

Kooperative Tendenzen in der Evolution

ALEXANDER SCHMIDT

Die folgende Darstellung enthält geringfügig veränderte Passagen aus der eigenen Diplomarbeit (SCHMIDT 2005).

Die Wechselbeziehungen zwischen den Organismen – einschließlich unterschiedlicher Kooperationsformen – unterliegen äußerst dynamischen Prinzipien. Im Laufe der Evolutionsgeschichte können aus antagonistischen Wechselwirkungen kooperative Verknüpfungen hervorgehen; aber selbst das Gegenteil ist mehrfach dokumentiert worden. Innerhalb ausgesprochen kurzer Zeiträume kann sich darüber hinaus der Charakter zwischenartlicher Vergesellschaftungen (z. B. unter veränderten Umweltbedingungen) deutlich wandeln. Trotz dieser hohen potentiellen Flexibilität haben sich gerade mutualistische Interaktionen als evolutionär stabile Lebensstrategien erwiesen und zeichnen sich durch eine große Abundanz in den Lebensgemeinschaften aus. Nicht selten steht das langfristige Überleben einer Art offensichtlich mit deren Fähigkeit zur Kooperation in Beziehung.

Herausbildung mutualistischer Beziehungsmuster

Um die Bedeutung der Kooperation (für die Entwicklung des Lebens insgesamt und für die einzelnen Organismen) abschätzen zu können, ist ein Blick in die Entwicklungsgeschichte rezenter Beziehungssysteme unumgänglich. Heutigen Erkenntnissen zufolge entwickelten sich viele mutualistischen Leistungen erst im Zuge einer meist langwierigen gemeinsamen *Koevolution* (der partizipierenden Organismen bzw. Arten). Häufig lassen sich kooperative interspezifische Wechselwirkungen auf einst antagonistische, insbesondere auf parasitische, Vergesellschaftungen zurückführen: Eine solche Veränderung im Zuge der Evolution nimmt man beispielsweise bei den Symbionten der Mykorrhizen an. Ursprünglich nutzten die Pilze die pflanzlichen Assimilate aus der Photosynthese wahrscheinlich ohne nennenswerte Gegenleistungen. Da die frühen Landpflanzen erst ihre Wurzelsysteme entwickeln mussten, um ihre Nährstoffversorgung zu bewerkstelligen, waren die Symbiosen mit Pilzen allerdings sicherlich auch für sie bereits frühzeitig von Vorteil. Von daher ist anzunehmen, dass die Mehrzahl der Vergesellschaftungen zwischen Mykorrhizapilzen und Pflanzen schon zu einem frühen Zeitpunkt der Landbesiedlung einen mutualistischen Charakter aufzeigten, was nicht ausschließt, dass eine konkrete Assoziation auch parasitäre Züge ausbilden kann.

Die Ahnen der Flechten waren sicherlich ebenso durch antagonistische Interaktionen gekennzeichnet: Einfach strukturierte, rezente Flechten lassen immerhin ein Ungleichgewicht zu Gunsten der Pilze und zu Ungunsten der photoautotrophen Partner erkennen. Die Pilzhyphen dringen bei diesen Vertretern (mittels sog. Haustorien) in die Algenzellen ein und entziehen ihnen photosynthetisch erzeugte Assimilate, (wahrscheinlich) ohne nennenswerte Gegenleistungen zu erbringen (ODUM 1991). Es ist zu vermuten, dass die ersten Vergesellschaftungen zwischen Pilzen und Algen (bzw. Cyanobakterien) vor einigen hundert Millionen Jahren ähnliche Merkmale aufwiesen. Die meisten dieser Frühformen entwickelten im Verlauf langwieriger (Ko-) Evolutionsprozesse wechselseitige positive Wirkungen, so wie sie heute bei den komplexeren, phylogenetisch jüngeren Flechten festzustellen sind. Bei diesen vergleichsweise hochorganisierten Formen kommen intrazelluläre Kontakte, wie oben beschrieben, i. d. R. nicht vor (ODUM 1999; SCHÖLLER 1997).

ODUM (1991) geht angesichts solcher Einsichten sogar so weit, einen evolutionären Trend vom Parasitismus zum Mutualismus zu unterstellen, der sich auf andere Assoziationsformen übertragen ließe. In gleicher Weise könnten auch die Bestäubungsmutualismen der Angiospermen ihren Ursprung in der einseitigen Ausbeutung des nährstoffreichen Pollens durch phytophage Insekten haben. Der bisweilen von den Tieren ausgelöste Nebeneffekt bestand in der Bestäubung der aufgesuchten Blüten, so dass die sessilen, bis dahin anemochoren Pflanzen allmählich dazu übergingen, diese positiven Wirkungen für sich nutzbar zu machen¹ (MARGULIS & SCHWARTZ 1989).

Im Laufe der Evolution können sich parasitische Interaktionen zu mutualistischen oder mutualistische zu parasitischen wandeln; die vorgenannten Fallbeispiele lassen allerdings eine Tendenz in Richtung kooperativer Interaktionsmuster erkennen.

Kooperation als erfolgreiche Lebensstrategie

Das Gesamtspektrum zwischenartlicher Vergesellschaftungen ist also nicht nur ausgesprochen weitreichend, sondern zugleich von einer bemerkenswerten internen Dynamik bestimmt. Dass sich

¹ Manche Organismengruppen solcher Blütenbestäubungssysteme wandten sich im Verlauf der Evolution wieder von der Kooperation ab und begannen, von den Leistungen ihrer Partner zu profitieren, ohne entsprechende „Dienste“ entgegenzubringen – wie etwa bei den sog. Täuschblumen („Sexualtäuschblumen“ wie Ragwurz; Fallenblumen wie Aronstab). Andererseits gibt es auch Fälle, in denen bestimmte Tiere die Nektarquellen frequentieren, ohne sich an der Bestäubung der aufgesuchten Pflanzen zu beteiligen – beispielsweise bei Hummeln, die seitlich in Blüten eindringen und damit die eigentlichen Bestäubungsapparate umgehen (BICK 1999; KRATOCHWIL & SCHWABE 2001; DETTNER & PETERS 2003).

kooperative Strukturen dennoch über große Zeiträume der Evolution in den verschiedensten Ausprägungen halten und behaupten können, lässt die Annahme zu, dass diese eine durchaus erfolgreiche Lebensstrategie darstellen.

ODUM (1999) geht davon aus, dass negative (d.h. antagonistische) Wechselwirkungen im Verlauf der Entwicklung von Lebenssystemen bis auf ein Mindestmaß zurücktreten. Dies sei bei Sukzessions- bzw. Entfaltungsprozessen von Ökosystemen zu beobachten (und ließe sich ggf. auch auf die Evolutionsdynamik insgesamt übertragen?). In frühen Entwicklungsphasen (z.B. in Pioniergesellschaften) sollen Interaktionen zwischen Organismen verschiedener Arten häufiger antagonistisch sein – und Ähnliches würde sich gleichermaßen bei alternden Systemen abzeichnen. In den Optimal- bzw. Reifephase hingegen würden mutualistische Beziehungen dominanter in Erscheinung treten².

Dass sich Mutualismen mit der zunehmenden Reife eines ökologischen Systems eher durchsetzen können, hängt mit hoher Wahrscheinlichkeit damit zusammen, dass den Organismen aus kooperativen Zusammenschlüssen oft stärkere selektive Vorteile erwachsen, insbesondere dann, wenn ein bestimmter essentieller Umweltfaktor limitierend wirkt. In solchen Fällen können sich oft *die* Arten vordergründig behaupten, die sich „miteinander zu arrangieren wissen“, zumal aus der Kooperation meist effektivere Methoden zur Ausschöpfung (begrenzt) vorhandener Ressourcen resultieren (ODUM 1999).

Wenn sich parasitische Wechselbeziehungen zu mutualistischen entwickeln oder ein bereits bestehender Mutualismus über große Zeiträume erhalten bleibt, ist davon auszugehen, dass den jeweiligen Partnern offensichtlich Vorteile aus solchen Beziehungen erwachsen. Das ist der Fall, wenn mit einem Partner Fähigkeiten erworben werden, über welche der andere bislang nicht verfügte. Dadurch ergeben sich häufig gewisse selektive Vorteile gegenüber nicht assoziierten Artgenossen. Außerdem erweitern solche Vergesellschaftungen nicht selten die ökologische Potenz der beteiligten Organismen, so dass ggf. neue Lebensräume erschlossen werden können.

Eine konkrete mutualistische Beziehung zwischen zwei Arten kann im Verlauf der Evolution als solche bestehen bleiben oder ihren Charakter in Richtung Antagonismus (Parabiose, Amensalismus, Parasitismus) verändern. Letzteres ist der Fall, wenn einer der Partner größere Vorteile aus dem Zusammenleben bezieht, indem er den anderen ausnutzt, ohne eigene Leistungen erbringen oder in

² Im Falle von Störungen, die sich bei den Individuen als Krankheiten äußern können, ist dieses relative Gleichgewicht allerdings in Gefahr und bietet Angriffspunkte für antagonistische Verlagerungen.

den Partner investieren zu müssen. Allerdings wird er mit den Abwehrmechanismen des ausgebeuteten Partners konfrontiert. Wenn diese für den parasitierenden Organismus mehr Hemmungen als Nutzen bedeuten, wird letzterer möglicherweise seine Ausnutzungsstrategie aufgeben und eine Wiederaufnahme der Kooperation anstreben, da ansonsten die Gefahr besteht, den bisherigen Partner vollkommen zu verlieren (NENTWIG et al. 2004; AXELROD 2000).

Abschließend kann festgehalten werden, dass eine phylogenetisch stabile Kooperation sich für gewöhnlich dann zwischen verschiedenen Arten einstellen wird, wenn die Akteure in häufigen Kontakt miteinander treten oder sich sogar in dauerhafte Verbindungen (wie Symbiosen) begeben und die Wirkungen des einen Partners unmittelbar durch die des anderen beantwortet werden können, wenn also ein enges Wechselspiel zwischen „Aktion“ und „Reaktion“ entsteht.

Nachtrag: Die Entwicklung der Kooperation durch Wechselseitigkeit

Die *Reziprozitätstheorie* (nach AXELROD 2000; „Reziprozität“ = „Wechselseitigkeit“) versucht das Aufkommen kooperativer Wechselwirkungen zwischen Vertretern unterschiedlicher Arten zu erklären. Miteinander in mutualistischen Beziehungen stehende Individuen profitieren jeweils von den Leistungen des/r anderen. Allerdings stellt sich das Problem, dass das jeweilige Individuum noch mehr Nutzen aus der Verbindung ziehen kann, wenn es die kooperativen Bemühungen des anderen Partners ausnutzt, ohne selbst in Gegenleistungen zu investieren.

Müssten sich dieser Annahme zufolge nicht alle Mutualismen früher oder später in Richtung Antagonismus entwickeln? Dies ist aber offensichtlich nicht der Fall: Kooperative und antagonistische Beziehungen stehen einander in den vielfältigsten Ausprägungen gegenüber. Wie oben bereits ausgeführt, sprechen viele Indizien sogar dafür, dass sich zahlreiche Parasitismen im Laufe der Evolution in Assoziationen mit wechselseitigem Nutzen wandelten.

Wie aber lässt sich erklären, dass die Kooperation letztlich eine sehr stabile Strategie in der belebten Welt darstellt? AXELROD (2000) vertritt in diesem Zusammenhang die Ansicht, dass sich die Kooperation dann als beste Variante des Interagierens erweist, wenn sich die potentiellen Partner im Laufe ihres Lebens mit großer Wahrscheinlichkeit immer wieder begegnen können (was in der

Natur einer realistischen Annahme entspricht)³. Verhält sich einer der Akteure antagonistisch, um größtmöglichen Nutzen für sich selbst zu erwirken, besteht bei der Wiederbegegnung die Gefahr, dass der andere ein gleichermaßen unkooperatives Verhalten aufweist, indem er mit Gegenmaßnahmen oder ähnlichen Ausnutzungsbestrebungen reagiert.

Das würde dem zuerst Unkooperativen (gleichermaßen) erhebliche Nachteile einbringen, so dass er sich bei den zukünftigen Interaktionen eher in Richtung Kooperation orientiert, wenn er an den Fähigkeiten des Partners weiterhin Anteil haben möchte. Langfristig wird sich demzufolge die kooperative Strategie für beide Partner wesentlich auszahlen und den Individuen größere Vorteile für die jeweiligen Entfaltungsprozesse einbringen. Das *Prinzip der Reziprozität* besteht also darin, dass (1) ausnutzende Tendenzen abgewehrt bzw. ihnen negativ begegnet und (2) Kooperation mit einem adäquaten positiven Verhalten beantwortet wird.

Um diese Strategie verfolgen zu können, bedürfe es nicht der Fähigkeit zur Voraussicht, so dass sie grundsätzlich allen Lebensformen und Lebenssystemen als Entwicklungspotential gegeben sei. Durch die Wechselseitigkeit des Agierens könne sich schließlich selbst in einer überwiegend unkooperativen Welt die Kooperation behaupten und gegenüber den anderen möglichen Strategien durchsetzen. Voraussetzung dafür sei, dass nach dem Prinzip des Zufalls zunächst alle denkbaren Interaktionsmuster, die sich von kooperativen bis antagonistischen Verhaltensweisen erstrecken, erprobt werden können (Näheres bei AXELROD 2000).

³ Bei vielen Mutualismen wird ein kontinuierlicher Kontakt zwischen den Partnern dadurch sichergestellt, dass besonders enge Verbindungen in Form von Symbiosen eingegangen werden. Durch die gezielte Weitergabe der Partner an die Nachfolgeneration kann die Wechselbeziehung außerdem intensiviert werden, so dass die potentielle Gefahr der Destabilisierung des Miteinanders größtmöglich minimiert wird.

Literatur

- AXELROD, R.** (2000): Die Evolution der Kooperation. (Reihe: Scientia nova); Oldenbourg Wissenschaftsverlag; München.
- BICK, H.** (1999): Grundzüge der Ökologie. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- DETTNER, K.; PETERS, W.** (Hrsg.) (2003): Lehrbuch der Entomologie. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- KRATOCHWIL, A.; SCHWABE, A.** (2001): Ökologie der Lebensgemeinschaften - Biozönologie. Reihe: UTB für Wissenschaft, Bd. 8199; Ulmer-Verlag; Stuttgart.
- MARGULIS, L.; SCHWARTZ, K. V.** (1989): Die fünf Reiche der Organismen. Ein Leitfaden; Verlag Spektrum der Wissenschaft; Heidelberg.
- NENTWIG, W.; BACHER, S.; BEIERKUHNEIN, C.; BRANDL, R.; GRABHERR, G.** (2004): Ökologie. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg, Berlin.
- ODUM, E. P.** (1991): Prinzipien der Ökologie: Lebensräume, Stoffkreisläufe, Wachstumsgrenzen. Spektrum, Akademischer Verlag; Heidelberg.
- ODUM, E. P.** (1999): Ökologie: Grundlagen, Standorte, Anwendung. Thieme-Verlag; Stuttgart, New York.
- SCHMIDT, A.** (2005): Die Relevanz mutualistischer Wechselbeziehungen für die Entwicklung ökologischer Systeme. Diplomarbeit im Studiengang Naturschutz und Landschaftsplanung; Hochschule Anhalt (FH), Hochschule für angewandte Wissenschaften, Fachbereich Landwirtschaft, Ökotoxikologie, Landespflege; Bernburg.
- SCHÖLLER, H.** (Hrsg.) (1997): Flechten: Geschichte, Biologie, Systematik, Ökologie, Naturschutz und kulturelle Bedeutung. Begleitheft zur Ausstellung „Flechten - Kunstwerke der Natur“; Reihe: Kleine Senckenberg-Reihe, Nr. 27; Verlag Kramer; Frankfurt am Main.