

Genetische Diversität von Daphnien in alpinen Seen

Bereits seit mehr als 100 Jahren wird die Diversität des Zoo- und Phytoplanktons alpiner Seen eingehend untersucht. Heute ist allgemein akzeptiert, dass die Artenvielfalt der Planktongemeinschaften mit zunehmender Höhenlage abnimmt. Wir wollten wissen, ob sich diese Aussage auch auf Populationsebene übertragen lässt und haben dies an einem typischen Zooplanktonorganismus, dem Wasserfloh, untersucht. Dazu bestimmten wir die genetische Diversität von 11 Wasserflohpopulationen aus unterschiedlich hoch gelegenen Bergseen. Es zeigte sich, dass die genetische Diversität sehr heterogen war.

Die extremen Umweltbedingungen in alpinen Gebieten haben zur Folge, dass nur wenige Pflanzen- und Tierarten an ein Leben in diesen Regionen angepasst sind. Daher nimmt die Biodiversität – genau genommen die Artenvielfalt – mit zunehmender Höhenlage ab. Es ist jedoch unklar, ob dies auch für einen weiteren Teilaspekt der Biodiversität, nämlich für die genetische Diversität zutrifft. Dieser Frage sind wir genauer nachgegangen und untersuchten die planktonisch lebenden Wasserflohpopulationen (*Daphnia*) in verschiedenen Schweizer Bergseen. Diese Organismen sind für eine derartige Studie besonders interessant, weil sie sich sowohl asexuell durch Parthenogenese (Jungfernzeugung) als auch sexuell vermehren können [1].

Jungfernzeugung und Dauereier

Unter günstigen Umweltbedingungen ist die Parthenogenese die normale Fortpflan-

zungsart der Daphnien, bei der Mutterorganismen genetisch identische Töchter ausbilden (so genannte Klone). Sie haben somit die Möglichkeit, sich innerhalb kürzester Zeit explosionsartig zu vermehren. In alpinen Seen können sie so die relativ kurze Wachstumsperiode sehr effizient nutzen. Werden die Umweltbedingungen jedoch schlechter, z.B. bei niedrigen Temperaturen oder Futtermangel, produzieren die Daphnien Männchen und bilden sexuelle Weibchen aus. Sexuell befruchtete Eier werden im Brutraum von einer resistenten Hülle eingeschlossen, dem so genannten Ehippium, und bei der nächsten Häutung abgeworfen. Die Ehippium können jahrelang abgelagert im Sediment überdauern. Unter günstigen Bedingungen schlüpfen aus diesen Dauereiern wiederum parthenogenetische Weibchen und der Lebenszyklus beginnt von vorne. Sind die Bedingungen das ganze Jahr über gut, werden keine Dauereier ge-

bildet und es folgt eine parthenogenetische Generation der nächsten.

Umwelt, Fortpflanzung und genetische Diversität

In unserem Projekt wollten wir herausfinden, wie sich Umweltbedingungen, Fortpflanzungsart und genetische Diversität in alpinen Seen zueinander verhalten. Zu diesem Zweck untersuchten wir 11 unterschiedlich hoch gelegene Bergseen in den Schweizer Alpen, deren Umweltbedingungen mit zunehmender Höhenlage immer rauer werden. In vier aufeinander folgenden Jahren (1997–2000) wurden die Daphnienpopulationen dieser Seen jeweils im Spätsommer oder Frühherbst beprobt.

Bei unseren Experimenten gingen wir von folgenden Überlegungen aus:

- Alpine Seen sollten einen hohen Anteil sexueller Individuen haben, da Daphnien nur in Form von Dauereiern den kalten, futterarmen Winter überstehen können.
- Bei Daphnien ist die genetische Diversität vor allem vom sexuellen Austausch genetischen Materials abhängig. Wir nahmen daher an, dass Populationen in Seen, in denen sich Daphnien überwiegend sexuell vermehren, eine höhere genetische Diversität haben.
- Da die Umweltbedingungen in alpinen Seen mit zunehmender Höhe immer extremer werden, erwarteten wir ausserdem, dass die genetische Diversität der Daphnienpopulationen mit zunehmender Höhenlage ansteigen und nicht wie die Artendiversität abnehmen würde. Folglich sollten alpine Seen eine höhere genetische Diversität aufweisen als Tieflandseen.

Sexuelle Individuen meist in der Überzahl

Die relativen Anteile asexueller und sexueller Daphnien waren in den untersuchten alpinen Seen sehr unterschiedlich und reichten von 2 bis 90 % (Abb. 1 unten). In 8 der 11 untersuchten Bergseen gab es mehr sexuelle als asexuelle Daphnien. In den beiden am tiefsten gelegenen alpinen Seen, dem

Die genetische Untersuchungsmethode

Die Allozymelektrophorese ist eine bewährte Methode, um die genetische Diversität von Populationen zu untersuchen [2]. Sie beruht auf folgendem Prinzip: Im Genom eines Organismus kann die genetische Information für ein Enzym einmal oder mehrmals vorhanden sein. Liegen mehrere Gene vor, sind die einzelnen Gene im Lauf der Evolution meist durch Mutationen verändert worden. Dies hat zur Folge, dass in den Zellen mehrere Enzyme, so genannte Allozyme, mit leicht veränderten Aminosäuresequenzen gebildet werden, die aber dennoch die gleiche Funktion wie das Ausgangsenzym wahrnehmen. Im einfachsten Fall liegen 2 Allozyme vor, die sich lediglich durch eine Aminosäure von einander unterscheiden. Hat die neue Aminosäure eine andere Ladung, wandern die beiden Allozyme unterschiedlich schnell im elektrischen Feld und können so gelelektrophoretisch aufgetrennt und durch eine anschliessende Reaktion mit dem entsprechenden Substrat nachgewiesen werden. Koppelt man den Substratumsatz mit einer Farbreaktion, kann das Enzym als Bande im Gel direkt sichtbar gemacht werden. Diese Methode zeigt, wie viele verschiedene Enzymvariationen in einer Population vorhanden sind und ist ein Mass für die genetischen Diversität.

uns untersuchten Bergseen fanden wir zwischen 2 und 42 verschiedene Klone (Abb. 1 oben). Im Melchsee und im Lago Cadagno war die klonale Diversität am höchsten. Eine genauere Beschreibung der genetischen Diversität ist möglich, wenn neben der klonalen Diversität auch noch die Häufigkeit der einzelnen Klone einbezogen wird. Denn eine Population mit 10 gleich häufig vorkommenden Klonen ist diverser als eine Population, bei der einer von 10 Klonen dominant ist und 99% aller Individuen ausmacht. Deshalb haben wir für jede der 11 untersuchten Populationen den Simpson-Index ($D_{Sim} = 1 - \sum p_i^2$, p_i = Anteil eines Klons i in der Population) berechnet (Abb. 1 oben). Dieser Index gibt die Wahrscheinlichkeit an, dass zwei zufällig ausgewählte Individuen eine unterschiedlich genetische Struktur haben. Hohe D_{Sim} -Werte (nahe bei 1) deuten darauf hin, dass viele Klone mit etwa gleicher Häufigkeit vorkommen und zeigen eine hohe Diversität an. Niedrige D_{Sim} -Werte (nahe bei 0) besagen, dass ein Klon in der Population dominant ist und lassen auf eine niedrige Diversität schliessen. Hier zeigte sich, dass die Diversität der Daphnienpopulationen in vielen Seen relativ hoch war, jedoch im Oberen Arosasee, Leisee und Riffelsee II sehr niedrig war.

nicht mit der genetischen Diversität, egal ob als klonale Diversität oder als Simpson-Index ausgedrückt. Zudem konnten wir keine Korrelation zwischen der genetischen Diversität der Daphnien und der Höhenlage der untersuchten alpinen Seen feststellen. Wir verglichen unsere Daten mit der genetischen Diversität der Daphnienpopulationen in zwei Tieflandseen, dem Greifensee ($D_{Sim} = 0,96$) und dem Vierwaldstättersee ($D_{Sim} = 0,48$). Dabei zeigte sich, dass die genetische Diversität einiger Bergseen ebenso niedrig sein kann wie im Vierwaldstättersee und dass andere Bergseen eine fast ebenso hohe Diversität aufweisen wie der Greifensee.

Diese Untersuchung [3] war ein erster Schritt, die genetische Diversität einer wichtigen Zooplanktonart in alpinen Seen zu untersuchen und Faktoren zu finden, welche die genetische Diversität beeinflussen. Anscheinend führt jedoch die sexuelle Fortpflanzung bei Daphnien nicht unbedingt zu einer höheren genetischen Diversität. Es ist daher anzunehmen, dass andere Faktoren, wie z.B. das Vorkommen bestimmter Daphnienarten und Daphnienhybriden, einen grösseren Einfluss haben, oder dass nur wenige Klone an diese extremen Umweltbedingungen in alpinen Seen angepasst sind. Ausserdem scheint eine hohe genetische Diversität nicht unbedingt ausschlaggebend zu sein, um das Überleben von Daphnien in alpinen Seen dauerhaft zu sichern. Wahrscheinlich kommen hier weitere Strategien wie Plastizität im Verhalten und im Lebenszyklus ins Spiel, die den Daphnien helfen, die rauen alpinen Umweltbedingungen zu überdauern.



Monika Winder schloss kürzlich ihre Doktorarbeit zum Thema «Zooplanktonökologie in alpinen Seen» in der Abteilung Limnologie ab. Seither arbeitet sie als Postdoktorandin an der Universität Washington, Seattle, USA.



Piet Spaak, Biologe und Leiter der Arbeitsgruppe «Evolutionsökologie» in der Abteilung «Limnologie». Privatdozent für Evolutionsökologie an der ETH Zürich. Forschungsthemen: Genetische Diversität bei Daphnien, alpine Seen und Räuber-Beute-Beziehungen.

- [1] De Meester L. (1996): Local genetic differentiation and adaptation in freshwater zooplankton populations: patterns and processes. *Ecoscience* 3, 385–399.
 [2] Monaghan M. (2002): Habitatfragmentierung und genetische Diversität. *EAWAG news* 54, 28–30.
 [3] Winder M., Monaghan M.T., Spaak P. (2001): Have human impacts changed alpine zooplankton diversity over the past 100 years? *Arctic Antarctic and Alpine Research* 33, 467–475.

Unteren und dem Oberen Arosasee, fanden wir fast ausschliesslich asexuelle Weibchen, wohingegen im höchst gelegenen Riffelsee II nahezu nur sexuelle Individuen vorkommen. Allerdings ist die Verteilung sexueller und asexueller Daphnien in den dazwischen liegenden Seen sehr heterogen, so dass sich kein Muster ablesen lässt. Erstaunlich war, dass im Gegensatz zu Daphnienpopulationen in Tieflandseen, wo die Männchen oft weniger als 1% ausmachen, in den von uns untersuchten Bergseen bis zu 30–40% Männchen vorkamen. Darüber hinaus war der Anteil sexueller Männchen in den alpinen Seen immer höher als der Anteil sexueller Weibchen.

Die genetische Diversität

Um die genetische Diversität in den verschiedenen Daphnienpopulationen zu bestimmen, wurden bis zu 80 einzelne Daphnien pro See mit der Allozymmethode (siehe Kasten) untersucht. Einen ersten Anhaltspunkt gibt die klonale Diversität. Sie beschreibt die Anzahl unterschiedlicher Klone innerhalb einer Population. In den 11 von

Die räumlich genetische Struktur der Daphnien ist komplex

Der hohe Anteil von sexuellen Individuen in alpinen Seen war erstaunlich und ist ein Anzeichen dafür, dass Daphnien in vielen alpinen Seen nur als Dauereier den rauen Winter überstehen können. Allerdings korrelierte der Anteil von sexuellen Individuen

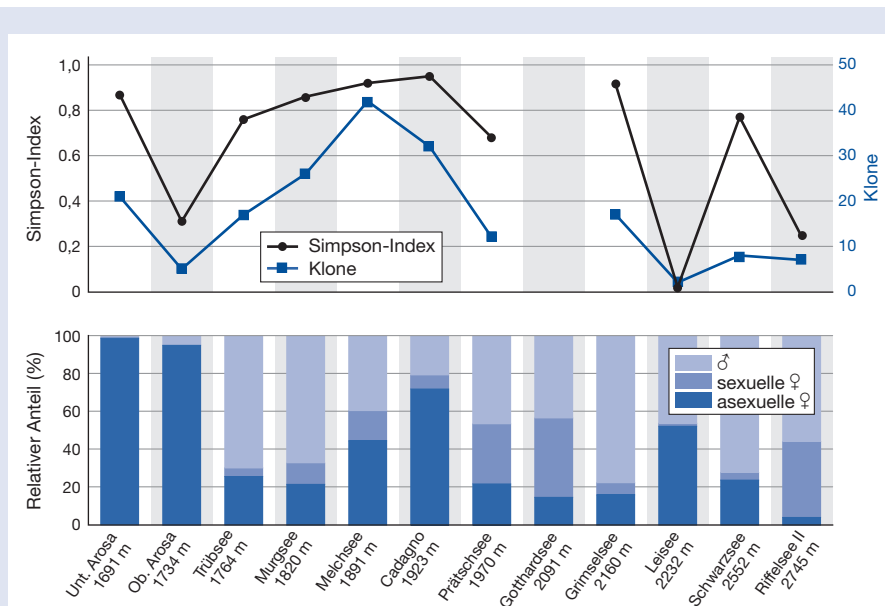


Abb 1: Untersuchung der Daphnienpopulationen in 11 unterschiedlich hoch gelegenen Schweizer Bergseen. Unteres Diagramm: relative Anteile der sexuellen und asexuellen Individuen; oberes Diagramm: genetische Diversität ausgedrückt als Anzahl Klone und durch den Simpson-Index.