

Fitness, Umweltragfähigkeit und Konkurrenz in einem ökologischen System

Joachim Wedekind und Klaus Wöhrmann

Institut für Biologie II, Lehrstuhl für Genetik, der Universität Tübingen (BRD)

Fitness, Carrying Capacity and Competition in an Ecosystem

Summary. In this paper a model is introduced in which fitness, carrying capacity and competition are considered. Thereby as well genetic as ecological parameters were assumed to become active. It results from the investigations that:

1. Competition may compensate the influence of genotypic fitness.
2. The carrying capacity has a more important influence on the construction of a population than the genotypic fitness.
3. As well competition as carrying capacity are parameters which do influence not only the size of the populations but also the genotypic construction of the populations.

Therefore for a description of populations it is necessary to take into account a polyfactorial system with genotypic fitness, carrying capacity and competition. The model proposed has been compared with those described in the literature. The importance of population fitness and by it the genetic load has been discussed considering ecological parameters such as competition and carrying capacity.

Zusammenfassung. Es wird ein Modell vorgestellt, in dem Fitness, Umweltragfähigkeit und Konkurrenz berücksichtigt werden können. Damit sind neben genetischen auch ökologische Parameter wirksam. Es ergeben sich folgende Aussagen:

1. Konkurrenz kann die Wirkung der genotypischen Fitness aufheben und wirkungslos machen.
2. Die Umweltragfähigkeit hat größeren Einfluß auf die genotypische Zusammensetzung einer Population als die Fitness.
3. Sowohl Konkurrenz als auch Tragfähigkeit sind Parameter, die nicht nur die Populationsgröße, sondern auch die Populationsstruktur beeinflussen.

Zur Beschreibung von Populationen ist also ein mehrfaktorielles System mit Fitness, Tragfähigkeit und Konkurrenz notwendig. Das Modell wird mit bereits bekannten verglichen. Die Bedeutung der Populationsfitness und damit der genetischen Bürde unter Berücksichtigung der ökologischen Parameter Konkurrenz und Tragfähigkeit wird diskutiert.

Einleitung

Populationen sind die Grundeinheiten der Ökologie und der Populationsgenetik. In diesen beiden Zweigen der Biologie gibt es eine Fülle experimenteller Untersuchungen und zahlreiche Modelle zur theoretischen Beschreibung ihrer Phänomene. Die Populationsbiologie sucht beide Ansätze zu vereinigen. Parameter, deren Untersuchungen dabei besondere Bedeutung erlangt haben, sind einerseits die Populationsfitness, andererseits das Populationswachstum, die Umweltragfähigkeit und die Konkurrenz.

Turner (1970) hat darauf hingewiesen, daß die Populationsfitness nicht dazu geeignet ist, das Evolutionsgeschehen zu beschreiben. Die relative genotypische Fitness gestattet zwar die Berechnung der genetischen Veränderungen innerhalb einer Population, sagt aber nichts über die Adaptation einer Population aus (Cain und Sheppard 1954). Die absolute Fitness als Maß für das Populationswachstum ist sicherlich nur in bestimmten Zeitabschnitten von Bedeutung, etwa bei der Besie-

delung eines neuen Habitats oder schneller Reproduktion im Frühjahr. Im weiteren Feld der ökologischen Genetik stellt die Änderung der Populationsfitness bei konstanter Selektion nur einen Faktor unter vielen dar.

Es wurden allerdings bisher nur einige wenige Ansätze gemacht, populationsgenetische und populationsökologische Fragestellungen gemeinsam zu untersuchen. Einen ersten Versuch unternahm Mac Arthur (1962). Er entwarf ein Selektionsmodell, bei dem die Fitnesswerte der Genotypen durch die Tragfähigkeit K für diesen Genotyp ersetzt werden. Neuere Ansätze von Anderson (1971), Roughgarden (1971) und Charlesworth (1971) berücksichtigen die dichteabhängige Selektion, indem sie die Theorie der natürlichen Selektion und die logistische Wachstumstheorie zu verbinden suchen. Zusätzlich wurde die Konkurrenz in die Modelle eingeführt. Ayala (1969), Schutz (1968, 1969) und Clarke (1972, 1973) betrachteten dabei den intraspezifischen Fall, Levin (1971) den interspezifischen Fall bei asexu-

eller Vermehrung sowie Leon (1974) denselben Fall bei sexueller Vermehrung.

In den bisherigen Modellen werden Fitness bzw. Wachstumsrate, Umweltragfähigkeit und Konkurrenz als gleichberechtigte Parameter im öko-genetischen Geschehen betrachtet. In der vorliegenden Arbeit soll gezeigt werden, daß dem Einfluß der Parameter Fitness, Tragfähigkeit und Konkurrenz auf die genotypische Zusammensetzung von Populationen unterschiedliches Gewicht beigemessen werden muß.

Das Modell

1. Nomenklatur

Im Verlauf der Untersuchung werden Symbole mit der nachfolgenden Bedeutung benutzt. Dabei steht der Index n stets für die Generationenzahl, der Index i = 1, 2, 3 definiert die Genotypen AA, Aa, und aa.

N_i^n	Adultenzahl	
N^n	Gesamtadultenzahl	
	$N^n = \sum N_i^n$	(1)

NZ_i^n	Zygotenzahl	
NZ^n	Gesamtzygotenzahl	
\hat{N}	Individuenzahl in der Gleichgewichtspopulation	
f_i^n	Zygotenfrequenzen	
A_i^n	Adultenfrequenzen	
	$\sum A_i^n = 1,0$	(2)

$W_i = B_i \cdot V_i$	Fitness	
B_i	genotypische Fertilität	
V_i	genotypische Viabilität	
\bar{W}^n	Populationsfitness	
s	Selektionskoeffizient	
k	Tragfähigkeitskoeffizient	
K_i	genotypische Tragfähigkeit in der Reinkultur	
\bar{K}^n	Gesamttragfähigkeit	

$$\left. \begin{aligned} K_i^n &= K_i \cdot f_i^n \\ \bar{K}^n &= \sum K_i^n \end{aligned} \right\} \quad (3)$$

U_{ij} Konkurrenzeinfluß des i. auf den j. Genotyp.
 Gl.(3) besagt, daß \bar{K}^n variabel ist, je nach genotypischer Zusammensetzung der Population. Es kann jedoch nie größer als das größte K_i werden.

2. Der genetische Aspekt

Wir betrachten eine Population diploider Organismen mit diskreten Generationen, ohne Immigration oder Emigration und einem Populationsumfang, der Zufallsprozesse unwahrscheinlich werden läßt. Wir beschränken uns auf einen autosomalen Locus mit zwei Allelen A und a. Die Beschreibung der Populationsstruktur erfolgt stets im Adultenstadium, das als Beginn einer Generation angesehen wird. Die Gametenfrequenzen und damit die Genfrequenzen erhalten wir aus den Genotypenfrequenzen der Adulten:

$$\left. \begin{aligned} p^n &= A_1 + \frac{1}{2} A_2 \\ \text{bzw. } q^n &= A_3 + \frac{1}{2} A_2 = 1 - p^n. \end{aligned} \right\} \quad (4)$$

Bei zufälliger Paarung ergeben sich folgende Genotypenfrequenzen der Zygoten:

$$\left. \begin{aligned} f_1^n &= (p^n)^2 \\ f_2^n &= 2p^n \cdot q^n \\ f_3^n &= (q^n)^2. \end{aligned} \right\} \quad (5)$$

Zur Berechnung der Populationsgröße in der n + 1. Generation benötigen wir zusätzlich zu den Zygotenfrequenzen auch die absoluten Zygotenzahlen. Diese ergeben sich aus der Gleichung:

$$NZ_i^n = f_i^n \cdot N^n. \quad (6)$$

Die Adultenzahl in der n + 1. Generation ist dann unter Berücksichtigung der genotypischen Fitness W_i und einer dichteabhängigen Komponente $f(K_i)$:

$$\left. \begin{aligned} N_i^{n+1} &= NZ_i^n \cdot W_i \cdot f(K_i) \\ \text{und } N^{n+1} &= \sum N_i^{n+1}. \end{aligned} \right\} \quad (7)$$

Die Adultenfrequenzen in der n + 1. Generation sind:

$$A_i^{n+1} = \frac{N_i^{n+1}}{N^{n+1}}. \quad (8)$$

Die Populationsfitness berechnet sich wie üblich:

$$\bar{W}^n = \sum W_i \cdot A_i^n. \quad (9)$$

3. Der ökologische Aspekt

Nach der logistischen Theorie wird das Populationswachstum durch die Gleichung nach Verhulst-Pearl beschrieben:

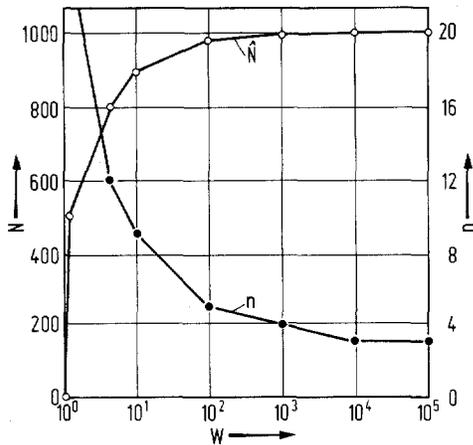


Abb. 1. Verhalten genetisch uniformer Populationen in Abhängigkeit von der Populationsfitness W bei dichteabhängiger Regulation nach Gleichung (13)

- — Gleichgewichtsgröße \hat{N} der Population
- — Generationszahl n bis zum Erreichen des Gleichgewichts

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K-N}{K} \right) \quad (10)$$

wobei N die Dichte der Population zu jeder Zeit, K die Umwelttragfähigkeit und r die spezifische Zuwachsrate der Population ist. Bei Betrachtung diskreter Generationen ersetzen wir die Differentialgleichung durch die entsprechende Differenzgleichung und die spezifische Zuwachsrate durch die absolute Fitness:

$$\Delta N = (W-1)N \left(\frac{K-N}{K} \right) \quad (11)$$

In unserem Modell unterscheiden wir genotypische Fitnesswerte W_i und genotypische Tragfähigkeiten K_i . Die Unterteilung der Population in Genotypen führt jedoch zu Schwierigkeiten bei der Verwendung der logistischen Wachstumskurve, da bei Betrachtung der Gesamtpopulation nur Werte von $W \geq 1$ sinnvoll sind. Alle Populationen mit $W < 1$ sind zum Aussterben verurteilt. Bei Berücksichtigung von Genotypen in einer Population müssen aber auch genotypische Fitnesswerte $W_i < 1$ erlaubt sein.

Um diese Schwierigkeiten zu umgehen, schlägt Clarke (1972) eine andere mögliche Form der logistischen Wachstumsregelung vor:

$$\Delta N = N \left(\frac{W \cdot K}{K + W \cdot N} - 1 \right) \quad (12)$$

Dann ist:

$$N^{n+1} = N^n \left(\frac{W \cdot K}{K + W \cdot N^n} \right) \quad (13)$$

Gl. (13) gilt damit auch für alle $W > 0$ und wird im folgenden als Dichtefunktion $f(K_i)$ verwendet. Abb. 1 zeigt die Schnelligkeit der Gleichgewichtseinstellung und die Gleichgewichtsgröße \hat{N} der Population in Abhängigkeit von der absoluten Fitness W bei Verwendung der Gl. (13). Die Populationen erreichen ihre Tragfähigkeit $K = 1000$ erst bei Fitnesswerten $W > 10$. K stellt dabei die potentielle Tragfähigkeit dar, \hat{N} dagegen die optimale Populationsgröße. Dies wird gedeutet, daß die Umwelt eine bestimmte Anzahl "Plätze" zur Verfügung stellt. Je höher die produzierte Zygontenzahl, desto größer die Wahrscheinlichkeit, daß auch alle Plätze besetzt werden können.

4. Konkurrenzbeziehungen

Wir wollen nach Sakai (1955) unter Konkurrenz den "Effekt der Interaktion zwischen Individuen verschiedenen Genotyps innerhalb einer Population" verstehen. In den Lotka-Volterra-Gleichungen ist der Konkurrenzeinfluß linear abhängig von der Größe der konkurrierenden Populationen. In unserem Modell werden jedoch die für jeden Genotyp charakteristischen Konkurrenzfaktoren von der Frequenz der entsprechenden Genotypen beeinflusst.

α_{ij} ($i, j = 1, 2, 3, i \neq j$) ist die Größe, um die die Fitness der Genotypen unter dem Einfluß der Konkurrenz in Mischpopulationen verändert wird. Auf jeden Genotyp können mehrere andere Genotypen einwirken, so daß ein Gesamtkonkurrenzfaktor U erhalten wird:

$$U_i = 1 - \sum \alpha_{ji} \cdot f_j \quad i \neq j \quad (14)$$

Ist $U_i = 0$, so wirkt die Konkurrenz auf den i . Genotyp letal. Es sind auch $U_i < 0$ möglich, die dann gleich Null gesetzt werden, weil sie den gleichen Letaleffekt haben.

$\alpha_{ij} = 0$: neutrales Verhalten ohne Konkurrenzeinfluß
 $\alpha_{ij} > 0$: Verringerung der Fitness des j . Genotyps durch Einfluß des i . Genotyps

$\alpha_{ij} < 0$: Erhöhung der Fitness des j . Genotyps durch den Einfluß des i . Genotyps

Ist $\alpha_{ji} + \alpha_{ki} = 0$ ($j \neq k$), so ist die Wirkung der Konkurrenzfaktoren komplementär, denn die Konkurrenzwirkung des einen Genotyps wird durch die Konkurrenz-

wirkung des anderen Genotyps aufgehoben. Bei $\alpha_{ji} + \alpha_{ki} > 0$ ist die Wirkung überkompensatorisch, bedingt also insgesamt eine Erhöhung der Fitness, bei $\alpha_{ji} + \alpha_{ki} < 0$ ist sie unterkompensatorisch und bedingt damit eine Erniedrigung der Fitness. Sind alle $\alpha_{ij} = 0$, wirkt keine Konkurrenz. Zur Vereinfachung wird angenommen, daß $\alpha_{ij} = \alpha_{ik}$, also die Konkurrenzwirkung eines Genotyps auf alle anderen Genotypen gleich ist. Die α_{ij} können variiert werden unter Berücksichtigung der Dominanzverhältnisse.

Die Zahl der Adulten in der $n + 1$. Generation berechnet sich in dem oben vorgestellten Modell nach folgender Rekurrenzformel:

$$N_i^{n+1} = f_i^n N_i^n W_i U_i \left(\frac{K_i^{n+1}}{K_i^{n+1} + W_i f_i^n N_i^n} \right) \quad (15)$$

Die Simulationen wurden auf der Rechenanlage Control Data 3300 des Zentrums für Datenverarbeitung der Universität Tübingen durchgeführt.

Ergebnisse

1. Einfluß der Umwelttragfähigkeit

Fitness ist sicher ein polygenes Merkmal. Um die Untersuchungen jedoch zu erleichtern, wird nur einer der in Frage kommenden Loci vor genetisch homogenem Hintergrund betrachtet, so daß bestimmten Genotypen bestimmte Fitnesswerte zugeordnet werden können. Dieselben Überlegungen gelten für die Umwelttragfähigkeit K . Damit ist es möglich, bei Fitness und Tragfähigkeit dieselben Dominanzverhältnisse zu betrachten (Tab. 1).

Da keine Korrelation zwischen den Dominanzverhältnissen bezgl. Fitness und Tragfähigkeit angenommen wird, können alle Fitness-Tragfähigkeitskombinationen auf ihren Einfluß auf die Genfrequenzen untersucht werden.

Diese Kombinationen werden im Folgenden mit den in Tab. 1 aufgeführten Numerierungen af-ek abgekürzt. Für die Tragfähigkeiten K_i werden Werte >2000 gewählt, um Drifteffekte auszuschließen. K_i ist stets die im Einzelstand gemessene Tragfähigkeit eines Genotyps. Die aktuellen Tragfähigkeiten in der Mischpopulation berechnen sich dagegen nach Gl. (3). In allen Simulationen betrug die Ausgangspopulationsgrößen $N_0 = 400$ und die Ausgangsfrequenzen $p_0 = q_0 = 0,5$. Es wurde jeweils bis zum Gleichgewicht bzw. bis zur Fixierung gerechnet. Ein Gleichgewicht wurde dann als erreicht angesehen, wenn $\Delta p < 0,000001$ und $\Delta N = 0$ waren. War nach 1000 Generationen ein Gleichgewicht noch nicht erreicht, wurde die Rechnung abgebrochen.

Zahlreiche Fälle des Zusammenwirkens von W_i und K_i sind unmittelbar einsichtig. Sind die Fitnesswerte $W_{AA} = W_{Aa} = W_{aa}$ und die Tragfähigkeiten $K_{AA} = K_{Aa} = K_{aa}$ (af), so ändern sich die Genfrequenzen nicht. Auch die Größe der W_i und K_i ändert daran nichts. Es wird davon aber die Populationsgröße im Gleichgewicht und die Schnelligkeit der Gleichgewichtseinstellung beeinflusst. Sind die Fitnesswerte gleich, so ist die Tragfähigkeit allein bestimmend, d.h. sie führt bei unvollständiger und vollständiger Dominanz zur Fixierung, bei Superdominanz zum stabilen Gleichgewicht und bei der Unterdominanz zur Fixierung, sofern nicht $K_{AA} = K_{aa}$ ist. Ebenso führt unvollständige und vollständige Dominanz bezgl. der Fitness bei gleichen K_i -Werten zur Fixierung. Sind die Dominanzverhältnisse bezgl. Fitness und Tragfähigkeit gleich, so stellen sich dieselben Ergebnisse ein, die bei alleiniger Wirkung der Fitness zu erwarten wären, allerdings werden die Vorgänge beschleunigt. So erhalten wir rasche Fixierung bei Dominanz (bg, ch), stabile Gleichgewichte bei Superdominanz (di) und labile Gleichgewichte bei Unterdominanz (ek), sofern $W_{AA} = W_{aa}$ bzw. $K_{AA} = K_{aa}$ sind.

Tabelle 1. Dominanzverhältnisse bei Fitness und Umwelttragfähigkeit

Dominanzverhältnis	Nr.	W	Nr.	K
keine Dominanz	a	$W_{AA} = W_{Aa} = W_{aa}$	f	$K_{AA} = K_{Aa} = K_{aa}$
unvollständige Dominanz	b	$W_{AA} > W_{Aa} > W_{aa}$	g	$K_{AA} > K_{Aa} > K_{aa}$
vollständige Dominanz	c	$W_{AA} = W_{Aa} > W_{aa}$	h	$K_{AA} = K_{Aa} > K_{aa}$
Superdominanz	d	$W_{AA} < W_{Aa} > W_{aa}$	i	$K_{AA} < K_{Aa} > K_{aa}$
Unterdominanz	e	$W_{AA} > W_{Aa} < W_{aa}$	k	$K_{AA} > K_{Aa} < K_{aa}$

Tabelle 2. Gleichgewichtsfrequenz \hat{p} des Allel A bei gegensätzlich wirkenden W_i und K_i

Nr.	K_i			W_i								
	K_{AA}	K_{Aa}	K_{aa}	W_{AA}	W_{Aa}	W_{aa}	\hat{p}	\hat{p}	\hat{p}	\hat{p}	\hat{p}	\hat{p}
	2000	3000	4000	10	5	1	0,67	0,89	1	1	1	1
	2500	3000	3500	10	6	2	0,36	0,69	1	1	1	1
	2900	3000	3100	10	7,5	5	0	0	1	1	1	1
	2970	3000	3030	10	9	8	0	0	0	1	1	1
	2990	3000	3010	10	9,8	9,6	0	0	0	0	0,20	0,50
	2995	3000	3005	10	9,8	9,6	0	0	0	0	0,20	0,50
	2998	3000	3002	10	9,8	9,6	0	0	0	0	0,20	0,50
6	100	50	10	100	50	10	0	0	0,67	1	1	1
7	100	60	20	100	60	20	0	0	0,06	0,88	1	1
8	100	75	50	100	75	50	0	0	0	0	0,84	0,99
9	100	90	80	100	90	80	0	0	0	0	0,04	0,50
10	100	98	96	100	98	96	0	0	0	0	0	0,10
11	1000	500	100	1000	500	100	0	0	0	0	0,59	0,88
12	1000	600	200	1000	600	200	0	0	0	0	0,22	0,50
13	1000	750	500	1000	750	500	0	0	0	0	0	0,17
14	1000	900	800	1000	900	800	0	0	0	0	0	0,11
15	1000	980	960	1000	980	960	0	0	0	0	0	0,01

Bisher wurden nur gleichsinnig wirkende W_i und K_i bzw. identische Werte bei einem der beiden Faktoren betrachtet. Interessanter sind gegensätzlich wirkende W_i und K_i , denn daraus lassen sich qualitative Angaben über den Einfluß von Fitness bzw. Tragfähigkeit auf die Genfrequenzen einer Population gewinnen. In Tab. 2 sind numerische Beispiele aufgeführt, die in unendlichen Populationen aufgrund der unvollständigen Dominanz der Fitness immer zur Fixierung des Allels A führen würden. Abweichungen vom Wert $\hat{p} = 1$ sind also auf die entgegengesetzt wirkenden Tragfähigkeiten zurückzuführen. Es wurden fünf Beispiele mit unterschiedlichen relativen Fitnesswerten und $W_{Max} = 10$ gerechnet (W_{Max} = größtes W_i). In zwei weiteren Gruppen wurden dieselben relativen Fitnesswerte verwendet, aber mit $W_{Max} = 100$ bzw. $W_{Max} = 1000$. Aus den Resultaten ergeben sich drei wichtige Zusammenhänge:

1. Je größer die Absolutwerte der W_i , desto geringer ist die Fähigkeit der Population, diejenigen Genfrequenzen zu erreichen, die in unendlichen Populationen zu erwarten wären. Vgl. dazu Nr. 1-5 mit 6-10 bzw. 11-15 in Tab. 2.

2. Je kleiner die relativen Unterschiede der W_i , desto geringer die unter Pkt. 1 erwähnte Fähigkeit der Population.

3. Je kleiner die Tragfähigkeitsunterschiede, desto geringer ist die Abweichung vom Erwartungswert $\hat{p} = 1$.

Bei kleinen Fitnesswerten erfolgt die Annäherung an die Tragfähigkeiten so langsam, daß sich die Fitnessunterschiede auswirken können. Umgekehrt kann sie bei großen Fitnesswerten von allen Genotypen so schnell erreicht werden, daß nur noch die Tragfähigkeit wirksam wird. Eine Erhöhung der Tragfähigkeiten hat deshalb zur Folge, daß die Annäherung auch bei großen Fitnesswerten langsamer vonstatten geht und die Gleichgewichtsfrequenzen zu den bei kleinen Fitnesswerten beobachteten Werten konvergieren.

In Anlehnung an die Definition des Selektionskoeffizienten s bezeichnen wir den "relativen Tragfähigkeitskoeffizienten" als k_i :

$$k_i = 1 - \frac{K_i}{K_{Max}} \quad i = 1, 2, 3 \quad (16)$$

Symmetrische Heterosis bezgl. Fitness bzw. Tragfähigkeit führt stets zu der Gleichgewichtsfrequenz

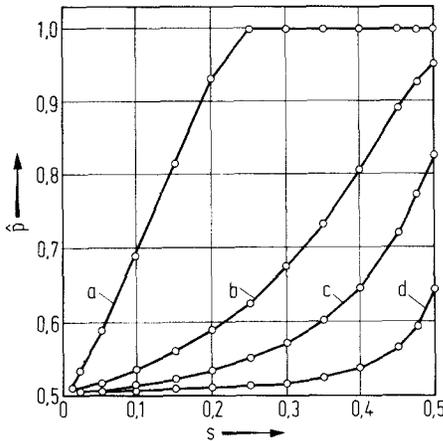


Abb.2. Gleichgewichtsfrequenz \hat{p} bei Superdominanz bezgl. Tragfähigkeit und Semidominanz bezgl. Fitness ($W_{Max} = 10$)

- a: $k = 0,033$
- b: $k = 0,166$
- c: $k = 0,333$
- d: $k = 0,666$

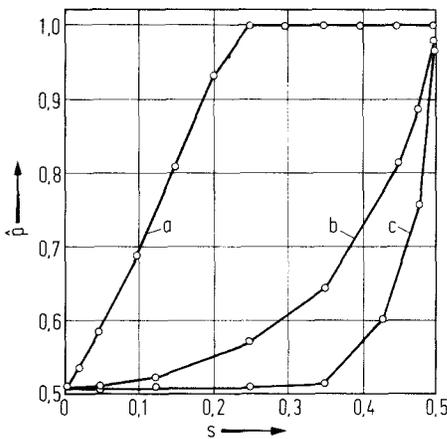


Abb.3. Gleichgewichtsfrequenz \hat{p} bei Superdominanz bezgl. Tragfähigkeit und Semidominanz bezgl. Fitness ($k = 0,033$)

- a: $W_{Max} = 10$
- b: $W_{Max} = 100$
- c: $W_{Max} = 1000$

$\hat{p} = 0,5$. Ein solches Gleichgewichtssystem bezgl. des einen Faktors kann durch Semidominanz bezgl. des anderen Faktors verändert werden. Diese Kombinationen der Dominanzverhältnisse sind die einzigen, die eine Beobachtung der Gleichgewichtsverschiebung bei gradueller Veränderung der Parameter s und k , und damit quantitative Aussagen erlauben.

Abb.2 gibt die Veränderung eines durch Superdominanz der Tragfähigkeit aufrechterhaltenen Gleichgewichts durch semidominante Fitness an. Als Fitness wurde $w_1 = 1, w_2 = 1-s$ und $w_3 = 1-2s$ gewählt, d.h. der Effekt des Allels a auf die Abnahme der Fitness ist additiv. Als Gleichgewichtsfrequenzen wären aufgrund der

symmetrischen Heterosis der Tragfähigkeit ($k_1 = 1-k, k_2 = 1, k_3 = 1-k$) immer $\hat{p} = 0,5$ zu erwarten. Abweichungen sind auf den Einfluß der Fitness zurückzuführen. Es wurde s variiert ($0,01 \leq s \leq 0,5$) und \hat{p} für verschiedene k berechnet. Abb.2 zeigt die Abhängigkeit von \hat{p} von s bei verschiedenen k und $W_{Max} = 10$.

Es zeigte sich, daß die Gleichgewichtsfrequenzen verschieden starke Abweichungen von $\hat{p} = 0,5$ zeigen, die um so größer sind, je größere Werte s annimmt, d.h. stabile Polymorphismen sind um so wahrscheinlicher, je kleiner s ist. Diese Stabilität kann durch Vergrößerung von k erhöht werden.

Abb.3 zeigt die Abhängigkeit der Gleichgewichtsfrequenz \hat{p} von unterschiedlichen absoluten Fitnesswerten W_i bei konstantem $k = 0,033$. Mit steigendem W_{Max} wird der Einfluß von s immer kleiner und damit die Abweichung von $p = 0,5$ immer geringer.

Die Abhängigkeit des \hat{p} sowohl von den relativen als auch den absoluten Fitnesswerten sowie von den relativen als auch absoluten Tragfähigkeitsunterschieden ermöglicht es nicht, mit Hilfe von Computersimulationen Grenzwerte anzugeben, bei denen die Fitness in jedem Falle die Effekte der Tragfähigkeit ausschalten kann und umgekehrt. Beschränkt man sich allerdings auf Zahlenbereiche, d.h. auf genügend große Fitness- und Tragfähigkeitsunterschiede, die mit vertretbarem experimentellem Aufwand auch als signifikant voneinander verschieden bestimmt werden können (Lorenz 1969), so zeigt es sich deutlich, daß der Einfluß der Tragfähigkeit auf das Schicksal polymorpher Populationen wesentlich stärker einzuschätzen ist als der Einfluß der Fitness. Dies wird besonders deutlich in einem Gleichgewichtssystem, das durch Superdominanz bezgl. der Fitness aufrechterhalten wird und auf das semidominante Tragfähigkeiten einwirken.

Abb.4. stellt die reziproke Situation zu Abb.2 dar. Analog wurden diesmal die relativen Tragfähigkeiten $k_1 = 1, k_2 = 1-k$ und $k_3 = 1-2k$ gewählt. In diesem Fall ist der Effekt des Allels a auf die Tragfähigkeit additiv. Abweichungen von $\hat{p} = 0,5$, das aufgrund der symmetrischen Heterosis bezgl. der Fitness zu erwarten ist, sind nun auf die Tragfähigkeit zurückzuführen. Es wurde k variiert ($0,0005 \leq k \leq 0,25$) und \hat{p} bei verschiedenen s berechnet. Schon bei $k > 0,1$ kann selbst bei $s < 0,5$ Fixierung erreicht werden.

Eine Erweiterung des Modells auf mehrere Populationen ist möglich. Sie erfolgte durch Unterteilung der Gesamtpopulation in Unterpopulationen, zwischen denen Befruchtungsbarrieren bestanden. Im Bereich meßbarer Unterschiede von Gesamtfitness und Gesamttragfähigkeit der Unterpopulationen fixierten stets die Unterpopulatio-

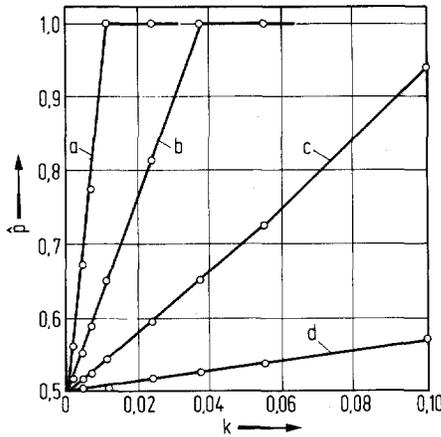


Abb. 4. Gleichgewichtsfrequenz \hat{p} bei Superdominanz bezgl. Fitness und Semidominanz bezgl. Tragfähigkeit

a: $s = 0,1$ c: $s = 0,5$
 b: $s = 0,25$ d: $s = 0,8$

nen mit der größten Gesamtfitness bzw. Gesamttragfähigkeit. Es ist dies das Prinzip der "Competitiven Exclusion" (Gause 1934; Hardin 1960). Den zahlreichen Hinweisen, daß Populationen bei weitgehend identischen Nischen koexistieren können, wird das Modell damit nicht gerecht (Hutchinson 1965; Miller 1967; Ayala 1970).

Trennt man die Fitness W_i in die Fertilität B_i und die Viabilität V_i , wobei B_i die Fähigkeit der Population angibt, den i . Genotyp zu erzeugen, kann die Dichteabhängigkeit beide Parameter betreffen. Da $f(K_i)$ stets auf eine bestimmte Individuenzahl regelt, kann sie bei der Regelung der Fertilität keine Anwendung finden. Es wird eine relative Veränderung von B_i benötigt, die unabhängig von der absoluten Zygotenzahl ist. Es wurde

$$g(K_i) = \exp \left[- \left(\frac{N_i^n}{K_i^n} \right)^2 \right] \quad (17)$$

gewählt. Die Viabilität V_i wurde wieder durch $f(K_i)$ geregelt. Es ergaben sich die gleichen Ergebnisse wie bei Regelung der Gesamtfitness W_i . Die Gleichgewichtseinstellung erfolgte allerdings rascher, da die Dichteregulation während zweier genetischer Phasen einwirken kann.

2. Einfluß der Konkurrenz

Die Wechselwirkung von Konkurrenz und relativer Fitness wird ohne Berücksichtigung der Tragfähigkeit untersucht. Um die Variationsmöglichkeiten der Konkurrenzparameter einzuschränken, muß die Größe der α_{ij} abgeschätzt werden. Es ist sinnvoll $\alpha_{ij} \leq 1/f_i$ zu betrachten, weil alle $\alpha_{ij} > 1/f_i$ bewirken, daß $U_i < 0$ wird. Zahlenmäßige Grenzwerte lassen sich wegen der Frequenzabhängigkeit nicht angeben.

Tab. 3 ist zu entnehmen, daß $\alpha_{ij} \leq 0,001$ bei intraspezifischer Konkurrenz kaum Abweichungen von den Werten bewirkt, die ohne Konkurrenz zu erwarten waren. $\alpha_{ij} \geq 1$ reichen dagegen aus, auch starke Fitnessunterschiede auszugleichen, wie besonders Nr. 10 in Tab. 3

Table 3. \hat{p} bei verschiedenen Konkurrenzsituationen

Nr.	α_{21}		α_{31}		α_{12}		α_{13}	
	α_{23}	α_{32}	α_{32}	α_{23}	α_{12}	α_{13}	α_{12}	α_{13}
1	0	0	0,001	0,52	1	0,5	1	1
2	0	0	0,01	0,77	1	0,5	1	1
3	0	0	0,1	1	1	0,52	1	1
4	0	0	1	1	1	1	1	1
5	0	0	-0,1	0,2	1	0,48	0	0
6	0	0	-0,5	0,11	0,89	0,45	0	0
7	0	0	-2	0,07	0,61	0,39	0	0
8	0,01	0	0	0,5	1	0,5	0,5	0,5
9	0,1	0	0	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
10	1	0	0	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
11	0,6	0,5	0,7	1	1	0,53	1	1
12	0,6	0,5	0,6	1	1	0,51	1	1
13	0,6	0,5	0,5	0,5	1	0,5	0,5	0,5
14	0,5	0,6	0,6	0,5	1	0,5	0,5	0,5
15	0,6	0,7	0,5	0	1	0,47	0	0
16	0	0	0	0,5	1	0,5	0,5	0,5

zeigt, wotrotz Dominanz bezgl. der Fitness mit $s = 0,25$ durch Konkurrenzeinfluß ein stabiles Gleichgewicht bei $\hat{p} = 0,5$ erreicht wird. Es ist sinnvoll, die Größe der Konkurrenzparameter auf $0,01 \leq \alpha_{ij} \leq 1,5$ zu beschränken. Negative α_{ij} unterliegen keiner Beschränkung, da sie die Fitness nur erhöhen können. Sie werden aber im folgenden nicht $< -2,0$ gewählt.

In Nr. 1-7 besteht gleicher Konkurrenzdruck der AA auf die Aa und aa, in Nr. 8-10 gleicher Konkurrenzdruck der Aa auf die AA und aa. In Nr. 11-15 sind die verschiedenen Dominanzverhältnisse bezgl. der Konkurrenz realisiert. Bei zusätzlicher Einwirkung der Tragfähigkeit ergeben sich prinzipiell gleiche Ergebnisse, die nicht gesondert aufgeführt werden, wobei stets der Einfluß der Konkurrenz verstärkt wird.

Die α_{ij} können, ohne eine Wirkung auf die Genfrequenzen zu haben, dennoch starke Verschiebungen der Genotypenfrequenzen bewirken. Abb. 5 zeigt die Genotypenfrequenzen bei gleicher Fitness aller Genotypen (links) und bei Heterosis (rechts), wenn Superdominanz bezgl. der Konkurrenz vorliegt. Im Extremfall kann dies die gleichen Konsequenzen haben wie ein balanciertes Letal-

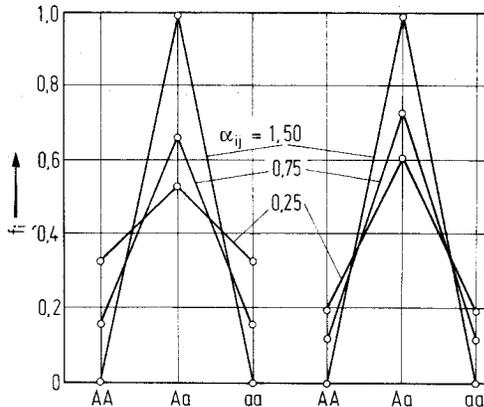


Abb. 5. Genotypenfrequenzen bei superdominanter Konkurrenz und gleicher Fitness (links) bzw. Heterosis (rechts)

system (bei $\alpha_{ij} = 1,5$), obwohl alle Genotypen beim Fall der Konkurrenz lebensfähig sind.

Diskussion

In der vorliegenden Arbeit wird ein Modell vorgestellt, in dem ökologische und genetische Fragestellungen verbunden werden, indem es die gleichzeitige Betrachtung zweier ökologischer Parameter, der Tragfähigkeit und der Konkurrenz, mit einem genetischen Parameter, der Fitness, ermöglicht. In ihm können allen Genotypen eigene Werte zugeordnet werden, die unterschiedlichen ökologischen Situationen entsprechen. Die erhaltenen Ergebnisse zeigen den großen Einfluß, den sowohl Konkurrenz als auch Tragfähigkeit auf die genetische Struktur einer Population haben. Die Konkurrenz kann genotypische Fitnessunterschiede wirkungslos machen oder verstärken. Die Tragfähigkeit hat einen größeren Einfluß auf die Verteilung der Genotypen als die genotypische Fitness. Die genotypische Fitness, im Experiment unter optimalen Bedingungen gemessen, wird durch die Tragfähigkeit, d.h. durch Dichteregulation variiert. Die dichteregulierte Fitness wird stets gegen 1 konvergieren, da die Population eine Gleichgewichtsgröße erreicht, bei der nur noch der Bestand gehalten wird.

Die relative Populationsfitness ist der Parameter, der in unendlichen Populationen Vorhersagen über das genetische Verhalten, also die Verteilung der Genfrequenzen in der Population erlaubt. In Populationen, die in einer Umwelt mit begrenzter Tragfähigkeit leben, ist dies nicht mehr möglich, denn Fitness und Tragfähigkeit beeinflussen gemeinsam die Veränderung der Genotypenhäufigkeiten und damit der Genfrequenzen. Die Po-

populationsgröße im Gleichgewicht \hat{N} wird primär von der Tragfähigkeit festgelegt und die absolute Fitness bestimmt den Grad der Annäherung eines Genotyps an seine Tragfähigkeit. Die unterschiedliche Bedeutung der Selektion in wachsenden und konstanten Populationen führte zur Unterscheidung der r-Selektion und der K-Selektion (MacArthur u. Wilson 1967). Daß die Selektion auf verschiedene Genotypen mit der Dichte variiert, ist experimentell mehrfach gezeigt worden (Lewontin u. Matsuo 1963 u.a.). Tragfähigkeit und Konkurrenz sind also Parameter, die nicht nur die Populationsgröße, sondern auch die Populationsstruktur bestimmen.

MacArthur (1962) läßt in seinem Modell die Selektion über die Regulation der Populationsgröße wirken und stellt fest, daß ein stabiler Polymorphismus genau dann resultiert, wenn die Tragfähigkeit der Heterozygoten größer ist als die der beiden Homozygoten. Dies ist nicht erstaunlich, da er die relative Fitness gerade durch die Tragfähigkeit ersetzt. Sowohl Anderson (1971) als auch Roughgarden (1971) verwenden in ihren Modellen als dichteabhängige Selektion

$$WD_i = 1 + R_i (K_i - N_i) / K_i .$$

Diese Form der Dichteregulation bedingt ein Aussterben des jeweiligen Genotyps bei

$$N_i = (1 + 1/R_i) K_i .$$

In unserem Modell ist:

$$WD_i = W_i K_i / (K_i + W_i f_i N) .$$

In diesem Falle wird $WD_i = 0$ nur bei $N_i = \infty$. Abb.6 zeigt die Abhängigkeit von der Populationsgröße N in den verschiedenen Modellen.

Während bei Roughgarden die Gesamttragfähigkeit konstant bleibt, ist sie bei Anderson das harmonische Mittel der genotypischen K_i . Dieses hat die Eigenschaft, dem Genotyp mit der kleinsten Tragfähigkeit den größten Einfluß auf die Gesamttragfähigkeit der Population zu geben. Beide Autoren bestätigen Mac Arthurs Aussage des stabilen Polymorphismus bei Superdominanz der Tragfähigkeit. Sie wird aber durch die in dieser Arbeit gewonnenen Ergebnisse nicht gestützt. Die Interaktion zwischen genotypischer Fitness und Tragfähigkeit kann auch bei Superdominanz der Tragfähigkeit zur Fixierung führen. Bei Aussagen über Auftreten und Stabilität von Polymorphismen müssen relative und absolute Fitness- bzw. Tragfähigkeitswerte herangezogen werden.

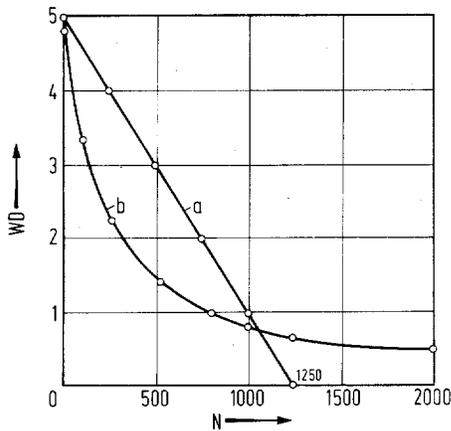


Abb. 6. Dichteabhängige Fitness WD in Abhängigkeit von der Populationsgröße N

a: $WD = 1 + R(K - N)/K$ mit $R = 4$ und $K = 1000$
 b: $WD = WK/(K + WN)$ mit $W = 5$ und $K = 1000$

Theoretische populationsgenetische Arbeiten basieren auf Rechnungen mit relativen Fitnesswerten. Die gewonnenen Ergebnisse haben auch eine breite Untermauerung durch zahlreiche Laboruntersuchungen gefunden. Der Prüfung an natürlichen Populationen sind Schranken gesetzt durch die methodischen Schwierigkeiten. Dennoch ist es gerade durch die Ergebnisse an natürlichen Populationen zu einer Diskussion über die Allgemeingültigkeit der Modelle gekommen. Das Ausmaß an genetischen Polymorphismen, das in natürlichen Populationen gefunden wurde (Lewontin u. Hubby 1966 u. a.), warf die Frage nach der genetischen Bürde auf, die mit der Erhaltung dieser Polymorphismen verbunden sein müsste. Eine Möglichkeit, die hohe Zahl an Polymorphismen ohne zu große genetische Bürde zu erklären, ist die Hypothese von der Existenz zahlreicher neutraler Allele (Kimura u. Crow 1964). Auch frequenzabhängige Selektion ergibt Gleichgewichte, die nahezu frei von Bürde sind, da die auftretenden Genotypen die gleiche Fitness erhalten (Kojima u. Yarbrough 1967 u. a.). Die Annahme von Sättigungseffekten führt zum selben Ergebnis (Sved, Reed u. Bodmer 1967 u. a.).

Die genetische Bürde, die bei der Aufrechterhaltung von Polymorphismen auftritt, wird durch Vergleich der mittleren Fitness polymorpher und monomorpher Population gemessen. Clarke (1972) schlägt wegen der Abhängigkeit der Fitness von der Größe und Zusammensetzung einer Population, d. h. der Existenz eines numerischen Gleichgewichts bei einem genetischen Gleichgewicht, ein anderes Maß der genetischen Bürde vor:

$$GL = (\Delta N_{\text{Max}} - \Delta N) / \Delta N_{\text{Max}}$$

Dies ist die "growth load". Nur solche Mutanten produzieren eine Bürde, die das Wachstum einer Population beeinträchtigen, unabhängig von ihrer Wirkung auf die Genfrequenzen. Berechnungen, die die Populationsgröße nicht berücksichtigen, vernachlässigen die realen Vermehrungsmöglichkeiten einer Population. Gerade bei Pflanzen mit sehr hoher Samenproduktion spielen diese Gesichtspunkte eine große Rolle, denn sie können daher auch sehr hohe genetische Bürde kompensieren.

Literatur

- Anderson, W.W.: Genetic equilibrium and population growth under density-regulated selection. *Amer. Nat.* **105**, 489-498 (1971)
- Ayala, F.J.: An evolutionary dilemma: fitness of genotypes versus fitness of populations. *Can. Journ. Genet. Cytol.* **11**, 439-456 (1969)
- Ayala, F.J.: Competition, coexistence and evolution. In: *Essays in Evolution and Genetics*, ed. Hecht, Steere, 121-158 (1970)
- Cain, A.J.; Sheppard, P.M.: The theory of adaptive polymorphism. *Amer. Nat.* **88**, 321-326 (1954)
- Charlesworth, B.: Selection in density-regulated populations. *Ecology* **52**, 469-475 (1971)
- Clarke, B.: Density-dependent selection. *Amer. Nat.* **106**, 1-13 (1972)
- Clarke, B.: Mutation and population size. *Heredity* **31**, 367-379 (1973)
- Gause, G.F.: *The struggle for existence*. Baltimore: The Williams & Wilkins Co. 1934
- Hardin, G.: The competitive exclusion principle. *Science* **131**, 1292-1298 (1960)
- Hutchinson, G.E.: *The ecological theatre and the evolutionary play*. New Haven: Yale University Press 1965
- Kimura, M.; Crow, J.F.: The number of alleles that can be maintained in a finite population. *Genetics* **49**, 725-738 (1964)
- Kojima, K.I.; Yarbrough, K.M.: Frequency-dependent selection at the esterase-6 locus in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **57**, 645-649 (1967)
- Leon, J.A.: Selection in context of interspecific competition. *Amer. Nat.* **108**, 739-757 (1974)
- Levin, B.R.: The operation of selection in situations of interspecific competition. *Evolution* **25**, 249-264 (1971)
- Lewontin, R.C.; Hubby, J.L.: A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **54**, 595-609 (1966)
- Lewontin, R.C.; Matsuo, Y.: Interaction of genotypes determining viability in *Drosophila busckii*. *PNAS* **49**, 270-278 (1963)
- Lorenz, R.: Über die Bestimmung der relativen Fitness aus den Genotypenfrequenzen aufeinanderfolgender Generationen. Dissertation Tübingen (1969)
- Mac Arthur, R.H.: Some generalized theorem of natural selection. *PNAS* **48**, 1893-1897 (1962)
- Mac Arthur, R.H.; Wilson, E.O.: *The theory of island biogeography*. Princeton: University Press 1967
- Miller, R.S.: Pattern and process in competition. *Adv. Ecol. Res.* **4**, 1-74 (1967)

- Roughgarden, J.: Density-dependent natural selection. *Ecology* 52, 453-468 (1971)
- Sakai, K.: Competition in plants and its relation to selection. *CSHSQB* 20, 137-157 (1955)
- Schutz, W.M.; Brim, C.A.; Usanis, S.A.: Intergenotypic competition in plant populations. I. Feedback systems with stable equilibria in populations of autogamous homozygous lines. *Crop Science* 8, 61-66 (1968)
- Schutz, W.M.; Usanis, S.A.: Intergenotypic competition in plant populations. II. Maintenance of allelic polymorphisms with frequency-dependent selection and mixed selfing and random mating. *Genetics* 61, 875-891 (1969)
- Sved, J.A.; Reed, T.E.; Bodmer, W.F.: The number of balanced polymorphisms that can be maintained in a natural population. *Genetics* 55, 469-481 (1967)
- Turner, J.R.G.: Changes in mean fitness under natural selection. In: *Mathematical Topics in Population Genetics*, Biomathematics Vol. 1. Berlin, Heidelberg, New York: Springer 1970

Eingegangen am 14. Februar 1975
Angenommen durch W. Seyffert

Professor Dr. K. Wöhrmann
Institut für Biologie II,
Lehrstuhl für Genetik,
der Universität Tübingen
Auf der Morgenstelle 28
D-74 Tübingen 1 (Germany/BRD)

Dipl. Biol. Joachim Wedekind
Untere Grabenstr. 18
D-7401 Walddorfhäslach 1
(Germany/BRD)