein, daß die Erhaltung genetischer Vielfalt ein zentrales Anliegen im Naturschutz sein muß.

2. Theoretische und methodische Grundlagen

Bei häufigen Arten mit grossen Populationen kann die heute beobachtete genetische Vielfalt innerhalb von Populationen als Fließgleichgewicht zwischen gegensätzlich gerichteten evolutiven Prozessen aufgefaßt werden, die einerseits genetische Vielfalt erhöhen (Mutation und Rekombination) und andererseits verringern (Selektion). Sind Populationen nicht zu stark voneinander isoliert, so wird ihre genetische Vielfalt auch durch Migration bestimmt, d.h. durch den Austausch von Genen zwischen Populationen.

Je nach der Grösse einer Population haben die verschiedenen evolutiven Prozesse unterschiedliches

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Gewicht. Je grösser die Anzahl von Individuen in einer Population ist, desto grösser ist die Wahrscheinlichkeit, daß Mutation oder Rekombination zu neuen günstigen Genotypen führen (FALCONER 1981). Bei kleinen Populationen, die nur aus wenigen Individuen bestehen, bekommt zusätzlich auch die sogenannte genetische Drift große Bedeutung. Diese wird dadurch verursacht, daß neben der Selektion auch der Zufall bestimmt, welche Individuen Allele an die nächste Generation weitergeben. Während sich dieser zufällige Effekt in grossen Populationen herausmittelt, kann er in kleinen Populationen zu einer Verringerung der genetischen Vielfalt und zu einer Ansammlung ungünstiger Mutationen führen. In kleinen Populationen ist die Wahrscheinlichkeit erhöht, daß sich genetisch ähnliche Individuen miteinander paaren (Inzucht). Die Vitalität kleiner Populationen kann deshalb durch Inzuchtprobleme beeinträchtigt werden (LACY 1987, ELLSTRAND & ELAM 1993).

In verschiedenen Arten und verschiedenen Populationen haben die evolutiven Prozesse Mutation, Rekombination, Selektion, Drift und Migration unterschiedliche Bedeutung. Deshalb bildet sich innerhalb und zwischen Arten eine räumliche und zeitliche genetische Struktur (BAUR & SCHMID 1996). Die Untersuchung dieser Struktur bietet die Möglichkeit, durch Rückschluß die Prozesse der Vergrösserung und Verminderung genetischer Vielfalt zu untersuchen (andere Kapitel dieses Bandes). Allerdings wird aus Studien, die sich allein mit der genetischen Struktur von Populationen befassen, nicht klar, welche Konsequenzen der Verlust genetischer Variation haben kann. Dies liegt daran, daß es nicht die Gene oder Genotypen sind, die in der Umwelt bestehen müssen, sondern die durch sie mitbestimmten Phänotypen. Von zentraler Bedeutung ist deshalb, welche Auswirkungen eine Änderung der genetischen Vielfalt für das Überleben von Populationen hat. Für den Naturschutz ist die Veränderung genetischer Variation durch den Einfluß des Menschen erst dann relevant, wenn gezeigt werden kann, daß sich dies auch als Veränderung der Vitalität von Organismen und Populationen auswirkt.

Voraussetzung für die Untersuchung dieser Zusammenhänge ist die Möglichkeit, genetische Vielfalt zu messen. Dafür steht heute eine Vielzahl von Methoden zur Verfügung. Der Vergleich morphologischer Merkmale zwischen Geschwistern oder zwischen Eltern und Nachkommen erlaubt die Bestimmung des Grades, zu dem die Variation in einem solchen Merkmal genetisch bedingt ist (FALCONER 1981). Auch aus der Variation zwischen Chromosomen oder Isoenzymen kann auf die genetische Vielfalt geschlossen werden (SOLTIS & SOLTIS 1989). Seit einigen Jahren stehen auch molekularbiologische Methoden zur direkten Untersuchung der DNA zur Verfügung, bis hin zur Entschlüsselung der Basensequenz ganzer DNA-Abschnitte (BERRY et al. 1992). Die Ergebnisse verschiedener Methoden müssen aber keineswegs immer übereinstimmen. So berichtet HAMRICK (1989) von 14 Pflanzenarten, bei denen Isoenzymvariation mit morphologischer Variation korreliert wurde. In acht Fällen war die Korrelation positiv, in sechs negativ. Dies illustriert den Unterschied zwischen verschiedenen Indikatoren (sogenannte Marker) genetischer Vielfalt: während die einen selektiv neutral sind, unterliegen andere der Selektion, repräsentieren also eine qualitativ völlig unterschiedliche Art der genetischen Vielfalt. Es gibt keine allgemein beste Methode, genetische Variation zu messen, je nach Fragestellung sind unterschiedliche Methoden sinnvoll.

3. Experimentelle Daten und Feldstudien

Im Folgenden illustrieren wir die Bedeutung genetischer Vielfalt für die Persistenz von Pflanzenpopulationen anhand von Fallbeispielen. Häufige Pflanzenarten sind oft genetisch variabler als seltene (BAUR & SCHMID 1996). Das legt nahe, daß für den Naturschutz genetische Variation vor allem bei seltenen Arten interessant ist. Allerdings gibt es auch häufige Arten, die genetisch wenig variabel sind (z.B. verschiedene Wasserpflanzen, die sich vegetativ fortpflanzen), und seltene Arten, die sehr variabel sind. Unsere Beispiele beschäftigen sich deshalb sowohl mit häufigen als auch mit seltenen Arten, und sowohl mit Habitatsgeneralisten als auch mit Spezialisten.

Fallstudie 1:
Die biologische Invasion der Goldrute

Es ist instruktiv, zunächst die Betrachtungsweise des Naturschutzes umzukehren, und die genetische Vielfalt bei einer Art zu untersuchen, die sich erfolgreich in ihrer neuen Umgebung ausbreitet. Unser Beispiel ist die als Neophyt bekannte Goldrute *Solidago altissima*, die als Gartenpflanze vermutlich um 1650 aus Nordamerika nach Europa eingeführt wurde, verwilderte und heute zu den 10 wichtigsten exotischen „Problempflanzen" in Mitteleuropa zählt.

Zur Untersuchung der Frage, ob während dieser Verwilderung genetische Anpassungsprozesse abliefen, sammelte Ewald WEBER Rhizome von *S. altissima* entlang eines Nord-Süd-Gradienten in Europa (Abb. 1). Diese Pflanzen zog er dann über zwei Jahre unter gleichen Bedingungen im Versuchsgarten der Universität Basel auf. Sowohl in verschiedenen Wachstumsmerkmalen als auch in der Phänologie fand er grosse Unterschiede zwischen Pflanzen verschiedener Herkunftspopulationen, aber auch zwischen Pflanzen innerhalb von Populationen (WEBER 1994). Die genetische Variation zwischen Populationen in der Phänologie kann sehr gut durch einen tageszeitlich-klimatischen Gradienten beschrieben werden (Abb. 2): Je weiter nördlich die Ursprungspopulationen der kultivierten Pflanzen vorkamen, desto früher blühten diese im Versuchsgarten. Dies deutet darauf hin, daß die erfolgreiche Kolonisierung Europas durch eine grosse genetische Vielfalt begünstigt wurde, die es der sich ausbreitenden Art ermöglichte, sich rasch an lokale Bedingungen anzupassen.

Gleichzeitig bestand zwischen der Grösse der Pflanzen und der Entwicklungsgeschwindigkeit bis zur Blüte eine negative genetische Korrelation, in der Evolutionstheorie als „genetischer Trade-off" bezeichnet (STEARNS 1992). Dies illustriert, daß auch für Populationen von *S. altissima* die Mög-

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

lichkeiten der Anpassung, und damit zur Vergrösserung der Überlebenswahrscheinlichkeit unter verschiedensten Bedingungen, nicht unbegrenzt sind (WEBER 1994).

Ist genetische Variation auch für die Persistenz von Populationen von *S. altissima* unter gegenwärtigen Bedingungen wichtig? Um diese Frage zu untersuchen, pflanzten wir im Versuchsgarten in Basel Miniaturpopulationen unterschiedlicher genetischer Diversität an und untersuchten den Mehltaubefall (SCHMID 1994). Am Anfang des Versuchs (4. Juli 1989) war der Mehltaubefall in genetisch diversen Populationen größer als in weniger diversen, vermutlich verursacht durch eine höhere Wahrscheinlichkeit, am Anfang eine infizierte Pflanze in den diverseren Mischungen zu haben (Abb. 3). Im Laufe des Versuchs zeigte sich aber, daß während der Hauptbefallszeit später im Jahr (9. Oktober 1989) der Mehltaubefall dort am geringsten war, wo die genetische Diversität am grössten war. Da Mehltau die Vitalität von Goldruten beeinträchtigt, zeigt dieses Beispiel, daß genetische Variation das Überleben von Populationen von *S. altissima* begünstigt.

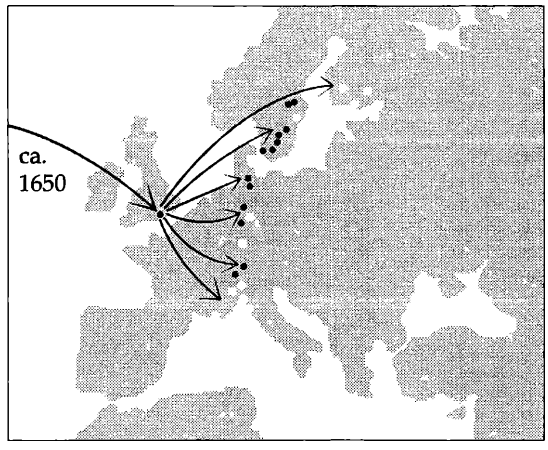

Abbildung 1

Schematische Darstellung der Ausbreitung der aus Nordamerika stammenden Pflanzenart *Solidago altissima* in Europa. Um 1650 nach England eingeführt, verwilderte diese Art und erreichte bis 1990 im Süden Italien und im Norden Finnland. Entlang des mit Punkten dargestellten Bandes sammelte Ewald Weber Pflanzen für genetische Versuche unter kontrollierten Bedingungen (s. Abb. 2).

Fallstudie 2: Reaktion von Magerwiesenpflanzen auf erhöhtes atmosphärisches CO_2

Die Konzentration von CO_2 in der Atmosphäre steigt seit Beginn des industriellen Zeitalters monoton an, liegt derzeit bei ca. 360 ppm und wird sich bis Mitte nächsten Jahrhunderts bis auf etwa 600 ppm erhöhen. Diese Erhöhung ist für die Vegetation aus verschiedenen Gründen von größter Bedeutung. Zunächst ist CO_2 als Rohstoff der Photosynthese der Pflanzennährstoff schlechthin. Zum andern ist CO_2 wegen seiner hohen Infrarotabsorption ein Treibhausgas, das zur Temperaturerhöhung auf der Erde beiträgt, und so indirekt auf die Vegetation einwirkt. Umgekehrt ist die Frage von Interesse, ob der CO_2-Anstieg eventuell durch verstärktes Pflanzenwachstum und Fixierung des Kohlenstoffs in der Biomasse teilweise kompensiert werden kann. Wir sind an einem der wenigen Experimente beteiligt, in dem der direkte Einfluss erhöhter CO_2-Konzentration auf natürliche Vegetation experimentell untersucht wird. Der Versuch wird seit 1994 in einem artenreichen Halbtrockenrasen auf nährstoffarmem Boden im Schweizer Jura bei Basel durchgeführt (LEADLEY & KÖRNER 1996).

Im Rahmen dieses Projektes beschäftigen sich andere Gruppen mit der Reaktion von Ökosystemfunktionen, z.B. Flüssen von Kohlenstoff und Stickstoff, auf erhöhtes CO_2. Wir interessierten uns speziell für genetische Variation in der Reaktion einzelner Arten auf erhöhtes CO_2 (SCHMID et al. 1996). Da von den zu erwartenden globalen Umweltveränderungen alle Arten betroffen sein können, wählten wir für unsere Studien sowohl häufige als auch seltene Arten. Thomas STEINGER untersuchte die dominante Grasart *Bromus erectus* (Aufrechte Trespe), Andreas BIRRER untersuchte innerhalb der Gattung *Prunella* (Lippenblütler) den Habitatsgeneralisten *P. vulgaris* und den Spezialisten *P. grandiflora* (Gemeine und Großblütige Brunelle), und Markus FISCHER untersuchte die

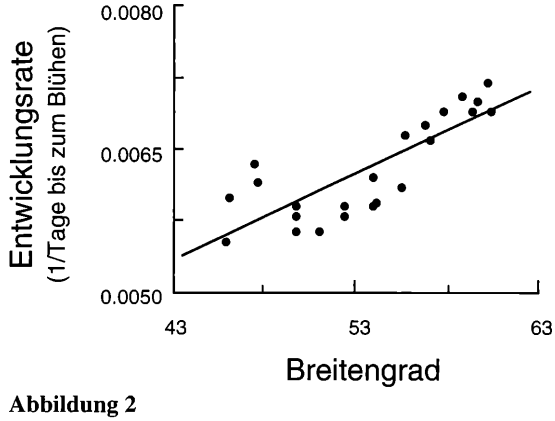

Abbildung 2

Die Beziehung zwischen der Entwicklungsrate im Versuchsgarten und der Herkunft von Populationen bei *Solidago altissima*. Pflanzen verschiedener geographischer Breite aus ganz Europa (s. Abb. 1) waren für zwei Jahre im Versuchsgarten aufgezogen worden (nach WEBER 1994).

gefährdete *Gentianella germanica* (Deutscher Enzian). In experimentellen Mischungen aus Magerrasenarten wurden 60 Genotypen von *B. erectus*, je 30 von *P. vulgaris* und *P. grandiflora*, und Samenfamilien von 30 Mutterpflanzen von *G. germanica* gepflanzt. Die bepflanzten Flächen wurden mit oben offenen, durchsichtigen Kammern bestückt, in denen die Pflanzen unter natürlichen Bedingungen entweder normaler (360 ppm CO_2) oder CO_2-angereicherter Luft (600 ppm) ausgesetzt waren.

Der Haupteffekt der CO_2-Erhöhung war eine Zunahme der Biomasse auf den betreffenden Flächen (LEADLEY & KÖRNER 1996). Alle vier oben erwähnten Arten zeigten große genetische Variation unter der gegenwärtigen CO_2-Konzentration (Abb. 4), was günstig für die Persistenz unter gegebenen Bedingungen sein kann. Unter zukünftigen, erhöhten CO_2-Bedingungen zeigte sich genausoviel ge-

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

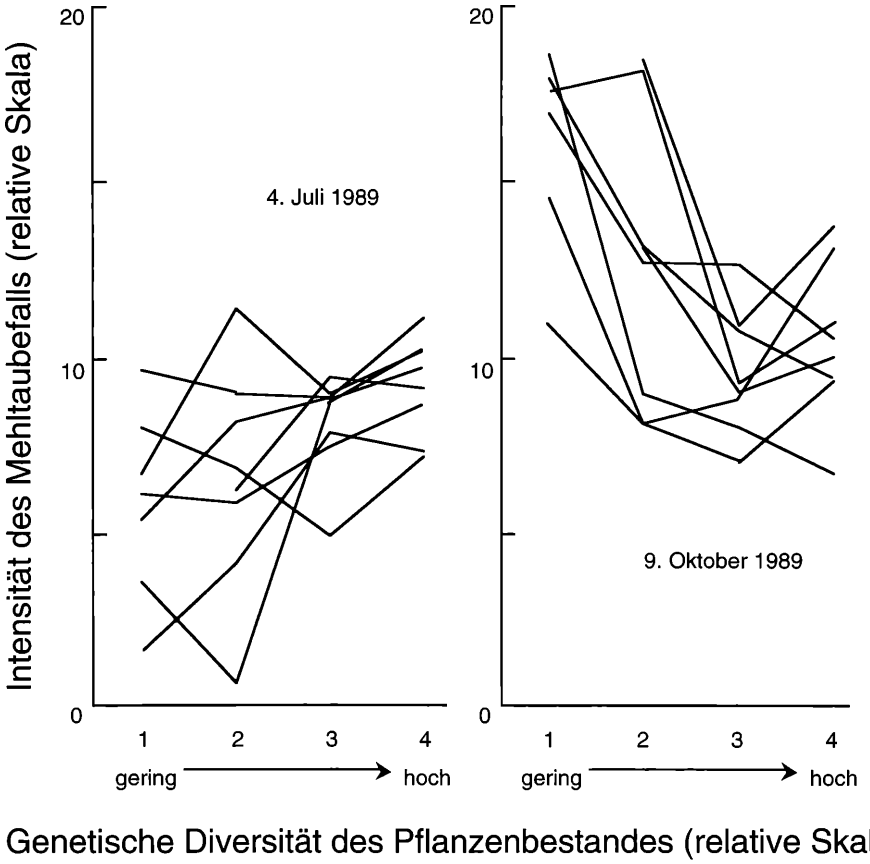

Abbildung 3

Die Reaktion von acht genetischen Familien von *Solidago altissima* auf Mehltaubefall in Abhängigkeit von der genetischen Diversität des Bestandes (nach SCHMID 1994).

netische Variation wie unter gegenwärtigen CO_2-Bedingungen, was für eine große Anpassungsfähigkeit der untersuchten Arten spricht (SCHMID et al. 1996, FISCHER et al 1997, STEINGER 1996). Da unter den Bedingungen der neuen CO_2-Umwelt noch keine Selektion stattfinden konnte, hätte man in diesem Falle sogar ein grösseres Ausmaß genetischer Variation vermuten können, das aber nicht gefunden wurde. Allerdings zeigte sich, daß bei *B. erectus* der unter gegenwärtigen Bedingungen gefundene genetische Trade-off zwischen vegetativer und sexueller Reproduktion unter erhöhtem CO_2 „aufgebrochen" wurde und dadurch die einzelnen Merkmale unter den neuen Bedingungen unabhängig voneinander evoluieren können (STEINGER 1996).

Besonders wichtig ist jedoch, dass in der neuen Umwelt andere Genotypen erfolgreicher waren als in der herkömmlichen (Abb. 4), und es daher nicht möglich gewesen wäre, Veränderungen in den Populationen aufgrund von Versuchen bei gegenwärtigen CO_2-Konzentrationen vorauszusagen. Diese Ergebnisse machen am Beispiel der CO_2-Konzentration deutlich, dass genetische Vielfalt in Bezug auf die Anpassungsfähigkeit von Populationen bei sich ändernden Umweltbedingungen von grosser Bedeutung sein kann. Besonders interessant ist, dass es aufgrund genetischer Vielfalt zu evolutiven Verschiebungen der Reaktionen von Arten kommen kann. Dies bedeutet, dass auf der einfachen Hochrechnung heute beobachteter Reaktionen beruhende Voraussagen völlig irreführend sein können.

Fallstudie 3: Experimentelle Habitatfragmentierung von Magerwiesen

Eine Hauptursache des derzeit beobachteten Artenschwunds ist die Zerstörung und Zerschneidung von Lebensräumen. Mit Feldbeobachtungen allein ist es allerdings schwierig, kausale Zusammenhänge aufzudecken. Im Rahmen des Biodiversitätsprojektes des Schweizerischen Nationalfonds wird deshalb seit 1993 ein Experiment durchgeführt, in dem die Folgen künstlicher Habitatfragmentierung auf die Populationen von Tieren und Pflanzen in Halbtrockenrasen des Schweizer Jura untersucht werden (BAUR & ERHARD 1995). Im Experiment werden durch regelmässige Mahd quadratische Habitatsinseln von $0.25m^2$, $2.25m^2$ oder $20.25m^2$ Fläche geschaffen. Diese Fragmente können nun mit gleichgrossen Quadraten in benachbarten ungemähten Kontrollflächen verglichen werden. Untersucht werden Veränderungen in der Artenzahl verschiedener taxonomischer Gruppen, z.B. Schmetterlingen, Heuschrecken, Spinnen und Blütenpflanzen. Zudem wurde der Reproduktionserfolg der häufigen Pflanzenarten *Bromus erectus* und *Lotus corniculatus* (Hornklee) verfolgt.

Im ersten Jahr des Experiments wurde zunächst bestätigt, daß in kleineren Flächen die Artenzahl reduziert ist (Mac ARTHUR & WILSON 1967). Dies war nicht abhängig davon, ob es sich um Fragmente oder um Kontrollflächen handelte. Trotzdem ist das Ergebnis indirekt von Bedeutung für genetische Vielfalt, da mit zunehmender Flächengröße die Wahrscheinlichkeit steigt, be-

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

stimmte, insbesondere weniger häufige Arten vorzufinden. Sind die kleinen Flächen zudem isoliert, wie es bei den experimentellen Fragmenten der Fall ist, so kann es zu Problemen bei der Persistenz der kleinen Populationen kommen. Bei den beiden von Jasmin JOSHI untersuchten Pflanzenarten, *B. erectus* und *L. corniculatus*, war der Samenansatz in Fragmenten gegenüber den Kontrollen reduziert (JOSHI 1994). Bei Pflanzen kann reduzierte Bestäubung, bei Tieren das reduzierte Angebot an Geschlechtspartnern zu verringerter Reproduktion führen (OLESEN & JAIN 1994). Ausserdem erhöht sich in kleineren Populationen die Inzuchtwahrscheinlichkeit, und durch die Ansammlung von Mutationen auch die Stärke der Inzuchtdepression (LANDE 1994). Der reduzierte Samenansatz kann entweder bereits eine Folge von Inzuchtproblemen sein, oder er kann umgekehrt dazu führen, daß solche Probleme akut werden.

Die Ergebnisse des Habitatfragmentierungsexperimentes lassen darauf schliessen, daß das Überleben kleiner Populationen von Pflanzen in isolierten kleinen Fragmenten besonders gefährdet ist. Allerdings erstrecken sich Populationen seltener Pflanzen (und Naturschutzgebiete) über grössere Flächen als die im Experiment untersuchten Parzellen. Deshalb ist es wichtig, diese Fragen in grösserem räumlichen Maßtab bei seltenen Arten zu untersuchen, worauf wir im nächsten Beispiel eingehen.

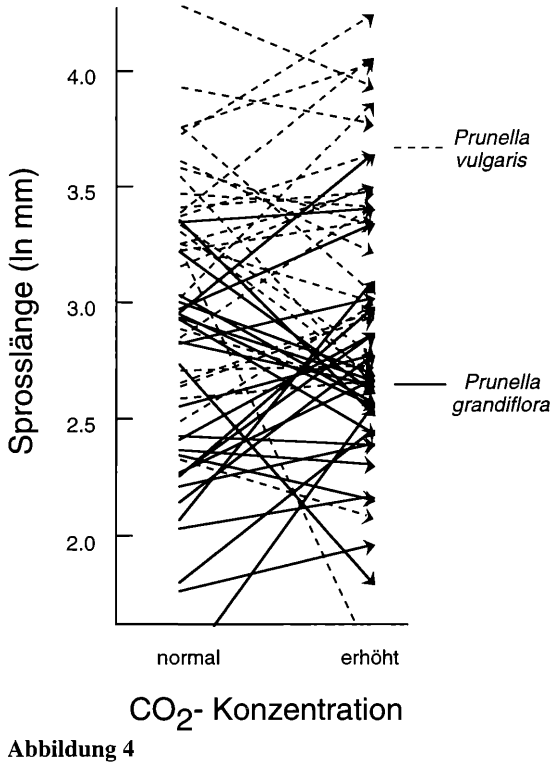

Abbildung 4

Die Reaktion verschiedener Genotypen der beiden Pflanzenarten *Prunella grandiflora* (durchgezogene Linie) und *P. vulgaris* (gestrichelt) auf erhöhte CO_2-Konzentration, gezeigt am Beispiel der Sproßlänge. Einige Genotypen reagierten positiv, andere negativ. Sowohl unter gegenwärtigen als auch unter zukünftigen CO_2-Bedingungen gibt es innerhalb der Arten relativ mehr genetische Variation als zwischen den Arten (nach SCHMID et al. 1996).

Fallstudie 4: Der seltene Deutsche Enzian *(Gentianella germanica)*

Infolge der modernen Nutzungsänderungen sind heute viele Arten auf kleine und isolierte Reste ihrer früher weitverbreiteten Lebensräume beschränkt. In Mitteleuropa ist dies beispielsweise für Arten von Feuchtgebieten oder Halbtrockenrasen der Fall. Wie am Beispiel des Habitatfragmentierungsexperimentes angesprochen, kann die geringe genetische Variation in kleinen Populationen zu erhöhter Inzucht und in der Folge zu verringerter Vitalität innerhalb solcher Populationen führen (MENGES 1991, HESCHEL & PAIGE 1995). Ein gegenüber grösseren Populationen reduzierter Samenansatz in kleineren Populationen kann aber auch durch eine zu geringe Bestäuberaktivität verursacht werden (LAMONT et al. 1993, ÅGREN 1996).

Wir untersuchten verschiedene Fitnessmerkmale des Enzians *Gentianella germanica* in 23 Populationen in Halbtrockenrasen des Schweizer Jura. Die Populationswachstumsrate 1993-1995 (Abb. 5), und die Reproduktion (z.B. gemessen an der Anzahl Samen pro Pflanze) waren in kleineren Populationen reduziert. Um zu testen, ob dies durch unterschiedliche Habitatsqualität erklärt werden konnte, zogen wir Pflanzen von allen Populationen im Versuchsgarten auf. Auch hier war die Fitness (Erfolg der Keimlingsetablierung und Anzahl der pro gepflanztem Samen produzierten Blüten) von Pflanzen kleiner Populationen im Vergleich zu Pflanzen grösserer Populationen reduziert (FISCHER & MATTHIES 1998a).

Um festzustellen, ob die genetische Variation in kleineren Populationen bei Merkmalen reduziert war, die die Vitalität der Pflanzen nicht beeinflussen, analysierten wir 72 Pflanzen aus elf Populationen mit Hilfe der RAPD-PCR (Random amplified polymorphic DNA-polymerase chain reaction)-Methode, die selektionsneutrale „DNA-Marker" verwendet und den Vorteil einer sehr hohen Auflösung bietet. Wie erwartet, war die genetische Vielfalt in kleineren Populationen reduziert (Abb. 6). Ausserdem zeigte sich, daß Pflanzen verschiedener Populationen genetisch unterschiedlich waren, was auf einen hohen Isolationsgrad zwischen den Populationen hinweist (FISCHER & MATTHIES 1998b).

Wie vermutet, war die Vitalität der Populationen von *G. germanica* abhängig vom Ausmaß genetischer Vielfalt: das Populationsmittel der Fitness der im Garten aufgezogenen Pflanzen war positiv mit der genetischen Variabilität korreliert. Diese Ergebnisse deuten darauf hin, daß in kleinen Populationen verstärkt Inzuchtdepression auftritt. Um zu testen, ob Inzucht die Fitness von Nachkommen bei *G. germanica* reduzieren kann, führten wir ein Bestäubungsexperiment durch. Tatsächlich keimten die Samen aus Selbstbestäubungen schlechter als solche aus Kreuzungen zwischen Eltern, die in einer Entfernung von etwa 10 m gewachsen waren (Abb. 7). Das gleiche Muster ergab sich für die Grösse der Keimlinge. Dies ist ein weiteres Indiz, dass erhöhte Inzucht infolge genetischer Verarmung für die beobachtete Fitnessreduktion in kleinen Populationen von *G. germanica* verantwortlich gemacht werden muß.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

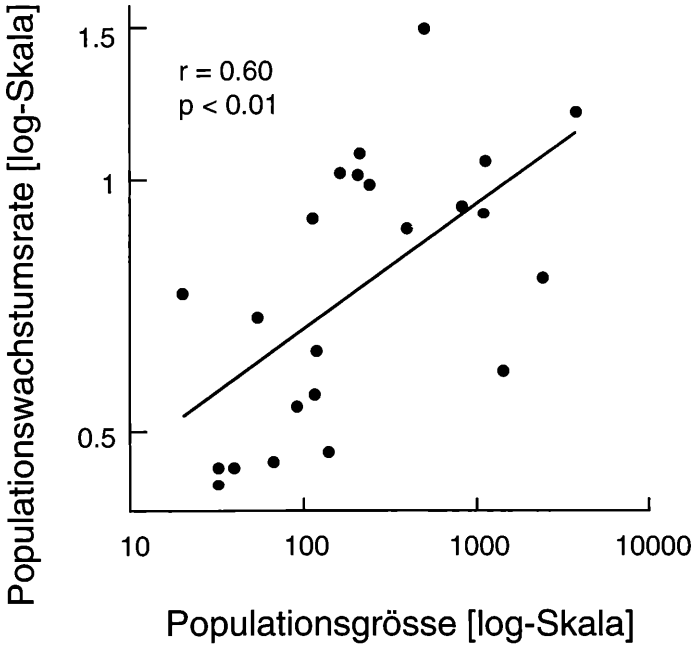

Abbildung 5

Die Beziehung zwischen der Wachstumsrate und der Grösse von 23 Populationen der seltenen Art *Gentianella germanica*. Die Populationsgrösse ist als Anzahl blühender Pflanzen 1994 angegeben, die Populationswachstumsrate als Verhältnis der Populationsgrössen 1995 und 1993. Da die Art zweijährig ist, sind die blühenden Pflanzen von 1995 Nachkommen derjenigen von 1993, während die 1994 gezählten eine andere Kohorte repräsentieren (nach FISCHER & MATTHIES 1998a).

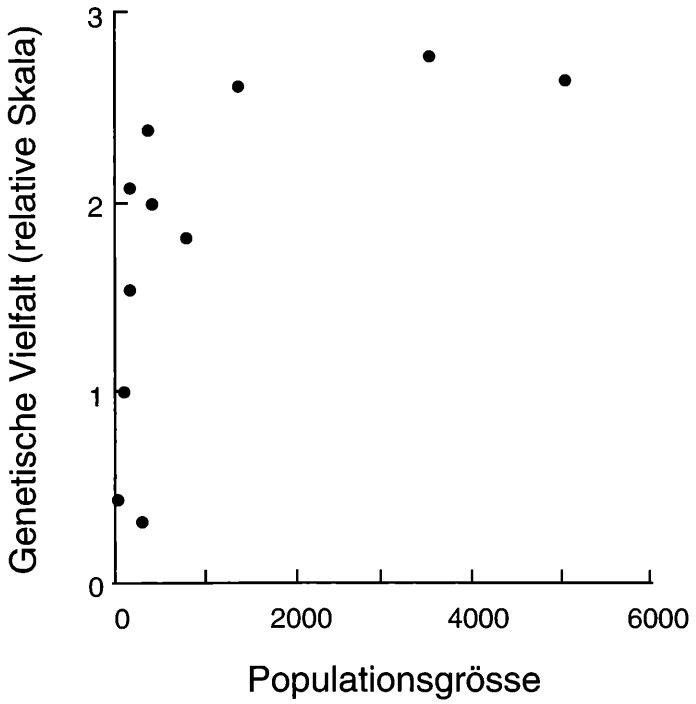

Abbildung 6

Die Beziehung zwischen der Größe und der genetischen Vielfalt von elf Populationen der seltenen Art *Gentianella germanica* (nach FISCHER & MATTHIES 1998b). Genetische Vielfalt wurde mit Hilfe einer direkten DNA - Methode molekularbiologisch bestimmt.

Um genetischer Verarmung von kleinen Populationen entgegenzuwirken, wurde vorgeschlagen, dem Genfluß künstlich nachzuhelfen, was durch das Einbringen von Samen oder Keimlingen aus fremden Populationen erreicht werden kann (OOSTERMEIJER et al. 1995). Um die Auswirkungen einer solchen Maßnahme zu testen, kreuzten wir Pflanzen verschiedener Populationen miteinander. Nachkommen dieser Kreuzungen keimten schlechter und waren kleiner als Nachkommen der oben erwähnten 10 m-Kreuzungen (Abb. 7). Dies zeigt, daß das an sich wünschenswerte Auffrischen des Genpools aus anderen Populationen auch Gefahren mit sich bringen kann (FISCHER & MATTHIES 1997).

Schlußfolgerungen

Die angeführten Beispiele illustrieren, daß genetische Variation für das Überleben von Populationen unter gegenwärtigen Bedingungen eine große Rolle spielt. Es genügt daher nicht, die genetische Vielfalt nur innerhalb von Arten mit einigen wenigen geschützten Populationen zu erhalten, sondern sie muß auch in jeder Population erhalten werden, deren Überleben gesichert werden soll. Da genetische Vielfalt auch als Reaktion auf Interaktionen zwischen Populationen verschiedener Arten, z.B. Wirtspflanzen und Parasiten, entsteht und aufrechterhalten wird, müssen solche Interaktionen ebenfalls erhalten werden. Da dies in Zoos oder Botani-

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

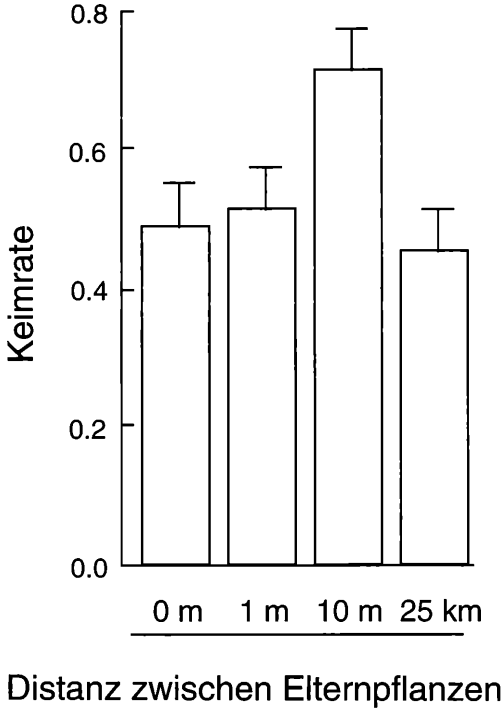

Abbildung 7

Inzucht- und Auszuchtdepression: Der Effekt von Handbestäubung mit unterschiedlichen Distanzen zwischen Eltern auf die Keimrate der Samen von *Gentianella germanica*. Pollen für die 0-m Behandlung stammte von der gleichen Pflanze, Pollen für die 25 km-Behandlung stammten aus einer anderen Population. Fehlerbalken zeigen 1 Standardfehler (nach FISCHER 1996).

schen Gärten nicht möglich ist, ist die Chance gering, seltene Arten über längere Zeiträume ex-situ zu erhalten.

Wie unser Beispiel der unterschiedlichen Reaktion verschiedener Genotypen auf erhöhte CO_2-Konzentration deutlich macht, ist genetische Variation im Hinblick auf die Anpassung an sich ändernde Umweltbedingungen entscheidend. Gäbe es heute nur die momentan besten Genotypen, so würde die durchschnittliche Vitalität unter neuen CO_2-Bedingungen rasch reduziert (vgl. Abb. 4). Unter erhöhter CO_2-Konzentration waren aber andere Genotypen vitaler als unter gegenwärtigen Bedingungen. Im Hinblick auf Umweltveränderungen ist es deshalb unbedingt notwendig, genetische Vielfalt zu erhalten. Eine weitere Schlußfolgerung aus diesen Resultaten ist, daß Vorhersagen der Auswirkungen von CO_2-Erhöhung oder Klimaänderungen auf die biologische Vielfalt sehr schwierig sind. Hochrechnungen mit Landschafts- oder Vegetationsmodellen, die Evolution nicht berücksichtigen, können leicht zu völlig falschen Schlüssen führen.

Da heute im Naturschutz trotz vieler Erfahrungen noch immer wenig gesichertes Wissen vorhanden ist, ist es nicht erstaunlich, dass die relative Bedeutung genetischer Faktoren kontrovers diskutiert wird (CAUGHLEY 1994). In den letzten Jahrzehnten sind in Europa vor allem durch die Intensivierung der Landwirtschaft viele Habitate und Populationen zerstört worden. Viele Arten sind heute auf Resthabitate angewiesen. Die Erhaltung und Pflege dieser wertvollen Flächen ist eine wichtige Naturschutzaufgabe. Dabei darf aber nicht vergessen werden, daß vor allem kleine und isolierte Populationen auch in intakten Habitaten aussterben können (FISCHER & STÖCKLIN 1997). Das Beispiel des Deutschen Enzians zeigt, daß in solchen Populationen genetische Effekte eine wichtige Rolle für das Überleben spielen. Die größten Landschaftsänderungen liegen erst wenige Jahre bis Jahrzehnte zurück. Da dieser Zeitraum mit der Generationszeit vieler Arten vergleichbar ist, ist sogar anzunehmen, daß der Verlust genetischer Vielfalt sich in Zukunft noch stärker auswirken wird.

Geringe genetische Variation ist bei seltenen Arten ein echtes und unterschätztes Problem. Sowohl das Überleben von Populationen unter gegenwärtigen Bedingungen, als auch die Anpassungsfähigkeit an veränderte Umweltbedingungen sind nur bei ausreichender genetischer Variabilität gewährleistet. Diese kann nur durch grosse Einzelpopulationen (im Fall des Enzians mit mehr als tausend reproduzierenden Individuen) oder durch ein Verbundsystem von kleineren Populationen, die miteinander in genetischem Austausch stehen, erreicht werden. Populationsneugründungen sollten mit genetisch variablen Individuen durchgeführt werden. Dabei muß aber eine potentielle Inkompatibilität verschiedener, vorher isolierter Populationen beachtet werden (vgl. Abb. 7). Wie für alle Naturschutzmaßnahmen, ist auch für die Beurteilung von Naturschutzmaßnahmen, die speziell die genetische Vielfalt beeinflussen, eine Erfolgskontrolle unerläßlich. Nur so können sichere Naturschutzkenntnisse und bessere Naturschutzstrategien erarbeitet werden.

Zusammenfassend kann man feststellen, daß genetische Vielfalt für die Artenvielfalt und deren Schutz wichtiger ist, als noch bis vor kurzem angenommen wurde. Dieses Argument muß vor allem bei der Durchsetzung größerer Flächen für den Naturschutz und bei der Verbesserung ihrer Vernetzung verstärkt berücksichtigt werden. Der Schutz und die Förderung genetischer Vielfalt sind keineswegs Selbstzweck, sondern müssen ein zentrales Element jeder Maßnahme zur Erhaltung von Arten und Ökosystemen sein. Dies ist unabhängig davon, ob man Arten und Ökosysteme aus ethischen Gründen erhalten will, oder weil sie in Gegenwart und Zukunft von hohem Nutzen für die Menschen sind.

5. Dank

Wir bedanken uns herzlich bei E. Weber, J. Joshi, A. Birrer und T. Steinger, deren Ergebnisse wir in unseren Fallbeispielen verwenden durften, und bei J. Stöcklin, M. Peintinger und M. Diemer für die kritische Durchsicht des Manuskripts. Die in diesem Beitrag vorgestellte Forschung wurde vom Schweizerischen Nationalfonds gefördert (Projekt 5001-44628 von B. Schmid, C. Lavigne und C. Körner, Projekt 5001-35231 von D. Matthies und B. Schmid).

Literatur

ÅGREN, J. (1996):
Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. – Ecology 77:1779-1790.

BERRY, RJ; TJ. CRAWFORD & GM. HEWITT (1992):
Genes in Ecology. – Blackwell, Oxford.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

BAUR, B. & A. ERHARDT (1995):
Habitat fragmentation and habitat alterations: principal threats to most animal and plant species. – GAIA 4: 221-226

BAUR, B. & B. SCHMID (1996):
Spatial and temporal patterns of genetic diversity within species. pp 169-201 in: Gaston, KJ (ed), Biodiversity: a biology of numbers and difference. – Blackwell, Oxford.

CAUGHLEY, G. (1994):
Directions in conservation biology. – Journal of Animal Ecology 63:215-244

ELLSTRAND, NC. & DR. ELAM (1993):
Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. – Annual Review of Ecology and Systematics 24:217-242

FALCONER, DS. (1981):
Introduction to quantitative genetics. 2nd edition, Longman, London.

FISCHER, M. (1996):
Experimental population biology of the rare *Gentianella germanica*. – Dissertation, Universität Basel.

FISCHER, M. & J. STÖCKLIN (1997):
Local extinctions of plants in remnants of extensively used calcareous grasslands 1950-1985. – Conservation Biology 11: 727-737.

FISCHER, M. & D. MATTHIES (1997):
Mating structure and inbreeding and outbreeding depression in the rare plant *Gentianella germanica* (Gentianaceae). – American Journal of Botany 84: 1685-1692.

FISCHER, M.; D. MATTHIES & B. SCHMID (1997):
Responses of rare calcareous grassland plants to elevated CO_2: a field experiment with *Gentianella germanica* and *Gentiana cruciata*. – Journal of Ecology 85: 681-691.

FISCHER, M. & D. MATTHIES (1998a):
Effects of population size on peformance in the rare plant *Gentianella germanica*. – Journal of Ecology, im Druck

FISCHER, M. & D. MATTHIES (1998b):
RAPD variation in relation to population size and plant performance in the rare *Gentianella germanica*. – American Journal of Botany, im Druck.

HAMRICK, JL. (1989):
Isozymes and analysis of genetic structure of plant populations. pp 87-105 in: SOLTIS, DE. (ed) & SOLTIS, PS. (coed): Isozymes in plant biology. – Dioscurides, Washington DC.

HESCHEL, MS. & KN. PAIGE (1995):
Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in scarlet gilia *(Ipomopsis aggregata)*. – Conservation Biology 9: 126-133.

JOSHI, J. (1994):
Patterns of plant species diversity in habitat fragments and effects of isolation and fragment size on plant reproduction. – Diplomarbeit, Botanisches Institut, Universität Basel.

KAREIVA, PM.; JG. KINGSOLVER & RB. HUEY (1993):
Biotic interactions and global change. – Sinauer, Sunderland, Mass.

LAMONT, BB.; PGL. KLINKHAMER & ETF. WITKOWSKI (1993):
Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* – a demonstration of the Allee – effect. – Oecologia 94:446-450

LACY, RC. (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. (1994):
Risk of population extinction from fixation of new deleterious mutations. – Evolution 48: 1460-1469.

LAWTON, JH. & R.M. MAY (eds) (1995)
Extinction rates. – Oxford university press, Oxford.

LEADLEY, PW. & C. KÖRNER (1996):
Effects of elevated CO_2 on plant species dominance in a highly diverse calcareous grassland. pp. 159-175 in: KÖRNER, C. & FA. BAZZAZ (eds) Carbon dioxide, populations, and communities. – Academic Press, San Diego.

MacARTHUR, RH. & EO. WILSON (1967):
The Theory of Island Biogeography. – Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

MENGES, ES. (1991):
Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. – Conservation Biology 5:158-164

OLESEN, JM. & SK. JAIN (1994):
Fragmented plant populations and their lost interactions. pp 417-426 in: LOESCHCKE, V.; J. TOMIUK & SK. JAIN (eds): Conservation Genetics. – Birkhäuser, Basel.

OOSTERMEIJER, JGB.; RGM. ALTENBURG & HCM. DEN NIJS (1995)
Effects of outcrossing distance and selfing on fitness components in the rare *Gentiana pneumonanthe* (Gentianaceae). – Acta Botanica Neerlandica 44:257-268

SCHMID, B. (1992):
Phenotypic variation in plants. – Evolutionary Trends in Plants 6: 45-60.

——— (1994.):
Effects of genetic diversity in experimental stands of *Solidago altissima*-evidence for the potential role of pathogens as selective agents in plant populations. – Journal of Ecology 82: 165-175.

SCHMID, B.; A. BIRRER & C. LAVIGNE (1996):
Genetic variation in the response of plant populations to elevated CO_2 in a nutrient-poor, calcareous grassland. pp. 31-50 in: KÖRNER, C. & FA. BAZZAZ (eds) Carbon dioxide, populations, and communities. – Academic Press, San Diego.

SOLTIS, DE. (ed) & SOLTIS, PS. (coed) (1989):
Isozymes in plant biology. – Dioscurides, Washington, DC.

STEARNS, SC. (1992.):
The evolution of life histories. – Oxford University Press, Oxford.

STEINGER, T. (1996):
Ecological genetics of two grassland perennials under global change. – Dissertation, Universität Zürich.

WEBER, E. (1994):
Evolutionary trends in European neophytes: a case study of two *Solidago species*. – Dissertation, Universität Basel.

WEBER, E. (1994):
Evolutionary trends in European neophytes: a case study of two *Solidago species*. – Dissertation, Universität Basel.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Markus Fischer & Prof Dr. Bernhard Schmid
Institut für Umweltwissenschaften
der Universität Zürich
Winterthurerstr. 190
CH-8057 Zürich, Schweiz

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): Fischer Markus, Schmid Bernhard

Artikel/Article: Die Bedeutung der genetischen Vielfalt für das Überleben von Populationen 23-30