

SONDERDRUCK
aus

1 | 2023

VBio

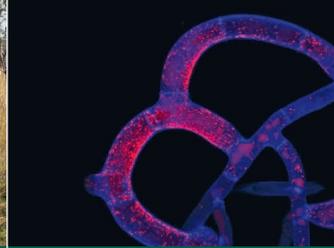
Verband | Biologie, Biowissenschaften
& Biomedizin in Deutschland



ARTENSCHUTZ
Hilfe für den
Wanderalbatros



ENTOMOLOGIE
Struktur von
Termitenstaaten



MYKOLOGIE
Räuberische Pilze

BIOLOGIE

IN UNSERER ZEIT

Kampf der Zellen



Die Struktur von Termitenstaaten

Ein Königreich in vielen Variationen

JOHANNES SANDER

Insektenstaaten gleichen Familien. An der Spitze steht eine Mutter (die Königin) oder ein Elternpaar. Diese Geschlechtstiere leben mit ihren teilweise sterilen Nachkommen, die verschiedene Aufgaben im Staat (Brutpflege, Nestbau, Verteidigung) übernehmen, in einer Großfamilie zusammen. Wie auch bei menschlichen Familien gibt es dabei zahlreiche Variationen. Termiten, als die älteste Gruppe eusozialer Insekten, weisen gegenüber Hautflüglern viele Besonderheiten in der Struktur ihrer Staaten auf. Als nicht in Deutschland heimische Insekten sind uns Termiten zudem weniger vertraut. Dieser Beitrag bietet einen Überblick über die Termiten mit besonderem Schwerpunkt auf der Struktur ihrer Völker.

Staatenbildende (eusoziale) Insekten erfreuen sich oft großer Aufmerksamkeit. Vor allem die Honigbiene ist wegen ihrer ökologischen und ökonomischen Bedeutung als Bestäuber und wegen ihres allseits beliebten Honigs ein großer Sympathieträger. Auch Hummeln werden als Bestäuber eingesetzt und sorgen mit ihrer pummeligen Gestalt ebenfalls für wohlwollende Reaktionen. Ameisen und Wespen werden manchmal als Belästigung, manchmal aber auch – wegen ihrer gleichfalls großen ökologischen Bedeutung – als Bereicherung empfunden. Weniger Berührung haben die meisten Menschen in Deutschland mit Termiten, die – einmal abgesehen von einigen anthropogenen Sonderstandorten – in unserem Land nicht vorkommen, da sie aufgrund ihrer dünnen Kutikula auf wärmere Regionen beschränkt sind. Im Gegensatz zu den Honigbienen, die erstmalig vor 25 Mio. Jahren und damit seit dem Oligozän fossil dokumentiert sind (*Apis benshawii*), sind Ameisen und Termiten bereits seit dem Erdmittelalter bekannt. Wahrscheinlich hat sich die eusoziale Lebensweise der Termiten vor rund 150 Mio. Jahren entwickelt [1]. *Baissitermes lapideus* ist die erste fossil



ABB. 1 Angehörige der Soldaten- und der Arbeiterkaste der „niederen“ Termitenart *Mastotermes darwiniensis*. Foto: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:CSIRO_SciencImage_3639_Mastotermes_darwiniensis_Giant_Northern_Termite.jpg

nachgewiesene Termiten. Sie lebte vor etwa 140 Mio. Jahren und stammt damit aus der frühen Kreidezeit [2]. Vor allem Ameisen und Termiten haben somit eine lange Evolutionsgeschichte. Entsprechend groß ist die Vielfalt ihrer Staatenformen.

Struktur von Hymenopterenvölkern

Am vertrautesten ist den meisten Lesern vermutlich die Struktur eines Honigbienenvolkes. Bei der in Deutschland kultivierten Westlichen Honigbiene (*Apis mellifera*) gibt es eine eierlegende Königin, die ein Alter von mehreren Jahren erreichen kann. Im Frühsommer werden zunächst Weiselzellen mit befruchteten Eiern und Drohnenzellen mit unbefruchteten Eiern bestückt, aus denen jeweils Jungköniginnen und männliche Bienen (Drohnen) schlüpfen (arrenothoke Parthenogenese). Noch bevor dies geschieht, verlässt die Altkönigin mit einem Teil der Arbeiterinnen den Stock, um ein neues Nest zu gründen. Die zuerst schlüpfende Jungkönigin im alten Nest tötet ihre Geschwisterköniginnen, alternativ kommt es zum Kampf (sofern der Imker dies nicht verhindert). Anschließend

Die mit einem grünen Pfeil markierten Begriffe werden im Glossar auf Seite 74 erklärt.

erfolgt der Hochzeitsflug und die Jungkönigin übernimmt das Volk. Bei der Begattung sterben die Drohnen. Drohnen, die bei der Begattung nicht zum Zuge gekommen und damit überflüssig sind, werden schließlich in der „Drohenschlacht“ vertrieben. Als Konsequenz der Entwicklung von Drohnen aus unbefruchteten Eiern und weiblichen Tieren aus befruchteten Eiern (Haplodiploidie) ergibt sich, dass Arbeiterinnen mit ihren Schwestern enger verwandt sind als mit ihren Nachkommen. Haplodiploidie ist bei Hymenopteren weit verbreitet und wird oft als ein wesentlicher Grund angegeben, weshalb die Eusozialität innerhalb der Hautflügler mehrfach unabhängig entstanden ist. Das Phänomen tritt übrigens auch bei den Fransenflüglern (Thysanoptera) auf, bei denen es ebenfalls eusoziale Formen gibt.

Bei Honigbienen gibt es einen geschlechtsbestimmenden Genlocus (*csd*), von dem zwei verschiedene Allel vorliegen müssen, damit sich die Tiere zu Weibchen ent-

wickeln. Da Drohnen aber nur einen Chromosomensatz geerbt haben, besitzen sie immer nur ein Allel.

Besonderheiten bei Termiten

Im Vergleich zur Honigbiene weisen die Termiten einige Unterschiede auf: Termiten sind nicht haplodiploid, beide Geschlechter tragen gleichermaßen zum Staat bei, es gibt also neben Arbeiterinnen z. B. auch Arbeiter. Aufgrund der fehlenden Haplodiploidie kann eine über das bei Geschwistern normale Maß hinausgehende Verwandtschaft der Nichtgeschlechtstiere also nicht als Erklärung für die Eusozialität herangezogen werden. Es bedarf daher anderer Modelle wie etwa der ► Gruppenselektion. Termiten sind zudem nicht ► holometabol, sondern ► hemimetabol, d. h. es gibt kein Verpuppungsstadium und die Larven sind dementsprechend auch keine hilflosen Maden wie bei den Bienen, sondern können selbst schon ab dem dritten Larvenstadium Arbeiten im Nest verrichten.

Die Geschlechtsbestimmung erfolgt bei Termiten über XY-Geschlechtschromosomen. Bei etwa der Hälfte der Arten treten komplizierte Systeme mit mehreren Geschlechtschromosomen auf, die sich bei der Meiose zu Ketten anordnen und so quasi *en bloc* vererbt werden können (Komplexheterozygotie, u. a. auch beim Schnabeltier beschrieben).

Verwandtschaftliche Verhältnisse

Galten die Termiten früher als eigenständige Insektenordnung (Isoptera), so werden sie heute als ► monophyletische Gruppe innerhalb der Insektenordnung Blattodea (Schaben) angesehen [3]. Ihre nächsten lebenden Verwandten sind Schaben der Gattung *Cryptocercus*, deren Mitglieder subsozial leben, d. h. die Mutter oder das Elternpaar kümmern sich um den Nachwuchs, mit dem sie gemeinsam in feuchtem, vermoderndem Totholz leben, das ihnen gleichzeitig als Nahrungsquelle dient [3]. In der frühen Kreidezeit existierte die Schabenart *Sociala perlucida*, von der aufgrund morphologischer Anpassungen vermutet wird, dass sie eusozial gelebt haben könnte [4]. Umstrittene Hinweise auf eine eusoziale Lebensweise gibt es außerdem bei verschiedenen rezenten Arten der Schabengattung *Melyroidea* [5].

Etwa 70 Prozent aller Termiten gehören zu der Familie Termitidae, die manchmal auch als „höhere“ Termiten bezeichnet werden [1]. Entstanden sind die Termitidae wahrscheinlich während des Paläogens (vor 66–23 Mio. Jahren) in den tropischen Wäldern Afrikas, von wo aus sie sich dann weltweit in den Tropen verbreitet haben [6]. Die ► paraphyletischen „niederer“ Termiten hingegen umfassen zahlreiche Familien mit oftmals nur wenigen oder sogar nur einer Art wie etwa bei den Mastotermitidae (*Mastotermes darwiniensis*, Abbildung 1), die in Stammbäumen aller rezenten Termiten die basalste Position einnehmen. Während die „niederer“ Termiten bei der Verdauung von Lignocellulose (Holz) auf die Hilfe von Flagel-



ABB. 2 Bau der australischen Kompassstermite *Amitermes* spp., die ihr Nest streng nach der Nord-Süd-Achse ausrichtet, um die Mittagssonne auf großer Fläche zu vermeiden. Foto: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Flickr_-_brewbooks_-_Magnetic_Termite_mound_habitat.jpg

IN KÜRZE

- Termiten sind die **älteste Gruppe von eusozialen Insekten**; bei ihnen ist die Soldatenkaste älter als die Arbeiterkaste. Manche Arten haben bis heute keine echten Arbeitstiere.
- Anders als bei den überwiegend von Weibchen dominierten Hautflüglerstaaten bestehen Termitennester meist **zu gleichen Teilen aus Männchen und Weibchen**.
- Von dem Grundschemata einer Termitenfamilie (Elterntiere + Nachkommen) gibt es verschiedene Variationen wie etwa die **asexuelle Königinnennachfolge**, bei der die Gründungskönigin rasch durch parthenogenetisch erzeugte Nachfolgerinnen ersetzt wird.

laten (einzelligen Geißeltierchen) angewiesen sind, sind die Termitidae von Flagellaten unabhängig.

Ein neues Volk entsteht

Wie auch bei anderen eusozialen Arten gibt es bei Termiten Geschlechtstiere, die für die Fortpflanzung verantwortlich sind, und Tiere, die auf eigene Nachkommen verzichten. Letztere gehören zur Arbeiter- und Soldatenkaste und weisen meist keine oder nur eine schwache Pigmentierung auf, d. h. sie sind weißlich, gelblich oder allenfalls leicht bräunlich. Für die Gründung neuer Termitenvölker sind die primären Geschlechtstiere verantwortlich. Dabei handelt es sich um vollständig pigmentierte Tiere, deren Augen, Flügel und natürlich auch Reproduktionsorgane voll entwickelt sind, so dass sie auf einen Hochzeitsflug gehen können, der vor allem dazu dient, eine gewisse Distanz zu dem Elternnest herzustellen. Nach dem Hochzeitsflug, der für gewöhnlich einmal pro Jahr stattfindet, werfen die Tiere ihre Flügel ab. In der Regel zeigen dann die Weibchen – manchmal aber auch beide Geschlechter – Lockverhalten, d. h. sie heben ihren Hinterleib an und sondern Pheromone ab, die für Geschlechtspartner attraktiv sind. Hat sich ein Paar gefunden, so sucht es unter Führung des Weibchens einen geeigneten Nistplatz, wobei das Männchen mit seiner Partnerin ständig über die Antennen Kontakt hält (Tandemlauf) [7]: Je nach Art siedeln Termiten in einem Holzstück, bauen Erd- und Kartonnester oder errichten große Termitenbauten (Abbildung 2).

Nach der Paarung in der Gründungskammer legt das Weibchen (die zukünftige Königin) die ersten Eier. Da die ersten Larvenstadien noch Pflege benötigen, stellt die Königin das Eierlegen vorübergehend ein. Ab dem dritten Larvenstadium können die Larven selbst bereits Arbeiten übernehmen, und die Königin nimmt die Eiproduktion wieder auf [8]. Mit der Zeit entsteht so ein Termitenvolk aus einem Königspaar, Arbeitstieren und Angehörigen einer Soldatenkaste. Man spricht bei Kolonien dieses Typs auch von sogenannten „einfachen Familien“ [9]. Durch das Anschwellen der Eierstöcke bei gleichzeitigem Wachstum der Arthrodiarmembranen wird der Hinterleib der Königin bei vielen Termitenarten – vor allem bei Arten, die außerhalb ihres Nestes auf Nahrungssuche gehen und dementsprechend große Völker aus bis zu mehreren Millionen Individuen bilden können – im Laufe der Jahre immer größer (Physogastrie). *Macrotermes*-Königinnen (Termitidae) können so z. B. von ursprünglich 3,5 auf 14 cm Länge anwachsen (Abbildung 3).

Bei den Arbeitstieren der Termiten lassen sich zwei grundlegende Typen unterscheiden: Echte Arbeiterinnen und Arbeiter mit begrenztem Entwicklungspotenzial auf der einen und Pseudergaten auf der anderen Seite. Pseudergaten (gr.: ψευδης: „pseudes, falsch“ und εργατης: „ergates, Arbeiter“) sind in ihrer Entwicklung vorübergehend gehemmte Larvenstadien, die sich bei Bedarf jederzeit zu geflügelten Geschlechtstieren weiterentwickeln

können. Sie ersetzen bei sogenannten *one-piece*-Termiten, einer ökologischen Gruppe innerhalb der „niedereren“ Termiten, die sich von dem Holzstück, in dem sie leben, auch ernähren, die echte Arbeiterkaste.

Es ist denkbar, dass der Besitz von Pseudergaten ein ursprüngliches Merkmal bei Termiten ist, wenngleich *Mastotermes darwiniensis* als basalste Termitenart sowie einige weitere „niedere“ Termiten auch eine echte Arbeiterkaste besitzen. Möglicherweise haben zunächst subsoziale Schaben Hilfe durch die erste Generation ihrer Nachkommen erhalten. Dadurch könnten sie in der Lage gewesen sein, mehr Nachkommen großzuziehen. Später könnte bei den Termiten dann zur Verteidigung des Nestes als erste echte Kaste die in der Regel nicht zur weiteren Entwicklung befähigte Soldatenkaste entstanden sein: Termiten gelten als *soldier-first*-Eusoziale, bei denen die Soldatenkaste älter ist als die Arbeiterkaste [10]. Auch bei Vögeln helfen Jungvögel aus dem Vorjahr den Eltern manchmal bei der Aufzucht ihrer jüngeren Geschwister, bevor sie dann im Folgejahr selber Junge großziehen.

Ernährungsweise von Termiten

Neben Holz verwenden Termiten auch Humus, lebendes und totes Pflanzenmaterial, Pilze, Algen und Flechten als Nahrung. Die Weitergabe von Nahrung zwischen den Kolonienmitgliedern erfolgt durch Mund-zu-Mund-Übertragung (stomodaeale Trophalaxe). Gleichzeitig werden dabei auch Pheromone unter den Tieren ausgetauscht. Neben der stomodaealen Trophalaxe findet auch eine



ABB. 3 Königin von *Nasutitermes exitiosus* zusammen mit Arbeiter/-innen und Nasensoldat/-innen.

Foto: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:CSIRO_Sciencemage_2289_A_mature_queen_termite.jpg



ABB. 4 Fruchtkörper von *Termitomyces reticulatus* an einem Termitenbau.

Foto: https://de.wikipedia.org/wiki/Termitomyces#/media/Datei:Termitomyces_reticulatus_37340.jpg

Mund-zu-After-Übertragung (proctodaeale Trophalaxe) statt. Dabei werden Darmsymbionten weitergereicht, die bei den Termiten vor jeder Häutung verloren gehen und daher ersetzt werden müssen. Darüber hinaus dient die proctodaeale Trophalaxe dem Stickstoffrecycling: Pflanzenmaterial ist sehr stickstoffarm. Eine Strategie, diesen Mangel zu kompensieren, könnte darin bestehen, besonders viel zu fressen und dann den überschüssigen Kohlenstoff auszuscheiden. Zumindest für die bereits erwähnten *one-piece*-Termiten ist dies aber keine Lösung, da sie dann binnen kurzer Zeit ihre eigene Behausung auffressen würden. Termiten nutzen daher als Alternative die Symbiose mit Stickstoff-fixierenden Bakterien in Verbindung mit der Wiederaufnahme von Stickstoff-reichem Darminhalt (Stickstoff-Recycling). Dadurch ergibt sich eine intensive Abhängigkeit der Tiere voneinander, die ein solitäres Leben unmöglich macht [8] (vgl. Gruppenselektion).

Eine besondere Ernährungsstrategie stellen die Pilzgärten der Macrotermitinae (Unterfamilie der Termitidae) dar. Die Pilze gehören zu der Gattung *Termitomyces* (Basidiomycota) und werden auf einem Gemisch aus totem Pflanzenmaterial kultiviert. Eine in den Termitenhügel eingebaute Klimaanlage aus Luftschächten und Isolierschichten sorgt zudem permanent für die optimale Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Die unreifen Fruchtkörper der Pilze dienen den Termiten als Nahrung. Reife Fruchtkörper sind häufig außen an den Termitenbauten zu finden (Abbildung 4). Dies ist ein wesentlicher Unterschied zu den Pilzgärten von Blattschneiderameisen, in denen nur höchst selten reife Fruchtkörper und damit Sporen entstehen. Ein weiterer Unterschied betrifft die Weitergabe des Pilzes bei der Neugründung von Kolonien. Diese

erfolgt bei den Termiten meist horizontal und nur in wenigen Fällen vertikal, d.h. die Geschlechtstiere nehmen auf ihrem Hochzeitsflug keine Pilzsporen mit. Vielmehr müssen die Pilze von den Termiten jeweils durch positive ▶ frequenzabhängige Selektion neu aus der Umwelt erworben werden [11]. Während Ameisen durch die Unterdrückung der Fruchtkörperbildung und die klonale Weitergabe des Pilzes durch junge Königinnen die Kontrolle über ihren Symbionten gewinnen, sind Termiten bezüglich ihrer Partner in einer weniger machtvollen Position: Da die Gründung eines neuen Termitennestes immer durch zwei Geschlechtstiere erfolgt, ist eine klonale Weitergabe nur schwer zu erreichen, zumindest solange beide Geschlechtstiere an der Weitergabe des Pilzes beteiligt sind. Eine solche klonale Weitergabe ist nur in den wenigen Fällen möglich, in denen sich eines der beiden Geschlechter (die Weibchen bei *Microtermes* spp. und die Männchen bei *Macrotermes bellicosus*) auf die Weitergabe spezialisiert hat. In diesen Fällen entstehen dann in der Regel auch keine *Termitomyces*-Fruchtkörper mehr.

Le roi est mort, vive le roi!

Wie auch bei anderen eusozialen Insekten erreichen die Geschlechtstiere der Termiten ein deutlich höheres Alter als Angehörige der Arbeiter- und Soldatenkaste. Irgendwann stirbt aber auch das Königspaar. Das bedeutet für das Volk aber oftmals nicht das Ende, denn mit dem schwindenden Einfluss der Geschlechtstierpheromone (ein Ereignis, das auch eintreten kann, wenn das Volk zu groß wird), können Larven sich bei vielen Termitenarten zu sekundären und/oder durch ▶ Neotenie zu tertiären Geschlechtstieren, sogenannten Neotenen, entwickeln (Abbildung 5). Darunter versteht man Tiere mit voll entwickelten Gonaden, aber reduzierten Augen und reduzierten (sekundäre Geschlechtstiere) oder fehlenden Flügeln (tertiäre G.). Erstere entstehen aus Nymphen, also Larven auf dem Weg zu primären Geschlechtstieren, die bereits über Flügelscheiden verfügen, letzte aus jüngeren Larvenstadien oder echten Arbeitern und Arbeiterinnen ohne Flügelscheiden. Sind zum Todeszeitpunkt der alten Königin oder des alten Königs zufällig primäre Geschlechtstiere in der Kolonie vorhanden, so können auch diese als neue Geschlechtstiere einspringen. Termitenvölker, bei denen die ursprünglichen Geschlechtstiere ersetzt wurden, so dass sich das Volk aus Abkömmlingen verschiedener Geschlechtstiere zusammensetzt, werden auch als „erweiterte Familien“ bezeichnet [9].

Der „Mischcharakter“ von Neotenen zwischen ▶ Imagines und Larven zeigt sich auch an ihren Häutungshormonen. Normalerweise steigt bei Insekten vor jeder Häutung der Ecdysonspiegel an. Ist gleichzeitig auch der Spiegel an Juvenilhormon hoch, so kommt es zu einer Larvalhäutung, andernfalls zu einer Imaginalhäutung. Dies trifft bei der „niedereren“ Termitenart *Hodotermopsis sjostedti* auch für die Bildung von primären Geschlechtstie-

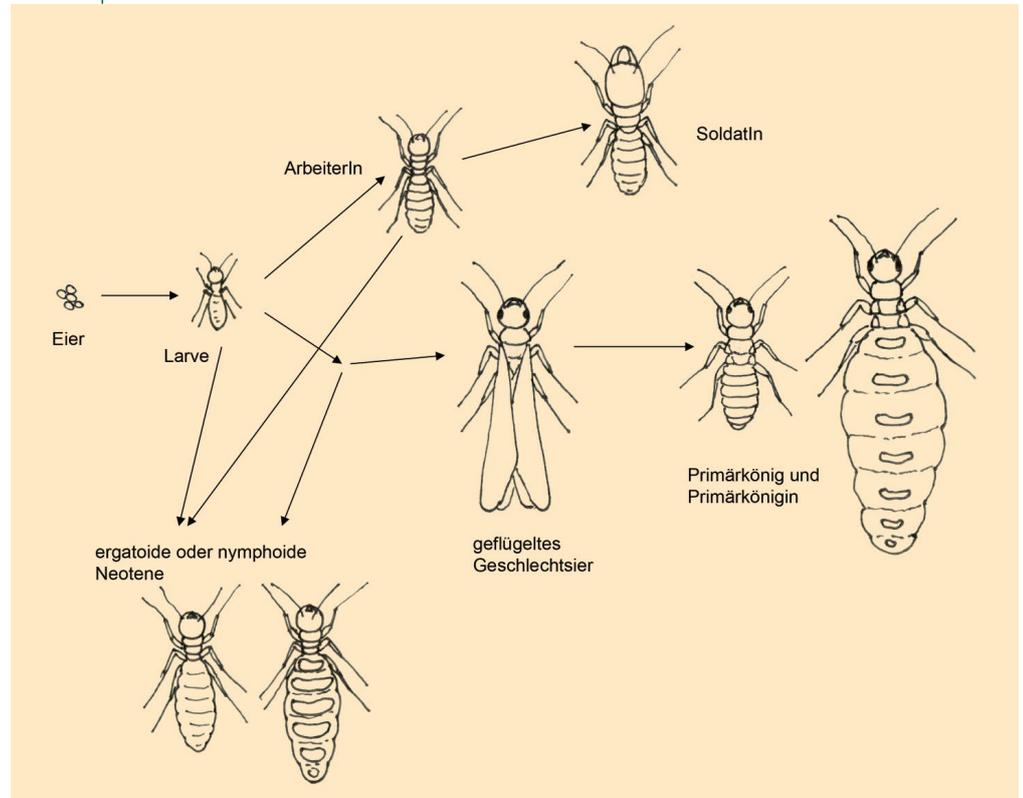
ren zu. Bei Neotenen hingegen ist der Juvenilhormonspiegel auch vor der letzten Häutung hoch. Lediglich in den Gonaden werden Gene (*E93* und *EcR*) exprimiert, die sonst nur bei einer Imaginalhäutung unter dem Einfluss von Ecdyson aktiviert werden [12]. Das EcR-Protein dient als Ecdyson-Rezeptor, über den u. a. die Expression des Transkriptionsfaktors *E93* kontrolliert wird.

Neotene treten bei etwa 60 Prozent der „niederen“ Termitenarten auf (u. a. auch bei *Mastotermes darwiniensis*). Besonders typisch sind sie für Arten, die in Holz leben (*one-piece*-Termiten). Innerhalb der Termitidae besitzen nur 13 Prozent der Arten Neotene. Da Neotene nicht auf einen Hochzeitsflug gehen, sondern sich mit ihren Geschwistern paaren, sind sie weniger fruchtbar, was aber durch eine größere Zahl von Geschlechtstieren ausgeglichen wird [9].

Variationen eines Themas

Bei der Koloniegründung und -entwicklung gibt es zahlreiche Variationen [9]. Gelegentlich finden auch mehr als zwei Geschlechtstiere zusammen, um gemeinsam eine neue Kolonie zu gründen (z. B. bei *Glyptotermes nakajimai*). Dieses auch bei Ameisen beschriebene Prinzip ist als Pleometrose bekannt. Es erlaubt ein rasches Wachsen der Kolonie, die so schneller dem empfindlichen Jugendstadium entkommt. Später kann die Zahl der Geschlechtstiere aber wieder auf ein Paar reduziert werden wie an *Nasutitermes corniger* gezeigt werden konnte. Manchmal wie etwa bei *Macrotermes michaelseni* (Termitidae) verbleiben aber dauerhaft auch mehrere Geschlechtstiere in der Kolonie. *N. corniger*-Kolonien wiederum können außerdem auch später noch neue Geschlechtstiere aufnehmen. Kolonien mit mehr als zwei primären Königspaaren können zudem durch die Fusion zweier Völker entstehen. Bei *Zootermopsis nevadensis* beispielsweise werden oft viele Nester nahe beieinander in demselben Holzstück gegründet, so dass es leicht zu Fusionen kommen kann. Ähnlich wie bei der Kooperation zweier nicht verwandter Individuen muss dies für beide Fusionspartner einen Vorteil bringen: Entweder hat die resultierende größere Kolonie einen Vorteil etwa bei der Nahrungsbeschaffung und der Verteidigung gegen äußere Feinde oder die Kosten, die bei einem angesichts der hohen Koloniedichte sonst unvermeidbarem Kampf entstünden, wären

ABB. 5 | ENTWICKLUNG VON GESCHLECHTSTIEREN



Aus Eiern entwickeln sich Larven, aus denen Arbeiter/-innen hervorgehen. Diese können sich zu Soldat/-innen weiterentwickeln. Über Nymphen, also Tieren mit Stummelflügeln, entstehen außerdem geflügelte Geschlechtstiere. Diese gründen ein neues Nest und werden so zu Primärkönigen und Primärköniginnen. Darüber hinaus können sekundäre (nymphoide) und tertiäre (ergatoide) Geschlechtstiere (Neotene) entstehen. Nymphoide Neotene entstehen aus Nymphen und haben daher bereits Flügelansätze. Ergatoide (d. h. arbeiterähnliche) Neotene entstehen aus Larven oder Arbeiter/-innen und sind daher flügellos. Abb. J. Sander.

einfach zu hoch, so dass es sich eher lohnt zusammenzuarbeiten [9].

Bei *Reticulitermes speratus* (Rhinotermitidae; Abbildung 6) und bei einigen weiteren Termitenarten konnte gezeigt werden, dass manchmal auch zwei weibliche oder zwei männliche Geschlechtstiere versuchen, gemeinsam eine Kolonie zu gründen. Bei zwei Weibchen ist dieser Versuch durchaus erfolgversprechend, denn Königinnen können auch auf parthenogenetischem Weg Nachkommen erzeugen. Auch einzelne Weibchen versuchen manchmal eine Kolonie zu gründen, jedoch sind sie dabei meist weniger erfolgreich, da sich Paare gegenseitig putzen und von Parasiten befreien können [9]. Bilden zwei Männchen ein Paar, so ist der Sinn zunächst weniger offensichtlich, denn die Männchen können sich ja nicht parthenogenetisch fortpflanzen. Allerdings können auch Männchen gemeinsam länger überleben als einzeln. Mit ein wenig Glück entsteht in der Nähe ihrer Nestkammer eine neue Termitenkolonie, in die eindringen können. Gelingt es einem der Männchen dann noch seine Rivalen zu besiegen, so kann es schließlich die Rolle des Königs übernehmen [13].



ABB. 6 Junge Geschlechtstiere von *Reticulitermes speratus* mit Arbeiter/-innen und Soldat/-innen. Foto: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Reticulitermes_speratus_Colony01.jpg

Asexuelle Königinnennachfolge

Eine weitere Besonderheit ist die asexuelle Königinnennachfolge (*asexuel queen succession*, AQS). Beobachtet wurde dieses Phänomen bei *Reticulitermes speratus*, *R. lucifugus* und *R. virginicus* sowie bei vier Arten der Termitidae [9, 14]. Die Primärkönigin legt bei *Reticulitermes*-Arten, bei denen AQS vorkommt, unbefruchtete, aber durch terminale ► Fusion der Meioseprodukte dennoch diploide Eier, aus denen zahlreiche – teilweise über 600 – Sekundärköniginnen hervorgehen, die nur genetisches Material ihrer Mutter tragen. Verantwortlich für die Entwicklung zu Sekundärköniginnen ist das genetische ► Imprintingmuster, das ja ebenfalls nur von der Mutter stammt. Befruchtete Eier hingegen mit mütterlichem und väterlichem Imprintingmuster entwickeln sich zu Arbeiter/-innen, Soldat/-innen und primären Geschlechtstieren. Durch die terminale Fusion sind die Sekundärköniginnen bezüglich fast aller ihrer Gene homozygot, so dass rezessive Gene mit schädlicher Wirkung schnell verloren gehen. Bei *Cavitermes tuberosus* (Termitidae), einer Termitenart, die als „Einmieter“ (Inquiline) in den Nestern anderer Termiten lebt, erfolgt nach der zweiten meiotischen Teilung noch eine weitere Teilung mit anschließender Fusion, so dass hier sogar vollständige Homozygotie vorliegt. Bei anderen Arten wie *Embiratermes neotenicus* (Termitidae), bei der bis zu 200 Sekundärköniginnen dokumentiert wurden, kann es auch zur zentralen Fusion kommen, so dass die Homozygotisierung unterbleibt [15]. Nach dem frühen Tod der Primärkönigin paart sich der König dann mit den Sekundärköniginnen. Da diese nicht seine Töchter sind, wird Inzucht vermieden. Auf diese Weise ist der König in seiner „Tätigkeit“ besser ausgelastet und die Zahl der produzierten Eier höher.

Bei Hautflüglern können die Königinnen über die Freisetzung von Samen aus ihren Samenspeichertaschen kontrollieren, ob Eier befruchtet werden oder nicht. Termiten nutzen einen anderen Weg: Mit zunehmendem Alter bilden die Primärköniginnen von *R. speratus* immer mehr Eier, denen die Eintrittspforten (Mikropylen) für Spermien fehlen und die deswegen nicht befruchtet werden können [16].

Stirbt der alte König, so übernimmt einer seiner Söhne die Nachfolge. Da die Mutter dieses Sohnes zwangsläufig eine der genetisch weitgehend identischen Sekundärköniginnen ist, kommt es jetzt zu Inzucht. Daraus ergibt sich, dass die Primärkönigin ihre Gene langfristig besser an die nächste Generation weitergeben kann als der Primärkönig. Weiblich zu sein ist somit ein Selektionsvorteil. Entsprechend weisen *Reticulitermes*-Termiten, bei denen es zur asexuellen Königinnennachfolge kommt, einen erhöhten Anteil an weiblichen Tieren (Arbeiterinnen, Soldatinnen, Jungköniginnen) auf, während bei Termitenarten ohne dieses Phänomen das Zahlenverhältnis der Geschlechter ausgeglichen ist [17].

Neben gemischtgeschlechtlichen, sich sexuell fortpflanzenden Kolonien wurden für die Termitenart *Glyptotermes nakajimai* auch rein weibliche Kolonien beschrieben, die sich ausschließlich über Parthenogenese vermehren. Auch in den gemischtgeschlechtlichen Kolonien dieser Art kommt es gelegentlich zur Parthenogenese (sogenannte Tychoparthenogenese) und zur Koloniegründung durch mehrere Weibchen und/oder Männchen. Wahrscheinlich hat dies den Verlust der Männchen begünstigt. Sowohl bei gemischtgeschlechtlichen *Glyptotermes nakajimai*-Völkern, als auch bei *Reticulitermes*-Arten ohne AQS und einigen weiteren Termitenarten ohne AQS werden gelegentlich unbefruchtete Eier gelegt, aus denen – wenn auch seltener – Jungtiere schlüpfen können. Bei *R. okinawanus* haben diese Jungtiere eine vergleichsweise hohe Wahrscheinlichkeit, sich zu sekundären Geschlechtstieren zu entwickeln. In der Gattung *Reticulitermes* liegt also eine ► Präadaption vor, die die Entstehung der AQS bei einigen Arten begünstigt haben dürfte. Bei *Glyptotermes nakajimai* hat diese Präadaption zusammen mit der oben beschriebenen Pleometrose – also der Koloniegründung durch mehr als zwei Geschlechtstiere – hingegen zur Entstehung rein parthenogenetischer Linien geführt [9].

Raubzüge zur Gewinnung von „Sklaven“ – und die Rache der Königinnen

Ausgewachsene Kolonien von *Reticulitermes speratus* überfallen manchmal jüngere und damit kleinere Völker derselben Art, um deren Königspaar zu töten und die Eier zu stehlen. Dort entwickeln sich dann aus den Eiern Arbeitstiere, die ihren Entführern zu Diensten sind. *R. speratus*-Kolonien gewinnen so nicht nur zusätzliche Arbeitskräfte, sondern halten sich auch konkurrierende Kolonien vom Leib. Stand der überfallenen Kolonie allerdings ein

Königinnenpaar vor, so haben sich die Angreifer verrechnet, denn bedingt durch das genetische Imprinting der unbefruchteten Eier entwickeln sich aus ihnen mit der Zeit Geschlechtstiere, die dann die Gene ihrer Eltern und nicht die der Angreifer verbreiten. Dies ist – wenn man so will – eine späte „Rache“ der Opfer an den Tätern [18].

(Nicht nur) Verteidigung

Die Verteidigung des Nestes (gegen Ameisen und andere Feinde) obliegt normalerweise einer eigenen Soldatenkaste. Morphologische Anpassungen an diese Aufgabe sind z. B. stark gepanzerte Köpfe mit kräftigen, zum Beißen oder Schnappen geeigneten, sich manchmal überschneidenden Mandibeln oder spitze Speichel- und Frontaldrüsen, die ein ätzendes und klebriges Sekret ausscheiden (sogenannte „Nasensoldaten“ bei den Nasutitermitinae und den Syntermitinae; Abbildung 7). Auch Selbstmordverteidigung (Autothyse) kommt vor, etwa bei *Globitermes sulphureus*, deren Soldaten bei einem Angriff ihre Körper zum Platzen bringen und dabei ein klebriges Sekret freisetzen [19]. Phragmotische Soldat/-innen besitzen speziell geformte Köpfe, mit denen sie die Eingänge ihrer Nester verschließen können (z. B. *Reticulitermes speratus*) [20]. Abhängig von der Größe und vom Alter können verschiedene Funktionen in der Verteidigung übernommen werden (► Polyethismus). So übernehmen z. B. bei *Reticulitermes speratus* ältere und damit für die Kolonie weniger wertvolle Soldat/-innen die gefährlichere Aufgabe am Nesteingang, während die jüngeren vor allem das Königspaar bewachen [21]. In einigen Fällen können sich auch Angehörige der Arbeiterkaste an der Verteidigung beteiligen oder die Soldatenkaste sogar vollständig ersetzen (z. B. bei *Ebogatermes raphaeli*). Dabei kann es ebenfalls zur Autothyse kommen wie etwa bei *Labiotermes labralis*. Die Neigung der Arbeiter/-innen, sich auf diese Weise zu opfern, nimmt mit zunehmendem Alter zu [22].

Wahrscheinlich sind die Soldat/-innen trotz ihrer weitgehenden Differenzierung permanente Jugendstadien. Dafür spricht, dass ihre Prothorakaldrüsen, die für die Bildung von Ecdyson verantwortlich sind, dauerhaft erhalten bleiben. Trotzdem können sie sich in der Regel nicht weiter differenzieren und stellen somit Endstadien der Entwicklung dar. Es gibt aber auch Sonderfälle. So können bei einigen *Zootermopsis*-Arten, *Archotermopsis wrightoni* und *Stolotermes brunneicornis* sogenannte Soldatenneotene mit funktionstüchtigen Gonaden und gleichzeitig (im Vergleich zu anderen Soldat/-innen schwächer ausgeprägten) Panzerköpfen und Mandibeln entstehen. Bei *Z. nevadensis* lässt sich die Bildung von männlichen Soldatenneotenen, die ohnehin häufiger entstehen als weibliche Soldatenneotene, durch das gleichzeitige Entfernen des Königs und aller Angehörigen der Soldatenkaste in jungen Kolonien induzieren. Der umgekehrte Fall (Entfernen der Königin und der Soldatenkaste) führt aber nicht zur Bildung weiblicher Soldatenneotenen, sondern lediglich zur Bildung normaler weiblicher Neotene. Mög-

licherweise liegt dies daran, dass die Bildung funktionstüchtiger Eierstöcke anspruchsvoller ist [23]. Wahrscheinlich spielen Soldatenneotene eine Rolle beim Konflikt zwischen verschiedenen Termitenkolonien (Angriff auf die Geschlechtstiere) und nicht wie ursprünglich postuliert bei Kämpfen innerhalb einer Kolonie. Dazu passend treten sie vornehmlich in jungen Kolonien auf, in denen die Geschlechtstiere noch nicht so gut geschützt sind [24].



ABB. 7 Nasensoldat/-innen von *Nasutitermes corniger*.

Foto: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Termites_%28Nasutitermes_corniger%29_%288371245976%29.jpg



ABB. 8 Walküre von *Valkyritermes inopinatus*, eingeschlossen in einem Stück Bernstein. Abb. aus [24].

Bei *Hodotermopsis sjostedti* gibt es in seltenen Fällen morphologische Zwischenformen (Interkassen) zwischen der Soldatenkaste und den Geschlechtstieren, die relativ gut entwickelte Gonaden besitzen. Bei den weiblichen Tieren sind allerdings keine reifen Eizellen in den Eierstöcken vorhanden. Bei den männlichen Tieren werden zwar Samenzellen gebildet, in den Samenesikeln konnten aber keine Samenzellen gefunden werden. Wahrscheinlich können sich die Tiere also nicht fortpflanzen. Die Interkassen verhalten sich aggressiv, sind also wahrscheinlich

an der Verteidigung des Nestes beteiligt; ihre sehr geringe Zahl spricht dafür, dass es sich eher um eine Fehlentwicklung handelt, als um eine eigene Kaste mit spezieller Funktion [25].

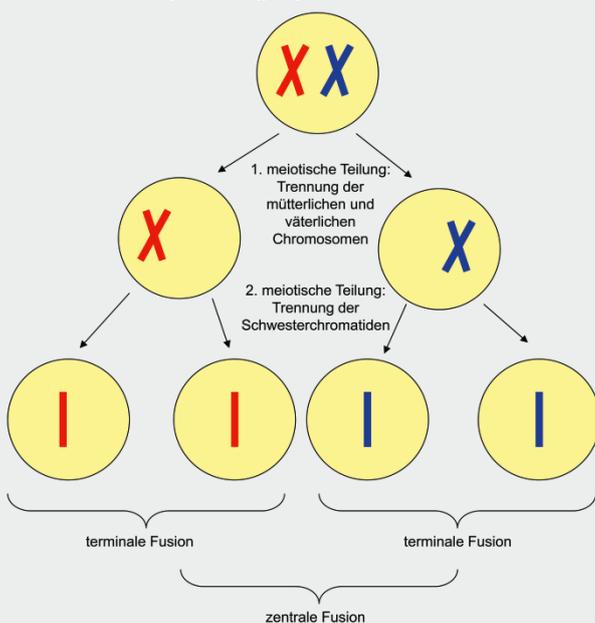
Kürzlich wurden zudem fossile Soldatenneotene – in Form sogenannter Walküren (= Schildjungfern der nordischen Mythologie) – mit voll entwickelten Flügeln und phragmotischen Köpfen entdeckt. *Valkyritermes inopinatus* lebte in der mittleren Kreidezeit vor rund 98 Mio. Jahren [24] (Abbildung 8). Eine weitere fossile, bisher

GLOSSAR

Eusozialität: Als eusozial werden Arten bezeichnet, bei denen mehrere Generationen kooperativ zusammenleben, wobei zumindest einige Individuen zum Vorteil der anderen Mitglieder der Gemeinschaft auf eigene Nachkommenschaft verzichten. Außer bei Bienen, Wespen, Ameisen und Termiten wurde Eusozialität bei einigen Blattläusen, Käfern, Fransenflüglern (Thysanopteren), Schaben, Nackt- und Graumullen, Garnelen und Geweihfarmen (Aufgabenteilung in einer Farnkolonie bezüglich Fortpflanzung und Ressourcenbeschaffung) nachgewiesen oder vermutet.

frequenzabhängige Selektion: Bei frequenzabhängiger Selektion ist der Selektionsdruck abhängig von der Häufigkeit eines Genotyps. Frequenzabhängige Selektion kann positiv sein (häufige Genotypen werden gefördert) oder negativ (seltene Genotypen werden gefördert).

Fusion, zentral oder terminal: Bei einer Parthenogenese unterbleibt entweder die Reduktionsteilung oder das genetische Material muss vor oder nach der Teilung verdoppelt werden. In letzterem Fall fusionieren entweder zwei Zellkerne, die aus der 1. meiotischen Teilung (Reduktionsteilung) hervorgegangen sind (zentrale Fusion), oder Zellkerne die aus der 2. meiotischen Teilung (Äquationsteilung) hervorgegangen sind (terminale Fusion). Wenn man von den Crossovern absieht, sind bei der terminalen Fusion die Nachkommen bezüglich aller Gene homozygot. Bei einer zentralen Fusion sind sie genetisch (fast) identisch mit ihren Müttern.



Gruppenselektion: Verhalten sich Individuen altruistisch, etwa indem sie auf eigene Nachkommen verzichten und dafür ihre Verwandten

unterstützen, so erleiden sie zwar einen persönlichen Nachteil bei der Selektion, fördern aber zugleich die Gruppe in der sie leben. Eine wertvolle Ressource, die es gemeinsam zu verteidigen gilt (etwa ein Nistplatz oder eine Nahrungsquelle), und gegenseitiges Aufeinander-angewiesen-Sein zum Überleben fördern den Erhalt der Gruppe. Gruppen können unter diesen Umständen als eine Art „Superorganismus“ im Selektionsprozess gegeneinander antreten. Gruppen mit Altruisten „gewinnen das Spiel“.

Hemimetabolie: Entwicklungsform von Insekten ohne Puppenstadium. Die Larven ähneln in diesem Fall weitgehend den erwachsenen Tieren (Imagines), besitzen aber noch keine Flügel.

Holometabolie: Entwicklungsform von Insekten, bei denen ein Ruhestadium (die Puppe) die Larven von den erwachsenen Tieren (Imagines) trennt. Während des Puppenstadiums findet eine vollständige Metamorphose statt, die Larven unterscheiden sich im Aussehen also deutlich von den Imagines.

Imagines: Plural von Imago: ausgewachsenes, geschlechtsreifes Insekt.

Imprinting: Männliche und weibliche Keimzellen weisen oft ein unterschiedliches Prägemuster in Form von epigenetischen Modifikationen (DNA-Methylierung + Histon-Modifikationen) auf, das darüber entscheidet, welche Gene in dem sich entwickelnden Nachkommen aktiv sind.

monophyletisch: Eine Gruppe ist dann monophyletisch, wenn alle ihre Arten auf eine einzige Stammart zurückgehen.

Neotenie: Neotenie liegt vor, wenn adulte Tiere nach wie vor jugendliche Eigenschaften aufweisen.

paraphyletisch: Wird aus einer an sich monophyletischen Gruppe eine einzelne monophyletische Untergruppe aussortiert und werden die verbliebenen Gruppen dann zu einer neuen Gruppe zusammengefasst, so liegt eine paraphyletische Gruppe vor.

Polyethismus: Verschiedene Angehörige einer Kaste übernehmen abhängig von ihrem Alter oder ihrem Körperbau unterschiedliche Aufgaben.

Präadaption: („Voranpassung“, Prädisposition). Nicht immer führen neu erworbene Eigenschaften sofort zu einem Vorteil. Unter veränderten Umweltbedingungen können sie sich aber später als vorteilhaft erweisen. Da viele Präadaptionen ursprünglich einem anderen Zweck dienen, wird bisweilen auch von Exadaptionen gesprochen.

Soldatenkaste: Zur Soldatenkaste gehören per definitionem alle Tiere eines Insektenvolkes, bei denen es sich nicht um Geschlechtstiere oder Angehörige der Arbeiterkaste handelt. Dies sind in der Regel Tiere, denen die Aufgabe zukommt, das Nest zu verteidigen. Es gibt aber auch kuriose Ausnahmen: Bei der Ameisenart *Crematogaster smithi* beispielsweise gibt es Soldatinnen, deren Funktion darin besteht, unbefruchtete Eier zu legen, die dann an die Brut verfüttert werden.

nicht benannte Walküre ist rund 115 Mio. Jahre alt. Walküren existierten somit über einen längeren Zeitraum und zwar während einer Periode, als die Biodiversität an Land stark zunahm (Kreidezeitliche Terrestrische Revolution), was möglicherweise zu verstärktem Konkurrenz- und/oder Fraßdruck führte. Da Soldatenneotene vor allem bei fossilen und/oder ursprünglichen Termitenarten auftreten, könnte ihre genaue Rolle wichtige Informationen zur Entstehung der Soldatenkaste bei Termiten liefern.

Im Vergleich zur Honigbiene weisen die Termiten eine wesentlich höhere Vielfalt an Staatsformen auf. Auffallend sind vor allem das Auftreten von „patchwork“-Familien, die verschiedenen Typen von Geschlechtstieren und der Besitz von Soldaten. Vermutlich wurden aber noch längst nicht alle „Familiengeheimnisse“ der Termiten entschlüsselt. Zukünftige Forschungsarbeiten werden zeigen, was es tief im Inneren der Termitenbauten noch zu entdecken gilt!

Zusammenfassung

Termiten sind die älteste bekannte – und darüber hinaus eine ökologisch wichtige – Gruppe von eusozialen Insekten. Im Gegensatz zu den eusozialen Hautflüglern werden ihre Kolonien nicht von weiblichen Tieren (Königinnen, Arbeiterinnen, Soldatinnen) beherrscht, sondern beherbergen für gewöhnlich auch Könige, Arbeiter und Soldaten. Die Soldatenkaste ist vor der Arbeiterkaste entstanden. Bei einigen Arten, den sogenannten one-piece-Termiten, die ihr ganzes Leben in demselben Holzstück verbringen, fehlt bis heute eine echter Arbeiterkaste. Primäre Geschlechtstiere können durch sekundäre Geschlechtstiere ersetzt werden. Darüber hinaus leben einige Arten nicht in einer „klassischen Familie“ (ein Elternpaar und ihre Nachkommen), sondern in „patchwork“-Familien oder ersetzen die Primärkönigin durch einen „Harem“ aus Sekundärköniginnen (asexuelle Königinnennachfolge).

Summary

The family structure of termites

Termites are the oldest known – and beyond that an ecological very important – group of eusocial insects. In contrast to the eusocial Hymenoptera their colonies are not dominated by female individuals (queens, workers and sometimes soldiers) but typically also contain kings as well as male workers and soldiers. The soldier caste has evolved earlier than the one of the workers and until today some species, the so called “one-piece” termites which always stay in the same piece of wood, lack a true worker caste. Primary reproductives sometimes can be replaced by se-

condary reproductives. Moreover, some species do not live in a “classical family” (one pair of parents and their offspring) but in “patchwork families” or replace the primary queen by a kind of “harem” of secondary queens (asexual queen succession).

Schlagworte

Termiten, eusoziale Insekten, Kasten, Neotene, asexuelle Königinnennachfolge, Sklavenhaltung, Evolution

Literatur

- [1] T. Chouvenc et al. (2021). *Cell. Mol. Life Sci.* 78, 2749–2769.
- [2] M. S. Engel et al. (2015). *Stuttgarter Beitr. Naturk., Serie B*, Nr. 371.
- [3] C. A. Nalepa (2015). *Ecological Entomology* 40, 323–335.
- [4] P. Vrsansky (2010). *Acta Geologica Sinica* 84, 793–808.
- [5] J. Hinkelman et al. (2020). *Naturwissenschaften* 107, 39.
- [6] J. S. Woon et al. (2022). *J. Anim Ecol.*, doi.org/10.1111/1365-2656.13673.
- [7] Y. Mitaka und T. Akino (2021). *Front. Ecol. Evol.* 8, 595614.
- [8] C. A. Nalepa (2015). *Ecol. Entomol.* 40, 323–335.
- [9] E. L. Vargo et al. (2019). *Insects* 10, 52.
- [10] L. Tian und X. Zhou (2014). *Int J. Biol. Sci.* 10, 296–308.
- [11] D. K. Aanen et al. (2009). *Science* 326, 1103–1106.
- [12] K. Oguchi et al. (2022). *Dev. Biol.* 485, 70–79.
- [13] N. Mizumoto (2016). *Animal Behaviour* 119, 179–187.
- [14] S. Hellemans et al. (2019). *BMC Evol. Biol.* 19, 131.
- [15] R. Fougereyrollas et al. (2015). *Proc. Biol. Soc.* 282, 20150260.
- [16] T. Yashiro und K. Matsuura (2014). *PNAS* 111, 17212–17217.
- [17] K. Kobayashi et al. (2013). *Nature Comm.* 4, 2038.
- [18] C. Tamaki et al. (2021). *Biol. Lett.* 17, 20210540.
- [19] C. Bordereau et al. (1997). *Insectes Sociaux* 44, 289–297.
- [20] K. Matsuura (2002). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 51, 172–179.
- [21] S. Yanagihara et al. (2018). *Biol. Letters* 14, 20180025.
- [22] J. Sobotnik et al. (2012). *Science* 337, 436.
- [23] Y. Masuoka et al. (2021). *Insects* 12, 76.
- [24] C. Jouault et al. (2022). *Front. Ecol. Evol.* 10, 737367.
- [25] S. Koshikawa et al. (2004). *Zoolog. Sci.* 21, 583–588.

Verfasst von:



Dr. Johannes Sander, Jahrgang 1973, studierte Biologie an der Universität Freiburg von 1994–2000. Anschließend erfolgte die Promotion in Mikrobiologie an der Universität Bonn (2005). Seit 2007 Arbeit als freier Wissenschaftsjournalist für verschiedene Zeitschriften, ab 2021 auch als Autor für das RÖMPP-Lexikon. 2020: Veröffentlichung des Buches „Ursprung und Entwicklung des Lebens“ bei Springer Nature.

Korrespondenz:

*Dr. Johannes Sander
Falkenstraße 87
58553 Halver
Email: jtmsander@gmx.de*



Verband | Biologie, Biowissenschaften
& Biomedizin in Deutschland

**GEMEINSAM
FÜR DIE**

BIEWISSENSCHAFTEN

Gute Gründe, dem VBIO beizutreten:

- Werden Sie Teil des größten Netzwerks von Biowissenschaftlern in Deutschland
- Unterstützen Sie uns, die Interessen der Biowissenschaften zu vertreten
- Nutzen Sie Vorteile im Beruf
- Bleiben Sie auf dem Laufenden – mit dem VBIO-Newsletter und dem Verbandsjournal „Biologie in unserer Zeit“
- Treten Sie ein für die Zukunft der Biologie



www.vbio.de

Jetzt beitreten!

