© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

Bauhinia 7/3 (1982) 213–226

Symbiose: Strategie des Zusammenlebens[1]

U. Gisi, Basel

Manuskript eingegangen am 24. April 1982

1. Prolog

Meine Damen und Herren! Offensichtlich sind Sie hierher gekommen, um über das Thema «Symbiose» Näheres zu erfahren. Dafür danke ich Ihnen. Auch ich bin mit einer bestimmten Absicht hierher gekommen, nämlich als Referent. Ich habe die Pflicht und natürlich auch das Bedürfnis, öffentlich über besagtes Thema zu referieren. Dies ist für mich besonders erfreulich, da Sie nicht irgendein Publikum sind, sondern die meisten mir irgendwie bekannt sind. Ich habe also eine persönliche Beziehung zu Ihnen. Ihre Absichten sind schon schwieriger abzuschätzen. Sie sind vielleicht gekommen, um speziell über das Thema «Symbiose» etwas zu hören, andere vielleicht, um den Referenten zu sehen und zu hören, also aus einer persönlichen Beziehung. Vielleicht sind Dritte gekommen, um über Aktivitäten und Denkweisen an einer Universität informiert zu werden. Daraus ersehen Sie, dass sehr viele Wechselwirkungen bestehen zwischen Ihnen und mir. Im weiteren gibt es auch Wechselwirkungen zwischen Ihnen selbst. Einige kennen sich gegenseitig und wollen nach dem Vortrag bei einem Glas Bier noch etwas plaudern. Der Umstand, dass Sie als Gruppe von Zuhörern relativ nahe zusammensitzen, gibt Wechselwirkungen zwischen Ihnen, Sie fühlen sich gewissermassen geborgen, ganz im Gegensatz zu mir hier vorne. Sie sehen, dass schon aus diesem kleinen Anlass, einen Vortrag zu hören, sehr viele und komplexe Wechselwirkungen entstehen. Man kann allgemein sagen, dass, wie auch immer und wo auch immer sich Organismen, Arten, Gruppen usw. treffen, sich sehr rasch Wechselwirkungen einstellen. Der Grund zu diesen Wechselwirkungen kann sehr verschieden sein. Es kann das gemeinsame Interesse an einem Vortrag sein, meist ist es aber der Faktor Ernährung oder der Faktor Lebensraum. Damit sind wir schon mitten im Thema, nämlich abzuklären, wie Wechselwirkungen zwischen Organismen zustande kommen und welcher Natur diese Wechselwirkungen sind. Ich werde mich im folgenden auf pflanzliche Wechselwirkungen beschränken, obwohl hie und da auffällige Parallelen zu nicht-pflanzlichen Wechselwirkungen bestehen. Ich überlasse es jeweilen Ihnen, diese Parallelen zu werten. Eine weitere Einschränkung besteht darin, dass ich über Wechselwirkungen artverschiedener Organismen berichten werden, über sogenannte interspezifische Interaktionen. Aus Gründen der Anschaulichkeit werden wir die Formen von möglichen Wechselwirkungen lediglich zwischen zwei Partnern betrachten; diese befinden sich in einer pflanzlichen Lebensgemeinschaft, in einer sogenannten Phytobiose.

[1] Der hier wiedergegebene Text ist die überarbeitete Fassung der öffentlichen Habilitationsvorlesung, die der Verfasser am 25. Juni 1980 in Basel gehalten hat.

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

2. Formen von pflanzlichen Lebensgemeinschaften artverschiedener Organismen (Phytobiosen)

Zwei wichtige Parameter bestimmen die Art der Interaktion zwischen zwei Partnern, nämlich der Raum (enger morphologischer Kontakt) und die Nährstoffe (enger physiologischer Kontakt). Wir können drei Gruppen von Lebensgemeinschaften unterscheiden, die sich, alle auf engem morphologischem Kontakt basierend, auf verschieden intensivem physiologischem Niveau befinden: Ernährungsgemeinschaften, Ernährungsfolgen und Gemeinschaften ohne enge Ernährungsbeziehungen (Abb. 1). Zur Gruppe der Ernährungsgemeinschaften, die man auch mit dem allgemeinen Ausdruck der Konkurrenz umschreiben kann, gehören *Kommensalismus* (Nr. 1), *Parasitismus* (Nr. 5) und *Mutualismus* (Nr. 7). Die drei Möglichkeiten sind unter anderem wegen der Intensität und Art des Konkurrenzierens um Raum und Nahrung voneinander verschieden. Eine Ernährungsfolge liegt im Fall der *Metabiose* (Nr. 3) vor, während *Antibiose* (Nr. 2), *Epibiose* (Nr. 4) und *Saprobiose* (Nr. 6) Gemeinschaften ohne enge Ernährungsbeziehungen sind.

Die lockerste Ernährungsgemeinschaft stellt der Kommensalismus (oder Parabiose, Abb. 1, Nr. 1) dar; die beiden Partner beziehen ihre Ernährung aus dem gleichen Substrat, ohne dabei starke Wechselbeziehungen einzugehen, etwa dem Prinzip des «Fondues» vergleichbar; nicht zu Unrecht nennt man die Partner dieser Gemeinschaft oft «Tischgenossen», die sich gegenseitig konkurrenzieren, indem sie unterschiedlich rasch Nährstoffe aufnehmen. Zwei Prinzipien sind dabei besonders häufig, nämlich der Konkurrenzausschluss und die selektive Förderung von Partnern; beide sind sehr typisch für das Zusammenleben von Organismen im Boden.

Sehr viel intensiver sind die Wechselwirkungen im Parasitismus (Abb. 1, Nr. 5); die beiden Partner (Wirt und Parasit) sind ungleich stark ausgebildet; der Parasit ernährt sich auf Kosten des Wirts und kann diesen dadurch sehr stark schädigen, etwa dem Prinzip einer Diktatur vergleichbar. Wir kennen solche Erscheinungen z. B. in Form von Pflanzenkrankheiten (Mehltau-, Rost-, Blattflecken-, Welkekrankheiten). Zwei Prinzipien sind dabei besonders häufig, nämlich der biotrophe und der nekrotrophe (pertotrophe) Parasitismus. Im ersten Fall ist der Parasit auf einen physiologisch voll aktiven Wirt angewiesen, die Schädigung hält sich damit in gewissen Grenzen; mit dem Tod des Wirts ist dem Parasiten die Lebensgrundlage entzogen, und er stirbt ebenfalls ab oder bildet spezielle Überdauerungsstadien; da man diese Parasiten nicht auf künstlichen Nährmedien züchten kann, nennt man sie auch obligate Parasiten (z. B. echte Mehltaupilze, Rostpilze). Im zweiten Fall ist der Parasit so aggressiv, dass der Wirt dabei mindestens lokal abstirbt; oft lebt der Parasit weiter und bezieht aus dem abgestorbenen Wirtsgewebe Nährstoffe (siehe Saprobiose); entsprechend der Züchtbarkeit auf Nährmedien sind dies fakultative Parasiten (z. B. Grauschimmel, viele Bakterien). Zur Erscheinungsweise des Parasitismus kann man auch den Episitismus, das Räubertum, zählen, das z. B. bei pilzfressenden Nematoden vorliegt.

Eine sehr ausgeglichene Ernährungsgemeinschaft liegt im Mutualismus (oder Symbiose, Abb. 1, Nr. 7) vor, indem sich beide Partner bei der Ernährung etwa gleich stark behilflich sind, etwa dem Prinzip einer intakten «Ehe» vergleichbar. Wir alle wissen, wie schnell eine solche Beziehung zu parasitischen Erscheinungen oder

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

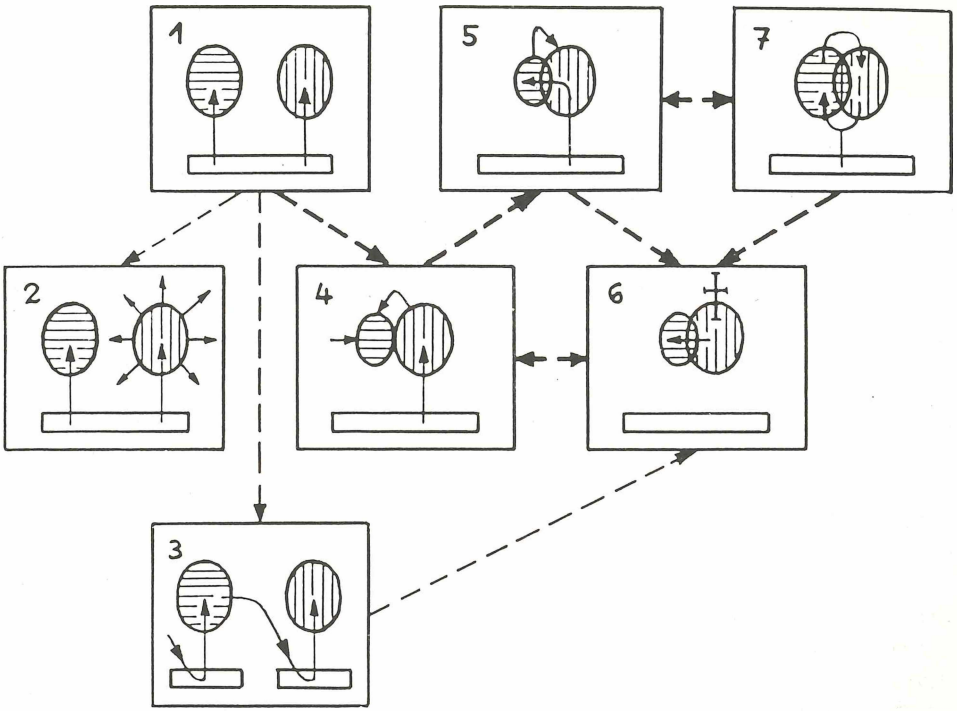

Abb. 1. Pflanzliche Lebensgemeinschaften artverschiedener Organismen (Phytobiosen). – Die beiden Partner sind durch quer bzw. längs schraffierte Ellipsen symbolisiert, die Ernährungsquelle durch ein Rechteck und die Flussrichtungen der Nährstoffe oder anderer stofflicher Beziehungen durch ausgezogene Pfeile. – Obere Reihe (1, 5, 7): Ernährungsgemeinschaften (Konkurrenz); mittlere Reihe (2, 4, 6): Gemeinschaften ohne enge Ernährungsbeziehungen; untere Reihe (3): Ernährungsfolge (Sukzession).

1: *Kommensalismus: Parabiose* («Fondue») – 5: *Parasitismus* («Diktatur») – 7: *Mutualismus: Symbiose* («Ehe») – 2: *Antibiose/Allelopathie (Amensalismus)* («Störsender») – 4: *Epibiose* («Reiter») – 6: *Saprobiose* («lachende Erben») – 3: *Metabiose* («Fliessband»).

aber zur Beziehungslosigkeit ausarten kann. Der Symbiose liegen also delikate Gleichgewichtszustände zugrunde. Im Gegensatz zur Parabiose, in der die Partner in einer antagonistischen Beziehung zueinander stehen, liegt in der Symbiose eine synergistische Beziehung vor, d.h. durch die Kombination der beiden Partner ist eine verstärkte Lebenstüchtigkeit (Konkurrenzfähigkeit) ermöglicht. Bekannte Symbiosen sind Flechten (Alge und Pilz als Partner), Wurzelknöllchen von Leguminosen (Luftstickstoff fixierendes Bakterium und Pflanzenwurzeln) oder Mykorrhiza (Bodenpilze und Pflanzenwurzeln).

Zur Gruppe der Ernährungsfolgen, die man auch mit dem allgemeinen Ausdruck der Sukzession umschreiben kann, gehört die Metabiose (Abb. 1, Nr. 3). Die beiden Partner leben in engem morphologischem Kontakt; der erste Partner stellt dem zweiten das Nährsubstrat in einer für diesen brauchbaren Form zur Verfügung, etwa dem Prinzip eines «Fliessbands» vergleichbar. Bekannte Beispiele dazu sind die von Bodenbakterien durchgeführte Nitrifikation (Umwandlung von NH_4^+ zu NO_2^- durch *Nitrosomonas* und unmittelbare Umwandlung von NO_2^- zu

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

NO_3^- durch *Nitrobacter*), die Abfolge der Organismen während des Streuabbaus, oder die Sukzessionen von Pflanzengesellschaften nach Brachlegung von Kulturland.

Zur Gruppe der morphologisch bedingten Gemeinschaften ohne enge Ernährungsbeziehungen (Abb. 1) gehören Antibiose (Nr. 2), Epibiose (Nr. 4) und Saprobiose (Nr. 6). Beziehen beide Partner ihre Nahrung aus dem gleichen Reservoir, wobei der eine Partner den andern durch Ausscheiden von Stoffwechselendprodukten, in diesem Fall spezifischen Hemmstoffen, stört, spricht man von Antibiose (oft auch Amensalismus genannt), etwa dem Prinzip eines «Störsenders» vergleichbar. Spielt sich dieses Phänomen zwischen zwei Mikroorganismen ab, spricht man von Antibiose im engeren Sinn; handelt es sich um das entsprechende Phänomen bei höheren Pflanzen, verwendet man den Ausdruck Allelopathie. Entsprechend dieser Form des Zusammenlebens nennt man die daran beteiligten Hemmstoffe Antibiotika bzw. Allelopathika. Bekannte Antibiotika wie etwa das Penicillin oder das Streptomycin sind keine Erfindung der chemischen Industrie, sondern der Natur. Antibiotika sind «Naturgifte» und spielen überall dort eine wichtige Rolle, wo sich verschiedene Organismen vom selben Substrat ernähren und dabei in einem antagonistischen Verhältnis zueinander stehen. Während bei der Parabiose das antagonistische Prinzip auf Konkurrenz um Nährstoffe und Raum beruht, beruht es bei der Antibiose auf der Ausscheidung von Hemmstoffen. Das Phänomen der Fungistase, der Keimhemmung von Pilzsporen im Boden, unterliegt den gleichen Prinzipien, wobei es sich allerdings um die Wirkung von gasförmigen Hemmstoffen handelt.

Eine sehr lockere Lebensgemeinschaft ist die Besiedelung der Oberfläche eines Partners durch einen andern, die sogenannte Epibiose (Abb. 1, Nr. 4), etwa dem Prinzip eines «Reiters» vergleichbar. Epibionten (Oberflächenbewohner, im Fall von Pflanzen sog. Epiphyten) sind sehr häufig; jede Oberfläche ist besiedelt von Organismen, besonders intensiv sind dies organische Oberflächen wie Blätter oder Wurzeln. Da Blätter und Wurzeln immer organische (und anorganische) Stoffe ausscheiden, sogenannte Exsudate, entstehen vor allem für Mikroorganismen sehr attraktive Lebensräume, nämlich Phyllosphäre bzw. Rhizosphäre. Bei genügend hoher Luftfeuchtigkeit können sich die Epibionten rasch entwickeln; sie stören dabei den «Wirt» kaum in seiner Vitalität. Oft aber ist die Epibiose eine Vorstufe einer parasitischen Interaktion, dann nämlich, wenn sich ein Epibiont «entschliesst», ins Wirtsgewebe einzudringen (Penetration) und dort intensiv die Wirtszellen «anzuzapfen» (Infektion).

Wohl kaum mehr um eine Lebensgemeinschaft handelt es sich bei der Saprobiose (Abb. 1, Nr. 6), bei der sich der eine Partner vom andern ernährt, aber erst nach dessen Tod. Vielleicht etwas makaber, aber zutreffend, drängt sich der Vergleich zum Prinzip der «lachenden Erben» auf. Es handelt sich um eine äusserst häufige und wichtige Erscheinung, werden doch auf diese Weise alle Naturabfallstoffe (Streu, Holz usw.) abgebaut und ins System zurückgeführt. Eine sehr wichtige «Verwendung» der saprobiontischen Lebensweise von Mikroorganismen (Saprophyten: Bakterien, Pilze) ist die grosstechnische Produktion vieler Zwischen- und Endprodukte des Stoffwechsels, wie Alkohol (Gärungen), Zitronensäure, Enzyme, oder der Einsatz bei der Abfallbeseitigung, wie Kompostierung und Klärschlammaufbereitung.

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

Die beschriebenen sieben Lebensgemeinschaften sind nicht scharf gegeneinander abgrenzbar; oft gibt es sogar regelrechte Folgen von Gemeinschaften. Ein typisches Beispiel ist die Folge 1 → 4 → 5 → 7 → 6 (Abb. 1): Kommensalistisch lebende Bakterien werden durch Lockstoffe einer Pflanze zu Epiphyten; sie treten nach Penetration und Infektion des Wirtsgewebes zunächst in eine parasitische Phase, nach bestimmten Abwehrreaktionen der Pflanze dann in eine symbiontische Phase des Zusammenlebens ein; schliesslich bricht die Symbiose zusammen, und die Bakterien leben ausserhalb des Wirts im Boden saprophytisch weiter. Dieses Beispiel soll uns nachher bei der Besprechung der Knöllchenbildung von Leguminosenwurzeln als Modell für die Symbiose genauer beschäftigen. Daraus wird sich auch ergeben, dass man das Wesen der Symbiose – das eigentliche Thema dieser Abhandlung – nur verstehen kann, wenn man diese Art der Lebensgemeinschaft in Relation zu allen andern setzt.

3. Kommensalismus: Parabiose

Das typische dieser Lebensgemeinschaft ist der Umstand, dass man ihre Existenz eigentlich erst erkennt, wenn starke äussere Einwirkungen das Gleichgewicht der Gemeinschaft stören. Durch Zugabe von Nährstoffen zu Mischpopulationen werden die einen Organismengruppen stärker gefördert als andere, so dass dadurch eine Selektion zustande kommt. Umgekehrt wird durch das Ausschalten bestimmter Organismen bei Pestizideinsatz oder durch physikalische Methoden eine Art «biologisches Vakuùm» geschaffen, das sofort durch die übriggebliebenen oder durch neu hinzutretende Organismen ausgefüllt wird. Bei Bodenentseuchungen werden zwar oft die anvisierten pathogenen Keime vernichtet, gleichzeitig aber neuen Krankheiten um so mehr Möglichkeiten zur Ausbildung geboten. Dieses Konkurrenzausschlussprinzip ist nicht nur bei künstlichen Eingriffen in ein Ökosystem wichtig, es ist auch unter natürlichen Bedingungen beim Wettbewerb um Nährstoffe gültig. Wer schneller und mehr Nährstoffe zu sich nimmt, hat auf lange Sicht in einer Lebensgemeinschaft gewonnen.

4. Antibiose/Allelopathie (Amensalismus)

Oft werden beim Wettbewerb um Platz und Nährstoffe zusätzlich noch Hemmstoffe, sogenannte Antibiotika bzw. Allelopathika, eingesetzt. Definitionsgemäss sind Antibiotika (bzw. Allelopathika) Stoffwechselendprodukte, die von Mikroorganismen (bzw. Pflanzen) ausgeschieden werden und die die Entwicklung anderer Mikroorganismen (bzw. anderer Pflanzen) hemmen (Tab. 1). Dies sind zwei der vier möglichen antagonistischen Interaktionen, die auf der Ausscheidung von Hemmstoffen beruhen (Amensalismus). Scheiden Mikroorganismen Hemmstoffe aus, die gegen Pflanzen gerichtet sind, nennt man sie Phytotoxine; liegt die umgekehrte Beziehung vor, nennt man die Hemmstoffe Phytonzide (Tab. 1). Werden Hemmstoffe, die gegen Bakterien gerichtet sind, synthetisch hergestellt, spricht man von Chemotherapeutika, Stoffe, die von der chemischen Struktur her gesehen völlig identisch sein können wie «natürlich» produzierte Antibiotika (Beispiel: Chlor-

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

Tabelle 1. Mögliche Hemmstoffe, die aufgrund antagonistischer Wechselbeziehung von Organismen (Amensalismus) ausgeschieden werden können.

Von wem produziert?	Gegen wen gerichtet?	Name
Mikroorganismus	*Mikroorganismus*	*Antibiotika*
– Bakterien, Pilze	– Bakterien	– Antibiotika im engeren Sinne = Bakterizide, z. B. Chloromycetin
– Bakterien, Pilze	– Pilze	– Fungizide
Mikroorganismus (od. synthetisch)	*Pflanze(/Tier)*	*Phytotoxine* (Herbizide)
– Pilze	– Pflanze, Tier, Mensch	– Mykotoxine, z. B. Welketoxine, Aflatoxine
Pflanze	*Pflanze*	*Allelopathika*
Pflanze	*Mikroorganismus*	*Phytonzide*
– natürlich		– z. B. Phenole
– durch Mikroorganismus induziert		– Phytoalexine

amphenicol bzw. Chloromycetin). Zu den wohl giftigsten Stoffen, die die Natur produziert, gehören die Mykotoxine. Pilze wie *Alternaria, Fusarium, Penicillium, Aspergillus, Trichoderma* u. a. befallen oft gelagerte Früchte, Fruchtsäfte und Nüsse und bilden dabei Toxine wie Aflatoxin, Patulin, Citrinin. Die akute Toxizität (LD 50, Ratten oral appliziert) dieser Stoffe beträgt etwa 5–50 mg/kg; sie sind somit mindestens 50mal giftiger als übliche Fungizide, die im Pflanzenschutz verwendet werden. Eine biologisch sehr wichtige Hemmstoffgruppe umfasst die Phytoalexine, die von Pflanzen synthetisiert werden als eine Art Abwehrstoffe bei der Infektion durch Bakterien oder Pilze; es handelt sich meist um Isoflavonoide und Sesquiterpene.

Es gibt in Ökosystemen oft fliessende Übergänge von synergistisch wirkenden (Lockstoffe, Nährstoffe usw.) zu antagonistisch wirkenden Stoffen (Hemmstoffe, Toxine usw.). Dies wird sehr eindrücklich veranschaulicht in Tabelle 2, in der die Aktivität von Acanthamoeben (in Prozent der Kontrolle ohne Wirkstoffe) und deren Reproduktionshäufigkeit in Abhängigkeit der Exsudate anderer Mikroorganismen (Mischkulturen) dargestellt sind.

5. Metabiose

Die wohl bekanntesten Beispiele von Metabiosen sind die primären und sekundären Sukzessionen von Pflanzengesellschaften. Bei der Besiedelung von biologisch noch «unberührtem» Substrat, z. B. einem Gletschervorfeld, braucht es Organismen wie Flechten, die pionierhaft diesen Standort zum ersten Mal «urbar» machen; sie sind Wegbereiter für Folgeorganismen. Diesem Phänomen der primären Sukzession können wir die sekundären Sukzessionen zur Seite stellen, in denen aus bereits etablierten Stadien, wie z. B. einer gedüngten Landwirtschaftswiese, neue Entwicklungsstadien wie eine Brachwiese oder ein verbuschter Wald entstehen. Im angeführten Beispiel verschwinden mit fortschreitender Entwicklungszeit Arten aus

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

Tabelle 2. Synergistischer (+%) bzw. antagonistischer (−%) Effekt der Exsudate verschiedener Mikroorganismen auf die Aktivität und Reproduktionshäufigkeit von *Acanthamoeba* (nach HEAL und FELTON, 1970, vereinfacht).

Mikroorganismus	Aktivität in %*	Reproduktion**
Kloeckera africana	+30	++++
Candida humicola	+20	+++
Saccharomyces cerevisiae	+15	++++
Paecilomyces farinosus	+10	0
Aerobacter aerogenes	+ 8	++++
Nocardia globerula	+ 5	+++
Hormidium flaccidum	+ 2	+
Paecilomyces elegans	− 5	++
Penicillium frequentans	− 3	0
Trichoderma viride	− 8	0
Streptomyces griseus	−18	0
Nocardia coeliaca	−20	+
Streptomyces rimosus	−30	0

* % in bezug auf Kontrolle ohne Mikroorganismus
** ++++ häufige Reproduktion, 0 keine Reproduktion

Gattungen wie *Bromus, Poa, Arrhenatherum,* dafür erscheinen neu *Brachypodium, Cirsium, Prunus, Populus.* Die Gründe dazu sind bei solchen Sukzessionen oft unbekannt.

Als Beispiel viel weniger bekannt, dafür etwas einfacher interpretierbar, ist die Sukzession von Mikroorganismen beim Abbau von organischem Material. Eine erste Organismengruppe kann enzymatisch ein Substrat wie tote Blätter aufschliessen und dabei Zellulose zu organischen Säuren umwandeln; erst jetzt ist diese C-Quelle in einer für Folgeorganismen zugänglichen Form vorhanden. Durch diese ständige Umwandlung des Substrats kommt eine Folge von einander ablösenden Arten zustande, die schliesslich garantiert, dass eine Humifizierung oder Mineralisierung des organischen Materials stattfindet. In der Sukzession während des Streuabbaus finden wir wichtige Vertreter von Saprobionten (siehe unten). In Abbildung 2 ist ein Beispiel einer Pilzsukzession an den Kotkrümeln des Tausendfüssers *Glomeris* angeführt, die den fortschreitenden Abbau des organischen Materials widerspiegelt. Der Aufschluss eines Substrats durch einen ersten Organismus und damit die Lieferung von Nährstoffen für einen Folgeorganismus wird oft auch als Probiose bezeichnet.

6. Epibiose und Saprobiose

Organische Oberflächen von Pflanzen sind ausserordentlich günstige Lebensräume für Mikroorganismen, da meist Nährstoffe und Feuchtigkeit in geeigneten Mengen vorhanden sind. Besonders wichtig ist die Wurzeloberfläche (Rhizoplane), da die Stoffausscheidung (Zucker, Aminosäuren usw.) besonders gross ist und dadurch ein starkes Ansteigen von Anzahl und Aktivität heterotropher Mikroorganismen verursacht. Es handelt sich dabei um wichtige Saprophyten (vor allem

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

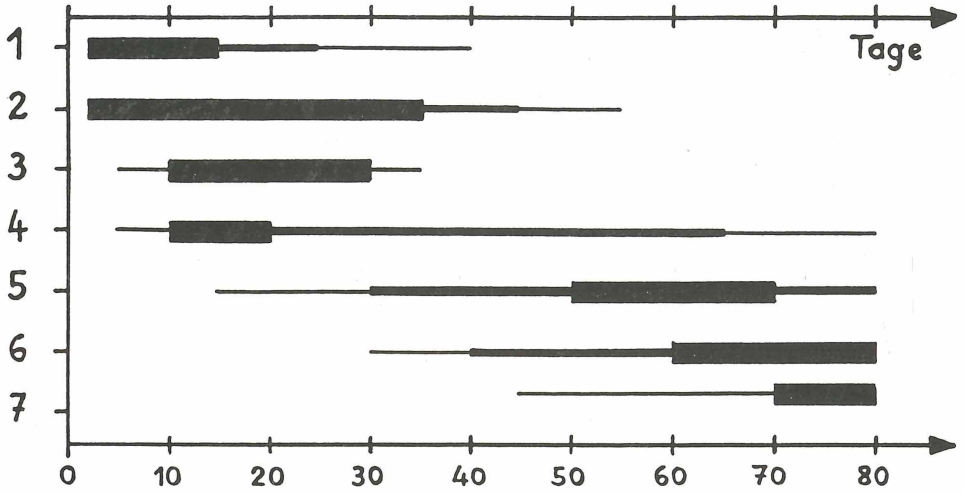

Abb. 2. Pilzsukzession an den Kotkrümeln des Tausendfüssers *Glomeris* in Abhängigkeit der Zeit (Tage; nach NICHOLSON et al., 1966, vereinfacht):

1: *Mucor hiemalis* – 2: *Cephalosporium* sp. – 3: *Verticillium nigrescens* – 4: *Mortierella jenkini* – 5: *Chaetomium* sp. – 6: *Drechslera hyalosperma* – 7: *Phoma* sp.

Pilze und Bakterien), die die angebotenen Stoffe ab- und umbauen, Nährstoffe aus dem Boden neu erschliessen und dadurch eine ernährungsphysiologisch bedeutungsvolle Region schaffen. Dieses Wechselspiel zwischen Pflanzenwurzeln und Bodenmikroorganismen ist letztlich verantwortlich für das Phänomen der Bodenfruchtbarkeit oder des «biologisch aktiven» Bodens. Der Mechanismus der Stoffausscheidung der Wurzel ist für die Mikroorganismen nicht sehr wesentlich; es kann sich in der Region der Wurzelspitze um das Absterben und anschliessende Ablösen von Wurzelzellen handeln (Abb. 3, Nr. 9) oder um das Auflösen (Lysieren) von absterbenden Randzellen (Abb. 3, Nr. 11) oder um das Absondern schleimartiger Substanzen in der Wurzelhaubenregion (Abb. 3, Nr. 9) und leichtverfügbarer Nährstoffe in der Wurzelhaarzone (Abb. 3, Nr. 10). Da die Ausscheidung dieser Stoffe sehr verschieden intensiv erfolgt, sind auch die entsprechenden Gradienten verschieden gross (Abb. 3, Nr. 17, 18). Ein Abbild dieser Nährstoffgradienten stellt die Verteilung der Mikroorganismen in dieser Region dar, indem ihre Anzahl von der Wurzeloberfläche in den freien Boden sukzessive abnimmt. Der unmittelbare Raum um die Wurzel wird als Rhizosphäre bezeichnet; ihr Durchmesser ist weniger in Längeneinheiten als vielmehr in Abfallwerten der Exsudatkonzentration bzw. Mikroorganismenanzahl in bezug auf die Wurzeloberfläche zu definieren (z. B. 50% des Werts an der Oberfläche). Eine mittlere Abschätzung dieses Abfalls liegt im sogenannten Rhizosphärenfaktor vor, der das Verhältnis der Organismen an der Wurzeloberfläche und im wurzelfreien Boden bezeichnet. Der Rhizosphärenfaktor hängt unter anderem von Wurzelalter, Wurzelzone, physiologischer Aktivität des Sprosses, Bodenbedingungen usw. ab und beträgt für Bakterien etwa 50–10, für Pilze 10–5 und für Protozoen 3–1. Die beschriebenen Verhältnisse in der Rhizosphäre sind elementar wichtig für das Zustandekommen parasitischer und symbiontischer Phänomene in dieser Region.

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

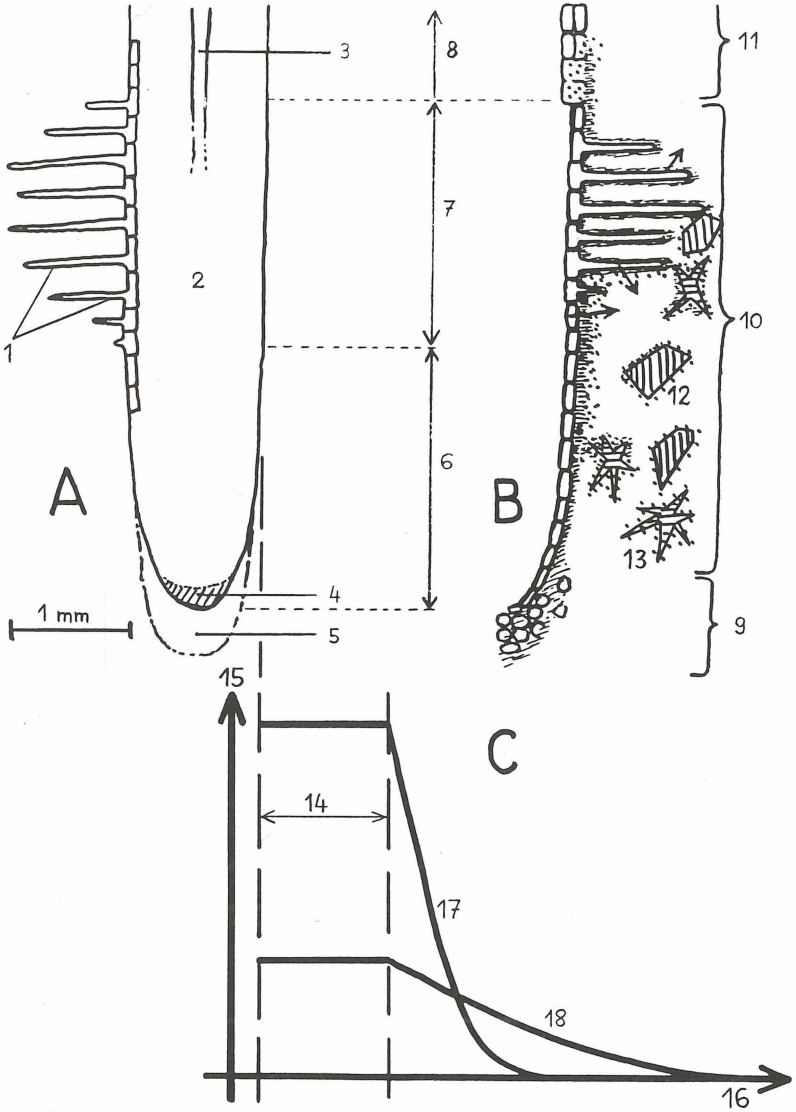

Abb. 3. Definition der Rhizosphäre.

A: Längsschnitt durch Wurzel (schematisch), die in Hydrokultur oder unter «sterilen Bedingungen» gewachsen ist. – 1: Wurzelhaare (nur auf linker Seite der Wurzel angegeben) – 2: Wurzel (Parenchym) – 3: Zentralzylinder mit Leitgewebe (Xylem, Phloem) – 4: Wurzelspitze (Meristem in Form des Vegetationspunkts) – 5: Wurzelhaube – 6: Wachstumszone der Wurzel (Zellteilungen) – 7: Elongations- oder Wurzelhaarzone (Zellstreckungen) – 8: Leitzone der Wurzel (Zelldifferenzierungen).

B: Längsschnitt durch Wurzel (schematisch), die unter «natürlichen Bedingungen» (z. B. im Boden) gewachsen ist (nur äussere Zellschicht der rechten Wurzelhälfte angegeben). – 9: Zone der Mucilate und Zellablösungen – 10: Zone der Exsudate und Sekrete – 11: Zone der Lysate.
Wechselwirkungen zwischen Wurzeloberfläche und Boden (Stoffausscheidung der Wurzel schraffiert, Mikroorganismen durch Punkte angegeben). – 12: Anorganische Bodenpartikel – 13: Organische Bodenpartikel.

C: Nährstoffkonzentration (15) in unmittelbarer Umgebung einer im Boden wachsenden Wurzel in Abhängigkeit der Distanz von der Wurzeloberfläche (16). – 14: Wurzelhaarzylinder – 17: Kaliumgradient (langsame Diffusion, steiler Gradient) – 18: Nitratgradient (rasche Diffusion, flacher Gradient).

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

7. Parasitismus

Jeder Parasitismus beginnt mit einer Erkennungsreaktion Wirt/Parasit, vergleichbar einer Antigen/Antikörper-Reaktion. Die Oberflächen beider Partner sind mit zuckerartigen Molekülen besetzt («reaktive Antigene», Mono- oder Polysaccharide), die von spezifischen Proteinen, sogenannten Lectinen, gebunden (agglutiniert) werden können. Auf diese Weise können «erwünschte» Partner erkannt und «unerwünschte» Pathogene inaktiviert werden, bevor es überhaupt zu einer Infektion kommt. Die parasitische Phase beginnt erst nach der Penetration des Wirts durch einen pathogenen (virulenten) Organismus; es ergeben sich komplexe Wechselwirkungen zwischen den beiden Partnern: Angriffsaktionen des Parasiten, Abwehrreaktionen des Wirts. Die Aktionen des Parasiten reichen dabei von der Ausscheidung lytischer Enzyme (z. B. Pektinasen, Zellulasen) bis hin zu derjenigen toxischer Substanzen (z. B. Welketoxine). Der Wirtspflanze stehen neben präformierten Abwehrmechanismen (verholzte Zellwände, mikrobizide Inhaltsstoffe wie Polyphenole) eine ganze Reihe induzierter Reaktionen zur Verfügung: Die befallenen Zellen bilden sofort eine Hüllschicht um die Infektionshyphe (Abkapselung des Parasiten), oder sie sterben sehr rasch ab (Nekrotisierung), womit dem Parasiten der Zugang zu Stoffwechselprodukten des Wirts gesperrt wird. Oft werden auch «Gegengifte» gebildet, sogenannte Phytoalexine, die dem Parasiten das weitere Eindringen ins Gewebe mindestens erschweren. Es ist jetzt «nur noch» eine Frage der Zeit, welcher Partner die Oberhand gewinnt in dieser parasitischen Beziehung, oder ob eine Art Gleichgewicht im Sinne einer Symbiose zustande kommt.

8. Mutualismus: Symbiose

Die übliche Definition einer Symbiose lautet etwa: Lebensgemeinschaft, in der sich die beiden Partner gegenseitig positiv beeinflussen. Berücksichtigt man das ontogenetische Zustandekommen einer Symbiose, müsste man die Definition wohl eher formulieren als Lebensgemeinschaft, in der sich die beiden Partner gegenseitig etwa gleich stark parasitieren. Die Partner treffen sich niemals in der Absicht, gemeinsam besser leben zu können. Vielmehr gilt der Grundsatz: Wo auch immer zwei Partner in mutualistisch wirksamer Distanz zufällig leben, kommt es eher zu einer näheren Beziehung (Assoziation) als zu Beziehungslosigkeit (Divergenz). Das gemeinsame an beiden Definitionsmöglichkeiten ist das Entstehen einer neuen Einheit, die, mindestens zeitweise, mehr leisten kann, d. h. konkurrenzfähiger ist als jeder Partner allein. Der tiefere Grund zur Symbiose liegt im Fehlen einer lebenswichtigen Funktion des einen Partners und im Liefern dieser Funktionen durch den andern Partner. Das Fehlen dieser Funktion kann evolutiv bedingt sein, z. B. fehlendes, an die Umwelt adaptives Enzym; oder der Grund liegt in der Ernährungsart. Vielen Organismen geht die Fähigkeit ab, sich photoautotroph zu ernähren, d. h. als Kohlenstoffquelle CO_2 und als Energie Lichtenergie zu verwenden; dies ist bei heterotrophen Organismen wie Bakterien und Pilzen der Fall. Oft sind solche Organismen im Bezug auf unabhängige Ernährung nicht sehr konkurrenzfähig. Symbiosen mit solchen Organismen können deshalb auch als «Erfindung der Evolution» betrachtet werden, die mit Erfolg die Unzulänglichkeit der hetero-

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

trophen Lebensweise überwunden haben. Die Symbiose zwischen bestimmten autotrophen Algen- und heterotrophen Pilzarten führt zur neuen Erscheinungsform Flechte, die ausserordentlich konkurrenzfähig geworden ist. Solange diese neue Einheit unter «biologischen Stressbedingungen» lebt, wie dies z. B. für Flechten als Erstbesiedler von Substraten zutrifft, ist die Symbiose als Lebensform nötig. Unter speziellen, ernährungsphysiologisch für den Einzelpartner guten Bedingungen können beide Partner durchaus auch getrennt voneinander leben. Das Verständnis für das Zustandekommen einer Symbiose ist jetzt nicht mehr schwer, nachdem alle «Vorbedingungen» wie Parabiose, Epibiose und Parasitismus bereits beschrieben worden sind. Am Beispiel der Symbiose zwischen Leguminosenwurzeln und *Rhizobium*-Arten (Bodenbakterien), den sogenannten Wurzelknöllchen, soll der Werdegang und die Bedeutung dieser Lebensgemeinschaft genauer betrachtet werden.

Das morphologische Resultat der Symbiose *Rhizobium*/Wurzel sind die typischen Wurzelknöllchen, das physiologische Resultat die (symbiontisch bedingte) Fixierung von atmosphärischem Stickstoff (N_2), d. h. dessen Reduktion zu Ammonium und Umwandlung zu Glutamat bzw. Asparagin (Tabelle 3). Die Bakterien leben in der weiteren Umgebung der Wurzel zusammen mit anderen Mikroorganismen (Kommensalismus). Durch Wurzelexsudate (vor allem Tryptophan) werden die Bakterien «angelockt» und vermehren sich in der Rhizosphäre stark bis zu 10^6 Zellen pro Gramm Boden (Epibiose). Das Erkennen der «richtigen» *Rhizobium*-Stämme (d. h. potentiell pathogener Stämme) wird durch pflanzliche Lectine (zukkerbindende Proteine, s. Kapitel Parasitismus) gewährleistet. Bei Klee (*Trifolium*) ist es z. B. Trifoliin, das zur Anlagerung der Bakterien an die Wurzeloberfläche führt. Die Bakterien wandeln nun das pflanzliche Tryptophan um zur chemisch nahe verwandten Indolessigsäure (IES), einem bekannten Pflanzenhormon. Durch diese Reaktion, unterstützt durch die Polysaccharid-Schleimhülle der Bakterien, beginnen sich die Wurzelhaare zu krümmen, und es setzt eine Produktion von Polygalakturonasen seitens der Pflanze ein, d. h. von Enzymen, die die Plastizität der Wurzelhaarzellwände durch Auflösen des Pektins verändern und schliesslich die Lyse der Zellwände verursachen. Dadurch sind den Bakterien von der Pflanze selbst Eintrittspforten für die nachfolgende Infektion geschaffen worden. Die Bakterien dringen in Form eines Fadens durch die Wurzelhaarzelle bis tief ins Rindenparenchym vor. Auf diese bis jetzt recht parasitisch verlaufenden Aktionen der Bakterien beginnt die Pflanze ein erstes Abwehrsystem zu mobilisieren. Die Bakterien werden laufend von einer neu synthetisierten Zellulosescheide (Glukansynthese) eingekapselt. Es führt deshalb nicht jede Infektion zur nachfolgenden Knöllchenbildung.

Im Rindenparenchym führt die anhaltende Infektion tetraploider Zellen zur starken Zellvermehrung (sekundär meristematisches Gewebe) und schliesslich zur Bildung eines ganzen Gewebekomplexes, den makroskopisch erkennbaren Knöllchen. Innerhalb der Knöllchen werden die neu gebildeten Zellen immer frisch infiziert. Die Bakterien werden in plasmatischen Vesikeln eingeschlossen, die von «Plasmalemmafalten» der Wirtszelle eng umschlossen werden. In den auf diese Weise prall gefüllten Parenchymzellen ändern die Bakterien ihre äussere Form zu sogenannten Bakteroiden (kurze, leicht «aufgeschwollene Gebilde»), eine Entwicklung, die eventuell auf eine erste Abwehrreaktion seitens der Bakterien hindeuten könnte. Die Voraussetzungen sind jetzt gegeben für einen sehr engen Kontakt des Stoffwechsels der beiden Partner. Die Wirtszelle liefert aus der Veratmung von

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

Tabelle 3. Interaktionenfolge zwischen *Rhizobium* und Leguminosenwurzel während des Aufbaus der Symbiose in Form von Wurzelknöllchen.

Bakterium	Pflanzenwurzel
	I. Prä-Infektion
1. Kommensalismus	
	2. Wurzelexsudation: Tryptophan
3. Epibiose: Zellteilungen	
	4. Lectine: z. B. Trifoliin
5. Anlagerung an Wurzeloberfläche	
6. Tryptophan → IES	
	7. Krümmung der Wurzelhaare
8. Polysaccharid-Schleimhülle	
	9. Polygalakturonase
	10. Zellwand-Lyse
11. Penetration	
	II. Infektion
12. Infektionsfaden	
	13. Glukan-Synthetasen
	14. Zellulosescheide um Infektionsfaden
15. Vordringen von Wurzelhaar- bis Rinden-parenchymzellen	
	III. Knöllchenbildung
16. Infektion einer tetraploiden Parenchymzelle	
	17. Anregung von Zellteilungen
	18. Sekundäres Meristem
	19. Tetraploides Gewebe (Knöllchen)
20. Bakterieneinschluss in Vesikel	
21. Bakterium → Bakteroid	
	22. Bakteroidvesikel in Zytoplasmamembran eingeschlossen
	23. Parenchymzellen gefüllt mit Bakteroidvesikel
	IV. N_2-Fixierung
	24. Leg-Hämoglobin-Bildung
	25. Energieanlieferung
26. Nif-Gen-Aktivierung	
27. Nitrogenase $N_2 + 16\,ATP + 8e^- + 10\,H^+ \rightarrow 2\,NH_4^+ + 16\,ADP + 16\,P + H_2$	
	28. NH_4^+ → Glutamat oder Asparagin
	29. Abtransport des Stickstoffs aus Knöllchen

Kohlehydraten Energie in Form von ATP, Aminosäuren, Redoxsysteme zur Zurückführung von Elektronen (Ferredoxin, Magnesium, Hydrogenase), «Bindemittel» für den von der Pflanze gebildeten Sauerstoff (Leg-Hämoglobin), während die Bakterien genetisches Material (nif-Gene = nitrogen fixing genes, bis heute 14 Gene bekannt) und den wichtigen Enzymkomplex Nitrogenase liefern. Die Nitrogenase ist ein eisen- und molybdänhaltiges Protein, das die Reduktion des atmosphärischen Stickstoffs zu Ammonium ermöglicht. Die Interaktion der beiden Stoffwechsel in dieser Phase des Zusammenlebens ist der eigentliche Kern der

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

Symbiose. Die N_2-Fixierung ist weder den freilebenden Rhizobien noch den Leguminosen allein möglich, sondern ist erst durch die symbiontische Phase beider Partner gegeben. Das anfallende Ammonium wird dann in Form von Glutamat oder Asparagin aus den Knöllchen abtransportiert und gelangt via Xylem an die Verbrauchsorte in der Pflanze. Sukzessive verlieren die Bakteroide, und damit auch die Knöllchen, ihre Funktionstüchtigkeit und gehen zugrunde. Ein Teil des Materials wird von der Pflanze resorbiert, der grössere Teil wird aber im Boden von Mikroorganismen abgebaut.

Betrachtet man die symbiontische Stickstoff-Fixierung auf ihre Wirksamkeit, ergibt sich etwa folgendes Bild: Es werden pro Jahr weltweit ca. 100 Millionen Tonnen Stickstoff fixiert; für die Fixierung von einem Gramm Stickstoff sind 12 g Glukose von seiten der Pflanze nötig; die Reduktion von einem Mol N_2 zu NH_3 benötigt eine Energie von 28 Molen ATP oder 680 Kilo-Joule, wovon ein beträchtlicher Teil durch Wasserstoffbildung (Hydrogenase) verlorengeht. Die Fixierung des atmosphärischen Stickstoffs ist letztlich eine Energiefrage für die Pflanze, was der Symbiose einen zusätzlichen Aspekt verleiht. Offensichtlich konnte während der Evolution der grünen Pflanze innerhalb des bestehenden Stoffwechsels nicht genügend Energie via Photosynthese entwickelt werden für diese zusätzliche energieaufwendige Reaktion. Die «Lösung» der Pflanze, zur N_2-Fixierung einen Partner «anzustellen», der diesen Prozess ermöglicht, entspricht sehr gut der Definition der Symbiose. Andererseits hat diese Möglichkeit der Einbringung von genetischem Material in einen Partnerorganismus viele Forscher dazu bewogen, diesen Gen-Transfer künstlich nachzuvollziehen zu versuchen, d.h. sogenannte nif-Planzen herzustellen (Nichtleguminosen, z.B. Getreide!). Innerhalb von Prokaryonten sind Gentransplantationen möglich, zwischen Mikroorganismen und höheren Pflanzen hingegen nur sehr selten, von Rhizobien auf Nichtleguminosen bis jetzt überhaupt nicht. Eine andere Möglichkeit der «billigen» Herstellung von Ammonium-Stickstoff aus N_2 wäre das Züchten entsprechender Mikroorganismen im Fermenter, z.B. eines «optimierten» Stamms von *Klebsiella pneumoniae,* einem Bakterium, das ohne Symbiose mit Pflanzen atmosphärischen Stickstoff fixieren kann. Bis heute sind solche Verfahren viel zu aufwendig, verglichen mit der chemischen Herstellung von NH_3 (Haber-Bosch-Verfahren). Ohne Erfolg verliefen bis heute auch Versuche, durch genetical engineering (Gen-Manipulation) *Rhizobium* dazu zu bringen, auch mit Nichtleguminosen in Symbiose zu leben, d.h. ihr Wirtsspektrum zu erweitern. Etwas aussichtsreicher scheinen mir Projekte, die asymbiontische Stickstoff-Fixierung, die z.B. von *Azospirillum* (Bodenbakterium) oder gewissen Blaualgen wie *Nostoc, Anabaena* durchgeführt wird, besser ausnützen zu können, oder schliesslich Projekte, die durch Pflanzenzüchtung aus Wildformen zu neuen, ertragsreichen Sorten führen könnten.

Wir haben das delikate Gleichgewicht der Partner in einer symbiontischen Gemeinschaft am Beispiel der Wurzelknöllchen kennengelernt. Wie leicht dieses Gleichgewicht zugunsten des einen Partners verschoben werden kann, soll an einem weiteren Beispiel gezeigt werden. Die Symbiose zwischen Pflanzenwurzeln und Bodenpilzen, die sogenannte Mykorrhiza, ist vor allem von Waldbäumen bekannt; sie sind mit Pilzen wie *Boletus* (Röhrlinge, Steinpilz), *Tricholoma* (Ritterlinge), *Russula* (Täublinge), *Tuber* (Trüffel) usw. vergesellschaftet, erkenntlich an den typischen «Pilzstandorten» im herbstlichen Wald. Vielleicht weniger bekannt,

© Basler Botanische Gesellschaft; download https://botges.ch/ und www.zobodat.at

aber um so wichtiger ist die Mykorrhiza bei krautigen Pflanzen (einschliesslich Kulturpflanzen wie Getreide, Tabak), deren Hauptpartner Pilze der Gattungen *Glomus, Rhizoctonia, Pezizella* sind. Allen Mykorrhiza-Typen ist gemeinsam, dass die pilzlichen Partner Zucker von der Pflanze geliefert bekommen, dass anderseits die Pilze sehr wichtige Nährstoffe wie Stickstoff, Phosphor und Kalium dem pflanzlichen Partner besser verfügbar machen. Mykorrhiza-haltige Pflanzen nehmen aus dem Boden ca. 80% mehr N, ca. 200% mehr P und ca. 100% mehr K als Kontrollpflanzen auf. Die Mykorrhiza ersetzt also, mindestens teilweise, eine künstliche Düngung (NPK-Düngung!). Wird die Pflanze zusätzlich durch starke Gaben externer Nährstoffe gefördert, kann die Symbiose zerstört werden, weil sich das Gleichgewicht allzu stark zugunsten der Pflanze verschiebt; die Pflanze hat die Symbiose mit dem Pilz «nicht mehr nötig». Diese Entwicklung geschieht aber auch ohne äussere Eingriffe: Die Mykorrhiza ist nur besonders stark ausgebildet in den ersten Entwicklungsstadien der Pflanze (Überlebensstress) und bei ökologischen Stressbedingungen (Neubesiedelung, Rohböden, klimatische Wachstumsgrenzen), hingegen weniger unter günstigen Wachstumsbedingungen mit genügendem Nährstoffnachschub. Mykorrhiza tragende Wurzeln sind meist sehr junge, physiologisch aktive Wurzeln (meist Seitenwurzeln), während ältere Wurzelabschnitte die Symbiose «abgeschoben» haben.

9. Ausblick

Die Symbiose ist eine Lebensgemeinschaft, die sich zwischen rein saprophytisch/epibiontischen und stark parasitischen Phasen einpendelt. Die Symbiose ist ein sehr dynamisches System, sie kann leicht in Parasitismus umkippen oder in Kommensalismus zerfallen. Eine Symbiose muss von den Partnern «gepflegt» werden, so wie auch eine Ehe gepflegt werden muss. Geht es den Partnern zu gut, d.h. sind sie alleine genügend konkurrenzfähig, ist keine Symbiose «nötig». Es gibt keine obligate Symbiose in dem Sinn, dass einer der Partner unter bestimmten Bedingungen nicht auch allein leben kann. Die Steigerung der Konkurrenzfähigkeit während einer Symbiose hat gewisse Einschränkungen der Partner im Bezug auf ihre Freiheit zur Folge: Der Partner mit niedrigerem Grad an Autonomie wird durch die Ernährungsgemeinschaft in eine Abhängigkeit vom Partner mit höherem Freiheitsgrad gebracht. Solange durch das Zusammenleben in einer Symbiose die Konkurrenzkraft der neuen Einheit gegenüber derjenigen der Einzelpartner steigt, ist der Sinn der Symbiose erfüllt. Im Grunde genommen steht beim symbiontischen Zusammenleben ein stark parasitisches Verhalten im Vordergrund. Fasst man Parasitismus im weitesten Sinn als eine natürliche Form der Konkurrenz auf, ist dieses Verhalten nicht als negativ zu bewerten; letztlich führt die Symbiose zu einer neuen, evolutiv überlebensfähigeren Einheit, die besonders in Stress-Situationen wichtig ist. Wir würden wohl gut daran tun, die wesentlichen Grundzüge der Symbiose für das stressbeladene Nebeneinanderleben in unserer Gesellschaft zu beachten.

Adresse des Autors: Privatdozent Dr. U. Gisi, Im Graben 81, CH-4493 Wenslingen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Bauhinia

Jahr/Year: 1980-1983

Band/Volume: 7

Autor(en)/Author(s): Gisi U.

Artikel/Article: Symbiose: Strategie des Zusammenlebens 213-226