

Kurze Mitteilung/Short note

Partnerschaften versus Parasitismus bei Fischen*

Partnership vs. parasitism in fishes

C. Dieter Zander

Biozentrum Grindel und Zoologisches Museum, Universität, Martin-Luther-King-Platz 3,
D-20146 Hamburg-Rotherbaum, Germany, cedezet@uni-hamburg.de

Abstract: The different categories of partnership between organisms are divided according to advantage or disadvantage of the partners into mutualism (advantage for both partners), commensalism (advantage for one, no advantage or disadvantage for the other partner) and parasitism (advantage for the parasite, disadvantage for the host). Parasitism may have been evolved in partnerships of fishes from commensalism with stinging invertebrate like jelly-fish and sea urchins and from mutualism between cleaner-fish. But, if additional energy consumption is regarded, which needs one of the partner in order to maintain the partnership also some of the symbiotic relationship must be classified as parasitism. This situation is profited by the sand dwelling gobies, the remoras, the anemone fishes and the followers of burrowing goat fish. It is proposed to call the classical, obvious parasitism eu-parasitism, and those partnerships that are not obvious and based on energy exploitation, crypto-parasitism.

Partnerschaften im Tierreich werden nach ihrem Nutzen oder Schaden für die einzelnen Partner eingeteilt. ODUM (1959) beschreibt Mutualismus als Partnerschaft zum Vorteil beider Partner, Parasitismus als nützlich für den einen, den Parasiten, schädlich für den anderen, den Wirt, weil ein Energiefluss vom Wirt zum Parasiten stattfindet. Ein solcher Energiefluss findet auch von der Beute zum Räuber statt, mit dem Unterschied, dass dort der Energiespender der kleinere, der Energieempfänger der größere Organismus ist, beim Parasitismus ist das umgekehrt. Daher bleibt beim Parasitismus der Wirt am Leben, was auch im Sinne der Parasiten ist, die somit eine dauerhafte Energiequelle haben. Daher kann sich bei der Räuber-Beute-Beziehung auch keine Partnerschaft entwickeln. Beim Kommensalismus hat der eine Partner Vorteile, der andere aber keine erkennbaren Vor- oder Nachteile.

Eine genauere Analyse von Mutualismus- und Kommensalismus-Partnerschaften führt allerdings zu der Erkenntnis, dass eventuell doch ein Energiefluss zu Gunsten eines Part-

ner erfolgt – das wäre dann eine Form des Parasitismus. In dieser Mitteilung sollen daher einige Partnerschaften hinsichtlich des Energiehaushalts analysiert werden und im Folgenden bereits bekannte Formen des Mutualismus und Kommensalismus unter ökologischen und phylogenetischen Gesichtspunkten diskutiert werden. Dazu wird von folgenden Grundsätzen ausgegangen:

$$\begin{aligned} \text{Energiegewinn/Energiezufuhr} &= 1, \\ \text{Energiezufuhr} &= \text{Energiegehalt Beute} - (\text{Ver-} \\ &\text{folgungs-} + \text{Handlungsenergie}) \\ \text{Energiebedarf/Energiegewinn} + \text{Energieer-} \\ &\text{sparnis} &= 1 \end{aligned}$$

Die Putzersymbiose wurde von EIBL-EI-BESFELDT (1955) zuerst bei *Gobiosoma oceanops* (Gobiidae) aus der Karibik beschrieben. Der bekannteste Putzerfisch ist der im Indopazifik häufige *Labroides dimidiatus* (Labridae) (Abb. 1b). Der verwandte *Labroides phthirophagus* von Hawaii ernährt sich jedoch als Parasit, der anderen Fischen Schuppen und Hautstücke herausbeißt (LOSEY 1979). GRUTTER & BSHARY

* Gewidmet dem Gedenken an Dr. Jürgen Nieder (1955-2012), der den Mimikry-Kreis bei Putzerfischen des Mittelmeers und andere Probleme zu lösen half.



Abb. 1 a-d: Mimikry-Kreis in den Tropen auf der Basis der Putzer-Symbiose. **a** *Echineis naucrates* an einem Rotzahn-Drückerfisch (*Melichthys niger*). **b** *Labroides dimidiatus*, ein obligater Putzer im Indopazifik. **c** *Gobiosoma oceanops*, ein Putzer aus der Karibik, **d** *Aspidontus dussumieri* (Blenniidae) ist ein parasitisch lebender Nachahmer. **Figs 1 a-d:** Mimicry ring of the tropics based on the cleaner symbiosis. **a** *Echineis naucrates* attached to a triggerfish (*Melichthys niger*). **b** *Labroides dimidiatus* an obligate cleaner of the Indo-Pacific. **c** *Gobiosoma oceanops*, a cleaner fish of the Caribbean. **d** *Aspidontus dussumieri* (Blenniidae) is an imitator living as parasite.

(2003) beobachteten jedoch, dass sich *L. dimidiatus* zeitweilig genauso als Parasit verhält, weil der Schleim der Kunden für diesen attraktiver ist als die Parasiten. Daher ist zu vermuten, dass bei *Labroides*-Arten eine Prädisposition (i. S. v. KOSSWIG 1959, ZANDER 2004) zu einer solchen Lebensweise vorliegt und das Verhalten von *L. phthirophagus* aus Hawaii das Extrem ist. Ein Putzerfisch ist für die Wirte an seiner „Berufskleidung“ erkennbar, tiefblaue Längsstreifen auf hellem Körper. Diese Färbung wird von den *Labroides*-Arten (Abb. 1b), den Putzergrundeln (*Gobiosoma* spp.) (Abb. 1c) in der Karibik und auch vom Schiffshalter *Echineis naucrates* (Abb. 1a) gezeigt. Putzerfische werden von den Kunden aufgrund der jeweils

gleichen, auffälligen Färbung als solche erkannt (Müller'sche Mimikry). Aber es gibt auch Fische, die nicht putzen, die Färbung nachahmen und sich von Haut und Schleim ernähren wie *L. phthirophagus*, die Blenniidae *Aspidontus taeniatus*, *A. dussumieri* (Abb. 1d) und *Plagiotremus tapeinosoma* (WICKLER 1961). Diese ahmen jedoch nicht nur die Färbung nach, sondern auch die wippende Schwimmweise der Labridae, mit der sie sich unverdächtig den Wirten nähern können, bevor sie zustoßen (Peckham'sche Mimikry). Hier liegt also ein Mimikry-Kreis vor, bei dem *Echineis naucrates* als Vorbild für die Putzergilde angesehen wird, da nur er weltweit verbreitet ist (ZANDER 2006). Arten der Familien Gobiidae und Labridae so wie auch

Abb. 2 a-c: Mimikry-Kreis im Mittelmeer auf der Basis der Putzer-Symbiose. **a** Jungfisch von *Coris julis* als fakultativer Putzer. **b** *Parablennius rouxi*, ein Nachahmer, der nicht putzt, aber durch seine Färbung vor Räubern geschützt ist. **c** Dasselbe gilt für *Gobius vittatus*. Aus ZANDER & NIEDER (1997).



Figs 2 a-c: Mimicry ring of the Mediterranean based on the cleaner symbiosis. **a** Young *Coris julis* acts facultatively as cleaner. **b** *Parablennius rouxi*, imitator, which does not clean, but is protected against predators due to its coloration. **c** The same holds for *Gobius vittatus*. From ZANDER & NIEDER (1997).

die Parasiten entwickelten daher durch jeweils unabhängige Anpassungen ihre besonderen Lebensweisen.

Ein anderer Mimikry-Kreis der Putzsymbiose liegt bei Mittelmeerfischen vor (ZANDER & NIEDER 1997). Der Hauptputzer, *Symphodus melanocercus* (Labridae), weist allerdings nicht die eben beschriebene Putzertracht auf, sondern eine auffällige Markierung an der Schwanzflosse, an der er von den Kunden erkannt wird (DETLOFF et al. 2011). Unter etlichen Labridae-Arten, die als Jungtiere putzen, zeigen *Coris julis* einen deutlich braunen Längsstreifen auf sonst hellem Körper (Abb. 2a). Dieselbe Färbung weisen sowohl juvenile als auch adulte *Parablennius rouxi* (Blenniidae) und *Gobius vittatus* (Gobiidae) auf (Abb. 2b, c), die nicht putzen, wie auch Jungtiere des Fischräubers *Serranus cabrilla* (Serranidae) (ZANDER & NIEDER 1997). *P. rouxi* und *G. vittatus* werden von potenziellen Putzkunden aufgesucht, die vor ihnen posieren, reagieren aber nicht (HEYMER 1972). Sie sind daher vor eventuellen Nachstellungen von Raubfischen geschützt (Bates'sche Mimikry). Dagegen stoßen die Jungfische von *S. cabrilla* plötzlich auf einen Beutefisch zu, da sie als scheinbar friedliche Fische getarnt sind (Peckham'sche Mimikry). Dieser Mimikry-Kreis unterscheidet sich vom *Echineis*-Kreis durch die jeweilige Rolle der Nachahmer, die sie in der Biozönose spielen. Besonders deutlich ist der Unterschied bei der Peckham'schen Mimikry: *L. phthiriphagus* ist Parasit, *S. cabrilla* Räuber. Keiner dieser Partner verbraucht zusätzliche Energie für diese Lebensweise und spart wie auch die Putzer Verfolgungsenergie.

Ein weiteres klassisches Beispiel für Mutualismus ist das Zusammenleben zwischen Anemonen (*Entacmaea*-, *Heteractis*- und *Stichodactylus*-Arten) und Anemonenfischen (*Amphiprion* spp., Pomacentridae) (Abb. 3a), bei der zweifellos beide Partner Vorteile erfahren. Beide Symbionten wenden zusätzliche Energie auf um die Partnerschaft erfolgreich zu erhalten. Die Anemone muss zusätzlichen Schutzstoff bilden, die der Fisch aufnimmt, um sich vor den Nesselzellen zu schützen (SCHLICHTER 1972, ELLIOTT & MARISCAL 1997). Der Fisch wendet

viel Energie auf, um die Anemone vor ihren z.T. viel größeren Fressfeinden zu schützen, indem er diese mit großer Aggressivität verjagt (FRICKE 1974). Die Bilanz für zusätzliche Energie, die beide Partner aufbringen, ist noch nicht erfasst. Falls aber einer der beiden weniger zusätzliche Energie als der andere braucht, zeigt dieser ein parasitäres Verhalten. Ein ähnliches Beispiel zeigen *Gobius buccichii* (Gobiidae) und *Anemonia sulcata* im Mittelmeer, allerdings ist die Immunität der Grundel gegen die Nesselzellen angeboren (ABEL 1960). Diese Partnerschaft kann daher Ausgangsstufe solcher mutualistischen Beziehungen sein.

Das Zusammenleben von Grundeln (Abb. 3b) mit *Alpheus*-Garnelen in Höhlen des Sandbodens ist eine weitere bekannte Partnerschaft, die zuerst von LUTHER (1958) bei *Cryptocentrus*-Arten (Gobiidae) beschrieben und von KARPLUS et al. (1972) genauer analysiert wurde. Da die Krebse blind sind, halten sie über die Antennen Kontakt mit der Grundel, die sie bei Gefahr veranlassen, in die Höhle zu flüchten. Bei einer Energiebilanz ist für die Grundel kein Nachteil erkennbar, dagegen sparen die Fische Energie, da nur die Krebse die gemeinsamen Wohnhöhlen graben. Hier liegt zwar Mutualismus vor, aber auch eine Ausnutzung zu Lasten der Krebse, die einige Energie für das Graben der Höhle aufwenden müssen, die die Fische sparen können – das wäre somit Parasitismus. Als Vorstufe kann z. B. die Kontaktaufnahme von verschiedenen Fischarten angesehen werden, wie im Mittelmeer zwischen jungen *Mullus barbatus* (Mullidae) und *Coris julis* (Labridae) (FRICKE 1970), *Symphodus tinca* und *S. melanocercus* (Labridae) (ZANDER et al. 1999), und im Roten Meer zwischen *Parupeneus cyclostoma* (Mullidae) und *Gomphosus caeruleus* (Labridae).

Kommensalismus beschreibt, dass ein Partner einen Vorteil, der andere keinen erkennbaren Vor- oder Nachteil erfährt. Es lassen sich von dieser Partnerschaft die Ausnutzung eines der Partner und bei energetischer Betrachtung deutliche Formen des Parasitismus ableiten. Junge Stachelmakrelen (Carangidae) und Dorsche (Gadidae) verbergen sich häufig bei wehrhaften Quallen (DAVENPORT 1955), die sie vor mögli-



Abb. 3 a-d: Beispiele weiterer Symbiosen. **a** Ein Paar von *Amphiprion bicinctus* und ihr Wirt, die Seeanemone *Heteractis* sp. **b** Ein Paar von *Ctenogobius feroculus* lebt zusammen mit *Alpheus*-Garnelen in Sandhöhlen. **c** *Cheilodipterus quinquelineatus* zwischen den Stacheln des Diadem-Seeigels. **d** *Parupeneus forskalis* (vorn) wühlt im Sediment nach Organismen und lockt dadurch andere Fische wie *Bodianus anthoides* (hinten) an.

Figs 3 a-d: Some examples of other symbioses. **a** A brace of *Amphiprion bicinctus* and its host, the sea anemone *Heteractis* sp. **b** A brace of *Ctenogobius feroculus* living in holes together with *Alpheus* shrimps. **c** *Cheilodipterus quinquelineatus* lives between the spines of *Diadema* sea urchins. **d** *Parupeneus forskalis* (in front) digging for small organisms in the sediment, thus attracting other fish species like *Bodianus anthoides*.

chen Fressfeinden schützen. Unklar ist allerdings, was sie ihren Wirten an Planktonnahrung wegfressen, die diese sonst erbeutet hätten. Das wäre Parasitismus, weil die Quallen dann mehr Verfolgungsenergie aufwenden müssten.

SCHOURING (1915) berichtet sogar von echtem Parasitismus bei jungen Wittlingen (*Merlangius merlangus*) und Stachelmakrelen (*Caranx* spp.), da in deren Mägen Ovarien und Tentakel der Medusen gefunden wurden. Zwischen den spitzen, zerbrechlichen Stacheln von Diadem-Seeigeln verbergen sich Fische der Familien Apogonidae (Abb. 3c) und Gobiesocidae. Während die Seeigel harmlose Weidegänger sind, fressen junge *Diademichthys* spp. Ambulacralfüße ihrer Wirte (DAVENPORT 1966). Ähnlich verfahren junge *Carapus acus* (Carapidae) mit ihrem Schutz gewährenden Wirt, verschiedene Holothuriarten, bei der sie in die Wasserlungen eindrin-

gen, aber sich auch von deren Eingeweiden ernähren (TROTT 1970).

Etwas verborgener ist Parasitismus bei der Partnerschaft von sandwühlenden Fischen und ihren Folgern, die herausgewählte Organismen aufnehmen. Dieser Kommensalismus, der nur für die Folger Vorteile bietet, wird besonders bei Mullidae, *Mullus*-Arten aus dem Mittelmeer, *Parupeneus*-Arten (Abb. 3d) aus dem Roten Meer und dem Indopazifik beschrieben (FRICKE 1970, MOOSLEITNER 1982, 2008, VELTE 2006, JAERISCH et al. 2010). Die Meerbarben wenden als Wirte einiges an Energie auf, um die Nahrungsorganismen freizuwühlen, von denen aber ein großer Teil von den Folgern (besonders Labridae, Sparidae, Chaetodontidae, Balistidae) als Nahrung aufgenommen wird (MOOSLEITNER 2008). Das bedeutet aber für die Mullidae zusätzliche Wühltätigkeiten, um den eigenen Nahrungsbedarf zu

decken, und daher wäre diese Partnerschaft auch eine Form des Parasitismus.

Die Phoresie ist eine besondere Form des Kommensalismus, bei dem die Partnerschaft auf dauerndes oder zeitweiliges Festheften des Nutznießers (Phorenten) auf größeren Wirten (Vehikeln) beruht. Krebse der Gruppe Cirripedia sind als Adulte festsitzend und siedeln meistens auf Hartböden, aber auch auf anderen Lebewesen. *Coronula reginae* leben auf der Haut von Walen, filtern aber Plankton. Von dieser Lebensweise lässt sich *Anelesma squalicola* ableiten, der in der Haut von Haien wurzelt, seinem Wirt Nährstoffe entzieht und damit ein echter Parasit ist (BAER 1952).

Phoresie ist auch bei Fischen zu finden. Bekanntestes Beispiel ist der Schiffshalter *Echineis naucrates* (Abb. 1a) (EIBL-EIBESFELDT 1955), der in den Tropen weit verbreitet ist und sich als Putzer besonders bei Großfischen betätigt. Diese und verwandte Arten können sich mit einer zum Saugorgan umgewandelten ersten Rückenflosse am Körper des Wirtes festheften und daher ohne Eigenbewegung und damit ohne großen Energieaufwand verbreiten. Dagegen müssen die Wirte mehr Energie für die Fortbewegung aufbringen, wenn ein oder mehrere Schiffshalter an ihrem Körper festhaften, da die Strömung an den strömungsgünstig geformten Körper der Wirte von der laminarer Form in eine turbulente übergeht, die bremsend wirkt (STREIT 1980).

Parasitismus könnte sich sowohl aus Kommensalismus und als auch aus Mutualismus in

sukzessiven Schritten entwickelt haben. Die Wege zu dieser Lebensweise sind unterschiedlich, sie führen über Präadaptationen (KOSWIG 1959, Zander 2004) und Selektion. Ein wichtiger Selektionsfaktor wäre dabei die Aufnahme und Einsparung von Energie. Ein derartiger Parasitismus wie bei *Labroides phthiriphagus* wäre dann bei *Labroides dimidiatus* als Präadaptation bereits im Erbgut verankert. Solches Verhalten hilft, Verfolgungs- und Handlungsenergie zu sparen, wird aber bei *L. dimidiatus* nicht so häufig wie das Entfernen und Fressen von Parasiten angewendet, so dass der Status als Putzer erhalten bleibt. Auch bei Jungfischen von *Diademichthys*- und *Fierasfer*-Arten ist Parasitismus offensichtlich, der sich vom Kommensalismus ableiten lässt. Es wird vorgeschlagen, dafür den Terminus Eu-Parasitismus zu verwenden.

Dagegen ist der Parasitismus bei kommensalen Partnerschaften wie den Wächtergrundeln und Fressgemeinschaften auf Energieersparnis auf Kosten des anderen Partners begründet, das Gleiche gilt auch für die Schiffshalter (Phoresie) und die Anemonenfische (Mutualismus). Diese Form des Parasitismus ist nicht so offensichtlich wie der Eu-Parasitismus, daher wird hierfür der Terminus Crypto- (versteckter) Parasitismus vorgeschlagen. Im Gegensatz zum Eu-Parasitismus, bei dem der Parasit immer kleiner als der Wirt ist und diesen auch als Habitat benutzt, können beim Crypto-Parasitismus die Nutznießer bzw. Parasiten größer als die Wirte sein. Das trifft für die Wächtergrundeln, die Folger von

Tab. 1: Beispiele für Partnerschaften und von ihnen abzuleitenden echten und versteckten Parasitismus.

Tab. 1: Exemples for partnerships and descending from these for genuine and cryptic parasitism.

	Partnerschaft	Eu-Parasitismus	Crypto-Parasitismus
Kommensalismus			
Schutz	Apogonidae / Diadem-Seeigel	<i>Diademichthys</i> juv. Juv. <i>Fierasfer</i>	Juv. Carangidae / Scyphozoa
Phoresie		<i>Anelesma</i> auf Haien	Großfische / Echinidae
Nahrungsfolger	Folgerarten / <i>Symphodus tinca</i>		Folgerarten & Mullidae spp.
Mutualismus			
Kontakte	<i>Symphodus tinca</i> / <i>S. melanocercus</i>		Wächtergrundeln / <i>Alpheus</i> - Garnelen
Schutz	<i>Gobius bucchichii</i> / <i>Anemonia sulcata</i>	Juv. Gadidae / Scyphozoa	<i>Amphiprion</i> spp. / Riesenanemone
Putzer	<i>Labroides dimidiatus</i> <i>Gobiosoma</i> spp. <i>Symphodus melanocercus</i> <i>Echineis naucrates</i> Div. juv. Labridae	<i>Labroides dimidiatus</i> (zeitweise) <i>Labroides phthiriphagus</i> <i>Aspidontus</i> spp.	

Sandwühlern, aber nicht für die Schiffshalter zu, für die ihre Wirte zeitweise auch Habitat sind. Tabelle 1 stellt eine Auswahl verschiedener Formen des Parasitismus zusammen.

Bei der Anemonen-Anemonenfisch-Partnerschaft ist unklar, wer den größeren Energienutzen hat. Deshalb wäre es reizvoll, in Zukunft die Energiebilanzen solcher Partnerschaften zu messen. Das würde helfen, z.B. die ökologische Nische von Organismen genauer zu analysieren.

Literatur

- ABEL, E. 1960. Liaison facultative d'un poisson (*Gobius buchichii* Steindachner) et d'une anemone (*Anemonia sulcata*) en Méditerranée. *Vie et Milieu* 11, 518-531.
- BAER, J. G. 1952. Ecology of animal parasites. The University of Illinois Press, Urbana.
- DAVENPORT, D. 1955. Specificity and Behaviour in Symbioses. *Quarterly Review of Biology* 30, 29-46.
- DAVENPORT, D. 1966. The experimental analysis of behavior in symbiosis, pp. 381-429. In: *Symbiosis 1* (HENRY, M.S., ed.). Academic Press, New York, London.
- DETLOFF, K.C., ZANDER, C.D., BISSANTZ, N., & D. Ziggel. 2010. Seasonal variations in the feeding activities of the facultative cleaner *Symphodus melanocercus* (Risso, 1810) in the Tyrrhenean Sea. *Bulletin of Fish Biology* 12, 15-26.
- EIBL-EIBESFELDT, I. 1955. Über Symbiosen, Partnerschaft und andere zwischenartige Beziehungen tropischer Meerestische. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 12, 19-25.
- Elliott, J., & R. Mariscal. 1997. Acclimation or innate protection of anemonefishes from sea anemones. *Copeia* 1997, 284-289.
- FRICKE, H. W. 1970. Zwischenartige Beziehungen der tropischen Meerbarben *Pseudupeneus barberinus* und *Pseudupeneus macronema* mit einigen anderen marinen Fischen. *Natur und Museum* 100, 71-80.
- FRICKE, H. W. 1974. Öko-Ethologie des monogamen Anemonenfisches *Amphiprion bicinctus* (Freiwasseruntersuchung aus dem Roten Meer). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 36, 429-512.
- GRUTTER, A., & R. BSHARY. 2003. Cleaner fish prefer client mucus: support for partner control mechanism in cleaning interactions. *Proceedings of the Royal Society, London B* 270, S242-S244.
- HEYMER, A. 1972. Ethologische Freiwasserbeziehungen an Putzsymbiosen im Mittelmeer. *Revue de Comportement Animale* 6, 17-24.
- JAERISCH, J., ZANDER, C.D., & O. GIERE. 2010. Feeding behaviour and feeding ecology of two substrate burrowing teleosts, *Mullus surmuletus* (Mullidae) and *Lithognathus mormyrus* (Sparidae) in the Mediterranean Sea. *Bulletin of Fish Biology* 12, 27-39.
- KARPLUS, L., SZLEP, R., & M. TSURNAMAL. 1972. Associative behaviour of the fish *Cryptocentrus cryptocentrus* (Gobiidae) and the pistol shrimp *Alpheus djiboutensis* (Alpheidae) in artificial burrows. *Marine Biology* 24, 259-268.
- KOSSWIG, C. 1959. Phylogenetische Trends, genetisch betrachtet. *Zoologischer Anzeiger* 162, 208-221.
- LOSEY, G.S. 1987. Cleaning symbiosis. *Symbiosis* 4, 229-258.
- LUTHER, W. 1958. Symbiose von Fischen (Gobiidae) mit einem Krebs (*Alpheus*) im Roten Meer. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 15, 175-177.
- MOOSLEITNER, H. 1982. Feeding-associations on sandy bottoms in the Mediterranean. *Zoologischer Anzeiger* 209, 269-282.
- MOOSLEITNER, H. 2008. Fressgemeinschaften mit Meerbarben (Mullidae) im tropischen Indopazifik. *Bulletin of Fish Biology* 10, 55-67.
- ODUM, E.P. 1959. *Fundamentals of ecology*. Saunders, Philadelphia.
- SCHOURING, L. 1915. Beobachtungen über Parasitismus pelagischer Jungfische. *Biologisches Zentralblatt* 35, 181-190.
- SCHLICHTER, D. 1972. Chemische Tarnung Die stoffliche Grundlage der Anpassung von Anemonenfischen an Riffanemonen. *Marine Biology* 12, 137-150.
- STREIT, B. 1980. *Ökologie. Ein Kurzlehrbuch*. Thieme, Stuttgart.
- TROTT, L.B. 1970. *Contributions to the biology of carapid fishes (Paracanthopterygii, Gadiformes)*. University of California Publications in Zoology 89, 1-41.
- VELTE, F. 2006. Freiwasserbeobachtungen bei Kreta zur Fressgemeinschaft zwischen der Streifenmeerbarbe und anderen Fischen. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ichthyologie* 5, 117-127.
- WICKLER, W. 1961. Über das Verhalten der Blenniidae *Runula* und *Aspidontus*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 18, 421-440.
- ZANDER, C. D. 2004. Ecology meets genetics – niche occupation as a factor of evolution interpreted by Kosswig's concepts. *Mitteilungen des zoologischen Museums und Instituts* 101, 131-147.
- ZANDER, C. D. 2006. Das Konzept der ökologischen Nische und seine Anwendung beim zoogeografischen Vergleich der Riffische des Galapagos-Archipels. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ichthyologie* 5, 231-246.

ZANDER, C.D., & J. NIEDER. 1997. Interspecific interactions in Mediterranean fishes. Feeding communities, cleaning symbioses and cleaner mimics. *Vie et Milieu* 47, 203-212.

ZANDER, C.D., MEYER, U., & A. SCHMIDT. 1999. Cleaner fish symbiosis in European and Maca-

ronesian waters, pp. 397-422. In: Behaviour and conservation of littoral fishes (ALMADA, V. C., OLIVEIRA, R.F., & J. C. GONCALVES, eds). Instituto Superior de Psicologia Aplicada. Lisboa.

Eingegangen: 23. 10. 2012

Angenommen: 25. 11. 2012