

Symbionten unterstützen
Herbivorie bei Käfern

Vegetarier mit Helfern

MARTIN KALTENPOTH



Schilfkäfer (hier die Art *Donacia thalassina*) sind bei ihrer spezialisierten Ernährungsweise auf die Unterstützung durch bakterielle Symbionten angewiesen.

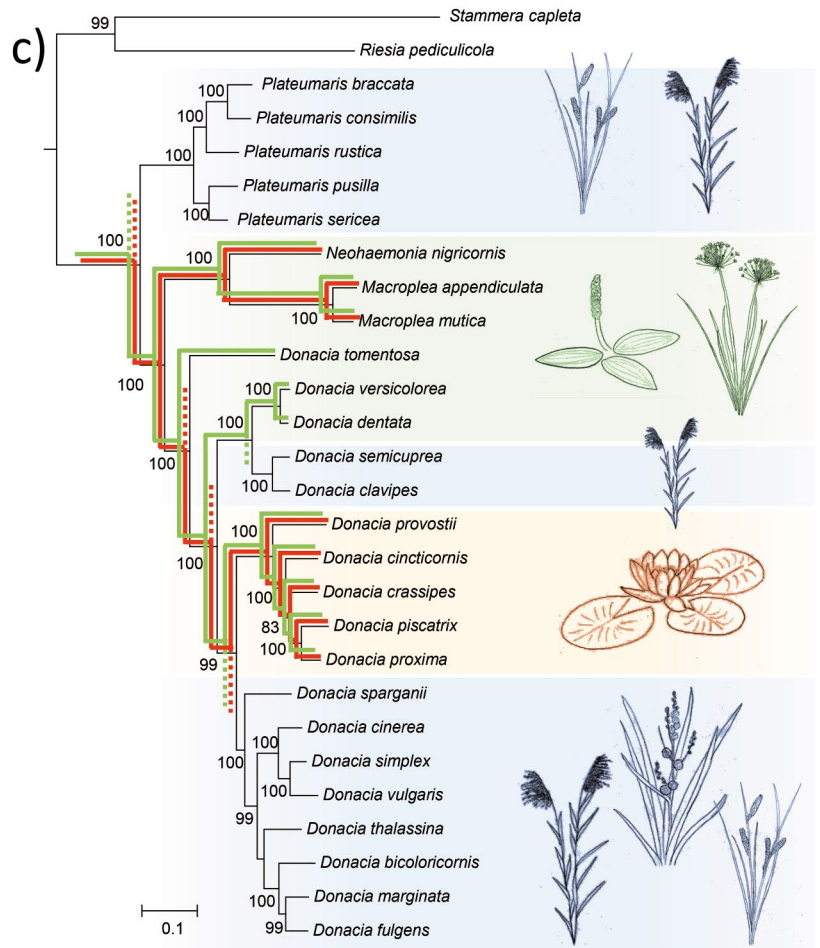
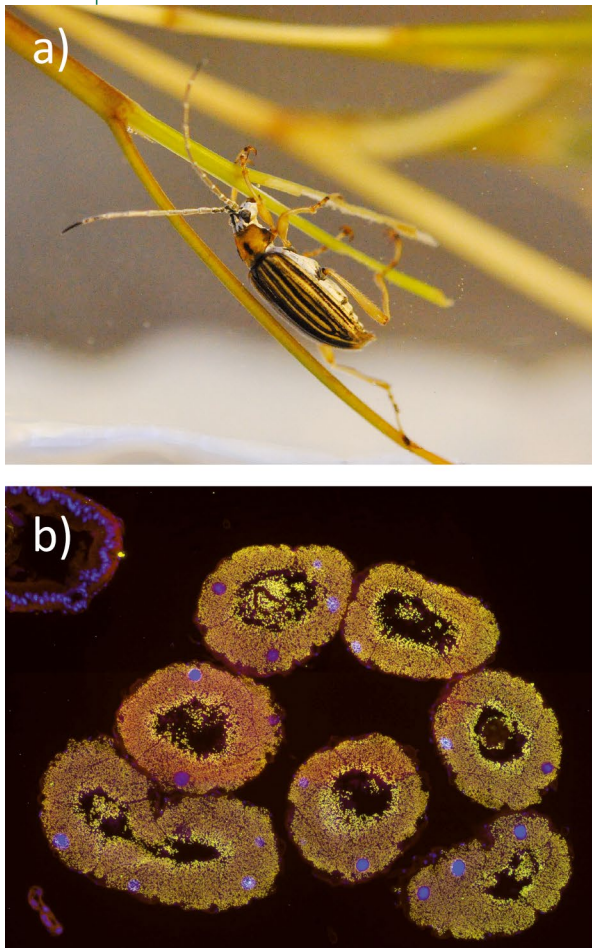
Insekten repräsentieren die artenreichste Tiergruppe der Erde und besiedeln fast alle terrestrischen und limnischen Habitate. Zwei Schlüsselinnovationen, die wohl maßgeblich zum evolutionären Erfolg der Insekten beitrugen, waren die Entwicklung der kompletten ▶ Metamorphose in den sogenannten ▶ holometabolen Insekten und die wiederholte Evolution der Fähigkeit, sich auf rein pflanzliche Nahrung zu spezialisieren. In der artenreichsten Ordnung holometaboler Insekten, den Käfern, mehrten sich die Hinweise, dass symbiotische Mikroorganismen einen wesentlichen Beitrag zur Evolution der ▶ herbivoren Lebensweise leisten, indem sie bei der Ergänzung oder Verwertung der Nahrung eine wichtige Rolle spielen.

Die mit einem grünen Pfeil markierten Begriffe werden im Glossar auf Seite 88 erklärt.

Mit rund 350.000 beschriebenen Arten stellen Käfer die artenreichste Ordnung von Tieren auf der Erde dar [1]. Sie besiedeln ein breites Spektrum an Lebensräumen auf allen Kontinenten mit Ausnahme der Antarktis und nutzen eine Vielzahl verschiedener Nahrungsquellen. Die Fähigkeit, sich auf rein pflanzliche Nahrung zu spezialisieren, ist dabei von besonderem Interesse, da sie wahrscheinlich einen wichtigen Beitrag zum Artenreichtum der Käfer geleistet hat und mehrfach unabhängig voneinander evolviert ist.

Die Spezialisierung auf pflanzliche Nahrung stellt Insekten und andere Tiere allerdings vor gleich mehrere Herausforderungen: Zum einen weisen die meisten pflanzlichen Gewebe ein vergleichsweise niedriges Verhältnis von Stickstoff zu Kohlenstoff auf, so dass sich herbivore Tiere mit der Herausforderung konfrontiert sehen, ihren Bedarf an stickstoffhaltigen Nährstoffen wie Aminosäuren und Vitaminen zu decken. Zum anderen liegt ein Großteil der energie- und kohlenstoffreichen Kohlenhydrate in Form von Polymeren wie Zellulose, Hemizellulose und Pektin in der pflanzlichen Zellwand vor, die schwer verdaulich sind und spezielle Enzyme zum Abbau erfordern. Hinzu kommt, dass viele Pflanzen zu ihrem Schutz toxische

ABB. 1 | SCHILFKÄFER UND IHRE SYMBIONTEN



Die Symbiose mit Bakterien trägt bei Schilfkäfern zur Nährstoffversorgung und Verdauung bei. a) Adulte Käfer der Art *Macroplea mutica*. b) Fluoreszenz-mikroskopische Aufnahme der symbiotischen Bakterien (gelb) in den modifizierten Malpighischen Gefäßen eines adulten Weibchens der Art *Donacia vulgaris*. c) Phylogenetischer Stammbaum der bakteriellen Symbionten der Schilfkäfer, sowie der beiden Polygalakturonasene im Symbiontengenom (in grün und rot). Verlustereignisse der Gene sind durch gestrichelte Linien dargestellt. Wirtspflanzenordnungen der Käfer sind farbig hinterlegt (blau: Poales, grün: Alismatales, orange: Nymphaeales). Abb. c verändert aus [3].

► Sekundärmetabolite produzieren, die die Evolution von Resistenzmechanismen oder Entgiftungsstrategien für Herbivore erforderlich machen.

Während viele Insekten morphologische und physiologische Anpassungen sowie spezielle Verhaltensweisen evolviert haben, die es ihnen ermöglichen, die Herausforderungen einer pflanzlichen Ernährung zu meistern, stellen Symbiosen mit Mikroorganismen eine ebenfalls weit verbreitete Quelle evolutionärer Anpassungen an eine herbivore Lebensweise dar [2], (Abbildung 1). Die Beiträge symbiotischer Bakterien zur Nahrungsergänzung bei Pflanzensaft-saugenden Hemiptera (Blattläuse, Woll- und Schildläuse, Zikaden etc.) und zur Verdauung bei holzfressenden Termiten liefern eindruckliche Beispiele für die Bedeutung bakterieller Symbionten zur herbivoren Ernährung ihrer Wirte. Über die Funktion symbiotischer Bakterien in Käfern war jedoch lange Zeit nur recht wenig bekannt, von einzelnen Schädlingsarten mit ökonomischer

IN KÜRZE

- Käfer stellen die artenreichste Ordnung von Tieren auf der Erde dar. Ein Grund dafür ist wahrscheinlich die mehrfach unabhängig voneinander evolvierte Fähigkeit, sich auf rein pflanzliche Nahrung zu spezialisieren.
- Mikrobielle Symbionten tragen in vielen Käfern zur Nutzung pflanzlicher Nahrungsquellen bei.
- In einigen Käferfamilien liefern mikrobielle Symbionten ihren Wirten essentielle Nährstoffe, die nicht in genügender Menge in der pflanzlichen Nahrung vorhanden sind und die die Käfer nicht selbst herstellen können.
- In anderen Fällen produzieren Symbionten Enzyme zur Verwertung schwer verdaulicher Polymere in der Pflanzenzellwand (Zellulose, Hemizellulose, Pektin) oder zur Entgiftung pflanzlicher Verteidigungssubstanzen.
- Die von Symbionten vermittelten Fähigkeiten eröffnen Käfern neue ökologische Nischen und tragen zum Erfolg verschiedener Forst- und Agrarschädlingsarten bei.
- Angesichts des aktuellen Rückganges vieler Insektenpopulationen ist ein besseres Verständnis ihrer Interaktionen mit Mikroorganismen von großer Bedeutung für den Naturschutz.

Relevanz abgesehen. Funktionelle und genomische Untersuchungen der letzten Jahre bei einer zunehmenden Zahl verschiedener Käferfamilien deuten nun aber darauf hin, dass bakterielle Symbionten nicht nur weit verbreitet sind, sondern auch ein breites Spektrum an Beiträgen zur herbivoren Ernährung ihrer Wirte liefern können.

Bereitstellung essentieller Aminosäuren oder Vitamine durch symbiotische Mikroorganismen

Eines der Hauptprobleme einer rein pflanzlichen Ernährung stellt die oft geringe Konzentration an stickstoffhaltigen Nährstoffen in pflanzlichen Geweben dar. Dies betrifft vor allem die essentiellen Aminosäuren und Vitamine, die Tiere nicht selbst synthetisieren können und für die sie daher auf externe Quellen angewiesen sind. Während räuberische, pilzfressende und omnivore Insekten in der Regel ihren Bedarf an diesen Substanzen über die Nahrung decken können, hängt die Versorgung bei Herbivoren stark davon ab, von welchen pflanzlichen Geweben sie sich ernähren. Pflanzensaft ist dabei besonders nährstoffarm, und alle bislang untersuchten auf das Saugen von Phloem- oder Xylemsaft spezialisierten Hemiptera weisen obligate mikrobielle Symbionten auf, die ihren Wirten die limitierten Aminosäuren und Vitamine zur Verfügung stellen. Diese Symbionten werden meist in spezialisierten Wirtszellen, den sogenannten ▶ Bakteriozyten, beherbergt und in den Eiern an die nächste Generation weitergegeben. Die enge Assoziation mit dem Wirt und die oft sehr lange koevolutionäre Vergangenheit (bis zu mehreren hundert Millionen Jahren) führen dabei in den meisten Fällen zu beidseitiger Abhängigkeit sowie dem Verlust großer Teile des Symbiontengenoms. Dieser Prozess der sogenannten Genomerossion ist in dem reduzierten Selektionsdruck auf viele Gene begründet, die in der stabilen Umgebung der Wirtszelle nicht mehr benötigt werden. Da als Ergebnis viele der obligat intrazellulären Symbionten von Insekten nur noch über ein minimales Set an Metabolismusgenen verfügen, lassen die Genomsequenzen der Symbionten oft präzise Rückschlüsse auf deren funktionelle Bedeutung für ihre Wirte zu.

Bei Käfern ist die Ernährung von pflanzlichem Phloem oder Xylem nur von wenigen Taxa bekannt. Eines davon sind die semi-aquatischen Schilfkäfer (Donaciinae), eine Unterfamilie der Blattkäfer (Chrysomelidae). Die Larven dieser Käfer leben in Teichen und Seen und bohren die Wurzeln von Wasserpflanzen an, deren Pflanzensaft sie als Nahrung nutzen. Außerdem beziehen sie über spezialisierte Atmungsorgane den Sauerstoff aus den Interzellularräumen der Pflanze. Die adulten Käfer hingegen leben bei den meisten Arten oberhalb der Wasseroberfläche und fressen die Blätter der Wirtspflanzen, wobei sie in der Regel auf Pflanzen einer bestimmten Familie beschränkt sind. Obwohl schon lange bekannt ist, dass Schilfkäfer mit bakteriellen Symbionten vergesellschaftet sind, haben erst kürzlich genomische Untersuchungen gezeigt, dass diese

tatsächlich in der Lage sind, die meisten der essentiellen Aminosäuren und eines der B-Vitamine zu produzieren und so die spezialisierte Ernährung der Larven zu ermöglichen (Abbildung 1) [3]. Interessanterweise fehlen jedoch in den Symbionten einiger Schilfkäferarten die Synthesewege für Methionin und/oder Tryptophan, so dass die Wirte den Bedarf dieser Aminosäuren offenbar aus anderen Quellen decken [3].

Eine Ernährungssymbiose mit Hefepilzen kommt bei Brot- und Tabakkäfern (*Stegobium paniceum* und *Lasioderma serricorne*) aus der Familie der Nagekäfer (Ptinidae) vor: Diese Tiere ernähren sich von verschiedenen gelagerten Lebensmitteln und können dadurch ernsthafte Schäden anrichten. Die Symbionten werden in speziellen Mitteldarm-assoziierten Mycetomen beherbergt und tragen zur Versorgung der Wirte mit Aminosäuren, Vitaminen und Sterolen bei. Im Falle des Tabakkäfers könnten die Symbionten außerdem eine Rolle für die Detoxifizierung pflanzlicher Sekundärmetabolite spielen. Ebenfalls mit pilzlichen aber auch mit bakteriellen Ernährungssymbionten assoziiert sind viele Borkenkäfer, die zum Teil als wichtige Schädlinge der Forstwirtschaft auftreten. Die Anreicherung des nährstoffarmen Futters durch Symbionten spielt also in verschiedenen Käferfamilien eine wichtige Rolle, einschließlich ökonomisch relevanter Forst- und Vorratsschädlinge.

Symbiotische Kooperation zur Kutikulasynthese

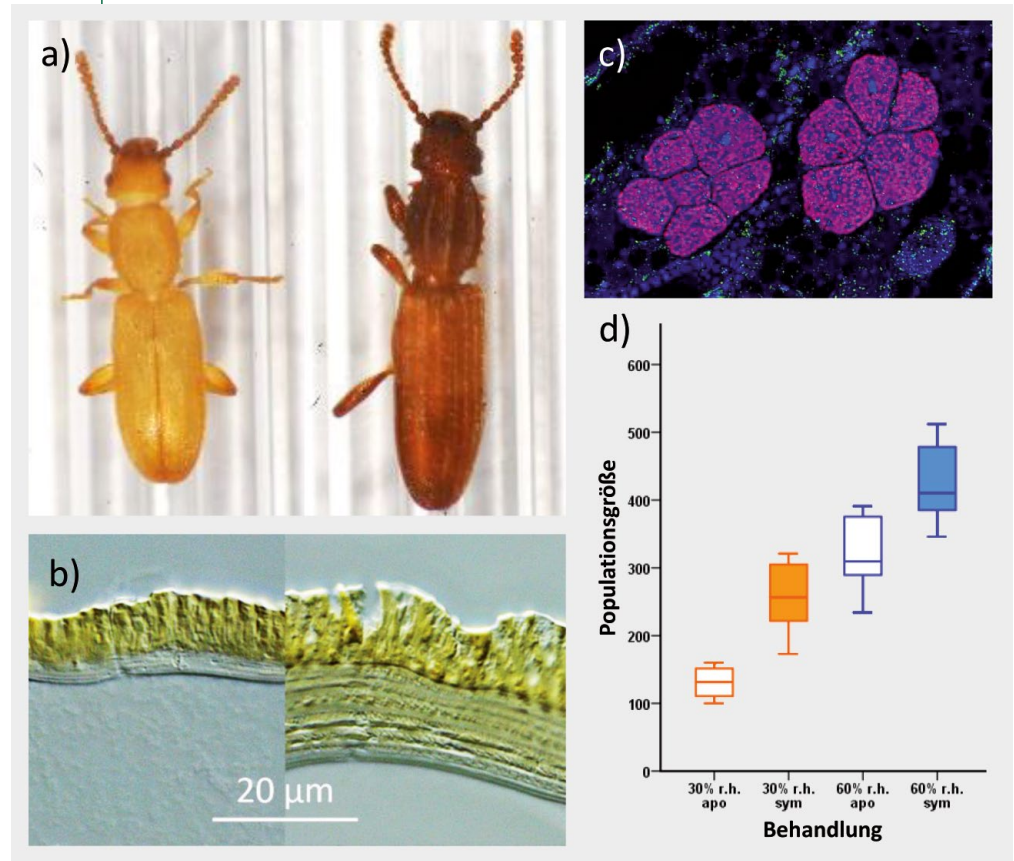
Ein einzelner Nährstoff, der von Käfern in besonderem Maße benötigt wird, ist die aromatische Aminosäure Tyrosin, da sie bei der Synthese des harten Exoskeletts, der Kutikula, einschließlich der bei Käfern verhärteten Vorderflügel (▶ Elytren) eine wichtige Rolle spielt. Die Kutikula besteht hauptsächlich aus drei verschiedenen Komponenten: Chitinfasern, Proteinen und Katecholaminen. Während des Prozesses der Härtung der Kutikula (▶ Sklerotisierung) vermitteln letztere die Vernetzung zwischen Chitin und den kutikulären Proteinen. Diese für die mechanischen Eigenschaften der Kutikula so wichtigen Katecholamine sind von Tyrosin oder dessen Vorläufer Phenylalanin abgeleitet. Darüber hinaus bildet Tyrosin die Vorstufe für Melanin, das für die dunkle Färbung der Kutikula verantwortlich ist. Da die Aushärtung und mechanische Verstärkung der Kutikula während der Sklerotisierung mit den Mengen an Katecholaminen korreliert, die zur Vernetzung verwendet werden, sind hohe Mengen an Tyrosin erforderlich, um harte Kutikula wie im Bereich der Mandibeln, Kopfkapsel oder auch – im Fall von Käfern – der Elytren aufzubauen [4]. Da die Elytren in Käfern groß, ▶ melanisiert und stark sklerotisiert sind, müssen erhebliche Mengen an aromatischen Aminosäuren in ihre Herstellung investiert werden [4].

Insekten sind zwar in der Lage, Tyrosin aus Phenylalanin zu synthetisieren, können aber letzteres nicht selbst herstellen und sind daher auf eine externe Quelle aroma-

tischer Aminosäuren angewiesen. In diesem Kontext wurden kürzlich mehrere Symbiosen bei Insekten, vor allem bei Käfern, beschrieben, deren vornehmliche oder sogar einzige Funktion in der Bereitstellung aromatischer Aminosäuren für die Kutikulasynthese, -sklerotisierung und -melanisierung zu liegen scheint. Insbesondere das stark erodierte Genom des gamma-proteobakteriellen Symbionten *Nardonella*, der in verschiedene Rüsselkäfer (Curculionioidea) vorkommt, enthält einen vollständigen Tyrosinbiosyntheseweg, aber keine Synthesewege für andere essentielle und nicht-essentielle Aminosäuren oder Vitamine [5]. Folglich führte die experimentelle Entfernung der Symbionten zu Käfern mit weicher und heller Kutikula, was die Rolle der Symbionten bei der Sklerotisierung und Melanisierung unterstreicht [5]. Ähnliche Effekte wurden bei *Sitophilus*-Arten (Curculionidae, Dryophthorinae) und in *Oryzaephilus surinamensis* (Silvanidae) beobachtet, die jeweils Symbionten beherbergen, die phylogenetisch von *Nardonella* weit entfernt sind (Abbildung 2) [6, 7]. Darüber hinaus beherbergen mehrere Bostrichiden-Arten Symbionten, die nah zu denen von *O. surinamensis* verwandt sind, was auf eine Beteiligung an der Kutikulaausbildung hindeutet.

Während die mechanistischen Grundlagen der Symbionten-unterstützten Kutikulasynthese und deren Auswirkungen auf das Wachstum, die Reproduktion und das Überleben des Wirts eingehend charakterisiert wurden [7], sind experimentelle Studien zur ökologischen Bedeutung dieser Symbiosen bislang rar. Engl et al. [6] konnten aber zeigen, dass die dickere Kutikula symbiotischer gegenüber der aposymbiotischer Getreideplattkäfer (*O. surinamensis*) zu einem verbesserten Schutz gegen Wasserverlust und einem erhöhten Populationswachstum vor allem bei geringer Luftfeuchtigkeit führte (Abbildung 2). Die Symbionten-vermittelte Versorgung mit aromatischen Aminosäuren oder deren Vorläufern kann es dem Wirt somit ermöglichen, ungünstige Umweltbedingungen zu überleben und ökologische Nischen mit niedriger Luftfeuchtigkeit zu besetzen, einschließlich anthropogener Lebensräume wie Getreidesilos, die zur Verhinderung von Schimmelbefall besonders trocken gehalten werden. Während verschiedene Getreideschädlinge

ABB. 2 | SYMBIOSE ZUR KUTIKULABILDUNG IM GETREIDEPLATTKÄFER *ORYZAEPHILUS SURINAMENSIS*



a) Aposymbiotischer (d. h. symbiontenfreier, links) und symbiotischer (rechts) Käfer im Vergleich. Deutlich zu sehen ist die weniger stark melanierte Kutikula des aposymbiotischen Tieres. b) Repräsentative Bilder von Kutikulaquerschnitten eines aposymbiotischen (links) und eines symbiotischen (rechts) Käfers. c) Intrazelluläre symbiotische Bakterien (magenta) in Bakteriozyten eines adulten Käfers. d) Einfluss der Symbionten und der relativen Luftfeuchte (r. h.) auf das Populationswachstum bei *O. surinamensis* nach drei Monaten, ausgehend von Startpopulationen von 50 Käfern pro Replik (8 Replikate pro Behandlung). Apo = aposymbiotische Käfer, sym = symbiontenhaltige Käfer. Abb. a, b und d verändert aus [6], c: Tobias Engl.

mit symbiotischen Bakterien unter trockenen Bedingungen leben und wahrscheinlich durch die Symbionten von einer erhöhten Austrocknungsresistenz profitieren, wurden andere ökologische Vorteile (v. a. eine verbesserte mechanische Verteidigung gegen Prädatoren, ► Parasitoide und Krankheitserreger) bisher noch nicht untersucht. Es ist aber davon auszugehen, dass symbiotische Allianzen zur Versorgung mit aromatischen Aminosäuren bei Käfern weiter verbreitet und ökologisch wichtiger sind als derzeit bekannt.

Abbau pflanzlicher Zellwände durch Symbionten

Neben der limitierten Verfügbarkeit essentieller Nährstoffe in vielen pflanzlichen Geweben stellt die schwere Verdaulichkeit der Kohlenstoffquellen eine große Herausforderung für Herbivore dar. Ein großer Teil des Kohlenstoffs

und der Energie liegt nämlich in der pflanzlichen Zellwand in Form von Polymeren wie Zellulose, Hemizellulose und Pektin vor, für deren Aufspaltung spezielle Enzyme notwendig sind. Solche Enzyme waren lange Zeit nur von Mikroorganismen bekannt, mittlerweile wissen wir aber, dass auch viele Insekten über entsprechende Gene in ihren Genomen verfügen. In einigen Fällen konnte die Aufnahme dieser Gene in die Wirtsgenome auf horizontale Transferereignisse von Mikroorganismen zurückgeführt werden. So verfügen etwa die meisten Blatt- und Rüsselkäfer über Pektinasegene in ihren Genomen, die aus mehreren horizontalen Gentransferereignissen von Pilzen und Bakterien hervorgegangen sind [8]. In anderen Fällen aber werden die Enzyme zum Abbau der pflanzlichen Zellwandbestandteile nicht von wirtseigenen Genen kodiert, sondern von symbiotischen Mikroorganismen zur Verfügung gestellt.

Die bekannteste Symbiose zur Verdauung polymerer Kohlenhydrate bei Insekten stellt die Assoziation zwischen Termiten und ihrer komplexen mikrobiellen Gemeinschaft dar, die aus Protisten, Pilzen, Archaeen und diversen Bakterien bestehen kann und beim Abbau der zellulosereichen Nahrung eine wesentliche Rolle spielt. Bei holzfressenden Käfern der Familie Passalidae wurde kürzlich eine funktionell ähnliche Symbiose mit Darmbakterien beschrieben, die ebenfalls eine wesentliche Rolle bei der Verdauung der Lignozellulose-reichen Nahrung und der Anreicherung mit Stickstoff spielt: Die bakteriellen Symbionten im Darm dieser Käfer produzieren eine Vielzahl von Enzymen zum Abbau von Lignin, Zellulose und Hemizellulose und der Fermentation der Abbauprodukte sowie zur Fixierung von Stickstoff [9]. Neben der Bedeutung der mikrobiellen Aktivität für die Nahrungsaufspaltung der adulten Käfer werden die vorverdauten und Stickstoff-angereicherten Produkte außerdem über den Kot ausgeschieden und dienen den Larven als Nahrung, die mit ihren unterentwickelten Mandibeln nicht in der Lage sind, Hartholz zu fressen [9]. Insofern spielt die mikrobielle Symbiose nicht nur eine bedeutende Rolle für die Ökologie dieser Käfer, sondern ermöglicht auch das subsoziale Verhalten mit elterlicher Fürsorge.

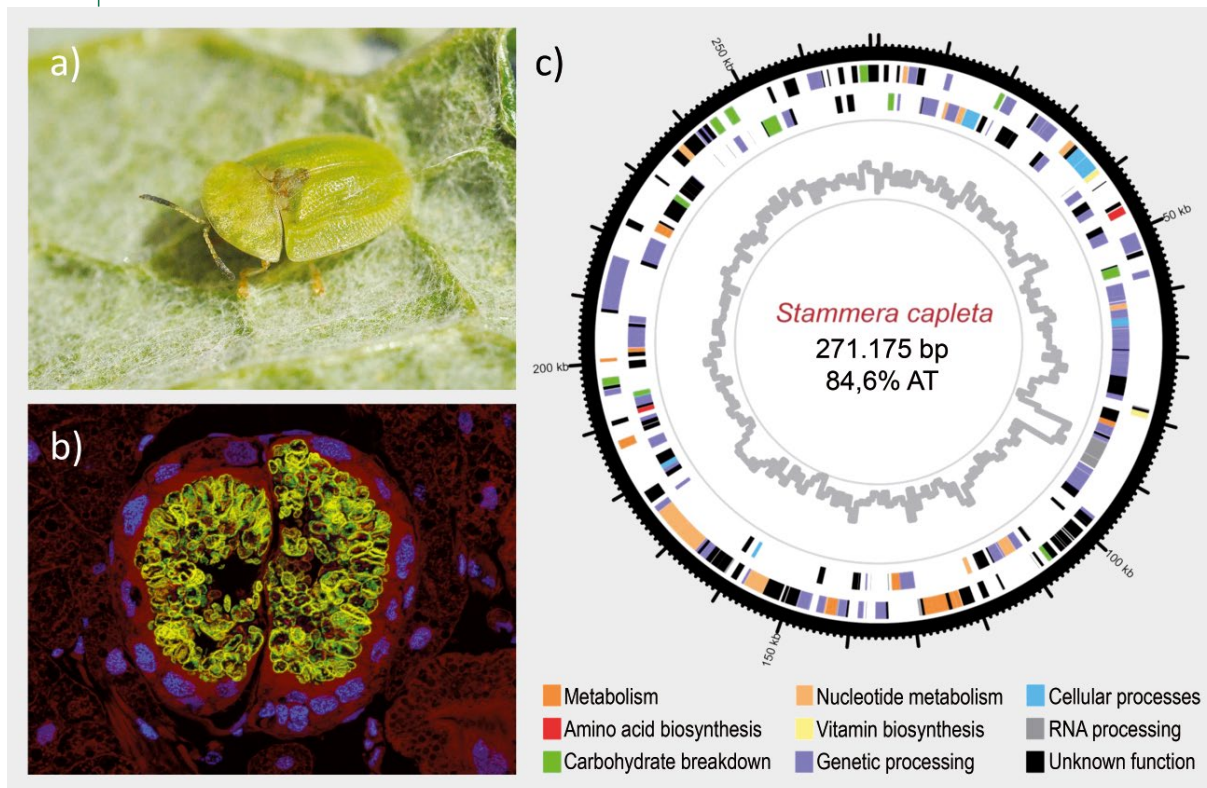
Neben holzfressenden Insekten sehen sich auch Blattfresser mit der Herausforderung konfrontiert, die pflanzlichen Zellwandbestandteile zu verdauen, um sie als Kohlenstoff- und Energiequelle zu nutzen und effizienteren Zugang zum nährstoffreichen Zellinhalt zu erlangen. Dem Distelschildkäfer *Cassida rubiginosa* (Chrysomelidae) kommen dabei bakterielle Symbionten zu Hilfe, die extrazellulär in spezialisierten Organen am Übergang zwischen Vorder- und Mitteldarm leben. Diese Symbionten weisen mit 271.175 Basenpaaren das bis dahin kleinste bekannte Genom eines extrazellulär lebenden Organismus auf und verfügen dementsprechend über einen extrem reduzierten fermentativen Metabolismus (Abbildung 3) [10]. Sie produzieren aber zwei Pektinasen, nämlich eine Polygalakturonase und eine Rhamnogalakturon-Lyase, die die wirt-

seigenen Zellulasen komplementieren und beim Abbau der pektinreichen Zellwände der Wirtspflanze helfen und so für die erfolgreiche Entwicklung der Käfer unabdingbar sind [10]. Eine vergleichende Untersuchung der Symbiontengenome von 13 Schildkäferarten ergab das generelle Vorhandensein der Polygalakturonase in allen Arten, während die Rhamnogalakturon-Lyase nur in einigen Arten vorzukommen scheint [11]. Da genau diese Gruppe von Arten ein besonders breites Spektrum an Nahrungspflanzen nutzt, könnten die Symbionten einen wichtigen Einfluss auf die Wirtspflanzennutzung der Käfer haben.

Einen ähnlichen Beitrag zur Verdauung der pflanzlichen Nahrung leisten die Symbionten einiger Schilfkäferarten. Wie oben bereits angesprochen unterstützen diese Symbionten die Ernährung der Schilfkäferlarven durch die Produktion von essentiellen Aminosäuren und Vitaminen. Bei einigen Arten enthalten die Symbiontengenome aber zusätzlich ein oder zwei Gene für Polygalakturonasen, die beim Aufbrechen der Pflanzenzellwände wie bei den Schildkäfern komplementär zu den Käfer-eigenen Zellulasen wirken [3]. Diese Polygalakturonasen sind vermutlich vor allem in den blattfressenden Adulttieren von Bedeutung, da männliche Käfer nur bei den Arten die Symbionten bis ins Adultstadium hinein behalten, bei denen diese mindestens eine der Pektinasen produzieren [3]. Die beiden unterschiedlichen Funktionen der Symbionten in verschiedenen Lebensstadien der Käfer gehen mit einem Wechsel in der Lokalisation einher: Die in den Larven vermutlich zur Aminosäure- und Vitaminversorgung wichtigen Bakterien leben in diesem Stadium intrazellulär, während sie in den adulten Käfern sowohl intra- als auch extrazellulär vorkommen [3]. Das extrazelluläre Vorkommen erleichtert vermutlich den Transport der Pektinasen in den Darm, da bei intrazellulärer Symbiontenlokalisierung spezialisierte Transportsysteme zur Passage der Enzyme durch die Wirtszellmembran nötig wären. Interessanterweise korreliert auch bei den Schilfkäfern das Vorkommen der Pektinasen im Symbiontengenom mit der Wirtspflanzennutzung der Käfer: Alle Wirtspflanzenwechsel zu pektinarmen Süßgrasgewächsen (Poales) gingen mit dem Verlust der Pektinasen einher, was eine spätere Rückkehr zu pektinreichen Wirtspflanzen offenbar verhinderte (Abbildung 1) [3]. Insofern können Symbiosen mit Mikroorganismen nicht nur die metabolischen Fähigkeiten und das ökologische Potenzial ihrer Wirte aufbessern, sondern bei Verlust bestimmter Gene auch die ökologische Nische ihrer Wirte einschränken.

Detoxifizierung pflanzlicher Sekundärmetabolite

Viele Pflanzen verteidigen sich gegen herbivore Insekten mit Hilfe eines Arsenal an toxischen Sekundärmetaboliten, an die sich Spezialisten ihrerseits durch Resistenz- oder Detoxifizierungsstrategien angepasst haben. Seit der wegweisenden Arbeit von Ehrlich und Raven [12] zur Wirts-

ABB. 3 | VERDAUUNGSSYMBIOSE DES SCHILDKÄFERS *CASSIDA RUBIGINOSA*

a) Adulter Distelschildkäfer. b) Extrazellulär in einem spezialisierten Organ am Vorder-/Mitteldarm des Käfers lebende symbiotische Bakterien (grün). c) Das Genom von *Stammera capleta*, dem Symbionten von *C. rubiginosa*.

Abb. b: Benjamin Weiss, Abb. c aus [10].

pflanzennutzung bei Schmetterlingen wird dieses koevolutionäre Wettrüsten als eine der treibenden Kräfte bei der Entstehung des immensen Artenreichtums von Insekten und Pflanzen angesehen. Die Anpassungen auf der Seite der Insekten können dabei durch wirtseigene Mechanismen des Abbaus, der Toleranz oder Sequestrierung der Toxine vermittelt werden oder auf mikrobiellen Symbionten beruhen. Obwohl letzteres bei Insekten als weit verbreitet angenommen wird, gibt es bislang recht wenige gut belegte Beispiele, die die molekulare Grundlage der Symbionten-vermittelten Entgiftung mit den Fitnesskonsequenzen für den Wirt verknüpfen.

Käfer, die sich ausschließlich von Koniferen ernähren, sind einem breiten Spektrum toxischer ▶ Mono- und Diterpene ausgesetzt, deren Abbaumechanismen in bestimmten Gruppen von Proteobakterien charakterisiert wurden. Metagenomische Analysen verschiedener Borkenkäfer deuten darauf hin, dass deren mikrobielle Darmgemeinschaft tatsächlich Terpen-abbauende Bakterien enthält, die diese pflanzlichen Sekundärmetabolite als Nährstoffquelle nutzen können [13]. Interessanterweise weist die Darmgemeinschaft des nur entfernt verwandten Fichtenrüsselkäfers *Hylobius abietis* eine überraschende Ähnlichkeit zu der der Borkenkäfer auf, und Untersuchungen Antibiotika-behandelter Käfer unterstützen die Hypothese,

dass die bakteriellen Symbionten ebenfalls zur Detoxifizierung der Terpene im Käfer beitragen [14].

Besonders eindrücklich wurde die Symbionten-vermittelte Detoxifizierung des pflanzlichen Sekundärmetaboliten Koffein im Kaffeekirschenkäfer (*Hypothenemus hampei*) nachgewiesen. Wegen der Toxizität von Koffein ist dieser Käfer das einzige Insekt, das seinen kompletten Lebenszyklus in Kaffeebohnen als ausschließlicher Nahrungsquelle vollenden kann. Der Kaffeekirschenkäfer stellt daher einen wirtschaftlich bedeutsamen Schädling der Kaffeepflanze dar. Bei der Untersuchung seiner mikrobiellen Darmgemeinschaft stellte sich die Bakteriengattung *Pseudomonas* als besonders weit verbreitet und häufig heraus [15]. Antibiotika-behandelte Käfer waren nicht mehr zum Abbau von Koffein in der Lage, aber die Zufütterung eines aus dem Darm isolierten *Pseudomonas fulva*-Stammes stellte diese Fähigkeit wieder her. Die durch die Antibiotikabehandlung reduzierte Fitness der Käfer blieb allerdings auch nach der Zugabe von *P. fulva* unverändert niedrig, so dass offenbar weitere Bakterien für die Reproduktion von *H. hampei* notwendig sind oder die Antibiotikabehandlung einen direkten Einfluss auf den Käfer hat [15]. Die Studien an Borkenkäfern, Fichtenrüsslern und Kaffeekirschenkäfern belegen eindrücklich die Bedeutung mikrobieller Darmsymbion-

GLOSSAR

Bakteriozyten: Spezialisierte Zellen zur Beherbergung intrazellulärer Bakterien.

Elytren: Verhärtete Vorderflügel der Käfer.

Hemiptera: Insektenordnung der Schnabelkerfe (Blattläuse, Woll- und Schildläuse, Zikaden etc.).

Herbivor: Pflanzenfresser.

Holometabol: Insekten, die eine vollständige Metamorphose (Larve, Puppe, Adulttier) durchlaufen.

Malpighische Gefäße: Exkretionsorgane der Insekten.

Melanisierung: Prozess der Ausfärbung der Kutikula durch Anreicherung des dunklen Pigments Melanin.

Metamorphose: Umwandlung von der Larve zum adulten Tier.

Mono- und Diterpene: Aus zwei bzw. vier Isopreneinheiten bestehende Sekundärmetabolite von Pflanzen.

Parasitoid: Parasit, der seinen Wirt während der Entwicklung tötet.

Sekundärmetabolit: Chemische Stoffe, die für das Wachstum und Überleben des Produzenten nicht notwendig sind, aber z. B. der Verteidigung dienen.

Sklerotisierung: Prozess der Aushärtung der Kutikula.

ten für die Nutzung chemisch verteidigter Pflanzen durch herbivore Käfer und deuten auf die wichtige Rolle detoxifizierender Symbionten für den Schädlingsstatus dieser forst- und agrarwirtschaftlich bedeutsamen Schädlinge hin.

Ausblick

Durch die Versorgung mit limitierten Nährstoffen sowie Verdauungs- oder Entgiftungsenzymen tragen mikrobielle Symbionten zur Fähigkeit vieler Käfer bei, sich von einer rein pflanzlichen Diät zu ernähren. In manchen Fällen bestimmen sie sogar das Wirtspflanzenspektrum ihrer Wirte. Die bisher auf Symbionten untersuchten Käferarten stellen allerdings nur einen Bruchteil der bekannten Diversität dar, so dass davon auszugehen ist, dass noch viele weitere Symbiosen auf ihre Entdeckung warten. Die Untersuchung der symbiotischen Interaktionen zwischen Käfern und Mikroorganismen liefert spannende Einblicke in den evolutionären Prozess der Entstehung neuer Anpassungen und trägt zu unserem Verständnis der Gründe für den außerordentlichen Erfolg der artenreichsten Tiergruppe auf der Erde bei.

Zusammenfassung

Die Spezialisierung auf pflanzliche Nahrung ist einer der Faktoren, die zum außergewöhnlichen Artenreichtum einiger Käferfamilien beigetragen haben. Um die Herausforderungen einer rein herbivoren Lebensweise zu meistern, sind viele Käferarten mit mikrobiellen Symbionten assoziiert, die sie entweder im Darm oder in speziellen Organen beherbergen. Die Mikroorganismen unterstützen die Ernäh-

rung des Wirtes durch die Bereitstellung limitierter Nährstoffe, vor allem essenzieller Aminosäuren und Vitamine, durch die Produktion von Enzymen, die beim Aufschluss der pflanzlichen Zellwände helfen, oder durch die Entgiftung pflanzlicher Sekundärmetabolite. Dadurch können die Symbionten ihren Wirten die Nutzung neuer Wirtspflanzen ermöglichen und ihre Widerstandsfähigkeit gegenüber abiotischen Stressfaktoren verbessern. Angesichts des aktuellen Rückganges vieler Insektenarten und ihrer zentralen Bedeutung für die meisten terrestrischen Ökosysteme ist ein genaueres Verständnis ihrer Interaktion mit Mikroorganismen nicht nur von wissenschaftlichem Interesse, sondern auch von großer Bedeutung für den Arten- und Naturschutz.

Summary

Symbiont-assisted herbivory in beetles

A specialized herbivorous lifestyle is one of the key factors contributing to the enormous diversity of several beetle families. To cope with the challenges associated with a strictly plant-based diet, many beetle species engage in symbioses with microorganisms that they harbor in the gut or in specialized organs. These microbial symbionts support their hosts' nutrition by supplementing limiting nutrients, specifically essential amino acids or vitamins, by providing enzymes for the digestion of plant cell wall components, or by detoxifying plant secondary metabolites. As such, the symbionts can enable their insect hosts to utilize novel food plants and improve their resistance towards abiotic stressors. Considering the current decline in insect populations and their central importance for most terrestrial ecosystems, a detailed understanding of their interactions with microorganisms is not only of fundamental interest but also of utmost relevance for nature conservation.

Schlagworte:

Käfer, Bakterien, Symbiose, Mutualismus.

Literatur

- [1] D. Grimaldi, M. S. Engel, Evolution of the insects (Cambridge University Press, New York), 2005, 1–755.
- [2] A. E. Douglas, The microbial dimension in insect nutritional ecology. *Funct. Ecol.*, 2009, 23, 38–47.
- [3] F. Reis et al., Bacterial symbionts support larval sap feeding and adult folivory in (semi-)aquatic reed beetles. *Nat. Commun.*, 2020, 11, 2964.
- [4] M. Y. Noh et al., Cuticle formation and pigmentation in beetles. *Curr. Opin. Insect Sci.*, 2016, 17, 1–9.
- [5] H. Anbutso et al., Small genome symbiont underlies cuticle hardness in beetles. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 2017, 114, E8382–E8391.
- [6] T. Engl T et al., Ancient symbiosis confers desiccation resistance to stored grain pest beetles. *Mol. Ecol.*, 2018, 27, 2095–2108.
- [7] A. Vigneron et al., Insects recycle endosymbionts when the benefit is over. *Curr. Biol.*, 2014, 24, 2267–2273.
- [8] R. Kirsch et al., Horizontal gene transfer and functional diversification of plant cell wall degrading polygalacturonases: Key events in the evolution of herbivory in beetles. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 2014, 52, 33–50.

- [9] J. A. Ceja-Navarro et al., Gut anatomical properties and microbial functional assembly promote lignocellulose deconstruction and colony subsistence of a wood-feeding beetle. *Nature Microbiol.*, 2019, 4, 864–875.
- [10] H. Salem et al., Drastic genome reduction in an herbivore's pectinolytic symbiont. *Cell*, 2017, 171, 1520–1531.
- [11] H. Salem et al., Symbiont digestive range reflects host plant breadth in herbivorous beetles. *Curr. Biol.*, 2020, 30, 2875–2886.
- [12] P. R. Ehrlich, P. H. Raven, Butterflies and plants – a study in coevolution. *Evolution*, 1964, 18, 586–608.
- [13] A. S. Adams et al., Mountain pine beetles colonizing historical and naive host trees are associated with a bacterial community highly enriched in genes contributing to terpene metabolism. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2013, 79, 3468–3475.
- [14] A. Berasategui et al., Gut microbiota of the pine weevil degrades conifer diterpenes and increases insect fitness. *Mol. Ecol.*, 2017, 26, 4099–4110.
- [15] J. A. Ceja-Navarro et al., Gut microbiota mediate caffeine detoxification in the primary insect pest of coffee. *Nat. Commun.*, 2015, 6, 7618.

Der Autor



Martin Kaltenpoth hat 2006 an der Universität Würzburg promoviert. Nach Postdoc-Aufenthalten in Regensburg und Salt Lake City gründete er 2009 die Max-Planck-Forschungsgruppe Insektensymbiosen am MPI für Chemische Ökologie in Jena. Seit 2015 ist er Professor für Evolutionäre Ökologie an der Universität Mainz und seit 2020 Direktor am MPI für Chemische Ökologie. Seine Forschungsarbeit konzentriert sich auf die Evolution, Ökologie und molekulare Basis von Symbiosen zwischen Insekten und Mikroorganismen und wird momentan unter anderem durch die Max-Planck-Gesellschaft und einen ERC Consolidator Grant gefördert (ERC CoG 819585 "SYMBeetle").

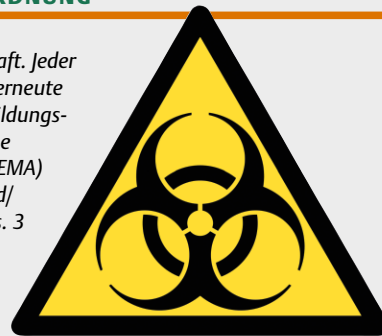
Korrespondenz:

Prof. Dr. Martin Kaltenpoth
Max Planck Institut für Chemische Ökologie
Abteilung Insektensymbiose
Hans-Knöll-Str. 8
07745 Jena
E-Mail: kaltenpoth@ice.mpg.de

FORTBILDUNGSPFLICHT NACH §28 GENTECHNIKSICHERHEITSVERORDNUNG

Die Novelle der Gentechniksicherheitsverordnung (GenTSV) tritt am 1. März 2021 in Kraft. Jeder Projektleiter und BBS muss nun im Abstand von 5 Jahren seine Sachkenntnis durch die erneute Teilnahme an einem Auffrischkurs aktualisieren. Haben Sie sich schon einen Fortbildungsplatz gesichert? In Corona-Zeiten gar nicht so einfach, da online-Auffrischkurse gem. §28 GenTSV aktuell nur von drei Anbietern (AdvoGenConsult, KölnPub und DECHEMA) angeboten werden, während die meisten anderen Anbieter im Lockdown sind. Die Bund/Länder-Arbeitsgemeinschaft Gentechnik hat beschlossen, dass die Regelung in § 28 Abs. 3 GenTSV nicht rückwirkend gelten soll (https://www.lag-gentechnik.de/documents/lagbeschlussammlung_stand_58_sitzung_14_1573819702.11). Die meisten Bundesländer lassen daher noch Gnade vor Recht ergehen. In NRW und Rheinland-Pfalz müssen sie dagegen bereits ab dem 1.3.2021 nachweisen, dass Sie als „alter Hase“ im Gentech-Labor Ihrer Fortbildungspflicht nach § 28 GenTSV (neu) nachgekommen sind, oder wenigstens versucht haben einen Fortbildungsplatz zu ergattern.

Weitergehende Informationen finden Sie unter www.lag-gentechnik.de/Fortbildung.html



NAGOYA-PROTOKOLL



German Nagoya Protocol HuB

Unter der Beteiligung des VBiO ist die Website des German Nagoya Protocol HuB (GNP HuB) am Jahresende online gegangen. Das Projekt versteht sich als Beratungsstelle und Ansprechpartner für akademische Forschende in Deutschland zum Thema gesetzeskonforme Nutzung von biologischen Ressourcen. Zugleich agiert es als Netzwerk für den Austausch mit Forschenden über die Umsetzung des sogenannten Nagoya-Protokolls. Letztere stellt Forschende weltweit vor große Herausforderungen, die die Durchführung einzelner Forschungsprojekte mit biologischem Material aus dem Ausland erschweren können. So müssen die Forschenden beispielsweise

spezifische Genehmigungen für den Zugang und die Nutzung von biologischen Materialien einholen, die sie in ihren Forschungsarbeiten einsetzen wollen. Die Website des Projektes www.nagoyaprotocol-hub.de wird kontinuierlich weiterentwickelt und bietet einen Überblick über bewährte Vorgehensweisen im Umgang mit dem Nagoya-Protokoll, mögliche Stolpersteine, Lösungsoptionen und best practice-Beispiele sowie Tipps und Tricks aus der Praxis. Die Angebote wenden sich sowohl an Neueinsteiger, als auch an erfahrene Forschende.