

Zeitschrift: Acta Tropica
Herausgeber: Schweizerisches Tropeninstitut (Basel)
Band: 12 (1955)
Heft: 4

Artikel: Der Sauerstoffverbrauch bei Termiten und die Ventilation des Nestes bei "Macrotermes natalensis" (Haviland)
Autor: Lüscher, Martin
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-310558>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. 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. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

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. [Voir Informations légales.](#)

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. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 30.01.2025

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

Der Sauerstoffverbrauch bei Termiten und die Ventilation des Nestes bei *Macrotermes natalensis* (Haviland)*.

Von MARTIN LÜSCHER.

(Eingegangen am 18. Januar 1955.)

Die auffallenden, großen Nester der Termiten *Macrotermes natalensis* (Haviland) sind schon oft eingehend beschrieben worden, so z. B. in neuerer Zeit durch KUTTER (1943) und GRASSÉ (1937 und 1944/45). Die Frage der Lüfterneuerung in einem solchen Nest wurde in neuerer Zeit kaum mehr erwähnt, seitdem GRASSÉ durch sorgfältige Untersuchungen an verschiedenen Termitenarten eindeutig festgestellt hat, daß die von andern Autoren (DOFLEIN, PETCH, ESCHERICH, BATHELLIER) beschriebenen Lüftungskanäle nicht mit dem eigentlichen Nesthohlraum in Verbindung stehen. GRASSÉ ist der Ansicht, daß eine Ventilation des Nestes das Mikroklima derart beeinflussen würde, daß es den Bedürfnissen der Termiten nicht mehr entsprechen könnte. Er schreibt 1944/45: «Le nid a pour principal effet d'isoler complètement l'animal de l'atmosphère extérieure et de lui procurer un microclimat stable.» Die Frage, wie die Termiten in diesem isolierten Nest ihren Sauerstoffbedarf decken können, wird jedoch nicht berührt. Und doch muß die Lüfterneuerung bei Insektenstaaten, deren Individuenzahl auf mehrere Millionen geschätzt wird, von größter Bedeutung sein. Man hat vermutet, daß die Termiten in bezug auf den Sauerstoffbedarf sehr anspruchslos und gegen Kohlendioxydanreicherung sehr widerstandsfähig seien. Auch wenn diese Vermutungen zutreffen sollten, müßte jedoch eine gewisse Lüfterneuerung stattfinden, die ohne besondere Einrichtungen kaum denkbar ist.

Anläßlich von zwei Forschungsreisen (1949 und 1953) hatte ich Gelegenheit, an Nestern von *Macrotermes natalensis* die Frage der Lüfterneuerung zu untersuchen¹. Es hat sich dabei gezeigt, daß tat-

* Herrn Prof. Dr. F. BALTZER zum 70. Geburtstag gewidmet.

¹ Die hier geschilderten Beobachtungen konnte ich als Mitarbeiter des Schweiz. Tropeninstitutes in Basel anläßlich von 2 Reisen in Ostafrika (1949) und an der Elfenbeinküste (1953) machen. Dem Vorsteher des Schweiz. Tropeninstitutes, Herrn Prof. Dr. R. GEIGY, danke ich für die Ermöglichung dieser Reisen. Der Kommission des «Centre Suisse de Recherches Scientifiques en Côte-d'Ivoire» danke ich für die Benützung eines Arbeitsplatzes an ihrer Station in

sächlich besondere Einrichtungen vorhanden sind, die einen Gasaustausch mit der Außenluft wesentlich erleichtern dürften.

1. Der Sauerstoffbedarf der Termiten.

Wie schon die Untersuchungen von COOK (1932) an *Zootermopsis* gezeigt haben, ist der Sauerstoffbedarf der Termiten ansehnlich. Der Verbrauch beträgt bei 20° C 423 cmm/g/Std., bei 32° C 805 cmm/g/Std. Auch bei niedrigen O₂-Konzentrationen bleibt der O₂-Verbrauch auf einem relativ hohen Niveau. Bei einer Konzentration von nur 2% beträgt er bei 20° C immer noch 290 cmm/g/Std.

Eigene Untersuchungen, welche in Zusammenarbeit mit Prof. K. CLUSIUS (Zürich) durchgeführt wurden, haben für die Arten *Zootermopsis nevadensis* (Hagen) und *Kaloterme flavicollis* (Fabr.) die Ergebnisse von COOK bestätigt. Bei *Zootermopsis* erhielten wir etwas höhere Werte für den O₂-Verbrauch, bei *Kaloterme* unter Berücksichtigung der Temperatur etwa gleich hohe. Die Termiten wurden hierzu in Gruppen in hermetisch verschlossenen Gefäßen gehalten, in denen die produzierte Kohlensäure durch KOH absorbiert wurde. Durch ein Quecksilberventil wurde täglich so viel Sauerstoff zugegeben, bis der durch die CO₂-Absorption entstandene Unterdruck wieder ausgeglichen war. Die zugegebene Sauerstoffmenge wurde jeweils gemessen. Tabelle 1 gibt über die Resultate dieses Versuches Aufschluß.

Die Sterblichkeit während der Versuche war ziemlich hoch, und der dadurch eingetretene Gewichtsverlust lag bei den einzelnen Versuchen zwischen 14 und 40%. Das in Tabelle 1 angegebene Gewicht ist der Mittelwert zwischen Anfangs- und Endgewicht. Ebenso entspricht die angegebene Anzahl Termiten dem Mittelwert zwischen der am Anfang und am Ende des Versuchs vorhandenen Zahl. Aus den Versuchen ergibt sich ein durchschnittlicher Sauerstoffverbrauch, der für beide Arten bei ihrem Temperaturoptimum in der gleichen Größenordnung liegt, nämlich: 540 cmm/g/Std. für *Kaloterme* bei 26° C und 512 cmm/g/Std. für *Zootermopsis* bei 18,7° C. Eine Termiten der Art *Kaloterme* wiegt durchschnittlich 6,13 mg und verbraucht 79,4 cmm Sauerstoff im Tag. Eine Termiten von *Zootermopsis* mit einem Durchschnittsgewicht von 16,7 mg verbraucht im Tag 205 cmm Sauerstoff.

Der respiratorische Quotient betrug durchschnittlich bei *Kaloterme* 0,9, bei *Zootermopsis* 0,895. Bei reiner Zellulosenahrung sollte er gleich 1 sein. In unseren Versuchen wurde er wahrschein-

Adiopodoumé, der Regierung von Uganda für einen Arbeitsplatz an der «Kawanda Agricultural Research Station» bei Kampala. Für finanzielle Hilfe danke ich dem Schweizerischen Nationalfonds.

TABELLE 1.
Gasstoffwechsel bei Termiten.

Termitenart	<i>Kaloterme flavicollis</i>				<i>Zootermopsis nevadensis</i>			
	K ₁	K ₂	K ₃	K ₁₋₃	Z ₆	Z ₇	Z ₈	Z ₆₋₈
Versuch	K ₁	K ₂	K ₃	K ₁₋₃	Z ₆	Z ₇	Z ₈	Z ₆₋₈
Temperatur °C	26	26	26	26	18,7	18,7	18,7	18,7
Versuchsdauer Tage	61	78	78	78	75	75	75	75
Anzahl Termiten	106	115	102	323	52	65	76	193
Gewicht mg	695	690	593	1979	1059	1025	1158	3221
Gewicht pro Termite mg				6,13				16,7
O ₂ -Verbrauch ccm	522	729,1	603,5	1999,6	1172,6	918,5	869,8	2961
O ₂ /g/Std. cmm	514	565	544	540	614	498	417	512
O ₂ /1 Termite/Std. cmm				3,3				8,55
CO ₂ -Produktion in ccm	470	652	547	1800	924	865	867	2656
CO ₂ /g/Std. cmm	462	504	493	486	484	469	416	457
CO ₂ /1 Termite/Std. cmm				2,98				7,64
RQ $\frac{\text{ccm CO}_2}{\text{ccm O}_2}$	0,90	0,894	0,906	0,90	0,788	0,941	0,997	0,895

lich dadurch herabgesetzt, daß die toten Termiten gefressen wurden.

Wenn Termiten in einem hermetisch verschlossenen Gefäß gehalten werden, so ist auch bei absinkendem Sauerstoffgehalt der Sauerstoffverbrauch nicht viel niedriger. Solche Versuche wurden nur mit der europäischen Termite *Kaloterme flavicollis* durchgeführt. In zwei Gefäßen von etwa 350 ccm Inhalt wurden abgewogene Gruppen von Termiten gehalten. Nach 8 Tagen waren in beiden Gefäßen die Termiten infolge der Einwirkung des angesammelten Kohlendioxyds vollkommen bewegungslos. Der Versuch wurde dann abgebrochen und die Luft analysiert. Die Termiten erholten sich in normaler Luft wieder vollkommen. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Sie zeigen, daß der Sauerstoffverbrauch unter diesen extremen Bedingungen etwas niedriger war, und daß die Resistenz gegenüber CO₂-Anreicherung sehr groß ist. Bei Konzentrationen von unter 14—15% CO₂

treten noch keine Narkoseerscheinungen auf. Der respiratorische Quotient liegt hier, wie schon COOK für *Zootermopsis* festgestellt hat, sehr nahe bei 1.

TABELLE 2.

Atmungsversuche bei *Kaloterme*s in hermetisch verschlossenen Gefäßen bei 26° C.

Versuch	KV ₁	KV ₂
Luftvolumen ccm	355	364
Anzahl Termiten	100	100
Nahrung	Filtrierpapier	Weidenholz
Gewicht Termiten mg	670,8	876
Verbrauchter O ₂ in 8 Tagen ccm	51,8	65,9
O ₂ /g/Std. cmm	403	392
O ₂ -Gehalt der Luft nach 8 Tagen ‰	6,2	2,7
CO ₂ -Gehalt der Luft nach 8 Tagen ‰	15,4	18
Resp. Quotient $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$	1,05	0,995

Der Sauerstoffverbrauch ist, verglichen mit andern Insekten, relativ niedrig. Bei den meisten anderen Insekten findet man bei gleicher Temperatur höhere Werte (so z. B. nach KOSMIN et al. bei der Biene bei 18° 540 cmm/g/Std., bei höherer Temperatur nach JONGBLOED und WIERSMA 1800 cmm/g/Std.)². Verglichen mit den meisten anderen Tieren, ist er aber doch ziemlich hoch.

Die durchschnittliche Körpergröße von *Macrotermes natalensis* liegt etwa in der Mitte zwischen derjenigen von *Kaloterme*s und *Zootermopsis*. Wir können also ein durchschnittliches Körpergewicht von etwa 10 mg annehmen. Da diese Termiten sehr aktiv und viel beweglicher als *Kaloterme*s sind, ist ihr Sauerstoffverbrauch wahrscheinlich nicht niedriger. Ein Nesthügel von 3 Meter Höhe enthält vermutlich in seinem Inneren ständig, abgesehen von den im Außendienst beschäftigten Arbeitern, mindestens 2 Millionen Individuen, also etwa 20 kg Termiten. Wenn wir annehmen, daß diese Termiten bei der durchschnittlichen Nesttemperatur von 29—30° auch nur so viel Sauerstoff verbrauchen wie die viel phlegmatischeren *Kaloterme*s bei 26°, so kommen wir doch auf einen Gesamtsauerstoffverbrauch von ca. 10 l/Std. und von 240 l im Tag. Dies entspricht einem Luftvolumen von 1200 l. Man muß also an-

² Aus: VON BUDDENBROCK.

nehmen, daß in einem Termitenbau von diesem Ausmaß täglich mindestens 1000—1500 l Luft erneuert werden, was bei einem nach außen vollkommen isolierten Bau ohne besondere Ventilationseinrichtungen kaum denkbar ist. Da das ganze Nest kaum 500 l Luft fassen dürfte, würde die darin enthaltene Luft bei hermetischem Abschluß nicht einmal für 12 Std. ausreichen.

2. Der Nestbau.

Wie schon erwähnt, wurden die Bauten von *M. natalensis* schon oftmals beschrieben. Die Beschreibungen stimmen meistens nicht miteinander überein, was wohl auf die sehr große Variation zurückzuführen ist, auf die schon KUTTER aufmerksam gemacht hat. GRASSÉ hat zudem auch festgestellt, daß die Nesthügel je nach Alter sehr verschieden organisiert sein können. Bei der nachfolgenden Darstellung soll nun dem Kanalsystem, das der Lufterneuerung dient, besondere Beachtung geschenkt werden. Dieser Beschreibung konnten nur Beobachtungen an Nestern in Uganda (1949) und an der Elfenbeinküste (1953) zugrunde gelegt werden. Dabei handelt es sich um zwei sehr verschiedenartige Nesttypen. Sicher kommen noch andere Nesttypen bei der gleichen Art vor; wahrscheinlich Übergangstypen und vielleicht auch andere Modifikationen.

Abb. 1 zeigt einen Nesthügel von etwa 3,5 m Höhe bei Kawanda (Uganda). Unter einer nur von wenigen Galerien durchzogenen, etwa 40—70 cm dicken Wand liegt das eigentliche Nest, welches annähernd kugelförmig ist (Abb. 2). Über dem Nest befindet sich ein kleinerer und unter dem Nest ein größerer Hohlraum, der Keller. Im oberen Hohlraum sind Termiten anzutreffen; er steht mit dem Nest in direkter Verbindung. Der untere Hohlraum oder Keller kommuniziert jedoch normalerweise nicht mit dem Nest. Vom Keller aus führen 6—12 radiär verlaufende, armdicke Kanäle schräg aufwärts nach außen. Diese Kanäle wurden früher als Lüftungskanäle betrachtet, doch konnte GRASSÉ zeigen, daß solche außen offene Gänge nie mit dem eigentlichen Nest kommunizieren.

Das kugelförmige Nest ruht, wie schon GRASSÉ festgestellt hat, auf einer größeren Anzahl konischer Pfeiler mit nach unten gerichteter Spitze. Sein Inneres besteht aus einer großen Zahl von miteinander kommunizierenden Kammern und Gängen. Etwa in der Mitte des Nestes, meist näher der Ostseite, liegt die Königinzelle. In der Peripherie und unten liegen sehr viele Pilzgärten (Abb. 3), und im oberen Teil des Nestes finden sich Anhäufungen von zerkautem Holz, das wohl später zur Erstellung von Pilzgärten dient. Im Inneren des Nestes findet man nur wenige, kleinere Pilzgärten. Die Anordnung der Pilzgärten in der Peripherie und unten im Nest ist



Abb. 1. Nesthügel von *Macrotermes natalensis* von etwa 3,5 m Höhe bei Kawanda (Uganda).



Abb. 2. Kugelförmiges Nest nach dem Abschälen der Wand. Unten ist der Kellerhohlraum sichtbar, rechts ein Kanal, der nach außen führt.



Abb. 3.

Abb. 3. Schnitt durch ein Nest in Uganda. Man beachte die Anordnung der Pilzgärten in der Peripherie, und den oberen Hohlraum.



Abb. 4.

Abb. 4. Junges, vollkommen unterirdisch angelegtes Nest in Uganda. Der Durchmesser des Nestes beträgt etwa 50 cm. Der Keller ist gut ausgebildet, aber der obere Hohlraum fehlt.

wohl nicht zufällig. Sie garantiert wahrscheinlich die Erhaltung eines möglichst konstanten Mikroklimas im Zentrum des Nestes, da ja die Pilzgärten Wärme und Feuchtigkeit erzeugen (LÜSCHER 1951).

Junge, vollkommen unterirdisch angelegte Nester der gleichen Region (Abb. 4) sind ebenfalls kugelförmig. Der obere Hohlraum fehlt jedoch ganz; und der Kellerraum, der ähnlich ausgebildet ist wie beim großen Hügel, steht mit dem Nest durch viele kleine Öffnungen in direkter Verbindung, doch sind die nach außen führenden Kanäle noch nicht vorhanden. Das Nest wird also beim Heranwachsen der Kolonie nicht nur nach oben über die Erdoberfläche verlagert, sondern auch weitgehend umgebaut.

Das Nest steht also nirgends mit der Außenluft in direkter Verbindung, und eine Ventilation des Nestes, wie sie ESCHERICH und andere beschrieben haben, kann nicht in Frage kommen. Mit der Außenwelt kommuniziert das Nest lediglich durch eine Anzahl re-



Abb. 5.



Abb. 6.

Abb. 5. Nesthügel von *Macrotermes natalensis* von etwa 3,5 m Höhe bei Bouaké (Elfenbeinküste).

Abb. 6. Pilzgärten (unten) und Ansammlungen von zerkautes Laub (oben) in einem Nest der Elfenbeinküste.

lativ kleiner, unterirdischer Laufgänge, durch welche die Termiten ihre Nahrung erreichen können.

Die an der Elfenbeinküste untersuchten Nester der gleichen Termitenart waren von den oben beschriebenen wesentlich verschieden. Die Abbildung 5 zeigt ein solches Nest von etwa 3,5 m Höhe. Im Gegensatz zu den Ugandanestern ist die Oberfläche nicht glatt. Auf allen Seiten springen meridional verlaufende Rippen vor, und von äußeren Öffnungen ist nichts zu sehen. Auch der innere Aufbau des Nestes ist wesentlich verschieden (Abb. 7). Über dem Nest befindet sich ein großer Hohlraum von ca. 60 cm Durchmesser und 60—80 cm Höhe, der sich nach unten kaminartig bis gegen die Mitte des Nestes fortsetzen kann (Abb. 8). Zwischen dem eigentlichen Nest und der äußeren Wand finden sich regelmäßig angeordnete Kammern, denen wohl die Bedeutung einer isolierenden Luftschicht zukommt. Das Nest ist auch hier kugelförmig und ruht unten auf konischen Pfeilern. Diese sind viel größer, aber in geringerer Zahl vorhanden als bei den Uganda-Nestern. Der unterste Teil

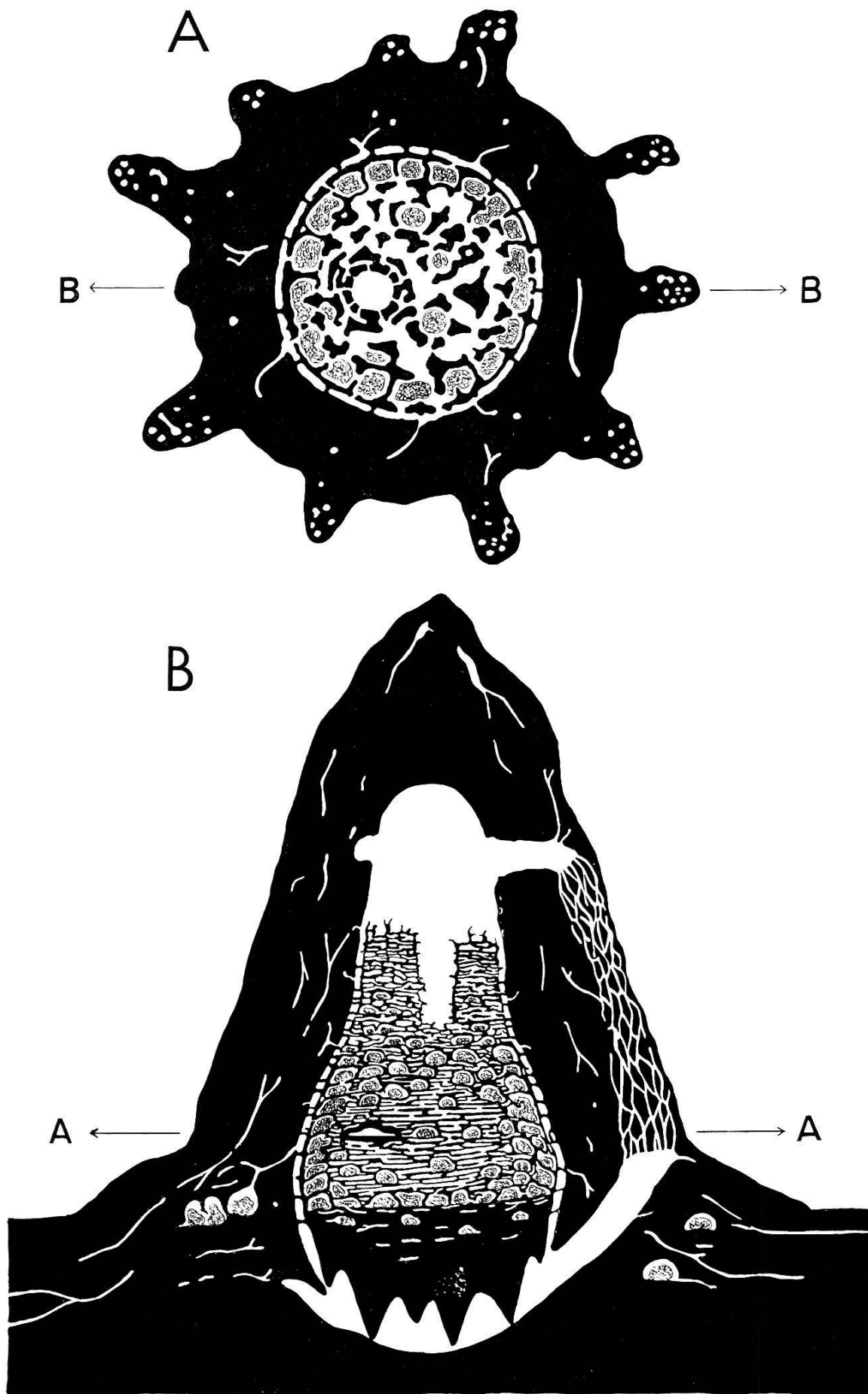


Abb. 7. Schematische Darstellung eines Nestes der Elfenbeinküste. Oben Querschnitt auf dem Niveau der Königinzelle. Man beachte die periphere Anordnung der Pilzgärten und das Kanalsystem. Einige Pilzgärten sind außerhalb des eigentlichen Nestes angelegt worden.

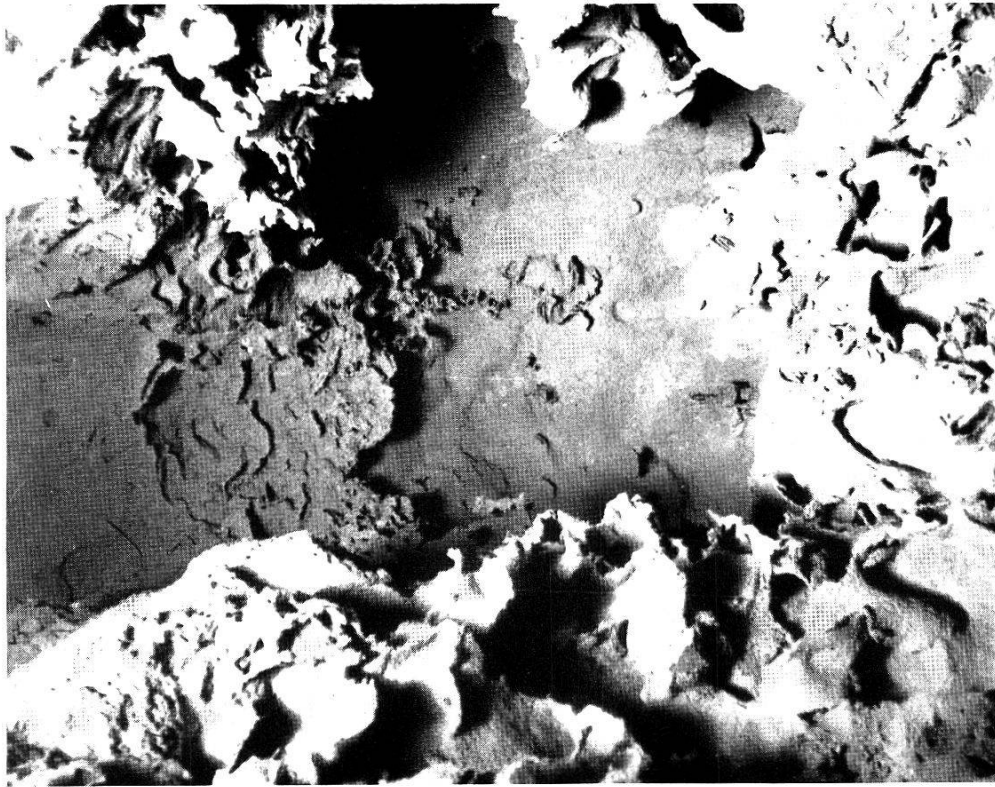


Abb. 8. Blick von unten in den oberen Hohlraum eines Nestes der Elfenbeinküste. Links ist die Wand beim Aufbrechen des Nestes zerstört worden.

des Nestes, der sich halbkugelförmig nach unten vorwölbt, ist sehr kompakt und enthält nur wenige Kammern. Erst über diesem massiven Teil liegt eine flache Schicht von Pilzgärten, die nach außen in eine periphere Pilzgartenzone übergeht. Auch hier ist also das Zentrum des Nestes, das etwas seitlich die Königinzelle enthält, unten und ringsherum von Pilzgärten umgeben — und nur wenige davon liegen in der Nestmitte. Oberhalb derselben finden sich auch hier Ansammlungen von zerkautem Holz, Gras oder Laub (Abb. 6). Der Kellerhohlraum ist verhältnismäßig groß, nach unten gewölbt und liegt in der Mitte bis über 1 m tiefer als die Erdoberfläche (Abb. 9/10).

In der Wand und in den äußeren Rippen findet sich nun ein charakteristisches Kanalsystem (vgl. Abb. 7). Vom oberen Hohlraum aus führen 6—12 armdicke Kanäle radiär nach außen in die Rippen. Dort lösen sie sich in eine größere Zahl von kleineren, im Durchmesser 2—3 cm messenden Kanälchen auf, welche innerhalb der vorstehenden Rippen nach unten verlaufen. Diese Rippenkanälchen können in ihrem Verlauf unregelmäßig zusammenlaufen und sich wieder aufzweigen. Auf der Höhe des Erdbodens sammeln sie sich zu großen, 10—15 cm dicken Kanälen, die in den Kellerhohlraum führen. Diese Kanäle entsprechen wahrscheinlich denjenigen, welche bei den Uganda-Nestern den Keller mit der Außenluft ver-



9



10

Abb. 9. Der untere Teil eines Nestes der Elfenbeinküste. Rechts unten ein Kanal, der mit dem Keller einerseits und mit den Rippenkanälchen andererseits in Verbindung steht.

Abb. 10. Blick in den Kellerhohlraum des gleichen Nestes.

binden. In allen diesen Kanälen sind Termiten anzutreffen, ebenso im Keller und im oberen Hohlraum. Das Hohlraumsystem steht also in direkter Verbindung mit dem Nest.

3. Die Ventilation des Nestes.

Der Bau der Nesthügel an der Elfenbeinküste mit dem wohlausgebildeten Kanalsystem legt die Vermutung nahe, daß die Luft in einem solchen Nest zirkuliert. Durch die Pilzgärten wird die Luft im Inneren des Nestes erwärmt (LÜSCHER 1951). Die warme Luft steigt dann nach oben in den oberen Hohlraum und wird durch die nachsteigende Luft in die Radiärkanäle und in die Rippenkanälchen getrieben. Diese liegen sehr nahe der äußeren Oberfläche, die durch die Ausbildung der Rippen stark vergrößert ist. Die Luft wird also dort abgekühlt und sinkt nach unten in den Kellerhohlraum, von wo sie wieder in das Nest aufsteigen kann. Daß diese Luftzirkulation tatsächlich besteht, wurde durch Temperaturmessungen bestätigt. An zwei Nesthügeln von je etwa 3,5 m Höhe wurden an verschiedenen Stellen Thermolemente eingebaut, und während einer Woche wurden die Temperaturen alle 6—12 Stunden gemessen. Die Ergebnisse dieser Messungen sollen im einzelnen an anderer Stelle publiziert werden.

In Tabelle 3 sind die Durchschnittstemperaturen zusammengestellt. Es zeigt sich, daß die Temperatur in der Pilzgartenzone, in den Brutkammern innerhalb der Pilzgärten und im oberen Hohlraum dauernd sehr hoch ist. Im Kellerhohlraum ist sie ebenfalls sehr konstant, aber niedriger, immerhin jedoch noch etwas höher als die mittlere Außentemperatur. In den Rippenkanälchen dagegen schwankt die Temperatur mit der Außentemperatur. Wesentlich ist dabei, daß die Temperatur im oberen Teil der Rippenkanälchen etwas höher ist als weiter unten. Dadurch wird die Vermutung bestätigt, daß die Luft in diesen Kanälchen von oben nach unten strömt und dabei abgekühlt wird. Die Luft zirkuliert also ständig im Nest, und diese Zirkulation wird durch die Erwärmung in den Pilzgärten bewirkt. Eine Erwärmung durch die Sonnenbestrahlung kam während der Meßperiode kaum in Betracht, da der Himmel meist bedeckt war und da die Nesthügel zum größten Teil im Schatten standen, so daß sich auch die spärlichen Sonnenstrahlen nicht auswirken konnten. Es ist übrigens bemerkenswert, daß die Außentemperatur nur in geringen Grenzen schwankte. Die höchsten und tiefsten Temperaturen waren bei Nest I 24,7° und 22,0°, bei Nest II 25,4° und 21,2°.

Die Rippenkanälchen liegen nur etwa 2—5 cm unter der äußeren Oberfläche des Baues. Sowohl die innere als auch die äußere

TABELLE 3.

Durchschnittstemperaturen in Nestern von M. natalensis.

	Nest I 8.-10. VIII. 1953	Nest I 10.-14. VIII. 1953	Nest II 18.-25. IX. 1953
Außentemperatur	23,2 ⁰	23,23 ⁰	24,24 ⁰
1 Kellerhohlraum	25,3 ⁰	25,35 ⁰	25,74 ⁰
2 Pilzgartenzone	29,93 ⁰	29,53 ⁰	29,67 ⁰
3 Brutkammern	30,06 ⁰	30,07 ⁰	
4 Oberer Hohlraum	29,16 ⁰	29,50 ⁰	30,34 ⁰
5 Rippenkanälchen oben		25,54 ⁰	24,88 ⁰
6 Rippenkanälchen unten	24,4 ⁰		24,48 ⁰

Oberfläche ist hier besonders groß. Hier besteht also die Möglichkeit eines Gasaustausches durch Diffusion zwischen den Kanälchen und der Außenluft. Entsprechend den herrschenden Diffusionsgefällen wird Sauerstoff eindringen und Kohlendioxyd nach außen entweichen. Die Nestwand ist an diesen Stellen ziemlich trocken und porös. Bei Regen werden die Rippen am wenigsten aufgeweicht, da das Wasser in den Rinnen zwischen den Rippen am Bau herunterläuft. Deshalb sind auch die Rippen nach dem Regen relativ rasch wieder trocken, und es bestehen für eine Gasdiffusion günstige Verhältnisse.

Die Nester der Elfenbeinküste besitzen also in ihren Rippen und den in diesen verlaufenden Kanälchen einen differenzierten Apparat zur Lüfterneuerung. Durch die Zirkulation der Luft ist dafür gesorgt, daß die verbrauchte Luft immer wieder durch die Rippen strömen und dort erneuert werden kann. Die Rippen sind also gewissermaßen die «Lungen» des Termitennestes.

Es ist bezeichnend, daß ganz junge Termitennester auch an der Elfenbeinküste keine Rippen aufweisen. Bei relativ individuenarmen Kolonien genügt wohl die Gasdiffusion durch die Nestwand allein für die Lüfterneuerung. Sobald die Kolonie eine gewisse Größe erreicht hat, wird jedoch die Nestoberfläche im Verhältnis zum Sauerstoffbedarf zu klein, und außerdem werden die Diffusionsverhältnisse durch die Verstärkung der Nestwand verschlechtert. Dann werden die Rippen angelegt. Bei mittelgroßen Nestern stehen diese Rippen etwa 10—20 cm vor. Bei sehr alten Termitennestern können sie 30—50 cm weit nach außen vorragen, wie etwa bei dem in Abb. 11 und 12 gezeigten Nesthügel, bei dem sich oben eine andere Termitenart angesiedelt hat. Abb. 13 zeigt ebenfalls sehr stark vorspringende Rippen von oben gesehen bei einem Nest von 4,5 m Höhe und etwa 3 m Durchmesser.

Bei den Nestern von Uganda sind nun, wie wir gesehen haben, keine Rippen ausgebildet, und die Lüfterneuerung dürfte daher auf ganz andere Art zustande kommen. Auch hier wird die Nestluft in



Abb. 11. Großer Nesthügel von *Macrotermes natalensis* mit stark vorspringenden Rippen bei Agboville (Elfenbeinküste).



Abb. 12. Oberer Teil des gleichen Nestes. Auf der Spitze hat sich eine andere Termitenart angesiedelt (*Ophiotermes* sp.).



Abb. 13. Stark vorspringende Rippen eines 4,5 m hohen Nestes bei Toupah (Elfenbeinküste).

den Pilzgärten erwärmt, und die erwärmte Luft wird nach oben steigen. Vom oberen Hohlraum aus führen dickere Kanäle nach oben in ein System von flachen Kammern, welche im obersten Teil des Nesthügels dicht unter der Oberfläche liegen (vgl. Abb. 14). Hier wird die aufsteigende Luft einen Überdruck erzeugen, und die Nestluft kann durch die hier relativ dünne und poröse Wand entweichen. Andererseits entsteht im unteren Teil des Nestes ein Unterdruck, der bewirkt, daß die Luft aus dem Kellerhohlraum durch die sehr dünnen Wände, welche die Nestkammern von diesem trennen, in das Nest gesogen wird. Der Nachschub der Luft in den Keller erfolgt durch die großen zuführenden Kanäle von außen. Bei diesen Nestern wird also die gesamte Luft erneuert. Eine Bestätigung für diese Theorie konnte kürzlich in Tanganyika erbracht werden, wo Herr TH. FREYVOGEL bei einem ähnlich gebauten Nest einer *Odontotermes*-Art feststellen konnte, daß dort die obersten Hohlräume durch feine, nur etwa 1 mm dicke Poren direkt mit der Außenluft in Verbindung stehen. Mit Hilfe eines dort eingebauten Anemometers konnte er weiter feststellen, daß Luft aus diesen obersten Kammern ständig nach außen strömt, daß also dort in der Tat ein Überdruck herrscht³.

³ Herrn FREYVOGEL, der diese Untersuchungen anlässlich einer ganz anderen Aufgaben gewidmeten Forschungsreise für mich durchgeführt hat, möchte ich meinen herzlichen Dank aussprechen.



Abb. 14. Oberer Teil eines aufgebrochenen Nestes von *M. natalensis* bei Kawanda (Uganda). Dicht unter der äußeren Oberfläche befinden sich größere, flache Kammern.

4. Schlußbemerkungen.

Die beiden hier beschriebenen Nestbautypen sind also durch zwei verschiedene Mechanismen der Lüfterneuerung charakterisiert, welche jedoch beide durch die Erwärmung der Luft in den Pilzgärten zustande kommen. Junge Nester sind bei beiden Formen prinzipiell gleich gebaut. Der Kellerraum ist mit dem Nest in Verbindung und kommuniziert nicht mit der Außenluft. Die Wand ist glatt und enthält nur wenige Galerien. Der obere Hohlraum fehlt. Wenn die Individuenzahl ansteigt, wird das Nest vergrößert; die Wand wird verstärkt, über dem Nest entsteht der obere Hohlraum, und vom Keller aus werden radiäre Kanäle nach außen zu ausgehöhlt. Erst in diesem Stadium wird das Verhalten der beiden Formen verschieden. Die Termiten von Uganda öffnen die Kellerkanäle nach außen, schließen ihr Nest gegen den Kellerraum zu ab und höhlen im oberen Teil des Nestes flache Kammern aus. Die Termi-

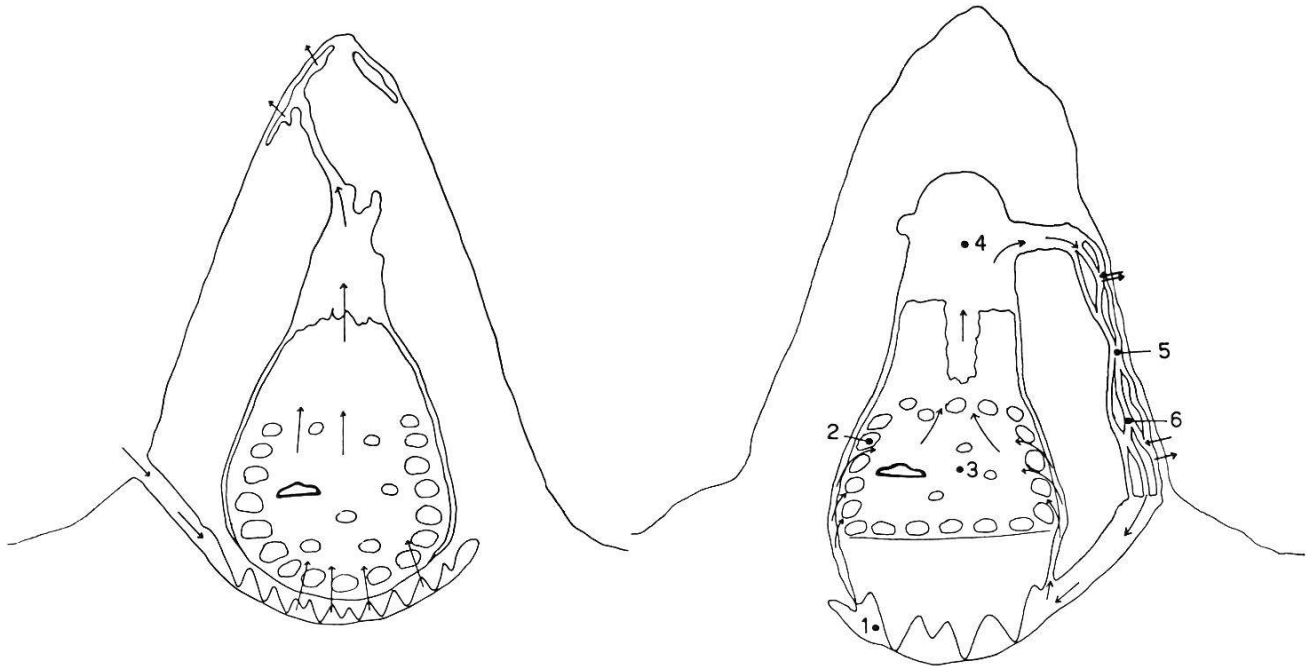


Abb. 15.

Abb. 16.

Abb. 15. Schema der Luftzirkulation in einem Uganda-Nest.

Abb. 16. Schema der Luftzirkulation in einem Elfenbeinküste-Nest. Die Zahlen bezeichnen die Stellen, an denen Temperaturmessungen durchgeführt wurden (vgl. Tabelle 3): 1 Kellerhohlraum, 2 Pilzgärten, 3 Brutkammern, 4 oberer Hohlraum, 5 Rippenkanälchen oben, 6 Rippenkanälchen unten.

ten der Elfenbeinküste treiben auch vom oberen Hohlraum aus radiäre Kanäle nach außen und verbinden diese mit den Kellerkanälen durch die Rippen mit den Rippenkanälchen. Damit sind die beiden Lüfterneuerungstypen erreicht, die in Abb. 15 und 16 dargestellt sind. Bei der einen Form (Uganda) wird die gesamte Luft erneuert und steigt im Nest von unten nach oben (Abb. 15). Bei der andern (Elfenbeinküste) zirkuliert die Luft innerhalb des Nestes, und es wird nur Sauerstoff und Kohlendioxyd mit der Außenluft ausgetauscht (Abb. 16).

Die Individuen der beiden Lokalrassen unterscheiden sich morphologisch nicht voneinander. Die individuelle Variation ist bei beiden Rassen gleich groß. Beide wurden als *Macrotermes natalensis* bestimmt, und die Bestimmung ist durch Prof. A. E. EMERSON (Chicago) nachgeprüft worden⁴. Die beiden Rassen unterscheiden sich nur im Verhalten. Verschieden ist die Methode der bei Vergrößerung der Kolonien notwendig werdenden Lüfterneuerung. Das Nest jüngerer Kolonien entspricht wohl demjenigen der gemeinsamen Stammform, und die weiteren Differenzierungen sind eine Parallelentwicklung. Beide Nesttypen haben wohl einen etwa gleich hohen Selektionswert: sie gestatten die Entwicklung etwa gleich großer Kolonien. Auch scheint keine der Methoden

⁴ Herrn Prof. EMERSON danke ich herzlich für diese Nachprüfungen.

gegenüber bestimmten Klima- und Bodenverhältnissen bevorzugt zu sein, da diese in den beiden Gebieten nicht wesentlich verschieden sind. In beiden Regionen findet man Nester, welche im Schatten stehen, und solche, die der direkten Sonnenbestrahlung ausgesetzt sind. Wir haben es also hier wohl mit einer unter ähnlichen Umweltbedingungen erfolgten divergenten Entwicklung einer dem gleichen Zweck dienenden Verhaltenseigentümlichkeit von zwei Lokalrassen zu tun, ohne daß eine geographische Isolation vorliegt, da die Art in fast allen Gebieten zwischen der Elfenbeinküste und Uganda festgestellt worden ist.

Literatur.

- v. Buddenbrock, W. (1939). Grundriß der vergleichenden Physiologie, Bd. 2. Berlin: Bornträger.
- Cook, S. F. (1932). The respiratory gas exchange in *Termopsis nevadensis*. Biol. Bull. 63, 246-57.
- Grassé, P. P. (1937). Recherches sur la systématique et la biologie des termites de l'Afrique Occidentale Française. Ann. Soc. Ent. France 56, 1-100.
- Grassé, P. P. (1944/45). Recherches sur la biologie des termites champignonnistes (Macrotermitinae). Ann. Sci. Nat. Zool., 11^e série, 6, 97-172; 7, 115-46.
- Grassé, P. P. (1949). Ordre des Isoptères ou termites. In: Traité de Zoologie, Vol. 9. Paris: Masson.
- Kutter, H. (1943). Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis des Nestbaues von *Bellicositermes natalensis* (Haviland). Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 19, 66-70.
- Lüscher, M. (1951). Significance of «Fungus Gardens» in termite nests. Nature 167, 34.

Résumé.

On peut estimer qu'une grande termitière de *Macrotermes natalensis* contient approximativement 2 millions d'individus pesant en moyenne 10 mg. La termitière renferme donc environ 20 kg. de termites. Si ceux-ci consomment la même quantité d'oxygène que *Kaloterme flavicollis* et *Zootermopsis nevadensis*, soit environ 500 mm³ par gramme et par heure à la température optimale, ils ont besoin de 240 litres d'oxygène ou de 1200 litres d'air par jour. Le nid contient environ 500 litres d'air; s'il était complètement isolé de l'atmosphère, comme GRASSÉ l'a supposé, l'air contenu dans la termitière ne suffirait même pas pour 12 heures. Il faut donc qu'une aération soit assurée par des mécanismes spéciaux.

Deux mécanismes d'aération ont été observés en Côte d'Ivoire et dans l'Uganda, chez *M. natalensis*.

En Côte d'Ivoire, il y a une circulation d'air dans les termitières. Montant de la « cave », l'air est réchauffé dans la zone des meules qui semblent être le siège d'une fermentation bactérienne (LÜSCHER, 1951). Il gagne ensuite la cavité supérieure d'où, par de petits canaux groupés en « cheminées » latérales, il redescend, refroidi, dans la « cave ».

Dans ces cheminées, dont la surface intérieure et extérieure est grande, l'oxygène et le gaz carbonique peuvent être échangés avec l'atmosphère, par diffusion au travers des parois qui sont sèches, minces et poreuses (fig. 16).

Dans les termitières de l'Uganda, l'air, réchauffé dans les meules à champignons, monte par un système de canaux dans des cavités situées dans les parties les plus élevées de la termitière, d'où, par pression, il diffuse à travers

la paroi sèche et mince. De la cave qui, dans ces termitières, est en contact direct avec l'atmosphère, l'air frais entre dans le nid par diffusion (fig. 15).

Ces deux mécanismes, qui semblent pouvoir assurer l'évolution de très grandes colonies de termites, sont probablement l'œuvre de deux races géographiques ne se distinguant que par leur comportement.

Summary.

It is estimated that a large mound of the termite *Macrotermes natalensis* contains about 2.000.000 individuals of an average weight of about 10 mg., i.e., 20 kg. of termites. If these termites have the same oxygen consumption as *Kaloterme flavicollis* and *Zootermopsis nevadensis*, namely about 500 cmm. per gram per hour at their optimal temperatures, they need about 240 liters of oxygen or 1200 liters of air per day. The nest contains about 500 liters of air, and if the nest would be completely isolated from the surrounding air as GRASSÉ supposes, the air in the termitarium would not even last for 12 hours. It is evident therefore that special mechanisms for the supply of oxygen must exist.

Two such mechanisms are described for nests located in the Ivory Coast and in Uganda. In the Ivory Coast mounds the air circulates in the nest. It is heated in the fungus combs in the center of the nest (LÜSCHER, 1951). The warm air rises into a large cavity above the proper nest and is driven through 6-12 outward running channels through the wall into ribs which run downward on the outside of the wall. In these ribs the air is pressed downward in a number of small channels which run together at the level of the soil to form big channels connected with a large cavity (cellar) beneath the proper nest. From there the air which has been cooled in the ribs can rise into the nest again (fig. 6). In the ribs where the interior and the exterior surface is enlarged and where the wall is thin, dry and porous, oxygen and carbon dioxide can be exchanged with the atmosphere by diffusion (fig. 16). In Uganda mounds the air is also heated in the fungus combs and the warm air rises through a system of channels into cavities situated just beneath the surface in the highest parts of the mound. There it is forced by pressure to diffuse outward through the relatively thin and porous wall. The fresh air is sucked into the proper nest from the cellar which in these mounds communicates with the surrounding atmosphere by a number of open channels (fig. 15). These two mechanisms which ensure the evolution of very large colonies correspond probably to two distinct behaviour patterns of geographical races which cannot be distinguished morphologically.
