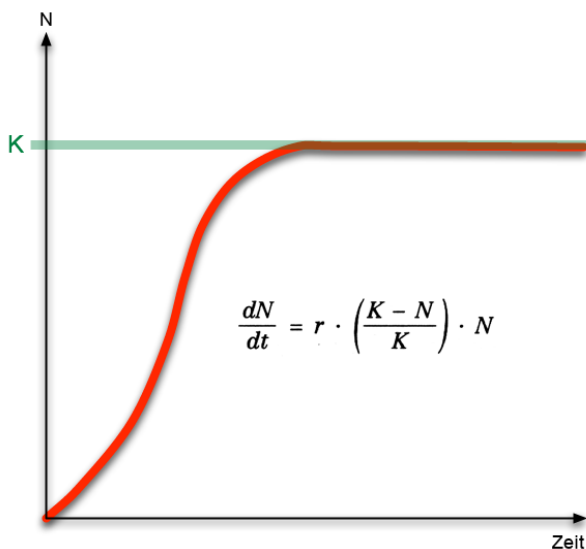


Konkurrenz

von Ulrich Helmich

Intraspezifische Konkurrenz

Bereits DARWIN hatte erkannt, dass Tiere und Pflanzen stets mehr Nachkommen hervorbringen, als eigentlich zur Erhaltung der Art notwendig wäre. Betrachten wir dazu eine typische logistische Wachstumskurve:



Am Anfang, wenn noch genügend Ressourcen (Nahrung, Platz etc.) vorhanden sind, wächst die Population exponentiell. Mit zunehmender Individuenzahl N oder Populationsdichte werden die Ressourcen knapper, und das Wachstum verlangsamt sich. Wenn schließlich die Kapazität K der Umwelt ausgeschöpft ist, wenn also so viele Individuen vorhanden sind, wie die Umwelt gerade "verkräften" kann ($N = K$), kommt das Populationswachstum zum Stillstand, es herrscht "Nullwachstum". Die Geburtenrate ist so weit gesunken, dass sie genau der Sterberate entspricht (oder die Sterberate ist so weit gestiegen, dass sie der Geburtenrate entspricht).

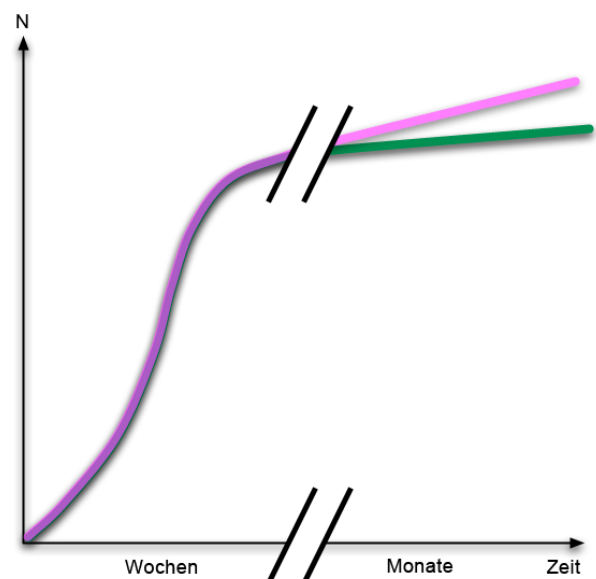
Jede Population erreicht theoretisch diesen Zustand des Nullwachstums, zumindest unter idealen Bedingungen. Unter natürlichen Bedingungen kommt es häufig nicht zur $N = K$ - Situation, weil ungünstige Umweltbedingungen (schlechtes Wetter, harte Winter, zu viele Räuber, Parasiten etc.) eine zu starke Zunahme der Bevölkerung verhindern.

Fakt ist aber, egal welche Umweltbedingungen gerade herrschen, dass immer mehr Individuen erzeugt werden, als zum Überleben der Art notwen-

dig ist. DARWIN wusste dies, er hatte nämlich das Buch von MALTHUS gelesen, das sich allerdings nicht auf Tiere oder Pflanzen bezog, sondern auf die frühindustrielle englische Stadtbevölkerung. MALTHUS war es übrigens auch, der den Begriff "Kampf ums Dasein" geprägt hat (struggle for life).

Wenn ein Elternpaar 100 Nachkommen hat, aber nur - statistisch gesehen - 2 Nachkommen überleben, müssen die anderen 98 irgendwie zu Grunde gehen. Aber wer entscheidet, welche beiden Nachkommen die glücklichen Überlebenden sind? Für diese wichtige Frage hatte DARWIN die passende Antwort. Diejenigen Individuen, die am besten an die jeweilige Umwelt angepasst sind, haben nicht nur die größten Überlebenschancen, sondern auch die besten Chancen, ihrerseits viel Nachwuchs zu bekommen und somit die Gene, denen sie die gute Anpassung verdanken, an die nächste Generation weiterzugeben. Alle 100 Nachkommen konkurrieren um die (in der Regel knappen) Ressourcen, es herrscht eine starke intraspezifische Konkurrenz. Intraspezifische Konkurrenz ist wichtig für die natürliche Auslese und damit für die Evolution der Lebewesen, wie wir gerade gesehen haben. Im Grunde basiert die ganze DARWINsche Evolutionstheorie auf der intraspezifischen Konkurrenz.

Schauen wir uns dazu noch eine andere Graphik an, die einige von Ihnen vielleicht schon aus einer Klausur oder Gruppenarbeit kennen:



Drosophila, die Fruchtfliege, das "Haustier" des Genetikers, wird über längere Zeit kultiviert. Einige

Populationen werden normal behandelt, andere Populationen werden schwach radioaktiv bestrahlt. Die Strahlung ist so schwach, dass die Tiere nicht geschädigt werden. Der Beobachtungszeitraum ist in zwei Abschnitte unterteilt, der erste Abschnitt umfasst mehrere Wochen, der zweite Abschnitt einige Monate, ist also wesentlich länger als der erste Abschnitt. Damit das Diagramm oben nicht einen halben Meter breit wird, hat man den zweiten Beobachtungsabschnitt stark gestaucht.

Im ersten Abschnitt sehen wir ein typisches logistisches Wachstum bei beiden Arten von Fliegenkulturen. Die radioaktiv bestrahlten Kulturen unterscheiden sich in ihrem Populationswachstum nicht von den nicht bestrahlten Kulturen.

Im zweiten Beobachtungsabschnitt zeigen sich aber zwei unerwartete Überraschungen. Die erste Überraschung: Obwohl die Kapazität der Umwelt K erreicht wurde, wachsen alle Populationen weiter. Nicht allzu schnell, aber immerhin, es ist ein deutliches Wachstum mit einer Wachstumsrate > 0 zu erkennen. Wie kommt das?

Es herrscht ein starker Konkurrenzkampf zwischen den Individuen, da ja viel mehr Nachkommen produziert werden, als die Umwelt ernähren kann. Nur die Besten der Besten überleben. Dabei sind Individuen im Vorteil, die die wenige Nahrung besser auswerten können, vielleicht weil sie sparsamer im Verbrauch sind, weil sie kleiner sind, weil sie sich weniger bewegen oder aus sonst irgendwelchen Gründen. Solche Individuen sind quasi besser an die Umwelt angepasst als die "normalen" Tiere. Sie setzen sich im Überlebenskampf durch und hinterlassen mehr Nachkommen als die anderen Tiere (falls diese überhaupt zur Fortpflanzung gelangen). Die Allele, die für die Anpassung an den Nahrungs- und Platzmangel verantwortlich sind, verbreiten sich in der nächsten Generation also stärker als die "normalen" Allele der entsprechenden Gene. In der nächsten Generation wiederholt sich das Spiel, die Tiere passen sich immer besser an die Umweltbedingungen an. Dies hat zur Folge, dass eine langsam aber stetig größer werdende Zahl von Tieren in der Umwelt überleben kann. Die Population wächst langsam aber sicher.

Nun die zweite Überraschung. Bei "Radioaktivität" denkt ja jeder normale Mensch an "Strahlungsschäden", "Verbrennungen" und "Mutationen". Entgegen dieser Ansicht scheinen die bestrahlten Kulturen aber von der Bestrahlung zu profitieren, denn sie vermehren sich viel besser als die nicht bestrahlten Kulturen. Die Erklärung hierfür ist wieder in der DARWINschen Evolutionstheorie zu suchen.

Ein wichtiger Motor für Evolution ist das Auftreten von Variationen innerhalb einer Population. In einer

Population sehen die Individuen normalerweise unterschiedlich aus. Gerade in der K-Phase des Populationswachstums, wenn also ein starker Konkurrenzdruck herrscht, macht sich das für manche Individuen vorteilhaft bemerkbar. Manche Tiere sind aufgrund der Variabilität sehr gut an die Umwelt angepasst, andere Tiere wiederum nicht so gut. So ist das eben in der Natur. Übrigens ist dies eine Sache, die die Kreationisten unter den Menschen arg stört. Wenn Gott den Menschen (und die Tiere und Pflanzen) erschaffen hat, wieso hat er dann nicht alle gleich perfekt erschaffen, optimal an die Umwelt angepasst, und wieso sorgt er in seiner Weisheit nicht dafür, dass sich die Lebewesen nur gerade so stark vermehren, dass die Umwelt alle Individuen ernähren kann? Aber ich schweife hier wieder mal ab. Zurück zur Evolution der *Drosophila*-Individuen.

Durch die radioaktive Bestrahlung treten bei den Kulturen vermehrt Mutationen auf, die Mutationsrate erhöht sich. Die meisten Mutationen sind neutral, verändern also nicht den Grad der Anpassung an die Umwelt. Wenn beispielsweise eine Fliege plötzlich eine andere Augenfarbe hat, so ändert das nichts an der Art und Weise, wie sie ihre Nahrung zu sich nimmt. Einige Mutationen sind schädlich, diese Tiere haben dann Nachteile gegenüber ihren Konkurrenten, was aber nicht weiter auffällt, da ja sowieso über 90% der Tiere den Konkurrenzkampf nicht überleben - zumindest bei r-Strategen wie Fliegen nicht.

Ganz wenige Mutationen sind nicht schädlich, sondern im Gegenteil von Vorteil. Solche Fliegen kommen dann mit weniger Nahrung aus oder können plötzlich Nahrung verwerten, die die anderen Tiere aus bestimmten Gründen gemieden haben. Durch die radioaktive Strahlung wird nicht der Anteil an positiven Mutationen erhöht, aber die absolute Zahl an vorteilhaften Mutationen steigt, weil insgesamt die Mutationsrate steigt. Die radioaktiv bestrahlten Kulturen können sich also besser und schneller an die Umweltbedingungen anpassen. Daher das raschere Wachstum der bestrahlten Kulturen.

Damit wollen wir es genug sein lassen mit der intraspezifischen Konkurrenz. Das eigentliche Thema dieses Aufsatzes ist ja die interspezifische Konkurrenz, also die Konkurrenz zwischen verschiedenen Tier- oder Pflanzenarten.

Interspezifische Konkurrenz

Zunächst muss man sich klarmachen, dass sich intraspezifische und interspezifische Konkurrenz nicht gegenseitig ausschließen. Eine Mäusepopulation teilt sich ihre Nahrung mit anderen Tieren, aber innerhalb der Mäusepopulation herrscht gleichzeitig intraspezifische Konkurrenz. Ein Mäuserich, der einen Samen auf dem Waldboden findet, muss diesen Fund vielleicht zuerst gegen einen anderen Mäuserich verteidigen, und kurze Zeit später gegen einen kleinen Singvogel, der es auch auf den Samen abgesehen hat.

Historische Experimente zur interspezifischen Konkurrenz

Auf die mathematischen Modelle von LOTKA und VOLTERRA zur interspezifischen Konkurrenz möchte ich hier nicht eingehen, da die Betrachtungen doch allzu theoretischer Natur sind und in der freien Natur meistens nicht zum Tragen kommen. Interessanter und aufschlussreicher sind da die historischen Experimente des russischen Biologen GAUSE, die Sie sicherlich aus Schulbüchern, Klausuren oder Gruppenarbeiten kennen.

Paramecium aurelia und *Paramecium caudatum*

Um 1935 herum experimentierte GAUSE mit Kulturen des Pantoffeltierchens *Paramecium*. Wenn er *Paramecium aurelia* (Ohren-Pantoffeltierchen) oder *Paramecium caudatum* (Geschwänztes Pantoffeltierchen) in Reinkulturen züchtete, zeigten beide Arten ein typisches logistisches Wachstum, wobei allerdings teils gravierende Unterschiede auftraten, wie die folgende Tabelle zeigt:

Parameter	<i>P. aurelia</i>	<i>P. caudatum</i>
Größe	120 - 180 μm	180 - 300 μm
Kapazität	105 Tiere/ml	65 Tiere/ml
Zeit bis zum Erreichen von $K/2$	2 Tage	4 Tage

P. aurelia ist deutlich kleiner als *P. caudatum*, vermehrt sich schneller (Zeit bis zum Erreichen von $K/2$ ist die Zeit, die vergeht, bis die Population genau die Hälfte der Kapazität der Umwelt erreicht hat. Wegen der "Krümmung" in der logistischen Wachstumskurve ist dieser Zeitpunkt genauer zu ermitteln als die Zeit, in der K erreicht wird). Da die *P. aurelia*-Individuen kleiner sind als die *P. caudatum*-Tiere, können sich mehr Tiere von der gleichen Nahrungsmenge ernähren, und daher ist die Umwelt-

kapazität für *P. aurelia* deutlich größer als die für *P. caudatum*.

Nun wollte GAUSE sehen, wie sich die Sache verhält, wenn er beide *Paramecium*-Arten in einer Mischkultur gemeinsam hält. Arrangieren sich die beiden Tierarten miteinander, oder konkurrieren sie? Und wenn sie konkurrieren, ist die Konkurrenz so stark, dass die eine Art die andere vollständig verdrängt? Die letzte Frage konnte GAUSE mit einem eindeutigen "Ja" beantworten. In den ersten beiden Tagen der Mischkultur wuchsen beide Populationen exponentiell an, doch dann setzte sich *P. aurelia*, die kleinere Art mit der größeren Wachstumsrate, durch. *P. caudatum* nahm noch bis zum 6. Tag auf ca. 20 Tiere/ml zu, doch dann sank die Individuendichte immer stärker ab, bis nach ca. 16 Tagen kein einziges Tier mehr nachgewiesen werden konnte. GAUSE hatte das Konkurrenzschluss-Prinzip entdeckt: Zwei Arten mit identischen Ansprüchen an die Umwelt können nicht in der gleichen ökologischen Nische existieren. Die konkurrenzstärkere Art setzt sich durch, die unterlegene Art wird vollständig ausgelöscht.

Paramecium aurelia und *Paramecium bursaria*

Kurze Zeit später unternahm GAUSE einen ähnlichen Versuch mit *P. aurelia* und *P. bursaria*. *P. bursaria* ist noch kleiner als *P. aurelia*, das ist aber nicht das Entscheidende. Viel wichtiger ist, dass *P. bursaria* an anderen Stellen im Becherglas nach Nahrung sucht als *P. aurelia*, nämlich auf dem Boden des Becherglases, während *P. aurelia* in der Kahlhaut, also an der Wasseroberfläche, nach Bakterien sucht.

Parameter	<i>P. aurelia</i>	<i>P. bursaria</i>
Größe	120 - 180 μm	90 - 150 μm
Kapazität	105 Tiere/ml	unbekannt
Zeit bis zum Erreichen von $K/2$	2 Tage	unbekannt
Ort der Nahrungssuche	auf der Wasseroberfläche	auf dem Boden
Sonstiges	...	lebt mit Grünalgen in Symbiose

Die Daten für die Kapazität und die Vermehrungsgeschwindigkeit für *P. bursaria* liegen mir zur Zeit leider nicht vor.

GAUSE stellt nun fest, dass beide Arten, *Paramecium aurelia* und *Paramecium bursaria*, koexistieren können. Keine Art löscht die andere vollständig aus. Die Ursache hierfür ist darin zu suchen, dass beide Arten unterschiedliche ökologische Nische besetzen: Zwar fressen beide Tierarten die gleiche Nahrung, nämlich Bakterien, aber *Paramecium aurelia* sucht an einem anderen Ort nach Nahrung als *Paramecium bursaria*. Damit besetzen die beiden Arten schon zwei verschiedene ökologische Nischen. Dazu kommt noch, dass *Paramecium bursaria* mit Grünalgen in Symbiose lebt, also nicht unbedingt auf Bakterien-Nahrung angewiesen ist, um zu überleben.

GAUSES wichtige Entdeckung bestätigte das Konkurrenzausschluss-Prinzip: Leben zwei Arten in der gleichen ökologischen Nische, so kann sich auf Dauer nur eine Art durchsetzen. Diese wird dann als "konkurrenzstärker" bezeichnet. Leben zwei Arten dagegen in verschiedenen ökologischen Nischen, so können beide Arten nebeneinander existieren.

Kieselalgen-Versuche

In den 1980er Jahren hat TILMAN ähnliche Versuche mit Kieselalgen durchgeführt. Hier war der limitierende Faktor, der das Populationswachstum begrenzte, nicht die Nahrungsmenge, sondern der Gehalt des Wassers an Siliciumverbindungen. Kieselalgen sind photosynthetisch aktive Einzeller, die ein Gehäuse aus Kieselgel bilden. Kieselgel ist eine harte Siliciumverbindung.

In Reinkultur zeigten die Populationen von *Asterionella formosa* und *Synedra ulna* ein typisches logistisches Wachstum. Es konnte gezeigt werden, dass die Umweltkapazität K von dem Silikatgehalt des Wassers abhängt, worauf ich jetzt aber nicht näher eingehen möchte. Eine Mischkultur der beiden Algenarten zeigte, dass *Synedra ulna* die konkurrenzstärkere Art ist, innerhalb von 50 Tagen verdrängt sie *Asterionella formosa* komplett.

Das Konkurrenzausschluss-Prinzip gilt nicht immer

Das Konkurrenzausschluss-Prinzip wurde bereits oben formuliert. Es bezieht sich vor allem auf Arten, die von der gleichen (knappen) Ressource leben, also beispielsweise Nahrung bei *Paramecium* oder Silikat bei Kieselalgen.

Das Plankton-Paradox

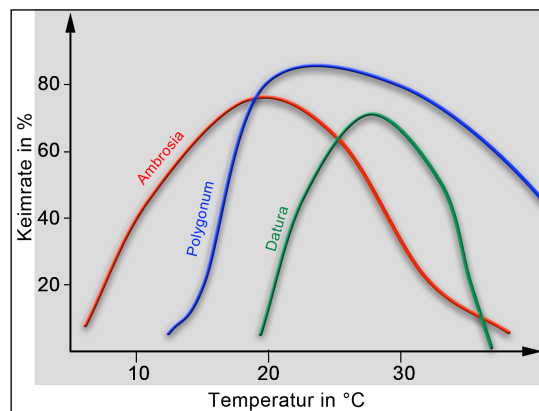
Dummerweise findet man in der freien Natur aber ganz häufig Arten, die offensichtlich in der gleichen

ökologische Nische leben und friedlich koexistieren. Bekannt geworden ist das so genannte Plankton-Paradox von HUTCHINSON (1961). Es stellt die Frage, wieso eigentlich viel mehr Plankton-Arten in einem Habitat leben, als nach dem Konkurrenzausschluss-Prinzip erlaubt sind, nach dem sich auf Dauer eine der vielen Arten durchsetzen müsste.

Die Versuche von BAZZAZ

BAZZAZ machte ähnliche Experimente wie die bereits oben vorgestellten von GAUSE und TILMAN. Er ließ die Pionierpflanzen (das sind Pflanzen, die sich als erste auf einer neuen Fläche ansiedeln) mal in Reinsaat, mal in Mischsaat wachsen. Welche Pflanzenart die jeweils konkurrenzstärkere war und welche Arten unterlegen waren, hing von der Temperatur ab, bei denen er die Pflanzen wachsen ließ.

Um die Versuchsergebnisse zu verstehen, ist es wichtig, sich mit der Temperaturtoleranz der Pflanzen zu beschäftigen. Diese ist in der folgenden Graphik dargestellt:



Die erste Pflanzenart, *Ambrosia* (Traubenkraut), hat ihr Temperaturoptimum bei ca. 18°C, die zweite Pflanzenart, *Polygonum* (Knöterich), bei ca. 20°C, und die dritte Art, *Datura* (Stechapfel), bei ca. 27°C.

BAZZAZ fand nun heraus, dass bei niedrigen Temperaturen *Ambrosia* die konkurrenzstärkere Art ist, bei hohen Temperaturen jedoch *Datura*. Bei mittleren Temperaturen setzte sich *Polygonum* gegen seine beiden Konkurrenten durch.

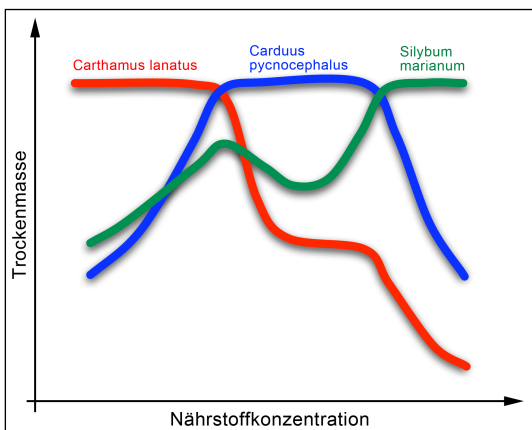
Kommen wir zurück zur wichtigen Frage, warum mehrere Arten in der gleichen ökologischen Nische existieren können. Damit hätten wir dann auch das Plankton-Paradox gelöst. Die Versuche von BAZZAZ haben diese Frage quasi beantwortet.

Die drei Pflanzenarten koexistieren nicht deswegen, weil sich jede Pflanze eine eigene ökologische Nische gesucht hat, sondern weil - je nach herrschender Temperatur - mal die eine Art konkurrenzstärker ist, mal die andere. In der freien Natur

herrschen ständig andere Temperaturen, mal ist es warm, mal ist es kalt. Unter diesen Bedingungen kann sich keine Art so stark vermehren, dass sie den anderen Arten wichtige Ressourcen (Licht, Platz) entzieht.

Die Versuche von AUSTIN

In den 80er Jahren führte AUSTIN vergleichbare Versuche mit Distel-Arten durch. Er legte Felder mit Reinsaaten und Felder mit Mischsaaten an. Als Umweltfaktor wählte er nicht die Temperatur, sondern die Nährsalzkonzentration im Boden. Hier die Ergebnisse in vereinfachter Form:



Bei geringer Nährstoffkonzentration war die Distelart *Carthamus lanatus* am konkurrenzstärksten, bei mittlerer Nährstoffkonzentration *Carduus pycnocephalus*, und bei hoher Nährstoffkonzentration die Distelart *Silybum marianum*.

Wie gesagt, den Temperaturfaktor hat AUSTIN nicht berücksichtigt, ebenso wenig wie viele andere relevante Umweltfaktoren, beispielsweise den pH-Wert des Bodens oder die Feuchtigkeit.

Zusammenfassung

Das Konkurrenzausschluss-Prinzip kann man unter kontrollierten Laborbedingungen leicht nachweisen, im Freiland ist es dagegen sehr schwer nachweisbar. Manchmal verdrängt tatsächlich eine Art eine konkurrierende Art; viel häufiger jedoch koexistieren die Konkurrenten mehr oder weniger friedlich. Die Konkurrenzstärke einer Art ist nicht naturgegeben und ein für allemal festgelegt, sondern hängt von einer Vielzahl von Umweltfaktoren ab, die sich zudem auch noch ständig ändern. Mal ist die eine Art konkurrenzstärker, mal die andere. Zwei Arten A und B können also koexistieren, weil sie sich eingemischt haben, oder sie koexistieren, weil wegen schwankender Umweltbedingungen keine Art auf Dauer konkurrenzstärker als die andere ist.