

## Die räumlich-zeitliche Verteilung der genetischen Struktur von Zooplanktonpopulationen in Seen unterschiedlichen Trophiegrades

Jakob Müller, Birgit Menne und Alfred Seitz

### Synopsis

With the method of enzyme electrophoresis the genetic variation of copepod and *Daphnia* populations in the pelagial of five lakes in Middle Germany was studied. We tried to describe the coexistence of different genotypes (clones) of *Cyclops abyssorum* and *Daphnia galeata* and the coexistence of species and their hybrids of the *D. galeata/hyalina/cucullata* species complex by ecological divergence. It was found that the parental species and the hybrids of the *Daphnia* complex differ in their breeding system. It is likely that different genotypes of *C. abyssorum* and *D. galeata* show a vertical habitat partitioning.

*Daphnia*, *Cyclops*, enzyme electrophoresis, genetic variation, hybrids, habitat partitioning

### 1. Einleitung

Die Erscheinung, daß innerhalb einer Population mehrere verschiedene, distinkt unterscheidbare Formen nebeneinander vorkommen, deren Unterschiede erblich sind, bezeichnet man als genetischen Polymorphismus. Das Ausmaß der genetischen Variabilität läßt sich mit Hilfe der Enzymelektrophorese beschreiben. Diese Methode basiert auf der Kolinearität zwischen der Aminosäuresequenz eines Enzymproteins und der Basensequenz des jeweils codierenden Strukturgenes. Es stellt sich die Frage nach dem Sinn genetischer Variabilität. Besitzen Individuen, die heterozygot für einen Enzymlocus sind und in ihren Zellen zwei Allozymvarianten aufweisen, gegenüber Umweltschwankungen eine höhere Plastizität und sind sie dadurch den entsprechenden Homozygoten überlegen? Dies und die Frage nach mikroevolutiv bedeutsamen Prozessen (wie Selektion, Migration, Kolonialisierungsereignisse, etc.) innerhalb von Zooplanktonpopulationen und Arten soll durch populationsgenetische Betrachtungen an ausgewählten Copepoden und Daphnien in Seen unterschiedlichen Trophiegrades untersucht werden.

### 2. Die Seen

Das Weinfelder Maar, Gemündener Maar und Meerfelder Maar liegen im quartären Vulkangebiet der Westeifel. Als Maarseen sind sie die Resultate phreatomagmatischer Eruptionen. Da die drei Seen in unterschiedlichem Maße anthropogen bedingten Eutrophierungsprozessen ausgesetzt sind, unterscheiden sie sich im Trophiegrad. Während das Weinfelder Maar noch als oligotroph eingestuft werden kann, sind die beiden anderen Seen nur durch umfangreiche Sanierungs- und Restaurierungsmaßnahmen als mesotroph (Gemündener Maar) bzw. eutroph (Meerfelder Maar) zu bezeichnen.

Der Hegbachsee (polytroph) ist im Zuge der Materialentnahme für den Bau des Autobahnteilstückes Mönchhof-Darmstadt entstanden und diente ursprünglich als Regenrückhaltebecken. Der Neuhofener Altrhein (eutroph) liegt in der Rheinpfalz und ist der Rest einer ehemaligen Rheinschleife.

### 3. Method

Die Entnahme der Copepoden und Cladoceren erfolgte, je nach Fragestellung, entweder mit einem Vertikalzug eines 55  $\mu\text{m}$  Planktonnetzes oder mittels Pumpfängen aus jeder Meterstufe an der tiefsten Stelle der Seen. Diese Lebendproben wurden ins Labor gebracht, am nächsten Tag dort nach Arten bzw. Hybriden aussortiert und danach entweder in flüssigem Stickstoff aufbewahrt oder gleich zur Elektrophorese vorbereitet. Die Bestimmung der Copepoden erfolgte nach KIEFER (1978), die der Daphnien nach FLÖSSNER (1972), FLÖSSNER & KRAUSS (1986) bzw. WOLF & MORT (1986). Die Elektrophorese wurde auf Celluloseacetat-Platten durchgeführt und folgende Enzyme angefärbt (Methode nach HEBERT & BEATON 1986): AO (Aldehydoxidase EC 1.2.3.1), PGI (Phosphoglucoseisomerase EC 5.3.1.9), MPI (Mannosephosphatisomerase EC 5.3.1.8), MDH (Malatdehydrogenase EC 1.1.1.37), PGM (Phosphoglucomutase EC 2.7.5.1) und GOT (Glutamatoxalacetattransaminase EC 2.6.1.2). Die Stichprobengröße pro Population umfaßte mindestens 20 Tiere. Die genetischen Distanzen, die Allelfrequenzen und die Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht (G-Tests) wurden mit dem Programm G-Stat (SIEGISMUND 1988) berechnet.

### 4. Ergebnisse und Diskussion

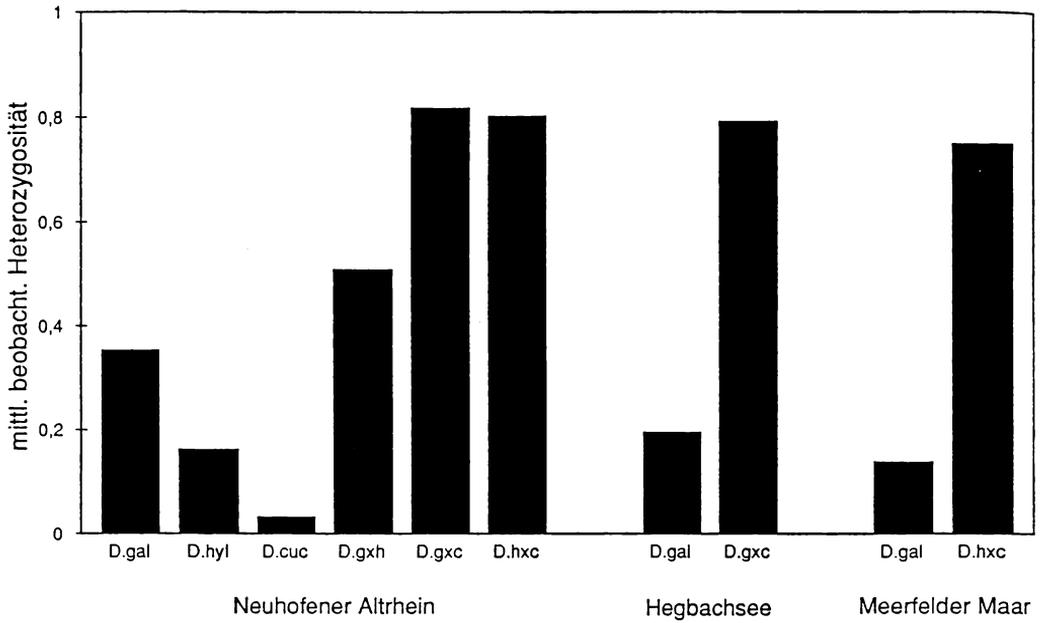
Im Pelagial mitteleuropäischer Seen kommen vorwiegend Daphnien des *Daphnia hyalina/galeata/cucullata* Komplexes sowie deren Hybride vor (GIESSLER 1987, WOLF & MORT 1986). In den drei eutrophen bzw. polytrophen Seen traten folgende Daphnien auf: im Neuhofener Altrhein alle sechs reinen Arten und Hybride des o. g. Arten-Komplexes; im Hegbachsee *D. galeata* und der Hybrid *D. galeata x cucullata*; im Meerfelder Maar *D. galeata* und *D. hyalina x cucullata*. Zusätzlich wurden innerhalb der Elternarten- bzw. Hybrid-Populationen eine beträchtliche Anzahl genetisch unterschiedlicher Klone gefunden. Es wird versucht, die beobachtete langfristige Koexistenz der Klone bzw. Hybride und Elternarten durch Unterschiede der ökologischen Ansprüche zu erklären.

Tab. 1 zeigt die gefundenen Allelfrequenzen der untersuchten sechs Loci aller Arten und Hybriden aus allen Seen. Die drei Elternarten und die drei Hybridtypen lassen sich vor allem am GOT-Locus identifizieren. Die entsprechenden Hybride haben je ein Allel von ihren beiden Elternarten. Die Genetik spiegelt so die morphologische Aufteilung in Eltern- und Hybrid-Typen wider. Dies rechtfertigt die getrennte Betrachtung der sechs Daphnien-Typen bezüglich ihrer ökologischen Anpassung. Dieselben diskriminierenden Allele fanden auch WOLF & MORT (1986) in Daphnien-Populationen der norddeutschen Seenplatte.

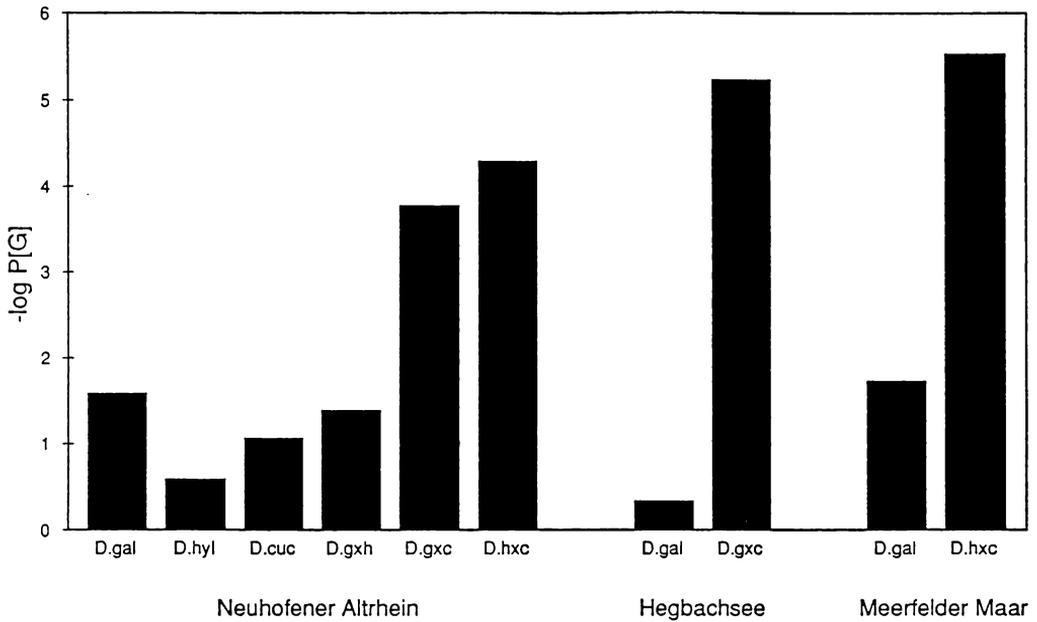
**Tab. 1:** Allelfrequenzen aller polymorphen Loci; Allele nach den Laufstrecken durchnummeriert; AO Aldehydoxidase, PGI Phosphoglucoseisomerase, MPI Mannosephosphatisomerase, MDH Malatdehydrogenase, PGM Phosphoglucomutase, GOT Glutamatoxalacetattransaminase; N Stichprobengröße; NH Neuhofener Altrhein, HB Hegbachsee, MM Meerfelder Maar; gal *D. galeata*, hyl *D. hyalina*, cuc *D. cucullata*, gxh *D. galeata x hyalina*, gxc *D. galeata x cucullata*, hxc *D. hyalina x cucullata*

		NHgal	NHhyl	NHcuc	NHgxh	NHgxc	NHhxc	HBgal	HBgxc	MMgal	MMhxc	
AO	1	0	0	0	0	0	0	0	0.023	0	0	
	2	0.500	0	0	0.333	0.308	0	0.750	0.364	0.214	0	
	3	0.167	0	0.944	0.111	0.500	0.281	0.250	0.250	0.232	0.500	
	4	0.333	0	0.056	0.056	0.192	0.125	0	0.364	0.554	0	
	5	0	1.000	0	0.500	0	0.594	0	0	0	0.500	
N		18	34	9	9	26	16	12	44	28	40	
PGI	1	0	0	0	0.167	0	0	0.042	0.087	0.036	0	
	2	1.000	1.000	0	0.833	0.500	0.500	0.958	0.500	0.964	0.756	
	3	0	0	0.083	0	0.304	0.447	0	0.359	0	0	
	4	0	0	0.917	0	0.196	0.053	0	0.054	0	0.244	
	N		18	34	12	9	28	19	12	46	28	41
MPI	1	0.618	0.853	0	0.889	0.500	0.500	1.000	0.500	0.958	0.500	
	2	0.382	0	0	0.111	0.238	0	0	0	0.042	0	
	3	0	0.147	1.000	0	0.262	0.500	0	0.500	0	0.019	
	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.481	
	N		17	34	12	9	21	18	12	23	24	27
MDH	1	0.083	0	0	0	0.054	0	0.083	0.065	0.037	0	
	2	0.889	1.000	1.000	1.000	0.893	1.000	0.917	0.880	0.963	0.551	
	3	0.028	0	0	0	0.054	0	0	0.054	0	0.449	
	N		18	34	12	9	28	19	12	46	27	39
	PGM	1	0.029	0.147	0	0.188	0	0.250	0	0	0.021	0
2		0	0.250	0	0	0	0.028	0	0	0	0	
3		0.529	0.603	0	0.563	0.481	0.222	0.708	0.326	0.917	0.071	
4		0.265	0	0.958	0.188	0.442	0.444	0.292	0.620	0.021	0.929	
5		0.176	0	0.042	0.063	0.077	0.056	0	0.054	0.042	0	
N		17	34	12	8	26	18	12	46	24	35	
GOT	1	1.000	0.015	0	0.500	0.500	0	1.000	0.500	1.000	0	
	2	0	0.971	0	0.500	0	0.500	0	0	0	0.487	
	3	0	0.015	1.000	0	0.500	0.500	0	0.500	0	0.512	
	N		18	34	12	9	28	19	12	46	26	40

Der Anteil heterozygoter Tiere (Heterozygotität) ist bei den Hybriden deutlich höher als bei den reinen Arten (Abb. 1). Dies ist bei Hybriden der ersten Generation nach der Hybridisierung (F1-Hybride) zu erwarten. Abb. 2 gibt die Abweichung vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht an. Von HEBERT & al. (1988) wird u. a. der Parameter  $-\log P[G]$  vorgeschlagen, um das Ausmaß an Sexualität bzw. Parthenogenese zu messen.  $P[G]$  ist die Wahrscheinlichkeit, daß die Genotypverteilung der Population im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht ist. Demnach vermehren sich die Hybride vermutlich vorwiegend parthenogenetisch, während bei Elternarten neben der Parthenogenese auch bisexuelle Fortpflanzung auftritt. Bisexuelle Vermehrung innerhalb eines Hybrides würde durch Segregation zu einer Verminderung der Heterozygotität führen. Das gleiche wäre der Fall, wenn der Hybrid mit einem Elternteil rückkreuzt. Rückkreuzung bzw. sexuell erzeugte Folgegenerationen sind deshalb nach den Ergebnissen beim *D. galeata x hyalina* Hybrid aus dem Neuhofener Altrhein am wahrscheinlichsten.



**Abb. 1:** Mittlere beobachtete Heterozygosität aller 6 Loci und aller Populationen im November 1989, Abk. siehe Tab. 1



**Abb. 2:** Abweichung vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht von allen Populationen im November 1989; Parameter  $-\log P[G]$  nach HEBERT & al. 1988, vgl. Text

Dies ist auch ökologisch von Bedeutung, da die kälte- und trockenresistenten Dauereier vermutlich vorwiegend sexuell erzeugt werden (s. a. CARVALHO & WOLF 1989 a, b). Dies würde bedeuten, daß die Hybride *D. galeata x cucullata* und *D. hyalina x cucullata*, sofern die Elternarten nicht in der Lage sind, sie neu zu bilden, nicht so leicht ungünstige Bedingungen überstehen und von See zu See als Dauereier verschleppt werden können.

Innerhalb der Daphnien-Typen vermögen, wie bereits erwähnt, genetisch unterschiedliche Klone in einem See zu koexistieren. Eine mögliche Erklärung wäre die unterschiedliche Einnischung der Klone. Abb. 3 zeigt das Tiefenprofil der drei häufigsten mit den sechs Loci unterscheidbaren Genotypen von *D. galeata* an einem Tag im Mai 1990, daneben das Tiefenprofil der Temperatur und des Sauerstoffgehaltes. Lebende Daphnien fanden sich, da Sauerstoff unterhalb 9 m fehlte, nur von 0-9 m. Der Genotyp 1 war in allen Tiefen mit Ausnahme von Meterstufe 2 der häufigste. Ihn könnte man als Generalisten-Klon bezeichnen. Der Genotyp 2 zeigte an der Grenze zwischen Epi- und Metalimnion die größte Abundanz. Genotyp 5 fand sich nur im Metalimnion. Dies könnte z. B. daran liegen, daß Genotyp 5 niedrige Temperaturen bevorzugt. Außer Temperatur und Sauerstoffgehalt spielen sicherlich auch andere Umweltfaktoren, wie z. B. Nahrungsangebot, Konkurrenz und Predation eine Rolle bei der Einnischung der verschiedenen Genotypen. Eine weitere Ursache könnte das unterschiedliche diurnale Wanderverhalten der Genotypen sein (WEIDER 1984). So wäre es möglich, daß der Genotyp 5 eine größere Wanderungsamplitude zeigt als der Genotyp 2. Um dies zu klären, sind weitere Analysen geplant.

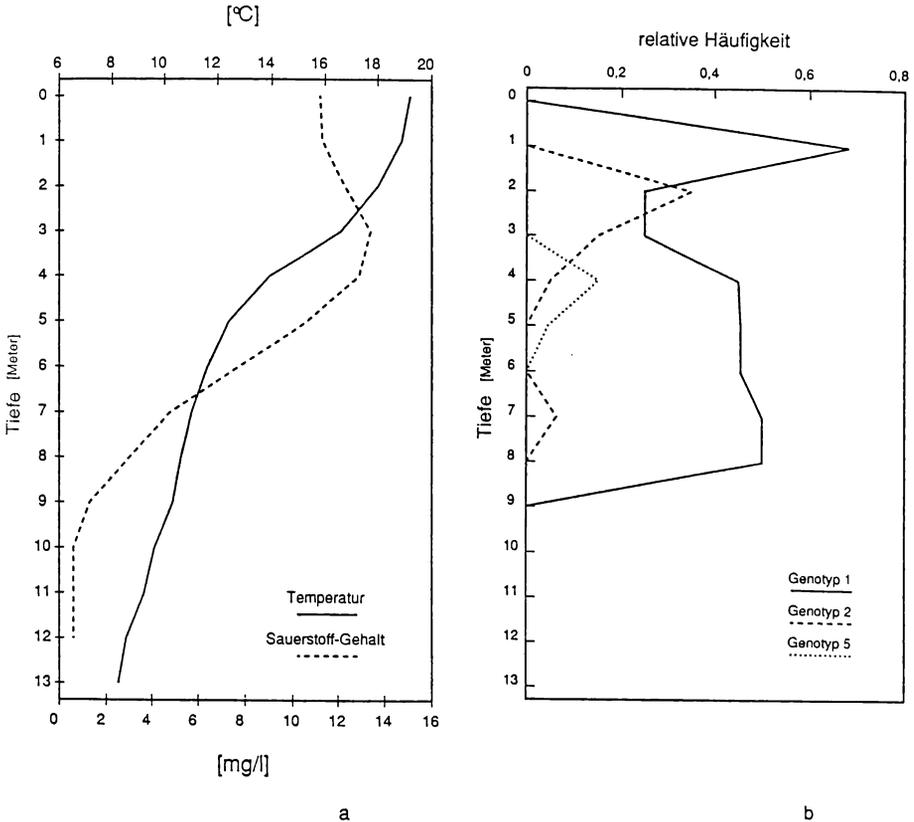


Abb. 3: a) Tiefenprofil der Temperatur und des Sauerstoffgehaltes vom Neuhofener Altrhein am 7. Mai 1990 (mittags); b) Tiefenprofil der Abundanzen der drei häufigsten Multilocusgenotypen von *D. galeata* im Neuhofener Altrhein am 7. Mai 1990 (mittags)

Copepoden pflanzen sich - im Gegensatz zu Cladoceren - obligat sexuell fort. Dies führt zu einer steten Neukombination der Gene und läßt auf diese Weise, in Wechselwirkung mit der Auslese, eine dynamische Situation entstehen.

Da sich die fünf untersuchten Gewässer hinsichtlich ihrer Copepodenfauna, was Artensammensetzung und -zahl betrifft, deutlich unterscheiden, sind vergleichende Studien nur zwischen einzelnen Seen möglich.

So kommt sowohl im oligotrophen Weinfeldler Maar als auch im mesotrophen Gemündener Maar der cyclopoide Copepode *Cyclops abyssorum* (SARS 1863) vor. Erste Untersuchungen der genetischen Populationsstruktur ergaben: 1) Beide Populationen befinden sich im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht, d. h. die Voraussetzungen für Panmixie sind gegeben. 2) Die genetischen Unterschiede zwischen den Seen (Luftlinie ca. 600 m voneinander entfernt) sind sehr gering (Tab. 2). 3) Möglicherweise nischen sich bestimmte Genotypen gemäß der Schichtung des Sees in Epi-, Meta- und Hypolimnion ein. Zur Klärung des letzten Punktes bedarf es jedoch noch eingehender Untersuchungen.

**Tab. 2:** Genetische Distanzen (nach NEI 1972) über alle Loci. ca = *Cyclops abyssorum*; gm/wm = Gemündener bzw. Weinfeldler Maar; epi/meta/hypo = Epi-, Meta- und Hypolimnion

	cawmepi	cawmeta	cawhypo	cagmeta
cawmepi	-			
cawmeta	0.01	-		
cawhypo	0.04	0.01	-	
cagmeta	0.00	0.00	0.03	-

Diese ersten Ergebnisse beruhen auf Daten, die sich aus der Untersuchung der einzigen beiden auswertbaren polymorphen Enzymsysteme, PGM und PGI, ergaben.

Im Neuhofener Altrhein und Hegbachsee finden sich, in unterschiedlich starker Abundanz, sieben bzw. fünf verschiedene cyclopoide Copepodenarten. Diese sollen im weiteren Lauf der Untersuchungen entsprechend ihrer unterschiedlichen ökologischen Relevanz eingehender betrachtet werden.

Diese Untersuchungen sind Teil eines vom BMFT geförderten Forschungsprojektes "Auswirkungen von Fremdstoffen auf die Struktur und Dynamik von aquatischen Lebensgemeinschaften im Labor und Freiland", Föd.-Kennz. 0339200 D.

## Literatur

- CARVALHO, G. R. & H. G. WOLF, 1989 a: Resting eggs of lake-*Daphnia*. I. Distribution, abundance and hatching of eggs collected from various depths in lake sediments. *Freshwater Biology* 22: 459-470
- CARVALHO, G. R. & H. G. WOLF, 1989 b: Resting eggs of lake-*Daphnia*. II. In situ observations on the hatching of eggs and their contribution to population and community structure. *Freshwater Biology* 22: 471-478.
- FLÖSSNER, D., 1972: Krebstiere, Crustacea, Kiemen- und Blattfüßer, Brachiopoda, Fischläuse, Branchiura. In: DAHL, F.: Die Tierwelt Deutschlands, 60. Teil.
- FLÖSSNER, D. & K. KRAUSS, 1986: On the taxonomy of the *Daphnia hyalina-galeata* complex (Crustacea, Cladocera). *Hydrobiol.* 137: 97-115.
- GISSLER, S., 1987: Mikroevolution und Populationsgenetik im *Daphnia galeata/hyalina/cucullata*-Komplex (eine Freilandanalyse). Dissertation an der Ludwig-Maximilians-Universität München.

- HEBERT, P. & M. BEATON, 1986: Cellulose acetate gel electrophoresis. (unveröffentlichtes Manuskript).
- HEBERT, P. & al., 1988: Clonal-diversity patterns and breeding-system variation in *Daphnia pulex*, an asexual-sexual complex. *Evolution* 42 (1): 147-159.
- KIEFER, F., 1978: Freilebende Copepoden. In: Das Zooplankton der Binnengewässer. Band XXVI von "Die Binnengewässer". 2. Teil: 1-343.
- NEI, M., 1972: Genetic distance between populations. *Am. Nat.* 106: 283-291.
- WEIDER, L. J., 1984: Spatial heterogeneity of *Daphnia* genotypes: Vertical migration and habitat partitioning. *Limnol. Oceanogr.* 29 (2): 225-235.
- WOLF, H. G. & M. A. MORT, 1986: Inter-specific hybridization underlies phenotypic variability in *Daphnia* populations. *Oecologia* 68: 507-511.

### Adresse

Dipl.-Biol. Jakob Müller  
Dipl.-Biol. Birgit Menne  
Prof. Dr. Alfred Seitz  
AG Populationsbiologie  
Institut für Zoologie  
Saarstr. 21

W - 6500 Mainz

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [20\\_2\\_1991](#)

Autor(en)/Author(s): Müller Jakob, Seitz Alfred, Menne Birgit

Artikel/Article: [Die räumlich-zeitliche Verteilung der genetischen Struktur von Zooplanktonpopulationen in Seen unterschiedlichen Trophiegrades 601-607](#)