

Soziale Immunität: Wie sich der Staat gegen Pathogene wehrt

Sylvia Cremer*

Zusammenfassung

Soziale Insekten (Ameisen und Termiten, sozial lebende Bienen und Wespen) besitzen, wie andere Invertebraten auch, ein angeborenes Immunsystem, das die einzelnen Tiere vor Infektion mit Krankheiten schützt. Zusätzlich haben sie auf Kolonieebene ein »soziales Immunsystem« entwickelt, das sich durch kollektive Krankheitsabwehr der Kolonimitglieder auszeichnet. Neben Krankheitsvermeidungs- und Pflegeverhalten (z. B. gegenseitigem Putzen) beinhaltet dies ebenso den Einsatz antimikrobieller Substanzen, die entweder in der Umgebung gesammelt werden (wie z. B. Baumharz) oder von den Tieren selbst produziert werden (wie die Ameisensäure, die Bestandteil des Giftes vieler Ameisenarten ist). Letztlich beinhaltet soziale Immunität auch die Modulation der sozialen Interaktionsnetzwerke, die die Wege der Krankheitsverbreitung in der Kolonie vorgeben. Ähnlich dem Phänomen der Kontaktimmunität beim Menschen zeigen Ameisen eine »soziale Impfung«. Durch den Sozialkontakt mit kranken Tieren ziehen sich die Nestmitglieder immunstimulierende Mini-Infektionen zu, die sie vor weiterer Infektion schützen.

Summary

Social immunity: how insect societies fight pathogens. Social insects (ants and termites, social bees and wasps) are protected against infection by their individual innate immune systems. In addition, they have evolved a social immune system at the level of the colony, which is characterised by the collective disease defenses of all colony members. Next to disease avoidance and mutual health care (such as allogrooming) it comprises also the use of antimicrobial compounds. These are either collected from the environment such as tree resin, or self-produced such as formic acid, which constitutes an important compound of the poison of many ant species. Lastly, social immunity can also be reached by modulation of interaction frequencies of colony members, thereby changing the routes for pathogen transmission. Similar to human contact immunity, ants show the phenomenon of a “social vaccination”. Social contact to pathogen-exposed individuals leads to immune stimulating low-level infections in their nestmates that protect them against lethal infections with the same pathogen.

* Cremer, Sylvia, Prof. Dr., Institute of Science and Technology Austria (IST Austria), Am Campus 1, A-3400 Klosterneuburg; sylvia.cremer@ist.ac.at

Einführung

Im Rahmen meiner Arbeit mit der kollektiven Krankheitsabwehr in Ameisengesellschaften interessiert mich vor allem, wie sich die Kolonien als Ganzes gegen Krankheiten wehren können. Warum ist dieses Thema der Krankheitsdynamik in Gruppen so wichtig? Ein Vergleich von solitär lebenden Individuen mit Individuen, die in sozialen Gruppen zusammenleben, zeigt die Kosten und die Vorteile des Gruppenlebens: Einerseits haben Individuen in sozialen Gruppen aufgrund der hohen Dichte, in der die Tiere zusammenleben, den hohen Interaktionsraten, die sie miteinander haben, und der engen Verwandtschaft, die sie verbindet, ein höheres Ansteckungsrisiko. Andererseits kann die individuelle Krankheitsabwehr durch die kollektive Abwehr in den Gruppen ergänzt werden.

Die meisten Prinzipien der kollektiven Krankheitsabwehr, die im Folgenden überwiegend für Ameisen dargestellt werden, gelten im Grunde für alle sozial lebenden Gesellschaften, einschließlich der menschlichen.

Immunität bei sozial und bei nicht sozial lebenden Insekten

Bei sozialen Insekten (den sozial lebenden Wespen und Bienen, den Ameisen und den Termiten) und insbesondere bei den Ameisen ist der Lebenszyklus der Kolonie durch eine sehr lange Wachstumsphase gekennzeichnet, in der nur sterile Arbeiterinnen produziert werden. Erst nach einigen Monaten oder Jahren des Aufbaus der Kolonie kommt es zu einer Reproduktionsphase. Daher ist die Fitness der Kolonie sehr stark von einer erfolgreichen Krankheitsabwehr abhängig. Nicht sozial lebende (»a-soziale«) Insekten wie Wanderheuschrecken oder prozessierende Raupen kommen ebenfalls zeitweilig in Gruppen vor, die wir als temporäre Gruppierungen solitärer Individuen bezeichnen. Auch diese Tiere haben das Problem der erhöhten Krankheitsansteckung in der Phase, in der sie in Gruppen zusammenleben, und sie lösen es, indem sie ihre individuelle Immunität hochregeln. Es kommt dadurch zu einer dichteabhängigen Prophylaxe.

Immunitätsstufen in Gesellschaften

Die kollektive Abwehr bei sozialen Insekten unterscheidet sich stark von der Krankheitsabwehr bei nur temporär sozial lebenden Gruppierungen. In Gesellschaften finden wir verschiedene Immunitätsstufen (Cremer & Sixt 2009):

- Individuelle Immunität: Jedes Individuum hat ein eigenes physiologisches Immunsystem. Dieses ist bei Insekten zwar nicht so hoch entwickelt, wie wir es von Vertebraten kennen, aber auch sie besitzen ein angeborenes Immunsystem und ein Immungedächtnis. Zusätzlich steht jedem Individuum ein Hygiene- und Parasitenvermeidungsverhalten zur Verfügung.
- Soziale Immunität: Leben mehrere solcher Individuen in einer Gruppe zusammen, kann es zu einer zusätzlichen Ebene kommen, bei der eine Krankheitsabwehr kooperativ im Kollektiv entsteht, entweder indem die Tiere zusammenarbeiten oder indem sie sich gegenseitig pflegen. Zusätzlich ist eine »soziale Impfung« zu beobachten.

Es gibt verschiedene Mechanismen, die zu der kollektiven Krankheitsabwehr beitragen (Cremer et al. 2007): das Hygieneverhalten, indem z. B. die Tiere sich gegenseitig abputzen, die chemische Desinfektion, bei der antimikrobielle Substanzen eine wichtige Rolle spielen, und ein Interaktionsnetzwerk, d. h. die Modulation von Interaktionshäufigkeiten (Organisationsimmunität).

Genauso, wie wenn ein Pathogen den Körper eines Individuums befällt, läuft die Krankheitsabwehr in der Kolonie in vier Schritten ab. Das Pathogen muss den Wirt bzw. die Kolonie zunächst infizieren; anschließend muss es sich dort etablieren und vermehren, bevor es sich auf die nächste Generation oder die Nachbarkolonien weiter verbreitet (Transmission). An jedem dieser Punkte kann der einzelne Wirt bzw. die Kolonie versuchen, dem Pathogen Einhalt zu gebieten. Wie dies praktisch aussieht, zeigen die folgenden Beispiele.

Abwehr gegen Infektion

Im ersten Stadium der Krankheitsabwehr findet zunächst ein Vermeidungsverhalten statt, d. h., Quellen infektiösen Materials wie z. B. infektiöse Kadaver oder Anhäufungen von Pilzsporen oder

Bakterien werden vermieden. Ameisen verlassen sehr häufig das Nest und sammeln tote Insekten auf, die sie an ihre Jungtiere verfüttern, jedoch werden hierbei infektiöse Kadaver vermieden.

Zusätzlich zu dieser Vermeidung gibt es die aktive Kontrolle. Blattschneiderameisen haben eine eigene Kaste, sehr kleine Arbeiterinnen, die auf den eingetragenen Pflanzenbestandteilen sitzen und zwei Aufgaben erfüllen. Zum einen reinigen sie die Blattstücke von kleinen infektiösen Partikeln durch Abschlecken (Abb. 1) und zum anderen verhindern sie, dass parasitoide Fliegen ihre Eier auf dieses Material legen.

Verhinderung der Etablierung des Pathogens

Nutzung von Harz zur Desinfektion des Nestes

Waldameisen und Honigbienen sammeln Baumharz und tragen es in die Kolonie ein. Dieses Baumharz wirkt antimikrobiell und hemmt das Bakterien- und Pilzwachstum im Nestmaterial. Bei Bienen wird das Harz im Stock verarbeitet und dann als Propolis bezeichnet (Christe et al. 2003).

Soziales Putzen (Grooming-Verhalten)

Als sehr häufiges Hygieneverhalten bei sozialen Insekten finden wir das Putzen, d.h. die Reinigung der Körperoberfläche mit den Mundwerkzeugen. Diese findet sowohl gegenseitig auf der Ebene der adulten Tiere statt, spielt aber auch eine wichtige Rolle in der Brutpflege, wo sich Arbeiterinnen um die Larven und die Kokons mit den Puppen kümmern (Abb. 2).

Es gibt eine sehr hohe Diversität an verschiedenen Pathogenen. In meiner Arbeitsgruppe beschäftigen wir uns häufig mit dem Pilz *Metarhizium anisopliae* (Ascomycota: Hypocreales: Clavicipitaceae), der auch in der Biokontrolle als Insektenpathogen eingesetzt wird (z. B. Thomas & Read 2007). Wir können diesen Pilz auf Agarplatten züchten, er bildet dann charakteristische grüne Konidiosporen. Wenn eine Konidiospore auf die Körperoberfläche des Insekts gelangt, bezeichnen wir das Tier als exponiert. Im Lauf von 1-2 Tagen beginnt die Spore auszuwachsen und aktiv in die Körperoberfläche einzudringen, d.h., sie penetriert die Kutikula der Tiere. Erst, wenn der Pilz in den Körper eingedrungen ist und das Immunsystem aktiviert wird, sprechen wir von einer Infektion.

In dem Zeitraum, in dem die Sporen an der Kutikula nur anhaften, können sie durch soziales Putzen noch entfernt werden, sodass bei sozial lebenden Insekten die Wahrscheinlichkeit sehr viel geringer ist, dass es Sporen schaffen, durch die Kutikula einzudringen und das Tier zu infizieren. Sollte die Infektion dennoch gelingen, sterben die Tiere meist nach 4-5 Tagen. Zunächst wachsen dann die Pilzhypphen aus und anschließend bilden sich die charakteristischen Konidiosporen (Abb. 3).

Es ist schon lange bekannt, dass das Putzen (»Grooming-Verhalten«) für den Schutz der Kolonie sehr wichtig ist, da es dem mechanischen Entfernen von infektiösem Material dient. Wir konnten vor kurzem eine zweite Komponente des Putzens nachweisen: die chemische Desinfektion der Körperoberfläche, die infektiöse Partikel unschädlich macht, die nicht entfernt werden können. Wir untersuchen dabei eine Ameise (*Lasius neglectus*) aus der Unterfamilie der Formicinae. Diese zeichnen sich dadurch aus, dass sie Gift (v. a. Ameisensäure) gegen Kolonie-Eindringlinge aus der sog. Azidopore am Hinterleib (Abb. 4) versprühen. Ameisensäure hat eine sehr starke antimikrobielle Wirkung und findet z. B. bei der Fleischkonservierung Verwendung. Wir konnten zeigen, dass dieses Ameisengift auch gegen Pathogene eingesetzt wird (Tragust et al. 2013). Arbeiterinnen, denen Puppen mit applizierten Sporen angeboten wurden, brachten Gift aus, das zu 60 % aus Ameisensäure besteht und daher einen Farbumschlag in dem darunter liegenden pH-Papier bewirkt (Abb. 5). Während des Putzens wird vermutlich immer ein wenig Gift eingesetzt, aber wenn die Ameisen die Anwesenheit eines Pathogens feststellen, wird die Menge an appliziertem Gift hochreguliert. Der Hauptteil der chemischen Desinfektion erfolgte durch indirekte Applikation, indem die Arbeiterinnen zunächst ihr Gift von der Azidopore in den Mund aufnahmen und während des Putzverhaltens auf der Oberfläche der Puppen verbreiteten (Tragust et al. 2013). Dieses Verhalten war überraschend, da wir wissen, dass die Ameisen an ihrer Ameisensäure sterben können, wenn ihnen nicht die Möglichkeit gegeben wird, an Frischluft zu kommen. Wir gehen davon aus, dass es aufgrund der starken Kutikula im Mundinnenraum nicht zu einer Schädigung kommt.



Abb. 1. Blattschneiderameisen: Reinigung von Pflanzenstücken durch Mini-Arbeiterinnen. – Foto: Sophie A. O. Armitage.



Abb. 2. Hygieneverhalten bei Ameisen. a. Gegenseitige Pflege von adulten Tieren (rote Markierung wurde künstlich aufgetragen); b. Brutpflege. – Fotos: Matthias Konrad, Line V. Ugelvig, Barbara Mitteregger.



Abb. 3. Tote, mit *Metarhizium anisopliae* infizierte Ameise. Aus dem Körper wachsen Pilzhyphen aus, die Konidiosporen bilden. – Foto: Simon Tragust.

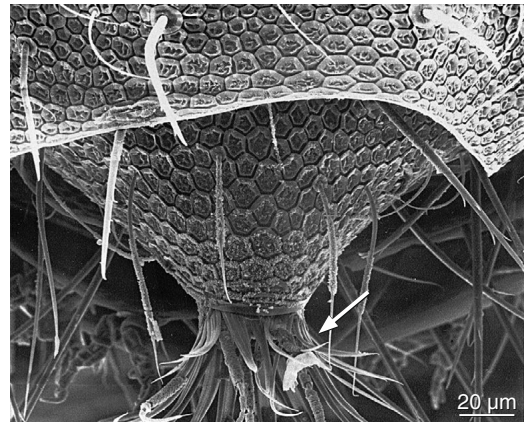


Abb. 4. Azidopore am Hinterleib von *Lasius neglectus*. – Foto: Birgit Lautenschläger.

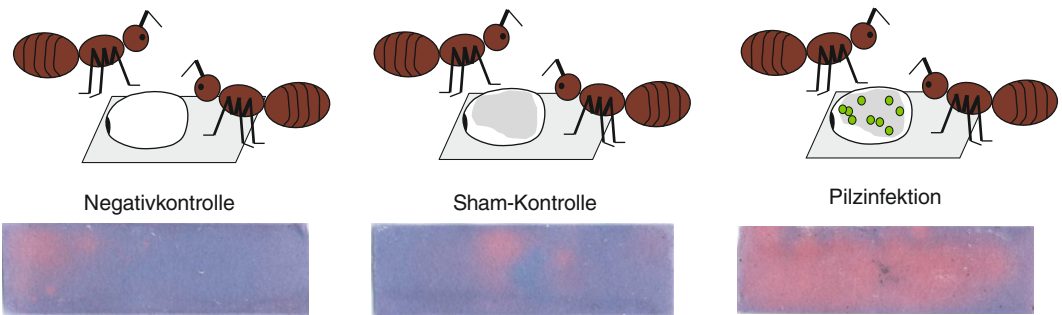


Abb. 5. Säureapplikation von *Lasius neglectus*. Farbumschlag des Untergrund-pH-Papiers nach Zugabe einer nicht infizierten Puppe, einer mit einer Lösung ohne Sporen behandelten Puppe (Sham-Kontrolle) und einer mit einer Lösung mit Konidiosporen von *Metarhizium anisopliae* behandelten Puppe. – Fotos: Barbara Mitteregger.

Nesthygiene: Abfallmanagement bei Blattschneiderameisen

Neben den Nestkammern und den Pilzgärten in unterirdischen Nestern von Blattschneiderameisen (vgl. Beitrag Roces (2014) in diesem Band) gibt es weitere Kammern, die Mülldeponien darstellen. Bei einigen Arten liegen diese Deponien unterhalb des Pilzgartens innerhalb der Kolonie, bei anderen Arten liegen sie außerhalb der Kolonie in einiger Entfernung. In beiden Fällen findet also eine räumliche Trennung des

sauberen Pilzmaterials und des anfallenden Abfalls statt. Die eingetragenen Blattstücke werden nur als Substrat für den Pilz benutzt. Wird dieses Pflanzenmaterial nicht mehr benötigt, muss es abtransportiert werden.

Zusätzlich zu dieser räumlichen Trennung findet auch eine Kontaktvermeidung zwischen den Tieren statt. Eine Pilzgartenarbeiterin, die sich im sauberen Nestteil aufhält, gibt das zu entsorgende Pflanzenmaterial nicht direkt an eine Abfallarbeiterin aus dem kontaminierten Nestteil weiter, sondern legt es an einem bestimmten Ort

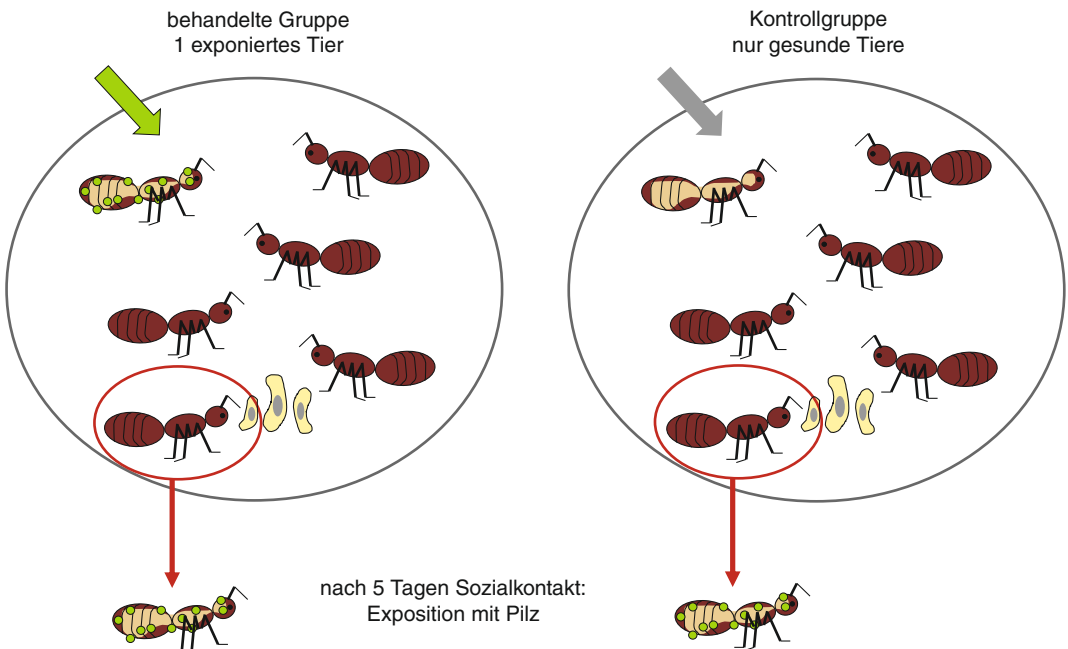


Abb. 6. Schematische Versuchsbeschreibung zur sozialen Impfung; Erläuterungen s. Text.

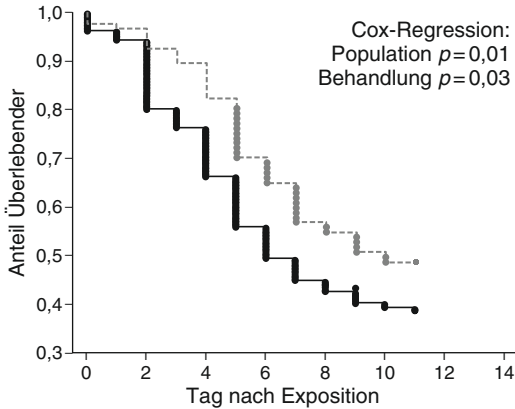


Abb. 7. Anteil überlebender Tiere (*Lasius*) mit (grau) bzw. ohne (schwarz) Kontakt zu einem *Metarhizium-anisopliae*-exponierten Tier im Nest über 5 Tage, nach eigener direkter Exposition mit dem Pilz (vgl. Abb. 6). – Abgeändert nach Ugelvig & Cremer (2007).

ab, von wo es die Abfallarbeiterin dann abholt. Erzwingt man einen direkten Kontakt, indem man eine Abfallarbeiterin in den sauberen Kolonieteil setzt, wird sie von den anderen Arbeiterinnen attackiert. Auf diese Weise wird der Pilzgarten, der eine Monokultur darstellt und sehr anfällig gegen Infektionen ist, geschützt (Hart & Ratnieks 2001).

Soziales Fieber bei Honigbienen

Ein anschauliches Beispiel, wie soziale Immunität funktioniert, stellt das soziale Fieber bei Honigbienen (*Apis mellifera*) dar. Werden Kolonien von bestimmten Pilzkrankheiten befallen, beginnen viele Arbeiterinnen gleichzeitig, Muskelwärme zu erzeugen, indem sie den Tonus ihrer Flugmuskulatur steigern, ohne dabei die Flügel zu bewegen. Damit erreichen sie einen Temperaturanstieg im Bienenstock um 1–2 °C, was ohne koordiniertes Vorgehen niemals möglich wäre. Durch dieses soziale Fieber kann sich das Pathogen nicht mehr so gut in der Kolonie etablieren und die Bienen gewinnen den Wettstreit gegen bestimmte Krankheiten (Starks et al. 2000).

Verhinderung der Vermehrung des Pathogens

Hat sich ein Pathogen erst einmal etabliert, kann seine Ausbreitung durch eine Veränderung der Interaktionshäufigkeiten innerhalb der Kolonie

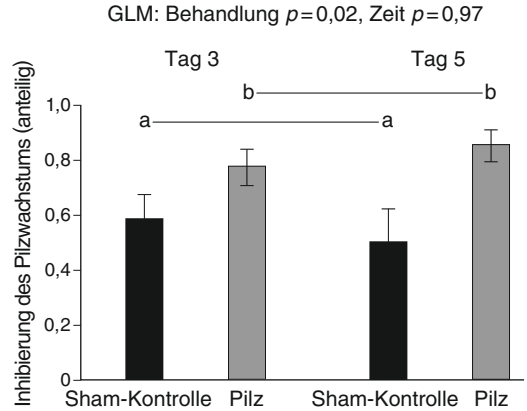


Abb. 8. Inhibition des Pilzwachstums (*Metarhizium anisopliae*) von Nestmitgliedern von Kontrolltieren (schwarz) bzw. pilzexponierten Ameisen (grau) nach 3 bzw. 5 Tagen Sozialkontakt. – Abgeändert nach Konrad et al. (2012).

unterbrochen werden. Termiten z. B. halten mit Nematoden infizierte Nestmitglieder in lebenslanger Quarantäne, indem sie sie in Kammern einmauern. Häufiger jedoch ziehen sich infektiöse oder generell sterbende Tiere selbst aus der Kolonie zurück (Ugelvig & Cremer 2007, Heinze & Walter 2010).

Wie sehen soziale Interaktionen zwischen kranken und gesunden Koloniemitgliedern im Einzelnen aus und welche Auswirkungen auf das Immunsystem der gesunden Tiere haben sie? Um dies zu untersuchen, setzen wir Mini-Kolonien von *Lasius neglectus* (Formicinae) an, die aus 6 gesunden Nestmitgliedern und Brut bestehen, und exponieren ein Tier davon mit einer Pilzpathogen-Lösung (*Metarhizium anisopliae*) bzw. nur mit der Lösung (ohne Pathogen, Kontrolle) (Ugelvig & Cremer 2007). Neben einer Kontaktvermeidung – die exponierten bzw. infektiösen Tiere hören sofort auf, sich um die Brut zu kümmern und halten sich häufiger außerhalb der Brutkammer auf als die unbehandelten Tiere – kam es zu einer »sozialen Impfung«.

Soziale Impfung

Unter sozialer Impfung versteht man, dass die ehemals gesunden Nestmitglieder nach 5 Tagen des Zusammenlebens mit dem exponierten Tier ein verbessertes Überleben nach einer neuen, direkten Pilzexposition zeigen als die Nestmitglieder, die mit einem gesunden Kontrolltier zusammengelebt haben (Abb. 6, 7; Ugelvig &

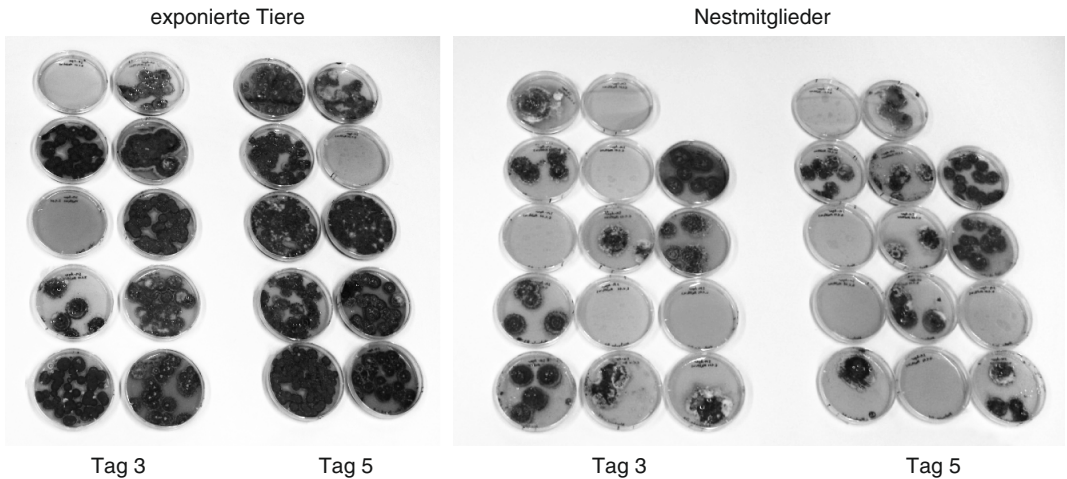


Abb. 9. Pilzwachstum (*Metarhizium anisopliae*) nach Ausplattieren auf Agarplatten eines Extraktes aus dem Körper von exponierten Tieren (links) und von Nestmitgliedern (rechts) 3 bzw. 5 Tage nach der Exposition (links) bzw. nach Sozialkontakt mit dem exponierten Tier (rechts). – Fotos: Matthias Konrad; nach Konrad et al. (2012).

Cremer 2007). Das heißt, Sozialkontakt zu pilz-exponierten Tieren verringert die Anfälligkeit der Nestmitglieder gegenüber diesem Pathogen. Dies zeigt sich nicht nur im Bezug auf die Überlebensrate nach einer erneuten, direkten Pilzexposition, sondern auch bei der Analyse der Immunkompetenz dieser Nestmitglieder. Bereits nach 3 Tagen Sozialkontakt zu dem exponierten Tier zeigen sie eine stärkere Inhibierung des Pilzwachstums als die Nestmitglieder gesunder Tiere (Abb. 8; Konrad et al. 2012). Es kommt also innerhalb von 3 Tagen zu einer Hochregulierung des Immunsystems bei Nestmitgliedern von pilz-exponierten Tieren.

Anhand fluoreszenzmarkierter Pilzsporen konnten wir nachweisen, dass es bei dem Sozialkontakt mit einem exponierten Tier zu einer Übertragung des Pathogens auf die gesunden Nestmitglieder kommt und dass das Pathogen tatsächlich in deren Körper eindringt. Nach 5 Tagen Sozialkontakt mit dem exponierten Tier waren 60 % der (ehemals gesunden) Nestmitglieder ebenfalls infiziert (Abb. 9). Die Infektionsdosis war bei den Nestmitgliedern aber 12fach niedriger als bei dem exponiertem Tier (Abb. 10; Konrad et al. 2012). Der Sozialkontakt zu kranken Tieren führt also zu immunstimulierenden Mini-Infektionen.

Beim Menschen kennen wir ebenfalls die sog. Kontaktimmunität nach Lebendimpfung (Polio). Geimpfte Kinder sind Ausscheider des

attenuierten (d. h. in seiner Virulenz geschwächten) Virus, und Familienmitglieder, die sich mit dem attenuierten Virus angesteckt haben, werden dadurch mitgeimpft. Diese Methode ist an sich eine gute Strategie, um mehr Menschen mit einer Impfung zu erreichen, birgt aber die Gefahr, dass es in seltenen Fällen zu einer Rückmutation und damit zu einer Infektion mit virulenten Polioviren kommt.

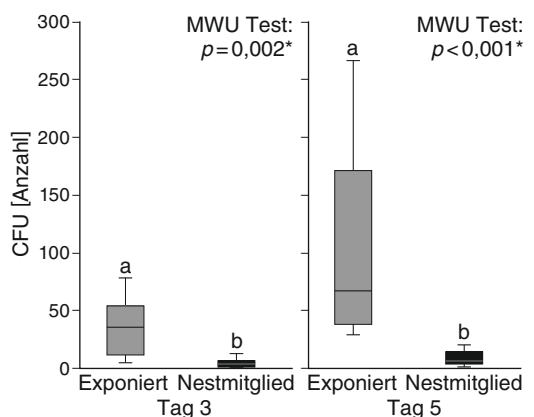


Abb. 10. Anzahl von koloniebildenden Einheiten (CFU, colony forming units) von *Metarhizium anisopliae* bei exponierten Tieren (grau) und bei Nestmitgliedern (schwarz) 3 bzw. 5 Tage nach Exposition bzw. Sozialkontakt. – Abgeändert nach Konrad et al. (2012).

Fazit

- Das Leben in Gesellschaften ist mit einem erhöhten Krankheitsrisiko verbunden.
- Insekten schützen sich auf individueller Ebene durch ein angeborenes Immunsystem, durch die Entwicklung eines Immungedächtnisses und durch ihr Verhalten (Parasitenvermeidung, Hygiene).
- Auf sozialer Ebene kommt als zusätzlicher Schutz die kooperative Krankheitsabwehr hinzu. Sie setzt sich zusammen aus kollektivem Hygieneverhalten (z.B. gegenseitiges oder gemeinsames Putzen, Abfallbeseitigung), aus gemeinsamer chemischer Desinfektion (z.B. durch Abgabe antimikrobieller Substanzen wie Ameisensäure oder durch Eintrag von Baumharz in die Kolonie) und aus der Modifizierung von Interaktionsnetzwerken innerhalb der Kolonie (z.B. Aggressivität gegenüber kontaminierten Nestmitgliedern, Kontaktvermeidung infektiöser Tiere).
- Sozialkontakt mit einem infektiösen Tier im Nest erhöht das Überleben der gesunden Nestmitglieder durch Hochregulierung ihres Immunsystems (soziale Impfung) über immunstimulierende Mini-Infektionen.

Literatur

Christe, P., A. Oppliger, F. Bancala, G. Castella & M. Chapuisat. 2003. Evidence for collective medication in ants. – *Ecology Letters*, 6(1): 19–22.

- Cremer, S. & M. Sixt. 2009. Analogies in the evolution of individual and social immunity. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B, London*, 364(1513): 129–142.
- Cremer, S., S. A. O. Armitage & P. Schmid-Hempel. 2007. Social Immunity. – *Current Biology*, 17(16): R693–R702.
- Hart, A. G. & F. L. W. Ratnieks. 2001. Task partitioning, division of labour and nest compartmentalisation collectively isolate hazardous waste in the leafcutting ant *Atta cephalotes*. – *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(5): 387–392.
- Heinze, J. & B. Walter. 2010. Moribund ants leave their nests to die in social isolation. – *Current Biology*, 20(3): 249–252.
- Konrad, M., M. L. Vyleta, F. J. Theis, M. Stock, S. Tragust, M. Klatt, V. Drescher, C. Marr, L. V. Ugelvig & S. Cremer. 2012. Social transfer of pathogenic fungus promotes active immunisation in ant colonies. – *PLoS Biology*, 10(4): e1001300, doi: 10.1371/journal.pbio.1001300
- Roces, F. 2014. Unterirdische Landwirtschaft bei Blattschneiderameisen. – In: Bayer. Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): *Soziale Insekten in einer sich wandelnden Welt. Rundgespräche der Kommission für Ökologie*, 43. Pfeil, München: 53–62.
- Starks, P. T., C. A. Blackie & T. D. Seeley. 2000. Fever in honey bee colonies. – *Naturwissenschaften*, 87(5): 229–231.
- Thomas, M. B. & A. F. Read. 2007. Can fungal biopesticides control malaria? – *Nature Reviews Microbiology*, 5(5): 377–383.
- Tragust, S., B. Mitteregger, V. Barone, M. Konrad, L. V. Ugelvig & S. Cremer. 2013. Ants disinfect fungus-exposed brood by oral uptake and spread of their poison. – *Current Biology*, 23(1): 76–82.
- Ugelvig, L. V. & S. Cremer. 2007. Social prophylaxis: group interaction promotes collective immunity in ant colonies. – *Current Biology*, 17(22): 1967–1971.

Diskussion

B. Hoppe: Wie wird bei den Blattschneiderameisen der Abfall aus den Abfallkammern entfernt?

S. Cremer: Die Pflanzenreste verrotten irgendwann, aber genauer kann das sicher Herr Roces beantworten.

F. Roces: Bei dem Abfall handelt es sich vor allem um tote Tiere und um zellulosehaltiges Restmaterial, das nach dem Abbau durch den Pilz übrig bleibt. Der Abfall wird kontinuierlich aus den Pilzkammern entfernt und entweder aus dem Nest abtransportiert oder in eigenen Abfallkammern gelagert. Wenn diese Kammern voll sind, werden sie einfach verlassen.

P. Rosenkranz: Bei den Genomprojekten hat man festgestellt, dass soziale Insekten etwas weniger Gene im Immunbereich haben als solitär lebende. Hat sich das bestätigt, und wenn ja, welche Auswirkungen auf die Genfunktionen hat das nach Ihren Erfahrungen? Oder sind die Befunde rein deskriptiv?

S. Cremer: Das wird derzeit noch debattiert. Im Vergleich zu dem *Drosophila*-Fliegen genom findet man beim Honigbienen genom (*Apis mellifera*) tatsächlich eine geringere Anzahl an Immungenen. Man hat das so interpretiert, dass Honigbienen gar nicht mehr so viele Gene brauchen, weil es diese »Schutzhülle« der sozialen Immunität gibt.¹ Ich denke aber, wir haben noch zu wenige Daten, um zu bestätigen, dass das wirklich der Fall ist. Man hat alle wichtigen Familien von Immungenen und -kaskaden gefunden und wenn man einige andere Immungene von *Drosophila* nicht bei Honigbienen findet, heißt das nicht unbedingt, dass diese nicht vielleicht etwas anderes haben. Man hat als Vergleich das Genom anderer Hymenopteren, die nicht sozial leben, untersucht, wie zum Beispiel das Genom von *Nasonia*-Arten (parasitische Wespen). Diese haben aber die Komplikation, dass sie sehr viel Gift injizieren, um ihre Beute zu lähmen, und dass dabei sehr

ähnliche Substanzen wie im Immunsystem eine Rolle spielen. Ich denke daher, wir brauchen insgesamt noch mehr Informationen, um die Frage abschließend beurteilen zu können. Die soziale Immunität klingt zunächst nach einer guten Erklärung für die fehlenden Gene, aber ich bin nicht sicher, ob sie wirklich halten wird.

W. Tanner: Sie haben gezeigt, dass Harzstückchen in die Nester eingebracht werden, die antibakteriell und fungizid wirken sollen. Der Pilz selber muss bei Blattschneiderameisen aber noch wachsen können. Wirken die Substanzen spezifisch auf pathogene Pilze?

S. Cremer: Das fungizid wirkende Harz wird bei Waldameisen eingebracht, die keine Pilzzucht betreiben.

M. Ayasse: Gibt es neben der Ameisensäure noch andere Drüseninhaltsstoffe, die eine pathogene Wirkung haben?

S. Cremer: Wir haben gefunden, dass der Gifftropfen neben Ameisensäure auch Essigsäure enthält, die zwar alleine nur eine geringe antimikrobielle Wirkung besitzt, aber in Kombination mit Ameisensäure deren Wirkung verstärkt. Zusätzlich zum Gifftropfen wird auch das Dufour-Drüsensekret ausgeschieden, was die Funktion weiter erhöht. Das betrifft aber speziell die eine Ameisenart, *Lasius neglectus*, die wir untersucht haben. Es gibt aber sehr viele andere Ameisenarten, die alle Gift haben, das sehr unterschiedlich aufgebaut sein kann. Invasive *Solenopsis*-Arten (Feuerameisen) versprühen zum Beispiel ein anderes Gift, das aber ebenfalls antimikrobiell wirkt. Es ist häufig so, dass das Gift generell antimikrobiell wirkt, was vielleicht darauf zurückzuführen ist, dass zu den Hymenopteren zum Beispiel viele parasitoide Wespen gehören, die ihr Gift in ihre Beute injizieren und diese Beute so lange am Leben erhalten müssen, bis die Larven sie aufgefressen haben. Daher haben vermutlich viele Giftarten eine ähnliche Funktion, obwohl sie ganz andere Substanzen enthalten.

R. Menzel: Gibt es bei Ameisen auch Arten, die ihre Kolonie nicht über den Winter bringen wie Hummeln und Wespen? Wenn nein, haben Sie

1 Evans, J. D., K. Aronstein, Y. P. Chen, C. Hetru, J.-L. Imler, H. Jiang, M. Kanost, G. J. Thompson, Z. Zou & D. Hultmark. 2006. Immune pathways and defence mechanisms in honey bees *Apis mellifera*. – *Insect Molecular Biology*, 15(5): 645–656.

eine Idee, warum die Krankheits- und Infektionsabwehr bei Ameisen besser ist als bei den saisonal sozialen Hymenopteren? Wie schaffen sie es, dass sich Krankheitsfaktoren, die die Überwinterung der Kolonie gefährden, gar nicht erst anreichern?

S. Cremer: Ameisen und Termiten haben eine ganz andere Strategie als Hummeln und staatenbildende Wespen. Ameisen und Termiten überwintern normalerweise, aber es gibt kaum Freilanduntersuchungen, die zeigen könnten, wie groß der Verlust über den Winter ist. Man weiß aber, dass zum Beispiel Hummelkolonien tatsächlich sehr viele Krankheiten über die Saison anreichern. Dies liegt auch daran, dass sich die Krankheiten sehr viel leichter ausbreiten können, da Tiere von unterschiedlichen Kolonien alle die gleichen Blüten besuchen. Deswegen gibt es eine

sehr starke Transmission zwischen Kolonien. Ameisen und Termiten sind dagegen territorial und die Ausbreitung von Krankheitserregern zwischen den einzelnen Kolonien ist stärker eingeschränkt. Es kann auch eine gute Strategie sein, dass das Immunsystem von Bienen- und Hummel-Arbeiterinnen, die ohnehin nur eine Saison lang leben, weniger stark ausgeprägt ist als bei Ameisen, die ein bis drei Jahre leben und über den Winter kommen müssen. Daher geht man davon aus, dass diese mehr in ihr physiologisches Immunsystem investieren. Wir wissen, dass es auch Geschlechtsunterschiede gibt und dass zum Beispiel Männchen, die im Grunde nur bis zur Paarung leben, eine geringere physiologische Immunkompetenz besitzen als die länger lebenden Weibchen.