

Ökologie, Biodiversität, Evolution

Bearbeitet von

Ulrich Brose, Inge Kronberg, Bernhard Misof, Gunvor Pohl-Apel, Stefan Scheu

1. Auflage 2009. Taschenbuch. XV, 496 S. Paperback

ISBN 978 3 13 144881 1

Format (B x L): 12,7 x 19 cm

[Weitere Fachgebiete > Chemie, Biowissenschaften, Agrarwissenschaften > Biowissenschaften allgemein](#)

Zu [Inhaltsverzeichnis](#)

schnell und portofrei erhältlich bei


DIE FACHBUCHHANDLUNG

Die Online-Fachbuchhandlung beck-shop.de ist spezialisiert auf Fachbücher, insbesondere Recht, Steuern und Wirtschaft. Im Sortiment finden Sie alle Medien (Bücher, Zeitschriften, CDs, eBooks, etc.) aller Verlage. Ergänzt wird das Programm durch Services wie Neuerscheinungsdienst oder Zusammenstellungen von Büchern zu Sonderpreisen. Der Shop führt mehr als 8 Millionen Produkte.

Räuber-Beute Modell von Lotka-Volterra: Beschreibt die Entwicklung der Populationen von Räubern und ihren Beutetieren.

Funktionelle Reaktion: Beschreibt die Konsumptionsrate bei Räubern in Abhängigkeit von der Beutedichte.

Handhabungszeit: Zeit, die benötigt wird, um ein Beutetier zu überwältigen und zu fressen.

3.5 Symbiosen und Parabiosen

Das enge Zusammenleben von zwei Arten, die mehr oder weniger aufeinander angewiesen sind, wird heute meist als **Symbiose** bezeichnet. Unter **Mutualismus** versteht man dagegen eine eher lockere Beziehung zum gegenseitigen Vorteil. Diese Wechselbeziehungen betreffen nicht unbedingt die Ernährung, sondern möglicherweise den Schutz, die Ausbreitung oder die Fortpflanzung der Partner. Von der **Parabiose** profitiert nur einer der beiden Partner, für den anderen Partner ist diese Beziehung neutral. Alle drei Formen der Interaktion können unter veränderten Bedingungen leicht in eine trophische Beziehung umschlagen, bei der einer der Partner z. B. als Parasit des anderen auftritt.

3.5.1 Symbiose

Unter **Symbiose** verstand man ursprünglich lediglich ein enges Zusammenleben zweier Arten, unabhängig, ob nur eine oder beide Arten davon profitieren. Der Begriff hat jedoch im Laufe der Zeit einen Bedeutungswandel erfahren und wird heutzutage meist nur für solche engen Formen des Zusammenlebens verwendet, bei denen beide Arten einen Nutzen haben. Die Beziehung der Symbionten zueinander ist in Intensität und räumlicher Nähe unterschiedlich abgestuft, sie reicht von einer lockeren Partnerschaft (**Allianz**), über wechselseitigen Nutzen ohne enges Zusammenleben (**Mutualismus**) bis zu einem Zusammenhalt, der für das Überleben beider Partner obligatorisch ist, der Symbiose im engeren Sinne (**Eusymbiose**) (Tab. 3.6). Eusymbiosen können so eng sein, dass sie zur Definition neuer taxonomischer Gruppen führten: Die Bildung der Eukaryoten lässt sich auf eine Symbiose mit Prokaryoten zurückführen (Endosymbiontentheorie, S. 389). Flechten entstehen durch eine Symbiose von Pilz und Cyanobakterien bzw. Grünalgen und entwickeln Stoffe und Eigenschaften, die bei den einzelnen Partnern unbekannt sind. Dabei profitiert der Pilz von der Photosynthese der Alge, während die Alge in Lebensräume vordringt, die sonst zu trocken wären ( **Mikrobiologie**).

Besonders bei eusymbiotischen Beziehungen lassen Spezialanpassungen erkennen, dass die Partner einer langen gemeinsamen Evolution mit koordinierten Selektionsprozessen unterworfen waren. Eine Symbiose kann sich im Grunde



Abb. 3.28 **Eusymbiosen.** **a** Eusymbiose zur Verbesserung der Ernährung: Riffbildende Steinkorallen (Madrepোরিয়া, hier die Hirnkoralle, *Platygyra* sp.) sind obligat mit Zooxanthellen (Dinoflagellaten der Gattung *Symbiodinium*) vergesellschaftet. Diese sind durch die Grünfärbung der Kolonie gut zu erkennen und tragen durch Photosyntheseprodukte zur Ernährung der Steinkorallen bei. Steinkorallen bilden durch ihr Kalkskelett Siedlungsraum für eine Vielzahl von Organismen, die sich hier temporär oder dauerhaft einmieten (Symphorie, Metabiose; hier ein Schleimfisch, Blennidae). **b** Eusymbiose zur Verbesserung des Schutzes vor Fraßfeinden: Der Einsiedlerkrebs *Eupagurus prideauxi* ist obligatorisch mit der Actinie *Adamsia palliata* vergesellschaftet, die durch ihr Nesselgift den Schutz gegen Fraßfeinde (insbesondere Kraken) verbessert. Am Hinterende ist der Krebs zudem mit Hydrozoen besiedelt (Symphorie). (Fotos von Stefan Scheu, Göttingen.)

Tab. 3.6 **Typen und Beispiele symbiotischer Beziehungen.**

Symbiose-Typ	Beschreibung	Symbiont A Vorteil für A	Symbiont B Vorteil für B
Allianz	lockere Partnerschaft	1A: Kuhreihher genießen Schutz	1B: weidende Huftiere werden von Ungeziefer befreit
Mutualismus (Nutznießertum)	regelmäßige, aber nicht lebensnotwendige Symbiose	2A: Ameise frisst nahrhaftes Samenanhängsel (Elaiosom) 3A: Einsiedlerkrebs genießt Schutz durch Nesselkapseln	2B: Samenpflanze wird verbreitet 3B: Seerose wird transportiert und frisst mit
Eusymbiose	lebensnotwendiges Zusammenleben	4A: Termiten wird die Holzverdauung ermöglicht 5A: Mykorrhiza – Pilze erhalten organische Stoffe	4B: Darmflagellaten haben Nahrung und Lebensraum 5B: Waldbäume erhalten Mineralstoffe

aus jeder der oben beschriebenen Form einer trophischen Beziehung entwickeln. Viele Endosymbiosen lassen sich auf ein Räuber-Beute-Verhältnis zurückführen, bei dem phagocytierte Zellen nicht verdaut, sondern intrazellulär verwahrt und genutzt wurden. Solche endosymbiotischen Grünalgen bei einigen limnischen Ciliaten, Schwämmen und Hydrozoen werden als **Zoochlorellen** bezeichnet, endosymbiotische Dinoflagellaten der marinen Foraminiferen, Schwämme und Korallen als **Zooxanthellen**. Parasitische Bodenbakterien werden in den **Wurzelknöllchen** der Leguminosen zu Symbionten, von denen die ursprünglich geschä-

digte Wirtspflanze profitiert ( *Botanik*). Insekten fraßen zunächst zum Schaden der Blütenpflanzen vom Pollen und entwickelten sich zu nützlichen **Bestäubern**, wobei die Partner durch immer mehr Spezialanpassungen aneinander gebunden wurden ( *Botanik*). Die Koexistenz von Konkurrenten wird durch „kleine Geschenke“ stabilisiert und ein zunächst parabisiotischer Partner wird eher geduldet, wenn sich daraus ein Nutzen ziehen lässt. Symbiosen reagieren wegen der Feinabstimmung der Partner empfindlich auf Veränderungen: Die Symbiose zwischen Waldbäumen und **Mykorrhiza**-Pilzen wird durch Bodenversauerung gefährdet, Flechten vertragen keine Luftverschmutzungen und werden daher als Indikatoren für die Luftqualität herangezogen.

Viele Symbionten sind auch ohne ihren Partner lebensfähig, ihr Populations- oder Individualwachstum ist dann aber vermindert. Verglichen mit Parasitenpopulationen sind symbiotische Arten nur geringen Schwankungen der Populationsdichte unterworfen, sie leben mit ihrem Symbiosepartner in einem breiteren Toleranzbereich als alleine. Mathematische Modelle von Symbiosen sagen unbegrenztes Wachstum der beiden Partner voraus, erst die Berücksichtigung weiterer Arten führt zu realistischeren Ergebnissen. Tatsächlich hängen die Vorteile einer Symbiose in vielen Fällen davon ab, dass noch mindestens eine weitere (konkurrierende oder räuberische Art) vorhanden ist: Bei den sogenannten **Myrmekophyten** (Ameisenpflanzen, z. B. *Acacia*, *Macaranga*) vertilgen symbiotische Ameisen phytophage Arten und konkurrierende Pflanzen, als Gegenleistung erhalten sie Wohnung und eventuell Nahrung von der Ameisenpflanze.

Die Wirkung von Symbiosen kann bis zur Bildung ganzer Lebensräume reichen. Die **Korallenriffe** im Küstenbereich tropischer Gewässer bilden eine vielfältige und produktive Gemeinschaft, die ohne die **Symbiose** von **Anthozoen** und **einzelligen Dinoflagellaten (Zooxanthellen)** nicht denkbar wäre. Die Zooxanthellen in dem Gewebe der Korallentiere bestimmen die braune, grüne oder blaue Färbung der Korallen. Alle Korallen scheiden nach unten einen Sockel aus Calciumcarbonat ab, riffbildende Mengen entstehen aber nur bei ausreichender Lichtversorgung und ganzjährigen Temperaturen über 20 °C. Das Korallengewebe überzieht dieses Kalkgestein als lebende Außenschicht. Die Symbiose besteht in einem unmittelbaren Stoffaustausch von Assimilaten und Sauerstoff der Alge gegen Kohlendioxid und Stickstoffverbindungen der Hohltiere. In welcher Weise die Zooxanthellen die Bildung des Calciumsockels fördern, wird im Einzelnen noch immer nicht ganz verstanden. Eine klassische Vorstellung besteht darin, dass die Symbiose folgende Gleichgewichtsreaktion beeinflusst:



Unter Lichteinwirkung entziehen die Zooxanthellen Kohlendioxid durch Photosynthese, dadurch verschiebt sich das Gleichgewicht nach rechts und Calciumcarbonat fällt aus. Allerdings erklärt das nicht, warum auch in der Dunkelheit Korallen mit Zooxanthellen schneller wachsen als ohne und warum im Licht Korallen mit mehr Zooxanthellen nicht unbedingt schneller calcifizieren. Möglicherweise begünstigen die Zooxanthellen Transportvorgänge im Polypen oder verbrauchen Phosphatmetabolite, die der Calcifizierung abträglich sind.

Infochemikalien in symbiotischen Beziehungen

Synomone sind Infochemikalien, von denen sowohl der wahrnehmende Organismus als auch der abgebende Organismus profitieren (Abb. 3.13). Sie kommen daher besonders in mutualistischen oder symbiotischen Beziehungen vor. Das bekannteste Beispiel sind **Blütenduftstoffe**, mit denen Pflanzen ihre Bestäuber, also Bienen, Schmetterlinge oder bei vielen tropischen Pflanzen auch Fledermäuse anlocken. Die Pflanzen profitieren in diesen Beziehungen vom Pollentransport zwischen Blüten, die Bestäuber von dem angebotenen Nektar. Weniger bekannt ist, dass Pflanzen auch mutualistische Beziehungen zu den natürlichen Feinden der Herbivoren unterhalten, die an ihnen fressen. Viele Pflanzen reagieren auf den Fraß und sogar auf die Eiablage von Herbivoren mit der Abgabe von Duftstoffen, welche Räuber und Parasitoide der Herbivoren anlocken. Diese fressen bzw. parasitieren die Herbivore und ersparen den Pflanzen dadurch die Fraßschäden. Sowohl die Pflanzen als auch die Karnivoren profitieren also von den Duftstoffen. Da ihre Abgabe erst durch die Herbivoren induziert wird, werden sie als **herbivoreninduzierte Synomone (HIS)** bezeichnet. Ihre Abgabe erfolgt entweder als **lokale Abgabe** an der Stelle des Befalls oder das Signal wird durch die Pflanze transportiert und erfolgt auch in anderen Pflanzenteilen (**systemische Abgabe**). Die Entdeckung der HIS als weit verbreitetes Phänomen hat gezeigt, dass bei der Betrachtung von trophischen Beziehungen zweier Arten auch stets das Umfeld mit beachtet werden muss. Die Untersuchung der Beziehung zwischen Pflanzen und ihren Herbivoren ist unvollständig, wenn nicht auch die natürlichen Feinde der Herbivoren mit einbezogen werden, und bei der Betrachtung einer Parasitoid-Wirts-Beziehung darf die Fraßpflanze des Wirtes nicht fehlen.

3.5.2 Parabiosen

Systeme aus zwei Arten, bei denen eine Art den alleinigen Nutzen hat, während für die andere Art keine Nachteile oder Vorteile ersichtlich sind, werden als **Parabiosen** bezeichnet. Profitiert eine Art von der **Nahrung** der anderen, spricht man von **Kommensalismus**. Dieser Begriff wird von einigen Autoren im weiteren Sinne, also synonym zu Parabiose benutzt. Eine parabiotische Beziehung kann sich aber auch auf die Nutzung von **Wohnraum**, **Schutz** oder **Transport** beziehen (Abb. 3.29a, Tab. 3.7). Viele Parabiosen haben Übergänge zum Parasitismus (Abb. 3.29b) oder zur Symbiose und dürften mit diesen in einem evolutionsbiologischen Zusammenhang stehen. Oft kann man erst nach genauer Analyse feststellen, ob der parabiotische Partner nicht doch einen Nutzen hat oder Schaden davonträgt. So lebt zum Beispiel der Muschelwächterkrebs (*Pinnotheres pisum*) als Mitesser in der Mantelhöhle von Austern (*Ostrea edulis*) oder Miesmuscheln (*Mytilus edulis*), gelegentlich frisst er aber zum Nachteil seiner Partner vom Muschelgewebe, erweist sich also als Parasit. Krustenförmige Kolonien des Stachelpolypen (*Hydractinia*) wachsen auf Strandschneckenhäusern, die von



Abb. 3.29 **Parabiose und Parasitismus.** **a** Parasitismus bei Pflanzen: Pflanzen der Gattung *Orobanche* (Sommerwurz; Orobanchaceae) parasitieren mit ihren Wurzeln auf Nachbarpflanzen und versorgen sich hierdurch mit Mineralstoffen und organische Substanzen, was ihnen eine heterotrophe Ernährung ohne Photosynthese erlaubt; sie besitzen daher keine grünen Pflanzenteile. **b** Phoresie: Temporäre Assoziation zur Verbesserung der Verbreitung: Der Bücherskorpion *Lamprochernes nodosus* bewohnt als Räuber Ansammlungen von Dung und Aas. Sind diese erschöpft, klammert er sich z. B. an Beinen von Fleischfliegen (Sarcophagidae) fest und lässt sich zu neuen Dung- oder Aasansammlungen vertragen. (Fotos von Stefan Scheu, Göttingen.)

Einsiedlerkrebsen (*Pagurus bernhardus*) bewohnt werden. Die Polypenkolonie nutzt die bewegliche Unterlage und profitiert gelegentlich wohl auch von den Mahlzeiten des Einsiedlers. Diese für den Einsiedlerkrebs zunächst neutrale Beziehung (Parabiose) erweist sich als beiderseits nützlich (Symbiose), sobald die Schneckenschale für den wachsenden Krebs zu klein wird: Durch das Wachstum des Stachelpolypen am Schalenrand wird das Gehäuse indirekt vergrößert und erspart dem Krebs einen Umzug.

Symbiose: Wird heutzutage meist als enge Form des Zusammenlebens zum gegenseitigen Nutzen definiert.

Mutualismus: Beziehung, bei der beide Partner profitieren, aber nicht unbedingt eng zusammenleben müssen.

Parabiose: Beziehung, von der nur ein Partner profitiert und die für den anderen neutral ist.

- **Phoresie:** Parabiose, bei der sich ein Partner vom anderen über weite Strecken transportieren lässt.
- **Kommensalismus:** Parabiose, bei der sich ein Partner von den Nahrungsresten des anderen ernährt.

Tab. 3.7 Typen und Beispiele für Parabiosen.

Parabiose-Typ	Beschreibung	Beispiel
Kommensalismus (Tischgemeinschaft, Mitessertum, oft auch synonym zu Parabiose gebraucht)	Art A ernährt sich von Nahrungsresten der Art B	Geier profitieren von Nahrungsresten der Raubtiere; Lotsenfische begleiten Raubfische
Parökie (Nachbarschaftsgesellschaft)	Art A sucht die Nachbarschaft von Art B	Schneehühner folgen Rentieren, um an die freigeplatzte Vegetation zu gelangen; Solitäre Meeresvögel brüten im Schutz von Möwenkolonien
Synökie (Einmietung)	Art A wohnt bei Art B	Gliedertiere leben in Vogelnestern; Krebstiere leben in Polychaetenröhren
Epökie (Aufsiedlertum)	Art A lebt permanent auf Art B, ist aber kein Ektoparasit, Epizoen: Aufsiedler auf Tieren, Epiphyten: Aufsiedler auf Pflanzen	Glockentierchen leben auf Wasserinsekten, Seepocken bewachsen Krebse; Bromelien, Flechten wachsen auf Bäumen
Phoresie (Transportgesellschaft)	Art A nutzt Art B als Transport- und Verbreitungsmittel	Milben besetzen Käfer; Klettfrüchte verhaken im Fell von Säugern; Pilzsporen kleben an Insekten
Entökie (Einmietung im Körper)	Art A lebt vorübergehend im Körperinneren von Art B, ist aber kein Endoparasit	Fische (<i>Fierasfer</i>) leben in Seegurken; Garnelen leben in Anemonententakeln
Metabiose (Wegbereitung)	Art A liefert Lebensgrundlagen für Art B, ohne ihr direkt zu begegnen	Nitratbakterien liefern Nitrit für Nitritbakterien; in verlassenen Nisthöhlen des Spechts nisten Meisen oder Hummeln; Pionierpflanzen schaffen geeignete mikroklimatische Bedingungen für Folgepflanzen