

Kapitel 6¹

Grundlagen der Populationsbiologie

Einige grundlegende Prinzipien der Populationsbiologie sind wichtig zum Verständnis des Evolutionsprozesses. Der Grund ist einfach: Evolution geschieht innerhalb von Populationen, indem sich Genfrequenzen verschieben (s. Kap. 4, 5).

6.1 Populationsdynamik

Die Populationsdynamik ist die zeitliche und räumliche Veränderung von Populationen. Die einfachsten Modelle der Populationsdynamik ignorieren die Altersstruktur, das Geschlechtsverhältnis und weitere Komplikationen.

a) Populationsgröße

Eine wichtige Variable ist die Populationsgröße, N , d.h. die Anzahl der Individuen in einer Population. Zu jedem Zeitpunkt t bestimmt und verändert sich die Populationsgröße $N(t)$ durch vier Prozesse: Geburtsrate (Natalität), Sterberate (Mortalität), Rate der Abwanderung (Emigration) und Rate der Zuwanderung (Immigration) (Fig. 6.1).

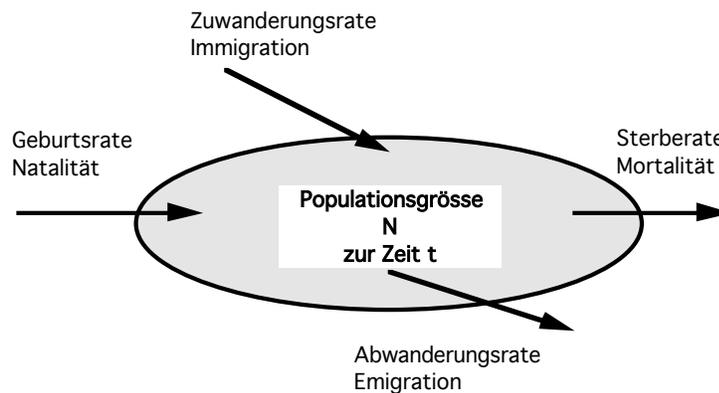


Fig 6.1 Die Populationsgröße N zur Zeit t ist das Ergebnis verschiedener Prozesse.

Das resultierende Wachstum (bzw. Veränderung von N) aufgrund dieser vier Prozesse kann auf verschiedene Weise modelliert werden. Hier werden die einfachsten Modelle vorgestellt.

¹ Studierende mit entsprechenden Vorkenntnissen können dieses Kapitel überspringen.

b) Exponentielles Wachstum (Dichte-unabhängig)

Falls das Wachstum nicht von der Dichte der Population abhängt, lässt sich ein einfaches Modell formulieren, mit $r =$ **momentane Wachstumsrate** (pro Kopf) ($r =$ **MALTHUS' Parameter**, instantaneous rate of natural increase):

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN \\ N(t) &= N_0 e^{rt}\end{aligned}\tag{eq.6.1}$$

wobei $r = b - \mu$ ($b =$ Natalitäts-, $\mu =$ Mortalitätsrate, $N_0 =$ Populationsgrösse für $t = 0$) (Beachte: in solchen Modellen wird N oft synonym für Grösse oder Dichte der Population gebraucht)

c) Logistisches Wachstum (Dichte-abhängig)

Hängt die Wachstumsrate von der Dichte der Population (N) ab, so gilt im einfachsten Modell mit $K =$ Kapazität (carrying capacity), und $a =$ eine Konstante:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= rN \left(\frac{K-N}{K} \right) \\ N(t) &= \frac{K}{1 + e^{a-rt}}\end{aligned}\tag{eq. 6.2}$$

Begrenzungen (K) können eintreten durch Erschöpfen der Ressourcen (Nahrung, Deckung etc.: intra-spezifische Konkurrenz), Reduktion der Fertilität (Stress), Epidemien etc. Die Kapazität K ist eine hypothetische Grösse und kaum messbar im Freiland. Entscheidend ist jedoch das Konzept der Dichte-abhängigkeit, welches durch K operationalisiert wird.

c) Diskretes Wachstum

In vielen Fällen sind die Generationen diskret, dh. überlappen sich nicht. Im allgemeinen Fall:

$$N_{t+1} = F(N_t)\tag{eq.6.3}$$

wobei $F()$ eine Abbildungsfunktion für N von der gegenwärtigen (t) in die nächste ($t+1$) Generation darstellt (Fig. 6.2).

Dichte-unabhängig: mit $F() = R =$ konstant ($R =$ Netto-Reproduktionsrate; s. unten) :

$$N_{t+1} = N_t R \quad , \text{ dh. } N_t = N_0 R^t \quad \text{Diskretes, geometrisches Wachstum} \tag{eq.6.3a}$$

Aus dem Vergleich von eq. (6.1) mit eq. (6.3) folgt (nach einigen Umformungen):

$$r = \ln R \quad (\text{eq. 6.4})$$

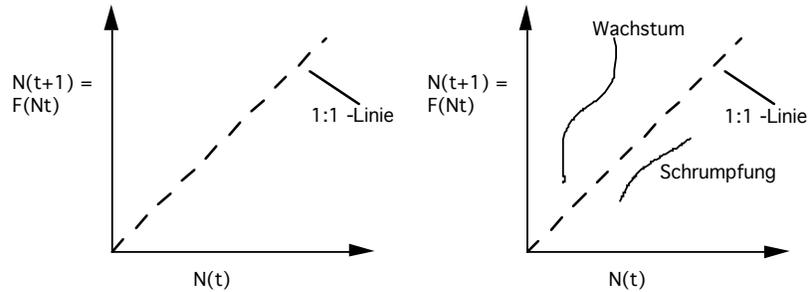


Fig 6.2 Diskretes Populationswachstum kann dargestellt werden als eine Abbildung der Populationsgrösse N zum Zeitpunkt t auf die Grösse N zum Zeitpunkt $t+1$ (**links**). Die Abbildungsfunktion, bzw. Zuwachs-Funktion, $F(t)$, kann eine Linie sein (mit Steigung = 1 würde keine Veränderung resultieren) oder auch eine beliebige Kurve $F(t)$ (**rechts**).

Dichte-abhängig: mit $F() = F(N,R,a,b)$ dh. die Abbildungsfunktion hängt von N und Parametern a,b ab:

$$N_{t+1} = R \frac{N_t}{1 + [aN_t]^b} \quad (\text{eq.6.5})$$

Diese einfache Formel dieses diskreten Wachstums erzeugt ein weites Spektrum dynamischen Verhaltens (Fig. 6.3).

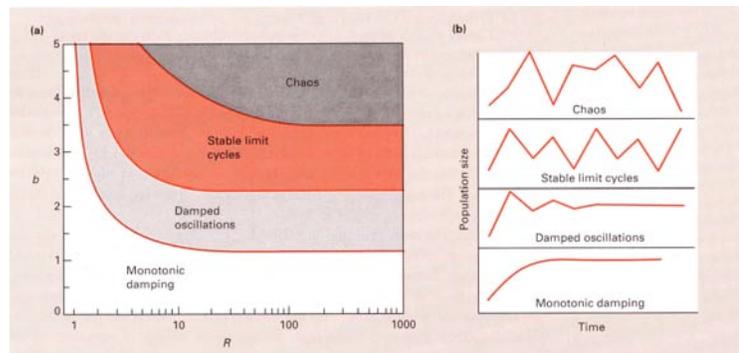


Fig 6.3 Die Populationsdynamik diskreten Wachstums. R = Netto-Reproduktionsrate, b = Parameter der Konkurrenz ($b < 1$: Unter-Kompensation; $b = 1$: exakte Kompensation; $b > 1$: Ueber-Kompensation). Bei Ueber-Kompensation leiden alle Individuen unter der intra-spezifischen Konkurrenz und im Extremfall ($b \rightarrow \infty$) gibt es keine Gewinner, bei exakter Kompensation gibt es eine konstante Anzahl Gewinner, bei Unter-Kompensation gibt es eine variable Anzahl Gewinner und nicht alle leiden. Beachte, dass hohes R und b deterministisches Chaos erzeugt. **Links**: Parameter-Raum (R,b). **Rechts**: Beispiel des dynamischen Verhaltens in verschiedenen Regionen.

6.2 Populationen mit Altersstruktur (Demographie)

Die Dynamik Alters-strukturierter Population ist besonders interessant für das Studium der Mikroevolution (speziell für die sog. Life-history Theorie, s. Kap.8). Populationen mit Altersstruktur können mit Lebensstafeln charakterisiert werden (Tab. 6.1). Daraus lassen sich charakteristische Werte errechnen, wie die Netto-Reproduktionsrate, momentane Wachstumsrate, Generationszeit, usw.

Lebensstafeln machen vor allem. Sinn bei Populationen mit überlappenden Generationen. Es gibt **Kohorten-Tafeln (= Horizontale Tafel)**. Eine **Kohorte** umfasst alle Individuen mit gleichem Geburtsdatum. Alternative gibt es **Statische Tafeln (= Vertikale Tafel)**. Statische Tafeln benutzen die Populationsdaten zu einem bestimmten Zeitpunkt, um daraus die Kohorten zu rekonstruieren.

Tab 6.1 Kohorten-Lebensstafel für die Seepocke *Balanus glandula* an der NW-Küste Amerikas¹

Alter (Jahre) x	Lebende (Individuen) a _x	Ueberlebens- wahrscheinlichkeit l _x	Fekundität (Neugeborene) m _x	Hilfsgrößen	
				l _x m _x	x l _x m _x
0	1000000	1.0000000	0	0	
1	62	0.0000620	4600	0.285	0.285
2	34	0.0000340	8700	0.296	0.592
3	20	0.0000200	11600	0.232	0.696
4	15.5	0.0000155	12700	0.197	0.788
5	11	0.0000110	12700	0.140	0.700
6	6.5	0.0000065	12700	0.082	0.492
7	2	0.0000020	12700	0.025	0.175
8	2	0.0000020	12700	0.025	0.200

¹ Für diese Tafel: $R_0 = 1.282$, $T_c = 3.1$, $r \approx 0.08014$

Die Werte der Lebensstafel sind das Resultat ökologischer Bedingungen (z.B. Nahrungsangebot) und evolutiver Anpassungen (z.B. frühe Reproduktion). Aus der Lebensstafel rechnen sich folgende nützliche Größen:

$$R_0 = \sum l_x m_x \quad \text{Netto-Reproduktionsrate} \quad (\text{eq.6.6})$$

$$T_c \approx (\sum x l_x m_x) / R_0 \quad \text{Generationszeit} \quad (\text{eq.6.7})$$

Die Netto-Reproduktionsrate, R_0 , ist die erwartete, durchschnittliche Anzahl Nachkommen pro Kopf und Generation. Die Generationszeit, T_c , ist der zeitlichen Abstand zwischen Geburt des Elter und der Geburt des durchschnittlichen Nachkommen. Mit diesen Angaben berechnet sich die momentane Wachstumsrate, r , der Population (Beachte: r bezieht sich auf die Zeiteinheit, R_0 auf die Generation) als:

$$r \approx \ln(R_0) / T_c \quad \text{Momentane Wachstumsrate} \quad (\text{eq.6.8})$$

Bleiben die Parameter l_x und m_x über längere Zeit konstant, konvergiert jede Population zu einer **stabilen Altersverteilung**, dh. zu konstanten Anteilen der Altersklassen an der Gesamtpopulation. Populationen mit stabiler Altersverteilung wachsen exponentiell und erfüllen die folgende Gleichung:

$$\sum e^{-rx} l_x m_x = 1 \quad \text{Gleichung von EULER-LOTKA} \quad (\text{eq.6.9})$$

(Diese Gleichung lässt sich meist nur iterativ lösen)

Bleibt eine Population gleich gross (d.h. $N = \text{konstant}$) und hat sie eine stabile Altersverteilung, so spricht man von einer **stationären Altersverteilung** (alle Anteile und absoluten Zahlen bleiben gleich).

Die Dynamik altersstrukturierter Populationen lässt sich aus den Daten (wie a_x , l_x oder m_x) am besten mit Hilfe von Matrizen-Modellen berechnen (**Leslie-Matrix**).

Reproduktionswert

Der Reproduktionswert beschreibt den Anteil an der gesamten Nachkommenschaft der Population, welcher auf die Eltern einer Altersklasse entfällt. Für eine stationäre Population (d.h. $r = 0$):

$$v_x = \left(\frac{e^{rx}}{l_x} \right) \sum_{a=x}^{a=z} \left(e^{-ra} l_a m_a \right) \quad \text{Reproduktionswert nach FISHER}^2 \quad (\text{eq.6.10})$$

mit $a =$ Altersklassen von x bis zur letzten Altersklasse (z). Der Wert v_x charakterisiert den Anteil an der zukünftigen Population, den die Altersklasse noch beitragen wird (von heute = x bis zum Überleben in die letzte Altersklasse, l_x). Der Wert von v_x ist typischerweise klein für junge und alte Individuen. Die Demographie einer Population bestimmt damit die evolutive Wirkung der Selektion. Im Beispiel der Tafel 6.1 hätte ein Selektionsereignis im Alter 7 weit weniger Effekt als im Alter 3, da ein kleinerer Anteil der Population davon betroffen ist, bzw. der Reproduktionswert dieser Altersklasse kleiner ist.

6.3 Gleichgewicht und Stabilität

Populationen können einen Zustand erreichen, der als Gleichgewicht beschrieben wird. Zum Beispiel verändert sich die Population nicht mehr in ihrer Grösse oder Zusammensetzung. Nach Störungen kehrt die Population unter Umständen wieder zum Gleichgewichts-Punkt zurück. Eine entsprechende negative Rückkopplung wäre z.B. durch Dichte-abhängiges Wachstum möglich. Es ist auch denkbar, dass die Population nach Störung zu einem neuen Zustand konvergiert. Die beiden Möglichkeiten entsprechen dem Konzept eines stabilen bzw. instabilen Gleichgewichts.

² Das Symbol v_x für den Reproduktionswert ($x =$ Altersklasse) sollte nicht mit dem Symbol V_x für die Varianz der Variablen x verwechselt werden.

Eine wichtige Frage in der Evolutions- und Populationsbiologie ist, ob eine Invasion einer neuen Variante in eine existierende Population möglich sei? Die Population reagiert auf eine solche "Störung" je nachdem, ob sie sich an einem stabilen bzw. instabilen Gleichgewichtspunkt befindet. Die Möglichkeit einer Invasion durch eine neue Variante ist eine wesentliche Voraussetzung für die Evolution einer Population. Beachte, dass in Kap. 4 und 5, diese Möglichkeit durch den Wert des Selektionskoeffizienten, s , in die Rechnung eingebaut wurde.