

Florian Sprenger

Neben-, Mit-, In- und Durcheinander

Zur Wissensgeschichte der Symbiose

Zusammenfassung: Im Rahmen einer Wissenschafts- und Wissensgeschichte der Symbiose beschreibt der Text mit Anton de Bary (um 1880) und Lynn Margulis (um 1970) zwei zentrale Etappen der Erforschung biologischer Symbiosen. Er fragt danach, wie mit den in diesen Ansätzen veranschlagten Umgebungsrelationen Fragen der Autonomie und der Determination verhandelt werden. Diese Fragen bilden eine Schnittfläche zwischen soziologischem und biologischem Wissen, an der Modelle und Metaphern des Zusammenlebens zirkulieren. Anhand der Arbeiten de Barys und Margulis' wird der Wechsel von einer Semantik der Genossenschaft hin zu einer Frage der Selbst- und Fremdbestimmung von Individuen dargestellt, die nur durch Symbiose existieren können. Diese Fragen wiederum bilden den Kern der aktuellen Auseinandersetzungen mit dem Symbiosebegriff, in denen etwa von Donna Haraway das gemeinsame, d.h. symbiotische Hervorbringen von Welten beschrieben wird.

Schlagwörter: Symbiose, Wissenschaftsgeschichte, Biopolitik, Holobiont, Kollektivität

Abstract: In the context of a history of symbiosis, the text explores two stages in symbiosis research: Anton de Bary (around 1880) and Lynn Margulis (around 1970). It explores how spatial relations of surrounding implicit in this research challenge assumptions of autonomy and determination. These questions are an interface between sociological and biological knowledge, in which models and metaphors of sociality circulate. The works of de Bary and Margulis illustrate the shift from a semantics of the cooperative to the question of autonomy and heteronomy of individuals which can only exist through symbiosis. These questions in turn are the core of current debates on the concept of symbiosis, in which, for example, Donna Haraway describes the common, i.e. symbiotic, creation of worlds.

Keywords: symbiosis, history of science, biopolitics, holobiont, collectivity

Die Wissenschafts- und Wissensgeschichte der Symbiose ist eine Geschichte der Räume und Kausalitäten des Zusammenlebens und damit jener im 20. Jahrhundert entstehenden Biopolitiken, in denen durch die Umgebung das Umgebene reguliert wird. Seitdem um 1880 erstmals Beziehungen von Organismen systematisch als Symbiosen beschrieben werden, wird das Verhältnis reziproker Abhängigkeit und räumlicher Kontiguität, in dem die metabolischen, reproduktiven oder trophischen Zyklen zweier Organismen aufeinander angewiesen und miteinander verschränkt sind, immer wieder neu gefasst. Die historisch variablen Räumlichkeiten und Kausalitäten, mit denen die Wirkung der einen Seite auf die andere beschrieben wird, bestimmen, so die im Folgenden ausgebreitete These, die denkbaren Formen symbiotischen Zusammenlebens und mithin den Austausch zwischen biologischem und soziologischem Wissen über Kollektive. Die Beobachtung, dass Organismen nicht nur in einem dyadischen Verhältnis zu ihren Umgebun-

gen, sondern auch zu anderen Organismen stehen und in diesem Verhältnis die eine Seite im stärksten Fall nicht ohne die andere Seite existieren kann, bietet sich für eine Übertragung von biologischen auf soziologische, aber auch von soziologischen auf biologische Sachverhalte an.

Diese Schnittfläche und die Wissenschaftsgeschichte der Symbiose sind bereits gut erforscht und die anthropomorphen Modelle der Biologie ebenso bekannt wie die biologistische Dimension soziologischer Beobachtungen insbesondere im ersten Drittel des 20. Jahrhunderts (etwa Harrington 1999). Dabei ist jedoch bislang unbeachtet geblieben, dass Verhältnisse der Symbiose stets Umgebungsrelationen darstellen, deren epistemologische und biopolitische Dimensionen im Folgenden in den Mittelpunkt rücken.¹ Die operationale Verschränkung der – menschlichen wie nicht-menschlichen – Organismen in der Symbiose, mithin die Form und Prozessualität ihres Zusammenlebens, wird mit unterschiedlichen Konzepten der Räumlichkeit und Kausalität zwischen den beiden sich umgebenden Organismen beschrieben. Diese Konzepte verhandeln in unterschiedlichen historischen Konstellationen, was Leben als Zusammenleben sein kann und was die Kollektivität – von lateinisch *colligere* für *zusammensuchen* – von Kollektiven ausmacht. Eine wissens- und begriffsgeschichtliche Auseinandersetzung mit dem Symbiosekonzept kann die biopolitische Dimension dieser Sozialität offenlegen.

Seit der Etablierung des Begriffs Symbiose durch Anton de Bary (1831–1889) um 1880 spielen Theorien der Symbiose innerhalb der biologischen Wissenschaften ein provokatives Potential aus, indem sie dem in der Evolutionstheorie dominanten Prinzip der Konkurrenz die Kooperation als Selektionsmechanismus entgegen- oder beiseite stellen.² Zugleich werden mit dem Begriff der Symbiose von Beginn an organisierte Formen menschlicher wie nicht-menschlicher Sozialität verhandelt. Es lassen sich grob zwei Phasen unterscheiden: Vor allem Ende des 19. Jahrhunderts wird diese evolutionstheoretische Perspektive in Analogie zu sozialen Prozessen und mit einer anthropomorphen Semantik der Genossenschaft, der Sklaverei und der Ehe beschrieben. Dass dabei in der Sprache der Biologie gesellschaftliche Veränderungen verhandelt werden, hat nicht zuletzt zeithistorische Gründe, die hier nur angedeutet werden können: Während der Entstehung des Begriffs der Symbiose gibt es in Deutschland gut tausend Genossenschaften, mehr als in jedem anderen Land.³ Mit dem Bevölkerungswachstum dieser Zeit stehen die

1 Ich schließe dabei an meine Arbeiten zu den Epistemologien des Umgebens an (Sprenger 2019).

2 Dies gilt insbesondere für die in Russland erarbeiteten, vor allem von Piotr Kropotkin verbreiteten Ansätze der *mutual aid* als evolutionärem wie sozialem Prinzip (Kropotkin 1902). Dabei wird auf die biologischen Konzepte der Symbiose allerdings nur am Rande zurückgegriffen.

3 Vgl. Fairbairn 1994: 1222. Fairbairn schlägt eine an der Symbiosetheorie geschulte historiographische Lesart der Geschichte deutscher Genossenschaften vor. Wie Georg Toepfer gezeigt hat, ist die Verwendung eines ökonomischen Vokabulars für die Etablierung dieses Konzepts von besonderer Bedeutung. So spricht der Biologe Max Reess bereits 1879 von der Symbiose als einer »Wirtschafts- und Lebensgemeinschaft, auf einer vorteilhaften Arbeitsteilung beruhend, welche in gewisser Hinsicht beide Genossen stärker macht als sie unvereinigt gewesen wären.« (Reess, M. (1879). *Ueber die Natur der Flechten*, S. 45, zitiert nach Toepfer, Georg (2011): »Symbiose«. In: Ders. (2011): *Historisches Wörterbuch der Biologie*. Stuttgart: Metzler, S. 427.) Toepfer weist darauf hin, dass seit 1868 die Rechtsform der Genossenschaft ebenfalls als Wirtschafts- und Lebensform der Arbeitsteilung definiert wird.

Formen des Zusammenlebens von Menschen und anderen Lebewesen zur Diskussion. Beides spielt – dies kann hier nur angedeutet werden – in die Formulierung des Symbiosekonzepts hinein.

Diese Semantik der Genossenschaft tritt im 20. Jahrhundert in den Hintergrund. An den seit 1970 entstehenden Arbeiten Lynn Margulis' (1938–2011) zur Endosymbiose, die auf de Bary rekurrieren, aber unter anderen wissenschaftlichen Vorzeichen formuliert werden, zeigt sich ein verwandtes, jedoch zu unterscheidendes provokatives Potential: die Infragestellung der Autonomie des Individuums, die in einigen Kontexten mit dem Anspruch des Unterlaufens abendländischer Binarismen von Subjekt und Objekt einhergeht. Seit etwa einer Dekade wird diese Semantik mit dem Begriff des *Holobionten* verschärft. Dieser Begriff impliziert unterschiedliche Konzepte der Individualität wie der Gemeinschaft und stellt damit grundlegende theoretische Fragen an die Biologie, die implizit soziologische Sachverhalte mitverhandeln: Wenn, so das in den letzten Jahren berühmt gewordene Beispiel, der Verdauungstrakt von Menschen mehrere Kilogramm lebensnotwendiger Bakterien enthalten kann und im oder auf dem Körper mindestens 160 unterschiedliche Arten von Mikrobakterien leben, dann stellt sich die Frage nach der Selbstständigkeit des menschlichen Organismus bzw. der symbiotischen Verfertigung seiner Individualität durch Kollektivität: »Human nature is an interspecies relationship.« (Tsing 2012: 144, vgl. auch Lorimer 2016; Hird 2010; Ironstone 2019)

Zitate wie dieses machen deutlich, dass sich der Anspruch einer metaphorischen Übertragung bzw. Gleichsetzung biologischer und soziologischer Sachverhalte nunmehr verschoben hat: Verhandelt wird hier anhand der Symbiose neuerdings die Autonomie des Menschen, dessen konstitutive Binarismen – das ist die theoriepolitische Operation – mithilfe des Symbiosekonzepts dekonstruiert werden. Der Mensch erscheint nicht mehr als Individuum, weil seine Individualität durch ein Kollektiv hergestellt wird oder die Kollektivität eine neue Organisationsform des Zusammenlebens bildet. Auch diese Annahme müsste im Rahmen einer größeren Studie zeithistorisch verortet werden.⁴ An dieser Stelle kann es nur darum gehen, dass die in Frage gestellte Autonomie – diesen Schritt deuten etwa die neueren Arbeiten Donna Haraways an – anschlussfähig an ein Konzept der Genossenschaft ist, in dem aus dem Zusammenwirken von Akteuren eine übergeordnete Kollektivität resultiert – mit dem Unterschied, dass für die neueren Symbiosetheorien diese Kollektivität nicht nur aus dem *Miteinander* autonomer Individuen entsteht, sondern es diese Individuen nur *durch einander* gibt, weil sie *ineinander* verschränkt sind und sich ihre Grenzen kaum noch bestimmen lassen. Die kleinste Einheit, die diesen neuen symbiotischen Kollektiven zugrunde liegt, hat sich im Kontrast zur ersten Etappe der Symbioseforschung verändert. Sie wird nunmehr selbst als zusammengesetzt verstanden, d.h. als Resultat eines Umgebungsverhältnisses. Um diesen Übergang herauszuarbeiten, folgen die anschließenden Überlegungen solchen Umgebungsrelationen in der Symbioseforschung vom Mit- zum Durcheinander.

4 Innerhalb der biologischen Forschung werden unterschiedliche Formen der Kollektivität als supra-individuelle Einheiten diskutiert, die hier nicht weiter vertieft werden können (vgl. Bordenstein/Theis 2015). Ich danke Jan Baedke für diesen Hinweis.

Die Autonomie der beteiligten Organismen verändert sich demnach, wenn Symbiose nicht nur die Umgebungen ihres Nebeneinanders und ihres kooperativen Miteinanders zum Zweck des Überlebens, sondern seit Margulis auch ihres In- und Durcheinanders betrifft, also eine operationale Verflechtung auf molekularer und genetischer Ebene, aus der sich schließlich – so die aktuellen Fortschreibungen dieser Theorien – ein neuer, dritter Meta- oder Superorganismus herausbilden kann (vgl. zur Übersicht Suárez 2018). Während im ersten Fall aus den kooperierenden Individuen eine Genossenschaft emergiert, ist im zweiten Fall der Organismus ein Holobiont, d.h. das gesamte System von Symbionten in einem Metaorganismus. Wenn nicht mehr unterschieden werden kann, was zum Organismus und was zu seiner Umgebung gehört, weil es das eine nur in und durch das andere gibt, wenn also im Fall der Endosymbiose ein Organismus aus der äußeren Umgebung in die innere Umgebung eines anderen Organismus einwandert, stellen sich durch die unterschiedlichen Stadien der Symbiosetheorie hindurch grundlegende Fragen nach der Individualität des Organismus und nach der Einheit der Evolution (vgl. Baedke 2019).

In beiden Etappen – der frühen Theorie der Symbiose als Neben- und Miteinander seit de Bary und der Endosymbiontentheorie als In- und Durcheinander seit Margulis – ist die metaphorische Übertragung wechselseitig und macht auf Seiten der ›Natur‹ wie der ›Gesellschaft‹ Formen des (Zusammen-)Lebens denkbar. Der folgende Beitrag konzentriert sich auf die Seite der Biologie und nimmt den angedeuteten Übergang von einer Semantik der Genossenschaft zur Frage der Autonomie und der Individualität anhand der in diesen Theorien angelegten Transformationen von Umgebungsrelationen in den Blick. Es geht nicht darum, einfach eine metaphorische Übertragung aus der Biologie in die Soziologie oder umgekehrt zu kritisieren, weil dabei die Realität der biologischen Symbiose durch die Metapher einer gesellschaftlichen Symbiose verfälscht würde. Es geht auch nicht darum, mittels des Symbiosekonzepts soziologische Theoriebildung zu kritisieren. Vielmehr entwickeln metaphorische Übertragungen eine Produktivität, indem sie Zusammenhänge sichtbar machen, die vorher nicht sichtbar waren – in diesem Fall die Bedeutung reziproker Umgebungsverhältnisse für die Konstitution des Zusammenlebens von Organismen. Sowohl der Semantik der Genossenschaft als auch dem Verhältnis von Autonomie und Heteronomie liegen unterschiedliche Akzentuierungen des Gemeinsamen, des *sym* der Symbiose, für die Evolution zugrunde.⁵ Man könnte so weit gehen, die Geschichte des Symbiosekonzepts – wie auch anderer nicht-symbiotischer Formen der Kooperation etwa bei Schleimpilzen – als Geschichte unterschiedlicher Politiken der Ko-Operation zu schreiben – vom gemeinsamen Operieren zweier Organismen ohne Zielsetzung bis hin zum Durcheinander kollektiver Agency.

Der folgende Versuch besteht in anderen Worten darin, Aneignungen des Symbiosekonzepts sowohl in der Biologie als auch in der Soziologie – auch wenn davon nur am Rande die Rede sein wird – weder als naturalistisch noch als essentialistisch zu verstehen, sondern anhand der verwendeten Umgebungskonzepte nach den historisch-epistemolo-

5 Wie Jan Sapp betont hat, wird in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts Symbiose vor allem in diesen anthropomorphen Kategorien verhandelt, ohne empirisch erforscht oder definiert zu werden (Sapp 1994).

gischen Bedingungen und Effekten dieser Aneignung zu fragen. Kooperation, Genossenschaft, Symbiose und Symbiogenese werden, so möchte ich im Folgenden anhand der beiden genannten Beispiele aus dieser Geschichte zeigen, als Umgebungsverhältnisse beschrieben, was eine Reihe spezifischer umgebungsepistemologischer Fragen auf den Plan ruft. Bei Anton de Bary und Lynn Margulis spielen diese Umgebungsverhältnisse eine wichtige Rolle, weil sie im Wechsel von Neben-, Mit-, In- und Durcheinander unterschiedliche Grade der Zentrierung, unterschiedliche räumliche Relationen und unterschiedliche Kausalitäten für das Zusammenleben implizieren. Zwar entstammen beide Akteure sehr unterschiedlichen wissenschaftlichen Kontexten, doch stellen sie ähnliche Fragen und sind Referenzpunkte in der Geschichte der Symbioseforschung. Insbesondere begreifen beide Symbiose als ein räumliches Umgebungsverhältnis, aus dem unterschiedliche Kollektivitäten resultieren. Seitdem Mitte des 19. Jahrhunderts Umgebungen zu Kategorien des Wissens vom Leben werden, wird in historischen Konstellationen zu klären versucht, wie sie auf das wirken, was sie umgeben und wie das Umgebende in das Umgebene interveniert. Vor allem in der Physiologie und der Ökologie werden Konzepte des Lebens geprägt, die dieses aus dem Wechselspiel von Organismus und *environment* verstehen. Der Unterschied zwischen Organischem und Anorganischem liege weniger in einer Beseelung des ersteren mit einer vitalen Kraft oder einer rein mechanischen Erklärung des Organischen durch das Anorganische, als vielmehr in der Tatsache, dass das Organische nur in seinem Verhältnis zum *environment* verstanden werden könne – in einem überlebensnotwendigen Austausch von Energie und Materie, in einem evolutionären Adaptionsverhältnis, in einer durch zahlreiche Faktoren beeinflussten Abhängigkeit. Im Hintergrund von de Barys und Margulis' Arbeiten stehen, selbst wenn sie sich nicht auf die Ökologie beziehen, eben diese Fragen nach Epistemologien des Umgebens: nach der Kausalität, die Umgebendes und Umgebenes aneinander bindet, nach dem Verhältnis des äußeren Umgebenden und des inneren Umgebenen, nach der Grenze des Umgebenden und schließlich nach dem, was außerhalb des Umgebenden liegt (Sprenger 2019).

Im Kontext der Symbioseforschung wird wie in der Physiologie oder der Ökologie die Umgebungsrelation der beiden Organismen an ein Konzept des Lebens geknüpft. Die resultierende Frage lautet bei de Bary, bei Margulis und darüber hinaus, was das Gemeinsame dieses Zusammenlebens bildet und was es zusammenhält. Diese Frage wiederum verweist auf die Epistemologien des Umgebens, die den unterschiedlichen Konzeptionen von Symbiose zugrunde liegen. Ein Blick auf die Geschichte des Konzepts hilft, diesen Zusammenhang aufzuklären und vielleicht auch seine gegenwärtige Konjunktur als »normative Leitlinie für geglückte vitale Relationen« (Folkers/Opitz 2018: 4) besser zu verstehen.

1 Anton de Bary: Neben- und Miteinander

Der Begriff der Symbiose wird im Anschluss an die erste Prägung des Begriffs durch Albert Bernhard Frank 1878 vom Straßburger Biologen Anton de Bary systematisch entwickelt (vgl. zur Entstehung des Begriffs Sapp 1994). Fragen des Zusammenlebens von Pflanzen beschäftigen de Bary bereits seit seinen anatomischen Forschungen zu Pilzen

und Algen, insbesondere im Zusammenhang mit Nutzpflanzen (de Bary 1861). Deren zeitgenössische Erforschung wiederum reagiert auf den mit der Industrialisierung und dem resultierenden Bevölkerungswachstum ansteigenden Bedarf an Nahrungsmitteln. Vor diesem Hintergrund stellt sich die Frage nach dem Zusammenleben nicht nur von Menschen, sondern auch von vom Menschen genutzten Pflanzen und Tieren neu.

Zugleich beschäftigt sich de Bary mit Flechten, deren hybrider Status zu dieser Zeit weit diskutiert wird, weil sie sich als Ergebnis einer Symbiose aus Algen und Pilzen herausstellen. Insbesondere an diesem Beispiel wird, wie Javier Suárez gezeigt hat, in der Folge die Frage biologischer Individualität diskutiert.⁶ Man kann die Geschichte des Symbiosekonzepts, wie neben Suárez auch Sapp, ausgehend von den mit seiner Hilfe beschriebenen Organismen bzw., wie Bradford Martin und Ernest Schwab (2012), ausgehend von den vorgebrachten Definitionsversuchen schreiben. Hier soll es jedoch um die Übertragbarkeit dieser Konzepte und die in ihnen verhandelten Formen des Zusammenlebens gehen.⁷

Aufbauend auf einer Reihe bestehender Forschungsarbeiten insbesondere von Pierre-Joseph de Beneden über den Parasitismus beschreibt de Bary 1879 in einem Vortrag vor der Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Kassel das »Zusammenleben gleichnamiger Organismen« (Bary 1879: 5) in unterschiedlichen Graden der Abhängigkeit. Entscheidend ist dabei, dass de Bary dieses Verhältnis als reziprok definiert, die Organismen also in einem »Genossenschaftsverhältnis« (de Bary 1879: 5) leben, das mit einer Semantik der Gastlichkeit näher bestimmt wird: »Gast und Quartiergeber« (de Bary 1879: 19) können sich gegenseitig nützen, aber auch ausgenutzt werden. Keinesfalls ist Symbiose zwangsläufig ein für beide Seiten gewinnbringendes Verhältnis. Die heute das Verständnis des Begriffs prägende Vorentscheidung, dass Symbiose eine vorteilhafte Beziehung zweier Organismen meint, ist angesichts der unterschiedlichen Formen des Zusammenlebens, die zu Beginn unter diesen Begriff gefasst werden, keineswegs selbstverständlich.

De Bary unterscheidet drei Ausprägungen der Symbiose: Parasitismus, Mutualismus und Kommensalismus, d.h. gegenseitig hemmend, fördernd und neutral. Zwar lässt sich die Vielfalt der Erscheinungsformen in der biologischen Welt nicht gänzlich in diesen drei Kategorien unterbringen, doch charakteristisch ist für alle Formen der Symbiose – im Gegensatz zu anderen Formen des Zusammenlebens – die Abhängigkeit der Organismen voneinander:

»Der Wirth ist aber um zu leben auf den Gast angewiesen – was ja auch sonst vorkommt. Demgemäss wird der Gast auch mit aller Sorgfalt behandelt; sein Wachstum

6 Individualität wird in der Biologie, wie Suárez zeigt, differenziert in anatomische, evolutionäre, physiologische und immunologische Individualität, Individuen müssen daher nicht mit Exemplaren einer Spezies identisch sein, sondern können auch aus Symbiosen bestehen, die als funktionale, d.h. überlebensfähige Einheiten gelten (Suárez 2018).

7 Dass diese sozialen Fragen in den biologischen und biologiehistorischen Debatten nicht auftauchen, hängt auch mit der misslungenen, 2016 erschienenen Übersetzung von de Barys Text zusammen. Genossenschaft wird dort mit drei unterschiedlichen Begriffen übersetzt, ohne auf die Problematik hinzuweisen: als »relationship« (Oulhen, Schulz, Carrier 2016, S. 133 und 134), als »association« (S. 134) und als »companion« (S. 137).

wird nicht nur nicht beeinträchtigt, sondern [...] im Vergleich mit dem Solitärzustande oft auffallend gefördert, und in gleichem Schritt mit dem des Quartiergebers gehalten.« (de Bary 1879: 21)

Die Organismen entwickeln in diesem Sinn durch Symbiose einen »gemeinsamen Haushalt« (de Bary 1879: 21) – der Begriff der Ökologie ist zu dieser Zeit noch nicht verbreitet, hätte aber mit Verweis auf den *oikos* Anwendung finden können.

Problematisch an de Barys Text ist in dieser Hinsicht eine definitorische Unklarheit, die Jan Sapp zufolge zu einigen terminologischen Verwirrungen geführt hat (vgl. Sapp 1994: 132). Einerseits verwendet de Bary den Begriff der Symbiose als allgemeinen Begriff für alle Formen des Zusammenlebens, in denen Lebensprozesse voneinander abhängen. Andererseits betreffen seine Beispiele vor allem jene Arten der Symbiose, in denen zwei Organismen voneinander profitieren. In bis dahin mit dem Begriff Mutualismus bezeichneten Verhältnissen geschieht Symbiose zum gegenseitigen evolutionären Vorteil und bildet kein Nullsummenspiel, bei dem ein Organismus gewinnt und der andere verliert. Solche Beispiele, die für de Barys Text zwar zentral sind, aber klassifikatorisch nur Sonderfälle darstellen, resultieren – je nach Perspektive – in einer Verengung oder Klärung des Symbiosebegriffs auf gegenseitige Hilfe. Diese Spannung zwischen einer Definition der Symbiose als Überbegriff für alle Formen des Zusammenlebens und der Symbiose als gegenseitiger Unterstützung ist für die Aneignung dieses Konzepts von entscheidender Bedeutung.

Das symbiotische Verhältnis beschränkt sich in allen drei Fällen nicht nur auf das Zusammenleben, sondern hat Auswirkungen auf die Lebensbedingungen und damit auf die Gestaltbildungsprozesse der beteiligten Organismen. An den Beispielen de Barys fällt auf, dass die erforschten Lebewesen in Kausalverhältnissen miteinander verschränkt sind, in denen die Stoffwechselprozesse oder die Fortpflanzung des einen Organismus den Möglichkeitsraum des anderen Organismus bestimmen – mit Betonung sowohl auf *Möglichkeit* als Potentialität der Lebensform als auch auf *Raum* als Ort des Nebeneinanders. Diese Verhältnisse sind nicht reziprok im ökologischen Sinn, in dem jede Veränderung des einen Lebewesens Veränderungen des anderen Lebewesens implizieren würde. Reziprozität meint hier, im Sinne der von de Bary beschriebenen »Associationseinrichtung« (Bary 1879: 21), dass die Lebensbedingungen der Organismen derart voneinander gebildet werden, dass der eine Organismus einen primären Umgebungsfaktor des anderen Organismus bildet: »Unter den vielen Faktoren, in welche die Einwirkungen der Außenwelt zerlegt werden können, sind die Einwirkungen ungleichnamiger Organismen auf einander ein besonders hervorragender.« (de Bary 1879: 26) Im Parasitismus beispielsweise dient ein Organismus dem Parasiten »als Wohnort und liefert ihm sein gesamtes Nährstoffmaterial.« (de Bary 1879: 6) Die räumlichen Umgebungsverhältnisse beschränken sich also nicht auf ein Nebeneinander, sondern sind komplexer gestaffelt, weil sie nur miteinander existieren können.

Dass Symbiose stets ein derartiges räumliches Verhältnis impliziert, macht auch das zentrale Beispiel de Barys deutlich: die permanente Symbiose des weltweit verbreiteten, wurzellosen Frischwasserfarns *Azolla* und einer Blaualge namens *Anabaena*. In allen Le-

bensphasen existiert der Farn nur von der Alge besiedelt, welche hingegen auch ohne ihn vorkommt, aber in seiner Umgebung besondere Bedingungen vorfindet. Diese Alge befindet sich auf jedem Exemplar des Farns zunächst an der Spitze neuer Triebe, aus denen sich Blätter bilden. Im Prozess der Blattentwicklung wird die Alge in einen nach oben geöffneten, mit kleinen Haaren geschützten Hohlraum auf der Unterseite des Blatts eingeschlossen. Diese Umgebung bildet gleichsam einen Außenraum im Inneren der Pflanze und hat keine andere Funktion, als die Alge zu beherbergen. Diese findet dort optimale Lebensbedingungen vor und kann sich gemeinsam mit dem Farn in ihm entwickeln. Das symbiotische Nebeneinander ist zugleich ein Miteinander durch ein Ineinander, das allerdings die Grenzen der Organismen bewahrt: Sie bleiben fest umgrenzt nebeneinander und existieren nicht durcheinander.

Mit den Forschungsmethoden seiner Zeit kann de Bary keine Erklärung dieser Symbiose liefern, bei der weder der Wirt noch der Gast einen Schaden erleiden, deren Nutzen aber nicht klar ist. De Bary beschreibt lediglich ihr naturgeschichtliches Umgebungsverhältnis. Die eine Art ist der Lebensraum der anderen Art und gibt ihr eine spezifische Umgebung. Gegeben sind ihre Reziprozität, d.h. ihre Abhängigkeit und Wechselseitigkeit, sowie eine räumliche Kontiguität als Voraussetzungen der Symbiose. Wie man heute weiß, fixiert die Alge Stickstoff aus der Atmosphäre, das dann von der Pflanze zum Wachstum genutzt wird. Diese Symbiose, in der der Farn sich gewissermaßen mit Hilfe der Alge selbst düngt, besteht, wie paläontologische Funde belegen, seit mehr als 70 Millionen Jahren (vgl. Peters/Meeks 1989).

Bei de Bary ist eine Hierarchie zwischen den Organismen evident, die der Komplexität ihrer Lebensformen und nicht zuletzt der Größe ihrer Körper entspricht. Symbiose ist bei de Bary das Zusammenleben des Heterogenen ohne Aufhebung seiner Differenz und deshalb kein Durcheinander. Die Organismen stehen sich in einem Nebeneinander mit kausaler Reziprozität gegenüber und bilden zwar einen gemeinsamen Haushalt des Sich-Gegenseitig-Umgebens, bleiben aber autonome Individuen.

2 Lynn Margulis: In- und Durcheinander

Gut 90 Jahre nach de Bary stellt die Zellbiologin Lynn Margulis die Symbiosetheorie auf neue, nunmehr molekularbiologische Grundlagen. Sie wehrt sich jedoch immer wieder explizit gegen die Aufladung der Symbiose als Modell für Formen menschlicher Sozialität. Insbesondere kritisiert sie alle Versuche, Symbiosen einer Kosten-Nutzen-Analyse zu unterziehen, weil so die adaptive Dimension des Phänomens verloren ginge. Gegenseitigkeit sei ein zutiefst anthropozentrisches und damit für die biologische Analyse ungeeignetes Konzept, zumal evolutionäre ›Vorteile‹ sich nur schwer belegen ließen (Margulis 1990). So argumentiert Margulis im Kern, dass Symbiose als evolutionärer Faktor zur Erzeugung von Diskontinuität innovativer sei als zufällige Mutationen. Sie macht immer wieder klar, dass Symbiose nicht reduktionistisch erklärt werden kann, indem man die Einzelteile eines Zusammenhangs identifiziert und isoliert (vgl. Margulis 1993). Insofern stellt dieses Konzept methodische Herausforderungen, ist zugleich aber auch anschluss-

fähig an holistische Weltbilder, wie an der von Margulis gemeinsam mit James Lovelock vertretenen Gaia-Hypothese deutlich wird. Entsprechend sind Margulis' Texte, ganz in der Tradition des Symbiose-Konzepts, häufig auch wissenschaftspolitische Interventionen. Ihre Leistung liegt darin, verstreute bestehende Erklärungen synthetisiert, mit molekularbiologischem Instrumentarium empirisch fundiert und popularisiert zu haben.

Auch in ihren an ein breiteres Publikum gerichteten Büchern möchte Margulis vermeiden, symbiotisches Verhalten teleologisch oder intentional aufzuladen. Stattdessen schließt sie explizit an de Barys allgemeine Definition der Symbiose als Zusammenleben »without respect to outcome« (Margulis 1990: 673) an: »Symbiosis is a long-term physical association of two or more partners, and symbiotic relationships can only occur under certain environmental conditions.« (Guerrero/Margulis/Berlanga 2013: 134) Auf dieser Grundlage geht es ihr seit den 1980er Jahren, aufbauend auf ihre bahnbrechenden Arbeiten zur Endosymbiose aus den 1960er Jahren, um die Auflösung eines essentialistischen Verständnisses des fest begrenzten, von seiner Umgebung isolierten Individuums. Während die seit Kropotkin vor allem in Russland geführten Debatten um gegenseitige Hilfe auf die Konstitution einer egalitären Gesellschaft von kooperierenden Individuen zielten, werden diese Individuen nun selbst als Kollektive betrachtet. Diese Verschiebung und die aktuelle Popularität von Margulis' Ansatz (die nicht immer die Bedeutung ihrer Arbeiten für die Biologie widerspiegelt) lässt sich anhand der veränderten Umgebungs-konstellationen rekonstruieren, mit deren Hilfe Margulis Symbiose erklärt.

Die Arbeiten Margulis' kreisen um die zwei Pole der Endosymbiontentheorie und der Gaia-Hypothese. Beide Pole laufen in einer Reihe umgebungsepistemologischer Überlegungen im Mikroskopischen der Zelle wie im Makroskopischen des Planeten zusammen. Margulis' Arbeiten zur Gaia-Hypothese zufolge bilden alle organischen und anorganischen Prozesse auf der Erde eine übergeordnete systemische Einheit namens Gaia, die sowohl über eine Multiplizität von *milieux intérieur* als auch über ein kosmisches *milieu extérieur* verfügt. Das gleiche gilt für die durch Endosymbiose im Inneren entstandenen komplexen eukaryotischen Zellen. Beide Einheiten, die mikroskopische wie die makroskopische, werden durch Symbiose und mithin das In- und Durcheinander aller Organismen auf dem Planeten gebildet.

In ihrer seit etwa 1970 entwickelten Gaia-Hypothese rekurren Margulis und James Lovelock auf die zwei genannten Begriffe des *milieus*, die der Physiologe Claude Bernard in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts einführt, um die Lebensprozesse eines Organismus aus der reziproken Verschränkung mit seiner Umgebung zu erklären (vgl. Lovelock/Margulis 1974, dazu auch Friedrich et al. 2018). In Bernards *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*, posthum 1878 veröffentlicht, wird erstmals die Fähigkeit von Organismen beschrieben, eine stabile innere Organisation aufrechtzuerhalten, durch die ihre Grenzen festgelegt werden. In dieser inneren Umgebung laufen alle physiologischen Prozesse ab (vgl. Bernard 1878, dazu auch Holmes 1986). In seinen Experimenten zum Zuckerhaushalt von Hunden sowie zur Leber als Regulationsorgan löst Bernard den Organismus von seiner werkzeughaften Zweckgerichtetheit, indem er regulative Anpassung durch die Erzeugung eines *milieus* in den Vordergrund rückt. Als eine Art Puffer schützt das durch die Zirkulation von Stoffen im

Körper gebildete *milieu intérieur* die fragile Zusammensetzung des Organismus vor dem direkten Einfluss der Außenwelt. Bernards überaus folgenreicher Schritt besteht darin, den Organismus selbst als *milieu* zu verstehen und damit das Verhältnis von Umgebendem und Umgebenem im Organismus zu spiegeln. Anstatt ihn zu isolieren oder dem *milieu* entgegenzusetzen, fügt Bernard letzteres in den ersteren ein, während er zugleich von einem *milieu extérieur* spricht, das den Organismus umgibt. Er hebt die bis dahin das Wissen vom Leben prägende Dominanz des Organismus auf und setzt im gleichen Schritt das flexible, auf unterschiedlichen Maßstabsebenen anwendbare Verhältnis von *organisme* und *milieu* an ihre Stelle (vgl. Cheung 2014). Lebensprozesse können demnach nur aus der Wechselwirkung beider *milieus* mit dem Organismus verstanden werden. Dessen Organisation manifestiert ein *milieu intérieur*, das eine Abgrenzung vom *milieu extérieur* produziert.

Bernards Verdreifachung der Instanzen – Organismus, *milieu intérieur*, *milieu extérieur* – spielen Lovelock und Margulis auf eine neue Weise durch. In ihrer Gaia-Hypothese beschreiben sie die Erdatmosphäre als ein Produkt der symbiotischen Wechselwirkung von Organismen und ihren *environments*. Die Atmosphäre wirkt als Puffer, der das Innen innen hält und gegen das Außen des Weltalls abschirmt, aus dem zwar Energie in Form von Licht kommt, aber sonst nur der Tod lauert. Im System Gaias besteht Symbiose auf der Makroebene darin, dass bestimmte Organismen von den durch andere Organismen ausgelösten Veränderungen des *environments* in negativen Feedbackschleifen abhängen und sie gemeinsam ein globales, homöostatisches System bilden: Gaia.

Von entscheidender Bedeutung ist dabei, dass die Erde von Lovelock und Margulis als singular gedacht wird: Sie steht nicht in biologischer Konkurrenz mit etwas anderem und sie umgibt nichts. Gaia ist kein einzelner Organismus, weil sich kein Organismus allein von seinen eigenen Produkten und Abfällen ernähren kann, sondern zu diesem Zweck ein *environment* braucht. Gaia erscheint bei Lovelock und Margulis als beides: *organism* und *environment*, und als *environment* ist Gaia zugleich Innen und Außen. Gaia umgibt nichts, weil Gaia Umgebendes und Umgebenes in einem ist. Damit verhandelt diese Hypothese nicht zuletzt die Frage, ob es eine Umgebung des Umgebenden geben kann, ob also die Umgebungen auf dem Planeten noch von einem Außen bedingt werden oder nicht vielmehr selbst in ihren Abhängigkeiten voneinander und ohne übergeordnete Instanz gedacht werden müssen.

Ähnliche Relationen von Innen und Außen spielen im Mikroskopischen bereits in Margulis' ersten Texten zur Endosymbiontentheorie eine Rolle. Margulis zielt darauf, die evolutionäre Differenz zwischen prokaryontischen und eukaryotischen Zellen zu erklären, die fundamental für die Entstehung höherer Lebewesen ist. Dieser Fortführung einer vor allem in Russland entworfenen These zufolge steht am Beginn der Evolution komplexer eukaryotischer Zellen die Aufnahme von einzelligen Prokaryonten in die Umgebung des Inneren einer eukaryotischen Zelle. Eine aus der Erforschung symbiotischer Verhältnisse abgeleitete Definition der Symbiogenese von Konstantin Merezhkovsky aus den 1930er Jahren ist die Grundlage von Margulis' seit den 1960er Jahren entwickelten Endosymbiontentheorie. Organismen gehen demzufolge nicht nur eine physiologische, sondern auch eine langfristige evolutionäre und damit genetische Beziehung ein (vgl. ausführlicher O'Malley 2017).

Margulis' daran anschließende Theorie besagt, dass Mitochondrien und Plastiden, heute Bestandteile von komplexen eukaryotischen Zellen, im Verlauf der Evolution durch schrittweise Symbiose mit prokaryontischen, d.h. zellkernlosen Zellen entstanden sind. Vor etwa 600 Millionen Jahren wurden demzufolge ursprünglich autonome einzellige Bakterien in das Innere eukaryotischer Zellen aufgenommen und übernahmen dort die Funktion von Organellen, die – diese Entdeckung ist um 1970 entscheidend – in den »multigenomed systems« (Margulis 1967: 271) der Zelle eine eigene DNA besitzen (vgl. Sapp 1994: 176). Im Laufe der Zeit verloren die Prokaryonten an Selbständigkeit und ihr genetischer Code wurde in die DNA des Wirts verlagert.

Dieser Annahme liegt ein anderes Umgebungsverhältnis zugrunde als der klassischen Symbiose. Es impliziert kein *Nebeneinander* mit einer hierarchischen Ordnung zweier abgegrenzter Organismen, sondern ein *In-* und *Durcheinander* von Lebensformen in und durch ihr gegenseitiges Umgeben. In der Endosymbiose befindet sich eine Zelle in einer anderen Zelle, was einen Prozess des horizontalen, nicht vererbungsbasierten Gentransfers ermöglicht, in dem Teile der DNA des einen Organismus in die DNA des anderen Organismus übergehen, der eine Organismus also durch den anderen bzw. durch ihre genetische Vereinigung fortexistiert (vgl. Margulis 1967). Die Theorie der Endosymbiogenese liefert mit diesem Ansatz eine Erklärung für den Ursprung neuer phylogenetischer Formen.

Margulis zufolge ist dieser Prozess der Symbiogenese eine Reaktion auf den durch die Photosynthese von einzelligen Algen ausgelösten Anstieg von freiem Sauerstoff in der Erdatmosphäre: »All cells had to adapt to an atmosphere containing oxygen, or they had to survive in a specialized anaerobic environment.« (Margulis 1967: 228) Mit dem Einsetzen dieses geobiochemischen Prozesses wurden neue Strategien des sauerstoffbasierten, d.h. aeroben Stoffwechsels notwendig. Der entscheidende Punkt an Margulis' These ist, dass Eukaryoten zu dieser Zeit an ein sauerstoffarmes *environment* angepasst waren, durch die Aufnahme von aeroben Prokaryonten in ihr Inneres ihren Stoffwechsel aber dem neuen *environment* anpassen konnten, um schließlich dieses zu modifizieren. Im Zuge der Symbiose verwandelten sich die in die anaerobe eukaryotische Zelle aufgenommenen aeroben Prokaryonten in Mitochondrien, die, grob gesprochen, Sauerstoff in Energie umwandeln. Im Inneren der fremden Zelle – also in einem anderen *environment* – wurden die Prokaryonten durch Symbiogenese Teil einer neuen Art von »cells-inside-cells« (Margulis 1990: 677) mit höherer Komplexität, die die Grundlage aller komplexen pflanzlichen und tierischen Zellen bildeten, die sich im Anschluss entwickelten: »In endosymbiosis, a topological condition, one partner lives inside the other.« (Guerrero/Margulis/Berlanga 2013: 134) In der Endosymbiogenese entstand aus dem Zusammenleben zweier zellulärer Organismen ein dritter Metaorganismus. Dieser war den neuen Lebensbedingungen auf dem Planeten durch Ko-Operation besser angepasst, weil seine Autonomie und Individualität auf einer Multiplizität beruhen, die wiederum aus einer Relationalität des Umgebens gebildet wird.

Symbiogenese umfasst also nicht nur das Zusammenleben von Organismen, sondern die Entstehung neuer Organe und Organismen durch die Organisation des *In-* und *Durcheinanders* in verschachtelten Umgebungsverhältnissen. Die Organismen umgeben sich derart gegenseitig, dass sie eine Einheit bilden, die einerseits aus dem Verhältnis des

inneren *milieus* zu den Elementen der Organisation besteht und andererseits selbst umgeben sein kann. Der Prozess der Endosymbiose befähigte die anaeroben Eukaryonten, in einer CO₂-gesättigten Atmosphäre zu überleben, indem sie den Prokaryonten in ihrem Inneren Nährstoffe zuführten, die von diesen in Energie verwandelt wurden. Aus dem *Ineinander* wurde ein *Durcheinander*, das es beiden Symbionten ermöglichte, ein neues, gemeinsames äußeres *environment* hervorzubringen. Die Umgebungen sind bei Margulis also dreifach geschachtelt: Das *environment* des Planeten enthält die symbiotische Einheit der Eukaryoten, die wiederum das *environment* der Prokaryonten/Mitochondrien darstellt, deren Zusammenwirken ein eigenes *environment* im Inneren der Zelle sowie eine andere chemische Zusammensetzung des globalen *environments* hervorbringt, die die Bedingungen des Lebens bestimmt. »Consisting of life, the environment is continually regulated by life, for life.« (Margulis/Sagan 1998: 94)

Mit diesen Überlegungen ergänzt Margulis den Darwinschen Stammbaum der Divergenz um das Prinzip der Konvergenz. Sie kritisiert die von Darwin vorgenommene und seitdem dominante Separierung von Organismen und ihren *environments*. Dadurch verliert die Evolutionstheorie insbesondere im Neodarwinismus des 20. Jahrhunderts die Bedeutung von Kooperation zugunsten von Konkurrenz aus dem Blick. Symbiose werde so undenkbar. Hierin liegt die theoriepolitische Intervention der Endosymbiontentheorie. Die Denkfigur, die sowohl dieser Theorie als auch der Gaia-Hypothese zugrunde liegt, opponiert gegen die Isolation von Umgebenem und Umgebendem: Alle Organismen modifizieren durch ihre Metabolismen und ihr Wachstum die *environments*, in denen sie leben. »Life doesn't ›adapt‹ to a passive environment from the point of view of physics and chemistry. Instead, it actively produces its environment and modifies it.« (Guerrero et al. ohne Jahr: 4)

Die Entstehung komplexer Zellen, welche die Grundlage höherer Lebewesen sind, beruht also auf einer Umschichtung von Umgebungsrelationen.⁸ Organismen können sich gegenseitig und mehrfach enthalten. Die Vorsilbe *endo* markiert dieses räumliche Umgebungsverhältnis. Im Gegensatz zur Ectosymbiose, bei der Organismen sich gegenüber- oder nebeneinander stehen, sind sie in der Endosymbiose ineinander enthalten. Für Margulis enthalten sich alle lebendigen Dinge durch Gentransfer gegenseitig, wie Stefan Helmreich festgehalten hat: »Living things are forever incorporating one another.« (Helmreich 2009: 277) Begreift man nicht das Individuum, sondern ein Geflecht aus symbiotischen Spezies als Einheit der Evolution, bekommt Symbiose eine andere Bedeutung als nur das Zusammenleben – Symbiose als Durcheinander ist dann die theoretische Grundlage für das von Margulis angestrebte Unterlaufen der dualistischen Erzählung, auf der neodarwinistische Evolutionstheorien basieren und die Identität an feste Grenzen zwischen Innen und Außen sowie Umgebendem und Umgebenem koppelt. Indem Margulis mit Hilfe einer von ihr selbst so benannten »poststructuralist, postmodern, nonrepresentational view of the self« (Margulis/Sagan 1997: 60) diese Grenzen durch die Verschachtelung von Umgebungsrelationen ersetzt und zugleich das Leben als ein Wechselspiel von Organismen und ihren *environments* auf unterschiedlichen Skalie-

8 Zu Margulis' und Haraways Konzepten der Symbiose vgl. auch Folkers/Hoppe 2018.

rungsebenen bis hin zu Gaia erklärt, eröffnet sie die Grundlage für das, was Helmreich *symbiopolitics* genannt hat: »governance of relations among engangled living things.« (Helmreich 2009: 15) In einer solchen Politik des Mit-Seins, die keinem Zweck folgt, sondern aus Konstellationen zielloser biologischer Prozesse besteht, erscheint Sein nicht als Eigenschaft geschlossener, autarker Organismen, sondern ihres In- und Durcheinanders.

3 Schluss – Die Welten der Symbiose

Seit den 1990er Jahren verabschiedet Margulis auf der Grundlage der Endosymbiontentheorie das Konzept von Spezies und von Individuen als deren unteilbaren Einheiten ebenso wie als Größen der Evolution (Margulis 1993). Diesen Gedanken aktualisierend betonen Scott Gilbert, Chemiker und Schüler von Donna Haraway, Jan Sapp, Evolutionsbiologe und Freund von Margulis, sowie der Wissenschaftsphilosoph Alfred I. Tauber in einem 2012 erschienenen, vielzitierten Aufsatz mit dem Titel »A Symbiotic View of Life: We have never been individuals«, dass das Konzept des individuellen Organismus in Auflösung begriffen sei: »The discovery of symbiosis throughout the animal kingdom is fundamentally transforming the classical conception of an insular individuality into one in which interactive relationships among species blur the boundaries of the organism and obscure the notion of essential identity.« (Gilbert et al. 2012: 326) Diesen innerhalb der Biologie umstrittenen, im Kontext der Erforschung von symbiotischer Gemeinschaften aber viel diskutierten Forderungen nach verliert der Begriff des Organismus sowohl in einem essentialistischen Verständnis als auch als pragmatisches Beschreibungswerkzeug an Überzeugungskraft, weil sich die Grenzen zwischen dem Organismus und seinem *environment* angesichts der Bedeutung der verteilten Agency in symbiotischen Verhältnissen zu mehreren Kilogramm überlebensnotwendigen Bakterien im Inneren des menschlichen Verdauungstrakts immer weniger bestimmen lassen. Symbiose sei, so die These, nicht die Ausnahme, sondern die evolutionäre Regel, weil kein Säugetier ohne Milliarden von Mikroorganismen auf und im Körper überleben könnte: Wir seien nie Individuen gewesen.

Die von Margulis erarbeiteten Erkenntnisse über Symbiose und die ökologischen Relationen innerhalb von Lebewesen aufnehmend, fordern die Autoren, die Rede vom menschlichen Organismus durch den Begriff des *Holobionten* zu ersetzen.⁹ Ein Holobi-

9 Die Prägung dieses Begriffs wird zumeist Margulis zugesprochen. Wie Jan Baedke, Alejandro Fábregas-Tejeda und Abigail Nieves Delgado gezeigt haben, wird der Begriff *holobiont* nicht von Margulis erfunden, sondern – ohne deren Kenntnis – bereits in den 1940er Jahren vom deutschen Biologen Adolf Meyer-Abich. In seinem 1943 erschienenen Aufsatz *Beiträge zur Theorie der Evolution der Organismen* bezeichnet Meyer-Abich die Entstehung höherer Organismen durch das Zusammenwirken ursprünglich unabhängiger Organismen als *Holobiose*. Damit meint Meyer-Abich ein evolutionäres Stadium der Integration ursprünglich unabhängiger Organismen in eine gegenseitige Abhängigkeit. In diese Überlegung spielt sein Bestreben nach einem holistischen Weltbild hinein, für das die Einzelteile eines Zusammenhangs nur aus dem Ganzen erklärt werden können. Dass Meyer-Abichs Begriffsprägung vergessen wurde, erklären Baedke, Fábregas-Tejeda und Delgado vor allem aus dessen Nähe zum Nationalsozialismus (vgl. auch Dahn 2019 sowie Sprenger 2019, S. 117f). Die holistischen Ansätze der Biologie in der Zwischenkriegszeit

ont sei nicht durch eine Identität oder Geschlossenheit gegenüber der Außenwelt gekennzeichnet, sondern setze sich aus verschiedenen Akteuren und organischen Zusammenhängen zusammen – als Hybrid. Entsprechend kann er weder als Subjekt noch als Objekt verstanden werden, insbesondere, wenn man diesen Dualismus auf das Verhältnis von Organismus und *environment* projiziert und beide in einem ausschließenden Verhältnis von Innen und Außen gegenüberstellt oder das *environment* lediglich als Zugabe zum Organismus betrachtet.

Der Biologe Derek Shillings (2018) hat darauf hingewiesen, dass parallel zu Margulis' evolutionstheoretischer Prägung des Begriffs des Holobionten (vgl. Fester/Margulis 1991), der sich auf wenige (zumeist zwei) sich gemeinsam fortpflanzende Organismen bezieht, auch eine ökologisch geprägte Definition entsteht: Der Meeresbiologe Forst Rohwer bezeichnet um 1990 – ohne Kenntnis von Margulis' Arbeiten – mit Holobiont eine Gemeinschaft symbiotischer Organismen, die als ökologisches System ko-existieren. Um 2000 seien beide Theorien in der *hologenome theory of evolution* konvergiert, für die der Holobiont auch eine genetische Einheit darstellt. Beide Perspektiven unterscheiden sich jedoch weiterhin in ihren Konzeptionen von Individualität und Gemeinschaft, die nach unterschiedlichen Prinzipien zusammengesetzt sind und unterschiedlichen Konzeptionen der Ontologie biologischer Gemeinschaften bzw. Individuen unterliegen:

»On the one hand, proponents of the holobiont individuality thesis argue that the biological properties of hosts (animals, plants) can only properly be understood if the holobiont is considered a biological individual. Their claim is based on the substantial role that the microbiome plays in host physiology and development. On the other hand, those who deny the utility of the holobiont framework and adopt the ecological approach argue that the host is only one of several suitable niches where microbes can reside.« (Suárez/Stencel 2020)

Wenn die Zellen, aus denen alle Organismen zusammengesetzt sind, selbst aus symbiotischen Verhältnissen anderer Zellen entstanden sind, und wenn kein Säugetier ohne Symbiosen mit Milliarden Mikroorganismen existieren kann, hat dies Konsequenzen für die Konzeption eines autonomen Individuums – mithin für die begrifflichen Einheiten der Biologie. Damit stellt sich die Frage nach dem Verhältnis von Symbiose und Autonomie: Kann Symbiose abgeschlossen sein, so dass aus zwei Organismen ein Organismus wird? Gibt es einen Endzustand der Symbiose? Wie bedingen und begrenzen sich Autonomie und Symbiose gegenseitig? Was könnte eine Genossenschaft von Holobionten sein? Die bei de Bary vorhandene Hierarchie wird von den neuen Ansätzen aufgehoben und die Gast-Metaphorik auf dem Prüfstand gestellt, da in vielen Fällen unklar bleibt, welcher

verorten sich selbst – meist erfolglos – immer wieder in der Nähe zu völkischem Denken. Vor diesem Hintergrund fordern Baedke, Fábregas-Tejeda und Delgado, die Diskussion um die Figur des Holobionten um Meyer-Abichs Position und ihre argumentative Nähe zu Margulis' Ansatz zu erweitern und zugleich die Rolle des Holismus im Nationalsozialismus zu problematisieren. Dies würde auch bedeuten, die Reste holistischer Ansätze noch in den gegenwärtigen Diskussionen um Holobionten aufzuarbeiten, etwa auch bei Gilbert oder Haraway.

Organismus welchem Organismus dient. Was macht die Individualität des Gasts aus, wenn er im Inneren des Wirts, aber nicht ohne diesen existieren kann?

Die mit dem Symbiosekonzept von Anfang an verhandelten Fragen nach Kollektivität tauchen hier in aktuellen Fassungen wieder auf. Die Kollektive, die nunmehr als symbiotische beschrieben werden, sind zugleich biologisch und sozial. Die Auflösung von Individuen zugunsten von zusammengesetzten Holobionten hat Konsequenzen für die theoretischen Einheiten sowohl der Evolution wie der Gesellschaft. Betrachtet man mit de Bary und Margulis zwei historische Eckpunkte der Symbiosetheorie, wird die ganze Spannweite der mit dem neuen Konzept des Zusammenlebens verbundenen Fragen nach Gemeinschaften, Genossenschaften und Kollektiven deutlich: vom Neben- zum Mit- zum In- zum Durcheinander gegenseitiger Existenzbedingungen. Diese Frage wird gegenwärtig erneut verhandelt und dabei die disziplinäre Grenze zwischen Biologie und Soziologie neu abgesteckt und mitunter porös. In ihrem Buch *Staying with the Trouble* argumentiert Donna Haraway, dass angesichts der Verflochtenheit aller Akteure, von Menschen und Nicht-Menschen oder von Organismen und Technologien, die Gegenüberstellung von Organismus und *environment* an Überzeugungskraft verliere: »What happens when the best biologies of the twenty-first century cannot do their job with bounded individuals plus contexts, when organisms plus environments, or genes plus whatever they need, no longer sustain the overflowing richness of biological knowledges, if they ever did?« (Haraway 2016: 30) Die Vorstellung von Individuen und aus Individuen zusammengesetzten Gesellschaften, die ihrem *environment* unverbunden, aber abhängig gegenüberstehen, sei nicht mehr tragfähig, um zu erfassen, wie Lebewesen in dem, was Haraway *sympoiesis* nennt, gemeinsam ihre Welten hervorbringen. Autonomie ist in dieser Konzeption nicht mehr an Souveränität oder an Individualität gebunden, sondern erscheint als Effekt des Zusammenlebens.

Haraway – vom Ökologen George Evelyn Hutchinson promovierte Biologin, der auch das Vorwort zu Margulis' erstem Buch *Origin of Eukaryotic Cells* verfasst – wehrt sich gegen den Binarismus von *environment* und Organismus und betont stattdessen das gegenseitige *worlding* biologischer Prozesse. Durch ihre Verflochtenheit werde *sympoiesis* möglich: die Hervorbringung von Welten durch einschließende Gegenseitigkeit, die Andersheit bewahrt – ein *Durcheinander* durch ein *Ineinander*. Mit Bezug auf Gilbert führt Haraway das Argument an, dass biologische Forschung ihr Konzept des individuellen Organismus häufig auf die Idee von Modellorganismen stütze, mit deren Hilfe Experimente durchgeführt werden, die unter möglichst einflussfreien Laborbedingungen stattfinden (vgl. Haraway 2016: 64). Es werde versucht, Modellorganismen so weit wie möglich von ihren *environments* zu lösen, um sie als Individuen zu erforschen. Eine ähnliche Herangehensweise sieht Haraway im dominanten Verständnis des Lebendigen am Werk. Die Verflochtenheit des Organismus mit seiner Umgebung und mit seinem Inneren werde dabei nicht bedacht. Entsprechend besteht Haraways Ansatz gerade nicht in der Abkehr, sondern in der Ausweitung von Umgebungsrelationen: »There are only webbed ecosystems made of variously configured, historically dynamic contact zones.« (Haraway/Wolfe 2016: 250) Die dualistische, ausschließende Gegenüberstellung habe zu einer Missachtung ökologischer Relationen und ihrer Verflechtungen geführt. Vielmehr

würden auch innerhalb dessen, was bisher als unteilbarer Organismus verstanden wurde, ökologische Relationen von Umgebendem und Umgebenem wirken und Potentiale eines Denkens der *sympoiesis* eröffnen, des Gemeinsam-Machens durch »linked metabolisms, articulations, or coproductions (pick your metaphor) of economies and ecologies« (Haraway 2016: 49). Biologische und soziale Verhältnisse werden von Haraway ganz bewusst unmetaphorisch auf gleicher Ebene verhandelt. Ihre aus der Sym-biose gezogene Konsequenz lautet, den klassischen Begriff des Organismus aufzugeben, ihn nicht als feststehende Einheit eines unteilbaren Individuums aufzufassen, sondern als Dividuum, in dem Umgebungen und Organismen ineinander verschachtelt sind und in dem Organismen ebenso zu Umgebungen werden wie Umgebungen aus Organismen bestehen. Mithin geht es Haraway um eine neue Form der Kollektivität durch ein Zusammenleben, in dem Symbiose kein Neben- sondern ein Durcheinander ist, das doch die Grenzen zwischen dem Eigenen und dem Fremden nicht aufhebt.

Haraways Kritik an der Individualität des Organismus trifft ein zentrales Problem ökologischen Denkens: Die Annahme der Geschlossenheit eines Systems, d.h. einer festen Grenze zwischen Innen und Außen, zwischen Umgebendem und Umgebenem, setzt eine umfangreiche Schließungsarbeit voraus, in der die Wechselwirkungen zwischen beiden Seiten entweder ganz gekappt oder aber soweit reguliert werden, dass die Geschlossenheit trotz ihrer Reziprozität gewährleistet bleibt. Es gibt jedoch kein *milieu intérieur* ohne *milieu extérieur*. Keine Schließung eines umgebenen und umgebenden Systems – sei es biologisch oder sozial – kann endgültig sein. Genau hier intervenieren die Neufassungen des Konzepts der Symbiose, weil es eine Öffnung durch Kooperation markiert, aber eine eigene Schließung mit sich bringen kann. In der Symbiose, wie sie von Margulis beschrieben wird, gibt es das Miteinander durch das Durcheinander. Im Durcheinander wird unklar, was Umgebenes und was Umgebendes ist, weil sich die Organismen gegenseitig umgeben. Im von de Bary beschriebenen Nebeneinander, das im Miteinander der Kooperation resultiert, war bereits eine solche Öffnung angelegt, weil die Organismen im Nebeneinander des Umgebens miteinander verschränkt waren. Während sich beim Neben- und Miteinander das Eine und das Andere gegenüberstehen, sind sie im In- und Durcheinander generativ und operativ aneinander gebunden, weil sie sich auf andere Weise umgeben und keine geschlossenen Einheiten darstellen. Margulis denkt dieses Umgebungsverhältnis als ein Ineinander, das durch das resultierende Durcheinander die Grenzen der Entitäten und damit die Einheiten des Lebens als evolutionäre und wissenschaftshistorische Größen in Frage stellt. Für Haraway liegt darin eine Möglichkeit, mit den Herausforderungen des Klimawandels umzugehen.

Die Frage, was Leben ist – mithin die Frage nach einer Politik des Lebens –, wird im Verlauf der Geschichte des Symbiosekonzepts immer wieder an die Frage gekoppelt, wer wie mit wem zusammenlebt. Wenn Zusammenleben bedeutet, sich gegenseitig zu umgeben – mit und gegen Haraways Absage an »organisms plus environments« (Haraway 2016: 30) –, und wenn die Kausalitäten und Räume dieses Umgebens – die Wechselwirkungen zwischen Umgebendem und Umgebenem – immer wieder zur Disposition stehen, ist es notwendig, auch die durch historisch variable Konzepte der Symbiose beschreibbaren Formen biologischen wie sozialen (Zusammen-)Lebens auf die Transfor-

mationen von Epistemologien des Umgebens zu beziehen. Sie spielen insbesondere dann eine Rolle, wenn das Leben, dessen Zusammenleben betrachtet wird, nicht nur das biologische, sondern auch das soziale ist und die Grenzen zwischen beiden in einem Durcheinander des Ineinanders aufgehoben werden.

Literatur

- Baedke, Jan (2019): »O Organism, Where Art Thou?« In: *Journal of the History of Biology* 52 (2). S. 293–324.
- Baedke, Jan; Fábregas-Tejeda, Alejandro; Nieves Delgado, Abigail (2020): »The holobiont concept before Margulis«. In: *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 334 (3), S. 149–155.
- Bernard, Claude (1878): *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*. Paris: Baillière.
- Bary, Anton de (1861): *Die gegenwärtig herrschende Kartoffelkrankheit, ihre Ursache und ihre Verhütung: eine pflanzenphysiologische Untersuchung*. Leipzig: Föstner.
- Bary, Anton de (1879): *Die Erscheinung der Symbiose*. Straßburg: Trübner.
- Bernard, Claude (1878): *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*. Paris: Baillière.
- Bordenstein, Seth R./Theis, Kevin R. (2015): »Host Biology in Light of the Microbiome: Ten Principles of Holobionts and Hologenomes«. In: *PLOS Biology* 18 (8), S. 1–23.
- Cheung, Tobias (2014): *Organismen. Agenten zwischen Innen- und Außenwelten 1780-1860*. Bielefeld: Transcript.
- Dahn, Ryan (2019): »Big science, Nazified? Pascual Jordan, Adolf Meyer-Abich, and the abortive scientific journal«. In: *Isis* 110 (1), S. 68–90.
- Fairbairn, Brett (1994): »History from the Ecological Perspective«. In: *American Historical Review* 99 (4), S. 1203–1239.
- Fester, Rene/Margulis, Lynn (1991): *Symbiosis as a source of evolutionary innovation – speciation and morphogenesis*. Cambridge: M.I.T. Press.
- Folkers, Andreas/Hoppe, Katharina (2018): »Von der Modernisierung zur Ökologisierung«. In: Nungesser, Frithjof/Delitz, Heike/Seyfert, Robert (Hg.): *Soziologien des Lebens*. Bielefeld: Transcript.
- Folkers, Andreas/Opitz Sven (2019): »Symbiose als Begriff und Gegenstand der Soziologie. Für eine Analyse von Biosozialität im Zeitalter des Mikrobioms«. In: Burzan, Nicole (Hg.): *Komplexe Dynamiken globaler und lokaler Entwicklungen. Verhandlungen des 39. Kongresses der Deutschen Gesellschaft für Soziologie in Göttingen 2018*. http://publikationen.sozioogie.de/index.php/kongressband_2018/article/view/1119 (zuletzt aufgerufen am 1.12.2019).
- Friedrich, Alexander/Löffler, Petra/Schrape, Niklas/Sprenger, Florian (2018): *Ökologien der Erde*. Lüneburg: Meson Press.
- Gilbert, Scott F./Sapp, Jan/Tauber, Alfred I. (2012): »A Symbiotic View of Life«. In: *The Quarterly Review of Biology* 87 (4), S. 325–341.
- Guerrero, Ricardo/Margulis, Lynn/Berlanga, Mercedes (2013): »Symbiogenesis. The holobiont as a unit of evolution«. In: *International Microbiology* 16 (3), S. 133–143.
- Guerrero, Ricardo/Margulis, Lynn; Rico, Luis/Sagan, Dorion (ohne Jahr): »Proprioception. When the Environment Becomes the Body«. <https://fdocuments.us/document/proprioception-when-the-environment-becomes-the-body-proprioception-when-the.html> (zuletzt aufgerufen am 1.12.2019).
- Haraway, Donna J. (2016): *Staying with the Trouble. Making Kin in the Chthulucene*. Durham: Duke University Press.
- Haraway, Donna J./Wolfe, Cary (2016): »Companions in Conversation«. In: dies.: *Manifestly Haraway*. Minneapolis: University of Minnesota Press, S. 199–298.

- Harrington, Anne (1999): *Reenchanted Science. Holism in German Culture from Wilhelm II to Hitler*. Princeton: Princeton University Press.
- Helmreich, Stefan (2009): *Alien ocean. Anthropological voyages in microbial seas*. Berkeley: University of California Press.
- Hird, Myra J. (2010): »Coevolution, Symbiosis and Sociology«. In: *Ecological Economics* 69 (4), S. 737–742.
- Holmes, Frederic L. (1986): »Claude Bernard, the *Milieu Intérieur*, and Regulatory Physiology«. In: *History and Philosophy of the Life Sciences* 8 (1), S. 3–25.
- Ironstone, Penelope (2019): »Me, my self, and the multitude: Microbiopolitics of the human microbiome«. In: *European Journal of Social Theory* 22 (3), S. 325–341.
- Kropotkin, Piotr (1902): *Mutual Aid. A Factor of Evolution*. London: Heinemann.
- Lorimer, Jamie (2016): »Gut Buddies«. In: *Environmental Humanities* 8(1), S. 57–76.
- Lovelock, James E./Margulis, Lynn (1974): »Biological Modulation of the Earth's Atmosphere«. In: *Icarus* 21 (4), S. 471–489.
- Margulis, Lynn (1967): »On the Origin of Mitosing Cells«. In: *Journal for Theoretical Biology* 14, S. 225–274.
- Margulis, Lynn (1990): »Words as Battle Cries«. In: *BioScience* 40 (9), S. 673–677.
- Margulis, Lynn (1993): »Origins of species«. In: *Biosystems* 31 (2-3), S. 121–125.
- Margulis, Lynn/Sagan, Dorion (1997): *Slanted Truths. Essays on gaia, symbiosis and evolution*. New York: Copernicus.
- Margulis, Lynn/Sagan, Dorion (1998): *Microcosmos. Four billion years of evolution from our microbial ancestors*. Berkeley: University of California Press.
- Martin, Bradford D./Schwab, Ernest (2012): »Symbiosis. Living together in chaos«. In: *Studies in the History of Biology* 4 (4), S. 7–25.
- O'Malley, Maureen A. (2017): »From endosymbiosis to holobionts«. In: *Journal of Theoretical Biology* 434, S. 34–41.
- Oulhen, Nathalie/Schulz, Barbara J./Carrier, Tyler J. (2016): »English translation of Heinrich Anton de Bary's 1878 speech, »Die Erscheinung der Symbiose« (»De la symbiose«)«. In: *Symbiosis* 69 (3), S. 131–139.
- Peters, G. A.; Meeks, J. C. (1989): »The Azolla-Anabaena Symbiosis«. In: *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40: 1, S. 193–210.
- Sapp, Jan (1994): *Evolution by Association. A History of Symbiosis*. New York: Oxford University Press.
- Shillings, Derek J. (2018): »I, Holobiont. Are you and your microbes a community or a single entity?«. Aeon: <https://aeon.co/ideas/i-holobiont-are-you-and-your-microbes-a-community-or-a-single-entity> (dort datiert 26.9.2018, zuletzt aufgerufen am 25.5.2020).
- Sprenger, Florian (2019): *Epistemologien des Umgebens. Zur Geschichte, Ökologie und Biopolitik künstlicher Environments*. Bielefeld: Transcript.
- Suárez, Javier (2018): »The importance of symbiosis in philosophy of biology. An analysis of the current debate on biological individuality and its historical roots«. In: *Symbiosis* 76 (2), S. 77–96.
- Suárez, Javier; Stencel, Adrian (2020): »A part-dependent account of biological individuality: Why holobionts are individuals and ecosystems simultaneously«. In: *Biological Reviews* Preprint.
- Toepfer, Georg (2011): »Symbiose«. In: Ders. (2011): *Historisches Wörterbuch der Biologie*. Stuttgart: Metzler, S. 426–442.
- Tsing, Anna Lowenhaupt (2012): »Unruly Edges«. In: *Environmental Humanities* 1, S. 141–154.

Anschrift:

Prof. Dr. Florian Sprenger
 Ruhr-Universität Bochum
 Institut für Medienwissenschaft
 Universitätsstraße 150
 44780 Bochum