

Welche Form der Diversität bestimmt die Dienstleistungen im Ökosystem: die Vielfalt von Funktionen oder die Arten-Vielfalt?

Does functional or species diversity account for the ecosystem services that biodiversity provides?

Meldau, Stefan; Schuman, Meredith C.; Backmann, Pia; Alhammoud, Nour; Kallenbach, Mario; Kellmann, Jan-W.; Baldwin, Ian T.

Max-Planck-Institut für chemische Ökologie, Jena

Korrespondierender Autor/in

E-Mail: baldwin@ice.mpg.de

Zusammenfassung

Um zukünftig zehn Milliarden Menschen zu ernähren, werden Gebiete hoher Biodiversität durch landwirtschaftliche Monokulturen verdrängt. Biodiversität aber ist mit der natürlichen Produktivität und Stabilität von Ökosystemen verknüpft. Bisher konzentrierte sich die Forschung zur Biodiversität nur auf die taxonomische Vielfalt, ohne dabei den Beitrag der Vielfalt von Funktionen zu quantifizieren. Eine neue Projektgruppe am MPI für chemische Ökologie untersucht nun die Rolle funktioneller Diversität mithilfe von über 300 funktionell unterschiedlichen, genetisch fast identischen Pflanzen.

Summary

To sustain 10 billion humans, we must imbue intensive agricultural monocultures with the ecosystem services once afforded by our planet's biodiverse terrestrial habitats. Biodiversity is linked to ecosystem productivity and stability, and functional diversity may be the cause. Yet past research on biodiversity has confounded this analysis with profuse traits distinguishing species, regardless of their function. The new project group will investigate functional diversity's role by amortizing over 300 isogenic, but functionally distinct, *Nicotiana attenuata* lines created at the institute.

Ökosystemleistungen in einer Welt mit 10 Milliarden Einwohnern

Wenn man größere Katastrophen ausschließt, wird die Weltbevölkerung gegen Ende dieses Jahrhunderts ihren Gipfel von zehn Milliarden Menschen erreichen. Ohne fundamentale Veränderungen in der Landwirtschaft wird der Großteil der Fläche unseres Planeten für intensive, industrielle Landwirtschaft und Monokulturen benötigt werden [1]. Ist dies der Fall, so sind die Auswirkungen auf die Biodiversität des Planeten insgesamt und auf die vielen dank der Vielfalt verknüpften Leistungen von Ökosystemen katastrophal.

Neueste, groß angelegte Experimente haben eine positive Korrelation zwischen der Anzahl von verschiedenen Pflanzen- und Schädlingsarten und der Gesamtproduktivität eines gegebenen Ökosystems festgestellt. Es

wird vermutet, dass die Ursache dieses positiven Zusammenhangs eher in der Vielfalt von Funktionen, die einzelne Organismen – Bakterien und Pilze bis hin zu krautigen Pflanzen und Bäumen – in Hülle und Fülle mit sich bringen, als nur in der taxonomischen Diversität an sich liegt [2]. Bislang wurde nur selten versucht, den Einfluss der funktionellen Diversität, zu der jede einzelne Spezies mehr oder weniger vielfältig beiträgt, getrennt von dem der taxonomischen Vielfalt zu betrachten. Wissenschaftler versuchten, funktionelle Unterschiede mit Hilfe verschiedener Spezies oder Genotypen analytisch zu trennen, anstatt isogene Pflanzenlinien zu untersuchen, die sich nur in einzelnen Eigenschaften unterscheiden.

Genau dies ist der Fokus der neu gegründeten Biodiversitäts-Projektgruppe in der Abteilung Molekulare Ökologie am Institut in Jena, die eingebettet ist in das Deutsche Zentrum für integrative Biodiversitätsforschung Halle-Jena-Leipzig (iDiv). Die Frage nach dem Einfluss funktioneller Biodiversität auf die Gesamtproduktivität eines Ökosystems ist von elementarer Bedeutung, denn sollten funktionelle Unterschiede einen positiven Einfluss auf Biosystemdienstleistungen haben, so könnten auch landwirtschaftliche Monokulturen ihren Teil zur Gesamtproduktivität beitragen – sofern diese funktionell divers angelegt werden [3]. Derartige Erkenntnisse könnten helfen, die bereits absehbaren Folgen der Biodiversitäts-Krise einzudämmen.

Experimenteller Ansatz

Die iDiv-Projektgruppe nutzt die bereits gut charakterisierte Modellpflanze *Nicotiana attenuata*, um die genetischen und molekularen Ausprägungen zu identifizieren, die für funktionelle Vielfalt in ökologischen Systemen verantwortlich sein könnten. Alle Erkenntnisse, die über zwei Jahrzehnte durch Freilandexperimente mit natürlich vorkommenden Schädlingen und Bestäubern von *N. attenuata* sowie mit assoziierten Pilzen und Bakterien gewonnen wurden, bilden die Grundlage, um ökologische Gemeinschaften nun auch in experimentellen Mesokosmen, die kürzlich in Jena konstruiert und aufgebaut wurden, nachzustellen. Ein Mesokosmos ist als ein in sich abgeschlossenes, übersichtliches System zu verstehen, in dem Mikro- und Makroorganismen kontrolliert kultiviert und analysiert werden können (**Abb. 1**).



Abb 1: Experimenteller Mesokosmos im Gewächshaus des Instituts. Die Anlage besteht aus zwölf Zylindern, die jeweils für Populationen von bis zu fünf Pflanzen geeignet sind. Jeder Zylinder enthält eine 1 Meter tiefe Erdmischung, die dem Erdprofil im natürlichen Lebensraum der Tabakpflanzen entspricht. Die Zylinder werden automatisch bewässert. Der überirdische Teil des Mesokosmos ist mit einem Stahlnetz umschlossen, damit Licht und Gase ausgetauscht werden und sich die Insekten innerhalb des Systems frei bewegen können.

© Max-Planck-Institut chemische Ökologie/D. Kessler, Alhammoud

Das Genom von *N. attenuata* wurde vor kurzem vollständig entschlüsselt und eine Vielzahl von molekularen Methoden ist in den letzten Jahren am Institut entwickelt worden, um zum Beispiel isogene – also von genetisch identischen Vorläuferpflanzen stammend –, aber funktionell unterschiedliche Pflanzen zu erzeugen. Eine grundsätzliche Frage will die Projektgruppe beantworten: Welche Rolle spielt die intraspezifische Diversität bei der Aufrechterhaltung der Diversität von Mikroben und Herbivoren in terrestrischen Ökosystemen? Hierbei profitiert die Projektgruppe von der nun schon 20-jährigen Forschung mit *Nicotiana attenuata* als Modellpflanze. Als Ergebnis dieser Forschung steht nun ein Portfolio von über 300 genetisch veränderten Pflanzen zur Verfügung, die sich vor allem in ihren chemischen Profilen stark unterscheiden. Daraus erhielten die Wissenschaftler Kenntnisse über den Einfluss pflanzlicher funktioneller (chemischer) Diversität auf über- und unterirdische Gemeinschaften von Schädlingen und Mikroben.

Wurzel-Gemeinschaften. Experimente mit transformierten *N. attenuata*-Pflanzen und Bakterien- und Pilzstämmen haben gezeigt, dass pflanzliche Ethylen-Signale (ET-Signale) die Interaktionen von Mikroben in der Rhizosphäre beeinflussen können. Pflanzen, deren ET-Biosynthese oder ET-Signalkaskade ausgeschaltet ist, büßen mehr Biomasse und Fitness durch Infektionen des arbuskulären Mykorrhizapilzes *Glomus intraradices* ein [4]. Hingegen wirkt beispielsweise der ansonsten wachstumsfördernde Pilz *Sebacina vermifera* bei diesen Pflanzen nicht wachstumsfördernd [5]. Ein stabiles Gleichgewicht der ET-Produktion ist auch bei der Strukturierung der Bakteriengemeinschaft in den Wurzeln des wilden Tabaks von Bedeutung. Pflanzen, die ET nicht wahrnehmen können, zeigen ein verringertes Wachstum. Dies wiederum kann durch die Interaktion mit einem natürlichen bakteriellen Endophyten verhindert werden, was zeigt, dass mikrobielle Gemeinschaften des Bodens die Pflanzenproduktivität von ansonsten pathogenen Genotypen beeinflussen können [6]. Um den Einfluss der endogenen, mikrobiellen Gemeinschaften auf das Pflanzenwachstum zu bestimmen, werden antimikrobielle Pflanzen erzeugt, die veränderte endophytische Gemeinschaften bei gleichen Phytohormon-

Signalkaskaden aufweisen.

Interaktion mit Pathogenen. Studien der Wechselwirkung von *N. attenuata* und dem pflanzenpathogenen Bakterium *Pseudomonas syringae* identifizierten neue wichtige Signalwege für die Verteidigung der Pflanze gegen Pathogene. Pflanzen, deren MPK4-Gen (*mitogen-activated protein kinase 4*) ausgeschaltet war, zeigten eine verminderte Resistenz gegen das Bakterium, während Pflanzen, deren CDPKs (*calcium-dependent protein kinases*) ausgeschaltet waren, eine erhöhte Resistenz gegen eine Infektion aufwiesen. Außerdem zeigte sich, dass das PR13-Gen (*pathogenesis related protein gene 13 / thionin*) die Resistenz gegen *Pseudomonas spp.* sowohl im Feld als auch im Gewächshaus erhöht [7].

Resistenz gegen Herbivore. Über die Wahrnehmung einer Attacke durch Fraßfeinde bis hin zu den ökologischen Konsequenzen der Vielfalt schädlingsbekämpfender Substanzen, die als Folge einer Attacke gebildet werden, wurden in den letzten 15 Jahren aus der Abteilung Molekulare Ökologie des Instituts mehr als 170 Artikel veröffentlicht. Es existiert eine Vielzahl genetisch veränderter Pflanzen, die generiert wurden, um einzelne Verteidigungsschritte der Pflanzen gezielt zu beeinflussen. Dazu gehören frühe Vermittler von Signalen (15 Publikationen), Pflanzenhormonreaktionen (28), Transkriptionsfaktoren (7), *small RNAs* (5), direkte und indirekte Verteidigungsstoffe (21 bzw. 13 Publikationen) und Pflanzenwachstumsregulatoren (7). Viele dieser Genotypen wurden erfolgreich benutzt, um die ökologische Relevanz einzelner Verteidigungssubstanzen bei der Interaktion von *N. attenuata* und dessen Schädlingen unter Freilandbedingungen zu untersuchen.

Anlockung von Bestäubern. *N. attenuata* ist selbstbestäubend, kreuzt sich aber, wenn möglich, auch aus. Auskreuzung trägt zur Vergrößerung der intraspezifischen Biodiversität bei und strukturiert so natürliche Pflanzenpopulationen. Verschiedene Charakteristika wie zum Beispiel Blütenduftstoffe, Nektarzusammensetzung und Blütezeitpunkt wurden genetisch manipuliert, um ihre Rolle bei der Anlockung von Bestäubern und den daraus resultierenden Auskreuzungsraten der Pflanzen zu studieren [8].

Intraspezifische Konkurrenz. *N. attenuata* ist eine einjährige Pflanze, die nach Bränden als Pionierpflanze in monokulturartigen Populationen wächst (**Abb. 2**). Da nach einem Brand der Boden sehr stickstoffhaltig ist, die Keimung der Tabakpflanzen synchron verläuft und die intraspezifische Konkurrenz somit sehr stark ist, lässt sich die natürliche Umgebung des wilden Tabaks sehr gut mit landwirtschaftlichen Flächen industrieller Monokulturen vergleichen. In einer solchen kurzzeitig nährstoffreichen Umgebung werden Pflanzen hauptsächlich aufgrund ihrer Konkurrenzfähigkeit, das heißt ihrer Fähigkeit, Nährstoffe aufzunehmen und diese effektiv für sich zu nutzen, selektiert. Dabei befindet sich die Pflanze im Konflikt: Sie kann zwar durch schnelleres Wachstum ihre Nachbarn übertrumpfen, als Konsequenz aber nur eine schwächere Verteidigung gegen Schädlinge und Pathogene aufbauen. Dieser antiproportionale Zusammenhang wurde nachgewiesen durch transgene Pflanzen, deren Signalkomponenten und hormonelle Reaktionen beziehungsweise deren Synthese von Verteidigungsstoffen ausgeschaltet worden waren.



Abb. 2: Population von Tabakpflanzen der Art *Nicotiana attenuata* in Utah, USA. Einer Monokultur sehr ähnlich, wächst diese einjährige Pflanze nach Bränden als Pionierpflanze in großen Populationen.

© Max-Planck-Institut chemische Ökologie/D. Kessler

Circadiane Synchronisation. Timing ist alles in der Ökologie. Die meisten lebenden Organismen haben endogene tagesrhythmische Uhren, die es erlauben, ihren Lebenszyklus an externe Gegebenheiten anzupassen. Die Uhr der Pflanzen erlaubt die Voraussage von Sonnenauf- und -untergang sowie jahreszeitliche Veränderungen der Tageslänge und Temperatur, die es ermöglichen, photosynthetische und Wachstumsprozesse zu maximieren. Außerdem wird vermutet, dass viele täglich in der Natur beobachtete Interaktionen zwischen Pflanzen und Insekten beziehungsweise Mikroben durch die innere Uhr gesteuert werden.

Jedoch hat die Wissenschaft gerade erst begonnen, die Mechanismen, die der zeitlichen Steuerung biotischer Interaktionen zugrunde liegen, sowie die resultierenden Konsequenzen für die Pflanzenfitness und die Zusammensetzung der Artengemeinschaft, zu untersuchen. Verschiedene, unter Jetlag leidende Pflanzen mit verkürzten oder verlängerten internen Rhythmen wurden generiert, um die Konsequenzen einer solchen Arrhythmie in der Natur zu verstehen (www.ice.mpg.de/ext/clockwork_green.html).

Wechselwirkungen zwischen Pflanzen und Fraßfeinden: Funktionelle Diversität der molekularen Signalwege beeinflusst die Artengemeinschaft der Herbivoren

Die Tabakschwärmerraupe (*Manduca sexta*) und die Blattwanze (*Tupiocoris notatus*) sind zwei Insektenarten, die sich auf die Tabakpflanze spezialisiert haben. Der Befall mit Tabakschwärmerraupen ist für die Pflanze besonders schädlich, denn eine einzelne Raupe verzehrt bis zum Puppenstadium zwei bis drei Tabakpflanzen, während die Blattwanze sich vorrangig vom Zellsaft der Blätter ernährt. Saugt die Wanze an einer Tabakpflanze, löst sie eine Verteidigungsreaktion im Pflanzengewebe aus, die die Blätter nachfolgend auch für Tabakschwärmerraupen unattraktiver und ungenießbarer macht. Zwergzikaden (*Empoasca sp.*) wiederum können nur schlecht mit den Verteidigungssubstanzen der Tabakpflanze umgehen. Daher haben diese Insekten die Fähigkeit entwickelt, die Verteidigungskapazität einer Pflanze anhand der Konzentration des Pflanzenstresshormons Jasmonsäure (JA) zu erkennen. Nur diejenigen Pflanzen werden angegriffen, die in ihrer JA-Biosynthese eingeschränkt sind und sich somit auch weniger gut verteidigen können [9]. Blattwanzen meiden Pflanzen, die von Zwergzikaden befallen sind. Da Blattwanzen jedoch wiederum die Anfälligkeit

gegenüber Tabakswärmerraupe reduzieren, ergeben sich komplexe Interaktionsmuster allein schon zwischen diesen drei Insektenarten und der Pflanzenpopulation, innerhalb derer sich die einzelnen Pflanzen nach ihren jeweiligen JA-Konzentrationen unterscheiden (**Abb. 3**).

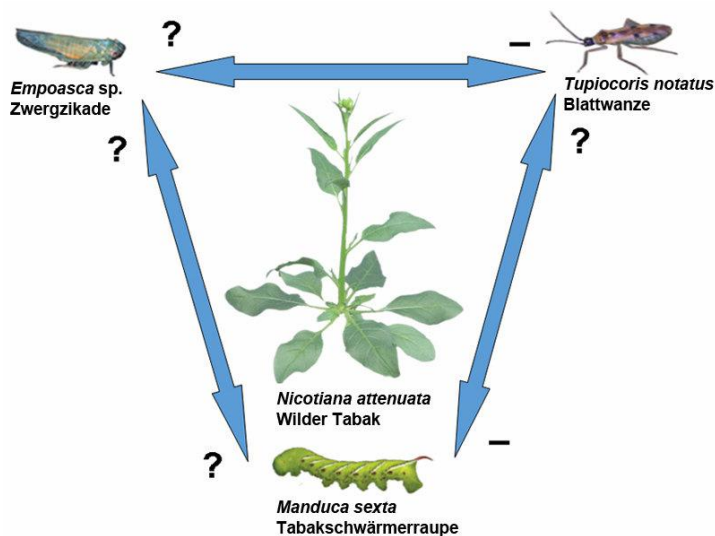


Abb. 3: *Nicotiana attenuata* als Plattform für interagierende Insekten. Zwergzikaden, Blattwanzen und der Tabakswärmer sind drei Insektenarten, die in natura an der wilden Tabakpflanze fressen. Jede dieser Arten löst unterschiedliche Immunreaktionen in der Pflanze aus. Diese Reaktionen verändern die Resistenz der Pflanze gegenüber anderen Insekten. Ein Befall mit Zwergzikaden kann zum Beispiel die Resistenz gegenüber Blattwanzen erhöhen (-). Blattwanzen wiederum haben einen negativen Einfluss auf das Wachstum von Tabakswärmerraupe. Ein direkter Einfluss von Zwergzikaden auf Tabakswärmerraupe ist noch unbekannt.

© Max-Planck-Institut für chemische Ökologie/Alhammoud, A. Kessler, D. Kessler, Meldau

Computersimulationen als Instrument ökologischer Forschung

Die Fähigkeit, Jasmonsäure zu produzieren, beeinflusst jedoch nicht nur die Resistenz einzelner Pflanzen in einer Population, sondern auch deren benachbarte Pflanzen und andere Spezies. Berücksichtigt man zusätzlich noch räumlich-zeitliche Veränderungen von Schädlingsaktivität, Verteilung, Aufkommen und Dichte der Schädlinge und außerdem die funktionellen Unterschiede der Pflanzen innerhalb einer Population, dann sind präzise Vorhersagen kaum noch möglich. Computersimulationen können hier durch eine Art von „ökologischer Modellierung“ eine Brücke zwischen Experiment und Realität schlagen.

In Zusammenarbeit mit dem Deutschen Zentrum für integrative Biodiversitätsforschung wird ein individuenbasierter Ansatz (*Individual Based Model*, IBM) genutzt, um die Auswirkung funktioneller Vielfalt auf die Interaktionen von Pflanzenpopulationen mit verschiedenen Insekten zu verstehen. Die Wechselwirkungen zwischen den Pflanzen werden in dem Modell durch einen Zone-of-influence-Ansatz (ZOI) dargestellt. Die *zone-of-influence* einer Pflanze ist ein kreisförmiger Bereich, innerhalb dessen eine Pflanze Ressourcen, wie zum Beispiel Nährstoffe oder Wasser, aufnimmt oder auch chemische Signale aussendet. Überlappen die ZOIs zweier oder mehrerer Pflanzen, so wird dort um die jeweiligen Ressourcen konkurriert. Sowohl Pflanzen als auch ihre Insekten werden als autonome Individuen modelliert.

Integration verschiedener Ansätze

Die Integration von Freilandversuchen, Laboranalysen, Mesokosmos-Experimenten und mathematischer Modellierung wird es ermöglichen, neue Erkenntnisse über den Einfluss der Diversität auf die Produktivität von Pflanzengemeinschaften zu gewinnen (**Abb. 4**). Theorien, die sich aus dieser Grundlagenforschung ergeben, könnten auch in den Agrarsektor übertragen und dort beispielsweise zur Erweiterung von integrierten Pflanzenschutzkonzepten angewendet werden.

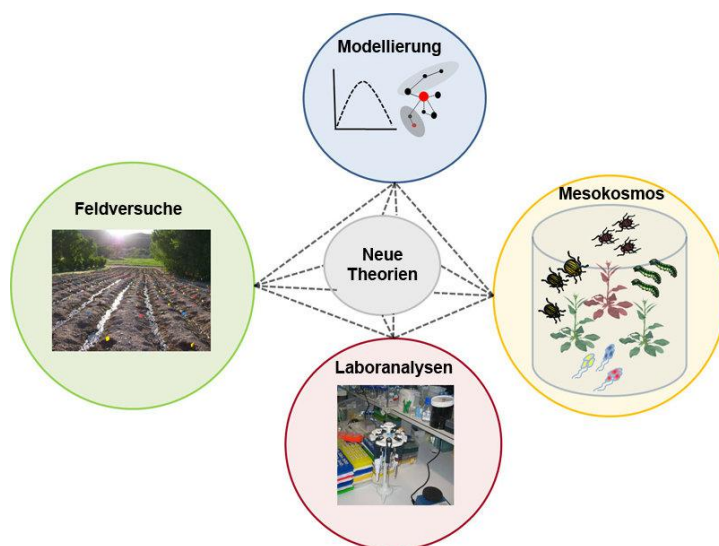


Abb. 4: Die Kombination von Freilandversuchen, Laboranalysen, Mesokosmos-Experimenten und Computersimulationen ermöglicht es, neue Erkenntnisse über den Einfluss der Diversität auf die Produktivität von Pflanzengemeinschaften zu gewinnen.

© Max-Planck-Institut für chemische Ökologie/Meldau, Baldwin

Ausblick

Die Weltbevölkerung wird gegen Ende dieses Jahrhunderts ihren Gipfel von zehn Milliarden erreichen und große Flächen des Planeten werden dann von landwirtschaftlichen Monokulturen bedeckt sein. Wenn es uns gelingt, auch die landwirtschaftlich genutzten Flächen funktionell divers anzulegen, dann könnten auch diese einen positiven – oder zumindest weniger negativen – Beitrag auf Biosystemdienstleistungen haben. Die bereits absehbaren Folgen der Biodiversitäts-Krise könnten so eingedämmt werden.

Literaturhinweise

[1] Tilman, D.; Cassman, K. G.; Matson, P.; Naylor, R.; Polasky, S.

Agricultural sustainability and intensive production practices

Nature 418, 671–677 (2002)

[2] **Violle, C.; Enquist, B. J.; McGill, B. J.; Jiang, L.; Albert, C. H.; Hulshof, C.; Jung, V.; Messier, J.**

The return of the variance: intraspecific variability in community ecology

Trends in Ecology & Evolution 27, 244–252 (2012)

[3] **Kiær, L. P.; Skovgaard, I. M.; Østergård, H.**

Grain yield increase in cereal variety mixtures: a meta-analysis of field trials

Field Crops Research 114, 361–373 (2009)

[4] **Riedel, T.; Groten, K.; Baldwin, I. T.**

Symbiosis between *Nicotiana attenuata* and *Glomus intraradices*: ethylene plays a role, jasmonic acid does not

Plant Cell and Environment 31, 1203–1213 (2008)

[5] **Barazani, O.; von Dahl, C. C.; Baldwin, I. T.**

***Sebacina vermifera* promotes the growth and fitness of *Nicotiana attenuata* by inhibiting ethylene signaling**

Plant Physiology 144, 1223–1232 (2007)

[6] **Hoang, L.; Sonntag, D.; Schmidt, D.; Baldwin, I. T.**

The structure of the culturable root bacterial endophyte community of *Nicotiana attenuata* is organized by soil composition and host plant ethylene production and perception

New Phytologist 185, 554–567 (2010)

[7] **Rayapuram, C.; Wu, J.; Baldwin, I. T.**

PR-13/thionin but not PR-1 mediates bacterial resistance in *Nicotiana attenuata* in nature, and neither influences herbivore resistance

Molecular Plant-Microbe Interactions 21, 988–1000 (2008)

[8] **Kessler, D.; Gase, K.; Baldwin, I. T.**

Field experiments with transformed plants reveal the sense of floral scents

Science 321, 1200–1202 (2008)

[9] **Kallenbach, M.; Bonaventure, G.; Gilardoni, P.; Wissgott, A.; Baldwin, I. T.**

***Empoasca* leafhoppers attack wild tobacco plants in a jasmonate-dependent manner and identify jasmonate mutants in natural populations**

Proceedings of the National Academy of Sciences USA 109, E1548–E1557 (2012)