



Pflanzenflüsterer

Pflanzliche Selbstverteidigung

Prof. Dr. Wilhelm Boland, Max-Planck-Institut für Chemische Ökologie, Jena

Pflanzen sind keine stummen und dekorativen Elemente unserer Umwelt, sondern sie nehmen, genau wie wir, ihre Umgebung aktiv wahr und reagieren auf Reize.



Abb. 2 Maispflanzen schützen sich, indem sie die Feinde ihrer Feinde anlocken
Auf dem Maisblatt sitzen Raupen, die sich von Mais ernähren, sowie eine parasitische Wespe, die die Raupen angreift.

Quelle: Dr. Matthias Held und Ted Turlings, Universität Neuchâtel



Abb. 3 Patrouillierende Ameisen auf der Suche nach Nahrungsquellen
auf Blättern des Wolligen Schneeballs (*Viburnum lantanum*).



More

Abb. 4 Fressende Raupe eines Nachtfalters auf einem Blatt. Das kontinuierliche „Abbeißen“ kleiner Blattfragmente führt zu ausgedehnten mechanischen Schäden, gleichzeitig werden kleine Mengen Salivarsekrete in das verwundete Gewebe eingetragen. Als Reaktion setzt die Pflanze Moleküle von Duftstoffen frei (dargestellt mit Molekülgerüst und transparenter van-der-Waals-Oberfläche mit farbkodierter Hydrophobie: rot-braun = hydrophob, grün-blau = hydrophil)

Foto: Dr. Sabine Thiessen, MPI Jena
Molekülberechnungen: Dr. Mohamed Zerara, MOLCAD GmbH
Bildmontage: Kalle, 41 Werbeagentur

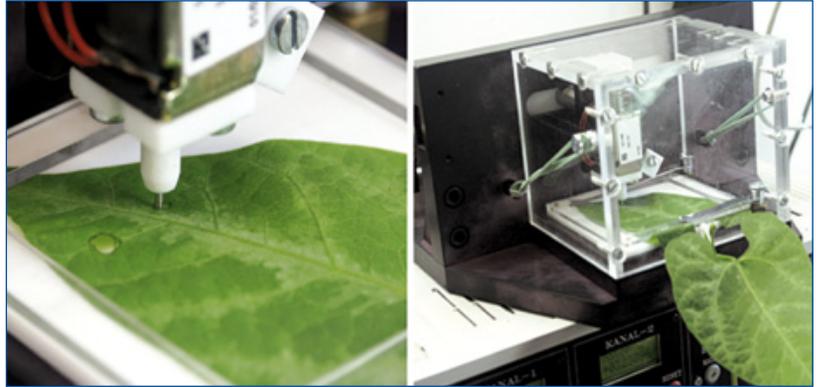


Abb. 5 Nachbildung des Fraßprozesses durch eine mechanische Raupe (MecWorm)

Die „mechanische Raupe“. Ein Elektromagnet bewegt einen Metallstift auf und ab und zerstört damit das pflanzliche Gewebe. Durch zwei Schrittmotoren (X,Y-Steuerung) wird die „Raupe“ gesteuert, so dass definierte Flächen verletzt werden können. Eine Computersteuerung garantiert Reproduzierbarkeit des mechanischen Zerstörungsvorgangs. Das Plexiglasgehäuse ermöglicht Duftmessungen über dem geschädigten Blatt.

(Quelle: Chemie in unserer Zeit)

dort in den Herbivoren ihre Eier abzulegen. Die schlüpfenden Larven ernähren sich vom Gewebe des Herbivoren und töten ihn schließlich.

Dieser indirekte Abwehrprozess nutzt der Pflanze und hat den Vorteil, bei minimaler Stoffwechselinvestition eine effektive Abwehr zu leisten. Da die Abwehr nur transient wirksam wird und sich gleich auf ein ganzes Ensemble von Verbindungen bzw. Stoffwechselaktivitäten stützt, besteht auch kaum eine Gefahr zur Entwicklung von Resistenzen. Fraßaktivitäten lassen bei Pflanzen, die so genannte extraflorale Nektarien besitzen, auch Nektar fließen, der die überall patrouillierenden Ameisen anlockt (Abb. 3), die diese Zuckerquellen dann sehr nachhaltig gegen Herbivore verteidigen.

Diese Strategie wirkt auch gegen große Säuger, wie eine überaus erfolgreiche Symbiose von mexikanischen Akazien mit Ameisen belegt. Die Akazie stellt Behausung und Nahrung und erhält dafür Schutz.

Mechanismen der Feinderkennung und Signalkaskaden

Diese dynamische Anpassung an die Umwelt erfordert von der Pflanze leistungsfähige Erkennungsmechanismen. Sie muss unterscheiden zwischen attackierenden Mikroorganismen und relativ langsam fressenden Herbivoren, gegen die sich eine Abwehr

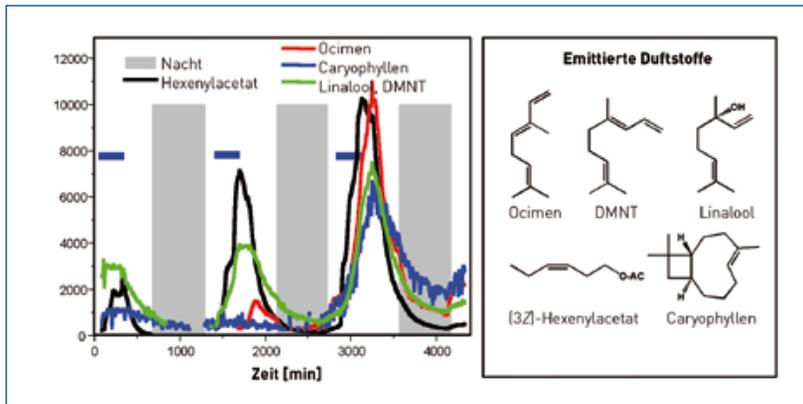


Abb. 6 Rhythmische Duftemission auf fraßgeschädigten Blättern

Rhythmische Duftemission aus fraßgeschädigten Blättern der Limabohne (*Phaseolus lunatus*). Die Duftfreisetzung beginnt wenige Stunden nach dem „Schaden“ durch MecWorm (6 Stunden täglich, blauer Balken; Dunkelphase: graue Flächen). Die Duftproduktion erfolgt nur tagsüber und nimmt mit steigendem Schaden zu; der Verlauf ist exemplarisch für kontinuierlichen mechanischen Schaden (MecWorm) und fressende Insekten; allerdings setzt nach Insektenfraß die Duftproduktion deutlich später ein, da die Salivarsekrete die Duftproduktion hinauszögern.

im Zeitfenster lohnt. Großflächig grasende Säuger kann man nur durch mechanische Barrieren oder präformierte Toxine abwehren, da die Induktionsprozesse einfach zu langsam sind. Bereits mit den ersten auftretenden Schäden sollte eine Pflanze möglichst zuverlässig den „Aggressor“ identifizieren können. Dafür benötigt sie Mechanismen und Rezeptoren, die selektiv auf die „Chemie“ des Schadorganismus oder auf Fragmente aus der eigenen Zellwand ansprechen. Solche Mechanismen sind rezeptorvermittelt und werden durch sogenannte „Elicitoren“ ausgelöst. Ferner ist jeder Fraßvorgang mit mechanischen Schäden verbunden (Abb. 4), die ihrerseits als Auslöser für Abwehrmaßnahmen dienen können. Um die Effekte von „mechanischer Verletzung“ und „chemischer Wechselwirkung“ trennen zu können, wurde eine mechanische Raupe (MecWorm) entwickelt, welche den natürlichen Fraßprozess durch kontinuierliche Verletzung nachbilden kann (Abb. 5).

Während einzelne Verletzungen nur eine begrenzte Reaktion auslösen, kann eine kontinuierliche Folge von kleinen Verletzungen bei vielen Pflanzen bereits ein Programm von Abwehrmaßnahmen stimulieren. Die Limabohne beginnt kurz nach dem mechanischen Schaden durch MecWorm mit der Emission von Duftstoffen. Setzt man den künstlichen oder natürlichen „Fraßprozess“ über mehrere Tage fort und verfolgt die Duftfreisetzung, ergibt sich ein rhythmischer Verlauf, bei welchem nur tagsüber eine intensive Duftproduktion stattfindet. Während der Nacht duften die Blätter nicht. Es ist bemerkenswert, dass der rhythmische Verlauf von Abbildung 6 sowohl durch MecWorm (Abb. 5) als auch durch fressende Larven von *Spodoptera exigua* (oder anderen Insekten) in fast gleicher Weise ausgelöst wird (Abb. 4).

Die auf den Tag beschränkte Duftproduktion ist bemerkenswert ökonomisch, da die meisten parasitären Insekten, z.B. die Schlupfwespen, denen das „Duft-SOS“ gilt, nur tagsüber patrouillieren. Eine genauere Analyse der Duftemission nach MecWorm oder Insektenbefall macht aber deutlich, dass quantitative Unterschiede bestehen, so dass auch den Speichelkomponenten ganz offensichtlich eine wichtige Rolle in der Interaktion mit der Pflanze zukommt. Zu den frühesten Ereignissen, die man nach einem Fraßschaden messen kann, zählt eine Depolarisation der Zellmembran. Diese läuft mit einer Geschwindigkeit von ca. 1 cm/min^{-1} durch das geschädigte Blatt und setzt für einige Stunden das normale Membranpotenzial herab. Dieser Effekt wird scheinbar von mehreren Komponenten des InsektenSpeichels beeinflusst. Dazu gehören H_2O_2 , das durch eine Glucoseoxidase des Insekts produziert wird, sowie direkt kanalbildende Substanzen. Neben Verbindungen, die das Membranpotenzial und den Ionenfluss tangieren, bringt das Insekt Enzyme (Glucoseoxidase, Glucosidasen, Lysozym) und zahlreiche niedermolekulare Verbindungen in die Wunde ein. Besonders bekannt sind N-Acylaminosäurekonjugate, die sich aus der Kombination von Glutamin und unterschiedlichen Fettsäuren aus der pflanzlichen Nahrung ergeben. Auch diese Verbindungen sind membranaktiv (Detergentien), werden aber in einigen Pflanzen (z.B. Mais) durch Rezeptoren erkannt. Für die Abwehr von Insekten sind Signalkaskaden über so genannte Oxylipine (Oxidationsprodukte ungesättigter Fettsäuren, bevorzugt Linolensäure) von besonderer Bedeutung.

Die frühen Membranvorgänge lösen Freisetzung und Oxidation von Linolensäure aus, die über diskrete Zwischenstufen (z.B. Allenoxid, OPDA) bis zur Jasmonsäure (cis-JA) in unterschiedlichen Zellkompartimenten abgebaut werden. Cis-JA ist der eigentliche „Schalter“, welcher die metabolischen Aktivitäten der angegriffenen Pflanze regelt. Erstaunlich ist die enge Analogie zum tierischen Organismus, der sich ebenfalls auf Oxylipine, nämlich die Prostaglandine, zur Steuerung von Entzündungsprozessen

Die frühen Membranvorgänge lösen Freisetzung und Oxidation von Linolensäure aus, die über diskrete Zwischenstufen (z.B. Allenoxid, OPDA) bis zur Jasmonsäure (cis-JA) in unterschiedlichen Zellkompartimenten abgebaut werden. Cis-JA ist der eigentliche „Schalter“, welcher die metabolischen Aktivitäten der angegriffenen Pflanze regelt. Erstaunlich ist die enge Analogie zum tierischen Organismus, der sich ebenfalls auf Oxylipine, nämlich die Prostaglandine, zur Steuerung von Entzündungsprozessen

verlässt. Bei Pflanzen vermittelt auch Salizylsäure die Abwehr gegen Mikroorganismen. Sie wirkt oft, aber nicht immer, antagonistisch zur Jasmonsäure. Das ebenfalls beteiligte Ethylen operiert häufig synergistisch zur Jasmonsäure und moduliert die JA-vermittelte Aktivierung metabolischer Aktivitäten. Eine zusätzliche Diversifizierung der Abwehr wird dadurch erreicht, dass neben der JA auch andere Phytohormone und weitere Oxylipine, allen voran die OPDA, als eigenständige Signalmoleküle fungieren. In Wirklichkeit ist das Regelsystem noch sehr viel komplexer, da zwischen den Signalwegen Interaktionen bestehen (Cross-Talk) und Proteinkinasen/-phosphatasen auf übergeordneter Ebene den Gesamtverlauf steuern. Es zeichnet sich ab, dass die Regulierung der pflanzlichen Abwehr in seiner Komplexität der des tierischen Systems in nichts nachsteht. Dies wird auch darin sichtbar, dass allein durch MecWorm in geschädigten Blättern der Ackerschmalwand (*Arabidopsis thaliana*) mehrere tausend Gene differentiell geregelt werden. Noch erstaunlicher ist, dass durch ein fressendes Insekt nicht mehr Gene angesprochen werden. Die Gesamtzahl der positiv oder negativ regulierten Gene ist annähernd gleich, aber etwa 30 % dieser Gene werden vom Insekt abweichend vom Schadenshintergrund des MecWorm manipuliert.

Die Duftsprache der Pflanzen

Die Erkennung des Schadinsekts wird über die zuvor genannten Signalkaskaden in selektive Abwehrmaßnahmen umgesetzt. Bei manchen Pflanzen macht sich dies sogar in qualitativ unterschiedlichen Duftmustern bemerkbar, die dann auch unterschiedliche Parasiten adressieren sollen. Die wichtigsten emittierten Verbindungen sind Terpene, fettsäureabgeleitete Fragmente (z.B. das Hexenylacetat) und einige aromatische Verbindungen. Aus der Zusammensetzung solcher Duftbouquets erhalten die umherfliegenden parasitischen oder carniven Insekten alle nötigen Informationen über die Art und den Aufenthaltsort des Herbivoren. Um diese Kommunikation im Pflanzenschutz nutzen zu können, müssen sich zukünftige Arbeiten darauf konzentrieren, die Kodierung der Pflanzendüfte im Insektenhirn zu verstehen. Vor allem müssen wir wissen, inwieweit diese Information ererbt oder durch Lernen erworben wird. Gibt es Schlüsselverbindungen in der Duftinformation oder ist die quantitative Zusammensetzung komplexer Bouquets die wichtigste Information?

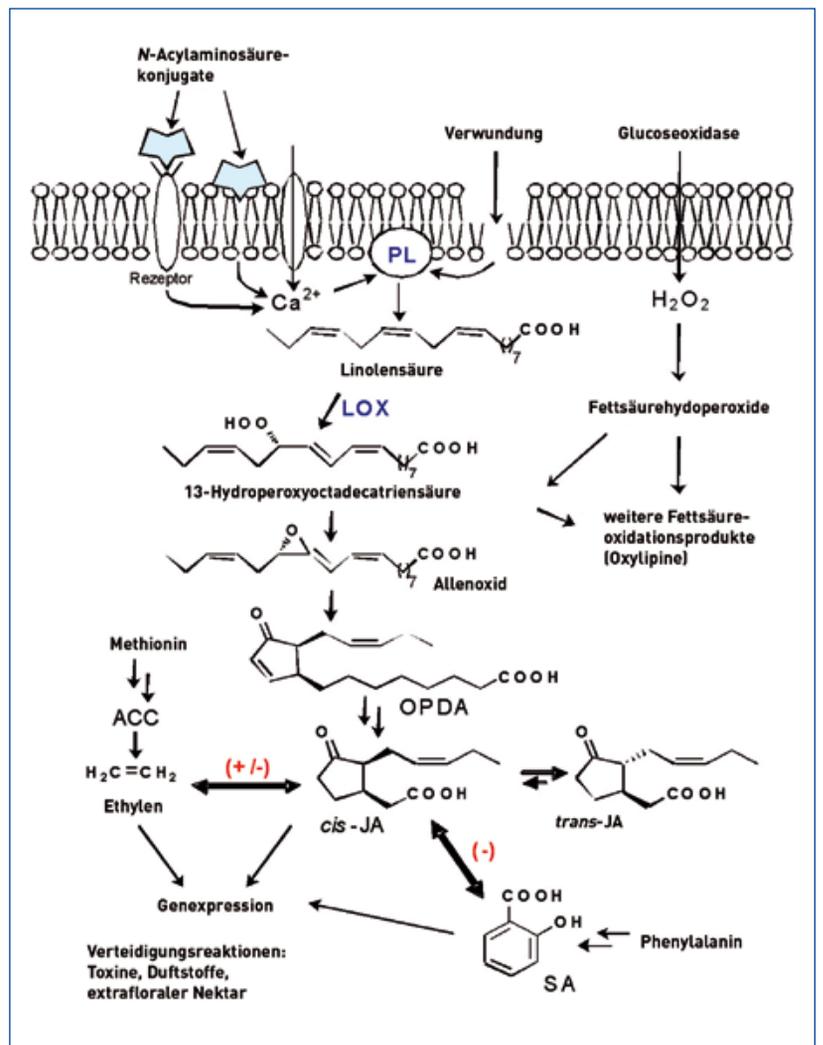


Abb. 7 Erkennung von Insektenfraß und pflanzliche Signalketten

Elicitoren aus den Salivarsekreten (Enzyme, N-Acylglutamine) und mechanische Verwundung lösen an der Zellmembran komplexe Signalkaskaden aus, die die Bildung der pflanzlichen Phytohormone (OPDA, cis-JA, Ethylen, Salicylsäure; stark vereinfachte Darstellung) auslösen. Durch Wechselwirkung der Kaskaden (Cross-Talk) untereinander wird Integration der einkommenden Signale erreicht, die schließlich zur Genexpression und damit zur Ausprägung der Abwehrstrategie führt. Die Glucoseoxidase des Insekts verursacht eine Bildung von H_2O_2 im pflanzlichen Gewebe und trägt damit zur Depolarisation bei. Eine weitere Quelle für H_2O_2 ist die pflanzliche NADPH-Oxidase, die durch viele Faktoren, darunter $[Ca^{2+}]_{cyt}$ stimuliert wird. Den reaktiven Sauerstoffspezies (ROS) kommt im Gesamtgeschehen eine große Bedeutung zu, da sie die Bildung weiterer Phytohormone (besonders Ethylen) mit beeinflussen. H_2O_2 wirkt auch direkt gegen eindringende Mikroorganismen.



Kommunikation zwischen Pflanzen

Die freigesetzten Duftstoffe erreichen nicht nur Insekten, sondern auch andere Blätter derselben Pflanze, von Nachbarpflanzen, solche derselben Art, aber auch das Blattwerk von ganz anderen Mitbewohner desselben Biotops. Können Pflanzen vielleicht auch untereinander „kommunizieren“? Die Antwort ist eindeutig positiv. Setzt man nämlich unverletzte Pflanzen dem Duft befallener Nachbarpflanzen aus, so kann man nach kurzer Zeit feststellen, dass sich in den „Empfängerpflanzen“ das Genexpressionsprofil ändert (Abb. 8). Besonders betroffen sind Gene, die PR-Proteine (pathogenesis-related proteins), eine Lipoxygenase und Terpensynthasen codieren. Damit wird deutlich, dass Pflanzen nicht nur Duft aussenden können, sondern ihn auch wahrnehmen und darauf reagieren. Es zeichnet sich ab, dass die Duftkommunikation auch innerhalb ein und derselben Pflanze (Limabohne) eine Rolle spielt und gewissermaßen einen „Expressweg“ darstellt. Dies wird bei der Limabohne besonders eindrucksvoll dadurch demonstriert, dass der Duft eines attackierten Blattes in benachbarten Trieben bereits nach kurzer Zeit Nektar fließen lässt (vergl. Abb. 1), um Ameisen anzulocken.

Die Duftsprache zwischen Pflanzen und Organismen aus anderen trophischen Ebenen ist also ganz natürlich und offensichtlich auch weit verbreitet. Sie kann befallenen Pflanzen helfen zu überleben, sie kann aber auch dazu dienen, Nachbarpflanzen in ihrer Entwicklung zu hemmen oder die Keimung von Samen komplett zu unterbinden (Allelopathie).

Ausblick

Wir stehen noch ganz am Anfang einer überaus spannenden Forschungsrichtung, und wir müssen verstehen, in welchem Ausmaß Informationen zwischen Pflanzen ausgetauscht werden und wie Duft letztlich erkannt wird (Rezeptoren und Signalketten). Wir wissen noch wenig darüber, in welchem Ausmaß Duft zur Genexpression in derselben und/oder benachbarten Pflanze beitragen kann. Durch systematisches Ausschalten von wichtigen Resistenzgenen und kontrollierte Freisetzung der modifizierten Pflanzen in die Natur als großem Labor, kann man grundlegende Informationen zur Bedeutung bestimmter Gene und Genfamilien für die Interaktion von

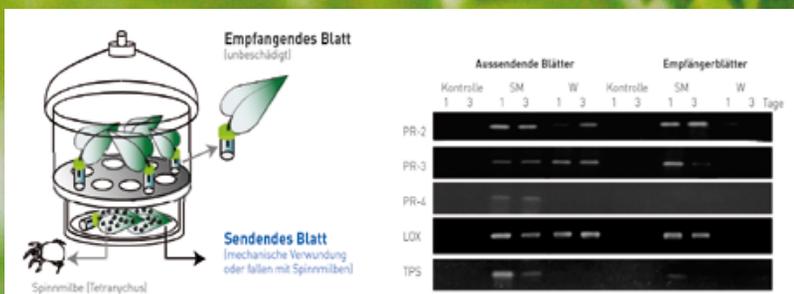


Abb. 8 Duftkommunikation zwischen Pflanzen

In einem Gefäß teilen sich beschädigte Blätter (Emitterblätter, infiziert mit Spinnmilben, *T. urticae*) und unbefallene Blätter (Empfängerblätter) der Limabohne den Gasraum, ohne direkten Kontakt zu haben. Anschließend wurde in Sender- und Empfängerblättern das Expressionsmuster verteidigungsrelevanter Gene bestimmt. Demnach reagieren die Empfängerblätter bereits nach einem Tag auf Duftstoffe, die von spinnmilbengeschädigten Blättern (SM) freigesetzt werden. Die Genexpression wird auch mit reinen Duftstoffen, z.B. durch Ocimen oder DMNT, bewirkt. Der Duft von nur mechanisch verwundeten Blättern (W) bewirkte keine Genexpression.

(Quelle: Chemie in unserer Zeit, GHIUZ)

Pflanzen mit ihrer Umwelt und Fraßfeinden erhalten. Demnach scheint es keine fest gefügte Zuordnung von Herbivoren und konsumierten Pflanzen zu geben, sondern es handelt sich eher um eine dynamische Zuordnung, die sich aus der Kombination der Physiologie und Eigenschaften von attackierter Pflanze und Herbivor ergibt. Eine Pflanze, der die induzierbare Abwehr genommen wurde, kann plötzlich zum Futter für neue Insekten werden, die zuvor nie als Konsumenten aufgetreten sind. Im Wissen um diese Wechselwirkungen liegt aber auch ein Schlüssel für ressourcenschonenden Pflanzenschutz. Eine züchterische Berücksichtigung der pflanzlichen Selbstverteidigung kann zumindest in einem gewissen Ausmaß zur Schaffung resistenterer Nutzpflanzen beitragen. Vor allem aus Arbeiten zur Beeinflussung der pflanzlichen Genexpression durch fressende Insekten sind in naher Zukunft neue Erkenntnisse zu erwarten. Die Fähigkeit der Herbivoren, die Abwehr der Pflanzen zu ihrem Vorteil zu manipulieren oder zumindest zu umgehen, ist über viele Millionen von Jahren gereift und könnte uns effektivere Wege zeigen, Pflanzen resistenter zu machen oder sie gezielter als heute zur Roh- oder Wertstoffproduktion einzusetzen.

■ boland@ice.mpg.de

Erstveröffentlichung des Beitrages in labor&more 1/2007, „Wehrhafte Pflanzen“

Wilhelm Boland, geboren 1950 in Wesel am Niederrhein, studierte Chemie und Biochemie (1969–75) in Münster und Köln und promovierte 1978 bei Jaenicke mit einer Arbeit über Pheromone mariner Braunalgen. Danach war er in Köln wissenschaftlicher Assistent und habilitierte dort 1987 für das Fach Biochemie. Kurz darauf (1988) wurde er als C3-Professor an die Universität Karlsruhe berufen und folgte dann 1994 einem C4-Ruf für Bioorganische Chemie an die Universität Bonn. Seit 1997 ist Boland Mitglied der Max-Planck-Gesellschaft und Direktor der Abteilung für Bioorganische Chemie am MPI für Chemische Ökologie in Jena. Schon kurz nach seinem Eintritt bis 2002 bestimmte er dort die Geschicke als geschäftsführender Direktor. Er lehrt seit 1997 als Honorarprofessor an der Friedrich-Schiller-Universität Jena. Boland ist Fellow der Royal Chemical Society of Great Britain und Mitglied der NRW Akademie der Wissenschaften. Im Jahre 2005 wurde er durch die Verleihung der Hans-Herloff-Inhoffen-Medaille der TU und der GBF in Braunschweig ausgezeichnet. Boland zählt heute zu den weltweit führenden chemischen Ökologen. Er ist gefragt in nationalen und internationalen Gutachtergremien und hat sich mannigfaltig engagiert bei der Organisation von Forschung und bei der Nachwuchsförderung. Boland ist Autor oder Mitautor von etwa 300 wissenschaftlichen Publikationen. Seine Hauptforschungsziele sind gerichtet auf die Erforschung pflanzlicher Abwehrmechanismen, auf die Untersuchung von Wehrdrüsensystemen und Abwehrmechanismen bei Insekten.

