Zeitschrift: Acta Tropica

Herausgeber: Schweizerisches Tropeninstitut (Basel)

Band: 14 (1957)

Heft: 2

Artikel: Der Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf Lebensdauer und Verhalten verschiedener Termitenarten

Autor: Ernst, Eberhard

Kapitel: IV: Verhalten der Termiten gegenüber Luftfeuchtigkeit

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-310677

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 11.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

IV. Verhalten der Termiten gegenüber Luftfeuchtigkeit.

A. Allgemeines.

Die Reaktionen gegenüber Luftfeuchtigkeit (Hygrotaxis, Hygropreferendum) wurden bei sehr vielen Wirbellosen, insbesondere bei Insekten untersucht, und schon die ersten experimentellen Arbeiten zeigten weitgehende Übereinstimmung mit den mikroklimatischen Bedingungen ihrer Lebensräume (vgl. Fraenkel & Gunn, 1940). Mit Hilfe eines relativ kleinen Luftfeuchtigkeitsgradienten haben Gunn & Kennedy (1936) den Verlauf und die Intensität der Reaktionen genauer analysiert und damit den Anstoß zu zahlreichen Untersuchungen gegeben [5]. Die meisten Autoren fanden bei den in feuchten Biotopen lebenden Insekten deutliche Reaktionen nach den höheren Luftfeuchtigkeiten, während Insekten aus trockenen Lebensräumen im Gradienten die feuchtere Luft meiden. Die Stärke der entsprechenden Reaktion hängt einerseits von den jeweils gebotenen Feuchtigkeitsdifferenzen ab, andererseits aber auch vom Bereich, in welchem diese Differenzen liegen. Da durch vorangehenden Hunger, bzw. Austrocknung, die Reaktionen von hygropositiven Insekten verstärkt, von hygronegativen sogar positiv werden können, spielt der physiologische Zustand der Versuchstiere ebenfalls eine Rolle.

Über die Luftfeuchtigkeitsreaktionen von Termiten liegen nur wenige Angaben vor. Williams (1946) stellte an amerikanischen Arten fest, daß «these reactions correspond well with the fact that the Kalotermes species frequently live in a relatively dry atmosphere, the other species (Zootermopsis, Reticulitermes, Paraneotermes und Heterotermes) probably always in a moist atmosphere». Gösswald (1942, 1955) berichtete über Versuche mit den mediterranen Termiten: «*Reticulitermes lucifugus* hat sich in Feuchtigkeitsorgeln sofort bei 100% r.LF eingefunden und diesen Bereich beibehalten. *Kalotermes flavicollis* hat wenigstens in den ersten Tagen kaum einen Unterschied zwischen den gebotenen Feuchtigkeitsstufen gemacht und erst bei längerer Versuchsdauer feuchtere Luft aufgesucht.»

Beide Autoren betonen, daß die Reaktionen mit der verschiedenen Lebensweise der Arten in Beziehung stehen. Die eminente Bedeutung des Wasserverlustes für die Lebensdauer der Termiten macht es wahrscheinlich, daß die Reaktionen gegenüber Luftfeuchtigkeit vom jeweiligen Wassergehalt der Tiere mitbestimmt werden. Auch soziale Faktoren, wie die Größe der Gruppen, können dabei eine Rolle spielen, was vor kurzem auch Verron (1955) bei Bienen beobachtet hat.

B. Technik der Verhaltensversuche.

1. Feuchtigkeitsorgel.

Entsprechend der von Herter (1953) benutzten Temperaturorgel kann eine Luftfeuchtigkeitsorgel konstruiert werden, worin die Insekten sich frei bewegen und die ihnen zusagende Feuchtigkeitsstufe wählen können. Durch Aneinanderreihen verschiedenartig feuchtigkeitsregulierender Lösungen wird in ihrem Wirkungsbereich ein Diffusionsgradient in steigender oder fallender Folge erzielt. So beschrieben Martini & Teubner (1933) einen 3 Meter langen Kanal mit Feuchtigkeitsgefälle zur Prüfung des Hygropreferendums fliegender Mük-

---

[5] Aus Platzgründen sei auf die zusammenfassenden Übersichten bei v. Buddenbrock (1952), Chauvin (1956), Dethier (1953, 1957), Wigglesworth (1953, 1955) verwiesen.

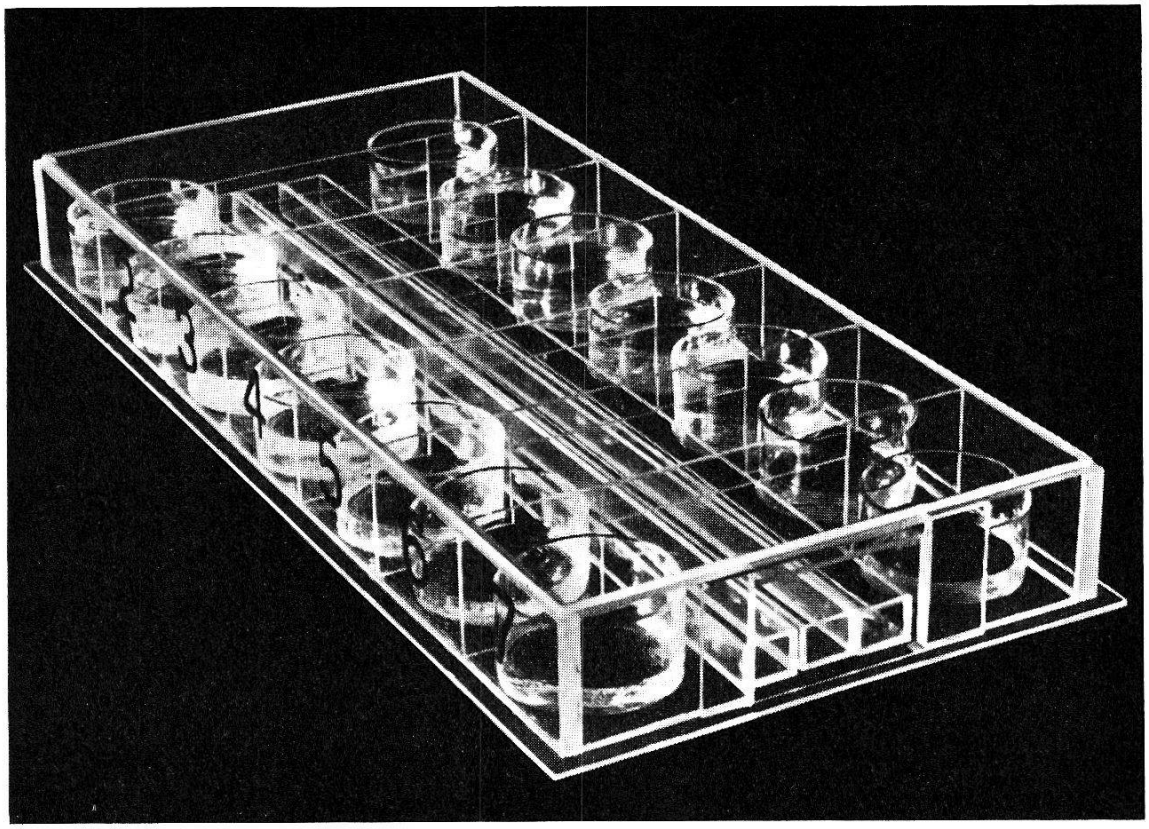

Abb. 7. Luftfeuchtigkeitsorgel aus Plexiglas. Durch Zwischenwände in die Abschnitte 1—7 geteilt, worin je zwei Glasschalen mit den feuchtigkeitsregulierenden Lösungen stehen. An der vorderen Schmalseite die mittels Objektträger verschließbare Öffnung zum Einschieben der durchgehenden Laufbahnen.

ken, GUNN & KENNEDY (1936) einen Ringgradienten für laufende Käfer. Kleine, meist lineare Feuchtigkeitsgradienten wurden verwendet von GÖSSWALD (1941 a), LECLERCQ (1947) und HEERDT (1950).

Die hier verwendete Feuchtigkeitsorgel, bei welcher die gestreckte Form der GÖSSWALD'schen Orgel mit der seitlichen Anordnung der Lösungen (GUNN & KENNEDY) kombiniert ist, wurde rein aus Plexiglas zusammengesetzt (Abb. 7). Ihre Ausmaße betragen 33½ × 14½ × 3½ cm. Alle Teile sind luftdicht verleimt, der Deckel mit Paraffin abgedichtet, so daß er jederzeit, z. B. für eine Reinigung der Orgel, geöffnet werden kann. An der vorderen Schmalseite befindet sich eine 5 cm breite Öffnung, welche durch einen etwas größeren Objektträger mit Vaseline dicht verschlossen wird. Der Innenraum der Orgel wird durch Zwischenwände in 7 Kammern geteilt, in welchen je 2 Glasschälchen mit den Lösungen stehen. Die Zwischenwände besitzen in der Mitte einen Ausschnitt von 5 × 2½ cm, welcher das Durchschieben von 3 nebeneinanderliegenden Laufbahnen gestattet. Diese Laufbahnen, in welchen sich die Termiten während der Versuche aufhalten, sind Mattglasstreifen, 33 cm lang und 1 bis 1½ cm breit, mit 1 cm hohen Seitenwänden. Um jegliche Kot- und Geruchspuren zu entfernen, wurden sie vor jedem Versuch mit Alkohol und Äther sorgfältig gereinigt. Die Ausschnitte in den Zwischenwänden sind auch groß genug, um sowohl Glasschälchen auswechseln als auch kleine Haarhygrometer durchschieben zu können, ohne den Deckel abheben zu müssen.

Die Luftfeuchtigkeitsgradienten wurden durch verschiedene Konzentrationen von Schwefelsäure erzielt, nachdem in Vergleichsversuchen mit Gradienten, welche durch Salzlösungen (vgl. Seite 103) reguliert wurden, nachgewiesen wurde, daß die Säure weder nachteilige Wirkungen auf die Versuchstiere aus-

übt noch deren Verhalten beeinflußt. Die Versuche wurden mit 2 Arten von Gradienten durchgeführt:

Typus I: Auf der linken Seite der Orgel (Abschnitte 1 und 2) standen Schalen mit konzentrierter Schwefelsäure; die Schalen der 3 mittleren Abschnitte (3—5) waren gefüllt mit einem Schwefelsäure-Wasser-Gemisch für 50% r.LF; in den Abschnitten 6 und 7 wurde mit reinem Wasser sehr hohe Luftfeuchtigkeit erzeugt. — In diesem Diffusionsgradienten stieg die Luftfeuchtigkeit vom linken, trockenen Orgelende gleichmäßig zum rechten, feuchten Ende an.

Typus II: Die Schalen der 3 mittleren Abschnitte (3—5) waren mit Wasser gefüllt; die vier übrigen Abschnitte an den beiden Enden enthielten Schalen mit konzentrierter Schwefelsäure. — Hier lag der feuchteste Punkt des Gradienten in der Mitte der Orgel, und die Luftfeuchtigkeit sank gegen beide Enden hin gleichmäßig ab.

Diese Gradienten wurden möglichst oft zwischen einzelnen Versuchen und über Nacht mit kleinen, runden Lambrecht-Haarhygrometern von 5 cm Durchmesser ausgemessen, die mit einem Draht von Orgelabschnitt zu Orgelabschnitt geschoben und von außen her abgelesen wurden. Da sich die Gradienten nur sehr langsam und wenig veränderten, konnten aus den gemessenen Luftfeuchtigkeiten Mittelwerte berechnet (Abb. 8, 11, 13, 15) und diese für die Auswertung benutzt werden.

2. *Verlauf und Auswertung der Versuche.*

Sämtliche Versuche mit den Feuchtigkeitsorgeln wurden in einem Zuchtraum des Tropeninstitutes bei 26° C und 85% r.LF durchgeführt. Ein allfälliger Einfluß der Raumbeleuchtung wurde ausgeschaltet, indem die Feuchtigkeitsorgeln quer zu diesen Lichtquellen aufgestellt und von Versuch zu Versuch um 180° gedreht wurden. Die Dunkelhaltung der Versuche erwies sich nicht als notwendig. Es war zu erwarten, daß das Verhalten der Termiten gegenüber Luftfeuchtigkeit vom jeweiligen Wassergehalt ihres Körpers mitbestimmt wird. Daher wurden zunächst im Interesse einer Vereinheitlichung der Ergebnisse die Versuchstiere nicht direkt dem Nest entnommen, sondern vor dem Ansetzen in ganz feuchtem Milieu gehalten (= Tiere «aus feucht») oder während einer gewissen Zeitspanne der Trockenheit ausgesetzt (= Tiere «aus trocken»). Wenn auch jede der beiden Methoden zu verschiedenem Resultat führte, so konnten damit doch gewisse Individualunterschiede ausgeschaltet werden.

In die Feuchtigkeitsorgeln wurden stets gleichzeitig drei Laufbahnen eingesetzt. Meistens war eine Laufbahn mit einer Gruppe von 10 Termiten «aus feucht», die beiden danebenliegenden Bahnen mit je einer Zehnergruppe «aus trocken» besetzt, oder umgekehrt. Die Versuche wurden tagsüber in regelmäßigen Zeitabständen kontrolliert, wobei jedesmal die Verteilung der Versuchstiere in den Orgelabschnitten 1—7 notiert wurde. Dadurch, daß die Versuche jeweils zu verschiedenen Tageszeiten angesetzt wurden, erhielt man, besonders bei mehrtägigen Beobachtungszeiten, einen lückenlosen Überblick. Die Kontrollversuche (ohne Luftfeuchtigkeitsgradient) fanden in einer isohygren Orgel ohne Lösungen oder außerhalb derselben unter einer Glasplatte statt. In beiden Fällen entsprachen Temperatur und Luftfeuchtigkeit denjenigen des Zuchtraumes.

Die fortlaufende Beobachtung der einzelnen Termiten und der gesamten Gruppen gibt uns nur ein qualitatives Bild des Verhaltens. Da aus einzelnen Versuchen weder über die Reaktion noch über ihren zeitlichen Ablauf Endgültiges ausgesagt werden kann, wurden die Versuche in möglichst große Serien, d. h. sämtliche Versuche eines während längerer Zeit konstanten Gradien-

ten, getrennt nach der Vorbehandlung «aus feucht» und «aus trocken», zusammengefaßt. Für die quantitativ-vergleichende Auswertung wurden die Gradienten jeweils in zwei gleich große Stufen geteilt, in eine Zone «Feucht» und in eine Zone «Trocken», jede 3 Bahnabschnitte umfassend. Der Übergangsabschnitt zwischen beiden wurde für die Berechnung weggelassen; eine Verfälschung der Resultate tritt dadurch keineswegs ein. Der prozentuale Anteil der Termiten in der Zone «Feucht» dient als Maß für die sog. Intensität der Reaktion, wobei Werte über 50% ein Übergewicht in der Zone «Feucht», Werte unter 50% eine größere Anzahl Termiten in der Zone «Trocken» bedeuten. In gleicher Weise wurde bei den Kontrollversuchen die isohygre Orgel in zwei Zonen eingeteilt. Entsprechend der Verschiedenheit der beiden Gradiententypen, entweder mit dem Feuchtigkeitsmaximum in der Mitte oder am rechten Orgelende, wurde die Intensität der Reaktion der Kontrollversuche als prozentualer Anteil der Zone «Mitte» oder der Zone «Rechts» ausgedrückt.

Diese Auswertung gestattet uns, die Stärke der Reaktion in den einzelnen Luftfeuchtigkeitsgradienten festzulegen und auch die Reaktionen verschiedener Termitenarten miteinander zu vergleichen.

C. Ergebnisse an Nasutitermes.

Bei Nasutitermes ergaben die Lebensdauerversuche eine sehr geringe Widerstandsfähigkeit gegenüber Austrocknung; daher waren in den Feuchtigkeitsgradienten rasche und deutliche Reaktionen zu erwarten. Die dem Nest entnommenen Arbeiter [6] und Soldaten wurden in größeren Gruppen (100—500 Tiere) während 4—5 Tagen ohne Schädigung und ohne Verhaltensänderung auf feuchtem Filtrierpapier gehalten, von wo sie entweder direkt in die Laufbahnen («aus feucht») kamen oder vorher noch 1—2 Stunden trockener Luft («aus trocken») ausgesetzt wurden. Infolge ihrer raschen Reaktion wurde die Verteilung in den Laufbahnen in Abständen von 15 Minuten kontrolliert.

Die Luftfeuchtigkeitsmittelwerte der Gradienten 1 (Typus I) und 2 (Typus II) [7] sind in Abb. 8 dargestellt. Im Gradienten 1 betrug die Differenz zwischen dem feuchtesten und dem trockensten Punkt 78%; für die Auswertung wurden die Abschnitte 1—3 als Zone «Trocken», die Abschnitte 5—7 als Zone «Feucht» zusammengefaßt. Im Gradienten 2 betrug die Differenz 40%, bzw. 44%; als Zone «Trocken» wurden je 1½ Abschnitte an den beiden Enden, als Zone «Feucht» die Abschnitte 3—5 in der Mitte zusammengefaßt. Die Auswertungszonen entsprachen folgenden Luftfeuchtigkeitsbereichen:

	«Trocken»	«Feucht»
Gradient 1	14—36% r.LF	58—92% r.LF
Gradient 2	26—37% r.LF	44—71% r.LF

[6] Daß bei Nasutitermes mehrere Arbeiterstadien existieren, war zwar bekannt (Noirot 1949), doch genügten die damaligen Angaben dieses Autors nicht zur Differenzierung. Daher wurden nach der Kopffärbung zwei Arbeiterformen unterschieden: Die Hellköpfigen mit verschieden breiten Köpfen und die Dunkelköpfigen mit ziemlich einheitlicher Kopfbreite. Auf Grund der inzwischen publizierten Einzelheiten (Noirot 1955) scheinen die Hellköpfigen die kleinen Arbeiter I und II sowie die großen Arbeiter I zu umfassen, die Dunkelköpfigen die großen Arbeiter II und III.

[7] Hier sei lediglich über diese beiden Gradienten berichtet, die sich durch besonders großes Zahlenmaterial auszeichnen; Versuche mit 8 weiteren Gradienten bestätigten das hier Dargelegte.

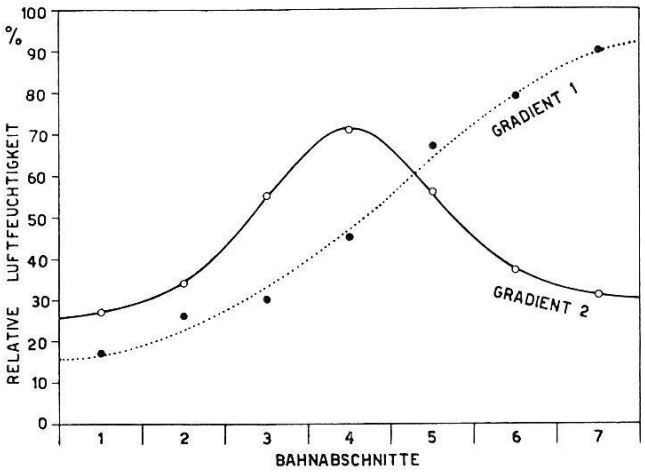

Abb. 8. Nasutitermes.
Verlauf der Luftfeuchtigkeitsgradienten.

In den beiden Gradienten sowie in den Kontrollversuchen wurden insgesamt 5820 Nasutitermes (1860 Soldaten, 1640 Dunkelköpfige, 2320 Hellköpfige) untersucht, die sich wie folgt verteilen:

	«aus feucht»	«aus trocken»
Kontrollversuche		
Soldaten	780	330
Dunkelköpfige	530	240
Hellköpfige	650	270
Gradient 1		
Soldaten	210	170
Dunkelköpfige	270	270
Hellköpfige	350	420
Gradient 2		
Soldaten	200	170
Dunkelköpfige	160	170
Hellköpfige	280	350

1. Kontrollversuche.

Verhalten: Eine einzeln in die Bahn gesetzte Nasutitermes — Soldat oder Arbeiter — rennt sofort erregt davon, wendet sich jedesmal beim Erreichen eines Endes rasch um und läuft wieder weiter. Diese erste Erregung kann verringert werden, wenn sie vorübergehend unter einer umgestülpten Glastube am Ort festgehalten wird. Nach der Befreiung enteilt die Termite nicht so plötzlich, sondern pendelt zunächst mit den Antennen suchend in allen Richtungen und läuft dann unter fortwährendem Kreiseln der Antennen ruhiger und gleichmäßiger davon. Trifft sie auf eine Seitenwand der Laufbahn, so hält sie einen Moment inne und geht dann dieser Wand entlang. Die ständig bewegten Antennen betasten den Boden und die Wand und sorgen vor allem dafür, daß der Kontakt mit der Wand nicht verlorengeht. So ist der Lauf der Termiten von

weniger Wendungen und Zwischenhalten unterbrochen. Geht der Kontakt doch einmal verloren, so verstärken sich sofort die Suchbewegungen der Antennen und des Kopfes. Die Termite läuft unruhiger und in Bogen weiter, bis wieder eine Wand berührt wird. Auch an den Bahnenden hält sie kurz inne, läuft aber bald wieder in die Bahn zurück und ist so ununterbrochen von einem Ende zum andern unterwegs, ohne sich zu beruhigen oder endgültig an einem Ort zu bleiben.

Dieses Verhalten wird nur bei sauberen Laufbahnen beobachtet. In ungenügend gereinigten Bahnen, deren Boden noch Geruchsspuren oder Kotflecken aus früheren Versuchen aufweist, sammeln sich die Termiten an diesen Stellen. Auch durch künstliche Marken aus Termitenbrei lassen sich die Versuchstiere an bestimmte Stellen — besonders leicht am Bahnende — locken und festhalten. Eine Geruchsspur bildet sich auch durch häufiges Passieren einzelner Stellen, die dann als eine Art «Wechsel» besonders gerne und ungehemmt benützt wird (vgl. GOETSCH 1953, Seite 366).

In sauberen Laufbahnen sind die einzelnen Nasutitermes vor allem thigmotaktisch orientiert, d. h. die Tiere suchen stets die Berührung mit einer Wand aufrechtzuerhalten. Daß es trotzdem an den Bahnenden nicht zur Einstellung des ruhelosen Laufes kommt, deutet auf weitere, wie wir sehen werden, soziale Umweltbedingungen hin, die zum Abklingen der inneren Erregung notwendig sind.

Beim Einsetzen von Zehnergruppen wurden die Termiten stets gleichmäßig über die ganze Länge der Bahn verteilt. Auch hier kann durch vorübergehendes Festhalten jedes einzelnen Tieres unter Glastuben die erste Erregung vermindert werden. Wie die Einzeltiere, so suchen auch die Gruppentiere den Kontakt mit der einmal gefundenen Wand möglichst aufrechtzuerhalten, wodurch sich die Chancen zu Begegnungen mit den anderen Versuchstieren wesentlich erhöhen. Begegnen sich nun zwei Tiere, so tasten sie sich mit den Antennen gegenseitig ab, belecken sich manchmal an Beinen und Körper, und in einigen Fällen findet auch eine stomodeale Nahrungsübergabe statt. Anfänglich trennen sich die meisten Tiere sehr bald wieder; durch wiederholte Begegnungen beruhigen sich die Termiten und bleiben länger beisammen. Dies ist vor allem an den Bahnenden der Fall, wo sie so nahe beieinander sind, daß sie sich mit den Antennen berühren können. Wie erwähnt, kann sich dadurch ein Geruchsfleck herausbilden. Wir erkennen hierbei, daß die Termiten in den Laufbahnen — zwar bedingt durch individuelles Verhalten — meistens als ganze Gruppe reagieren. Nur noch einzelne Tiere lösen sich von Zeit zu Zeit von dieser Gruppe, entfernen sich wie zur Erkundung bis auf wenige

Zentimeter oder bis ans andere Bahnende und kehren dann wieder zurück.

Das Verhalten dieser gruppierten Termiten unterscheidet sich also wesentlich von jenem isolierter Tiere. Wohl ist beim Einzeltier die thigmotaktische Reaktion nach der Wand und nach dem Ende der Laufbahn angedeutet, eine endgültige Beruhigung und Gruppierung tritt aber erst ein, wenn durch Antennenkontakt weitere Nestgenossen wahrgenommen werden. Diese Gruppierung der Termiten erfolgt hauptsächlich an den Bahnenden, weil dort sowohl die thigmotaktischen als auch die sozialen Bedürfnisse ihr Optimum finden.

Verteilung: Nach 15 Minuten sind die Termiten noch in allen Bahnabschnitten anzutreffen, doch macht sich die Anhäufung an den Enden schon bemerkbar und wird bei den späteren Beobachtungen immer deutlicher. Die in Abb. 9 a dargestellte prozentuale Verteilung nach 1 Stunde zeigt das starke Übergewicht der Termiten in den Endabschnitten 1 und 7 [8], während die übrigen Abschnitte meist weniger als 5% der Tiere enthalten. Diese Verteilung der Nasutitermes in den isohygren Laufbahnen ist für alle Kasten typisch.

Die prozentuale Verteilung ergibt ferner, daß die Vorbehandlung bei den Kontrollversuchen in der isohygren Kammer für die Verteilung in den einzelnen Abschnitten fast ohne Bedeutung ist, denn die Unterschiede zwischen den Tieren «aus feucht» und «aus trocken» sind in allen Fällen zahlenmäßig sehr gering (höchstens 10%). In den Kontrollversuchen kann deshalb die Vorbehandlung vernachlässigt werden (siehe Abb. 9 b und 9 c), was den Vergleich mit den Ergebnissen der eigentlichen Feuchtigkeitsversuche erleichtert [9].

Reaktionsintensität: Entsprechend der Auswertung der beiden Gradienten: 1 mit der höchsten Luftfeuchtigkeit am Orgelende und 2 mit dem Feuchtigkeitsmaximum in der Mitte, wird die Reaktionsintensität auf zwei Arten berechnet (vgl. Seite 122):

Für den Vergleich mit Gradient 1 wird die isohygre Orgel in die Zonen «Rechts» (Abschnitte 1—3) und «Links» (Abschnitte 5—7) unterteilt. Als Intensität der Reaktion ist in Abb. 10 oben der prozentuale Anteil der Termiten in der Zone «Rechts» eingetragen.

---

[8] Die einzelnen Termitengruppen sammeln sich meist gesamthaft einmal an diesem, einmal an jenem Bahnende an (vgl. Seite 124); bei genügend großer Versuchszahl weisen aber die beiden Enden — da diese Verteilung durch den Zufall bedingt ist — etwa die gleiche Anzahl Termiten auf.

[9] Für die Feuchtigkeitsreaktionen ist die Herkunft «aus trocken» und «aus feucht» jedoch von gewisser Bedeutung (vgl. Diskussion Seite 149).

Diese Werte schwanken zwischen 47.3—51.6%. Die Auswertung bestätigt, daß die Nasutitermesgruppen sich auf beiden Seiten etwa gleichmäßig verteilen, wenn in der Orgel kein Luftfeuchtigkeitsgradient vorhanden ist. Zwischen den drei untersuchten Formen bestehen keine wesentlichen Unterschiede.

Für den Vergleich mit Gradient 2 wird die Reaktionsintensität der Kontrollversuche durch die prozentualen Anteile in der Zone «Mitte» (Abschnitte 3—5) ausgedrückt, deren Werte in Abb. 10 unten eingezeichnet sind. Die Ansammlung der Termiten an den Orgelenden (Abb. 9 a) tritt durch die Zusammenfassung der äußeren und inneren Abschnitte noch deutlicher hervor. Die geringen Werte der Reaktionsintensität nach der «Mitte» schwanken zwischen 6—25%. Die drei Nasutitermes-Formen verhalten sich in den Kontrollversuchen ziemlich gleichartig sowohl hinsichtlich ihren Ansammlung an den Bahnenden als auch in den prozentualen Werten der Reaktionsintensität. Dieses Ergebnis bestätigt die thigmotaktische Verhaltensweise und die soziale Gruppierung: im Laufe der ersten Stunde sammeln sich die Nasutitermes an den Bahnenden; nachher verändert sich die Verteilung nur noch geringfügig.

2. *Versuche in Gradient 1.*

Verhalten: Das Verhalten der Einzel- und Gruppentermiten im Gradienten 1 entspricht durchaus jenem in den Kontrollversuchen (vgl. S. 123 ff.). Hier sind vor allem jene Versuche hervorzuheben, in denen sich die Termiten durch die Thigmotaxis zuerst am trokkenen Bahnende gruppieren und nachher zum feuchten Ende hinüberwechseln. Dabei gehen von der Gruppe — wie schon bei den Kontrollversuchen bemerkt (Seite 124) — meist Einzeltiere weg, die zum Teil bis an das feuchte Bahnende gelangen und oft von dort wieder zurückkehren. Später wandern weitere Tiere einzeln oder in Gruppen nach dem feuchten Ende hinüber und bleiben dort beisammen. Auf diese Weise kann sich die ganze Gruppe sogar innert einer Viertelstunde vom trockenen zum feuchten Ende verlagern. Es drängt sich die Frage auf, ob diese «Kundschafter» den andern Termiten bei ihrer Rückkehr irgendwelche «Nachrichten über einen günstigeren Ort» geben. Wenn keine Kundschafter weggehen, wird keine Ortsveränderung der Gruppe ausgelöst.

Verteilung: Alle untersuchten Kasten scharen sich während der Beobachtungszeit immer stärker im Endabschnitt 7 zusammen, während in den andern, vor allem im Abschnitt 1, immer weniger Termiten zu finden sind. In Abb. 9 b ist die prozentuale Verteilung

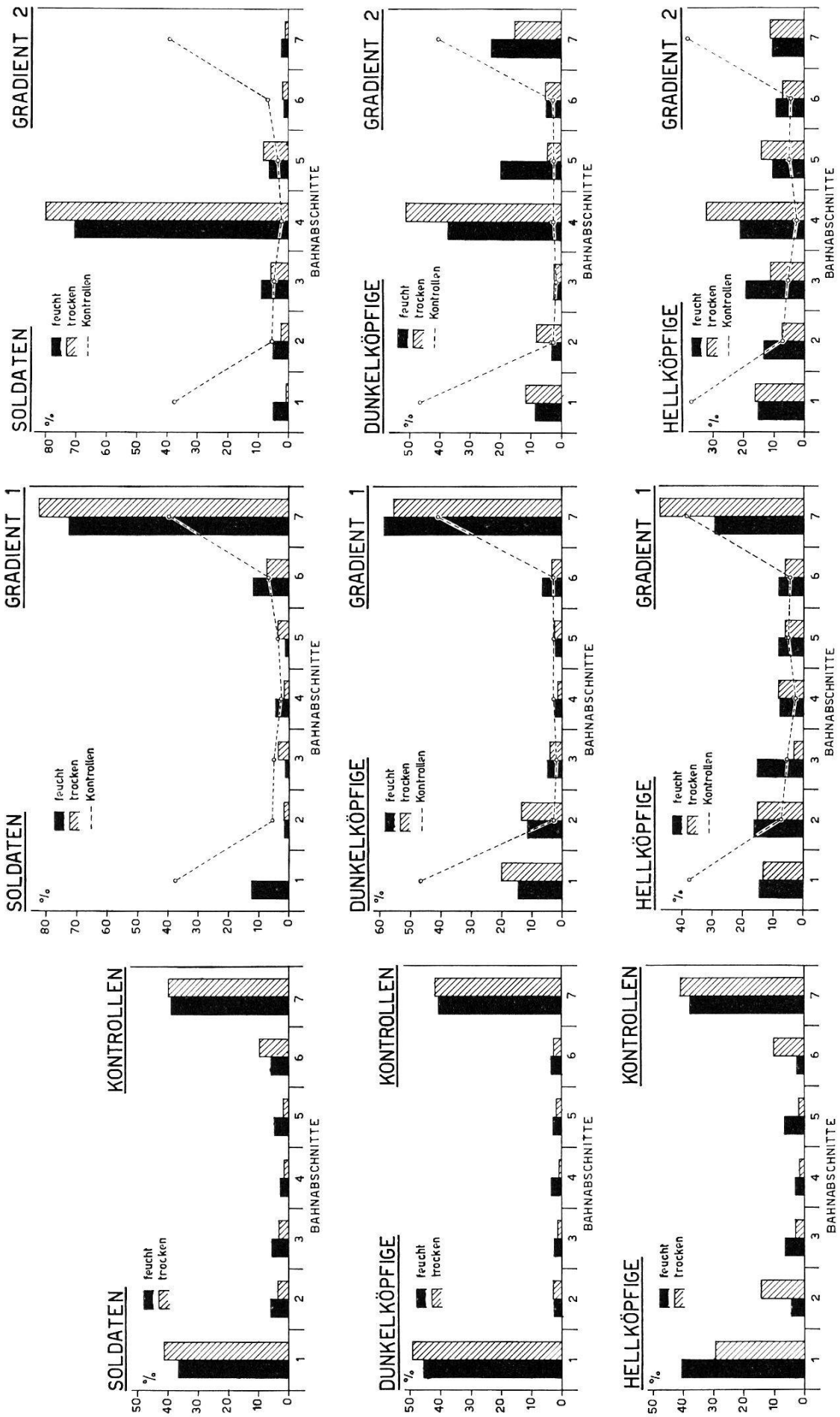

Abb. 9a—c. Nasutitermes. *Prozentuale Häufigkeit der Soldaten, dunkel- und hellköpfigen Arbeiter verschiedener Vorbehandlung in den 7 Bahnabschnitten nach 1 Stunde.* Beim Gradienten 1 (Abb. 9b) und beim Gradienten 2 (Abb. 9c) sind die Kontrollversuche (Abb. 9a) für beide Vorbehandlungen gemeinsam eingezeichnet.

der Nasutitermes im Gradienten 1 nach 1 Stunde gemeinsam mit den Mittelwerten der Kontrollversuche aufgetragen. Bei den Soldaten und bei den Dunkelköpfigen sind die Anteile im feuchtesten Endabschnitt 7 bedeutend größer als in den Kontrollversuchen, und die Vorbehandlung übt keinen Einfluß auf die Verteilung aus. Die Hellköpfigen sammeln sich dort zwar nicht viel stärker an (die Tiere «aus trocken» stärker als jene «aus feucht»), haben sich aber gegen die feuchte Seite hin verschoben.

Reaktionsintensität: Die prozentualen Anteile der Nasutitermes in der Zone «Feucht» (Abschnitte 5—7 des Gradienten 1) sind als Intensität der Reaktion in Abb. 10 oben gleichzeitig mit den entsprechenden Kurven der Kontrollversuche dargestellt. Daraus geht hervor, daß sich in der Zone «Feucht» (58—92% r.LF) stets mehr Nasutitermes ansammeln als in der Zone «Trocken» (14—36% r.LF). Diese Reaktion ist bei den Soldaten deutlicher als bei den Dunkelköpfigen. Bei den Hellköpfigen sammeln sich nur die Tiere «aus trocken» mehrheitlich in der Zone «Feucht».

Die Vorbehandlung der Nasutitermes während 1—2 Stunden in sehr trockener Luft äußert sich nur bei den Hellköpfigen; für die Soldaten und die Dunkelköpfigen ist sie von geringer Bedeutung.

Der Vergleich mit den Kontrollversuchen bestätigt, daß die dort nachgewiesene Thigmotaxis nach den Bahnenden durch den Gradienten 1 teilweise in dem Sinne beeinflußt wird, daß sich die Termiten stärker am feuchteren Ende des Gradienten ansammeln.

3. Versuche in Gradient 2.

Verhalten: Im Gradienten 2 verhalten sich die Nasutitermes ganz ähnlich wie oben beschrieben. Die Gruppenbildung in der feuchten Orgelmitte vollzieht sich allmählich, indem zuerst einzelne Tiere dort beisammen bleiben und die übrigen noch in der Bahn verteilten Termiten sich später hinzugesellen. Gruppierungen am trockenen Bahnende erfolgen nur selten; diese werden dann meist durch «Kundschafter» nach der feuchten Mitte verlagert. Die einzelnen Termiten halten sich am trockenen Bahnende kaum längere Zeit auf. Bei Tieren, die aus der feuchten in die trockene Zone laufen, kann mitunter beobachtet werden, daß sie anhalten, sich umdrehen und wieder zurückgehen. Diese Richtungsänderung tritt beim Übergang von der feuchten in die trockene Zone häufiger auf als umgekehrt; da sie aber keineswegs die Regel ist, kann sie nicht als eigentliche Abschreckreaktion gedeutet werden.

Verteilung: In Abb. 9 c ist die Verteilung der verschiedenen Formen nach einstündiger Beobachtung zusammen mit den Kontroll-

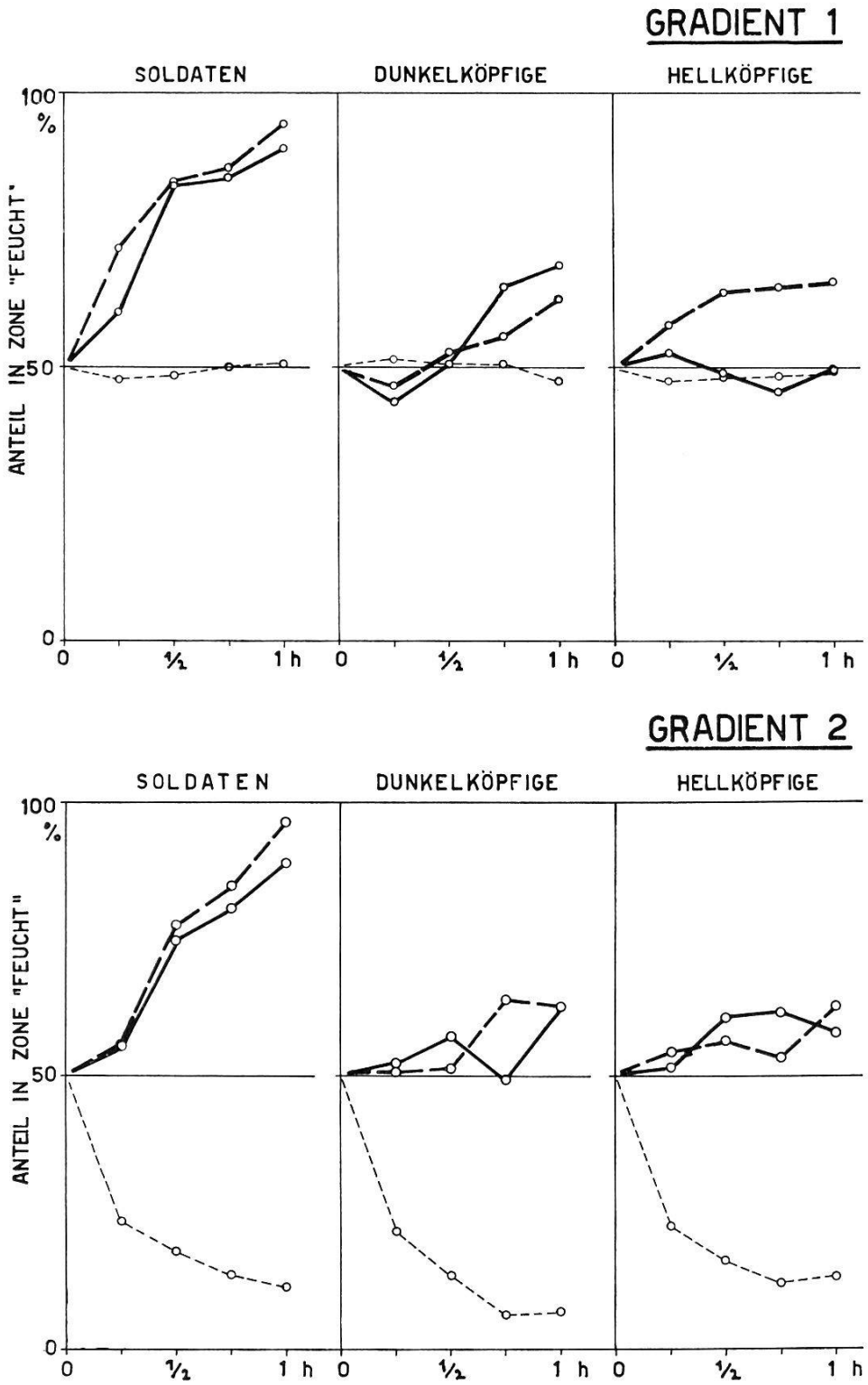

Abb. 10. Nasutitermes. *Intensität der Reaktion von Soldaten, dunkel- und hellköpfigen Arbeitern in den Luftfeuchtigkeitsgradienten 1 und 2.* Vorbehandlung: ——— «aus feucht»; — — «aus trocken». Kontrollversuche: – – –.

versuchen dargestellt. Bei allen drei Formen weicht die Verteilung im Gradienten 2 deutlich von jener der Kontrollversuche ab, indem die Termiten durch die höhere Feuchtigkeit in der Orgelmitte von den Bahnenden abwandern und sich im Mittelabschnitt an-

sammeln; diese Reaktion ist bei den Soldaten besonders ausgeprägt, während bei den Hellköpfigen alle Abschnitte ähnlich große Anteile aufweisen.

Reaktionsintensität: Die prozentualen Anteile der Nasutitermes in der Zone «Feucht» (Abschnitte 3—5) sind als Intensität der Reaktion in Abb. 10 unten zu ersehen. Daraus geht hervor, daß sich die Nasutitermes rasch und deutlich in der mittleren Zone «Feucht» (44—71% r.LF) ansammeln, wogegen sich an den Orgelenden in der Zone «Trocken» (26—37% r.LF) stets weniger Termiten aufhalten. Die Reaktionsintensität ist bei den Soldaten — wie im Gradienten 1 — viel stärker (90—95%) als bei den Dunkel- und Hellköpfigen (60—65%). Die Vorbehandlung in trockener Luft ist auch für die Feuchtigkeitsreaktion im Gradienten 2 von geringer Bedeutung.

Vergleicht man die Kurven der Luftfeuchtigkeitsversuche mit jenen der Kontrollversuche, wo die Termiten die Enden der Laufbahnen aufsuchen, so gewinnt die Ansammlung in der Mitte des Gradienten 2 ganz besonderes Gewicht: die Nasutitermes überwinden ihre Thigmotaxis, indem sie durch ihr Feuchtigkeitsbedürfnis zur Abwanderung in die feuchte Orgelmitte veranlaßt werden.

D. Ergebnisse an Kalotermes.

Die Versuche mit Kalotermes wurden ebenfalls in den zwei Gradiententypen I und II durchgeführt (Abb. 11): Gradient 1 mit der höchsten Feuchtigkeit am rechten Orgelende, Gradient 2 mit dem Feuchtigkeitsmaximum in der Mitte der Orgel. Zwei weitere Gradienten entsprachen im Aufbau dem Gradienten 2, wiesen jedoch ein geringeres Gefälle auf: Gradient 3 im trockenen und Gradient 4 im feuchten Bereich der Luftfeuchtigkeitsskala. Diese Gradienten wurden wie bei Nasutitermes (Seite 122) in die Zonen «Feucht» und «Trocken» eingeteilt, die folgende Luftfeuchtigkeitsbereiche umfaßten:

	«Trocken»	«Feucht»
Gradient 1	17—39% r.LF	56—92% r.LF
Gradient 2	20—37% r.LF	44—74% r.LF
Gradient 3	5—21% r.LF	18—39% r.LF
Gradient 4	60—75% r.LF	82—96% r.LF

Untersucht wurden nur große Larven (Stadien 6—10 nach LÜSCHER 1952), die bei Kalotermes als Pseudergate (GRASSÉ & NOIROT 1947) die Funktionen von Arbeitern ausüben. Aus gutgehenden Zuchtnestern entnommen, wurden sie vor den Versuchen entweder auf nassem Filtrierpapier («aus feucht») oder während 24 Std. in trockener Luft («aus trocken») gehalten. Durch die Austrocknung wurde ein Gewichtsverlust von 15—20% des Anfangsgewichtes erzielt.

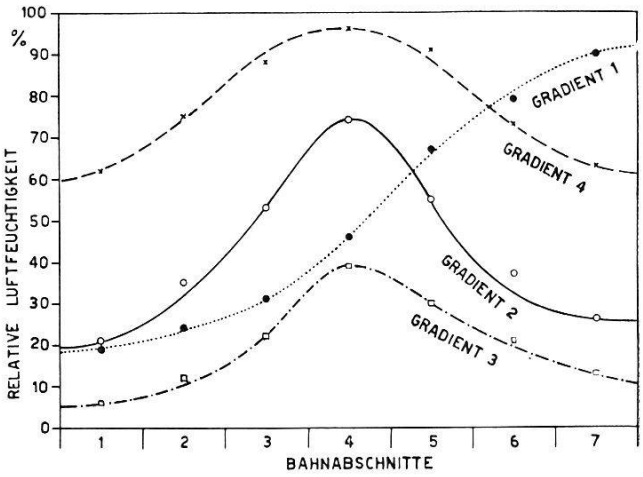

Abb. 11. Kalotermes. *Verlauf der Luftfeuchtigkeitsgradienten.*

Insgesamt wurden 1830 Larven untersucht, die sich wie folgt auf die Kontrollversuche und auf die vier Gradienten verteilen:

	«aus feucht»	«aus trocken»
Kontrollversuche	190	80
Gradient 1	310	200
Gradient 2	310	200
Gradient 3	150	120
Gradient 4	150	120

Es zeigte sich bald, daß die Larven von Kalotermes in den Feuchtigkeitsgradienten sehr langsam reagieren. Die Positionen in den Laufbahnen wurden daher bis zu 72 Stunden beobachtet und anfänglich nach jeder vollen Stunde, später alle 2 Stunden notiert. Die Ergebnisse wurden für die Auswertung zu 12-stündigen Perioden zusammengefaßt.

1. Kontrollversuche.

Verhalten: Die Larven von Kalotermes verhalten sich thigmotaktisch ganz ähnlich wie Nasutitermes (S. 123 ff.): sie laufen vor allem den Wänden der Laufbahn entlang, und wenn diese Berührung verlorengeht, so vermehren sich sofort die Antennen- und Kopfbewegungen, bis der Kontakt wieder hergestellt ist. Mit einzelnen Larven werden — wie bei Nasutitermes — keine brauchbaren Resultate erzielt. Zwar sind sowohl während der ersten Beobachtungszeit als auch später immer einzelne Larven allein in der Laufbahn zu sehen, diese kehren aber nach einiger Zeit wieder zur Gruppe zurück. Der häufige Kontakt mit den Nestgenossen bewirkt ein deutliches Abflauen der Erregung. Dagegen ist das Sozialverhalten der Kalotermes-Larven weniger ausgeprägt als bei Nasutitermes, denn oft führen die ersten Begegnungen nicht zur Gruppierung, sondern die Larven verlassen sich nach kurzem Abtasten wieder. Später finden sich die Larven durch ihre Thigmotaxis an den Bahnenden als geschlossene Gruppen zusammen, doch

benötigt diese Gruppierung, die bei Nasutitermes innert einer halben Stunde vollzogen sein kann, bei Kalotermes mehrere Stunden.

Verteilung: Die Vorbehandlung der Larven «aus feucht» und «aus trocken» spielt bei den Kontrollversuchen keine Rolle (vgl. Fußnote [9]). Die Verteilung gleicht jener von Nasutitermes (Abb. 9 a). Die Endabschnitte 1 und 7 weisen von Anfang an am meisten Larven auf: in der ersten Zeitspanne (1—12 Std.) entfallen etwa 74% der Versuchstiere auf diese beiden Abschnitte, die restlichen verteilen sich ziemlich gleichmäßig auf die mittleren Abschnitte. Später sammeln sich die Larven immer mehr in den Endabschnitten (61—72 Std.: 92%), und die Anteile in der Mitte verringern sich entsprechend.

Reaktionsintensität: Die Berechnung erfolgt entsprechend den beiden Gradiententypen auf zwei Arten (vgl. Seite 122).

Für den Vergleich mit Gradient 1 ist die Reaktionsintensität der Kontrollversuche als prozentualer Anteil der Termiten in der Zone «Rechts» (Abschnitte 5—7) in Abb. 12 (oben) eingetragen. Die theoretische Erwartung von 50% wurde während der ersten zwei Tage weitgehend bestätigt; die größere Abweichung am 3. Tag ergab sich durch die geringere Versuchszahl, da ein Teil der Versuche früher abgebrochen wurde. Die Auswertung zeigt, daß die Kalotermes in der isohygren Orgel beide Seiten etwa in gleicher Anzahl aufsuchen.

Für den Vergleich mit den Gradienten 2, 3 und 4 wird die Reaktionsintensität nach der Zone «Mitte» (Abschnitte 3—5) berechnet (Abb. 12 unten). Sie weist von Anfang an geringe Werte auf: infolge ihrer Thigmotaxis und ihres Sozialtriebes konzentrieren sich immer mehr Larven an den beiden Orgelenden. Die Kalotermes verhalten sich in der isohygren Orgel im wesentlichen wie die Nasutitermes (Seite 126), doch sind erst am 2. Tag mehr als 90% der Larven an den Enden versammelt.

2. *Versuche in Gradient 1.*

Verhalten und Verteilung: Auf Grund ihrer Thigmotaxis sammelte sich die Mehrheit jeder Versuchsgruppe nach 4—8 Std. an einem Bahnende, viele vorerst auch am trockenen; die meisten dieser Gruppen verließen aber — veranlaßt durch Kundschafter — im Laufe des 2. und 3. Tages dieses Ende und wechselten einzeln oder zu mehreren allmählich auf die feuchte Seite hinüber.

Die beiden Endabschnitte wiesen während der ganzen Versuchsdauer am meisten Positionen auf. Der langsam sich verstärkenden

Konzentration im feuchten Abschnitt 7 ging eine Abnahme in den übrigen, trockeneren Abschnitten parallel. Im Endabschnitt 7 sind schlußendlich je etwa 65% der Larven «aus feucht» und «aus trocken» zu verzeichnen.

Reaktionsintensität: Sie ist als prozentualer Anteil in der Zone «Feucht» (Abschnitt 5—7) in Abb. 12 (Gradient 1) dargestellt, woraus sich ergibt, daß die Larven von Kalotermes nur sehr langsam auf den Gradienten 1 reagieren. Bei den Larven «aus feucht» kann während der beiden ersten Tage noch keine Reaktion nachgewiesen werden; erst am 3. Tag sammeln sich deutlich mehr Termiten (73%) auf der feuchten Seite. Die Larven «aus trocken» reagieren im Laufe des 2. Tages auf den Gradienten; am 3. Tag sind fast 80% auf der feuchten Seite. Die 24stündige Vorbehandlung der Larven in trockener Luft bewirkt, daß die Intensität der Larven «aus trocken» stets etwas größer ist: ihre Kurve läuft derjenigen der Larven «aus feucht» gerade um 24 Stunden voraus.

3. Versuche in Gradient 2.

Verhalten und Verteilung: Die Larven wurden wie in den Kontrollversuchen thigmotaktisch zunächst an den beiden (trockenen) Orgelenden zusammengeführt. Diese Gruppierung, die meist 6—8 Tiere umfaßte, während die übrigen verteilt blieben, erreichte nach 15—20 Stunden ihren Höhepunkt. Am ersten Tag wiesen daher die beiden Endabschnitte weitaus am meisten Termiten auf, nahmen aber dann stetig ab. Bei diesem Standortwechsel von «Trokken» nach «Feucht» bewegte sich nie die ganze Gruppe geschlossen, sondern die Larven verließen einzeln oder in kleineren Gruppen ihren bisherigen Platz, nachdem schon vorher Kundschafter vorübergehend weggegangen waren. Die Anteile im feuchtesten Mittelabschnitt stiegen demzufolge an: bei den Larven «aus feucht» von 9% am 1. Tag auf 65% in der letzten Periode, resp. von 10% auf 70% bei den Larven «aus trocken».

Reaktionsintensität: In Abb. 12 (Gradient 2) ist aus dem Kurvenverlauf zu ersehen, daß sich während der ersten zwei Tage stets mehr Kalotermes-Larven an den Orgelenden in der Zone «Trokken» (20—37% r.LF) aufhalten. Daher liegen die Kurven der Reaktionsintensität im Gradienten 2 zunächst ganz in der Nähe derjenigen der Kontrollversuche. In der Folgezeit nimmt die Intensität der Reaktion nach der Zone «Feucht» (44—74% r.LF) allmählich zu. Bei den Larven «aus feucht» tritt die Reaktion erst am 3. Tag auf (Anstieg auf 70%); bei den Larven «aus trocken» sinkt die Intensität zuerst ebenfalls auf einen Tiefstwert nach 13—24 Std. und

erreicht am 3. Tag fast 80%. Die Anteile der Larven «aus trocken» sind zu gleichen Zeiten stets größer, d. h. diese reagieren rascher und deutlicher als die Larven «aus feucht»: die 24stündige Vorbehandlung vermag die Reaktion um einen Tag zu beschleunigen.

4. Versuche in Gradient 3.

Verhalten und Verteilung: Im Gradienten 3 gruppierten sich die Kalotermes-Larven durch ihre Thigmotaxis wiederum zunächst an den trockeneren Bahnenden. Diese Gruppen umfaßten nach 12 Stunden je etwa 7—8 Tiere, die übrigen verteilten sich auf die mittleren Abschnitte. So sammelten sich die Larven «aus feucht» während der ersten 12 Stunden zu je einem Drittel in den beiden Endabschnitten und wechselten später nur sehr langsam in den feuchten Mittelabschnitt 4 hinüber, der am 3. Tag fast 40% der Larven enthielt. Bei den Larven «aus trocken» wurden im Mittelabschnitt 4 schon am Ende des 1. Tages fast ebenso viele Positionen vermerkt wie in den Endabschnitten, und sein Anteil stieg am 3. Tag auf 60%.

Reaktionsintensität: Durch die thigmotaktische Ansammlung an den Bahnenden verlaufen die Kurven der Reaktionsintensität (Abb. 12, Gradient 3) zuerst im Sinne der Kontrollversuche, weichen aber später deutlich davon ab. Die Reaktion der Kalotermes-Larven auf die geringen und im trockenen Bereich liegenden Feuchtigkeitsdifferenzen des Gradienten 3 ist schon vom Ende des 1. Tages an zu bemerken. Bei den Larven «aus feucht» erreicht die anfangs geringe, später etwas ansteigende Reaktionsintensität aber auch nach 3 Tagen die 50%-Grenze nicht ganz. Die Vorbehandlung der Larven «aus trocken» vermag die Reaktion deutlich zu verstärken: am 1. Tag hält sich zwar noch die Mehrheit der Larven in der Zone «Trocken» auf, ihr Feuchtigkeitsbedürfnis bewirkt aber am 2. und 3. Tag ein Übergewicht in der Zone «Feucht».

5. Versuche in Gradient 4.

Verhalten und Verteilung: Das Verhalten der Kalotermes-Larven im Gradienten 4 entsprach durchaus jenem der Larven im Gradienten 3. Die Termiten gruppierten sich infolge der Thigmotaxis zuerst in den trockenen Endabschnitten. Die Larven «aus feucht» sammelten sich dort anfänglich fast geschlossen; von den übrigen Abschnitten wies der feuchteste Abschnitt 4 immer am meisten Positionen auf, erreichte aber erst am 3. Versuchstag etwa gleichviel (17%) wie die Endabschnitte. Bei den Larven «aus trocken» war

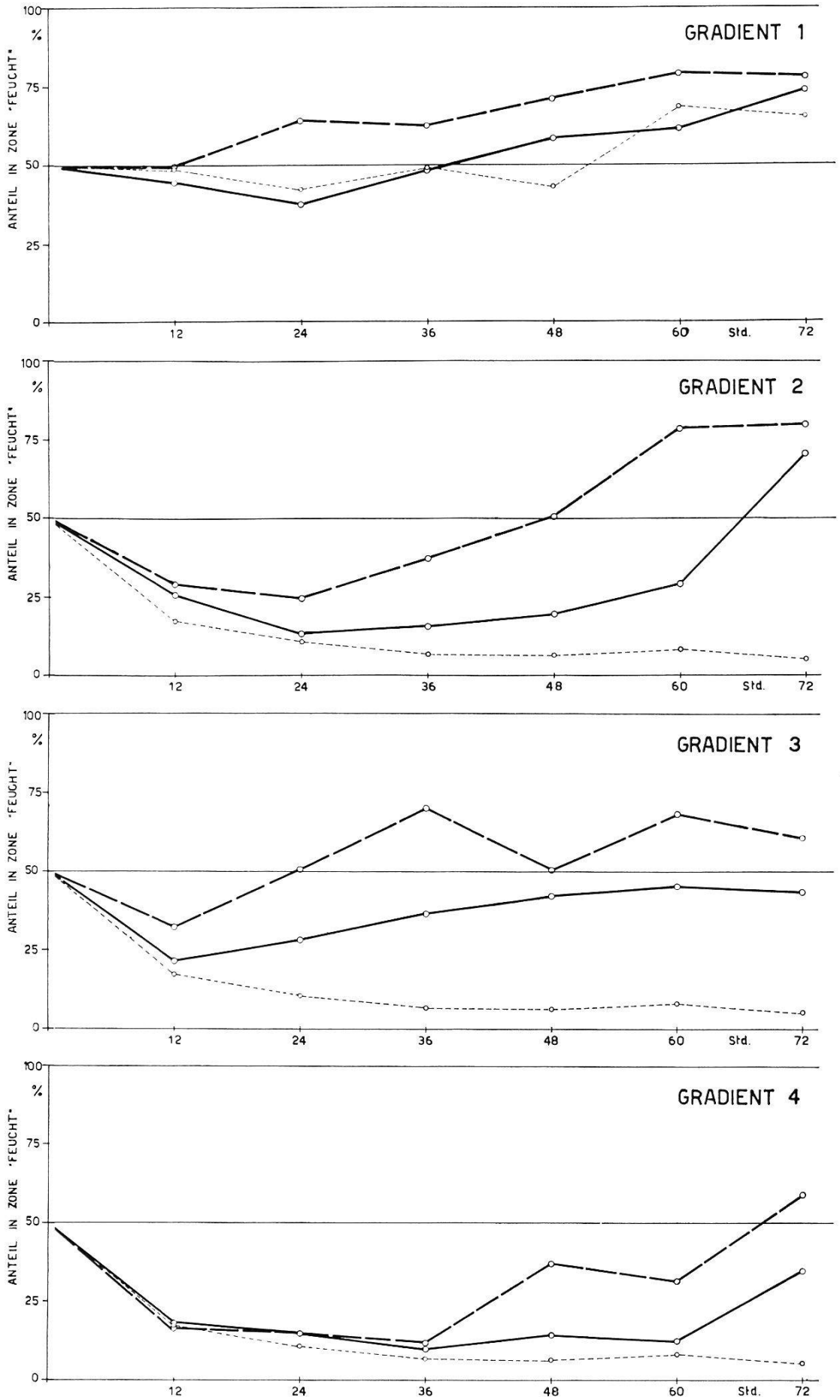

Abb. 12. Kalotermes. *Intensität der Reaktion von Larven in den Luftfeuchtigkeitsgradienten 1—4.* Vorbehandlung: ——— «aus feucht»; — — «aus trocken». Kontrollversuche: – – –.

die Verteilung während des 1. Tages ziemlich ähnlich, doch befanden sich schon am 2. Tag ebenso viele Larven im Mittelabschnitt 4 wie in den Endabschnitten, und am 3. Tag war die Mehrheit (35%) im feuchtesten Abschnitt beisammen.

Reaktionsintensität: Die Kurven der Reaktionsintensität (Abb. 12, Gradient 4) liegen anfangs nahe bei jenen der Kontrollversuche, d. h. die Larven vereinigen sich infolge ihrer Thigmotaxis etwa in gleicher Anzahl an den trockenen Bahnenden des Gradienten 4 wie in der isohygren Orgel. Bei den Larven «aus feucht» weist die Reaktionsintensität längere Zeit sehr tiefe Werte auf und steigt erst gegen Ende der Versuchszeit auf 35%, nachdem ein Teil der Gruppen nach der Mitte in die Zone «Feucht» hinübergewechselt ist. Bei den Larven «aus trocken» bewirkt die Vorbehandlung diesen Wechsel schon früher: Die Intensitätskurve hebt sich schon am Ende des 2. Tages von jener der Kontrollversuche ab, und am Ende des 3. Tages sind die Larven sogar mehrheitlich (60%) in der Zone «Feucht» beisammen.

E. Ergebnisse an Reticulitermes.

Für die Versuche an Reticulitermes wurden zwei Gradienten (Abb. 13) benutzt: der Gradient 1 mit der höchsten Luftfeuchtigkeit am rechten Orgelende (Typus I) und der Gradient 2 mit dem Luftfeuchtigkeitsmaximum in der Orgelmitte (Typus II). Sie wurden wie bisher (vgl. Seite 122) in die Zonen «Feucht» und «Trocken» eingeteilt, welche folgenden Luftfeuchtigkeitsbereichen entsprachen:

	«Trocken»	«Feucht»
Gradient 1	15—40% r.LF	56—95% r.LF
Gradient 2	18—36% r.LF	41—76% r.LF

Ältere, stabilisierte Larven (= Arbeiterstadien 4—6 nach BUCHLI 1950, 1956), welche im Staat die Funktionen von Arbeitern ausüben, wurden aus größeren Kolonien entnommen und vor den Versuchen entweder auf feuchtem Filtrierpapier («aus feucht») oder während 4—6 Stunden in sehr trockener Luft («aus trocken») gehalten.

Insgesamt wurden 700 Larven untersucht, die sich wie folgt auf die Kontrollversuche und auf die beiden Gradienten verteilen:

	«aus feucht»	«aus trocken»
Kontrollversuche	120	40
Gradient 1	160	110
Gradient 2	160	110

Die Versuche mit Reticulitermes wurden ebenfalls bis zu 72 Stunden beobachtet, und die Verteilung der Versuchstiere in der Orgel anfänglich nach jeder Stunde, später alle 2 Stunden notiert. Zur Auswertung wurden alle diese Positionen in 12stündige Perioden zusammengefaßt.

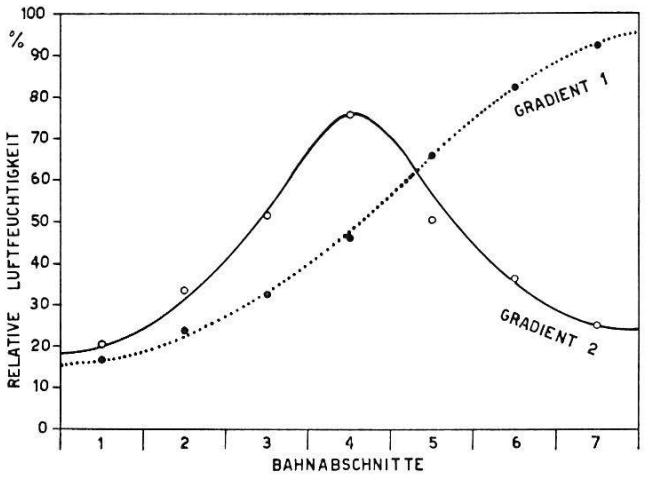

Abb. 13. Reticulitermes. *Verlauf der Luftfeuchtigkeitsgradienten.*

1. Kontrollversuche.

Verhalten und Verteilung: Die einzelnen Reticulitermes bewegen sich fast ebenso rasch in den Laufbahnen wie die Nasutitermes. Auch in ihrem Verhalten stimmen sie mit jenen überein (S. 123 ff.). Ihre Thigmotaxis und ihr Sozialtrieb führen zwar nicht so schnell wie bei Nasutitermes, doch bedeutend rascher als bei Kalotermes zur Gruppenbildung, welche meist nach 2—5 Stunden abgeschlossen ist.

Die Reticulitermes-Larven sammelten sich fast ausschließlich in den beiden Endabschnitten 1 und 7, deren Anteile am Ende des 3. Tages fast 95% betragen. In den mittleren Abschnitten waren stets verhältnismäßig wenig Versuchstiere zu beobachten.

Reaktionsintensität: Die Intensität der Reaktion der Reticulitermes in den Kontrollversuchen wird entsprechend den beiden Gradiententypen auf zwei Arten berechnet (vgl. Seite 122).

Für den Vergleich mit Gradient 1 ist die Reaktionsintensität als prozentualer Anteil der Larven in der Zone «Rechts» (Abschnitte 5—7) in Abb. 14 oben eingezeichnet. Die theoretische Erwartung der Gleichverteilung auf beiden Seiten der Orgel wird durch die nahe bei 50% liegenden Werte bestätigt (größte Abweichnung 8%). In der isohygren Orgel wird somit keine Seite bevorzugt.

Für den Vergleich mit Gradient 2 enthält die Abb. 14 unten die Reaktionsintensität als prozentualen Anteil in der Zone «Mitte» (Abschnitte 3—5). Da die Larven sich durch ihre Thigmotaxis an den Bahnenden ansammeln, sind ihre Werte von Anfang an sehr gering. Die Reaktion der Reticulitermes in der isohygren Orgel verläuft somit gleich wie jene der Nasutitermes und der Kalotermes, unterscheidet sich jedoch in der zur Ansammlung in den Endabschnitten benötigten Zeit: bei Nasutitermes sind innert einer Stunde, bei Kalotermes am 2. Tag und bei Reticulitermes im Laufe des ersten Tages mehr als 90% der Versuchstiere an den Enden beisammen.

2. Versuche in Gradient 1.

Verhalten und Verteilung: Wie in den Kontrollversuchen sammelten sich die Reticulitermes auch im Gradienten 1 innert 3—6 Stunden zuerst an beiden Orgelenden in etwa gleicher Anzahl. Von den am feuchten Ende vereinigten Gruppen wurden nur vereinzelte Larven in den übrigen Abschnitten angetroffen, wogegen von den Gruppen am trockenen Ende viel häufiger einzelne Larven abwanderten. Den letzteren kommt wohl hier auch die Rolle der Kundschafter zu, welche im Laufe des 1. und 2. Tages diese Gruppen zum Wechsel nach der feuchten Seite veranlassen, wobei es mehrere Stunden dauert, bis sich die ganze Gruppe dort wieder vereinigt. In den Kontrollversuchen wurde nie ein Wechsel beobachtet, und im Gradienten erfolgte er in allen Fällen nur nach der feuchten Seite hin.

Die Verteilung zeigte zunächst eine Konzentration der Larven in den beiden Endabschnitten, dann eine langsame Verlagerung nach der feuchten Seite. Bei den Larven «aus feucht» verschob sich die Verteilung vor allem am 2. Tag, und am 3. Tag waren etwa 60% der Larven im feuchten Abschnitt 7. Bei den Larven «aus trocken» nahm der Anteil der feuchten Seite schon am Ende des 1. Tages deutlich zu; schlußendlich waren fast 85% der Larven im Abschnitt 7.

Reaktionsintensität: In Abb. 14 (Gradient 1) sind die Kurven der Intensität der Reaktion der Reticulitermes als prozentuale Anteile in der Zone «Feucht» dargestellt. Bei den Larven «aus feucht» verschiebt sich die anfängliche Gleichverteilung am 2. Tag zugunsten der Zone «Feucht». Auch die Larven «aus trocken» weisen nach anfänglicher Gleichverteilung immer größere Anteile in «Feucht» auf: am 3. Versuchstag steigt die Reaktionsintensität auf über 90%.

Vergleicht man diese Ergebnisse mit den Kontrollversuchen, so zeigt sich, daß die Reticulitermes-Larven im Gradienten 1 zuerst ohne Rücksicht auf die vorhandenen Feuchtigkeitsdifferenzen durch die Thigmotaxis nach den Bahnenden geführt werden. Die Larven «aus feucht» reagieren nur in geringem Ausmaß auf den Gradienten, wogegen sich die Larven «aus trocken» infolge ihres größeren Feuchtigkeitsbedürfnisses stärker nach der feuchten Seite wenden.

3. Versuche in Gradient 2.

Verhalten und Verteilung: Das Verhalten im Gradienten 2 wurde wiederum zunächst nur von der Thigmotaxis und Gruppierungstendenz bestimmt, wobei meist alle Individuen erfaßt wurden; in

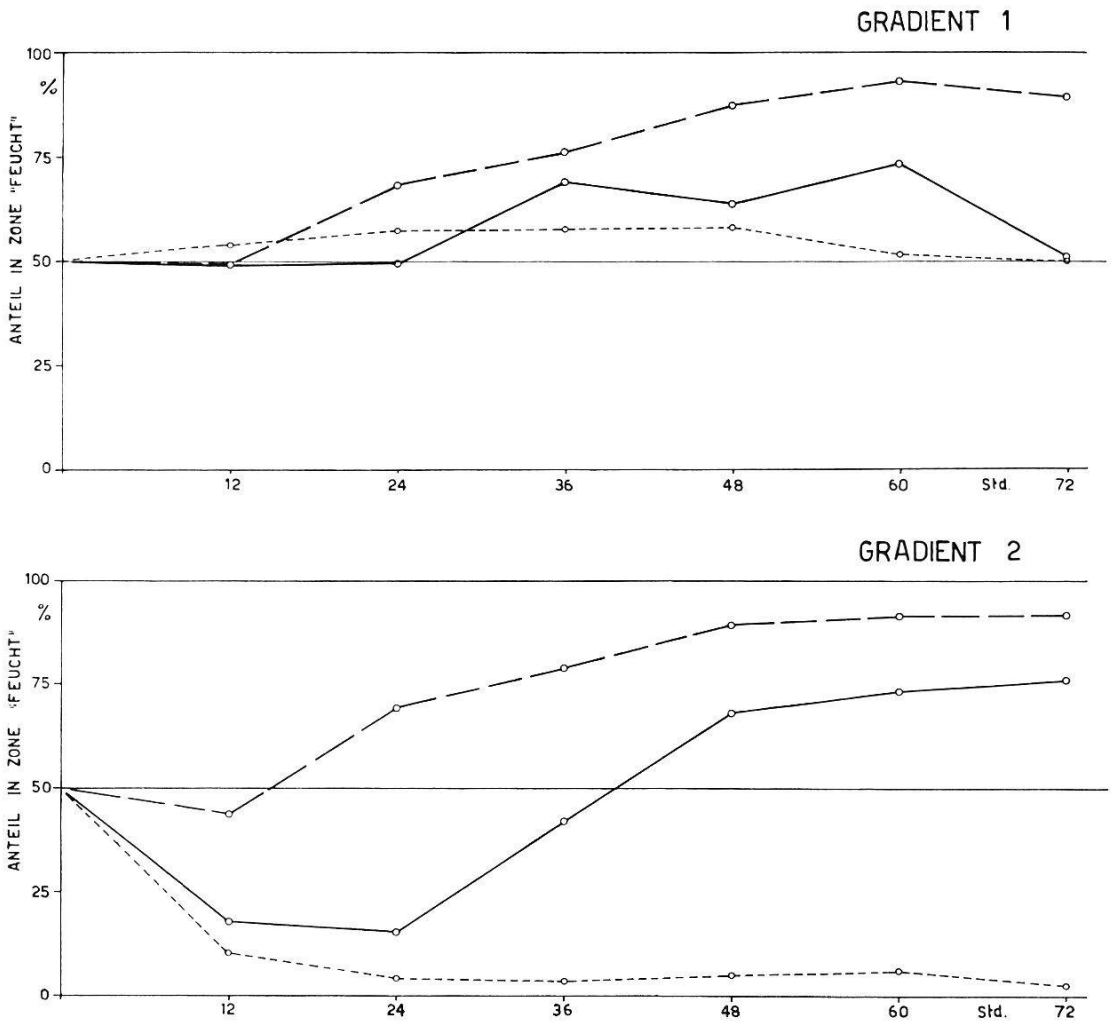

Abb. 14. Reticulitermes. *Intensität der Reaktion von Larven in den Luftfeuchtigkeitsgradienten 1 und 2.* Vorbehandlung: ——— «aus feucht»; — — «aus trocken». Kontrollversuche: – – –.

der feuchten Mitte hielten sich nur einzelne Larven auf. Später begannen — nach Erkundungsgängen einzelner Larven — die Gruppen ihren Platz in die feuchte Mitte zu verlegen.

Die Larven «aus feucht» verteilten sich zuerst zu 70% in den Endabschnitten 1 und 7. Von den übrigen Abschnitten trat nur der mittlere durch einen etwas größeren Anteil hervor, der im Laufe des 2. und 3. Tages weiter anstieg und am Schluß über 65% enthielt. Die Larven «aus trocken» zeigten schon während der ersten 12 Stunden ein geringes Übergewicht im Abschnitt 4, wo am Ende über 85% der Larven beisammen waren.

Reaktionsintensität: Als Maß der Reaktionsintensität sind die prozentualen Anteile in «Feucht» in Abb. 14 (Gradient 2) aufgezeichnet. Diese Versuche zeigen, daß sich die Reticulitermes-Larven im Gradienten 2 während der ersten Stunden wie in der isohygren Orgel verhalten, indem sie sich thigmotaktisch an den trockenen Bahnenden gruppieren. Im Laufe des 1. Tages heben sich diese

Kurven von jener der Kontrollversuche ab, da die Larven die höhere Luftfeuchtigkeit aufsuchen.

Die Vorbehandlung der Reticulitermes bewirkt, daß die Larven «aus trocken» schon während des 1. Tages auf die gebotenen Differenzen reagieren (am 3. Tag sind über 90% in der Zone «Feucht»); bei den Larven «aus feucht» dagegen wird die Reaktion erst am 2. Tage deutlich, und am 3. Tag sind etwas über 75% in «Feucht». Übereinstimmend mit Kalotermes (Seite 134) tritt die Luftfeuchtigkeitsreaktion der Larven «aus trocken» trotz der kürzeren Austrocknungsdauer von 4—6 Stunden ebenfalls ungefähr 24 Stunden früher auf.

F. Ergebnisse an Zootermopsis.

Die Versuche mit Zootermopsis wurden in zwei Gradienten des Typus II angesetzt, von denen der Gradient 2 die höchste Luftfeuchtigkeit im Mittelabschnitt 4 aufwies, wie dies bisher bei den Gradienten 2 der Fall war [10]. Der Gradient 2 wurde ebenfalls in die Zonen «Feucht» und «Trocken» eingeteilt (vgl. Seite 122), die den Luftfeuchtigkeitsbereichen 17—37% r.LF, bzw. 41—77% r.LF entsprachen.

Aus einer größeren Zootermopsis-Kolonie wurden 160 ältere Larven und 10 Soldaten für die Versuche entnommen und gruppenweise mit verschiedenen Vogelmarkierfarben «Geigy» gekennzeichnet. Diese Markierung gab Aufschluß über ihre vorherige Verwendung und verhinderte, daß eine Gruppe allzuoft in die Laufbahnen eingesetzt wurde.

Neben 37 Kontrollversuchen und 57 Versuchen im Gradienten 1 wurden 119 Versuche im Gradienten 2 durchgeführt, von denen für 47 Versuche die Tiere vorher auf feuchtem Filtrierpapier («aus feucht») gehalten und für 45 Versuche vorher während 2—24 Stunden trockener Luft («aus trocken») ausgesetzt wurden. 27 Gruppen dieser Larven «aus trocken» wurden, nachdem ihnen während 2—3 Stunden Gelegenheit zum Wassertrinken geboten worden war, erneut auf ihre Feuchtigkeitsreaktion hin untersucht («nach Wasseraufnahme»).

Die Laufbahnen für Zootermopsis mußten auf 2 cm verbreitert werden, um diesen großen Tieren genügend Bewegungsfreiheit zu gewährleisten. Die Verteilung in den Laufbahnen wurde während 6 Stunden viertelstündlich notiert und zur Auswertung in einstündige Perioden zusammengefaßt.

1. Kontrollversuche mit Larven.

Verhalten und Verteilung: Die einzelnen Zootermopsis bewegen sich anfänglich sehr rasch und aufgeregt in den Laufbahnen, beruhigen sich aber nach einer halben Stunde und verweilen dann

[10] Der Gradient 1 war asymmetrisch aufgebaut: das Feuchtigkeitsmaximum lag im Abschnitt 3, der von den Larven in gleicher Weise aufgesucht wurde wie der Abschnitt 4 des Gradienten 2. Dadurch konnte gezeigt werden, daß der symmetrische Aufbau der Gradienten 2 keinerlei begünstigende Wirkung auf die Luftfeuchtigkeitsreaktionen ausübt.

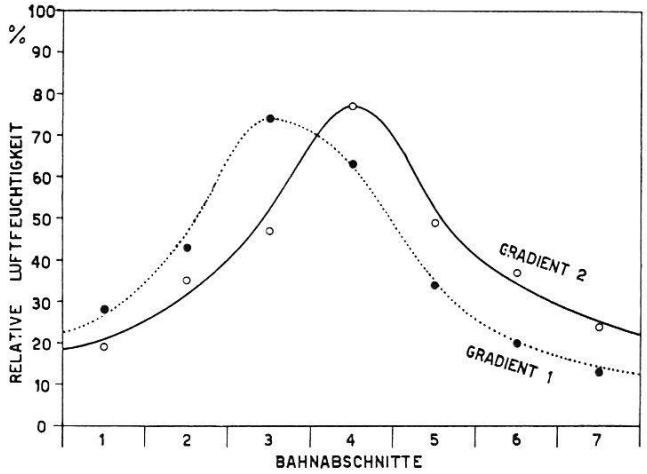

Abb. 15. Zootermopsis. *Verlauf der Luftfeuchtigkeitsgradienten.*

länger an einem Ort, häufig in kleineren Gruppen, die aber noch dauernd wechseln können. Beim Laufen führen Kopf und Antennen in rascher Folge Suchbewegungen nach allen Richtungen aus. Der Kontakt mit den Wänden spielt beim Laufen und bei der Gruppenbildung eine wesentliche Rolle. Infolge ihrer Thigmotaxis halten sie sich an den Bahnenden meist etwas länger auf, was zu vermehrten Begegnungen und damit zum Bleiben an diesen Stellen führt; so sammelt sich hier nach 1½ Stunden der größte Teil, nach 4—6 Stunden die gesamte Gruppe.

Die Verteilung der Zootermopsis-Gruppe zeigte diese Ansammlung an den Bahnenden. Die beiden Endabschnitte 1 und 7 wiesen schon im Laufe der 1. Stunde je etwa ein Drittel der Larven auf, der Rest verteilte sich in den mittleren Abschnitten. Nach 6 Stunden waren in den beiden Endabschnitten über 90% der Larven beisammen.

Reaktionsintensität: Für den Vergleich mit den Ergebnissen des Gradienten 2 wird die Reaktionsintensität der Kontrollversuche als prozentualer Anteil in der Zone «Mitte» (Abschnitte 3—5) ausgewertet und ist in Abb. 16 eingezeichnet. Die Kurve zeigt die von Anfang an geringen Werte der Reaktionsintensität, welche nach 6 Stunden bis auf 6,3% absinken.

Die Reaktion der Zootermopsis-Larven in der isohygren Orgel stimmt mit jener der oben beschriebenen Termitenarten überein. Durch die Thigmotaxis und durch den Sozialtrieb gruppieren sie sich sehr rasch an den Bahnenden: bei Zootermopsis haben sich dort nach 4 Stunden 90% der Larven eingefunden.

2. *Versuche mit Larven in Gradient 2.*

Wie in den Kontrollversuchen tritt das thigmotaktische Verhalten der Larven nach den Seitenwänden und nach den Bahnenden ebenfalls hervor, wird aber durch die hohe Feuchtigkeit in der

Mitte des Gradienten so abgeschwächt, daß die Gruppierung an den Bahnenden geringer ist oder überhaupt wegfällt. Dabei erweist sich die Vorbehandlung (Seite 149) als sehr wichtig. Die Auswertung der Reaktionsintensität nach der Zone «Feucht» (Abschnitte 3—5) ist als prozentualer Anteil in Abb. 16 dargestellt.

Die *Larven «aus feucht»* verteilten sich besonders während der ersten zwei Stunden unregelmäßig über die ganze Laufbahn; neben kleinen Gruppen an den Bahnenden hielten sich einzelne Larven oder kleinere Gruppen in allen mittleren Abschnitten auf. In der Zone «Feucht» befand sich während der ersten zwei Stunden etwa ein Drittel der Larven; dann stiegt die Intensität langsam an, und die Gleichverteilung in beiden Zonen wurde nach 6 Stunden erreicht.

Die *Larven «aus trocken»* zeigten sofort hygropositives Verhalten. Nur in wenigen Versuchen kam es zu einer vorübergehenden Gruppierung an den trockenen Bahnenden. In den meisten Fällen (besonders bei Larven nach langer Austrocknung) sammelte sich die Gruppe schon während der ersten Stunde ziemlich geschlossen im feuchtesten Abschnitt 4. Daher wies die Reaktionsintensität von Anfang an sehr hohe Werte auf; in der 2. Stunde 90%, nach 5—6 Stunden über 95%.

Larven «nach Wasseraufnahme»: Wurden die Larven «aus trocken» mit deutlich hygropositiver Reaktion nach den obigen Versuchen zum Wassertrinken auf feuchtes Filtrierpapier gebracht und nach 2—3 Stunden wiederum im Gradienten untersucht, so ergab sich eine Verteilung, wie wir sie von den Versuchen mit Larven «aus feucht» her kennen: der größte Teil der Larven sammelte sich mehr oder weniger stark an den trockenen Bahnenden und der Rest hielt sich allein oder in kleinen Gruppen in den übrigen Abschnitten auf. Diese hygronegative Reaktion wird durch die geringen Werte der Reaktionsintensität (25—30%) ausgedrückt.

3. Versuche mit Soldaten in Gradient 2.

Im Gegensatz zu Kalotermes und Reticulitermes, in deren Kolonien nicht genügend Soldaten vorhanden waren, konnte bei Zootermopsis wenigstens eine einzige Soldaten-Gruppe zusammengestellt werden. Infolge der kleinen Anzahl Versuche dürfen aber die quantitativen Angaben über ihre Reaktionen nur als Anhaltspunkte gewertet werden (Abb. 17).

Die Bewegungen der Soldaten von Zootermopsis sind etwas ungeschickter als die der Larven, sie können aber ebenso rasch laufen. Auch die Soldaten orientieren sich thigmotaktisch und finden sich daher in den isohygren Laufbahnen an den Bahnenden ein.

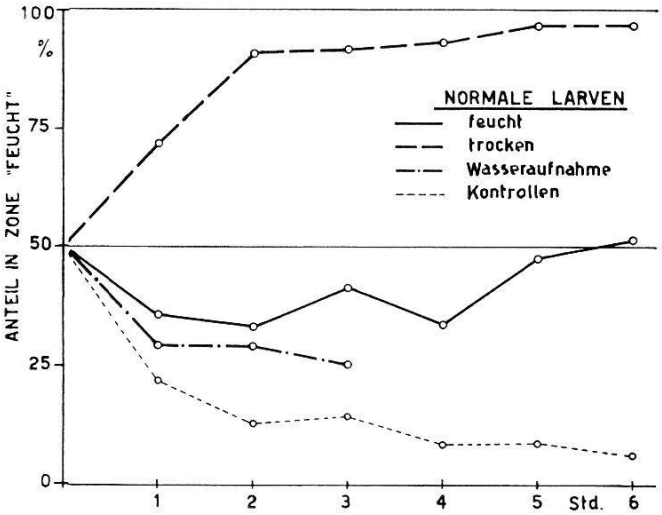

Abb. 16.

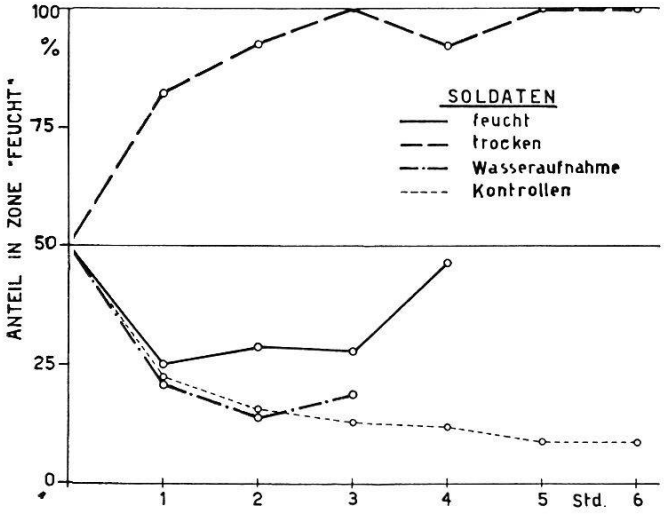

Abb. 17.

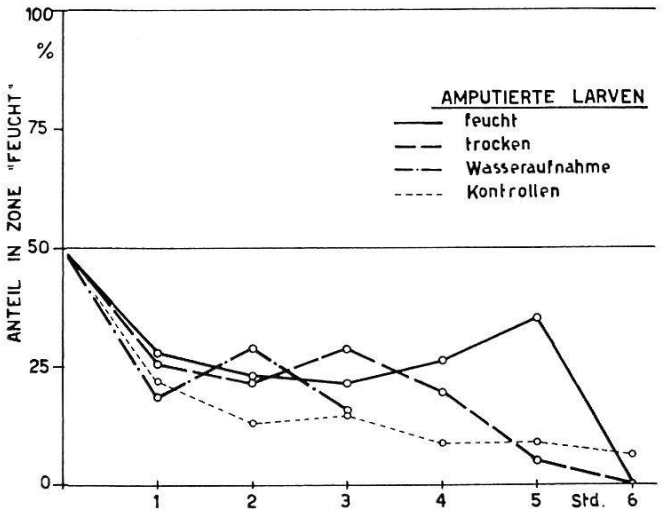

Abb. 18.

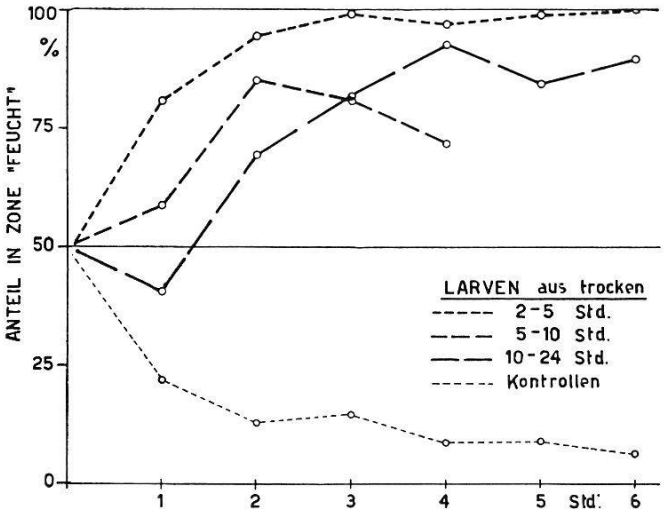

Abb. 19.

Abb. 16—19. Zootermopsis. *Intensität der Reaktion im Luftfeuchtigkeitsgradienten 2.*

Im Gradienten 2 wurde diese Reaktion jedoch je nach der Vorbehandlung der Soldaten teilweise oder vollkommen unterdrückt.

Die *Soldaten «aus feucht»* sammelten sich anfänglich noch an den Bahnenden; erst nach der 2. Stunde setzten sich einzelne in der feuchten Mitte fest. Die Reaktionsintensität stieg nach 4 Stunden auf 46%. Wie bei den Larven «aus feucht», so ist auch hier bei den Soldaten angedeutet, daß sie allmählich nach der feuchten Mitte hinüberwechseln, so daß die hygronegative Reaktion später positiv werden würde.

Die *Soldaten «aus trocken»* begannen sich dagegen schon nach einer halben Stunde im feuchtesten Mittelabschnitt 4 zu sammeln und waren nach 1 Stunde als geschlossene Gruppe beisammen. In den hohen Werten der Reaktionsintensität (bis 100%) kommt diese von Anfang an deutlich hygropositive Reaktion zum Ausdruck.

Soldaten «nach Wasseraufnahme»: Die eben noch positiv reagierenden Versuchstiere gruppierten sich nach der Wasseraufnahme sofort wieder an den trockenen Bahnenden (wie die Soldaten «aus feucht»). Die geringen Werte der Reaktionsintensität (15—20%) besagen eine deutlich hygronegative Reaktion dieser Soldaten [11].

Die Ergebnisse dieser wenigen Versuche deuten an, daß sich die Soldaten im Gradienten 2 ganz ähnlich verhalten wie schon die Larven. Das gleiche gilt auch für die im Gradienten 1 durchgeführten Versuche.

G. Reaktionen antennenloser Termiten.

Nachdem sich herausgestellt hatte, daß die vier Termitenarten die Luftfeuchtigkeitsdifferenzen der Gradienten wahrnehmen können, suchten wir nach den entsprechenden Sinnesorganen.

In der Literatur sind bei Insekten solche Organe mehrfach beschrieben worden (vgl. Fußnote [5]). So lokalisierten WIGGLESWORTH (1941) bei Pediculus und später HAFEZ (1950) bei Musca-Larven die Feuchtigkeitswahrnehmung auf kleine Erhebungen mit je 4 feinen Haaren (sog. Büschelorgane). Auf den Antennen von Tenebrio fand PIELOU (1940) gruben- und stäbchenförmige Organe des Feuchtigkeitssinnes; ROTH & WILLIS (1951, 1952) beschrieben basicone und trichoide Sensillen der Antennen von Tribolium und anderen Coleopteren sowie auf den Antennen von Aedes und Blattella. LEES (1943), BENTLEY (1944), BEGG & HOGBEN (1946) und PERTTUNEN (1955) konnten die Feuchtigkeitssinnesorgane zwar nicht direkt identifizieren, aber wenigstens deren Lage auf Antennen und Mundgliedmaßen beschränken. Mehrere Autoren nehmen auch an, daß vielleicht weitere dünnwandige Stellen der Körperoberfläche ohne spezielle Sinnesorgane (d. h. durch Propriozeptoren) zur Registrierung der Wasserverdunstung präformiert sein können. Den einzigen Hinweis auf Feuchtigkeitssinnesorgane bei Termiten gab MARCUS (1948, 1949, 1956), welcher gewisse Organe des Kopfes von *Nasutitermes chaquimayensis* nach ihrem Bau als Hygrometer bezeichnete; ein experimenteller Nachweis dieser Ansicht wurde bisher jedoch nicht unternommen. Mit den vorliegenden Versuchen sollte ein erster Schritt in dieser Richtung getan werden.

---

[11] Diese Erscheinung ist auch ernährungsphysiologisch interessant, denn sie zeigt, daß die normalerweise auf Trophallaxis angewiesenen Soldaten wohl Wasser selbständig zu sich nehmen können.

Bei der Beobachtung unserer Versuchstiere in den Gradienten fielen immer wieder die intensiven Kopf- und Antennenbewegungen auf. Dies und die Befunde an anderen Insekten legten nahe, daß die Termiten sich mit Hilfe der Antennen in den Laufbahnen orientieren, und daß die Luftfeuchtigkeitssinnesorgane zunächst einmal auf den Antennen zu suchen sind.

Die Larven von Kalotermes und Reticulitermes bewegten sich nach der Antennenamputation kaum oder überhaupt nicht mehr vom Fleck und gingen innert kurzer Zeit ein. Auch die Arbeiter der Nasutitermes überlebten diesen Eingriff nicht. Dagegen konnten bei den großen Zootermopsis-Larven die Antennen verhältnismäßig leicht amputiert werden, vor allem auch ohne sie zu narkotisieren. Mit einer feinen Schere wurde den mit Hilfe eines Pinsels unter dem Binokular festgehaltenen Larven rasch der distale Teil der Antenne abgetrennt. Wenn die ganze Antenne bis zum Basalglied entfernt wurde, so bewegten sich die Larven nur noch schwerfällig und unregelmäßig, so daß sie für sinnesphysiologische Versuche nicht mehr zu gebrauchen waren. Dies hängt wohl mit der kinetischen Funktion des im 2. Antennenglied gelegenen Johnston'schen Organs zusammen (CHILD 1946, RICHARD 1950 c), weshalb darauf geachtet wurde, daß wenigstens 2 oder 3 Glieder intakt blieben. Der austretende Hämolymphetropfen wurde so weit entfernt, daß nur ein dünner Koagulationspfropf den Stumpf abschloß. Auf diese Weise wurden bei 20 Zootermopsis-Larven (2 Gruppen) die Antennen amputiert, und deren Reaktionen gegenüber Luftfeuchtigkeit im Gradienten 2 (Abb. 15) in insgesamt 46 Versuchen geprüft.

Diese Larven liefen in den Laufbahnen fast ebenso schnell hin und her wie normale Tiere. Sie führten ebenfalls seitliche Kopfbewegungen aus und schwenkten ihre Antennenstümpfe nach allen Richtungen. Für Laufrichtung und Zwischenhalte spielten die Seitenwände und die Bahnenden die gleiche Rolle wie bei den normalen Larven (Seite 146), d. h. diese orientierten sich ebenfalls thigmotaktisch. Zudem führten die Begegnungen der antennenlosen Larven, besonders an den Bahnenden, sogar noch häufiger und rascher zur Gruppenbildung.

Die Ergebnisse sind als Reaktionsintensität nach «Feucht» ausgewertet und je nach der Vorbehandlung separat in Abb. 18 eingezeichnet (vgl. Abb. 16: normale Larven!). Die amputierten Larven «aus feucht» reagierten — wie aus den Ergebnissen mit normalen Larven erwartet werden konnte — deutlich hygronegativ; die geringen Werte der Reaktionsintensität stiegen nicht über 35%. Das gleiche gilt für die amputierten Larven «nach Wasseraufnahme». Von besonderem Interesse sind nun die Ergebnisse an den vorher trocken gehaltenen Larven ohne Antennen. Im Gegensatz

zu den sofort positiv reagierenden normalen Larven «aus trocken» verhielten sich die amputierten Larven «aus trocken» gegenüber den Feuchtigkeitsdifferenzen des Gradienten 2 negativ, denn sie sammelten sich zur Hauptsache an den beiden trockenen Bahnenden an. Die prozentualen Anteile in der Zone «Feucht» stiegen bestenfalls gegen 30%.

Daraus ist zu schließen, daß auf den vorderen Antennengliedern besondere Sinnesorgane der Feuchtigkeitswahrnehmung liegen müssen. Bei der Suche nach solchen konnten aber auf allen Antennengliedern außer Sinnesporen und verschieden langen Haaren — welche zwar theoretisch beide Luftfeuchtigkeit wahrnehmen könnten, jedoch auch auf anderen Körperteilen (vgl. STOKES 1893, HARTWELL 1924, NOYES 1930, RICHARD 1949—1954) vorkommen — keine spezifisch gebauten Sinneszellen gefunden werden. Auf Grund unserer Versuche können wir somit lediglich etwas über die Lage, nicht aber über die Sinnesorgane selbst aussagen.

H. Diskussion.

An Hand der Resultate soll im folgenden versucht werden, die Reaktionen der vier Termitenarten gegenüber Luftfeuchtigkeit auf Grund der in der Natur gegebenen Verhältnisse zu deuten.

1. Tendenz zum Sozialverband und Thigmotaxis (Kontrollversuche).

In den isohygren Laufbahnen treten bei allen vier Arten zwei wesentliche Erscheinungen zutage: die mit der Organisation des Soziallebens verknüpfte Tendenz zur Gruppenbildung und die durch Thigmotaxis bewirkte Ansammlung der Gruppen an den Bahnenden.

Beobachtungen an Einzeltieren und Gruppen ließen die Bedeutung der Thigmotaxis für ihr Verhalten erkennen. In den Laufbahnen sind alle vier Termitenarten bestrebt, mit den Wänden in Kontakt zu bleiben; beim Ausfall dieser taktilen Reize steigert sich die Erregung, und die Kopf- und Antennenbewegungen verstärken sich. Die optimalen Bedingungen zur Befriedigung des Kontaktbedürfnisses herrschen an den Bahnenden, wo sich infolgedessen Ansammlungen ergeben.

Im natürlichen Milieu ist den Termiten ein dauernder Kontakt mit Wänden und Artgenossen geboten, denn das eigentliche Termitennest besteht aus einem System von engen Gängen und kleinen Hohlräumen («Endoécie» nach GRASSÉ 1949), in welchen die

Termiten hin und her zirkulieren; auch die zu den Nahrungs- und Wasserquellen führenden Gänge und Galerien («Périécie») sind im Verhältnis zu den Termiten im Durchmesser sehr knapp bemessen. Es ist ferner anzunehmen, daß sich die Thigmotaxis schon beim Bau des Nestes und der Galerien auswirkt, so daß diese gewissermaßen ‚nach Maß' errichtet werden und dem Reaktionsoptimum der Termiten entsprechen.

Daß eine einzelne Termite in der Laufbahn nicht zur Ruhe kommt, überrascht bei einem sozialen Insekt, das gewissermaßen ständig nach seinesgleichen sucht, weiter nicht. Wohl sind die Termiten in ihren Nestgängen zuweilen allein; den vielbegangenen Wegen haften aber mannigfache Geruchsspuren von Nestgenossen an. In den Laufbahnen dagegen mußte durch Reinigung jeglicher Geruch vermieden werden, um eindeutige Beobachtungen zu gestatten. Normales Verhalten kommt erst zustande, wenn die Termiten in Gruppen untersucht werden (vgl. Seite 124). Dies wurde neuerdings an Honigbienen bestätigt, bei welchen das Thermo- und Hygropreferendum erst bei größeren Gruppen zustande kommt (LAVIE & ROTH 1953, VERRON 1955); bei Ameisen dürften die Verhältnisse ähnlich liegen, denn GÖSSWALD (1941 a) verwendete in seinen Versuchen wohl nicht umsonst Zehnergruppen.

Die in der Laufbahn verteilten Gruppentiere verhalten sich zunächst wie isolierte Einzeltiere; sobald sie aber mit Nestgenossen in Berührung kommen, tritt ihr Sozialtrieb in den Vordergrund. KRUMBIEGEL (1932) hat die Gruppenbildung bei Tieren derselben Art als Sonderfall der Thigmotaxis, nämlich als Homoio-Thigmotaxis aufgefaßt. Bei Termiten, wie überhaupt bei sozialen Insekten, bildet die gegenseitige Anziehung die Grundlage ihres Staatenlebens (GRASSÉ 1952, LE MASNE 1952). Die Gruppierung wird ausgelöst durch reziproke Stimuli — taktile und olfaktive — zwischen der Gruppe und dem Einzeltier; als Begleiterscheinungen des Zusammenschlusses zum Verband treten auf: Beruhigung, gegenseitige Pflege und Nahrungsaustausch. Die Tatsache, daß das hetero- und homoio-thigmotaktische Verhalten auch bei antennenlosen Larven nicht beeinträchtigt ist, steht zwar scheinbar im Gegensatz zu den Befunden von LEDOUX (1945) an Blattiden, bei welchen durch die Amputation der Antennen jegliche Gruppierung ausfiel. Doch führen die Blattiden ja kein entwickeltes Sozialleben wie die Termiten; bei diesen müssen deshalb andere sinnesphysiologische Gegebenheiten vorliegen, und die gegenseitige Anziehung dürfte nicht allein durch die Sinnesorgane der Antennen gewährleistet werden.

Betrachtet man die Gruppierungsgeschwindigkeit bei den vier Termitenarten, so zeigen sich charakteristische Unterschiede: Nasutitermes sammelt sich am raschesten, bei Kalotermes dauert es

bedeutend länger, während die beiden andern Arten, Reticulitermes und Zootermopsis, eine Mittelstellung einnehmen. Diese Abstufung kann mit der Höhe der sozialen Differenzierung in Zusammenhang gebracht werden, denn Nasutitermes steht in dieser Hinsicht auf der höchsten Stufe, während die nur in kleinen Kolonien lebenden Kalotermes zu den primitiveren Arten gehören (vgl. LE MASNE 1952). Wie wir gleich sehen werden, tritt diese Reihenfolge auch bei der Reaktionsgeschwindigkeit gegenüber Luftfeuchtigkeit auf.

2. *Hygrotaxis (Versuche in den Gradienten).*

Die erwähnten Verhaltensweisen, Tendenz zum Sozialverband und Thigmotaxis, sind auch in den Feuchtigkeitsgradienten zu beobachten: während die soziale Gruppierung an jedem Punkt der Laufbahn und ganz unabhängig von der Luftfeuchtigkeit erfolgt, tritt die Thigmotaxis nun in Konkurrenz mit der Hygrotaxis.

In den Gradienten vom Typus I fallen beide Reaktionen zusammen, in jenen vom Typus II dagegen kann sich nur eine von beiden auswirken. Je nach der Stärke der Hygrotaxis gruppieren sich die Versuchstiere anfänglich noch an den trockenen Bahnenden oder sammeln sich sofort in der feuchten Orgelmitte. Eigentlich wären in den Gradienten vom Typus I deutlichere Reaktionen zu erwarten, doch zeigen die Ergebnisse gerade das Gegenteil, d. h. die Termiten sammeln sich stärker in der Zone «Feucht», wenn sie sich nur von einem Bahnende bis in die Orgelmitte (Typus II) und nicht bis an das gegenüberliegende Ende (Typus I) begeben müssen. Dies hängt vermutlich damit zusammen, daß die Gradienten vom Typus II viel steiler ansteigen, d. h. größere Luftfeuchtigkeitsunterschiede von Abschnitt zu Abschnitt aufweisen.

Daß die Reaktionsintensität von der Größe der jeweils gebotenen Luftfeuchtigkeitsdifferenzen abhängig ist, zeigt sich auch am verschiedenen Verhalten der Kalotermes in den Gradienten 2, 3 und 4 (Abb. 12): die Reaktion ist um so intensiver, je größer diese Differenzen sind; so sind am 3. Tag in der Zone «Feucht» des Gradienten 2 (Differenz 50% r.LF) mehr Termiten beisammen als in den Zonen «Feucht» der Gradienten 3 und 4 (Differenzen 35% r.LF). Die Reaktionsintensität hängt ferner vom Luftfeuchtigkeitsbereich ab, in welchem die gebotenen Differenzen liegen. Aus diesem Grunde reagieren die Kalotermes-Larven — bei gleichen Luftfeuchtigkeitsdifferenzen — im Gradienten 3 (im trockenen Bereich, 5—40% r.LF) deutlicher als im Gradienten 4 (60—95% r.LF).

Bei Kalotermes, Reticulitermes und Zootermopsis tritt die Hygrotaxis bei den vorher trocken gehaltenen Tieren («aus trocken»)

merklich rascher auf. Daraus ist zu schließen, daß der physiologische Zustand der Termiten, d. h. ihr verringerter Wassergehalt, eine nicht unwesentliche Rolle spielt. Dies wird durch die bei Zootermopsis nachgewiesene Reaktionsumkehr der Larven «nach Wasseraufnahme» bestätigt (Abb. 16). Eine nähere Analyse der Reaktion der Zootermopsis-Larven «aus trocken» ergibt sogar, daß die Reaktionsintensität in direktem Zusammenhang mit der Austrocknungsdauer steht (Abb. 19). Bei Kalotermes bewirkt die 24stündige Haltung in trockener Luft, daß ihre Reaktionsintensität jener der Larven «aus feucht» etwa um die Austrocknungsdauer vorausgeht. Die gleiche Wirkung wird aber bei Reticulitermes schon durch 6-stündige Austrocknung erzielt; auf Grund ihrer bedeutend kürzeren Lebensdauer in trockener Luft (Abb. 2) ist anzunehmen, daß die Reticulitermes rascher Wasser verlieren als die Kalotermes, daß also schon nach kurzem Aufenthalt in trockener Luft ein starkes Feuchtigkeitsbedürfnis vorhanden ist. Daß sich bei den ebenfalls sehr empfindlichen Nasutitermes durch die 1- oder 2stündige Vorbehandlung nur geringe Unterschiede in der Reaktion ergeben, beruht auf dem besonders fein ausgebildeten Feuchtigkeitssinn, denn auch die Tiere «aus feucht» reagieren sehr rasch und deutlich.

Es wurde weder versucht, die Orientierungsmechanismen, welche die Termiten zu den hohen Luftfeuchtigkeiten führen, näher aufzuklären, noch ihre Hygrotaxis in die von Kühn (1919), bzw. von Fraenkel & Gunn (1940) vorgeschlagenen Systeme einzureihen. Wohl sind bei den einzelnen Termiten charakteristische Verhaltenselemente (z. B. die Suchbewegungen der Antennen) zu beobachten, eine klare Feuchtigkeitsreaktion tritt jedoch erst bei größeren Gruppen zutage. Durch die sozialen Faktoren (Kundschafter etc.) wird der Mechanismus der Reaktion wesentlich komplexer, so daß eine schematische Einteilung sehr schwierig, wenn nicht unmöglich sein dürfte. Es wäre deshalb wohl gerechtfertigt, für diesen speziellen Fall eine Sonderkategorie zu schaffen.

Was das Verhalten der verschiedenen Kasten anbelangt, so zeigen sich bei Zootermopsis zwischen Soldaten (Abb. 17) und Larven (Abb. 16) keine Unterschiede, während dagegen bei Nasutitermes die Soldaten rascher und deutlicher als die Arbeiter reagieren. Ähnliche Verhaltensunterschiede sind in der Natur zu beobachten: bei Zootermopsis verlassen Soldaten und Larven die Nestgänge kaum, und beim Eindringen von Feinden verstopfen die Soldaten mit ihren chitinisierten Köpfen nur die engen Verbindungsgänge. Die Nasutitermes-Soldaten schwärmen dagegen beim Öffnen des Nestes sofort aus und stehen, wenn die Arbeiter ein Holzstück befallen, schützend um die noch nicht zugedeckten Fraßstellen. Die Soldaten verweilen viel länger im ungünstigen Außen-

klima als die Arbeiter, die nach kurzem Aufenthalt ins Nest zurückkehren, dann wieder austreten oder durch neue ersetzt werden (vgl. Lebensdauer, Seite 115).

Das unterschiedliche Feuchtigkeitsbedürfnis der vier Termitenarten läßt sich durch die Zeitdauer charakterisieren, die bis zum Auftreten einer deutlichen, von den Kontrollversuchen um 50% abweichenden Reaktion gegenüber Luftfeuchtigkeit verstreicht. Auf Grund obiger Feststellungen dürfen nur Versuche mit Termiten «aus feucht» und im Gradienten 2 herangezogen werden. Danach reagiert Nasutitermes weitaus am raschesten, d. h. schon innert 1 Stunde; bei Zootermopsis dauert es etwa 5—6 Stunden, während sich bei Reticulitermes die Reaktion erst am 2. Tag, bei Kalotermes sogar erst am 3. Tag einstellt. Diese Unterschiede lassen sich nur teilweise aus der verschiedenen Herkunft und den anders gearteten Nestanlagen (Seite 99—101) erklären. Die erwähnten Zeitspannen stimmen zudem mit jenen überein, welche die Termiten in den Kontrollversuchen zur Gruppierung benötigen, womit eine gewisse Abhängigkeit der Feuchtigkeitsreaktion von der Entwicklungshöhe des Sozialtriebes angedeutet sein dürfte [12].

Bei den Lebensdauerversuchen haben wir gesehen, daß hohe Luftfeuchtigkeit einen lebensbegünstigenden Faktor darstellt. Die Versuche in den Gradienten zeigen, daß die Termiten zwischen günstigen und ungünstigen Luftfeuchtigkeiten instinktsicher unterscheiden können und die ihnen zusagenden Zonen aufsuchen.

V. Literatur.

Bachmetjew, P. (1907). Experimentelle entomologische Studien. Band II: Einfluß der äußeren Faktoren auf Insekten. — Sofia.

Becker, G. (1942). Der Einfluß verschiedener Versuchsbedingungen bei der «Termitenprüfung» von Holzschutzmitteln unter Verwendung von Calotermes flavicollis als Versuchstier. — Wiss. Abh. Dtsch. Mat. Prüfanst. II, *3,* 55-66.

Becker, G. (1948). Über Kastenbildung und Umwelteinfluß bei Termiten. — Biol. Zbl. *67,* 407-444.

Becker, G. (1955). Eine Farbmutation mit verändertem ökologischem Verhalten bei Calotermes flavicollis. — Z. angew. Zool. *43,* 393-404.

Begg, M. & Hogben, L. (1946). Chemoreceptivity of Drosophila melanogaster. — Proc. Roy. Soc. London, ser. B *133,* 1-19.

Bentley, E. W. (1944). The biology and behaviour of Ptinus tectus, a pest of stored products: 5. Humidity reactions. — J. exp. Biol. *20,* 152-158.

---

[12] Dafür sprechen auch die kürzlich von Emerson (1956) publizierten Beobachtungen über die Feuchtigkeitsreaktionen verschiedener Termiten, denn jene Arten, die Baum- oder Hügelnester anlegen, suchen eindeutig hohe Luftfeuchtigkeit auf, während solche mit unregelmäßigen Erd- oder Holznestern nur schwach oder gar nicht (langsamer?) reagieren.