

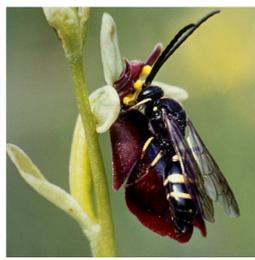


Andreas Gigon

2. Auflage

Symbiosen in unseren Wiesen, Wäldern und Mooren

60 Typen positiver Beziehungen und
ihre Bedeutung für den Menschen



☐ Haupt

Andreas Gigon

**Symbiosen in unseren
Wiesen, Wäldern und Mooren**

Gewidmet meiner Frau Maria mit Dank für das Mitdenken und Mitgestalten

«Die Arten sind die Musiknoten,
die Beziehungen die Melodie.»

Daniel Janzen, University of Pennsylvania

Umschlagbilder vorne

Beispiele von positiven Beziehungen: Gelbflechte (*Xanthoria parietina*), Symbiose zwischen bestimmten Pilzarten mit Grünalgen bzw. Cyanobakterien; Rendezvous-Platz von Rosenkäfern (*Cetonia aurata*) auf dem Blütenstand des Zwerg-Holunders (*Sambucus ebulus*); Eichelhäher (*Garrulus glandarius*) lassen sich mit Ameisensäure bespritzen, die Parasiten eindämmen kann; eine Zikadenwespe (*Argogorytes mystaceus*) besucht die Weibchen-ähnliche Blüte der Fliegen-Ragwurz (*Ophrys insectifera*); eine Sandbiene (*Andrena rufizona*) benutzt die Blüte einer Glockenblume (*Campanula*) als Schlafstätte; eine Krabbenspinne (*Misumena vatia*) ist in einem Blütenstand der Zypressen-Wolfsmilch (*Euphorbia cyparissias*) gut getarnt; die Schneckenhaus-Mauerbiene (*Osmia bicolor*) benutzt obligat jeweils ein leeres Schneckenhäuschen als Nistplatz; Feldmäuse (*Microtus arvalis*) fressen Pflanzen, die durch ihren Kot gedüngt worden sind.

Andreas Gigon

Symbiosen in unseren Wiesen, Wäldern und Mooren

**60 Typen positiver Beziehungen und
ihre Bedeutung für den Menschen**

2., überarbeitete und ergänzte Auflage

Haupt Verlag

Andreas Gigon wuchs im französisch- und im deutschsprachigen Teil der Schweiz sowie im Tessin auf. Studium der Naturwissenschaften an der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich (ETHZ). Diplomarbeit über Stickstoff- und Wasserhaushalt in Magerwiesen bei Heinz Ellenberg. Doktorarbeit über experimentelle Ökologie alpiner Rasen auf Silikat- und auf Karbonatboden bei Elias Landolt. Forschung über Stickstoffernährung von Wiesenpflanzen an der Universität Sheffield (GB). An der Stanford Universität (USA), im Rahmen des Internationalen Biologischen Programms, Forschung über die Ökophysiologie und Konvergenz mediterraner Sträucher sowie Lehrbeauftragter zum Thema Soil-plant relationships. Von 1972 bis 1985 Dozent, dann bis 2007 Professor für Pflanzenökologie und Naturschutzbiologie an der ETH Zürich. Entwicklung des Naturschutz-Instrumentes der «Blauen Listen der gefährdeten Tier- und Pflanzenarten, die erfolgreich gefördert werden konnten». Gründungsmitglied des interdisziplinären ETH-Studienganges Umweltnaturwissenschaften. Forschungsschwerpunkte (über 100 Fachartikel und -bücher): Koexistenz und positive Interaktionen in Wiesen-Ökosystemen, experimentelle Ökologie und Maßnahmen zur Erhaltung von Trockenrasen und Feuchtwiesen, Grundlagen des Naturschutzes sowie Ökologie von Neophyten.

Die Herausgabe der 1. Auflage wurde durch Beiträge folgender Stiftungen unterstützt:

- Bristol Stiftung, Ruth und Herbert Uhl-Forschungsstelle für Natur- und Umweltschutz
- Dr. Bertold Suhner-Stiftung für Natur-, Tier- und Landschaftsschutz
- Stiftung Geobotanisches Forschungsinstitut Rübel

Zitierung

Gigon, A., 2021. Symbiosen in unseren Wiesen, Wäldern und Mooren. 60 Typen positiver Beziehungen und ihre Bedeutung für den Menschen. 2. Aufl. Haupt, Bern. 432 S.

Der Haupt Verlag wird vom Bundesamt für Kultur für die Jahre 2021–2024 unterstützt.

2. Auflage: 2021

1. Auflage: 2020

ISBN 978-3-258-08248-6 (Buch)

ISBN 978-3-258-48248-4 (E-Book)

Gestaltungskonzept: pooldesign, CH-Zürich

Satz und Umschlag: Die Werkstatt Medien-Produktion GmbH, D-Göttingen

Lektorat: Claudia Huber, D-Erfurt

Alle Rechte vorbehalten.

Copyright © 2021 Haupt Bern

Jede Art der Vervielfältigung ohne Genehmigung des Verlages ist unzulässig.

Inhalt

Vorworte	10
Einführung	11
Konzept	12
Gliederung	12
1 Was sind positive Beziehungen, Symbiose und Mutualismus?	15
1.1 Definitionen, Symbole und Namen der zwischenartlichen Beziehungen ...	17
1.1.1 Förderung (+ und +*), Beeinträchtigung (–) und Nullwirkung (0) zwischen verschiedenen Arten	17
1.1.2 Direkte Beziehungen zwischen zwei Arten	18
1.1.3 Warum kann auch eine nur einseitige Förderung zwischen zwei Arten als positive Beziehung angesehen werden?	21
1.1.4 Definitionen von «positive Beziehung», obligat (+*) und fakul- tativ (+) sowie von Symbiose, Eusymbiose und Mutualismus	22
1.1.5 Spezielle Hinweise zu den Begriffen und Symbolen Symbiose, Mutualismus, Kommensalismus und Interdependenz	24
1.1.6 Der Blickwinkel des Menschen und das Symbol 	25
1.2 Auf welchen Förderungsfunktionen beruhen die positiven Beziehungen?	26
1.3 Die fünf Grundkategorien von direkten, positiven Beziehungen zwischen zwei Arten +*+*, +*+, ++, +*0, +0	29
1.3.1 Grundkategorie +*+*: Wechselseitig obligate positive Beziehung zwischen zwei Arten: Symbiose im engeren Sinn, also Eusymbiose	29
1.3.2 Grundkategorie +*+: Wechselseitig positive, einseitig obligate Bezie- hung zwischen zwei Arten: eine Symbiose im weiteren Sinn	29
1.3.3 Grundkategorie ++: Wechselseitig positive, nicht obligate Beziehung zwischen zwei Arten: eine Symbiose im weiteren Sinn ...	30
1.3.4 Grundkategorie +*0: Obligate, einseitig positive Beziehung zwischen zwei Arten: Kommensalismus	30
1.3.5 Grundkategorie +0: Nicht obligate, einseitig positive Beziehung zwischen zwei Arten: Kommensalismus	31
1.4 Indirekte positive Beziehungen (Zusatz-Symbol Δ)	32
1.4.1 Allgemeines zu den indirekten positiven Beziehungen	32

1.4.2	Feind-meines-Feindes-ist-mein-Freund-Beziehung	32
1.4.3	Tarnung, Mimese und Mimikry	34
1.4.4	Gesundheitspolizei-Beziehung	38
1.5	Spezielle Aspekte der positiven Beziehungen	39
1.5.1	Die Beziehungen können sich je nach den Umweltbedingungen, weiteren Arten und im Lauf der Zeit stark ändern	39
1.5.2	Enge bis lockere positive Beziehungen	41
1.5.3	Spezifische und unspezifische positive Beziehungen	41
1.5.4	Koevolvierte und nicht koevolvierte positive Beziehungen	41
1.5.5	Zwischen zwei Arten können gleichzeitig mehrere positive Beziehungen vorkommen	42
1.5.6	Positive Beziehungen können manchmal mit negativen gekoppelt sein	42
1.5.7	Positive Beziehung zu abgestorbenen Individuen oder Ausscheidungen einer anderen Art	43
1.5.8	Bestimmte positive Beziehungen werden von Säugetieren und Vögeln «erlernt»	44
1.5.9	Sollen Fraß-Beziehungen, die den Partner praktisch nicht beeinflussen, als einseitig positiv angesehen werden?	45
1.6	Was ist unter Einzelbeziehung und unter Typ von positiver Beziehung zu verstehen?	45
1.7	Förderungskonstellation und Förderungsnetz: zwei neue Darstellungsweisen	46
2	Positive Beziehungen in einer Magerwiese bzw. -weide	51
2.1	Beschreibung, Vorkommen, Bewirtschaftung und Artenvielfalt	53
2.2	Positive Beziehungen zwischen Pflanzen- und Tierarten	61
2.2.1	Für Pflanzen- und Tierarten wechselseitig positive Beziehungen	61
2.2.2	Für Pflanzenarten einseitig positive Beziehungen mit Tierarten	86
2.2.3	Für Tierarten einseitig positive Beziehungen mit Pflanzenarten	97
2.3	Positive Beziehungen zwischen Pflanzenarten	111
2.4	Positive Beziehungen zwischen Tierarten	117
2.5	Positive Beziehungen zwischen Pflanzenarten und Pilz- bzw. Bakterienarten	131
2.6	Positive Beziehungen zwischen Tierarten und Pilz- bzw. Bakterienarten	145

2.7	Positive Beziehungen zwischen Pilz- und Bakterienarten	149
2.8	Förderungskonstellationen und -netze	150
2.8.1	Förderungskonstellationen	150
2.8.2	Ausschnitt aus dem Förderungsnetz in einer Magerwiese – oder: Wie Wurzelpilze ein Rendezvous von Schmetterlingen ermöglichen	158
3	Positive Beziehungen in einem naturnahen Laubwald	163
3.1	Beschreibung, Bewirtschaftung, Vorkommen und Artenvielfalt	165
3.2	Positive Beziehungen zwischen Pflanzen- und Tierarten	168
3.2.1	Für Pflanzen- und Tierarten wechselseitig positive Beziehungen	171
3.2.2	Für Pflanzenarten einseitig positive Beziehungen mit Tierarten	188
3.2.3	Für Tierarten einseitig positive Beziehungen mit Pflanzenarten	189
3.3	Positive Beziehungen zwischen Pflanzenarten	196
3.4	Positive Beziehungen zwischen Tierarten	205
3.5	Positive Beziehungen zwischen Pflanzenarten und Pilz- bzw. Bakterienarten	228
3.6	Positive Beziehungen zwischen Tierarten und Pilz- bzw. Bakterienarten	243
3.7	Positive Beziehungen zwischen Pilz- und Bakterienarten	248
3.8	Förderungskonstellationen und -netze	250
3.8.1	Förderungskonstellationen	250
3.8.2	Ausschnitt aus dem Förderungsnetz in einem Laubwald	262
4	Positive Beziehungen in Moor, Hecke, Blaugrashalde und alpiner Schuttflur	267
4.1	Positive Beziehungen in Mooren insbesondere im Hochmoor	269
4.2	Wie fördern Arten in einer Hecke bzw. an einem Waldrand einander?	277
4.3	Positive Beziehungen in einer alpinen Blaugrashalde	299
4.4	Ein alpines Blumenpolster dank der positiven Beziehungen?	310
5	Positive Beziehungen bei Sukzession, Stoffkreisläufen und Evolution	315
5.1	Positive Beziehungen im Verlauf der ökologischen Sukzession	317
5.1.1	Von der kahlen Gletschermoräne zum Lärchen-Arvenwald	317
5.1.2	Von der nicht mehr bewirtschafteten Magerwiese zum Laubwald	331
5.2	Stoffkreisläufe und Abbau von Totholz im Laubwald	336

5.3	Evolution und Konvergenz sowie die Endosymbiontentheorie	344
5.3.1	Die Evolution von Symbiosen und der Kampf ums Dasein	344
5.3.2	Konvergenz bei mehreren Symbiosen verdeutlicht, wie global wichtig sie sind	350
5.3.3	Die Endosymbiontentheorie der Entstehung der tierischen und der pflanzlichen Zelle	353
6	Übersicht über die positiven Beziehungen und ihre Bedeutung in den Ökosystemen, in der Biosphäre und für den Menschen	355
6.1	Liste der 60 beschriebenen Typen von positiven Beziehungen	357
6.1.1	Die zehn Typen von positiven Beziehungen, die in praktisch allen natürlichen und naturnahen Land-Ökosystemen Mitteleuropas vorkommen	358
6.1.2	Typen von Beziehungen, die vorwiegend für Pflanzen positiv sind	360
6.1.3	Typen von Beziehungen, die vorwiegend für Tiere positiv sind	362
6.1.4	Seltene oder sehr spezielle Typen von positiven Beziehungen	364
6.1.5	Fazit und die Bedeutung von Ökosystemingenieur-Arten	367
6.1.6	Weitere Typen positiver Beziehungen	368
6.2	Kurzer Vergleich der verschiedenen Ökosysteme hinsichtlich der positiven Beziehungen	368
6.3	Mehrere ökologisch unerlässliche Prozesse werden nur durch Symbiosen ermöglicht	369
6.4	Schematischer Überblick über die beschriebenen Symbiosen	371
6.5	Stichworte zur Bedeutung der positiven Beziehungen in der Biosphäre und für den Menschen	374
6.5.1	Die Pflanzen, Tiere, Pilze und Mikroorganismen halten die globalen Stoffkreisläufe und Teile des Energieflusses in Gang	374
6.5.2	Etwa 90 % der 380 000 Pflanzenarten der Erde leben in Symbiose mit Wurzelpilzen (Mykorrhizen)	374
6.5.3	Die symbiotische Stickstofffixierung hat für viele Ökosysteme eine große Bedeutung	375
6.5.4	Ohne Bestäubung vor allem durch Insekten gäbe es viel weniger Früchte und Samen	376
6.5.5	Die Verbreitung (Ausbreitung) von Früchten und Samen durch Tiere ist wichtig	377
6.5.6	Die Rolle der 1 000 000 000 000 000 Ameisen auf der Erde	378

6.5.7	Regenwürmer durchwühlen Milliarden Tonnen Boden pro Jahr . . .	378
6.5.8	Haben Flechten eine globale Bedeutung?	379
6.5.9	Weitere global wichtige positive Beziehungen	379
6.5.10	Anzahl Arten in global wichtigen Symbiosen in Land- Ökosystemen sowie der monetäre Wert der Bestäubung	380
6.6	Positive Beziehungen zwischen dem Menschen und dem Wiesen-Ökosystem sowie den Nutztieren und -pflanzen?	381
6.7	Positive Beziehungen und Naturschutz	382
6.8	Biodiversität und Symbiosen	386
7	Die Bedeutung der positiven Beziehungen für das Naturverständnis des Menschen	387
7.1	Wird die Bedeutung der Symbiosen in der Natur unterschätzt?	389
7.2	Die Berücksichtigung der positiven Beziehungen kann zu einem sachgerechteren und partnerschaftlicheren Naturverständnis beitragen	392
Anhänge		
	Anhang A: Finden von positiven Beziehungen in Wiesen und Weiden	396
	Anhang B: Finden von positiven Beziehungen in Wäldern	398
	Anhang C: Tabelle der positiven Beziehungen zwischen 68 Magerwiesen- Pflanzenarten, Mykorrhizen, Bestäubern und Samenverbreitern	400
	Anhang D: Tabelle der positiven Beziehungen zwischen 38 Buchenwald- Pflanzenarten, Mykorrhizen, Bestäubern und Samenverbreitern	402
	Anhang E: Vegetationsaufnahmen auf Moränen des Grossen Aletschgletschers . .	404
	Anhang F: Fach- und Sachbücher (Überblick)	406
	Anhang G: Summary of the book	407
	Literaturverzeichnis und Internetquellen	408
	Dank	414
	Glossar	415
	Bildnachweis	419
	Alphabetisches Verzeichnis der deutschen Namen der Arten und Artengruppen	425
	Alphabetisches Verzeichnis der wissenschaftlichen Namen der Arten und Artengruppen	429

Vorwort zur 1. Auflage

Begeisterung für die Natur begleitet mich schon seit der Jugend. Dies bewog mich, Naturwissenschaften an der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich zu studieren. Mich interessierten und interessieren vor allem die Beziehungen zwischen den Pflanzen, den Tieren und dem Boden. Im Verlauf von Untersuchungen in verschiedenen Wiesentypen realisierte ich, dass neben der Konkurrenz zwischen den Arten auch die positiven Beziehungen zwischen diesen eine wichtige Rolle spielen und zum Zusammenleben beitragen. Zu diesem Thema folgten in den letzten dreißig Jahren mehrere Publikationen.

Es ist mir immer wichtig, Erkenntnisse über die Natur anderen Menschen näherzubringen, früher als Hochschuldozent, insbesondere mit Feldpraktika, und bis heute mit Exkursionen und Vorträgen auch für ein breiteres Publikum. Die Phänomene draußen in der Natur stehen dabei immer im Vordergrund und nicht so sehr abstrakte Modelle. In die gleiche Richtung zielte und zielt mein Engagement im Naturschutz. All dies führte zum vorliegenden Buch mit seinen zahlreichen Fotos, Tabellen und Übersichtsdarstellungen sowie den im Anhang zusammengestellten Tipps für das Finden und Beobachten von positiven Beziehungen in unseren Wiesen und Wäldern. Diese Tipps können die Leserin/den Leser dazu anregen, weitere positive Beziehungen in der Natur zu entdecken.

In einem größeren Zusammenhang geht es mir in diesem Buch nicht zuletzt auch darum, die Bedeutung der positiven Beziehungen zwischen den Arten für den Menschen herauszuarbeiten.

Dieses Buch ist für Lehrer, Studierende in den ersten Semestern, NaturschützerInnen, ExkursionsleiterInnen und generell für Menschen gedacht, die Interesse und Freude an der Natur haben.

Vorwort zur 2. Auflage

Es wurden zahlreiche Verbesserungen und Änderungen vorgenommen sowie mehrere Kapitel umgestellt. Das Konzept der positiven Beziehung als allgemeiner Oberbegriff, der auch die Symbiose beinhaltet, wurde klarer gefasst (Kap. 1.1.4). Das Kap. 1.3 wurde gestrafft. In die Kap. 2–6 wurden insgesamt zehn faszinierende neue Beispiele zu verschiedenen Typen von positiven Beziehungen eingefügt. Neu sind das Kap. 5.3.2 über die Konvergenz bei Symbiosen sowie das Synthesekapitel 6.4.

Andreas Gigon

Einführung

Ein Spaziergang in einem Wald oder durch eine Blumenwiese zeigt uns ein stetes und ausgeglichenes Zusammenleben, eine Koexistenz vieler verschiedener Pflanzen und Tiere. Ab und zu sieht man Vögel hin und her fliegen oder man hört einen Gesang oder Ruf. Bei genauem Hinschauen und -hören nimmt man auch kleinere Tiere wahr: Bienen, Ameisen, Spinnen, Schmetterlinge. Ab und zu sieht man Vögel, die Insekten von Zweigen abpicken, blätterfressende Raupen oder weidende Rehe, also Tiere, die Pflanzen bzw. andere Tiere fressen – gesamthaft fällt kein allgegenwärtiges Fressen-und-gefressen-Werden auf. Trotzdem glauben manche Menschen, dass in der belebten Natur der Kampf, das Gesetz des Stärkeren und die Konkurrenz die wichtigsten Prozesse sind. Fernsehsendungen über Raubtiere, die ihre Beute jagen und fressen, sind häufig und beliebt.

Welches Bild der Natur stimmt nun? Beide!

Wir erleben, dass Tiere und der Mensch Pflanzen und Tiere fressen bzw. essen. Fraß, Konkurrenz und andere als negativ bezeichnete Beziehungen sind für das Leben unerlässlich. Auch tragen sie dazu bei, dass einzelne Arten nicht völlig überhandnehmen, was langfristig nicht nachhaltig wäre.

Aber auch die mannigfachen *Symbiosen*, hier verstanden als enge und dauerhafte gegenseitige Förderungen zwischen zwei Arten, sowie zahlreiche andere positive Beziehungen sind für das Funktionieren der belebten Natur unerlässlich. Bekannte Beispiele hierzu sind:

- Blütenbestäubung durch Insekten
- Samenausbreitung durch Insekten, Vögel und Säugetiere
- Symbiosen zwischen Pflanzen und Wurzelpilzen (Mykorrhizen)

Wie wir sehen werden, kommen in unseren Wiesen und Wäldern zusätzlich zu den soeben genannten noch viele Hundert weitere positive Einzelbeziehungen vor. Viele von ihnen sind wenig bekannt – und faszinierend, z. B. jene der Schlafstättenblumen, der Ammenpflanzen, der Rendezvousblumen, der Einemsung und der Nachnutzung verlassener Käferfraßgänge. Oft sind die Beziehungen nur für *einen* der Partner positiv, für den anderen hingegen bedeutungslos.

Die älteste schriftliche Aufzeichnung über eine positive Beziehung zwischen verschiedenen Arten stammt vom griechischen Geschichtsschreiber Herodot (ca. 490–ca. 420 v. Chr.). Er beschrieb, dass bestimmte Vögel aus dem Maul des Nilkrokodils Blutegel (andere Quellen sagen Nahrungsreste) wegpicken, ein Verhalten, das heute als Putzsymbiose bezeichnet wird.

Nicht Thema dieses Buches sind die positiven Beziehungen zwischen Individuen ein und derselben Art, also z. B. die Brutpflege, das gemeinsame Jagen, das Zusammenleben bei den staatenbildenden Insekten (Bienen, Ameisen) sowie die Kommunikation zwischen Individuen der gleichen Pflanzenart.

Konzept

In diesem Buch geht es darum, ein möglichst umfassendes Bild der positiven Beziehungen, die in einem *einzelnen Ökosystem* vorkommen, zusammenzustellen, von den Tieren über die Pflanzen und die Pilze bis zu den Bakterien. Dieser Ansatz unterscheidet sich grundlegend von dem anderer Bücher zum Thema Symbiose bzw. Mutualismus. In den Werken z. B. von Offenberger (2014), Bronstein (2015 a) und Brandstetter & Reichholf (2016) sowie in den gängigen Ökologie-Lehrbüchern stehen nicht die Ökosysteme im Vordergrund, sondern detaillierte Beschreibungen und Analysen einzelner wichtiger oder besonders attraktiver Symbiosen. Viele von ihnen kommen nur in exotischen Ökosystemen vor. Im Gegensatz dazu werden im vorliegenden Buch die zwischenartlichen positiven Beziehungen vor unserer Haustüre beschrieben und analysiert, in mehreren natürlichen bzw. naturnahen Land-Ökosystemen Mitteleuropas. Die Fokussierung auf diese Region ermöglicht der Leserin und dem Leser einen unmittelbaren Bezug zu den besprochenen Ökosystemen: Sie können diese besuchen und die im Buch beschriebenen Beziehungen entdecken. Die von bloßem Auge oder mit einer Lupe sichtbaren Beziehungen sind mit  gekennzeichnet. Anregungen für Beobachtungen liefern auch die in den Anhängen A und B präsentierten über 40 Tipps.

Gliederung

Als Erstes wird in einem *Methodenkapitel* (Kap. 1) auf wichtige, in der wissenschaftlichen Literatur verwendete Begriffe eingegangen. Die verschiedenen Grundkategorien von Beziehungen werden definiert und mit den einleuchtenden Symbolen + (Plus) für «Förderung», – (Minus) für «Beeinträchtigung» und 0 (Null) für «keine Bedeutung» charakterisiert. Auf die Verwendungen der unzähligen, für einzelne positive Beziehungen verwendeten Fachausdrücke wie Kommensalismus, Proto Kooperation, Facilitation und Amensalismus wird weitgehend verzichtet, mit Ausnahme der Begriffe Symbiose und Mutualismus.

Positive Beziehungen werden in diesem Buch wie folgt definiert: *Beziehungen, in denen eine der Arten oder Artengruppen gefördert und die andere ebenfalls gefördert oder nicht beeinträchtigt wird.* Diese Definition ist weit gefasst, indem sie auch *einseitig positive Beziehungen umfasst.* Beispiel einer solchen ist die obligate Benützung leerer Schneckenhäuschen durch bestimmte Wildbienen-Arten als Brutplatz. Diese Beziehung ist für die Biene positiv, für das leere Schneckenhäuschen bzw. die Schnecke jedoch bedeutungslos.

Wichtig ist hier der Hinweis, dass «positiv» nur im naturwissenschaftlichen Sinn von Förderung zu verstehen ist und nicht als ethische Wertung. Außerdem sei festgehalten, dass sich «Gegenleistung», «helfen» und ähnliche Ausdrucksweisen auf die Wirkung beziehen und nicht ein absichtsvolles Handeln bedeuten.

Im *Hauptteil* (Kap. 2–4) werden positive Beziehungen in sieben natürlichen oder naturnahen mitteleuropäischen Land-Ökosystemen beschrieben. Diese und ähnliche Ökosysteme decken einen namhaften Teil der natürlichen und naturnahen Landfläche Mitteleuropas mit feucht-gemäßigten Klimabedingungen ab. In diesen Ökosystemen kommen jeweils *Dutzende bis Hunderte von verschiedenen positiven Einzelbeziehungen* vor. Mit den neuartigen grafischen Darstellungen der *Förderungskonstellation* und des *Förderungsnetzes* wird angestrebt, eine Übersicht über die große Zahl und das Zusammenwirken der positiven Beziehungen in den Ökosystemen Magerwiese bzw. Laubwald zu geben (Kap. 2.8 und 3.8).

In Kap. 5 wird geprüft, inwieweit positive Beziehungen bei der ökologischen Sukzession (5.1), also bei der zeitlichen Abfolge verschiedener Ökosysteme an einem Ort, sowie in den *Stoffkreisläufen* (5.2) eine Rolle spielen. Thema von Kap. 5.3 ist die *Evolution*. Es würde den Rahmen dieses Buches sprengen, diesen für die Entstehung von engen positiven Beziehungen entscheidenden Prozess ausführlich zu beschreiben. Thematisiert wird jedoch die Frage, inwieweit neben dem Kampf und dem Gesetz des Stärkeren auch positive Beziehungen zwischen den Arten in Evolutionsprozessen wichtig sind.

Einen *Gesamtüberblick über die im Buch beschriebenen positiven Beziehungen* liefert das Kap. 6. Dazu werden die rund 700 zusammengestellten *Einzelbeziehungen* zu etwa 60 *Beziehungstypen* zusammengefasst, also zu Gruppen von Beziehungen, die auf dem gleichen ökologischen Prinzip oder ähnlichen Prinzipien beruhen. So bilden z. B. die zahlreichen verschiedenen Varianten der Blütenbestäubung durch Tiere einen einzigen Beziehungstyp. Anschließend wird der Blick ausgeweitet auf die große Bedeutung der Symbiosen und anderen positiven zwischenartlichen Beziehungen in der gesamten Biosphäre und für das Leben des Menschen (Kap. 6.5 bis 6.8).

Im Schlusskapitel (Kap. 7) wird der Frage nachgegangen, wieso die positiven Beziehungen trotz ihrer Häufigkeit und ihrer wichtigen ökologischen Wirkungen sowohl in der Allgemeinheit als auch in der Wissenschaft oft als weniger wichtig angesehen werden als die negativen wie der Kampf und die Konkurrenz. Es werden Gründe für diese einseitige Sichtweise beschrieben, wobei auch nicht naturwissenschaftliche Aspekte zur Sprache kommen. Anschließend wird diskutiert, inwieweit die Berücksichtigung der positiven Beziehungen dazu beitragen kann, dass Menschen ein *sachgerechteres und partnerschaftlicheres Naturverständnis* und daraus folgend ein *entsprechendes Verhalten* gewinnen. Dafür ist grundlegend, die Bilder des Gesetzes des Stärkeren und des *Fressen-und-gefressen-Werdens* zu *ergänzen* durch die Bilder der Symbiose und des *Fördern-und-gefördert-Werdens*.

Damit das Literaturverzeichnis nicht übermäßig lang wird, wurde in manchen Fällen darauf verzichtet, die entsprechenden Publikationen zu zitieren. Diese können jedoch mit den entsprechenden thematischen Stichwörtern meist leicht im Internet gefunden werden.

Die Pflanzennamen werden in diesem Buch hauptsächlich gemäß Landolt et al. (2010) und der Flora Helvetica von Lauber et al. (2018) verwendet, die Namen der Schmetterlinge gemäß Bühler-Cortesi (2013) und jene der Pilzarten gemäß der Roten Liste von Senn-Irlet et al. (2007). Das in einigen Artnamen vorkommende antiquierte Adjektiv «gemein» wird durch «gewöhnlich» ersetzt.

1

Was sind positive Beziehungen, Symbiose und Mutualismus?



Vorangehende Seite:
Kirschblüten werden von Bienen bestäubt – eine typische
und bekannte, wechselseitig positive Beziehung.

1.1 Definitionen, Symbole und Namen der zwischenartlichen Beziehungen

In diesem Kapitel werden die Methoden, Symbole und Begriffe beschrieben, die zur Charakterisierung der Beziehungen zwischen verschiedenen Arten angewandt werden.

1.1.1 Förderung (+ und +*), Beeinträchtigung (–) und Nullwirkung (0) zwischen verschiedenen Arten

Eine **Förderung, also positive Wirkung (Symbol +)**, liegt vor, wenn eine Art besser gedeiht, eine größere Populationsdichte bzw. mehr Nachkommen (Nachwuchs, Eier, Samen, Sporen) hat oder länger lebt, wenn sie mit einer anderen Art oder mehreren anderen Arten lebt als ohne diese. In der Wissenschaft spricht man auch von einer Vergrößerung der reproduktiven Fitness. Oft ermöglicht das Zusammenleben der einen Art oder beiden Arten, etwas zu erlangen, was sonst «teuer» oder unmöglich zu erhalten ist. Ein Beispiel hierfür ist der gezielte Transport von Pollen von Blüte zu Blüte durch die Bestäuber. Eine positive Wirkung liegt auch vor, wenn eine Art durch das Zusammenleben mit einer anderen Art oder Artengruppe unter neuen (anderen) Umweltbedingungen leben kann (Beispiele siehe unten). Die hauptsächlichen Förderungsfunktionen sind Schutz, Ernährung und Transport (siehe Kap. 1.2). Bei einer Förderung muss der Vorteil natürlich größer als ein allfälliger Nachteil sein (siehe das Schema in Kap. 1.1.2). Selbstverständlich können positive Wirkungen verschieden stark oder häufig sein. Auf eine solche Differenzierung wird hier jedoch verzichtet. Geht man ins Detail, so kann man zwei Fälle von positiven Wirkungen unterscheiden:

1. Positive Wirkungen, bei denen mindestens bei *einer* Art eine im Verlauf der Evolution entstandene **Anpassung** an die andere Art vorliegt (siehe Kap. 5.3). Man kann auch von **Art-zu-Art-Förderung** bzw. **eigentlicher positiver Beziehung** sprechen. Ein Beispiel hierfür ist die Blütenbestäubung durch Insekten.
2. Positive Wirkungen, bei denen *keine Anpassung* einer Art an eine andere Art oder Artengruppe vorliegt. Hier handelt es sich um ein Zusammentreffen, das für die betreffende Art positiv ist; sie profitiert einfach, weswegen man diesen Fall als **Profitierung** bezeichnen kann. Ein Beispiel hierfür ist, wenn bestimmte Waldkräuter davon profitieren, dass Bäume ein Mikroklima schaffen, das ihnen das Leben ermöglicht. Die Kräuter sind dabei nicht an bestimmte Baumarten angepasst (jedoch an das Waldklima). Man kann in diesem Zusammenhang auch von **Ermöglichung** sprechen; z. B. ermöglicht das Astwerk eines Baumes (der selbst nichts davon hat) einer Amsel, in ihm (instinktiv) ihr Nest zu bauen.

Zwischen diesen beiden Fällen gibt es fließende Übergänge, sodass es nicht immer einfach ist, positive Wirkungen einem der beiden beschriebenen Fälle zuzuordnen. Der Einfachheit wegen wird im Folgenden von positiven Beziehungen gesprochen, auch wenn es sich streng genommen um ein Profitieren im obigen Sinn handelt.

Die Bedeutung des Symbols +* wird erst in Kap. 1.1.4 beschrieben.

Eine **Beeinträchtigung bzw. Schädigung, also negative Wirkung (Symbol -)**, ist natürlich das Gegenteil von Förderung. Sie liegt vor, wenn eine Art von einer anderen Art gefressen, parasitiert, vergiftet, verdrängt oder sonst irgendwie geschädigt wird, insbesondere, wenn sie weniger Nachkommen hat, die (reproduktive) Fitness also verringert wird. Eine Art kann auch dadurch beeinträchtigt werden, dass eine andere Art die Umweltbedingungen so verändert, dass die erstgenannte Art dort nicht mehr leben kann, z. B. infolge zu starker Beschattung.

Hier muss darauf aufmerksam gemacht werden, dass *Fraß auch in positiven Beziehungen vorkommen kann*. So profitieren bestimmte Tierarten davon, dass sie abgestorbene Teile (z. B. Falllaub), Ausscheidungen oder Kadaver fressen, wodurch die betreffende Art natürlich nicht beeinträchtigt wird. Auch wenn die Bestäuber Nektar und einen Teil des Pollens fressen, ist der Nutzen für die Pflanzenart größer als der Schaden, sodass gesamthaft eine positive Beziehung vorliegt (siehe Kap. 1.5.6). Analoges gilt auch bei der Samenausbreitung durch Tiere. Auch bei der Feind-meines-Feindes-ist-mein-Freund-Beziehung geht es z. T. um Fraß und Parasitismus (siehe Kap. 1.4.2). Eine Beeinträchtigung kann auch vorliegen, wenn Tiere Pflanzenteile als Heilpflanzen nutzen. So tragen z. B. Stare die aromatischen Blüten von Schafgarbe als «Desinfektionsmittel» ins Nest. Die Menge an Blüten ist aber so gering, dass die Schafgarbe praktisch nicht beeinträchtigt wird.

Eine **Nullwirkung (Symbol 0)**, manchmal auch als **neutrale Wirkung** bezeichnet, liegt vor, wenn weder eine Förderung noch eine Beeinträchtigung vorhanden ist. Wie oben erwähnt, liegt *keine* Beeinträchtigung vor, wenn sich eine Art z. B. von *toten* Ästen, Falllaub, Exkrementen oder einem Kadaver einer anderen Art ernährt.

1.1.2 Direkte Beziehungen zwischen zwei Arten

In vielen Ökologie-Lehrbüchern werden die Beziehungen (Interaktionen) zwischen zwei Arten oder Artengruppen mit den Kombinationen von Förderung (+), Beeinträchtigung (-) und Nullwirkung (0) charakterisiert und mit den Namen bezeichnet, die in der unten stehenden Tabelle aufgeführt sind.

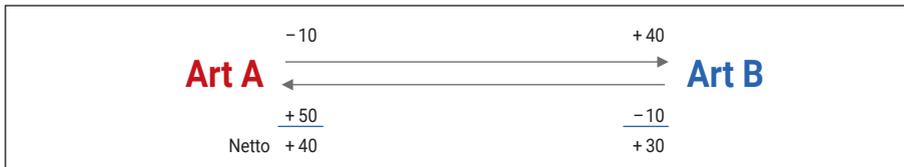
Da beispielsweise die Kombination $+ -$ das Gleiche ist wie $- +$ (obwohl die Bedeutung für die betreffenden Arten natürlich entgegengesetzt ist), ergeben sich insgesamt fünf verschiedene Kombinationsmöglichkeiten dieser drei Symbole.

Die fünf verschiedenen Kombinationen von $+$, 0 und $-$ in der unten stehenden Tabelle sowie die in Kap. 1.1.4 beschriebenen drei zusätzlichen Kombinationen mit der obligaten, also unerlässlichen positiven Wirkung (Symbol $+*$) werden im Folgenden als *Grundkategorien* von Beziehungen bezeichnet (siehe Kap. 1.3).

Die sich aufgrund der Kombinationsmöglichkeiten von Förderung, Beeinträchtigung und Nullwirkung ergebenden fünf Grundkategorien von Beziehungen zwischen zwei Arten bzw. zwei Artengruppen. Dabei wird aber keine Aussage darüber getroffen, ob die Förderung unerlässlich, also obligat, oder ob sie fakultativ ist (siehe Kap. 1.1.4). Von den 18 in der Tabelle angegebenen Bezeichnungen werden in diesem Buch nur die grün markierten verwendet.

		ART B		
		Gefördert	Unbeeinflusst, Nullwirkung	Beeinträchtigt, geschädigt
ART A		$+$	0	$-$
		Gefördert	$+$ $+$ Mutualismus, Symbiose, Facilitation, Kooperation, Protokooperation, eine positive Beziehung	$+$ 0 Kommensalismus, Probiose, Facilitation, eine positive Beziehung
Unbeeinflusst	0	gleich wie $0 +$ Mitte rechts oben	$0 0$ Keine Beziehung, Neutralismus	$0 -$ Amensalismus, (Konkurrenz, Wettbewerb)
Beeinträchtigt, geschädigt	$-$	gleich wie $- +$ ganz rechts oben	gleich wie $- 0$ ganz rechts Mitte	$- -$ Konkurrenz, Wettbewerb, Kompetition

Bei den wechselseitig positiven Beziehungen, also der Symbiose bzw. dem Mutualismus, ist es übrigens nicht so, dass zwischen den beiden Partnern einfach nur eine Förderung vorliegt, sondern diese «kostet» auch etwas, wie dies in der unten stehenden Abbildung dargestellt ist.



Die insgesamt positive Nettobilanz von Kosten (Symbol $-$) und Nutzen ($+$) einer wechselseitig positiven Beziehung zwischen den Arten A und B. Die angegebenen Zahlenwerte sind willkürlich.

Als Beispiel kann man die wechselseitig positive Beziehung zwischen einer Pflanze und einem Wurzelpilz (Mykorrhiza) heranziehen. Die Pflanze kann in der Photosynthese relativ leicht Kohlenhydrate herstellen und gibt davon einen Teil an den Pilz ab. Bei der Versorgung der Pflanze mit Phosphorverbindungen, die der Pilz aus dem Boden aufnimmt, ist es analog. Netto ist die Beziehung für beide Partner positiv (Einzelheiten siehe Kap. 3.5).

Wie in der Einleitung bereits festgehalten, sind die positiven Beziehungen zwischen Individuen (oder Gruppen von Individuen) der *gleichen* Art nicht Thema des vorliegenden Buches. Beispiele solcher Beziehungen sind die Brutpflege, das Rudelverhalten sowie das Zusammenleben bei staatenbildenden Insekten wie Ameisen und Bienen. Solche Beziehungen werden meist als *Kooperation* (Zusammenwirken) oder als *Altruismus* bezeichnet (von lat. *alter* = der Andere, im Sinn von uneigennütziger Hilfe).

Bevor weiter auf das Hauptthema dieses Buches, die positiven Beziehungen, eingegangen wird, sollen noch kurz die negativen und die gemischten zwischenartlichen Beziehungen beschrieben werden.

Rein negative Beziehungen sind jene, in denen einer der Partner beeinträchtigt wird und der andere ebenfalls beeinträchtigt bzw. nicht gefördert wird, immer im Vergleich zum Leben ohne den Partner.

Beispiele für die --Beziehung:

- Geringeres Wachstum beider Grasarten beim Zusammenleben in Vergleich zum Wachstum der einzelnen Arten in Reinkultur, beispielsweise infolge von Konkurrenz um Bodennährstoffe.
- Konkurrenz zwischen gleich großen und gleich aggressiven Vogelarten am Futterbrett.

Beispiele für die -0-Beziehung:

- Orchideen, die von weidenden Rindern, die nichts davon haben, zertreten werden.
- Aus Nussbaumblättern werden bei der Zersetzung Stoffe freigesetzt, die für bestimmte andere Pflanzenarten giftig sind. Für einen ausgewachsenen Nussbaum ist dies wohl bedeutungslos.

Gemischte Beziehungen sind jene, in denen einer der Partner beeinträchtigt und der andere gefördert wird, immer im Vergleich zum Leben ohne den Partner.

Beispiele für die + - -Beziehung:

- Beziehung zwischen einem Wolf, der ein Reh tötet und frisst.
- Besseres Wachstum des Englischen Raygrases (*Lolium perenne*) in Mischkultur mit Weiß-Klee (*Trifolium repens*) als aufgrund des Wachstums des Grases in Reinkultur zu erwarten ist. Beim Weiß-Klee ist das Gegenteil der Fall. Die Ursache für diesen Befund ist, dass das Raygras von der Stickstoffnahrung profitiert, die ihm durch die Knöllchenbakterien des Klees zur Verfügung gestellt wird. Der Klee hingegen wird durch das Raygras beschattet, also durch Konkurrenz um Licht im Wachstum beeinträchtigt.
- Eine Giftwirkung ist für die betreffende Art von Vorteil, für die betroffene hingegen negativ.

Beispiele für die +* - -Beziehung:

- Der Kuckuck parasitiert obligat im Nest einer anderen Vogelart.
- Die Mistel muss obligat auf einem Baum parasitieren.

1.1.3 Warum kann auch eine nur einseitige Förderung zwischen zwei Arten als positive Beziehung angesehen werden?

In der Natur kommen viele Fälle vor, wo beim Zusammenleben von zwei Arten nur *eine* gefördert wird, die andere hingegen unbeeinflusst bleibt (Nullwirkung). Beispielsweise profitiert der Efeu (*Hedera helix*) vom Baum, auf den er geklettert ist, weil dort mehr Licht für die Fotosynthese zur Verfügung steht und die Ausbreitung der Samen durch Vögel wohl eher erfolgt. Der Baum wird vom Efeu im Allgemeinen weder geschädigt noch gefördert: eine +0-Beziehung.

Auch bei den Mistkäfern, die sich bekanntlich von Kot von Wildtieren und Vieh ernähren, liegt eine +0-Beziehung vor, denn das Tier, das den Kot ausgeschieden hat, profitiert von der Beziehung nicht. Analoges gilt für all die vielen Kleintiere, Pilze und Mikroorganismen, die Falllaub und Totholz abbauen.

Sind solche Zusammenhänge überhaupt als Beziehungen anzusehen?

In den meisten Fällen: ja, sofern die eine Art *Anpassungen* hat, die das Zusammenleben mit der anderen Art ermöglichen. Solche Anpassungen sind im Erbgut der betreffenden Art festgelegt. (Gibt es keine solchen Anpassungen, so liegt ein bloßes Profitieren, aber keine wirkliche Beziehung vor, siehe Kap. 1.1.1). Eine Anpassung liegt z.B. beim Efeu vor: Er hat Haftorgane und klettert. Anpassungen des Mistkäfers sind, den Gestank des Tierkots zu riechen, hinzukriechen, ihn zu fressen und schließlich verdauen zu können. Auch die verschiedenen Organismen, die z. B. Falllaub und Totholz abbauen, müssen daran angepasst sein, die in diesen Substraten enthaltenen chemischen Verbindungen zu zersetzen und die Abbauprodukte dann als Nahrung aufzunehmen.

1.1.4 Definitionen von «positive Beziehung», obligat (+*) und fakultativ (+) sowie von Symbiose, Eusymbiose und Mutualismus

Für das Verständnis von ökologischen Zusammenhängen ist wichtig zu wissen, ob eine Art auf die *direkte Förderung durch eine andere Art angewiesen ist, also alleine nicht lebensfähig ist. Dieser Fall wird mit dem Symbol +* gekennzeichnet.* Meist ist eine solche Beziehung eng und mehr oder weniger dauerhaft. Liegt der seltene Fall einer *wechselseitig obligaten Beziehung vor, so wird er z. T. als **Eusymbiose** bezeichnet.* Beispiel hierfür ist die Beziehung zwischen der Feigenpflanze und ihrem Bestäuber, der Feigen-Gallwespe (Einzelheiten siehe Kap. 1.3.1). Oft sind die beteiligten Arten nur auf die betreffende positive Beziehung angewiesen; jedoch ist nicht «fix», welche Arten an der Beziehung beteiligt sind. Dann spricht man von einer *fakultativen Förderung; sie wird im Folgenden durch das Symbol + gekennzeichnet.* Als Beispiel hierfür dient der Kirschbaum, der für die Bestäubung und somit die Bildung von Kirschen auf Bestäuber angewiesen ist; dies können Bienen, bestimmte Fliegen, Tagfalter und sogar Käfer sein (Landolt et al. 2010). Diese Insekten ihrerseits bestäuben natürlich auch andere Pflanzenarten. Beispiele solcher einseitig oder zweiseitig fakultativen Beziehungen geben die Kapitel 1.3.2–1.3.5. *Auch wenn eine gegenseitige direkte Förderung erforderlich ist, aber nicht «fix» ist, durch welche Arten sie erfolgt, wird die Beziehung als Symbiose bezeichnet.* (Der Übersichtlichkeit wegen werden selten auch alle positiven Beziehungen, also auch die einseitigen, als Symbiose bezeichnet.) Generelle Überlegungen zu den häufig indirekten Förderungen sind das Thema von Kap. 1.4.

Unterscheidet man zwischen der obligaten und der fakultativen *direkten* Förderung, so ergeben sich zusätzlich zu den zwei Fällen ++ und +0 der Tabelle in Kap. 1.1.2 noch drei weitere, nämlich +*+*, +*+ und +*0. Wie im erwähnten Kapitel bereits festgehalten, werden sie als Grundkategorien von positiven Beziehungen bezeichnet; sie sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Die Erklärungen der Namen der Bezeichnungen, die in der nebenstehenden Tabelle verwendet werden, sind im anschließenden Kap. 1.1.5 zusammengestellt. Wichtig ist bereits hier festzuhalten, dass der Begriff der Symbiose in diesem Buch bewusst nicht so verwendet wird, wie er ursprünglich von De Bary (1879) definiert wurde und wie er in der Wissenschaft und im Englischen und Amerikanischen verwendet wird, nämlich als eine *enge und dauerhafte* wechselseitige Beziehung. Der Grund für die in diesem Buch benutzte breitere Definition der Symbiose als eine *auch nicht enge und nicht dauerhafte* wechselseitige Förderung ist der folgende: In diesem Sinn wird die Symbiose sehr oft im allgemeinen deutschen Sprachgebrauch und in vielen Veröffentlichungen verwendet.

Wie in Kap. 1.1.5 dargelegt, umfasst der Begriff der Symbiosen nach der Definition von De Bary (1879) und im englischen und amerikanischen Sprachraum auch den Parasitismus.

Übersichtstabelle über die Definitionen von «positive Beziehung» und ihrer fünf Grundkategorien. Für Beispiele hierzu siehe Kap. 1.3 und die anschließenden Kapitel.

Symbole	Bezeichnungen, die in diesem Buch verwendet werden	Weitere Bezeichnungen für die betreffende Beziehung, sowie Hinweise
+*+*, +++, ++, +*0, +0	Positive Beziehung wird als umfassender Oberbegriff verstanden, der alle fünf unten beschriebenen Grundkategorien beinhaltet.	Beziehung, die für beide Arten positiv bzw. für eine der Arten positiv und für die andere nicht negativ ist.
+*+*	Symbiose im engeren Sinn (auch als Eusymbiose bezeichnet; griech. <i>eu</i> = gut, echt) ist eine obligat wechselseitige, enge und dauerhafte Förderung zwischen zwei (bestimmten) Arten.	Mutualismus (symbiotischer Mutualismus); verwendet in der Wissenschaft sowie im Englischen und im Amerikanischen. Interdependenz.
+*+	Symbiose im weiteren Sinn, hier einseitig obligat, d. h. Förderung, die nur für eine der Arten durch eine bestimmte andere Art erfolgen muss. Auch für die andere Art findet eine Förderung statt, aber es ist nicht wichtig (obligat), welche Art der Partner ist.	Mutualismus; verwendet in der Wissenschaft sowie im Englischen und im Amerikanischen.
++	Symbiose im weiteren Sinn, hier fakultativ, d. h. wechselseitige Förderung, die für keine der beiden Arten obligat ist (siehe oben).	Mutualismus; verwendet in der Wissenschaft sowie im Englischen und im Amerikanischen.
+*0	Einseitig obligate, positive Beziehung	Kommensalismus; verwendet in der Wissenschaft sowie im Englischen und im Amerikanischen.
+0	Einseitig positive Beziehung	Kommensalismus; verwendet in der Wissenschaft sowie im Englischen und im Amerikanischen.

+* bedeutet direktes obligates Gefördert-Werden bzw. obligate Förderung, und zwar eng und dauerhaft

+ bedeutet direkte fakultative Förderung (nicht eng bzw. dauerhaft)

0 bedeutet weder Förderung noch Beeinträchtigung durch die andere Art

1.1.5 Spezielle Hinweise zu den Begriffen und Symbolen Symbiose, Mutualismus, Kommensalismus und Interdependenz

Zunächst sei festgehalten, dass, wie bereits in der Einleitung erwähnt, «positiv» nur im naturwissenschaftlichen Sinn von Förderung zu verstehen ist und nicht als ethische Wertung.

Von den Begriffen in der Tabelle in Kap. 1.1.2 werden in diesem Buch praktisch nur die dort grün eingezeichneten verwendet, also Symbiose, Fraßbeziehung, Parasitismus, Konkurrenz und Wettbewerb. Die übrigen sind im allgemeinen Sprachgebrauch nicht bekannt, kompliziert, ungeschickt und z. T. mehrdeutig.

Kommensalismus (lat. *com* = mit, zusammen; *mensa* = Tisch) ist ein Beispiel hierfür. Mit diesem, auch als Tischgemeinschaft oder Mitessertum bezeichneten Begriff wird zunächst gemeint, dass eine Art von der Beute einer anderen Art (mit)frisst, ohne die Letztere zu beeinträchtigen. So fressen z. B. die Geier die Reste einer Beute, die ein Wolf gerissen hat. Im Weiteren geht es beim Kommensalismus aber auch um ganz andere Beziehungen, bei denen der eine Partner einen Vorteil und der andere weder einen Vor- noch einen Nachteil hat (Grundkategorie +0). Hierzu gehört z. B. die für die Klettenpflanze (Gattung *Arctium*) nützliche Ausbreitung ihrer bekanntlich anhaftenden Früchte, und damit der Samen, durch Tiere. Ein weiteres Beispiel ist die Nachnutzung einer verlassenen Spechthöhle z. B. durch den Baumrarder. In beiden Fällen hat nur der *eine* Partner einen Vorteil; für den anderen ist die Beziehung bedeutungslos. Trotz ihrer großen Verschiedenheit werden auch Fälle wie die oben erwähnten als Kommensalismus bezeichnet.

Der Begriff der *Symbiose* leitet sich von altgriech. *Syn* = zusammen und *bios* = Leben ab. Er wurde 1879 von De Bary für das enge und dauerhafte Zusammenleben von zwei verschiedenen Organismen (Arten) geprägt und beinhaltet somit sowohl die Symbiose im Sinn der Eusymbiose der Tabelle in Kap. 1.1.4 als auch den Parasitismus. Auf diese umfassende Art und Weise wird Symbiose im englischsprachigen Raum verwendet, jedoch nur relativ selten. Im deutschsprachigen Raum ist der Begriff hingegen recht bekannt und wird meist, wie in diesem Buch, im Sinn von wechselseitig positiven Beziehungen verwendet, die sowohl eng und dauerhaft als auch locker und kurzzeitig sind. Für eine allgemein verständliche Publikation macht es meines Erachtens keinen Sinn, einen einmal breit gefassten Begriff wieder einengen zu wollen. Als Beispiel für eine solch breite Definition sei die Blütenbestäubung genannt, die oft als Symbiose bezeichnet wird, obwohl sie *nicht dauerhaft* ist, wie es die ursprüngliche Definition einer Symbiose fordert.

Weitere Beispiele für eine breite Umschreibung der Symbiose liefern die neueren deutschsprachigen Werke von Offenberger (2014) und von Brandstetter & Reichholf (2016), in denen z. T. sogar die nur einseitig positiven Beziehungen als Symbiosen bezeichnet werden. In Wikipedia werden nur die wechselseitigen positiven Beziehungen Symbiosen genannt, und zwar unabhängig davon, ob sie eng und dauerhaft oder locker und kurzzeitig sind.

Der Begriff des *Mutualismus* leitet sich von lat. *mutuus* = gegenseitig bzw. wechselseitig ab. Er geht auf Van Beneden (1876) zurück, der damit die gegenseitige Hilfe zwischen verschiedenen Arten bezeichnete. In diesem Sinn wird der Begriff in der englisch-amerikanischen- und in der letzten Zeit vermehrt auch in der deutschsprachigen Fachliteratur verwendet.

Interdependenz (lat. *Inter* = zwischen; *dependere* = von oben hängen, abhängen, also gegenseitige Abhängigkeit) ist ein weiterer Begriff, der manchmal im Zusammenhang mit den Symbiosen verwendet wird.

In Lehrbüchern und wissenschaftlichen Publikationen gibt es noch über 80 weitere Bezeichnungen für Varianten der in Kap. 1.1.2 aufgeführten Beziehungen (siehe z. B. Kratochwil & Schwabe, 2001 und Schaefer, 2012).

Die *Verwendung der Symbole +, -, 0 und +** ermöglicht, die oben erwähnten und weitere Unklarheiten im Zusammenhang mit den Begriffen für die zwischenartlichen Beziehungen zu vermeiden und bietet die folgenden Vorteile:

1. Die Symbole sind kurz und selbsterklärend.
2. Die Verwendung komplizierter unbekannter Fachwörter wird vermieden.
3. Mit diesen Symbolen lassen sich die Beziehungen in ganzen Netzen von interagierenden Arten oder Artengruppen einfach, klar und übersichtlich charakterisieren und darstellen (siehe Kap. 2.8 und 3.8).

1.1.6 Der Blickwinkel des Menschen und das Symbol

Die Kennzeichnung von Wirkungen und Beziehungen als positiv oder negativ sowie die Verwendung von Begriffen wie Förderung, Beeinträchtigung und Schädigung erfolgt aus dem Blickwinkel des Menschen. Die Natur kennt solche z. T. ethischen Wertungen nicht. Die Verwendung der erwähnten und weiterer ähnlicher Begriffe ist jedoch nützlich für die Beschreibung ökologischer Zusammenhänge.

Wichtig ist zudem festzuhalten, dass das Herausgreifen von Zweier- und Dreierbeziehungen aus einem Ökosystem immer etwas Künstliches ist. Das Herausgreifen ist jedoch sinnvoll, weil nur *dadurch* Einblicke in das Funktionieren von Ökosystemen mit seinen Hunderten bis Tausenden von Arten und Beziehungen gewonnen werden können (siehe Kap. 2.1, 3.1, 2.8 und 3.8). Die Tatsache, dass auch das Konzept des Ökosystems, wie es in diesem Buch verwendet wird, im Wesentlichen etwas Künstliches ist, sei hier erwähnt aber nicht näher diskutiert.



Mit diesem Symbol sind jene positiven Beziehungen gekennzeichnet, die vom Auge beobachtet werden können.

1.2 Auf welchen Förderungsfunktionen beruhen die positiven Beziehungen?

Im Folgenden wird zusammengestellt, auf welchen Funktionen (Mechanismen) die positiven zwischenartlichen Beziehungen, wie sie in Kap. 1.1 definiert wurden und in den Kap. 2–5 beschrieben werden, beruhen.

Schutz

Diese Funktion kommt in vielen bekannten positiven Beziehungen vor: Schutz vor ungünstigen klimatischen oder chemischen Umweltbedingungen sowie vor Fressfeinden, Parasiten, Krankheiten, Konkurrenten usw. Einen Schutz vor Fressfeinden erfahren z. B. Pflanzen, die zwischen dornigen oder giftigen anderen Pflanzenarten wachsen. Auch die Ammenpflanzen-Beziehung kann hier erwähnt werden (Kap. 2.3). Tarnung, Mimese und Mimikry haben ebenfalls einen Schutz zur Folge. Weitere Beispiele liefern Pflanzenarten, die Duftstoffe aussenden, um Parasiten anzulocken, die sie vor pflanzenfressenden Insekten schützen bzw. diese vernichten (Kap. 2.2.1). Eine interessante Schutzwirkung zeigt das folgende Beispiel (Kap. 2.4).

Eine Rote Schneckenhaus-Mauerbiene (*Osmia aurulenta*, Weibchen) kriecht aus dem leeren Schneckenhaus einer Weinbergschnecke (*Helix pomatia*). In dieses hat die Biene bereits ihre Eier und Nahrung für den Nachwuchs gelegt. Dort sind sie vor Fraß durch andere Tiere geschützt. Die Schnecke hat, da sie bereits tot ist, nichts von der Biene: Es liegt also eine einseitig positive Beziehung vor. Diese ist, wie in Kap. 2.4 dargelegt werden wird, für die Biene sogar obligat, also unerlässlich.



Typische Waldkräuter werden in einer Wiese rasch von schnell wachsenden Wiesengräsern und -kräutern verdrängt. Letztere wachsen jedoch im Schatten des Waldes nur schlecht oder gar nicht. Man kann also sagen, dass die Waldkräuter infolge der Beschattung durch die Waldbäume vor der Konkurrenz durch die Wiesenkräuter geschützt werden (Kap. 3.3).

Ernährung

Hier geht es natürlich um eine Förderungsfunktion, bei der mindestens *einer* der Partner gefördert und *keiner* beeinträchtigt wird, also nicht um normale Fraßbeziehungen, bei denen Tiere *lebende* Tiere oder Pflanzen verzehren. Werden hingegen *tote* Tiere oder Pflanzen, Teile von solchen, Ausscheidungen oder Kadaver verzehrt, kann von einer einseitigen positiven Beziehung gesprochen werden. Denn der abgestorbene Partner hat nichts von der Beziehung.

Viele Pflanzenarten sind für ein gutes Gedeihen auf die Versorgung (Ernährung) mit Stickstoff und Phosphat durch Wurzelpilze (Mykorrhizen) angewiesen (Kap. 3.5). Diese werden ihrerseits von den Pflanzen mit Kohlenhydraten ernährt.

Auch die positive Beziehung zwischen den Schmetterlingsblütlern, z. B. dem Rot-Klee, und den Luftstickstoff fixierenden Wurzelknöllchen-Bakterien (Rhizobien) schafft für die Pflanze selbst günstige, nährstoffreiche Wachstumsbedingungen (Kap. 2.5).

Auch bei der positiven Beziehung zwischen einem Tier und dem Mikrobiom in seinem Verdauungstrakt, also der Darmflora, geht es natürlich um Ernährung (Kap. 2.6).

Transport

Das bekannteste Beispiel ist der gezielte Transport von Pollen bei der Blütenbestäubung durch Insekten und andere Tiere. Dieser Transport sowie jener von Samen, Früchten und kleinen oder winzigen Tieren durch (andere) Tiere ist nicht nur

deshalb positiv, weil neue Lebensorte erreicht werden, sondern auch, weil dadurch die genetische Durchmischung bei der herumtransportierten Art gefördert wird.

Nutzung spezieller Lebensorte durch Pflanzen, Pilze oder Tiere (ohne Schutz-, Ernährungs- und Transportfunktion)

Hier geht es z. B. darum, dass Lianen, Moose, Pilze und Flechten sowie im Weiteren auch Tiere auf Bäumen und Sträuchern leben, ohne diese zu beeinflussen (manchmal geht es allerdings auch um Schutz). Dies kann so weit gehen, dass Vögel Bäume, die aus dem Waldbestand herausragen, als Singwarte, als Ansitz für die Jagd oder bei der Abgrenzung ihres Reviers benutzen. Die Nutzung von Hecken als Leitlinien beim Flug von Fledermäusen gehört ebenfalls hierher. Diese Nutzungen sind nicht zufällig, sondern beruhen auf Instinkten.

Ein weiterer Aspekt ist, dass Blütenstände, Früchte, Exkreme oder Kadaver die Möglichkeit bieten, dass Geschlechtspartner sich an diesen Stellen finden und dann paaren. Ähnlich dienen auch herausragende Baumspitzen bestimmten Vogel- und Insektenarten für die sogenannte Wipfelbalz.

Ermöglichung des Vorkommens (Facilitation)

Diese Förderungsfunktion – im Englischen als *facilitation* bezeichnet (von lat. *facilis* = einfach, leicht) – tritt vor allem im Verlauf der ökologischen Sukzession auf, also bei der Abfolge (Entwicklung) verschiedener Ökosysteme an einem Ort im Laufe von Jahrzehnten bis Jahrtausenden (siehe Kap. 5.1). Die Ermöglichung des Vorkommens wird durch die bisher erwähnten Funktionen nur unvollständig abgedeckt. Ein Beispiel für Facilitation liegt vor, wenn Sträucher und Bäume, die im Laufe der Sukzession aufwachsen, Vögeln und anderen Tieren einen umfassenden Lebensraum bieten, nicht nur Schutz und Nahrung.

Weitere Förderungsfunktionen

Neben den bisher vorgestellten gibt es noch weitere zwischenartliche Förderungsfunktionen. Ein exotisches Beispiel ist die Symbiose zwischen bestimmten Tiefseefischen und Leuchtbakterien, die Licht erzeugen, das Beute für den Fisch anlockt.

Kombinationen von Förderungsfunktionen

Die insgesamt acht Kombinationen zwischen den drei häufigsten in Land-Ökosystemen vorkommenden Förderungsfunktionen, nämlich Ernährung, Transport und Schutz, werden ausführlich in Kap. 6.4 beschrieben.

1.3 Die fünf Grundkategorien von direkten, positiven Beziehungen zwischen zwei Arten

+*+*, +*+, ++, +*0, +0

Wie bereits dargelegt, ergeben die verschiedenen Möglichkeiten des Zusammenwirkens von obligater Förderung (+*), fakultativer Förderung (+) und Nullwirkung (0) die folgenden fünf, als Grundkategorien bezeichneten, direkten positiven Beziehungen.

1.3.1 Grundkategorie +*+*: Wechselseitig obligate positive Beziehung zwischen zwei Arten: Symbiose im engeren Sinn, also Eusymbiose

Dieser Fall liegt bei der Symbiose zwischen der Feigenpflanze (*Ficus carica*) und der Feigen-Gallwespe (*Blastophaga psenes*) vor. Diese Pflanze ist für die Bestäubung, also die Produktion von Feigen und somit von Samen, obligat auf die Weibchen der Feigen-Gallwespe angewiesen. Diese Art legt ihre Eier nur in Feigen, und die Larven können sich nur in diesen entwickeln, auf sehr komplizierte Art und Weise. Es gibt jedoch auch Feigen-Sorten, die für die Fruchtbildung keine Bestäubung brauchen und deshalb heute bevorzugt angepflanzt werden, sogar in warmen Lagen Mitteleuropas. Ein weiteres Beispiel ist die Symbiose zwischen bestimmten Borkenkäfern und speziellen Ambrosiapilzen, von denen sie sich ernähren (siehe Kap. 3.6). Eusymbiosen sind riskant: Stirbt nämlich eine der Arten (lokal) aus, so stirbt (lokal) auch die andere aus.

1.3.2 Grundkategorie +*+: Wechselseitig positive, einseitig obligate Beziehung zwischen zwei Arten: eine Symbiose im weiteren Sinn

Ein Beispiel hierfür ist die Beziehung zwischen Glockenblumen-Arten (*Campanula*) und der Glockenblumen-Sägehornbiene (*Melitta haemorrhoidalis*), denn diese bestäubt ausschließlich Glockenblumen. Diese werden hingegen auch von anderen Wildbienen, Fliegen und z. T. auch von Schmetterlingen und Käfern bestäubt. Weitere Beispiele für diese Grundkategorie sind bestimmte Formen der Pflanze-Wurzelpilz-Symbiose (Mykorrhizen, siehe Kap. 3.5).