

Sozialverhalten bei Termiten

Judith Korb*

Zusammenfassung

Kooperation zwischen Organismen ist weit verbreitet, aber ihre stabile Evolution ist schwer zu erklären. Betrüger (d. h. Organismen, die kooperative Beziehungen ausnutzen) können sich rasch ausbreiten und »bedrohen« die langfristige Stabilität von Kooperation. Soziale Hymenopteren, wie Ameisen oder die Honigbiene, sind beliebte Modelle, um Kooperation zu untersuchen. Sie sind gekennzeichnet durch altruistische Brutpflege von Arbeiterinnen und ihre Evolution kann durch Verwandtenselektion erklärt werden.

Termiten haben komplexe Gemeinschaften unabhängig von den sozialen Hymenopteren entwickelt, sie sind bislang aber kaum untersucht. In den Gemeinschaften der Holz bewohnenden Termiten scheint altruistische Brutpflege eine geringe Rolle zu spielen und Arbeiter scheinen eher einer »Sitzen und Abwarten«-Strategie zu folgen, um sich selbst fortzupflanzen. Das Ausmaß an Kooperation ist hauptsächlich von ökologischen Faktoren abhängig, wie der Nahrungsverfügbarkeit oder der Belastung durch Parasiten. Konflikte innerhalb von Kolonien sind selten, aber sie werden bedeutend unter Konkurrenzbedingungen, insbesondere wenn es zu Fortpflanzungsmöglichkeiten kommt. Das reproduktive Monopol der Königin scheint mechanistisch an die Überexpression der so genannten *neofem*-Gene gekoppelt zu sein. Die Königin erhält die »reproduktive Harmonie« innerhalb der Kolonie vermutlich durch ehrliche Signale aufrecht, die ihre Fertilität widerspiegeln. Diese Ergebnisse werfen Licht auf die Ursachen und Mechanismen, wie stabile Kooperation evolvieren kann, und das anhand eines von den sozialen Hymenopteren unabhängigen Beispiels.

Summary

Social behaviour among termites. Cooperation among organisms is widespread but its evolution is difficult to explain. Cheaters (i.e. organisms that reap the benefit of the cooperation without paying its costs) can easily spread and threaten the long-term stability of cooperative interactions. Social Hymenoptera such as ants or the honeybee are favourite models to study cooperation. They are characterized by altruistic brood care by workers, which is evolutionary favoured through kin selection.

Termites evolved complex societies independently from social Hymenoptera, yet they are less studied. In the societies of wood-dwelling termites, altruistic brood care seems to be less important and workers mainly seem to follow a 'sit and wait' strategy to reproduce themselves. Their degree of cooperation is mainly dependent on ecological factors such as food availability or parasite load. Conflict within colonies is rare but it becomes important under competitive conditions, especially linked with reproductive opportunities. The reproductive monopoly of the queen seems to be mechanistically linked to the overexpression of the *neofem* genes. Probably through honest signalling of her fertility status, the queen maintains the 'reproductive harmony' within the colony. These results shed light into the causes and mechanisms how stable cooperation can evolve, providing an independent example from those of the social Hymenoptera.

* Korb, Judith, Prof. Dr., Albert-Ludwigs-Universität Freiburg, Institut für Biologie I (Zoologie): Evolutionsbiologie und Ökologie, Hauptstraße 1, 79104 Freiburg; judith.korb@biologie.uni-freiburg.de

Einführung

Kooperation ist weit verbreitet, beim Menschen, aber auch bei allen anderen Organismen. Evolutionsbiologisch stellt Kooperation jedoch ein Problem dar, da so genannte »Betrüger« evolviere können, die die Kooperation ausnutzen, ohne in sie zu investieren. Damit Kooperation zwischen zwei Partnern entstehen kann, müssen folgende Bedingungen erfüllt sein: Der Nutzen, der aus der Kooperation erwächst, muss für beide Partner größer sein als die Kosten. »Betrüger« sind diejenigen, die an der Kooperation teilnehmen, aber nicht ihre Kosten tragen, sondern nur ihren Nutzen haben. Beispiele hierfür sind die Sozialparasiten bei Hummeln, von denen bereits die Rede war (vgl. Beitrag Ayasse (2014) in diesem Band). Da sie die Kosten nicht mittragen müssen, setzen sich »Betrüger« evolutiv langfristig durch und es kommt zum Zusammenbruch der Kooperation. Ein Beispiel aus dem Tierreich zur Verdeutlichung: Stellen wir uns Tüpfelhyänen vor, die durch kooperative Jagd in der Gruppe größere Beutetiere, wie beispielsweise ein Gnu, erlegen können. Gibt es nun ein Tier, welches genetisch bedingt nicht direkt an der Jagd teilnimmt (»Betrüger«), sondern erst nach dem Erlegen der Beute dazukommt, dann ist dieses Tier im Vorteil. Es wird eher überleben und mehr Nachkommen haben als kooperierende Tiere. Damit wird die genetische Grundlage für diesen »Betrug« verstärkt in die nächste Generation gelangen und langfristig wird es immer mehr »Betrüger« geben und Kooperation wird verschwinden. Daher geht Kooperation stets mit Konflikten einher, wie auch wir es aus unserem täglichen Leben in Beruf und Familie und aus der Politik kennen.

Letztlich ist diese Problematik auch der Hintergrund für die sog. »Tragik der Allmende«. Sie tritt immer dann auf, wenn es um Allgemeingüter geht, die wir miteinander teilen, die aber niemandem gehören. Kooperation hieße hier, die Allgemeingüter nicht zu übernutzen und fair aufzuteilen. Jeder Einzelne hat aber einen Vorteil, wenn er mehr nutzt als seinem Anteil entspricht. So kommt es zur Ausbeutung und »Übernutzung« des Allgemeingutes. Ein Beispiel hierfür ist die Überfischung der Meere. Die Tragik der Allmende ist letztlich der Hintergrund für die Kernprobleme der Menschheit wie Überfischung, Abholzung, Überweidung, Nutzung von nicht regenerierbaren Ressourcen, Ausstoß von klimawirksamen Gasen oder zu großes Bevölkerungswachstum.

Kooperation im Insektenstaat

Soziale Insekten können als Modellsystem dienen, um langfristig erfolgreiche Kooperation zu studieren: Welche Mechanismen haben sich entwickelt, um ein Zusammenbrechen der Kooperation zu verhindern? Soziale Insekten sind durch eine reproduktive Arbeitsteilung gekennzeichnet. Innerhalb der Kolonien reproduzieren sich nur einige wenige Individuen, die Königinnen (und bei Termiten auch Könige), während die meisten Individuen, die Arbeiterinnen, auf eigene Fortpflanzung verzichten. Diese extreme Form der Kooperation, bei der Individuen zugunsten anderer auf eigene Fortpflanzung verzichten, wird als Altruismus bezeichnet. Die Evolution altruistischen Verhaltens gab lange Zeit Rätsel auf. Wie kann eine Verhaltensweise, die immer auch genetische Grundlagen hat, in der Evolution bestehen bleiben, wenn sie dazu führt, dass ihre Träger weniger Nachkommen haben und somit diese Gene auch seltener in der nächsten Generation vertreten sind? Altruismus kann mit Verwandtenselektion erklärt werden (z.B. Hamilton 1963, 1972). Dahinter steckt die Idee, dass Gene nicht nur durch eigene Nachkommen in die nächste Generation kommen können, sondern auch durch Verwandte, die mit einer hohen Wahrscheinlichkeit dasselbe Gen tragen. Wenn ein Individuum einem Verwandten hilft, mehr Nachkommen zu erzeugen, kann es damit indirekt seinen Fortpflanzungserfolg steigern.

Verwandtenselektion wurde sehr erfolgreich an sozialen Hymenopteren (Hautflüglern) wie Ameisen und der Honigbiene getestet. Es hat sich tatsächlich herausgestellt, dass die Kolonien i. d. R. aus Familienverbänden bestehen und dass die Arbeiterinnen i. d. R. ihrer Mutter helfen, mehr Nachwuchs aufzuziehen. Durch diese Hilfe kann die Kolonie besser wachsen, es werden mehr Nachkommen produziert und die Gene der Arbeiterinnen werden indirekt über die Verwandten (ihre Geschwister) weitergegeben.

Die zweite große Gruppe der sozialen Insekten sind die Termiten. Sie sind unabhängig von den sozialen Hymenopteren entstanden und bisher relativ schlecht untersucht. Es stellt sich die Frage, ob die Ursachen für Kooperation bei Termiten die gleichen sind wie bei sozialen Hymenopteren oder ob Termiten aus anderen Gründen in komplexen Sozialstaaten leben.

Termiten sind keine »weißen Ameisen«

Termiten (Infraordnung Isoptera; Abb. 1) werden häufig als »weiße Ameisen« bezeichnet. Sie gehören aber nicht zu den Ameisen (die von räuberischen Wespen abstammen), sondern sind ein monophyletisches Taxon innerhalb der Schaben (Blattodea). Die unterschiedliche Herkunft spiegelt sich wider, wenn man sich die Kolonien im Detail ansieht (Thorne & Traniello 2003, Korb 2007a):

- Bei den sozialen Hymenopteren handelt es sich um Weibchenverbände aus einer Königin und Arbeiterinnen; Männchen spielen außerhalb der Paarungszeit so gut wie keine Rolle. Ein Termitenstaat besteht dagegen aus beiden Geschlechtern – König und Königin, Arbeiter und Arbeiterinnen – und zusätzlich aus Soldaten und Soldatinnen.
- Dieser Unterschied in der sozialen Rolle der Geschlechter ist vermutlich darauf zurückzuführen, dass Termiten diploid sind, wie die meisten tierischen Organismen. Hymenopteren sind dagegen haplodiploid und ihre besondere Geschlechtsbestimmung (Männchen haploid, Weibchen diploid) führt zu ungewöhnlichen Verwandtschaftsverhältnissen innerhalb einer Kolonie. Diese galten lange Zeit auch als Grund dafür, dass die sozialen Hymenopteren eusozial sind.



Abb. 1. Termiten (*Cryptotermes secundus*): von oben nach unten: Soldat, Arbeiter, neotenes Ersatzgeschlechtstier, abwanderndes geflügeltes Geschlechtstier (Alate) und ungeflügeltes Geschlechtstier nach Kolonieneugründung. – Foto: Katharina Hoffmann.

- Termiten gehören zu den hemimetabolen Insekten, d. h., die Larven sehen aus wie die adulten Tiere, nur kleiner. Die Hymenopteren dagegen gehören zu den holometabolen Insekten; ihre Larven sind hilflos. Daher sind die Arbeiter bei den Termiten eigentlich Larvenstadien (»Kinderarbeit«) und bei den Hymenopteren ausschließlich »Erwachsene«.



Abb. 2. Termiten im Holz eines Baumstamms. – Foto: Judith Korb.

Um Fragen nach der Evolution von Kooperation bei Termiten nachzugehen, eignen sich so genannte Holz bewohnende Termiten sehr gut. Ihre Kolonien leben unauffällig in toten Baumstämmen, die zugleich als Nest und Nahrung dienen und die die Arbeiter niemals verlassen, um außerhalb nach Nahrung zu suchen (Abb. 2). Diese Termiten sind zum einen phylogenetisch basal und zum anderen ist jedes Tier totipotent, d.h., jeder Arbeiter kann zum Soldaten (steril) oder zu einem abwandernden Geschlechtstier und damit zu einer Königin/König werden; er kann aber auch in der Kolonie bleiben und sich dort fortpflanzen (neotene Ersatzgeschlechtstiere)¹, wenn König/Königin sterben (Korb & Katrantzis 2004). Diese Flexibilität bietet Möglichkeiten, experimentell zu testen, warum Arbeiter kooperieren. Warum bleiben sie in der Kolonie und helfen, bzw. unter welchen Bedingungen kooperieren sie nicht mehr, sondern wandern ab und pflanzen sich selbst fort?

Warum kooperieren Termiten?

Anhand zahlreicher Experimente zur Kooperation bei einer solchen Termitenart, *Cryptotermes secundus*, im Freiland in Australien und im Labor konnten wir zeigen, dass der Verwandtschaftsgrad innerhalb der Kolonie einen sehr geringen Einfluss darauf hat, ob die Tiere in der Kolonie geblieben sind und kooperiert haben oder ob sie abgewandert sind (Korb & Schneider 2007). Das war überraschend, weil wir zunächst davon ausgegangen sind, dass der Verwandtschaftsgrad entsprechend der Verwandtenselektion einen großen Einfluss haben sollte.

Wie kann sich der Verwandtschaftsgrad in den Kolonien ändern? Sehr häufig kommt es vor, dass zwei Kolonien, die im selben Baumstamm gegründet worden sind, miteinander in Kontakt treten, wenn sie den Baumstamm auffressen. Etwa 50 % aller Kolonien in den Mangroven in Australien bestehen aus solchen fusionierten Kolonien. Auch wenn jede dieser einzelnen Kolonien nur aus einer Familie besteht, mischen sich damit zwei nicht verwandte Kolonien. Diese

Fusion hat aber keinen Einfluss darauf, wie sich die Tiere verhalten. Es kommt nicht zu aggressiven Auseinandersetzungen. Selbst das erste Aufeinandertreffen zweier Kolonien läuft i. d. R. friedlich ab (Korb & Roux 2012).

Auch haben wir festgestellt, dass diese Termiten wenig altruistisches Verhalten zeigen (Korb 2007b). Im Gegensatz zu den Ameisen gibt es kaum Brutpflege. Die Eier liegen normalerweise vereinzelt in der Kolonie und keiner kümmert sich um sie. Das heißt, der Grad der Kooperation ist bei diesen Termiten viel geringer als der Grad der Kooperation z.B. bei der Honigbiene oder bei Ameisen. Die Arbeiter dieser Termiten warten vielmehr in der Kolonie darauf, dass sie sich irgendwann selber fortpflanzen können. Dies geschieht entweder, indem sie zu geflügelten Tieren werden, die abwandern und eine neue Kolonie gründen, oder indem sie in der Kolonie warten, bis die Königin oder der König stirbt und sie die Kolonie erben können.

Die einzigen Altruisten in der Kolonie sind die Soldaten, die steril sind und den Fortpflanzungserfolg ihrer Familie erhöhen, indem sie die Kolonie verteidigen. Sie machen aber nur wenige Tiere einer Kolonie aus (Roux & Korb 2004).

Wann wird nicht kooperiert?

Die wichtigsten Faktoren, die über eine Abwanderung (und damit Nicht-Kooperation) entscheiden, sind ökologische Bedingungen (Korb & Lenz 2004, Korb & Schmidinger 2004, Korb & Fuchs 2006): An erster Stelle steht dabei die Nahrungsverknappung. Wenn die Kolonie den Baumstamm, in dem sie lebt, aufgefrassen hat, sucht sie sich keinen neuen, sondern bleibt in dem Stamm und stirbt letztlich darin. Die Größe des Baumstamms, d.h. die Menge an Nahrung, die einer Kolonie zur Verfügung steht, ist entscheidend dafür, ob die Tiere als Arbeiter in der Kolonie bleiben und kooperieren oder ob sie abwandern (Abb. 3).

Ein zweiter entscheidender Faktor ist die Koloniegröße. Wird eine gewisse Größe überschritten, wandern alle Tiere über diesem Schwellenwert ab, sodass die maximale Koloniegröße nur bei ca. 200–300 Tieren liegt (Abb. 3).

Ein weiterer Faktor, der zu Abwanderung führt, ist Parasitenbefall, z.B. durch Milben. Ist eine Kolonie befallen, wandern nicht infizierte Tiere ab.

1 neoten: Bezeichnung für Tiere, die in ihrer Entwicklung auf einem unvollkommenen Entwicklungsstand stehen bleiben und geschlechtsreif werden.

Wann treten in den Kolonien Konflikte auf?

Konflikte treten sehr selten und v.a. unter zwei Bedingungen auf. Wenn die Nahrung knapp wird, konkurrieren die Arbeiter darum, wer sich zum geflügelten Geschlechtstier entwickeln kann. Dann tritt in den fusionierten Kolonien Nepotismus auf, d.h., die Arbeiter beginnen zu diskriminieren und bevorzugen ihre eigenen Verwandten (Korb 2006).

Die andere Bedingung, unter der Konflikte auftreten, ist, wenn die Möglichkeit besteht, die Kolonie zu erben (Hoffmann & Korb 2011). Stirbt der König oder die Königin, so konkurrieren alle Arbeiter in der Kolonie darum, wer der neue König oder die neue Königin wird. Dies kann zu sehr aggressiven Auseinandersetzungen führen. Entwickeln sich mehrere Tiere in Könige oder Königinnen, können diese sich gegenseitig umbringen, bis tatsächlich nur ein Pärchen übrig bleibt.

Konflikte entstehen also nur unter Konkurrenzsituation, ansonsten sind die Kolonien sehr »friedlich«. Die Harmonie wird durch das sog. reproduktive Monopol der Königin aufrechterhalten. Diese pflanzt sich fort und sorgt dafür, dass keine der Arbeiter sich ebenfalls reproduzieren.

neofem: die Königinnen-Gene

Wie wird das reproduktive Monopol aufrechterhalten, d.h. welche Mechanismen bewirken, dass die Königin die anderen Arbeiter daran hindert, sich fortzupflanzen? Wir haben vor einigen Jahren bei *Cryptotermes secundus* sog. Königinnen-Gene identifiziert, die in der Königin überexprimiert sind, aber nicht im Arbeiter (Weil et al. 2007). Wir konnten fünf verschiedene Gene charakterisieren (*neofem1–5*) und für einige davon funktional zeigen, dass sie essenziell für die Aufrechterhaltung des reproduktiven Monopols in der Kolonie sind (Korb et al. 2009, Hoffmann et al. 2014).

Wird das Gen *neofem2* in der Königin mithilfe der RNA-Interferenz ausgeschaltet (eine neuere Methode, mit der sich temporär Gene stilllegen lassen), so verändert sich das Verhalten der Königin nicht. Die Arbeiter erkennen sie jedoch nicht mehr als Königin und verhalten sich, als wären sie in einer Kolonie ohne Königin. Sie beginnen stark zu zucken, ein Zeichen, dass sie sich in eine neue Königin entwickeln »wollen«. Diese Ergebnisse zeigen, dass das *neofem2*-Gen essenziell für das reproduktive Monopol der Königin ist.

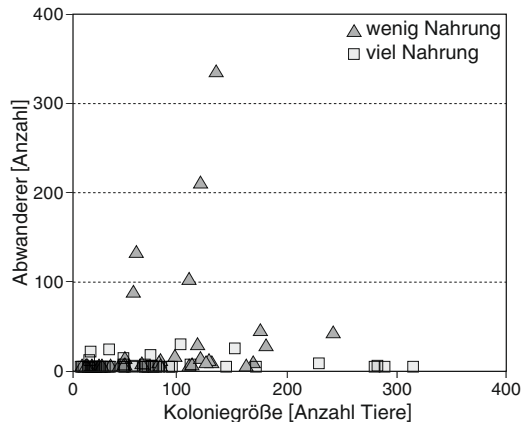


Abb. 3. Anzahl abwandernder (d.h. nicht kooperierender) Termiten in Abhängigkeit von der Koloniegröße (Anzahl aller Tiere) und dem Nahrungsangebot (wenig bzw. viel). $\chi^2 = 10,33$, $p = 0,001$; ANCOVA: Nahrung: $F_{1,35} = 3,50$, $p = 0,70$, Koloniegröße: $F_{1,35} = 0,01$, $p = 0,927$. – Nach Korb & Lenz (2004).

Das Genprodukt von *neofem2* ist eine β -Glucosidase (1918 Basenpaare, 532 Aminosäuren; Abb. 4). β -Glucosidasen können bei den Schaben eine wichtige Rolle bei der Kommunikation zwischen Männchen und Weibchen während des Paarungsverhaltens spielen. Bei *C. secundus* sind sie offensichtlich auch als Königin-Signal wichtig.

Auch für ein zweites Gen, *neofem4*, konnten wir zeigen, dass es für die Aufrechterhaltung des reproduktiven Monopols innerhalb der Kolonie entscheidend ist (Hoffmann et al. 2014). Dieses Gen »steckt« essenziell hinter dem Königinnengeruch. Innerhalb der Kolonien haben die Königinnen einen anderen Duft als die Arbeiter und geben mit ihrem Geruch ihren reproduktiven Status wider (Weil et al. 2009; Abb. 5). Wird *neofem4* ausgeschaltet, verschwinden einige der kutikulären Kohlenwasserstoffe aus dem Duftprofil der Königin und die Königin wird nicht mehr als Königin erkannt.

Wir wissen inzwischen auch, dass die Expression von *neofem4* mit einem Hormon zusammenhängt, dem sog. Juvenilhormon, das wichtig für die Fertilität der Königin ist. Wir gehen davon aus, dass es sich dabei um ein »ehrliches Signal« handelt. Das Hormon wird im Kopf in den Corpora allata gebildet und in die Hämolymphe abgegeben. Es bestimmt die Fertilität der Königin, d.h. wie viele Eier sie legen kann. Es interagiert aber auch mit *neofem4*, das dem Duftbouquet der

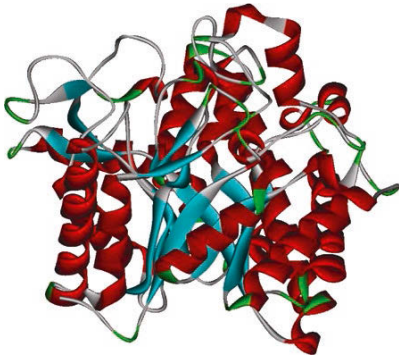


Abb. 4. Räumliche Struktur der β -Glucosidase, dem Produkt des Königinnen-Gens *neofem2* aus *Cryptotermes secundus*. – Korb et al. (2009).

Königin zugrunde liegt. Die Arbeiter können diesen Geruch wahrnehmen und damit indirekt die Fertilität der Königin messen. Auf diese Weise kommt es zu der reproduktiven Arbeitsteilung in der Kolonie.

Fazit

- Termiten gehören zu den Schaben. Unsere Befunde zu einer phylogenetisch basal stehenden Art legen nahe, dass andere Faktoren die Evolution von Sozialstaaten bei Termiten begünstigt haben als bei Ameisen oder der Honigbiene:
- Diese Termitenart betreibt kaum altruistische Brutpflege. Es gibt keinen Verzicht auf eigene Fortpflanzung, außer bei den Soldaten.
- Ökologische Bedingungen (Nahrungsangebot, Koloniegröße, Parasiten) bestimmen das Ausmaß von Kooperation innerhalb der Kolonien.
- Innerhalb der Kolonien gibt es wenig Konflikte. Konflikte treten aber sofort auf, wenn es Konkurrenz gibt. Wir beobachten eine starke Wechselwirkung zwischen Konkurrenz und Verwandtschaftsgrad: Wird die Nahrung knapp, beginnen fusionierte Kolonien zu diskriminieren und die eigenen Verwandten zu bevorzugen.

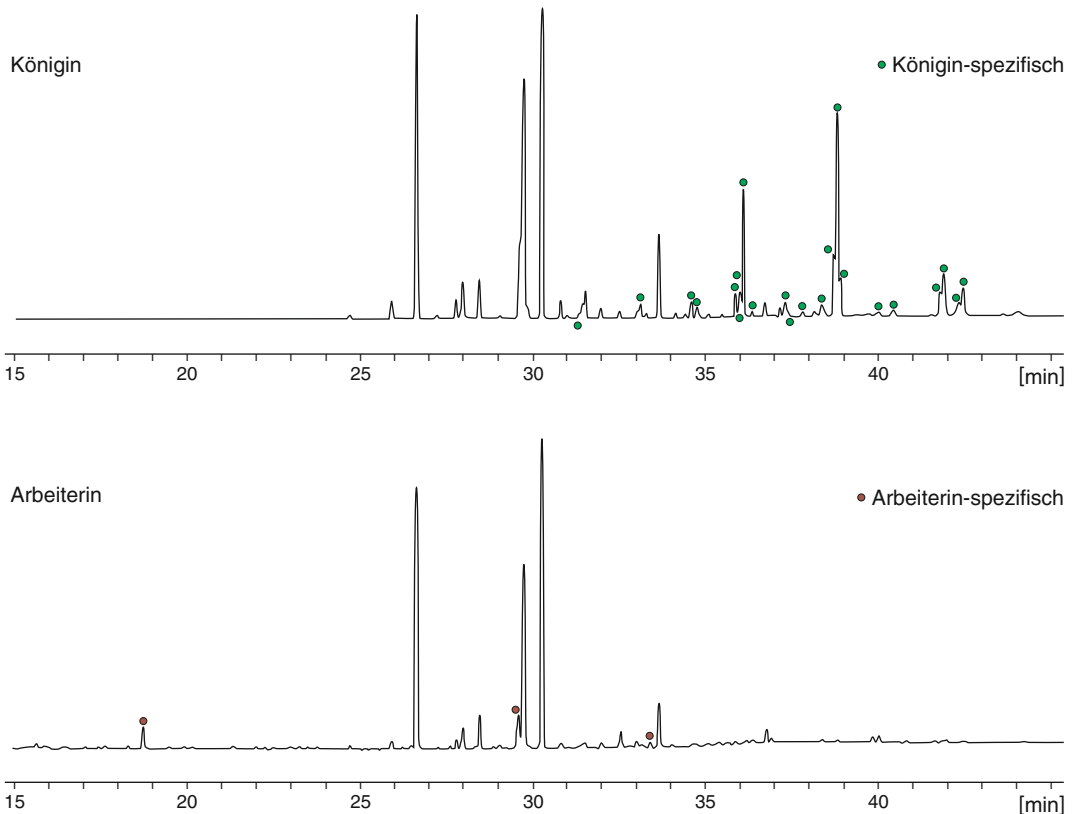


Abb. 5. Duftprofil (gaschromatogr. Auftrennung) einer Königin und einer Arbeiterin. – Nach Weil et al. (2009).

- Die »Harmonie« innerhalb der Kolonie wird sichergestellt durch das reproduktive Monopol der Königin.
- Hierbei scheinen die *neofem*-Gene und ehrliche Signale eine wichtige Rolle zu spielen: Der Geruch der Königin spiegelt ihre Fertilität wider und sichert die reproduktive Arbeitsteilung.

Danksagung

Ich danke meinen Studentinnen und Studenten, Doktorandinnen und Doktoranden und Kooperationspartnern (siehe Literaturzitate) für die erfolgreiche Zusammenarbeit und der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die finanzielle Unterstützung unserer Arbeiten.

Literatur

- Ayasse, M. 2014. Chemische Kommunikation bei Hummeln. – In: Bayer. Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): Soziale Insekten in einer sich wandelnden Welt. Rundgespräche der Kommission für Ökologie, 43. Pfeil, München: 17–28.
- Hamilton, W. D. 1963. The evolution of altruistic behavior. – *The American Naturalist*, 97 (896): 354–356.
- 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. – *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3: 193–232.
- Hoffmann, K. & J. Korb. 2011. Is there conflict over direct reproduction in lower termite colonies? – *Animal Behaviour*, 81 (1): 265–274.
- Hoffmann, K., J. Gowin, K. Hartfelder & J. Korb. 2014. The scent of royalty: a P450 gene signals reproductive status in a social insect. – *Molecular Biology and Evolution*, 31 (10): 2689–2696.
- Korb, J. 2006. Limited food induces nepotism in drywood termites. – *Biology Letters*, 2 (3): 364–366.
- 2007a. Termites. – *Current Biology*, 17 (23): R995–999.
- 2007b. Workers of a drywood termite do not work. – *Frontiers in Zoology*, 4 (Feb.): 7; doi:10.1186/1742-9994-4-7
- Korb, J. & A. Fuchs. 2006. Termites and mites – adaptive behavioural responses to infestation? – *Behaviour*, 143 (7): 891–907.
- Korb, J. & S. Katrantzis. 2004. Influence of environmental conditions on the expression of the sexual dispersal phenotype in a lower termite: implications for the evolution of workers in termites. – *Evolution & Development*, 6 (5): 342–352.
- Korb, J. & M. Lenz. 2004. Reproductive decision-making in the termite, *Cryptotermes secundus* (Kalotermitidae), under variable food conditions. – *Behavioral Ecology*, 15 (3): 390–395.
- Korb, J. & E. A. Roux. 2012. Why join a neighbour: fitness consequences of colony fusions in termites. – *Journal of Evolutionary Biology*, 25 (11): 2161–2170.
- Korb, J. & S. Schmidinger. 2004. Help or disperse? Cooperation in termites influenced by food conditions. – *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56 (1): 89–95.
- Korb, J. & K. Schneider. 2007. Does kin structure explain the occurrence of workers in a lower termite? – *Evolutionary Ecology*, 21 (6): 817–828.
- Korb, J., T. Weil, K. Hoffmann, K. R. Foster & M. Rehli. 2009. A gene necessary for reproductive suppression in termites. – *Science*, 324 (5928): 758.
- Roux, E. & J. Korb. 2004. Evolution of eusociality and the soldier caste in termites: a validation of the intrinsic benefit hypothesis. – *Journal of Evolutionary Biology*, 17 (4): 869–875.
- Thorne, B. L. & J. F. A. Traniello. 2003. Comparative social biology of basal taxa of ants and termites. – *Annual Review of Entomology*, 48: 283–306.
- Weil, T., M. Rehli & J. Korb. 2007. Molecular basis for the reproductive division of labour in a lower termite. – *BMC Genomics*, 8 (June): 198; doi:10.1186/1471-2164-8-198
- Weil, T., K. Hoffmann, J. Kroiss, E. Strohm & J. Korb. 2009. Scent of a queen-cuticular hydrocarbons specific for female reproductives in lower termites. – *Naturwissenschaften*, 96 (2): 315–319.

Diskussion

U. Benker: Kommen die von Ihnen vorgestellten Termiten auch in Mitteleuropa vor? Gibt es auch Termiten, die sich als gebietsfremde Arten bei uns ausbreiten? Ich habe gehört, dass sich Termiten gerade in Großstädten wie Hamburg oder Berlin erfolgreich ansiedeln und über »Wärmestraßen« entlang von Fernwärmeleitungen ausbreiten konnten.

J. Korb: Termiten kommen in den Tropen und Subtropen vor. Bei uns gibt es bislang keine invasiven Arten. In Hamburg gibt es tatsächlich Termiten, die einmal eingeschleppt worden sind und denen es dort seit mehreren Jahrzehnten gut geht. Sie sind aber lokal begrenzt und breiten sich bislang nicht aus. Termiten kommen aber im Mittelmeerraum vor. In Frankreich hat sich eine eingeschleppte Art ausgebreitet, die sich

inzwischen auch in Paris etabliert hat und dort das Holz einiger Allee­bäume befallen hat.

B. Hoppe: Wie entwickeln sich die Arbeiterinnen und Arbeiter, die ein König bzw. eine Königin werden wollen? Ab einem gewissen Zeitpunkt müsste bei ihnen zum Beispiel das Juvenil­hormon ausgeschüttet werden.

J. Korb: Wir sind dabei, das zu untersuchen. Das Juvenil­hormon spielt tatsächlich eine wichtige Rolle bei der ganzen Entwicklung der Termiten. Termiten können sich Juvenil­hormon-gesteuert auch wieder zurückentwickeln. Wenn sich ein Tier zur Königin entwickelt, sinkt der Titer kurzfristig ab und steigt dann wieder stark an. Mit dem Ansteigen des Juvenil­hormontiters wird auch das *neofem*-Gen exprimiert.

M. Matern: Gibt es Termiten an Feigenbäumen? Feigen sind sehr oft von Milben befallen, die evtl. als Schutz vor Termiten dienen könnten.

J. Korb: Es kommt zunächst darauf an, wo der Feigenbaum wächst. Es gibt durchaus Termiten in Feigenbäumen. Die meisten Feigenbäume sind relativ gut gegen Termiten geschützt, solange sie leben, weil sie ein sehr hartes Holz haben. Aber sobald die Feige tot ist und sich nicht mehr chemisch gegen Termiten schützen kann, wird auch Feigenbaumholz befallen.

M. Ayasse: Was passiert mit den Königen und Königinnen, wenn zwei nicht verwandte Kolonien fusionieren? Bleiben beide am Leben?

J. Korb: Manchmal bleiben beide am Leben und koexistieren friedlich nebeneinander, und manchmal töten sie sich gegenseitig, sodass am Ende nur ein Pärchen übrig bleibt. Es kann auch sein, dass dann der König von der einen und die Königin von der anderen Kolonie stammen. Wir wissen, dass es zu aggressiven Auseinandersetzungen kommt, wenn die eine Kolonie wesentlich größer ist als die andere. Wenn die Kolonien in etwa gleich groß sind, können wir aber keine Vorhersagen machen. Wir wissen bisher nur, dass es nicht am Verwandtschaftsgrad liegt, ob die Kolonien friedlich fusionieren oder nicht.

O. Geissler: Wann werden aus Arbeitern Soldaten? Welche ökologischen oder sozialen Faktoren spielen dabei eine Rolle?

J. Korb: Die Koloniegröße und Anwesenheit anderer Soldaten. Wenn Soldaten da sind, verhindern diese, dass sich Arbeiter zu Soldaten entwickeln. Wenn ein Soldat stirbt, fällt diese Inhibition weg und es entwickelt sich ein Arbeiter zu einem neuen Soldaten. Das Ganze tritt erst ab einer gewissen Koloniegröße auf. Sind weniger als 20 Tiere in einer Kolonie, entwickeln sich keine Soldaten.

N. Blüthgen: Holz ist ja eine ziemlich schwer verdauliche Kost. In Gruppen lebende Organismen wie Borkenkäfer brauchen pilzliche Symbionten, um die Zellulose effektiv nutzen zu können, bei Termiten spielen Darm-Flagellaten (einzellige Eukaryonten) eine wichtige Rolle. Inwieweit ist dabei das Leben in Gruppen entscheidend? Kann eine größere Termitenkolonie das Holz besser zersetzen als einzelne Tiere oder kleinere Gruppen und ist sie deshalb erfolgreicher?

J. Korb: Hier kommt es stark auf die Gruppe der Termiten an. Bei den Höheren Termiten spielt die Koloniegröße mit Sicherheit eine wichtige Rolle. Je größer eine Kolonie ist, desto mehr Territorium kann sie monopolisieren und desto mehr Nahrung hat sie zur Verfügung. Bei den Niederen Holz bewohnenden Termiten spielt das keine Rolle, weil sie im Holz sitzen und daher kein Territorium haben, das sie monopolisieren. Der Metabolismus dieser Termiten ist sehr gering, sie verbrauchen relativ wenig. Ein Baumstamm reicht diesen Termiten oft 50 Jahre.

S. Foitzik: Sie haben erwähnt, dass es zu Nepotismus, das heißt zur Begünstigung von Verwandten kommt, wenn ein neuer König oder eine neue Königin produziert wird. Welches Verhalten ist dann genau zu beobachten?

J. Korb: Wenn es darum geht abzuwandern, äußert sich der Nepotismus darin, dass die Tiere anfangen, Verwandte zu putzen und zu füttern, die am Abwandern sind, und Nicht-Verwandte nicht putzen und nicht füttern. Es handelt sich also um kein aggressives Verhalten, sondern das Helferverhalten wird umgelenkt. Ebenso ist es, wenn der König oder die Königin gestorben ist. Auch dann werden die Verwandten gefüttert und gefördert, damit sie zur neuen Königin/König werden können.