

## DIE ELIMINATION ÜBERZÄHLIGER ERSATZGESCHLECHTSTIERE BEI DER TERMITE *KALOTERMES FLAVICOLLIS* (FABR.) (\*)

Von E. RUPPLI

(Abteilung für Zoophysiologie, Zoologisches Institut der Universität, Sahlistrasse 8, Bern, Suisse.)

---

### EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Entfernt man aus einer Kolonie der Gelbhalstermitte *Kaloterme flavicollis* das funktionelle Geschlechtstierpaar, so entstehen normalerweise schon nach wenigen Tagen Ersatzgeschlechtstiere, die die Funktion des ursprünglichen Paares übernehmen und so für das Weiterbestehen der Kolonie sorgen. In der Regel werden dabei mehr Ersatzgeschlechtstiere gebildet, als für die Wiederherstellung des ursprünglichen Zustandes nötig sind. Die überzähligen Tiere verschwinden aber bald wieder, so dass nach einer gewissen Zeit nur noch ein Geschlechtstierpaar in der Kolonie zu finden ist, wie dies bereits GRASSI und SANDIAS (1893) gezeigt haben.

Im Laufe der Zeit sind zu diesem Regulationsproblem verschiedene Auffassungen und Vermutungen geäußert worden. So glaubte BECKER (1948), dass sich die Ersatzgeschlechtstiere wieder zu Larven zurückbilden können. Diese Vermutung dürfen wir

heute ausschliessen, da LÜSCHER (1960) zeigen konnte, dass die Prothorakaldrüsen unmittelbar nach der Ersatzgeschlechtstierhäutung degenerieren, so dass eine weitere Häutung — und eine Rückbildung ist nur über eine Häutung denkbar — nicht mehr möglich ist. Ferner hat BECKER beobachtet, dass Ersatzgeschlechtstiere von ihresgleichen umgebracht werden. Leider finden sich keine näheren Angaben darüber, wie sich diese Gewaltsakte unter den Ersatzgeschlechtstieren vollziehen. Demgegenüber beschreibt EMERSON (1933) eine zufällige Beobachtung über den Kampf zweier Königinnen von *Reticulitermes arenicola*. Die eine der beiden verlor bei diesem Kampf ein Bein, vermochte sich aber in der Kolonie zu halten, während die andere auf der Kopfunterseite verletzt wurde und in der Folge dem Kannibalismus der Kolonie zum Opfer fiel. Diese Beobachtung ist bis heute nicht in die Diskussion über die Elimination überzähliger Ersatzgeschlechtstiere einbezogen worden, obschon sie geeignet ist, die Beobachtungen von BECKER zu unterstützen.

(\*) Durchgeführt mit Hilfe von Kredit Nr. 1725 an Prof. M. LÜSCHER des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung wissenschaftlicher Forschung.

Eine ganz andere Auffassung vertreten GRASSÉ und NOIROT (1946, 1960), die überzeugt sind, dass ausschliesslich die Larven und Nymphen für den Eliminationsprozess verantwortlich sind. Auch LÜSCHER (1952) kommt zu dieser Ansicht und zwar aufgrund von Versuchen, in denen zwei Kolonien — eine davon ohne Geschlechtstiere — nur durch ein feines Drahtgitter voneinander getrennt waren. Er konnte beobachten, dass in der verwaisten Kolonie alle neu entstandenen Ersatzgeschlechtstiere eliminiert wurden. Den Eliminationsprozess selbst beschreibt er wie folgt :

» Immer wurden die überzähligen Ersatzgeschlechtstiere durch Larven und Nymphen aufgefressen, und zwar scheint diese Elimination vollkommen kampflos zu geschehen. Die Larven beginnen mit dem Fressen gewöhnlich am Hinterende des Abdomens des Geschlechtstieres, ohne dass sich dieses zur Wehr setzt. Eine Rückbildung von Ersatzgeschlechtstieren konnte nie beobachtet

werden. Auch Kämpfe zwischen Geschlechtstieren scheinen nicht vorzukommen. «

Die Widersprüchlichkeit der verschiedenen Auffassungen gaben den Anlass, die Frage nach der Art der Ersatzgeschlechtstierelimination grundsätzlich neu zu überprüfen.

Die Anregung zu dieser Untersuchung verdanke ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Martin LÜSCHER vom Zoologischen Institut der Universität Bern. Für sein stetes Interesse während der Durchführung meiner Versuche, sowie für manchen wertvollen Hinweis, bin ich ihm zu Dank verpflichtet. Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. S. ROSIN für seine Ratschläge bei der statistischen Auswertung des Materials, sowie Fräulein L. FRAUCHIGER, Herrn Dr. R. LEUTHOLD und meiner Frau für ihre Mitarbeit bei der Durchführung der Dauerbeobachtungen. Ganz besonderen Dank aber schulde ich Herrn Prof. Dr. F. E. LEHMANN, dem ehemaligen Direktor des Zoologischen Institutes der Universität Bern, ohne dessen wohlwollende Förderung ich nie in der Lage gewesen wäre, meine Studien fortzusetzen.

## MATERIAL UND METHODE

Die vorliegenden Untersuchungen wurden mit der Gelbhalstermitte *Kaloterme flavicollis* (Fabr.) durchgeführt. Das für die Laborkolonien verwendete Zuchtgut wurde in den Jahren 1959/60 in der Gegend von Banyuls-sur-Mer (Pyr. or., Frankreich) gesammelt und nach der Methode von GÖSSWALD (1943) in grossen Einmachgläsern mit feuchten Gipsböden und Kieferholzklotzchen bei 26° C gezüchtet.

Da die Laborkolonien relativ klein waren (150-250 Tiere), mussten für die einzelnen Versuchsserien mehrere davon verwendet werden, was zu einer gewissen Inhomogenität des Materials führte. Allerdings dürfte das Ergebnis der vorliegenden Arbeit dadurch nicht beeinflusst sein.

Für die einzelnen Experimente verwendete ich kleine Versuchskolonien von je 30 Tieren (ältere Larven, Nymphen des 1. Stadiums und 1-2 Soldaten), die in flachen Glasnestern (LÜSCHER, 1949) gehalten und mit Agar-Sägemehlmasse (Buche) gefüttert wurden. Bei späteren Versuchen kamen auch kleine, runde Plastikdosen (Durchmesser 6 cm) zur Anwendung, die mit angefeuchtetem Filterpapier ausgelegt und mit dünnen Tannenholzstückchen versehen wurden.

Wenn eine individuelle Kennzeichnung einzelner Termiten nötig war, wurden die Tiere nach LÜSCHER (1952) unter CO<sub>2</sub>-Narkose durch Farbtupfen auf Kopf und Pronotum markiert.

**PRODUKTION UND ELIMINATION VON ERSATZGESCHLECHTSTIEREN  
IN KLEINEN VERSUCHSKOLONIEN**

Zunächst war es nötig, möglichst genaue Angaben über den normalen Regulationsverlauf in Erfahrung zu bringen. In flachen Plexiglasnestern wurden ältere Larven und Nymphen des ersten Stadiums mit 1-2 Soldaten als Versuchskolonie angesetzt. Das Fehlen von Geschlechtstieren führte nach einigen Tagen zur Bildung von Ersatzgeschlechtstieren. Diese wurden unmittelbar nach der Häutung markiert und ihre Lebensdauer durch tägliche Kontrollen registriert. Eine erste Versuchsserie mit Kolonien zu 50 Tieren wurde Ende Mai, eine zweite mit solchen zu 30 Tieren Ende Juli angesetzt. Insgesamt kamen 29 Kolonien zur Auswertung, deren Regulationsprozesse aufgezeichnet, miteinander verglichen und auf Gesetzmässigkeiten geprüft wurden. Da mit der Zeit einige Kolonien durch Elimination und z.T. auch durch andere Einwirkungen viele Tiere eingebüsst hatten, so dass kaum mehr richtige Versuchsbedingungen vorlagen, musste für die vergleichende Beur-

teilung eine Beobachtungszeit von 40 Tagen festgesetzt werden. Einige Kolonien wurden aber wesentlich länger kontrolliert.

Die Auswertung dieser vierzigtägigen Kontrollen führte zu folgenden Ergebnissen :

**a) Übersicht über die Produktion  
und Elimination  
von Ersatzgeschlechtstieren**

Die diesbezüglichen Daten sind in Tabelle 1 und in den Abbildungen 1-4 zusammengestellt. Sie lassen folgendes erkennen :

— In allen Kolonien konnte die Produktion, wie die Elimination von Ersatzgeschlechtstieren beobachtet werden. Insgesamt wurden in den 29 Kolonien 372 Ersatzgeschlechtstiere registriert, von denen bis zum Ende der Beobachtungszeit 284 wieder verschwanden. Am 40. Tag waren noch 88 Ersatzgeschlechtstiere vorhanden, nämlich 49 Männchen und 39 Weibchen (Tabelle 1).

TABELLE 1. — ZAHL DER NEU ENTSTANDENEN UND DER EFFEKTIV VORHANDENEN ERSATZMÄNNCHEN, BZW. ERSATZWEIBCHEN AM 10., 20., 30. UND 40. TAG NACH DEM ENTFERNEN DES FUNKTIONELLEN GESCHLECHTSTIERPAARES. TOTAL AUS 29 VERSUCHSKOLONIEN.

		10. TAG	20. TAG	30. TAG	40. TAG
Männchen.	Produziert.	35	116	166	178
	Effektiv vorhanden.	30	53	59	49
Weibchen.	Produziert.	72	154	182	194
	Effektiv vorhanden.	52	47	46	39
Total.	Produziert.	107	270	348	372
	Effektiv vorhanden.	82	100	105	88

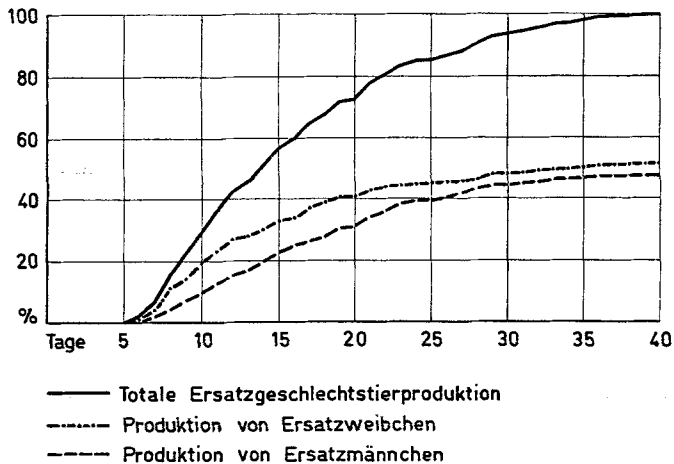


ABB. 1. — Summationskurve der produzierten Ersatzgeschlechtstiere (EG). (Die Zahl der bis zum 40. Tag produzierten Ersatzgeschlechtstiere ist als 100 % angenommen.)

Dies bedeutet, dass pro Kolonie bei einer durchschnittlichen Produktion von 12,7 Ersatzgeschlechtstieren im Mittel deren 3 überlebten.

— Sechs Tage nach der Verwaisung konnten in den Kolonien die ersten Ersatzgeschlechtstiere beobachtet werden. Dann nahm die Zahl der neugebildeten Geschlechtstiere rasch zu. Zwischen dem 8. und 12. Tag waren die grössten Zuwachsraten erreicht. Dann wurde die Produktion schwächer und erlosch gegen den 40. Tag fast ganz. Allerdings konnten auch später noch einzelne neu entstandene Ersatzgeschlechtstiere beobachtet werden, doch fallen diese im Rahmen der Gesamtproduktion kaum mehr ins Gewicht.

— Für die beiden Geschlechter ergaben sich Unterschiede im Produktionsverlauf: Am Anfang entstanden mehr Weibchen als Männchen; doch

glich sich der Unterschied mit der Zeit etwas aus, ohne jedoch ganz zu verschwinden (Abbildung 1).

— Die Elimination setzte bereits einen Tag nach dem Entstehen der ersten überzähligen Ersatzgeschlechtstiere ein (Abbildung 2). Von da stieg sie zunächst sehr langsam, später aber rasch an, um bald wieder etwas abzuklingen. Damit verlief sie fast parallel zur Produktion, jedoch stets etwas zurückbleibend. Mit dem 40. Tag wurde der theoretische Endwert von 84,4 % (bei 29 Versuchskolonien sollten theoretisch 58 Ersatzgeschlechtstiere überleben, also 15,6 % der Gesamt-

produktion in unserem Falle) für die eliminierten Tiere nicht erreicht, so dass in verschiedenen Kolonien noch überzählige Ersatzgeschlechtstiere vorhanden waren. Die Eliminationskurve lässt aber vermuten, dass die Elimination in diesem Zeitpunkt

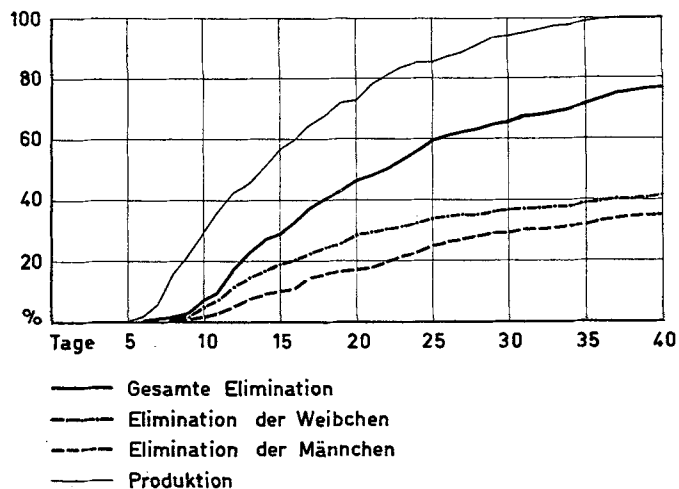


ABB. 2. — Summationskurve der eliminierten Ersatzgeschlechtstiere im Vergleich zur Produktion. (Die Zahl der bis zum 40. Tag produzierten Ersatzgeschlechtstiere ist als 100 % angenommen.)

noch nicht vollständig abgeschlossen war, wie die Beobachtungen weiterer Eliminationen nach dem 40. Tag übrigens auch bestätigten.

— Die Tendenz, alle überzähligen Ersatzgeschlechtstiere zu eliminieren und in jeder Kolonie nur ein Paar überleben zu lassen, zeichnete sich bis zum 40. Tag deutlich ab: in 15 Kolonien wurde dieses Ziel bis zum Ende der Versuchsperiode erreicht, während in 13 weiteren Fällen später immer noch auf ein Paar reduziert werden konnte. So regulierte z.B. eine Kolonie, die am 40. Tag noch 3 Männchen und 1 Weibchen besass, in weiteren 7 Tagen ebenfalls auf ein Ersatzgeschlechtstierpaar, während eine andere Kolonie mit 2 Männchen und 3 Weibchen in 5 Tagen ihren Bestand auf ein Männchen und 2 Weibchen reduzierte. Nur in einem einzigen Falle war eine normale Regulation nicht mehr möglich, da nur noch ein Weibchen vorhanden war.

— Wie die Produktion, so blieb auch die Elimination der Männchen hinter derjenigen der Weibchen zurück, und zwar nicht nur absolut, sondern auch prozentual zur Zahl der neugebildeten Ersatzgeschlechtstiere (Abbildung 2). So wurden bis zum 40. Tag 93,4 % aller überzähligen Weibchen, jedoch nur 86,6 % der entsprechenden Männchen eliminiert, was bedeutet, dass am Ende der Versuchsperiode mehr Männchen als Weibchen vorhanden waren, obschon im Gesamten mehr Weibchen produziert wurden.

**b) Der Eliminationsverlauf**

Durch die täglichen Kontrollen konnte der genaue Regulationsverlauf in jeder einzelnen Kolonie festgestellt werden. Dabei zeigten sich recht grosse Unterschiede in

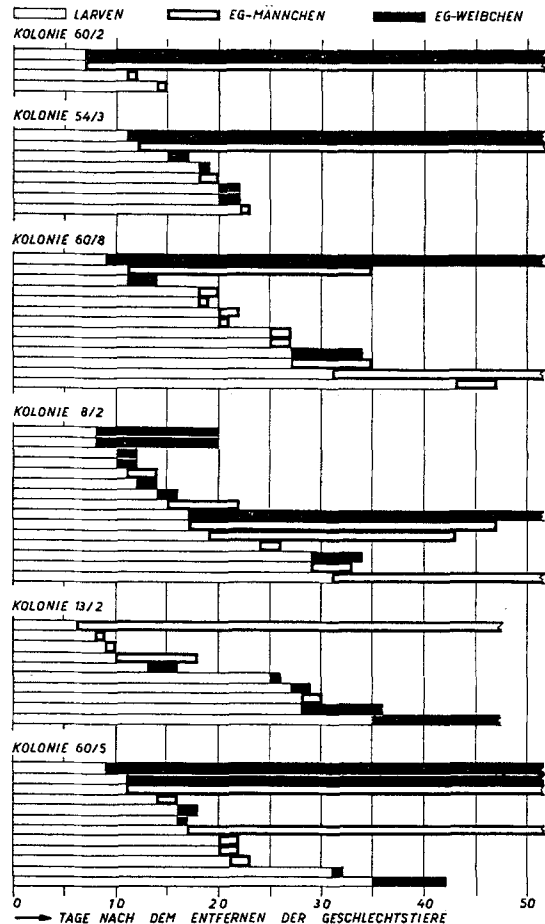


ABB. 3. — Produktion und Elimination von Ersatzgeschlechtstieren in kleinen Versuchskolonien nach dem Entfernen der funktionellen Geschlechtstiere. Jede Kolonie umfasste zu Beginn des Versuches 30 Larven und Nymphen und je 1 Soldat.

der Elimination von überzähligen Ersatzgeschlechtstieren, und es ist somit schwer, aus dem in den einzelnen Fällen so stark variierenden Geschehen Gesetzmässigkeiten herauszulesen. Die Elimination erscheint vielmehr als ein recht wandelbares Geschehen (Abbildung 3); trotzdem soll versucht werden, das Problem von einigen Gesichtspunkten her zu beleuchten.

Zunächst kann man sich fragen, ob das

Überleben eines Ersatzgeschlechtstieres vom Zeitpunkt seiner Entstehung abhängt: Haben z.B. die in den einzelnen Kolonien zuerst entstandenen Tiere eine grössere Überlebenschance als die andern, oder sind es die zuletzt gebildeten, die überdauern?

Überprüft man die Entstehungszeiten der 88 überlebenden Geschlechtstiere, so ergeben sich die in Tabelle 2 zusammengestellten Verhältnisse:

produzierten Tiere und dem Erfolg der Elimination kaum ein Zusammenhang bestehen kann: Sowohl bei starker, wie bei schwacher Ersatzgeschlechtstierbildung gab es Fälle, bei denen gut, aber auch solche, bei denen schlecht eliminiert wurde (Abbildung 3).

Schliesslich kann man prüfen, ob der Eliminationsbeginn von der Anzahl der vorhandenen Geschlechtstiere abhängig ist. Aus den Protokollen lässt sich entnehmen, dass

TABELLE 2. — ENTSTEHUNGSZEITEN ÜBERLEBENDER ERSATZGESCHLECHTSTIERE.

ZEIT DER ENTSTEHUNG	♂	♀	Total	In %
Erstentstandene Ersatzgeschlechtstiere ....	11	9	20	22,7
Letztentstandene Ersatzgeschlechtstiere ...	12	11	23	26,2
Uebrigere Ersatzgeschlechtstiere .....	26	19	45	51,1
<i>Total der überlebenden EG .....</i>	49	39	88	100,0

Man erkennt sogleich, dass hier keine der drei Kategorien konsequent bevorzugt wurde. Vergegenwärtigt man sich aber, dass von all den 372 gebildeten Ersatzgeschlechtstieren nur je 58 oder 15,6 % erst- bzw. letztentstandene Tiere waren, so muss man doch feststellen, dass diesen beiden Gruppen eine erhöhte Überlebenschance zukommt, die sich auch statistisch sichern lässt. Dabei sind beide Gruppen ungefähr gleich stark bevorzugt.

Es stellt sich auch die Frage, ob die Art des Eliminationsverlaufes von der Zahl der produzierten Ersatzgeschlechtstiere abhängt, denn in dieser Hinsicht zeigten die einzelnen Kolonien recht grosse Unterschiede. Die Beobachtungen an Versuchskolonien aus dem gleichen Stammvolk, bei denen sich zwischen 10 % und 70 % der Larven zu Ersatzgeschlechtstieren entwickelt hatten, zeigten aber, dass zwischen der Zahl der

die Elimination in der Regel dann einsetzte, wenn mehrere Geschlechtstiere des gleichen Geschlechts vorhanden waren. Unter 283 registrierten Fällen fanden sich nur 11 Ausnahmen: So wurde z.B. in einer Kolonie ein Männchen, in einer andern sogar zwei Weibchen eliminiert, ohne dass ein weiteres Tier des gleichen Geschlechts vorhanden war (Abbildung 3, Kolonie 13/2). Die Elimination verlief somit weitgehend — aber nicht ausschliesslich — geschlechtsspezifisch.

Im weitem können die von LÜSCHER (1952, S. 139) gemachten Angaben über das Verhalten der Larven bei der Elimination voll und ganz bestätigt werden: Oft habe ich beobachtet, wie Larven und Nymphen mit dem Auffressen von Ersatzgeschlechtstieren beschäftigt waren. Es war dabei immer überraschend festzustellen, dass sich die angegangenen Tiere, obwohl noch am

Leben, nicht zur Wehr setzten. Auch die Beobachtung, dass die Larven ihre Opfer gewöhnlich vom Abdomen her, aber nicht unbedingt von dessen hinterem Ende aus, auffressen, kann bestätigt werden.

Des öfters war aber von den eliminierten

Weitaus die meisten der eliminierten Tiere (72 %) verschwanden innerhalb der ersten drei Tage, mit einer deutlichen Eliminationsspitze im Verlaufe des zweiten Tages (40 %). Damit steht fest, dass die Elimination in der Regel relativ kurz nach der

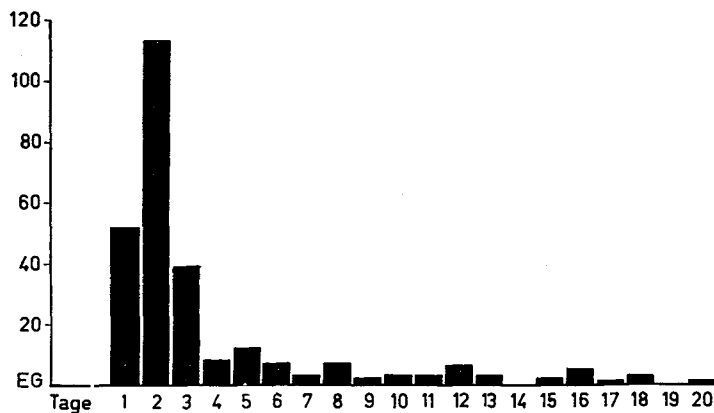


Abb. 4. — Lebensdauer überzähliger Ersatzgeschlechtstiere (EG).

Tieren überhaupt nichts mehr zu sehen, und nur das Auszählen der Kolonie bestätigte, dass ein Tier vollkommen verschwunden war.

### c) Die Lebensdauer der überzähligen Ersatzgeschlechtstiere

Nachdem bekannt war, dass die Elimination gewöhnlich dann einsetzt, wenn mindestens zwei Tiere des gleichen Geschlechtes vorhanden sind, interessierte die Frage, wie lange zwei solche Geschlechtstiere nebeneinander existieren können. Aus den erstellten Versuchsprotokollen liessen sich die Zeiten ohne weiteres ermitteln. Sie sind in Abbildung 4 graphisch wiedergegeben und lassen folgende Verhältnisse erkennen :

Bildung überzähliger Tiere einsetzt. Daneben wurden aber auch Überlebenszeiten von weit über 20 Tagen registriert : In einer Kolonie lebten zwei Männchen und zwei Weibchen über 30 Tage lang zusammen, ohne dass eines der Tiere eliminiert wurde. Es gibt also auch hier keine starre Regel für den Eliminationsverlauf, und so ist es kaum möglich, über das Schicksal eines neugebildeten Ersatzgeschlechtstieres eine zuverlässige Prognose zu stellen. Auch das Alter eines Ersatzgeschlechtstieres sagt noch nichts über seine Überlebenschancen aus : So konnte z.B. mehrmals beobachtet werden, wie ein Tier, das sich längere Zeit in der Kolonie gehalten und gegenüber andern erfolgreich behauptet hatte, plötzlich durch ein neugebildetes Ersatzgeschlechtstier ersetzt wurde (Abbildung 3, Kolonie 60/8).

## DIE SPEZIFITÄT DES ELIMINATIONSVERLAUFES

Die vorangehenden Untersuchungen haben gezeigt, dass der Regulationsprozess normalerweise zum Überleben eines Ersatzgeschlechtstierpaares führt. Nun sind zwei Möglichkeiten denkbar, wie es zu dieser Endsituation kommen kann: Entweder verläuft die Elimination ohne Rücksicht auf das Geschlechterverhältnis der überzähligen Ersatzgeschlechtstiere, so dass sich der End-

wurde. Insgesamt liessen sich 39 solche Situationen finden. Andererseits setzte ich in kleine Versuchskolonien drei Ersatzgeschlechtstiere ein, nämlich ein Männchen und zwei Weibchen (oder umgekehrt), und beobachtete die Art der Elimination.

Die gefundenen Verhältnisse sind in Tabelle 3 zusammengestellt. Sie zeigen, dass in weitaus den meisten Fällen richtig, d.h.

TABELLE 3. — ELIMINATIONSVERLAUF IN KOLONIEN MIT ZWEI ERSATZMÄNNCHEN UND EINEM ERSATZWEIBCHEN, BZW. ZWEI ERSATZWEIBCHEN UND EINEM ERSATZMÄNNCHEN

A : aus Protokollen ermittelte Werte.

B : Versuche mit eingesetzten Ersatzgeschlechtstieren.

	A			B		
	♂♂♀	♂♀♀	Total	♂♂♀	♂♀♀	Total
Richtig eliminiert .....	19	18	37	16	16	32
Falsch eliminiert .....	2	0	2	1	4	5
Total eliminiert ....	21	18	39	17	20	37

zustand einpendelt, oder aber der Prozess verläuft gerichtet und führt auf direktem Weg zum Überleben eines Geschlechtstierpaares. Nachdem aber bereits gezeigt werden konnte, dass die Elimination in der Regel dann einsetzt, wenn mindestens zwei gleiche Geschlechtstiere vorhanden sind, kommt dem zweiten Fall die grössere Wahrscheinlichkeit zu.

Einerseits wurden nun aus den bereits vorhandenen Protokollen alle jene Fälle herausgesucht, in denen noch drei Ersatzgeschlechtstiere verschiedenen Geschlechtes in der Kolonie vorhanden waren, und bei denen später eines dieser Tiere eliminiert

auf ein Paar eliminiert wurde; allerdings gab es auch Ausnahmen. Trotzdem belegen die Zahlen, dass die Elimination nicht wahllos erfolgte, sondern sich gegen die Tiere jenes Geschlechtes richtete, das wirklich überzählige Ersatzgeschlechtstiere aufwies. Die Zufallswahrscheinlichkeit ist dabei sehr klein ( $P < 10^{-5}$ ).

Ergänzend sei noch beigefügt, dass bei den Versuchen mit den eingesetzten Ersatzgeschlechtstieren in 5 Fällen keine Elimination beobachtet werden konnte, während in einem weiteren Fall ein Paar eliminiert wurde, so dass nur noch ein Weibchen übrig blieb.



## ZUM ELIMINATIONSMECHANISMUS

LÜSCHER (1952) hat aufgrund seiner Gitterversuche postuliert, dass es zur Auslösung der Elimination genügt, wenn die Larven durch Antennenkontakt zwei Geschlechtstiere des gleichen Geschlechtes wahrnehmen.

In meinen Voruntersuchungen habe ich diese Versuche wiederholt und dabei die Versuchsanordnung so abgewandelt, dass die Larven ungehindert an alle Ersatzgeschlechtstiere herangehen konnten, ohne dass letztere miteinander in Berührung kamen. Trotz des intensiveren Kontaktes zwischen Larven und Geschlechtstieren konnte ich die Befunde LÜSCHERS nicht reproduzieren. Gestützt auf meine Versuche musste ich deshalb annehmen, dass die Ersatzgeschlechtstiere bei der Elimination auf irgend eine Art aktiv mitwirken.

Nimmt man eine direkte Elimination unter den Ersatzgeschlechtstieren an, so muss man auch postulieren, dass sie sich gegenseitig erkennen können. Dabei dürfte der Geruchssinn eine entscheidende Rolle spielen.

Nun hat HARTWELL (1924) nachgewiesen, dass die Termiten *Reticulitermes flavipes* auf Duftreize nicht mehr anspricht, wenn ihr die Antennen abgeschnitten werden. Es war deshalb naheliegend, den Ersatzgeschlechtstieren die Antennen zu amputieren, um so ihren Geruchssinn auszuschalten. Wenn sich die Tiere tatsächlich am Geruch erkennen können, so war ihnen damit diese Möglichkeit genommen, und die Elimination musste ausbleiben. Zur Kontrolle konnte später ein intaktes Ersatzgeschlechtstier zugesetzt werden, das mit seinen Antennen in der Lage war, die andern Ersatzgeschlechtstiere als solche zu erkennen und zu eliminieren. Dabei musste die Elimination auf die antennenlosen Tiere beschränkt bleiben.

Die Amputation der Antennen liess sich leicht durchführen: Mit einer feinen Uhrmacherpinzette, die an ihrer Spitze zu einer Schere geschliffen war, konnten die Antennen an den narkotisierten Tieren abgeklemmt werden. Die entstandenen Wunden wurden mit Lack überdeckt, um die Tiere vor dem Kannibalismus der Larven zu schützen. In die Versuchskolonie versetzt, wurden die so behandelten Tiere von den Larven ohne weiteres angenommen. Ich habe solche Tiere über zwei Monate lang beobachtet, ohne weitere Schädigungen feststellen zu können.

Ueber das Ergebnis dieser Versuche wurde schon berichtet (RUPPLI und LÜSCHER, 1964).

Da sich in den einzelnen Kolonien bezüglich der Elimination recht grosse Unterschiede zeigten, wurde die Zahl der Experimente vermehrt, um so über ein grösseres Zahlenmaterial verfügen zu können. Überblickend ergeben sich daraus die folgenden Feststellungen:

1. In allen 34 Versuchskolonien setzte die Elimination erst dann ein, wenn zu den 4 antennenlosen jeweils ein intaktes Ersatzgeschlechtstier zugesetzt wurde.

2. Von den 16 Kolonien, denen zur Kontrolle ein intaktes Ersatzweibchen beigegeben wurde, regulierten 9 normal, 5 zeigten nach 20 Tagen noch überzählige Ersatzgeschlechtstiere, während zwei etwas überraschende Verhältnisse aufwiesen: In einem Fall waren alle antennenlosen Tiere verschwunden, während im andern zwei Weibchen übrig blieben. Stets überlebte das intakte Tier.

3. Andererseits regulierten von den 18 Kolonien, denen zur Kontrolle ein intaktes Männchen beigegeben wurde, nur deren 4 normal. In 13 Kolonien blieben überzäh-

lige Ersatzgeschlechtstiere erhalten, während in einem Fall nur das eingesetzte Männchen überlebte. Überraschenderweise verschwanden aus 4 Kolonien u.a. auch die intakten Geschlechtstiere.

4. In Kolonien mit unvollständiger Elimination konnten weitere Eliminationen dadurch ausgelöst werden, dass man die intakten Ersatzgeschlechtstiere auswechselte; doch zeigten sich auch hier unterschiedliche Resultate. Man muss deshalb annehmen, dass die einzelnen Ersatzgeschlechtstiere ein individuell unterschiedliches Eliminationsvermögen besitzen.

In diesem Zusammenhang kann festgestellt werden, dass die Weibchen besser eliminieren als die Männchen, vor allem wenn

es um die Elimination von Tieren des andern Geschlechtes geht (Tabelle 4). In diesem Falle lässt sich der Unterschied statistisch sehr gut sichern ( $P < 10^{-3}$ ).

5. In den meisten Versuchen verschwanden Tiere beiderlei Geschlechtes. Da in jeder Kolonie nur ein intaktes Ersatzgeschlechtstier vorhanden war, das, wie die vorangehenden Versuche gezeigt haben, allein für die Elimination verantwortlich zu machen ist, muss es sowohl Männchen als Weibchen eliminiert haben. Damit steht fest, dass ein Ersatzgeschlechtstier nicht nur für die Elimination überzähliger Tiere des gleichen Geschlechtes, sondern auch für diejenige überzähliger Geschlechtspartner verantwortlich sein kann.

TABELLE 4. — ELIMINATION ÜBERZÄHLIGER, ANTENNENLOSER ERSATZGESCHLECHTSTIERE DURCH EIN INTAKTES ERSATZWEIBCHEN, BWZ. ERSATZMÄNNCHEN. VERSUCHSDAUER : 20 TAGE

ANZAHL DER VERSUCHE	ZUGESETZTES, INTAKTES EG	ELIMINATIONEN VON					
		EG des andern Geschlechtes			EG des gleichen Geschlechtes		
		Erwartet	Beobachtet		Erwartet	Beobachtet	
			Abs.	In %		Abs.	In %
16	Weibchen.	16	16	100	32	27	84,5
18	Männchen.	18	7	38,5	36	26	72,2

#### ELIMINATIONSKÄMPFE

Der Befund, dass die Ersatzgeschlechtstiere aktiv an der Elimination beteiligt sein müssen, lässt erwarten, dass bei ununterbrochener Beobachtung bestimmte Verhaltensweisen der Ersatzgeschlechtstiere beobachtet werden können, die mit der Elimination in direktem Zusammenhang

stehen. Ich habe deshalb kleine Versuchskolonien mit mehreren Ersatzgeschlechtstieren versehen, und diese unter einem Stereomikroskop dauernd überwacht.

Schon bald zeigte sich, dass zwischen den Ersatzgeschlechtstieren tatsächlich aggressive Verhaltensweisen auftreten, die

ich kurz als Kämpfe bezeichnen möchte, obschon sie meistens einseitig verlaufen: Begegnen sich zufälligerweise zwei Ersatzgeschlechtstiere, so kann es zuweilen zu plötzlichen Angriffen kommen, die mit gespreizten Mandibeln vorgetragen werden, und bei denen das eine Tier sein Gegenüber zu beißen versucht. Das angegriffene Tier verhält sich dabei defensiv und versucht zu fliehen, so dass sich die Kämpfenden schon nach kurzer Zeit wieder verlieren. Nur selten kann man beobachten, dass sich ein angegriffenes Tier mit seinen Mandibeln zur Wehr setzt. Die einzelnen Kämpfe dauern nur wenige Sekunden, was der Grund dafür sein mag, dass dieses sonderbare Verhalten bis heute kaum beobachtet worden ist (vgl. EMERSON, 1933). Wird ein Tier beim Kampf verletzt, so fällt es dem Kannibalismus der Larven und Nymphen zum Opfer, wie das für verletzte Tiere aller Kasten längst bekannt ist. Da diese Phase der Elimination viel länger dauert als die kurzen Begegnungskämpfe, wurde sie schon früher beobachtet und beschrieben (LÜSCHER, 1952, S. 139).

Über die Art und Weise, wie sich diese Eliminationskämpfe innerhalb der Kolonie abspielen, haben wir bereits früher ausführlicher berichtet (RUPPLI und LÜSCHER, 1964). Es ist deshalb hier nur noch einmal festzuhalten, dass die Beobachtung

dieser Kämpfe eindeutig bewies, dass für die Elimination primär nicht die Larven und die Nymphen verantwortlich sind, sondern die Ersatzgeschlechtstiere selber: Erst wenn ein Ersatzgeschlechtstier durch ein anderes verletzt worden ist, wird es von den Larven und Nymphen aufgefressen.

In zwei Fällen jedoch konnte beobachtet werden, dass die Larven ein Ersatzgeschlechtstier angriffen, ohne dass dieses eine äussere Verletzung zeigte. Beide Tiere waren aber vorher schon von andern Ersatzgeschlechtstieren attackiert worden, so dass die Möglichkeit minimier und nicht sichtbarer Verwundung besteht, die genügte, den Angriff der Larven auszulösen.

Die Dauerbeobachtungen haben auch bestätigt, dass sich die Angriffe eines Ersatzgeschlechtstieres durchaus auch gegen überzählige Geschlechtspartner richten können und somit nicht auf das eigene Geschlecht beschränkt bleiben.

Ferner konnte beobachtet werden, dass das angegriffene Tier selten, aber zuweilen doch zurückbeisst, wodurch der Angreifer verletzt und in der Folge eliminiert werden kann. Dadurch lassen sich die Verluste intakter Tiere erklären, die in den Versuchen mit den antennenlosen Ersatzgeschlechtstieren unerwarteterweise festgestellt werden konnten.

## DISKUSSION

Wie nachgewiesen werden konnte, sind die Ersatzgeschlechtstiere aktiv an der Elimination beteiligt: In kurzen, meist sehr einseitig verlaufenden Kämpfen werden Ersatzgeschlechtstiere von ihresgleichen verletzt, so dass sie in der Folge dem Kannibalismus der Larven zum Opfer fallen. Mit diesem Befund stimmt die in der

Einleitung erwähnte Beobachtung EMERSONS an *Reticulitermes arenicola* sehr gut überein. Sie bestätigt nicht nur die vorliegenden Ergebnisse, sie lässt auch erkennen, dass der Eliminationsprozess bei verschiedenen Termitenarten recht ähnlich verlaufen kann. Auch BECKERS Beobachtung der « gewaltsamen Beseitigung » fügt sich

gut in das Bild des Eliminationsvorganges ein, wenn man voraussetzt, dass sie nur die erste Phase des Prozesses umfasst. Leider sind die Angaben des Autors in dieser Hinsicht zu allgemein formuliert, und es muss deshalb ausdrücklich festgehalten werden, dass in den vorliegenden Untersuchungen nur in ganz seltenen Fällen Ersatzgeschlechtstiere beobachtet wurden, die sich an den Ueberresten eines andern Geschlechtstieres zu schaffen machten. Stets waren es die Larven, die das Auffressen der verwundeten Tiere besorgten. Damit stimmen wieder die Beobachtungen GRASSÉS und LÜSCHERS überein, die beide nur diese zweite Phase des Eliminationsprozesses wiedergeben. Da die beiden Forscher den ersten Teil übersehen haben, sind sie zu Schlussfolgerungen gelangt, die nach den vorliegenden Befunden kaum mehr haltbar sind. Ihre Beobachtungen aber stimmen vollauf mit den Feststellungen über die Schlussphase der Elimination überein.

Von besonderem Interesse ist die Frage nach den auslösenden Faktoren im Eliminationsprozess. Gestützt auf die Antennenversuche können dafür wohl olfaktorische Reize, die von den Ersatzgeschlechtstieren selbst ausgehen, verantwortlich gemacht werden; denn antennenlose Tiere eliminieren nicht. Dass andere Reize, deren Rezeptoren ebenfalls auf den Antennen liegen, auch in Betracht gezogen werden müssen, halte ich für unwahrscheinlich.

Nun ist man geneigt anzunehmen, dass die Ersatzmännchen bzw. —weibchen einen eigenen spezifischen Duft ausströmen, und dass damit ein einfacher Eliminationsmechanismus gegeben ist: Die Ersatzmännchen reagieren auf ihren eigenen Duft und eliminieren deshalb nur Ersatzmännchen, und die Ersatzweibchen tun das Entsprechende unter ihresgleichen, so dass am Ende des Prozesses ein Paar übrig bleibt. Es ist auch durchaus möglich, dass es auf diese Weise zu vielen Eliminationen kommt.

Andererseits steht dem aber die feste Tatsache gegenüber, dass Ersatzgeschlechtstiere nicht nur geschlechtsspezifisch eliminieren, und man muss ihnen deshalb zugestehen, dass sie in der Lage sind, *überzählige Tiere des andern Geschlechts wahrzunehmen*. Dafür scheint es mir eine mögliche Erklärung zu geben: Die Ersatzgeschlechtstiere müssten ihren Geschlechtspartner individuell kennen, um in der Lage zu sein, alle übrigen Geschlechtstiere auszumerzen. Mit dieser Erklärung wird allerdings ein Individualgeruch postuliert — was einen geschlechtsspezifischen Duft der Männchen und Weibchen keineswegs ausschliesst — für den in der vorliegenden Arbeit kein konkreter Beweis erbracht werden kann. Hier dürfte ein Ansatzpunkt für weitere Forschung liegen.

Die Tatsache, dass die Elimination überzähliger Ersatzgeschlechtstiere oft erst nach Stunden oder Tagen einsetzt, und manchmal sogar für längere Zeit ganz ausbleibt (was namentlich bei männlichen Tieren beobachtet werden konnte), lässt sich ebenfalls durch eine geruchliche Steuerung des Prozesses erklären: Da die Elimination erst nach der Häutung zum Ersatzgeschlechtstier einsetzt, darf man wohl annehmen, dass der spezifische Duft, an dem sich die Tiere erkennen, erst jetzt produziert wird. Dabei dürften individuelle Unterschiede auftreten. Es ist sogar denkbar, dass ein Tier erst etwas später genügend Duft abgibt, so dass es erst nach einer gewissen Zeit als Ersatzgeschlechtstier erkannt und eliminiert werden kann. Andererseits haben die Versuche auch gezeigt, dass nicht jedes Tier gleich gut zu eliminieren vermag. Auch hier dürften individuelle Unterschiede im Spiel sein, sei es in der Qualität des Geruchsinnes, oder in der Aggressivität des Tieres. In diesem Zusammenhang stellt sich auch die Frage, ob Ersatzmännchen oder Ersatzweibchen besser eliminieren. Nach den Antennenversuchen muss den Weibchen ein

besseres Eliminationsvermögen zuerkannt werden, eine Feststellung, die auch GRASSÉ und NOÏROT (1960) in andersgearteten Versuchen gemacht haben. Der Grund kann auch hier in einem besser ausgebildeten

Geruchssinn, oder in einer erhöhten Aggressivität der Weibchen liegen. Eine Entscheidung hierüber muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

### RÉSUMÉ

1. Il a été examiné, moyennant de petites colonies expérimentales, la production et l'élimination des sexués de remplacement surnuméraires. Le déroulement de l'élimination n'a offert aucune régularité notable. La plupart des sexués surnuméraires étaient éliminés dans les trois jours suivant leur formation. D'une manière générale, il en subsistait à la fin un exemplaire de chaque sexe.

2. Il a été prouvé que les sexués de remplacement participent activement à l'élimination : lors de brèves attaques restant généralement sans réplique, ils blessent d'autres sexués, qui par la suite deviennent les victimes du cannibalisme des larves.

3. D'une manière générale, l'élimination est exécutée plus vigoureusement par les sexués féminins. Ceci est évident, surtout dans les cas d'élimination de surnuméraires du sexe opposé.

4. Les sexués dont les antennes ont été coupées ne participent plus activement à l'élimination, ce qui permet de déduire que les sexués eux-mêmes émettent des phéromones olfactives déclenchant le comportement d'élimination. Il semble que des odeurs qui sont spécifiques pour les sexes ainsi que des odeurs individuelles sont reconnues et distinguées par les sexués.

### SUMMARY

1. The production and elimination of supplementary (or replacement) reproductives were studied in small laboratory colonies. Most supernumerary reproductives were eliminated during the first three days after their apparition.

2. It could be shown that the supplementary (and primary) reproductives participate actively in the elimination process : in the course of many short attacks other reproductives are injured. Like all injured individuals they then become victims of the cannibalism of larvae and nymphs.

3. Elimination is carried out on the whole more vigorously by the females than by the males. This is especially apparent when reproductives of the opposed sex are eliminated.

4. Reproductives with amputated antennae do not actively take part in elimination. This leads to the conclusion that the reproductives give off odours (olfactive pheromones) which induce the elimination behaviour. Sex-specific as well as individual odours seem to be recognized and distinguished by the reproductives.

## LITERATURVERZEICHNIS

- BECKER (G.), 1948. — Über Kastenbildung und Umwelteinfluss bei Termiten. *Biol. Zbl.*, **67**, p. 407-444.
- EMERSON (A. E.), 1933. — Conditioned behaviour among termites (Isoptera). *Psyche*, **40**, p. 125-129.
- GRASSÉ (P. P.) und NOIROT (CH.), 1946. — La production des sexués néoténiques chez le Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* F.) : inhibition germinale et inhibition somatique. *C. R. Acad. Sc.*, **223**, p. 869-871. — 1960. Rôle respectif des mâles et des femelles dans la formation des sexués néoténiques chez *Calotermes flavicollis*. *Insectes Soc.*, **7**, p. 109-123.
- GRASSI (B.) und SANDIAS (A.), 1893. — Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi. *Atti Accad. Gioenia, Catania*, **6-7**, p. 1-150.
- GÖSSWALD (K.), 1943. — Richtlinien zur Zucht von Termiten. *Z. angew. Entomol.*, **30**, p. 297-316.
- HARTWELL (R. A.), 1924. — A study of the olfactory sense of termites. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **17**, p. 131-162.
- LÜSCHER (M.), 1949. — Continuous observation of termites in laboratory cultures. *Acta Tropica*, **6**, p. 161-165. — 1952 a. Die Produktion und Elimination von Ersatzgeschlechtstieren bei der Termite *Kalotermes flavicollis* Fabr. *Z. vergl. Physiol.*, **34**, p. 123-141. — 1952 b. Untersuchungen über das individuelle Wachstum bei der Termite *Kalotermes flavicollis* Fabr. (Ein Beitrag zum Kastenbildungsproblem). *Biol. Zbl.*, **71**, p. 529-543. — 1960. Hormonal control of caste differentiation in termites. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **89**, p. 549-563. — 1964. Die spezifische Wirkung männlicher und weiblicher Ersatzgeschlechtstiere auf die Entstehung von Ersatzgeschlechtstieren bei der Termite *Kalotermes flavicollis* Fabr. *Insectes Soc.*, **11**, p. 79-90.
- RUPPLI (E.) und LÜSCHER (M.), 1964. — Die Elimination überzähliger Ersatzgeschlechtstiere bei der Termite *Kalotermes flavicollis* (Fabr.). *Rev. suisse Zool.*, **71**, p. 626-632.

---

Published in France

Le Directeur de la Publication : G. MASSON.

---

Dépôt légal 1970 - 1<sup>er</sup> trimestre - N° d'ordre : 4445 - MASSON et C<sup>ie</sup>, édit., Paris.

---

Imprimé par Soullisse et Cassegrain, à Niort (Deux-Sèvres), France.  
Dépôt légal 1970 - 1<sup>er</sup> trimestre - N° d'ordre : 940.