

## 20.1 Direkte und indirekte Wechselwirkung zwischen Organismen

Pflanzen treten in direkte Wechselwirkung mit pflanzlichen Parasiten oder auch mit Mikroorganismen als Pathogene oder Symbionten. Totes pflanzliches Material wird von Saprophyten als Nahrungsquelle benutzt. Indirekte Wechselwirkungen erfolgen über gasförmige Hormone bzw. Signale, über Verarmung an Licht, Nährstoffen und Wasser und schließlich über zahlreiche organische Substanzen im Wurzelraum, die die Rhizosphäre zur „Datenautobahn für Kommunikation“ machen.

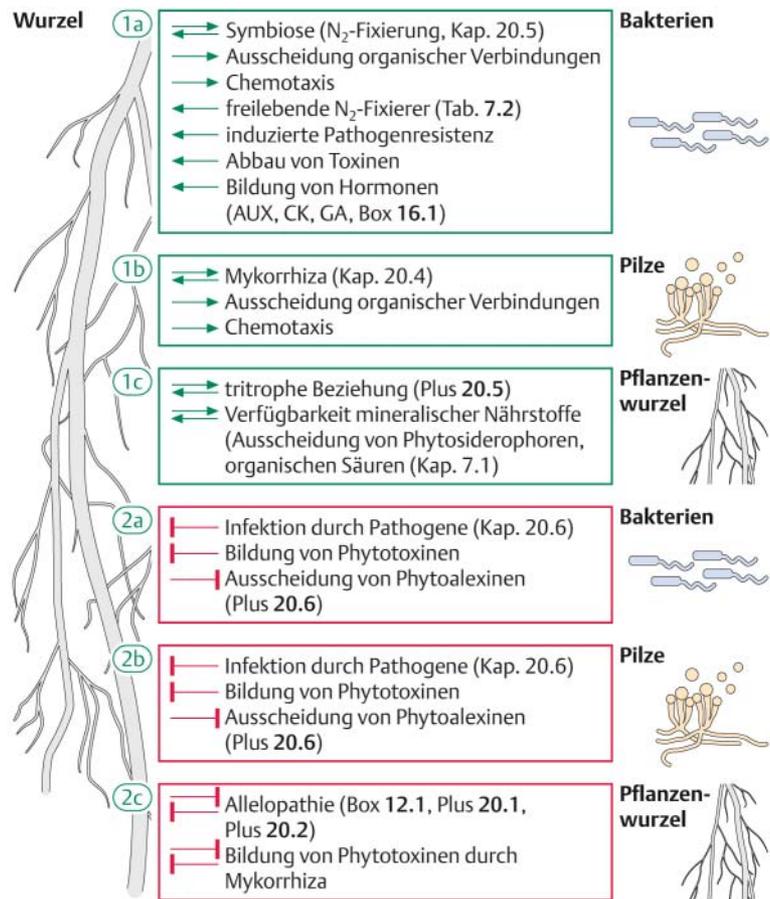
Die intensiven Wechselwirkungen zwischen **Pflanzen in einem Ökosystem** bedürfen keines unmittelbaren physischen Kontakts. Im Zusammenhang mit flüchtigen bzw. gasförmigen Hormonen bzw. Signalen (ETH, JA-Me, SA-Me) hatten wir bereits auf ihre Wirkungen auf andere Pflanzen derselben Art (Pheromone) bzw. anderer Arten (Kairomone) hingewiesen (Kap. 16.7, Kap. 16.9 und Kap. 16.10.4). Indirekte starke Wechselwirkungen stellen natürlich auch die Veränderungen im Lichtspektrum im Schatten großer Bäume (Schattenvermeidungssyndrom, Kap. 17.2.2) oder aber die Verarmung an Nährstoffen und Wasser dar. Nur Pflanzen mit einer Spezialisierung für die „Resteverwertung“ (Schattenpflanzen) können in der **ökologischen Nische** unter Bäumen existieren. Die wechselseitige Beeinträchtigung von Pflanzen durch Sekundärmetabolite, die in die Umgebung ausgeschieden werden, faßt man unter dem Begriff **Allelopathie** zusammen (Box 12.1 S. 346 und Plus 2.1 S. 59).

Wenn man Samenpflanzen als Lebensraum in ihrer Gemeinschaft mit den zahlreichen Mikroorganismen auf und in ihnen betrachtet, dann kann man den **Blattraum (Phyllosphäre)** von dem **Wurzelraum (Rhizosphäre)** unterscheiden. Vielfältige Formen des Austauschs von Signalen sind exemplarisch für den Wurzelraum in Abb. 20.1 dargestellt. Man schätzt, daß in der unmittelbaren Umgebung einer Wurzel hunderte verschiedener organischer Substanzen zu finden sind (Aminosäuren, organische Säuren, Nucleoside, Vitamine, Kohlenhydrate, Sekundärmetabolite), die durch die Wurzel ausgeschieden werden. Die Menge dieser organischen Substanzen kann mehr als 20% des in der Photosynthese fixierten Kohlenstoffs ausmachen. Diese Verbindungen bilden ein reichhaltiges Nahrungsangebot für saprophytische Mikroorganismen im Boden und sind gleichzeitig Signale für die Wechselwirkung von Pflanzen mit den vielen anderen Lebewesen in der Rhizosphäre. Das gesunde Ökosystem im Boden ist wiederum entscheidend für die Funktion der Wurzel und damit für das Wohlergehen der ganzen Pflanze. Bakterien und Pilze können die Entwicklung von Pflanzen fördern oder auch hemmen (Plus 20.1). Wir werden bei der Behandlung einzelner Beispiele die Bedeutung der **Rhizosphäre als „Datenautobahn“** besser verstehen (Kap. 20.2, Kap. 20.4 und Kap. 20.5).

Als photoautotrophe Organismen dienen Niedere und Höhere Pflanzen, Algen und einige Bakterien als Ausgangsbasis für alle davon abhängigen heterotrophen Lebensformen. Wir können grundsätzlich drei Formen der direkten Wechselwirkung unterscheiden:

- **Parasiten** (Pflanzen) oder auch **Pathogene** (Mikroorganismen) dringen ganz oder teilweise in den Wirtsorganismus ein und entziehen ihm Nährstoffe und Wasser für ihre eigene Entwicklung. Die Schädigung des Wirts wird nicht selten durch die Bildung toxischer Stoffwechselprodukte verstärkt.

**Abb. 20.1 Der Wurzelraum als Ökosystem.** Im Wurzelraum gibt es zahlreiche Formen der positiven (**Gruppe 1**) und negativen (**Gruppe 2**) Wechselwirkungen zwischen Organismen. Sie beruhen entweder auf direktem physischem Kontakt oder auf dem Austausch von Nährstoffen oder chemischen Signalen. Weitere Details finden sich im Text an den angegebenen Stellen. Die grünen Pfeile bzw. roten Hemmblöcke zeigen einseitige bzw. wechselseitige Beeinflussung zwischen den entsprechenden Partnern an.



- Unter **Symbiose** verstehen wir das zeitweilige oder dauernde Zusammenleben artverschiedener Organismen mit wechselseitigem Nutzen. In vielen Fällen ist die Symbiose Voraussetzung für die gute Entwicklung beider Partner, und in einigen Fällen entstehen aus der Symbiose ganz neue Formen wie etwa bei den Flechten.
- Die **Saprophyten** (Box 20.1) ernähren sich in der Regel von totem Material und bilden damit das unverzichtbare Endglied in der biologischen Kette von der Entstehung der Lebewesen bis zu ihrer Zersetzung (Remineralisierung).

Die Übergänge zwischen den drei Formen sind im Einzelfall fließend. Das gilt für die **Symbiose** als Form des **wechselseitigen Parasitismus** ebenso wie für die **Saprophyten**, die durchaus auch auf physiologisch geschwächten Pflanzen als **Pathogene** auftauchen können. Viele Bakterien und Pilze leben im Boden als Saprophyten, ehe sie einen geeigneten pflanzlichen Wirt besiedeln können, mit dem sie dann in einer Gemeinschaft entweder als Symbionten oder als Pathogene existieren können.

Aus naheliegenden Gründen haben wir in diesem Botanik-Lehrbuch die Tiere weitgehend ausgeklammert. Das ist didaktisch nützlich und notwendig, aber fern von der Realität einer Pflanze in ihrem natürlichen Umfeld. Selbstverständlich sind die umfangreichen anthropogenen Einflüsse auf die Pflanzenwelt in vielen Kapiteln thematisiert. Einige besondere

### Plus 20.1 Allelopathie: chemische Kriegsführung im Wurzelraum?

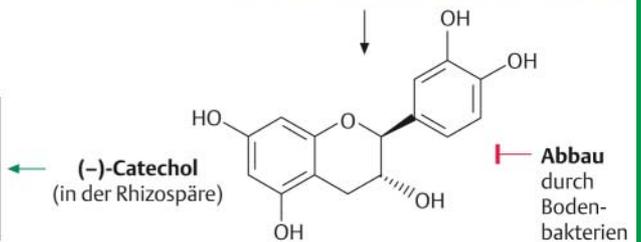
Die Komplexität der Wechselwirkungen zwischen Pflanzen über chemische

Streß, →  
Herbivorie,  
Infektionen



#### Zielpflanzen

- **niedrige Konzentrationen**  
Förderung des Wachstums, Pathogenabwehr
- **höhere Konzentrationen**  
Hemmung der Keimlingsentwicklung, Absterben der Wurzel



Beispiele für die Rolle der Tiere finden sich außerdem bei den fleischfressenden Pflanzen (Plus **19.6** S. 798), bei der Bestäubung (Box **18.10** S. 749) und Samenverbreitung (Kap. 18.6.4) durch Tiere, bei der Übertragung von Viruserkrankungen durch Insekten (Kap. 20.7.3) oder bei der Verwundung bzw. der mechanischen Belastung von Pflanzen durch Menschen und Tiere (Box **16.13** S. 647, Box **16.17** S. 659, Kap. 19.7).

### Box 20.1 Saprophyten und Holzabbau

Saprophyten als Prototyp der heterotrophen Organismen sind in der Natur weit verbreitet und rekrutieren sich im wesentlichen aus den Gruppen der Bakterien und Pilze. Durch die Abscheidung von Enzymen überführen sie totes organisches Material extrazellulär in kleinere resorbierbare Moleküle, die dann intrazellulär weiterverarbeitet werden können. In vielen Fällen sind die Saprophyten auf organische Kohlenstoffverbindungen angewiesen, die sie als Bausteine und Energielieferanten für die Synthese ihrer Körpersubstanz benötigen. Dabei gibt es praktisch keine organische Kohlenstoffverbindung, die nicht wenigstens durch einige Arten von Saprophyten als Energiequelle genutzt werden kann. Allerdings sind zum Abbau schwer angreifbarer Verbindungen wie Erdöl, Teer, chlorierter Kohlenwasserstoffe im allgemeinen nur wenige hierauf spezialisierte Formen befähigt. Häufig sind in der Natur mehrere Arten saprophytischer Mikroorganismen miteinander vergesellschaftet, weil die einen die Stoffwechselprodukte der anderen weiterverwerten. Eine solche Vergesellschaftung bezeichnet man als **Parabiose**.

Eine besondere Rolle spielen Pilze als holzerstörende Organismen, unter ihnen vor allem Basidiomyceten, aber auch einige Ascomyceten, *Fungi imperfecti* (Kap. 14.6) und Bakterien. Man kann drei Arten der Holzzerwertung unterscheiden:

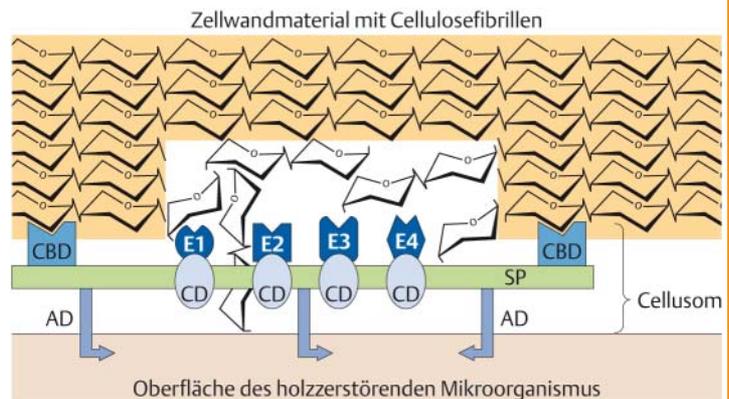
- **Braunfäule:** Die Pilze bauen Cellulose ab, sodaß gefärbtes Lignin übrig bleibt.
- **Weißfäule:** Lignin wird bevorzugt abgebaut; die helle Cellulose bleibt zurück.
- **Simultanfäule:** Beide Holzbestandteile werden gleichzeitig abgebaut.

Unter den holzerstörenden Pilzen sind auch die gefährlichen Polyporaceen, die in feuchten Häusern das **Bauholz** angreifen, z. B. der **Haus- und Kellerschwamm**, der **Feuerschwamm** u. a. m. Im Regelfall wird nur totes Holz befallen. Aber eine Reihe von Basidiomyceten (Hallimasch,

Schwefelporling, Zunderschwamm) greifen auch lebende, physiologisch geschwächte Bäume an und werden so zu **opportunistischen Parasiten**. Ihr Auftreten ist also Indikator für den Zustand der Bäume.

Cellulose ist bei weitem das häufigste Polysaccharid in der Natur. Aufgrund ihrer Unlöslichkeit und kristallartig dichten Packung gehört sie aber auch zu den besonders schwer abbaubaren Makromolekülen. Holzzerstörende anaerobe Bakterien und Pilze haben im Verlauf der Evolution einen besonderen enzymatischen Komplex zur Bewältigung dieser Aufgabe entwickelt. An ihrer Oberfläche gibt es sog. **Cellusomen**, d. h. in der Außenmembran verankerte Skelettproteine, an denen mehrere verschiedene Cellulose- bzw. Hemicellulose-abbauende Enzyme (E1–E4) gebunden sind. Mehr als 20 verschiedene Enzyme können gebunden sein, und viele solcher Cellusomen können zu einer **Multicellusom-Einheit** zusammengefaßt sein. Diese Cellusomen sind auch das Geheimnis der Celluloseverwertung durch Bakterien und Pilze im Pansen der Wiederkäuer.

Die Entdeckung der Cellusomen als elegante Lösung für den Celluloseabbau hat natürlich zu intensiven Forschungen zur effizienten Nutzung von Cellulose (Holz) als Kohlenstoffquelle für die Biotechnologie geführt.



CBD: Cellulose-Bindungsdomäne  
 CD: Cohesin-Domäne  
 AD: Ankerdomäne  
 SP: Skelettprotein

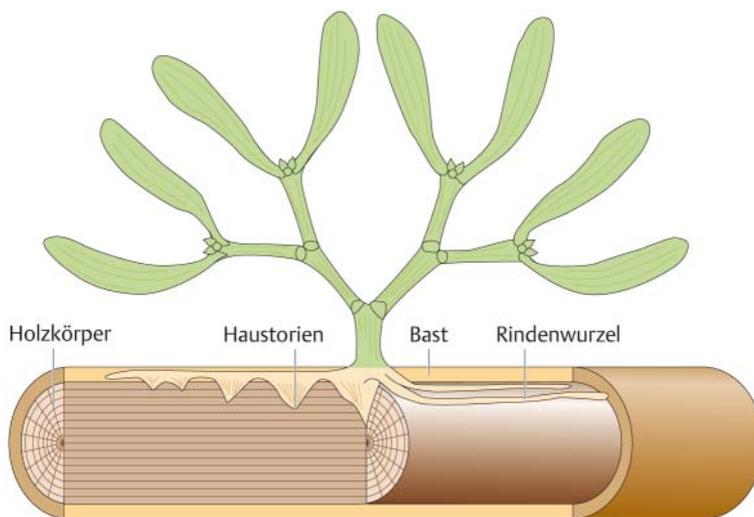
(nach Doi und Kosugi 2004)

## 20.2 Pflanzenparasiten

Die etwa 4000 Arten von Pflanzenparasiten schließen sich über Haustorien direkt an die Stoffwechsel lebender Organismen an, indem sie ganz oder teilweise in den Wirtsorganismus eindringen und sich in einem geeigneten Organ festsetzen. Die Schädigung des Wirtes beruht auf dem Entzug von Nährstoffen und Wasser und zuweilen auch auf der Bildung toxischer Stoffwechselprodukte. Bei Vollparasiten kann das zum Tod der Wirtspflanze führen.

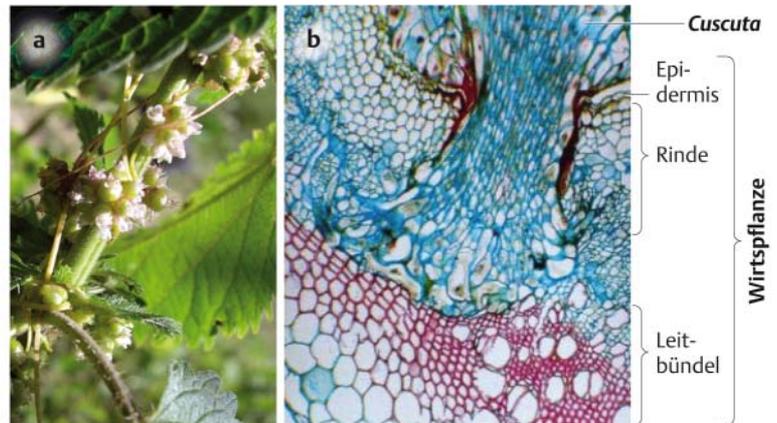
Als **Parasiten** werden **Samenpflanzen** bezeichnet, die teilweise oder vollständig in ihrer Nährstoff- und Wasserversorgung von anderen Pflanzen abhängig sind. Parasitische Mikroorganismen werden wir als Pathogene in Kap. 20.6 behandeln. Unter den Blütenpflanzen gibt es etwa 4000 parasitische Arten, die mit Hilfe von **Haustorien** in das **Gewebe der Wirtspflanze eindringen**, indem sie das Zellwandmaterial durch extrazelluläre Cutinasen, Cellulasen und Pektinasen auflösen. Formal kann man die zur Photosynthese befähigten **Halbparasiten** von den nicht zur Photosynthese fähigen **Vollparasiten** unterscheiden. Aber häufig genug beziehen auch die grünen Parasiten noch organische Stoffwechselprodukte aus der Wirtspflanze. Drei Beispiele sollen den Sachverhalt verdeutlichen.

Ein Beispiel für einen **Halbparasiten** ist die **Mistel** (*Viscum album*). Sie schmachtet auf verschiedenen Nadelhölzern (Tannen, Kiefern, Fichten), meistens aber auf Laubbölzern. Ihre Früchte sind weiße Beeren, die Vögeln als Nahrung dienen. Die Samen werden mit dem Kot ausgeschieden und gelangen so auf andere Bäume, wo sie auskeimen. Die Mistel dringt zunächst mit sog. Rindenwurzeln in die Rinde des Wirtes ein (Abb. 20.2), von denen zapfenförmige Haustorien im Holzkörper den Anschluß an die Gefäße der Wirtspflanze herstellen. Die im Vergleich zu den Wirtspflanzen ungewöhnlich hohen Transpirationsraten der Misteln dienen in erster Linie der Versorgung mit ausreichenden Mengen von Calcium-, Kalium-, Phosphat- und Nitrat-Ionen. Trotz der eigenen Photosynthese versorgt sich die Mistel mit bis zu 40% des Gesamtbedarfs an Kohlenhydraten und organischem Stickstoff (Aminosäuren) aus dem Xylemsaft der Wirtsbäume.



**Abb. 20.2 Mistel als Halbparasit.** Die Mistel (*Viscum album*) (grün) auf dem Ast eines Wirtes (braun), der links im Längsschnitt, rechts in Aufsicht mit teilweise entfernter Rinde dargestellt ist (nach Goebel, Troll).

**Abb. 20.3 Kleeseide als Vollparasit.** **a** Kleeseide (*Cuscuta europaea*), eine Brennessel-Pflanze umwindend (Foto: S. Imhof). **b** Lichtmikroskopische Aufnahme eines Längsschnittes durch ein Haustorium von *Cuscuta spec.* im Wirtsgewebe (*Pelargonium zonale*). Die Leitbündel des Wirtes sind rot gefärbt (Foto: R. Wacker).



Die **Kleeseide** (*Cuscuta europaea*) zählt zu den **Vollparasiten**. Aus ihren Samen entsteht ein fadenförmiger Keim, dessen Vorderende sich über den Boden erhebt und kreisende Suchbewegungen (**Circumnutationen**) ausführt. Erfasst es dabei den Sproß eines geeigneten Wirtes, so umschlingt es diesen und wächst als Windenpflanze daran empor (Abb. 20.3a). Die bleiche, kaum noch Chlorophyll enthaltende Sproßachse und die reduzierten schuppenförmigen Blättchen können keine autotrophe Ernährung mehr gewährleisten. Die Kleeseide treibt zahlreiche Haustorien in das Wirtsgewebe, die sowohl an das Xylem als auch an das Phloem Anschluß gewinnen (Abb. 20.3b). Der Parasit bezieht also vom Wirt nicht nur Wasser und Salze, sondern auch organische Verbindungen, wodurch dieser nicht selten letal geschädigt wird.

Andere Beispiele von **Vollparasiten** finden wir im Verwandtschaftskreis der Scrophulariales. Dazu gehören **Orobanche**-Arten (Sommerwurz) in unserer Flora und die bei uns nicht heimische Gattung **Striga**, die in trockenheißen Gebieten Afrikas mit nährstoffarmen Böden weit verbreitet ist. Erstere wachsen auf **Leguminosen, Raps, Sonnenblumen** und **Tomate** als Wirtspflanze, letztere im wesentlichen auf Getreide (**Hirse, Mais** und **Reis**). Obwohl im Gegensatz zu **Orobanche** der Sproß bei **Striga** noch grün ist und kleine Blättchen hat, muß man beide als Vollparasiten bezeichnen. Sie bilden ihre **Haustorien** an den **Wurzeln** der Wirtspflanzen und dringen über die Wurzelrinde ein, bis sie Anschluß an das Xylemsystem gefunden haben. Der Befall führt wegen des hohen Nährstoff- und Wasserverlustes häufig zum Absterben der Wirtspflanze. Wegen der großen Verbreitung von **Striga** auf 40 % der landwirtschaftlich genutzten Flächen in Ost-, Mittel- und Westafrika gibt es große Ernteverluste (Plus 20.2). Die Samenkeimung in unmittelbarer Nachbarschaft zur Wirtspflanze wird durch kleinste Mengen eines von der Wirtspflanze ausgeschiedenen Terpenoids (**Strigol**) ausgelöst. Da der Keimling über praktisch keine Reserven verfügt, muß er mit der Keimwurzel so schnell wie möglich Kontakt zur Wirtspflanze haben. Dieser Engpaß in der frühen Entwicklung bietet auch Ansatzpunkte für eine wirksame Bekämpfung (Plus 20.2).