

Kompetitive Selektion in einfachen Systemen

F. PAPENTIN

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

Competitive Selection in Simple Systems

Summary. 1. The types of selection in simple population systems (haploid or asexual populations without specific ecological interaction), composed of two components, are analysed according to their mode of reproduction. The terms "expansive", "competitive", and "restrictive" selection are suggested for them.

2. A general mathematical model to describe selection processes in simple systems independently of the mode of reproduction is defined. It relates the parameters of reproductivity, natality, and mortality, selective value, population number, and frequency.

3. The conditions under which the selective value remains constant were investigated. It was shown by the Lotka-Volterra equations that this is only to be expected for expansive and simple competitive selection in identical ecological niches.

4. A simple bacterial system, composed of two *E. coli* strains, was studied experimentally. It was found, that the selective value undergoes rapid changes during transition from expansive to competitive selection and also during simple competitive selection. Adequate qualitative predictions and some approximate quantitative predictions of these changes could be made by analysis of the factors influencing selection. Effective factors were: natality, mortality (survival factor), carrying capacity of the environment, adaptation and niche differences. The niche differences appear to be due to different oxygen requirements and led to coexistence of the two strains.

5. The results are discussed with regard to the competitive exclusion principle.

I. Einleitung

In einfachen Populationssystemen, bestehend aus 2 Komponenten (Genotypen in haploiden oder asexuellen Populationen oder Arten, die in einem Lebensraum zusammenleben, ohne spezifische ökologische Wechselwirkung wie Räuber-Beute-Verhältnis, Symbiose, etc.), lassen sich 3 Grundtypen der Selektion unterscheiden, die mit ihrem Vermehrungsmodus zusammenhängen:

1. Vermehren sich die Komponenten angenähert exponentiell, wie dies bei der Besiedlung eines neuen Lebensraumes in der Regel der Fall ist, so liegt „expansive“ Selektion vor (= *r*-Selektion nach MacArthur, 1967). Sie stellt eine Selektion auf schnelle Vermehrung, große Nachkommenzahl, kurze Generationszeit etc. dar.

2. Ist die Tragfähigkeit des Lebensraumes für die Komponenten erreicht, so daß deren Individuenzahlen angenähert konstant bleiben, so liegt „kompetitive“ Selektion vor (= *K*-Selektion nach MacArthur, 1967). Diese stellt eine Selektion auf gute Nahrungsnutzung, Toleranz gegenüber Überfüllung etc. dar.

3. Bleiben die Individuenzahlen der Komponenten zwar im zeitlichen Mittel konstant, jedoch weit unterhalb der Tragfähigkeit des Lebensraumes, wie dies der Fall ist, wenn sie laufend durch Räuber, Parasiten, ungünstige Lebensumstände etc. dezimiert werden, so liegt „restriktive“ Selektion vor. Diese stellt eine Selektion auf schnelle Flucht- und Verteidigungsbereitschaft, Tarnung, Resistenz etc. dar.

Im folgenden sollen die Verhältnisse der kompetitiven Selektion näher untersucht werden. Hierzu wird zunächst ein allgemeines Modell zur Beschreibung von Selektionsvorgängen in einfachen Systemen definiert.

II. Ein allgemeines mathematisches Modell

Da Selektion auf unterschiedlicher Vermehrung der Komponenten beruht, liegt es nahe, die Differenz der Vermehrungsraten oder *Reproduktivitäten*:

$$r_1 - r_2 = \frac{1}{N_1} \frac{dN_1}{dt} - \frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} = \sigma_{12} \quad (1)$$

als Maß für die Selektion zu verwenden (Haldane, 1932) und σ_{12} als den *Selektionswert* der Komponente 1 gegenüber der Komponente 2 zu bezeichnen. Hierbei bedeuten N_1 , N_2 die Individuenzahlen und dN_1 , dN_2 die Nettozunahme bzw. -abnahme der Individuenzahlen pro Zeitintervall dt .

Ist $\sigma_{12} > 0$, so kann er als *Selektionsvorteil* und ist $\sigma_{12} < 0$ als *Selektionsnachteil* bezeichnet werden.

Die Reproduktivitäten setzen sich zusammen aus den Geburtenraten oder *Natalitäten* und den Sterberaten oder *Mortalitäten*:

$$\frac{1}{N_1} \frac{dN_1}{dt} = r_1 = n_1 - m_1 = \frac{1}{N_1} \frac{dN_1^+}{dt} - \frac{1}{N_1} \frac{dN_1^-}{dt} \quad (2)$$

wobei dN_1^+ den Zuwachs durch Geburten und dN_1^- die Abnahme durch Sterbefälle pro Zeitintervall dt bedeuten soll.

Da Natalitäten wie Mortalitäten im allgemeinen zeitabhängig sind, ergibt sich:

$$r_1(t) = n_1(t) - m_1(t). \quad (3)$$

Die *allgemeine Vermehrungsfunktion* ist dann aus der Lösung von (2) unter Berücksichtigung von (3) zu erhalten:

$$\begin{aligned} N_1(t) &= N_{01} \exp \left(\int_0^t r_1(t) dt \right) \\ &= N_{01} \exp \left(\int_0^t (n_1(t) - m_1(t)) dt \right). \end{aligned} \quad (4)$$

Analog kann für die Komponente 2 vorgegangen werden.

Die *Frequenz* der Komponente 1 berechnet sich dann nach:

$$f_1(t) = \frac{N_1(t)}{N_1(t) + N_2(t)}. \quad (5)$$

Durch Einsetzen von (4) ergibt sich daraus die *allgemeine Selektionsfunktion*:

$$\begin{aligned} f_1(t) &= \frac{1}{1 + C_1 \exp \left(\int_0^t (r_2(t) - r_1(t)) dt \right)} \\ &= \frac{1}{1 + C_1 \exp \left(- \int_0^t \sigma_{12}(t) dt \right)}, \end{aligned} \quad (6)$$

die die Frequenz der Komponente 1 als Funktion des Selektionswertes und der Zeit beschreibt, wobei $C_1 = \frac{N_{02}}{N_{01}}$ ist. Die Frequenz der Komponente 2 ergibt sich dann als:

$$f_2(t) = 1 - f_1(t) = \frac{1}{1 + C_2 \exp \left(- \int_0^t \sigma_{21}(t) dt \right)}$$

wobei $C_2 = \frac{1}{C_1}$ ist.

Dieses Modell ist unabhängig vom Selektionstyp. Es stellt lediglich einen Rahmen dar, in dem man alle möglichen Selektionsvorgänge in einfachen Systemen beschreiben kann.

Bei gegebenem (etwa experimentell gemessenem) Frequenzverlauf läßt sich z. B. aus Gleichung (6) der Selektionswert wie folgt bestimmen:

$$\sigma_{12}(t) = - \frac{d}{dt} \ln \frac{f_2}{f_1}. \quad (7)$$

Eine Vorhersage des Frequenzverlaufs ist natürlich nur dann möglich, wenn die Reproduktivitäten bzw. Natalitäten und Mortalitäten und damit der Selektionswert als Funktionen der Zeit bekannt sind.

Im folgenden Abschnitt sollen nun einige konkrete Formen für diese Funktionen angenommen und das Verhalten des Systems unter diesen Bedingungen untersucht werden.

III. Theoretische Untersuchungen

Ein besonders einfacher Spezialfall liegt vor, wenn:

$r_1(t) = r_{01} = \text{const.}$ und $r_2(t) = r_{02} = \text{const.}$ und somit auch $\sigma_{12}(t) = r_{01} - r_{02} = \sigma_{012} = \text{const.}$ ist.

Gleichung (6) geht dann über die in *logistische Funktion*

$$f_1(t) = \frac{1}{1 + C_1 \exp(-\sigma_{012}t)}, \quad (8)$$

die auch von Kimura und Crow (1969) unter speziellen Voraussetzungen aus den Lottka-Volterra'schen Differentialgleichungen (Lottka, 1925; Volterra, 1927) abgeleitet wurde.

Die Autoren sind der Ansicht, daß diese Gleichung den Verlauf der „Gensubstitution in haploiden Populationen“ für „eine Fülle realistischer Situationen“ beschreibt. Dies dürfte jedoch nur äußerst selten der Fall sein, da sie voraussetzt, daß

1. eine völlig homogene und zeitlich konstante Umwelt vorliegt (d. h. auch die Individuenzahlen müssen konstant bleiben oder dürfen keinen Einfluß haben),

2. die Komponenten völlig homogen und zeitlich konstant sind (d. h. die Individuen müssen genetisch einheitlich sein und es dürfen keine Mutationen auftreten),

3. die Komponenten identische ökologische Nischen besitzen. (Die ökologische Nische einer Art kann nach Hutchinson (1965) als diejenige Teilmenge eines n-dimensionalen Raumes definiert werden, dessen Achsen die relevanten ökologischen Faktoren darstellen, in der ihre Reproduktivität $r \geq 0$ ist.)

Schon die 1. Bedingung wird nur für die Fälle der expansiven und rein kompetitiven Selektion erfüllt sein. Für alle anderen werden mehr oder weniger starke Abweichungen von der Bedingung $\sigma(t) = \text{const.}$ auftreten. Dies kann gerade am Lottka-Volterra'schen Differentialgleichungssystem, das den Übergang zwischen expansiver und kompetitiver Selektion beschreibt, leicht demonstriert werden. Hierzu wurden die Differentialgleichungen durch die Differenzengleichung ersetzt und einige Fälle durch Iteration in Schritten von 0,1 Zeiteinheiten im Computer approximiert. Diesem System liegt die einfachste Annahme zugrunde, daß die Reproduktivitäten mit steigenden Individuenzahlen linear abnehmen und bei Erreichung der Tragfähigkeiten zu Null werden (dies setzt eine homogene Umwelt und homogene Komponenten voraus):

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_{01} \left(1 - \frac{N_1 + \alpha N_2}{K_1} \right) N_1 = r_1(t) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_{02} \left(1 - \frac{N_2 + \beta N_1}{K_2} \right) N_2 = r_2(t) N_2. \end{aligned} \quad (9)$$

Hier bedeuten N_1, N_2 die Individuenzahlen, r_{01}, r_{02} die „angeborenen Fähigkeiten zur Vermehrung“ (Andrewartha und Birch, 1959) oder die „biotischen Potentiale“ (Gause, 1934), d. h. die Reproduktivitäten, die die Komponenten haben würden, wenn ihnen unbegrenzt viel Raum und Nahrung zur Verfügung stünde, K_1, K_2 die Tragfähigkeiten des Lebensraumes und α, β die „Koeffizienten des Ringens ums

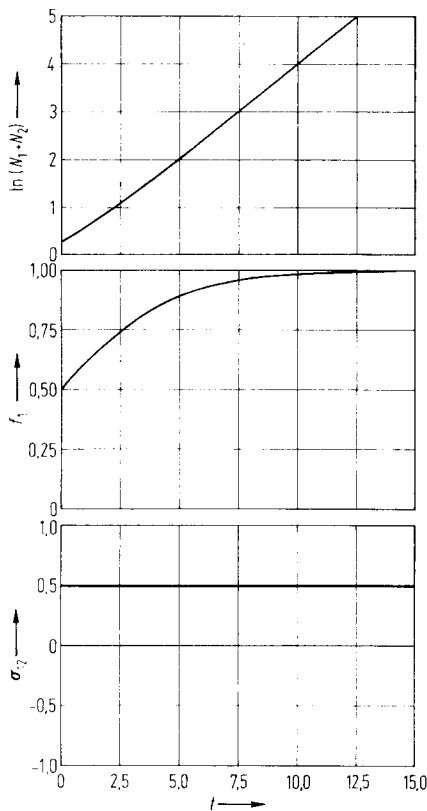


Abb. 1. Expansive Selektion, berechnet nach Gleichungssystem (9). Parameterkombination: $N_{01} = N_{02} = 1$, $K_1 = K_2 = \infty$, $r_{01} = 1$, $r_{02} = 0.5$

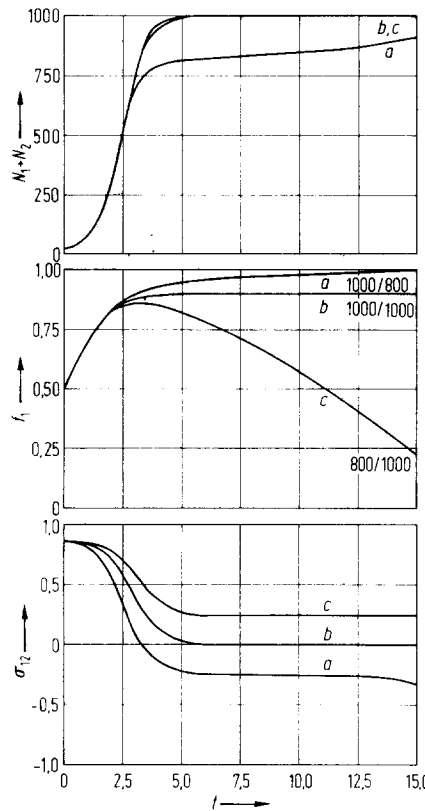


Abb. 2. Übergang zwischen expansiver und kompetitiver Selektion, nach Gleichungssystem (9). Parameterkombinationen: $N_{01} = N_{02} = 10$, $\alpha = \beta = 1$, $r_{01} = 2$, $r_{02} = 1$, K_1/K_2 siehe oben

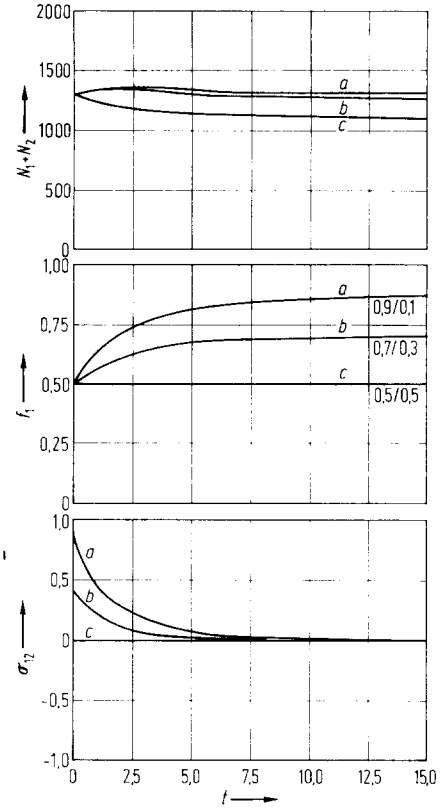


Abb. 3. Rein kompetitive Selektion bei nicht-identischen Nischen, nach Gleichungssystem (9). Parameterkombinationen: $N_{01} = N_{02} = 650$, $K_1 = K_2 = 1000$, $r_{01} = 2$, $r_{02} = 1$, α/β siehe oben

Dasein“ (Gause, 1934); sie sind ein Maß für die Intensität der Wechselwirkung der Komponenten aufeinander. Ist z. B. $\alpha = \beta = 0$, so besteht keine Wechselwirkung, die Komponenten erreichen ihre Tragfähigkeiten und bestehen ungestört nebeneinander fort, oder, mit anderen Worten, ihre ökologischen Nischen sind disjunkt. Ist $\alpha < \frac{K_1}{K_2}$ und $\beta < \frac{K_2}{K_1}$, so bestehen die Komponenten ebenfalls nebeneinander fort, erreichen aber nicht ihre Tragfähigkeiten, d. h. ihre Nischen überlappen sich teilweise. In den anderen Fällen liegen identische Nischen vor. Ist $\alpha < \frac{K_1}{K_2}$ und $\beta > \frac{K_2}{K_1}$, so verdrängt die Komponente 1 die Komponente 2, ist dagegen $\alpha > \frac{K_1}{K_2}$ und $\beta > \frac{K_2}{K_1}$, so verdrängt die anfänglich häufigere die weniger häufige (nach Hutchinson, 1965). Man könnte α und β daher auch als die „Koeffizienten der Nischenüberlappung“ bezeichnen (siehe auch Levins, 1968).

Setzt man nun $K_1 = K_2 = \infty$, so wird $r_1(t) = r_{01}$ bzw. $r_2(t) = r_{02}$, d. h. es liegt expansive Selektion vor. Veranschaulicht man diese Verhältnisse (Abb. 1), so ergibt sich für $\ln(N_1(t) + N_2(t))$ angenähert eine Gerade, für $f_1(t)$ eine logistische Funktion und $\sigma_{12}(t)$ eine Konstante.

Für endliche Tragfähigkeiten findet ein Übergang zwischen expansiver und kompetitiver Selektion statt. Hierbei kann der Selektionswert (Abb. 2) starken Veränderungen unterliegen und sogar das Vorzeichen ändern (2a). Doch bleibt er für rein kompetitive Selektion ($(N_1(t) + N_2(t)) \approx \text{const.}$) angenähert konstant.

Bei nicht identischen Nischen ($\alpha < \frac{K_1}{K_2}$, $\beta < \frac{K_2}{K_1}$) bleibt er selbst bei rein kompetitiver Selektion nicht mehr konstant (Abb. 3).

Im folgenden Abschnitt sollen diese Verhältnisse an einem experimentellen System untersucht werden, für das die vereinfachenden Voraussetzungen der Lottka-Volterra-Gleichungen im allgemeinen nicht mehr erfüllt sind.

IV. Experimentelle Untersuchungen

A. Material und Methoden

Es wurde ein Streptomycin-sensibler (s) und ein Streptomycin-resistenter (r) *E. coli*-Stamm verwendet. Beide waren F^- , um Konjugation und somit einen Gentransfer auszuschließen. Der s-Stamm trug außerdem noch eine *leu*⁻-Mutation; diese Tatsache ist jedoch für die folgenden Untersuchungen ohne Belang.

Die Stämme wurden durchweg in 15 g/l „Nutrient-Broth“ (Diffco 0003—01) mit 5 g/l NaCl bei 37° kultiviert und auch auf Nutrient-Broth-NaCl-Agar plattiert. Ein Teil der Platten wurde jeweils kurz vor dem Gießen mit 10^{-4} g/ml Streptomycin (*sm*) versetzt, um die Zusammensetzung von Mischkulturen durch Parallel-Plattieren auf „ohne-*sm*-“ und „mit-*sm*-Platten“ bestimmen zu können. Das Plattieren erfolgte jeweils mit 0,1 ml einer geeignet verdünnten Bakterienkultur, so daß die Anzahl der Kolonien pro Platte im allgemeinen zwischen 20 und 200 lag.

Der Bakterientiter wurde in Monokulturen auch in der Thoma-Zählkammer oder photometrisch im „Spectronic 20“ (Bausch & Lomb) bei 540 nm, d. h. im Bereich der geringsten Absorption des Nährmediums, bestimmt. Dazu wurde vorher eine Eichkurve aufgenommen, indem eine stationäre Bakterienkultur, deren Titer durch Plattieren genau bestimmt wurde, sukzessiv verdünnt und dabei die Transmission gemessen wurde. (Die Absorption des Nährmediums wurde durch das Wachstum der Bakterien nicht verändert, wie unabhängig hiervon festgestellt wurde.)

Ein „Meßpunkt“ in einem Diagramm entspricht im allgemeinen der gemittelten Auszählung von 3 ohne-*sm*- und 3 mit-*sm*-Platten. Der Fehler der Frequenzmittelwerte wurde nach dem Fehlerfortpflanzungsgesetz für Quotienten bestimmt:

$$\Delta f_r = \pm \bar{f}_r \sqrt{\left(\frac{\Delta \bar{P}_1}{\bar{P}_1}\right)^2 + \left(\frac{\Delta \bar{P}_2}{\bar{P}_2}\right)^2} \quad (10)$$

wobei \bar{P}_1 der Mittelwert der mit-*sm*-Kolonien,
 \bar{P}_2 der Mittelwert der ohne-*sm*-Kolonien,
 $\Delta \bar{P}_1$, $\Delta \bar{P}_2$ die Fehler dieser Mittelwerte und
 $\bar{f}_r = \frac{\bar{P}_1}{\bar{P}_2}$ der Frequenzmittelwert ist.

In den Diagrammen wurde der Mittelwert der Fehler der Frequenzmittelwerte eines Versuches in Form eines gestrichelten Bandes um die ausgezogene Linie angegeben.

Der Selektionswert wurde nach Formel (7) aus den ausgezogenen Frequenzkurven bestimmt.

B. Die Experimente

Vor Versuchsbeginn wurden beide Stämme noch einmal geklont, um immer von identischem Material ausgehen zu können.

Die für die kompetitive Selektion besonders wichtige Tragfähigkeit (gemessen als Bakterienenddichte in einem mit 5 ml Nährmedium gefüllten und mit Parafilm oder Steri-Stopfen verschlossenen Reagenzglas nach 12 Stunden Kultivierung) wurde bei beiden Stämmen fast ausschließlich durch die Sauerstoffzufuhr kontrolliert. Schon kleine Beschädigungen des Parafilmverschlusses oder die Verwendung von Steri-Stopfen anstelle von Parafilm führten zu einer Erhöhung der Tragfähigkeit um ca. 20%. Diese Abhängigkeit konnte direkter gezeigt werden, indem ein Reagenzglas mit 2, 4, 8 und 16 ml Nährmedium gefüllt und mit gleicher Bakteriendichte angeimpft wurde: Die Enddichten nahmen dann von 2 bis 16 ml stufenweise bis auf ca. 50% ab. Noch deutlicher zeigte sie sich bei Variation der Oberflächengröße: Wurden 5 Reagenzgläser mit je 5 ml Nährmedium gefüllt, mit gleicher Bakteriendichte angeimpft und in 90°, 70°, 45°, 20° und 10° Schräglage kultiviert, so nahmen

die Enddichten von 90° bis 10° stufenweise bis ca. 300% zu.

Daß eine Erschöpfung oder Selbstvergiftung des Nährmediums hierbei so gut wie keine Rolle spielt, konnte dadurch gezeigt werden, daß die Bakterien in der 12-Stunden-Kultur abzentrifugiert und der Überstand neu beimpft wurde: Nach dem zweiten Gebrauch des Überstandes lag die Enddichte noch bei 55% und nach dem dritten Gebrauch bei 35% des Erstwertes.

Kompetitionsexperiment 1 (Übergang zwischen expansiver und kompetitiver Selektion)

Ein Reagenzglas, das mit 10 ml Nährmedium gefüllt war, wurde mit 0,01 ml stationärer Bakterienkultur vom *s*-Stamm und 0,02 ml vom *r*-Stamm beimpft (dies ergab etwa die gleiche Anfangsdichte), mit Parafilm verschlossen und im Wasserbad kultiviert. Nach einer, zwei und nach allen weiteren zwei Stunden wurden Proben entnommen und parallel auf mit-*sm*- und ohne-*sm*-Platten ausplattiert. Nach 12 Stunden (senkrechte gestrichelte Linie in Abb. 4) wurden 5 ml Kultur in ein anderes Reagenzglas überführt (a) und 2,5 ml in einem weiteren auf 5 ml verdünnt (b). Beide Reagenzgläser wurden wieder mit Parafilm verschlossen und im Brutschrank weiterkultiviert. Alle 12 Stunden wurden Proben entnommen und ausplattiert. Dabei wurde (b) jeweils auf die Hälfte verdünnt, während (a) unverdünnt blieb.

Abb. 4 zeigt, daß der Selektionsvorteil des *s*-Stammes beim Übergang von expansiver zu kompetitiver Selektion stark abnimmt, jedoch während dieser Phasen annähernd konstant bleibt. Der Verlauf von (a) und (b) ist ähnlich, obwohl er auf einem verschiedenen Selektionsmechanismus beruhen muß. Der Bakterientiter von (a) steigt zunächst auch an. Wie der Frequenzverlauf zeigt, ist der *s*-Stamm an diesem Anstieg stärker beteiligt. Im Laufe des Experimentes fällt der Titer aber wieder um ca. eine Zehnerpotenz ab. Der Frequenzverlauf zeigt, daß der *r*-Stamm in diesem Fall stärker daran beteiligt ist. Hieraus kann der Schluß gezogen werden, daß der *s*-Stamm unter den Bedingungen von (a) entweder eine größere Natalität oder eine größere Tragfähigkeit oder beides und zudem eine geringere Mortalität als der *r*-Stamm besitzen muß.

Im Fall (b) steigt der Titer während des ganzen Experimentes kontinuierlich an, was vermutlich auf eine Anpassung an die Kompetitionsbedingungen zurückzuführen ist (intra-Stamm-Selektion auf große Tragfähigkeit). Ein Schluß auf die Faktoren der Selektion ist in diesem Fall nicht möglich. Der nachfolgende Versuch soll hierüber größere Klarheit bringen.

Kompetitionsexperiment 2 (rein kompetitive Selektion)

Je ein 100-ml-Erlenmeyerkolben, der mit 50 ml Nährmedium gefüllt war, wurde mit 0,05 ml statio-

närer Bakterienkultur vom *s*- bzw. *r*-Stamm angeimpft und 12 Stunden kultiviert. Von diesen Kulturen wurden 3 Versuchsreihen angesetzt:

1. Je 3 Küvetten wurden mit 2,5 ml Kultur versetzt, auf 5 ml verdünnt und mit Parafilm verschlossen, um die Natalitäten photometrisch zu bestimmen. Dazu wurde alle 15 Minuten die Transmission gemessen. Die Natalitäten zum Zeitpunkt der Verdünnung auf die Hälfte konnten dann aus der Anfangssteigung von $\log(\text{Titer}) = f(t)$ bestimmt werden (Abb. 5). Sie lagen für den *r*-Stamm etwas höher als für den *s*-Stamm:

$$n_s\left(\frac{K}{2}\right) = 0,18 \text{ h}^{-1}, \quad n_r\left(\frac{K}{2}\right) = 0,22 \text{ h}^{-1}$$

2. Je 3 Reagenzgläser wurden mit 2,5 ml Kultur versetzt, auf 5 ml verdünnt und mit Parafilm verschlossen, um die Tragfähigkeit nach 12 Stunden zu bestimmen. Sie lag in photometrischer Messung für den *s*-Stamm etwas höher als für den *r*-Stamm:

$$K_s(\text{phot}) = (5,75 \pm 0,2) \times 10^8 \text{ Bakt./ml}, \\ K_r(\text{phot}) = (4,84 \pm 0,2) \times 10^8 \text{ Bakt./ml},$$

in der Plattierungsmessung jedoch sehr viel höher:

$$K_s(\text{platt}) = (3,32 \pm 0,4) \times 10^8 \text{ Bakt./ml}, \\ K_r(\text{platt}) = (0,96 \pm 0,1) \times 10^8 \text{ Bakt./ml}.$$

Da die Zählkammermessungen den photometrischen entsprechen:

$$\frac{K_s(\text{phot})}{K_s(\text{zähl})} = 1,23 \pm 0,04, \quad \frac{K_r(\text{phot})}{K_r(\text{zähl})} = 1,21 \pm 0,04$$

ist ein unterschiedliches Absorptionsverhalten der beiden Stämme ausgeschlossen. Der Schluß, daß die *r*-Kultur mehr tote Bakterien enthielt als die *s*-Kultur, mithin der *r*-Stamm eine höhere Mortalität besitzt als der *s*-Stamm, ist daher berechtigt. Man kann diese Tatsache empirisch durch einen „Überlebensfaktor“ $u = \frac{K(\text{platt})}{K(\text{phot})}$ beschreiben und erhält:

$$u_s(0) = 0,58 \pm 0,03, \quad u_r(0) = 0,20 \pm 0,02.$$

Werden diese Monokulturen nun weiter kultiviert, indem man sie alle 12 Stunden auf die Hälfte verdünnt, so erhält man nach 48 Stunden völlig andere Verhältnisse:

$$u_s(48) = \frac{(7,95 \pm 0,2)}{(7,95 \pm 0,15)} = 1,0 \pm 0,04,$$

$$u_r(48) = \frac{(5,3 \pm 0,2)}{(8,22 \pm 0,15)} = 0,64 \pm 0,03.$$

Während dieser Zeit muß also eine Anpassung an die Wettbewerbsbedingungen stattgefunden haben. Beide Stämme sind „fitter“ geworden, die Mortalitäten haben ab- und die Tragfähigkeiten zugenommen, und die Unterschiede zwischen beiden Stämmen haben sich verringert. Rein äußerlich läßt sich diese Anpassung durch die Ausbildung einer weißlichen Kahmhaut, die bei Erschütterung leicht zerbricht und absinkt, erkennen. Diese Kahmhaut ist beim *s*-Stamm stärker ausgeprägt als beim *r*-Stamm.

3. Für drei Parallel-Wettbewerbsexperimente wurden jeweils 2,5 ml einer Mischung von 2 Teilen *r*-Kultur und einem Teil *s*-Kultur in ein Reagenzglas gegeben, auf 5 ml verdünnt und mit Parafilm verschlossen. Wie der Selektionsverlauf zeigt (Abb. 6), nimmt der Selektionsvorteil für den *s*-Stamm im Laufe des Experimentes ab. Dies ist zum Teil durch die Anpassung, die die Unterschiede zwischen beiden Stämmen verringert, zu erklären, jedoch bleibt unklar, wieso er in allen drei Gläsern gegen Null strebt, d. h. sich offensichtlich Koexistenz der beiden Stämme einstellt. Auch verläuft sie nicht in allen drei Gläsern gleichmäßig: Glas (a) bleibt deutlich unterhalb von (b) und (c).

Gibt man die gemessenen Parameter $n_{0s} = 2 n_s(K/2)$, $n_{0r} = 2 n_r(K/2)$, $K_s(48)$, $K_r(48)$, $u_s(48)$, $u_r(48)$ in einem geeigneten Programm in den Computer, so erhält man, vom 4. Transfer ab, wenn die Anpassung nicht mehr so stark ist, eine recht gute Übereinstimmung mit dem gemessenen gemittelten Frequenzverlauf der 3 Gläser (Abb. 7).

Hierzu wurden anstelle der Reproduktivitäten in Gleichungssystem (9) die Natalitäten n_{0s} , n_{0r} eingesetzt. Außerdem wurde berücksichtigt, daß die Natalitäten niemals kleiner als Null werden können, indem für

$$\frac{N_1 + \alpha N_2}{K_1} \leq 1: \quad n_1(t) = n_{01} \left(1 - \frac{N_1 + \alpha N_2}{K_1} \right)$$

und

$$\frac{N_1 + \alpha N_2}{K_1} > 1: \quad n_1(t) = 0$$

gesetzt wurde. Analog wurde für die Komponente 2 verfahren ($\alpha = \beta = 1$).

Die „natürlichen“ und die „künstlichen“ Mortalitäten (Verdünnung auf die Hälfte) wurden dann dadurch berücksichtigt, daß alle 12 Stunden (es hat sich bis dahin ein stabiler Zustand eingestellt) die Individuenzahlen mit dem Faktor $u/2$ multipliziert wurden. Dies simuliert die Situation des Versuches in guter Näherung. Die Frequenzen wurden jeweils nach der Multiplikation berechnet.

Um über das Phänomen der Koexistenz näheren Aufschluß zu erhalten, wurde ein weiterer Versuch angelegt.

Kompetitionsexperiment 3 (rein kompetitive Selektion, vorselektiert)

r- und *s*-Stamm wurden 3 Wochen lang getrennt unter Wettbewerbsbedingungen gehalten. Es wurden hierbei Steri-Stopfen verwendet, die den Selektionsvorteil des *s*-Stammes vergrößern. Nach dieser Zeit sollten sich die Stämme optimal an die Wettbewerbsbedingungen angepaßt haben und Anpassungseffekte während des Experimentes daher weitgehend ausgeschlossen sein.

Es wurden wieder, ohne die Wettbewerbsbedingungen zu unterbrechen, Natalitäten, Tragfähigkeiten und Überlebensfaktoren bestimmt und 3 Wettbewerbsexperimente angesetzt.

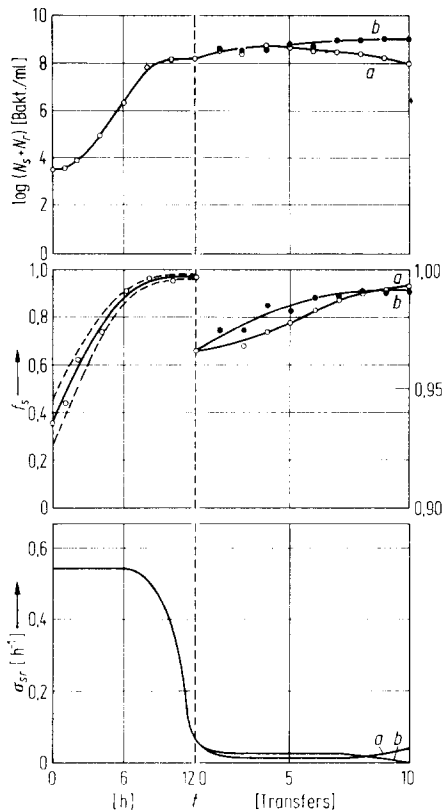


Abb. 4

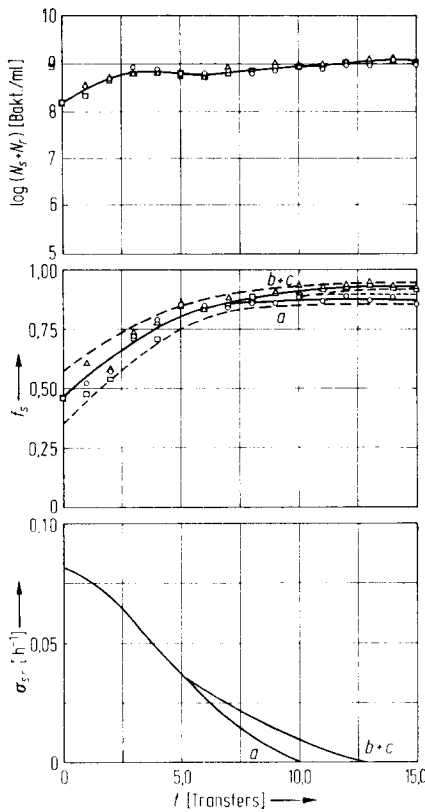


Abb. 6

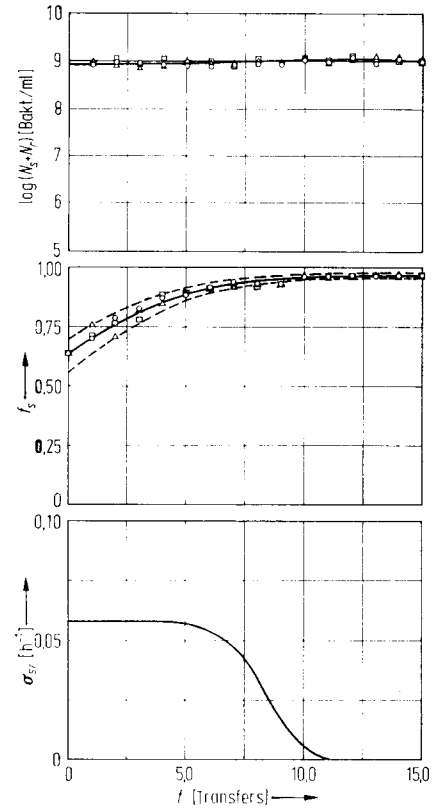


Abb. 8

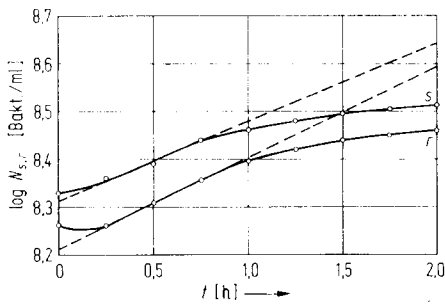


Abb. 5

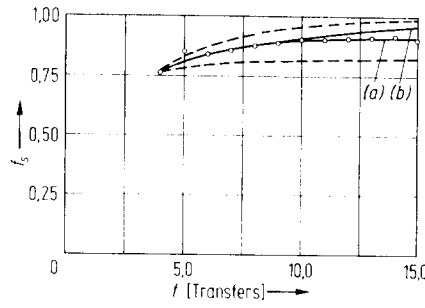


Abb. 7

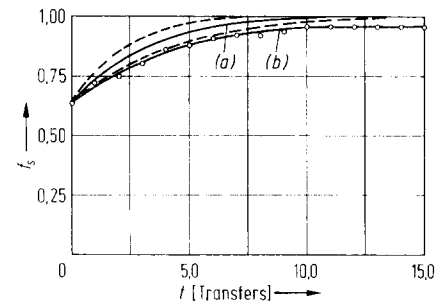


Abb. 9

Abb. 4. Übergang zwischen expansiver und kompetitiver Selektion. Nach 12 Stunden (gestrichelte senkrechte Linie) wurde die Kultur aufgeteilt: Eine Hälfte blieb unverdünnt (a): $-\circ-$, die andere wurde alle 12 Stunden auf die Hälfte verdünnt (b): $-\bullet-$. Ein Punkt stellt den Mittelwert dreier Ausplattierungen dar. Das gestrichelte Band gibt den Mittelwert der Fehler der Frequenzmittelwerte dieses Versuches an

Abb. 5. Bestimmung der Natalitäten zum Zeitpunkt der Verdünnung auf die Hälfte (photometrisch). Ein Punkt stellt den Mittelwert von 3 Einzelmessungen dar

Abb. 6. Rein kompetitive Selektion. Alle 12 Stunden wurden die Kulturen auf die Hälfte verdünnt. Die 3 Experimente (a): $-\circ-$, (b): $-\triangle-$, (c): $-\square-$ wurden parallel ausgeführt und völlig gleich behandelt. Ein Punkt stellt den Mittelwert dreier Ausplattierungen dar. Das gestrichelte Band gibt den Mittelwert der Fehler der Frequenzmittelwerte dieser Versuchsreihe an

Abb. 7. Rein kompetitive Selektion, Vergleich zwischen erwartetem (a) und gefundenem (b) Frequenzverlauf (gemittelt über die 3 Parallelversuche). Die gestrichelten Kurven geben den Frequenzverlauf wieder, wenn man die Extremwerte der Fehlerabweichungen der Tragfähigkeiten zur Berechnung verwendet

Abb. 8. Rein kompetitive Selektion, vorselektiert. Alle 12 Stunden wurde auf die Hälfte verdünnt. Die 3 Experimente wurden parallel ausgeführt und völlig gleich behandelt. Ein Punkt stellt den Mittelwert dreier Ausplattierungen dar. Das gestrichelte Band gibt den Mittelwert der Fehler der Frequenzmittelwerte dieser Versuchsreihe an

Abb. 9. Rein kompetitive Selektion, vorselektiert, Vergleich zwischen erwartetem (a) und gefundenem (b) Frequenzverlauf (gemittelt über die drei Parallelversuche). Die gestrichelten Kurven geben den Frequenzverlauf wieder, wenn man die Extremwerte der Fehlerabweichungen der Tragfähigkeiten zur Berechnung verwendet

Hier ergaben sich folgende Werte:

$$n_s \left(\frac{K}{2} \right) = 0,11 \text{ h}^{-1},$$

$$n_r \left(\frac{K}{2} \right) = 0,15 \text{ h}^{-1},$$

$$u_s = \frac{(10,1 \pm 0,4)}{(9,8 \pm 0,2)} = 1,03 \pm 0,05,$$

$$u_r = \frac{(5,8 \pm 0,4)}{(8,8 \pm 0,1)} = 0,66 \pm 0,03.$$

Die beobachteten Frequenzänderungen (Abb. 8) sind diesmal einheitlich und zeigen wieder Koexistenz an (siehe auch Abb. 9). Dies kann nach der Theorie nur auf Nischenunterschieden beruhen.

Um experimentelle Anhaltspunkte für diese Annahme zu finden, wurden zwei Tests ausgeführt:

1. Der „Kreuz“-Test. Um eine evtl. unterschiedliche Ausnutzung des Nährmediums durch die beiden Stämme nachzuweisen, wurden je 8 Reagenzgläser mit je 5 ml 12-Stunden-Kultur vom *s*- bzw. *r*-Stamm abzentrifugiert und dann der Niederschlag von jeweils 2 Reagenzgläsern mit 10 ml der eigenen bzw. der fremden gebrauchten Nährlösung überschichtet, resuspendiert, zu 5 ml auf weitere Reagenzgläser aufgeteilt und wieder 12 Stunden kultiviert. Es ergaben sich nur sehr geringe Unterschiede in den beobachteten Enddichten:

$$\frac{K_s(\text{eigen})}{K_s(\text{fremd})} = 1,03 \pm 0,01,$$

$$\frac{K_r(\text{eigen})}{K_r(\text{fremd})} = 0,96 \pm 0,04.$$

Dies deutet darauf hin, daß unterschiedliche Nahrungsausnutzung so gut wie keine Rolle für die geforderte Nischenverschiedenheit spielt.

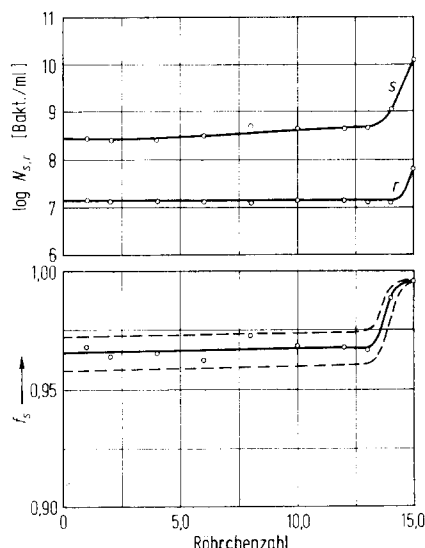


Abb. 10. Verteilung der Stämme im Sauerstoffgradienten. Ein Punkt entspricht dem Mittelwert dreier Ausplattierungen. Das gestrichelte Band gibt den Mittelwert der Fehler der Frequenzmittelwerte dieses Versuches an

2. Der „Verteilungs“-Test. Um eine unterschiedliche Verteilung der Stämme im Sauerstoffgradienten der Reagenzgläser nachzuweisen, wurde der letzte Transfer eines der Gläser von Experiment 3 für 12 Stunden in einem Plastikröhrchen kultiviert, dann unten angestochen, jeweils 5 Tropfen in einem Reagenzglas aufgefangen und der Titer bestimmt.

Hier zeigt es sich, daß der *s*-Stamm relativ zum *r*-Stamm in der Kahmhaut ca. 10mal häufiger ist als darunter (Abb. 10). In Wirklichkeit sind die Verhältnisse wahrscheinlich noch ausgeprägter, da die Kahmhaut sehr empfindlich ist und während des Ablassens teilweise zerbrach. Dies legt nahe, daß die beobachtete Koexistenz tatsächlich auf einer Nischenverschiedenheit beruht und diese in unterschiedlichen Sauerstoffbedürfnissen zu suchen ist (was in gutem Einklang zu früheren Beobachtungen steht).

V. Diskussion

Die vorliegenden Untersuchungen haben deutlich gemacht, daß die Faktoren, die den Selektionsverlauf kontrollieren, schon in ganz einfachen Laboratoriums-Systemen äußerst komplex sind. Dies läßt eine Vorhersage von Selektionsvorgängen in der freien Natur als extrem schwierig erscheinen. Insbesondere hat sich die Unmöglichkeit gezeigt, den Selektionsverlauf, selbst unter vereinfachenden Voraussetzungen, wie genetisch einheitlichen Individuen und einer homogenen Umwelt, durch eine einzige mathematische Formel annähernd richtig zu beschreiben.

Das hier verwendete mathematische Modell erwies sich jedoch als nützliche Methode zur Darstellung und Analyse von Selektionsvorgängen. Der Verlauf des Selektionswertes stellt einen wesentlich empfindlicheren Anzeiger für Änderungen des Selektionsvorteiles der einen Komponente gegenüber der anderen dar als der Frequenzverlauf.

Für die Versuche wurden hier erstmals Bakterien verwendet. Diese haben den Vorteil einer kurzen Generationszeit und einer leichten experimentellen Handhabbarkeit. Wichtige Populationsparameter lassen sich leicht bestimmen. Dadurch wurde es möglich gemacht, den Kompetitionsverlauf mit recht guter Genauigkeit vorauszusagen. Der Nachteil der Bakterien für Untersuchungen dieser Art liegt jedoch in ihrer großen Anpassungsfähigkeit, durch die sich diese Parameter zeitlich stark ändern können.

Die Befunde der Koexistenz bieten eine weitere Bestätigung des „Kompetitiven Ausschluß-Prinzips“ (Übersicht bei Hardin, 1960), welches fordert, daß zwei Arten mit identischen ökologischen Nischen nicht koexistieren können, oder mit anderen Worten: daß bei Koexistenz nicht-identische Nischen vorliegen müssen.

Das kompetitive Ausschluß-Prinzip ist wiederholt kritisiert worden, da man in der Natur häufig

Koexistenz ohne ersichtliche Nischenunterschiede beobachtet hat (siehe auch Hardin 1960; Cole, 1960). Die vorliegenden Befunde zeigen jedoch, daß bereits geringe Unterschiede im Genotyp der Komponenten (die verwendeten *E. coli*-Mutanten wurden vom gleichen Ausgangsstamm gewonnen) und subtile Inhomogenitäten der Umwelt („Sauerstoffgradient“) ausreichen, um Koexistenz zu gewährleisten — wieviel mehr erst die Verhältnisse in der freien Natur (starke genetische Unterschiede zwischen den Komponenten und Inhomogenitäten der Umwelt).

Darüber hinaus ist kompetitiver Ausschluß nur dann zu erwarten, wenn tatsächlich kompetitive Selektion vorliegt, d. h. die Komponenten sich in der Nähe ihrer Tragfähigkeiten befinden. Viele natürliche Populationen befinden sich jedoch weit unterhalb ihrer Tragfähigkeiten, d. h. sie unterliegen restriktiver Selektion (Andrewartha und Birch, 1959; Paine, 1966).

Zusammenfassung

1. Die Selektionstypen in einfachen Populationsystemen (haploide oder asexuelle Populationen ohne spezifische ökologische Wechselwirkung), bestehend aus 2 Komponenten, wurden nach deren Vermehrungsmodus analysiert und für sie die Begriffe „expansive“, „kompetitive“ und „restriktive“ Selektion vorgeschlagen.

2. Ein allgemeines mathematisches Modell zur Beschreibung von Selektionsvorgängen in einfachen Systemen wurde definiert, das unabhängig vom Vermehrungsmodus die Größen Reproduktivität, Natalität und Mortalität, Selektionswert, Individuenzahl und Frequenz in einen funktionalen Zusammenhang bringt.

3. Es wurde untersucht, unter welchen Bedingungen der Selektionswert konstant bleibt. Am Lottka-Volterraschen Differentialgleichungssystem wurde gezeigt, daß dies nur für die expansive und rein-kompetitive Selektion bei identischen ökologischen Nischen zu erwarten ist.

4. Ein einfaches Bakteriensystem, bestehend aus 2 *E. coli*-Stämmen, wurde experimentell untersucht. Hierbei wurde gefunden, daß der Selektionswert beim Übergang von expansiver zu kompetitiver und auch bei rein-kompetitiver Selektion starken Veränderungen unterworfen ist. Diese Veränderungen konnten durch Analyse der Selektionsfaktoren qualitativ und teilweise quantitativ recht gut vorhergesagt werden. Als solche Faktoren erwiesen sich: Natalität, Mortalität (Überlebensfaktor), Tragfähigkeit der Umwelt, Anpassung und Nischenunterschiede. Die Nischenunterschiede beruhen offensichtlich auf unterschiedlichen Sauerstoffbedürfnissen und führten zur Koexistenz der beiden Stämme.

5. Die Befunde werden mit Hinblick auf das kompetitive Ausschlußprinzip diskutiert.

Den Herren Prof. Dr. Seyffert, Dr. Wöhrmann und Dr. Lorenz und Frl. Dipl.-math. Busekros sei für ihre Unterstützung und Kritik, Herrn Dr. Bonhoeffer für die Überlassung der *E. coli*-Stämme gedankt. Die iterativen Berechnungen wurden am Institut für Datenverarbeitung der Universität Tübingen ausgeführt.

Literatur

1. Andrewartha, H. G., Birch, L. C.: The Distribution and Abundance of Animals. Chicago: University of Chicago Press 1959. — 2. Cole, L. C.: Competitive exclusion. *Science* **132**, 348–349 (1960). — 3. Gause, G. F.: The Struggle for Existence. Baltimore: Williams & Wilkins 1934. — 4. Haldane, J. B. S.: The Causes of Evolution, Appendix: Outline of the Mathematical Theory of Natural Selection. London: Longmans, Green & Co. 1932. — 5. Hardin, G.: The competitive exclusion principle. *Science* **131**, 1291–1297 (1960). — 6. Hutchinson, G. E.: The Ecological Theatre and the Evolutionary Play. New Haven: Yale University Press 1965. — 7. Kimura, M., Crow, J. F.: Natural selection and gene substitution. *Genetical Research* **13**, 127–141 (1969). — 8. Levins, R.: Evolution in Changing Environments. Princeton: Princeton University Press 1968. — 9. Lottka, A. J.: Elements of Physical Biology. Baltimore: Williams & Wilkins 1925. — 10. MacArthur, R. H., Wilson, E. O.: The Theory of Island Biogeography. Princeton: Princeton University Press 1967. — 11. Paine, R. T.: Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* **100**, 65 to 75 (1966). — 12. Volterra, V.: Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Memorie del R. Comitato Talassografico Italiano* **134**, 1–142 (1927). Englische Übersetzung in: *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* **3**, 3–51.

Eingegangen 27. Februar 1970

Angenommen durch W. Seyffert

F. Papentin
Institut für Biologie
Lehrstuhl für Genetik
Auf der Morgenstelle
74 Tübingen (BRD)