

Innenartliche Konkurrenz um Ressourcen: Ein ökologisch-genetisches Modell

Volker Loeschcke

We here consider evolution in a species for a trophic character that influences the niche position, combining the niche concept of MacArthur and Levins for describing exploitative competition with a simple genetic model in which one or two loci are assumed to contribute to the value of the character. The resource spectrum and the utilization functions are taken as Gaussian. When the contributions of the alleles to the variation in the character are small compared to the distance between the mode of the niches to the resource optimum, we find that evolution will make the mode of the niche of the population converge towards the mode of the resource spectrum. When this distance is of the same order of magnitude as the allele contributions, then in the one-locus model the globally stable equilibrium will maintain at most two alleles at equilibrium for small contributions and in the two-locus model high linkage disequilibrium will prevail up to medium recombination rates. Overdominance with respect to the resource abundance is not needed for maintaining polymorphism. The condition for three alleles to be maintained at a locus is surprisingly restrictive and requires that the allele contributions are of the same order of magnitude as the utilization width. This limiting similarity condition for alleles corresponds to the limiting similarity condition for competing species.

Competition, mathematical model, niche differentiation, population genetics.

1. Einführung

Die theoretische Populationsgenetik, verbunden mit den Namen Fischer, Haldane und Wright, hatte wie die theoretische Populationsökologie, verbunden mit den Namen Kostitzin, Lotka und Volterra, eine Blütezeit in den zwanziger und dreißiger Jahren dieses Jahrhunderts. Aber erst in der letzten Dekade mehrten sich Versuche, diese so lange voneinander isolierten Disziplinen in einer einheitlichen Populationsbiologie zu verbinden.

Die Formulierung populationsbiologischer Modelle erlaubt, spezifische Annahmen hinsichtlich der Interaktion von Individuum und Umwelt in evolutive Kräfte zu übertragen. In rein genetischen Modellen geht ein in der Ökologie so zentrales Konzept wie das der Dichteregulierung verloren, und relative Fitnesswerte werden als unabhängig von Genhäufigkeiten und Populationsdichte angenommen. In rein ökologischen Modellen bleibt Evolution im Sinne einer Veränderung der genetischen Zusammensetzung der Population unberücksichtigt. Die Individuen innerhalb einer Population werden als genetisch nicht unterscheidbar angenommen, und somit sind die Parameter, die das Populationswachstum charakterisieren, nicht durch natürliche Selektion veränderbar.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, qualitativ den Einfluß von intraspezifischer Konkurrenz um Ressourcen auf die Struktur genetischer Variation und die Richtung von Evolution abzuschätzen. Leitorganismus bei der Entwicklung des Modells waren für uns Schlammschnecken der Gattung *Hydrobia*. Da Interaktionen zwischen Art und Umwelt sicher art- und umweltspezifisch sind, kommt den im folgenden vorgestellten Ergebnissen nur soweit eine Bedeutung für die Beschreibung des Evolutionsverlaufs bei anderen Organismen zu, wie die im Modell enthaltenen Voraussetzungen charakteristische Eigenschaften der Interaktion vom jeweiligen Organismus und dessen Umwelt abbilden.

Die Struktur biologischer Lebensgemeinschaften kann gegenwärtig nur in Form der Wechselbeziehungen einzelner Arten zu anderen Arten und der abiotischen Umwelt verstanden werden. Diese Interaktionen lassen sich durch die Nische der jeweiligen Arten charakterisieren. Somit kann die Evolution einer Art in Beziehung zu ihrer Umwelt an Hand der Evolution solcher Merkmale untersucht werden, die die Nische wesentlich bestimmen.

Wir werden uns im folgenden, um Überschaubarkeit wie auch analytische Handhabbarkeit zu bewahren, auf die Nischendimension Ressourcen beschränken. Dieser Dimension kommt bei unserem Leitorganismus eine wesentliche Funktion bei der Regulierung der Populationsgröße zu. Die Aufnahme spezifischer Nahrungspartikel ist bei *Hydrobia* eng verknüpft mit der Körpergröße (FENCHEL 1975; FENCHEL, KOFOED 1976). Eine solche Korrelation zwischen der Aufnahme von bestimmten Nahrungsressourcen und meßbaren äußeren Merkmalen ist kein spezifisches Charakteristikum von Schlammschnecken. Sie findet sich auch bei anderen Organismen, wie z.B.

zwischen Kopf- und Beutegröße bei Eidechsen der Gattung *Anolis* (ROUGHGARDEN 1972, 1974) oder zwischen Schnabeltiefe und Beutegröße bei Darwin-Finken der Gattung *Geospiza* (LACK 1947).

Die genannten Merkmale zeigen hinsichtlich ihrer Ausprägung innerartliche Variation. Die genetische Komponente an der Variation in der Ausprägung solcher Merkmale wird, wie Ergebnisse der Züchtungsforschung zeigen, im allgemeinen polygen bestimmt. Somit bieten sich Methoden aus der quantitativen Genetik zur Untersuchung dieser Merkmale an (SLATKIN 1980). Genauso wichtig erscheint uns jedoch die Untersuchung solcher Merkmale auf der Ebene eines oder zweier Genorte, um die Struktur genetischer Variation zu bestimmen, die an der Ausprägung der Merkmale beteiligt ist, die in direkter Beziehung zur Nutzung der Ressourcen stehen.

Wir werden, ähnlich dem Nischenkonzept von MACARTHUR und LEVINS (1964, 1967, LEVINS 1968), Nischen durch Gaußsche Nutzungsfunktionen charakterisieren. Diese geben die Raten an, mit denen die Individuen eines Genotyps die jeweiligen Ressourcenqualitäten ausschöpfen. Wir nehmen an, daß das Populationswachstum proportional zur Ressourcenverfügbarkeit sei und daß ein Individuum andere Individuen durch die Verringerung der für dieses verfügbaren Ressourcen wahrnimmt (Konkurrenz). Da auch das Ressourcenangebot, die Population der Beuteorganismen wächst, soll das Modell als Räuber-Beute-Modell formuliert werden. Dabei sei die untersuchte Population die Räuberpopulation, und den Ressourcen entspricht die Beutepopulation. Die Generationszeiten zwischen Räuber- und Beutepopulation werden sich im allgemeinen, wie auch bei unserem Leitorganismus, stark unterscheiden. Dies führt bei Populationen, deren Populationsgröße wesentlich durch das vorhandene Ressourcenangebot bestimmt wird, dazu, daß sich Wachstum und Konkurrenz durch Ressourcenverfügbarkeit und Ressourcenpräferenzen charakterisieren lassen.

In einem rein ökologischen Modell führt ein solches Konzept der Nischencharakterisierung zu einem Mindestabstand zwischen koexistierenden Arten (MACARTHUR, LEVINS 1967; MAY 1973; CHRISTIANSEN, FENCHEL 1977). Wir werden zeigen, daß auch intraspezifische Konkurrenz in diesem Modelltyp einen ähnlichen Effekt hat. Bei kleinen additiven oder dominanten Genwirkungen können höchstens zwei Allele pro Genort in einem stabilen Gleichgewicht in einer Population erhalten werden. Ein stabiles Gleichgewicht mit drei oder mehr Allelen kann nur bei hinreichend unterschiedlichen Genwirkungen erreicht werden.

Die skizzierte Weise der Herangehens an die Untersuchung der Beziehung von intraspezifischer Konkurrenz und Evolution ist von CHRISTIANSEN, LOESCHKE (1980, 1981) für einen Genort mit n Allelen entwickelt worden (vgl. auch CHRISTIANSEN, FENCHEL 1977, LOESCHKE 1981). Wir werden im folgenden das Modell für den 2 Locus/2 Allel-Fall vorstellen, die Gleichungen, die die Evolution der Population bestimmen, angeben und die Richtung der Evolution unter verschiedenen Voraussetzungen charakterisieren. Eine exakte Ableitung des 2-Locus-Modells soll an anderer Stelle erfolgen.

2. Das Modell

Betrachten wir bei einem diploiden Organismus zwei Genorte mit je zwei Allelen, A_1, A_2 und B_1, B_2 , und nehmen wir an, daß die genetische Variation an diesen Genorten ein Merkmal beeinflusst, das in direkter Beziehung zur Nische des Orga-

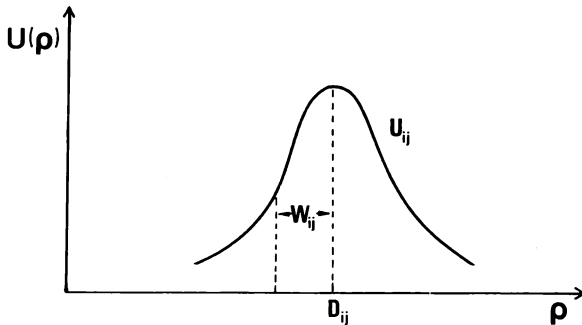


Abb. 1: Die Nutzungsfunktion $U_{ij}(\rho)$ des Genotypen G_{ij} hinsichtlich der Ausschöpfung einer kontinuierlich variierenden Ressourcenqualität wird mit der Nische des Genotypen identifiziert. Sie kann unter der Annahme einer Normalverteilung durch den Mittelwert D_{ij} und die Nischenweite W_{ij} , die Standardabweichung, charakterisiert werden.

nismus hinsichtlich der Nischendimension Ressourcen steht. Die vier möglichen Gameten A_1B_1 , A_1B_2 , A_2B_1 , und A_2B_2 seien mit 1, 2, 3 und 4 durchnummeriert. Dementsprechend seien die Genotypen mit G_{ij} , $i, j = 1, \dots, 4$ bezeichnet.

Nehmen wir weiterhin an, daß sich die Genotypen durch Gauß'sche Nutzungsfunktionen charakterisieren lassen, die die mittleren Raten der Ressourcenausschöpfung durch Individuen des Genotyps G_{ij} beschreiben. Unter der Annahme der Normalverteilung (vgl. MAY 1974) lassen sich dann die Nischen der Genotypen G_{ij} durch ihre mittlere Position auf der Ressourcenachse D_{ij} und durch die Nischenweite, die Standardabweichung, beschreiben (Abb. 1). Dabei sei der Mittelwert definiert als

$$D_{ij} = D + g_{ij}, \quad [1]$$

wobei D eine Skalierungskonstante und g_{ij} der Beitrag des Genotypen G_{ij} zur Ausprägung des Merkmals ist. Weiterhin gehen wir davon aus, daß die Genwirkungen additiv sind, keine Positionswirkungen auftreten, und das Merkmal nur durch diese zwei Genorte spezifisch beeinflusst wird. Der Einfluß des Restgenoms sei zusammengefaßt in der mehr technischen Charakter tragenden Skalierungskonstanten D . Sie erlaubt, die Lage der einzelnen Nischen im Verhältnis zum Ressourcenoptimum unterschiedlich zu definieren und somit den Einfluß verschiedener Positionen des Ressourcenoptimums zu untersuchen. Die Varianz in der Ressourcennutzung eines einzelnen Individuums V_U sei wie die Umweltvarianz V_E unabhängig vom Genotyp und somit sei die Varianz in der Ressourcennutzung innerhalb des Genotypen G_{ij}

$$W_{ij}^2 = W^2 = V_U + V_E \quad [2]$$

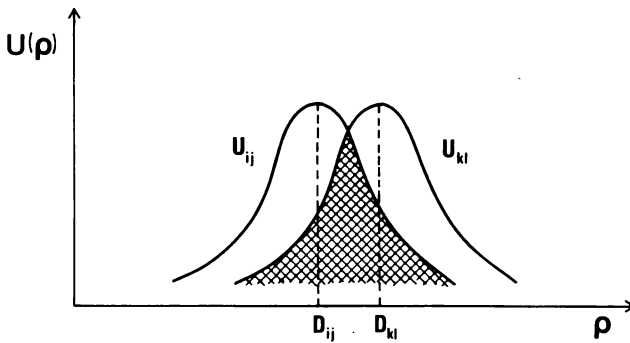


Abb. 2: Das Verhältnis von Abstand der Nischen zu Nischenweite bestimmt den relativen Grad der Überlappung (schraffierte Fläche) der Nutzungsfunktionen U_{ij} und U_{kl} , den Konkurrenzkoeffizienten zwischen den Genotypen G_{ij} und G_{kl} .

Man beachte, daß die beobachtbaren ökologischen Varianzkomponenten, die Varianz zwischen Individuen V_P (als Summe der genotypischen Varianz V_G und der Umweltvarianz V_E) und die Varianz innerhalb eines einzelnen Individuums V_U (ROUGH-GARDEN 1972, 1974) sich unterscheiden von den für die Evolution wichtigen Varianzkomponenten, der genotypischen Varianz V_G und der Varianz in der Nutzung innerhalb eines Genotyps W^2 .

Das Ressourcenspektrum sei normalverteilt mit Mittelwert Null und Varianz σ^2 . Konkurrenz sei definiert als relativer Grad der Überlappung der Nutzungsfunktionen (Abb. 2). Wenn wir weiterhin annehmen, daß der betreffende Organismus diskrete und nichtüberlappende Generationen hat, und daß Paarungspartner zufällig gewählt werden, erhalten wir nach einigen Rechnungen eine rekursive Gleichung zur Bestimmung der Genotypenhäufigkeiten mit

$$y_{ij}' = x_i x_j y_{00} [1 + R_{ij} (K_{ij} - \bar{y}_{ij} y_{00}) / K_{ij}], \quad [3]$$

wobei x_i und x_j die Frequenzen der Gameten i und j sind, y_{00} die Populationsgröße der Gesamtpopulation, R_{ij} ein Parameter zur Beschreibung der Wachstumsrate, K_{ij} ein Parameter der äquivalent zum Tragfähigkeitsparameter der logistischen Gleichung ist, und \bar{y}_{ij} ein Konkurrenzparameter, der die intraspezifische Konkurrenz beschreibt, die der Genotyp G_{ij} durchschnittlich erfährt. Nach Summa-

tion und unter Berücksichtigung von Rekombination erhalten wir schließlich die für die Beschreibung des Evolutionsverlaufs entscheidenden rekursiven Gleichungen zur Bestimmung der Populationsgröße der Gesamtpopulation

$$y_{oo}' = y_{oo} [1 + P (K_{oo} - \bar{y}_{oo} y_{oo})] \quad [4]$$

und zur Bestimmung der Gametenfrequenzen

$$x_i' = (y_{oo}/y_{oo}') \{x_i [1 + P (K_{io} - \bar{y}_{io} y_{oo})] - v_i r \Delta [1 + P (K_{14} - \bar{y}_{14} y_{oo})]\} \quad [5]$$

(Zur Ableitung der rekursiven Gleichungen im 1-Genort-Modell siehe CHRISTIANSEN, LOESCHKE 1980). Dabei sind

$$K_{io} = \sum_j K_{ij} x_j, \quad K_{oo} = \sum_i K_{io} x_i, \quad \bar{y}_{io} = \sum_j \bar{y}_{ij} x_j, \quad \bar{y}_{oo} = \sum_i \bar{y}_{io} x_i,$$

P eine Proportionalitätskonstante mit $P \propto R_{ij}/K_{ij}$, r die Rekombinationsrate, Δ die Funktion, die das Kopplungsungleichgewicht beschreibt mit $\Delta = x_1 x_4 - x_2 x_3$ und v_i eine Konstante zur Charakterisierung der Richtung der Modifikation der Gametenhäufigkeiten durch Rekombination mit $v_1 = v_4 = 1$ und $v_2 = v_3 = -1$.

3. Ergebnisse

Die Evolution der Population hängt entscheidend von folgenden Faktoren ab:

- der Position der Genotypen im Verhältnis zur Lage des Ressourcenoptimums
- dem Verhältnis von Ressourcenweite zu Nischenweite (σ/W)
- der Größenordnung der Allelbeiträge im Verhältnis zur Nischenweite (d_i/W)
- der Rekombinationshäufigkeit r.

Die Gleichgewichtshäufigkeiten sind Ausdruck für das Vorherrschen eines Faktors oder der Balance zwischen den Faktoren, die den selektiven Wert der Genotypen bestimmen: Ressourcenverfügbarkeit und Konkurrenz. Dabei wirken diese Selektionskomponenten einander entgegengesetzt. Hinsichtlich der Komponente Ressourcenverfügbarkeit werden die Genotypen favorisiert, die durch Nischenpositionen möglichst nahe am Ressourcenoptimum charakterisiert sind, hinsichtlich der Komponente Konkurrenz hingegen werden die Genotypen selektiv bevorteilt, die die am weitesten vom Populationsmittel entfernten Nischenpositionen einnehmen.

1) $|d_i| \ll |D|$

Wenn die Beiträge der Allele d_i klein sind im Verhältnis zur Skalierungskonstanten D, d.h. wenn die Ressourcen weit entfernt vom Ressourcenoptimum genutzt werden, wird durch gerichtete Selektion der Genotyp favorisiert werden, dessen Nische dem Ressourcenoptimum am nächstgelegenen ist. Die Population wird sich zu Monomorphismus entwickeln. Genetische Variation ist in dieser Situation als Ballast für die Population zu werten, da sie den evolutiven Prozeß, der zu einer besseren Ressourcennutzung führt, verlangsamt. Jedes an einem der Genorte neu auftretende Allel hingegen, das in seiner Wirkung eine weitere Verschiebung der Nischen zum Ressourcenoptimum hin bedingt, kann in seiner Häufigkeit anwachsen und wird das an dem Genort ursprünglich vorherrschende Allel ersetzen.

2) D = 0

Ist die erste Phase der Evolution ($|d_i| \ll |D|$) abgeschlossen und werden die Ressourcen nahe am Ressourcenoptimum genutzt (dies soll durch D = 0 repräsentiert werden), entscheidet das Verhältnis von Ressourcenweite zu Nischenweite σ/W und die Größenordnung der Allelbeiträge über den weiteren Evolutionsverlauf.

A) Keine Rekombination (r = 0)

Wenn keine Rekombination stattfindet (r = 0), entspricht das 2-Genort/2-Allel-Modell einem 1-Genort/4-Allel-Modell. Zum besseren Verständnis werden im folgenden die Ergebnisse für r = 0 auch in der Terminologie von 1-Genort-Modellen vorgestellt.

a) $\sigma/W < 1$ und kleine Allelbeiträge

Ist die Ressourcenweite σ kleiner als die Nischenweite W , kann Evolution durch stabilisierende Selektion zu Monomorphismus oder 2-Allel-Polymorphismus führen. 2-Allel-Polymorphismus wird es geben, wenn Allele mit Beiträgen von verschiedenem Vorzeichen, aber von ähnlicher absoluter Größenordnung auftreten. Von den Allelen, die diese Voraussetzungen erfüllen, werden diejenigen erhalten, die den jeweils geringsten Effekt auf die Merkmalsausprägung zeigen, d.h. diejenigen, deren Träger dem Ressourcenoptimum am nächstgelegenen sind. Wenn die Bedingungen für 2-Allel-Polymorphismus nicht erfüllt sind, wird sich Monomorphismus entwickeln und das Allel fixiert werden, das den absolut kleinsten Beitrag zur Merkmalsausprägung liefert. Jedes neue Allel kann in seiner Häufigkeit anwachsen, wenn es eine geringere Wirkung als bisher existierende Allele ausübt, d.h. wenn es eine Verschiebung der Nischen zum Ressourcenoptimum bewirkt.

b) $\sigma/W > 1$ und kleine Allelbeiträge

Ist die Ressourcenweite größer als die Nischenweite, wird Evolution durch diversifizierende Selektion wiederum zu 2-Allel-Polymorphismus oder zu Monomorphismus führen. Polymorphismus wird es immer geben, wenn Allele mit Beiträgen von unterschiedlichem Vorzeichen, d.h. Nischen auf beiden Seiten des Ressourcenoptimums existieren. Im Gegensatz zu der unter a) beschriebenen Situation mit $\sigma/W < 1$ werden bei relativen Ressourcenweiten $\sigma/W > 1$ die beiden Allele favorisiert, die die in jeder Richtung extremen Beiträge zur Merkmalsausprägung bedingen. Auch bei Allelen mit Beiträgen nur gleichen Vorzeichens kann es 2-Allel-Polymorphismus geben, wenn die Ressourcen hinreichend groß oder die Allelbeiträge hinreichend verschieden sind. Entsprechend wird sich Monomorphismus entwickeln, solange es nur Allele mit Beiträgen gleichen Vorzeichens und von ähnlicher Größenordnung gibt. In dieser Situation wird das Allel fixiert, dessen Träger die dem Ressourcenoptimum nächstgelegenen Nischenpositionen einnehmen, da sie hinsichtlich des den Selektionswert bestimmenden Faktors Ressourcenverfügbarkeit einen Vorteil haben bei gleicher Eignung hinsichtlich des Faktors Konkurrenz. Bei 2-Allel-Polymorphismus kann jedes Allel anwachsen, das extremer in seiner Wirkung ist als das entsprechende Allel mit Beitrag gleichen Vorzeichens und wird dieses ersetzen. Selektion führt dann also zu Konkurrenzverminderung durch Nischen-erweiterung.

c) Endliche Allelbeiträge

Mit Größerwerden der Allelbeiträge können mehr als zwei Allele im stabilen Gleichgewicht erhalten werden. Die Bedingung für die Koexistenz dreier Allele setzt aber relative Allelbeiträge von der Größenordnung $d_i/W > 1$ voraus. Wenn die relativen Allelbeiträge d_i/W die relative Ressourcenweite σ/W übersteigen, kann es bei gleichen Parameterwerten zwei verschiedene stabile Gleichgewichtszustände geben, ein diversifizierender, bei dem die Allele mit extremen Wirkungen vorherrschen und ein stabilisierender, bei dem die Allele mit geringster Wirkung dominieren.

B) Rekombination ($r > 0$)

Die Gleichgewichtsstruktur bei kleinen Rekombinationsraten läßt sich aus Kontinuitätsgründen (KARLIN, MCGREGOR 1972) aus dem Gleichgewichtsverhalten bei vollständiger Kopplung ($r = 0$) vorhersagen. Bezeichnen wir die Beiträge der Allele A_1 und A_2 mit d_1 und d_2 und die der Allele B_1 und B_2 mit e_1 und e_2 und nehmen wir an, daß die Beiträge der Allele an einem Genort verschiedene Vorzeichen haben. Diese Situation soll durch $d_1, e_1 < 0 < d_2, e_2$ charakterisiert werden. Dann entspricht dem diversifizierenden Gleichgewicht das vollständig polymorphe Gleichgewicht mit Vorherrschen der hochkomplementären Gameten A_1B_1 und A_2B_2 und dem stabilisierenden Gleichgewicht das vollständig polymorphe Gleichgewicht mit Vorherrschen der hochkomplementären Gameten A_1B_2 und A_2B_1 . Beide Gleichgewichtstypen zeigen hohes Kopplungsungleichgewicht. Mit Nachlassen der Kopplung werden entsprechend der Rekombinationsrate die jeweils anderen Gametentypen gebildet, jedoch bleibt bis zu mittleren Rekombinationsraten ein ausgeprägtes Kopplungsungleichgewicht erhalten. Die Allelhäufigkeiten wie die Populationsgröße werden durch Rekombination fast nicht beeinflusst.

4. Diskussion

Die Bedeutung intraspezifischer Konkurrenz für die Evolution eines Merkmals, das in direkter Beziehung zur Nutzung eines limitierten Ressourcenspektrums durch einen Organismus steht, kann in zwei Stadien unterteilt werden.

Wenn das Nahrungsangebot entfernt vom Ressourcenoptimum genutzt wird, wird die genetische Variation, die die Ausprägung des Merkmals beeinflusst, gerichteter Selektion unterliegen. Dabei kann eine solch ungünstige Nischenposition Folge der erfolgreichen Invasion einer konkurrierenden Art sein, mit der nun die zur Verfügung stehenden Ressourcen geteilt werden müssen. Der evolutive Prozeß, der für die ursprünglich residierende Art zu einer nun besseren Ressourcenausbeutung führt, ist äquivalent zu dem Phänomen des 'character displacement'. Während dieses Prozesses ist genetische Variation als Ballast für die Population zu werten, da sie das Erreichen des Evolutionsziels hinausschiebt. Die für die Nischenverlagerung notwendige Variation wird aufgegeben, und die Population wird sich zu Monomorphismus entwickeln für dasjenige Allel, das seinen Trägern die günstigste Ressourcenausbeute ermöglicht. Intraspezifische Konkurrenz spielt in diesem Stadium der Evolution keine wesentliche Rolle, und die relative Eignung der Genotypen wird primär durch den Faktor Ressourcenverfügbarkeit bestimmt.

Wenn nun als Ergebnis des ersten Stadiums der Evolution die Ressourcen nahe dem Ressourcenoptimum genutzt werden, kommt intraspezifischer Konkurrenz, insbesondere bei kleinen Genwirkungen, eine entscheidende Bedeutung für den weiteren Evolutionsverlauf zu. Solange ein ausreichend variables Nahrungsangebot besteht, wird Selektion disruptiv wirken und diejenigen Phänotypen favorisieren, die am stärksten vom Populationsmittel abweichen. Folge dieses Prozesses sind Nischenerweiterung bzw. Konkurrenzverminderung (MATESSI, JAYAKAR 1976) und auf der Ebene genetischer Variation 2-Allel-Polymorphismus. Die Bedingung für die Erhaltung eines solchen 2-Allel-Polymorphismus ist relativ schwach und erfordert keine Überdominanz hinsichtlich der Selektionskomponente Ressourcenangebot.

Die Favorisierung extremer und komplementärer Typen führt im 2-Genort-Modell zu Kopplungsungleichgewichten, die bis zu mittleren Rekombinationsraten ungewöhnlich hoch sind. Allelhäufigkeiten wie Populationsgröße werden im 2-Genort-Modell nur unwesentlich durch Rekombination beeinflusst. Somit kann erwartet werden, daß die Ergebnisse des 1-Genort-Modells einen guten Einblick in den Evolutionsverlauf unter Einfluß intraspezifischer Konkurrenz auch für komplexere genetische Systeme geben wird.

Wenn die Ressourcenweite kleiner ist als die Nischenweite, wird Selektion stabilisierend wirken und die Phänotypen favorisieren, die die Ressourcen am nächsten zum Ressourcenoptimum nutzen. Somit wird die Richtung des Evolutionsprozesses ganz entscheidend durch das Verhältnis von Ressourcenweite zu Nischenweite determiniert.

Die Bedingung für das Anwachsen eines dritten Allels oder von dritten Gameten bei vollständiger Kopplung setzt relative Allelbeiträge von der Größenordnung $d/W > 1$ voraus, also ungewöhnlich hohe Genwirkungen. Sie entspricht der Bedingung für die Invasion einer dritten Art zwischen zwei koexistierenden Arten (MacARTHUR, LEVINS 1967; MAY 1973; CHRISTIANSEN, FENCHEL 1977). Somit sind Polymorphismus und Artendiversität duale Aspekte dieses Konkurrenzmodells.

Ich danke D. Adam, S. Ewald, A. Micheler und Ch. Pulvermacher für die kritische Durchsicht des Manuskripts und der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die finanzielle Unterstützung dieser Arbeit.

Literatur

- CHRISTIANSEN F.B., FENCHEL T.M., 1977: Theories of populations in biological communities. Berlin (Springer): 144 p.
- CHRISTIANSEN F.B., LOESCHCKE V., 1980: Evolution and intraspecific exploitative competition. I. One locus theory for small additive gene effects. *Theor. Popul. Biol.* 18: 297-313.
- CHRISTIANSEN F.B., LOESCHCKE V., 1981: Intraspecific competition and evolution. *Lecture Notes in Biomathematics* 39: 151-170.
- FENCHEL T., 1975: Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae). *Oecologia [Berlin]* 20: 19-32.
- FENCHEL T., KOFOED L.H., 1976: Evidence for exploitative interspecific competition in mud snails (Hydrobiidae). *Oikos* 27: 367-376.
- KARLIN S., MCGREGOR I., 1972: Polymorphisms for genetic and ecological systems with weak coupling. *Theor. Popul. Biol.* 3: 210-238.
- LACK D., 1947: Darwin's finches. New York (Cambridge Univ. Press): 204 p.
- LEVINS R., 1968: Toward an evolutionary theory of the niche. In: (Ed. DRAKE E.T.) *Evolution and Environment*. Connecticut (Yale Univ. Press): 325-340.
- LOESCHCKE V., 1981: Selektion in heterogenen Umwelten und ihre Modellierung durch die Theorie unterteilter Populationen. *Biol. Zbl.* 100: 41-53.

- MACARTHUR R.M., LEVINS R., 1964: Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.* 51: 1207-1210.
- MACARTHUR R.M., LEVINS R., 1967: The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Amer. Natur.* 101: 377-385.
- MATESSI C., JAYAKAR S.D., 1976: Models of density-frequency dependent selection for the exploitation of resources I: Intraspecific competition. In: (Ed. KARLIN S., NEVO E.) *Population Genetics and Ecology*. New York (Academic Press): 707-721.
- MAY R.M., 1973: Stability and complexity in model ecosystems. Princeton (Princeton Univ. Press): 265 p.
- MAY R.M., 1974: On the theory of niche overlap. *Theor. Pop. Biol.* 5: 297-332.
- ROUGHGARDEN J., 1972: Evolution of niche width. *Amer. Natur.* 106: 683-718.
- ROUGHGARDEN J., 1974: Species packing and the competition function with illustration from coral reef fish. *Theor. Pop. Biol.* 5: 163-186.
- SLATKIN M., 1980: Ecological character displacement. *Ecology* 61: 163-177.

Adresse

Dr. Volker Loeschcke
 Institut für Genetik der
 Freien Universität Berlin
 Arnimallee 5-7
 D-1000 Berlin 33

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [9_1981](#)

Autor(en)/Author(s): Loeschcke Volker

Artikel/Article: [Innenartliche Konkurrenz um Ressourcen: Ein ökologisch-genetisches Modell 189-195](#)