

Symbiontische Einrichtungen bei Wanzen

STEFAN KÜCHLER

Der beeindruckende Artenreichtum, sowie die ungeheure Anzahl an Individuen machen Insekten zu der wohl erfolgreichsten, tierischen Organismengruppe in terrestrischen Ökosystemen. Doch diese Diversität wäre ohne die Symbiose mit Mikroorganismen, insbesondere Bakterien, kaum vorstellbar. Neben der Ektosymbiose, bei der Symbionten (Mikroorganismen) außerhalb des Wirtsorganismus leben, sind schätzungsweise 15% aller Insekten mit endosymbiontischen Mikroorganismen vergesellschaftet. Hierbei siedeln die Mikroorganismen sowohl extra- als auch intrazellulär in Darm, Leibeshöhle oder bestimmten Geweben, die man Bakteriom bzw. Mycetom nennt.

Interessanterweise lassen sich alle Formen der Endosymbiose auch bei Wanzen finden. Bereits zu Beginn des 19. Jahrhunderts beschrieben Insektenanatomen wie TREVIRANUS (1809), DUFOUR (1833), LEYDIG (1857), und später GLASGOW (1914) sowie KUSKOP (1924) Strukturen, die zeigten, dass Wanzen mit endosymbiontischen Bakterien assoziiert sind. Doch erst die Arbeiten von BUCHNER (1965) und seinen "Schülern" ROSENKRANZ (1939), SCHNEIDER (1940), MÜLLER (1956), HUBER-SCHNEIDER (1957) und SCHORR (1957) gaben einen umfassenden Überblick über die verschiedenen Symbioseformen innerhalb der Wanzen. Obwohl die präparativen und histologischen Arbeiten jener Zeit ungeheuer detailreich waren, konnten aufgrund der Unkultivierbarkeit der Symbionten nur wenige Erkenntnisse zur Biologie und Funktion der Symbiose erbracht werden. Dies dürfte auch der Grund gewesen sein, warum es bis auf wenige Zusammenfassungen (PERICART 1998) in den folgenden Jahren wieder sehr still um die Wanzen und ihre Symbionten wurde. Erst mit dem Aufkommen und der Anwendung molekularer Arbeitsmethoden erhielt die Symbiosenforschung, insbesondere über Wanzen, neue Impulse.

Als geradezu exemplarisch für symbiontische Beziehungen können hierzu die Darmkrypten oder Cecae innerhalb der Vertreter der Pentatomoidea aufgeführt werden. Diese Ausstülpungen am hinteren Darmabschnitt können in zwei Reihen (Plataspidae, Cydnidae), vier Reihen (Scutelleridae, Pentatomidae) oder in zwei flach abgeplatteten Anhängen (Acanthosomatidae) angeordnet sein. Vergleichbare Strukturen finden sich auch bei Coreiden und Alydiden (BUCHNER 1965; FUKATSU & HOSOKAWA 2002; KIKUCHI & FUKATSU 2008; KIKUCHI et al. 2008; KAIWA et al. 2010). Diese Darmkrypten sind prall mit Bakterien gefüllt und stehen nur noch teilweise (Plataspidae, Alydidae) oder nicht mehr (Acanthosomatidae) in direktem Kontakt mit dem eigentlichen Darmsystem (KIKUCHI et al. 2007; KIKUCHI et al. 2009). Dem gegenüber steht die intrazelluläre Unterbringung von Symbionten in Mycetomen, die am stärksten innerhalb der Lygaeidae, sowie Vertretern der Cimicidae verbreitet ist (SCHNEIDER 1940; KÜCHLER et al. 2010; HOSOKAWA et al. 2010a). Als Beispiel kann hierfür die Endosymbiose der Birkenwanze (*Kleidocerys resedae*) angeführt werden, die nach den Vorarbeiten von SCHNEIDER (1940) nochmals molekular aufgearbeitet wurde (KÜCHLER et al. 2010). Das symbiontische Organ dieser Wanze ist mit einer durchschnittlichen Größe von nur einem halben Millimeter entsprechend klein, doch kann es aufgrund seiner tiefroten Färbung und traubenförmigen Struktur nahe des Darmes, mit dem es aber nicht verbunden ist, sehr gut detektiert werden. Die vergrößerten Zellen des Mycetoms (Mycetocyten) sind dabei prall mit Bakterien gefüllt. Diese Form der Beherbergung, sowie die phylogenetische Stellung der Symbionten macht diese mutualistische Beziehung vergleichbar mit anderen endosymbiontischen Wechselbeziehungen, wie sie aus der Tsetsefliege oder Ameisen bekannt sind (AKSOY 1995; SAUER et al. 2000).

Insgesamt verdeutlicht die molekulare Charakterisierung von Endosymbionten, dass vor

allem Bakterien aus der Gruppe der γ -Proteobakterien, speziell Enterobacteriaceae, mehrfach Wechselbeziehungen mit einer Vielzahl von Insekten eingegangen sind (MORAN et al. 2008). Es handelt sich dabei häufig um sogenannte P-(primary)Symbionten, die obligat für die Entwicklung und Überleben der Tiere sind. Auch bei vielen, bisher beschriebenen Endosymbionten der Wanzen handelt es sich um Proteobakterien. So gehören alle bisher beschriebenen Darmbakterien aus Vertretern der Pentatomoidea zur Gruppe der γ -Proteobakterien, sowie Endosymbionten aus diversen Lygaeiden und Cimiciden (HIROSE et al. 2006; HOSOKAWA et al. 2005; HOSOKAWA et al. 2006; PRADO et al. 2006; PRADO & ALMEIDA 2009a; KIKUCHI et al. 2009; KÜCHLER et al. 2010; KAIWA et al. 2010; HOSOKAWA et al. 2010a, b). Bei den meisten dieser Bakterien handelt es sich um gänzlich neue Stämme, die, wenn auch nur vorläufig, bereits jetzt mit klangvollen Namen bedacht wurden: *Candidatus Rosenkranzia clausaccus* (Acanthosomatidae), *Candidatus Ishikawaella capsulatus* (Plataspidae), *Candidatus Benitsuchiphilus tojoi* (Parastrachidae) oder *Candidatus Kleidoceria schneideri* (Lygaeidae).

Dem gegenüber sind eine Vielzahl von Alydidae, Coreidae, sowie Vertretern der Blissinae und Rhyparochrominae mit dem β -Proteobakterium *Burkholderia* vergesellschaftet (KIKUCHI et al. 2005; KIKUCHI, im Druck). Desweiteren wurden der Aktinomyzeten *Rhodococcus* in Reduviidae und das Aktinobakterium *Coriobacterium glomerans* aus Pyrrhocoridae beschrieben (HILL et al. 1976; HAAS & KÖNIG 1988; KALTHENPOTH et al. 2009). Darüber hinaus wurden auch intrazelluläre Bakterien aus den Gattungen *Wolbachia* und *Rickettsia* (beide α -Proteobakterien) in einer Vielzahl von Wanzen nachgewiesen (KIKUCHI & FUKATSU 2003; WEINERT et al. 2009; KÜCHLER et al. 2010). *Wolbachia* sp. scheint auch in der Bettwanze *Cimex lectularius* der primäre, mutualistische Endosymbiont zu sein (HOSOKAWA et al. 2010a).

Neben der Vielfältigkeit, mit der die bakteriellen Symbionten in den Wanzen untergebracht sind, variiert auch die Form der Übertragung. Als Folge ihrer extrazellulären Assoziation mit dem Darmsystem werden die Symbionten der Krypten auf horizontalem Wege auf die nächste Generation übertragen. Hierfür sind bisher drei Möglichkeiten bekannt. (1) Einfaches Beschmieren der Eier mit Symbionten bei Pentatomidae und Acanthosomatidae. Letztere verfügen hierfür über spezielles Beschmierorgan ("lubricating organ") an der Abdominalspitze (ROSENKRANZ 1939; KIKUCHI et al. 2009). (2) Aufnahme von parentalem, Symbionten-enthaltendem Kot: Koprophagie bei Cydnidae, Coreidae, Reduviidae und Pyrrhocoridae (HUBER-SCHNEIDER 1957; SCHORR 1957; DASCH et al. 1984; BEARD et al. 2002; KALTHENPOTH et al. 2009). (3) Ablage von Symbionten-haltigen Kapseln der Plataspidae (HOSOKAWA et al. 2005, 2006). Beeindruckend hierbei ist, dass diese extrazellulären Darmsymbionten sehr viel schneller evolvieren als freilebende Bakterien, sowie eine starke Genomreduzierung und einen hohen AT-Gehalt (DNA-Basen) aufweisen, was in erster Linie Merkmale von intrazellulären Endosymbionten sind. Ebenso interessant erscheint hierbei die Tatsache, dass die Symbionten, trotz der äußeren Verweildauer bei der Übertragung, eine strikte Co-Speziation mit ihrem Wirt eingehen, so dass jede Wanzenart mit einem spezifischen Symbionten vergesellschaftet ist (HOSOKAWA et al. 2006; KIKUCHI et al. 2009).

Dem gegenüber steht die transovariole, vertikale Weitergabe der Endosymbionten der Lygaeidae und Cimicidae (SCHNEIDER 1940; KÜCHLER et al. 2010; HOSOKAWA et al. 2010a). Die Symbionten wandern dabei zuerst vom Mycetom zu den einzelnen Ovarien. Am profunden, apikalen Teil der einzelnen Ovariolen findet sich sodann eine pigmentierte "Infektionszone", in der die Symbionten erst ringartig um die sich entwickelnde Oozyte angeordnet sind. Anschließend werden sie zentral in die Oozyte überführt und abschließend am profunden Pol der Eizelle deponiert.

Keine expliziten Mechanismen einer Weitergabe sind bei Alydidae bekannt, die den *Burkholderia* Symbionten stets aufs neue aus der Umwelt aufnehmen müssen (KIKUCHI et al.

2007).

Die Beschreibung und Lokalisierung von Endosymbionten in Wanzen kann mit molekularen Methoden sehr gut untersucht werden. Doch die eigentliche biologische Bedeutung kann aufgrund der Unkultivierbarkeit der Symbionten auch derzeit nur sehr schwer beantwortet werden. Bei den wenigsten Wanzenarten konnte die tatsächliche Funktion der Symbionten bisher eindeutig geklärt werden. Üblicherweise werden Eier und Larven durch Behandlung mit Antibiotika steril gemacht, um anschließend die Entwicklung der nun Symbionten-freien Tiere zu beobachten. Dies resultiert meist in einem verminderten Wachstum bzw. einer hohen Mortalität der Larven oder einem allgemeinen Fitnessverlust (MÜLLER 1956; ABE et al. 1995; FUKATSU & HOSOKAWA 2002; KIKUCHI et al. 2007; KIKUCHI et al. 2009; PRADO & ALMEIDA 2009b), was wiederum die obligate Funktion der Symbionten bestätigt, aber nicht deren nützlichen Beitrag eruiert. Es wird jedoch vermutet, dass die Darmsymbionten aus Vertretern der Parastrachidae eine Rolle beim Recyclen von Harnsäure spielen (HOSOKAWA et al. 2010b). Desweiteren beschreiben HOSOKAWA et al. (2010a) einen möglichen Zusammenhang von Endosymbionten und der Vitaminbiosynthese bei Cimiciden, der bereits bei diversen Triatominae (Reduviidae) (BAINES 1956) und anderen blutsaugenden Insekten gut nachgewiesen wurde (BUCHNER 1965; AKMAN et al. 2002). Abschließend kann gesagt werden, dass all jene Wanzen, die sich auf die ein oder andere Art und Weise, sei es nun Phloemsaft, Samen oder Blut, einseitig ernähren, in der Regel mit symbiontischen Bakterien assoziiert sind. Demzufolge dürften die meisten Symbionten eine funktionelle Rolle entweder bei 1) dem Aufschluss der Nahrung, 2) der Synthese essentielle Verbindungen (wie Vitamine, Aminosäuren) und/oder 3) dem Recycling von essentiellen Stoffverbindungen (z.B. Harnsäure) spielen.

Literatur:

- ABE, Y., MISHIRO K. & TAKANASHI M. (1995): Symbiont of brown winged green bug, *Plautia stali* SCOTT. - Jpn. J. Appl. Entomol. Z. **39**, 109–115.
- AKMAN, L., YAMASHITA, A., WATANABE, H., OSHIMA, K., SHIBA, T., HATTORI, M. & AKSOY, S. (2002): Genome sequence of the endocellular obligate symbiont of tsetse flies, *Wigglesworthia glossinidia*. - Nat. Genet. **32**, 402–407.
- AKSOY, S. (1995): *Wigglesworthia* gen. nov. and *Wigglesworthia glossinidia* sp. nov., taxa consisting of the mycetocyte associated, primary endosymbionts of tsetse flies. - Int. J. Syst. Bacteriol. **45**, 848–851.
- BAINES, S. (1956): The role of the symbiotic bacteria in the nutrition of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). - J. Exp. Bio. **33**, 533–541.
- BEARD, C.B., CORDON-ROSALES, C. & DURVASULA, R.V. (2002): Bacterial symbionts of the triatominae and their potential use in control of Chagas disease transmission. - Ann. Rev. Entomol. **47**, 123–141.
- BUCHNER, P. (1965): Endosymbiosis of Animals with Plant Microorganisms. - New York.
- DASCH, G.A., WEISS, E. & CHANG, K.P. (1984): Endosymbionts of insects. - BERGEY's Manual of Systematic Bacteriology, Vol. 1 (KRIEG, N.R. & HOLT, J.G., Hrsg.), S. 811–833. Baltimore, MD.
- DUFOUR, L. (1833): Recherches anatomique et physiologiques sur les Hémiptères. - Mém. Sav. étrang. Acad. Sci. **4**.
- FUKATSU, T. & HOSOKAWA, T. (2002): Capsule-transmitted gut symbiotic bacterium of the Japanese common plataspid stinkbug, *Megacopta punctatissima*. - Appl. Environ. Microb. **68**, 389–396.
- GLASGOW, H. (1914): The gastric caeca and the caecal bacteria of the Heteroptera. - Biol. Bull. **3**, 101–171.
- HAAS, F. & KÖNIG, H. (1988): *Coriobacterium glomerans* gen. nov., sp. nov. from the intestinal tract of the red soldier bug. - Int. J. Syst. Bacteriol. **38**, 382–384.
- HILL, P., CAMPBELL, J.A. & PETRIE, I.A. (1976): *Rhodnius prolixus* and its symbiotic actinomycete: A microbiological physiological and behavioural study. - Proc. Biol. Sci. **194**, 501–525.
- HIROSE, E., PANIZZI, A.R., DE SOUZA, J.T., CATTELAN, A.J. & ALDRICH, J.R. (2006): Bacteria in the gut of southern green stink bug (Heteroptera: Pentatomidae). - Ann. Entomol. Soc. Am. **99**, 91–95.
- HOSOKAWA, T., KIKUCHI, Y., MENG, X.-Y. & FUKATSU, T. (2005): The making of symbiont capsule in the plataspid stinkbug *Megacopta punctatissima*. - FEMS Microbiol. Ecol. **54**, 471–477.

- HOSOKAWA, T., KIKUCHI, Y., NIKOH, N., SHIMADA, M. & FUKATSU, T. (2006): Strict host–symbiont cospeciation and reductive genome evolution in insect gut bacteria. - *PLoS Biol.* **4**, e337.
- HOSOKAWA, T., KOGA, R., KIKUCHI, Y., MENG, X.-Y. & FUKATSU, T. (2010a): *Wolbachia* as a bacteriocyte-associated nutritional mutualist. - *P. Natl. Acad. Sci. USA* **107**, 769-774.
- HOSOKAWA, T., KIKUCHI, Y., NIKOH, N., MENG, X.-Y., HIRONAKA, M. & FUKATSU, T. (2010b): Phylogenetic position and peculiar genetic traits of a midgut bacterial symbiont of the stinkbug *Parastrachia japonensis*. - *Appl. Environ. Microb.* **76**, 4130-4135.
- HUBER-SCHNEIDER, L. (1957): Morphologische und physiologische Untersuchungen an der Wanze *Mesocerus marginatus* L. und ihren Symbionten (Heteroptera). - *Z. Morphol. Ökol. Tiere* **46**, 433–480.
- KAIWA, N., HOSOKAWA, T., KIKUCHI, Y., NIKOH, N., MENG, X.-Y., KIMURA, N., ITO, M. & FUKATSU, T. (2010): Primary gut symbiont and secondary, *Sodalis*-allied symbiont in the scutellerid stinkbug *Cantao ocellatus*. - *Appl. Environ. Microb.* **76**, 3486-3494.
- KALTENPOTH, M., WINTER, S.A. & KLEINHAMMER, A. (2009): Localization and transmission route of *Coriobacterium glomerans*, the endosymbiont of pyrrhocorid bugs. - *FEMS Microbiol. Ecol.* **69**, 373–383.
- KIKUCHI, Y. & FUKATSU, T. (2003): Diversity of *Wolbachia* endosymbionts in heteropteran bugs. - *Appl. Environ. Microb.* **69**, 6082–6090.
- KIKUCHI, Y., MENG, X.-Y. & FUKATSU, T. (2005): Gut symbiotic bacteria of the genus *Burkholderia* in the broad-headed bugs *Riptortus clavatus* and *Leptocorisa chinensis* (Heteroptera: Alydidae). - *Appl. Environ. Microb.* **71**, 4035–4043.
- KIKUCHI, Y., HOSOKAWA, T. & FUKATSU, T. (2007): Insect–microbe mutualism without vertical transmission: a stinkbug acquires a beneficial gut symbiont from the environment every generation. - *Appl. Environ. Microb.* **73**, 4308–4316.
- KIKUCHI, Y. & FUKATSU, T. (2008): Insect–bacterium mutualism without vertical transmission. – In: *Insect Symbiosis*, Vol. 3 (BOURTZIS, K & MILLER, TA, eds), pp. 143–161. Boca Raton, FL.
- KIKUCHI, Y., HOSOKAWA, T. & FUKATSU, T. (2008): Diversity of bacterial symbiosis in stinkbugs. - *Microbial Ecology Research Trends* (DIK TV, ed), pp. 39–63. New York.
- KIKUCHI, Y., HOSOKAWA, T., NIKOH, N., MENG X.-Y., KAMAGATA, Y. & FUKATSU, T. (2009): Host–symbiont co-speciation and reductive genome evolution in gut symbiotic bacteria of acanthosomatid stinkbugs. - *BMC Biol.* **7**, 2.
- KIKUCHI, Y., HOSOKAWA, T. & FUKATSU, T.: An ancient but promiscuous host-symbiont association between *Burkholderia* gut symbionts and their heteropteran hosts. - *ISME J.* Im Druck.
- KÜCHLER, S.M., DETTNER, K. & KEHL, S. (2010): Molecular characterization and localization of the obligate endosymbiotic bacterium in the birch catkin bug *Kleidocerys resedae* (Heteroptera: Lygaeidae, Ischnorhynchinae). - *FEMS Microbiol. Ecol.* **73**, 408–418.
- KUSKOP, M. (1924): Bakteriensymbiosen bei Wanzen. - *Arch. Protistenkde.* **47**.
- LEYDIG, F. (1857): *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere*. - Frankfurt am Main.
- MORAN, N.A., MCCUTCHEON, J.P. & NAKABACHI, A. (2008): Genomics and evolution of heritable bacterial symbionts. - *Annu. Rev. Genet.* **42**, 165–190.
- MÜLLER, H.J. (1956): Experimentelle Studien an der Symbiose von *Coptosoma scutellatum* GEOFFR. (Hem. Heteropt.). - *Z. Morphol. Ökol. Tiere* **44**, 459–482.
- PERICART, J. (1998): Hémiptères Lygaeidae euro-méditerranéens. - 3 vols. *Faune de France* **84**. Paris.
- PRADO, S.S. & ALMEIDA, R.P.P. (2009a): Phylogenetic placement of pentatomid stink bug gut symbionts. - *Curr. Microbiol.* **58**, 64–69.
- PRADO, S.S. & ALMEIDA, R.P.P. (2009b): Role of symbiotic gut bacteria in the development of *Acrosternum hilare* and *Murgantia histrionica*. - *Entomol. Exp. Appl.* **132**, 21–29.
- PRADO, S.S., RUBINOFF, D. & ALMEIDA, R.P.P. (2006): Vertical transmission of a pentatomid caeca-associated symbiont. - *Ann. Entomol. Soc. Am.* **99**, 577–585.
- ROSENKRANZ, W. (1939): Die Symbiose der Pentatomiden. - *Z. Morphol. Ökol. Tiere* **36**, 279–309.
- SAUER, C., STACKEBRANDT, E., GADAU, J., HÖLLDOBLER, B. & GROSS, R. (2000): Systematic relationships and cospeciation of bacterial endosymbionts and their carpenter ant host species: proposal of the new taxon *Candidatus Blochmannia* gen. nov. - *Int. J. Syst. evol. Microbiol.* **50**, 1877-1886.
- SCHNEIDER, G. (1940): Beiträge zur Kenntnis der symbiontischen Einrichtungen der Heteropteren. - *Z. Morphol. Ökol. Tiere* **36**, 565–644.
- SCHORR, H. (1957): Zur Verhaltensbiologie und Symbiose von *Brachypelta aterrima* Först (Cyd., Heteropt.). - *Z. Morphol. Ökol. Tiere* **45**, 561–602.

- TREVIRANUS, G.P. (1809): Resultate einiger Untersuchungen über den inneren Bau der Insekten (Verdauungsorgane bei *Cimex rufipes*). - Annal. Wetterau. Ges. **1**
- WEINERT, L.A., WERREN, J.H., AEBI, A., STONE, G.N. & JIGGINS, F.M. (2009): Evolution and diversity of *Rickettsia* bacteria. - BMC Biol. **7**, 6.

Anschrift des Autors:

Stefan Küchler, Lehrstuhl Tierökologie II, Universität Bayreuth, Universitätsstraße 30,
D-95440 BAYREUTH.

Die Schwarznesselwanze *Tritomegas sexmaculatus* als Arealerweiterer

D.J. WERNER

Zusammenfassung:

Die Abgrenzung der Schwarznesselwanze *Tritomegas sexmaculatus* (RAMBUR, 1839) von *Tritomegas bicolor* (LINNAEUS, 1758) erscheint bis in das 20. Jahrhundert hinein trotz eines vorliegenden Schlüssels mit Schwierigkeiten verbunden zu sein. Daher wird eine erweiterte Version für die Unterscheidung der beiden Arten und ihrer Schwesterart *Tritomegas rotundipennis* (DOHRN, 1862) vorgestellt. Als Wirtspflanze kann hauptsächlich die Schwarznessel *Ballota nigra* (Lamiaceae) gelten, obwohl auch noch der Gemeine Andorn *Marrubium vulgare* aus derselben Familie genutzt wird. Da *T. sexmaculatus* ohne Zweifel sein Verbreitungsareal ausweitet, werden, getrennt nach Funddaten vor 1990 und ab 1990, alle verfügbaren Nachweise für Deutschland aufgelistet, in einer Verbreitungskarte vorgestellt und für die einzelnen Bundesländer diskutiert. Auch die Vorkommen in den Nachbarländern werden genannt. Unter den Aussagen über die Biologie stehen zwei Aspekte im Vordergrund. Zuerst wird die vibratorische Kommunikation mit der akustischen und der substratbedingten Weitergabe der Signale vorgestellt, die zur Partnerfindung führen. Danach kommt die Brutfürsorge in ihrer Bedeutung für die Übergabe der Symbionten an den Nachwuchs und als Schutz gegen Parasitoide zur Ansprache. Beide Aspekte sind als typisch für die Arten der Erdwanzen (Cydnidae) anzusehen.

siehe die Veröffentlichung:

D.J. WERNER (2010): Die Schwarznesselwanze *Tritomegas sexmaculatus* als rezenter Arealerweiterer und ihre Abtrennung von *T. bicolor* (Heteroptera: Cydnidae): Verbreitung und Angaben zur Biologie. - Entomologie heute **22**, 55-84.

Anschrift des Autors:

Dietrich J. Werner, Geographisches Institut, Universität zu Köln, Albertus-Magnus-Platz,
D-50923 KÖLN, email dj.werner@uni-koeln.de