

Versteckte Helfer: Symbionten und ihr Einfluss auf Wirt-Parasit-Beziehungen bei Insekten

Christoph Vorburger (Dübendorf)

Zusammenfassung

Um sich vor Parasiten zu schützen, gehen viele Lebewesen Allianzen mit anderen Organismen ein (Symbiose), welche sie gegen Parasiten verteidigen. Am Beispiel von Blattläusen und parasitischen Wespen (Parasitoide) wird hier gezeigt, welchen starken Einfluss solche Resistenz vermittelnden Symbionten auf Wirt-Parasit-Beziehungen bei Insekten ausüben. Blattläuse besitzen nur sehr unspezifische und beschränkt wirksame Abwehrmechanismen gegen Parasitoide. Sind Blattläuse jedoch mit dem endosymbiotischen Bakterium *Hamiltonella defensa* infiziert, erhöht sich ihre Resistenz dramatisch. Die Resistenz wird dadurch auch spezifischer, da verschiedene Stämme des Bakteriums unterschiedlich wirksam sind gegen verschiedene Parasitoide. Der Besitz von *H. defensa* ist für die Blattläuse aber auch mit Nachteilen verbunden, zum Beispiel einer verkürzten Lebensspanne. Diese Nachteile tragen wohl dazu bei, dass nicht alle Blattläuse diesen Endosymbionten besitzen. Da Blattläuse wichtige Landwirtschaftsschädlinge sind und Parasitoide zu ihren wichtigsten natürlichen Feinden zählen, sind diese Erkenntnisse für die biologische Schädlingsbekämpfung relevant.

Cryptic helpers: Symbionts and their influence on host-parasite interactions in insects

Parasites are ubiquitous and exert strong selection on their hosts for increased resistance. Therefore, hosts often engage in symbioses with other organisms that protect them against parasites. Using the example of aphids and their parasitoids, this article illustrates the strong influence that symbiont-conferred resistance can have on host-parasite interactions in insects. Aphids possess very unspecific and only moderately effective defences against parasitoids. However, if aphids are infected with the bacterial endosymbiont *Hamiltonella defensa*, their resistance increases dramatically and becomes more specific. Different strains of this bacterium vary in their protective effect against different parasitoids. Aphids may also incur costs from harbouring *H. defensa*, such as reduced longevity. These costs may help explain why not all aphids possess this symbiont. Considering that parasitoids are among the most important natural enemies of pest aphids, these insights are also relevant for biological control.

Schlagwörter: Blattläuse – Endosymbionten – Koevolution – Parasitoide – Resistenz

Key words: Aphids – endosymbionts – coevolution – parasitoids – resistance

1 WIRT-PARASIT KOEVOLUTION

Die parasitische Lebensweise ist eine der Erfolgsstrategien, welche die Evolution hervorgebracht hat. Es wird geschätzt, dass mindestens die Hälfte aller auf der Erde lebenden Arten Parasiten sind (PRICE 1980). Entsprechend gibt es kaum ein Lebewesen, das nicht in irgend einer Form von Parasiten betroffen ist.

Indem sie sich von ihnen ernähren, schädigen Parasiten ihre Wirte. Dies erzeugt starke Selektion auf die Wirte, Anpassungen zu entwickeln, welche das Befallsrisiko ver-

ringern (Resistenz), oder die negativen Effekte der Parasiten bei einem Befall minimieren (Toleranz). Erhöht sich aber die Resistenz der Wirtspopulation, erzeugt das wiederum Selektion auf die Parasiten, die Resistenzmechanismen ihrer Wirte zu überwinden. Dieses kontinuierliche Wettrüsten von Anpassung und Gegenanpassung zwischen Wirten und Parasiten wird als antagonistische Koevolution bezeichnet. Sie ist ein allgegenwärtiger Prozess und hilft, wichtige biologische Phänomene zu verstehen, so zum Beispiel die Erhaltung genetischer Variation in natürlichen Populationen (JUDSON 1995, TELLIER & BROWN 2007)

oder ihre lokale Anpassung (KALTZ & SHYKOFF 1998). Eine besonders interessante Theorie betrachtet Wirt-Parasit Interaktionen sogar als Grund dafür, weshalb sich die meisten höheren Organismen sexuell fortpflanzen: Nur durch die sexuelle Rekombination ist es möglich, Parasiten ständig vor neue Herausforderungen zu stellen und so im evolutionären Wettrüsten nicht in Rückstand zu geraten (JAENIKE 1978, HAMILTON 1980, SALATHÉ et al. 2008).

2 RESISTENZ VERMITTELNDE SYMBIONTEN

Das gegenwärtige Verständnis der Wirt-Parasit Koevolution beruht auf der Annahme, dass sich Wirt und Parasit durch genetische Veränderungen aneinander anpassen. Ein Wirt kann seine Resistenz aber auch erhöhen, indem er Allianzen mit anderen Lebewesen – meist Mikroorganismen – eingeht, die ihn gegen Parasiten verteidigen. Beispiele dafür sind Bakterien der Gattung *Spiroplasma*, welche in der Taufliege *Drosophila* leben und sie gegen parasitische Fadenwürmer verteidigen (JAENIKE et al. 2010), Bakterien der Gattung *Streptomyces*, welche die Brut von Bienenwölfen (*Philanthus* sp.) vor Pilzbefall schützen (KALTENPOTH et al. 2005), oder in Pflanzen lebende Pilze (Endophyten), welche gegen pflanzenfressende Insekten wirksam sind (CLAY & SCHARDL 2002). Dazu gehört auch das in diesem Beitrag ausführlich besprochene Beispiel, nämlich in Blattläusen lebende Bakterien, welche Schutz vor pathogenen Pilzen und parasitischen Wespen bieten (OLIVER et al. 2003, SCARBOROUGH et al. 2005, VORBURGER et al. 2010).

Für diese Art der <Wirt-Bodyguard Beziehung> bietet sich der Begriff <Resistenz vermittelnde Symbiose> an. Doch wie entstehen solche Symbiosen? Vieles spricht dafür, dass auch am Anfang solcher für beide Partner vorteilhafter Beziehungen (Mutualismen) eine Wirt-Parasit Interaktion stand. Es ist bestimmt kein Zufall, dass fast alle Resistenz vermittelnden Symbionten vertikale Übertragung zeigen, also von der Mutter an ihre Nachkommen weitergegeben werden. Das steht im Gegensatz zur horizontalen Übertragung zwischen irgendwelchen Wirten, also zum Beispiel der Übertragung eines Krankheitserregers durch Tröpfcheninfektion. Grundsätzlich sind sowohl vertikal als auch horizontal übertragene Organismen, die sich von einem Wirt ernähren, als Parasiten zu betrachten. Es gibt aber einen entscheidenden Unterschied. Vertikal übertragene Parasiten sind für ihre Übertragung auf die erfolgreiche Fortpflanzung ihres Wirts angewiesen, weshalb sie ihn nicht zu stark schädigen dürfen. Diese Einschränkung trifft auf horizontal übertragene Parasiten nicht zu, weshalb

diese ihre Wirte meist sehr stark ausbeuten und entsprechend schädigen. Bei gemeinsamem Befall eines Wirts durch vertikal und horizontal übertragene Parasiten, was in der Natur häufig vorkommen kann, ist der Parasit mit vertikaler Übertragung deshalb im Nachteil und riskiert, aus Konkurrenz zu werden. Mathematische Modelle zeigen jedoch, dass vertikal übertragene Parasiten diesen Nachteil kompensieren können, indem sie Mechanismen entwickeln, die ihren Wirt (und damit sie selbst) vor horizontal übertragenen Parasiten schützen (LIVELY et al. 2005, JONES et al. 2011). Es ist daher wahrscheinlich, dass viele Resistenz vermittelnde Symbionten ihren Anfang als vertikal übertragene Parasiten nahmen.

3 BAKTERIELLE ENDOSYMBIONTEN BEI BLATTLÄUSEN

Am besten untersucht und verstanden ist der Einfluss Resistenz vermittelnder Symbionten bei Blattläusen, welche eine verblüffende Vielfalt verschiedener Bakterien beherbergen können (Tabelle 1). Diese Bakterien leben im Körper der Blattläuse, entweder in dafür spezialisierten Zellen (Bakteriozyten), oder auch frei in der Körperflüssigkeit (Hämolymphe). Man bezeichnet sie deshalb als bakterielle Endosymbionten (endo, griech. = innen). Sie werden maternal vererbt, also von der Mutter an die Nachkommen weitergegeben (vertikale Übertragung).

Schon am längsten bekannt und deshalb auch am besten untersucht ist das Bakterium *Buchnera aphidicola*, welches in praktisch allen Blattlausarten vorkommt. Seine Assoziation mit Blattläusen ist uralte (160–280 Mio. Jahre), weshalb diese Symbiose schon sehr früh in der Entwicklungsgeschichte der Blattläuse entstanden sein muss (MORAN et al. 1993). *Buchnera aphidicola* wird als primärer oder obligater Endosymbiont bezeichnet, weil die Blattläuse nicht ohne dieses Bakterium überleben können. Das beruht darauf, dass die Blattläuse von *B. aphidicola* mit essentiellen Aminosäuren versorgt werden, welche sie weder selber produzieren, noch über ihre proteinarme Nahrung (Phloemsaft der Pflanzen) aufnehmen können (DOUGLAS 1998). Auch das Bakterium kann nicht mehr unabhängig von der Blattlaus existieren, da es im Verlaufe seiner langen Partnerschaft mit Blattläusen lebenswichtige Gene verloren hat und die entsprechenden Genprodukte von seinem Wirt bezieht. Die Physiologien der beiden Partner in dieser Symbiose sind also komplementär und voneinander abhängig – ein klarer Beleg für ihre lange gemeinsame Evolution.

Tab 1. Eine Liste bakterieller Endosymbionten von Blattläusen und ihres Nutzens für den Wirt, sofern ein solcher bekannt ist.

Tab 1. A list of bacterial endosymbionts of aphids and their beneficial effects on hosts, if known.

Bakterielle Endosymbionten	Nutzen für die Blattlaus	Referenzen
Obligat:		
<i>Buchnera aphidicola</i>	Versorgung mit essentiellen Aminosäuren	(DOUGLAS 1998)
Fakultativ:		
<i>Hamiltonella defensa</i>	Erhöhung der Resistenz gegen Parasitoide Erhöhung der Hitzetoleranz	(OLIVER et al. 2003) (RUSSELL & MORAN 2006)
<i>Regiella insecticola</i>	Erhöhung der Resistenz gegen pathogene Pilze Beeinflussung der Wirtsspezialisierung Erhöhung der Resistenz gegen Parasitoide	(SCARBOROUGH et al. 2005) (TSUCHIDA et al. 2004) (VORBURGER et al. 2010)
<i>Serratia symbiotica</i>	Erhöhung der Resistenz gegen Parasitoide Erhöhung der Hitzetoleranz	(OLIVER et al. 2003) (RUSSELL & MORAN 2006)
«X-type»	evtl. Erhöhung der Hitzetoleranz	(GUAY et al. 2009)
<i>Spiroplasma sp.</i>	unbekannt	(FUKATSU et al. 2001)
<i>Rickettsia sp.</i>	unbekannt	(SAKURAI et al. 2005)

Zusätzlich zu *B. aphidicola* können Blattläuse noch mindestens ein halbes Dutzend verschiedener fakultativer oder sekundärer Endosymbionten beherbergen. Diese symbiotischen Bakterien sind nicht für das Überleben der Blattläuse erforderlich, sie haben aber oft bemerkenswerte und ökologisch relevante Effekte auf ihre Wirte (Tabelle 1). Für drei dieser Bakterien, nämlich *Hamiltonella defensa*, *Regiella insecticola* und *Serratia symbiotica* (MORAN et al. 2005), wurde bereits nachgewiesen, dass es sich um Resistenz vermittelnde Symbionten handelt. Sie verteidigen die Blattläuse gegen Parasiten. Ökologisch besonders interessant ist ihre Fähigkeit, die Resistenz der Blattläuse gegen parasitische Wespen, sogenannte Parasitoide, zu erhöhen, da diese zu den wichtigsten natürlichen Feinden der Blattläuse zählen (SCHMIDT et al. 2003). An diesem Beispiel wird in Abschnitt 4 auch die Wirkung Resistenz vermittelnder Symbionten besprochen.

Die meisten dieser bakteriellen Endosymbionten wurden zuerst in der Erbsenblattlaus (*Acyrtosiphon pisum*) entdeckt (Abb. 1). Sie hat sich in vielen Forschungslabors als Modellorganismus etabliert, und ihr Erbgut wurde bereits vollständig entschlüsselt (RICHARDS et al. 2010). Studien an anderen Arten zeigten jedoch, dass die gleichen fakultativen Endosymbionten in einer Vielzahl verschiedener Blattlausarten vorkommen und dort auch vergleichbare Effekte zeigen. Es ist davon auszugehen, dass in naher Zukunft noch weitere fakultative Endosymbionten der



Abb. 1. Die Erbsenblattlaus (*Acyrtosiphon pisum*). Foto C. Vorbürger.

Fig. 1. The pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*). Photograph C. Vorbürger.

Blattläuse identifiziert und funktionell untersucht werden. Man darf gespannt sein auf deren ökologische Rolle.

4 ENDOSYMBIONTEN BEEINFLUSSEN BLATT-LAUS-PARASITOID INTERAKTIONEN

4.1 Blattlaus-Parasitoide

Bevor die Wirkung Resistenz vermittelnder Symbionten im Detail besprochen wird, sei die Biologie der Blattlaus-

Parasitoide kurz erklärt. Es handelt sich dabei um winzige parasitische Wespen der Unterfamilie Aphidiinae, die zur Familie der Brackwespen (Braconidae) in der Ordnung der Hautflügler (Hymenoptera) gehört. Weltweit gibt es schätzungsweise 400 Arten von Blattlaus-Parasitoiden. Ihr Lebenszyklus ist in Abbildung 2 illustriert. Die Weibchen legen mit einem Stich ein einzelnes Ei in eine Blattlaus, aus dem nach kurzer Zeit eine Larve schlüpft. Diese Larve wächst als Parasit in der noch lebenden Blattlaus heran. Erst am Ende der Larvalentwicklung tötet sie ihren Wirt und spinnt einen Kokon im nun leeren Aussenskelett der Blattlaus, worin sie sich verpuppt. Dieses Stadium wird als Mumie bezeichnet. Nach erfolgreicher Metamorphose verlässt die Wespe die Mumie durch ein kreisrundes Loch, welches sie mit ihren Kiefern geschnitten hat.

Man bezeichnet diese Wespen als Parasitoide und nicht als Parasiten, weil sie zwar eine parasitische Lebensweise haben, ihren Wirt aber stets töten müssen für eine erfolgreiche Entwicklung, was eher an einen Räuber erinnert. Da ein einziges Weibchen über 200 Eier legen kann, können Blattlaus-Parasitoide ihre Wirtspopulationen erheblich dezimieren. Einige Arten werden deshalb in grossem Massstab gezüchtet und erfolgreich in der biologischen Schädlingsbekämpfung eingesetzt.

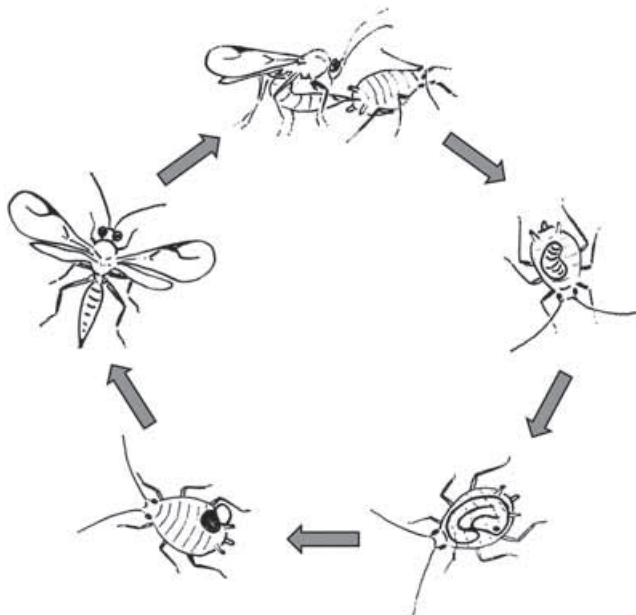


Abb. 2. Typischer Lebenszyklus eines Blattlaus-Parasitoiden (Aphidiinae). Erläuterungen im Text.

Fig. 2. Typical life-cycle of an aphid parasitoid (Aphidiinae). For explanations see text.

4.2 Erhöhte Resistenz durch *Hamiltonella defensa*

Da sich Blattläuse über den Sommer ungeschlechtlich vermehren, ist es einfach, innerartliche Unterschiede in der Resistenz gegen Parasitoide zu messen. Von einzelnen im Feld gesammelten Weibchen lassen sich im Labor klonale Linien züchten, wodurch man beliebig viele genetisch identische Individuen erhält. Diese kann man in einem standardisierten Versuch den Parasitoiden aussetzen, um anschliessend den Anteil erfolgreich parasitierter (d.h. mumifizierter) Individuen zwischen verschiedenen Klonen zu vergleichen. Ein erster solcher Versuch mit Erbsenblattläusen und dem Parasitoiden *Aphidius ervi* zeigte enorme Unterschiede, die von extrem anfälligen bis zu vollständig resistenten Klonen reichten (HENTER & VIA 1995).

Nachdem man lange eine genetische Grundlage für diese Unterschiede vermutet hatte, zeigte ein eleganter Versuch von Oliver et al. (2003), dass die Unterschiede hauptsächlich durch bakterielle Endosymbionten zu erklären sind, wobei vor allem *Hamiltonella defensa* eine starke Wirkung zeigte. Blattlaus-Klone, die dieses Bakterium besaßen, waren durchschnittlich resistenter, und wenn man das Bakterium künstlich in einen vorher nicht infizierten Klon einschleuste, erhöhte sich dadurch seine Resistenz gegen Parasitoide. Dieser Effekt ist nicht auf Erbsenblattläuse beschränkt. In der Arbeitsgruppe für Evolutionäre Ökologie an der ETH Zürich und der EAWAG wurden ähnliche Versuche durchgeführt mit Schwarzen Bohnenblattläusen (*Aphis fabae*) und einem auf diese spezialisierten Parasitoiden, *Lysiphlebus fabarum* (Abb. 3). Dieses System ist besonders geeignet für solche Versuche, weil *L. fabarum* sich wie die Blattläuse ungeschlechtlich vermehren kann. Dadurch lassen sich auch für die Parasitoide verschiedene Linien mit jeweils genetisch identischen Individuen züchten, was sehr wertvoll ist, wenn man sich auch für Unterschiede in der Infektivität der Parasitoide interessiert. Es zeigte sich auch für dieses System, dass der Besitz von *H. defensa* die Resistenz der Blattläuse gegen ihre Parasitoide dramatisch erhöht (Abb. 4).

Wie verteidigt *H. defensa* die Blattläuse gegen Parasitoide? Diese Frage ist erst unvollständig geklärt, aber die sich abzeichnende Antwort zeigt einmal mehr, wie faszinierend komplex die Natur ist. Beim Entschlüsseln des Erbguts von *H. defensa* wurde entdeckt, dass es viele Kopien eines bestimmten Phagen enthält (DEGNAN et al. 2009). Ein Phage ist ein Bakterien befallendes Virus, das sich ins bakterielle Erbgut «hineinkopieren» kann. Dieser Phage wiederum enthält Gene, die Toxine kodieren. Verliert *H.*



Abb. 3. Zwei Parasitoide der Art *Lysiphlebus fabarum* attackieren ihren Wirt *Aphis fabae*, die Schwarze Bohnenblattlaus (ein geflügeltes Weibchen und drei ungeflügelte Nymphen). Foto C. Vorburger.

Fig. 3. Two parasitoids (*Lysiphlebus fabarum*) attacking their host *Aphis fabae*, the black bean aphid (a winged adult and three unwinged nymphs). Photograph C. Vorburger.

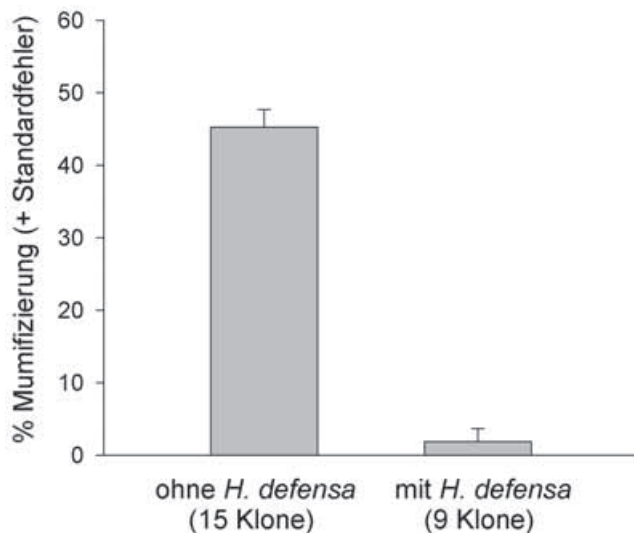


Abb. 4. Mittlere Parasitierungsrate (% Mumifizierung) durch *Lysiphlebus fabarum* bei Schwarzen Bohnenblattläusen mit und ohne den bakteriellen Endosymbionten *Hamiltonella defensa*. Blattläuse mit *H. defensa* sind deutlich resistenter. Modifiziert aus Vorburger et al. (2009).

Fig. 4. Mean rates of successful parasitism (% mummification) by *Lysiphlebus fabarum* in black bean aphids with and without the bacterial endosymbiont *Hamiltonella defensa*. Aphids harbouring *H. defensa* are more resistant. Modified from Vorburger et al. (2009).

defensa diesen Phagen, geht auch die Fähigkeit verloren, die Resistenz der Blattläuse gegen Parasitoide zu erhöhen

(OLIVER et al. 2009). Es scheint also, dass *H. defensa* ihren Wirt durch die Produktion von Toxinen verteidigt, welche das Ei oder die Larve der Parasitoide zum Absterben bringen.

4.3 Symbionten-vermittelte Resistenz ist spezifisch

Am Beispiel des bereits erwähnten *A. fabae/L. fabarum* Systems wurde untersucht, für welchen Anteil der grossen Variation in der Resistenz gegen Parasitoide der Endosymbiont *H. defensa* verantwortlich ist, und welcher Anteil durch genetische Unterschiede zwischen den Blattlaus-Klonen selber erklärt werden kann. Dafür wurden verschiedene ungeschlechtliche Linien des Parasitoiden *L. fabarum* eingesetzt. Es zeigte sich, dass auch nicht durch *H. defensa* geschützte Klone deutliche Unterschiede in der Resistenz aufweisen. Allerdings war diese Resistenz nie vollständig und sehr unspezifisch, d.h. die vergleichsweise resistenten Klone waren resistenter gegen alle Parasitoide, denen sie ausgesetzt wurden. Das deutet darauf hin, dass die eigenen Abwehrmechanismen der Blattläuse sehr allgemein wirksam sind (SANDROCK et al. 2010). Im Gegensatz dazu war die durch *H. defensa* erklärable Resistenz sehr viel höher (oft wurde vollständige Resistenz beobachtet), aber auch sehr viel spezifischer. Bestimmte Stämme dieses Symbionten boten starken Schutz gegen einige Linien von *L. fabarum*, aber nur geringen Schutz gegen andere (VORBURGER et al. 2009, SCHMID et al., im Druck). Entsprechend hing die von *H. defensa* vermittelte Resistenz der Blattläuse nicht nur vom Stamm des Symbionten ab, den sie besaßen, sondern auch davon, von welchen Parasitoiden sie attackiert wurden.

Dieser Befund ist wichtig, weil die Spezifität der Interaktion zwischen Wirt und Parasitoid entscheidend ist für ihre Koevolution. Bei sehr unspezifischer Resistenz ist es im Prinzip möglich, dass ein Wirts-Typ (im genetischen Sinne, also ein Genotyp) am resistentesten ist gegen alle Parasitoide und sich durchsetzt. Bei sehr spezifischer Resistenz ist jeder Wirts-Typ nur vor einem Teil der Parasitoid-Typen geschützt, vor anderen jedoch nicht. Weiter sind nicht alle Wirts-Typen gegen die gleichen Parasitoid-Typen geschützt. Entsprechend hängt die Überlebenswahrscheinlichkeit eines Wirts-Typen auch von der relativen Häufigkeit anderer Wirts-Typen und der Häufigkeit verschiedener Parasitoid-Typen ab. Man bezeichnet das als frequenzabhängige Selektion. Diese führt zu einer sehr dynamischen Situation, in der immer wieder andere Wirts-Typen im Vorteil sind, wodurch Resistenz-Unterschiede in der Popu-

lation erhalten bleiben. Aus diesem Grund sind Resistenz vermittelnde Symbionten der Blattläuse von grossem evolutionsbiologischem Interesse. Sie erhöhen die Spezifität der Interaktion zwischen Wirt und Parasitoid und beeinflussen dadurch ihre Koevolution.

4.4 Kosten Symbionten-vermittelter Resistenz

Betrachtet man, wie stark *H. defensa* die Resistenz gegen Parasitode erhöhen kann (Abb. 4), drängt sich eine Frage auf: Warum besitzen nicht alle Blattläuse diesen Endosymbionten? Bei einem Überlebensvorteil dieser Grössenordnung wäre eigentlich zu erwarten, dass sich Klone mit *H. defensa* vollständig durchsetzen. Das ist jedoch nicht der Fall. Zwar gibt es Unterschiede zwischen Blattlaus-Arten und zwischen verschiedenen Populationen der gleichen Art, aber im Allgemeinen erreicht *H. defensa* nur tiefe bis mittlere Häufigkeiten (e.g. OLIVER et al. 2006, VORBURGER et al. 2009). Selten tragen mehr als die Hälfte der Blattläuse dieses Bakterium in natürlichen Populationen. Das ist nur zu erklären, wenn Blattläuse ihre Infektion mit *H. defensa* häufig verlieren, oder wenn das Tragen dieses Symbionten auch mit Kosten verbunden ist, welche bei geringer Bedrohung durch Parasitode gegen Blattläuse mit *H. defensa* selektionieren. Zumindest unter Laborbedingungen verlieren Blattläuse *H. defensa* nicht, denn Infektionen eines Klons bleiben über viele Jahre und mehr als 100 Generationen stabil. Deshalb richtete sich das Augenmerk der Forschung vor allem auf mögliche Kosten der durch Symbionten vermittelten Resistenz.

Ein erster Hinweis auf solche Kosten ergab sich aus einem Experiment mit Erbsenblattläusen, bei dem genetisch identische Blattläuse mit und ohne *H. defensa* miteinander in Konkurrenz standen (OLIVER et al. 2008). In der Gegenwart von Parasitoiden setzten sich, wie erwartet, die von *H. defensa* geschützten Blattläuse rasch durch. In der Abwesenheit von Parasitoiden nahmen sie jedoch langsam ab. Ohne Selektionsdruck durch Parasitode scheint das Tragen von *H. defensa* also nachteilig zu sein. Worin dieser Nachteil besteht, blieb im Experiment jedoch unklar, denn die Infektion mit *H. defensa* schien sogar leicht positive Effekte auf Lebenszyklusmerkmale wie die Fruchtbarkeit zu haben (OLIVER et al. 2008). Das deckte sich auch mit vergleichenden Studien an der Schwarzen Bohnenblattlaus (VORBURGER et al. 2009, CASTAÑEDA et al. 2010). Erst kürzlich fand sich in einem Experiment erstmals eine mechanistische Erklärung für die Kosten der Symbionten-vermittelten Resistenz. Dafür wurden mehrere Klone der Schwarzen Bohnenblattlaus experimentell mit *H. defensa*

infiziert. Dies hatte kaum merkliche Effekte auf die meisten Lebenszyklusmerkmale wie die Entwicklungszeit, die Körpergrösse oder die Fruchtbarkeit, aber die Blattläuse mit *H. defensa* wiesen im Vergleich zu uninfizierten Blattläusen eine deutlich verkürzte Lebensspanne auf (Abb. 5), wodurch sie insgesamt weniger Nachkommen hinterliessen (VORBURGER & GOUSKOV 2011). Das ist natürlich ein klarer Selektionsnachteil und bestätigt, dass der Besitz von *H. defensa* auch mit Kosten verbunden ist, die wohl dazu beitragen, dass sich dieser Symbiont nicht vollständig durchsetzen kann. Möglicherweise haben die von *H. defensa* produzierten Toxine, welche die Blattläuse gegen Parasitode verteidigen, auch negative Effekte auf die Blattläuse selber.

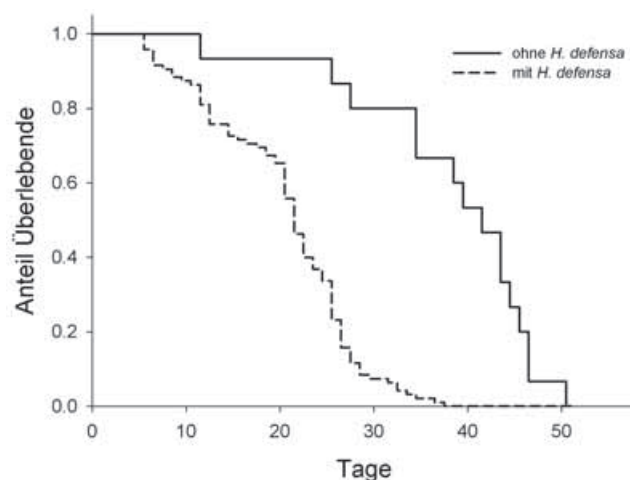


Abb. 5. Überlebenskurven von Schwarzen Bohnenblattläusen ohne den bakteriellen Endosymbionten *Hamiltonella defensa* und von Blattläusen der gleichen Art, die experimentell mit *H. defensa* infiziert wurden. Blattläuse ohne *H. defensa* leben deutlich länger. Modifiziert aus Vorburger & Gousskov (2011).

Fig. 5. Survival curves of black bean aphids without the bacterial endosymbiont *Hamiltonella defensa* and of aphids of the same species that were experimentally infected with *H. defensa*. Aphids without *H. defensa* have a longer lifespan. Modified from Vorburger & Gousskov (2011).

5 KONSEQUENZEN FÜR DIE BIOLOGISCHE SCHÄDLINGSBEKÄMPFUNG

Blattlaus-Parasitode, vor allem Arten der Gattung *Aphidius*, werden schon seit geraumer Zeit erfolgreich in der biologischen Schädlingsbekämpfung eingesetzt. Man benutzte sie also schon lange bevor *H. defensa* und andere fakultative Symbionten der Blattläuse überhaupt entdeckt

wurden. Hat dieses neue Wissen nun Konsequenzen für die biologische Schädlingsbekämpfung?

Sicher ist, dass Resistenz vermittelnde Symbionten die Effektivität der Blattlausbekämpfung mit Parasitoiden stark reduzieren können. Experimente in kleinem Massstab (Populationskäfige) zeigten, dass sich beim Einsatz von Parasitoiden die von Symbionten geschützten Blattläuse innert kürzester Zeit durchsetzten (HERZOG et al. 2007, OLIVER et al. 2008). Dadurch erhöht sich insgesamt die Resistenz der Population, die danach um ein Vielfaches schwieriger zu bekämpfen ist. Allerdings besteht auch die Möglichkeit, dass sich die Parasitoide an die Endosymbionten ihrer Wirte anpassen können. Tatsächlich zeigten Versuche mit zwei verschiedenen Blattlaus-Parasitoiden, dass diese Anpassung relativ rasch erfolgen kann. Züchtet man Parasitoide ausschliesslich auf von *H. defensa* geschützten Blattläusen, erhöht sich ihre Fähigkeit, diese Blattläuse zu parasitieren, in nur wenigen Generationen (DION et al. 2011, R. Rouchet & C. Vorburger, unpublizierte Daten). Daher müsste es prinzipiell möglich sein, Blattlaus-Parasitoide zu züchten, die sich speziell für den Einsatz gegen von Symbionten geschützte Blattläuse eignen. Mögliche Probleme bei diesem Ansatz ergeben sich aus der bereits erwähnten Spezifität der durch Symbionten vermittelten Resistenz. Es wird schwierig sein, Parasitoide zu züchten, die gegen alle von Symbionten geschützten Blattläuse wirksam sind. Auch möchte man verhindern, dass sich solche Parasitoide dann schlechter eignen für die Bekämpfung nicht geschützter Blattläuse, was bislang nicht bekannt ist.

Es ist klar, dass diese Art der Forschung noch ganz am Anfang steht, aber die ersten Versuche sind doch vielversprechend. Man darf erwarten, dass der Einbezug des Wissens um Resistenz vermittelnde Symbionten in der angewandten Entomologie dazu beiträgt, die biologische Schädlingsbekämpfung noch erfolgreicher zu gestalten.

6 FAZIT UND AUSBLICK

Am Beispiel der Blattläuse und ihrer Parasitoide wurde gezeigt, dass Resistenz vermittelnde Symbionten einen enormen Einfluss auf Wirt-Parasit Beziehungen bei Insekten ausüben können. Durch diese Symbionten steht der Selektion durch Parasiten zusätzliche Variation zur Verfügung, die weit über die genetische Variation der Wirte selbst hinausgeht. Zudem verändern sie die gegenseitige Selektion zwischen Wirt und Parasitoid, indem sie die Spezifität ihrer Interaktion erhöhen. Diese zusätzliche Komplexität ist faszinierend, sie stellt die Forschung aber auch

vor neue Herausforderungen. Während die Koevolution zwischen Wirt und Parasit bei einer direkten Interaktion auch theoretisch gut verstanden ist (z.B. TELLIER & BROWN 2007), gibt es noch kaum Modelle, welche diese Koevolution als Interaktion von drei Organismen zu verstehen suchen. Dieses theoretische Verständnis wird jedoch sehr wichtig sein.

Zwar wurde hier der Einfluss der Symbionten an einem sehr speziellen Beispiel illustriert, doch ist ihre Bedeutung wohl viel allgemeiner und bestimmt nicht auf Insekten beschränkt. Eine Mehrzahl der höheren Organismen besitzt Symbionten, und diese werden in vielen Fällen unter Selektion stehen, ihre Wirte gegen natürliche Feinde zu verteidigen. Auch Menschen tragen Symbionten, zum Beispiel Darmbakterien. Ein menschlicher Körper enthält sogar mehr Bakterienzellen als Körperzellen. Es gibt bereits Hinweise darauf, dass der Besitz bestimmter Bakterien vor einem Befall mit Krankheitserregern schützen kann (SERVIN 2004). Das Verständnis Symbionten-vermittelter Resistenz dürfte deshalb auch medizinisch relevant sein.

7 LITERATUR

- CASTAÑEDA, L.E., SANDROCK, C. & VORBURGER, C. 2010. Variation and covariation of life history traits in aphids are related to infection with the facultative bacterial endosymbiont *Hamiltonella defensa*. *Biological Journal of the Linnean Society* 100, 237–247.
- CLAY, K. & SCHARDL, C. 2002. Evolutionary origins and ecological consequences of endophyte symbiosis with grasses. *American Naturalist* 160, S99–S127.
- DEGNAN, P.H., YU, Y., SISNEROS, N., WING, R.A. & MORAN, N.A. 2009. *Hamiltonella defensa*, genome evolution of protective bacterial endosymbiont from pathogenic ancestors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 9063–9068.
- DION, E., ZELE, F., SIMON, J.C. & OUTREMAN, Y. 2011. Rapid evolution of parasitoids when faced with the symbiont-mediated resistance of their hosts. *Journal of Evolutionary Biology* 24, 741–750.
- DOUGLAS, A.E. 1998. Nutritional interactions in insect-microbial symbioses: Aphids and their symbiotic bacteria *Buchnera*. *Annual Review of Entomology* 43, 17–37.
- FUKATSU, T., TSUCHIDA, T., NIKOH, N. & KOGA, R. 2001. *Spiroplasma* symbiont of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Insecta : Homoptera). *Applied and Environmental Microbiology* 67, 1284–1291.

- GUAY, J.F., BOUDREAU, S., MICHAUD, D. & CLOUTIER, C. 2009. Impact of environmental stress on aphid clonal resistance to parasitoids: Role of *Hamiltonella defensa* bacterial symbiosis in association with a new facultative symbiont of the pea aphid. *Journal of Insect Physiology* 55, 919–926.
- HAMILTON, W.D. 1980. Sex versus non-sex versus parasite. *Oikos* 35, 282–290.
- HENTER, H.J. & VIA, S. 1995. The potential for coevolution in a host-parasitoid system. I. Genetic variation within an aphid population in susceptibility to a parasitic wasp. *Evolution* 49, 427–438.
- HERZOG, J., MÜLLER, C.B. & VORBURGER, C. 2007. Strong parasitoid-mediated selection in experimental populations of aphids. *Biology Letters* 3, 667–669.
- JAENIKE, J. 1978. A hypothesis to account for the maintenance of sex within populations. *Evolutionary Theory* 3, 191–194.
- JAENIKE, J., UNCKLESS, R., COCKBURN, S.N., BOELIO, L.M. & PERLMAN, S.J. 2010. Adaptation via symbiosis: recent spread of a *Drosophila* defensive symbiont. *Science* 329, 212–215.
- JONES, E.O., WHITE, A. & BOOTS, M. 2011. The evolution of host protection by vertically transmitted parasites. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 278, 863–870.
- JUDSON, O.P. 1995. Preserving genes – a model of the maintenance of genetic variation in a metapopulation under frequency-dependent selection. *Genetical Research* 65, 175–191.
- KALTENPOTH, M., GOTTLER, W., HERZNER, G. & STROHM, E. 2005. Symbiotic bacteria protect wasp larvae from fungal infestation. *Current Biology* 15, 475–479.
- KALTZ, O. & SHYKOFF, J.A. 1998. Local adaptation in host-parasite systems. *Heredity* 81, 361–370.
- LIVELY, C.M., CLAY, K., WADE, M.J. & FUQUA, C. 2005. Competitive co-existence of vertically and horizontally transmitted parasites. *Evolutionary Ecology Research* 7, 1183–1190.
- MORAN, N.A., MUNSON, M.A., BAUMANN, P. & ISHIKAWA, H. 1993. A molecular clock in endosymbiotic bacteria is calibrated using the insect hosts. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 253, 167–171.
- MORAN, N.A., RUSSELL, J.A., KOGA, R. & FUKATSU, T. 2005. Evolutionary relationships of three new species of *Enterobacteriaceae* living as symbionts of aphids and other insects. *Applied and Environmental Microbiology* 71, 3302–3310.
- OLIVER, K.M., CAMPOS, J., MORAN, N.A. & HUNTER, M.S. 2008. Population dynamics of defensive symbionts in aphids. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275, 293–299.
- OLIVER, K.M., DEGNAN, P.H., HUNTER, M.S. & MORAN, N.A. 2009. Bacteriophages encode factors required for protection in a symbiotic mutualism. *Science* 325, 992–994.
- OLIVER, K.M., MORAN, N.A. & HUNTER, M.S. 2006. Costs and benefits of a superinfection of facultative symbionts in aphids. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273, 1273–1280.
- OLIVER, K.M., RUSSELL, J.A., MORAN, N.A. & HUNTER, M.S. 2003. Facultative bacterial symbionts in aphids confer resistance to parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100, 1803–1807.
- PRICE, P.W. 1980. *Evolutionary Biology of Parasites*. Princeton University Press, Princeton.
- RICHARDS, S., GIBBS, R.A., GERARDO, N.M., et al. 2010. Genome sequence of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Plos Biology* 8, e1000313.
- RUSSELL, J.A. & MORAN, N.A. 2006. Costs and benefits of symbiont infection in aphids: variation among symbionts and across temperatures. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273, 603–610.
- SAKURAI, M., KOGA, R., TSUCHIDA, T., MENG, X.Y. & FUKATSU, T. 2005. *Rickettsia* symbiont in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*: Novel cellular tropism, effect on host fitness, and interaction with the essential symbiont *Buchnera*. *Applied and Environmental Microbiology* 71, 4069–4075.
- SALATHÉ, M., KOUYOS, R.D. & BONHOEFFER, S. 2008. The state of affairs in the kingdom of the Red Queen. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 439–445.
- SANDROCK, C., GOUSKOV, A. & VORBURGER, C. 2010. Ample genetic variation but no evidence for genotype specificity in an all-parthenogenetic host-parasitoid interaction. *Journal of Evolutionary Biology* 23, 578–585.
- SCARBOROUGH, C.L., FERRARI, J. & GODFRAY, H.C.J. 2005. Aphid protected from pathogen by endosymbiont. *Science* 310, 1781–1781.
- SCHMID, M., SIEBER, R., ZIMMERMANN, Y.S. & VORBURGER, C., im Druck. Development, specificity and sublethal effects of symbiont-conferred resistance to parasitoids in aphids. *Functional Ecology*.
- SCHMIDT, M.H., LAUER, A., PURTAUF, T., THIES, C., SCHAEFER, M. & TSCHARNTKE, T. 2003. Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 270, 1905–1909.
- SERVIN, A.L. 2004. Antagonistic activities of lactobacilli and bifidobacteria against microbial pathogens. *FEMS Microbiology Reviews* 28, 405–440.
- TELLIER, A. & BROWN, J.K.M. 2007. Stability of genetic polymorphism in host-parasite interactions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274, 809–817.

TSUCHIDA, T., KOGA, R. & FUKATSU, T. 2004. Host plant specialization governed by facultative symbiont. *Science* 303, 1989–1989.

VORBURGER, C., GEHRER, L. & RODRIGUEZ, P. 2010. A strain of the bacterial symbiont *Regiella insecticola* protects aphids against parasitoids. *Biology Letters* 6, 109–111.

VORBURGER, C. & GOUSKOV, A. 2011. Only helpful when required: A longevity cost of harbouring defensive symbionts. *Journal of Evolutionary Biology* 24, 1611–1617.

VORBURGER, C., SANDROCK, C., GOUSKOV, A., CASTAÑEDA, L.E. & FERRARI, J. 2009. Genotypic variation and the role of defensive endosymbionts in an all-parthenogenetic host-parasitoid interaction. *Evolution* 63, 1439–1450.

Prof. Dr. Christoph Vorburger, Institut für Integrative Biologie, ETH Zürich und EAWAG, Überlandstrasse 133, CH-8600 Dübendorf, E-mail: christoph.vorburger@eawag.ch