

## PFLANZLICHE SYMBIOSEN

### WICHTIGE BEGRIFFE

*Antagonistische Symbiose:* Nur einer der Partner profitiert. Meist ein heterotropher Organismus welcher auf Kosten einer autotrophen Pflanze lebt.

*Mutualistische Symbiose:* Beide Partner profitieren.

*Tritropische Interaktion:* Chemisch koordinierte Dreiecksbeziehung zwischen Wirtspflanze, Herbivor und dessen Parasiten.

*Endosymbiose:* Einer der Partner dringt ganz oder teilweise in Zellen des anderen ein. Die eindringende Struktur bleibt jedoch von einer Wirtsmembran die sich vom Plasmalemma herleitet, der Symbiosemembran, umgeben.

*Cephalodium:* In Flechten mit Pilzen, Algen und Cyanobakterien sind die Blaualgen in den lichtdichten Cephalodien eingeschlossen, damit sie keine PS betreiben können und dafür mehr  $N_2$  fixieren.

*Haustorium:* Saugorgan parasitischer Sprosspflanzen wie *Viscum album* oder *Cuscuta* Arten (Teufelzwirn, Flachs, Kleeseide). - oder - Penetrationshyph parasitischer, phytopathogener Pilze, dank welcher das Eindringen in die Zellen der Wirtspflanze ermöglicht ist.

*Hartig'sches Netz:* Interzelluläres Hyphengeflecht bei Ektomykorrhiza.

*Saprophyten:* Ernähren sich von totem Substrat

*Symbiotische Ernährung:* Nahrung stammt direkt von lebenden Organismen. Man unterscheidet weiter:

*Biotropie:* Pilz ernährt sich von lebenden Wirtszellen, z.B. bei Endomykorrhiza; *Perthotrophie:* (pertho = Verderben) Pilz tötet Wirtszelle ab und braucht sie als Nahrung z.B. *Phytophthora infestans*; *Nekrotrophie:* (nekro = Tod) Pilz ernährt sich von toten Zellen, z.B. Holz zersetzende Pilze.

*$N_2$ -Fixation:* Reduktion von Luftstickstoff ( $N_2$ ) zu Ammoniak ( $NH_3$ ). Dazu befähigt sind nur einige Prokaryoten aus den Gruppen der Eubakterien und Cyanobakterien, welche das Enzym Nitrogenase besitzen.

*Heterocysten:* Ort der  $N_2$ -Fixation bei fast allen Cyanobakterien. Verdickte Zellwände verhindern das Eindringen von Sauerstoff.

*Lokal induzierte Resistenz:* Nur ein Gewisser Teil einer Pflanze wird, nach 2-4h, resistent. Rassenspezifische Resistenz; die Pflanze erkennt den Elicitor und scheidet Phytoalexine aus die aber z.T. von den Pathogenen wieder entgiftet werden können. Der hypersensitive Zelltod ist eine lokal induzierte Abwehrreaktion.

*Systemisch induzierte Res.:* Auch systemic acquired resistance (SAR) genannt, wird durch nicht rassenspezifische Elicitoren, meist Bruchstücke eines Pathogenes, nach 2-3 Tagen ausgelöst und ist auf der ganzen Pflanze wirksam.

*Horizontale Resistenz:* Polygen vererbte, quantitative Effekte. Eine Pflanze ist gegenüber allen Pathogenen relativ resistent oder aber gegenüber allen ziemlich empfindlich.

*Vertikale Resistenz:* Monogen vererbte, qualitative „Alles-oder-Nichts“ Effekte. Pflanzen sind gegenüber einzelnen Pathogenen voll geschützt, gegenüber anderen dafür voll anfällig.

*Apparente Pflanzen:* Häufig, langlebig, weit verbreitet → quantitative Abwehr (Tannine → Gerbstoffe)

*Nicht-apparente Pflanzen:* Kurzlebig, selten → qualitative Herbivorabwehr (Herzglykoside, Neurotoxika)

*Kompatible Interaktion:* Ist ein Pathogen virulent und die Pflanze suszeptibel, so sind Wirt und Pathogen kompatibel.

*Inkompatible Interaktion:* Ist die Pflanze resistent und das Pathogen avirulent, so kommt es nicht zur Erkrankung und die Wirt-Pathogen Beziehung wird als inkompatibel bezeichnet.

*Gen-für-Gen Interaktion:* Die Wirt-Pathogen Beziehung ist sehr spezifisch. Beim Pathogen handelt es sich um die dominanten Avr-Gene, beim Wirt um die dominanten R-Gene. Die Avr-Gene codieren rassenspezifische Elicitoren der pflanzlichen Pathogenabwehr, die R-Gene codieren die dazu passenden Elicitorrezeptoren. Nur wenn ein rassenspezifischer Elicitor an den Entsprechenden Rezeptor bindet, kommt es zu einer inkompatiblen Interaktion welche eine hypersensitive Reaktion auslöst.

*Hypersensitive Reaktion:* Lokale, induzierte Apoptose; als Syndrom des Infektionsschutzes.  $t = 0$ : Perzeption;  $t = 2-5\text{min}$ : Produktion von ROS (reaktivem Sauerstoff);  $t = 10-60\text{min}$ : Umwälzung der Genexpression (Freisetzung von Giften aus der Vakuole, Synthese von „Stress-Ethylenen“ (15min), von Abwehrenzymen (Chitinasen,  $\beta$ -1,3-Glucanasen) und Phytoalexinen, Verstärkung der Zellwände);  $t = 1-8\text{h}$ : Apoptosis der infizierten Zellen.

**FLECHTEN**

Flechten sind Symbiosen bei denen ein Pilz mit Algen und / oder Cyanobakterien zu einem äusserlich als neuen Organismus wirkenden Einheit zusammentreten. Lectine dienen dabei der Partnererkennung. Der Mycobiont (Pilz) tritt in verschiedener Weise, z.T. auch mit Haustorien, mit dem Photobiont in Beziehung.

Die Photobionten können in Symbiose weiter, manchmal auch verstärkt, ihre Photosynthese und bei Nostoc auch Stickstofffixierung betreiben. Da die Glutamin Synthetase inhibiert ist müssen die Cyanobakterien jedoch allen fixierten Stickstoff, in Form von giftigen Ammonium-Ionen, abgeben. Der Pilz führt dann die Glutamin Synthese durch. Die N<sub>2</sub>-Fixation findet in den Cephalodien statt.

Die Pilze stellen das morphologische und ökologische Milieu zur Verfügung unter anderem Microaerobie, Wasser, Schutzschicht, Schleimstoffe, Verankerung und Form.

Meistens sind die Mycobionten Ascomyceten, selten auch Basidiomyceten. Die Cyanobakterien sind meistens Nostoc.

Hydrophobin ist ein wichtiges wasserabstossendes Protein welches in der Medulla durch fernhalten von Wasser den Gasaustausch sichert.

Wichtige vegetative Fortpflanzungsmöglichkeiten sind die Fragmentation, die laterale Spinule, Isidien, Knospung, das Schizidium und die Soredien.

Thallus Formen können eine Kombination von crustose (ganz am Substrat angemacht), foliose, fruticose (Busch oder Strauchförmig), squamulose (Schuppenförmig) und leprose (pulverig) sein.

Da Flechten keine Wurzeln haben sind sie vom Regen und den dort enthaltenen mineralen Nährstoffen abhängig und somit gute Bioindikatoren.

**SYMBIOSEN MIT STICKSTOFF-FIXATION**

Innerhalb der Cyanobakterien ist die N<sub>2</sub>-Fixierung verbreitet bei den freilebenden, heterocystenbildenden Hormogoneae und findet in den Heterocysten statt. Die Nitrogenaseaktivität ist sehr energieaufwendig und Sauerstoff sensitiv. Die Rhizosphäre bietet deshalb das richtige Umfeld.

In Symbiose leben Cyanobakterien mit Pilzen, einer Vielzahl von Pflanzen, Protozoen und Metazoen zusammen. Die Cyanobakterien meist der Ordnung Nostocales (Nostoc-, Anabaena-, Calothrix- und Scytonema-Arten) besiedeln dabei Strukturen des Wirtes welche auch ohne Symbiose vorhanden sind.

Bei den tropischen Gunnera Arten liegen die Cyanobakterien (Nostoc) intracellulär. In allen anderen Fällen sind sie interzellulär, z.B. Anabaena azollae kommt in den Interzellularräumen der Blätter des Wasserfarns Azolla vor. In beiden Fällen bilden die Cyanobakterien vermehrt Heterocysten und fixieren vorwiegend Stickstoff. Die photosynthetische CO<sub>2</sub>-Fixierung ist hingegen unterdrückt, so dass die Cyanobakterien von der Wirtspflanze abhängen.

Symbiosen N<sub>2</sub>-Fixierender Bakterien, hier nicht Cyanobakterien, sind bei Angiospermen und Tieren (Menschen, Termiten → Citrobacter freundii, Enterobacter agglomerans) bekannt. Im Unterschied zu den Symbiosen mit Cyanobakterien, werden in Symbiosen mit anderen Bakterien Wurzelknöllchen ausgebildet. Z.B. bei Erlen mit dem Streptomycceten Frankia alni. Bedeutsam sind die Wurzelknöllchen der Fabales (Leguminosen) mit den Bakterien Rhizobium, Bradyrhizobium, Azorhizobium, Mesorhizobium und Sinorhizobium.

Rhizobien kommen weit verbreitet im Boden vor. Chemotaktisch bewegen sie sich auf die Wurzeln zu. Als Chemotaktika wirken spezifische Flavonoide (Phenole). Bakterien heften sich dann dank den pflanzlichen Lectinen (zuckerbindende Proteine) an den Spitzen von Wurzelhaaren an. Die durch die phenol-induzierten Nod-Gene produzierten Nod-Faktoren bewirkt eine Krümmung des Wurzelhaares und die Ausbildung eines Infektionsschlauches der, auf apoplastischem Weg, bis zu einem sich unterdessen bildenden Knöllchenprimordium (Meristem) wächst. Das Knöllchenprimordium wird aus bereits ausdifferenzierten Rindenparenchymzellen welche erneut in den Zellzyklus eintreten und sich teilen gebildet. Diese Aktivität wird von den Nod-Faktoren welche das Rhizobium ausscheidet induziert. Die Nod-Faktor (Lipo-Chito-Oligosaccharide = LCO) Biosynthese wird ihrerseits auch durch die Flavonoide (Phenole) induziert. Im Knöllchenprimordium werden dann die Rhizobien von der Pflanzenzelle phagocytiert. Danach wandeln sich die Bakterien in Bakterioide und führen die N<sub>2</sub>-Fixierung durch, immer innerhalb der Peribakteroid-Membran. Leghämoglobin wird als Symbioseprodukt in den Knöllchen gebildet und lässt sich an der roten Färbung erkennen. Es sorgt am Ort der Stickstofffixation für einen tiefen Sauerstoff-Partialdruck und führt den Sauerstoff der bakteriellen Atmungskette zur ATP-Synthese zu. Die Bindung von O<sub>2</sub> an Leghämoglobin ist etwa 10 mal besser als an Hämoglobin.

Da die Bakterioide keine Glutaminsynthetase exprimieren und Ammoniak daher nicht in Glutamin überführen können exportieren sie den reduzierten Stickstoff in Form von Ammonium-Ionen (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>). Sie erhalten Aminosäuren für ihre eigene Proteinsynthese von der Wirtszelle.

**MYKORRHIZA**

Mehr als 90% aller Pflanzen leben in einer mutualistischen Symbiose mit Pilzen.

Zwischen Pflanzen die durch Mykorrhiza miteinander Verbunden sind, werden je nach source-sink Verhältniss oft erhebliche Mengen an Kohlenstoffverbindungen ausgetauscht.

Dank Mykorrhiza bildet sich eine Krümmelstruktur im Boden, wodurch Wasser versickern kann. Dies ist ein Erosionsschutz für die Pflanzen.

**ENDOMYKORRHIZA → ARBUSKULÄRE MYKORRHIZA**

Die obligat symbiontischen Pilze aller VA-Mykorrhiza gehören zu der Ordnung der Endogonales aus der Klasse der Zygomyceten, meistens zur Gattung der Glomus. Neuerdings werden diese in eine eigene Klasse der Glomeromycota eingeteilt. Als Pflanzenpartner dienen Arten aus fast allen Familien der Angiospermen. Z.B. bei den meisten einheimischen Krautpflanzen und bei tropischen Bäumen.

Der Pilz liefert in der Symbiose die mineralischen Nährstoffe, vor allem Phosphat und Spurenelemente. Der Pflanzenpartner gibt vor allem Kohlenhydrate ab.

Die VA-Mykorrhiza steigert das Pflanzenwachstum, wobei ausser der besseren Nährstoffversorgung auch die erhöhte Resistenz gegen pathogene Pilze und gegen Nematoden wichtige Faktoren sind. Zudem erhöht der Pilz durch Aufnahme von pflanzlichen Kohlenhydraten die Stärke der Senke im Wurzelbereich (source-sink relationship).

Endomykorrhiza finden sich bei fast allen Orchideen, denn sie haben kein chlorophyll und deshalb sind bei der Keimung alle mykotroph. Sie brauchen zur Keimung der winzigen Samen symbiontische Basidiomyceten die ihnen neben Wasser und Nährstoffen auch organisches Material und Wirkstoffe zuführen.

Bei den Fabacea besitzt die Etablierung von VA-Mykorrhiza Ähnlichkeiten zur Symbiose mit Rhizobien. Die Arbuskeln sind gegenüber dem Cytoplasma auch durch eine Symbiosomenmembran, der periarbuskulären Membran, getrennt.

**EKTOMYKORRHIZA**

Bei den Ektomykorrhiza umschliesst ein Mantel aus Pilzhyphen die kurz und dick ausgebildeten Seitenwurzeln und ersetzt funktionell die fehlenden Wurzelhaare. Die Pilze bilden zwischen den Wurzelrindenzellen ein dichtes Geflecht das als Hartig'sches Netz bezeichnet wird.

Ektomykorrhiza kommen bei vielen unserer Waldbäume vor (Lärche, Kiefer, Fichte, Eiche, Buche). Die Pilze sind überwiegend Asco- und Basidiomyceten.

Der Nutzen der Bäume besteht in der besseren Versorgung mit Mineralsalzen, Wasser, Stickstoff und Phosphat. Hinzu kommt der Schutz gegen Pathogene, der hier noch wirksamer ist als bei der VA-Mykorrhiza. Die Pilze erhalten von der Pflanze Kohlenhydrate und z.T. noch andere organische Verbindungen. Da speziell für die Fruchtkörperbildung grosse Stoffmengen benötigt werden, setzt deren Ausbildung meist erst nach Abschluss des Sprosswachstums, in der Speicherphase der Bäume (August-Oktober) ein.

**BAKTERIEN ALS PATHOGENE**

Die meisten phytopathogenen Bakterien sind fakultative Parasiten und dringen über Wunden, Stomata, Hydathoden oder Drüsengänge in die Pflanze ein.

Die meisten gehören zu den grampositiven Gattungen *Agrobacterium*, *Erwinia*, *Pseudomonas* und *Xanthomonas*; es handelt sich dabei um begeißelte Stäbchenbakterien. Hinzu kommen gramnegative begeißelte oder unbegeißelte *Clavibacter*-Arten.

Wurzelhallsgallen, vor allem bei Rosaceen, Weiden und beim Wein, sind das Syndrom des peritrich begeißelten Bodenbakterium *Agrobacterium tumefaciens*. Dabei überträgt der Prokaryot einen Teil seiner genetischen Information, die T-DNA des Ti-Plasmids, in das Genom einer eukaryontischen Pflanzenzelle. Die T-DNA wird über den Pilus in die Pflanzenzelle eingeschleust. Er sieht den F-Pili die für DNA Transport während der bakteriellen Konjugation verwendet wird ähnlich. Zudem hat er Ähnlichkeiten mit dem Typ-III-Sekretionsapparat anderer pathogener Bakterien, welcher der Toxin-Einschleusung dient.

Das Bakterium findet die verwundete Region einer Pflanze chemotaktisch. Als „Wundfaktoren“ dienen Phenole, z.B. Flavonoide, aber auch Abbauprodukte von Phenylpropanen, darunter insbesondere Acetosyringon.

Die transformierten Pflanzenzellen bilden grosse Mengen an Auxin und Cytokinin sowie an normalerweise nicht vorhandenen Opinen (z.B. Octopin). Die Tumore sind autonom.

Weichfäule wird bei vielen Pflanzen von den Enterobakterien *Erwinia chrysanthemi* und *E. carotovora* verursacht. Dabei dienen den Pathogenen Pectinasen (pektolytische Enzyme) zur Spaltung von Pectin und damit zur Auflösung von Zellwänden und Mittellamellen. Die Bakterien besitzen zwei Set von Enzymen, eines welches immer wenn Pectin als C-Quelle dient präsent ist und ein zweites, die eigentlichen Virulenzfaktoren, welches nur bei Kolonisierung aktiv ist.

## PILZE ALS PATHOGENE

Pathogene Pilze sind ein Beispiel antagonistischer Symbiose mit dem Wirtsorganismus. Sie bilden 83% aller pflanzlichen Infektionskrankheiten in Mitteleuropa.

Das Mycel der fakultativen oder obligaten Parasiten (letztere sind auch biotrophe Pilze genannt) dringt je nach Pathogen über natürliche Öffnungen (Stomata, Lentizellen oder Hydathoden), über Wunden oder Risse oder direkt in die Pflanze ein. Im letzten Fall verwenden die Pilze die Enzyme Cutinase und Cellulase um die Oberflächenstruktur der Wirtspflanze aufzulösen, wo danach die Haustorien einwachsen.

Wichtige Pathogene höherer Pflanzen sind die Peronosporales, Erysiphalea (z.B. Erysiphe graminis), Uredinales (z.B. Gymnosporangium sabinae), Ustilaginales (z.B. Ustilago maydis), die Schleimpilze Plasmodiophoromyceten und zahlreiche Fungi imperfecti.

Oft genügt eine einzige Spore oder Konidie zur erfolgreichen Infektion.

Der Oomycet *Phytophthora infestans* verursacht die Kraut- und Knollenfäule der Kartoffeln. Wegen den speziellen Klima-Verhältnissen entstand zw. 1845-47 eine epidemische Krankheitsausbreitung die in ganz Europa, vor allem in Irland, zu Hungersnöten und Völkerwanderungen führte. Später konnte die Krankheit durch bessere Hygiene vor allem des Saatgutes in Schach gehalten werden.

Viele Pilze haben zwei Namen, einen für den sexuellen Zyklus und einen für den asexuellen. So heisst der Ascomycet und Erreger des Erstickungsschimmels bei Gräsern *Epichloe typhina* bei sexuellem Zyklus und *Acremonium spec.* wenn er keine Stroma bildet.

Ein Stroma ist ein meist hartes, sklerotinartiges Lager, in das einzelne Perithechien eingelagert sind.

Die Symbiose ist teils mutualistisch, teils antagonistisch da der Pilz der Pflanze einen Herbivorenschutz bietet, die Pflanze bei *Epichloe typhina* jedoch keine Blüte bilden kann.

Der Ascomycet *Claviceps purpurea*, Erreger des Mutterkorns bei Gräsern, bildet wenige Früchte einer Äre in Sklerotien um. Diese fallen dann ab und Keimen im Frühjahr, wodurch die Stroma entstehen und die Verbreitung gesichert ist. Das Mutterkorn enthält mehrere sehr starke Alkaloide, darunter die D-Lysergsäure welche als Ausgangssubstanz für LSD (Lysergsäurediethylamin) dient. Durch essen von mit Mutterkorn kontaminiertem Brot entsteht das „Antonius-Feuer“, das vor allem durch Gefässverengungen zum Absterben der Extremitäten und dann allmählich zum Tod führt.

Der Ascomycet *Cladosporium fulvum* ruft bei Tomaten die Blattflecken Krankheit hervor und wird als Modellorganismus zur Untersuchung der Gen-für-Gen Beziehung benutzt.

Früher wurde dazu der Flachsrost Erreger, der Basidiomycet *Melampsora lini*, und sein Wirt *Linum usatissimum* verwendet.

Elicitor-Phytoalexin-Modell (z.B. *Nectria haematococca*): Ein Pilz dringt mit einem Haustorium in eine Pflanzenzelle ein. Durch pflanzliche Chitinasen löst sich ein Chitin-Fragment = Elicitor, welches die Produktion von Sekundär-Metaboliten (Antibiotika → Phytoalexine, z.B. Pisatin) induziert. Als Reaktion bildet der Pilz entgiftende Enzyme (Pisatin-Demethylase).

Der Hauptwirt / Diplonten Wirt wird von diploiden Sporen infiziert. Der Nebenwirt / Haplonten Wirt wird analog dazu von haploiden Sporen befallen.

Auf dem Hauptwirt bilden sich die Uredosporen zur Infektion neuer Hauptwirte. Später bilden sich die dikaryontischen Teleutosporen (teliospore) welche überwintern und im Frühling mittels Karyogamie eine Zygote bilden woraus, durch Meiose, 4 haploide Basidiosporen entstehen, die bei Befruchtung und anschliessender Bildung des Dikaryons den Nebenwirt befallen. Auf diesem bilden sich dann diploide Aecidiosporen (aeciospore) welche wieder den Hauptwirt befallen.

Beim Birnengitterrost fällt auf dem Hauptwirt *Juniperus sabinae* (Wacholder, Nadelbaum) die Bildung von Uredosporen aus.

## INSEKTEN ALS PATHOGENE

Vergleichbar der Wirt-Pathogen-Beziehung liegt auch zwischen Herbivoren und ihrem Wirt eine Coevolution vor, in deren Folge Pflanzen ein breites Spektrum an Schutzmechanismen und die Herbivoren unterschiedliche Strategien zu deren Überwindung entwickelt haben.

Präformierter pflanzlicher Schutz umfasst strukturelle Barrieren (Dornen, Stacheln, Brennhaare gegen grössere Tiere, derbe Zellwände und Cuticulae gegen kleinere) als auch chemische Barrieren. Dazu zählen die Toxine (z.B. Ricin in *Ricinus communis* Samen oder das verwandte Abrin in Samen der Paternostererbse, die die Proteinsynthese von Tieren durch Inaktivierung der 60S Ribosomen-Untereinheit inhibieren.) und die Repellents (Schreckstoffe), welche als Bitterstoffe die Qualität der Nahrung herabsetzen oder gar in den Entwicklungszyklus der Herbivoren eingreifen. Ein häufiges Beispiel dazu sind die Proteaseinhibitoren die besonders in Blättern, Früchten und Speicherorganen vorkomen und zu Verdauungsstörungen oder in grossen Mengen zum Tod führen (Gerbstoffe → Tannin).

Gegen kleine Herbivorne, insbesondere Insekten, die z.T. in grossen Zahlen auftreten besitzen Pflanzen induzierte Abwehrmechanismen. Bei Verletzung eines Blattes wird in der Wundregion der Tomate die dreifach ungesättigte Fettsäure  $\alpha$ -Linolensäure aus Membranlipiden freigesetzt. Diese dient als Ausgangssubstanz zur Bildung von Jasmonsäure, deren Akkumulation bereits wenige Minuten später nachweisbar ist. Jasmonsäure bewirkt in den lokalen Zellen die Aktivierung von Abwehrgenen (z.B. der Gene für Proteaseinhibitoren). Gleichzeitig wird in den verwundeten Regionen über eine Vorstufe Systemin abgespaltet, welches als systemisches Wundsignal in wenigen Stunden über das Phloem im gesamten Spross verteilt wird und die Bildung von Jasmonsäure induziert. Als Folge werden in der ganzen Pflanze Proteaseinhibitoren produziert. Andere Beispiele von verwundungsinduzierten Abwehrsubstanzen sind Proteasen und Polyphenoloxidasen sowie zahlreiche Sekundärmetaboliten (z.B. Nikotin). Bei allen Pflanzen wird Jasmonsäure zur Aktivierung der Abwehrgene verwendet.

Manche Insekten, z.B. viele Schmetterlinge oder die Feigenwespen sind als Larven monophage Herbivoren und damit antagonistische Symbionten der Pflanze, als Imagines jedoch Bestäuber und damit mutualistische Symbionten.

Gewisse spezialisierte, monophagische Insekten haben gelernt die Gifte ihrer Futterpflanze zu sequestrieren, das heisst in speziellem Organen zu speichern um sie anschliessend für eigene Zwecke zu gebrauchen.

*Cameraria ohridella* stellt seit 1989 in Mittel-Europa eine zunehmende Gefahr für *Aesculus hippocastanum* dar.

## TRITROPISCHE INTERAKTIONEN

Herbivoren benutzen die von Pflanzen ausgesonderten flüchtigen Verbindungen zur Lokalisation ihrer Futterpflanze.

Wird eine Pflanze durch ein saugendes oder fressendes Insekt verletzt, so nimmt in der Regel der normale Ausstoss an flüchtigen Verbindungen zu und, im Gegensatz zu rein mechanischen Verletzungen, ändert sich die qualitative Zusammensetzung der emittierten Verbindungen dramatisch. Dabei wird durch Komponenten im Speichel der Insekten eine herbivor-spezifische Produktion von Alarmonen induziert. Durch diese Signalstoffe werden in vielen Fällen parasitische Raubmilben und parasitische Wespen, die ihre Eier in herbivore Wirtslarven ablegen, zu ihren Wirten geleitet. Zu den Alarmonen zählen offenkettige Terpene und vereinzelt Aromate. Erstaunlicherweise kommt es auch bei lokalem Insektenfrass zu einer systemischen Freisetzung von herbivorspezifischen flüchtigen Verbindungen. Möglicherweise induzieren Alarmonen auf noch nicht befallenen Nachbarpflanzen eine preventive Herbivorabwehr, man würde dann von Alarmpheromonen sprechen.

Schlupfwespen (Hymenoptera) sind ein Beispiel hyperparasitischer Insekten (Parasitoide). Ihre Larven entwickeln sich im Normalfall in den Jugendstadien holometaboler Insekten, besonders der Schmetterlingsraupen. Sie sind oft ebenso auf eine einzelne Insekten-Wirtsart spezialisiert, wie diese auf eine einzelne Wirtspflanze. Ebenfalls zu den Hymenopteren gehören die hyperparasitischen Erzwespen.

Ein Beispiel einer polytrophen Interaktion sind die Blattschneiderameisen. Die monophagen Larven essen nur den von den Adulttieren auf Blätterschnipsel gezüchteten Pilz. Allerdings können die Pilzgärten von spezialisierten Schadpilzen befallen werden. Zur biologischen Schädlingsbekämpfung tragen die Ameisen auf speziellen Rippen des Exoskelettes Streptomyceten mit sich herum, welche ein Antibiotikum produzieren das den Schadpilz abtötet.

**WICHTIGE VERTRETER***Bakterien in mutualistischen Symbiosen*

Rhizobien	Fabacea	Nur in Knöllchensymbiose N <sub>2</sub> -Fixation
Rhizobium leguminosarum	Pisum sativum	
R. leguminosarum bv. trifolii	Trifolium (Klee)	
Bradyrhizobium japonicum	Glycine max (Sojabohne)	

Frankia alni	Alnus (Erle)	N <sub>2</sub> -Fix.
--------------	--------------	----------------------

Cyanobakterien	Ascomyceten	Flechten mit N <sub>2</sub> -Fix.
Anabaena azolla	Wasserfarn Azolla	N <sub>2</sub> -Fix.
	Alfalfa, Lucerne	N <sub>2</sub> -Fix.

*Bakterien in antagonistischen Symbiosen*

Agrobacterium tumefaciens	Rosaceen, Weiden, Wein	Wurzelhalsgallen (bei Dicotyledonen)
Erwinia carotovora	Karotte, Kohl, ...	Feuerbrand (bei Brassicaceae, Kohlgewächse)
Erwinia amylovora	Obstbäume	Feuerbrand (bei Rosaceae)
Erwinia chrysanthemi		Weichfäule (wie E. carotovora) → Pectinase
Pseudomonas phaseolicola	Bohnen	Fettfleckkrankheit
Pseud. syringae pv glycinea	Glycine max (Sojabohne)	
Xanthomonas campestris	Brassicaceae	Adernschwärze, Zwiebelfäule
Corynebacterium sepedonicum	Kartoffeln	Ringfäule
Streptomyces	Kartoffeln	Kartoffelschorf
Clavibacter Rhodococcus	Kartoffeln	Bakterienringfäule
Clavibacter Rhodococcus	Tomaten	Bakterielle Tomatenwelke

*Pilze in mutualistischen Symbiosen*

Asco- & Basidiomyceten	Lärche, Fichte, Eiche, Buche	Ektomykorrhiza
Zygomyceten, Endogonales	Krautpflanzen, trop. Bäume	VA-Mykorrhiza → Glomeromycota

*Pilze in antagonistischen Symbiosen*

Phytophthora infestans	Kartoffeln	Kraut- & Knollenfäule (Oomyceten, Protisten)
Plasmopara viticola	Weinrebe	Falscher Mehltau (Oomyceten, Protisten)
Peronospora tabacina	Tabak	Blauschimmel (Oomyceten, Protisten)
Erysiphe graminis	Getreide	Getreidemehltau (Ascomycet)
Ucinula necator	Weinrebe	Echter Mehltau (Ascomycet)
Epichloe typhina / Acremonium	Gräser	Erstickungsschimmel (Clavicipitales, Ascom.)
Claviceps purpurea	Gräser → Getreide	Mutterkorn (Ascomycet) → Anthonius Feuer
Venturia inaequalis	Apfel	Apfelschorf (Ascomycet)
Penicillium digitatum	Früchte	Grünschimmel, bildet Ethylene (Ascomycet)
Cladosporium fulvum	Tomaten	Blattfleckkrankheit (Ascomycet)
Melampsora lini	Linum usatissimum (Flachs)	Flachsrost (Basidiomyceten)
Ustilago maydis	Mais	Maisbeulenbrand (Basidiomycet, Ustilaginales)
Puccinia graminis	Weizen / Barberizie	Schwarzrost (Basidiomycet, Uredinales)
Gymnosporangium sabinae	Juniperus sabinae / Birnbaum	Gitterrost (Basidiomycet, Uredinales=Rostpilz)
Nectria haematococca	Pisum sativum	Elicitor-Phytoalexin Modell

*Pilze in antagonistischen Symbiosen wo die Pflanze profitiert*

Basidiomyceten	Neottia nidus-avis (Nestwurz)	Chlorophyllose, mykotrophe Orchidee, Endom.
----------------	-------------------------------	---

*Insekten in mutualistischen Symbiosen*

Xanthopan morgani praedicta	Angraecum sesquipedale	Nachtfalter / Orchidee Bestäubungssymbiose
Feigenwespen, Hymenopteren	Ficus	Samen gegen Bestäubung, Coevolution

*Insekten in antagonistischen Symbiosen*

Schmetterlings Raupen, die Imagos sind dann als Bestäuber mutualistische Symbionten.

Apollo mnemosyne	Lerchensporn (Corydalis)	Schwarzer Apollo
Feuervogel / Dukatenfalter	Rumex acetosa (Wiesenampfer)	Lycaena virgaurea
Limenitis populi	Populus tremula (Zitterpappel)	Pappelvogel / Grosser Eisvogel
Papilio machaon	Apiaceen → Daucus carota	Schwabenschwanz
Cameraria ohridella	Aesculus hippocastanum	Roskastanien-Miniermotte

*Insekten in antagonistischen Symbiosen wo die Pflanze profitiert*

Dionea muscipula	Venusfliegenfalle
Drosera rotundifolia	Sonnentau
Digitalis purpurea	nicht-apparent, Herz-Glykoside
Nictiana tabacum	nicht-apparent, Alkaloide

*Blütenpflanzen in antagonistischen Symbiosen*

Viscum album (Mistel)	Bäumen	Halbparasit
Rafflenia arnoldi	Tetragymma lanceolatum (Rebe)	Vollparasit, in sex. Zustand Blüte bis 1m Ø
Cuscuta europaea (Kleeseide)		

*Hyperparasitische Insekten in tritropischen Interaktionen*

Schlupfwespen (Hymenoptera)	Lepidoptera	Spez. Schmetterlingsraupen
Erzwespen (Hymenoptera)	Lepidoptera	Spez. Schmetterlingsraupen