Zeitschrift: Farnblätter : Organ der Schweizerischen Vereinigung der Farnfreunde

Herausgeber: Schweizerische Vereinigung der Farnfreunde

Band: - (1995)

Heft: 26-27

Artikel: Elektrophoretische Untersuchungen über Enzympolymorphismen bei arktischen und alpinen Farnarten

Autor: Gartmann, Felix

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-1002137

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 11.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Farnblätter 26/27: 78 - 88 *(1995)*

Elektrophoretische Untersuchungen über Enzympolymorphismen bei arktischen und alpinen Farnarten

Felix Gartmann
Künzlistr. 23, CH - 8057 Zürich

Summary

Electrophoretical examination of enzyme phenotypes of the fern species *Cystopteris fragilis* and *Woodsia ilvensis* shows greater intraspecific variability in *C. fragilis* than in *W. ilvensis* which is probably due to the more limited distribution of the latter species at least in the Alps.

Zusammenfassung

Elektrophoretische Untersuchungen an Enzymphänotypen der beiden Farnarten *Cystopteris fragilis* (Zerbrechlicher Blasenfarn) und *Woodsia ilvensis* (Südlicher Wimperfarn) zeigen, dass *C. fragilis* grössere innerartliche Unterschiede aufweist als *W. ilvensis*, was mit der kleinräumigeren Verbreitung des Wimperfarns, zumindestens in Alpenraum, erklärt werden kann.

Einleitung

Individuen einer Art haben untereinander grosse morphologische und anatomische Ähnlichkeiten. So wird es einem Laien zwar keine Mühe machen, z.B. einen Tiger als solchen zu erkennen, aber es ist keineswegs so, dass jeder Tiger exakt seinem Artgenossen gleicht. Es können grosse innerartliche Unterschiede auftreten, wie ein Blick auf eine beliebige Gruppe von Menschen verdeutlicht. Selbstverständlich treten solche Unterschiede innerhalb einer Art auch bei Farnen auf. So können bei Farnarten mit einem grossen Verbreitungsgebiet umweltbedingte Rassen auftreten, die als Anpassungen an das jeweilige Lokalklima gedeutet werden können. Nicht nur augenfällige Merkmale wie Fiedergrösse,

Rhizomlänge oder Grad der Behaarung können zum Studium solcher Phänomene herangezogen werden, sondern auch Unterschiede im Bau von Enzymen (= Eiweisse, die Stoffwechselvorgänge in Lebewesen bescheunigen). Die Variabilität solcher Proteine kann z.B. mit Hilfe der Elektrophorese sichtbar gemacht werden. Dabei werden Extrakte auf ein Gel aufgetragen. Durch Anlegen eines elektrischen Feldes werden die Eiweisse aufgrund ihrer unterschiedlichen Ladungen und Grösse verschieden schnell durch das Gel wandern, und lassen sich dadurch auftrennen. Anschliessend werden die Enzyme durch Nachweisreagenzien (enzymspezifische Substrate gekoppelt mit Farbreaktionen) in Form von Bändern sichtbar gemacht. Unterschiedliche Ausbildungen des gleichen Enzyms (Enzympolymorphismen) bilden dabei verschiedenartige Muster.

Der Einsatz von elektrophoretischen Methoden in der Pteridologie wurde methodisch ausführlich in SOLTIS et al. (1983) vorgestellt. Die Autoren konnten mit Hilfe der Stärke-Gelelektrophorese Enzympolymorphismen bei Farnen analysieren und damit zu Aussagen über die Populationsgenetik der untersuchten Arten gelangen (siehe auch GASTONY 1988, KIRKPATRICK 1990, SOLTIS, SOLTIS & WOLF 1990). SCHNELLER & SCHEFFRAHN (1989) von der Universität Zürich haben als alternative Methode die Agarose-Gelelektrophorese verwendet. Die Vorteile dieses Verfahrens liegen in der kurzen Laufzeit von anderthalb bis zwei Stunden und in der guten Auflösung der Bänder. In der vorliegenden Arbeit wird versucht, mit Hilfe dieser Methode Aussagen über den innerartlichen Verwandtschaftsgrad von arktischen und hochalpinen Farnpopulationen zu machen. Damit lassen sich Schlüsse auf die Besiedelungsgeschichte von Farnen in der Arktis und den Alpen ziehen.

Material und Methoden

Folgende Farnarten wurden untersucht: *Cystopteris fragilis* (L.) BERNH. (Zerbrechlicher Blasenfarn), *Cystopteris dickieana* R.SIM (Dickies Blasenfarn), sowie *Woodsia ilvensis* (L.) R.BR.(Südlicher Wimperfarn), wobei bei *C. fragilis* und *W. ilvensis* jeweils arktische und alpine, bei *C. dickieana* mangels alpinem Vorkommen nur ein arktischer Standort (Spitzbergen) untersucht werden konnte. Von *C. fragilis* aus dem Diavolezza-Gebiet, Oberengadin, (CD 1 - 3) stammen zwei Proben aus einer Population mit etwa 15 fertilen, 10 - 15 cm langen Wedeln, die in einer Felsritze auf einer Länge von etwa 25 cm wachsen (CD 1+2).Die Probe CD 3 stammt aus einer kleineren, fünf fertile Wedel umfassenden Population, die etwa 250 m nordöstlich der ersten Gruppe

und 200 m tiefer gelegen ist. Diese ebenfalls in einer Felsritze wachsenden Pflanzen haben einen Abstand von kaum 5 cm vom ersten bis zum letzten Blatt. Beide Populationen sind ostnordöstlich exponiert und wachsen in einem Gebiet ohne Pflanzenbewuchs auf Dolomit. Der Standort der *W. ilvensis*-Populationen liegt auf 1597 m ü.M. am Südwesthang des Piz Sursassa im Unterengadin zwischen Zernez und Ramosch am Steilabhang der vom Inn gebildeten Klus (Koordinaten 802625 / 177375) in einem lichten Kiefern-Arven-Wald. Das Muttergestein ist Amphibolit, der Boden in den Felsritzen ein Silikatrohboden mit Humus. Durch den Schattenwurf der Bäume bedingt, ist der Standort eher feucht und lichtarm. Die Begleitvegetation besteht vor allem aus *Asplenium septentrionale, Polypodium vulgare, Saxifraga halleri, Poa glauca, Primula hirsuta* und *Erigeron gaudinii.*

Die Proben von *W. ilvensis* (WZ 1 - 6) stammen aus zwei Populationen mit je ca. 15 Wedeln, die nur etwa 50 cm voneinander entfernt in Felsritzen mit südwestlicher Exposition wachsen (WZ 1 - 4 bzw. WZ 5 + 6). Die Wedel erreichen eine Länge von gegen 8 cm und sind am Standort anfangs August fertil.

Die arktischen Pflanzen von *W. ilvensis* und *C. fragilis* stammen aus der Region von Ammassalik, einer kleinen Stadt auf einer Insel vor der Ostküste Grönlands. Bedingt durch die kalte, vom Norden her kommende Meeresströmung sind die klimatischen Bedingungen dort härter als an der Westküste. Deshalb leben von den 50'000 Einwohner Grönlands nur etwa 4'000 im Gebiet von Ammassalik.

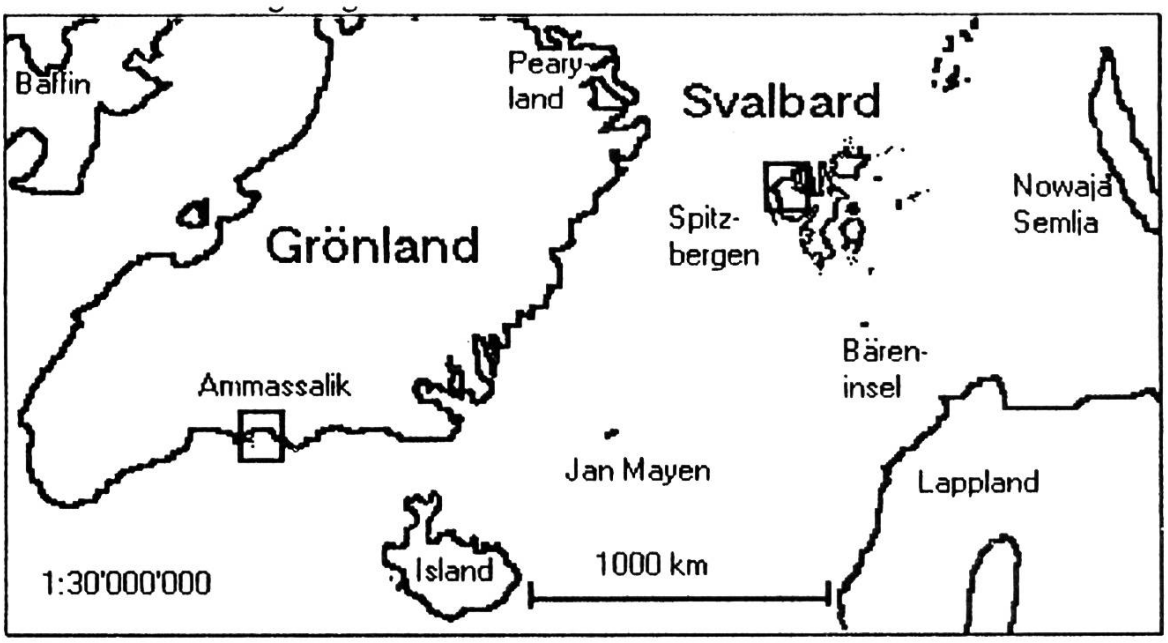

Abb. 1: Fundorte in der Arktis.

Der Standort der *C. fragilis*- und *W. ilvensis*-Populationen liegt westlich der Siedlung in einem flachen, weiten Tal: Blomsterdalen, Blumental. Wie der Name andeutet, handelt es sich hier um eine für ostgrönländische Verhältnisse sehr üppige Vegetation, reich an *Vaccinium microphyllum, Empetrum hermaphroditum, Salix callicarpa, Polygonum viviparum* und *Carex bigelowii*. Die Farne wachsen in Ritzen an einem südexponiertem Felshang aus einem Anorthosit-Granulit-Komplex mit Quarz, Biotit, Feldspäte und Pyroxen (DANIELS 1982) auf 60 m ü.M. Der pH-Wert im Wurzelbereich beträgt ungefähr 5, gemessen mit einem HELLIGE-pH-Meter. Die grönländischen *C. fragilis*-Proben (CG 1 - 4) stammen aus zwei Populationen. CG 1 wurde einer etwa 20 Wedel umfassenden Kolonie entnommen. Die Blattlänge beträgt 20 - 30 cm, die Pflanzen wachsen an der Basis einer südwestlich exponierten Felswand auf 90 m ü.M. auf einer Länge von einem halben Meter. Die ganze Population fällt durch ihren robusten Habitus auf. Die andere untersuchte Population (CG 2 - 4) ist kleiner - ca. 10 Wedel - und wächst an der Kuppe eines Felsblockes in einer mit Lockermaterial gefüllten Spalte, wo sich die Population über etwa 25 cm hinzieht. Die Proben von *W. ilvensis* (WG 1 - 3) stammen von zwei je etwa 15 Wedel umfassenden Populationen, die an der Basis einer südwestlich exponierten Felswand im Abstand von etwa 3 m stehen (WG 1, bzw. WG 2 + 3). Die Populationen wachsen auf einer Höhe von ca. 80 m ü.M. und haben eine seitliche Ausdehnung von je 15 cm.

Die *C. dickieana*-Population aus Spitzbergen (CS) besteht aus einer unscheinbaren Pflanze mit wenigen und sehr kleinen Blättern, die sich Ende Juli eben erst entrollt haben. Der Fundort liegt in einem Sander wenige Meter über dem Meer mit horizontaler Exposition in der Nähe der Jontunquellen, die warmes Wasser führen. Das Exemplar wächst dort zwischen Steinen in der Nähe der Quellen. In diesem Gebiet wurden keine anderen Farnpflanzen gefunden. Nach RONNING (1979) kommt auf Spitzbergen von den Blasenfarnen nur *C. dickieana* vor. Zur Erkennung von Proteinmustern wurden 500 mg Prothallien in einem Acrylglasmörser zerstossen und mit 2 ml Probenpuffer aufgenommen. Pro Probe wurden 5 Mikroliter des gewonnenen Extrakts auf ein Agarose-Gel aufgetragen und während 120 Minuten bei einer Spannung von 460 Volt und einer Stromstärke von 55 mA getrennt (gilt für Puffersystem Nr. 5, SOLTIS et al. 1983). Um Überhitzungen zu vermeiden, wurde das Gel auf 5 °C gekühlt. Für Rezepte für Gel und Puffer und Details der Methode siehe SCHNELLER & SCHEFFRAHN (1989). Nach Ablauf der Trennung wurde das Gel mit einem zweiten Gel überdeckt (Overlay-Gel), das nebst einem enzymspezifischen Substrat ein an die entsprechende Umsetzung

gekoppeltes Farbstoffsystem enthält, das die enzymspezifische Reaktion sichtbar macht.

Folgende Enzyme wurden untersucht:

- Phosphoglucomutase (PGM)
- Phosphoglucoisomerase (PGI)
- Leucin-Aminopeptidase (LAP)
- Malat-Dehydrogenase (MDH)
- Shikimat-Dehydrogenase (SkDH)
- 6-Phosphogluconatdehydrogenase (6-PGD)

Enzymphänotypen

Die Analyse der Enzymbänder ergibt deutliche zwischenartliche Unterschiede. Das PGI-Band bei 1 cm existiert nur für die *Cystopteris*-Arten, andererseits zeigt nur *Woodsia ilvensis* bei 7,2 cm ein MDH-Band. Interessanter sind jedoch die intraspezifischen Differenzen. Die *Cystopteris fragilis*-Proben aus dem Diavolezza-Gebiet haben bei 6,0 cm ein PGM-Band, das bei den grönländischen Individuen durch ein Band bei 5,3 cm ersetzt ist. Auffällig ist die Erscheinung, dass das MDH-Band der Diavolezza-Vertreter (4,8 cm) bei den Ammassalik-Pflanzen durch zwei Bänder bei 5,0 und 4,0 cm vertreten ist. Die grönländischen *Woodsia*-Pflanzen sind bei den hier untersuchten Systemen sehr uniform, die Pflanzen aus dem Unterengadin zeigen innerhalb der Population geringe Unterschiede. *Cystopteris fragilis* ist auf dem Niveau der Enzyme variabler als *Woodsia*, sowohl in den alpinen als auch an den arktischen Fundorten. *Cystopteris dickieana* zeigt wenig Abweichung vom Enzymmuster von *C. fragilis*. Die einzige Exklusivität liegt im 1,7 cm MDH-Band von *C. dickieana*, das bei der Nachbarart bei 5,0 cm liegt.

Als Mass für die Ähnlichkeit der verschiedenen Populationen wurde für *Cystopteris fragilis* und *Woodsia ilvensis* die Anzahl gleichartiger Bänder für arktische und alpine Pflanzen bestimmt.

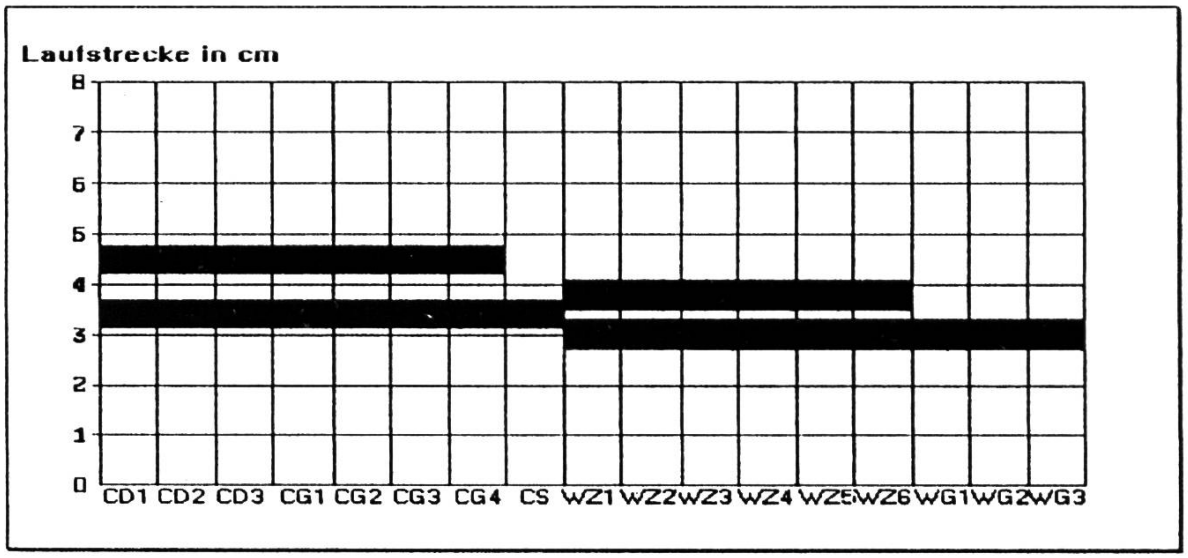

Abb. 2: Enzymbänder Leucin-Aminopeptidase (LAP).

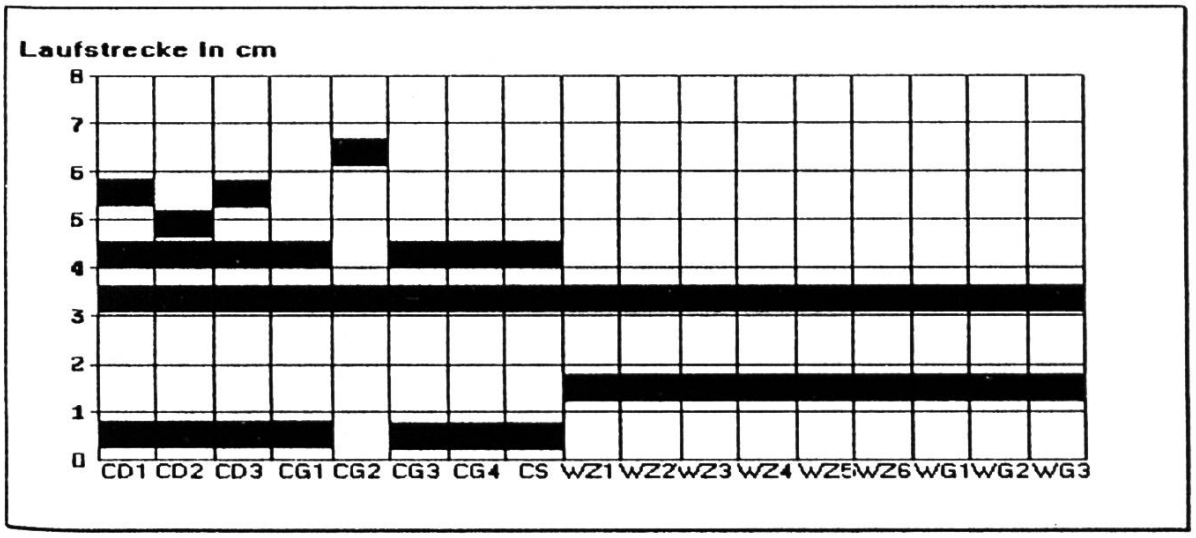

Abb. 3: Enzymbänder 6-Phosphogluconatdehydrogenase (6-PGD).

CD 1 - 3 sind Proben von *Cystopteris fragilis* aus dem Diavolezzagebiet, CG 1 - 4 sind *Cystopteris fragilis*-Proben aus Ammassalik; CS ist *Cystopteris dickieana* aus den Jontunquellen auf Spitzbergen; WZ 1 - 6 sind Proben von *Woodsia ilvensis* aus der Klus bei Zernez und WG 1 - 3 ist *Woodsia ilvensis*-Material aus Ammassalik.

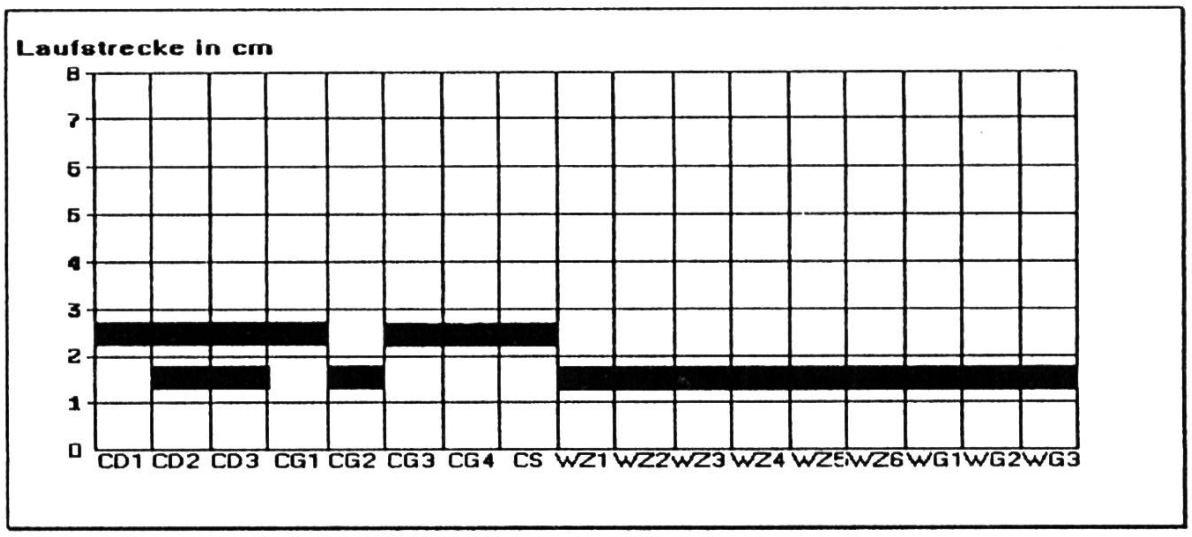

Abb. 4: Enzymbänder Shikimat-Dehydrogenase (SkDH).

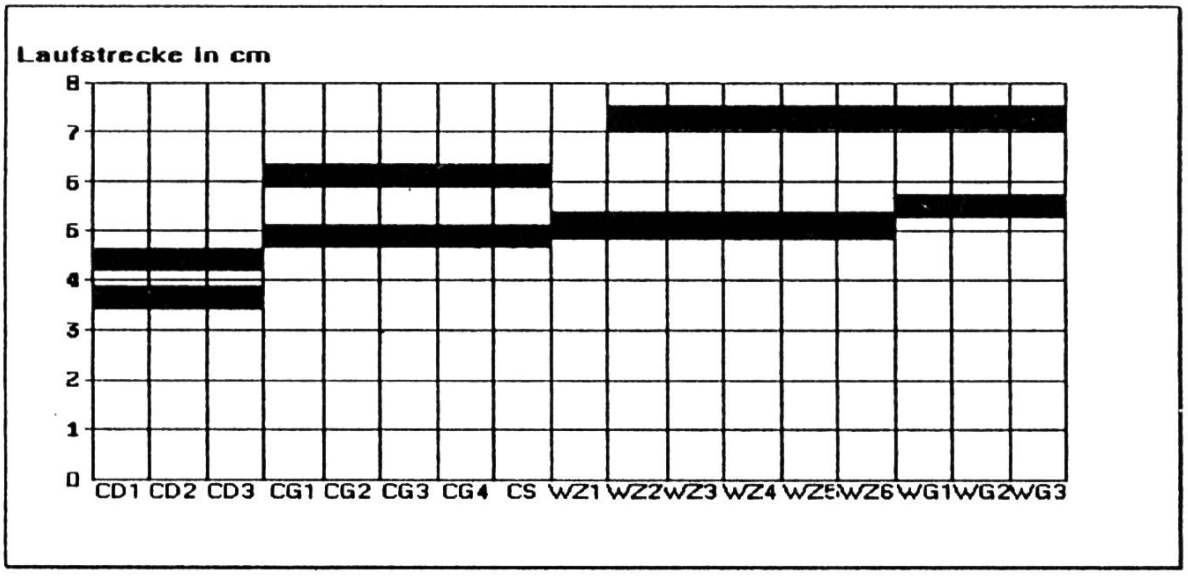

Abb. 5: Enzymbänder Malat-Dehydrogenase (MDH).

CD 1 - 3 sind Proben von *Cystopteris fragilis* aus dem Diavolezzagebiet, CG 1 - 4 sind *Cystopteris fragilis*-Proben aus Ammassalik; CS ist *Cystopteris dickieana* aus den Jontunquellen auf Spitzbergen; WZ 1 - 6 sind Proben von *Woodsia ilvensis* aus der Klus bei Zernez und WG 1 - 3 ist *Woodsia ilvensis*-Material aus Ammassalik.

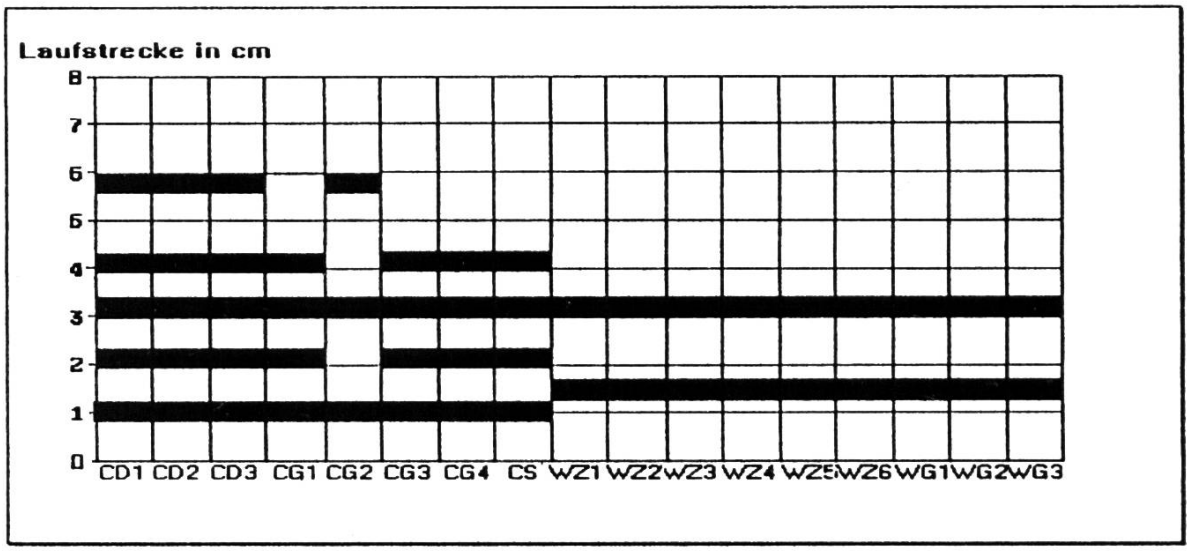

Abb. 6: Enzymbänder Phosphoglucoisomerase (PGI).

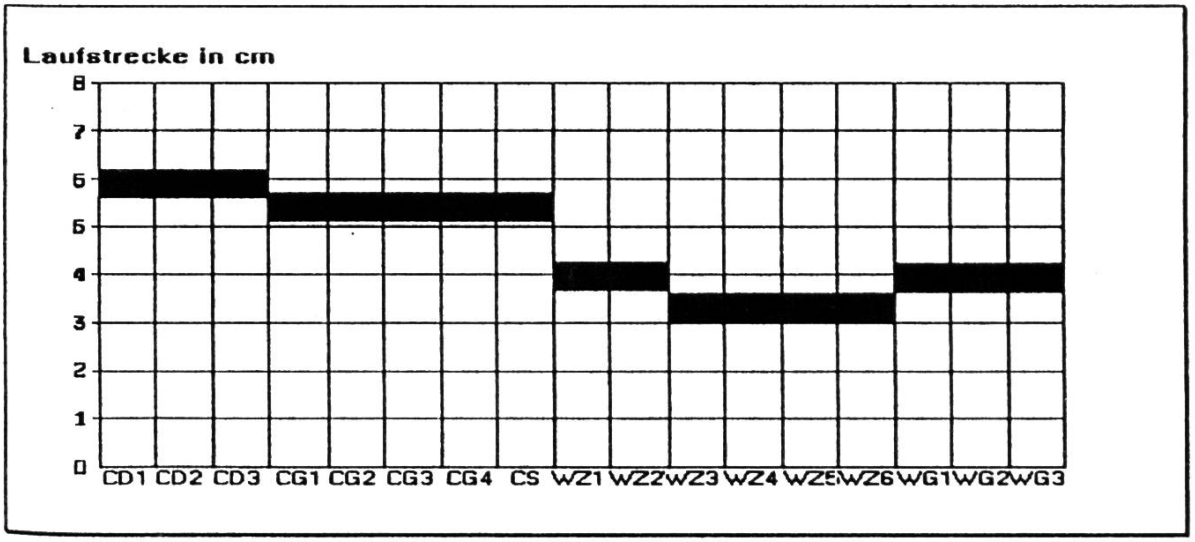

Abb. 7: Enzymbänder Phosphoglucomutase (PGM).

CD 1 - 3 sind Proben von *Cystopteris fragilis* aus dem Diavolezzagebiet, CG 1 - 4 sind *Cystopteris fragilis*-Proben aus Ammassalik; CS ist *Cystopteris dickieana* aus den Jontunquellen auf Spitzbergen; WZ 1 - 6 sind Proben von *Woodsia ilvensis* aus der Klus bei Zernez und WG 1 - 3 ist *Woodsia ilvensis*-Material aus Ammassalik.

Enzymsystem	Anzahl Phänotypen in alpinen Populationen	Anzahl Phänotypen in arktischen Populationen	Anzahl gemeinsame Phänotypen
MDH	1	1	0
PGI	1	2	0
PGM	1	1	0
LAP	1	1	1
6-PGD	2	2	0
SkDH	2	2	1

Tab. 1:

Vergleich der Phänotypen von alpinen und arktischen Populationen bei *Cystopteris fragilis*.

Enzymsystem	Anzahl Phänotypen in alpinen Populationen	Anzahl Phänotypen in arktischen Populationen	Anzahl gemeinsame Phänotypen
MDH	2	1	0
PGI	1	1	1
PGM	2	1	1
LAP	1	1	0
6-PGD	1	1	1
SkDH	1	1	1

Tab. 2:

Vergleich der Phänotypen von alpinen und arktischen Populationen bei *Woodsia ilvensis*.

Diskussion

Aus den vorliegenden Enzymmustern lassen sich genetische Ähnlichkeiten ableiten. Bei den innerartlichen Unterschieden dieser Muster zeigen *Cystopteris fragilis* und *Woodsia ilvensis* verschiedene Tendenzen. Die grönländischen Blasenfarne sind den alpinen Vertretern unähnlicher als dies bei den Wimperfarnen der Fall ist, da die arktischen und alpinen *Cystopteris fragilis*-Pflanzen nur zwei gemeinsame Phänotypen zeigen, im Vergleich zu den vier gemeinsamen Phänotypen bei *Woodsia ilvensis*. Diese grössere Differenz bei *Cystopteris fragilis* könnte zwei verschiedene Ursachen haben. Entweder liegt die Trennung der Art in arktische und alpine Populationen zeitlich weiter zurück als dies bei *Woodsia* der Fall ist und die sich daraus ergebende länger

andauernde genetische Isolation hat zu Unterschieden im Erbgut der beiden Populationen geführt, die ihren Niederschlag in unterschiedlichen Enzymbändermustern findet, oder die Ursache steht im Zusammenhang mit der Verbreitung von *Woodsia ilvensis* im Alpenraum. Der südliche Wimperfarn ist in den Alpen viel seltener als *Cystopteris fragilis*. Kleine Populationen mit wenigen Individuen haben zwangsläufig einen kleineren Genpool als weitverbreitete Arten, deren Populationen nur durch kurze Distanzen voneinander getrennt sind. Kleine genetische Variabilität und geringe Verbreitung haben oft einen inneren Zusammenhang. Durch die geringe Individuenzahl ist nicht nur das genetische Material uniformer, sondern den Pflanzen ist die Besiedelung von Lebensräumen, die sich zu stark vom momentan bewohnten unterscheiden, häufig verwehrt, weil sie ein relativ einheitliches Erbgut haben. Mit ihrer kleinen ökologischen Amplitude [1] ist *Woodsia* in den Alpen vermutlich stärker an die jetzt bewohnten Lebensräume gebunden als *Cystopteris fragilis*.

Zur Klärung dieser Frage wären weitere genetische Untersuchungen an *Woodsia ilvensis* in Grönland nötig. Insbesondere wäre zu prüfen, ob das reichere Vorkommen dieser Art in der Arktis mit einer grösseren genetischen Vielfalt einhergeht. Das hier untersuchte grönländische Pflanzenmaterial von *Woodsia ilvensis* stammt aus zwei Populationen, die etwa 1,5 m auseinander lagen. Zwischen diesen Populationen zeigten sich keine Unterschiede in den Enzymbändern, nur lässt sich dieser Befund natürlich nicht ungeprüft auf weitere Populationen dieser Art in Grönland übertragen.

Die Gelelektrophorese erweist sich, wie gezeigt, als ein leistungsfähiges Instrument, mit dem sich auch zeigen lässt, wie Farne neue Lebensräume besiedeln können (vgl. auch HOLDEREGGER 1994).

---

[1] Lebewesen, welche eine kleine ökologische Amplitude haben, ertragen Änderungen der Standortbedingungen wie Temperatur, Lichtintensität oder Bodenzusammensetzung sehr schlecht und kommen daher nur in kleinen Habitaten vor.

Literaturverzeichnis

GASTONY, G.J. 1988. The *Pellaea glabella* complex, electrophoretic evidence for the derivations of the agamosporous taxa and a revised taxonomy. - Amer. Fern J. 78: 44 - 67.

HOLDEREGGER, R. 1994. Zur Farnflora des Pfannenstils, Kt. Zürich. - Farnblätter 25: 3 - 21.

KIRKPATRICK, R. et al. 1990. Mating system and distribution of genetic variation in *Gymnocarpium dryopteris* ssp. *disjunctum*. - Amer. J. Bot. 77: 1101 - 1110.

SCHNELLER, J.J. & SCHEFFRAHN, W. 1989. Agarose gel electrophoresis of fern extracts to detect enzyme polymorphisms. An alternative method to starch gel electrophoresis. - Bot. Helv. 99: 197 - 202.

SOLTIS, D.E., SOLTIS, P.S. & WOLF, P.G. 1990. Allozymic divergence in North American *Polystichum* (Dryopteridaceae). - Syst. Bot. 15: 205 - 215.

--------, HAUFLER, C.H., DARROW, D.C. & GASTONY, G.J. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: a compilation of grinding buffers, gel and staining schedules. - Amer. Fern J. 73: 9 - 27.