

W. Durka, S.G. Michalski

4.6 GENETISCHE VIELFALT UND KLIMAWANDEL

Der Klimawandel führt zu einer Änderung lokal wirkender Selektionsbedingungen. Prinzipiell gibt es drei Möglichkeiten wie Arten und Populationen auf diese Umweltänderung reagieren können (Abb. 4-18). Zum ersten kann Migration zu neuen geeigneteren Lebensräumen in Verbindung mit lokaler Extinktion zu Arealverschiebungen führen. Zweitens kann eine Anpassung an geänderte Bedingungen durch phänotypische Plastizität erfolgen, also durch Änderungen in Merkmalsausprägungen ohne genetische Veränderung. Drittens kann eine Anpassung in Merkmalen durch genetische Veränderungen verursacht werden, d. h. durch Evolution. Diese Prozesse können parallel ablaufen, wenngleich mit unterschiedlicher Geschwindigkeit. Ihre relative Bedeutung und Auswirkung auf die lokale genetische Diversität hängt von vielen Faktoren ab, wie dem betrachteten Zeitraum, der Geschwindigkeit der Umweltänderungen, der Verfügbarkeit neuer Lebensräume und schließlich den biologischen Arteigenschaften, insbesondere der Verfügbarkeit genetischer Variation und der artspezifischen Ausbreitungsfähigkeit.

4.6.1 Migration, Arealverschiebung und lokales Aussterben

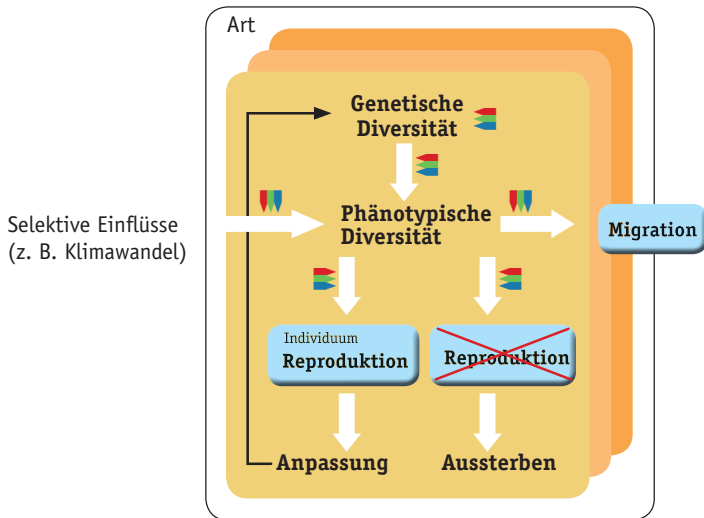
Erste breit angelegte Studien aus Europa lassen vermuten, dass der Klimawandel zu einem starken Verlust genetischer Diversität führen wird, auch bei Arten, die durch den Klimawandel insgesamt wenig gefährdet sein werden (Bálint et al. 2011, Taberlet et al. 2012). Mehrere Mechanismen können für diesen prognostizierten Diversitätsverlust verantwortlich sein.

Mit dem Klimawandel können am sich ausbreitenden Rand eines Areals neue geeignete Lebensräume entstehen und besiedelt werden. Dies birgt die Gefahr einer genetischen Verarmung durch sogenannte Flaschenhalseffekte, wenn die Kolonisierung durch Individuen erfolgt, die nur einen Teil der vorhandenen genetischen Diversität repräsentieren. Ob eine genetische Verarmung auftritt und wie schnell sie durch spätere Einwanderung neuer, genetisch andersartiger Individuen wieder ausgeglichen werden kann, hängt aber von Populationsgrößen, dem Ausbreitungsverhalten und der Lebensraumvernetzung und -erreichbarkeit ab.

Aus vielen Vergleichen zwischen Arealrand und -zentrum ist außerdem bekannt, dass die genetische Diversität häufig zum Arealrand hin abnimmt und die Differenzierung zwischen den Populationen zunimmt (Eckert et al. 2008). Da die Ausbreitung vom Arealrand ausgeht, muss mit weiterem Verlust an genetischer Vielfalt gerechnet werden.

Durch Arealausweitung können allerdings auch bislang voneinander isolierte Populationen aufeinandertreffen. Am Beispiel des Atlantischen Lachses (*Salmo salar*) ist deutlich zu erkennen, wie bisher getrennte Populationen durch verändertes Wanderungsverhalten in Kontakt kommen und sich die genetische Differenzierung auflöst (Valiente et al. 2010). Wenn viele Arten ihre Areale verändern, besteht die Möglichkeit, dass neben innerartlichen auch echte Hybridisierungen zwischen nah verwandten, aber bisher räumlich getrennten Arten zustande kommen.

Am sich zurückziehenden Arealrand kann der Klimawandel zur Verkleinerung und Isolation geeigneter Lebensräume führen. Die populationsgenetischen Folgen dieser Änderungen sind von seltenen Arten gut bekannt (Ellstrand u. Elam 1993): Genetische Drift,



- Demographie (z. B. Populationsgröße, Flaschenhalseffekte)
- Artspezifische Merkmale (Ausbreitungspotenzial, Fortpflanzungssystem, Lebensdauer)
- Biotische und abiotische Interaktionen (z. B. Konkurrenz, Bestäubung)

Abb. 4-18: Evolutionäre Prozesse in Tier- und Pflanzen-Populationen. Veränderte Klimabedingungen wirken selektiv auf die verschiedenen individuellen Phänotypen einer Population. Angepasste Phänotypen überleben und tragen zur genetischen Diversität der nächsten Generation bei. Nicht angepasste Phänotypen sterben lokal aus, soweit sie nicht durch Migration andere geeignete Lebensräume erreicht haben. © S.G. Michalski.

Inzucht und Isolation führen zu einem Verlust an Diversität und Fitness und letztlich zu einer weiteren Verkleinerung der Populationen bis hin zum lokalen Aussterben. In Europa sind davon wahrscheinlich vor allem die südlichen Randpopulationen betroffen, da eine Arealverschiebung nach Norden hin erwartet wird. Dies birgt besondere Gefahren für die Erhaltung genetischer Diversität. Bei vielen europäischen Arten ist die genetische Diversität im Süden am größten und nimmt nach Norden ab, da sie die Eiszeiten in Südeuropa überdauerten und nacheiszeitlich nach Norden einwanderten, dabei aber genetisch verarmten. Südliche Randpopulationen verfügen daher möglicherweise auch über größeres adaptives Potenzial und könnten überproportional zum langfristigen Überleben einer Art beitragen (Hampe u. Petit 2005).

4.6.2 Anpassung durch phänotypische Plastizität

Viele der bisher im Zusammenhang mit dem Klimawandel beobachteten Merkmalsänderungen scheinen durch phänotypische Plastizität bedingt zu sein (Gienapp et al. 2008). So wurde beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*) gezeigt, dass der um zwei bis drei Wochen variierende und an die Vorjahreswitterung gekoppelte Brutzeitpunkt vor allem phänotypisch plastischer Natur ist (Sheldon et al. 2003). Auch die phänotypische Plastizität hat eine genetische Basis und kann daher der Selektion und evolutionären Veränderungen unterliegen (Nicotra et al. 2010). So wurde bei der Kohlmeise (*Parus major*) gezeigt, dass in den letzten 32 Jahren die plastische Anpassungsfähigkeit des Brutzeitpunktes zugenommen hat, parallel mit dem häufigeren Auftreten extremer Wetter-

ereignisse (Nussey et al. 2005). Allerdings ist das Potenzial von Tieren und Pflanzen auf Klimawandel mit phänotypisch plastischen Reaktionen zu reagieren begrenzt, wenn sich Umweltbedingungen kontinuierlich in eine bestimmte Richtung verändern.

4.6.3 Anpassung durch Evolution

Eine evolutionäre Anpassung an den Klimawandel, d. h. eine Änderung von Allelfrequenzen durch Selektion, kann nur dann erfolgen, wenn vererbare genetische Variation in klimarelevanten Merkmalen vorhanden ist. Dies ist tatsächlich für einige dieser Merkmale bekannt, so zum Beispiel für die Frosthärte bei Bäumen, die mit dem Breitengrad und den Klimabedingungen korreliert (Savolainen et al. 2004). Bei vielen Pflanzen und Tieren wurden innerhalb weniger Jahre klimabedingte Veränderungen in verschiedenen Merkmalen beobachtet (Parmesan 2006). Allerdings ist nur selten nachgewiesen, dass dies eine echte evolutionäre Antwort ist (Gienapp et al. 2008). Positive Beispiele für eine schnelle klimabedingte Evolution in natürlichen Populationen sind zum Beispiel die erbliche Verschiebung von phänologischen Phasen bei Pflanzen und Tieren (Bradshaw u. Holzappel 2008) oder die Änderung der Allelfrequenz molekularer Marker (→ BOX 4-7, Jump et al. 2008). Neben diesen Freilanduntersuchungen, bei denen immer Umweltfaktoren zusammenwirken und Selektion ausüben, gibt es Experimente, die eine schnelle evolutive Antwort auf einzelne Klimafaktoren wie Temperatur, Trockenheit oder CO₂-Konzentration zeigen konnten (Reusch u. Wood 2007).

Trotz starker Selektion erfolgt aber oft keine evolutive Anpassung (Hoffmann u. Willi 2008). Welche Faktoren begrenzen also die Anpassungs- und Evolutionsfähigkeit?

Die Grundlage für Variabilität und Anpassungspotenzial in vom Klima beeinflussten fitnessrelevanten Merkmalen sind geeignete Allele. Wenn diese genetische Variation prinzipiell nicht existiert oder sie in kleinen Populationen reduziert ist, wird eine genetische Anpassung unmöglich. Auch kann in kleinen Populationen, zum Beispiel bei seltenen Arten, trotz vorhandener genetischer Variation die adaptive Evolution behindert sein, wenn die Effekte genetischer Drift stärker sind als die Selektion.

Ist zwar die genetische Variation vorhanden, aber sind die relevanten Merkmale durch Kopplung oder Pleiotropie genetisch miteinander korreliert, dann können entgegengesetzte Fitness-Effekte auftreten. So wurde bei der in den östlichen USA vorkommenden Leguminose *Chamaecrista fasciculata* gezeigt, dass sie nicht effizient auf größere Trockenheit reagieren kann (Etterson u. Shaw 2001). Nötig wäre hier die Verringerung der Blattzahl bei gleichzeitiger Zunahme der Blattdicke. Dies ist aber unmöglich, da die Merkmale genetisch bedingt positiv korreliert sind. Aufgrund solcher antagonistischer Korrelationen kann die evolutionäre Antwort auf Klimaänderung soweit verlangsamt sein, dass sie mit der Geschwindigkeit der Umweltänderungen nicht Schritt halten kann.

Unabhängig von genetischen Grundlagen können aber auch hohe metabolische Kosten eine Anpassungsreaktion verhindern. So ist zum Beispiel die Produktion von Hitzeschock-Proteinen als Reaktion auf wärmebedingten Stress limitiert durch den Bedarf anderer Stoffwechselwege.

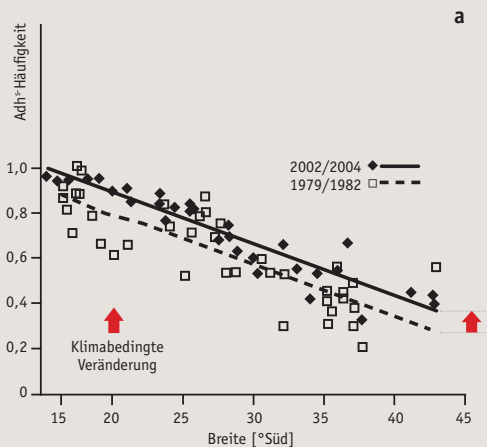
4.6.4 Ausblick

Der Klimawandel wirkt auf die gesamte Lebensgemeinschaft und provoziert neben artspezifischen Änderungen auch solche in den Interaktionen zwischen Arten (Konkur-

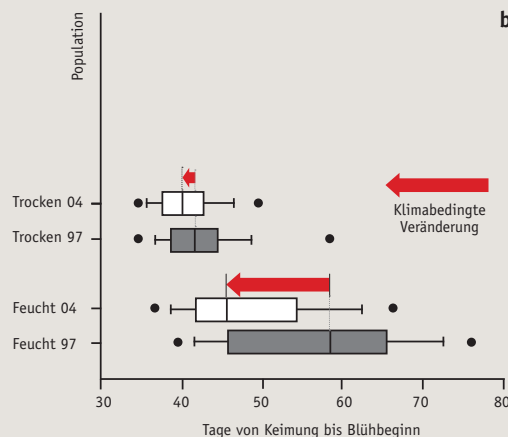
Beispiele für schnelle, klimabedingte Evolution

Bei der Taufliege (*Drosophila melanogaster*) verändert sich entlang klimatischer Gradienten die Häufigkeit eines bestimmten Allels (Adh^S) des Alkoholdehydrogenase-Gens (*Adh*). Das Gen codiert ein Enzym, das toxische Alkohole abbaut. In den Jahren 2002-04 untersuchten Umina et al. (2005) die Häufigkeit des Adh^S -Allels in einem Nord-Süd-Gradienten in Ostaustralien und wiederholten damit eine Untersuchung aus den Jahren 1979-82. Sie fanden sowohl die erwartete Zunahme der Häufigkeit des Adh^S -Allels in niedrigen geographischen Breiten als auch einen generellen Anstieg der Häufigkeit. Dieser Anstieg korreliert mit Klimaänderungen und entspricht einer Verschiebung um 4 Breitengrade innerhalb von ca. 20 Jahren.

In Südkalifornien kam es von 2000 bis 2004 zu einer außergewöhnlichen Winterdürre. Die Wachstumsperiode der annualen Stoppelrübe (*Brassica rapa*), wurde dadurch verkürzt. Franks et al. (2007) konnten nachweisen, dass diese Verkürzung der Wachstumsperiode einen genetisch bedingten früheren Blühbeginn verursachte. Sie sammelten Samen vor (1997) und nach der Trockenperiode (2004) in zwei Populationen und beobachteten Keimung und Blühbeginn der daraus gezogenen Pflanzen. Die Nachkommen von 2004 zeigten im Mittel einen um 2-9 Tage früheren Blühbeginn. Weitere Experimente bestätigten, dass der Blühbeginn eine additive genetische Grundlage hat und ein adaptives Potenzial aufweist. Diese Ergebnisse zeigen, dass genetische Änderungen innerhalb weniger Jahre als Antwort und Anpassung an den Klimawandel auftreten können.



Änderung in der Häufigkeit des Adh^S -Allels in Populationen von *Drosophila melanogaster* im Zeitraum zwischen 1979-82 und 2002-04 (a). Verändert nach Umina et al. (2005). Blühbeginn von *Brassica rapa* von trockenen bzw. feuchten Standorten (b). Die Samen stammen aus der Zeit vor (1997) bzw. nach (2004) einer mehrere Jahre andauernden Winterdürre. Verändert nach Franks et al. (2007).



renz, Räuber-Beute-Beziehungen, Parasitismus etc.). Außerdem vollziehen sich Veränderungen durch fortschreitenden Landnutzungswandel und den zunehmenden Einfluss invasiver Neobiota. Zusammen mit den artspezifischen und räumlich differenzierten populationsgenetischen Voraussetzungen ergibt sich daher ein komplexes Zusammenspiel von Einflussfaktoren, das konkrete, artbezogene Vorhersagen zu möglichen Antworten auf den Klimawandel erschwert. Umso wichtiger ist ein genetisches Monitoring, das erlaubt, den Status quo und die räumlich-zeitlichen Veränderungen der genetischen Diversität zu erfassen und ihren adaptiven Wert festzustellen (z. B. Michalski et al. 2010). Arten mit großer genetischer Variation in klimarelevanten Merkmalen, mit breiten ökologischen Nischen, plastischen Phänotypen, kurzen Generationszeiten und mit guten Ausbreitungsfähigkeiten werden wahrscheinlich erfolgreich auf den Klimawandel reagieren können. Für andere Arten, welche durch fehlendes Migrations- oder Anpassungspotenzial vom Klimawandel bedroht sind, stellt sich die Frage, ob und in welcher Weise der Mensch eingreifen soll. Bei der Diskussion darüber, ob und wie die Reaktion dieser Arten auf den Klimawandel unterstützt werden kann, muss die innerartliche genetische Variabilität als Rohmaterial zukünftiger Evolutionsfähigkeit mit berücksichtigt werden.

F. Essl, D. Moser

4.7 INDIREKTE AUSWIRKUNGEN DES KLIMAWANDELS AUF DIE BIODIVERSITÄT

4.7.1 Klimawandel und die Bedeutung indirekter Effekte

Der Klimawandel wird nicht nur direkt auf Beziehungen und Abläufe in Ökosystemen einwirken, sondern es ist zu erwarten, dass er auch zu zahlreichen indirekten Effekten führen wird. Anders als bei direkten Auswirkungen, sind diese stärker durch menschliches Handeln beeinflussbar, da indirekte Auswirkungen des Klimawandels überwiegend aus menschlichen Aktivitäten resultieren, die aus der Klimawandelanpassung und -vermeidung herrühren. Diese Aktivitäten lassen sich durch die Umsetzung entsprechender Maßnahmen steuern, wenngleich der Spielraum durch gesellschaftliche und politische Rahmenbedingungen sowie die natürlichen Voraussetzungen häufig eingeschränkt wird.

Von anderen Gesellschaftsbereichen werden zahlreiche Klimaschutz- und -anpassungsmaßnahmen mit Auswirkungen auf die Biodiversität durchgeführt. In vielen Fällen gibt es dabei ein großes Synergiepotenzial zum Naturschutz (□ Kap. 7, 9), welches bislang jedoch nur unzureichend genutzt wird. Maßnahmen zum Klimaschutz und zur gesellschaftlichen Anpassung können Naturschutzzielen aber auch zuwiderlaufen (Abb. 4-19). In diesem Kapitel wird der Fokus auf wichtige Konfliktbereiche gelegt und es werden Leitlinien ausgearbeitet, die zur Vermeidung von Fehlanpassungen beitragen sollen.

4.7.2 Wie wirken Klimaschutz und Klimawandelanpassung auf die Biodiversität?

Die stärksten potenziellen, indirekten Auswirkungen des Klimawandels auf die Biodiversität gehen von jenen Maßnahmen aus, die entweder auf großer Fläche wirksam werden