

# Lokale Anpassungen an verschiedene Höhenlagen

## Local adaptation to altitude

Irene Keller, Jake M. Alexander, Peter J. Edwards und Rolf Holderegger

### Zusammenfassung

Viele Tierarten haben ein großes Verbreitungsgebiet, das verschiedene Lebensräume umfasst. Unter solchen Umständen entstehen oft genetische Unterschiede zwischen Populationen, welche die Anpassung an bestimmte Umweltbedingungen verbessern, so genannte lokale Anpassungen. Das Wissen über lokale Anpassungen innerhalb einer Art ist insbesondere wichtig, um die Reaktion von Populationen auf Umweltänderungen – etwa im Zuge der Klimaerwärmung – vorherzusagen. Wir beschreiben anhand von Beispielen aus der Literatur experimentelle und molekulargenetische Methoden zur Untersuchung lokaler Anpassungen. In einem zweiten Teil berichten wir über eine Literaturarbeit, in welcher wir die Ergebnisse aus rund 100 Studien zu lokalen Anpassungen an unterschiedliche Höhenstufen bei Tieren ausgewertet haben. Diese Studien liefern viele Hinweise auf genetische Unterschiede zwischen Populationen entlang von Höhengradienten. Es besteht aber immer noch großer Forschungsbedarf, um genauer abzuklären, welche Rolle diese Unterschiede bei der Anpassung an verschiedene Lebensräume spielen und wie schnell sich Arten an Umweltänderungen anpassen können.

### 1 Einleitung

Die Umweltbedingungen innerhalb des Verbreitungsgebiets von Tier- und Pflanzenarten sind oft sehr variabel. Eine Art mit einem gesamteuropäischen Verbreitungsgebiet lebt etwa im Mittelmeergebiet in einem ganz anderen Lebensraum als in Skandinavien. In solchen Fällen kommt es zu lokalen Anpassungen: Die natürliche Selektion fördert bestimmte Ausprägungen eines Merkmals, die unter den lokalen Bedingungen vorteilhaft für das Überleben und den Fortpflanzungserfolg sind. An einem anderen Ort können andere Merkmalsausprägungen vorteilhaft sein. So entstehen genetische Unterschiede zwischen den verschiedenen Populationen (vgl. Glossar, S.150). Die Hautfarbe des Menschen ist ein Beispiel für eine solche lokale Anpassung, in diesem Fall an unterschiedlich starke Sonneneinstrahlung in verschiedenen Weltregionen. Das Wissen über lokale Anpassungen innerhalb einer Art ist wichtig, um genetisch einmalige Populationen schützen zu können. Zudem ermöglicht es auch Voraussagen darüber, wie bestimmte Populationen auf Änderungen der Umwelt – etwa im Zuge der Klimaerwärmung – reagieren werden. Dies sind die Gründe, wieso der praktische Naturschutz in letzter Zeit zunehmend Interesse an der lokalen Anpassung zeigt (OTT et al. 2010).

Beispiele für phänotypische (s. Glossar, S.150) Unterschiede zwischen Populationen gibt es in der Natur viele. Die Ausprägung zahlreicher Merkmale wird aber nicht nur von den Genen, sondern auch von der Umwelt beeinflusst

(Abb.1b, S.146). Zudem gibt es viele Merkmale, die zwar variabel, aber für die Anpassung eines Lebewesens an seine lokale Umwelt nicht von Bedeutung sind. Aus diesen Gründen kann man ohne weiterführende Untersuchungen nicht zwingend davon ausgehen, dass Populationen, die sich phänotypisch unterscheiden, auch genetisch verschieden und lokal angepasst sind.

### 2 Untersuchung lokaler Anpassungen

Den klarsten Nachweis von lokalen Anpassungen liefern Transplantationsexperimente. Dabei werden Individuen zwischen verschiedenen Lebensräumen versetzt (Abb.1a, S.146) und ihre Überlebensfähigkeit oder ihr Fortpflanzungserfolg verfolgt. Im Fall von lokaler Anpassung sind diese Werte höher für Individuen, die in ihrem ursprünglichen Lebensraum verblieben sind, als für Individuen, die in einen fremden Lebensraum umgesiedelt wurden. Transplantationsexperimente zwischen verschiedenen Lebensräumen werden bei Pflanzen häufig durchgeführt, während sie bei Tieren eher selten sind. Eine Grundvoraussetzung für solche Experimente ist, dass das Schicksal der Versuchorganismen in der Natur verfolgt werden kann. Dies ist bei Pflanzen viel einfacher als bei Tierarten, die sich oft nicht in einem räumlich begrenzten Untersuchungsgebiet aufhalten.

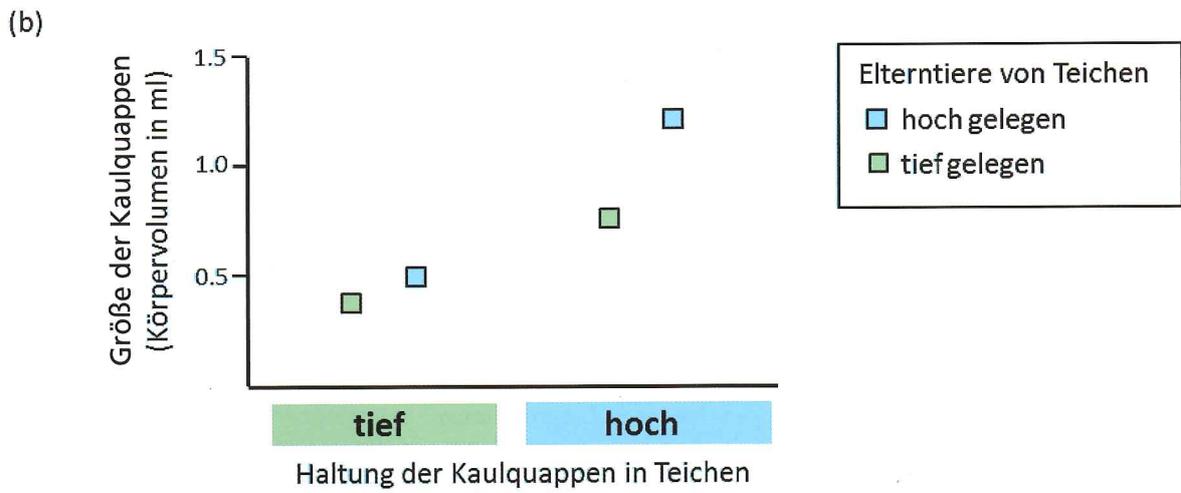
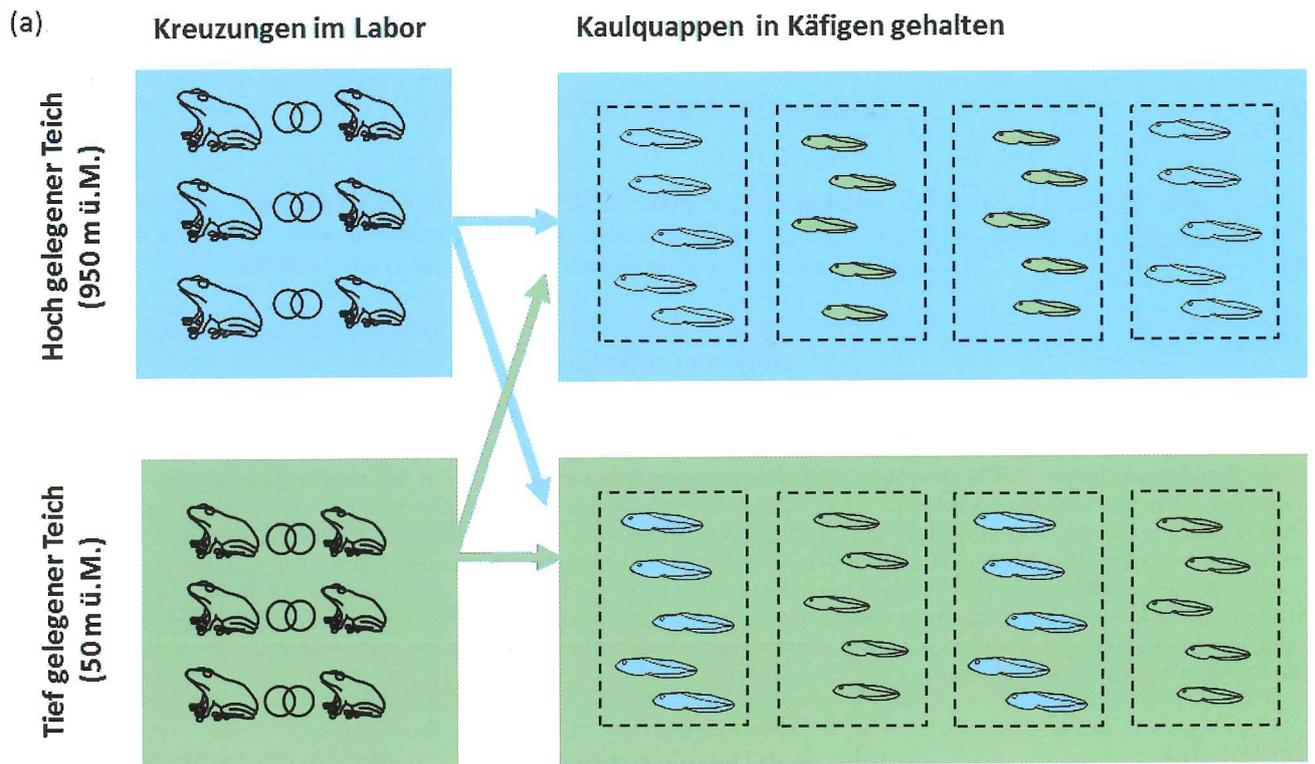
Molekulargenetische Untersuchungen bieten eine Alternative zum Nachweis von Unterschieden zwischen Popula-

tionen, die für die Anpassung relevant sind. Wichtige und in der Forschung häufig verwendete Methoden in diesem Zusammenhang sind so genannte „genome scans“. Dabei wird das gesamte Erbgut nach Mustern abgesucht, die auf Anpassung hinweisen. Das Prinzip dieser Methoden ist im Kasten, S.147, ausführlich erklärt. Hinweise auf mögliche Anpassung liegen auch dann vor, wenn die verschiedenen Varianten eines Gens mit bestimmten Umweltbedingungen statistisch korrelieren.

### 3 Höhengradienten und lokale Anpassungen

Populationen sind an die unterschiedlichsten Standortbedingungen in natürlichen und in vom Menschen stark beeinflussten Lebensräumen angepasst. So gibt es bei Pflanzen Beispiele für Anpassungen an mit Schwermetall verunreinigte Böden. Nicht angepasste Populationen überleben hier nicht. Lokale Anpassungen sind aber auch in Situationen möglich, wo sich die Umweltbedingungen nur graduell ändern, wie z.B. entlang von Höhengradienten.

Höhengradienten sind im Hinblick auf lokale Anpassungen besonders interessant, da sich hier viele verschiedene Umweltbedingungen gleichzeitig ändern – zum Beispiel die Temperatur, der Sauerstoffgehalt der Luft oder auch die Artenzusammensetzung. Diese Umweltänderungen entsprechen teilweise auch den Änderungen, die in den nächsten Jahrzehnten als Folge der Klimaerwärmung zu erwarten sind, wobei für Ge-



**Abb.: 1:** (a) Bei Transplantations-Experimenten verbleibt ein Teil der Individuen in seinem gewohnten Lebensraum, während ein anderer Teil in einen neuen Lebensraum verpflanzt wird. In der dargestellten Studie wurden Kaulquappen des amerikanischen Waldfroschs (*Rana sylvatica*) in Käfigen in hoch und tief gelegenen Teichen gehalten und ihre Entwicklung verfolgt. Die Elterntiere der Kaulquappen stammten aus beiden Höhenlagen. Unter anderem wurde die Größe der Kaulquappen vor der Umwandlung zum Frosch gemessen. (b) Die Resultate zeigen, dass die Größe zu einem Teil von der Umwelt bestimmt wird. So sind alle Kaulquappen, die sich in tief gelegenen Teichen entwickelten (links), kleiner als Kaulquappen, die in hoch gelegenen Teichen gehalten wurden (rechts). Dies ist ein direkter Effekt der Wassertemperatur: In kälteren Teichen dauert die Larvenentwicklung länger, und es wird deshalb eine größere Körpergröße erreicht. Die Größe wird aber zusätzlich auch von der genetischen Herkunft mitbestimmt. Am selben Ort sind Kaulquappen von Elterntieren aus tief gelegenen Teichen in beiden Fällen kleiner als Kaulquappen von Elterntieren aus hoch gelegenen Teichen (verändert nach BERVEN 1982). Das Foto zeigt einen Amerikanischen Waldfrosch aus Ithaca, NY, USA. (Foto: Nicholas Sly)

**Fig.: 1:** (a) In transplant experiments, some individuals remain in their native environment while others are transplanted into a new environment. In the study illustrated here, tadpoles of the American wood frog (*Rana sylvatica*) were reared in cages in ponds at high and low altitude and their development was monitored. The parents of the tadpoles originated from both high and low altitude sites. Among other things, the size of the tadpoles at metamorphosis was investigated. (b) The results show that size at metamorphosis is partly determined by the rearing environment. Tadpoles kept in low altitude ponds (left) are smaller than tadpoles reared at high altitude (right). This is a direct effect of water temperature: in cooler ponds the larval period is extended, leading to larger body size at a given developmental stage. Additionally, size is influenced by genetic origin. Offspring of low-altitude parents are smaller than offspring of high-altitude parents in both rearing environments (adapted from BERVEN 1982). The photo shows an American wood frog from Ithaca, NY, USA.

birge besonders starke Auswirkungen prognostiziert werden. Im Zuge der globalen Erwärmung ist zu erwarten, dass sich die Umweltbedingungen in höheren Lagen zumindest teilweise an tieflandähnliche Bedingungen annähern werden. Es ist deshalb auch für den Naturschutz wichtig zu verstehen, ob und unter welchen Umständen sich alpine Populationen an solche neuen Umweltbedingungen anpassen können. Ist eine rasche Anpassung nicht möglich, ist damit zu rechnen, dass alpine Populationen kaum noch geeignete Lebensräume vorfinden und einem erhöhten Aussterberisiko ausgesetzt sein werden.

Von Interesse sind Höhengradienten auch deshalb, weil Änderungen der Umwelt oft über kurze Distanzen erfolgen, so dass bei vielen Arten ein Austausch zwischen verschiedenen Lebensräumen möglich ist. Einerseits ist es dadurch eher denkbar, dass Individuen auf Umweltänderungen reagieren können, indem sie ihren bevorzugten Bedingungen im Raum folgen, also wandern. Andererseits ist jedoch zu erwarten, dass im Zuge des Klimawandels auch neue Umweltbedingungen entstehen, die heute so nicht existieren. In diesem Fall kann eine genetische Anpassung an die neuen Verhältnisse unumgänglich sein. Die Ausbildung lokaler Anpassungen ist jedoch durch einen hohen Austausch von Individuen – oder Samen und Pollen bei Pflanzen – möglicherweise erschwert, da die genetische Zusammensetzung verschiedener Populationen einander angeglichen wird. Es ist nicht klar, ob unter solchen Umständen lokale Anpassungen überhaupt entstehen können. Gerade im Gebirge, wo die geographischen Distanzen zwischen Populationen, die in unterschiedlichen Umwelten leben, oft klein sind, sind die beiden obigen Prozesse von Wanderung bzw. Verhinderung von Anpassung durch Genaustausch von Bedeutung.

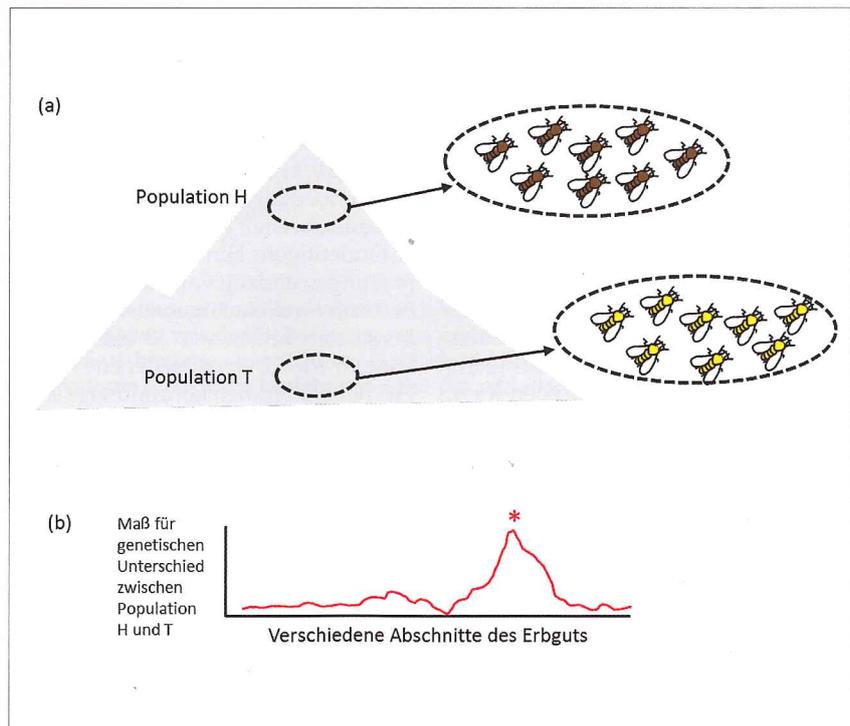
**Molekulargenetische Methoden zur Untersuchung lokaler Anpassungen**

Molecular methods for the study of local adaptation

Die Methoden, die in der wissenschaftlichen Literatur als „genome scan“ bezeichnet werden, beruhen auf der von vielen Studien belegten Beobachtung, dass die genetischen Unterschiede zwischen zwei Populationen nicht über das gesamte Erbgut gleich groß sind. Gene, die für die Anpassung an unterschiedliche Bedingungen eine Rolle spielen, zeigen besonders große Unterschiede zwischen Populationen. Dies ist die Folge davon, dass in verschiedenen Lebensräumen unterschiedliche genetische Varianten durch natürliche Selektion bevorzugt werden.

Als Illustration dieses Ansatzes verwenden wir hier das unten dargestellte Beispiel einer Studie über afrikanische Populationen der Fruchtfliege (*Drosophila melanogaster*). Die Autoren berichten, dass sich die Färbung der Tiere mit der Höhe ändert: Tiere von hoch ge-

legenen Orten (im Beispiel die fiktive Population H) sind deutlich dunkler als Tiere aus dem Tiefland (fiktive Population T) (a). Es ist bekannt, dass die Körperfärbung bei diesen Fliegen durch unterschiedliche Varianten eines Gens namens „ebony“ beeinflusst wird. Die Autoren untersuchten nun verschiedene Abschnitte des Erbguts, und berechneten auf Grund der gefundenen genetischen Varianten für jeden Abschnitt ein Maß für den genetischen Unterschied zwischen Population H und T. Sie fanden, dass dieser Unterschied für das ebony-Gen (mit einem Stern gekennzeichnet) deutlich höher als für andere Abschnitte des Erbguts war (b). Dies ist ein starker Hinweis darauf, dass dieses Gen tatsächlich eine Rolle in der Anpassung an unterschiedliche Höhenstufen spielt (verändert nach POOL u. AQUADRO 2007).



#### 4 Methodik

Um unser Verständnis der Unterschiede zwischen Populationen von Tierarten entlang von Höhengradienten zu verbessern, haben wir Erkenntnisse aus rund 100 wissenschaftlichen Studien zusammengetragen und ausgewertet (KELLER et al. 2013). Diese Studien wurden in verschiedenen Gebirgen der Welt durchgeführt, unter anderem in den Alpen, den Rocky Mountains, den Anden und im Himalaya.

#### 5 Ergebnisse

Etwa zwei Drittel der Studien verwendeten Transplantationsexperimente, um phänotypische Unterschiede zwischen Populationen zu untersuchen. In der großen Mehrheit der Fälle wurden die Individuen aber nicht – wie in Abb 1a, S.146, dargestellt – zwischen verschiedenen natürlichen Lebensräumen umgesiedelt, sondern unter einheitlichen Bedingungen im Labor gehalten. Dieser Ansatz erlaubt es zwar abzuschätzen, ob den phänotypischen Unterschieden tatsächlich genetische Unterschiede zu Grunde liegen, aber es ist nicht möglich, zu sagen, ob diese Unterschiede für die Anpassung an lokale Umweltbedingungen wichtig sind.

Insgesamt wurden in solchen Experimenten 44 verschiedene Tierarten untersucht, wobei Insekten, Reptilien und Amphibien besonders gut erforscht wurden (Abb.2). In sehr vielen Fällen konnten die Forschenden tatsächlich genetische Unterschiede zwischen Populationen feststellen. Solche Unterschiede scheinen auch nicht auf einzelne Tiergruppen beschränkt zu sein. Besonders interessant sind Merkmale, die in mehreren Tierarten ähnliche Änderungen entlang von Höhengradienten zeigen. So konnte etwa für drei verschiedene Insektenarten gezeigt werden, dass die Pigmentierung der Flügel oder des Körpers mit der Höhe zunimmt, eine mögliche Anpassung an kältere Temperaturen und erhöhte UV-Strahlung (Kasten, S.147). Mehrere Studien beobachteten, dass kalteresistente Genotypen (vgl. Glossar, S.150) mit zunehmender Höhe häufiger wurden, aber es gab auch mehrere Untersuchungen, die keinen solchen Zusammenhang feststellten.

In insgesamt acht Studien wurden sehr kleinräumige Höhengradienten untersucht, wo der Abstand zwischen den Populationen höchstens 10 km betrug. Trotzdem fanden die Forscherinnen und Forscher genetische Unterschiede auch in diesen Fällen, wo ein Austausch zwischen den Populationen durchaus möglich war. Zusammenfassend lässt sich

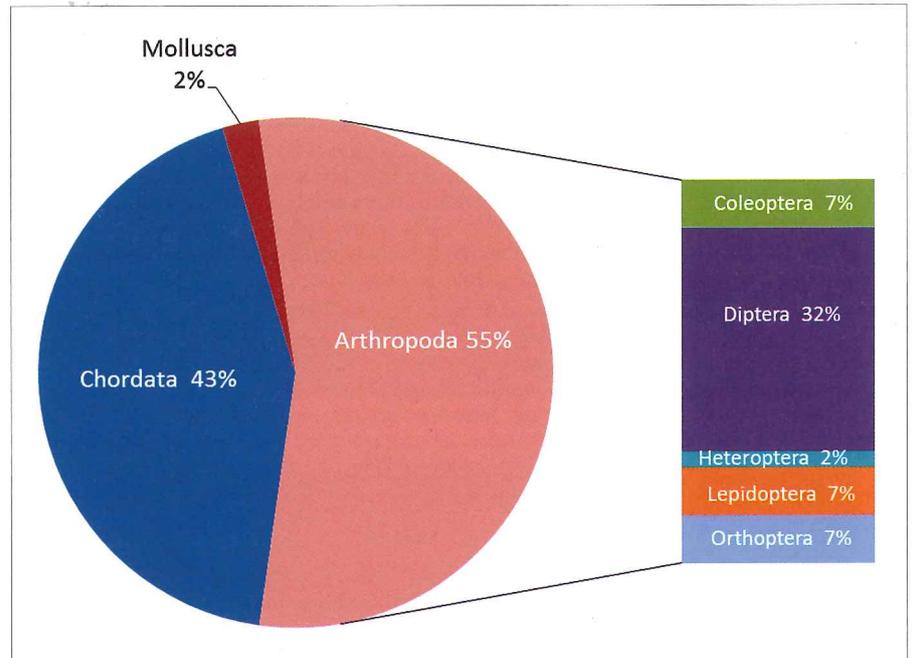


Abb. 2: Taxonomische Aufschlüsselung der Studien, in denen man die genetische Grundlage phänotypischer Unterschiede entlang von Höhengradienten untersucht hat. Insgesamt wurden 44 Tierarten untersucht, wobei es sich bei etwas weniger als der Hälfte davon um Wirbeltiere handelte. Am besten vertreten sind die Gliederfüßler mit Studien zu verschiedenen Insektenordnungen, insbesondere Zweiflüglern. Chordata=Wirbeltiere; Mollusca=Weichtiere; Arthropoda=Gliederfüßler; Coleoptera=Käfer; Diptera=Zweiflügler; Heteroptera=Wanzen; Lepidoptera=Schmetterlinge; Orthoptera=Heuschrecken.

Fig. 2: Taxonomic breakdown of the studies reviewed, which examined the genetic basis of phenotypic divergence along altitudinal gradients. Overall, 44 animal species were studied; of these, just under half were vertebrates. Arthropods are best represented, with studies on various insect orders, especially Diptera. Chordata=vertebrates; Mollusca=molluscs; Arthropoda=arthropods; Coleoptera=beetles; Diptera=dipterous insects; Heteroptera=heteropteran bugs; Lepidoptera=butterflies and moths; Orthoptera=grasshoppers.

sagen, dass phänotypische Unterschiede zwischen Populationen bei vielen Arten und auch auf sehr lokaler Ebene vorkommen und dass viele dieser Unterschiede tatsächlich auf genetischen Unterschieden beruhen. Die Bedeutung bestimmter Merkmale für die Anpassung an lokale Umweltbedingungen bleibt jedoch in den allermeisten Fällen unklar.

Eindeutigere Hinweise auf lokale Anpassungen entlang von Höhengradienten lieferten molekulargenetische Studien. Insgesamt fanden wir 30 entsprechende Studien zu 22 verschiedenen Tierarten. Ein Teil der Studien konzentrierte sich dabei auf Gene mit bekannter Funktion wie z.B. Hämoglobin-Gene. Hämoglobin ist verantwortlich für den Sauerstofftransport im Blut von Wirbeltieren, und es ist deshalb denkbar, dass die Struktur dieser Moleküle an den Sauerstoffgehalt der Luft angepasst ist. Dies scheint tatsächlich oft der Fall zu sein, wie mehrere Studien an Enten und Kleinsäugetern belegen. In unseren eigenen Arbeiten über Forellen im Alpenraum fanden wir Hinweise darauf, dass sich die Häufigkeit bestimmter Varianten eines Gens des Immunsystems

mit der Höhe verändert (Abb.3; KELLER et al. 2011). Dieses Muster steht wohl im Zusammenhang mit der lokalen Vielfalt an Krankheitserregern, die sich mit der Höhe über dem Meeresspiegel verändert. Mehrere Studien fanden zudem Hinweise auf eine adaptive Bedeutung bestimmter Teile des Erbguts, deren Funktion allerdings unbekannt ist und in weiterführenden Untersuchungen aufgeschlüsselt werden müsste.

#### 6 Diskussion und Schlussfolgerungen

Generell fanden wir im Rahmen unserer Literaturrecherche viele Studien, die bei verschiedensten Tierarten phänotypische Unterschiede zwischen Populationen entlang von Höhengradienten feststellten. Diese Studien bestätigten zudem, dass diese Unterschiede tatsächlich auf genetischen Unterschieden zwischen den Populationen beruhen. Es gibt verschiedene Hinweise, insbesondere aus den molekulargenetischen Untersuchungen, dass zumindest ein Teil

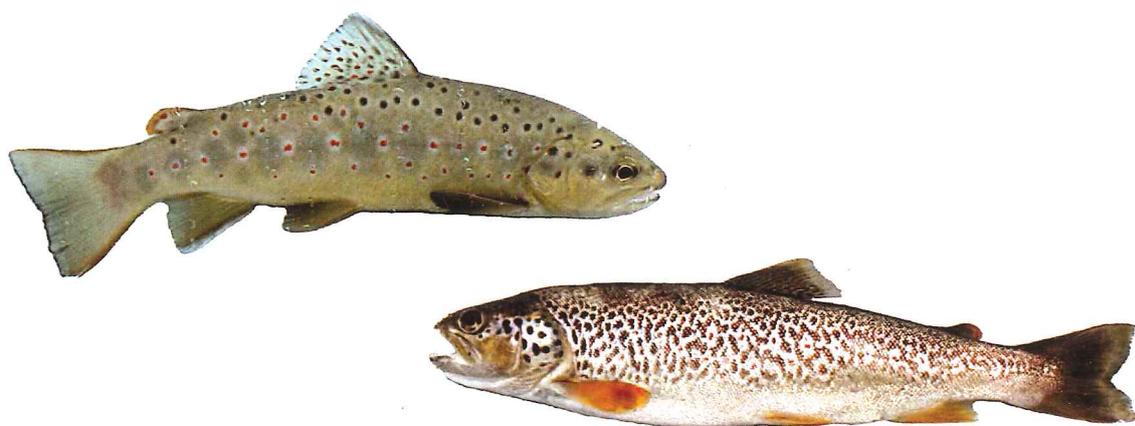
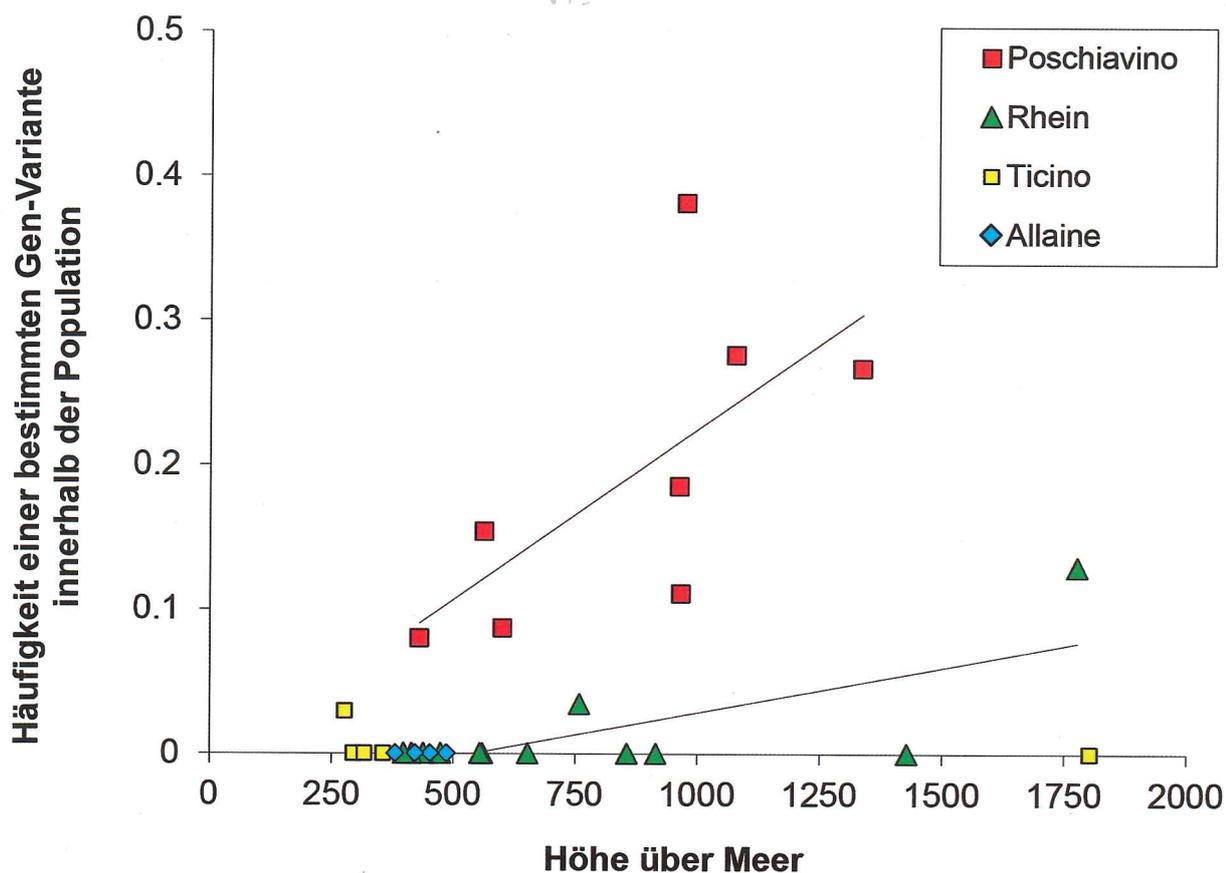


Abb. 3: In zwei Flüssen im Schweizerischen Alpenraum (Rhein und Poschiavino) nimmt die Häufigkeit einer Variante eines Gens des Immunsystems (MHC I Locus) in Forellen-Populationen mit der Höhe zu. In zwei anderen untersuchten Flüssen (Allaine und Ticino) kommt diese bestimmte genetische Variante hingegen gar nicht vor (verändert nach KELLER et al. 2011). Die Fotos zeigen Forellen, die für das Rheineinzugsgebiet (Individuum oben links) beziehungsweise das adriatische Einzugsgebiet (unten rechts) typisch sind.

Fig. 3: In two rivers in the Swiss Alps (Rhine and Poschiavino), the frequency of a particular variant of an immune gene (MHC I locus) increases with altitude in trout. In two other rivers studied (Allaine and Ticino) this particular variant is not observed (adapted from KELLER et al. 2011). The photos show trout typical of the Rhine (individual top left) and the Adriatic drainage systems (bottom right).

dieser Unterschiede für die Anpassung an lokale Umweltbedingungen wichtig ist. So betreffen einige davon Merkmale wie Körperfärbung, Kältetoleranz oder Hämoglobin-Struktur, für welche ein Zusammenhang mit Änderungen der Temperatur oder des Sauerstoffgehalts der Luft auf der Hand liegt.

Es besteht aber immer noch großer Forschungsbedarf, um die genetischen Unterschiede zwischen Populationen und deren Bedeutung für die Anpassung an unterschiedliche Höhenstufen besser zu verstehen. Außerdem ist auch der Unterschied zwischen Anpassung und Anpassungsfähigkeit („evolvability“)

bedeutsam (ETTERSON 2008). Unsere Literaturrecherche zeigte, dass Populationen oft an die lokalen Bedingungen angepasst sind. Gerade im Hinblick auf den Klimawandel wäre es jedoch besonders wichtig zu wissen, wie schnell neue Anpassungen entstehen können, wenn sich die Umweltbedingungen verändern.

Manchmal ist dies sehr schnell möglich, wie Beispiele von gebietsfremden Arten zeigen, die sich innerhalb weniger Jahrzehnte an neue Lebensräume angepasst haben (z. B. KOOYERS u. OLSEN 2012). In anderen Fällen scheinen aber neue Anpassungen sehr viel langsamer oder gar nicht zu entstehen. Mögliche Gründe hierfür sind mangelnde genetische Vielfalt, hoher Austausch zwischen Populationen, welcher die Entstehung kleinräumiger Unterschiede verhindert, oder große, unvorhersehbare Schwankungen der Umweltbedingungen. Hier besteht noch dringender Forschungsbedarf um zu verstehen, welche genetischen und ökologischen Faktoren die Ausbildung lokaler Anpassungen fördern, und welche Bedeutung solche Anpassungen für das langfristige als auch das kurzfristige Überleben von Populationen haben. Eine Kombination von Freilandstudien (insbesondere von Transplantationsexperimenten) mit molekularen Untersuchungen scheint besonders viel versprechend, um diese verschiedenen Aspekte genauer zu beleuchten. So kann das wissenschaftliche Grundlagenwissen für Handlungsoptionen im Naturschutz – etwa unter dem Klimawandel – bereitgestellt werden. Auf Grund der momentanen Datengrundlage ist es aber auf jeden Fall angebracht, davon auszugehen, dass sich Populationen entlang von Höhengradienten voneinander genetisch unterscheiden, dass solche Unterschiede auch sehr kleinräumig bestehen können, und dass sie für die längerfristige Erhaltung der jeweiligen Populationen wichtig sind. Inwiefern diese Populationen aber auch in Zukunft anpassungsfähig sind, ist zur Zeit noch immer unklar.

## 7 Summary

Many animal species have large distributional ranges that include a variety of habitats. In these cases, genetic differences can emerge between populations which underlie adaptation to local environmental conditions – ‘local adaptation’. The understanding of adaptive differences between populations within species is especially important to predict the response of these populations to the environmental changes anticipated under global warming. Using examples from the scientific literature, we describe experimental and molecular methods for the study of local adaptation. In a second part, we report on a literature review in which we surveyed some 100 studies on local adaptation to different altitudes in animal populations. Many of these studies provide evidence of genetic differentiation between populations along altitudinal gradients. However, there

is still an extensive need for further research to investigate the role of these differences in adaptation to different habitats and the rate at which species can respond to environmental change.

## 8 Literatur

- BERVEN, K.A. (1982): The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. II. An experimental analysis of larval development. *Oecologia* 52(3): 360–369.
- ETTERSON, J.R. (2008): Evolution in response to climate change. In: CARROLL, S.P. u. FOX, C.W.: *Conservation Biology – Evolution in action*. Oxford University Press: 145–163.
- KELLER, I.; TAVERNA, A. u. SEEHAUSEN, O. (2011): Evidence of neutral and adaptive genetic divergence between European trout populations sampled along altitudinal gradients. *Molecular Ecology* 20(9): 1888–1904.
- KELLER, I.; ALEXANDER, J.M.; HOLDEREGGER, R. u. EDWARDS, P.J. (2013): Widespread phenotypic and genetic divergence along altitudinal gradients in animals. *Journal of Evolutionary Biology* 26(12): 2527–2543.
- KOOYERS, N.J. u. OLSEN, K.M. (2012): Rapid evolution of an adaptive cyanogenesis cline in introduced North American white clover (*Trifolium repens* L.). *Molecular Ecology* 21(10): 2455–2468.
- OTT, K.; EPPLE, C.; KORN, H.; PIECHOCKI, R.; POTT-HAST, T.; VOGEL, L. u. WIERSBINSKI, N. (2010): Vilmer Thesen zum Naturschutz im Klimawandel. *Natur und Landschaft* 85(6): 229–233.
- POOL, J.E. u. AQUADRO, C.F. (2007): The genetic basis of adaptive pigmentation variation in *Drosophila melanogaster*. *Molecular Ecology* 16(14): 2844–2851.

## Dank

Diese Studie wurde im Rahmen von CCES-GeneReach durchgeführt und von der ETH Zürich finanziert. Wir danken Janine Bolliger (WSL, Birmensdorf) für die Koordination des Projekts sowie Beatrice Lüscher und Katie Wagner für ihre Hilfe bei der Suche nach einem Foto des amerikanischen Waldfroschs.

## Glossar

- **Genotyp:** Die Gesamtheit der Gene eines Organismus.
- **Phänotyp/phänotypisch:** Das Erscheinungsbild eines Organismus, das die Gesamtheit aller morphologischen, physiologischen und verhaltenstypischen Merkmale umfasst.
- **Population:** Gesamtheit der Individuen einer Art, die an einem Ort leben und sich untereinander fortpflanzen.

Dr. Irene Keller  
• Korrespondierende Autorin •  
Institute of Integrative Biology  
ETH Zürich  
Universitätsstrasse 16  
ETH Zentrum CHN  
8092 Zürich  
SCHWEIZ  
E-Mail: irene.keller@dkf.unibe.ch



Die Autorin hat an der Universität Bern (Schweiz) Biologie studiert und im Bereich Populationsgenetik promoviert. Nach mehreren Forschungsaufenthalten in England und der Schweiz arbeitet sie nun als Bio-Informatikerin am Department für Klinische Forschung der Universität Bern. In ihrer Arbeit verwendet sie molekulare und bioinformatische Methoden, um die genetischen Grundlagen von phänotypischen Merkmalen, Umwelтанpassungen und der Entstehung neuer Arten zu untersuchen.

Jake M. Alexander  
Institute of Integrative Biology  
ETH Zürich  
Universitätsstrasse 16  
ETH Zentrum CHN  
8092 Zürich  
SCHWEIZ

Peter J. Edwards  
Institute of Integrative Biology  
ETH Zürich  
Universitätsstrasse 16  
ETH Zentrum CHN  
8092 Zürich  
SCHWEIZ

Rolf Holderegger  
WSL Swiss Federal Research Institute  
Zürcherstrasse 111  
8903 Birmensdorf  
SCHWEIZ

Anzeige

Die  
Literaturdatenbank  
des  
Bundesamtes  
für Naturschutz

[www.dnl-online.de](http://www.dnl-online.de)