

Torsten Will, Edgar Schliephake

Die Kontrolle von Blattläusen als Schadinsekten – Von chemischem Pflanzenschutz bis pflanzlicher Resistenz

The control of aphids as insect pests –
From chemical crop protection
to plant resistance

204

Zusammenfassung

Blattläuse sind aufgrund ihres massenhaften Auftretens, verbunden mit direkten Saugschäden und ihrer Fähigkeit, Viren zu übertragen, wichtige Schadinsekten. Entgegen dem belegten Rückgang der Insektenvielfalt in der Agrarlandschaft, sind Blattläuse von diesem Trend offenbar weniger betroffen und zeigen in Saugfallen konstante oder sogar steigende Zahlen. Lange Zeit konnten Blattläuse mit hoher Effizienz durch den Einsatz von chemischen Insektiziden bekämpft werden. Verschiedene Gründe (gesellschaftspolitische Akzeptanz sowie die Ausbreitung von Insektizidresistenzen) führen jedoch zu einer Einschränkung des Einsatzes chemischer Insektizide und damit zu der Notwendigkeit, Werkzeuge für alternative Strategien zu entwickeln. Das Konzept des Integrierten Pflanzenschutzes beinhaltet verschiedene alternative Ansätze zur Schädlingsbekämpfung, z. B. Pflanzenresistenzen, für die es bereits mehrere Anwendungsbeispiele im Feld gibt. Darüber hinaus werden die Möglichkeiten des Blattlausmonitorings sowie Beispiele für den Einsatz neuer Züchtungsmethoden (Genome Editing) und neuer dsRNA-basierter Insektizide diskutiert.

Stichwörter: Blattlaus, Vektor, Integrierter Pflanzenschutz, Pflanzenzüchtung, Resistenz

Abstract

Aphids are important insect pests due to their mass occurrence combined with direct feeding damage and their ability to transmit viruses. Contrary to the documented decline in insect diversity, aphids are apparently less affected by this trend, showing constant or even increasing numbers. For a long time, aphids could be controlled with a high efficiency by the use of chemical insecticides. However, various reasons (socio-political acceptance as well as spread of resistance) lead to a restriction of the use of conventional chemical insecticides and thus to the need to develop tools for alternative strategies. The concept of Integrated Pest Management provides various alternative approaches for pest control, e.g., plant resistance and several examples for prototypic field applications exist. In addition, the possibilities of aphid monitoring as well as examples of the use of new breeding methods (genome editing) and new dsRNA-based insecticides are discussed.

Key words: Aphids, Vector, Integrated Pest Management, Plant Breeding, Resistance

Blattläuse sind bedeutende Schadinsekten

Blattläuse (Aphiden) sind kleine, pflanzensaftsaugende Insekten. Dass sie für den Menschen als Pflanzenschäd-

Affiliation

Julius Kühn-Institut (JKI) – Bundesforschungsinstitut für Kulturpflanzen, Institut für Resistenzforschung und Stresstoleranz, Quedlinburg

Kontaktanschrift

Dr. Torsten Will, Julius Kühn-Institut (JKI) – Bundesforschungsinstitut für Kulturpflanzen, Institut für Resistenzforschung und Stresstoleranz, Erwin-Baur-Str. 27, 06484 Quedlinburg, E-Mail: torsten.will@julius-kuehn.de, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7985-4292>

Zur Veröffentlichung eingereicht/angenommen

21. April 2021 / 28. Juni 2021

ling, also als Konkurrenten in der Nutzung unserer Kulturpflanzen, von Bedeutung sind, hat verschiedene Ursachen. Zu diesen gehören u. a.

- die zeitweise oder völlige Umstellung von geschlechtlicher hin zu ungeschlechtlicher Vermehrung. Dadurch verkürzt sich die Entwicklungszeit und die Anzahl der reproduktiven Individuen steigt rapide an (SIMON et al., 2010).
- die Bildung von verschiedenen Formen (Polymorphismus), wie ungeflügelte Weibchen, die, solange ausreichende Nahrungsressourcen vorhanden sind, auf nicht reproduktionsnotwendige Gliedmaßen wie Flügel verzichten. Hierdurch können mehr Ressourcen in die Larvenproduktion investiert werden (BRAENDLE et al., 2006).
- eine flexible Reproduktionsstrategie, die Anpassungen an jahreszeitlich bedingte ungünstige Klimabedingungen ermöglicht (Wechsel zur geschlechtlichen Vermehrung und Überwinterung als Ei, verbunden mit einem Wirtswechsel von einjährigen Sommerwirtspflanzen auf ausdauernde Winterwirte) (SIMON et al., 2002).

Die genannten Punkte ermöglichen es Blattläusen, das Nahrungspotential ihrer Wirtspflanzen in kürzester Zeit auszunutzen und bei Überbevölkerung oder beginnender Seneszenz des Wirtes neue Pflanzen durch die Bildung geflügelter Weibchen auch über größere Entfernungen hinweg zu erschließen. Hierbei hängt es jedoch von der Blattlausart ab, welcher Faktor für die Bildung geflügelter Tiere eine größere Bedeutung hat (BRAENDLE et al., 2006).

Ein weiterer Effekt, der die Bedeutung als Pflanzenschädling verstärkt, ist ihre Funktion als Vektor für Pflanzenviren. Bereits durch Probesaugstiche zur Wirtspflanzenenerkennung können Blattläuse sehr schnell an den Mundwerkzeugen anhaftende Viren von infektiösen Pflanzen über kurze Distanzen auf gesunde Pflanzen übertragen (nichtpersistente Übertragung). Auf diese Weise werden ökonomisch bedeutende Viren, wie das Y-Virus der Kartoffel (PVY), das Salat-, Tabak- oder Gurkenmosaikvirus im Gemüseanbau oder das Scharka- oder das Himbeermosaikvirus im Obstanbau, übertragen (NG & PERRY, 2004). Daneben können Viren auch persistent übertragen werden, wobei sie nach Aufnahme durch die Blattlaus in deren Körper zirkulieren und die Blattlaus dadurch dauerhaft infektiös bleibt (NG & PERRY, 2004). Damit können diese Viren durch geflügelte Morphen über große Distanzen verbreitet und längere Zeit übertragen werden. Zu diesen Viren gehören beispielweise das Wasserrübenvergilbungsvirus (TuYV) im Raps und das Milde Vergilbungsvirus (BMVYV) der Rübe (SCHLIEPHAKE et al., 2000), die Gerstengelverzweigungsviren des Getreides (BYDV; GRAY & GILDOW, 2003) oder das Blattrollvirus der Kartoffel (PLRV; VAN DEN HEUVEL et al., 1991). Vielfach sind die von diesen Viren verursachten Pflanzenschäden ökonomisch wesentlich bedeutender als die eigentlichen Saugschäden der Blattläuse.

Geschichte

Um in der konventionellen Landwirtschaft möglichst gleichbleibend hohe Erträge in guter Qualität zu sichern, die für die Versorgung von Menschen und Nutztieren dauerhaft notwendig sind, ist die Kontrolle von Schadinsekten ebenso wie die anderer Schadorganismen, wie z. B. Pilze, Bakterien oder Viren, durch geeignete Pflanzenschutzmaßnahmen von großer Bedeutung. Für die Kontrolle von Blattläusen und den durch sie übertragenen Viren spielten Insektizide in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts in einer Vielzahl von Kulturen eine herausragende Rolle (z. B. Kartoffel (HEY, 1952), Beta-Rübe (WIESNER, 1966), Hopfen (HAMPP & JEHL, 1937)). Interessant erscheint hierbei festzustellen, dass noch wenige Jahrzehnte zuvor ein Einsatz von Insektiziden (Spritzflüssigkeiten) für die Bekämpfung der Schwarzen Blattlaus an Bohnen im landwirtschaftlichen Großbetrieb als unmöglich angesehen wurde (BÖRNER & JANISCH, 1922), was die immensen technischen Entwicklungen bei der Synthese neuer Wirkstoffklassen und innovativen Ausbringungstechniken für chemische Pflanzenschutzmittel der zurückliegenden Jahrzehnte widerspiegelt.

Die wirtschaftliche Schadschwelle, die heute als kritischer Schwellenwert für den Einsatz von Insektiziden dient und bereits 1959 von STERN et al. in ihren Grundzügen definiert wurde, ist der Punkt, an dem die durch Schädlinge verursachten monetären Schäden die gleichen Kosten verursachen wie der Einsatz eines Insektizids. Nachdem Mitte der 1960er Jahre die schädlichen Wirkungen eines rein chemischen Pflanzenschutzes mit seinerzeit üblichen Wirkstoffen immer deutlicher wurden und Forderungen zu einem verantwortungsvolleren Umgang mit diesen aufkamen (CARSON, 1962), wandte sich die Forschung eingehender dem Prinzip des Integrierten Pflanzenschutzes (IPM) zu (KOGAN, 1998). Dieser basiert auf einer Kombination von Verfahren biologischer (z. B. Nützlinge, Pathogene), biotechnischer (z. B. Verwirrmethode mittels Sexualpheromonen), pflanzenzüchterischer (Toleranz, Resistenz) sowie anbau- und kulturtechnischer Maßnahmen (z. B. Aussaatzeiten), mit dem Ziel, den Einsatz chemischer Pflanzenschutzmittel auf ein notwendiges Maß zu reduzieren.

Seit Beginn der 1980er Jahre wird dieses Leitbild in Deutschland und seit 2009 auf europäischer Ebene verfolgt. Dem gegenüber stehen jedoch wirtschaftliche Belange und technische Probleme. Denn trotz dieser Priorisierung und dem klar formulierten Ziel der Reduktion von Insektiziden und anderen Pflanzenschutzmitteln, wurde für Insektizide (ohne inerte Gase) nur ein geringer Rückgang erreicht, während die pro Fläche eingesetzten Pestizidmengen seit Mitte der 1990er Jahre weitestgehend unverändert geblieben sind (BVL, 2019). Ursache ist u. a., dass Viren effektiv nur protektiv durch eine Reduzierung der Blattläuse als Virusvektoren zu bekämpfen sind. Nur in wenigen Fällen wurde eine wirksame natürliche Resistenz bzw. Toleranz gegenüber einzelnen Blattlausarten identifiziert und züchterisch genutzt. Hierbei spielen vermutlich ökonomische Aspekte

eine Rolle, in deren Folge es nur dann zur wirtschaftlichen Nutzung von Resistenzen kam, wenn weitere Maßnahmen der Kontrolle von Blattläusen, z. B. durch den vergleichsweise kostengünstigen Einsatz von Insektiziden, nicht mehr effektiv nutzbar waren und Schäden durch diese Schadinsekten quantifiziert werden konnten.

Ein wichtiges Beispiel für die Nutzung pflanzlicher Resistenz finden wir bei Weinreben gegen die Reblaus *Daktulosphaira vitifoliae* (POWELL, 2012). Diese ursprünglich aus Nordamerika stammende Art wurde im vorletzten Jahrhundert in Europa eingeschleppt und führte besonders in West- und Mitteleuropa durch Zerstörung der Rebflächen zu einer Krise in der Weinproduktion. Durch Pfropfung von Edelreisern der europäischen Rebsorten auf Reblaus-tolerante amerikanischer *Vitis*-Arten gelang es Mitte des 19. Jahrhunderts die Reblaus erfolgreich zu kontrollieren.

Aktuelle Erkenntnisse

Immer häufiger selektiert die Pflanzenzüchtung aktuelle sowie zukünftige Sorten auf Blattlausresistenz als Merkmal mit unterschiedlich starker Ausprägung. Hierbei stehen Kulturen wie Weizen und Gerste im Fokus, die für die Ernährung von Mensch und Tier einen großen Stellenwert einnehmen. An Weizen stellt die Russische Getreideblattlaus (*Diuraphis noxia*) einen in seiner Bedeutung räumlich begrenzten Getreideschädling dar (MORRISON & PEAIRS, 1998), der annähernd weltweit vorkommt und u. a. in den USA beträchtliche Ertragsverluste von bis zu 90 % (DU TOIT & WALTERS, 1984) mit wirtschaftlichen Schäden in Höhe von mehr als 1 Milliarde US Dollar für die westlichen Staaten der USA verursacht. Eine intensive Selektion auf Resistenz führte zur Identifikation und Einkreuzung wirksamer Resistenzgene in Weizen und Gerste (MORNHINWEG et al., 2002, DAHLEEN et al., 2012, TOCHO et al., 2012). Im Rahmen dieser Bemühungen wurden mehrere dominante Resistenzgene beschrieben: *Dn1*, *Dn2*, *Dn4*, *Dn5*, *Dn6*, *Dn7*, *Dn8*, *Dn9*, *Dnx* (MILLER et al., 2001, DOGIMONT et al., 2010) und *Dn10* (PUTERKA et al., 2020). Eine der ersten resistenten Weizensorten mit dem Resistenzgen *Dn1* war TugelaDN (VAN NIEKERK, 2001), welche im Vergleich zu anfälligen isogenen Varianten auf einen Befall mit der Russischen Getreideblattlaus u. a. mit einem Anstieg der Aktivität von Chitinasen und Peroxidasen reagiert (VAN DER WESTHUIZEN et al., 1998). Weitere Untersuchungen an nah-isogenen Linien deuten für verschiedene der oben aufgeführten Resistenzgene auf unterschiedliche Resistenzmechanismen hin (BOTH A et al., 2014). In den genannten Weizenanbaugebieten kommt es trotz der fehlenden sexuellen Rekombination von *D. noxia* aufgrund der Abwesenheit von Männchen und der hiermit einhergehenden geringen genetischen Variabilität, die durch Ganzgenomsequenzanalysen belegt wird, zu einem Auftreten neuer virulenter Populationen. Diese Blattlauspopulationen bilden genetisch diverse Biotypen, die sich weiter entwickeln, so dass diese Populationen die Resistenz der Wirtspflanzen überwinden und

Bemühungen im Rahmen von Zuchtprogrammen dauerhafte Resistenzen zu etablieren, entgegenwirken (BOTH A, 2021). Für Deutschland stellt *D. noxia*, welche in Deutschland erstmals 1997 in Saugfallenfängen nachgewiesen werden konnte und zwischen 1998 und 2000 keine hohen Fangzahlen zeigte (THIEME et al., 2001), aktuell kein bedeutendes Schadinsekt dar.

Getreideblattläuse wie z. B. *Rhopalosiphum padi*, *Sitobion avenae* und *Metopolophium dirhodum* bilden beispielsweise in Sachsen-Anhalt den größten Anteil an der durch Saugfallenfänge überwachten Blattlauspopulation (KARL, 1992). Die Bedeutung von *R. padi* und *S. avenae* liegt besonders in der Übertragung des Gerstengelverzweigungsvirus, dessen Verbreitung bisher fast ausschließlich durch eine chemische Bekämpfung (Vektorenbekämpfung) kontrolliert wird. In wenigen Fällen konnten jedoch Resistenzgene in Weizen gegen *S. avenae* identifiziert werden: *dnY*, *Ra* und *Ra-1* auf Chromosom 7D und 6A (FU et al., 2008; HU, 2009; LIU et al., 2012) und *Sa2* auf Chromosom 7DS (LUO et al., 2014). Das Resistenzgen *dnY* wurde auf Chromosom 7DS-4 lokalisiert und die ersten Marker für dieses Gen konnten entwickelt werden (FU et al., 2008). Aus der Wildgerste *Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum* konnte kürzlich ein QTL auf dem Chromosom 2H in *H. vulgare* eingekreuzt werden (ÅHM AN & BENTSSON, 2019), das eine Resistenz gegen *R. padi* vermittelt. Der Nachweises für *D. noxia*, dass Resistenz ein funktionaler Weg für die Kontrolle von Blattläusen bei Getreide darstellt, und der oben beschriebenen Identifizierung von Resistenzgenen für *R. padi* und *S. avenae* in Gerste bzw. Weizen, erlaubt zukünftig neben einem Fokus in der Getreidezüchtung auf Resistenz gegen Pflanzenviren, z. B. das Gerstengelverzweigungsvirus (JAROŠOVÁ et al., 2016), auch die Selektion von Material auf Vektorresistenz.

Neben Beispielen für bedeutende Kulturen wie Gerste, Weizen und Leguminosen (siehe unten) konnte eine Blattlausresistenz ebenfalls bei Himbeere umgesetzt werden. Hierbei wurden Sorten gezüchtet, auf denen sich die Große Himbeerlaus (*Amphorophora rubi*) aufgrund einer reduzierten Nahrungsaufnahme deutlich weniger vermehrt, so dass der Befallsdruck für die Verbreitung schädigender Viren abnimmt (SCHLIEPHAKE, 2010).

Pflanzenzüchtung muss in ihrem Fokus auf Pflanzengesundheit, u. a. vermittelt durch Resistenz, zwischen verschiedenen Merkmalen abwägen, wobei gerade bei Nahrungspflanzen Bekömmlichkeit und Geschmack im Vordergrund stehen. Am Beispiel der Blauen Lupine (*Lupinus angustifolius*) zeigt sich, dass die züchterische Reduzierung des Bitteralkaloidgehaltes eine wichtige Voraussetzung ist, um ihre Samen als Eiweißquelle für die tierische und menschliche Ernährung zu nutzen. Als Konsequenz der Reduzierung des Bitteralkaloidgehaltes wird aber gleichzeitig die natürliche Abwehr gegenüber Blattläusen gesenkt (THIEME et al., 2014). Bei *Aphis fabae*, *Acyrtosiphon pisum*, *Myzus persicae* und *A. craccivora* wurde eine negative Korrelation zwischen der Blattlausvermehrung und dem Gesamtgehalt an Alkaloiden (Quinolizidine alkaloids – QA) festgestellt. Einige Lupi-

nengenotypen konnten jedoch identifiziert werden, die einen geringen QA-Gesamtgehalt bei zugleich keiner oder deutlich reduzierter Blattlausvermehrung aufweisen. Es ließ sich nachweisen, dass die Blattlausvermehrung nicht nur durch den Gesamtgehalt, sondern auch durch die Zusammensetzung der QAs beeinflusst wird. (PHILIPPI et al., 2015a; PHILIPPI et al., 2015b).

Diese Form der pflanzlichen Resistenz, denen sich die oben genannten Beispiele zuordnen lassen, beruht auf einer vollständigen oder teilweisen Inkompatibilität von Wirtspflanze und Blattlaus und zeigt sich u. a. bei Beobachtung des Saugverhaltens einer Blattlaus in Form einer stark verringerten Nahrungsaufnahme (GARZO et al., 2017). Auch wenn es bereits in einigen Fällen gelungen ist, QTLs bzw. einzelne Gene für pflanzliche Resistenz zu identifizieren, so ist deren Funktion innerhalb der Blattlaus-Pflanze-Interaktion meist unbekannt. Es kann jedoch vermutet werden, dass die Mechanismen, die den verschiedenen Resistenzen zugrunde liegen, vielfältig sind. Beispiele sind hierfür das VAT-Gen-Cluster aus *Cucumis melo*, welches u. a. einen intrazellulären Nucleotide-Binding Leucine-Rich Repeat (NBS-LRR) Rezeptor kodiert und Resistenz gegen *A. gossypii* vermittelt (BOISSOT et al., 2016), sowie SL11, das ein Chaperon innerhalb der Siebelemente der Modellpflanze *Arabidopsis thaliana* kodiert und Pflanzen resistent gegen *M. persicae* macht (KLOTH et al., 2017).

Die Entwicklung eines breiten Spektrums an toleranten und resistenten Sorten unterschiedlichster Kulturarten ist umso drängender, da Resistenzen gegen verschiedene Insektizide seit einigen Jahren in Deutschland und anderen europäischen Ländern (NAUEN & ELBERT, 2003) sowie weltweit (EDWARDS et al., 2008) zunehmen. Untersuchungen an der Blattlausart *M. persicae* in Frankreich deuten darauf hin, dass gerade die Ausweitung von Monokulturen und die Intensivierung von Insektizid-anwendungen zur Selektion von insektizidresistenten Blattlausbiotypen führen (ZAMOUM et al., 2005). Eine vergleichbare Selektion von einzelnen Biotypen wird auch für die Blattlausart *S. avenae* in Großbritannien beschrieben (LLEWELLYN et al., 2004). Eine Kombination (Pyramidisierung) von QTLs bzw. Resistenzgenen, welche mehrere unabhängige Resistenzmechanismen miteinschließt, erscheint hinsichtlich der Vermeidung bzw. der Verlangsamung einer Anpassung sich dynamisch verändernder Blattlauspopulationen an resistente Sorten zielführend (MUNDT, 2018). An der Leguminosen-Modellpflanze *Medicago truncatula* zeigte die Pyramidisierung zweier Resistenzgene zudem einen additiven Effekt hinsichtlich Resistenz, wobei u. a. Blattlauskolonien kleiner ausfielen als auf Pflanzen mit den jeweiligen Einzelgenen (KAMPHUIS et al., 2019). Bezogen auf den direkten Schaden an Sojabohne durch Befall mit *A. glycines* konnte eine Kombination von mehr als zwei Resistenzgenen jedoch keinen zusätzlichen Effekt erzielen (ZHANG et al., 2018).

Die Verschiebung des stagnierenden Wirkstoffmarktes hin zu den Saatgutsparten (Sortenentwicklung) der führenden Agrarkonzerne wird auch durch Insektizidresis-

tenzen beschleunigt und die langfristigen Forschungsanstrengungen in Industrie und Ressortforschung werden konsequent dahingehend ausgebaut. Im Jahr 2013 beschloss die Europäische Union (EU) das Verbot dreier Insektizide aus der Gruppe der Neonicotinoide zur Saatgutbeizung (Clothianidin, Imidacloprid und Thiamethoxam), die zum Schutz von Sämlingen/Jungpflanzen vor frühem Befall durch Schadinsekten, wie z. B. Blattläusen als Virusvektoren in Mais und anderen Getreidesorten, eingesetzt wurden. Ausnahmen waren zwischen 2013 und 2018 möglich und für Weizen und Gerste die Saatgut- und Bodenbehandlungen erlaubt (Durchführungsverordnung (EU) Nr. 485/2013). Darüber hinaus beschloss die EU, die Zulassung von Thiacloprid, einem häufig verwendeten Insektizid derselben Gruppe, ab Anfang 2021 nicht mehr zu verlängern. Grundlage hierfür war die Einschätzung eines hohen Risikos durch die Exposition gegenüber Stäuben, aber auch durch eine Blattbehandlung mit anschließender systemischer Translokation in der Pflanze (Durchführungsverordnung (EU) Nr. 485/2013). In weiterführenden Untersuchungen konnte diesbezüglich gezeigt werden, dass das Risiko für die Bildung Neonicotinoid-haltiger Stäube abhängig vom Saatgut, d. h. der Kulturpflanze, und verschiedenen technischen Faktoren sowie Umweltfaktoren ist (WOOD & GOULSON, 2017). Diskussionen über ein Verbot von Neonicotinoiden gibt es ebenfalls in den USA, wo die US-Umweltschutzbehörde jedoch eine im Vergleich zur EU gegenteilige Entscheidung getroffen hat. Die voneinander abweichenden Entscheidungen beruhen auf unterschiedlichen Rechtsprinzipien. Das Vorsorgeprinzip, welches in der Bundesrepublik Deutschland und der EU im Rahmen der Umweltpolitik die Grundlage bildet, hat das Ziel Schäden durch das Erkennen von Risiken im Voraus zu verhindern. Dem gegenüber steht das Nachsorgeprinzip oder auch Wissenschaftsprinzip, das in den USA verfolgt wird und zweifelsfreie wissenschaftliche Belege für z. B. eingetretene Umweltschäden als Grundlage für Regulierungen einfordert.

Zukünftige Forschungsthemen

Populationen von *R. padi* vermehren sich in Deutschland und angrenzenden Ländern hauptsächlich holozyklisch, was die sexuelle Fortpflanzung und Eiproduktion auf einem Primärwirt und die asexuelle Fortpflanzung (Parthenogenese) auf einem Sekundärwirt umfasst (WÖHRMANN & TOMIUK, 1988). Unter milden Winterbedingungen nehmen Populationen von *R. padi* durch ausschließlich parthenogenetische Fortpflanzung zu, wie von DIXON (1971) und STRAZYSKI & RUSZKOWSKA (2015) berichtet. Hierdurch besiedeln geflügelte Blattläuse neue Felder zu einem früheren Zeitpunkt im Frühjahr (BELL et al., 2015; LUQUET et al., 2019; ZIESCHE et al., 2020) und später im Herbst (ZIESCHE et al., 2020) und können so z. B. leicht zwischen Getreidekulturen und Wildgräsern wechseln. Außerdem führt ein klimabedingter Temperaturanstieg zu einer kürzeren Entwicklungszeit und einem

früheren Beginn der Reproduktion (FINLAY & LUCK, 2011). Entgegen dem Trend der abnehmenden Artenvielfalt und Abundanz vieler Insektenarten (z. B. HALLMANN et al., 2017; SEIBOLD et al., 2019) zeigen jüngste Studien z. B. für die USA, dass die Anzahl der Blattläuse (alle Arten zusammen genommen) in einer landwirtschaftlichen Umgebung (Midwest Farmland) über die Zeit weitestgehend stabil ist, wobei einzelne Arten individuellen zeitlichen Schwankungen unterliegen (CROSSLEY et al., 2020). Kürzlich veröffentlichte Daten von ZIESCHE et al. (2020) zeigen für eine beprobte Region in Mitteldeutschland, dass die Zahl der Blattläuse seit fast 30 Jahren kontinuierlich zunimmt.

Vor dem genannten Hintergrund scheint es sinnvoll, ein dauerhaftes und systematisches Monitoring, wie es in Großbritannien seit ca. 50 Jahren im Rahmen des Rothamsted Insect Survey stattfindet, zu etablieren. Hierdurch können langfristige Veränderungen im Auftreten und der Verteilung einzelner Arten und deren Biotypen (LLEWELLYN et al., 2003; BELL et al., 2015), sowie Informationen über den genetischen Hintergrund einer Population gewonnen werden. Genetische Analysen mittels *Genotyping by Sequencing* zeigen, dass sich die Art *R. padi* innerhalb Englands in eine nördliche und eine südliche Subpopulation aufspaltet, wobei u. a. ein Zusammenhang der genetischen Varianz der Subpopulationen und der Übertragung von BYDV vermutet wird (MORALES-HOJAS et al., 2019). Untersuchungen ergaben bereits, dass die Effektivität der Übertragung nicht-persistenter Viren, wie z. B. des Gurkenmosaikvirus (SIMONS, 1959; BOSQUÉE et al., 2016) aber auch persistenter Viren wie BYDV (GRAY et al., 2007; KERN et al., 2021), vom Genotyp und somit vom genetischen Hintergrund des entsprechenden Blattlausklons abhängt. Durch vergleichende Genanalyse von Klonen mit unterschiedlicher Virulenz könnten die genetischen Grundlagen der Virusübertragung weiter aufgeklärt, Marker für die Übertragungseffizienz bei Blattläusen entwickelt und für ein Monitoring verwendet werden. Neben diesen Aspekten wäre es durch die Nutzung diagnostischer Primer möglich, die Beladung einzelner Arten mit phytopathogenen Viren zu analysieren und diese Informationen in Warnmeldungen der Pflanzenschutzämter einfließen zu lassen. Basierend auf mehrjährigen Daten könnten somit nicht nur Anbauempfehlungen mit Hinblick auf z. B. Pflanzzeitpunkt und Blattlaus-/Virusresistenz in verschiedenen Kulturen gegeben werden, sondern auch kontinuierlich Prognosemodelle zum möglichen Auftreten von Blattläusen (z. B. THACKRAY et al., 2009; HOLLOWAY et al., 2018) überprüft und angepasst werden. Auch das vermehrte Auftreten bisher nicht als Schädling relevanter Blattlausarten mit hohem Schadpotential, z. B. *D. noxia*, und das Auftreten neuer (invasiver) Blattlausarten (TEULON & SCOTT, 2006) bzw. neuer oder bisher unbekannter phytopathogener Viren/Mikroorganismen (z. B. SJOLUND et al., 2018) ist bei umfangreicher Analyse der Fänge aus Gelbschalen und Saugfallen möglich. Um das genannte Potential der Methodik zu nutzen, müssten die zwei momentan in Deutschland im Betrieb befindlichen Saugfallen in

Groß-Lüsewitz und Quedlinburg durch weitere Fallen ergänzt werden. Ebenfalls könnten aus einem flächendeckenden Monitoring Hinweise über die Migration und die Verbreitung von Insektizidresistenzen für wirtschaftlich relevante Blattlausarten gewonnen werden, wie beispielhaft für die Blattlausart *M. persicae* anhand des Auftretens von Esterase-, MACE- und kdr-Resistenz in Saugfallenproben für Süd-Ost-England gezeigt (FOSTER et al., 2002). Solche Analysen, wie sie bereits seit 1989 mit Proben aus dem Saugfallennetzwerk im Vereinigten Königreich durchgeführt werden, geben Landwirten ergänzende Daten, welche die der Pflanzenschutzämter zu Befallsbonituren sinnvoll ergänzen, um einen gezielteren und möglicherweise reduzierten Einsatz chemischer Insektizide zu ermöglichen. Dies wäre hilfreich, um auf Seiten der Produzenten einen nicht-zielführenden Einsatz von Insektiziden zu vermeiden und somit Kosten zu reduzieren. Trotz der genannten Möglichkeiten, die Saugfallen bieten, stehen diesen der beträchtliche Personalaufwand für die Betreuung der Fallen (u. a. Wechsel von Probenflaschen) sowie die Auswertung der Fänge entgegen, was vielfach zu einer Reduktion der Anzahl von Saugfallen in einzelnen Ländern geführt hat, z. B. in Großbritannien von ehemals 37 Fallen in den 1970er Jahren (BELL et al., 2015) auf aktuell 16 Fallen (<https://insectsurvey.com/suction-trap>).

Insektizide mit doppelsträngiger (ds)RNA als Wirkstoff stellen eine neue Klasse innerhalb der Insektizide dar, die in naher Zukunft verfügbar sein werden. Diese als hoch effizient und spezifisch angesehenen Insektizide wurden bereits experimentell gegen ein breites Spektrum an Schadinsekten, wie z. B. verschiedene Blattlausarten (*A. pisum* – NIU et al., 2019; *A. glycines* – YAN et al., 2020; *S. avenae* – BIEDENKOPF et al., 2020), erprobt und hinsichtlich ihrer Wirkmechanismen charakterisiert. Die hierbei applizierte dsRNA kann sich, abhängig von der Formulierung, entweder systemisch entlang der Leitbündel in der Pflanze ausbreiten und von Blattläusen mit dem Siebelementsaft aus den Siebelementen aufgenommen werden (BIEDENKOPF et al., 2020), oder aber mit einer direkten Wirkung transdermal in die Blattläuse eindringen (YAN et al., 2020). Auch für diese momentan in der Entwicklung befindlichen dsRNA-Insektizide erscheint ein Monitoring für eine Identifizierung möglicher Resistenzen von Interesse, da unter experimentellen Bedingungen bereits ein Stamm des Maiswurzelbohrers (*Diabrotica virgifera virgifera*) entdeckt wurde, der gegen den Mechanismus selbst resistent war (KHAJURIA et al., 2018). Auch bei der Erbsenblattlaus (*A. pisum*) zeigen sich Biotypen, die wenig bis gar nicht auf mit der Nahrung aufgenommene dsRNA ansprechen (CHRISTIAENS et al., 2014). Zudem erscheint es sinnvoll, mehrere spezifische Zielgene als auch Applikationswege (oral, transdermal) zu kombinieren, um so eine systemische sowie eine Kontaktwirkung zu erzielen und das Risiko der Selektion resistenter Biotypen im Feld zu minimieren. Einen großen Vorteil dsRNA-basierter Insektizide stellt deren leichte Anpassung auf neue Schadinsekten dar, wenn deren genetische Informationen verfügbar sind.

Zusätzlich zu den bekannten Arten werden sich auch zukünftig immer wieder Neozoen ansiedeln, die ohne das Vorkommen natürlicher Gegenspieler zu beträchtlichen wirtschaftlichen Schäden führen können. Ein Beispiel hierfür stellt *A. glycines* dar, die erstmals 2000 in Nordamerika beschrieben wurde und in den Folgejahren durch Massenaufreten starke Schäden im Sojabohnenanbau verursachte (RAGSDALE et al., 2011). Ertragseinbußen von bis zu 40 % können beobachtet werden, wenn keine Kontrolle durch Insektizide stattfindet (RAGSDALE et al., 2007). Aber nicht nur die Identifikation neuer Arten, sondern auch Hinweise/Richtlinien, wie die Definition der wirtschaftlichen Schadschwelle für deren Kontrolle, sind für die landwirtschaftliche Praxis von Bedeutung. Darüber hinaus ist es wichtig den ökologischen und ökonomischen Nutzen sowie die Grundlagen, die zur Festlegung der wirtschaftlichen Schadschwelle herangezogen werden, zu kommunizieren. Befragungen, durchgeführt durch HOIDAL & KOCH (2021), konnten erst kürzlich am Beispiel der Verwendung der ökonomischen Schadschwelle für *A. glycines* an Sojabohnen zeigen, dass diese von Landwirten in Befallsgebieten in Nordamerika in vielen Fällen aufgrund des zeitlichen Aufwandes für die Bonitur (19,51 %) sowie der schwierigen Planbarkeit zeitlich abgestimmter Bekämpfungsmaßnahmen (73,58 %) keine Anwendung finden. Darüber hinaus war das Vertrauen von Landwirten in die ermittelte wirtschaftliche Schadschwelle mit 55,56 % unter dem Mittelwert aller weiteren befragten Gruppen (65,69 %). HOIDAL & KOCH (2021) schlussfolgern, dass eine bessere Vermittlung von Wissen über die Ermittlung und den Sinn ökonomischer Schadschwellen deren Anwendung aufgrund höherer Akzeptanz verbessern. Dies zeigt, dass auch Themen, welche bereits seit Jahrzehnten bearbeitet werden, auch in Zukunft nicht vernachlässigt werden dürfen, zumal kontinuierlich Anpassungen der ökonomischen Schadschwelle aufgrund ihrer Abhängigkeit von Marktpreisen (Erntegut, Insektizide) sinnvoll ist.

Zukünftig wird jedoch die Kontrolle von Schadinsekten im Feld begleitet sein von einem zunehmenden Verzicht chemischer Insektizide (siehe Strategie der EU – Vom Hof auf den Tisch). Aktuell stellen hier die klassischen Züchtungsmethoden noch das Mittel der Wahl für die Entwicklung toleranter/resistenter Sorten dar. Für die Identifizierung neuer Akzessionen mit Toleranz-/Resistenzgenen aus unterschiedlichen Quellen (*Crop Wild Relatives*, sekundärer und tertiärer Genpool), die hierfür als Grundlage dienen, ist eine verlässliche und leistungsfähige Phänotypisierung notwendig. Interessant erscheinen hier u. a. Gene wie das oben genannte VAT-Gen-Cluster aus *Cucumis melo*, das u. a. einen intrazellulären Nucleotide-Binding Leucine-Rich Repeat (NBS-LRR) Rezeptor kodiert (BOISSOT et al., 2016). Die Phänotypisierung, wie sie für die Selektion von toleranten/resistenten Genotypen notwendig und beispielsweise bei Schadpilzen (z. B. TIVOLI et al., 2006; MITTER et al., 2006) und phytopathogenen Viren seit Jahren etabliert ist (z. B. SILVAR et al., 2010), erweist sich bei Schadinsekten als Nadelöhr. Während also die Fähigkeit hinsichtlich der

genetischen Charakterisierung einer großen Zahl von Pflanzenakzessionen seit Jahrzehnten zugenommen hat, sind die Fortschritte auf Seiten der Hochdurchsatzphänotypisierung gering. Vielfach liegt hierbei der Fokus auf bildgebenden Verfahren für die Analyse von Pflanzen (DAS CHOUDHURY et al., 2019). Teils lassen sich diese Methoden auch für die Selektion toleranter/resistenter pflanzlicher Genotypen nutzen, wenn es um Blattläuse geht (z. B. Messung des Chlorophyllgehaltes: GIRMA et al., 1998). Diese Merkmale geben jedoch nur wenig Information über den Effekt dieser pflanzlichen Eigenschaften auf Blattläuse und andere Insekten, wodurch wichtige Informationen verloren gehen (GOGGIN et al., 2015). Ansätze, die sich in Demonstrationsversuchen mit *Arabidopsis thaliana* für eine Hochdurchsatzphänotypisierung eignen und z. B. begrenzte Aussagen auf das Nahrungsverhalten von Blattläusen erlauben, nutzen den Nachweis persistent übertragener Viren mittels DAS-ELISA (CHEN et al., 2012) oder verwenden ein Aktivitätstracking mittels Videoüberwachung (KLOTH et al., 2015). Ergänzt werden diese Messungen jedoch weiterhin durch aufwändige Analysen wie der Messung der Produktion von Nachkommen oder der Bestimmung von Überlebensraten. Es gilt diese Messungen zukünftig für ein breites Spektrum wirtschaftlich relevanter Blattlausarten durch die Nutzung maschinellen Lernens und künstlicher Intelligenz weiter zu automatisieren, wie bereits beispielhaft u. a. für die Blattlausart *R. padi* geschehen (LINS et al., 2020).

Das Ziel der Pflanzenzüchtung ist es, die kompatible Insekt-Pflanze-Interaktion hin zu einer Inkompatibilität zu verändern. Die Genomeditoring (GE) stellt hierbei einen Ansatz dar, mit dem dieses Ziel deutlich schneller als bisher erreicht werden kann, wobei Resistenzen direkt in Elitelinien erzeugt werden können. Hierzu bedarf es Informationen über die molekulare Interaktion von Blattlaus und Pflanze auf deren Basis Zielgene identifiziert werden können. Für verschiedene Blattlausarten konnten in den letzten Jahren eine Reihe an Effektoren identifiziert werden. Diese werden zusammen mit dem Speichel der Tiere in die Wirtspflanze abgegeben und unterdrücken in vielen Fällen Abwehrreaktionen innerhalb der Wirtspflanzen (RODRIGUEZ & BOS, 2013). Interaktionspartner der Effektoren auf Pflanzenseite stellen interessante Ziele für eine Editierung dar. Wenn der Verlust eines pflanzlichen Interaktionspartners für einen Effektor keinen negativen Einfluss auf die Leistungsfähigkeit der Pflanze hat, reicht ein GE-vermitteltes Ausschalten des Gens bereits aus, um eine Inkompatibilität herzustellen. In komplexeren Fällen muss die Sequenz des Interaktionspartners so verändert werden, dass ein Effektor nicht mehr erfolgreich binden kann, der Interaktionspartner jedoch seine physiologische Funktion beibehält (SCHENKE & CAI, 2020). Darüber hinaus entstehen keine weiteren Änderungen in der Pflanze, was u. a. komplexe und langwierige Rückkreuzungen, wie sie teils bei herkömmlicher Pflanzenzüchtung notwendig sind, unnötig macht. Beispiele für Effektor-Interaktionspartner liegen für *M. persicae* und Kartoffel (RODRIGUEZ et al., 2017) und

A. gossypii und Tomate (CHAUDHARY et al., 2018) vor. Es zeigt sich, dass Effektoren hierbei spezifisch für die jeweilige Blattlausart und Wirtspflanze sein können (RODRIGUEZ et al., 2017; BOULAIN et al., 2019). In vielen Fällen sind die Interaktionspartner auf Seiten der Kulturpflanze jedoch unbekannt und es bedarf intensiver Forschung, um diese Informationen zu gewinnen und zukünftig nutzbar zu machen, insbesondere auch, da Ergebnisse zwischen den jeweiligen Blattlaus-Pflanze-Kombinationen nicht übertragbar sind. Zudem rufen nicht alle vermeintlich guten Ziele für das Erreichen einer Inkompatibilität auch eine solche nach deren Ausschalten hervor, wie sich am Beispiel des Ausbleibens einer Reaktion auf Seiten der Blattlausart *R. padi* nach Ausschalten von β -1,3-Glucanase-Genen in Gerste zeigte (KIM et al., 2020). Trotz des Potentials der Methodik ist momentan unklar, wie sich genom-editierte Kulturpflanzen bei momentaner Einstufung als gentechnisch veränderte Organismen in Zukunft in Europa etablieren.

Fazit und Ausblick

Entgegen anfänglicher Skepsis, die sich zu Beginn der Entwicklung chemisch synthetischer Insektizide bezüglich ihres Einsatzes auf großen Flächen zeigte, konnten in den letzten Jahrzehnten Schadinsekten, wie z. B. Blattläuse, durch den Einsatz von Insektiziden effektiv reguliert und so Schäden durch deren Befall sowie die Übertragung von Pflanzenviren reduziert werden. Der Wegfall von Wirkstoffgruppen sowie die zukünftige Reduktion des Einsatzes chemischer Insektizide stellt die Landwirtschaft vor dem Hintergrund einer möglichen Zunahme von Schadinsekten aufgrund klimatischer Veränderungen vor Herausforderungen. Diese sind jedoch nicht neu, da in Fällen auftretender Insektizidresistenz, wie am Beispiel von *D. noxia* gezeigt, Alternativen durch die Pflanzenzüchtung in Form von resistenten Weizenlinien geschaffen werden konnten. Auch für andere Blattlausarten ist dies nach Identifikation von Resistenzgenen möglich. Neben einer verstärkten Zuwendung der Pflanzenzüchtung hin zur Entwicklung von Sorten mit Resistenz gegen Schadinsekten, bieten neuartige spezifische Insektizide auf dsRNA-Basis, der Einsatz neuer Züchtungstechnologien sowie das hier nicht besprochene Priming u. a. durch Applikation von Rhizobakterien (RASHID et al., 2017; CLIFTON et al., 2018; WEHNER et al., 2021), weitere Möglichkeiten der Blattlauskontrolle. Auch ackerbauliche Ansätze werden zukünftig vermehrt in den Fokus rücken, um auch hier durch methodische Ansätze, wie z. B. den gezielten Einsatz von Stickstoffdünger (N-Niveau) den Befall von Schadinsekten wie Blattläusen, z. B. für Weizen gezeigt (LOHAUS & VIDAL, 2013), zu beeinflussen. Die Integration der hier genannten Maßnahmen (Einsatz resistenter Sorten flankiert durch ackerbauliche Maßnahmen und ergänzt durch chemisch-synthetische bzw. dsRNA-basierter Insektizide, die den Befall von Blattläusen unter die wirtschaftliche Schadschwelle senken) ist nicht nur aus Sicht des integrierten

Pflanzenschutzes sondern auch aus ökologischen und ökonomischen Gesichtspunkten sinnvoll.

Erklärung zu Interessenskonflikten

Die Autoren erklären, dass keine Interessenskonflikte vorliegen.

Literatur

- ÅHMAN, I., T. BENTSSON, 2019: Introgression of resistance to *Rhopalosiphum padi* L. from wild barley into cultivated barley facilitated by doubled haploid and molecular marker techniques. *Theoretical and Applied Genetics* **132** (5), 1397-1408, DOI: 10.1007/s00122-019-03287-3.
- BELL, J.R., L. ALDERSON, D. IZERA, T. KRUGER, S. PARKER, J. PICHUP, ... R. HARRINGTON, 2015: Long-term phenological trends, species accumulation rates, aphid traits and climate: five decades of change in migrating aphids. *Journal of Animal Ecology* **84** (1), 21-34, DOI: 10.1111/1365-2656.12282.
- BIEDENKOPF, D., T. WILL, T. KNAUER, L. JELONEK, A.C.U. FURCH, T. BUSCHE, A. KOCH, 2020: Systemic spreading of exogenous applied RNA biopesticides in the crop plant *Hordeum vulgare*. *ExRNA* **2** (12), DOI: 10.1186/s41544-020-00052-3.
- BOISSOT, N., A. SCHOENY, F. VANLERBERGHE-MASUTTI, 2016: Vat, an amazing gene conferring resistance to aphids and viruses they carry: From molecular structure to field effects. *Frontiers in Plant Science* **7** (1420), DOI: 10.3389/fpls.2016.01420.
- BOSQUÉE, E., R.L. YIN, C. BRAGARD, L. YONG, J.L. CHEN, F. FRANCIS, 2016: Transmission efficiency of Cucumber Mosaic Virus by *Myzus persicae* according to virus strain and aphid clone from China. *Asian Journal of Plant Pathology* **10** (4), 61-66. DOI: 10.3923/ajppaj.2016.61.66.
- BOTHA, A.-M., L. VAN ECK, N.F.V. BURGER, Z.H. SWANEVELDER, 2014: Near-isogenic lines of *Triticum aestivum* with distinct modes of resistance exhibit dissimilar transcriptional regulation during feeding. *Biology Open* **3**, 1116-1126, DOI: 10.1242/bio.201410280.
- BOTHA, A.-M., 2021: Fast developing Russian wheat aphid biotypes remains an unsolved enigma. *Current Opinion in Insect Science* **45**, 52-52, DOI: 10.1016/j.cois.2020.12.001.
- BÖRNER, E., R. JANISCH, 1922: Zur Lebensgeschichte und Bekämpfung der „Schwarzen Blattläuse“. *Nachrichtenblatt für den Deutschen Pflanzenschutzdienst* **2**, 65-67.
- BOULAIN, H., F. LEGEAL, J. JAQUIÉRY, E. GUY, S. MORLIÈRE, J.-C. SIMON, A. SUGIO, 2019: Differential expression of candidate salivary effector genes in pea aphid biotypes with distinct host plant specificity. *Frontiers in Plant Science* **10** (1301), DOI: 10.3389/fpls.2019.01301.
- BRAENDLE, C., G.K. DAVIS, J.A. BRISSON, D.L. STERN, 2006: Wing dimorphism in aphids. *Heredity* **97**, 192-199, DOI: 10.1038/sj.hdy.6800863.
- Bundesamt für Verbraucherschutz und Lebensmittelsicherheit (BVL), 2019: Absatz an Pflanzenschutzmitteln in der Bundesrepublik Deutschland.
- CARSON, R.L., 1962: *Silent Spring*. Cambridge, Houghton Mifflin Co.
- CHAUDHARY, R., H.-C. PENG, J. HE, J. MACWILLIAMS, M. TEIXEIRA, T. TSUCHIYA, ... I. KALOSHIAN, 2018: Aphid effector Me10 interacts with tomato TFT7, a 14-3-3 isoform involved in aphid resistance. *New Phytologist* **221** (3), 1518-1528. DOI: 10.1111/nph.15475.
- CHEN, X., B. VOSMAN, R.G.F. VISSER, R.A.A. VAN DER VLUGT, C. BROEKGAARDEN, 2012: High throughput phenotyping for aphid resistance in large plant collections. *Plant Methods* **8** (33), DOI: 10.1186/1746-4811-8-33.
- CHRISTIAENS, O., L. SWEVERS, G. SMAGGHE, 2014: DsRNA degradation in the pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*) associated with lack of response in RNAi feeding and injection assay. *Peptides* **53**, 307-314, DOI: 10.1016/j.peptides.2013.12.014.
- CLIFTON, E.H., S.T. JARONSKI, B.S. COATES, E.W. HODGSON, A.J. GASSMANN, 2018: Effects of endophytic entomopathogenic fungi on soybean aphid and identification of *Metarhizium* isolates from agricultural fields. *PLoS ONE* **13** (3), e0194815, DOI: 10.1371/journal.pone.0194815.
- CROSSLEY, M.S., A.R. MEIER, E.M. BALDWIN, L.L. BERRY, L.C. GRENSHEW, G.L. HARTMAN, ... M.D. MORAN, 2020: No net insect abundance and diversity declines across US long term ecological research sites.

- Nature Ecology & Evolution 4, 1368-1376, DOI: 10.1038/s41559-020-1269-4.
- DAHLEEN, L.S., P. BREGITZER, D. MORNHINWEG, E.W. JACKSON, 2012: Association mapping of Russian wheat aphid resistance in barley as a method to identify diversity in the National Small Grains Collection. *Crop Science* 52 (4), 1651–1662, DOI: 10.2135/cropsci2011.09.0525.
- DAS CHOUDHURY, S., A. SAMAL, T. AWADA, 2019: Leverage image analysis for high-throughput plant phenotyping. *Frontiers in Plant Science* 10 (508), DOI: 10.3389/fpls.2019.00508.
- DIXON, A.F.G., 1971: The life-cycle and host preferences of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L., and their bearing on the theories of host alternation in aphids. *Annals of Applied Biology* 68 (2), 135-147, DOI: 10.1111/j.1744-7348.1971.tb06450.x.
- DOGIMONT, C., A. BENDAHMANE, V. CHOVELON, N. BOISSOT, 2010: Host plant resistance to the wheat grain aphid in cultivated crops: genetic and molecular bases, and interactions with aphid populations. *Comptes Rendus Biologies* 333 (6-7), 566–573, DOI: 10.1016/j.crv.2010.04.003.
- DU TOIT, F., M.C. WALTERS, 1984: Damage assessment and economic threshold values for the chemical control of the Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Mordvilko) on winter wheat. In: *Progress in Russian Wheat Aphid (Diuraphis noxia) research in the Republic of South Africa*. WALTERS, M.C. (Ed), Department of Agriculture, Republic of South Africa. Technical communication 191, p. 58-62.
- EDWARDS, O.R., B. FRANZMANN, D. THACKRAY, S. MICIC, 2008: Insecticide resistance and implications for future aphid management in Australian grains and pastures: a review. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 48 (12), 1523-1530, DOI: 10.1071/EA07426.
- EU KOMMISSION, 2020: Mitteilung der Kommission an das europäische Parlament, den Rat, den europäischen Wirtschafts- und Sozialausschuss der Regionen – „Vom Hof auf den Tisch“ – eine Strategie für ein faires, gesundes und umweltfreundliches Lebensmittelsystem. URL: https://eur-lex.europa.eu/resource.html?uri=cellar:ea0f9f73-9ab2-11ea-9d2d-01aa75ed71a1.0003.02/DOC_1&format=PDF (18.06.2021).
- FINLAY, K.J., J.E. LUCK, 2011: Response of the bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*) to climate change in relation to its pest status, vectoring potential and function in a crop-vector-virus pathosystem. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 144 (1), 405-421, DOI: 10.1016/j.agee.2011.08.011.
- FOSTER, S.P., R. HARRINGTON, A.M. DEWAR, I. DENHOLM, A.L. DEVONSHIRE, 2002: Temporal and spatial dynamics of insecticide resistance in *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). *Pest Management Science* 58 (9), 895-907, DOI: 10.1002/ps.553.
- FU, J., S.H. ZHANG, S.M. WEN, X.J. YANG, 2008: SSR markers linked to a wheat aphid resistance gene. *Journal of Agricultural University Hebei* 31 (5), 1-4.
- GARZO, E., M. FERNÁNDEZ-PASCUAL, C. MORCILLO, A. FERERES, M.L. GÓMEZ-GUILLAMÓN, W.F. TJALLINGH, 2017: Ultrastructure of compatible and incompatible interactions in phloem sieve elements during the sty-let penetration by cotton aphids in melon. *Insect Science* 25 (4), 631–642, DOI: 10.1111/1744-7917.12447.
- GIRMA, M., K.D. KOFOID, J.C. REESE, 1998: Sorghum germplasm tolerant to greenbug (Homoptera: Aphididae) feeding damage as measured by reduced chlorophyll loss. *Journal of the Kansas Entomological Society* 71 (2), 108-115.
- GOGGIN, F.L., A. LORENCE, C.N. TOPP, 2015: Applying high-throughput phenotyping to plant-insect interactions: picturing more resistant crops. *Current Opinion in Insect Science* 9, 69-76, DOI: 10.1016/j.cois.2015.03.002.
- GRAY, S.M., F.E. GILDOW, 2003: Luteovirus-aphid interactions. *Annual Review of Phytopathology* 41, 539-566, DOI: 10.1146/annurev.phyto.41.012203.105815.
- GRAY, S.M., M.C. CAILLAUD, M. BURROWS, D.M. SMITH, 2007: Transmission of two Viruses that cause Barley yellow dwarf is controlled by different loci in the aphid, *Schizaphis graminum*. *Journal of Insect Science* 7 (25), DOI: 10.1673/031.007.2501.
- HALLMANN C.A., M. SORG, E. JONGEJANS, H. SIEPEL, N. HOFLAND, H. SCHWAN, ... H. DE KROON, 2017: More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE* 12 (10), e0185809, DOI: 10.1371/journal.pone.0185809.
- HAMPP, H., J. JEHL, 1937: Blattlausbekämpfungsversuche auf dem Hopfengut. *Nachrichtenblatt für den Deutschen Pflanzenschutzdienst* 5, 43-45.
- HEY, A., 1952: Verbreitung und Bekämpfung virusübertragender Blattläuse in Beziehung zum Auftreten von Kartoffelviren im Nachbau. *Nachrichtenblatt für den Deutschen Pflanzenschutzdienst* 6, 181-187.
- HOIDAL, N., R.L. KOCH, 2021: Perception and use of economic thresholds among farmers and agricultural professionals: A case study on soybean aphid in Minnesota. *Journal of Integrated Pest Management* 12 (1), 9, DOI: 10.1093/jipm/pmab003.
- HOLLOWAY, P., D. KUDENKO, J.R. BELL, 2018: Dynamic selection of environmental variables to improve the prediction of aphid phenology: A machine learning approach. *Ecological Indicators* 88, 512-521, DOI: 10.1016/j.ecolind.2017.10.032.
- HU, B.F., 2009: Localization of spring wheat resistance to *Sitobion avenae*. Gansu Agricultural University, Lanzhou.
- JAROŠOVÁ, J., E. BEONI, J.K. KUNDU, 2016: Barley yellow dwarf virus resistance in cereals: Approaches, strategies and prospects. *Field Crops Research* 198, 200-214, DOI: 10.1016/j.fcr.2016.08.030.
- KAMPHUIS, L.G., J.P. KLINGLER, S. JACQUES, L.L. GAO, O.R. EDWARDS, K.B. SINGH, 2019: Additive and epistatic interactions between AKR and AIN loci conferring bluegreen aphid resistance and hypersensitivity in *Medicago truncatula*. *Journal of Experimental Botany* 70 (18), 4887-4902, DOI: 10.1093/jxb/erz222.
- KARL, E., 1992: Artenspektrum der Blattläuse (Homoptera, Aphidina), die mit einer Saugfalle in Aschersleben (Land Sachsen-Anhalt) in den Jahren 1985 bis 1990 gefangen wurden. *Archives of Phytopathology and Plant Protection* 28, 69-74, DOI: 10.1080/03235409209383024.
- KERN, M., T. MEINERS, E. SCHLIEPHAKE, A. HABEKUSS, F. ORDON, T. WILL, 2021: Infection of susceptible/tolerant barley genotypes with Barley yellow dwarf virus alters the host plant preference of *Rhopalosiphum padi* clones depending upon their ability to transmit BYDV. *Journal of Pest Science*, DOI: 10.1007/s10340-021-01367-2.
- KHAJURIA, C., S. IVASHUTA, E. WIGGINS, L. FLAGEL, W. MOAR, M. PLEAU, ... T. CLERK, 2018: Development and characterization of the first dsRNA-resistant insect population from western corn rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte. *PLoS ONE* 13 (5), e0197059, DOI: 10.1371/journal.pone.0197059.
- KIM, S.-Y., T. BENGTSOON, N. OLSSON, V. HOT, L.-H. ZHU, I. ÅHMAN, 2020: Mutations in two aphid-regulated β -1,3-Glucanase genes by CRISPR/Cas9 do not increase barley resistance to *Rhopalosiphum padi* L. *Frontiers in Plant Science* 11, 1043, DOI: 10.3389/fpls.2020.01043.
- KLOTH, K.J., C.J.M. TEN BROEKE, M.P.M. THOEN, M. HANHART-VAN DEN BRINK, G.L. WIEGERS, ... M.A. JONGSMA, 2015: High-throughput phenotyping of plant resistance to aphids by automated video tracking. *Plant Methods* 11, 4, DOI: 10.1186/s13007-015-0044-z.
- KLOTH, J.K., J. BUSSCHER-LANGE, G.L. WIEGERS, W. KRUIJER, G. BUIJS, R.C. MEYER, ... M.A. JONGSMA, 2017: SIEVE ELEMENT-LINING CHAPERONE1 restricts aphid feeding on Arabidopsis during heat stress. *The Plant Cell* 29 (10), 2450-2464, DOI: 10.1105/tpc.16.00424.
- KOGAN, M., 1998: Integrated pest management: historical perspectives and contemporary developments. *Annual Review of Entomology* 43, 243-270, DOI: 10.1146/annurev.ento.43.1.243.
- LINS, E.A., J.P. MAZUCO RODRIGUEZ, S.I. SCOLOSKI, J. PIVATO, M. BALOTIN LIMA, J.M. CUNHA FERNANDES, ... R. RIEDER, 2020: A method for counting and classifying aphids using computer vision. *Computers and Electronics in Agriculture* 169, 105200, DOI: 10.1016/j.compag.2019.105200.
- LIU, X.L., X.F. YANG, C.Y. WANG, Y.J. WANG, H. ZHANG, W.Q. JI, 2012: Molecular mapping of resistance gene to English grain aphid (*Sitobion avenae* F.) in *Triticum durum* wheat line C273. *Theoretical and Applied Genet* 124, 287-293, DOI: 10.1007/s00122-011-1704-7.
- LLEWELLYN, K.S., H.D. LOXDALE, R. HARRINGTON, S.J. CLARK, P. SUNNUCKS, 2003: Migration and genetic structure of the grain aphid (*Sitobion avenae*) in Britain related to climate and clonal fluctuation as revealed using microsatellites. *Molecular Ecology* 12 (1), 21-34, DOI: 10.1046/j.1365-294X.2003.01703.x.
- LLEWELLYN, K.S., H.D. LOXDALE, R. HARRINGTON, S.J. CLARK, P. SUNNUCKS, 2004: Evidence for gene flow and local clonal selection in field populations of the grain aphid (*Sitobion avenae*) in Britain revealed using microsatellites. *Heredity* 93 (2), 143-153, DOI: 10.1038/sj.hdy.6800466.
- LOHAUS, K., S. VIDAL, 2013: Nitrogen supply in conventional versus organic farming systems: effects on the performance of cereal aphids. *Organic agriculture* 3, 129-139, DOI: 10.1007/s13165-013-0051-1.
- LUO, K., G. ZHANG, C. WANG, T. OUELLET, J. WU, Q. ZHU, H. ZHAO, 2014: Candidate genes expressed in tolerant common wheat With resistant to English Grain Aphid. *Journal of Economic Entomology* 107 (5), 1977-1984, DOI: 10.1603/EC14112.
- LUQUET, M., M. HULLÉ, J.-C. SIMON, N. PARISEY, C. BUCHARD, B. JALOUX, 2019: Relative importance of long-term changes in climate and land-use on the phenology and abundance of legume crop specialist and generalist aphids. *Insect Science* 26 (5), 881-896, DOI: 10.1111/1744-7917.12585.

- MILLER, C.A., A. ALTINKUT, N.L.V. LAPITAN, 2001: A microsatellite marker for tagging *Dn2*, a wheat gene conferring resistance to the Russian wheat aphid. *Crop Science* **41** (5), 1584–1589, DOI: 10.2135/cropsci2001.4151584x.
- MITTER, V., M.C. ZHANG, C.J. LIU, R. GHOSH, M. GOSH, C. CHAKRABORTY, 2006: A high-throughput glasshouse bioassay to detect crown rot resistance in wheat germplasm. *Plant Pathology* **55** (3), 433–441, DOI: 10.1111/j.1365-3059.2006.01384.x.
- MORNHINWEG, D.W., D.R. PORTER, J.A. WEBSTER, 2002: Inheritance of Russian wheat aphid resistance in spring barley germplasm line STARS-9577B. *Crop Science* **42** (6), 1891–1893, DOI: 10.2135/cropsci2002.1891.
- MORALES-HOJAS, R., A. GONZALEZ-URIARTE, F.A. IRAIZOZ, T. JENKINS, L. ALDERSON, T. KRUGER, ... J.R. BELL, 2019: Population genetic structure and predominance of cyclical parthenogenesis in the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* in England. *Evolutionary Applications* **13** (5), 1009–1025, DOI: 10.1111/eva.12917.
- MORRISON, W.P., F.B. PEAIRS, 1998: Response model concept and economic impact. In: *Response Model for an Introduced Pest: The Russian Wheat Aphid*. QUISENBERRY, S.S., F.P. PEAIRS (Eds.), Lanham, USA, Thomas Say Publications in Entomological, Entomological Society of America, p. 1–11.
- MUNDT, C.C., 2018: Pyramiding for Resistance Durability: Theory and Practice. *Phytopathology* **108** (7), 792–802, DOI: 10.1094/PHYTO-12-17-0426-RVW.
- NAUEN, R., A. ELBERT, 2003: European monitoring of resistance to insecticides in *Myzus persicae* and *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) with special reference to imidacloprid. *Bulletin of Entomological Research* **93**, 47–54, DOI: 10.1079/BER2002215.
- NG, J.C.K., K.L. PERRY, 2004: Transmission of plant viruses by aphid vectors. *Molecular Plant Pathology* **5** (5), 505–511, DOI: 10.1111/J.1364-3703.2004.00240.X.
- NIU, J., W.-J. YANG, Y. TIAN, J.-Y. FAN, C. YE, F. SHANG, ... J.-J. WANG, 2019: Topical dsRNA delivery induces gene silencing and mortality in the pea aphid. *Pest Management Science* **75**, 2873–2881, DOI: 10.1002/ps.5457.
- PHILIPPI, J., E. SCHLIEPHAKE, H.-U. JÜRGENS, G. JANSEN, F. ORDON, 2015a: Feeding behavior of aphids on narrow-leaved lupin (*Lupinus angustifolius*) genotypes varying in the content of quinolizidine alkaloids. *Entomologie Experimentalis et Applicata* **156** (1), 37–51, DOI: 10.1111/eea.12313.
- PHILIPPI, J., E. SCHLIEPHAKE, H.-U. JÜRGENS, G. JANSEN, F. ORDON, 2015b: Correlation of the alkaloid content and composition of narrow-leaved lupins (*Lupinus angustifolius* L.) to aphid susceptibility. *Journal of Pest Science* **89**, 359–373, DOI 10.1007/s10340-015-0710-y.
- POWELL, K.S., 2012: A holistic approach to future management of grapevine Phylloxera. In: *Arthropod Management in Vineyard*. BOSTANIAN, N., C. VINCENT, R. ISAACS (Eds). Dordrecht, Springer, DOI: 10.1007/978-94-007-4032-7_10.
- PUTERKA, G.J., X. XU, G. LI, B.F. CARVER, P. GUO, 2020: Mechanisms of resistance of new wheat gene *Dn10* in comparison with other *Dn* genes resistant to Russian wheat aphid. *Crop Science* **60** (4), 1782–1788, DOI: 10.1002/csc.2.20051.
- RASHID, M.H., A. KHAN, M.T. HOSSAIN, Y.R. CHUNG, 2017: Induction of Systemic Resistance against Aphids by Endophytic *Bacillus velezensis* YC7010 via Expressing *PHYTOALEXIN DEFICIENT4* in *Arabidopsis*. *Frontiers in Plant Science* **8** (211), DOI: 10.3389/fpls.2017.00211.
- RAGSDALE, D.W., B.P. MCCORNACK, R.C. VENETTE, B.D. POTTER, I.V. MACRAE, E.W. HODGSON, ... E.M. CULLEN, 2007: Economic threshold for soybean aphid (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology* **100** (4), 1258–1267, DOI: 10.1603/0022-0493(2007)100[1258:ETFSAH]2.0.CO;2.
- RAGSDALE, D.W., D.A. LANDIS, J. BRODEUR, G.E. HEIMPEL, N. DESNEUX, 2011: Ecology and management of the soybean aphid in North America. *Annual Review of Entomology* **56** 375–399, DOI: 10.1146/annurev-ento-120709-144755.
- RODRIGUEZ, P.A., J.I.B. BOS, 2013: Towards understanding the role of aphid effectors in plant infestation. *Molecular Plant-Microbe Interactions* **26** (1), 25–30, DOI: 10.1094/MPMI-05-12-0119-FI.
- RODRIGUEZ, P.A., C. ESCUDERO-MARTINEZ, J.I.B. BOS, 2017: An aphid effector targets trafficking protein VP52 in a host-specific manner to promote virulence. *Plant Physiology* **173** (3), 1892–1903, DOI: 10.1104/pp.16.01458.
- SCHENKE, D., D. CAI, 2020: Applications of CRISPR/Cas to improve crop disease resistance: Beyond inactivation of susceptibility factors. *iScience* **23**, 101478, DOI: 10.1016/j.isci.2020.101478.
- SCHLIEPHAKE, E., 2010: Aphid resistance in raspberry and feeding behaviour of *Amphorophora idaei*. *Journal of Plant Diseases and Protection* **117** (2), 60–66.
- SCHLIEPHAKE, E., K. GRAICHEN, F. RABENSTEIN, 2000: Investigations on the vector transmission of the Beet mild yellowing virus (BMV) and the Turnip yellows virus (TuYV). *Journal of Plant Diseases and Protection* **100**, 81–87.
- SEIBOLD, S., M.M. GOSSNER, N.K. SIMONS, N. BLÜTHGEN, J. MÜLLER, D. AMBARLI, ... W.W. WEISSER, 2019: Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature* **574**, 671–674, DOI: 10.1038/s41586-019-1684-3.
- SILVAR, C., A.M. CASAS, D. KOPAHNKE, A. HABEKUß, G. SCHWEIZER, M.P. GRACIA, ... F. ORDON, 2010: Screening the Spanish Barley Core Collection for disease resistance. *Plant Breeding* **129**, 45–52, DOI: 10.1111/j.1439-0523.2009.01700.x.
- SIMON, J.-C., C. RISPE, P. SUNNUCKS, 2002: Ecology and evolution of sex in aphids. *Trends in Ecology & Evolution* **17** (1), 34–39, DOI: 10.1016/S0169-5347(01)02331-X.
- SIMON, J.-C., S. STOECKEL, D. TAGU, 2010: Evolutionary and functional insights into reproductive strategies of aphids. *Comptes Rendus Biologies* **333** (6–7), 488–496, DOI: 10.1016/j.crvi.2010.03.003.
- SIMONS, J.N., 1959: Variation in efficiency of aphid transmission of southern cucumber mosaic virus and potato virus Y in pepper. *Virology* **9** (4), 612–623, DOI: 10.1016/0042-6822(59)90152-7.
- SJÖLUND, M.J., Y.M. ARNSDORF, M. CARNEGIE, E. FORNEFELD, T. WILL, 2018: '*Candidatus Liberibacter solanacearum*' detected in *Trioxa urticae* using suction trap-based monitoring of psyllids in Germany. *Journal of Plant Diseases and Protection* **126**, 89–92, DOI: 10.1007/s41348-018-0187-z.
- STERN, V.M., R.F. SMITH, R. VAN DEN BOSCH, K.S. HAGEN, 1959: The integrated control concept. *Hilgardia* **29** (2), 81–101, DOI: 10.3733/hilg.v29n02p081.
- STRAZYNSKI, P., M. RUSZKOWSKA, 2015: The life cycle functional response of *Rhopalosiphum padi* (L.) to higher temperature: territorial expansion of permanent parthenogenetic development as a result of warmer weather conditions. *Journal of Plant Protection Research* **55** (2), 162–165, DOI: 10.1515/jppr-2015-0021.
- TEULON, D.A.J., I.A.W. SCOTT, 2006: The use of suction traps for detection of unwanted invasive insects and other invertebrates. *New Zealand Plant Protection* **59**, 125–131, DOI: 10.30843/nzpp.2006.59.4446.
- THACKRAY, D.J., A.J. DIGGLE, R.A.C. JONES, 2009: BYDV PREDICTOR: a simulation model to predict aphid arrival, epidemics of Barley yellow dwarf virus and yield losses in wheat crops in a Mediterranean-type environment. *Plant Pathology* **58** (1), 186–202, DOI: 10.1111/j.1365-3059.2008.01950.x.
- THIEME, T., U. HEIMBACH, E. SCHLIEPHAKE, 2001: Nachweis der „Russischen Weizenlaus“, *Diuraphis noxia* (Kurdjumov), in Deutschland. *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes* **53** (2), 35–40.
- THIEME, T., B. TRUBERG, A.F.G. DIXON, 2014: Phenotypic plasticity in the response of aphids to host plant quality *European Journal of Environmental Sciences* **4** (2), 92–96, DOI: 10.14712/23361964.2014.2.
- TIVOLI, B., A. BARANGER, C.M. AVILA, S. BANNIZA, M. BARBETTI, W. CHEN, ... F.J. MUEHLBAUER, 2006: Screening techniques and sources of resistance to foliar diseases caused by major necrotrophic fungi in grain legumes. *Euphytica* **147**, 223–253, DOI: 10.1007/s10681-006-3131-4.
- TOCHO, E., M. RICCI, M.S. TACALITI, D.O. GIMÉNEZ, A. ACEVEDO, U. LOHWASSER, ... A.M. CASTRO, 2012: Mapping resistance genes conferring tolerance to RWA (*Diuraphis noxia*) in barley (*Hordeum vulgare*). *Euphytica* **188**, 239–251, DOI 10.1007/s10681-012-0710-4.
- VAN DEN HEUVEL, J.F.J.M., T.M. BOERMA, D. PETERS, 1991: Transmission of potato leafroll virus from plants and artificial diets by *Myzus persicae*. *Phytopathology* **81**, 150–154.
- VAN DER WESTHUIZEN, A.J., X.-M. QIAN, A.-M. BOTHA, 1998: Differential induction of apoplastic peroxidase and chitinase activities in susceptible and resistant wheat cultivars by Russian wheat aphid infestation. *Plant Cell Reports* **18**, 132–137, DOI: 10.1007/s002990050545.
- VAN NIEKERK, H.A., 2001: Southern Africa Wheat Pool. In: *The World Wheat Book: The History of Wheat Breeding*. BONJEAN, A.P., W.J. ANGUS (Eds.), Paris, Lavoisier Publishing, p. 923–936.
- WEHNER, G., A. SCHIKORA, F. ORDON, T. WILL, 2021: Priming negatively affects feeding behaviour and aphid biomass of *Rhopalosiphum padi* on barley. *Journal of Pest Science*, DOI: 10.1007/s10340-021-01329-8.
- WIESNER, K., 1966: Die Wirkung verschiedener Insektizide auf Blattläuse an Beta-Rüben. *Nachrichtenblatt für den Deutschen Pflanzenschutzdienst* **20**, 65–71.
- WÖHRMANN, K., J. TOMIUK, 1988: Life cycle strategies and genotypic variability in populations of aphids. *Journal of Genetics* **67** (1), 43–52, DOI: 10.1007/BF02927737.

- WOOD, J.T., D. GOULSON, 2017: The environmental risks of neonicotinoid pesticides: a review of the evidence post 2013. *Environmental Science and Pollution Research* **24**, 17285-17325, DOI: 10.1007/s11356-017-9240-x.
- YAN, S., B.-Y. REN, J. SHEN, 2020: Nanoparticle-mediated double-stranded RNA delivery system: A promising approach for sustainable pest management. *Journal of Insect Science* **28** (1), 21-34, DOI: 10.1111/1744-7917.12822.
- ZAMOUM, T., J.-C. SIMON, D. CROCHARD, Y. BALLANGER, L. LAPCHIN, F. VANLERBERGHE-MASUTTI, T. GUILLEMAUD, 2005: Does insecticide resistance alone account for the low genetic variability of asexually reproducing populations of the peach-potato aphid *Myzus persicae*? *Heredity* **94** (6), 630–639, DOI: 10.1038/sj.hdy.6800673.
- ZHANG, S., Z. WEN, C. DiFONZO, O. SONG, D. WANG, 2018: Pyramiding different aphid-resistance genes in elite soybean germplasm to combat dynamic aphid populations. *Molecular Breeding* **38**, 29, DOI: 10.1007/s11032-018-0790-5.
- ZIESCHE, T.M., J. BELL, F. ORDON, E. SCHLIEPHAKE, T. WILL, 2020: Long-term monitoring of insects in agricultural landscapes. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* **22**, 101-106.

© Der Autor/Die Autorin 2021.

 Dies ist ein Open-Access-Artikel, der unter den Bedingungen der Creative Commons Namensnennung 4.0 International Lizenz (CC BY 4.0) zur Verfügung gestellt wird (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.de>).

© The Author(s) 2021.

 This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International License (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.en>).