Habitatfragmentierung und genetische Diversität

Was können wir durch das Studium alpiner aquatischer Insekten lernen

Die Fragmentierung natürlicher Lebensräume hat wichtige Konsequenzen für die Verbreitung von Organismen und die genetische Struktur der Populationen. In den letzten vier Jahren haben wir untersucht, wie sich die Fragmentierung alpiner Fliessgewässer durch natürliche Seen und künstliche Stauseen auf aquatische Insekten auswirkt. Dabei fanden wir, dass fragmentierte Populationen von *Baetis alpinus* genetisch unterschiedlich waren; jedoch nur dann, wenn geologisch alte Seen die Populationen trennten. Dagegen zeigten sich keine genetischen Unterschiede zwischen Populationen, die durch Stauseen getrennt waren; dies deutet daraufhin, dass die Zeitspanne seit Fragmentierung zu kurz war, um sich auf genetischer Ebene niederzuschlagen.

Die Lebensräume vieler Arten sind durch natürliche Prozesse oder durch anthropogene Eingriffe in kleinere «Inseln» aufgespalten worden. Dieser Prozess der Lebensraumfragmentierung kann eine grosse Population in mehrere kleine Populationen auftrennen. Die Reduktion der Populationsgrösse bezeichnet man auch als «genetischen Flaschenhals». Sie kann einen ernsthaften Verlust genetischer Diversität innerhalb der kleineren Populationen zur Folge haben, was die Wahrscheinlichkeit lokalen Aussterbens erhöht [1]. Die genetische Diversität kann durch Genfluss, d.h. durch den Zufluss neuer genetischer Variationen aus anderen Populationen, erhöht werden. Durch die Isolierung der einzelnen Populationen wird der Genfluss jedoch häufig eingeschränkt, so dass das Problem noch verstärkt wird.

Wirkt sich die Habitatfragmentierung auch auf Bachinsekten aus?

Viele aquatische Insekten können nur in fliessenden Gewässern leben. Fliessgewässer können jedoch durch stehende Wasserkörper, wie z.B. natürliche Seen oder künstliche Stauseen, in getrennte Abschnitte unterteilt werden (Abb. 1). Sind die aquatischen Insekten nicht in der Lage diese Hindernisse zu überqueren, kommt es zur Isolierung der Populationen und damit wahrscheinlich zu Veränderungen der genetischen Diversität. Im Verlauf der letzten vier Jahre untersuchten wir, wie die natürliche und künstliche Fragmentierung von Fliessgewässern in den Schweizer Alpen die Populationsgenetik von Bachinsekten beeinflusst hat. Da die Alpen besonders reich an seltenen Pflanzen und Tieren sind, ist es gerade für diese Gebiete wichtig zu verstehen, wie sich eine Habitatfragmentierung auf die Organismen auswirkt.

Die Untersuchungsgewässer

Die untersuchten Fliessgewässer liegen im Einzugsgebiet von Rhein, Inn und Ticino (Abb. 2). Sechs der Fliessgewässer waren durch Seen fragmentiert, zwei durch Stauseen und drei Fliessgewässer waren nicht fragmentiert und dienten als Kontrollgewässer. Die Insekten wurden jeweils oberhalb und unterhalb jedes Sees oder Stausees gesammelt oder an zwei verschiedenen Stellen entlang der unfragmentierten Bäche (Abb. 2). Diese Strategie hatte den Zweck, natürliche Fragmentierung (durch Seen) mit künstlicher Fragmentierung (durch Stauseen) zu vergleichen, wobei der Hauptunterschied im Alter der Fragmentierung lag. Die künstlichen Stauseen wurden mehrheitlich innerhalb der letzten 100 Jahre angelegt, während die meisten der untersuchten Seen vor sehr langer Zeit infolge Gletscherrückzugs entstanden sind.

Die untersuchten Organismen

Unsere Studie konzentrierte sich auf die beiden Eintagsfliegenarten (Ephemeroptera) *Baetis alpinus* und *Rhithrogena loyolaea,* deren Fähigkeiten, sich zu verbreiten recht unterschiedlich sind. Beide Arten verbringen den grössten Teil ihres Lebens als Larven an der Bachsohle. *Baetis* lebt 6–9 Monate und

P. Spaak, EAWAG

Abb. 1: Fragmentierte alpine Fliessgewässer: Natürliche Fragmentierung durch die Jöriseen …

Rhithrogena 2–3 Jahre im Bach, bevor sie als adulte Insekten den Bach verlassen und sich fliegend verbreiten. Ihre Lebenszeit als Erwachsene ist allerdings sehr begrenzt; innerhalb weniger Stunden bis zu einem Tag müssen sich Männchen und Weibchen finden und die Weibchen müssen die befruchteten Eier anschliessend wieder im Bach ablegen. *B. alpinus* ist eine weit verbreitete und häufige Art in den Alpen [2]. Die erwachsenen Tiere sind schlechte Flieger und bewegen sich generell stromaufwärts entlang des Fliessgewässers, aus dem sie stammen. Im Gegensatz dazu ist *R. loyolaea* nicht ganz so weit verbreitet, kann aber besser fliegen und verbreitet sich in alle Richtungen.

Die genetischen Analysen

Wir wendeten zwei verschiedene Techniken zur genetischen Analyse der Eintagsfliegenpopulationen an. Die erste Technik war die Allozymelektrophorese, in der genetisch verschiedene Formen gleicher Enzyme, so genannte Allozyme, durch Gelelektrophorese aufgetrennt werden (Abb. 3). Dies gibt uns einerseits Aufschluss über die **genetische Diversität,** d.h. wie viele Formen eines Enzyms innerhalb einer Population vorhanden sind, und andererseits kann man durch den Vergleich verschiedener Populationen den **genetischen Unterschied** (θ) bestimmen. Der genetische Unterschied erlaubt es

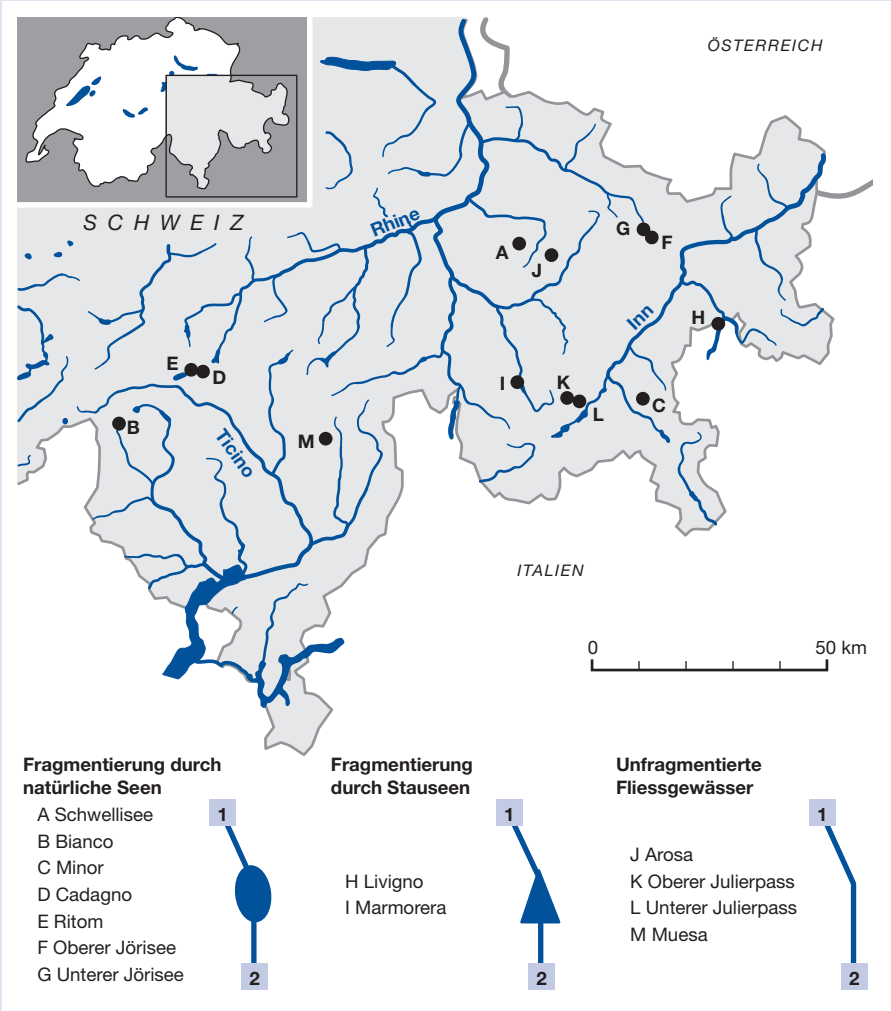


Abb. 2: Übersicht über die untersuchten Fliessgewässer. Fliessgewässer A–G sind fragmentiert durch Seen, H–I durch Stauseen, und die Gewässer J–M sind unfragmentierte Kontrollflüsse. Die Nummern 1 und 2 beziehen sich auf die Probenahmestellen.

S. Lass, EAWAG

... und vom Mensch verursachte Fragmentierung durch den Lago di Livigno.

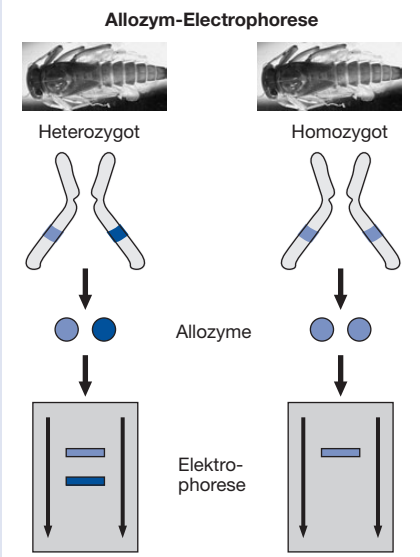


Abb. 3: Prinzip der Allozym-Elektrophorese.

uns, den Genfluss zwischen zwei getrennten Populationen abzuschätzen. Kleine genetische Unterschiede ($\theta<0{,}05$) zwischen Populationen deuten darauf hin, dass ein Austausch häufig ist. Dagegen zeigen grosse genetische Unterschiede ($\theta>0{,}05$) an, dass die Verbreitung der Populationsmitglieder eher begrenzt ist und sich die Populationen kaum mischen, da die Tiere den stehenden Wasserkörper nicht überqueren können. Die zweite Technik, die angewandt wurde, war ein DNA-«fingerprinting»-Verfahren, die so genannte AFLP-Methode (amplified fragment length polymorphism). Damit ist eine empfindlichere Analyse der genetischen Unterschiede verschiedener Populationen direkt auf DNA-Niveau möglich. Die Daten wurden mit speziellen Computerprogrammen für Populationsgenetik, z.B. FSTAT [3] und ARLEQUIN [4], ausgewertet.

Begrenzter Austausch zwischen Habitatfragmenten

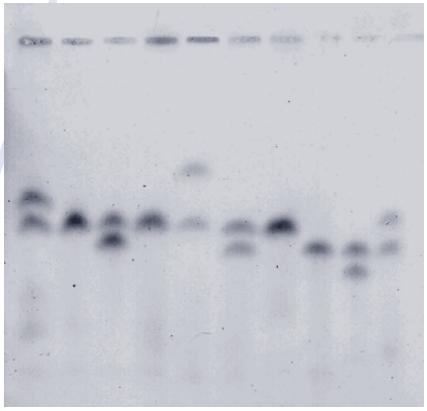
Die Ergebnisse der Allozymanalysen zeigten weder für *B. alpinus* noch für *R. loyolaea* eine Reduktion der genetischen *Diversität* innerhalb der Habitatfragmente. Mit Ausnahme der Jöriseen bestanden jedoch grosse genetische Unterschiede zwischen den *B.-alpinus*-Populationen, die durch Seen fragmentiert waren (Abb. 4) [5]. Diese Ergebnisse wurden durch die AFLP-Methode bestätigt (Resultate nicht dargestellt). Im Gegensatz zu *B. alpinus* zeigten die Populationen von *R. loyolaea* keine signifikanten genetischen Unterschiede, wenn sie durch Seen fragmentiert waren.

Wir führen den Unterschied zwischen den beiden Arten auf das Flugverhalten der erwachsenen Insekten während der Ablage der Eier zurück. *B.-alpinus*-Individuen fliegen normalerweise stromaufwärts und halten sich dabei eng an den Verlauf des Baches. Erreichen sie ein stehendes Gewässer und finden für die Eiablage keine Felsen, die aus dem Wasser herausragen, beenden sie normalerweise ihren Flug und legen ihre Eier im Bach ab. *R. loyolaea* dagegen fliegt in verschiedene Richtungen und kann dabei sogar den Gewässerlauf verlassen. Diese Art scheint demzufolge fähig zu sein, ungünstige Lebensräume, wie z.B. Seen, zu überqueren und sich in verschiedenen Lebensraumfragmenten zu verbreiten [6].

Weiterhin ungeklärt ist allerdings, weshalb sich *B.-alpinus*-Populationen, die durch die Jöriseen und oder die beiden Stauseen getrennt sind, genetisch nicht unterscheiden (Abb. 4). Eine Erklärung könnte sein, dass die Geschichte des Gewässersystems eine Rolle in der Entwicklung der genetischen Struktur von Populationen spielt, und dass genetische Unterschiede erst mehrere 100 Jahre nach Trennung der Habitate erkennbar werden. Der Jörigletscher war tatsächlich während des gesamten Holozäns aktiv und erstreckte sich noch vor 150 Jahren, also während der kleinen Eiszeit, bis zu einem der untersuchten Seen. Die untersuchten Stauseen wurden sogar erst im letzten Jahrhundert gebaut. Wahrscheinlich war die Zeitspanne seit Trennung der Populationen zu kurz, so dass sich noch keine genetischen Unterschiede ausgebildet haben.

Schlussfolgerungen und nächste Schritte

Die beiden wichtigsten Ergebnisse unserer Untersuchung sind: (1) Habitatfragmentierung kann die Verbreitung von Insekten in alpinen Fliessgewässern vermindern und zu genetischen Unterschieden zwischen Populationen führen; und (2) genetische Unterschiede zwischen fragmentierten Populationen lassen sich erst nach mehreren 100 Jahren nachweisen. Eines unserer nächsten Forschungsziele ist es deshalb, historische und gegenwärtige genetische Effekte zu trennen, um besser verstehen zu können, wie Organismen auf natürliche und anthropogene Umweltveränderungen reagieren.



Der polymorphe Allozym-Locus *Pep-B* wurde für 10 Individuen von *Baetis alpinus* analysiert. Die unterschiedlichen Wanderungsdistanzen der dunklen Banden (vom oberen Rand des Fotos) deuten auf das Vorkommen 5 verschiedener *Pep-B*-Allozyme hin.

Michael T. Monaghan schloss kürzlich seine Doktorarbeit in der Abteilung Limnologie der EAWAG ab. Er untersuchte die Auswirkungen von Habitatfragmentierungen auf die genetische Diversität und die Artenvielfalt alpiner Gewässerinsekten.

Koautoren:
P. Spaak, C.T. Robinson

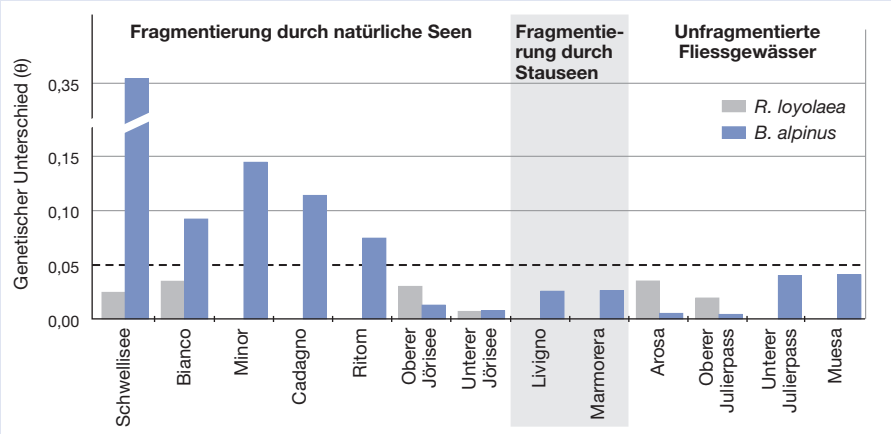


Abb. 4: Genetische Unterschiede (θ) zwischen fragmentierten Populationen der Eintagsfliegen *Baetis alpinus* und *Rhithrogena loyolaea*. Werte >0,05 sind Indiz für einen stark eingeschränkten Genaustausch.

[1] Saccheri I., Kuussaari M., Kankare M., Vikman P., Fortelius W., Hanski I. (1998): Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. Nature *392,* 491–494.

[2] Sartori M., Landolt P. (1999): Atlas de distribution des éphémères de Suisse (Insecta, Ephemeroptera). In: Burckhardt D. (ed.) Fauna Helvetica. Centre Suisse de Cartographie de la Faune, Neuchâtel, Vol. 3, p. 214.

[3] FSTAT-Software: Goudet J., University of Lausanne, http://www.unil.ch/izea/softwares/fstat.html

[4] ARLEQUIN-Software: Schneider S., Roessli D., Excoffier L., University of Geneva, http://anthropologie.unige.ch/arlequin

[5] Monaghan M.T., Spaak P., Robinson C.T., Ward J.V. (2001): Genetic differentiation of *Baetis alpinus* Pictet (Ephemeroptera: Baetidae) in fragmented alpine streams. Heredity *86,* 395–403.

[6] Monaghan M.T., Spaak P., Robinson C.T., Ward J.V. (2002): Population genetic structure of 3 Alpine stream insects: influences of gene flow, demographics, and habitat fragmentation. Journal of the North American Benthological Society *21,* 114–131.