Temperaturabhängige Geschlechtsbestimmung (TSD) bei Krokodilen

J. D. Murray: Mathematical Biology: I. An Introduction, Third Edition, Springer

Ina Förster

13. November 2012

Sitzungsablauf

1. Einführung
2. Grundlegende Nistannahmen und einfaches Populationsmodell
3. Altersbedingtes Populationsmodell
4. Populationsdichteabhängige und altersbedingte Modellgleichungen
5. Geschlechterverhältnis und Überleben
6. Temperaturabhängige Geschlechtsbestimmung (TSD) vs. genetische Geschlechtsbestimmung (GSD)
7. Ausblick und Fazit

Ziele des Vortrags

Ziele

- Warum haben Krokodile seit mehr als 100 Millionen Jahren überlebt, währenddessen andere Tierarten ausgestorben sind?
- Bedingungen einer stabilen Population bei temperaturabhängiger Geschlechtsbestimmung

Sitzungsablauf

1. Einführung
2. Grundlegende Nistannahmen und einfaches Populationsmodell
3. Altersbedingtes Populationsmodell
4. Populationsdichteabhängige und altersbedingte Modellgleichungen
5. Geschlechterverhältnis und Überleben
6. Temperaturabhängige Geschlechtsbestimmung (TSD) vs. genetische Geschlechtsbestimmung (GSD)
7. Ausblick und Fazit

Einführung

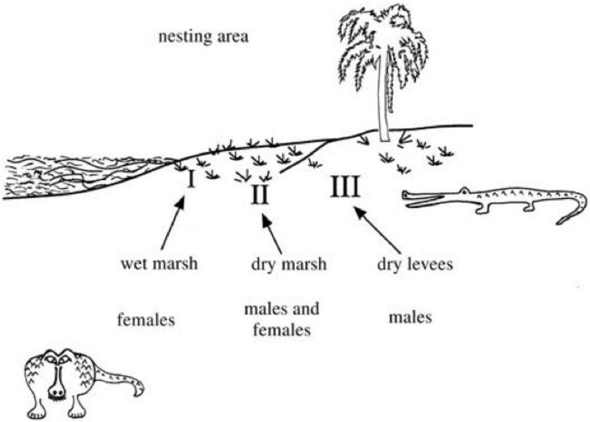
Temperaturabhängige Geschlechtsbestimmung (TSD)

- Im Allgemeinen:
  - Niedrige Bruttemperatur ($\approx 30°C$) $\Rightarrow$ Weibchen
  - Hohe Bruttemperatur ($\approx 34°C$) $\Rightarrow$ Männchen
- Brutzeit:
  - Rückkehr der Krokodilweibchen an den Ort ihrer Geburt
  - Gelege: bis zu 70 Eier (durchschnittlich 40)
  - Dauer $\approx$ 3 Monate
    (Wärmeabhängig $\Rightarrow$ optimale Bruttemperatur bei $32°C$)
  - Geschlechtsbestimmung nach 12 Tagen
    (Wandelbar bis zum 35. Tag)

Sitzungsablauf

Grundlegende Nistannahmen und einfaches Populationsmodell

3-Regionen-Modell nach Ferguson und Joanen (1982, 1983):



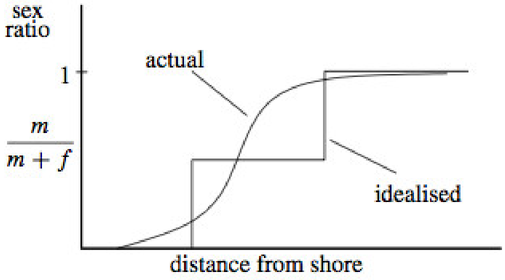
Bildquelle: *J. D. Murray: Mathematical Biology: I. An Introduction, Third Edition, Springer*

Grundlegende Nistannahmen und einfaches Populationsmodell

- Begrenzte Anzahl an Nistplätzen:
  - Region I: 79,7%
  - Region II: 13,6%
  - Region III: 6,7%
- Verhinderung rein weiblicher Population
- Wanderung der Weibchen zwischen den Regionen

Grundlegende Nistannahmen und einfaches Populationsmodell

- Zeitabhängiges Populationsmodell:
  I: Nur weibliche Nachkommen: $f_1(t)$
  II: 50% weibliche Nachkommen: $f_2(t)$
  50% männliche Nachkommen: $m_2(t)$
  III: Nur männliche Nachkommen: $m_3(t)$



Bildquelle: *J. D. Murray: Mathematical Biology: I. An Introduction, Third Edition, Springer*

Grundlegende Nistannahmen und einfaches Populationsmodell

$$\Downarrow$$

- Gesamtpopulation der Weibchen:

$$f(t) = f_1(t) + f_2(t)$$

- Gesamtpopulation der Männchen:

$$m(t) = m_2(t) + m_3(t)$$

Grundlegende Nistannahmen und einfaches Populationsmodell

Region I: nasses Marschland

- Anteil der Weibchen, die in Region I brüten <u>können</u>:

$$F = \frac{k_1}{k_1 + f_1}$$

  - k_1 : Nistplatzkapazität in Region I
  - f_1 : Anzahl der Weibchen, die in Region I brüten <u>wollen</u>

wobei:

$$\begin{aligned} F &= \frac{k_1}{k_1 + f_1} \to 0, \; f_1 \to \infty \\ F &= \frac{k_1}{k_1 + f_1} \to 1, \; f_1 \to 0 \end{aligned}$$

Grundlegende Nistannahmen und einfaches Populationsmodell

- Veränderung der Weibchenpopulation in Region I in Abhängigkeit von der Zeit t:

$$\frac{df_1}{dt} = b\left[\frac{k_1}{k_1 + f_1}\right] f_1 - df_1$$

  - b: Effektive Geburtenrate
  - d: Sterberate

  wobei:

$$b = b(m) = \frac{b_0 m}{(c + m)} \to b_0,$$

  für c klein genug

  - c: Konstante

Grundlegende Nistannahmen und einfaches Populationsmodell

Region II: trockenes Marschland

- Anzahl der Weibchen: Region I $\rightarrow$ Region II

$$f_1 \cdot \left(1 - \frac{k_1}{k_1 + f_1}\right) = f_1 \cdot \left(\frac{k_1 + f_1 - k_1}{k_1 + f_1}\right) = \frac{f_1^2}{k_1 + f_1}$$

- Anzahl der Weibchen, die in Region II brüten wollen:

$$\frac{f_1^2}{k_1 + f_1} + f_2$$

Grundlegende Nistannahmen und einfaches Populationsmodell

- Anteil der Weibchen, die in Region II brüten können:

$$\frac{k_2}{k_2 + \frac{f_1^2}{k_1+f_1} + f_2} \approx \frac{k_2}{k_2 + f_1 + f_2}$$

  - k_2 : Nistplatzkapazität in Region II

Grundlegende Nistannahmen und einfaches Populationsmodell

- Veränderung der Weibchenpopulation in Region II in Abhängigkeit von der Zeit t:

$$\frac{df_2}{dt} = \frac{b_0}{2}\left[\frac{f_1^2}{k_1 + f_1} + f_2\right]\left[\frac{k_2}{k_2 + f_1 + f_2}\right] - df_2$$

- Veränderung der Männchenpopulation in Region II in Abhängigkeit von der Zeit t:

$$\frac{dm_2}{dt} = \frac{b_0}{2}\left[\frac{f_1^2}{k_1 + f_1} + f_2\right]\left[\frac{k_2}{k_2 + f_1 + f_2}\right] - dm_2$$

Grundlegende Nistannahmen und einfaches Populationsmodell

Region III: trockener Damm

- Anzahl der Weibchen: Region II $\rightarrow$ Region III

$$
\begin{aligned}
& \left[\frac{f_1^2}{k_1 + f_1} + f_2\right] \left[1 - \frac{k_2}{k_2 + \frac{f_1^2}{k_1+f_1} + f_2}\right] \\
= \quad & \left[\frac{f_1^2}{k_1 + f_1} + f_2\right] \left[\frac{\frac{f_1^2}{k_1+f_1} + f_2}{k_2 + \frac{f_1^2}{k_1+f_1} + f_2}\right] \\
\approx \quad & \left[\frac{f_1^2}{k_1 + f_1} + f_2\right] \left[\frac{f_1 + f_2}{k_2 + f_1 + f_2}\right]
\end{aligned}
$$

- Anteil der Weibchen, die in Region III brüten können:

$$\frac{k_3}{k_3 + \frac{f_1^2}{k_1+f_1} + f_2} \approx \frac{k_3}{k_3 + f_1 + f_2}$$

  - k_3 : Nistplatzkapazität in Region III

Grundlegende Nistannahmen und einfaches Populationsmodell

- Veränderung der Männchenpopulation in Region III in Abhängigkeit von der Zeit t:

$$\frac{dm_3}{dt} = b_0 \left[\frac{k_3}{k_3 + f_1 + f_2}\right] \left[\frac{f_1^2}{k_1 + f_1} + f_2\right] \left[\frac{f_1 + f_2}{k_2 + f_1 + f_2}\right] - dm_3$$

Grundlegende Nistannahmen und einfaches Populationsmodell

- Gleichgewichtszustand der Population:

$$
\begin{aligned}
f_1^* &= \left(\frac{b_0}{d} - 1\right) k_1 \approx \frac{b_0 k_1}{d} \\
m_2^* &= f_2^* = \frac{1}{2}\left[-A + (A^2 + C)^{\frac{1}{2}}\right] \approx \frac{b_0}{d} F_2(k_1, k_2) \\
m_3^* &= \frac{2k_3 f_2^* (f_1^* + f_2^*)}{k_2(k_3 + f_1^* + f_2^*)} \approx \frac{b_0}{d} F_3(k_1, k_2, k_3)
\end{aligned}
$$

wobei:

$$
A = f_1^* - k_2 \left(\frac{b_0}{2d} - 1\right), C = \frac{2k_2 f_1^{*2}}{k_1}
$$

  - $\frac{b_0}{d}$: Effektive Geburtenanzahl im Laufe des Lebens

Grundlegende Nistannahmen und einfaches Populationsmodell

- Geschlechterverhältnis:

$$
\begin{aligned}
R &= \frac{m_2^* + m_3^*}{f_1^* + f_2^* + m_2^* + m_3^*} \\
&\approx \frac{F_2(k_1, f_2) + F_3(k_1, k_2, k_3)}{k_1 + 2F_2(k_1, k_2) + F_3(k_1, k_2, k_3)} = \phi(k_1, k_2, k_3)
\end{aligned}
$$

Sitzungsablauf

Altersbedingtes Populationsmodell

Region I: nasses Marschland

- Zeitbedingte Gesamtpopulation in Region I (nur Weibchen):

$$F_1(t) = \int_0^{a_M} f_1(a,t)da$$

  - a : Alter
  - a_M : Maximal erreichbares Alter ($\approx$70 Jahre)
  - $f_1(a,t)$: Population in Region I (nur Weibchen)

Altersbedingtes Populationsmodell

- Anteil der fruchtbaren Weibchen, die in Region I brüten können:

$$\frac{k_1}{(k_1 + Q_1)}$$

  - k_1: Nistplatzkapazität in Region I
  - $Q_1(t)$: Gesamtanzahl der fruchtbaren Weibchen in Region I, die selber in dieser Region ausgebrütet wurden

$$Q_1(t) = \int_0^{a_M} q_1(a) f_1(a,t) da$$

  - $q_1(a)$: Altersabhängiger Fruchtbarkeitsfaktor

Altersbedingtes Populationsmodell

- Mutterschaftsfunktion $b_{11}(a, Q_1(t))$: Durchschnittliche Anzahl an Nachkommen pro Zeiteinheit in Region I, von einem in Region I geschlüpften Weibchen mit Alter a

$$b_{11}(a, Q_1(t)) = CSb(a)\frac{k_1}{k_1 + Q_1}$$

  - C: Gelegegröße
  - S: Überlebensrate
  - $b(a)$: Geburtenrate

Altersbedingtes Populationsmodell

Region II: trockenes Marschland

- Anteil der fruchtbaren Weibchen, die in Region II brüten können:

$$\frac{k_2}{k_2 + [Q_1(t) + Q_2(t)]}$$

  - k_2: Nistplatzkapazität in Region II
  - $Q_2(t)$: Gesamtanzahl der fruchtbaren Weibchen in Region II, die selber in dieser Region ausgebrütet wurden

Altersbedingtes Populationsmodell

- Mutterschaftsfunktion $b_{i2}(a, Q_1(t), Q_2(t))$: Durchschnittliche Anzahl an Nachkommen pro Zeiteinheit in Region II, von einem in Region i geschlüpften Weibchen mit Alter a

$$
\begin{aligned}
b_{12}(a, Q_1(t), Q_2(t)) &= CSb(a) \left[\frac{k_2}{k_2 + Q_1(t) + Q_2(t)}\right] \\
&\quad \cdot \left[1 - \frac{k_1}{k_1 + Q_1(t)}\right] \\
b_{22}(a, Q_1(t), Q_2(t)) &= CSb(a) \left[\frac{k_2}{k_2 + Q_1(t) + Q_2(t)}\right]
\end{aligned}
$$

Altersbedingtes Populationsmodell

Region III: trockener Damm

- Mutterschaftsfunktion $b_{i3}(a, Q_1(t), Q_2(t))$: Durchschnittliche Anzahl an Nachkommen pro Zeiteinheit in Region III, von einem in Region i geschlüpften Weibchen mit Alter a

$$
\begin{aligned}
b_{13}(a, Q_1(t), Q_2(t)) &= CSb(a)\left[1 - \frac{k_2}{k_2 + Q_1(t) + Q_2(t)}\right] \\
&\quad \cdot \left[\frac{k_3}{k_3 + Q_1(t) + Q_2(t)}\right]\left[1 - \frac{k_1}{k_1 + Q_1(t)}\right] \\
b_{23}(a, Q_1(t), Q_2(t)) &= CSb(a)\left[\frac{k_3}{k_3 + Q_1(t) + Q_2(t)}\right] \\
&\quad \cdot \left[1 - \frac{k_2}{k_2 + Q_1(t) + Q_2(t)}\right]
\end{aligned}
$$

Sitzungsablauf

1. Einführung
2. Grundlegende Nistannahmen und einfaches Populationsmodell
3. Altersbedingtes Populationsmodell
4. Populationsdichteabhängige und altersbedingte Modellgleichungen
5. Geschlechterverhältnis und Überleben
6. Temperaturabhängige Geschlechtsbestimmung (TSD) vs. genetische Geschlechtsbestimmung (GSD)
7. Ausblick und Fazit

Populationsdichteabhängige und altersbedingte Modellgleichungen

- Erhaltungsgesetz: Wie viele Geburten sind notwendig, um einen Gleichgewichtszustand der Population zu erhalten?

$$
\begin{aligned}
\frac{\partial}{\partial t} f_i(a,t) + \frac{\partial}{\partial a} f_i(a,t) &= -d(a) f_i(a,t), \ i = 1,2 \\
\frac{\partial}{\partial t} m_i(a,t) + \frac{\partial}{\partial a} m_i(a,t) &= -d(a) m_i(a,t), \ i = 2,3
\end{aligned}
$$

  - a : Alter
  - t : Zeit
  - $d(a)$: Sterberate

Populationsdichteabhängige und altersbedingte Modellgleichungen

- Wiedererneuerungsgleichungen:

$$
\begin{aligned}
f_1(0,t) &= \int_0^{a_M} f_1(a,t) b_{11}(a, Q_1(t))\,da \\
f_2(0,t) &= m_2(0,t) = \frac{1}{2}\int_0^{a_M} f_1(a,t) b_{12}(a, Q_1(t), Q_2(t))\,da \\
&\quad + \frac{1}{2}\int_0^{a_M} f_2(a,t) b_{22}(a, Q_1(t), Q_2(t))\,da
\end{aligned}
$$

Populationsdichteabhängige und altersbedingte Modellgleichungen

$$\begin{aligned} m_3(0,t) &= \int_0^{a_M} f_1(a,t) b_{13}(a, Q_1(t), Q_2(t)) da \\ &\quad + \int_0^{a_M} f_2(a,t) b_{23}(a, Q_1(t), Q_2(t)) da \end{aligned}$$

- $Q_i(t) = \int_0^{a_M} q_i(a) f_i(a,t) da, i = 1,2$
  wobei anfängliche Altersstruktur:

$$f_i(a,0) = \phi_i(a), i = 1,2, \quad m_i(a,0) = \phi_i(a), i = 2,3$$

Sitzungsablauf

Geschlechterverhältnis und Überleben

Modell mit zwei Populationen: I: $f_1(a,t)$

III: $m_3(a,t)$

Region III: trockener Damm

- Nettoreproduktionsrate $R_3[Q_1(t)]$: Erwartete Anzahl an überlebenden männlichen Nachkommen in Region III, die von einem in Region I geborenen Weibchen während ihres Lebens ausgebrütet werden

$$R_3[Q_1(t)] = \int_0^{a_M} b_{13}(a, Q_1(t))\pi(a)da$$

  - $b_{13}(a, Q_1(t)) = CSb(a)[\frac{k_3}{k_3+Q_1(t)}][1 - \frac{k_2}{k_2+Q_1(t)}][1 - \frac{k_1}{k_1+Q_1(t)}]$
  - $\pi(a)$: Wahrscheinlichkeit, dass ein Individuum bis zum Alter a überlebt

Geschlechterverhältnis und Überleben

- Im Gleichgewichtszustand: $Q_1(t) = Q_1^*$
  $R_1(Q_1^*) = 1$

$\Rightarrow$ Verhältnis der erwarteten Anzahl an männlichen Nachkommen zur Anzahl an weiblichen Nachkommen:

$$\frac{R_3(Q_1^*)}{R_1(Q_1^*)} = \int\limits_0^{a_M} b_{13}(a, Q_1^*)\pi(a)da$$

Sitzungsablauf

1. Einführung
2. Grundlegende Nistannahmen und einfaches Populationsmodell
3. Altersbedingtes Populationsmodell
4. Populationsdichteabhängige und altersbedingte Modellgleichungen
5. Geschlechterverhältnis und Überleben
6. Temperaturabhängige Geschlechtsbestimmung (TSD) vs. genetische Geschlechtsbestimmung (GSD)
7. Ausblick und Fazit

Temperaturabhängige Geschlechtsbestimmung (TSD) vs. Genetische Geschlechtsbestimmung (GSD)

- Vereinfachung des Modells:
  - Zwei Populationen: I: $f_1(t)$
    III: $m_3(t)$
  - Keine Berücksichtigung des Alters

Temperaturabhängige Geschlechtsbestimmung (TSD) vs. Genetische Geschlechtsbestimmung (GSD)

TSD

- Veränderung der Weibchenpopulation in Region I in Abhängigkeit von der Zeit t:

$$\frac{df_1}{dt} = CSb\left[\frac{k_1}{k_1 + f_1}\right] f_1 - df_1$$

- Veränderung der Männchenpopulation in Region III in Abhängigkeit von der Zeit t:

$$\frac{dm_3}{dt} = CSb\left[\frac{k_3}{k_3 + f_1}\right]\left[\frac{f_1^2}{k_1 + f_1}\right] - dm_3$$

    - $f_2 = 0$
    - $k_2 = 0$

Mit Anfangsbedingungen: $f_1(0) = f_0$ und $m_3(0) = m_0$

Temperaturabhängige Geschlechtsbestimmung (TSD) vs. Genetische Geschlechtsbestimmung (GSD)

- Gleichgewichtszustand der Population:

$$
\begin{aligned}
f_1^* &= k_1 \left(\frac{CSb}{d} - 1 \right) \\
m_3^* &= \frac{CSb}{d} \left(\frac{k_3}{k_3 + f_1^*} \right) \left(\frac{f_1^{*2}}{k_1 + f_1^*} \right)
\end{aligned}
$$

Das heißt, es existiert ein positiver Gleichgewichtszustand, wenn

$$
\frac{CSb}{d} > 1
$$

Temperaturabhängige Geschlechtsbestimmung (TSD) vs. Genetische Geschlechtsbestimmung (GSD)

GSD

- Es existiert keine regionaler Unterschied bezüglich des Geschlechts (keine Temperaturabhängigkeit)
- Dennoch gibt es eine regionale Einschränkung der Nestgröße

Temperaturabhängige Geschlechtsbestimmung (TSD) vs. Genetische Geschlechtsbestimmung (GSD)

- Veränderung der Weibchenpopulation in Region I und III in Abhängigkeit von der Zeit t:

$$\frac{df_1}{dt} = \frac{CSb}{2}\left[\frac{k_1 + k_3}{k_1 + k_3 + f_1}\right] f_1 - df_1$$

- Veränderung der Männchenpopulation in Region I und III in Abhängigkeit von der Zeit t:

$$\frac{dm_3}{dt} = \frac{CSb}{2}\left[\frac{k_1 + k_3}{k_1 + k_3 + f_1}\right] f_1 - dm_3$$

Mit Anfangsbedingungen: $f_1(0) = f_0$ und $m_3(0) = m_0$

Temperaturabhängige Geschlechtsbestimmung (TSD) vs. Genetische Geschlechtsbestimmung (GSD)

- Gleichgewichtszustand der Population:

$$m_3^* = f_1^* = (k_1 + k_3)\left(\frac{CSb}{2d} - 1\right)$$

Das heißt, es existiert ein positiver Gleichgewichtszustand, wenn

$$\frac{CSb}{d} > 2$$

Temperaturabhängige Geschlechtsbestimmung (TSD) vs. Genetische Geschlechtsbestimmung (GSD)

- Vorteil TSD gegenüber GSD bezüglich Gleichgewichtszustand
- Ein positiver Gleichgewichtszustand erfordert:

$$TSD: \ \frac{CSb}{d} > 1$$

$$GSD: \ \frac{CSb}{d} > 2$$

Sitzungsablauf

1. Einführung
2. Grundlegende Nistannahmen und einfaches Populationsmodell
3. Altersbedingtes Populationsmodell
4. Populationsdichteabhängige und altersbedingte Modellgleichungen
5. Geschlechterverhältnis und Überleben
6. Temperaturabhängige Geschlechtsbestimmung (TSD) vs. genetische Geschlechtsbestimmung (GSD)
7. Ausblick und Fazit

Ausblick und Fazit

Ausblick/offene Fragen:

- Bei gleicher Temperatur von 32°C können beide Geschlechter entstehen. Von welchen Faktoren hängt es ab, welches Geschlecht sich entwickelt?
- Existiert ein Auslöser für die männliche Geschlechtsentwicklung (Male determining factor), beispielsweise in Gestalt von Temperaturimpulsen zu einer bestimmten Entwicklungszeit?
- Existiert ein Auslöser für die weibliche Geschlechtsentwicklung (Female determining factor)?
- Bedeutung von Hormonschwankungen oder Giften für Geschlechtsentwicklung?
- Weitere Modellvariationen wären interessant: Berücksichtigung des Zeitraums bis zum Beginn der Fruchtbarkeit der Weibchen

Ausblick und Fazit

Wir haben:

- ...Nistbedingungen beschrieben
- ...einfache und verfeinerte Modelle für stabile Populationen kennengelernt
- ...herausgefunden, dass das Geschlecht von verschiedenen Faktoren abhängt
- ...gesehen, dass weitere Modellvariationen denkbar sind. Auswirkungen auf Gleichgewichtsbedingungen können diskutiert werden.

Bildquelle: `http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Kleines_Krokodil.JPG`