



„De Nicotiana“ – „Über die Tabakpflanze“ nannten die beiden deutschen Studenten Reimann und Posselt ihre lateinisch geschriebene und 1828 veröffentlichte Studie über den Wirkstoff in Tabakblättern: das 3-(1-Methyl-2-pyrrolidinyl)-pyridin, besser bekannt als Nikotin. Die Tabakpflanze, ein Nachtschattengewächs, das übrigens auch wunderbar in Europa gedeiht, hat ihren Ursprung in Amerika und wurde im 16. Jahrhundert durch Jean Nicot an den französischen Hof gebracht. Sein Name stand Pate für die offizielle botanische

vegetativen Nervensystems und setzt aus dem Nebennierenmark Catecholamine (u.a. Adrenalin) frei. Die Tabakpflanze wurde in Mitteleuropa zunächst als Heilpflanze verwendet, später kam sie auch als Genussmittel in Mode.

Die Pflanze setzt Nikotin als Abwehrstoff ein, um Pflanzenfressern (Herbivoren) nicht schutzlos ausgeliefert zu sein. Schließlich wurzeln Pflanzen im Boden und können vor ihren Feinden nicht davonlaufen. Giftige Stoffwechselprodukte mindern die Schmack-

Kontrollierter Vielfraß – wie Pflanzen ihre Schädlinge austricksen

Bezeichnung des Tabaks, *Nicotiana tabacum*, aber auch für den Hauptwirkstoff Nikotin. Nikotin ist eines der stärksten Pflanzengifte. Die Pflanze erzeugt es in ihren Wurzeln. Von dort wandert der Stoff in die Blätter. Die tödliche Dosis für den Menschen liegt bei etwa 1mg/kg Körpergewicht. Beim Rauchen wird dieser Wert nicht erreicht, weil die Leber Nikotin sehr schnell wieder abbaut. Allerdings: Die Nikotinmenge einer Zigarette würde – auf einmal eingenommen – eine schwere Vergiftung zur Folge haben. In kleinen Dosen wirkt Nikotin erregend auf die Ganglien des

haftigkeit und dienen somit als Fraßschutz. Die Giftproduktion liegt bei den Nachtschattengewächsen in der Familie: Tollkirsche, Bittersüß, Bilsenkraut gehören dazu. Ein anderes Beispiel sind die Doldenblütler. Mit einem Trank aus den Früchten des Gefleckten Schierlings (*Conium maculatum*) wurden im Altertum Verbrecher hingerichtet. Prominentes Opfer war der griechische Philosoph Sokrates. Bei einer Vergiftung bewirkt das in den Früchten enthaltene Coniin eine von den Füßen her aufsteigende Lähmung des Rückenmarkes. →





© MPI für chemische Ökologie, Jena

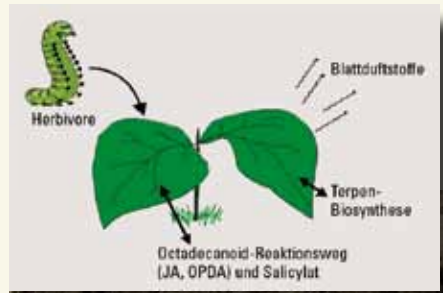
▲ Der Wilde Tabak kommt nach Feuern vorübergehend in großen Populationen in den Wüsten im Südwesten der USA vor. Chemische Signale im Rauch lösen die Keimung der langlebigen Samen aus. Dadurch kommt es zu schnellem Wachstum auf den durch die Brandasche stickstoffreichen Böden.

→ ckenmarks, welche schließlich zum Tod durch Atemlähmung führen kann. Der Vergiftete erstickt bei vollem Bewusstsein.

Alle diese toxischen Substanzen sind Produkte des **pflanzlichen Sekundärstoffwechsels** (der Primärstoffwechsel sorgt für die Grundausstattung mit Aminosäuren, Lipiden, Kohlenhydraten und Nukleinsäuren). Er produziert eine Fülle chemisch sehr unterschiedlicher Verbindungen, für die bisher nur in einigen Fällen auch eine eindeutige Funktion (als Abwehrstoff, Signalsubstanz, Lichtwandler oder Pflanzenhormon) nachgewiesen werden konnte. Mehr als 100.000 unterschiedliche **Naturstoffe** sind heute bekannt; die tatsächliche Anzahl schätzen Forscher auf mehr als 500.000. Die Suche nach neuen Verbindungen wird angetrieben durch vielseitige Einsatzmöglichkeiten in Pharmazie, Medizin und Landwirtschaft. Beispiele für weltweit erfolgreich eingesetzte Naturstoffe oder Produkte, denen Naturstoffe als Leitstrukturen zugrunde liegen, sind das Aspirin in der Medizin sowie das Pyrethrum im Pflanzenschutz. Übrigens setzten die Chinesen schon vor fast 2000 Jahren ein Pulver aus getrockneten Chrysanthemenblüten zur Insektenbekämpfung ein – der Wirkstoff: Pyrethrum.

► **Sammeln der Duftstoffe:** Bei *Nicotiana attenuata* stammen die Duftstoffe aus mindestens drei biochemischen Reaktionsketten. Neben den flüchtigen Blattduftstoffen finden sich Terpene sowie eine Gruppe von Duftstoffen, zu denen auch Methylsalicylat gehört.

Der Wilde Tabak (*Nicotiana attenuata*) ist Gegenstand von Untersuchungen am Max-Planck-Institut für chemische Ökologie in Jena. Er kommt nach Feuern vorübergehend in großen Populationen in den Wüsten im Südwesten der USA vor (**Abb. B**). Als Pionierpflanze bzw. Erstbesiedler auf diesen Flächen muss sich die Pflanze gegen zahlreiche Krankheitserreger (z.B. Pilze) und Pflanzenfresser wehren. Die Herstellung von Nikotin ist Bestandteil der **direkten Abwehr**: Knabbern



© MPI für chemische Ökologie, Jena

Säugetiere, wie Kaninchen, an den Blättern, so fährt die Pflanze ihre Nikotinproduktion als Antwort auf diese Schädigung rapide hoch.

Doch das Hochregulieren der Nikotinsynthese ist für *Nicotiana attenuata* nicht nur ressourcenintensiv und verlangsamt ihre Entwicklung (siehe BIOMAX 7). Darüber hinaus passen sich Pflanzen fressende Insekten auch sehr schnell an die chemischen Abwehrmechanismen an, indem sie die sekundären Pflanzenstoffe für ihre eigene Abwehr im Körper anreichern. Den Raupen des Amerikanischen Tabakschwärmers *Manduca sexta* (**Abb. A**) ist es gelungen, sich biochemisch auf die giftige Wirtspflanze umzustellen: Sie speichern das Nikotin in ihrer Hämolymphe (Leibeshöhlenflüssigkeit) und schützen sich auf diese Weise vor der endoparasitischen Wespe *Cotesia congregata*, deren Larven sich nun nicht mehr entwickeln können.

CLEVERE ABWEHRSTRATEGIEN

Auch die Larven von Blattkäfern, welche beispielsweise auf Weiden oder Pappeln leben, selektieren aus ihrer pflanzlichen Nahrung bestimmte an Zucker (glukosidisch) gebundene Vorstufen, die sie dann in speziellen Wehrdrüsen zu giftigen Verbindungen (Salicylaldehyd, Iridoide) umwandeln und speichern. Bei Gefahr lässt das Insekt aus seinen paarigen Dorsaldrüsen das giftige Sekret hervortreten und schreckt damit Angreifer ab. Ist die Gefahr vorüber, werden die kostbaren Tropfen wieder in das Reservoir der Wehrdrüse zurückgezogen. Transportproteine schleusen die pflanzlichen Glucoside durch den Darm und die Membran der Wehrdrüse. Dabei wird zwischen Hämolymphe und Wehrdrüse eine Anreicherung von mehr als dem 500fachen erreicht.

Besitzt die Tabakpflanze noch andere Verteidigungsstrategien, um sich gegen den spezialisierten Schädling *Manduca sexta* zu wehren? Mitte der 1990er-Jahre konnten amerikanische Forscher zeigen, dass geschädigte Maispflanzen mit Duftsignalen parasitische Wespen anlocken, die ihre Larven in den Maisschädlingen ablegen; diese sterben, bevor sie die Pflanze zu stark schädigen (siehe BIOMAX 7). Die Abgabe flüchtiger Pflanzenstoffe als Antwort auf Fraßschäden zählt zu den Mechanismen, die die Forscher als **indirekte Abwehr** bezeichnen. Damit markieren die befallenen Pflanzen den Weg zu den Fraßschädlingen und unterstützen somit deren Feinde, räuberische oder parasitische Insekten, beim Auffinden ihrer Beute.

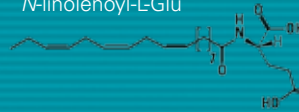
DIE CHEMIE MUSS STIMMEN

Um als Signal zu fungieren, müssen die Duftstoffe zuverlässige Informationen für die Nahrung suchenden Räuber über Aktivität, Vorkommen und Art der Pflanzenschädlinge liefern. Die Jenaer Wissenschaftler haben das Duftbouquet verschiedener Pflanzenarten analysiert und dabei neben einer Reihe von herkömmlichen Substanzen auch viele artspezifische bzw. Herbivoren-spezifische Stoffe identifiziert (Abb. C). Bei *Nicotiana attenuata* stammen die Duftstoffe aus mindestens drei biochemischen Reaktionsketten. Neben den so genannten Blattduftstoffen (C6-Alkohole und -Aldehyde) finden sich Terpenoide sowie eine Gruppe von Duftstoffen, zu denen auch Methylsalicylat gehört.

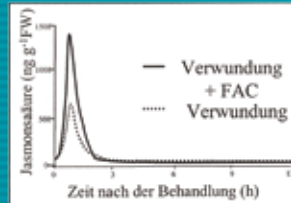
Während sich nach einer mechanischen Beschädigung die Abgabe von Blattduftstoffen sofort lokal und temporär erhöht, werden Terpenoide und Methylsalicylat erst einige Stunden danach abgegeben – vorausgesetzt, ein Pflanzenfresser hat das Pflanzengewebe geschädigt oder Speichel des Schädlings wurde auf die Wunde aufgetragen. Der Duftmix, den

E

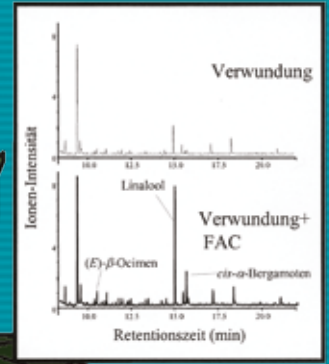
FAC aus Raupenspeichel
N-linolenoyl-L-Glu



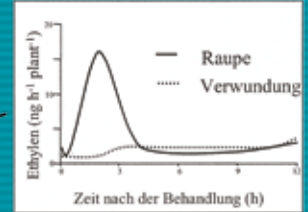
(a) Jasmonsäure



(b) Duftstoff-Emission Indirekte Abwehr



(c) Ethylen



Putrescin

pmt

(d) Nikotin Direkte Abwehr



© MPI für chemische Ökologie, Jena

▲ Eine Verwundung durch die Fraßtätigkeit von Tabakswärmerraupe führt zu einem Anstieg der Konzentration des Verwundungshormons Jasmonsäure (a), und zwar deutlich mehr als dies eine Gewebeverletzung allein verursachen würde, und löst die Bildung von Duftstoffen aus (b), die Räuber anlocken. Darüber hinaus bewirkt das Speichelsekret der Raupe einen starken Ethylenanstieg (c), der die durch den Signalgeber Jasmonsäure ausgelöste Nikotinproduktion verlangsamt (Vergleich zwischen mechanischer Verwundung, Raupenfraß und unbehandelten Kontrollpflanzen – (d)), da das Ablesen des pmt-Gens und damit ein wichtiger Schritt in der Nikotinbiosynthese unterdrückt wird.

die Pflanze produziert, hängt von der Art des Pflanzenfressers ab. Dabei kann sich das Duftstoffgemisch auch lediglich im Mengenverhältnis der Substanzen unterscheiden. Die Forscher veränderten einzelne Komponenten des Duftsignals von *Nicotiana attenuata*: Nur die Duftstoffe der Wildtyp-Pflanze lockten den Räuber *Geocoris pallens*, die Raubwanze, an. Sie ist verantwortlich für etwa 95 Prozent der Tabakswärmerraupe Mortalität und attackiert zusätzlich andere Schädlinge des Wilden Tabaks wie Blattwanzen und Flohkäfer. Die Spezifität des Duftsignals basiert also auf der Art der Schädigung durch einen bestimmten Pflanzenfresser. Mit viel Spürsinn haben sich Ian Baldwin, Direktor am Institut in Jena, und seine Mitarbeiter daran gemacht, die chemischen Auslöser (Elicitoren) zu identifizieren: Die Raupe wird durch

leichten Druck mit einer Pinzette gereizt und gibt dabei einen Flüssigkeitstropfen ab, der mit einer Kapillare aufgenommen wird (Abb. D). Aufgrund der hoch empfindlichen Analysetechnik genügt den Biochemikern bereits ein Mikroliter Speichelsekret. Aus diesem Tropfen haben die Forscher so genannte Fettsäure-Aminosäure-Konjugate (FAC) isoliert. Entfernt man diese aus dem Speichel, so reagiert die Pflanze nicht mit der üblichen Abgabe bestimmter flüchtiger Pflanzenstoffe. Fügt man sie jedoch wieder hinzu, lässt sich die Wirksamkeit des Speichels wieder herstellen.

Im Experiment simulieren die Wissenschaftler einen Befall durch den Tabakswärmer *Manduca sexta* durch Auftragen des Speichelsekrets auf eine verletzte Stelle des →

D



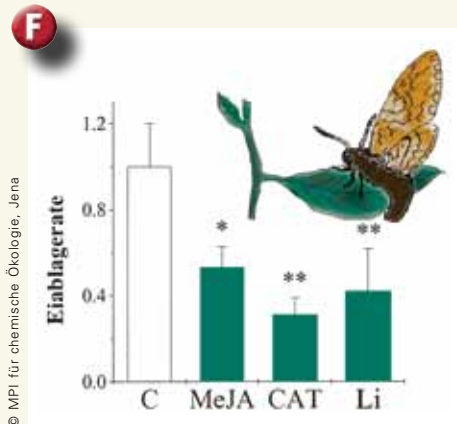
▲ Die spezifische Abwehrreaktion der Pflanzen wird über Inhaltsstoffe im Speichel der Raupe ausgelöst. Für die Analyse im Labor genügt schon ein Tropfen des Speichelsekrets, der mit einem kleinen Glasröhrchen aufgenommen wird.

© MPI für chemische Ökologie, Jena

→ Blattgewebes und verfolgen anschließend die chemischen Veränderungen in der Pflanze: Zunächst erhöht sich die Konzentration des Verwundungshormons Jasmonsäure, und zwar deutlich mehr als dies eine Gewebeverletzung allein verursachen würde. Und die Pflanze produziert Duftstoffe. Darüber hinaus bewirkt das Speichelsekret einen starken Ethylenanstieg, der die durch Jasmonsäure ausgelöste Nikotinproduktion verlangsamt. Ethylen verringert nämlich die Transkriptionsrate wichtiger Gene für die Nikotinbiosynthese (**Abb. E**).

Als Antwort auf eine Attacke durch den Amerikanischen Tabakschwärmer regulieren die Pflanzen also ihre direkte Abwehr (toxisches Nikotin) herunter, während sie die indirekte Abwehr (Emission eines Duftsignals) aktivieren. Ergebnis: Die *Manduca*-Larve ist für Räuber aufgrund der verringerten Nikotinkonzentration in der Hämolymphe schmackhafter und wegen der Duftstoff-Emission leichter lokalisierbar. Tatsächlich attackiert die Raubwanze *Geocoris pallens* die Eier des Tabakschwärmers und seine frühen Larvenstadien 5 bis 7 mal mehr, wenn die Pflanze in Freilandpopulationen mit einzelnen Duftsubstanzen behandelt wurde. Da *Geocoris pallens* die Tabakschwärmerraupen sehr früh in ihrer Entwicklung angreift – also bereits bevor die Pflanzen größere Schäden erleiden – ist der **Fitnessgewinn** für die Pflanze beträchtlich. Indem die Pflanze Hemmstoffe produziert, die die Verdauungsenzyme der Raupe außer Funktion setzen, senkt sie die Fitness des Schädlings.

Allerdings können die Pflanzen nicht überwachen, wer die Duft-Informationen darüber hinaus benutzt und zu welchem Zweck. Um einen Fitnessvorteil zu haben, müssen in je-



▲ Methyljasmonat (MeJA) und Linaloolbehandlung (Li) sowie Schädigung durch Raupenfraß (CAT) verringern die Eiablage von Tomatenschwärmern im Vergleich zur Kontrolle (C).

CHEMISCHE LOCKMITTEL UNTERIRDISCH EINGESETZT



◀ Dass Pflanzen in der Lage sind, mit chemischen Botenstoffen die Feinde ihrer Feinde anzulocken, gilt nicht nur oberirdisch, sondern, wie aktuelle Untersuchungen der Wissenschaftler vom Max-Planck-Institut in Jena zusammen mit Schweizer Kollegen zeigen, auch unterirdisch. Im Mittelpunkt der Untersuchungen standen der Mais und einer seiner Schädlinge, der westliche Maiswurzelbohrer *Diabrotica virgifera* (im Bild vorne), sowie der im Boden lebende und mit bloßem Auge kaum zu erkennende Nematode *Heterorhabditis megidis* (klein im Bild hinten). Im zentral-europäischen Maisanbau hat der westliche Maiswurzelbohrer deutliche Ertragseinbußen ausgelöst.



◀ Für ihre Experimente konstruierten die Wissenschaftler ein sechsarmiges so genanntes „Olfactometer“: Tausende eigens gezüchtete Nematoden wurden in der Mitte des Apparates freigesetzt und wählten dann einen „chemischen Pfad“ in einen der sechs Arme. Das Olfactometer offenbarte, welche Maissorte in der Lage war, nach Befall durch Maiswurzelbohrerlarven die hilfreichen Nematoden anzulocken. Durch massenspektrometrische Messungen konnte (E)-beta-Caryophyllen als Wirkstoff identifiziert werden. Dieser Stoff wirkt in Reinform: In einen der Arme gegeben, lockte er ebenso erfolgreich die hilfreichen Würmer an wie eine angenagte Wurzel. Wirkstofffreisetzungen, wie sie oberirdisch an Blättern nach Insektenfraß festgestellt werden, können also auch unterirdisch über die Wurzeln erfolgen.

dem Fall mehr Räuber angelockt werden als weitere Schädlinge. Der Tomatenschwärmer *Manduca quinquemaculata*, einer der bedeutendsten Schädlinge an Wildem Tabak, weiß die Duftsignale für sich zu nutzen: Bei der Suche nach einem geeigneten Eiablageplatz ziehen die adulten Schwärmer unbeschädigte Tabakpflanzen solchen vor, die durch Raupen der gleichen Art bereits geschädigt sind (**Abb. F**).

EIABLAGE MIT VORAUSSICHT

Das Meiden geschädigter Pflanzen ist für die Falter von Vorteil: Eine einzige *Manduca*-Raupe muss bis zum Puppenstadium zwei bis drei Tabakpflanzen verzehren. Eine Ablage auf einer Pflanze, die bereits von einer fressenden Raupe besetzt ist, wäre für das neu abgelegte Ei verheerend. Die daraus schlüpfende Larve würde nicht genug Nahrung finden, um zu einem Stadium heranzuwachsen, das den Wechsel auf eine benachbarte Pflanze erlaubt. Dieses Verhalten reduziert also nicht nur den **Feinddruck** auf die Nachkommenschaft, sondern auch die starke **innerartliche Konkurrenz**.

Für die Tabakpflanze ist es in jedem Fall hilfreich. Das Duftsignal dient als doppelte Waffe: Es lockt den Räuber an und schreckt den Schädling von der Eiablage ab und dient damit sowohl der *top-down*- als auch der *bottom-up*-Kontrolle der Schädlingspopulation. Möglicherweise lassen sich aus diesen Erkenntnissen über die Wechselwirkungen zwischen Pflanzen, Pflanzenfressern und ihren Räufern auch neue Ansätze zur Weiterentwicklung des Pflanzenschutzes in der Landwirtschaft ableiten.

Schlagwörter: pflanzlicher Sekundärstoffwechsel, Naturstoffe, direkte/indirekte Abwehr, Fitnessgewinn, innerartliche Konkurrenz, Feinddruck

Lesetipp: Jeffrey B. Harbone, *Ökologische Biochemie*, Spektrum Akademischer Verlag 1995

Link-Tipp: Unterirdische Lockmittel für nützliche Nematoden, <https://www.mpg.de/498535/pressemitteilung200503235>

WWW.MAXWISSEN.DE

– der Link zur Forschung für Schüler und Lehrer

Hier finden Sie Hintergrundinformationen und didaktisches Material zu den jeweils zweimal im Jahr erscheinenden Ausgaben von BIOMAX, GEOMAX und TECHMAX. Weitere Exemplare können Sie kostenlos bestellen unter: www.maxwissen.de/heftbestellung