

Samenleven van organismen *

S.A.L.M. Kooijman

Afd Theoretische Biologie

Vrije Universiteit, de Boelelaan 1087, 1081 HV Amsterdam

<http://www.bio.vu.nl/thb/>; Bas@bio.vu.nl

30 aug 2000, revisie 19 okt 2000, 2-de revisie 24 juni 2002

1 Nutriënten en energie

Als een zebra gras eet krijg je minder gras en meer zebra tot er zo weinig gras is dat zebra's nauwelijks nog kunnen groeien of zich voortplanten. Veel modellen in de populatie-dynamica proberen dit proces te beschrijven door eenvoudige regels voor de groei van het gras aan te nemen, en te analyseren wat de zebra-populatie doet. Het probleem bij de toepassing van deze modellen in de praktijk van het biologisch onderzoek zit vooral in het feit dat de groei van gras van nutriënten afhangt, en dat de zebra veel nutriënten die in het gras zaten ook weer uitscheidt (en uitschijt en tenslotte bijna alles weer teruggeeft als erfenis), en daarmee de groei van gras stimuleert. Dit geldt ook voor de leeuw die de zebra eet. Gekoppeld aan de inefficiënte omzetting van zebra in leeuw, worden veel nutriënten uitgescheiden door de leeuw, waardoor het gras beter gaat groeien en de zebra's meer te eten hebben (en meer eten betekent meer groeien en reproduceren). De leeuw eet de zebra's dus niet alleen, maar voert ze ook, op indirecte wijze. Deze vorm van kwantitatieve 'hulp' van de leeuw aan de zebra heeft minder aandacht gekregen dan de kwalitatieve 'hulp', die, zoals sinds Darwin algemeen bekend is, voortkomt uit het feit dat de leeuw een voorkeur heeft voor de zwakke individuen (minder moeite, minder risico op verwonding). Behalve door genetische selectie en het tegengaan van de verspreiding van ziekten, reduceren leeuwen ook de concurrentie tussen zebra's om gras, ten voordele van de sterken. Het is de combinatie van kwantitatieve en kwalitatieve aspecten die nodig is voor evolutionair inzicht. Factoren als effecten van weer en klimaat, en migraties in een ruimtelijk heterogeen milieu dragen ertoe bij dat dit inzicht niet makkelijk te verwerven is.

Dit voorbeeld illustreert dat je naar lotgevallen van nutriënten moet kijken om de kwantitatieve relaties tussen gras, zebra's en leeuwen te kunnen begrijpen. Meestal gaat het om een beperkt aantal type nutriënten die limiterend zijn als bouwstoffen, maar ook energie is belangrijk, om arbeid te kunnen verrichten. Organismen slaan deze energie op in de vorm van koolhydraten, vetten en eiwitten. Deze polymeren vervullen een dubbel-rol, en fungeren als bron voor energie en bouwstoffen; het deel dat als energie-bron wordt gebruikt resulteert in de productie van nutriënten (en koolstof dioxide en water en hitte). Uitscheiding van nutriënten is dus

*In Heesterbeek, H., Diekmann, O. & Metz, J. A. J. (eds) 2004 *De Wiskundige Kat, de Biologische Muis en de Jacht op Inzicht; verkenningen op het grensvlak van wiskunde en biologie..* Epsilon-Uitgevers, Utrecht; Hoofdstuk 4, 63–76

onlosmakelijk verbonden aan levensprocessen. Sommige bacteriën zien kans om energie te onttrekken aan bepaalde minerale stoffen, maar meestal komt energie in de vorm van licht binnen aan de basis van een ecosysteem (via (sommige) bacteriën, algen en planten), en wordt het via voedselwebben aan andere organismen doorgegeven. Organismen die licht-energie vast leggen worden (*foto-*)*autotrofen* genoemd, die door *herbivoren* of grazers gegeten worden. Herbivoren worden gegeten door *carnivoren*; organismen die energie halen uit organische stoffen worden *heterotrofen* genoemd (dus herbivoren en carnivoren samen).

Doordat autotrofen energie en nutriënten (bouwstoffen) gescheiden opnemen, slaan ze deze inwendig gescheiden op in voorraden (nutriënten vaak in vacuolen, en energie, samen met koolstof, in zetmeel-korrels of vet-bolletjes). De structuur van deze organismen heeft echter een vrij vaste samenstelling, een eigenschap die *homeostase* wordt genoemd. Voorraden zijn op te vatten als de verzameling van stoffen met een meer mobiel karakter (tijdelijk verblijf in het organisme), structuur als de verzameling van stoffen met een meer permanent karakter (hoewel onderhouds-activiteit er ten dele op neerkomt dat deze stoffen toch niet eindeloos lang in het lichaam blijven). Autotrofen zorgen er dus voor dat herbivoren de verschillende nutriënten en energie gekoppeld opnemen, maar de samenstelling van de autotrofen kan nog wat variëren (omdat de hoeveelheden van de verschillende voorraden ten opzichte van de structuur kan variëren). Herbivoren zorgen ervoor dat carnivoren de verschillende nutriënten en energie vrijwel perfect gekoppeld opnemen (de chemische samenstelling van herbivoren varieert nauwelijks).

1.1 Symbiose

Bij alle omzettingen van voedsel naar poep plus een heel klein beetje biomassa, en bij onderhoudsprocessen van biomassa, komen nutriënten vrij, die door autotrofen weer gebruikt kunnen worden voor groei. Autotrofen worden vaak door nutriënten gelimiteerd en hebben een energie (koolhydraat) overschot, die ze ten dele uitscheiden. Deze uitgescheiden koolhydraten kunnen door de meeste heterotrofen uit het milieu opgenomen worden, in aanvulling op hun autotrofen-diëet. Dit leidt er dan wel toe dat ze minder nutriënten uitscheiden, waardoor de autotrofen minder kunnen groeien. Deze uitwisseling van koolhydraten tegen nutriënten vormt de basis van de meeste *symbioses*: meer of minder hechte samenlevingen tussen organismen die stoffen uitwisselen.

Bekende voorbeelden van symbioses zijn koralen (samenlevingen tussen poliepen en algen, zie figuur) en korstmossen (samenlevingen tussen schimmels en algen). De verschijningsvorm wordt hier door de heterotroof overheerst. Dat ligt andersom bij planten, waarbij de heterotrofe mycorrhiza onopvallend is. Recent zijn er aanwijzingen gevonden dat landplanten al direct bij de start van hun evolutie 460 Ma geleden in symbiose met schimmels leven. Symbiose is de dominante levensvorm op aarde maar veel relaties springen niet in het oog omdat er micro-organismen bij betrokken zijn; denk bij de mens aan de darm en huid flora, bij voorbeeld. In feite zijn eukaryote cellen ontstaan als een symbiose van verschillende bacteriën, die in het verre verleden een losser samenlevingsverband hadden. Mitochondriën en chloroplasten hebben zelfs nog eigen stukjes DNA, apart van dat in de kern, als getuigenis van hun symbiontisch verleden. De stap van endo-symbiose naar endo-parasitisme is niet groot, wat geïllustreerd kan worden aan de beruchte tyfus bacterie, die de nauwste verwant is van het mitochondrion.

Kwantitatieve kennis van de uitwisseling van stoffen is essentieel voor het begrip van groei-processen en de in standhouding van biodiversiteit, en in feite voor de metabole organisatie van de cel. Een model-structuur die aansluit bij de evolutionaire ontstaanswijze van de cel maakt het meeste kans bruikbaar te zijn voor het verkrijgen van meer inzicht in de metabole organ-

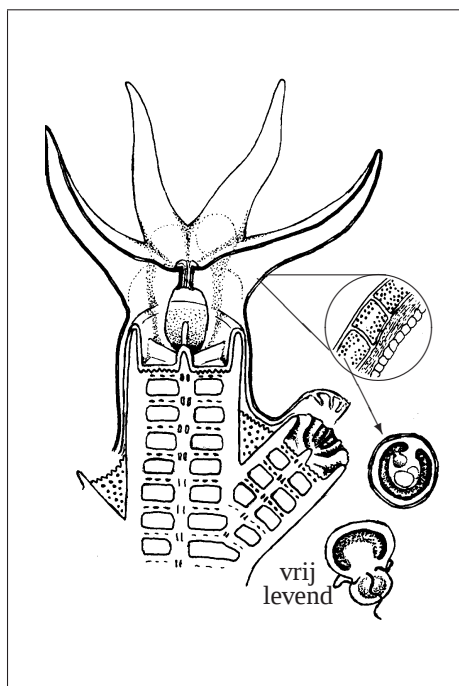


Figure 1: Wat als koraal in de souvenirwinkel ligt is eigenlijk alleen de (dode) kalkafzetting door de poliepen. Op het rif liggen de levende poliepen als een dun vliesje over het kalk heen. De meeste steken alleen 's nachts de poliepen uit (door vele malen hun eigen gewicht aan water op te nemen). In het weefsel van vrijwel alle steenkoralen leeft het pantserwier *Symbiodinium*, die ook vrij-levend kan voorkomen, en dan een wat andere vorm heeft.

isatie. In een ecosysteem hebben we te maken met een heel open vorm van uitwisseling, waarbij stoffen via het milieu uitgewisseld worden, maar dit kan ook meer rechtstreeks gebeuren, waarbij organismen in elkaars nabijheid of tegen elkaar aan of in elkaar leven. Vooral uitwisseling van energie tegen nutriënten tussen auto- en heterotrofen is de basis van het metabolisme op systeem-niveau. De kwantitatieve aspecten van deze uitwisseling werkt vaak zodanig uit dat de biomassa verhoudingen tussen de partners slechts beperkt varieert, waardoor het makkelijk wordt om de koppeling te perfectioneren, en alle variatie verloren gaat. Als dit gebeurt in een endosymbiose, waarbij de autotroof in de heterotroof leeft, dan ontstaat een *mixotroof*, een nieuw organisme dat zowel auto- als heterotroof actief is. Uit de ontstaanswijze van de eukaryote cel, mag duidelijk zijn waarom veel algen mixotrofe eigenschappen hebben. Mixotrofen kunnen zich weer gaan specialiseren als autotroof of als heterotroof, die daarna weer in een symbiose kunnen gaan samenleven. Deze cyclus heeft zich in de evolutie eindeloos herhaald. Sporen hiervan zijn bijvoorbeeld nog zichtbaar in de membranen die in laagjes om chloroplasten liggen van sommige soorten pantser-wieren, en herleidbaar zijn tot niet-verwante algen groepen.

Het is voor dit verhaal belangrijk zich te realiseren dat de uitwisseling van stoffen koppelingen tussen hoeveelheden van verschillende soorten organismen geeft die glijdend kunnen variëren in het spektrum van los naar hecht. Organismen leven niet alleen in een bepaald fysisch-chemisch milieu, maar beïnvloeden dat ook behoorlijk, zodat er sprake is van een co-evolutie van organismen en hun milieu.

Deze bijdrage gaat over de kwantitatieve aspecten van de koppeling tussen de biomassa's van verschillende organismen, waarbij het begrip *stoichiometrie* van belang is, dat aan de basis ligt van homeostasis: als een stof met een vaste chemische samenstelling gevormd wordt uit substraten, dan worden de substraten in vaste verhoudingen verbruikt. Een soort van open deur, met verstrekkende implicaties. De nadruk ligt hier op de concepten en de kwantitatieve formulering; ik heb een downloadable computer programmaatje geschreven waarmee de relaties tussen auto- en heterotrofen makkelijk zichtbaar kunnen worden gemaakt in de vorm van grafieken. Het geeft de gebruiker de mogelijkheid zelf uit te proberen hoe deze relaties afhangen van parameter waarden. Zie de referenties.

1.2 Omzettingen

Laten we organismen eens beschouwen als chemische stoffen en kijken naar de omzetting



waarbij stof A bijvoorbeeld de autotroof is, stof B de heterotroof, en stoffen C , D , en verder, mineralen. De stoichiometrische coëfficiënten y kwantificeren de omzettings-efficiëntie. In de chemie (waar alle stoffen zuiver zijn) en de meest eenvoudige biologische modellen (waar stoffen staan voor mengsels van een groot aantal verschillende stoffen) zijn deze coëfficiënten constanten, terwijl de concentraties van de stoffen en de omzettingssnelheid kunnen variëren. In de meer realistische modellen hangen deze coëfficiënten af van de fysiologische toestand waarin het organisme verkeert.

Stel we volgen slechts 4 elementen (C, H, O en N), en 4 mineralen ($C = \text{CO}_2$, $H = \text{H}_2\text{O}$, $O = \text{O}_2$, en $N = \text{NH}_3$). In werkelijkheid zouden we voor ons doel veel meer elementen en mineralen moeten volgen, maar dat voegt geen essentieel nieuwe zaken toe. De samenstellingen van de stoffen in frequenties van elementen kunnen nu worden vastgelegd in de matrix van *chemische indices*

$$\mathbf{n} = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ n_{H,A} & n_{H,B} & 0 & 2 & 0 & 3 \\ n_{O,A} & n_{O,B} & 2 & 1 & 2 & 0 \\ n_{N,A} & n_{N,B} & 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

waarbij de elementen koolstof C, waterstof H, zuurstof O, en stikstof N in de rijen staan, en de stoffen A , B , C , H , O en N in de kolommen. Het element $n_{i,j}$ uit deze matrix geeft dus aan hoeveel van element i in stof j zit. Nu zitten er zeer veel stoffen in biomassa, maar homeostase veronderstelt dat de samenstelling niet verandert, dus de elementen van matrix $\mathbf{n}$ zijn constant. We kunnen hierdoor alle element-frequenties uitdrukken t.o.v. koolstof, en vervolgens de hoeveelheid biomassa meten in aantallen koolstof atomen; als de aantal C-atomen wordt uitgedrukt in veelvouden van het getal van Avogadro, wordt deze meeteenheid een *C-mol* genoemd. Evenzo kunnen we de *stoichiometrische coëfficiënten* verzamelen in de vector

$$\mathbf{y} = \begin{pmatrix} -1 & y_{AB} & y_{AC} & y_{AH} & y_{AO} & y_{AN} \end{pmatrix}^T$$

waarbij het element y_{ij} de verhouding aangeeft tussen de stromen van stof i en stof j . We normeren hier op de stroom van stof A , die verdwijnt, zodat het eerste element van $\mathbf{y}$ de waarde -1 heeft. Er geldt $y_{ij} = y_{ji}^{-1}$. De exponent T staat voor transponeren: rijen en kolommen omwisselen. Stoichiometrische beperkingen van de omzetting komen er op neer dat deze coëfficiënten ook constant zijn; sterker nog, ze moeten voldoen aan de voorwaarde $\mathbf{n}\mathbf{y} = \mathbf{0}$, waarbij $\mathbf{0}$ een vector van nullen is. Deze voorwaarde volgt uit de behoudswet voor elementen. Het gevolg is dat, als we de omzettings-efficiëntie y_{AB} vastleggen, daarmee ook metten alle andere stoichiometrische coëfficiënten vastliggen. Dit komt doordat het aantal mineralen gelijk is aan het aantal elementen.

De omzetting moet uiteraard voldoen aan de tweede hoofdwet van de thermodynamica, wat in dit geval neerkomt op de raadgevoorde $\mathbf{y}^T \boldsymbol{\mu} < 0$, waarbij de vector $\boldsymbol{\mu}$ de *chemische potentialen* van de verschillende stoffen verzamelt. We kijken, om redenen die hier te ver voeren, alleen naar omzettingen waarbij warmte vrijkomt.

We verzwakken nu de veronderstelling dat biomassa als geheel niet van samenstelling verandert, door te veronderstellen dat biomassa formeel uiteengelegd kan worden in structuur en

één of meer voorraden, en dat de structuur en de voorraden apart niet in samenstelling veranderen. Hierdoor zijn bepaalde verschuivingen in de samenstelling van biomassa mogelijk, door veranderingen in de verhouding van de voorraden en de structuur. Deze uitbreiding wordt in de literatuur zelden gedaan, maar is essentieel om de titel genoemde relaties te kunnen zien. Ik noem het constant zijn van de samenstellingen van structuur en voorraden *sterke homeostasis*, om het te kunnen onderscheiden van *zwakke homeostasis*, wat slaat op het constant zijn van de verhouding van structuur en voorraden, en dus op het constant zijn van de samenstelling van biomassa als geheel, bij langdurige blootstelling aan een constant milieu. De hoeveelheden structuur en voorraden kunnen dan nog wel veranderen. In tegenstelling tot sterke homeostasis, heeft zwakke homeostasis belangrijke implicaties voor de dynamica van de voorraden.

2 Basis model

Om de omzettingen in de samenleving tussen heterotrofen en autotrofen te kunnen volgen, moeten we eerst in grote lijnen vastleggen hoe ze substraat, cq nutriënten en licht, uit de omgeving opnemen, omzetten in voorraden en gebruiken voor onderhoud en groei. Deze metabole organisatie wordt op grond van mechanistische aannamen vastgelegd in de Dynamische Energie Budget (DEB) theorie. Een stap-voor-stap bespreking zou hier te ver gaan, en ik volsta met het vermelden van enige verbanden, zonder aan te geven hoe die uit mechanismen volgen.

Omwille van de eenvoud wordt hier eerst een aantal extra veronderstellingen gedaan, die overigens niet noodzakelijk zijn binnen de DEB theorie. We nemen aan dat de ruimte waarin de organismen leven homogeen is, bijvoorbeeld een volume zoet of zout water, met planktonische één-cellige organismen zoals chlorofyten (groenalgen) en ciliaten (wimperdiertjes). Verder zullen we ons beperken tot organismen waarbij het oppervlak, dat betrokken is bij de substraat/nutriënten-opname, evenredig is met het structureel volume, dat betrokken is bij de onderhouds-processen. Dit is zelden in detail het geval, maar het is een redelijke numerieke benadering voor organismen die in tweeën delen na het bereiken van een bepaald structureel volume, en dus maar een heel beperkte range in deze volumes hebben. Deze aanname maakt het, binnen de DEB-theorie, mogelijk om de populaties te volgen door de structurele massa's van alle individuen op te tellen, en te werken met een enkele voorraad dichtheid, dit is de verhouding tussen de voorraad en de structurele massa, die voor alle individuen hetzelfde is (als zij voldoende lang aan een zelfde omgeving zijn blootgesteld, tenminste). Dit geldt dus zowel voor de autotrofen als voor de heterotrofen. Als we deze aanname niet willen maken, moeten we alle individuen in de populatie in principe apart volgen. Dit kan op slimme wijze met behulp van partiële differentiaal vergelijkingen, maar het wordt er natuurlijk wel veel ingewikkelder van.

2.1 Autotroof

We nemen hier even aan dat de fotosynthese $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{licht} \rightarrow \text{CH}_2\text{O} + \text{O}_2$ alleen door CO_2 wordt gelimiteerd, waarbij CH_2O staat voor koolwaterstof, dat zowel energie als koolstof bron is voor de autotroof. Het is overigens geen probleem ook rekening te houden met limitatie door licht, fotorespiratie en andere zaken, maar we houden het zo eenvoudig mogelijk hier. We onderscheiden twee voorraden: koolwaterstof (zetmeel, vet) en een stikstofrijke voorraad. Stikstof wordt meestal niet als ammonia opgeslagen, omdat het giftig is bij hogere concentraties. We gaan voorbij aan deze “details” en werken met veralgemeniseerde verbindingen. De massa-specifieke intra-cellulaire vorming van koolhydraten in voorraden is een hyperbolische functie

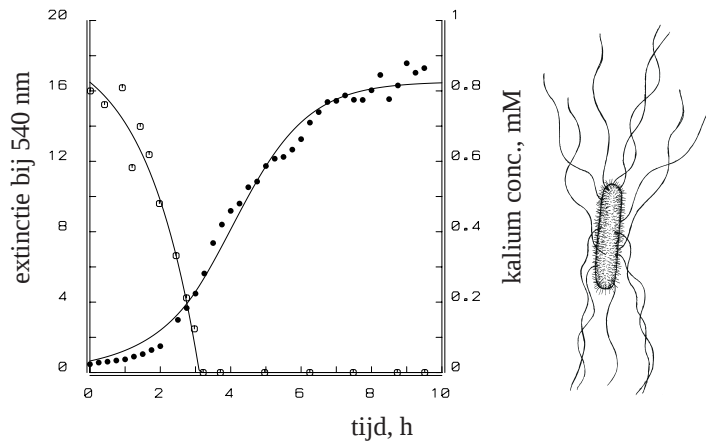


Figure 2: De kalium-gelimiteerde groei van de bacterie *E. coli* bij 30 °C in een batch-kultuur (dus een cultuur waar niets in of uit gaat na de start). Hoewel de kalium in het milieu na 3 h al op is, gaat de groei nog ruim 3 h langer door vanwege de voorraad kalium die de bacterie aanlegt.

van de concentratie koolstof dioxide; de massa-specifieke intra-cellulaire vorming van stikstof voorraden is een hyperbolische functie van de concentratie DIN (Dissolved Inorganic Nitrogen). Natuurlijk gaat het werkelijk om veel meer stoffen.

Het verbruik van de voorraden, de catabole snelheden, volgt een eerste orde proces op basis van voorraad-dichtheden. Deze kinetiek uit een tweetal eisen die de DEB theorie stelt: zwakke homeostasis en verdeelbaarheid van de voorraden in chemische componenten (zoals vetten en niet-vetten) die alle eenzelfde kinetiek volgen, zonder dat dit zichtbaar is aan de buitenkant van het organisme. Dit lijkt erg op de eerste orde kinetiek uit de chemie, waarbij elk deeltje een vaste kans per tijdseenheid heeft op aan de reactie deel te nemen, maar dat is het niet. Dit komt door het verschijnsel “verdunning (van voorraden) door groei (van het organisme)”. In feite heb je voor de mechanistische verklaring een argument nodig dat de verdunning door groei uitschakelt; voorraden komen voor in de vorm van polymeer-bolletjes die alleen aan de buitenkant door enzymen gemobiliseerd kunnen worden (vandaar dat gesproken wordt over voorraad-dichtheid en niet voorraad-concentratie). De reactie-snelheid hangt dus af van het contact-oppervlak, en niet van de hoeveelheid polymeer. Het belang van voorraden in de groei van organismen wordt in Figuur 2 geïllustreerd aan een batch-kultuur van bacteriën.

Na het ‘betalen’ van onderhoudskosten, die evenredig zijn met de hoeveelheid structuur, komen beide stromen van gemobiliseerde voorraden aan bij de (abstracte) Synthesizing Unit (SU) die structuur synthesizeert. De regels die de SUs in het algemeen volgen lijken erg op die van de klassieke enzym-kinetika, waarbij het substraat bindt aan ongebonden enzym, en het enzym-substraat-complex uiteen valt met een vaste kans per tijd in ongebonden-enzym plus substraat, of in ongebonden-enzym plus product. Ook het product kan in de klassieke enzym-kinetika aan ongebonden enzym binden. De snelheden van de twee bindings-processen worden evenredig genomen met het product van de concentraties. De dynamica van SUs gaat ervan uit dat de terugval van het complex naar substraat en ongebonden-enzym langzaam gaat, en dat het product slecht bindt aan ongebonden-enzym. Bovendien wordt er niet gewerkt in termen van concentraties (wat is een concentratie tenslotte in een cel met een ingewikkelde structuur die alles behalve homogeen is), maar met fluxen: stof-stromen.

Deze dynamica van SUs voor twee substraten en één product heeft tot gevolg dat de snelheid van de synthese vrijwel geheel wordt bepaald door slechts één substraat. Er is slechts een kleine range waarbinnen beide stromen beperkend zijn. Dit betekent dat er wat overschiet van het andere substraat.

De laatste gedragsregel voor de autotroof betreft uitscheiding van een vast percentage van de stroom voorraden die de SUs voor groei niet kunnen verwerken, de rest wordt teruggevoerd naar

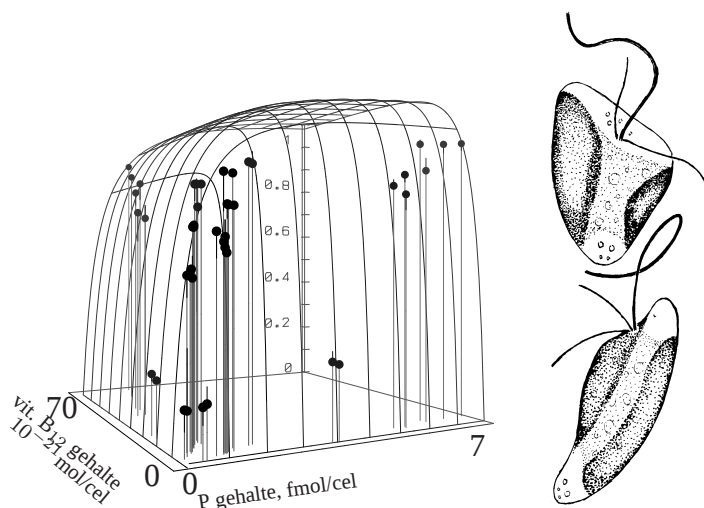


Figure 3: De specifieke groeisnelheid van de Haptofiet *Pavlova lutheri* als functie van de intra-cellulaire voorraden van fosfaat (reserve 1) en vitamine B₁₂ (reserve 2) bij 20 °C. De waarden van de voorraden zijn door de “alg” zelf ingesteld door ze te kweken bij verschillende hoeveelheden fosfaat en vitamine B₁₂ in het medium. Behalve dat de simultane limitaties van groei door beide voorraden goed beschreven wordt valt vooral op dat de combinatie veel fosfaat en veel vitamine B₁₂ voorraad niet voor komt. Je krijgt alleen veel van de ene voorraad, als de andere limiteert.

het voorraad, waar de stroom oorspronkelijk vandaan kwam. De uitgescheiden stroom kan niet nul zijn, vanwege ‘explosie gevaar’ voor de niet-limiterende voorraad; als de opname gewoon doorgaat, maar het gebruik door onderhoud en groei laag is doordat de limiterende voorraad de groei beperkt, dan kan de niet-limiterende voorraad groeien zonder plafond. Dit wordt uitgesloten door een vaste fractie van de niet-gebruikte catabole stroom uit te scheiden. Als deze fractie erg klein is, kunnen de niet-limiterende voorraden erg hoog oplopen; een stuwings-effect; zie Figuur 3. Van dit mechanisme wordt bij de biologische fosfaat-verwijdering uit afval water op technische schaal gebruik gemaakt.

Er is hier sprake van een vreemd verschijnsel: groei neemt toe met de voorraad-dichtheid van de beperkende voorraad, maar af met die van de niet-beperkende voorraad. De beperkende voorraad is in de praktijk zo laag bij micro-organismen dat ze vaak over het hoofd wordt gezien, en veel micro-biologen het idee hebben dat je vooral veel voorraden hebt bij lage groei.

Dit mechanisme van gebruik van voorraden staat groei toe in een zee, bijvoorbeeld, waarbij aan het oppervlak wel licht en koolstof voorhanden is, maar geen stikstof, en in de diepte omgekeerd, indien de wind de cel op en neer in de waterkolom beweegt. Dit is de situatie in de praktijk, waarbij de cel slecht kan groeien als zijn lokale omgeving constant zou zijn; wind is nodig voor groeien in zee. Zie Figuur 4.

2.2 Heterotroof

Afgezien van de assimilatie is de metabole organisatie van de heterotroof in principe dezelfde als die van de autotroof, maar omwille van de eenvoud zullen we hier slechts één algemene voorraad onderscheiden. Als een heterotroof de autotroof eet, dan eet hij/zij dus een mengsel van drie substraten: structuur en twee voorraden. Aangezien de autotroof zijn voorraden ook uitscheidt, is er geen reden voor de heterotroof om deze niet ook uit de omgeving direct op te nemen. In feite heeft de heterotroof meer aan de voorraden dan aan de structuur van de autotroof, voedings-technisch gezien. De structuur bevat doorgaans veel cellulose of andere slecht of niet-verteerbare verbindingen, en relatief weinig nutriënten (met name stikstof en fosfor). Dit is de reden waarom melk-koeien gras, en bladluizen plantensappen zo slecht verteren, energetisch gezien; ze hebben een teveel aan koolhydraten, en zijn eiwit-gelimiteerd (als de koeien niet met schape-hersenen worden bijgevoerd).

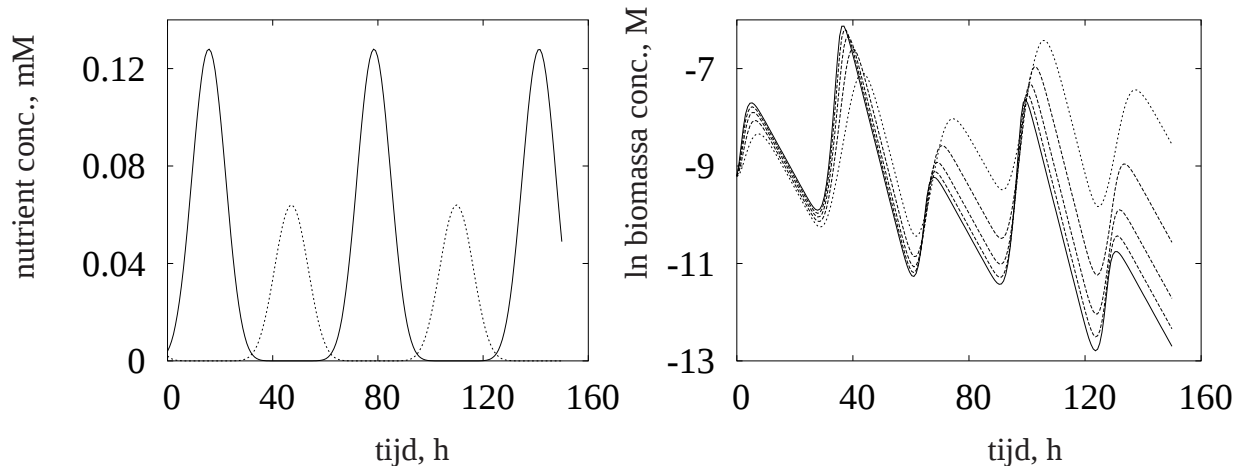


Figure 4: De linker figuur laat zien hoe twee nutriënt concentraties kunnen variëren in de lokale omgeving van een algen cel (doordat de cel zich cyclische door een verticale gradiënt verplaatst bijvoorbeeld). De rechter figuur laat de biomassa concentraties zien voor cellen met twee voorraden (voor elke nutriënt één), met een afnemende “turnover” tijd van beneden naar boven. Hoe groter de turnover-tijd, hoe kleiner de voorraden en hoe langzamer de groei omdat op geen enkel moment de lokale nutriënt-concentraties gunstig zijn voor groei.

Hoewel de voorraad dynamica van de heterotroof dus eenvoudiger is dan die van een autotroof, is het modelleren van zijn de specifieke assimilatie ingewikkelder, waarbij de autotrofe structuur in zijn voedsel substitueerbaar is voor de combinatie van twee autotrofe voorraden. Dit soort van meer ingewikkelde interacties in de verwerking van substraten zou hopeloos ingewikkeld worden in termen van de klassieke enzym-kinetika, maar het blijft redelijk rechttoe-rechtaan in SU-dynamica, waarbij substitueerbare substraten competeren voor toegang tot de SU.

We zullen nu aannemen dat, naast de autotroof, een stikstof-houdend organisch substraat aanwezig is, dat als alternatieve, of aanvullende, voedselbron kan dienen voor de heterotroof. Denk bijvoorbeeld aan koralen die garnaaltjes eten (die rijk zijn aan eiwitten), met algen in hun lijf. Het belang voor dit verhaal is dat deze stikstof is niet rechtstreeks beschikbaar is voor de autotroof. De specifieke assimilatie stroom kan, door toepassing van de regels voor SUs, geschreven worden in termen van de bijdragen van substraat en autotrofe structuur en voorraden (in de autotroof zelf en uitgescheiden voorraden in het milieu).

3 Samenleving

Eerst stellen we vast dat alle ingrediënten voor een symbiose in feite al aanwezig zijn in de herbivorie-relatie; de autotroof scheidt koolwaterstof uit, dat de heterotroof kan gebruiken voor zijn energie-voorziening, en de heterotroof scheidt ammonia uit, die de autotroof kan gebruiken. Een gedeelte van deze ammonia is afkomstig van het substraat dat de heterotroof eet (garnaaltjes); deze stikstof was niet beschikbaar voor de autotroof, zonder hulp van de heterotroof.

Nu vast ligt hoe de autotroof en heterotroof substraat (en nutriënten en licht) opnemen en gebruiken voor onderhoud en groei, kunnen we bekijken wat er gebeurt in geval van een samenleving tussen de twee.

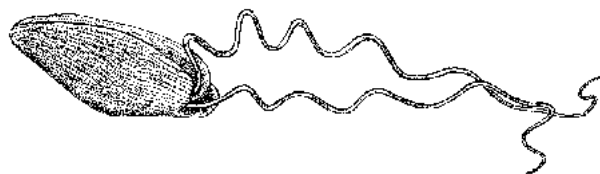


Figure 5: Het cel oppervlak van de euglenoïde *Postgaardi*, die geen mitochondriën of chloroplasten heeft, is volledig bedekt met draadvormige heterotrofe bacteriën.

3.1 Herbivorie/Symbiose overgang

De overgang van herbivorie naar symbiose kan door de heterotroof makkelijk worden gemaakt als de verterings-efficiëntie de structuur van de autotroof laag is, en hij de door de autotroof uitgescheiden voorraden goed uit het milieu kan opnemen. Dat gaat extra gemakkelijk als hij lijfelijk contact heeft, zie Figuur 5. In overgangs-situaties, waarin hij toch nog wat autotrofen eet, (en bij zijn dood) scheidt hij stikstof uit. Lijfelijk contact is dan ook voor de autotroof gemakkelijk om alle vrije stikstof te kunnen bemachtigen.

3.2 Symbiose/Mixotrofie overgang

De overgang van symbiose naar mixotrofie gaat vanzelf zodra de verhoudingen tussen de voorraden en de structurele massa's niet meer veranderen, en er sprake is van zwakke homeostasis. Door een volledige koppeling gaat ook deze flexibiliteit verloren tijdens veranderingen in het milieu. Een bijzondere, en uiterst waardevolle, eigenschap van het DEB model is dat deze stapsgewijze koppeling tot stand kan komen door kleine veranderingen in de parameter waarden aan te brengen, en de aldus verkregen samenleving zich weer opnieuw aan de DEB-regels houdt. Het belang van deze eigenschap is gelegen in het feit dat alle eukaryoten in feite als samenlevingen moeten worden gezien, en het DEB model van toepassing is op alle organismen. Met andere woorden, de eigenschap betreft een ingewikkelde vorm van consistentie van het DEB model.

Een gedeelte van de kosten voor groei komt voort uit de synthese van de assimilatie apparatuur. Bij de integratie tot mixotrofie moet dat zichtbaar worden doordat de specifieke groeikosten hoger zijn dan de gemiddelde specifieke groeikosten.

3.3 Mixotrofie/Herbivorie overgang

De kosten voor groei van een mixotroof kunnen uiteengelegd worden in basis-kosten en kosten voor de synthese van de assimilatie-machinerie voor de fotosynthese (autotrofe route) en de afbraak van organische substraten (heterotrofe route). Als deze extra kosten hoog zijn, kan een mixotroof groei-kosten besparen door af te zien van de synthese van één van beide machineriën, en zich specialiseren in een auto- of hetotroof. Of dit ook gebeurt kan worden onderzocht met behulp van de theorie voor adaptieve dynamica.

Voorlopige resultaten van computer simulaties laten zien dat deze specialisatie inderdaad kan optreden wanneer de bindingskansen wat kan variëren tussen de individuen.

4 Discussie & conclusies

De bovenstaande analyse kan op een vrij rechtoe-rechtaan manier uitgebreid worden naar meer realistische situaties. We kunnen hierbij denken aan het inbrengen van een individu-structuur, door oppervlak/volume verhoudingen niet langer constant te veronderstellen. Dit heeft ook gevolgen voor de dynamica van de voorraad dichtheden, omdat de snelheid van deze dynamica evenredig is met deze verhouding. Ook kan op een meer realistische wijze rekening worden gehouden met simultane limitaties, co-metabolisme, veroudering, en kunnen een spatiële structuur en een toe- en afvoer van stoffen in de omgeving van de samenleving worden aangebracht.

Het is wellicht aardig te vermelden dat de oecofysiologie van planten begrepen kan worden vanuit de gedachte dat de spruit (autotroof) en de wortel (heterotroof) een symbiontische relatie met elkaar hebben. De kracht van deze representatie ligt vooral in het intrinsieke adaptief vermogen van zo'n symbiose aan veranderende milieu-omstandigheden, in termen van verschuivende investeringen in spruit versus wortel, en in reacties op amputaties. Waargenomen compenserende reacties op veranderingen in het milieu worden (althans kwalitatief) met zo'n symbiose goed beschreven met een relatief klein aantal parameters, en het vereist geen optimaliteitsveronderstellingen. De publikatie is recent, en een meer gedetailleerde toetsing tegen experimentele resultaten moet nog plaatsvinden.

De belangrijk doel van deze bijdrage is zichtbaar te maken dat er veel aspecten zitten aan samenlevingen van organismen, en dat een predator niet alleen maar "lastig" is voor de prooi, maar dat de predator populatie de prooi populatie ook "helpt". De beoordeling is afhankelijk van het niveau van organisatie (individu versus populatie).

De analyses laten zien dat homeostasis vergaande implicaties heeft voor samenlevingen van organismen en voor omzettings-efficiënties. Deze implicaties kunnen alleen begrepen worden met behulp van modellen die een voldoende mate van resolutie hebben. Hoewel het erg belangrijk is modellen zo eenvoudig mogelijk te houden, willen ze bijdragen tot een beter begrip, kunnen modellen ook te eenvoudig zijn. Opvallend in dit model voor samenleving is dat stabiliteit verkregen kan worden door een strategische keuze van parameter-waarden, zodat het niet nodig is om naast de stof-uitwisseling andere regulatie-mechanismen ten tonele te voeren om deze stabiliteit te bereiken. Langs deze weg kan mogelijk een model voor de metabole organisatie van de cel worden ontwikkeld, dat recht doet aan de evolutionaire ontstaanswijze. Hierbij hoeven de subcellulaire compartimenten (= 'individuen') niet alle te bestaan uit ooit zelfstandig-levende eenheden, maar kunnen ook meer abstracte grote biochemische eenheden als compartiment worden aangemerkt.

Dankbetuiging

Het hier gepresenteerde werk is mede mogelijk gemaakt door het Nationaal Onderzoeks Programma 'Global Change', Contract Nr. 013/1204.10. Ik wil Bernd Brandt, Cor Zonneveld, Bob Kooi, Lothar Kuijper, Claudia Mulder, Rob Hengeveld en Hans Heesterbeek hartelijk danken voor hun commentaar.

Referenties

Het (gratis) programma pakket DEBtool (geschreven in Octave en in Matlab) kan gebruikt worden voor het analyseren van het autotroof/heterotroof stelsel. Het is te halen uit het virtueel

DEB-laboratorium op <http://www.bio.vu.nl/thb/deb>.

Een goed overzicht van symbiotische relaties, en hoe die ten grondslag liggen aan de evolutie van de eukaryote cel geeft Margulis, L. 1993 *Symbiosis in cell evolution*, W. H. Freeman & Co., New York. De recente ontdekking van mycorrhiza schimmels ten tijde van de eerste landplanten staat in Redecker, D., Kodner, R. en Graham, L. E. 2000 Glomalean fungi from the Ordovician, *Science* **289**: 1920-1921. Moleculaire aspecten van adaptatie aan endo-symbiose en parasitisme staan beschreven in Moran, N. A. en Wernegreen, J. J. 2000 Lifestyle evolution in symbiotic bacteria: insights from genomics. *TREE* **15**: 321-326.

De betekenis van zooplankton voor de nutriënten-voorziening van het fytoplankton staat centraal in Andersen, T. R. 1997 *Pelagic nutrient cycles – Herbivores as sources and sinks*. Springer Ecological Studies vol 129, Springer Verlag, Berlin.

De Dynamische Energie Budget theorie wordt gepresenteerd in Kooijman, S. A. L. M. 2000 *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*. Cambridge University Press. Een conceptuele samenvatting is te vinden in Kooijman, S. A. L. M. 2001 *Quantitative aspects of metabolic organization; a discussion of concepts.*, *Phil. Trans. R. Soc. B* **356**: 331–349 (is halen vanaf <http://www.bio.vu.nl/thb/deb/>).

De theorie voor Adaptieve Dynamika staat samengevat in Metz, J. A. J. et al 1996. Adaptive dynamics, a geometrical study of the consequences of nearly faithful reproduction. In Strien, S. J. van, en Verduyn Lunel, S. M. (eds): *Stochastic and spatial structures of dynamical systems*, North-Holland, Amsterdam: 183-231.