

POPULATIONSBIOLOGIE ALS INTEGRIERENDE WISSENSCHAFT

Klaus Wöhrmann

ABSTRACT

"Nothing in biology makes sense except in the light of evolution." (DOBZHANSKY 1973).

Perhaps fascinated by the diversity of living organisms, humans have always been curious about the origin of this diversity. However, although paleontologists described the evolution of species on the basis of fossil records, and although we have a lot of information on the factors of evolution by ecological and population genetical investigations, this does not mean at all that we understood evolution down to the smallest detail. Problems of evolution were investigated from different view-points which arose from both historical reasons and the highly varied subject matter of investigations (Paleontology, Taxonomy, Population Genetics, Ecological Genetics, Ecology). The approaches taken singly provide only restricted information of the population's biology and therefore for evolution. In this contribution an integration of this different approaches is propagated. The evolution of these different fields of research is considered, differences between them are shown, and, furthermore, the extent to which an integration has been happened already in the very recent past is discussed.

keywords: *population biology, evolution, integration science*

1. EINLEITUNG

Fasziniert durch die Vielfalt der lebenden Natur, hat der Mensch seit jeher den Ursprung und die Evolution dieser Vielfalt zu erforschen versucht. MAYR zeichnet in seinem 1982 erschienenem Buch den historischen Weg zu unserem heutigen Verständnis der Evolution auf, und unterscheidet zwischen der Akzeptanz von Evolution und der Anerkennung einer bestimmten Theorie, die die Mechanismen der Evolution zu erklären versucht. LAMARCK machte in seinem Buch "Philosophie Zoologique" (1809) vielleicht den ersten Schritt in Richtung auf eine Akzeptanz des Evolutionsgedankens, während DARWIN im Jahr 1859 in "The origin of species", eine überzeugende These für die graduelle Evolution und Artbildung unter dem Einfluß natürlicher Selektion entwickelte. Die ständig zunehmenden paleontologischen und biosystematischen Befunde auf der einen und die zahlreichen Ergebnisse aus detaillierten Studien über die Variation innerhalb von Arten und Populationen auf der anderen Seite haben diese Theorie bekräftigt. Obwohl die Paleontologen heute auf Grund von fossilen Funden in der Lage sind, die Evolution einer Reihe von Organismengruppen zu beschreiben, und obwohl eine Fülle von Informationen über Faktoren vorliegen, die die Evolution beeinflussen, bedeutet dies noch nicht, daß wir in der Lage sind, Evolution bis ins kleinste Detail zu verstehen. Auf Grund der Vielseitigkeit und der Komplexität interagierender Faktoren bleiben noch eine Fülle von Fragen offen, die es zu beantworten gilt.

Probleme der Evolution sind in der Vergangenheit aus verschiedenen Perspektiven untersucht worden. Neben historischen Gründen ist dies auch durch die Vielseitigkeit der Problemstellungen bedingt. Bevor ich mich zur Populationsbiologie als integrierende Wissenschaft äußere, möchte ich zunächst etwas zu den verschiedenen Wissenschaftszweigen ausführen, die sich mit Evolution beschäftigen.

2. WISSENSCHAFTLICHE DISZIPLINEN, DIE SICH MIT EVOLUTION BEFASSEN

Paleontologen sammelten in der Vergangenheit eine Vielzahl von Hinweisen, um Stammbäume einer großen Zahl von Organismengruppen zu dokumentieren. Auf Grund dieser Befunde wurde die heute noch heftig diskutierte Hypothese der Makroevolution formuliert. Diese beinhaltet, daß sich Evolution in geologischen Zeitabschnitten durch Entwicklungssprünge vollzogen hat und nicht durch kleine, schrittweise Veränderungen, wie es von den meisten Populationsgenetikern angenommen wird (CHARLESWORTH et al. 1982).

Taxonomen und Systematiker benutzten zunächst kariologische, morphologische und physiologische Eigenschaften lebender Organismen, um Fragen der Abstammung und Verwandtschaft zwischen Arten zu beantworten. Dabei erhebt sich allerdings die Frage, in welchem Ausmaß die somit gewonnenen Stammbäume den tatsächlichen Evolutionsablauf charakterisieren. Heute stehen den Systematikern neue Methoden zur Verfügung, die ihnen ermöglichen, DNS als Träger der genetischen Information und Enzyme oder andere Proteine als primäre Genprodukte zu untersuchen, um den Verwandtschaftsgrad zwischen Arten und Gattungen herauszufinden. Aus ökologischer Sicht werden in jüngster Zeit hierbei Eigenschaften in die Untersuchungen einbezogen, die mit der Reproduktion, mit den Lebenszyklen und mit anderen ökologischen Faktoren verbunden sind. Dies basiert auf der Idee DARWINS, daß Unterschiede in der Reproduktionshäufigkeit und in der Anpassung an unterschiedliche Umwelten der ursprüngliche Grund für die Vielfalt des Lebens sind. Darüber hinaus wird heute, nach dem "Enzymboom" der letzten Dekaden, wieder mehr Wert auf eine präzise Beschreibung morphologischer und physiologischer Eigenschaften gelegt, wobei Vererbungsmodus und Entwicklungsprozesse im Vordergrund stehen, was zum besseren Verständnis des Zusammenhanges zwischen Genotyp und Phänotyp führen soll.

Genetische Gesichtspunkte wurden nach der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze durch die Populationsgenetiker in die Theorie der Evolution eingebracht. Die grundsätzlichen und brillanten Beiträge von R.A. FISHER, J.B.S. HALDANE und SEWALL WRIGT, den Gründern der Populationsgenetik, basieren auf theoretischen Überlegungen. Zur Vereinfachung eines komplexen Genotyps wurden zunächst nur eine bzw. zwei Loci berücksichtigt. In FISHERs "Fundamentalsatz der natürlichen Selektion" wurden zwei Voraussetzungen für evolutionäre Prozesse durch natürliche Selektion definiert, und zwar die Notwendigkeit von Variation in genotypischer Fitness zwischen Individuen einer Population oder Art, und der Verbesserung von Populationen auf Grund von Allelfrequenzveränderungen. Das Theorem beinhaltet: "The rate of increase in the average fitness in a population is equal to the population variance and fitness" und "The mean fitness of the population, W , increases from generation to generation in the one-locus-two-allele model except at equilibrium at what point it remains constant". Auf Grund dieser starken Vereinfachung, der Berücksichtigung von nur einem Locus mit zwei Allelen, ist aber die Allgemeingültigkeit des Theorems nicht gegeben. Werden z.B. mehrere Loci mit Geninteraktionen, Mutationen etc. einbezogen, so ist die Aussage nicht mehr gültig. Trotzdem sind aus populationsgenetischer Sicht diese Vereinfachungen notwendig, da am Ende einer jeden Generation, mit Ausnahme von asexuellen Organismen, die Genotypen bzw. Phänotypen aussterben und durch Fusion von Gameten stets neue, bisher nicht existente, Genkombinationen gebildet werden. Evolution wird daher nur durch Veränderungen in den Genfrequenzen beschrieben. Auf der Grundlage solcher vereinfachender Modelle kann die Wirkung der Selektion, der genetischen Zufallsdrift, des Paarungssystems, der Mutation und Migration auf die genotypische bzw. phänotypische Zusammensetzung von Populationen in ihrer relativen Bedeutung untersucht werden. Veränderungen in Laborpopulationen und auch in natürlichen Populationen konnten solchen Faktoren zugeschrieben werden.

Neben den sogenannten "Theoretikern" gibt es eine Gruppe von Populationsgenetikern, die durch Untersuchungen an natürlichen Populationen versuchen, die Verteilung von Genen und deren Veränderung über Raum und Zeit zu beschreiben. Um dieses Gebiet von der theoretischen Populationsgenetik abzugrenzen, wurde von FORD (1964) der Begriff 'ökologische Genetik' geprägt. Eine Beschreibung von Evolution, die genetische Komponenten berücksichtigt, wird Evolutionsgenetik genannt.

Die Theorie der Populationsgenetik, die zu Beginn von grossen Populationen ausging, wurde nach und nach ausgeweitet, indem z.B. Abweichungen von der Zufallspaarung, unterteilte Populationen und Selektion in heterogener Umwelt angenommen wurde. In solchen Modellen stellen Konkurrenten und natürliche Feinde Selektionskräfte dar. Hier ist eine Brücke zur Ökologie zu sehen. Entsprechend populationsgenetischen Modellen ist die populationsökologische Theorie von einzelnen Populationen hin zu Systemen mit vielen Arten entwickelt worden, wobei die Koexistenz einer Anzahl von Arten und deren relative Häufigkeit untersucht wird. Hilfreich für die Entwicklung und Bearbeitung populationsgenetischer Fragen war in jüngster Zeit die Berücksichtigung neuerer Erkenntnisse auf ökologischem Gebiet, wo bedeutende Ergebnisse über die Populationsstruktur und über inter- und intraspezifische Variation erarbeitet wurden.

Bis dahin berücksichtigten populationsgenetische Ansätze jedoch selten, wenn überhaupt, ökologische Gesichtspunkte. Die meisten populationsgenetischen Textbücher vernachlässigen ökologische Parameter wie Populationsgrösse und Populationswachstum und damit dichteabhängige Faktoren, weiterhin Altersstrukturen, "Life history"-Komponenten und die Interaktion mit anderen Arten, wie Wirt-Parasit-Verhältnisse und Räuber-Beute-Beziehungen. Andererseits behandeln Ökologen Populationen als Einheit und unterscheiden keine Genotypen oder Phänotypen in den Populationen. Es gibt kaum Ansätze, Veränderungen in der genetischen Zusammensetzung von Populationen zu untersuchen. Dadurch liefern beide Forschungsrichtungen getrennt nur begrenzte Informationen über die Biologie von Populationen und damit auch über die Evolution. Dies wird z.B. deutlich in dem Buch von MAY über "Theoretische Ökologie" (1976).

Verschiedene Symposia während der 50iger Jahre und die bemerkenswerten Symposia, die von BAKER und STEBBINS 1965 und LEWONTIN 1968 organisiert wurden, initiierten eine Verknüpfung von Populationsgenetik, Ökologie und Systematik im Hinblick auf ein besseres Verständnis der Evolution. Entsprechend formulierte SAMMETA und LEVINS 1970 die Notwendigkeit, die verschiedenen Ansätze unter dem Begriff der "Populationsbiologie" zusammenzufassen. Die "Populationsbiologie" umfasst alle biologischen Prozesse innerhalb einer Population sowie die biotischen und abiotischen Einflüsse auf die Population wie z.B. durch heterogene Umwelt, aber auch genetische Momente wie z.B. Genotyp-Phänotyp-Beziehungen. Dies scheint mir von besonderer Bedeutung, da für mich die Population die Basis der Evolution ist. Obwohl Selektion, Drift etc. auf das Individuum wirken, kann nur die Gemeinschaft der Individuen, nämlich die Population, auf Veränderungen der Umwelt durch Veränderungen in der genotypischen Zusammensetzung reagieren, und sie ist damit der Ausgangspunkt für die Anpassung und die Evolution neuer Arten. Es macht daher Sinn, die Biologie von Populationen mit evolutionären Prozessen zu verbinden. Natürlich sind die Vorstellungen von SAMMETA und LEVINS bis heute nicht vollständig realisiert worden. In zunehmenden Maß findet diese Vorstellung aber mehr und mehr Verbreitung und Zustimmung.

3. DIE EVOLUTION DER WISSENSCHAFTSZWEIGE

Die Wissenschaft, die sich wie die Populationsgenetik mit Fragen der Evolution beschäftigt, hat selbst eine Evolution erfahren. Dies festzustellen scheint mir um so wichtiger, als wir häufig geneigt sind, nur einen bestimmten Weg als den einzig Richtigen zur Beschreibung von Veränderungen, von Evolution, anzusehen. In der Natur werden eine Vielzahl von Faktoren miteinander oder gegeneinander wirksam, sodaß es nicht nur die eine Strategie geben kann, um zu existieren, sondern daß eine Vielfalt von Strategien notwendig ist, um die Existenz oder Entwicklung von Artensystemen auf Dauer zu ermöglichen.

Seit der Veröffentlichung von DARWIN'S Theorie sind eine Fülle von Hypothesen zur Erklärung der Evolution auf den verschiedenen Gebieten entwickelt und wieder verworfen worden, oder bildeten in Kombination mit einer Antithese den Ausgangspunkt für eine Synthese.

Bereits DARWIN listete eine Anzahl von Eigenschaften auf, die für den Organismus weder vor- noch nachteilig und somit nicht adaptativ sind. Zwischen 1930 und 1940 gab es eine Periode, in der "random drift", also der Zufall, kleinen Populationen zugeordnet wurde, und viele

polymorphe Eigenschaften wurden als Beispiele für das Ergebnis nicht adaptiver genetischer Drift angesehen. Für SEWALL WRIGHT war der Zufall ein Gehilfe der Selektion. Er konnte zeigen, daß in einer unterteilten Population ein neues, durch Mutation entstandenes Allele in Kombination mit Migration zufällig häufig genug werden kann, um sich in der ganzen Population auszubreiten. Erst MATHERs Arbeiten an polygenen Merkmalen veranlaßten ihn, stabilisierende Selektion als einen Mechanismus sowohl für die Erhaltung als auch für die Veränderung potentieller genetischer Variation anzusehen. In den 50iger Jahren wurde dann die Selektion mehr und mehr in den Vordergrund gestellt, um den in der Natur beobachteten Polymorphismus zu erklären. Eigenschaften, die bis dahin als selektiv neutral galten, wurden nun als unter Selektionseinfluß betrachtet. Parallel hierzu entwickelte KIMURA 1965 seine "Neutral Theory of Molecular Evolution". Diese Theorie sieht die meisten Mutationen als selektiv neutral an, sodaß ihr Schicksal in der Population hauptsächlich durch den Zufall bestimmt wird.

Geographische Muster und in einigen Fällen auch zeitliche Veränderungen in den Genfrequenzen lieferten Hinweise auf Selektion, wie z.B. im Fall vom Melanismus beim Birkenspanner (*Biston betularia*), oder aber auch auf genetische Zufallsdrift, wie im Beispiel der Pflanze *Linanthus*, oder der Blutgruppen beim Menschen. Überdominanz oder Heterozygotenvorteil wurde eine zeitlang als der wesentliche Mechanismus zur Erklärung auffälliger Polymorphismen herangezogen. Genetische Homöostase, was bessere Pufferung heterozygoter Organismen gegen Umweltveränderungen bedeutet, war das Thema eines Buches von LERNER in jener Zeit (1954). Aus ökologischer Sicht wurden auch Beispiele für frequenzabhängige Selektion geliefert (CLARKE 1975). Später fand ENDLER (1986) jedoch unter den zahlreichen Veröffentlichungen nur wenige Beispiele, die für eine Selektion auf enzymatischer Ebene sprachen. Dies war jedoch nicht so, wenn Multilocus-Systeme berücksichtigt wurden. ENDLER schloss daraus, daß der "heterozygote advantage" und die stabilisierende Selektion weder weit verbreitet noch ein sehr bedeutsamer Mechanismus sind, um die genetische Variation in Populationen zu erhalten.

In jüngster Zeit werden nun wieder andere Mechanismen in die Diskussion gebracht, die allein oder gemeinsam verantwortlich sein sollen. Eine davon stellt die sexuelle Selektion dar. Schon DARWIN war der Ansicht, daß natürliche Selektion viele der zu beobachtenden sexuellen Dimorphismen nicht erklären kann. Hierzu gehört zum Beispiel die Federpracht bei verschiedenen Vogelarten. Der üppige Federschmuck müsste eigentlich die Überlebenswahrscheinlichkeit ihrer Träger vermindern. DARWIN postulierte daher die "Theorie der sexuellen Selektion", die besagt, daß Eigenschaften die zu einer Verminderung der Lebenserwartung führen, sich trotzdem durchsetzen können, wenn sie zu einer Zunahme der Paarungswahrscheinlichkeit führen. Und das ist genau dann gegeben, wenn weibliche Vögel einen Paarungspartner auf Grund des prächtigen Gefieders bevorzugen.

Trotz vieler verschiedener und bereits verifizierter Hypothesen bleiben letztlich viele Fragen offen. So kann z.B. generell nicht beantwortet werden, wie sich Populationen derselben Art an verschiedene Umwelten anpassen und wie sich verschiedene Arten an dieselbe Umwelt anpassen. Um dieses Problem zu lösen, müssen zuvor verschiedene Begriffe definiert werden.

1. Der Begriff "angepasst sein" ist bis heute nicht standardisiert. Ist damit die durchschnittliche Reproduktionsrate gemeint, oder ist es gar der vorübergehende Selektionsvorteil eines Genotyps, oder aber ist es der relative Anteil am besetzten Territorium, oder ist es die Stabilität in der Populationsgröße?
2. Es ist kaum definiert, wie adaptive von nichtadaptiven Eigenschaften unterschieden werden können. Die Phylogenie, Korrelationen während der Entwicklung, "hitchhiking" gekoppelter Gene können z.B. adaptive Beziehungen vortäuschen. Ohne eine Standardisierung solcher Kriterien ist es aber schwierig, über Evolution zu diskutieren.

Entsprechende Entwicklungen gab es auch in der Ökologie. Wie bereits oben angedeutet, wird seit DARWIN angenommen, daß Konkurrenz die treibende Kraft bei der Evolution der Organismen ist. Konkurrenz beinhaltet den negativen Einfluß auf Fitnesskomponenten auf Grund gemeinsamer Nutzung von Ressourcen (exploitative Konkurrenz) oder auf Grund von Interferenzen (Interferenz-Konkurrenz) z.B. beim Kampf um Nistplätze. In vielen Fällen konnte

nachgewiesen werden, daß Arten als Folge von Konkurrenz ausstarben. Es wurde jedoch in letzter Zeit wiederholt in Frage gestellt, ob Konkurrenz tatsächlich eine essentielle Voraussetzung für evolutionäre Prozesse ist, und ob jede eindeutige Selektion auf Grund von Konkurrenz ist. Darüberhinaus wurde weiter bezweifelt, ob Nischen tatsächlich eine notwendige Voraussetzung für Stabilität in Ökosystemen darstellen. (DEN BOER 1985; JACOBS 1985). Sicherlich gibt es keine allgemeingültigen Antworten auf diese Fragen. Eine Fall zu Fall Diskussion ist notwendig, ob nicht auch andere bedeutsame Interaktionen wie Räuber-Beute-Beziehungen, Migrationsprozesse oder andere Interaktionen die beobachteten Befunde erklären können.

ANDREWARTHA und BIRCH (1954) definierten Ökologie als die Wissenschaft von der Verbreitung und Häufigkeit einzelner Arten und lenkten somit das Augenmerk auf Populationsgrösse, Populationszyklen und ihre Regulation. Dies hatte zur Folge, daß die Regulation von Populationen in Zusammenhang mit natürlicher Selektion das Thema von zahlreichen Arbeiten in den 60 und 70iger Jahren war. Aber auch hier gewannen in den letzten Jahren zunehmend Populationsstrukturen (Altersstrukturen) und "Life history"-Eigenschaften an Interesse. Die Interpretation von Ergebnissen aus Versuchen über die Genetik der Adaptation und der Ökologie der Regulation erfordern evolutionäres Denken.

Geradeso wie die Vorstellungen über Evolution eine Evolution selbst erfahren haben, hat es im Laufe der Zeit einen Wandel gegeben, in welchem die Eigenschaften von Organismen als bedeutsam erachtet wurden. Vor 1960 standen auffällige Eigenschaften mit zum Teil komplexer genetischer Natur im Mittelpunkt des Interesses. Seit 1960 setzte ein Boom für Untersuchungen von Enzym polymorphismen in der Populationsgenetik ein. Die Einführung der Elektrophorese machte es möglich, die genetische Variation innerhalb und zwischen den Populationen über die Zeit und den Raum zu erforschen. Durch die schnelle und einfache Methode konnten pro Population eine große Anzahl von Individuen untersucht werden. Enzyme wurden auf Grund der Ein-Gen-ein-Enzym-Hypothese untersucht, meistens unter Vernachlässigung des restlichen Genoms. Erst kürzlich wandte sich das Interesse der Wissenschaftler mit gleicher Heftigkeit der DNA-Variation zu. Aber auch die vorübergehend vernachlässigten sogenannten polygenen Merkmale finden heute wieder intensive Beachtung. An diesem Punkt treffen sich wieder die Interessen der Populationsgenetik und der Ökologie. Denn fitnessrelevante Merkmale wie Komponenten der Lebenszyklen, wie Lebenszeit, Generationszeit, Wurfgrosse und Reproduktionsraten sind in der Regel durch eine nicht bestimmbare Anzahl von Genen determiniert. Methoden der quantitativen Genetik, die ursprünglich für die Lösung von Problemen der Tier- und Pflanzenzucht entwickelt wurden, sind an die speziellen Probleme der ökologischen Genetik angepasst worden und stellen heute eine nützliche, wenn auch noch weiter zu entwickelnde Methode dar.

Der bisherige Teil der Arbeit stellt einen kurzen historischen Überblick über die Entwicklung auf den Gebieten der Populationsgenetik und Ökologie dar. Er sollte darlegen, daß

1. verschiedene Ansätze helfen, Evolution zu verstehen,
2. während der Evolution dieser Wissenschaften verschiedene Schwerpunkte gesetzt wurden, und
3. nicht zuletzt auch heute noch intensive Debatten über die relative Bedeutung evolutionärer Mechanismen geführt werden.

4. INTEGRATION VON ÖKOLOGIE UND GENETIK

Die meisten Fragen in der Evolutionsökologie beginnen mit Mustern, in denen Verschiedenheiten zwischen verschiedenen Arten und Lebensgemeinschaften deutlich sind, wobei die Betonung auf der adaptiven Antwort der verschiedenen Arten auf biotische und abiotische Umwelten liegt. Als weitere Schritte werden dann intraspezifische Variationen in der Physiologie, im Verhalten und den zwischenartlichen Beziehungen angenommen, wobei Modelle aus der Populationsgenetik und quantitativen Genetik in zunehmenden Masse als nützlich empfunden werden. Das erst seit kurzem bestehende Interesse an der Evolution von "Life history traits" und Paarungssystemen führt verschiedene Evolutionsmodelle, solche auf der Ebene der Indivi-

duen, der Gruppen (kinships), örtlichen Befruchtungseinheiten, von Metapopulationen und verschiedenen Arten, zusammen. Daher sind heute Populationsstrukturen sowie demographische und genetische Zustände in Subpopulationen neben Verbreitung von Individuen und Genfluß diejenigen Gebiete, die große Aufmerksamkeit erfahren. Beispielsweise scheinen Untersuchungen an Reproduktionssystemen wie Sexualität, Asexualität, Inzucht, Polygamie, Partnerwahl und elterliche Fürsorge in Verbindung mit den sich daraus ergebenden genetischen Konsequenzen, wie das Ausmaß an Rekombination, Nachkommenvarianz, Hybridität und Inzuchtdepression, aber auch in Verbindung mit ökologischen Maßen wie Reproduktionserfolg und optimalen Taktiken zur Ressourcenausnutzung, mehr und mehr das Interesse der Wissenschaft zu finden.

Ökologen mögen weniger an den Details der molekularen Variation, an der Organisation des Genoms, an den Mechanismen, die neue Variationen hervorbringen (Mutation und Rekombination), und vielleicht auch nicht in besonderem Maß an Untersuchungen über die phänotypische Variation interessiert sein. Die Variation innerhalb einer Population und eine approbata genetische Analyse einiger gut ausgesuchter Eigenschaften und ein klares Verständnis für das Zusammenspiel von Evolutionsprozessen (Zufallsprozessen, Mutationen und Rekombination) ist von essentieller Bedeutung für unser Verständnis der Natur.

In der jüngsten Vergangenheit haben sich Wissenschaftler in verschiedenen Veröffentlichungen bemüht, eine populationsbiologische Synthese zu versuchen, oder doch zumindest kooperative Zusammenarbeit zu pflegen (WÖHRMANN und LÖSCHCKE 1984; DE JONG 1988; LOESCHCKE 1987; WÖHRMANN und JAIN 1990). Dies ist um so mehr von Bedeutung, als Adaptation an variierende Umwelten auf verschiedenen Ebenen stattfindet. Eine Antwort auf Stress kann z.B. durch biochemische, zelluläre, und physiologische Plastizität gefunden werden, ehe Genfrequenzveränderungen auf Populationsebene stattfinden. Andererseits können sich genetische Systeme, die die Mutationsrate und Rekombinationsrate regulieren, in Bezug auf die Erhaltung genetischer Variation in Populationen ebenso entwickeln. Man macht es sich zu einfach, wenn man die Populationsgenetik als eine Art "Beanbag-Genetik" auffasst, die ohne Interesse an ökologischen Fragen zur variablen Umwelt oder Phänotypen ist, die doch von Bedeutung für die Adaptation sind. Die Grundlagen der Populationsgenetik werden von HALDANE, FISHER und WRIGHT gelegt, von Wissenschaftlern mit hohem biologischen Verständnis. In der Tat berücksichtigt die Theorie genetische und genotypische Veränderungen über die Zeit in einer höchst abstrakten Form, wenn auch in einer Abfolge von höchst eleganten Schritten. Erst kürzlich wurde wieder diskutiert, ob Populationsgenetik notwendig oder ausreichend für ein Verständnis evolutionärer Ökologie ist (DE JONG 1988). Diese Diskussion hat meiner Meinung nach die ursprüngliche Bedeutung der Populationsgenetik unterstrichen. Entsprechend haben detaillierte Übersichtsarbeiten kürzlich verschiedene "constraints", d.h. Begrenzungen in den Möglichkeiten evolutionärer Veränderungen, wiederentdeckt, wie sie bereits von WRIGHT und MATHER und WADDINGTON aufgezeigt wurden.

PATTERSON begrenzt in seinem Buch 1986 "Molecules and Morphology an evolutionary Conflict or Compromise" die Diskussion auf systematische und phylogenetische Fragen und stellt fest, daß womöglich molekulare und morphologische Variation dieselbe Geschichte über die Evolution der Organismen erzählen. Dies ist aber nicht gesichert und daher von besonderer Bedeutung auch für die evolutionäre Ökologie. Es ist bis jetzt noch nicht bekannt, wie robust Vorhersagen auf Grund phänotypischer Veränderungen sind, die auf additiven polygenetischen Modellen der quantitativen Genetik beruhen und sich auf Veränderungen von Mittelwerten, Varianzen und Kovarianzen stützen. Einfacher ist es bei auffälligen Polymorphismen wie Pigmentation, Formen, Krankheitsresistenzen und einfach vererbaren Fortpflanzungssystemen wie Heterostylie oder Gynodiöcy. All diese Eigenschaften lassen eine einfache Genfrequenzanalyse zu und können dem Nachweis von natürlicher Selektion dienen. Aber sie sind letztlich kein Ersatz für eine quantitative Analyse der Evolution von Merkmalen der Lebenszyklen ("Life history traits"). Im Fall von quantitativen Merkmalen maskieren phänotypische Plastizität oder Genotyp-Umwelt-Interaktionen die direkte genetische Analyse von vorliegender Variation und Selektion. Die Verwendung von molekularen Markern, obwohl noch unsicher bei der Beurteilung von Selektion, bieten hier jedoch nützliche Möglichkeiten zur Analyse von Populationsstruktur, Paarungssystemen und Genfluß. Es ist selbstverständlich, daß verschiedene genetische Varianten, DNS, Enzyme und polygene Merkmale entsprechenden Ziel-

setzungen dienen, aber es ist nicht klar, ob deren Ergebnisse parallel übereinstimmen. Das Konzept der Fitness entzieht sich bis jetzt jeder einfachen Definition, was folglich viele Interpretationen von Ergebnissen ermöglicht.

Ein bedeutsames Ziel der Populationsbiologie ist das Verständnis der Dynamik von Pflanzen und Tierpopulationen in Abhängigkeit von ihrem Wachstum und Ressourcennutzung. Viele beeindruckende theoretische Ergebnisse wurden auf diesem Gebiet bisher veröffentlicht, die sich mit Wachstumsraten, Tragfähigkeiten und Umweltvariabilitäten beschäftigen. In diesem Zusammenhang versuchte SOUTHWOOD (1976) eine Klassifikation von Arten in einem dreidimensionalen synoptischen Modell, in dem evolutionäre Veränderungen zwischen r- und K-Selektion von einem Parameter abhängen, der die Habitatdauer im Verhältnis zur Generationszeit berücksichtigt. EMLEN steuerte 1984 eine Anzahl von originellen Ideen zur Diskussion über genetische und evolutionäre Aspekte der Populationsregulation bei. Innerhalb einer bestimmten Art hängt das grundsätzliche Geschehen von den Mustern der Regulation (recruitment dynamics) und von der Unvorhersagbarkeit der Umwelt ab. Im Allgemeinen jedoch, so vermutet er, wird die Populationsdynamik durch Interaktionen mit anderen Arten bestimmt, wobei vor allem natürliche Feinde den Umfang der Populationen kontrollieren. Analysen von "Life history traits" zusammen mit numerischen Analysen der Populationsgröße über längere Zeiträume beschreiben einen Prozess, bei dem die Schaffung genetischer Variation ebenso benötigt wird, um evolutionäre Veränderungen zu verstehen. Studien über seltene oder gefährdete Taxa einerseits und das traditionelle Interesse an der Krankheitskontrolle und Krankheitsverhütung andererseits berücksichtigen auch weiterhin Ursachen des Aussterbens von Population, wie demographische Schwankungen und Umweltzufälligkeiten zusammen mit Katastrophen, wie wir es bei LANDE (1988) und MAY (1985) finden. Genetische Evolutionsfaktoren aber werden in diesem Zusammenhang vermisst, sollten aber eingebaut werden. Eine Ausnahme machen die Beispiele der Koevolution zwischen Wirt-Parasit-Verhältnissen.

Solche Beziehungen sind wiederum bereits seit DARWIN bekannt. Einige haben sich als mutualistische Wechselwirkung entwickelt. Der Ausdruck Koevolution wurde zuerst von EHRlich und RAVEN (1964) geprägt, ohne daß eine eindeutige Definition gegeben wurde. Aus diesem Grund wurde dieser Ausdruck häufig benutzt, um eine große Spannweite von Interaktionen zu beschreiben. Einige Autoren benutzten diesen Ausdruck bereits, wenn eine Gruppe von Arten sich unter dem Einfluß einer Art oder einer Gruppe von Arten verändert. Die restriktivste Definition ist von JANZEN (1980) gegeben worden und zwar als Veränderung der Eigenschaften von Individuen einer Art oder Population auf Grund von Veränderungen in einer anderen Art und umgekehrt. Beide Populationen verändern ihre Zusammensetzung unter einem wechselseitigen Selektionsdruck. Eine solche Veränderung schließt natürlich eine Veränderung in der genetischen Zusammensetzung der beteiligten Population ein. Eines der bekanntesten Beispiele ist die Beziehung zwischen Kaninchenpopulationen und Viruspopulationen (Myxomatose-Viren) in Australien, und auch Wirt-Parasitenverhältnisse aus der angewandten Genetik liefern dafür Hinweise. Hier sei auf die Gene-für-Gen-Hypothese von FLOR (1955, 1956) hingewiesen, die besagt, daß jedem Resistenzgen in der Wirtspopulation ein Virulenzgen in der Parasitenpopulation entspricht.

Theoretische Überlegungen aber auch experimentelle Untersuchungen haben die große Bedeutung des Problems der Skalierung gezeigt, um Messdaten von Variationen, Ausbreitung, interaktive Dynamiken, Stabilitäten von Populationszahlen und Gemeinschaften mitzuteilen und zu vergleichen. So haben z.B. ROUGHGARDEN et al. (1988) ein Modell entwickelt, daß für komplexe Lebenszyklen von intertidalen Arten erlaubt, auf Grund von Larvenmigration und Konkurrenz zwischen Adultenstadien Fluktuationen in der Populationsgröße vorherzusagen. Die Autoren vermuten, daß "a new category of discoveries concerning scales and coupling among scales will emerging in ecology". Dasselbe gilt für Evolutionsmodelle, die von BARTON und CLARK (1990) diskutiert wurden. Beschreibung von Nichtgleichgewichten in den Strukturen von Lebensgemeinschaften, lokale gegen globale Stabilitätsanalysen in koevolvierenden Systemen, all das weist auf die Bedeutung einer räumlichen Skalierung hin. Und auch hier wird wiederum die Nützlichkeit eines ausgesuchten Ökosystems oder einer Artengruppe für detaillierte Beobachtungen über einen langen Zeitraum deutlich sowie die Notwendigkeit zur Untersuchung verschiedener räumlicher und zeitlicher Folgen der Umweltheterogenität und der adaptiven Antwort der Arten hierauf.

In vielen Arbeiten ist gezeigt worden, daß sogar die einfachsten Gesetze der Populationsgenetik helfen können, verschiedene Formen der Selektion sowie die potentielle Bedeutung von "Life history"-Faktoren zu erkennen. So sind z.B. Modelle für zwei interagierende Arten, und zwar besonders solche, die Wirt-Parasit-Verhältnisse oder Räuber-Beute-Beziehungen einschließen, einfache genetische Modelle, die leicht zu verstehen sind. Wenn sie auf polygene Verhältnisse erweitert werden, so können sie helfen, komplexere Ergebnisse z.B. aus dem Verlauf von Konkurrenzen zu analysieren. Wenn wir mehr empirische Information über "Life history"-Variablen und deren Genetik zusammentragen, dann werden auch Merkmalsverlagerungen (Characterdisplacement) oder Konvergenzen zwischen koexistierenden Arten, dem sog. "feedback-mechanismus" sowie koevolutionärer Systeme, besser verständlich (PIMENTEL 1968; KREBS und MYERS 1974).

Ein zunehmend populärer Ansatz in der populationsbiologischen Synthese ist die Konzentration auf ein gegebenes begrenztes Gebiet oder auf eine bestimmte Gemeinschaft von Organismen. In diesem Zusammenhang hat sich die sogenannte "Inselbiologie" als attraktiv herausgestellt. Modelle der Inselbiogeographie, Prozesse der Kolonisation und des Aussterbens von Arten, Inselmodelle der Artbildung oder der geographischen Differenzierung setzen aber die Zusammenarbeit vieler Arbeitsrichtungen voraus. Eine spezielle Ausgabe der Zeitschrift "Trends in Ecology and Evolution" (1987) informiert uns über Untersuchungen auf den Inseln von Hawaii und vergleicht verschiedene ökologische und evolutionäre Gesichtspunkte bei Vertebraten, Invertebraten und Pflanzen. In Hawaii sind Verwandtschaftsverhältnisse und Zeitskalen von Arten bekannt. Artenverteilungen sind gut aufgezeichnet und somit sind Artbildungsprozesse in verschiedenen Gruppen testbar. Allerdings werden Informationen auf dem Niveau von Populationen in Bezug auf Populationsgrößen, Variationen, Verteilungen und Konkurrenzen kaum gegeben. Aber gerade hier wären einige Populationsstudien oder sorgsam geplante Experimente von Nutzen, um die phylogenetischen Erkenntnisse zu vervollständigen.

5. SCHLUßFOLGERUNGEN

Wir sind davon überzeugt, daß es eine Ordnung in unserer Welt gibt, die uns in der Weise offensichtlich wird, daß Gene in Genomen organisiert sind, Mutationsraten reguliert werden, Metapopulationen an räumliche Heterogenität angepasst sind, Speziessysteme interagieren und sich Artunterschiede entwickelt haben. Wir mögen jetzt noch nicht in der Lage sein, diese Phänomene in eine Hierarchie zu integrieren, ein zentrales Dogma zu beschreiben, einige oder doch nur wenige prinzipielle Regeln aufzustellen. Wir vermögen lediglich Optimierungsprozesse im Sinne biochemischer und biomechanischer Vorstellungen zu vermuten. Wir haben darüber hinaus aber keine gesicherten Vorstellungen über die chaotische bzw. nichtchaotische Natur von Veränderungen in Populationen oder Gemeinschaften von Lebewesen. Stattdessen scheinen wir uns mit fortwährendem Skeptizismus über Lösungsmöglichkeiten umherzutasten, die uns unsere wissenschaftlichen Methoden bieten. Wir diskutieren über das Verschmelzen von Disziplinen, über die Bedeutung mathematischen Denkens für das Verständnis der Evolution und so weiter. Andererseits können wir aber auch das Anwachsen unserer Wissenschaft und der Erkenntnisse bewundern und uns der potentiellen Anwendung unseres Wissens bei der Lösung evolutionärer Puzzle oder bei der Lösung angewandter Probleme vergewissern.

Von den Arbeiten auf dem Gebiet der Populationsbiologie erwarten wir neue zahlreiche Erkenntnisse auf den verschiedenen Ebenen und in verschiedenen Gruppen von Organismen. Die meisten Probleme in der Evolutionsforschung, mit Ausnahme der Fälle, in denen molekulare Phylogenie beschrieben wird (GOTTLIEB und JAIN 1988), werden eine Reihe von Lösungen haben, die auf den zahlreichen Kombinationen von Daten aus Theorie, aus dem Feld und dem Labor basieren. In diesem Zusammenhang scheint es mir wichtig zu betonen, daß es darauf ankommt, die Forschung vielseitig auf verschiedenen Ebenen an denselben Objekten durchzuführen. Meines Erachtens bringt die heute oft geübte Praxis, alle Anstrengungen auf molekulare Ergebnisse zu konzentrieren, die Gefahr der Vernachlässigung anderer Blickwinkel mit sich, was auf eine Einschränkung der notwendigen Erkenntnisse hinauslaufen muß.

Danksagung: Ich danke Herrn Herbert Hurka, Volker Loeschcke und Jürgen Tomiuk für Diskussionen und kritische Bemerkungen zu einer früheren Fassung dieses Manuskriptes.

LITERATUR

- ANDREAWARTHA H.G., BIRCH L.C., 1954: The distribution and abundance of animals. - In: BAKER, H.G., STEBBINS, G.L., (eds): Genetics of colonizing species. Academic Prss, London.
- BAKER H.G., STEBBINS G.L., 1965: The genetics of colonizing species. - Academic Press. London.
- BARTON N., CLARK A., 1990: Population Structure and Processes in Evolution. - In: WÖHRMANN, K., JAIN, S. (eds): Population biology. Ecological and evolutionary viewpoints. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg: 115-1773.
- BOER P.J. den, 1985: Exclusion, competition or coexistense? A question of testing the right hypothesis. - Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 23: 259-274.
- CHARLESWORTH B., LANDE R., SLATKIN M., 1982: A neo-Darwinian commentary on macroevolution. - Evolution 36: 474-498.
- CLARKE B., 1975: The contribution of ecological genetics to evolutionary theory. - Genetics 79: 101-113.
- DARWIN C., 1859: On the origin of species. - Murray London.
- DOBZHANSKY T., 1973: Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. - Am. Biol. Teach 35: 125-129.
- EHRlich P.R., RAVEN P.H., 1964: Butterflies and plants: A study in coevolution. - Evolution 18: 586-608.
- EMLEN J.M., 1984: Population biology: the coevolution of population dynamics and behaviour. - Mac Millan, New York.
- ENDLER J.A., 1986: Natural selection in the wild. - Princeton University Press, Princeton.
- FLOR H.H., 1955: Host-parasite interaction in flax rust - its genetics and other implications. - Phytopathology 45: 680-685.
- FLOR H.H., 1956: The complimentary genetic systems in flax and flax rust. - Adv. Genet. 8: 29-54.
- FORD E.B., 1964: Ecological genetics. - Chapman and Hall, London.
- GOTTLIEB L.D., JAIN S., 1988: Plant evolutionary biology. - Chapman and Hall, London.
- JACOBS J., 1985: Konkurrenz und Einnischung. Hat Konkurrenz um Ressourcen eine evolutionsbiologische Bedeutung für die Artenmannigfaltigkeit der Tiere? - Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch. 23: 243-258.
- JANZEN D.H., 1980: What is coevolution? - Evolution 34: 611-612.
- JONG G. de, 1988: Population genetics and evolution. - Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- KREBS C.J., MYERS J.M., 1974: Population cycles in small mammals. - Adv. Ecol. Res. 8: 267-399.
- LAMARCK J.B. de, 1909: Philosophie Zoologique. - Paris.
- LANDE R., 1988: Genetics and demography in biological conservation. - Science 241: 1455-1460.
- LERNER I.M., 1954: Genetic homoeostasis. - Wiley, New York.
- LEWONTIN R.C., 1968: Population biology and evolution. - Syracuse University Press.
- LOESCHCKE V., 1987: Genetic constraints on adaptive evolution. - Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- MAY R.M., 1976: Theoretical ecology: principles and applications. - Saunders, Philadelphia.
- MAY R.M., 1985: Host parasite associations. Their population biology and population genetics. - In: ROBINSON, D., ANDERSON, R.M., (eds.): Ecology and genetics of host-parasite-interactions. - Academic Press, London.
- MAYR E., 1982: The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance. - Harvard, Cambridge, Massachusetts.
- PATTERSON C., 1986: Molecules and morphology in evolution: conflict or compromise? - Cambridge University Press, Cambridge.
- ROUGHGARDEN J., GAINES S., POSSINGHAM I.I., 1988: Recruitment dynamics in complex life cycles. - Science 241: 1460-1466.
- PIMENTEL D., 1968: Population and genetic feedback. - Science 159: 1432-1436.
- SAMMETA K., LEVINS R., 1970: Genetics and ecology. - Ann. Rev. Genet. 4: 469-488.

- SOUTHWOOD T.R.E., 1976: Bionomic strategies and population parameters. - In: MAY, R.M., (ed) Theoretical ecology: Principles and applications. Saunders, Philadelphia: 26-48.
- WÖHRMANN K., LOESCHCKE V., 1984: Population biology and evolution. - Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokio.
- WÖHRMANN K., JAIN S., 1990: Population biology. Ecological and evolutionary viewpoints. - Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.

ADRESSE

Prof. Dr. Klaus Wöhrmann
Biologisches Institut der Universität Tübingen
Auf der Morgenstelle 28
D-W-7400 Tübingen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: [19_2_1990](#)

Autor(en)/Author(s): Wöhrmann Klaus

Artikel/Article: [Populationsbiologie als integrierende Wissenschaft 10-19](#)