

Bedeutung phenolischer Naturstoffe als Resistenzfaktoren in Pflanzen

- Zusammenfassender Rückblick auf ein internationales Symposium

Martin Geibel

Lehrstuhl für Obstbau, Technische Universität München, 85350 Freising-Weihenstephan

Vorwort

In Zusammenarbeit mit der ISHS (International Society for Horticultural Science) veranstaltete der Lehrstuhl für Obstbau der TU München-Weihenstephan vom 13. bis 17. September 1993 das internationale wissenschaftliche Symposium: "Natural Phenols in Plant Resistance". Ca. 200 Wissenschaftler kamen aus über 20 Ländern in Weihenstephan zusammen, um den aktuellen Wissensstand über die Bedeutung der pflanzlichen Phenole hinsichtlich der Resistenz gegenüber biotischen und abiotischen Stressoren in 60 Vorträgen und 80 Postern zusammenzutragen und interdisziplinär zu diskutieren. Von den anwendungsbezogenen Forschergruppen aus den Bereichen Gartenbau-, Agrar- und Forstwissenschaften sowie Phytopathologie, angewandter Zoologie und Entomologie, Agrarökologie, Pharmazeutischer Biologie und Lebensmitteltechnologie spannte sich ein weiter Bogen zu Grundlagenwissenschaftlern aus den Fachgebieten Botanik, Pflanzenphysiologie, Genetik und Gentechnologie bis hin zur Biochemie. So war auch das Ergebnis zahlreicher Diskussionen, daß sich grundlegende und angewandte Wissenschaften ergänzen müssen und angewandte Forschung ohne solide Basiswissenschaft nicht möglich ist. Es soll nun der Versuch unternommen werden, in einem zusammenfassenden Rückblick verschiedene Aspekte der Tagung vorzustellen und zu diskutieren. Als Publikation aller Tagungsbeiträge wird 1994 eine *Acta Horticulturae* erscheinen.

1. Vom Abfallprodukt zum Resistenzfaktor

Bis vor einigen Jahren galten die pflanzlichen Phenole für die meisten Wissenschaftler noch als Abfallprodukte des Stoffwechsels, die in der Zellvakuole entgiftet und abgelagert werden. Im Gegensatz zum Primärstoffwechsel der Proteine, Kohlenhydrate und Fette zählt man auch heute noch die anderen Stoffwechselwege in der Pflanze zum sogenannten "Sekundärstoffwechsel". Mit Fortschreiten der physiologischen Erkenntnisse wurde immer deutlicher, daß Phenole eine Reihe von physiologischen Effekten in der Pflanze verursachen und auch in Wechselbeziehungen zu Mikroorganismen und Insekten treten.

2. Biosynthese und strukturelle Vielfalt

An der Biosynthese pflanzlicher Phenole sind drei verschiedene Stoffwechselwege beteiligt: Der Shikimat-Weg, der Acetat-Malonat-Weg und der Acetat-Mevalonat-Weg. Diese Wege müssen zum Teil gemeinsam aktiv werden, um bestimmte Phenole zu synthetisieren. Durch die unzähligen Möglichkeiten, phenolische OH-Gruppen durch andere Substituenten zu ersetzen oder auch phenolische Grundkörper zu polymerisieren, entsteht eine Vielzahl von unterschiedlichen Verbindungen (einfache Phenole, Phenylpropane,

Stilbene, monomere oxidierte und reduzierte Flavonoide, oligomere Flavonoide, Polyphenole und Lignin). Abhängig von der Struktur wirken diese Substanzen oft in sehr unterschiedlicher Weise. Solch ein komplexes System hat im Fall einer Verteidigungsreaktion zwar einerseits unzählige Möglichkeiten einzugreifen, andererseits ist aber ein steuernder Eingriff in solch ein System auch nicht unproblematisch. Wenn daher erst einmal der Biosyntheseweg einer Substanz oder Stoffklasse aufgeklärt ist, gilt es, die Möglichkeiten offenzulegen, wie in den Stoffwechsel fördernd oder hemmend eingegriffen werden kann. Diese Fragen der Induktionsmöglichkeiten waren daher ein breites Feld der Diskussion auf der Tagung.

3. Induktion der Biosynthese

Einige Beobachtungen weisen darauf hin, daß in Abhängigkeit vom agierenden Stressor, wie z.B. UV-Licht, Ozon und pilzliche Elicitoren, unterschiedliche Resistenzreaktionen und Stoffwechselwege ausgelöst werden. Modifiziert werden kann die Antwort einer Pflanze auf biotische und abiotische Streßfaktoren durch ihr Alter und ihre Entwicklungsstufe. Ein Beispiel: Das Koffein einer relativ jungen Kaffeepflanze dient ihrer chemischen Verteidigung während sie in einer späteren Entwicklungsphase auf die mechanische Barriere des Lignins setzt.

Auch ökologische Faktoren, wie Licht, Temperatur und Ernährung, beeinflussen die Resistenz der Pflanze. Insbesondere hemmt eine übermäßige Versorgung mit Stickstoff ihre Phenolsynthese. Neben einer kompletten Neusynthese von Phenolen im Falle einer Pathogenattacke wurde auch auf die Möglichkeit der Freisetzung aromatischer Aminosäuren aus Proteinen hingewiesen. Demnach können Phenole auch aus Abbauprodukten von Eiweißmolekülen synthetisiert werden. In jedem Fall sind jedoch mehr oder weniger spezifische Enzyme beteiligt. Die Erforschung ihrer Lokalisierung innerhalb der Gewebe und der einzelnen Zelle sowie deren optimale "Arbeitsbedingungen" (pH-Wert, Cofaktoren) sind unabdingbar, um die pflanzlichen Abwehrreaktionen zu verstehen.

Die Frage, ob es für die Resistenzzüchtung von Kulturpflanzen genüge, das für die Synthese eines Resistenzstoffes zuständige Gen auf eine anfällige Pflanze zu übertragen, konnte nicht einhellig beantwortet werden. Die Genexpression ist sowohl gewebeabhängig als auch von oben genannten Faktoren und von Elicitoren. Letztere können biotischer (z.B. Zellwandfragmente von Pflanzen oder Pilzen, Glucoproteine) oder abiotischer (z.B. Schadgase, Schwermetalle, Pestizide) Natur sein. Nach der "Reizung" durch solche Induktoren muß eine Signalübertragung von der Zellwand über Membranen in das Plasma und an den Wirkungsort der Enzyme optimal funktionieren, um eine ausreichend schnelle Biosynthese zu ermöglichen. Die Konstitution der einzelnen Zellen kann hierbei zum begrenzenden Faktor werden. Als Signalstoff wurde in mehreren Beiträgen auf ein einfaches Phenol, die Salicylsäure, hingewiesen.

Es bleibt die Frage, wo im Biosyntheseweg sinnvoll eingegriffen werden sollte. An einer frühen Stelle des Phenolstoffwechsels würde man zum Beispiel Vorstufen für eine Vielzahl von Phenolen und damit auch unkontrollierbare Reaktionen auslösen. Um detaillierte Biosyntheseschritte zu induzieren, bedarf aber großer Vorkenntnis und schwieriger Methoden. Dies ist heute fast noch nicht möglich.

4. Physiologische "Nebenwirkungen"

Die Steigerung der Resistenz durch eine induzierte Phenolakkumulation wird nicht generell als positiv angesehen. Da einige Phenole in hohen Konzentrationen als humantoxisch gelten, wird teilweise einer Gesunderhaltung der Pflanze durch bestimmte synthetische Pestizide gegenüber der Resistenzinduktion der Vorzug gegeben. Aus der Sicht eines Toxikologen müssen an phenolische Naturstoffe die selben Maßstäbe angelegt werden wie an synthetische Präparate. Zur Abmilderung sei erwähnt, daß die Phenolanreicherung ja oft lokal begrenzt ist auf bestimmte Pflanzenorgane oder Gewebepartien. Darüberhinaus haben phenolische Naturstoffe andererseits Bedeutung als wirksame Komponenten in zahlreichen Phytopharmaka. Insbesondere sind viele Phenole als Antioxidantien und Radikalfänger bekannt, was somit zur Gesundheit des Menschen beitragen kann. Der "Vitamincharakter" vieler Phenole macht sie nun wieder auch für die Pflanze zu wertvollen Kofaktoren bei der Oxidation von Luftschadstoffen und anderen bei Verletzungen und Infektionen entstehenden aggressiven Verbindungen.

Eine Veränderung im Stoffwechsel aufgrund einer Resistenzreaktion könnte auch in der Pflanze unerwartete Rückkopplungsmechanismen hervorrufen. So können die von der Pflanze vielleicht primär als Abwehrstoffe gebildeten Phenole nun ihrerseits auch den pflanzlichen Stoffwechsel beeinflussen. Zuerst sei erwähnt, daß die Synthese von Resistenzstoffen auch Energie erfordert, die dann zur Stoffproduktion fehlt. In einigen Beiträgen wurden phenolische Naturstoffe als Regulatoren der Pflanzenentwicklung herausgestellt. Daß bestimmte Phenole darüberhinaus sogar Signale für pathogene Bakterien sein können, wurde an den Beispielen *Rhizobium* und *Pseudomonas* aufgezeigt. Von der Wirtspflanze gebildete Substanzen lösen die Expression gewisser Virulenzgene aus und ermöglichen dadurch erst die Infektion. Offenbar entscheidet sowohl die qualitative wie quantitative Zusammensetzung der sekundären Inhaltsstoffe über Anfälligkeit und Resistenz.

5. Wirt-Parasit-Beziehungen

In erster Linie gelten Phenole als Streßmetaboliten. Ob die pflanzliche Reaktion durch abiotischen Streß (Strahlung, Temperatur, Schwermetalle, Schadgase oder Verwundung) erzeugt wird oder durch Schädigung durch Insekten oder Infektionen von Pilzen, Bakterien und Viren ist für die Reaktion der Pflanzen teilweise gleichbedeutend. Während manche Reaktionen als typische Streß- oder Wundreaktionen angesehen werden können, gibt es auch Fälle, in denen die Pflanze auf Infektion spezifisch antwortet.

An vielen Beispielen kam zum Ausdruck, daß für die Entscheidung zwischen Anfälligkeit und Resistenz keine ja/nein-Antwort genügt. Vielmehr liegen der Resistenz meistens quantitative Merkmale zugrunde. Nicht die bloße Existenz einer Substanz ist ausschlaggebend, sondern vielmehr die Geschwindigkeit und das gesamte Ausmaß ihrer Biosynthese sowie der genaue subzelluläre Ort der Resistenzreaktion. Darüber hinaus stehen der Pflanze meistens verschiedene Verteidigungsstrategien zur Verfügung, die oftmals zusammenwirken. Ein Resistenzstoff kann als erstes präinfektionell vorliegen und so von vorn herein eine Barriere für etwaige Eindringlinge darstellen. Solche konstitutiven Phenole können auch kompartimentiert vorliegen und durch Verwundung freigesetzt werden. Eine weitere elegante Lösung ist Umwandlung von Vorstufen oder gebundenen Formen von Phenolen in ihre wirksame Form. Besonders nach Verwundung sind Oxidationsprozesse häufig anzutreffen. Es sind mittlerweile auch Fälle bekannt, bei denen die Pathogene einen Resistenzstoff sogar abbauen können.

Niedermolekulare Resistenzstoffe, die neu synthetisiert werden, nennt man Phytoalexine. In vielen Fällen ist einerseits ihre Induktion durch Elicitoren bekannt und andererseits auch ihre Toxizität gegenüber Schaderregern. Der endgültige Beweis, daß genau die Anhäufung dieser Substanz zur Abwehr des Pathogens führt, ist jedoch sehr schwierig und oft noch nicht gelungen. Neben der Phytoalexin-Akkumulation ist die Lignifizierung der Zellwand oder Querverknüpfung von Pektinen mit Phenolsäureestern eine weitere Verteidigungsstrategie.

6. Schluß

Als Erfolg der Tagung kann gewertet werden, daß viele voneinander unabhängige Arbeitsgruppen aus den verschiedensten Forschungsbereichen zusammengeführt wurden. Die Tatsache, daß sich eine solche Vielzahl von Wissenschaftlern mit der Bedeutung phenolischer Naturstoffe beschäftigt, zeigt einerseits die großen Wissenslücken und weist andererseits darauf hin, daß diese Substanzen nicht mehr als unwesentliche Abfallprodukte der Natur angesehen werden können, sondern in Zukunft eher noch an Bedeutung gewinnen werden.

Für die praktische Anwendung eröffnet sich hier ein neues Feld unzähliger bisher ungenutzter Möglichkeiten. Während einerseits die Resistenzzüchtung einen nicht zu unterschätzenden Faktor darstellt, wird andererseits bis zum Vorliegen resistenter Sorten und zur Unterstützung einer horizontalen Resistenz die Induktion von Resistenzmechanismen unumgänglich sein. Im Hinblick auf die Pflanzenernährung und Behandlung mit Pflanzenpflege- und Pflanzenstärkungsmitteln etc. werden schon jetzt im biologischen Pflanzenschutz Methoden angewendet, die auf eine Induktion von Resistenzmechanismen hinweisen. Eine genauere Kenntnis dieser Induktionsvorgänge würde zu einer verbesserten Wirkungsweise beitragen.

Summary

The international scientific symposium on "Natural Phenols in Plant Resistance" was organized to combine basic and applied research in a new and growing scientific field. This review should summarize the most important topics of the symposium.

Natural occurring phenolic compounds are synthesized in three different pathways acting singular or in combination. A great number of possibilities to substitute phenolic hydroxylgroups and to polymerize lead to a large structural diversity. This subsequently enables different strategies of mechanisms of resistance.

The induction of such reactions is very important. Ecological factors (light, temperature and nutrition) as well as abiotic (toxic gases, heavy metals, pesticides) and biotic elicitors (fragments of cell walls of plants or fungi, glucoproteins) can sensitize the plant. Then a signal has to transduce this information to the reactive enzymes. Salicylic acid is known as such a signal.

Sideeffects to human beings eating resistant plant organs and to plants themselves are discussed. Phenolic compounds could have toxic effects. On the other hand they are active compounds in phytopharmaca. In plants they can lead to a lot of physiological reactions.

Due to the function as stress metabolites phenolic compounds can act unspecifically as factors of resistance. On the other hand there are typical host-parasite interactions. Mostly it is a qualitative and no quantitative reaction which indicates different strategies of defence. Especially the induction of resistance due to phenolics is an important subject for basic and applied research in the near future.