

Früherkennung von Insektenbefall: Eiablagen mobilisieren die pflanzliche Verteidigung

Monika Hilker

Zusammenfassung

Viele pflanzenfressende (herbivore) Insektenarten legen Eier an den Blättern ihrer Wirtspflanzen ab. Die Pflanzen beginnen nicht erst dann, sich gegen den Befall zu wehren, wenn Larven aus den Eiern schlüpfen, sondern können bereits auf die Eiablagen selbst reagieren. Pflanzen können in Reaktion auf Insekteneier nekrotisches Blattgewebe an der Eiablagestelle bilden, sodass die Eier austrocknen oder vom Blatt fallen. Weiterhin reagieren viele Pflanzen auf Eiablagen mit Veränderungen in ihrem Duftmuster. Die durch Eiablagen induzierten Blattdüfte locken Eiparasitoide (kleine Wespen) an, welche die Eier der herbivoren Insekten abtöten. Insekteneiablagen können Pflanzen auch als »Warnung« vor drohendem Larvalfraß dienen. Falls Abwehrreaktionen gegen die Eier nicht erfolgreich sind und Larven aus den Eiern schlüpfen, können durch Eiablagen gewarnte Pflanzen ihre fraßinduzierte Abwehr gegen schlüpfende Larven verbessern. So wurde gezeigt, dass sich Larven an zuvor eierbelegten Pflanzen schlechter entwickeln und höhere Mortalitätsraten aufweisen als an eifreien Pflanzen. Durch Eiablagen gewarnte Pflanzen zeigen bei Larvalfraß veränderte Transkriptionsraten von Genen, die in die fraßinduzierte Abwehr involviert sind. Die eiablagevermittelte Veränderung im molekularen Regelwerk bedingt Veränderungen im fraßinduzierten pflanzlichen Stoffwechsel, die schließlich zu einer verbesserten Abwehr gegen pflanzenfressende Insekten führen.

Summary

Early detection of insect attack: egg deposition induces defense strategies in plants

Many herbivorous insects use leaves of their hostplants as sites for egg deposition. Plants do not only mobilize defense against insect attack when larvae start feeding, but can already respond to the deposited eggs. Plants defend themselves against insect eggs by formation of necrotic tissue at the site of oviposition; this defense results in desiccation or detachment of the eggs. Furthermore, insect egg deposition can induce a change in the emission of leaf odor which attracts egg parasitoids (tiny wasps) that kill the eggs of the herbivores. Insect eggs may also be taken by the plants as "warning" of impending larval feeding damage. Plants warned by insect eggs can improve their defense against hatching larvae if the eggs have not been detached or killed by egg-induced plant responses. Larvae feeding on previously oviposited plants were shown to perform worse and suffer higher mortality than larvae on egg-free plants. The feeding-induced transcriptome of plants warned by prior egg deposition differs from the one of egg-free plants. These egg-mediated transcriptomic changes in feeding-induced plants result in metabolic changes which contribute to improved defense against feeding insects.

✉ Prof. Dr. Monika Hilker, Freie Universität Berlin, Institut für Biologie, Angewandte Zoologie/Ökologie der Tiere, Haderslebener Straße 9, 12163 Berlin; monika.hilker@fu-berlin.de

Einführung

Die Gründung einer neuen Generation beginnt bei vielen herbivoren Insekten zunächst mit der Paarung, die oft durch Sexualpheromone gesteuert ist (vgl. Ruther 2016), und anschließend mit der Eiablage an den Wirtspflanzen. Wie können Pflanzen schon auf diesen ersten Schritt der Insektenreproduktion reagieren? An Pflanzen abgelegte Eier herbivorer Insekten bedeuten Gefahr, denn aus den Eiern werden Raupen schlüpfen, die die Pflanze schädigen.

Wenn sich eine Pflanze der Eier selbst entledigt, spricht man von einer *direkten Abwehr gegen Eiablagen*. Pflanzen können aber auch räuberische oder an Eiern parasitierende Insekten anlocken, die die Eier abtöten (*indirekte Abwehr gegen Eiablagen*). An Eiern herbivorer Insekten parasitierende Insekten sind oft kleine parasitische Wespen (Parasitoide), die ihre Eier in die Wirtseier der Herbivoren legen. Als dritte Möglichkeit können Pflanzen die *Insekteneier als Warnung vor drohendem Larvalfraß* wahrnehmen und daraufhin die Abwehr gegen den Larvalfraß stärker aktivieren, als sie dies ohne Warnung täten. Auf diese Weise können die Larvalmortalität erhöht und die Abundanz der Larven reduziert werden.

Wie bemerken Pflanzen die Eier herbivorer Insekten?

Wenn herbivore Insekten ihre Eier am Wirtspflanzenblatt ablegen, heften sie die Eier mit einem klebrigen Sekret fest, damit diese nicht vom Blatt herunterfallen. Somit ist das Blatt eher in unmittelbarem Kontakt mit diesem Sekret als mit der äußeren Eihülle. Das Sekret stammt aus exokrinen Drüsen im Genitaltrakt der Weibchen (Reviews: Hilker & Meiners 2006, 2011, Hilker & Fatouros 2015).

Aus diesen Sekreten, aber auch aus Ganzkörperextrakten eierlegender Weibchen wurden Substanzen (Elicitoren) isoliert, die pflanzliche Abwehrreaktionen gegen Insekteneier auslösen. Dazu einige Beispiele (Review: Hilker & Fatouros 2015, und Referenzen darin):

- Das Sekret, das die Eier vom Großen Kohlweißling (*Pieris brassicae*) an Kohlpflanzen festklebt, enthält Benzylcyanid als Elicitor einer pflanzlichen Abwehrreaktion gegen Eier (Abb. 1a). Es wird bei der Paarung von

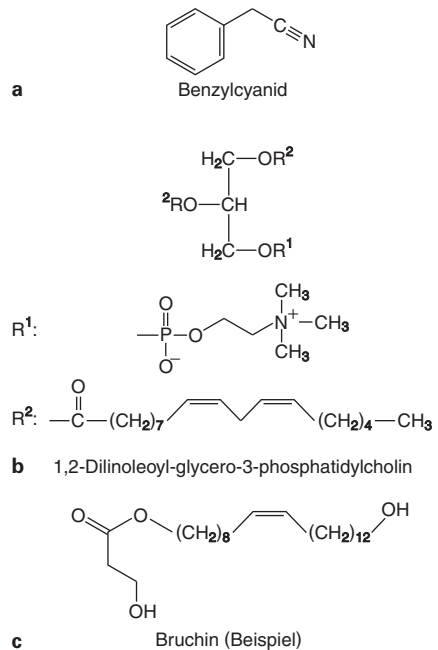


Abb. 1. Strukturformeln einiger eiablageassoziiierter Elicitoren pflanzlicher Abwehrreaktionen: **a**, Benzylcyanid; **b**, 1,2-Dilinoleoyl-glycerol-3-phosphatidylcholin; **c**, Bruchine (Beispiel).

den Männchen auf die Weibchen übertragen, dort im weiblichen akzessorischen Drüsensekreteservoir gespeichert und mit den Eiern abgegeben; wenn Benzylcyanid in den Mengen, wie es in den Weibchen nachgewiesen wurde, auf ein Blatt appliziert wird, löst es in der Pflanze eine Abwehrreaktion gegen die Eier aus. Warum übergeben die Männchen eine Substanz an die Weibchen, die letztlich zur Schädigung ihrer Nachkommen führt? Benzylcyanid wird von den Männchen als Antiaphrodisiakum an die Weibchen abgegeben, damit diese schlecht riechen und sich nicht weiter verpaaren; die Männchen versuchen auf diese Weise, ihre Vaterschaft zu sichern.

- Bei der Gemeinen Kiefernbuschhornblattwespe (*Diprion pini*) findet man im mit den Eiern assoziierten Kleber ein kleines Protein (< ca. 30 kDa), das bei Applikation auf die Kiefernadeln eine Abwehrreaktion gegen die Eier auslöst.
- Beim Reis konnten japanische Kollegen zeigen, dass Eiablagen der Weißrückenzikade (*Sogatella furcifera*) Abwehrreaktionen

auslösen, die die Eier abtöten. Aus Weibchenextrakten wurden Phospholipide identifiziert, z. B. 1,2-Dilinoleoyl-glycero-3-phosphatidylcholin (Abb. 1b), also Substanzen mit amphiphilen Charakter, die die pflanzliche Abwehrreaktion auslösen.

- Amerikanische Kollegen haben beim Erbsensamenkäfer (*Bruchus pisorum*, Gemeiner Erbsenkäfer), der seine Eier auf Erbsenschoten ablegt und damit Abwehrreaktionen auslöst, die so genannten Bruchine aus Weibchenextrakten isolieren können. Es handelt sich dabei um C₂₂- oder C₂₄-Diole, die mit Hydroxypropansäure mono- oder diverestert sind (Abb. 1c) und daher ebenfalls einen gewissen amphiphilen Charakter haben.

Es handelt sich also um ganz verschiedene Verbindungen, die von den Pflanzen wahrgenommen werden können und Abwehrreaktionen gegen Insekteneier auslösen.

Möglichkeiten der induzierten, direkten pflanzlichen Abwehr gegen Insekteneier

Für die direkte Abwehr gegen Insekteneier stehen den Pflanzen verschiedene Möglichkeiten zur Verfügung.

Abschreckung legebereiter Weibchen: Bereits 1994 wurde gezeigt, dass Kohlpflanzen in Reaktion auf erste Eiablagen des Großen Kohlweißlings (*P. brassicae*) anfangen, Eiablage-Hemmstoffe (Deterrentien) zu produzieren, die weitere Eiablagen verhindern (Blaakmeer et al. 1994). Damit wird der Befall zumindest limitiert.

Abtöten der Eier durch Ovizide: Bei der bereits erwähnten Weißrückenzikade (*S. fuscifera*) induzieren Eiablagen am Reispflanzenblatt die Bildung einer oviziden Substanz (Benzylbenzoat), sodass die Eier abgetötet werden (Seino et al. 1996, Suzuki et al. 1996).

»Herunterwerfen« der Eier: Bei den Interaktionen zwischen Blatt und Insekteneiern konnte für verschiedene Taxa gezeigt werden, dass Pflanzen die Eier auch »herunterwerfen« können, indem sie entweder neues Gewebe bilden (sog. Neoplasmen) oder indem sie direkt unter den Eiern nekrotisches Gewebe bilden (z. B. Doss et al. 2000, Desurmont & Weston 2011, Pashalidou et al. 2013). In diesen Fällen kleben die Eier nicht

mehr so fest an der Pflanze oder werden durch das neu gebildete Gewebe von der Pflanze abgelöst und fallen herunter. Die Larven, die dann am Boden schlüpfen, finden kaum zur Pflanze zurück, die Mortalität ist deutlich erhöht.

Die Bildung von nekrotischem Gewebe ist auch in der Reaktion auf Phytopathogenbefall bekannt, wo man von einer hypersensitiven Reaktion spricht (Coll et al. 2011). Die Reaktion, die beim »Herunterwerfen« der Eier abläuft und auf Bildung von nekrotischem Gewebe beruht, weist Ähnlichkeiten zu dieser Reaktion bei Phytopathogenbefall auf.

Möglichkeiten der induzierten, indirekten pflanzlichen Abwehr gegen Insekteneier

Zur indirekten Abwehr kann eine Pflanze in Reaktion auf Insekteneiablagen ihre Blattdüfte verändern. Die Duftproduktion wird sowohl an den Stellen induziert, an denen Eier abgelegt worden sind, als auch systemisch an benachbarten eifreien Pflanzenteilen. Diese veränderten Pflanzendüfte locken Eiparasitoide an, die die Eier abtöten (Review in Hilker & Meiners 2010).

Indirekte Abwehr gegen Insekteneier wird aber nicht nur durch eiablageinduzierte Blattdüfte vermittelt, sondern auch durch eiablageinduzierte Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung der Blattoberfläche. Auch diese Veränderungen können von Eiparasitoiden registriert werden, wodurch ihre Effektivität bei der Suche nach den Wirtseiern herbivorer Insekten gesteigert wird (Blenn et al. 2012).

Indirekte Abwehr von Pflanzen gegen Insekteneier ist kein exotischer Einzelfall, sondern ist mittlerweile für ganz verschiedene Pflanzen bekannt, von Bäumen bis zu einjährigen Kulturpflanzen, für verschiedene herbivore Insektentaxa (Schmetterlinge, Wanzen, Käfer, Hautflügler) und schließlich für verschiedenste angelockte Ei-, Ei-Larval- und Larvalparasitoide (Abb. 2) (Reviews: Hilker & Meiners 2011, Hilker & Fatouros 2015). Für einige Larvalparasitoide wurde gezeigt, dass sie durch die eiablageinduzierten Düfte angelockt werden und dann mit der Parasitierung warten, bis die Wirtslarven aus den Eiern schlüpfen. Dieser reichen biologischen Vielfalt der interagierenden Taxa steht eine ebenso reiche chemische Vielfalt der eiablageinduzierten Blattdüfte gegenüber (Abb. 2).

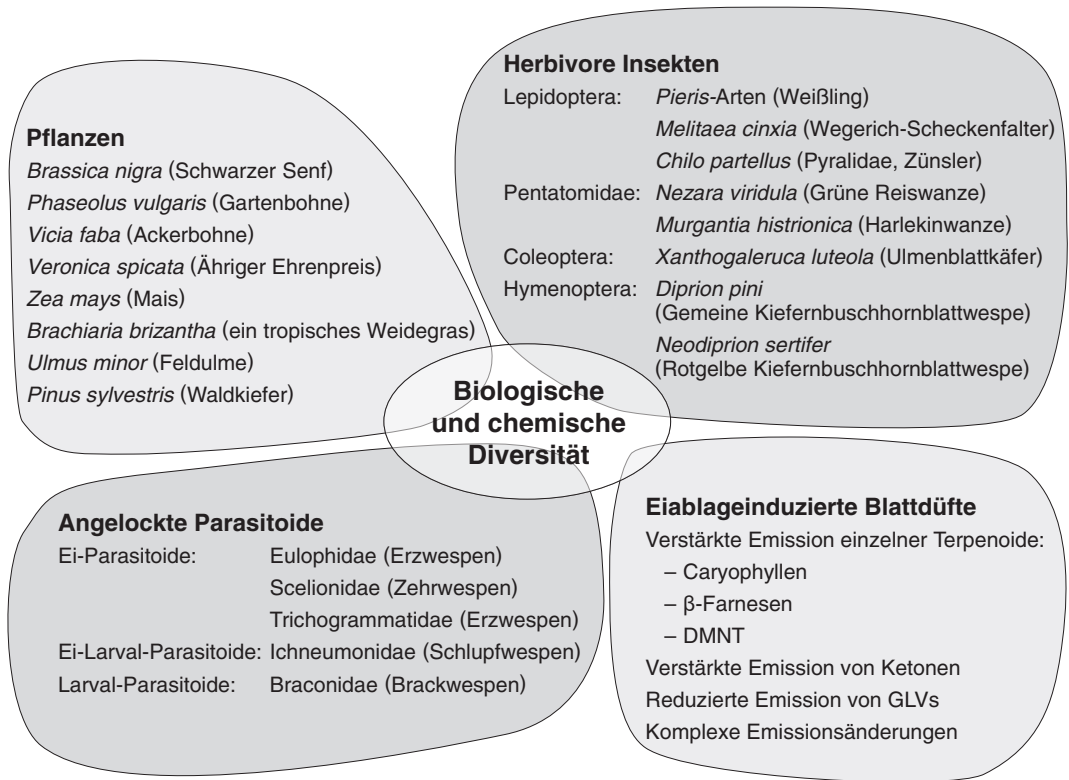


Abb. 2. Induzierte indirekte pflanzliche Abwehr gegen Insekten: Übersicht über bekannte Pflanzentaxa, die durch Eiablagen herbivorer Insekten induzierbar sind und eiablageinduzierte Blattdüfte emittieren, die Parasitoide anlocken. DMNT: (3E)-4,8-Dimethyl-1,3,7-nonatrien, GLV: Green leaf volatiles.

Reaktion von Eiparasitoiden auf eiablageinduzierte pflanzliche Düfte

Seit vielen Jahren untersuchen wir Interaktionen zwischen der Waldkiefer (*Pinus sylvestris*), der Kiefernbuschhornblattwespe (*Diprion pini*) und dem Eiparasitoiden *Closterocerus ruforum* (Hilker et al. 2002, Schroeder et al. 2005, Mumm & Hilker 2006, Koepke et al. 2008, Beyaert et al. 2010, Beyaert & Hilker 2014). Die Weibchen von *D. pini* sitzen zur Eiablage rittlings auf der Kiefernnael (Abb. 3a), ritzen die Nael mit ihrem sklerotisierten Legeapparat an und legen ihre Eier eines nach dem anderen in einer Reihe in die Nadelritze hinein (Abb. 3b). Das Anritzen löst jedoch noch nicht den Duft aus, der die Eiparasitoide anlockt. Dazu ist vielmehr ein von den *D.-pini*-Weibchen bei der Eiablage abgegebenes, klebriges Sekret notwendig, mit dessen Hilfe die Eier in der Kiefernnael befestigt werden. Je mehr Eier letztlich parasitiert werden, desto

weniger gefräßige Blattwespenlarven schlüpfen.

Wie kann ein kleiner, nur millimetergroßer Eiparasitoid in einem Kiefernwald den Duft eierbelegter Nadeln finden? Der eiablageinduzierte Kiefernduft besteht aus vielen Einzelkomponenten und unterscheidet sich vom Duft eifreier Kiefernadeln durch erhöhte Gehalte an (*E*)- β -Farnesen, einem Sesquiterpen (Abb. 4). Im Verhaltensbiotest lockt (*E*)- β -Farnesen den Eiparasitoiden allerdings nicht an. Es sind also mehr Duftkomponenten für die Anlockung nötig. Um herauszufinden, welche der vielen Komponenten im Kiefernduft der Eiparasitoid überhaupt physiologisch wahrnehmen kann, haben wir elektroantennografische (EAG-)Untersuchungen durchgeführt. Der Parasitoid *C. ruforum* zeigt die stärkste EAG-Antwort auf (*E*)- β -Farnesen. Weiterhin reagiert der Parasitoid auf einige andere Verbindungen aus dem Kiefernduft in einer dosisabhängigen Form (Abb. 4). Diese Verbindungen, die alle sowohl von eierbelegten als auch von



Abb. 3. a, Kiefernbuschhornblattwespe (*Diprion pini*) beim Ablegen ihrer Eier auf Kiefernadeln (*Pinus sylvestris*); b, Eier von *D. pini* an einer Kiefernadel; die Eier werden in einer Reihe in die Nadel hineingelegt und abschließend mit einem Sekret bedeckt. – Fotos: Arbeitsgruppe Monika Hilker.

eifreien Kiefern emittiert werden, sind also für *C. ruforum* physiologisch wahrnehmbar.

Die nächste Frage war nun, ob Mischungen der Verbindungen, die physiologisch von *C. ruforum* wahrnehmbar sind, auch im Verhaltensbiotest anlockend wirken. Um dies zu untersuchen, wurden die EAG-aktiven Komponenten in Mengenverhältnissen gemischt, wie sie bei eifreien bzw. in eierbelegten Kiefern vorkommen. Tatsächlich wurde dabei der Eiparasitoid nur von einer Mischung angelockt, die – wie im eiablageinduzierten Kiefernduft – einen erhöhten Gehalt an (*E*)- β -Farnesen aufweist. Damit der erhöhte Gehalt an (*E*)- β -Farnesen aber attraktiv wirkt, muss er zusammen mit mindestens vier anderen Verbindungen wahrgenommen werden, die sowohl von der eifreien als auch der eierbelegten Kiefer gleichermaßen abgegeben werden (Abb. 4).

Die Ergebnisse wurden folgendermaßen interpretiert (Beyaert et al. 2010): Die Mengenverhältnisse der Duftkomponenten spielen für die Anlockung vom Parasitoiden *C. ruforum* zu eierbelegten Kiefern eine Rolle. Das Sesquiterpen (*E*)- β -Farnesen dient dabei als Schlüsselverbindung, während andere im Kiefernhabitat vorkommende Verbindungen

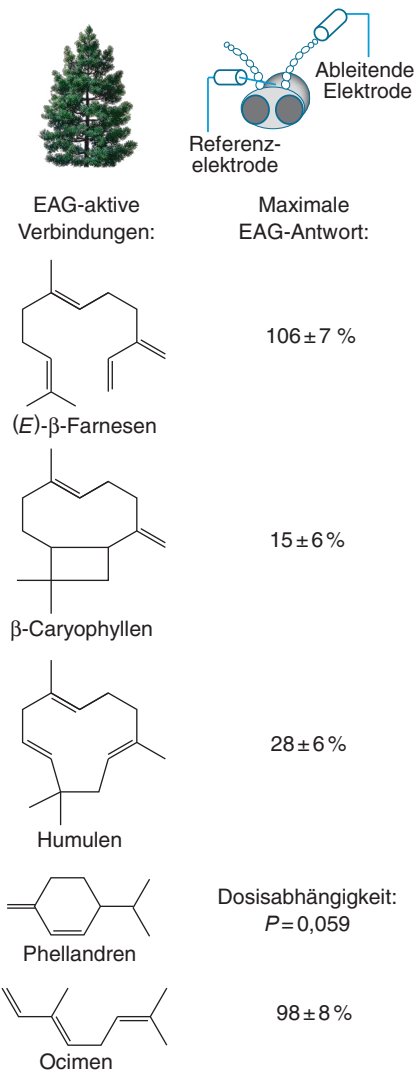


Abb. 4. Strukturformeln von Komponenten im Duft von *Pinus sylvestris* (Waldkiefer) und Reaktion des Eiparasitoiden (*Closterocerus ruforum*) auf diese Verbindungen in elektroantennografischen (EAG-) Analysen. Aufgelistet sind nur die Verbindungen, die eine signifikante bzw. – im Falle von Phellandren – beinahe signifikante Dosis-Antwort-Reaktion hervorrufen und die essenziell für die Anlockung des Parasitoiden zu eierbelegten Kiefern sind.

dungen (mindestens vier davon) als »Referenz« notwendig sind, um eine Verhaltensreaktion beim Parasitoiden auszulösen. In einer Schlüssel-Schlüsselloch-Metapher formt der Kiefernhabitatduft hier mit mindestens vier Verbindungen, die gleichermaßen im Duft eifreier und eierbelgter Kiefern vorkommen, ein Schlüsselloch (Abb. 4: β -Caryophyllen, Humulen, Phellandren, Ocimen). Im Duft eifreier Kiefern ist die Menge der Schlüsselkomponente (E)- β -Farnesen nicht groß genug, sodass die »Schlüsselgröße« insgesamt zu klein für das Schlüsselloch ist und das entsprechende Verhalten nicht ausgelöst wird. In einem Kiefernbestand mit *D. pini*-Eiern formt der Habitatduft dasselbe »Schlüsselloch«. Nun ist aber die Schlüsselkomponente (E)- β -Farnesen groß genug, um das Verhalten auszulösen. Das heißt, nicht nur der eiablageinduzierte Kiefernduft (hier: (E)- β -Farnesen), sondern auch Komponenten im Habitatduft (= Duft von Kiefern ohne Eier) sind entscheidend für die erfolgreiche Wirts(ei)suche.

Eiablagen als Warnsignal vor Larvalfraß: das Phänomen

Wie reagiert eine Pflanze, wenn trotz direkter oder indirekter Abwehr gegen Eiablagen dennoch Larven aus den Eiern schlüpfen? Kann die pflanzliche Wahrnehmung von Eiern auf den Blättern dann als eine Warnung vor drohendem Larvalfraß funktionieren? Sind durch Eiablagen möglicherweise »gewarnte« Pflanzen effektiver in ihrer Abwehr gegen die Larven?

Zur Klärung dieser Fragen haben wir die Entwicklung herbivorer Kiefernbuschhornblattwespen (*D. pini*) verglichen, die als frisch geschlüpfte Larven dort ihren Fraß beginnen, (a) wo sie schlüpfen (d.h. an eierbelegten Kiefern) oder (b) an eifreien Bäumen. Als Ergebnis lässt sich festhalten, dass die Entwicklung der Larven schlechter ist, wenn sie ihren Fraß an Kiefernadeln beginnen, an denen vorher Eier gelegen haben. Bei Larven, die an zuvor eierbelegten Kiefern fressen, ist das Larvalgewicht reduziert und die Larvalmortalität deutlich erhöht im Vergleich zu Larven, die an eifreien Kiefern fressen. Darüber hinaus ist auch die Fekundität der Weibchen reduziert, die sich aus den überlebenden

Eiablagevermittelte pflanzliche Effekte auf ...		
Pflanzen	Herbivore	Literatur
a) ... fressende Herbivore		
Beeinträchtigung der Herbivorenentwicklung		
<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Diprion pini</i> (Gemeine Kiefernbuschhornblattwespe)	Beyaert et al. 2012
<i>Ulmus</i>	<i>Xanthogaleruca luteola</i> (Ulmenblattkäfer)	Austel et al. 2016
Brassicaceae	<i>Pieris brassicae</i> (Großer Kohlweißling)	Pashalidou et al. 2015b
<i>Nicotiana</i>	<i>Spodoptera exigua</i> (Zuckerrübeneule)	Bandoly et al. 2015
Reduktion der larvalen Immunaktivität		
<i>Nicotiana</i>	<i>Manduca sexta</i> (Tabakswürmer)	Bandoly et al. 2016
Erhöhtes Parasitierungsrisiko schlüpfender Larven		
<i>Brassica</i>	<i>Pieris brassicae</i> (Großer Kohlweißling)	Pashalidou et al. 2015a
b) ... Entwicklung fraßgeschädigter Pflanzen		
Mehr Höhenzuwachs		
<i>Brassica nigra</i>	<i>Pieris brassicae</i> (Großer Kohlweißling)	Pashalidou et al. 2015b
Mehr Samen		
<i>Brassica nigra</i>	<i>Pieris brassicae</i> (Großer Kohlweißling)	Pashalidou et al. 2015b
Verringerter Fraßschaden		
<i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>Pieris brassicae</i> (Großer Kohlweißling)	Geiselhardt et al. 2013
<i>Nicotiana attenuata</i>	<i>Spodoptera exigua</i> (Zuckerrübeneule)	Bandoly et al. 2015

Abb. 5. Überblick über Studien, die eiablagevermittelte pflanzliche Effekte auf fressende herbivore Larven (a) und die Entwicklung fraßgeschädigter Pflanzen (b) berücksichtigen.

einer geringen Dosis Robinin (Austel et al. 2016). Damit konnten wir bei der Ulme eine funktionale Verbindung zwischen dem eiablagevermittelten Anstieg fraßinduzierter Gehalte phenolischer Komponenten und der Beeinträchtigung der Herbivorenentwicklung zeigen.

Interessanterweise spielen Phenole nicht nur bei der Ulme und dem Ulmenblattkäfer eine wichtige Rolle, sondern auch bei Interaktionen des Wilden Tabaks (*Nicotiana attenuata*) mit *Spodoptera exigua* (Bandoly et al. 2015). Bei der Entwicklung von *Spodoptera*-Larven wird die phenolische Komponente Caffeoylputrescin (Abb. 6b) an eierbelegten Pflanzen stärker durch Fraß induziert als an eifreien Pflanzen; die Larven von *S. exigua* zeigen eine schlechtere Entwicklung und erhöhte Mortalität an zuvor eierbelegten Pflanzen als an eifreien Pflanzen.

Transkriptomvergleiche von eierbelegten, befallenen Ulmen und eifreien, befallenen Ulmen zeigten, dass die eierbelegten Blätter bei Larvalfraß früher (schneller) eine differenzielle Regulierung zeigen als die eifreien. Die gegenüber unbehandelten Kontrollblättern differenziell regulierten Gene gehören u. a. zu den GO-Termini »Phenylpropanoid metabolic process«, »Regulation of transcription/DNA-templated«, »Plant type hypersensitive response« etc. (unveröffentlichte Daten; Simone Altmann et al., AG Hilker).

Eiablagen als Warnsignal vor Larvalfraß: pflanzliche Fitness

Insekteneiablagen können als ein vorbereitender, prägender und warnender (»priming«) Stimulus für die Pflanze fungieren, während der Larvalfraß anschließend einen Stress darstellt. Ziehen Pflanzen, die Insekteneiablagen als Warnung wahrnehmen und die fraßinduzierte Abwehr gegen Larven effektiver mobilisieren, einen Nutzen (Benefit) aus der Warnung? Oder ist der gewarnte Zustand, ein »Hab-Acht-Modus«, so »teuer« und energieaufwändig, dass die effektivere Larvalabwehr schließlich keinen »Netto-Vorteil« einbringt? Diese Frage haben wir bisher nicht bei der Ulme und dem Ulmenblattkäfer näher untersucht. Wir konnten aber bei Studien zu den Interaktionen zwischen *Arabidopsis thaliana* und dem Kohlweißling *Pieris brassicae* zeigen, dass der Fraßschaden verringert ist, wenn zuvor Eiablagen auf den Blättern waren (Geiselhardt et al. 2013). Für *Brassica nigra* und *P. brassicae*

wurde nachgewiesen, dass mehr Samen produziert werden und der Höhenzuwachs stärker ist, wenn die Pflanzen vor Larvalfraß durch Eiablagen gewarnt worden sind (vgl. Abb. 5b) (Pashalidou et al. 2015b). Pflanzen können also tatsächlich einen Nutzen aus der Warnung durch Insekteneiablagen ziehen.

Danksagung

Herzlichen Dank an alle Mitarbeiterinnen und Mitarbeiter in der Angewandten Zoologie/Ökologie der Tiere an der FU Berlin sowie an alle Kolleginnen und Kollegen, die zu diesen Studien beigetragen bzw. sie unterstützt haben. Hierbei sind insbesondere zu nennen die SFB-973ler sowie Nina Fatouros von der Wageningen Universität in den Niederlanden für die Kooperationen zu den Interaktionen zwischen Brassicaceen und *Pieris*. Die Forschungsarbeiten wurden aus Mitteln der DFG finanziert, die jüngeren Arbeiten vor allem durch den SFB 973 »Priming and Memory of Organismic Responses to Stress« (www.sfb973.de).

Literatur

- Austel, N., E. J. Eilers, T. Meiners & M. Hilker. 2016. Elm leaves "warned" by insect egg deposition reduce survival of hatching larvae by a shift in their quantitative leaf metabolite pattern. – *Plant, Cell & Environment*, 39(2): 366–376.
- Bandoly, M., M. Hilker & A. Steppuhn. 2015. Oviposition by *Spodoptera exigua* on *Nicotiana attenuata* primes induced plant defence against larval herbivory. – *Plant Journal*, 83(4): 661–672.
- 2016. Priming of anti-herbivore defence in *Nicotiana attenuata*. – *Plant, Cell & Environment*, 39(4): 848–859.
- Beyaert, I. & M. Hilker. 2014. Plant odour plumes as mediators of plant-insect interactions. – *Biological Reviews*, 89(1): 68–81.
- Beyaert, I., N. Wäschke, A. Scholz, M. Varama, A. Reinecke & M. Hilker. 2010. Relevance of resource-indicating key volatiles and habitat odour for insect orientation. – *Animal Behaviour*, 79(5): 1077–1086.
- Beyaert, I., D. Köpke, J. Stiller, A. Hammerbacher, K. Yoneya, A. Schmidt, J. Gershenzon & M. Hilker. 2012. Can insect egg deposition "warn" a plant of future feeding damage by herbivorous larvae? – *Proceedings of the Royal Society London B*, 279(1726): 101–108.
- Blaakmeer, A., D. Hagenbeck, T. A. van Beek, A. de Groot, L. M. Schoonhoven & J. J. A. van Loon. 1994. Plant response to eggs vs. host marking pheromone as factors inhibiting oviposition by

- Pieris brassicae*. – Journal of Chemical Ecology, 20 (7): 1657–1665.
- Blenn, B., M. Bandy, A. Küffner, T. Otte, S. Geiselhardt, N. E. Fatouros & M. Hilker. 2012. Insect egg deposition induces indirect defense and epicuticular wax changes in *Arabidopsis thaliana*. – Journal of Chemical Ecology, 38 (7): 882–892.
- Coll, N. S., P. Eppe & J. L. Dangl. 2011. Programmed cell death in the plant immune system. – Cell Death & Differentiation, 18 (8): 1247–1256.
- Desurmont, G. A. & P. A. Weston. 2011. Aggregative oviposition of a phytophagous beetle overcomes egg-crushing plant defences. – Ecological Entomology, 36 (3): 335–343.
- Doss, R. P., J. E. Oliver, W. M. Proebsting, S. W. Potter, S. Kuy, S. L. Clement, R. T. Williamson, J. R. Carney & E. D. DeVilbiss. 2000. Bruchins: Insect-derived plant regulators that stimulate neoplasm formation. – Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 97 (11): 6218–6223.
- Geiselhardt, S., K. Yoneya, B. Blenn, N. Drechsler, J. Gershenzon, R. Kunze & M. Hilker. 2013. Egg laying of cabbage white butterfly (*Pieris brassicae*) on *Arabidopsis thaliana* affects subsequent performance of the larvae. – PLoS ONE, 8 (3): e59661; doi:10.1371/journal.pone.0059661.
- Hilker, M. & N. E. Fatouros. 2015. Plant responses to insect egg deposition. – Annual Review of Entomology, 60: 493–515.
- Hilker, M. & T. Meiners. 2006. Early herbivore alert: insect eggs induce plant defense. – Journal of Chemical Ecology, 32 (7): 1379–1397.
- 2010. How do plants “notice” attack by herbivorous arthropods? – Biological Reviews, 85 (2): 267–280.
- 2011. Plants and insect eggs: how do they affect each other? – Phytochemistry, 72 (13): 1612–1623.
- Hilker, M., C. Kobs, M. Varama & K. Schrank. 2002. Insect egg deposition induces *Pinus sylvestris* to attract egg parasitoids. – Journal of Experimental Biology, 205 (4): 455–461.
- Koepke, D., R. Schroeder, H. M. Fischer, J. Gershenzon, M. Hilker & A. Schmidt. 2008. Does egg deposition by herbivorous pine sawflies affect transcription of sesquiterpene synthases in pine? – Planta, 228 (3): 427–438.
- Mumm, R. & M. Hilker. 2006. Direct and indirect chemical defence of pine against folivorous insects. – Trends in Plant Science, 11 (7): 351–358.
- Pashalidou, F. G., D. Lucas-Barbosa, J. J. A. van Loon, M. Dicke & N. E. Fatouros. 2013. Phenotypic plasticity of plant response to herbivore eggs: effects on resistance to caterpillars and plant development. – Ecology, 94 (3): 702–713.
- Pashalidou, F. G., R. Gols, B. W. Berkhout, B. T. Weldegries, J. J. A. van Loon, M. Dicke & N. E. Fatouros. 2015a. To be in time: egg deposition enhances plant-mediated detection of young caterpillars by parasitoids. – Oecologia, 177 (2): 477–486.
- Pashalidou, F. G., E. Frago, E. Griesse, E. H. Poelman, J. J. A. van Loon, M. Dicke & N. E. Fatouros. 2015b. Early herbivore alert matters: plant-mediated effects of egg deposition on higher trophic levels benefit plant fitness. – Ecology Letters, 18 (9): 927–983.
- Ruther, J. 2016. Chemische Kommunikation bei parasitischen Wespen. – In: Bayer. Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): Die Sprache der Moleküle – Chemische Kommunikation in der Natur. Pfeil, München: 17–26.
- Schroeder, R., M. Forstreuter & M. Hilker. 2005. A plant notices insect egg deposition and changes its rate of photosynthesis. – Plant Physiology, 138 (1): 470–477.
- Seino, Y., Y. Suzuki & K. Sogawa. 1996. An ovicidal substance produced by rice plants in response to oviposition by the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* (Horváth) (Homoptera: Delphacidae). – Applied Entomology and Zoology, 31 (4): 467–473.
- Suzuki, Y., K. Sogawa & Y. Seino. 1996. Ovicidal reaction of rice plants against the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* Horvath (Homoptera: Delphacidae). – Applied Entomology and Zoology, 31 (1): 111–118.

Diskussion

J. Heinze: Wie teuer sind denn die Abwehrmechanismen für die Pflanzen? Einige Pflanzen werden am Ende ja doch gefressen.

M. Hilker: Die Kosten, die vor allem bei der Warnung vor Insektenbefall wichtig sind, müssen wir uns tatsächlich noch näher ansehen. Was wir bisher wissen, ist, dass es bei den von mir am Ende vorgestellten Systemen letztlich einen Benefit für die Pflanzen gibt.

T. Schmitt: Wie kommen die Herbivoreneier mit der pflanzlichen Abwehr zurecht? Gibt es Gegenstrategien oder Hinweise auf Resistenzen bei den eierlegenden Insekten auf die pflanzliche Abwehr, also eine Art »Wettrüsten« (arms race) zwischen Pflanzen und Herbivoren?

M. Hilker: Die Herbivoren haben vielfältige Strategien entwickelt, um die pflanzliche Abwehrreaktionen zu umgehen. Was die Anpassungen von Insekten an die Abwehrstrategien der Pflanzen gegen Insekteneier betrifft: Da haben wir erst begonnen, dies näher zu untersuchen.

C. Müller: Ist bekannt, ob die Männchen das Benzylcyanid, das sie bei der Paarung an die Weibchen übergeben, selber synthetisieren, oder ob sie es aus ihrer Wirtspflanze erhalten?

M. Hilker: Benzylcyanid wird von den *Pieris*-Männchen als Antiaphrodisiakum selber hergestellt. Es wird über die akzessorischen Drüsen an die Weibchen weitergegeben und kann erstaunlicherweise in deren akzessorischen Drüsen nachgewiesen werden. Die Männchen synthetisieren Benzylcyanid aus der Aminosäure Phenylalanin.

J. Ruther: Gibt es neue Erkenntnisse, was die Chemie des Elicitors im Oviduktsekret von *Diprion pini* angeht?

M. Hilker: Der Elicitor ist ein kleines Protein. Wir haben inzwischen eine Sequenz und sind dabei, diese zu verifizieren. Das Schwierige war bei *Diprion pini*, dass es sich um kleinste Mengen Protein handelt und dass das Protein so isoliert werden muss, dass es weiterhin aktiv ist. Das ist jetzt gelungen, aber das »proof of principle« steht noch aus.

E. Kothe: Die Analogien zwischen der Abwehr phytopathogener Pilze und der Abwehr von Insekten sind eine spannende Frage, auch von der Seite der Pflanze aus. Am »schlauesten« für die Pflanze wäre ja eine Erkennung von *N*-Acetylglucosamin. Das würde im Zweifelsfall sogar noch Bakterien in die Abwehr einbeziehen.

M. Hilker: Wir wissen durch verschiedene Analysen, dass die pflanzliche Reaktion auf Eiablagen sehr komplex ist.

T. Gschlößl: Ist es richtig, dass unter klimabedingtem Trockenstress oder Staunässe stehende Pflanzen, insbesondere Bäume, über ein vergleichbares Abwehrpotenzial verfügen wie gesunde Pflanzen?

M. Hilker: Wir haben eine ganze Reihe von Hinweisen darauf, dass Pflanzen, die einen gewissen Stress erfahren haben (es kommt dabei natürlich immer auf die »Dosis« an), dadurch vorgewarnt sind und dann nachher besser auf einen nachfolgenden Stress reagieren können, da sozusagen schon eine Art Stand-by-Modus eingeschaltet worden ist. Aber bei großem, intensivem Stress werden natürlich oft die Reserven erschöpft.