

GENETISCHE DIFFERENZIERUNGEN BEI *PHYSA ACUTA* DRAP.

von Lilla ZADORY

1. Populationsgenetisch-ökologischer Informationsgehalt freilebender Populationen

Die zunehmende Belastung der Fließgewässer in urbanen Verdichtungsräumen fordert ökologische Bewertungskriterien, mit deren Hilfe auf der Grundlage biologischer, physikalisch-chemischer und kybernetischer Betrachtungen, systemintern wie -extern, die Belastung und Belastbarkeit erfaßt und ihre Wirksamkeit und Intensität angegeben werden können (NAGEL 1977). Organismen sind offene Systeme, die mit ihrer Umwelt in einem Fließgleichgewicht stehen; Voraussetzung dafür ist der Besitz an Information. Diese Information ist in Form der Gene und deren Erscheinungsformen enthalten. Die Erscheinungsformen der Gene sind die Allele, die für die Ausbildung bestimmter Merkmale verantwortlich sind. Die Gene können auf bestimmte Genorte (Genloci) lokalisiert werden; weist eine Genstruktur mehrere Erscheinungsformen (Allele) auf, so erhöht die Population durch ihren genetischen Input die Gesamtinformation zur Durchführung von Regelprozessen. Je mehr Allele einem Genlocus zugeordnet werden können, umso besser ist ein Organismus in der Lage, die Wirksamkeit einer Störgröße, zum Beispiel in Form einer erhöhten Schadstoffkonzentration, zu minimieren.

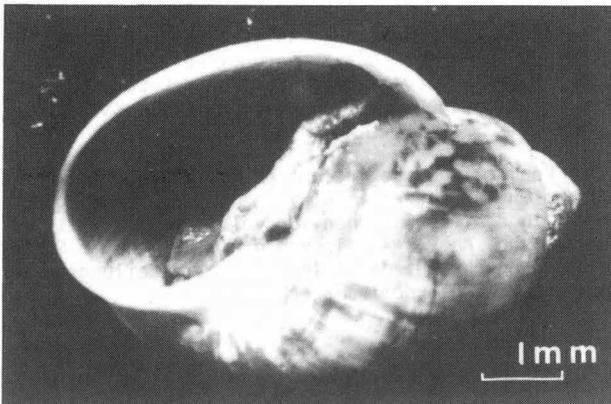


Abb. 1: *Physa acuta* DRAP. (Spitzblasen-Schnecke)

Auf der Ebene einer sowohl populationsökologischen als auch biochemisch-physiologischen Indikation erfolgt die Kontrolle der Reaktion von Organismen auf der Grundlage der Allelstrukturenanalyse, wobei die Redundanz der verschiedenen Alleltypen als eine Art innerer Informationsbasis dem informationstheoretischen Ansatz entsprechend zugrunde gelegt wird. Hierbei sind Anpassungsvorgänge, die das Auftreten neuer Mutanten oder Verschiebungen von Genfrequenzen in Abhängigkeit von Belastungsparametern anzeigen, besonders bedeutsam (MÖLLER 1980, ZADORY & MÖLLER 1981).

In diesem Zusammenhang einer Aufschlüsselung des Informationsgehaltes natürlicher Populationen auf der Ebene populationsgenetischer Differenzierungen wurden die elektrophoretischen Untersuchungen bei der hemerochoren Süßwasserpulmonate *Physa acuta* DRAP. durchgeführt, um im Rahmen einer Genpool-Bestandsaufnahme die genetische Adaptivität verschiedener Populationen an 10 Standorten im Hauptbelastungsabschnitt der mittleren Saar als Antwort auf heterogene Umweltfaktoren zu formulieren.

2. *Physa acuta* DRAP.

Physa acuta DRAP. (1805) (vgl. Abb. 1) gehört als Süßwasserpulmonate innerhalb der Basomatophora zur eigenständigen Familie der Physidae und läßt sich zusammen mit den Familien der Lymnaeidae und Planorbidae und Ancyliidae auf einen phylogenetischen Ursprung zurückführen. Physidae können durch die sinistrale Symmetrie und eine besondere Ausbildung der Radula charakterisiert werden, weiterhin durch die höher entwickelten Reproduktionsorgane und durch die Reduktion des Schlundes.

Das rezente Verbreitungsgebiet dieser Lungenschnecke zeigt, daß die Populationen in β - bis polysaprobien Bedingungen vorkommen und somit im Hauptbelastungsabschnitt der mittleren und unteren Saar. Hierbei sind die biologischen, ökologischen und genetischen Fähigkeiten der einzelnen Populationen für die Dynamik von Arealssystemen relevant. Die absolute Individuenhäufigkeit der einzelnen Standorte zeigt eine außerordentliche Dynamik der Populationsstruktur und die unterschiedlichen Fähigkeiten spezifischer Populationsregulatoren wie r- und K-Strategie, jahres- und tageszeitliche Rhythmik und das interspezifische Verhalten zu anderen Populationen.

3. Allelpolymorphismus ausgewählter Populationen von *Physa acuta* DRAP.

3.1 Die Allelfrequenzen an den Ahp-Loci und ihre geographische Variation

Die elektrophoretische Trennung auf Zelluloseacetat ergab 9 Isoenzymproteinbanden. Diese konnten 4 Loci zugeordnet werden. Hierbei treten der Ahp-A-Locus und der Ahp-D-Locus trimorph, der Ahp-C-Locus dimorph auf; der Ahp-B-Locus weist dagegen 4 verschiedene Allelstrukturen auf (vgl. Abb. 2).

Ahp-A-Locus: Die Populationen befinden sich bei einem relativ ausbalancierten Polymorphismus annähernd im Gleichgewicht. Geringfügige Abweichungen treten in den Populationen von Völklingen auf mit einer maximalen Allelfrequenz des Ahp-A²-Allels von $q = 0,492$ und in Güdingen Ahp-A² $q = 0,423$. Dennoch läßt das Allelfrequenzverteilungsmuster trotz höherer Frequenzen keine Überdominanz erkennen.

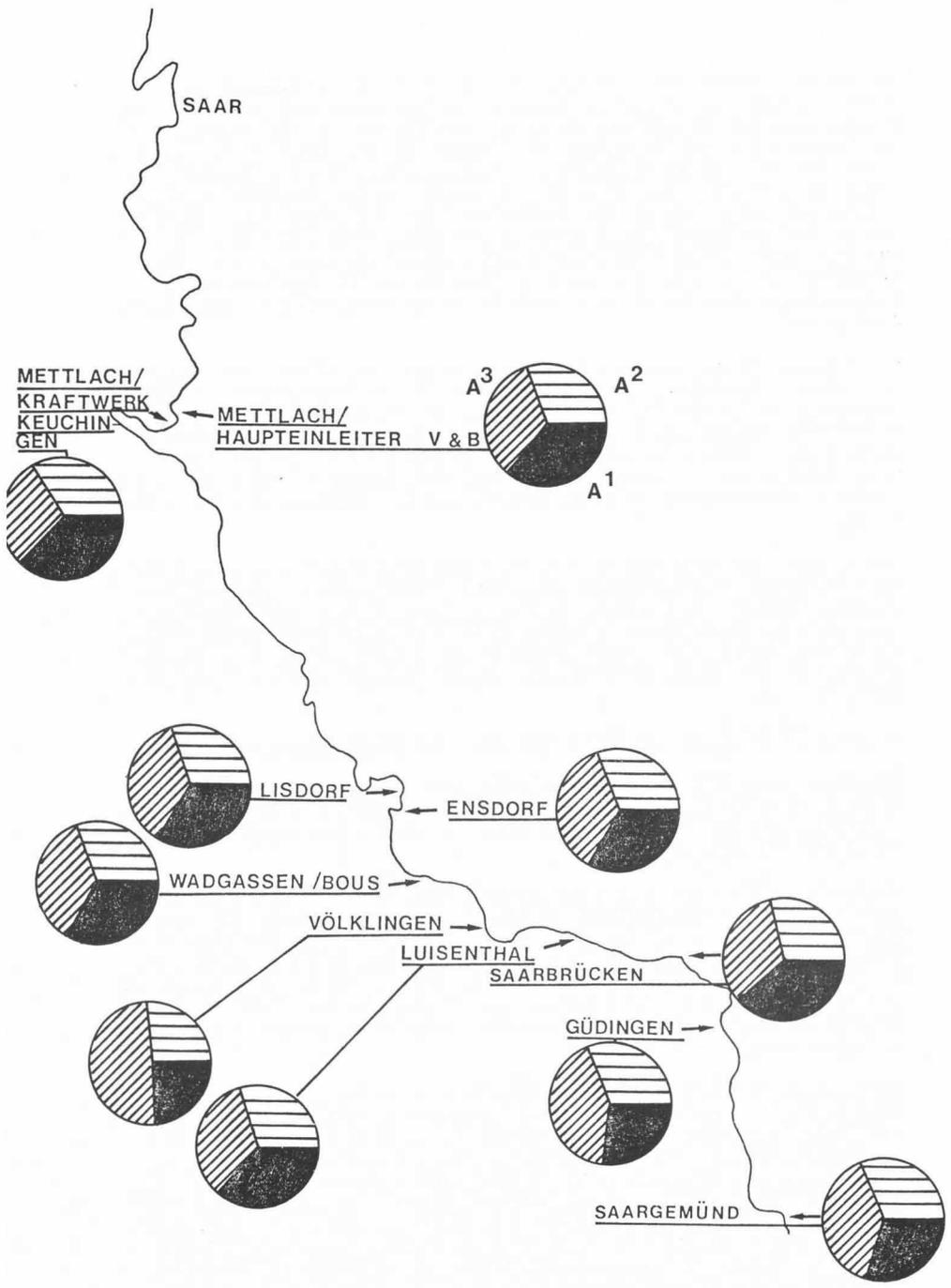


Abb. 2 : Verteilung der Allelfrequenzen des Ahp-A^{1,2,3}-Allels

Ahp-B-Locus: Dieser Genlocus erweist sich in den Verteilungsmustern der Allelstrukturen der einzelnen Populationen als hochgradig polymorph. Die Populationen aus Saargemünd, Güdingen, Saarbrücken und Völklingen sowie aus Mettlach (9 und 10) zeigen ein Maximum für das Ahp-B¹-Allel (42,5 % - 29,3 %); bei den Populationen von Wadgassen/Bous (6) und Ens Dorf (7) liegt das Maximum am Ahp-B³-Allel, in Lisdorf am Ahp-B⁴-Allel; hierbei scheint die Verteilung an den Standorten 6 und 7 ausgeglichen. Insgesamt ist der Differenzierungsgrad zwischen den Populationen in Saargemünd und Güdingen sowie in Völklingen und Wadgassen/Bous als auch an den beiden Standorten in Mettlach sehr niedrig. Hier weisen die Populationen bei gleichmäßigen Strukturen einen hohen Polymorphismusgrad bzw. hohe Heterozygotie auf.

Ahp-C-Locus: Dieser Genlocus liegt dimorph vor: bei allen Populationen erscheinen 2 Isoenzyme; ihr Verhältnis ist in den Populationen an den Standorten Völklingen und Wadgassen/Bous mit identischen Allelfrequenzen vollständig ausbalanciert (PI max.). Saarabwärts nimmt der Polymorphismusgrad ab. Maximale Frequenzen liegen am Ahp-C¹-Allel mit der Tendenz einer Zunahme der PI zwischen Saargemünd und Völklingen, wobei die partielle Differenzierung im Saarabschnitt zwischen Güdingen und Saarbrücken liegt.

Ahp-D-Locus: Das häufigste Allel, das nachgewiesen werden konnte, ist das Ahp-D²-Allel an den Standorten Luisenthal, Völklingen, Wadgassen/Bous, Lisdorf, Ens Dorf und Mettlach. Ausnahmen sind Güdingen und Saargemünd; hier tritt am Ahp-D-Locus Dimorphismus bei maximaler Heterozygotie auf. Das zweite Maximum des Ahp-D²-Allels liegt in Luisenthal bei $q = 0,470$. Synchron zu den Maxima verlaufen die Minima mit $q(\text{Ahp-D}^3) = 0,221$ in Güdingen.

3.2 Verteilungsmuster der Allelfrequenzen der Carboxylesterasen

Bei *Phylla acuta* konnten 7 Isoenzymbanden mit α -naphthylacetatspezifischer Esterasen-Aktivität aufgetrennt werden. Diese wurden dem Est-A-Locus mit 4 Allelen, dem Est-B-Locus mit ebenfalls 4 Allelen und dem Est-C-Locus mit 3 Allelen zugeordnet.

Est-A-Locus: Bei einer tetramorphen Ausbildung dieses Genlocus zeigt sich eine Verschiebung der Dominanzverhältnisse einzelner Allele. Die maximale Allelfrequenz des Est-A¹-Allels in Saargemünd verschiebt sich über eine Kodominanz zwischen den Est-A¹- und Est-A²-Allelen zu einem Maximum von $q = 3,54$ des Est-A²-Allels in Saarbrücken. Diese Tendenz liegt verstärkt in Wadgassen/Bous bei einer Dominanz von 36,8 % des Est-A⁴-Allels vor. Die Populationen in Ens Dorf und Lisdorf weisen einen relativ ausbalancierten Zustand auf.

Est-B-Locus: Mit Ausnahme des Est-B²-Allels tritt in den Populationen kein Allel unter 11 % auf; in Saargemünd, Luisenthal, Völklingen und Lisdorf zeigen die Allelfrequenzen Dominanzgrade geringfügig über 30 % (31,5 % des Est-B²-Allels). Somit läßt sich an diesem Genlocus, ebenso wie am Ahp-A-Locus, ein ausbalancierter Gleichgewichtszustand feststellen. Am Standort Güdingen erweisen sich die Populationen als weniger polymorph; es liegt Dominanz des Est-B³-Allels von 52,4% vor; dies gilt besonders für Saarbrücken mit 73,4 %, wobei das Est-B²-Allel nicht nachgewiesen werden konnte. An den Standorten bei Mettlach zeigt sich eine leichte Verschiebung der Dominanzverhältnisse in Richtung auf das Est-B⁴-Allel (vgl. Abb. 3).

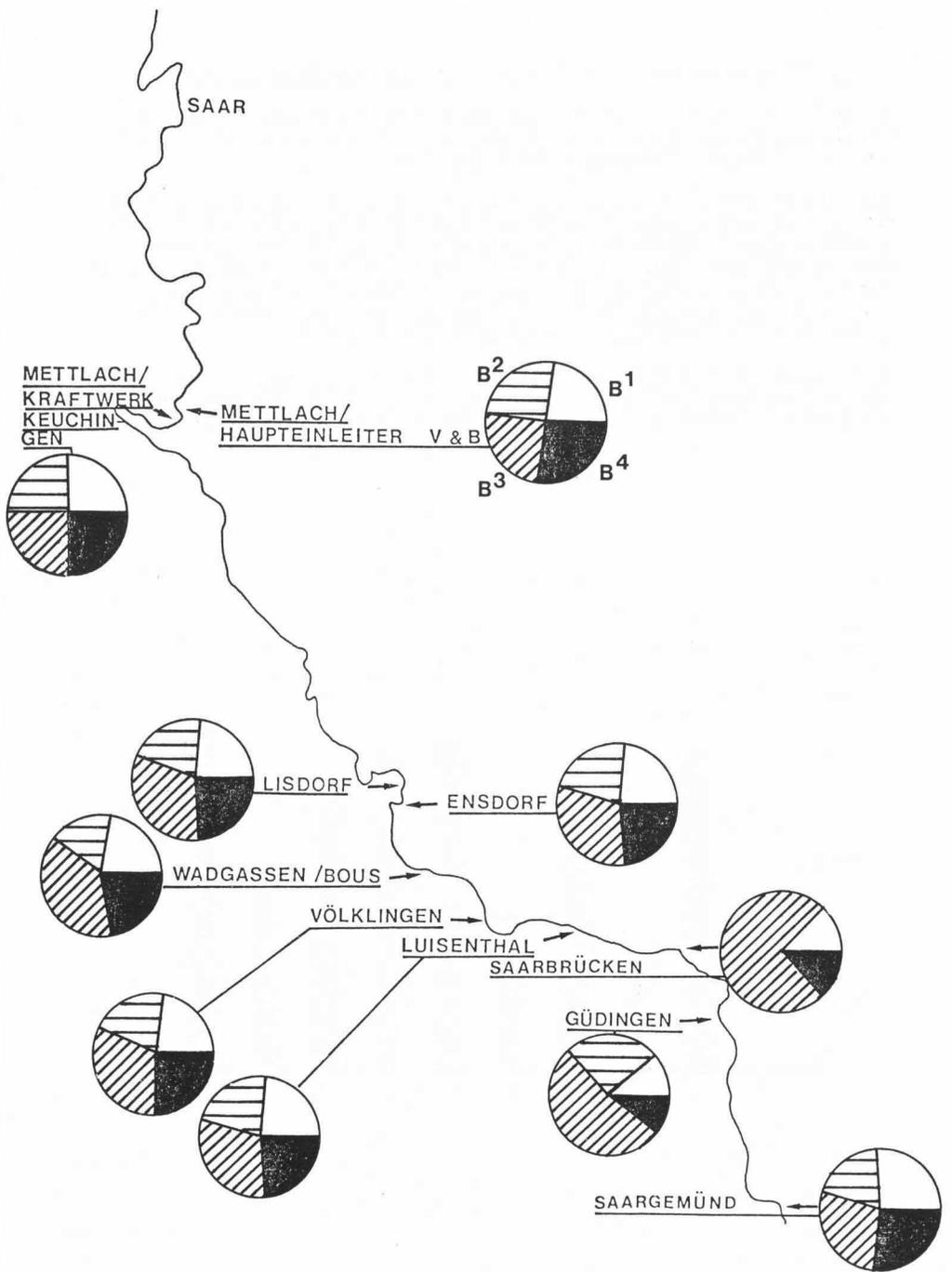


Abb. 3: Verteilung der Allelfrequenzen des Est-B^{1,2,3,4}-Allels

3.3 Allelfrequenzen und Verteilung der sauren Phosphatase-Aktivität

Auf Zelluloseazetat konnten in *Physsa acuta* 4 Isoenzymbanden der sauren Phosphatase nachgewiesen werden. Diese wurden in einem trimorphen Psh-A- und einem dimorphen Psh-B-Locus zusammengefaßt.

Psh-A-Locus: Die Allelfrequenzverteilung des trimorphen Psh-A-Locus zeigt über die 10 Saarstandorte ein relativ ausbalanciertes Bild. Maximale Frequenzen treten am Psh-A³-Allel in Luisenthal (= 46,8 %) auf. In Saargebiet und Güdingen konnte eine Verschiebung in Richtung auf das Psh-A³-Allel hin nachgewiesen werden; im Hauptbelastungsabschnitt von Luisenthal saarabwärts erweist sich das Psh-A¹-Allel als dominant. Die Psh-A²-Allele weisen an allen Standorten die niedrigsten Frequenzen auf.

Psh-B-Locus: An diesem dimorphen Genlocus dominiert in graduell unterschiedlichem Ausmaß von 52,2 % (Mettlach 1) bis 67,8 % (Güdingen) das Psh-B¹-Allel; korreliert verlaufen die Psh-B²-Allelfrequenzen (vgl. Abb. 4).

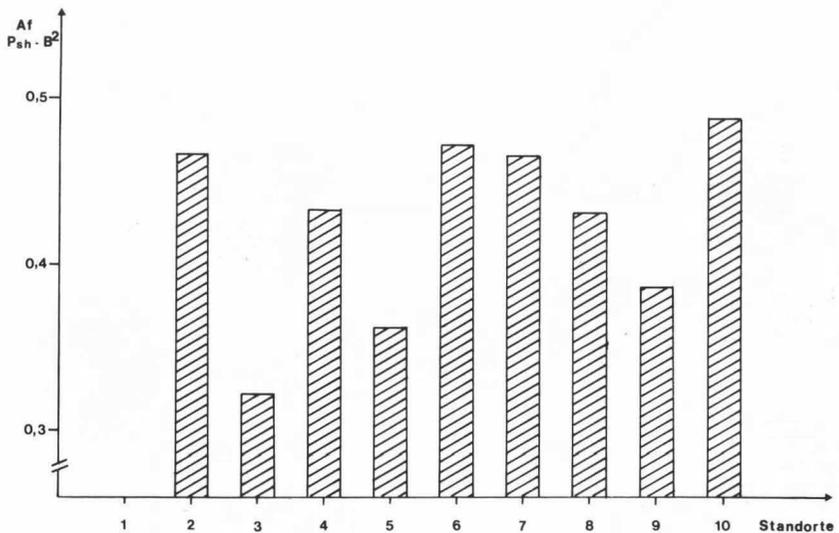


Abb. 4: Klinaler Variation der Allelfrequenzen am Psh-B-Locus

Zur Phosphatase-Aktivität von *Physa acuta* (Substrat p-Nitrophenylphosphat, pH von 4,8 und pH von 10,5) liegen Untersuchungen in verschiedenen Entwicklungsstadien vor (D'ANCONA, LUNETTA & MINGANTI 1964). Die saure Phosphatase-Aktivität bleibt bis zum Stadium der Oviposition auf einem konstanten Level, obwohl kleinere, statistisch signifikante Differenzierungen auftreten können. Die Aktivität steigt bis ins späte Trophochor-Stadium an, bis am 5. Tag das Anfangsniveau wieder erreicht wird. Eine markante Zunahme erfolgt bis zum Schlüpfstadium (7-fach).

Während der gesamten embryonalen Entwicklungsphase läßt sich die saure Phosphatase-Aktivität nachweisen (MORRILL 1961; NORRIS & MORRILL 1964). Die alkalischen Phosphatasen zeigen dagegen eine niedrige Aktivität, die später einsetzt.

Die Bedeutung multipler Formen von Phosphatasen in Mollusken, ihre Funktion (als Lysosome) und ihre unterschiedliche Aktivität sind noch nicht geklärt. Das Auftreten von alkalischen Phosphatasen in einem späteren Entwicklungsstadium, in dem bereits Organe des adulten Organismus erkennbar sind, läßt vermuten, daß dieses Enzym mit spezifischen Organfunktionen - Exkretion, Absorption, Calcifikation - in Verbindung gebracht werden muß und nicht mit ihrer Differenzierung.

Die Hypothese von einer enzymatischen Spaltung bei *Physa acuta* wird unterstützt durch die Verteilungsmuster der Naphtylamidase-Aktivität in isolierten Blastomeren (D'AMELIO et al. 1973).

4. Geographische Variation der Heterozygotie

Die geographische Variation der Heterozygoten-Anteile in ausgewählten Populationen von *Physa acuta* zeigt die höchsten Heterozygotiegrade am Ahp-A-Locus, am Ahp-C-Locus sowie am Est-A-Locus in den Populationen von Wadgassen/Bous, Ensdorf und Lisdorf ($H = 24,0$). Generell erfolgt eine Zunahme der Heterozygoten-Anteile in Richtung des mittleren Saarabschnitts (vgl. Abb. 5). Die maximalen H-Grade können mit der physikalisch-chemischen Belastung dieser Standorte (Güteklasse III/IV) in Verbindung stehen. Saarabwärts zeigen sich in Mettlach am Haupteinleiter von V. & B. ebenso Heterozygotie-Werte mit steigender Tendenz (am Est-B-Locus, Psh-B-Locus).

5. Variation des genetischen Polymorphismus

Die höchsten P-Indices weisen die Populationen in Saargemünd ($PI = 2,035$) und Mettlach/Kraftwerk ($PI = 2,063$) auf (vgl. Tab. 1). Vor dem Hauptbelastungsabschnitt treten die Minima der Polymorphismen-Variationen $PI = 1,733$ (Saarbrücken) und $PI = 1,728$ (Güdingen) auf. Im Hauptbelastungsabschnitt weist die Population einen relativ ausgeglichenen Polymorphismus auf, welcher artspezifisch zu sein scheint, wobei die Frage nach der Adaptationsfähigkeit der verschiedenen Isoenzymssysteme offen bleibt (vgl. Abb. 6).

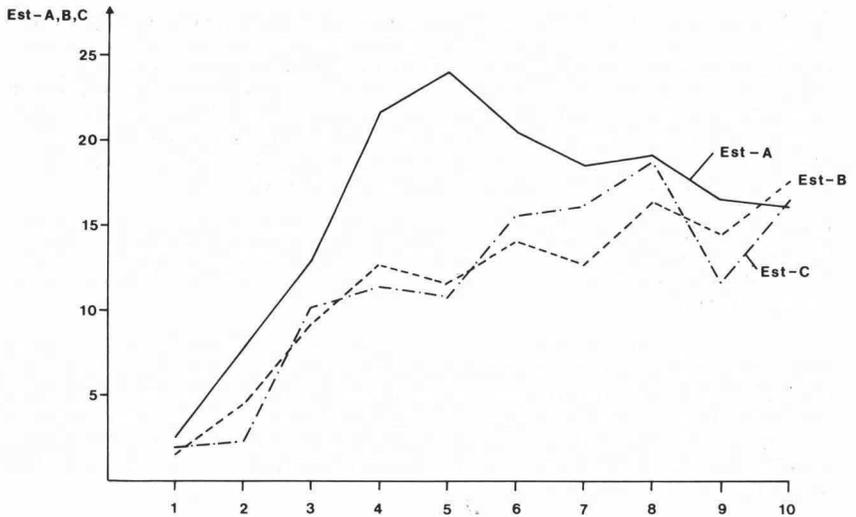


Abb. 5: Geographische Variation der Heterozygotie-Grade

Genlocus	Standorte									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Ahp-A	1,554	1,962	1,985	1,992	1,886	1,995	1,997	2,004	1,982	1,991
Ahp-B	2,899	2,876	2,811	2,945	2,701	2,944	2,943	2,921	2,472	2,981
Ahp-C	0,888	0,892	0,999	0,995	0,999	1,00	0,999	0,999	0,995	0,995
Ahp-D	1,500	1,575	1,985	1,916	1,953	1,984	2,003	1,910	1,986	2,079
PI _{Ahp}	1,710	1,433	1,945	1,962	1,885	1,980	1,985	1,959	1,859	2,012
Est-A	2,673	2,860	2,934	2,779	3,001	2,898	2,993	2,998	2,985	2,883
Est-B	2,983	2,544	1,276	2,984	2,979	2,908	2,982	2,978	3,856	3,142
Est-C	1,442	1,323	1,342	1,280	1,310	1,327	1,370	1,361	1,358	1,392
PI _{Est}	2,366	2,242	1,851	2,347	2,430	2,378	2,448	2,446	2,736	2,472
Psh-A	2,030	2,023	1,936	1,972	1,952	1,941	1,957	1,947	1,937	1,959
Psh-B	-	0,996	0,872	0,983	0,924	0,997	0,995	0,981	0,998	0,996
PI _{Psh}	2,030	1,509	1,404	1,478	1,438	1,469	1,476	1,464	1,468	1,478
PI	2,035	1,728	1,733	1,929	1,918	1,942	1,969	1,956	2,063	2,009

Tab. 1: Geographische Variation der Polymorphismus-Indices PI an den Saarstandorten

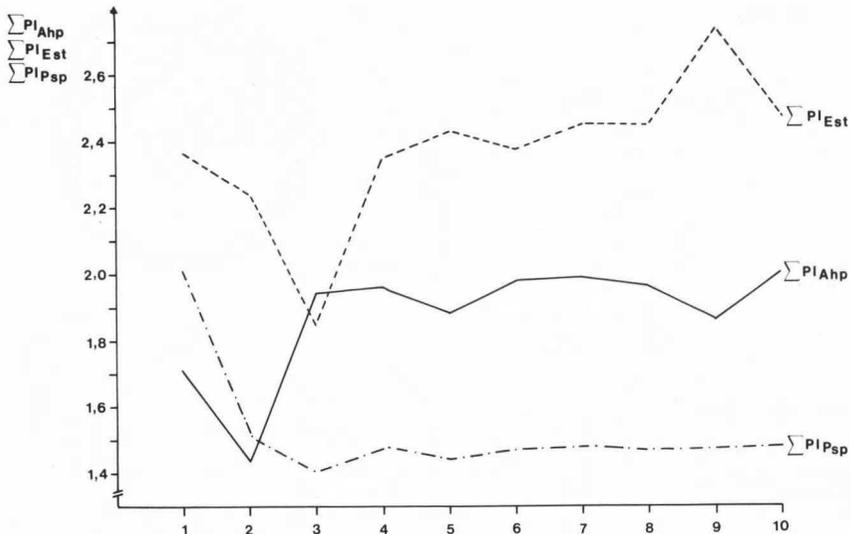


Abb. 6: Geographische Variation der Polymorphismus-Indices (PI)

Erklärung der Fachausdrücke und der Abkürzungen

Allel: der Zustand eines Gens, in dem es eine bestimmte Ausprägung eines Merkmals bewirkt; quant. Angabe: Allelfrequenz (q)

Blastomeren: Furchungszellen; die bei der Furchung aus der Eizelle (Mutterzelle) hervorgehenden Zellen (Tochterzellen)

Esterasen: Enzyme, die die Spaltung von Estern in Fettsäuren und Alkohol unter Hydrolyse bewirken

Genlocus: der Ort im Zellkern, an dem die Gene und ihre Anordnung lokalisiert werden können

Genotyp: genetische Konstitution eines Organismus

Heterozygotie: Verschiedenartigkeit zweier homologer Allele im Genom eines Diploenten; quant. Angabe: Heterozygotiegrad (H)

Lysosom: kugelförmige Cytoplasmabestandteile von ca. 0,4 μm Durchmesser, die hydrolytische Fermente enthalten; im Gegensatz zu den Mitochondrien haben sie nur eine Hüllmembran

Phänotyp: im Gegensatz zum Genotyp das äußere Erscheinungsbild einer genetischen Konstitution

Phosphatasen: Enzyme, die zur Gruppe der Hydrolasen gehören; sie spalten aus Phosphorsäureester oder Polyphosphat Phosphorsäurereste ab

Polymorphismus, genetischer: das gleichzeitige Vorkommen mehrerer genetisch unterschiedlicher, diskontinuierlicher Phänotypen innerhalb einer Population, wobei sich die Allelfrequenzen innerhalb festgelegter Grenzwerte befinden müssen und somit nicht als Ergebnis von Mutation interpretiert werden können; quant. Angabe: PI

Anhang

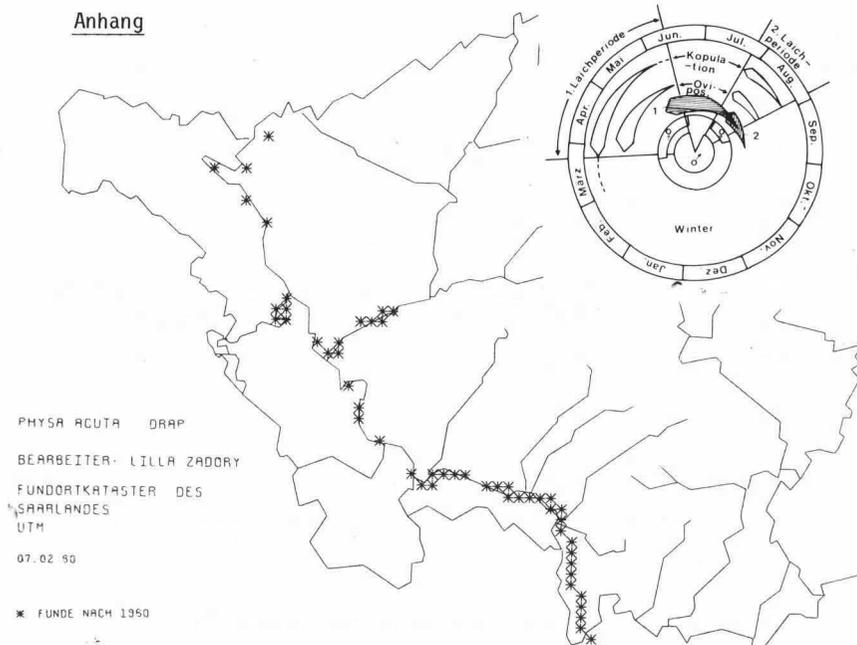


Abb. 7: Jahreszeitlicher Populationszyklus von *Physa acuta* DRAP.

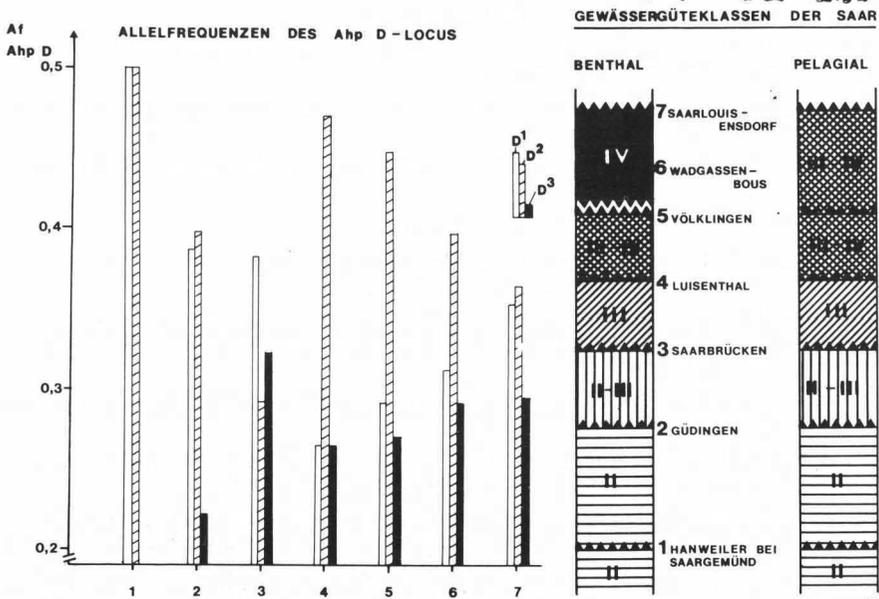


Abb. 8: Verteilung der Allelfrequenzen am Ahp-D-Locus an unterschiedlich belasteten Standorten

Literatur

- ARNDT, U. (1979): Bioindikatoren zur Beurteilung von Schadstoffbelastungen der Umwelt (unveröffentlicht).
- AYALA, F. (1977): Protein evolution. Lecture Notes in Biomathematics: 177-205.
- BRYANT, E.H. (1974): On the adaptive significance of enzyme polymorphisms in relation to environmental variability. *Am. Nat.* 108: 1-19.
- DOBZHANSKY, T., AYALA, F., STEBBINS, G.L., VALENTINE, J.W. (1977): Evolution. San Francisco.
- FRETTER, V. and PEAKE, J. (1975): Pulmonates. Vol. 1 und 2.
- ISTOCK, C.A. (1970): Natural selection in ecologically and genetically defined populations. *Behavioral Science* 15: 101-115.
- MARGALEF, R. (1968): Perspectives in Ecological Theory. Univ. of Chicago Press.
- MEISCH, H.U., REINLE, W., BIELIG, H.J. (1978): Schwermetalle in den Sedimenten der Saar. *Deutsche Gewässerkundl. Mitteilungen* 22, Heft 1: 2-8.
- MÜLLER, P. (1977): Biogeographie und Raumbewertung. *Wiss. Buchges. Darmstadt.*
- MÜLLER, P. (1978): Beiträge zur Gewässergüte der Saar und ihrer Nebenflüsse im Jahre 1977 (unveröffentlichtes Gutachten).
- MÜLLER, P. (1980 a): Biogeographie. Ulmer Verlag Stuttgart.
- MÜLLER, P. (1980 b): Ökologischer Zustand der Saar vor ihrer Kanalisierung im Jahre 1978/79. Forschungsbericht Wasser 80-102 04041.
- MÜLLER, P. (1980 c): Ökologischer Zustand der Saar vor ihrer "Kanalisierung". In: *Abh. Arb. Gem. tier- u. pfl.geogr. Heimatforsch. Saarl.* 10: 1-177.
- MÜLLER, P., NAGEL, P. (1978): Ökologische Bewertung der Saar im Verdichtungsraum von Saarbrücken.
- NAGEL, P. (1977): Speziesdiversität und Raumbewertung. 41. Dtsch. Geographentag Mainz: 486-497.
- NEI, M. (1975): Molecular Population genetics and Evolution. North. Holl. Publ., Amsterdam.
- REINBOLD, K.A., KAPOOR, J.P., et al. (1971): Comparative uptake and biodegradability of DDT and Methoxychlor by aquatic organisms. *Bull. Nat. Hist. Sur.* 30: 405-415.
- ROUGHGARDEN, J. (1977): Patchiness in the spatial distribution of a population caused by stochastic functions in resources. *Oikos*: 29: 52-59.
- ROUGHGARDEN, J. (1979): Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology. Macmillan Publ., New York.
- SCHÄFER, A. (1978): Organismus-Exposition und Wasserqualität. 41. Dtsch. Geographentag Mainz: 537-547.
- SELANDER, R.K., KAUFMAN, D.W. (1973): Genetics variability and strategies of adaption in animals. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 70: 1875-1877.
- SPEHAR, R.L., ANDERSON, R.L., FIANDT, J.T. (1978): Toxicity and Bio-Accumulation of Cadmium and Lead in Aquatic Invertebrates. *Environ. Pollut.* 15 (3): 195-208.
- STERN, K., TIGERSTEDT, P. (1974): Ökologische Genetik. Fischer Verl. Stuttgart.
- ZADORY, L., MÜLLER, P. (1981): Potential Use of Freshwater Molluscs for Monitoring River Pollution. *Geojournal* Vol. 5.5.

Anschrift der Verfasserin:
Dipl. Geogr. Lilla ZADORY
Lehrstuhl für Biogeographie