

# Vibrationskommunikation bei Termiten

Kontext, Information und Physik der Alarmsignale von  
*Macrotermes natalensis* (Isoptera, Macrotermitidae) sowie ein  
Vergleich mit anderen Termitenarten

Dissertation zur Erlangung des Grades  
eines Doktors der Naturwissenschaften  
der Fakultät für Biologie und Biotechnologie  
an der Internationalen Graduiertenschule Biowissenschaften  
der Ruhr-Universität Bochum

angefertigt in der  
Arbeitsgruppe Verhaltensbiologie und Didaktik der Biologie

vorgelegt von  
Felix Alexander Hager

aus  
Wuppertal

Bochum  
Januar 2013

Referent: Prof. Dr. W. H. Kirchner  
Korreferent: Prof. Dr. D. Begerow

# Vibrational communication in termites

Context, information and physics of the alarm signals of  
*Macrotermes natalensis* (Isoptera, Macrotermitidae) and  
a comparison with other termite species

Dissertation to obtain the degree  
Doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)  
at the Faculty of Biology and Biotechnology  
International Graduate School of Biosciences  
Ruhr-University Bochum

Study Group of Behavioural Biology and Education of Biology

submitted by  
Felix Alexander Hager

from  
Wuppertal

Bochum  
January 2013

First Supervisor: Prof. Dr. W. H. Kirchner  
Second Supervisor: Prof. Dr. D. Begerow

## Inhaltsverzeichnis

<b>Einleitung</b> .....	1
<b>Fragestellung</b> .....	18
<b>Studiengebiete und Biologie der Versuchstiere</b> .....	19
<b>Material und Methoden</b> .....	27
1. Alarmkommunikation bei Termiten .....	27
2. Orientierung anhand von Vibrationen bei Termiten .....	36
3. Kinematik und Dynamik des Trommelschlages und Materialeigenschaften des Termitennestes .....	42
<b>Ergebnisse</b> .....	49
1. Alarmkommunikation bei Termiten .....	49
2. Orientierung anhand von Vibrationen bei Termiten .....	61
3. Kinematik und Dynamik des Trommelschlages und Materialeigenschaften des Termitennestes .....	67
<b>Diskussion</b> .....	76
<b>Zusammenfassung</b> .....	101
<b>Summary</b> .....	103
<b>Literaturverzeichnis</b> .....	105
<b>Danksagung</b> .....	126
<b>Lebenslauf</b> .....	127

---

## Einleitung

Termiten sind dominante Zersetzer in den Savannen und Wäldern des tropischen Asiens und Afrikas und stellen einen substanziellen Teil der tierischen Biomasse dieser Ökosysteme (Collins, 1981a; Collins, 1981b; Engel et al., 2009; Fittkau & Klinge, 1973; Matsumoto, 1976). In Savannensystemen beträgt der Anteil an der Kohlenstoff-mineralisation durch Termiten etwa 20%. Damit spielen sie in der afrikanischen Savanne eine ähnlich bedeutende Rolle für die Umwandlung organischen Materials wie herbivore Säugetiere (Bignell & Eggleton, 2000). Zudem führen die Akkumulation von Nährstoffen und die Anlage von Nestern zu einer erhöhten Biodiversität (Okullo & Moe, 2012; Pringle et al., 2010), zu einer Veränderung der Bodenzusammensetzung (Jouquet et al., 2007; Nash & Whitford, 1995) und zu einer erhöhten Aufnahme von Niederschlägen durch die modifizierten Böden (Elkins et al., 1986).

Bisher sind etwa 2600 Termitenarten beschrieben worden (Kambhampati & Eggleton, 2000), die Anzahl der noch nicht beschriebenen Termitenarten wird auf 500 bis 1000 geschätzt (Eggleton, 2011). Ihre größte Diversität erreicht die Isoptera in der äthiopischen Region (Eggleton et al., 1994). Die Staaten der Termiten setzen sich aus Königin und König zusammen, aus Arbeitern, Soldaten und, da Termiten hemimetabole Insekten sind, aus Larven und Nymphen, die bereits in frühen Larvenstadien Arbeitsaufgaben übernehmen. Dabei gibt es, anders als bei den haplodiploiden Hautflüglern, in den Kasten Angehörige beider Geschlechter (Grimaldi & Engel, 2005). Schaben und Termiten besitzen symbiotische Flagellaten in ihrem Verdauungssystem, die die Spaltung von Cellulose ermöglichen (Nalepa, 1983). Auch sind Schaben und Termiten die einzigen bekannten Insekten, die spezifische intestinale Protozoen beherbergen, die an der Verdauung von Cellulose beteiligt sind. Die Symbiose mit Mikrosymbionten, die die Verdauung von Cellulose ermöglichen, haben Termiten dazu befähigt, neue Nischen zu erobern und ökologisch dominant zu werden (Eggleton, 2000; Grimaldi & Engel, 2005).

Neuere phylogenetische Untersuchungen zeigen, dass die Isoptera keine eigenständige Ordnung bilden. Es handelt sich vielmehr um eine Gruppe innerhalb der Blattodea (Inward et al., 2007a). Wahrscheinlich haben sich Termiten aus holzfressenden Schaben entwickelt (Lo et al., 2000). Aufgrund der ungeklärten Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Blattaria (Inward et al., 2007a) und der gut voneinander abgegrenzten sieben rezenten Familien innerhalb der Isoptera (Engel & Krishna, 2004) wird in dieser Arbeit dennoch das alte kladistische System verwendet. Systematiker unterscheiden sieben Familien innerhalb der Ordnung Isoptera, von denen sechs Familien zu den „niederen Termiten“ gezählt werden (Kambhampati &

Eggleton, 2000). Termiten dieser 6 Familien besitzen neben Archaeen, Bakterien und Hefen auch Flagellaten in ihren Gärkammern. Die mit etwa 1885 bisher beschriebenen Arten größte Familie Termitidae wird diesen als „höhere Termiten“ gegenübergestellt. Sie zeichnen sich unter anderem durch die Abwesenheit von Flagellaten in ihren Gärkammern aus (Legendre et al., 2008). Etwa 84% der Termitenarten weltweit werden zu den höheren Termiten gezählt (Engel et al., 2009). Nur die höheren Termiten sind fähig, Pilzzucht zu betreiben.

### **Nester niederer und höherer Termiten**

Die Architektur des Nestes entwickelte sich eng verbunden mit der eusozialen Lebensweise der Termiten. Die Hauptfunktion des Nestes niederer Termiten besteht darin, Schutz vor Räubern und Nahrung zu bieten. Für höhere Termiten spielt die Homöostasis des Nestes eine zunehmend größere Rolle als bei niederen Termiten. Nester werden so konstruiert, dass Temperatur und Luftfeuchtigkeit reguliert werden können (Greves, 1964; Korb, 2011; Noirot & Darlington, 2000) und ein Gasaustausch mit der Umgebung stattfindet (Turner, 2001). Die Nester niederer Termiten werden oft in Totholz angelegt und bieten so gleichermaßen Schutz und Nahrung. Der Erfolg einer Kolonie in Bezug auf Größe, Langlebigkeit und Anzahl der produzierten Geschlechtstiere ist daher durch die Größe des Holzstückes, in dem das Nest angelegt wird, in einem gewissen Rahmen vorherbestimmt.

Die Nester höherer Termiten zeichnen sich durch eine Trennung zwischen dem eigentlichen Nest und dem Futter aus. Die Anlage von Galeriegängen zu den Futterquellen in der Umgebung des Nestes kann als ein wichtiger Entwicklungsschritt hin zu den komplexen Nestern der höheren Termiten gesehen werden. Termiten der Gattung *Macrotermes* konstruieren weitverzweigte Galeriesysteme, in deren Schutz sie die Furagierplätze erreichen (Darlington, 1982; Inoue et al., 2001; Jmhasly & Leuthold, 1999b; Lys & Leuthold, 1991a). Die Galeriegänge können Längen von über 100 m erreichen und das Galeriesystem insgesamt eine Länge von über 6 km. Dadurch erschließen sich *Macrotermes*-Kolonien Furagiergebiete mit einer Fläche von bis zu 8000 m<sup>2</sup> (Darlington, 1982; Inoue et al., 2001).

Die thailändische Termitenart *Macrotermes carbonarius* konstruiert oberflächennah relativ breite Galleriegänge, die weit über 10 m von ihrem Nest aus in die Umgebung führen. Die Gänge verzweigen und verjüngen sich kaum, sondern führen in der Nähe der Furagierplätze an die Oberfläche. Von dort werden, um die Furagierplätze zu erreichen, gut befestigte oberirdische Straßen angelegt (Inoue et al., 2001). Die afrikanische Termitenart *M. bellicosus* verfolgt eine andere Strategie. *M. bellicosus* legt

weitverzweigte Galleriegänge an, die sich in der Peripherie immer weiter verzweigen und verjüngen. Die Galleriegänge werden etwa 2 bis 6 cm unter der Erdoberfläche angelegt und durchziehen das Erdreich als ein dichtes Geflecht mit einer Galleriegänglänge von etwa  $3,1 \text{ m} \cdot \text{m}^{-2}$  (Lys & Leuthold, 1991a). Durch die Konstruktion dieser Galleriesysteme können viele Arten der Gattung *Macrotermes* es vermeiden, mehr oder weniger schutzlos an der Oberfläche nach Nahrung suchen zu müssen (Jmhasley & Leuthold, 1999b; Lys & Leuthold, 1991a).

Die spektakulären Nester der pilzzüchtenden Gattung *Macrotermes* beherbergen regelmäßig etwa 1 Millionen Arbeiter und einen Pilz der Gattung *Termitomyces* mit ungleich größerer Biomasse. Der Sauerstoffverbrauch dieser symbiontischen Kollektive entspricht in etwa dem großer Säugetiere (Turner, 2005). Eine besonders wichtige Aufgabe der Nester pilzzüchtender Termiten ist es daher, auf der einen Seite den Gasaustausch des Nestes mit der Umgebung zu gewährleisten und auf der anderen Seite Wasserverluste und Temperaturschwankungen zu minimieren und Schutz vor Feinden zu bieten (Korb, & Linsenmair, 1998a; Korb & Linsenmair, 1999a; Korb & Linsenmair, 2000a; Turner, 2005). *Macrotermes michaelseni* löst dieses Problem durch ein komplexes Zusammenspiel der Architektur der zentralen Nestkammer und des Termitenhügels mit Luftströmungen, die durch Wind oder Konvektion verursacht werden (Turner, 2001). Die typische Sauerstoffkonzentration des Nestes liegt etwa 2 Prozentpunkte unter dem Niveau der Umgebung. Die Kohlendioxidkonzentration ist etwa auf 2% erhöht und die Luftfeuchtigkeit liegt deutlich über dem Niveau der Umgebung (Turner, 2005). Für *Macrotermes bellicosus* konnte auf elegante Weise gezeigt werden, dass die Termiten durch Größenänderung der Hügeloberfläche die Temperatur des Nestes regulieren können (Korb & Linsenmair, 1998b). Die Bauarbeiten werden fast ausschließlich von kleinen Arbeitern verrichtet (Lys & Leuthold, 1991b).

### **Furagierverhalten**

Das Furagierverhalten der Termiten ist zumeist ein kollektiver Prozess, in dem Gruppen von Individuen einer Kolonie in organisierten Mustern nach Futter suchen und die Lage der Futterquelle durch Sekrete ihrer Sternaldrüse an Nestgenossen kommunizieren (Heidecker & Leuthold, 1984; Traniello & Leuthold, 2000).

Im Kontext des Furagierens haben Spurpheromone eine besonders wichtige Funktion. Sie bestehen aus verhältnismäßig einfachen Komponenten, die auch zwischen den Termitenarten wenig variieren und sowohl bei niederen als auch bei höheren Termiten

zu finden sind. Sie werden sowohl für die Rekrutierung von Nestgenossen als auch für die Orientierung eingesetzt (Borderau et al., 2010; Bordereau & Pasteels, 2011).

Oft, besonders bei den höheren Termiten, ist während dieses Prozesses ein mehr oder weniger starker Polyethismus zu beobachten. Soldaten übernehmen Aufgaben, die dem Schutz der Arbeiter dienen, können aber auch neue Gebiete erschließen oder Arbeiter rekrutieren (Traniello & Leuthold, 2000). Auch innerhalb der Arbeiterkaste kann Arbeitsteilung beobachtet werden. Aufgaben dieser Kaste reichen von der Suche nach Nahrung über deren Transport zum Nest bis hin zur Verteidigung der Kolonie gegen Feinde. Auch können häufig morphologisch deutlich unterscheidbare Tiere innerhalb der Arbeiterkaste gefunden werden. So enthalten Kolonien von *Hodotermes mossambicus* große und kleine Arbeiter, die sich aus unterschiedlichen Larvenstadien entwickeln (Watson, 1973) und unterschiedliche Aufgaben innerhalb der Kolonie übernehmen (Duncan & Hewitt, 1989). Den höchsten Grad an Arbeitsteilung zeigen pilzzüchtende Termiten der Gattung *Macrotermes* (Traniello & Leuthold, 2000). Darüber hinaus kann bei *Macrotermes* ein altersabhängiger Polyethismus innerhalb der jeweiligen Kasten beobachtet werden (Badertscher et al., 1983). Kleine und große Arbeiter von *Macrotermes bellicosus* sind fähig kastenspezifische Pheromonspuren zu legen, die es ihnen ermöglichen, differenziert zu rekrutieren (Gessner & Leuthold, 2001). Große Arbeiter verrichten in den ersten zwei bis drei Wochen nach der Adulthäutung Aufgaben im Nest und sind danach außerhalb des Nestes aktiv (Hinze & Leuthold, 1999).

Termiten ernähren sich von relativ nährstoffarmem cellulosehaltigem Futter. Es werden sowohl totes als auch lebendiges pflanzliches Material, aber auch Humus oder Dung geerntet (Eggleton, 2011). In Bezug auf die Evolution und die Ökologie des Furagierverhaltens sind die energetischen Kosten und Nutzen und die kollektive Entscheidungsfindung in Bezug auf die Suche nach Nahrung von zentraler Bedeutung. Kollektive Entscheidungsfindung im Kontext sozialer Nahrungssuche erfordert Kommunikation mit Nestgenossen bzw. Verwandten. Die Kommunikation mit Verwandten kann als eine Grundvoraussetzung für die eusoziale Lebensweise angesehen werden und ist im Kontext des Furagierens eng mit der Art der genutzten Futterquelle verbunden. Während des Furagierens kommen Termiten regelmäßig in Kontakt mit Räufern (Wilson & Clark, 1977; Coaton, 1958; Kok & Hewitt, 1990; Redford, 1984; Sheppe, 1970; Leponce et al., 1999) und konkurrierenden Termiten (Jones & Trosset, 1991; Levings & Adams, 1984).

### **Prädatoren von Termiten**

Zahlreiche Säugetiere (Kok & Hewitt, 1990; Redford, 1984; Sanz et al., 2004; Taylor et al., 2001), Vögel (Wilson & Clark, 1977; Kok & Hewitt, 1990), Reptilien (Huey & Pianka, 1981) und Arthropoden (Buczowski & Bennett, 2007; Skutelsky, 1995; Torres et al., 2000) haben sich mehr oder weniger auf Termiten als Beute spezialisiert. Ameisen sind die wichtigsten Termitenräuber; viele Arten haben sich hauptsächlich oder sogar ausschließlich auf Termiten spezialisiert (Esquivel et al., 2004; Hölldobler & Wilson, 1990; Weber et al., 1964). Die Ausbildung einer sterilen Soldatenkaste wird als eine Reaktion auf Prädationsdruck diskutiert. Termitensoldaten zeigen eine große Variationsbreite an morphologischen Spezifikationen und chemischen Wehrsubstanzen, die im Dienste der Verteidigung stehen. Soldaten mancher Arten können mit ihren langen, spitzen Mandibeln die Kutikula ihrer Feinde durchbohren. Zusätzlich produzieren sie in ihren Stirndrüsen Sekrete, die in die Wunde eingebracht werden und die Gerinnung hemmen. Soldaten der Gattung *Cryptotermes* besitzen Kopfkapseln, mit denen sie die Nesteingänge verschließen können und Soldaten der Unterfamilie Nasutitermitinae können mit ihrer umgeformten, stark verlängerten Stirn Kleber versprühen, mit dem sie Angreifer verkleben (Prestwich, 1979). Termiten haben aber nicht nur mit morphologischen Umgestaltungen und der Entwicklung chemischer Kampfstoffe auf Prädationsdruck reagiert, sondern auch auf Verhaltensebene. Jedes Verhalten, das den Raubdruck vermindert, sollte, bis zu einem bestimmten Kostengrad, vorteilhaft sein (Kok & Hewitt, 1990; Wilson & Clark, 1977). In einigen Studien konnte gezeigt werden, dass die Muster, nach denen soziale Insekten foragieren, sowohl durch interspezifische als auch durch intraspezifische Interaktionen beeinflusst werden können (Hölldobler & Wilson, 1990; Jmhasly & Leuthold, 1999a; Traniello, 1989). Die Pilze züchtenden Termitenarten *Macrotermes subhyalinus* und *Macrotermes bellicosus* verteidigen Territorien, die in Raum und Zeit sehr variabel sind. Dies könnte eine Strategie darstellen, aggressive intra- und interspezifische Kontakte während des Foragierens zu vermeiden (Jmhasly & Leuthold, 1999a).

### **Vibrationskommunikation im Kontext des Foragierens**

In einem einfachen Kommunikationsmodell, wie es in der vorliegenden Arbeit Anwendung findet, kodiert ein Sender ein Signal und überträgt es auf ein Medium. Ein Empfänger detektiert das Signal im Medium und dekodiert es. Unter einem Signal wird in dieser Arbeit die physikalische Verkörperung einer Information verstanden, deren Produktion und Detektion der natürlichen Selektion unterliegen. Signale, wie beispielsweise der Warnruf eines Vogels oder das Alarmtrommeln der Termiten,



können ein- und ausgeschaltet werden. Dies unterscheidet sie von permanenten Signalen wie den Warnfarben vieler Insekten (Hauser, 1997).

Alarmsignale werden in bedrohlichen Situationen genutzt, in denen der schnelle und eindeutige Informationstransfer über Leben und Tod entscheiden kann. In den Staaten sozialer Insekten sind diese Alarmsignale häufig chemischer Natur. So markieren Honigbienen (*Apis mellifera*) Feinde oder den Luftraum vor ihrem Nest mit Alarmpheromonen. Sie rekrutieren Nestgenossen auf diese Weise zu dem markierten Ziel und erhöhen dadurch die Verteidigungsbereitschaft des Bienenvolkes (Boch et al., 1962; Wagner & Breed, 2000).

Auch für Termiten stellen Pheromone einen wichtigen oder vielleicht den wichtigsten Kommunikationskanal dar. Für viele Arten sind die Pheromone, die im Kontext des Furagierens und der Fortpflanzung eingesetzt werden, beschrieben (Bordereau & Pasteels, 2011; Lacey et al., 2011; Peppuy et al., 2001; Stuart, 1961). Die Spurpheromone der Termiten haben oft mehr als einen Verhaltenseffekt. Wahrscheinlich setzen sie sich aus mehreren Stoffen zusammen, darunter mindestens einem flüchtigen Stoff, der Rekrutierung regulieren kann, und einem persistenten Stoff, mit dem sich eine Langzeitwirkung erreichen lässt (Peppuy et al., 2001). So informieren die Spurpheromone von *Macrotermes subhyalinus* Arbeiter sowohl darüber, dass die Spur zu einem Furagierplatz oder zu einem Explorationsgebiet führt als auch über die zu erwartende Qualität des jeweiligen Zieles (Affolter & Leuthold, 2000). Spurpheromone werden meist von der Sternaldrüse des fünften Abdominalsegmentes sezerniert, Alarmpheromone hingegen meist von der Stirndrüse der Soldaten (Sobotnik et al., 2008).

Ein weiterer Kanal, über den alarmiert werden kann, sind Vibrationen. Das Trommeln auf den Untergrund stellt hierfür eine besonders einfache und effiziente Möglichkeit dar, mit Substratvibrationen zu kommunizieren. Die Produktion von Vibrationssignalen durch Trommeln ist für viele verschiedene Arten der unterschiedlichsten Ordnungen beschrieben. Es ist keine morphologische Spezialisierung erforderlich, um Trommeln zu können (Hill, 2008). Die Männchen der Winkerkrabbe *Uca pugilator* klopfen mit ihrem unpaarig stark vergrößerten Scherenfuß auf den Sandboden vor ihrer Höhle, um Weibchen anzulocken (Aicher & Tautz, 1990). Wasserflorfliegen der Gattung *Sialis* trommeln im Kontext der Partnerfindung sowohl mit dem Abdomen als auch mit den Flügeln (Rupprecht, 1975).

Verhältnismäßig gut untersucht ist die Vibrationskommunikation der Spinnen. Viele Spinnen erzeugen Substratvibrationen, indem sie direkt mit ihren Pedipalpen beziehungsweise dem Opisthosoma auf das Substrat klopfen (Barth, 1986; Markl, 1969) oder, indem sie das Opisthosoma dorsoventral auf und ab bewegen und über

ihre Beine das Substrat in Schwingung versetzen (Dierkes und Barth, 1995). Männchen der Jagdspinne *Cupiennius salei* schlagen mit ihrem Opisthosoma und ihren Pedipalpen auf das Bromelienblatt, auf dem sie sitzen. Weibchen sind für die dadurch erzeugten Substratvibrationen sehr empfindlich und antworten den Männchen (Baurecht & Barth, 1992). Diese Signale spielen eine wichtige Rolle für die Arterkennung, und wahrscheinlich informieren sie das Weibchen auch darüber, wo sich das Männchen befindet (Schmitt et al., 1992). Substratvibrationen können auch von kleinen Tieren genutzt werden, um über große Distanzen zu kommunizieren. Die Spinne *Cupiennius coccineus* kann über Distanzen von bis zu 3,8 m kommunizieren (Schmitt et al., 1994).

Arbeiter der Rossameise *Camponotus herculeanus* trommeln, indem sie alternierend ihr Abdomen und die Mandibeln auf den Untergrund schlagen. Trommelsignale, die auf diese Weise auf den dünnen Lamellen im Nestinneren erzeugt werden, haben eine bis zu zehnfach höhere Amplitude als Trommelsignale, die außerhalb des Nestes produziert werden und eignen sich daher besonders gut, um viele Individuen schnell alarmieren zu können (Fuchs, 1976a). Die Reaktion auf diese Alarmsignale ist von dem Kontext der Perzeption abhängig und erlaubt es den Ameisen, angemessen auf Störungen oder Angriffe des Nestes zu reagieren (Fuchs, 1976b). In einem anderen Kontext trommelt die parasitoide Wespe *Pimpla instigator*. Diese Wespe ist auf Schmetterlingspuppen spezialisiert und trommelt mit ihren Antennen auf das Substrat, in dem sie diese vermutet. Den dabei entstehenden reflektierten Vibrationen des Bodens kann die Wespe Informationen über die Lage der Schmetterlingspuppen entnehmen. Diese Art der Wirtsfindung könnte als Echoortung beschrieben werden (Broad & Quicke, 2000; Henaut, 1990; Henaut & Guerdoux, 1982).

Seit langem ist bekannt, dass Termiten Trommelgeräusche produzieren. Schon im achtzehnten Jahrhundert berichtete König (1779) von Trommelsignalen, die in Termitennestern produziert werden. König vermutete, dass diese Signale Termiten in Alarmbereitschaft versetzen oder Feinde warnen. Smeathman (1781) beobachtete Soldaten von *Macrotermes*, die mit ihren Köpfen auf das Nestsubstrat schlugen. Detaillierter wurden vor allem die Trommelsignale der beiden niederen Termitenarten *Zootermopsis nevadensis* (Kirchner et al., 1994; Stuart, 1963) und *Zootermopsis angusticollis* (Howse, 1964a; Howse, 1964b; Howse, 1965a) untersucht. Es konnte gezeigt werden, dass hauptsächlich Soldaten Trommelverhalten zeigen. Dabei schlagen sie mit ihren sklerotisierten Kopfkapseln auf den Untergrund oder gegen den Boden und die Decke der Galeriegänge und produzieren dabei sowohl Luftschall als auch Substratvibrationen (Grassi & Sandias, 1897; Howse, 1964a; Howse, 1965a; Stuart, 1963; Stuart, 1988). Als auslösende Stimuli werden Luftstöße, die mit dem

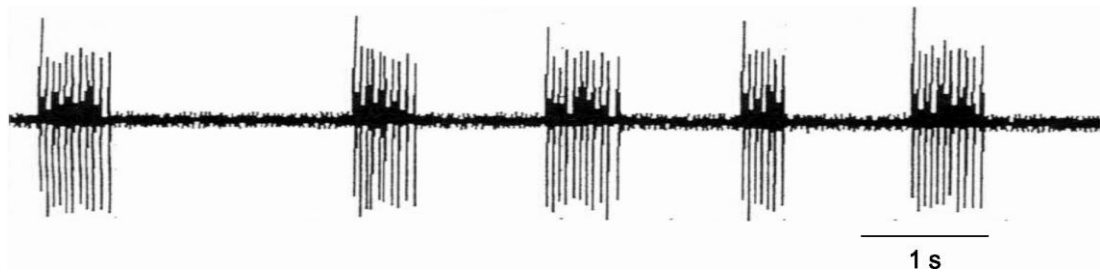
Aufbrechen des Nestes assoziiert werden (Röhrig et al., 1999), Lichtreize und Vibrationen (Röhrig et al., 1999; Stuart, 1963) oder mechanische Reize genannt.

Unter akustischer Kommunikation wird in der vorliegenden Arbeit Kommunikation verstanden, die über das Medium Luft stattfindet. Die Signalproduktion und -rezeption erfolgt nicht an einer Grenzfläche zweier Medien. Obwohl die akustische Kommunikation der Insekten schon in der Antike dokumentiert wurde (Aristoteles, 4. Jh. v. Chr.), geriet sie erst im 20. Jahrhundert in den Fokus der Wissenschaft (Autrum, 1941; Autrum und Schneider, 1948; Regen, 1914; Review: Drosopoulos & Claridge, 2006; Kirchner, 1997). Seitdem werden, ermöglicht durch den technischen Fortschritt in der Tonaufnahme, -wiedergabe und -analysetechnik, für immer mehr Insekten akustische Kommunikationswege beschrieben. Seit sich in den letzten Jahrzehnten auch die Aufnahmetechnik für Substratvibrationen stark verbessert hat, wird für immer mehr Insekten, von denen angenommen wurde, sie würden akustisch kommunizieren, gezeigt, dass zwar Luftschall emittiert wird, sich die biologisch relevanten Signale aber als Substratvibrationen ausbreiten.

Bezüglich ihrer Terminologie sind sich Bioakustiker uneins. Besonders unübersichtlich wird es, wenn sich die zu beschreibenden Signale über ein anderes Medium als Luft ausbreiten. Einige Autoren verwenden Begriffe der Akustik oder Seismologie, andere Autoren Begriffe der Kontinuumsmechanik und wieder andere unterscheiden erst gar nicht zwischen verschiedenen Medien. Hier wird, in abgewandelter Form, dem Vorschlag von Markl (1968) gefolgt, der die Stridulation von Blattschneiderameisen untersuchte und, da man damals noch nicht wusste, ob Ameisen Luftschall oder Substratvibrationen für die Kommunikation nutzen, Begriffe verwendete, die beiden Perspektiven gerecht werden. Im Gegensatz zu akustischer Kommunikation findet Vibrationskommunikation an der Grenzfläche zweier Medien statt. Vibrationen sind mechanische Oszillationen, die für Kommunikation genutzt werden können. Besteht zwischen Sender und Empfänger ein direkter Kontakt, sind es Kontaktvibrationen, die die Information tragen. Oft sind aber ein oder mehrere Medien dazwischen geschaltet. Wie wir später sehen werden, sind hier besonders Vibrationen an den Oberflächen bzw. an den Grenzflächen zweier Medien von biologischer Bedeutung. Dies sind z.B. Grenzflächen zwischen Boden und Luft, Wasser und Luft oder Boden und Wasser.

Das in Abbildung 1 gezeigte Oszillogramm zeigt ein typisches Alarmtrommelsignal einer Termiten. Die dargestellten kurzen einzelnen Vibrationen, aus denen sich das Trommelmuster aufbaut, werden als Puls bezeichnet. Ein solcher Puls entsteht durch das einmalige Aufschlagen des Termitenkopfes auf das Substrat. Das Zeitintervall vom Beginn eines Pulses bis zum Beginn des nächsten Pulses ist der Pulsabstand. Die Pulsfrequenz ist der Kehrwert des in Sekunden gemessenen Pulsabstandes. Die Pulse

treten bei einem Alarm in Gruppen, den Pulsgruppen auf. Der Pulsgruppenabstand wird vom Ende einer Pulsgruppe bis zum Beginn der nächsten Pulsgruppe gemessen. Die Pulsgruppendauer wird vom Beginn des ersten Pulses bis zum Ende des letzten Pulses einer Pulsgruppe gemessen. Die Pulsgruppenfrequenz ergibt sich aus dem Kehrwert der Summe von Pulsgruppendauer und Pulsgruppenabstand jeweils in Sekunden gemessen.



**Abb. 1:** Oszillogramm eines Alarmsignals von *Pseudacanthotermes spiniger*. Dieser Trommelalarm setzt sich aus 5 Pulsgruppen, bestehend von links nach rechts aus 11, 10, 11, 7 und 11 Pulsen zusammen (verändert nach Connétable et al., 1999).

Die Pulswiederholungsrate der Trommelsignale variiert zwischen den Termitenarten von 13 Hz bei *Macrotermes subhyalinus* (Röhrig et al., 1999), 14 Hz bei *Pseudacanthotermes militaris* bzw 19 Hz bei *Pseudacanthotermes spiniger* (Connétable et al., 1999), 20 Hz bei *Zootermopsis nevadensis* (Kirchner et al., 1994) bis 26 Hz bei *Macrotermes bellicosus* (Röhrig et al., 1999). Termiten sind für die vibratorischen Alarmsignale sehr empfindlich. Soldaten von *Macrotermes bellicosus* und *M. subhyalinus* reagieren auf Substratvibrationen mit einer Amplitude zwischen 10 und 20  $\text{mm}\cdot\text{s}^{-2}$  RMS. Nur zwei Untersuchungen der vibratorischen Alarmkommunikation wurden an höheren Termiten durchgeführt. Anders als die Soldaten niederer Termiten reagieren Soldaten von *Pseudacanthotermes spiniger*, *P. militaris* (Connétable et al., 1999), *Macrotermes bellicosus* und *Macrotermes subhyalinus* (Röhrig et al., 1999) auf die Trommelsignale mit positivem Feedback, sie beginnen ebenfalls zu trommeln. Auf diese Weise können Alarmsignale über große Distanzen weitergeleitet werden. Substratvibrationen werden von Termiten nicht nur als Alarmsignal, sondern auch in anderen Kontexten genutzt. Die australische Trockenholztermiten *Cryptotermes secundus* produziert während des Furagierens Substratvibrationen, die genutzt werden können, um Information über das Futterstück zu erhalten (Evans et al., 2007). Für die Termiten *Cryptotermes domesticus* und *Cryptotermes secundus* konnte gezeigt werden, dass die Resonanzfrequenz der durch das Kauen der Termiten erzeugten Vibrationen im Substrat genutzt wird, um Information über die Größe des Futterstückes zu erhalten (Evans et al., 2005; Evans et al., 2007). Vibrationskommunikation könnte auch im Kontext intra- und interspezifischer Konkurrenz zwischen Termitenkolonien

eine Rolle spielen. So wird spekuliert, dass Trommelsignale zwischen benachbarten *Macrotermes*-Kolonien genutzt werden könnten, um kostspielige Kämpfe an der Territoriumsgrenze zu vermeiden (Röhrig et al., 1999).

### **Nestgenossenerkennung**

Nach der Theorie der Verwandtenselektion kann ein Fitnessgewinn nicht nur durch Vergrößerung der eigenen Nachkommenschaft bzw. durch Steigerung ihrer Fitness erreicht werden, sondern auch über eine Steigerung der Überlebensrate - und damit der Reproduktionsrate - von Verwandten, die nicht die eigenen Nachkommen sind (Hamilton, 1964). Das Verhalten gegenüber Verwandten, die nicht die eigenen Nachkommen sind, wird dann als altruistisches Verhalten bezeichnet, wenn die Fitness der Verwandten (Rezipienten) auf Kosten der direkten Fitness des ausführenden Individuums (Donor) erhöht wird. Hamilton (1964) formulierte, unter welchen Bedingungen altruistisches Verhalten evolutionsstabil ist. Dies ist der Fall, wenn der Fitnessgewinn des Rezipienten (B) dividiert durch die Fitnesskosten des Donors (C) größer ist als 1 dividiert durch den Verwandtschaftsgrad (r).

$$B/C > 1/r$$

Ein zentraler Punkt in den Staaten eusozialer Insekten ist die gemeinsame Beschaffung und Verteilung von Nahrung. Trophallaxis (sozialer Futterrausch) ist eine Form der Weitergabe von Nahrung. Für den Donor eines solchen eusozialen Systems sollte es vorteilhaft sein, das Maß altruistischen Handelns vom Verwandtschaftsgrad des Rezipienten abhängig zu machen. Dabei sollte eine Hilfeleistung bevorzugt nah verwandten Tieren zukommen, das Tier sollte sich also nepotistisch verhalten. Dies erfordert die Fähigkeit, Verwandte zu erkennen. Für die eusoziale Lebensweise, die sich unter anderem dadurch auszeichnet, dass die Mehrheit der Individuen auf eigene Nachkommen verzichtet und sich ihren Nestgenossen gegenüber altruistisch verhält, ist die Verwandtenerkennung daher eine Grundvoraussetzung.

Viele soziale Insekten haben Territorien, deren Grenzen gegen Fremde verteidigt werden (Hölldobler & Wilson, 1990; Traniello & Leuthold, 2000). Schon im 19. Jahrhundert wurde beobachtet, dass Termiten zwischen Nestgenossen und Nicht-Nestgenossen diskriminieren können (Andrews, 1911; Escherich, 1911; Grassi & Sandias, 1897). Diese frühen Experimente wurden meist mit Gruppen von Individuen, die in fremde Nester versetzt wurden, durchgeführt. Es gibt nur wenige Berichte über aggressives Verhalten zwischen Termiten innerhalb einer Kolonie (Thorne & Haverty, 1991). Aggressives Verhalten zwischen Arbeitern einer Kolonie ist meist durch die

besonderen Umstände der Versuche, bei denen Tiere gereizt oder verletzt werden, zu erklären. Aggressionen zwischen reproduktiven Termiten eines Nestes sind jedoch für einige Arten beschrieben (Thorne & Haverty, 1991). An der Territoriumsgrenze sind aggressive Interaktionen unter anderem für die Hügelbauer *Macrotermes michaelseni* (Darlington, 1982), für die unterirdisch nistenden *Heterotermes aureus* (Jones & Trosset, 1991), für die baumbewohnenden *Nasutitermes nigriceps* (Levings & Adams, 1984) und *Nasutitermes corniger* (Adams & Levings, 1987; Thorne, 1982) beschrieben worden. Aggressives Verhalten von Nicht-Nestgenossen wurde auch genutzt, um die Furagiergebiete von *Hodotermes mossambicus* und *Trinervitermes trinervoides* zu kartieren (Nel, 1968). Aggressive Interaktionen werden als eine der Ursachen für die überzufällige Verteilung von Termitenhügeln in der afrikanischen Savanne diskutiert (Leponce et al., 1996).

Die unterirdisch nistenden neotropischen Termitenarten *Heterotermes aureus* und *Gnathamitermes perplexus* liefern weitere Hinweise dafür, dass interspezifische Interaktionen die räumlichen und zeitlichen Aktivitätsmuster der Termiten beeinflussen. So dauert es signifikant länger bis *G. perplexus* zu Orten zurückkehrt, an denen sie zuvor *H. aureus* begegnet ist, als zu Orten, an denen sie alleine war (Jones & Trosset, 1991).

Der Grad aggressiven Verhaltens gegenüber Nicht-Nestgenossen kann variieren. Matsuura und Nishida (2001) fanden, dass das von *Reticulitermes speratus* gezeigte Verhaltenskontinuum von Integration bis Tötung reicht und von der prozentualen Kastenzusammensetzung beider Kolonien beeinflusst wird. Die Termiten entscheiden nach opportunistischen Gesichtspunkten, ob sie Eindringlinge aggressiv oder friedlich empfangen. So werden Eindringlinge dann akzeptiert, wenn die prozentuale Kastenzusammensetzung ihrer Kolonie ein Verhältnis aufweist, das bei einer Fusion Vorteile für die Gastgeber bringen würde. Bei *Microcerotermes arboreus* variiert die Wahrscheinlichkeit, aggressive Interaktionen beobachten zu können, signifikant mit dem Grad der genetischen Nähe der beiden Termiten (Adams, 1991). Laborkolonien von *Reticulitermes flavipes* zeigen im Frühjahr deutlich aggressiveres Verhalten gegenüber Nicht-Nestgenossen als im Sommer. Das saisonal schwankende Aggressionspotential von *Reticulitermes* wird durch verschiedene Faktoren wie dem Grad der genetischen Verwandtschaft, den Proportionen der Kasten innerhalb einer Kolonie und der Verfügbarkeit von Futter erklärt (Clement, 1986). Meist werden kutikuläre Kohlenwasserstoffe als Informationsträger der Erkennungssignale genannt (Haverty & Thorne, 1989; Kaib et al., 2002; Kaib et al., 2004; Thorne & Haverty, 1991), dies gilt aber nicht für alle Termitenarten (Su & Haverty, 1991). Für *Macrotermes falciger* konnte gezeigt werden, dass eine größere Variationsbreite der kutikulären

Kohlenwasserstoffe mit einer Steigerung von aggressivem Verhalten einhergeht. Unabhängig von der Zusammensetzung der kutikulären Kohlenwasserstoffe zeigen große Arbeiter von *Macrotermes falciger* gegenüber ihren direkten Nachbarn aber keinerlei aggressives Verhalten (Kaib et al., 2002). Dieses Phänomen, sich seinen Nachbarn gegenüber anders zu verhalten als gegenüber gänzlich fremden Tieren (*dear-enemy* Phänomen), ist für einige Termitenarten beschrieben (Dunn & Messier, 1999; Kaib et al., 2002; Thorne & Haverty, 1991). Neben den kutikulären Kohlenwasserstoffen kann auch die koloniespezifische Zusammensetzung von Flagellaten und Bakterien in der Darmflora bei der Erkennung von Nestgenossen involviert sein (Kirchner & Minkley, 2003; Matsuura, 2001; Minkley et al., 2006).

### **Orientierung anhand von Substratvibrationen**

Für viele Arthropoden kann es vorteilhaft sein, nicht nur kleinste Vibrationen wahrzunehmen, sondern auch Informationen über die Richtung zu erhalten, in der die Vibrationsquelle liegt. Wie bereits gezeigt wurde, werden Substratvibrationen in vielen verschiedenen Kontexten wie dem Beutefang, der Vermeidung von Prädation durch Alarmsignale oder zur Partnerfindung genutzt. Eine Reihe von Studien demonstriert die Fähigkeit von Insekten, die Quelle von Substratvibrationen zu lokalisieren, allerdings ohne die Frage beantworten zu können, ob Vibrationen oder andere Reize wie olfaktorische oder visuelle für die Orientierung genutzt werden. Die wenigen Studien, die andere Reize, die für die Orientierung genutzt werden könnten, ausschließen, vermögen nicht zu zeigen, welche Eigenschaften der sich ausbreitenden Vibrationswelle Richtungsinformation liefern (Review: Virant-Doberlet et al., 2006).

Insekten haben campaniforme und scolopidiale Sensillen als Vibrationsrezeptoren entwickelt. Besonders empfindliche Vibrationsrezeptoren sind die Subgenualorgane in den Tibien vieler Insekten, die sich aus vielen Scolopidien zusammensetzen.

Primär sind Vibrationsrezeptoren in allen sechs Insektenbeinen zu finden und können räumlich auf dem Substrat angeordnet werden (Virant-Doberlet et al., 2006). Es besteht daher die Möglichkeit, Rezeptorantworten verschiedener Beine miteinander zu vergleichen. Prinzipiell kommen für diesen Vergleich entweder Laufzeit- oder Amplitudenunterschiede in Frage. Laufzeitunterschiede kommen dadurch zu Stande, dass eine Vibrationswelle Beine, die der Quelle zugewandt sind, eher erreichen, als Beine, die von der Vibrationsquelle abgewandt sind. Amplitudenunterschiede entstehen dadurch, dass die Vibrationswelle beim Durchlaufen des Substrates gedämpft wird und daher Beine, die weiter von der Vibrationsquelle entfernt sind, schwächer erregt werden.

Buckelzikaden (Membracidae) ernähren sich von Pflanzensaft und leben bis zum Adultstadium in Geschwistergruppen zusammen. Für einige neotropische Arten konnte gezeigt werden, dass Information über die Lage einer neuen Futterstelle zwischen Familienangehörigen kommuniziert werden kann (Cocroft, 2001; Cocroft & Hamel, 2010). Entdeckt eine Nymphe der Buckelzikade *Calloconophora pinguis* eine geeignete Stelle, um Pflanzensaft zu saugen, produziert sie Substratvibrationen, die sich durch den Pflanzenstängel ausbreiten und von ihren Geschwistern wahrgenommen werden können und deren Suchaktivität steigert (Cocroft, 2005). Es wäre vorteilhaft für Buckelzikaden, wenn das Vibrationssignal über die Information des Vorhandenseins einer guten Futterquelle hinaus auch Information über deren Lage enthalten würde. Vibrationen breiten sich in Pflanzenstängeln insbesondere als BiegeWellen aus (Michelsen et al., 1982). Die mechanische Reaktion des Körpers der Buckelzikade *Umbonia crassicornis* auf BiegeWellen ist dergestalt, dass den Tieren Richtungsinformation zugänglich sein sollte. Die Amplitudenunterschiede des Substrates an den Messpunkten der Vorder- und Hinterbeine werden durch Aufschaukeln des gesamten Insektenkörpers noch verstärkt (Cocroft et al., 2000). Ob Buckelzikaden diese Information aber tatsächlich erhalten, bleibt vorerst ungewiss.

Blattschneiderameisen nutzen Vibrationskommunikation, um Nestgenossen in verschiedenen Kontexten zu rekrutieren. So stridulieren Blattschneiderameisen, wenn sie verschüttet werden. Die Stridulationssignale werden als Substratvibrationen weitergeleitet und können von Nestgenossen wahrgenommen werden. Solch ein Verschüttetenalarm lockt Nestgenossen zu dem Unglücksort und animiert sie dazu die Verschüttete auszugraben (Markl, 1967; Pielström & Roces, 2012). Ob allerdings Substratvibrationen oder andere Reize für die Orientierung genutzt werden, bleibt offen.

In einem ganz anderen Kontext produzieren Blattschneiderameisen während des Blattschneidens mit ihren Mandibeln Vibrationssignale. Es wird diskutiert, ob diese Vibrationen einen vorteilhaften Effekt auf den Schneidevorgang an sich haben (Tautz et al., 1994). Besser untersucht ist jedoch die rekrutierende Wirkung dieser Signale auf Arbeiter, die zur kollektiven Ausbeute des Futterstücks führt (Roces & Hölldobler, 1996, Roces et al., 1993). Außerdem nutzt *Atta cephalotes* Vibrationskommunikation, um sich gegen parasitische myrmekophile Dipteren der Familie Phoridae zu verteidigen. Kleine Soldaten werden durch Substratvibrationen, die während des Schneidens von Blattstücken entstehen, angelockt und erklettern das Blattstück, um es gegen die Fliegen zu verteidigen (Roces & Hölldobler, 1995). Auch wird Stridulation bei *Atta vollenweideri* im Kontext der Nesterweiterung beobachtet und führt ebenfalls zu kollektiven Aktionen (Pielström & Roces, 2012). Es wäre für Blattschneiderameisen in



allen genannten Kontexten vorteilhaft, wenn sie den Substratvibrationen Richtungsinformation entnehmen könnten. Bisher vermag es allerdings keine Untersuchung andere Reize, die für die Orientierung genutzt werden könnten, auszuschließen.

Für einen Ameisenräuber konnte gezeigt werden, dass er Richtungsinformation erhält. So können die Larven des Ameisenlöwen *Myrmeleon formicarius* die von *Formica rufa* verursachten Substratvibrationen über mehrere Zentimeter detektieren und erhalten so Information über die Richtung, aus der sich die Ameise nähert (Devetak, 1985). Sie bewerfen Ameisen, die sich in der Flanke ihres Trichters befinden, mit Sand. Dadurch lösen sie kleine Sandlawinen aus und erhöhen die Wahrscheinlichkeit, mit der die Ameise gefangen werden kann. Für einen zielgerichteten Wurf benötigen Ameisenlöwen Information über die Richtung, aus der sich die Ameise nähert. Playbackversuche zeigen, dass sie diese Information Substratvibrationen, ausgelöst durch die Ameisenbewegung, entnehmen können (Fertin & Casa, 2007). Es wird spekuliert, dass die besonderen Eigenschaften des Mediums Sand die Detektion von Richtungsinformation begünstigen. So ist der Skorpion *Paruroctonus mesaensis* in der Lage, aus Vibrationen, die Beutetiere durch Bewegungen im Wüstensand verursachen, auf die Richtung zu schließen, in der sich das Beutetier befindet. Versuche mit zwei beweglichen Plattformen, auf denen der Skorpion steht und die zeitlich versetzt angesteuert wurden, konnten zeigen, dass Laufzeitunterschiede von den Skorpionen detektiert werden können. Wurden mit Hilfe der zwei Plattformen Amplitudenunterschiede simuliert, konnte der Skorpion dies ebenfalls für die Orientierung nutzen. *Paruroctonus mesaensis* besitzt zwei vibrationssensitive Mechanorezeptoren an jedem Tarsus. Die *basitarsal compound slit sensilla* sprechen am besten auf Oberflächenwellen (Rayleigh-Wellen) an und die sensorischen Haare reagieren am besten auf Kompressionswellen (P-Wellen) des Untergrundes (Brownell & Farley, 1979a). Verhaltensexperimente mit Skorpionen, denen die Mechanorezeptoren entfernt wurden, zeigen, dass nur mit ihnen die Ausbreitungsrichtung von Vibrationen wahrgenommen werden kann. Information über die Richtung, in der die Quelle einer Substratvibration liegt, wird gewonnen, indem die Tarsen aller acht Beine kreisförmig auf das Substrat gestellt werden und Zeitunterschiede zwischen dem Eintreffen der Vibrationswelle an den acht Beinen ausgewertet werden (Brownell & Farley, 1979b). Die Skorpione können Laufzeitunterschiede von bis zu 0,2 ms zwischen dem Bein, das der Vibrationsquelle am nächsten ist, und dem am weitesten entfernten Bein auflösen und reagieren maximal sensitiv auf Laufzeitunterschiede von 0,8 bis 1 ms (Brownell & Farley, 1979b). Bis in eine Entfernung von 15 cm kann *Paruroctonus mesaensis* die Information über die Entfernung einer Vibrationsquelle erhalten. Ist die Vibrationsquelle weiter entfernt, kann die Richtung, in der sie sich befindet, noch bis zu einer

Entfernung von 50 cm lokalisiert werden (Brownell & Farley, 1979c). Bezüglich der Weiterleitung von Vibrationen, die Orientierung ermöglichen, muss das Substrat mindestens einer von zwei Anforderungen gerecht werden. Vibrationen sollten sich entweder mit niedriger Geschwindigkeit im Substrat ausbreiten oder stark gedämpft werden. Trockener Wüstensand erfüllt diese beiden Bedingungen. P-Wellen breiten sich im losen Sand mit einer Geschwindigkeit von etwa 95 bis 120 m·s<sup>-1</sup> aus. Noch langsamer breiten sich Oberflächenwellen (Rayleigh-Wellen) mit einer Geschwindigkeit von nur 40 bis 50 m·s<sup>-1</sup> aus. Die biologisch relevante Vibrationswelle in diesem Kontext ist vermutlich die Rayleigh-Welle (Brownell, 1977).

### **Energetische Kosten und Reichweite der Vibrationskommunikation**

Der Schwarzkäfer *Psammodes striatus* ist eines der wenigen Insekten, für das energetische Kosten der Vibrationskommunikation anhand des verstoffwechsellten Sauerstoffes gemessen wurden. Männchen klopfen im Kontext der Partnerfindung mit ihrem Abdomen auf das Substrat. Die Substratvibrationen können von Weibchen noch in Entfernungen von über 50 cm wahrgenommen werden und veranlassen es zu antworten. Männchen erhalten dadurch Information über die Anwesenheit und über den Aufenthaltsort des Weibchens und können so zu ihm finden. Männchen würde es netto etwa zehnmal mehr Energie kosten, wenn sie ohne Vibrationskommunikation die Weibchen suchen würden (Lighton, 1987).

Zahlreiche Faktoren können sich auf die Effektivität von Signalen auswirken. Für Insekten, die Luftschall als Medium für Kommunikation nutzen, gibt es physikalische Grenzen, die Produktion und Weiterleitung von Signalen betreffend, die die Signalfrequenz mit der Körpergröße verknüpfen. Die Effizienz, mit der sich Schall ausbreitet, ist von der Größe der produzierenden Struktur abhängig (Bennet-Clark, 1998; Cocroft & DeLuca, 2006). Umso niedriger die für die Kommunikation genutzte Frequenz ist, desto größer muss die produzierende Struktur sein, um effizient Schallenergie auf das Medium übertragen zu können (Michelsen & Nocke, 1974). Dies führt zu einem unteren, nicht aber zu einem oberen Limit der Frequenz, die für akustische Kommunikation genutzt werden kann. Sobald die Schallenergie allerdings auf das Medium übertragen wurde, werden hohe Frequenzen stärker gestreut und stärker gedämpft als niedrigere Frequenzen. Dies hat zur Folge, dass hohe Frequenzen für die Kommunikation über große Distanzen viel schlechter geeignet sind als niedrige Frequenzen (Bradbury & Vehrencamp, 1998).

Darüber hinaus können die physikalischen Eigenschaften des Mediums Einfluss auf die Produktion von Signalen haben. So variiert der Gesang von Kohlmeisen abhängig

von dem Habitat, in dem sie leben. In dichtem Wald zeichnen sich die Gesänge durch einen engeren Frequenzbereich und niedrigere Frequenzmaxima aus als in offenem Gelände. Die Eigenschaften des Mediums - Luft und einige Bäume bzw. Luft und viele Bäume - haben größeren Einfluss auf den Gesang der Kohlmeise als Klima, Körpergröße, Höhe des Astes über dem Boden, auf dem sich die Kohlmeise befindet oder intraspezifische akustische Konkurrenz (Hunter & Krebs, 1979).

Da es nicht möglich ist, Vibrationskommunikation zu verstehen, ohne die Eigenschaften des Mediums zu berücksichtigen, folgt, soweit es zum Verständnis dieser Arbeit notwendig ist, ein Einblick in die akustischen Eigenschaften von Festkörpern.

### **Wellenausbreitung in Festkörpern**

Im Hinblick auf akustische Kommunikation durch Substratvibrationen sind die wichtigen physikalischen Größen der Wellenausbreitung im Substrat vor allem die Raumwellengeschwindigkeiten, die daraus resultierenden Oberflächengeschwindigkeiten und die elastischen Module sowie die daraus abgeleiteten Größen. Erst die Kenntnis dieser Größen erlaubt eine Charakterisierung der elastischen Eigenschaften des Termitennestes und hilft damit, biologische Prozesse, wie die durch positive Rückmeldung verstärkte Alarmkommunikation oder die Orientierung anhand von Substratvibrationen, besser zu verstehen.

Raumwellen breiten sich, ausgehend von einer Punktquelle, als Kugelwelle durch einen Festkörper aus. Abhängig von der Schwingungsrichtung in Bezug auf die Ausbreitungsrichtung (Polarisation) können zwei verschiedene Arten von Raumwellen unterschieden werden. Kompressions- oder Longitudinalwellen schwingen in Ausbreitungsrichtung. Dieser Wellentyp hat die größte Ausbreitungsgeschwindigkeit ( $V_p$ ) und wird daher immer zuerst an den Schwingaufnehmern erfasst – deshalb auch der Name primäre oder P-Welle. Als Transversal- oder Scherwelle werden solche Wellen bezeichnet, deren Partikel perpendicular zur Ausbreitungsrichtung schwingen. Diese Wellen wandern etwas langsamer als P-Wellen und treffen meist als zweite Welle ein. Daher werden sie S-Welle für sekundäre Welle genannt. Die Wellenausbreitung an den Grenzflächen eines Körpers kann man formal als Interaktion von P- und S-Wellen beschreiben, die auf eine freie Oberfläche treffen. Oberflächenwellen lassen sich hauptsächlich in zwei Wellentypen, Rayleigh- und Love-Wellen, unterscheiden (White, 1965; Chen & Ong, 2012; Meskouris et al., 2007). In einigen Studien konnte die biologische Bedeutung von Oberflächenwellen für die Kommunikation und die Beutelokalisation demonstriert werden (Aicher & Tautz, 1990;

Brownell, 1977; Brownell und Farley, 1979b). Oberflächenwellen in Festkörpern sind viel komplexer als Wellen in Luft oder Wasser. Dies liegt zum einen daran, dass die aus biologischer Sicht interessanten Festkörper in den seltensten Fällen eine homogene Struktur haben und es daher große Unterschiede in der Ausbreitungsgeschwindigkeit und der Dämpfung gibt (Ewing, 1989; White, 1965). Zum anderen können Festkörper selektiv bestimmte Frequenzen filtern, wie dies z.B. für Pflanzenstängel gezeigt wurde (Michelsen et al., 1982). Unter den verschiedenen Typen von Oberflächenwellen erscheinen Rayleigh-Wellen am geeignetsten, um für Kommunikation genutzt zu werden. Auf der einen Seite breiten sich Rayleigh-Wellen zwar in den meisten Festkörpern dispersiv aus, das heißt, die Ausbreitungsgeschwindigkeit ist abhängig von der Wellenlänge (White, 1965), was zu einer Degeneration von Signalen führen kann, doch wird auf der anderen Seite die mechanische Energie nur sehr schwach gedämpft, was zu einer hohen Reichweite der Signale führt. Zudem breiten sich Rayleigh-Wellen im Medium langsamer aus als P- und S-Wellen.

Termiten laufen über das Substrat und befinden sich demnach an einer Grenzfläche zwischen dem Nestsubstrat und der Luft. Daher wird im Folgenden den Oberflächenwellen besondere Aufmerksamkeit geschenkt.

---

## Fragestellung

Der ökologische Erfolg der Termiten ist eng verknüpft mit ihrer eusozialen Lebensweise. Diese Lebensweise erfordert die Kommunikation mit Nestgenossen in verschiedenen Situationen. Im Rahmen dieser Arbeit sollen verschiedene Aspekte der Vibrationskommunikation bei Termiten untersucht werden. Dazu sollen Kontext, Information und Physik der Trommelsignale, geleitet von folgenden Fragen, untersucht werden:

- Sind neben den westafrikanischen auch andere Termitenarten fähig, mit Trommelsignalen über große Distanzen zu kommunizieren? Gibt es diesbezüglich Unterschiede zwischen niederen und höheren Termiten?
- Sind die Trommelsignale der Termiten inter- oder intraspezifische Signale? Trommelsignale könnten als interspezifisches Warnsignal an sympatrisch lebende Termiten gerichtet sein, um kostenintensive Interaktionen an der Territoriumsgrenze zu vermeiden. Dafür sollten sich die Alarmsignale zum einen zwischen den Termitenarten unterscheiden, zum anderen sollten diese Unterschiede diskriminiert werden können.
- Wodurch wird Alarmverhalten ausgelöst? Sowohl Luftstöße als auch Vibrationen entstehen bei dem Aufbrechen des Nestes durch Räuber und lösen möglicherweise Alarmtrommeln aus.
- Welche Mechanismen ermöglichen Fernkommunikation und wie viele Termiten sind daran beteiligt?
- Welche Rolle spielt das Termitennest als weiterleitendes Medium für die Vibrationskommunikation? Möglicherweise dient die Struktur des Nestes nicht nur der Aufrechterhaltung seiner Homöostase und dem Schutz vor Räufern, sondern auch der Kommunikation.
- Welche Informationen werden durch die Trommelsignale kodiert? In diesem Kontext soll die Verhaltensreaktion, die Termiten auf Trommelsignale zeigen, untersucht werden. Auch soll getestet werden, ob die Angehörigen verschiedener Kasten auf Trommelsignale unterschiedlich reagieren.
- Werden Trommelsignale auch im Kontext der Orientierung genutzt? Termiten konstruieren weitverzweigte unterirdische Galeriesysteme, in denen sie sich orientieren müssen. Um effizient auf Trommelsignale reagieren zu können, wird Information über die Lage der Alarmquelle benötigt.

---

## **Studiengebiete und Biologie der Versuchstiere**

### **1 Studiengebiete**

Experimente im Feld wurden während dreier Aufenthalte an dem Lajuma Research Center in der südafrikanischen Provinz Limpopo durchgeführt. Dort wurde in den Monaten Oktober bis Dezember 2009, März bis Juni 2010 und April bis Juni 2011 geforscht. Des Weiteren wurden Untersuchungen in der südafrikanischen Provinz Mpumalanga auf der der Universität Witwatersrand zugehörigen Pullen Farm im Februar und März 2009 und im März 2012 durchgeführt. Weitere Verhaltensversuche wurden im Labor in Bochum durchgeführt. Untersuchungen der Materialeigenschaften des Termitennestes fanden auf Lajuma und in Bochum statt.

#### **1.1 Lajuma**

Das Lajuma Research Centre liegt in den Soutpansbergen der Provinz Limpopo, Südafrika (23° 2' 21" S, 29° 26' 50" E). Diese nördlichste südafrikanische Bergkette erstreckt sich über ca. 180 km in West-Ost Ausrichtung und zwischen 10 und 30 km in Nord-Süd Ausrichtung. Die Vegetation variiert von montanem Grasland über Wald zu Nebelregenwald (Hahn, 2003). Das Klima des Soutpansbergs weist zwei Jahreszeiten auf. Eine warme, feuchte Jahreszeit von Oktober bis März und eine trockene, kühlere Jahreszeit von April bis September. In der warmen, feuchten Jahreszeit mit Temperaturen zwischen 16 und 40° C fallen die meisten Niederschläge. Die Verteilung der Niederschläge ist kleinräumig sehr heterogen. Auf der zentralen Südseite des Bergmassives (Entabeni) fallen bis zu 2000 mm Jahresniederschlag, wohingegen wenige Kilometer weiter nordwestlich nur bis zu 340 mm gemessen werden. In der trockenen, kalten Jahreszeit mit Temperaturen zwischen 12 und 22°C fallen wenige und unregelmäßige Niederschläge (Kabanda, 2003). Lajuma erstreckt sich auf der Südseite des Mount Letjuma (1748 ü. NN) über einen Höhengradienten von etwa 500 Metern. Die Böden des Soutpansbergs setzen sich aus stark verwittertem Basalt und Sandstein und einem hohen Lehmanteil zusammen (Mostert et al., 2008).

#### **1.2 Pullen Farm**

Die Pullen Farm liegt in der südafrikanischen Provinz Mpumalanga etwa 35 km südöstlich von Nelspruit (25° 34' 19" S, 31° 10' 53" E) in den Krokodilpoortbergen. Die ehemalige Farm wird heute als Feldstation der School of Animal, Plant and Environmental Sciences der University of the Witwatersrand, Johannesburg genutzt. Das etwa 500 ha große Farmgelände liegt am Rande des Lowfeld auf etwa 1000 m Höhe. Die Vegetation wird als Malelane Mountain Bushveld und Woodland klassifiziert

(Gertenbach, 1983; Mucina & Rutherford, 2006). Jährlich fallen, mit zunehmender Höhe ansteigend, etwa 600-1100 mm Niederschlag. Die meisten Niederschläge fallen in den Monaten Dezember bis Februar. Die trockensten Monate sind Juli und August (Gertenbach, 1980). In den Sommermonaten werden im Lowveld Temperaturen von bis zu 44 °C erreicht, selten wird in höheren Lagen im Winter die Frostgrenze erreicht (Venter & Gertenbach, 1986). Die Böden sind sandig und lehmhaltig (Gertenbach, 1983).

## **2 Biologie der Versuchstiere**

Die Versuche wurden mit den beiden höheren Termiten *Macotermes natalensis* und *Odontotermes* sp., sowie der niederen Termiten *Zootermopsis nevadensis* durchgeführt. Im Folgenden sollen, neben einer kurzen Einführung, die Unterschiede in der Lebensweise herausgestellt werden, die im Kontext meiner Fragestellung von Bedeutung sind.

Die Familie Termopsidae ist eine basale Familie der Ordnung Isoptera (Howard & Thorne, 2011). In Bezug auf die Koloniegroße, soziale Organisation, Nestarchitektur und Kastenpolymorphismus stellt sie, zusammen mit den Familien Mastotermitidae und Kalotermitidae, die ursprünglichsten rezenten Termitenarten (Howard & Thorne, 2011; Inward et al., 2007b; Thorne, 1997). Eggleton & Tayasu (2001) argumentieren jedoch für eine andere evolutionäre Perspektive. Die Familie Termopsidae ist sehr gut an kalte Klimata und große Höhen angepasst, daher kann ihre schabenähnliche Lebensweise auch als eine erfolgreiche Strategie angesehen werden, solche Lebensräume zu erobern. Sie legt ihre Nester in feuchtem Holz an und ernährt sich auch von diesem. Ihr Verbreitungsgebiet ist auf feuchte Wälder mit einem milden Klima beschränkt. Alle Arten dieser Familie besitzen eine Soldatenkaste, aber keine echten Arbeiter (Eggleton, 2011). Auch in Bezug auf die Entwicklung von Kommunikation gilt die Familie Termopsidae als ursprünglich. Chemische Kommunikation durch Pheromone ist im Vergleich zu höheren Termiten ausgeprägter. So nutzen sowohl die weiblichen als auch die männlichen Geschlechtstiere Pheromone im Kontext der Partnerfindung (Pasteels, 1972). Viele niedere Termitenarten können sekundäre Geschlechtstiere produzieren. Arbeiter können sich zu sekundären Geschlechtstieren umwandeln, wenn die Königin oder der König stirbt (Thorne, 1997). Bei einigen niederen Termitenarten wie *Zootermopsis nevadensis* können sich sogar Soldaten zu reproduktiven Geschlechtstieren umwandeln, die dann noch die soldatentypischen verlängerten Mandibeln besitzen, sich aber ansonsten wie Geschlechtstiere verhalten. Reproduktive Soldaten treten nur in primitiven, sozial weniger weit entwickelten basalen

Termitenarten auf und stellen möglicherweise ein Bindeglied zwischen sozialen Schaben und den altruistischen und sterilen, nur zur Verteidigung fähigen Soldaten höherer Termiten dar (Johnson et al., 2011).

Für die Termitenforschung ist *Zootermopsis* (Emerson) eine besonders wichtige Gattung der Familie Termitidae. In der Gattung *Zootermopsis* sind drei Arten beschrieben, deren Verbreitung auf die nearktische Region beschränkt ist (Thorne et al., 1993; Weesner, 1970). Morphologisch unterscheiden sich *Zootermopsis nevadensis* (Hagen), *Z. angusticollis* (Hagen) und *Z. laticeps* (Banks) besonders in der Form des Pronotums und in der Größe ihrer Geschlechtstiere (Nutting, 1965; Aldrich et al., 2007). *Zootermopsis nevadensis* ist entlang der Pazifischen Küste Kanadas und der USA zu finden und bevorzugt eine relativ feuchte Umgebung. Diese Art ist recht unempfindlich gegenüber niedrigen Temperaturen und daher in der Sierra Nevada bis in Höhen von über 2000 m zu finden (Weesner, 1970). Große Kolonien können bis zu 5000 Individuen zählen und beherbergen dann oft mehrere sekundäre Geschlechtstiere (Weesner, 1970). Die Art *Zootermopsis nevadensis* legt ihr Nest in einem Stück Nadelholz an, das gleichzeitig als Nahrung dient. Die inneren Strukturen des Nestes werden aus Kotpartikeln geformt (Becker & Seifert, 1962). Die Arten *Z. angusticollis* und *Z. nevadensis* werden weltweit in Laboren gehalten und sind gut untersuchte Modellorganismen.

Die artenreichste Familie der Termiten zeichnet sich durch den wahrscheinlich bedeutendsten Evolutionsschritt nach der Entwicklung der Eusozialität aus. Termitidae besitzen keine endosymbiontischen Flagellaten (Eggleton & Tayasu, 2001). Aus den basalen Termitidae haben sich zwei rezente Abstammungslinien entwickelt, die pilzzüchtenden Macrotermitidae und eine Linie, die alle anderen Arten der Familie umfasst. Die Termitidae zeichnen sich durch die am breitesten gestreuten Nahrungs- und Niststrategien innerhalb der Termiten aus, die es ihnen ermöglicht haben, in tropischen Regenwäldern und Savannen eine Rolle als Ökosystemingenieur zu besetzen (Eggleton, 2000; Eggleton & Tayasau, 2001).

Der Subfamilie Macrotermitinae werden 330 Arten (Eggleton, 2000) in elf Gattungen (Aanen et al., 2002) zugeordnet. Alle Arten dieser Subfamilie sind fähig, Pilze der Gattung *Termitomyces* zu züchten. Alle Vertreter der Macrotermitinae leben in einer obligat mutualistischen Symbiose mit agaricoiden Basidiomyzeten der Gattung *Termitomyces*. Überwiegend anhand von morphologischen Merkmalen der Fruchtkörper sind für die pilzzüchtenden Termiten bisher 40 symbiontische Pilzarten beschrieben. Neuere Untersuchungen deuten auf eine noch höhere Artenzahl hin (Nobre et al., 2011). Pilzzüchtende Termiten sind in den Tropen und Savannen der



Alten Welt zu finden und haben sich in den afrikanischen Regenwäldern entwickelt (Aanen & Eggleton, 2005). Die größte Diversität und ökologische Bedeutung erreichen die Macrotermitinae in den Savannen Afrikas (Eggleton, 2000). Fossilien belegen eine sehr schnelle Radiation und geographische Ausbreitung im frühen Tertiär (Thorne et al., 2000). Die Soldaten vieler Arten dieser Familie besitzen große Labialdrüsen, mit denen sie Wehrsekrete, die aus Chinonen und Klebstoffen bestehen, abgeben können (Maschwitz & Tho, 1974).

Pilzzüchtende Termiten furagieren Holz, Blätter, trockenes Gras oder Dung, sammeln das geerntete organische Material in einer zentralen oder in mehreren kleinen Nestkammern und verarbeiten es zu einem Substrat, in das das Pilzmyzel einwachsen kann. Die Termiten pflegen die Pilzkultur, verhindern den Wuchs anderer Pilzarten und konsumieren verschiedene Entwicklungsstadien der Pilzsporen und des alten Myzels (Bignell, 2011). Alle Arten dieser Gattung trennen Nest und Futter voneinander (Eggleton & Tayasu, 2001). In Feuchtsavannen konsumieren pilzzüchtende Termiten etwa 1500 kg organisches Material pro Hektar und Jahr (Deshmugh, 1989).

In der Regel besitzen Termiten der Gattung *Odontotermes* (Holmgren) nur eine Soldatenkaste. Es gibt jedoch Ausnahmen, wie unter anderem *O. badius*, *O. fidens* und *O. mondon*, für die zwei Größen von Soldaten beschrieben sind. Ist ein Soldatendimorphismus vorhanden, besteht der Unterschied meist nur in der Größe der Soldaten. Die Köpfe der Soldaten sind mehr oder weniger langgestreckt und werden nach vorne schmaler. Eine Fontanelle mit Fontanelldrüse oder Fontanelleplatte ist vorhanden und der Clypeus wird relativ schmal ausgebildet. Die Antennen bestehen aus 15 bis 18 Gliedern. Arbeiter treten in dieser Gattung in zwei Größen auf (Holmgren, 1912). Die Gattung *Odontotermes* zeichnet sich morphologisch durch einen deutlich zu erkennenden Zahn in der Mitte der linken Mandibel aus. Innerhalb der Macrotermitinae umfasst die Gattung *Odontotermes* die meisten beschriebenen Arten (Darlington et al., 2008). Die bisherige Klassifizierung erfolgte morphologisch (Ahmad, 1949; Holmgren, 1912), phylogenetische Untersuchungen wurden noch nicht systematisch durchgeführt. Neuere molekularphylogenetische Studien an einigen ostafrikanischen Arten zeigen, dass die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gattung unklar sind und überarbeitet werden sollten (Darlington et al., 2008; Davision et al., 2001). Bisher sind 172 Arten innerhalb der Gattung *Odontotermes* beschrieben (Kambhampati & Eggleton, 2000).

Vertreter dieser Gattung sind in ganz Afrika und weiten Teilen Asiens verbreitet. Für Ostafrika sind 29 Arten beschrieben (Wanyonyi et al., 1984), für Südafrika 22 Arten (Uys, 2002).

Besonders dort, wo in den afrikanischen Savannen *Macrotermes* nicht vertreten ist, übernimmt *Odontotermes* eine Rolle als Ökosystemingenieur (Uys, 2002). Für Afrika werden sie als Zersetzer und als Agrarschädling beschrieben (Bignell & Eggleton, 2000; Mitchell, 2002). Die Arten *Odontotermes formosanus* und *Odontotermes hainanensis* sind dominante Vertreter der Gattung in China und werden aufgrund ihrer großen und weitverzweigten Nestanlage für Damnbrüche verantwortlich gemacht (Tian et al., 2009).

In der Gattung *Odontotermes* findet sich eine große Variationsbreite von Nesttypen, die sich bezüglich der Nestarchitektur erheblich zwischen den verschiedenen Arten (Kalshoven, 1954), aber auch innerhalb einer Art unterscheiden können (Turner, 1994). Es werden sowohl Nester mit weit verstreuten Pilzkammern, ohne zentrale Nestkammer und ohne einen Kamin oder andere an der Erdoberfläche sichtbare Strukturen konstruiert, als auch Nester mit einer zentralen und komplex gestalteten Pilzkammer, die über ausgeklügelte vertikale Kamine belüftet wird (Darlington, 1997). So legt die südafrikanische Art *Odontotermes transvaalensis* ihre Pilzgärten im Erdboden in bis zu 2 m Tiefe an und konstruiert Kamine, die bis zu 2 m über den Erdboden hinaus in die Höhe ragen können (Turner, 1994). Andere Arten der Gattung legen ihre Nester vollständig unter der Erdoberfläche an oder beziehen die Außenwände großer *Macrotermes*-Nester. So beherbergen Nester von *Macrotermes michaelseni* neben den Erbauern im Schnitt etwa 2,1 weitere Termitenarten (Darlington, 2012). Unbewohnte *Macrotermes*-Nester können auch von anderen Termiten übernommen werden (Kalshoven, 1954).

Die Gattung *Macrotermes* (Holmgren) errichtet die großen und massiven Termitenhügel, die charakteristisch für die afrikanische Landschaft sind. Synonym wurden Termiten dieser Gattung auch als *Bellicositermes* (Emerson) und als *Amplitermes* (Sjöstedt) beschrieben. Wie der Gattungsname verrät, zählen die größten Termiten überhaupt zu der Gattung *Macrotermes* (Uys, 2002). Soldaten können eine Größe von über 2 cm erreichen und Königinnen werden regelmäßig bis zu 10 cm lang (Krishna & Weesner, 1970). Es werden 47 Termitenarten zu der Gattung *Macrotermes* gezählt. Die höchste Diversität erreicht die Gattung mit 34 Arten in der orientalischen Region, in Afrika sind 13 Arten vertreten, die dort allerdings eine besonders wichtige ökologische Rolle übernehmen (Kamhampati & Eggleton, 2000). Für das südliche Afrika sind die 6 *Macrotermes*-Arten *M. falciger* (Gerstäcker), *M. michaelseni* (Sjöstedt), *M. natalensis* (Haviland), *M. subhyalinus* (Rambur), *M. ukuzii* (Fuller) und *M. vitrialatus* (Sjöstedt) beschrieben (Uys, 2002).

Mit Ausnahme von *M. falciger* und *M. vitrialatus*, die unter freiem Himmel furagieren können, erreichen alle anderen *Macrotermes*-Arten des südlichen Afrikas ihre

Furagierplätze im Schutz von Galleriegängen und bedecken das Futter mit einer Schicht aus Erde (Uys, 2002). Diese Gattung hat im südlichen Afrika auch als Schädling eine ökonomische Bedeutung. Betroffen sind unter anderem Eukalyptus-, Akazien- und Kiefernplantagen, Maisfelder, Rasen und Erdnusspflanzungen, aber auch fast alle Arten von hölzernen Strukturen z.B. in Gebäuden oder Zäunen (Lefèvre-Rouland, 2011; Uys, 2002).

Die Radiation und geographische Ausbreitung der Gattung *Macrotermes* hat wahrscheinlich im Miozän im Zuge der Ausbreitung trockener Savannenlandschaften auf dem afrikanischen Kontinent stattgefunden (Brandl et al., 2007). In Westafrika ist *Macrotermes bellicosus* in vielen Gebieten der wichtigste Zersetzer (Collins, 1981a; Korb & Linsenmair, 2001). In solchen Gebieten können bis zu 37 bewohnte Kolonien pro Hektar gefunden werden (Lepage, 1984). Ein Teil des Nestes wird epigäisch angelegt.

*Macrotermes natalensis* (Synonym *Bellicositermes natalensis*) ist die im südlichen Afrika am weitesten verbreitete Art dieser Gattung. Sie ist sowohl in offenen Savannenlandschaften als auch in Wäldern zu finden und spielt als Schädling an Gebäuden und in der Landwirtschaft eine große Rolle (Ruelle, 1970). Die oberirdische Struktur des Nestes von *Macrotermes natalensis* misst durchschnittlich nur etwa 0,75 m und ist damit wesentlich kleiner als die Hügel der westafrikanischen Arten *Macrotermes bellicosus* und *Macrotermes subhyalinus* (Uys, 2002). Berichte über Bauten von *Macrotermes natalensis*, die Höhen von bis zu 2 m erreichen, sind dennoch nicht selten (Grassé & Noirot, 1961) und in Ausnahmefällen können sie sogar Höhen von bis zu fünf Metern erreichen (Meyer, 2001). Die Höhe der Hügel von *Macrotermes michaelseni* korreliert linear mit dem Alter der Kolonie und kann daher verwendet werden um Populationsparameter abzuschätzen (Darlington & Dransfield, 1987).

Nester von *Macrotermes michaelseni* beherbergen bis zu 5 Mio. Individuen und zählen damit zu den größten Termitennestern überhaupt (Lepage & Darlington, 2000). Die Nester von *Macrotermes natalensis* im Krüger Nationalpark zählen zwischen 40.000 und 300.000 Individuen pro Nest (Meyer, 2001). Neben den beiden Geschlechtstieren setzen sich die Kolonien von *Macrotermes natalensis* aus vier weiteren Kasten zusammen, die unterschiedliche Aufgaben übernehmen (Traniello & Leuthold, 2000). Dies sind kleine und große Soldaten und kleine und große Arbeiter. Das Verhältnis von großen Soldaten zu Arbeitern wird für *Macrotermes michaelseni* mit 1 zu 14 bis 1 zu 50 angegeben und kann in Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren wie der Jahreszeit oder dem Alter der Kolonie variieren (Bouillon, 1970; Noirot & Darlington, 2000).

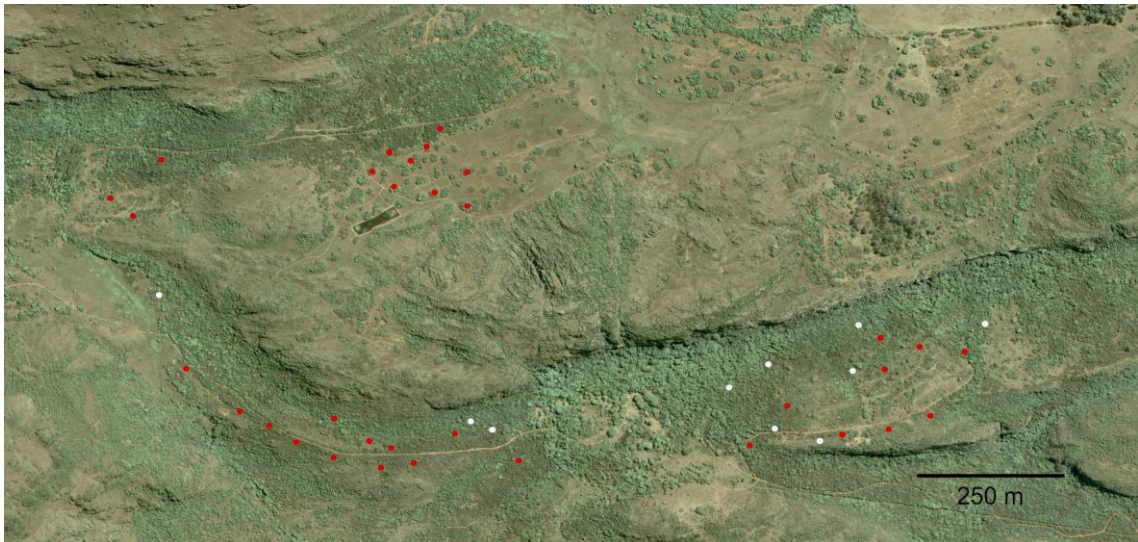
Im Krüger Nationalpark wurden große Nester von *Macrotermes natalensis* mit einem Anteil von bis zu 39,5 % großer Soldaten gefunden (Meyer, 2001).

Die im Folgenden beschriebenen Versuche wurden an der niederen Termitenart *Zootermopsis nevadensis* und den beiden höheren Termitenarten *Odontotermes* sp. und *Macrotermes natalensis* durchgeführt.

Untersuchungen der Vibrationswahrnehmung niederer Termiten erfolgten an *Zootermopsis nevadensis* in Bochum, Deutschland. Die Kolonie wurde in einem 20 cm x 20 cm x 6 cm großen Kunststoffbehälter gehalten und umfasste etwa 20 adulte Arbeiter und deutlich mehr Larven und Nymphen. Die Tiere wurden bei Raumtemperatur gehalten und wöchentlich wurde das Substrat angefeuchtet. Autoklaviertes unbehandeltes Kiefernholz diente als Nahrung. Die Tiere befinden sich seit 2004 in Bochum. Für die Versuche wurden Larven und Nymphen der letzten beiden Stadien und Arbeiter verwendet.

Die Versuche mit *Odontotermes* sp. wurden mit Termiten durchgeführt, die an insgesamt 11 verschiedenen Furagierplätzen, die sich über das ganze Gelände von Lajuma verteilten, durchgeführt. Die Lage von 10 dieser Furagierplätze ist der Luftbildaufnahme (Abb. 2) zu entnehmen, ein weiterer Furagierplatz befindet sich, zugunsten einer angemessenen Auflösung, außerhalb des abgebildeten Ausschnittes. Die untersuchten Furagierplätze von *Odontotermes* sp. befanden sich an der Oberfläche von stehendem Totholz. Die Termiten errichteten Galeriegänge an der Oberfläche der Bäume, in deren Schutz sie die Furagierplätze erreichten.

Versuche an *Macrotermes natalensis* wurden sowohl auf Lajuma als auch auf der Pullen Farm durchgeführt. Auf Lajuma sind Nester von *Macrotermes natalensis* auf dem gesamten Gelände in großer Zahl bis in eine Höhe von 1400 m zu finden. Es gibt keine Hinweise auf das Vorhandensein weiterer Arten der Gattung *Macrotermes* auf Lajuma. Es wurden 35 Termitenhügel von *Macrotermes natalensis* kartiert. Abbildung 2 zeigt eine Luftbildaufnahme von Lajuma auf der 33 dieser Termitenhügel eingezeichnet sind. Zwei weitere Termitenhügel von *Macrotermes natalensis* befinden sich, zugunsten einer angemessenen Auflösung, außerhalb des abgebildeten Ausschnittes. Alle Versuche mit *Macrotermes natalensis* auf Lajuma wurden mit Termiten aus diesen 35 Hügeln bzw. mit Termiten aus benachbarten Galeriegängen durchgeführt.



**Abb. 2:** Luftbildaufnahme von der Forschungsstation Lajuma und Umgebung in den Soutpansbergen, Südafrika. Das Bild zeigt 33 Termitenhügel von *Macrotermes natalensis* (rote Punkte) und 10 Furagierplätze von *Odontotermes* sp. (weiße Punkte) (Bild: Gaigher).

Die Versuche auf der Pullen Farm wurden mit großen Soldaten von *Macrotermes natalensis* aus vier verschiedenen Nestern durchgeführt. Nester von *Macrotermes natalensis* sind hier nicht so prominent vertreten wie auf Lajuma. Es wurden 9 Nester kartiert, allerdings ohne erschöpfend gesucht zu haben. Neben *Macrotermes natalensis* sind auch einige Nester von *Macrotermes falciger* zu finden.

Die Artbestimmung der afrikanischen Termiten erfolgte nach den Bestimmungsschlüsseln von Holmgren (1912) und Uys (2002). Für die Gattung *Macrotermes* standen zusätzlich Vergleichstiere aus der Sammlung von Uys (Institute of the Agricultural Research Council of South Africa, Pretoria) zu Verfügung.

Die Gattung *Odontotermes* wurde von Holmgren (1912) eingeführt und seitdem nicht mehr überarbeitet. Phylogenetische Studien an einigen ausgewählten Arten zeigen, dass diese Gattung dringend überarbeitet werden muss und eine Bestimmung auf Artniveau nicht möglich ist (Darlington et al., 2008; Davison et al., 2001; persönliche Kommunikation Uys). Die in dieser Studie untersuchte Art der Gattung *Odontotermes* wird daher im Folgenden als *Odontotermes* sp. angeführt.

---

## Material und Methoden

### 1 Alarmkommunikation bei Termiten

#### 1.1 Aufnahme und Playback von Trommelsignalen

Von den Termiten produzierte Substratvibrationen wurden mit zwei Schwingaufnehmern (DeltaShear-Aufnehmer mit Ladungsausgangssignal, B&K 4381), angeschlossen über zwei 120 cm lange Kabel an zwei Ladungsvorverstärker (B&K 2635) und ein zweispuriges digitales Aufnahmegerät (M-Audio, Mikrotrack 2), aufgenommen. Soweit nicht anders beschrieben wurden die Schwingaufnehmer mit feuchtem Nestmaterial an die zu vermessende Struktur gekoppelt. Die Verbindungskabel wurden etwa alle 15 cm ebenfalls mit angefeuchtetem Nestmaterial fixiert. Soweit nicht anders angegeben wurden eine Abnahmerate von 44100 Hz und eine Aufnahmetiefe von 24 Bit gewählt. Die elektronisch geregelten Begrenzer des digitalen Aufnahmegerätes wurden deaktiviert. Soweit nicht anders vermerkt sind alle Amplituden der Vibrationssignale als Spitze-Spitze-Werte der Beschleunigung [ $\text{m}\cdot\text{s}^{-2}$ ] angegeben.

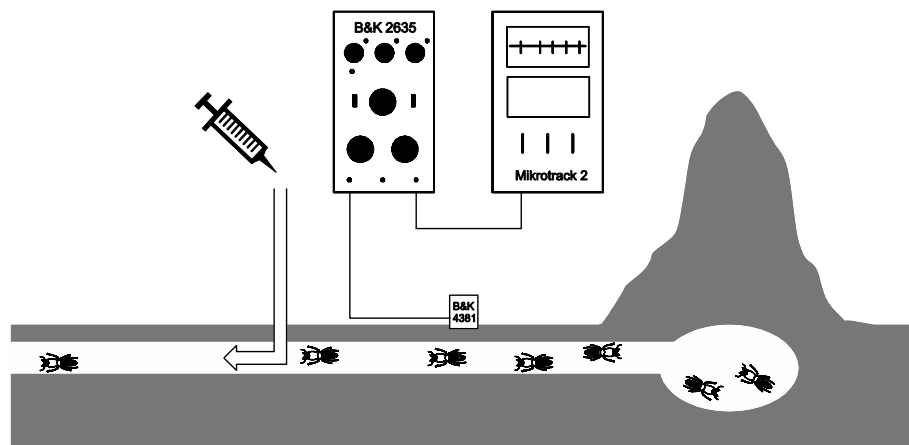
Bauartbedingt können die Schwingaufnehmer für Messungen in einem breiten Frequenzbereich eingesetzt werden. Die Ladungsvorverstärker lassen sich auf den relevanten Frequenzbereich einstellen. Es wurde ein Tiefpass-Filter von 10 kHz gewählt. In jeder Aufnahme wurde ein Referenzsignal aufgenommen, um die absolute Beschleunigung messen zu können. Hierzu wurde kurz vor dem Ende jeder digitalen Aufnahme ein Referenzsignal bei der jeweils gewählten Verstärkung aufgenommen. Das Referenzsignal besteht aus einem Sinus mit 159 Hz und einer von der gewählten Verstärkung abhängigen Amplitude. Da die für die Aufnahmen im Termitennest gewählten Verstärkungen von 1000, 100 oder 10 die Amplitude des Referenzsignals über dem maximalen Pegel des digitalen Aufnahmegerätes lagen, wurde das Referenzsignal sowohl mit der während der Aufnahme eingestellten Verstärkung als auch mit allen kleineren Verstärkungsstufen aufgenommen (z.B. 1000, 100, 10, 1 und 0,1). Vibrationsreize für die Playback-Versuche wurden mit den Computerprogrammen Audacity 2.0.2 (2012) und RavenPro (2012) generiert. Die digitalen Signale (WAV-Format) wurden über eine externe Soundkarte (Tascam, US144), zwei batteriebetriebene 12 W Verstärker (Kemo MO32S) und mit zwei Schwingerregern (B&K 4810) abgespielt.

#### 1.2 Auslösende Stimuli bei *Macrotermes natalensis*

Luftstöße, wie sie bei dem Aufbrechen des Nestes durch Räuber entstehen können, wurden mit einer 100 ml Spritze simuliert, die über einen 1 m langen flexiblen PVC-Schlauch ( $\varnothing=5$  mm) mit dem Nest verbunden war. Das Nest wurde mit einem 10 mm

Bohrer geöffnet und nach dem Einführen des Schlauches in einen Galeriegang mit angefeuchtetem Nestmaterial abgedichtet. Die Flussrate betrug etwa  $100 \text{ ml}\cdot\text{s}^{-1}$ . Drei verschiedene Gasgemische mit jeweils unterschiedlichem  $\text{CO}_2$ -Gehalt sollten den Atem von Vertebratenprädatoren simulieren. Atmosphärische Luft ( $< 0,04 \text{ Vol.-% CO}_2$ ) aus der Umgebung des Nestes, menschliche Atemluft (etwa  $4 \text{ Vol.-% CO}_2$ ) und Kohlendioxid aus einer  $16 \text{ g}$  Kartusche ( $>60 \text{ Vol.-% CO}_2$ ) wurden getestet. Die Reize wurden in zufälliger Reihenfolge gegeben. Um Habituation zu vermeiden, wurden die Versuche in Fünf-Minuten-Intervallen durchgeführt.

Die Reaktion der Termiten in Form von Alarmtrommeln wurde mit einem an der Nestoberfläche montierten Schwingaufnehmer (B&K 4381) erfasst. In  $10 \text{ cm}$  Entfernung zu der Nestöffnung wurde der Schwingaufnehmer mit feuchtem Nestmaterial in horizontaler Ausrichtung auf die Nestoberfläche montiert (Abb. 3). Substratvibrationen wurden wie unter 1.1 beschrieben aufgezeichnet.



**Abb. 3:** Schematische Darstellung des Versuchsaufbaues zur Ermittlung der alarmtrommelauslösenden Stimuli. Luftstöße verschiedener  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen wurden mit einer  $100 \text{ ml}$ -Spritze produziert. Das Alarmtrommeln der Termiten wurde über einen Schwingaufnehmer (B&K 4381), der in  $10 \text{ cm}$  Entfernung von dem Ort der Reizgabe montiert wurde, und einen Ladungsvorverstärker (B&K 2635) mit einem digitalen Aufnahmegerät (M-Audio, Mikrotrack 2) aufgenommen.

Alarmsignale wurden als Reaktion auf die Luftstöße gewertet, wenn innerhalb von einer Sekunde nach dem Ende des Reizes Termiten Alarmtrommelverhalten zeigten. Es war notwendig, eine Schwellenamplitude festzulegen, um Termiten, die in großer Entfernung von dem Ort des Reizes Alarmtrommeln zeigen, nicht zu berücksichtigen. Dies sollte die Wahrscheinlichkeit erhöhen, dass der aufgenommene Trommelalarm tatsächlich eine Reaktion auf den Luftstrom war. Die Entfernung, in der sich eine trommelnde Termite zu den Schwingaufnehmern befindet, kann anhand der Amplitude des Trommelschlages abgeschätzt werden, da die Vibrationswelle beim Durchlaufen

des Nestmaterials gedämpft wird. Es wurde eine untere Schwellenamplitude von  $0,007 \text{ m}\cdot\text{s}^{-2}$  gewählt, die mit einer Entfernung von etwa 60 cm zwischen dem Schwingaufnehmer und der trommelnden Termitenkorrespondiert.

### 1.3 Auslösende Stimuli bei *Odontotermes* sp.

Das Nest von *Odontotermes* sp. besteht aus zahlreichen Kammern und wird vollständig unterirdisch angelegt. Oberirdisch sind die einzigen sichtbaren Strukturen die weitverzweigten Galeriegänge, die besonders auf Baumstämmen gut aufzufinden sind. Alle im Folgenden beschriebenen Versuche an *Odontotermes* sp. wurden an erdüberdeckten Furagierplätzen bzw. in den auf die Furagierplätze zulaufenden Galeriegängen gemacht. Das Futterstück selbst bildet dabei oft den Untergrund der Galeriegänge und Furagierplätze. Das Medium, entlang dessen Grenzfläche sich Alarmtrommeln in Form von Substratvibrationen ausbreitet, ist folglich das Holz der befallenen Bäume. Alle Aufnahmen der Trommelsignale von *Odontotermes* sp. wurden auf Baumstämmen bzw. Ästen mit einem Durchmesser über 10 cm gemacht.

Luftstöße wurden mit einer 100 ml Spritze simuliert, die über einen 1 m langen ( $\varnothing=5 \text{ mm}$ ) flexiblen PVC-Schlauch mit den Galeriegängen verbunden war. Die Flussrate der drei verschiedenen Gasgemische ( $<0,04 \text{ Vol.-% CO}_2$ ;  $4 \text{ Vol.-% CO}_2$  und  $>60 \text{ Vol.-% CO}_2$ ) betrug etwa  $100 \text{ ml}\cdot\text{s}^{-1}$ . Die Reize wurden in zufälliger Reihenfolge gegeben. Um Habituation zu vermeiden, wurden die Versuche in Fünf-Minuten-Intervallen durchgeführt. Alarmsignale der Termiten wurden wie unter 1.1 beschrieben aufgenommen. Der Schwingaufnehmer wurde mit einer dünnen Schicht Bienenwachs auf das Holz geklebt.

### 1.4 Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung am Nest von *Macrotermes natalensis*

Der Reiz bestand aus einem Sinussignal mit einer Länge von 1 s. Um Störgeräusche am Anfang und am Ende des Signals zu vermeiden, wurde das Signal ein- und ausgeblendet (Rampenlänge jeweils 0,1 s). Es wurden sechs verschiedene Frequenzen (100, 200, 500, 800, 1000 und 2000 Hz) und Amplituden zwischen 5 und  $200 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-2}$  getestet. Die Auswahl von Frequenz- und Amplitudenkombination erfolgte in zufälliger Reihenfolge. Die Vibrationssignale wurden wie unter 1.1 beschrieben produziert. Mit Hilfe eines Statives wurde der Schwingerreger von oben auf das Termitennest gesetzt und über einen aufgeschraubten Kunststoffzylinder (55 mm x 17 mm) an das Nest gekoppelt. In 10 cm Entfernung vom Kopplungspunkt wurde ein Schwingaufnehmer (B&K 4381) montiert, um die Reaktion der Termiten in Form von

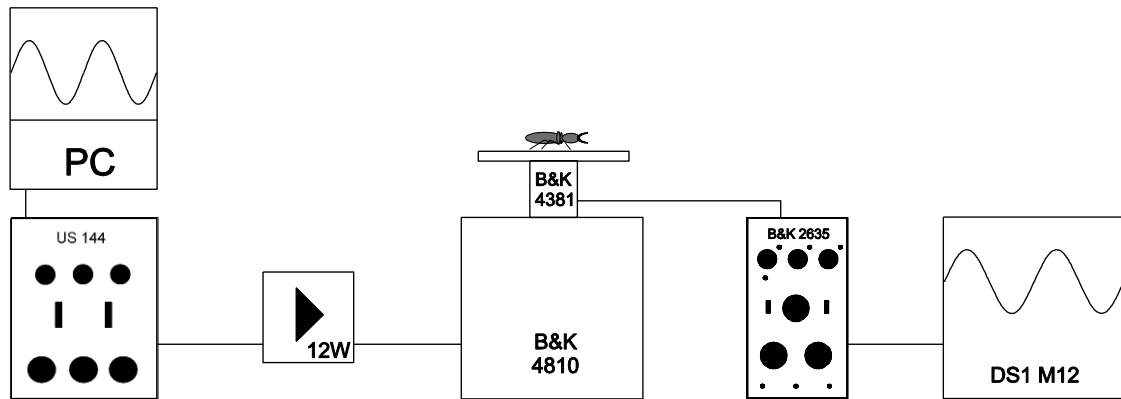


Alarntrommeln hörbar zu machen. Die Alarmsignale wurden mit einem Ladungsvorverstärker (B&K 2635) zehnfach verstärkt und mit einem digitalen Aufnahmegerät (M-Audio, Microtrack 2) aufgezeichnet. Alarntrommeln innerhalb von 1 s nach dem Einsetzen des Vibrationsreizes wurde als eine Reaktion der Termiten auf den Vibrationsreiz gewertet. Um Habituation der Termiten zu verhindern, wurden die Versuche in einem zeitlichen Abstand von 5 Minuten durchgeführt.

Um herauszufinden, ob ein Trommelalarm eine Reaktion auf einen Luftreiz darstellt, wurde das Auftreten spontaner Trommelalarme, also solcher ohne vorangegangenen Luftstoß, gemessen. Dafür wurden Aufnahmen der Nestvibrationen gemacht, ohne einen Reiz auszulösen und gezählt, wie oft Alarntrommeln in zuvor festgelegten Zeitfenstern auftrat. Dafür wurden die Aufnahmen in Fünf-Minuten-Intervalle geteilt und jeweils die ersten 5 s auf Alarntrommeln hin untersucht. Ein oder mehrere Einzelpulse eines Trommelalarms innerhalb des Intervalls wurden als ein spontaner Trommelalarm gewertet.

### **1.5 Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung von *Macrotermes natalensis* in einer Versuchsarena**

Termiten der Art *Macrotermes natalensis*, die für die im Folgenden beschriebenen Versuche verwendet wurden, stammen aus fünf Termitenhügeln des Lajuma Research Centers. Es wurden nur solche Nester gewählt, deren oberirdische Struktur, gemessen von der Basis im Lot bis zu der Spitze, mindestens eine Höhe von einem halben Meter hatte. Die Termitenhügel wurden nahe der Basis der oberirdischen Struktur mit einem Spaten aufgebrochen. An der Oberfläche erscheinende große Soldaten wurden mit einer Federstahlpinzette eingesammelt. Die Experimente wurden noch am gleichen Tag durchgeführt. Bis zu den Versuchen wurden die Termiten in Kunststoffcontainern, getrennt nach den jeweiligen Nestern, aufbewahrt. Um die Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung von *M. natalensis* zu ermitteln, wurde ein großer Soldat in eine Petrischale, deren Boden mit angefeuchtetem Filterpapier bedeckt wurde, gesetzt. Die Versuchsarena wurde mit einem durchsichtigen Deckel verschlossen und auf einem Schwingerreger (B&K 4810) befestigt. Als Leistungsverstärker wurde ein 12 W Verstärker (Kemo MO32S), versorgt durch eine 12 Volt Batterie, genutzt. Zwischen dem Schwingerreger und der Versuchsarena wurde ein Schwingaufnehmer (B&K 4381) montiert, um die tatsächliche Auslenkung der Versuchsarena bestimmen zu können. Über einen Ladungsverstärker (B&K 2635) und ein digitales Oszilloskop (Meilhaus DS1M12) konnten die Arenavibrationen über einen PC sichtbar gemacht werden (Abb. 4).



**Abb. 4:** Versuchsaufbau für die Ermittlung der Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung. Der Schwingerreger (B&K 4810) wurde über einen PC, eine externe Soundkarte (US 144) und einen Verstärker (Kemo 12 W) angesteuert. Auf dem Schwingerreger wurde ein Schwingaufnehmer (B&K 4381) und eine Plexiglasarena ( $\text{Ø}=3,5$  cm) montiert. In die Arena wurde ein großer Soldat von *Macrotermes natalensis* gesetzt. Über einen Ladungsvorverstärker (B&K 2635) und ein digitales USB-Oszilloskop (Melhaus DS1M12) konnte die Vibrationsamplitude gemessen werden.

Es wurde jeweils ein großer Soldat in die Versuchsarena gesetzt. Der Reiz bestand aus einem Sinussignal mit einer Länge von 1 s. Um Störgeräusche am Anfang und am Ende des Signals zu vermeiden, wurde das Signal ein- und ausgeblendet (Rampenlänge jeweils 0,1 s). Es wurden sechs verschiedene Frequenzen (100, 200, 500, 800, 1000 und 2000 Hz) getestet. In zufälliger Folge wurden Vibrations- und Scheinreize gegeben. Die Versuche wurden blind durchgeführt. Dem Beobachter wurde über Kopfhörer zeitgleich zu jedem Reiz bzw. Scheinreiz ein akustisches Signal vorgespielt. Daher wusste er nicht, ob es sich um einen Reiz oder einen Scheinreiz handelte. Um Habituation der Termiten zu verhindern, wurden die Versuche in einem zeitlichen Abstand von 5 Minuten durchgeführt. Eine Verhaltensänderung der Termiten während der Reizgabe wurde als Reaktion gewertet. Die Schwelle der Vibrationswahrnehmung wurde für jede Termiten einzeln ermittelt.

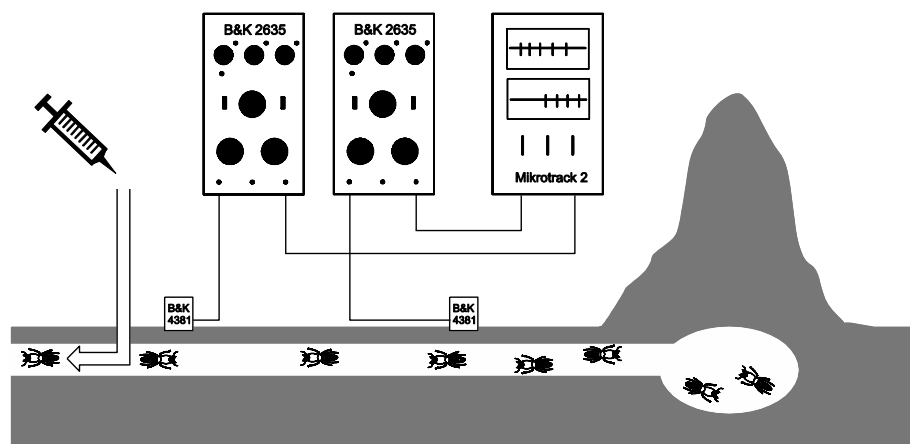
### 1.6 Reaktionszeit von *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp.

Als Reaktionszeit wird die Zeit verstanden, die zwischen dem Beginn eines Reizes und dem Beginn der Verhaltensreaktion des Tieres verstreicht. Die Versuche wurden an Nestern von *Macrotermes natalensis* bzw. an den Galeriegängen von *Odontotermes* sp. durchgeführt. Gereizt wurde entweder durch einen Luftstoß, wie unter 1.2 beschrieben oder mit sehr schwachen Vibrationen, wie unter 1.4 beschrieben. Termiten reagierten mit Alarntrommeln auf diese Reize. Sowohl die durch den Reiz unmittelbar verursachten Vibrationen als auch das Alarntrommeln wurde, wie unter 1.1 beschrieben, aufgenommen. Für die Bestimmung der Reaktionszeit wurde sowohl die

Zeit, die die Vibrationswelle benötigt, um von dem Schwingerreger durch das Substrat zu der jeweiligen Termiten zu laufen, als auch die Zeit, die die Vibrationswelle braucht, um von der trommelnden Termiten zu dem jeweiligen Schwingaufnehmer zu laufen, vernachlässigt. Dies ist zulässig, da bei einer maximalen Distanz von 0,5 m zwischen Schwingerreger und Termiten bzw. zwischen Termiten und Schwingaufnehmer und einer konservativ geschätzten P-Wellen-Ausbreitungsgeschwindigkeit von deutlich über  $200 \text{ ms}^{-1}$  Laufzeiten von weniger als 5 ms zu erwarten sind (Tosaya, 1982; White, 1965).

### 1.7 Weiterleitung der Trommelsignale von *Macrotermes natalensis*

Die Weiterleitung von Trommelsignalen über große Distanzen durch positives Feedback wurde in Galeriegängen untersucht. Dafür wurden zwei Schwingaufnehmer in verschiedenen Distanzen zueinander in den Galeriegängen montiert. Die Aufnahme der Vibrationssignale erfolgte wie unter 1.1 beschrieben. Alarmtrommeln wurde durch schwache Luftstöße ausgelöst. Die Stärke der Luftreize wurde so gewählt, dass das Substrat, das durch den Luftstoß auch in Schwingung versetzt wurde, die Schwellenamplitude der Wahrnehmung der Termiten (Spitze-Spitze-Wert  $< 10 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-2}$ ) nicht überschreitet. Die Luftstöße wurden mit einer 100 ml Spritze, die über einen flexiblen 1,5 Meter langen Schlauch an den Galeriegang angeschlossen war, erzeugt (Abb. 5). Die Flussrate der Luftströme betrug etwa  $100 \text{ ml}\cdot\text{s}^{-1}$ .



**Abb. 5:** Versuchsaufbau für die Messung der Weiterleitungsgeschwindigkeit des Trommelalarms. Die Schwingaufnehmer (B&K 4381) wurden in verschiedenen Distanzen zueinander positioniert. Die Aufnahme der Trommelsignale erfolgte über zwei Ladungsvorverstärker (B&K 2635) und ein digitales zweispuriges Aufnahmegerät (Mikrotrack 2). Alarmtrommeln wurde durch Luftstöße, produziert mit einer 100 ml Spritze, ausgelöst.

Der Schlauch wurde in 10 cm Entfernung zu dem ersten Schwingaufnehmer etwa 5 cm in den Galeriegang eingeführt. Die Schlauchöffnung wurde so positioniert, dass der austretende Luftstrom von den beiden Schwingaufnehmern weg wies, um eine direkte Reaktion der Termiten in der Nähe der beiden Schwingaufnehmer auf die Luftstöße zu verhindern.

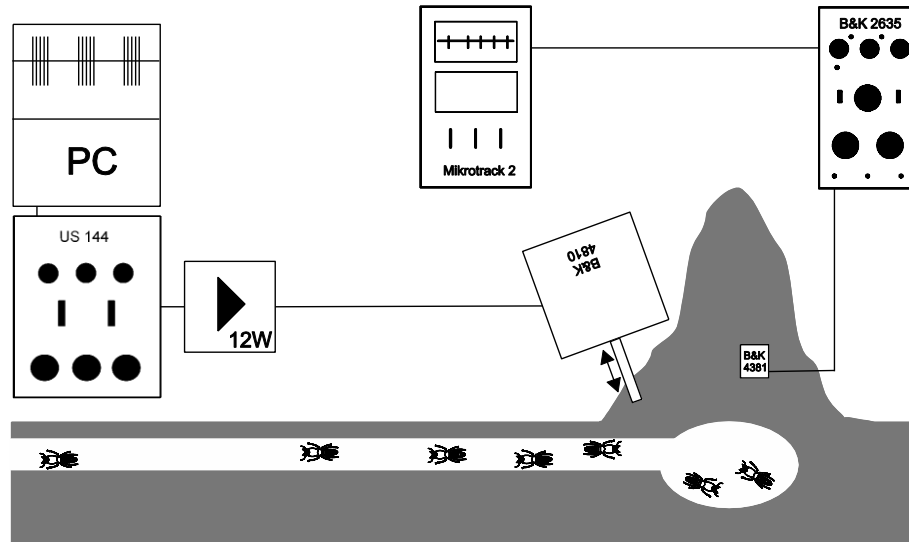
### **1.8 Weiterleitung der Trommelsignale von *Odontotermes* sp.**

Die Weiterleitung von Trommelsignalen über große Distanzen wurde für *Odontotermes* sp. in Galeriegängen auf Baumstämmen untersucht. Es wurde wie unter 1.7 beschrieben vorgegangen mit dem Unterschied, dass die Schwingerreger mit einer dünnen Schicht Bienenwachs auf die zuvor plangeschliffene Oberfläche der galerietragenden Baumstämme befestigt wurden.

### **1.9 Pulsfrequenzerkennung von *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp.**

Möglicherweise wird Alarmtrommeln nicht nur genutzt, um Nestgenossen zu alarmieren, sondern auch für die interspezifische Kommunikation mit konkurrierenden Termitenarten. Vorstellbar ist z.B. eine akustische bzw. vibratorische Reviermarkierung, wie sie bei Singvögeln weit verbreitet ist. Auf diese Weise könnten Konkurrenten von *Macrotermes natalensis*, wie z.B. *Odontotermes* sp. oder andere Arten der Gattung *Macrotermes*, gewarnt und dadurch aggressive kostenintensive Interaktionen vermieden werden. Dafür müsste die arteigene Pulsfrequenz von der Pulsfrequenz anderer Arten unterschieden werden können. Um dies zu prüfen, wurde an den Furagierplätzen von *Odontotermes* sp. und an Nestern von *Macrotermes natalensis* Alarmtrommeln verschiedener Pulsfrequenzen abgespielt. Künstlich erzeugte Trommelsignale wurden wie folgt generiert. Trommelsignale von *Macrotermes natalensis* wurden auf Nestmaterial, wie unter 1.1 beschrieben, aufgenommen und mit Vibrationssignalen, die mit dem Programm Audacity 2.0.2 generiert wurden, verglichen. Die künstlichen Trommelsignale wurden so oft verändert, bis eine größtmögliche Übereinstimmung zwischen den von Termiten und den vom Schwingerreger ausgelösten Breitbandschwingungen des Nestmaterials gegeben war. Das Zeit-Frequenz-Spektrum der Vibrationssignale wurde mit dem Programm Raven Pro (Raven Pro 1,4; Cornell Lab of Ornithology) berechnet, um die Kurzzeit-Fourier-Transformation der Vibrationssignale mittels Kreuzkorrelation vergleichen zu können. Der Schwingerreger wurde über einen PC angesteuert (siehe 1.1). Sechs verschiedene Pulsfrequenzen (8, 11, 14,17, 20 und 23 Hz) wurden getestet. Es wurde jeweils mit drei Pulsgruppen, die aus zehn Pulsen bestanden und einen

Pulsgruppenabstand von 1 s hatten, gereizt (Abb. 6). In 10 cm Entfernung zu dem Kopplungspunkt des Schwingerregers mit dem Nest bzw. mit dem Furagierplatz wurde ein Schwingaufnehmer (B&K 4381) montiert, um die Reaktion der Termiten hörbar zu machen.



**Abb. 6:** Pulsfrequenzerkennung von *Macrotermes natalensis*. In 10 cm Entfernung zu dem Kopplungspunkt des Schwingerregers (B&K 4810) mit dem Nest wurde ein Schwingaufnehmer (B&K 4381) montiert, um die Reaktion der Termiten für den Beobachter hörbar zu machen. Die künstlichen Alarmsignale wurden mit einem PC generiert über eine externe Soundkarte (US 144), einen Verstärker (Kemo, 12 W) und einen Schwingererger (B&K 4810) abgespielt. Die Trommelreaktion der Termiten wurde über einen Schwingaufnehmer (B&K 4381) und einen Ladungsvorverstärker (B&K 2635) mit einem digitalen Aufnahmegerät (Mikrotrack 2) aufgenommen. Es wurden 6 verschiedene Pulsfrequenzen getestet.

Die Alarmsignale wurden mit einem Ladungsvorverstärker (B&K 2635) 100fach verstärkt und mit einem digitalen Aufnahmegerät (M-Audio, Mikrotrack 2) hörbar gemacht. Um sicherzustellen, dass Termiten in den jeweiligen Nestern oberflächennah aktiv sind, wurde ein, in Bezug auf die Pulsfrequenz arteigener, Trommelalarm abgespielt und nur dann, wenn auf diesen Reiz eine Alarmreaktion zu vernehmen war, wurde 10 min später mit den Versuchen begonnen. Termitentrommeln innerhalb von 1 s nach dem Beginn des Reizes wurde als eine Reaktion auf das Alarmtrommeln gewertet.

### 1.10 Intra- und interspezifische Interaktionen von *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp. in einer Versuchsarena

Termiten der Arten *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp. wurden an verschiedenen Termitenhügeln bzw. an verschiedenen Furagierplätzen auf dem Lajuma Resarch Center gesammelt (Abb. 2) und bis zum Beginn der Versuche in

Kunststoffcontainern aufbewahrt. Die Fundorte wurden mittels GPS kartiert. Der Boden der Container wurde mit Filterpapier ausgelegt. Bis zum Beginn der Versuche wurden die Tiere in Dunkelheit aufbewahrt, wobei die Termiten verschiedener Fundorte getrennt untergebracht wurden. Die Versuche wurden innerhalb von 24 h nach dem Einfangen der Termiten durchgeführt. In Plexiglaspetrischalen ( $\varnothing=5,5$  cm), deren Boden mit angefeuchtetem Filterpapier bedeckt war, wurden die Versuche durchgeführt. Die Petrischalen wurden während der Versuche mit einem Deckel verschlossen. Von einem Assistenten wurden zwei Nestgenossen oder zwei Nicht-Nestgenossen einzeln in zwei neutrale Petrischalen überführt. Aus diesen Behältern wurden die zwei Termiten vom Beobachter gleichzeitig in eine Plexiglasarena ( $\varnothing=5,5$  cm) gesetzt und ihr Verhalten für 2 min beobachtet. Durch dieses Vorgehen war es möglich, die Beobachtungen der Interaktionen ohne Kenntnis der Nestgruppenkombination durchzuführen. Das Verhalten der Tiere wurde klassifiziert (Tab. 1).

**Tab. 1:** Ethogramm der intra- und interspezifischen Interaktionen in einer Versuchsarena von *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp.

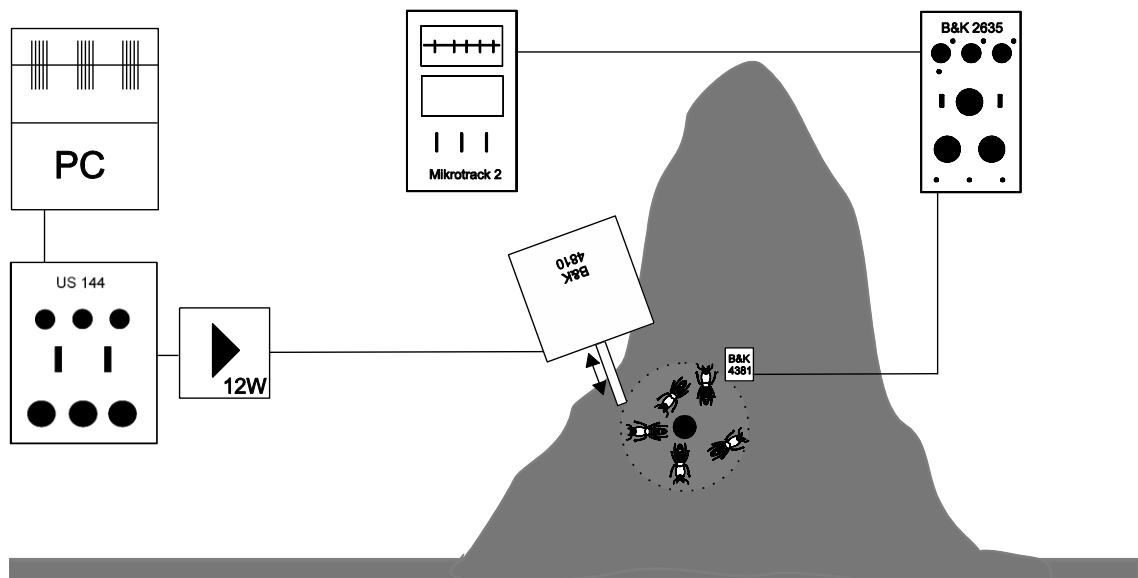
<b>Antennieren</b>	Die Termiten berühren sich mit ihren Antennen.
<b>Beißen</b>	Eine Termiten schließt ihre Mandibeln und berührt dabei die andere Termiten mit ihren Mandibeln. Oft werden Körperteile abgebissen.
<b>Öffnen der Mandibeln</b>	Die Mandibeln werden weit geöffnet und verbleiben mindestens eine Sekunde in der geöffneten Position.
<b>Jittering</b>	Termiten zuckt mit dem ganzen Körper mehrfach vor und zurück.
<b>Trommeln</b>	Die Kopfkapsel wird mehrfach auf den Arenaboden geschlagen.

Es wurde jeweils die Anzahl der gezeigten Verhaltensweisen pro Versuch bestimmt. Da es nicht möglich ist, die Termiten individuell zu markieren, ohne die Gefahr einzugehen, dadurch ihr Verhalten, insbesondere in Bezug auf Nestgenossen, zu beeinflussen, wurde darauf verzichtet. Interaktionen wurden als aggressiv bezeichnet, wenn mindestens eine Termiten eine andere mindestens einmal gebissen hat.

## 2 Orientierung anhand von Vibrationen bei Termiten

### 2.1 Reaktion von *Macrotermes natalensis* auf Trommelsignale am Nest

Die Reaktion auf Trommelsignale von großen Soldaten und Arbeitern wurde an der Nestoberfläche von Termitenhügeln beobachtet. In die Termitenhügel wurde eine runde, 8 cm große Öffnung gebohrt, die bis zu den ersten äußeren Quergängen hineinreichte (Abb. 7). Auf die Nestoberfläche in 14 cm Entfernung zu dem Mittelpunkt dieser Öffnung wurde ein Schwingerreger (B&K 4810) montiert. Der Schwingerreger wurde, wie unter 1.1 beschrieben, über einen PC angesteuert. Es wurden künstliche Trommelsignale abgespielt (siehe 3.9). Um die Kopplung des Schwingerregers mit dem Nestmaterial zu überprüfen, wurden die Nestvibrationen gemessen (siehe 1.1).



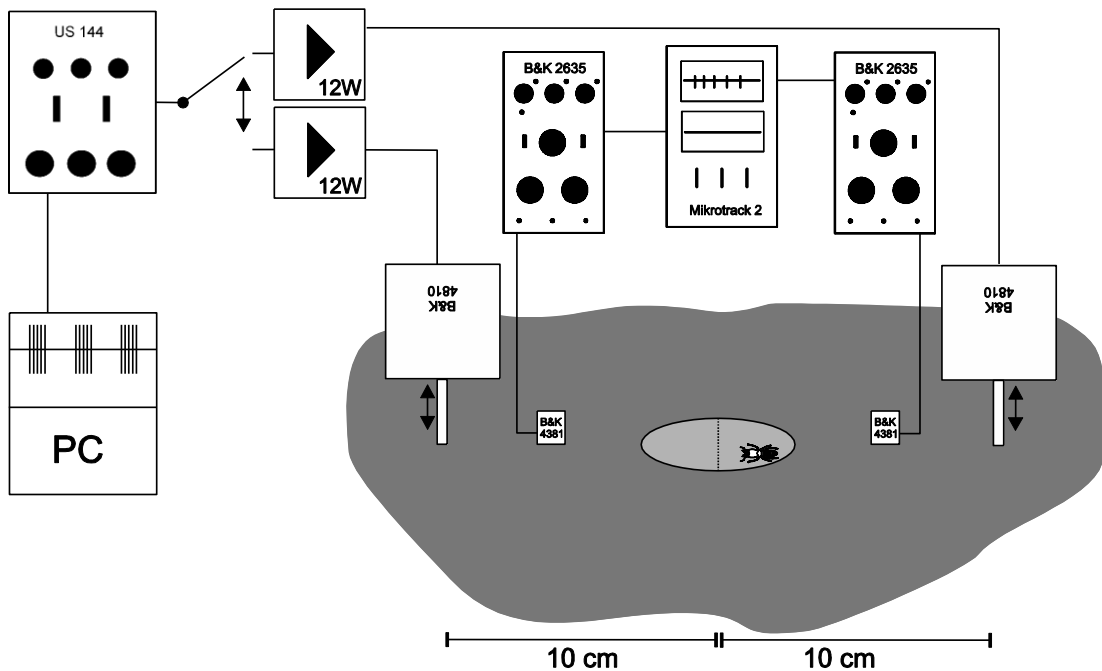
**Abb. 7:** Versuchsaufbau für die Untersuchung der Reaktion von großen Soldaten und Arbeitern von *Macrotermes natalensis* auf Alarmtrommeln an der Nestoberfläche. Die künstlichen Alarmsignale wurden mit einem PC generiert und über eine externe Soundkarte (US 144), einen Verstärker (Kemo, 12 W) und einen Schwingerreger (B&K 4810) abgespielt. Die Reaktion der Termiten in einem Umkreis von 14 cm um den Mittelpunkt der Nestöffnung herum wurde beobachtet. Es wurden sowohl Arbeiter als auch große Soldaten gezählt.

Mit den Experimenten wurde begonnen, wenn sich mindestens fünf Termiten an der Nestoberfläche aufhielten. Der Beobachtungsfokus lag auf einer Kreisfläche mit einem Radius von 14 cm um den Mittelpunkt der Öffnung herum (Abb. 7). Große Soldaten und Arbeiter wurden getrennt gezählt. Dann wurden die Vibrationsstimuli gegeben. Eine Minute nach der Reizgabe wurden große Soldaten und Arbeiter erneut gezählt. In zufälliger Reihenfolge wurden Kontrollexperimente, ohne Vibrationsstimuli, durchgeführt, um zu prüfen, inwieweit sich die absoluten Individuenzahlen bzw. das Kastenverhältnis im Laufe der Zeit ändert. Die zweite Zählung erfolgte eine Minute nach der ersten Zählung.

## 2.2 Reaktion von *Macrotermes natalensis* auf Trommelsignale in einer Versuchsarena

Um die Reaktion großer Soldaten von *Macrotermes natalensis* auf durch Trommeln verursachte Substratvibrationen untersuchen zu können, wurde ein 40 cm x 28 cm x 18 cm großes Stück Material aus einem Nest von *Macrotermes natalensis* geschnitten. Dieses Neststück war durchzogen von einigen Galeriegängen, grenzte unmittelbar an die zentrale Pilzkammer an und befand sich etwa 40 cm unter dem ursprünglichen Bodenniveau. In die in etwa plane Oberfläche dieses Neststückes wurden mit 20 cm Abstand zueinander zwei 2 mm tiefe Vertiefungen ( $\varnothing=0,5$  mm) gebohrt, die als Kopplungspunkte für den Schwingerreger dienten. Für die Übertragung der Vibrationen vom Schwingerreger auf das Substrat wurde eine 15 cm lange Kunststoffsonde auf den Schwingerreger geschraubt. Das Nestmaterial wurde so fixiert, dass sich dessen Position im Raum durch die Kopplung des Schwingaufnehmers auf die rechte bzw. linke Seite nicht änderte. Die Neigung der Oberfläche wurde konstant in der Waage gehalten. Der Schwingerreger wurde wie unter 1.1 beschrieben angesteuert. Mittig zwischen den beiden Kopplungspunkten wurde eine Petrischale ( $\varnothing=5,5$  cm) mit der Öffnung nach unten so mit Hilfe eines Statives montiert, dass diese, ohne Kontakt mit dem Neststück, etwa 2 mm über diesem schwebend, die Termiten daran hinderte, die Versuchsarena zu verlassen (Abb. 8). Durch eine 5 mm Bohrung in der Wand der Petrischale wurde ein 10 cm langer ( $\varnothing=5$  mm) PVC-Schlauch so befestigt, dass dieser orthogonal zu der gedachten Linie zwischen den beiden Schwingerregerkopplungspunkten lag. Durch einen Trichter am anderen Ende des Schlauches war es möglich, Termiten in diesen zu befördern. Wurden Termiten in den Trichter gesetzt, folgten sie dem Schlauch nach unten und betraten selbstständig die Arena. Um zu verhindern, dass den Termiten optische Informationen zugänglich waren, wurde ein nach oben geschlossener Pappzylinder ( $\varnothing=6,5$  cm) schwebend über der Arena installiert. Im vorderen Teil dieses Zylinders befand sich eine Öffnung, durch die beobachtet werden konnte. Um die Termiten im abgedunkelten Raum beobachten zu können, wurde eine rote Leuchtdiode über der Arena installiert. Der Arenadeckel wurde mit einem schwarzen, wasserfesten Stift so markiert, dass eine Linie durch den Mittelpunkt eine Einteilung in zwei gleichgroße Hälften zuließ.





**Abb. 8:** Orientierung anhand von Substratvibrationen großer Soldaten von *Macrotermes natalensis* auf einem Stück Nestmaterial. Über einen Schwingerreger wurde entweder auf der rechten oder linken Seite in 10 cm Entfernung zu dem Mittelpunkt der Arena Alarmentrommeln abgespielt. Der Versuch begann mit dem Eintritt der Termiten in die Versuchsarena. Der Vibrationsreiz bestand aus 30 s langem Alarmentrommeln. Während der Reizgabe wurde die Zeit gemessen, die sich die Termiten auf der rechten bzw. auf der linken Arenaseite aufhielt. Das Alarmsignal wurde mit einem PC generiert und über eine externe Soundkarte (US 144), einen Verstärker (Kemo 12 W) und Schwingerreger (B&K 4810) abgespielt.

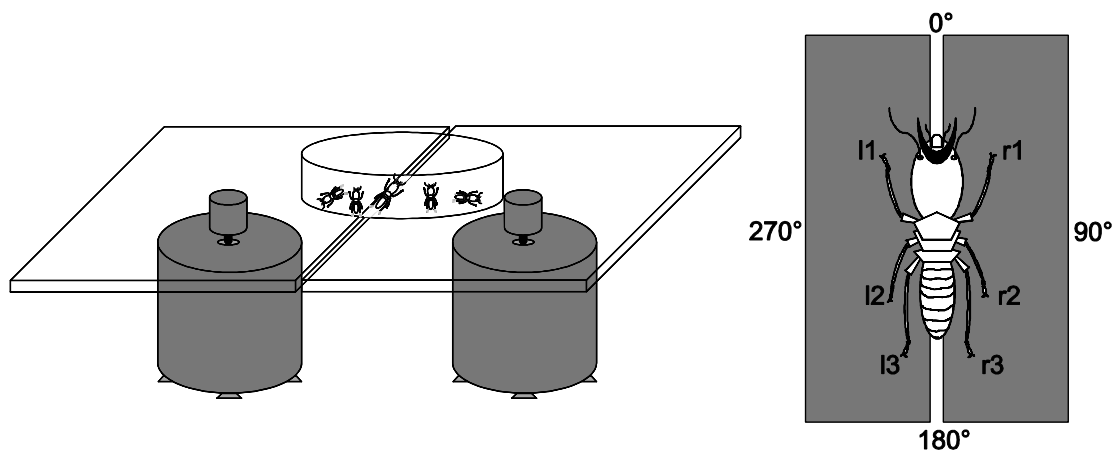
Mit dem Eintritt der Termiten in die Arena startete das Experiment. Es wurde entweder auf der linken oder rechten Arenaseite ein 30 s langes, künstliches Alarmentrommeln abgespielt. Um die Position der Termiten in der Arena eindeutig mit zwei Kategorien beschreiben zu können, wurde die Position des Termitenkopfes in der jeweiligen Arenahälfte gewertet. Die Aufenthaltsdauer der Termiten auf der rechten bzw. linken Arenaseite wurde über einen Zeitraum von 30 s erfasst. Um ausschließen zu können, dass die Position des Schwingaufnehmers oder Manipulationen am Neststück durch Termiten zu einer Seitenpräferenz führen, wurden Kontrollexperimente durchgeführt. Die Kontrollexperimente wurden exakt so durchgeführt wie zuvor beschrieben, mit dem einzigen Unterschied, dass die Kabelverbindung zwischen dem Schwingaufnehmer und dem Verstärker getrennt wurde und daher kein Vibrationsreiz gegeben wurde.

### 2.3 Reaktion von *Macrotermes natalensis* auf Trommelsignale auf zwei beweglichen Plattformen

Große Soldaten von *Macrotermes natalensis* wurden aus drei verschiedenen Nestern gesammelt und bis zum Beginn der Versuche, getrennt nach Nestern, in 100 ml

Kunststoffgefäßen aufbewahrt. Die Versuche wurden innerhalb von 12 Stunden nach dem Einfangen der Tiere durchgeführt.

Die experimentelle Apparatur bestand aus zwei identischen 100 mm x 100 mm x 8 mm großen Kunststoffplattformen, die über einen Adapterring an den auf den Schwingerreger befestigten Schwingaufnehmern montiert wurden (Abb. 9). Die beiden Plattformen wurden so ausgerichtet, dass sie sich mit 1 mm Abstand auf gleicher Höhe und parallel zueinander befanden. Über ein dreigelenkiges Stativ konnte das Unterteil einer 5,5 mm Petrischale mit der Öffnung nach unten mittig über beiden Plattformen in der Schwebe gehalten werden. Der Abstand zwischen dem Petrischalenrand und den beiden Plattformen wurde so gewählt, dass es großen Soldaten von *Macrotermes natalensis* nicht möglich war, die Arena zu verlassen, die Petrischale aber dennoch keinen Kontakt zu den Plattformen hatte. Der Plattformbereich unter der Petrischale wurde beidseitig mit angefeuchtetem Filterpapier bedeckt, um den Termiten eine bessere Bodenhaftung zu ermöglichen.



**Abb. 9: Links:** Die zwei Plattformen konnten unabhängig voneinander angesteuert werden. Es wurden verschiedene Laufzeitunterschiede getestet. Die Vibrationsreize wurden gegeben, wenn eine Termiten mit drei Beinen der einen Körperseite auf der einen und mit den drei Beinen der anderen Körperseite auf der anderen Plattform stand. **Rechts:** Die Reaktion der Termiten wurde hinsichtlich ihrer Orientierung zur rechten bzw. linken Seite ausgewertet. Schematische Darstellung eines großen Soldaten von *Macrotermes natalensis* auf zwei beweglichen Plattformen (graue Flächen). Die Drehbewegung der Termiten wurde anhand der Körperlängsachse gemessen. Drehbewegungen nach rechts entsprachen einem Winkel  $> 0^\circ$  und  $< 180^\circ$  und Drehbewegungen nach links entsprachen einem Winkel  $> 180^\circ$  und  $< 360^\circ$ . Die Körperachse dieses Soldaten ist nach  $0^\circ$  ausgerichtet. Der große Soldat steht mit den Beinen der linken Körperseite (l1, l2 und l3) auf der linken Plattform und mit den Beinen der rechten Körperseite (r1, r2 und r3) auf der rechten Plattform.

Die beiden Schwingerreger wurden über einen PC mit dem Programm Audacity und eine externe Soundkarte (Tascam US 144), verstärkt über zwei Verstärker (Kemo, 12 W), angesteuert. Die beiden unter den Plattformen montierten Schwingaufnehmer (B&K 4381), verstärkt durch zwei Ladungsvorverstärker (B&K 2635), ermöglichten es mittels eines USB-Oszilloskops, die tatsächlichen Auslenkungen der Plattformen und

die Laufzeitunterschiede zwischen den Plattformen zu bestimmen und mit einem digitalen Aufnahmegerät (M-Audio, Mikrotrack 2) zu speichern.

Über beide Tonspuren des PCs wurde künstliches Trommeln gleicher Amplitude abgespielt. Laufzeitunterschiede zwischen Termitenbeinen wurden generiert, indem die beiden Plattformen zeitlich versetzt angesteuert wurden. Folgende Laufzeitunterschiede wurden gewählt: 0,09; 0,16; 0,2 und 0,29 ms. Über eine Einstellung auf Softwareebene konnte entweder die rechte oder die linke Plattform zuerst angesteuert werden.

Es wurden jeweils fünf Termiten eines Nestes in die Arena gesetzt, um die Wahrscheinlichkeit zu erhöhen, dass ein Soldat in geeigneter Weise auf den beiden Plattformen zum Stehen kam. Die Vibrationsreize wurden gegeben, wenn ein Soldat mit drei Beinen der einen Körperseite auf der einen und mit den drei Beinen der anderen Körperseite auf der anderen Plattform stand. Spätestens nach zwei Stunden wurden die Tiere ausgetauscht. Zwischen den Reizen wurde mindestens 2 min gewartet, um Habituation zu vermeiden. Die Reaktion der Termiten wurde mit einer Panasonic Videokamera gefilmt. Der Wurf einer fairen Münze entschied, welche Plattformseite zuerst angesteuert wurde. Die Vibrationsreize konnten durch ein Signal, das auf die Tonspur der Videokamera aufgenommen wurde, synchronisiert werden. Nach Reizgabe wurde 20 s lang gefilmt und dann eine Versuchsnummer in das Kamerabild gehalten, um die Videoaufnahmen später auswerten zu können. Da die Plattformen während der Versuche mit einer Amplitude von  $0,5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-2}$  angesteuert wurden, war es nicht möglich, die Bewegungen der Plattformen mit bloßem Auge wahrzunehmen. Daher konnten die Videoaufnahmen blind ausgewertet werden, das heißt, der Beobachter wusste nicht, welche Plattformseite zuerst angesteuert wurde. Die Reaktion der Termiten wurde in drei Kategorien eingeteilt. Die Position der Tarsen erwies sich als geeignet, um die Position der Termiten selbst und deren Bewegung zu beschreiben. Da die Tiere bei einer Körperdrehung um etwa  $90^\circ$  zuerst die Vorderbeine in die neu gewählte Richtung setzen und diese Drehung dazu führen kann, dass eines der hinteren Beine kurzzeitig auf die Plattform gestellt wird, die das Tier im Begriff zu verlassen ist, wird die Position der Tarsen des ersten Beinpaars genutzt, um die Bewegung der Termiten zu beschreiben. Die unter Tab. 2 beschriebenen Bewegungen der Vorderbeine beziehen sich auf die Position der Tarsen des ersten Beinpaars. Die Plattformseiten (rechte und linke Seite) sind aus der Perspektive des Beobachters zu verstehen (Abb. 9). Zusätzlich zu der Drehbewegung wurde eine Vorwärtsbewegung um  $2/3$  der Körperlänge der Termiten in Richtung der linken oder rechten Plattformseite gefordert, um die Reaktion als Orientierung nach links oder rechts zu klassifizieren.

**Tab. 2:** Reaktionen großer Soldaten von *Macrotermes natalensis* auf Laufzeitunterschiede simuliert mit zwei beweglichen Plattformen.

<b>Keine Reaktion</b>	Die Termiten setzten kein Vorderbein von einer Plattform auf die andere Plattform, die beiden Vorderbeine (r1 und l1) blieben auf den jeweiligen Plattformen stehen oder die Termiten bewegte sich um weniger als 2/3 ihrer Körperlänge in eine beliebige Richtung.
<b>Orientierung nach links</b>	Die Termiten setzten eines ihrer Vorderbeine (r1 oder l1) von der rechten auf die linke Plattform und bewegte sich um mindestens 2/3 ihrer Körperlänge in die Richtung der linken Plattform.
<b>Orientierung nach rechts</b>	Die Termiten setzten eines ihrer Vorderbeine (r1 oder l1) von der linken auf die rechte Plattform und bewegte sich um mindestens 2/3 ihrer Körperlänge in die Richtung der rechten Plattform.

#### 2.4 Reaktion von *Zootermopsis nevadensis* auf Trommelsignale in einer Versuchsarena

Die Reaktion von *Zootermopsis nevadensis* auf durch Trommeln verursachte Substratvibrationen wurde in einer Arena in Bochum untersucht. Als Substrat diente eine 300 mm x 100 mm x 6 mm große Faserplatte. Die Schwingerregger wurden über einen PC angesteuert (siehe 1.1) und über zwei 150 mm lange aufgeschraubte Plexiglaszylinder ( $\varnothing=5$  mm) mit der Faserplatte gekoppelt. Mittig zwischen den beiden Kopplungspunkten wurde eine Petrischale ( $\varnothing=5,5$  cm) mit der Öffnung nach unten so mit Hilfe eines Statives montiert, dass diese, ohne Kontakt mit dem Neststück, etwa 2 mm über diesem schwebend, die Termiten daran hinderte die Versuchsarena zu verlassen. Durch eine 5 mm Bohrung in der Wand der Petrischale wurde ein 10 cm langer PVC-Schlauch ( $\varnothing=5$  mm) so befestigt, dass dieser orthogonal zu der gedachten Linie zwischen den beiden Schwingerreggerkopplungspunkten lag. Durch einen Trichter am anderen Ende des Schlauches war es möglich, Termiten in diesen zu befördern. Mit dem Eintritt der Termiten in die Arena startete das Experiment. Es wurde entweder auf der linken oder rechten Arenaseite ein 30 s langes, künstliches Alarntrommeln abgespielt. Das Signal bestand aus 3 Pulsen mit einem Pulsabstand von 50 ms (=Pulsgruppe) und einem Pulsgruppenabstand von 4 s und wurde über den gesamten Beobachtungszeitraum von 30 s wiederholt. Die Vibrationsamplitude des Substrates betrug zwischen  $0,8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-2}$  und  $1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-2}$  Spitze-Spitze an dem Kopplungspunkt des aktiven Schwingerreggers. Um die Position der Termiten in der Arena eindeutig mit zwei Kategorien beschreiben zu können, wurde die Position des Termitenkopfes in der jeweiligen Arenahälfte gewertet. Die Aufenthaltsdauer der Termiten auf der rechten bzw. linken Arenaseite wurde über einen Zeitraum von 30 s mit einer Videokamera gefilmt. Die Auswertung der Filmaufnahmen erfolgte blind.

## **2.5 Reaktion von *Zootermopsis nevadensis* auf Trommelsignale mit Laufzeit- und Amplitudenunterschied**

Versuche mit *Zootermopsis nevadensis* wurden in Bochum durchgeführt. Die Versuche wurden wie unter 2.3 beschrieben durchgeführt mit dem Unterschied, dass als Tisch eine massive Stahlplatte diente, die auf vier luftgefüllten Schläuchen vibrationsgedämpft gelagert wurde. Die Versuche wurden mit einer HD-Videokamera aufgenommen. Die Auswertung erfolgte ohne Kenntnis darüber, welche Seite zuerst bzw. stärker gereizt wurde.

## **3. Kinematik und Dynamik des Trommelschlages und Materialeigenschaften des Termitennestes**

### **3.1 Kinematik des Alarmtrommelns von *Macrotermes natalensis***

Der in etwa kugelförmige Pilzgarten eines Nestes von *Macrotermes natalensis* mit einem Durchmesser von etwa einem Meter wurde von einer Seite so geöffnet, dass eine Öffnung mit einer Fläche von etwa 0,2 m<sup>2</sup> entstand. Eine Hochgeschwindigkeitskamera (Casio, Exilim EX-FH 20) wurde mit einem horizontal angebrachten Stativ in einem Abstand von 20 cm zu den Lamellen des Pilzgartens positioniert. In verschiedenen Abständen zu dem Fokuspunkt der Kamera wurden zwei Schwingaufnehmer (B&K 4381) mit feuchtem Nestmaterial in horizontaler Ausrichtung auf den Lamellen des Pilzgartens befestigt. Um die Digitalaufnahmen der Vibrationen mit den Hochgeschwindigkeitsaufnahmen der Kamera synchronisieren zu können, wurde zwischen dem Ladungsvorverstärker des Kanals A und dem digitalen Aufnahmegerät ein selbstgebautes Synchronisationsgerät geschaltet. Durch Drücken eines Synchronisationsknopfes konnte ein Rechteckpuls von 1 ms Länge auf die Tonspur geschrieben werden. Zeitgleich leuchtete eine LED 1 ms auf. Diese LED wurde am Ende jeder Videoaufnahme in den Focus der Kamera gehalten und ein Synchronisationssignal ausgelöst. Auf das Kameraobjektiv wurde eine Nahlinse mit Hilfe eines selbstgebauten Adapterringes gesteckt. Aufgrund der sehr kurzen Belichtungszeit der Kamera (<1 ms) war es nötig, die Termiten mit zwei dimmbaren 3 W Leuchtdioden zu beleuchten. Um die Wahrscheinlichkeit, mit der trommelnde Termiten zu beobachten bzw. zu filmen sind, zu erhöhen, wurde die Peripherie des Pilzgartens durch leichtes Kratzen mit einer spitzen Pinzette in Schwingungen versetzt. Es wurden Hochgeschwindigkeitsaufnahmen mit 1000 Einzelbildern pro Sekunde (1000 fps) gemacht. Die Auswertung der Hochgeschwindigkeitsaufnahmen erfolgte mit der Software Logger Pro (Vernier). Dieses Programm erlaubt es, ein zweidimensionales Koordinatensystem über das Videobild der Hochgeschwindigkeits-

aufnahme zu legen und für jedes Einzelbild die Position des Termitenkopfes zu bestimmen. Die Längsachse des Termitenkörpers diene der Ausrichtung des Koordinatensystems, indem das Koordinatensystem so angelegt wurde, dass folgende Formel die Längsachse des Termitenkörpers mit kaudal kleineren X-Werten beschrieb:

$$y = mx + b$$

mit:

$m$  : Steigung = 0

$b$  : Achsenabschnitt > 1

Da für alle weiteren Berechnungen Differenzen der x- und y-Koordinaten genutzt werden, kann die Wahl des Achsenabschnittes  $b$  und die Ausgangsposition des Kopfes ( $x$  und  $y$ ) beliebig gewählt werden. Raum- und Zeitkoordinaten wurden von Logger Pro als CSV-File ausgegeben.

### 3.1.1 Geschwindigkeit des Trommelschlages

Mit den Raum- und Zeitkoordinaten wurde die Horizontalgeschwindigkeit  $v_x$  und die Vertikalgeschwindigkeit  $v_y$  des Trommelschlages wie folgt berechnet:

$$v_x = \frac{\Delta s_x}{\Delta t} \quad \text{und} \quad v_y = \frac{\Delta s_y}{\Delta t}$$

mit:

$v_x$ : Geschwindigkeit des Termitenkopfes in x-Achsenrichtung [ $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ]

$v_y$ : Geschwindigkeit des Termitenkopfes in y-Achsenrichtung [ $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ]

$\Delta t$ : Zeitdifferenz [s]

$\Delta s_x$ : Abstand in x-Richtung [m]

$\Delta s_y$ : Abstand in y-Richtung [m]

In dem hier angewandten kartesischen Koordinatensystem kann die Länge eines Vektors, also der Betrag der totale Geschwindigkeit  $v_{ges}$  des Termitenkopfes nach dem Satz des Pythagoras berechnet werden (Tipler, 2000). Es gilt:

$$v_{ges} = \sqrt{v_x^2 + v_y^2}$$

mit:

$v_{ges}$ : totale Geschwindigkeit des Termitenkopfes [ $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ]

Die Momentangeschwindigkeit  $v_m$  ist der Grenzwert der Geschwindigkeit  $v_{ges}$ . Die Momentangeschwindigkeit  $v_m$  für den Zeitpunkt unmittelbar vor dem Aufprall ist die Steigung der Tangente der Weg-Zeit-Kurve in diesem Punkt.

$$v_m = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\Delta x}{\Delta t}$$

### 3.1.2 Dynamik des Trommelschlages

Für die Ermittlung des Impulses des Trommelschlages wurden große Soldaten von *Macrotermes natalensis* gewogen, anschließend wurden die Tiere betäubt und, für die Messung des Kopfkapselgewichtes, dekapitiert. Der Schnitt wurde zwischen dem Pronotum und dem Epicranium angesetzt. Die Berechnung des Impulses  $p$  erfolgte unter der Annahme eines zentralen elastischen Stoßes. Es wird angenommen, dass sich die stoßenden Körper nicht unelastisch verformen und dass Reibung und Erwärmung vernachlässigbar sind. Folglich wird in erster Näherung nur mechanische Energie umgesetzt und es gilt die Impulserhaltung des zweiten Newtonschen Gesetzes:

$$p = mv$$

mit:

$p$ : Impuls [ $\text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ]  
 $m$ : Masse [ $\text{kg}$ ]  
 $v$ : Geschwindigkeit [ $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ]

Leitet man diese Gleichung nach der Zeit ab, so erhält man

$$\frac{\Delta p}{\Delta t} = \frac{\Delta(mv)}{\Delta t} = m \frac{\Delta v}{\Delta t} = ma$$

mit:

$\Delta p$ : Änderung des linearen Impulses [ $\text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ]  
 $\Delta t$ : Änderung der Zeit [ $\text{s}$ ]  
 $a$ : Beschleunigung [ $\text{m}\cdot\text{s}^{-2}$ ]  
 $m$ : Masse [ $\text{kg}$ ]  
 $v$ : Geschwindigkeit [ $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ]

Diese Formel gilt, da sich die Masse des Termitenkopfes mit der Zeit nicht ändert.

Ersetzt man  $ma$  durch die resultierende Kraft, ergibt sich

$$F = \frac{\Delta p}{\Delta t}$$

mit:

$F$ : Kraft [ $\text{N}$ ]

Im Vergleich zu der Masse des Termitenkopfes  $m_1$  ist das Termitennest  $m_2$  ein Stoßparameter mit nahezu unendlicher Masse ( $m_1 \ll m_2$ ). Daher erhält das Nest einen Impuls, aber keine Energie (Tipler, 2000).

### 3.2 Oberflächenwellen im Termitennest

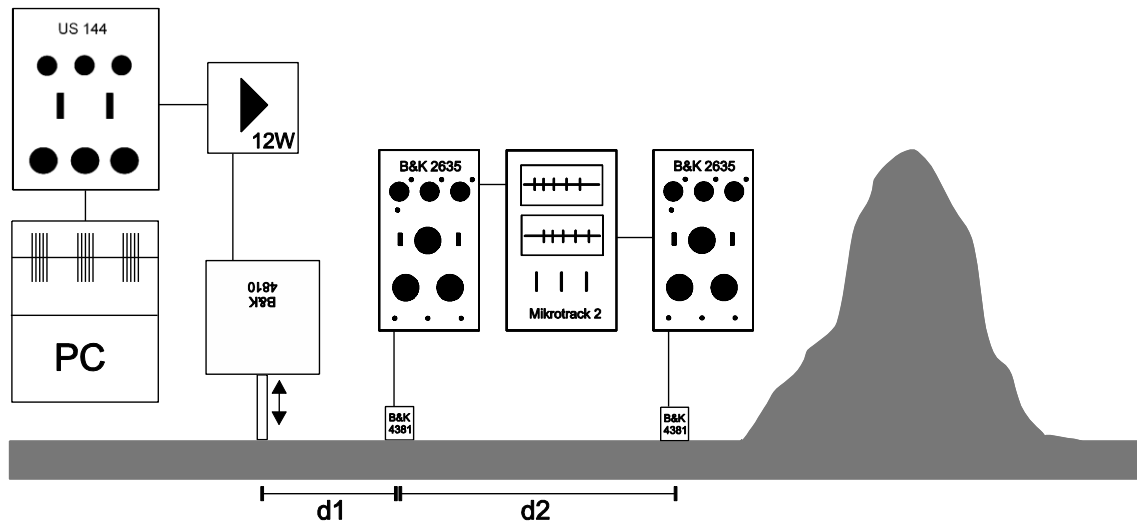
Die mechanischen Eigenschaften des Termitennestes wurden mit einer abgewandelten SASW-Methode (Spectral Analysis of Surface Waves) ermittelt. Dieses Verfahren wird hauptsächlich eingesetzt, um die Wellenausbreitungsgeschwindigkeit und die Dämpfung von Oberflächenwellen zu ermitteln und daraus Informationen über tieferliegende Schichten zu erhalten (Goel & Das, 2006; Malischewsky et al., 2002;

Pavlović & Veličković, 1998). Es eignet sich daher auch in besonderer Form, um für homogene Materialien die Ausbreitungsgeschwindigkeit und die Dämpfung von Oberflächenwellen zu bestimmen. Das SAWS-Verfahren sieht normalerweise symmetrische Abstände zwischen den beiden Schwingaufnehmern und der Vibrationsquelle vor (Abb. 10). Da aber die Positionen der Schwingaufnehmer und Schwingerreger durch die Nestarchitektur vorgegeben wurden, mussten die Abstände zwischen den beiden Schwingaufnehmern und dem Schwingerreger individuell festgelegt werden. Die Schwingaufnehmer wurden vor Versuchen, bei denen die relativen Beschleunigungen zweier Schwingaufnehmer für die Ermittlung von Dämpfungseigenschaften des Materials gemessen wurden, miteinander kalibriert. Dafür wurde ein Schwingaufnehmer auf den Schwingerreger geschraubt und der zweite Schwingerreger mit einer dünnen Schicht Bienenwachs in gleicher Ausrichtung auf diesen montiert. Über den unter 1.1 beschriebenen Aufbau wurde der Schwingerreger mit Sinusreizen verschiedener Frequenzen angesteuert. Über einen PC und ein 2-Kanal USB-Oszilloskop konnten die gemessenen Beschleunigungen der Schwingaufnehmer verglichen und über die Ladungsvorverstärker (B&K 2635) feinjustiert werden. Danach wurden die Positionen der Schwingaufnehmer vertauscht und erneut gemessen. Für die Messung absoluter Beschleunigungen von Vibrationen verfügen die Ladungsvorverstärker außerdem über die Möglichkeit ein Referenzsignal abzuspielen. Dieses Referenzsignal wurde am Ende jeder digitalen Aufnahme, jeweils nacheinander für jede Tonspur, aufgenommen.

### **3.2.1 Geschwindigkeit der Oberflächenwellen im Termitennest**

Es wurden sieben Galeriegänge von *Macrotermes natalensis* in einer Entfernung von bis zu 10 Metern von dem Mittelpunkt des Termitenhügels aus vermessen. Dazu wurde die Oberseite der Gänge auf einer Länge von etwa 20 cm aufgebrochen. Mit Hilfe einer flexiblen Sonde, die in die noch intakte Galerie eingeführt wurde, war es möglich, den unterirdischen Verlauf des Galerieganges abzuschätzen und den Galeriegang auf dessen Oberseite in 120 cm Entfernung von der ersten Öffnung ebenfalls zu öffnen. Jeweils ein Schwingaufnehmer wurde mit feuchtem Nestmaterial in horizontaler Ausrichtung an den Boden des Galerieganges in 2 cm Abstand zu dem noch intakten Stück des Galerieganges gekoppelt (siehe Abb. 10). In der Entfernung  $d_1$  zu einem der beiden Schwingaufnehmer wurde ein Schwingerreger über eine aufgeschraubte Aluminiumsonde (60 x 4 mm) über ein Stativ auf dem Boden des Galerieganges positioniert. Der Schwingaufnehmer wurde wie unter 1.2 beschrieben angesteuert.





**Abb. 10:** Versuchsaufbau für die Messung der Oberflächenwellengeschwindigkeit und der Dämpfung der Vibrationswelle in den Galeriegängen von *Macrotermes natalensis* und dem umgebenden Erdboden. Die Vibrationssignale wurden computergeneriert über eine externe Soundkarte (US 144) und einen 12 W Verstärker über einen Schwingerreger (B&K 4810) abgespielt. Die Aufnahmen erfolgten über zwei Schwingaufnehmer (B&K 4381) und zwei Ladungsvorverstärker (B&K 2635) digital (M-Audio, Mikrotrack 2). Die Abstände  $d_1$ , zwischen Schwingerreger und Schwingaufnehmer, und  $d_2$ , zwischen den beiden Schwingaufnehmern, wurden verändert.

Für die Messung der Materialeigenschaften wurde ein Testton abgespielt. Der Ton bestand aus 2 Pulsgruppen mit jeweils 10 Rechteckpulsen, die ein dem Termitentrommeln sehr ähnliches Vibrationssignal erzeugten. Die Schwingaufnehmer wurden in verschiedenen Distanzen zueinander in den Galeriegängen befestigt und die Vibrationen wurden als WAV-Datei wie unter 1.1 beschrieben aufgenommen. Soweit möglich wurden die Aufnahmen seitensymmetrisch durchgeführt ( $d_1=d_2$ ). Der Schwingerreger wurde nach einer Aufnahme auf der anderen Seite des Galerieganges in einiger Entfernung zu dem zweiten Schwingaufnehmer gekoppelt (Abb. 10). Danach wurde der Galeriegang weiter aufgebrochen und die Schwingaufnehmer näher aneinander gesetzt.

Die Auswertung der WAV-Dateien erfolgte mit dem Program Raven Pro. Die Messung der Kompressionswellen-Geschwindigkeit  $v_p$  war verhältnismäßig einfach, da hier der Ersteinsatz der Welle bestimmt und in ein Verhältnis zu der bekannten Laufstrecke gesetzt wird. Um die Ausbreitungsgeschwindigkeit der Oberflächenwelle (Rayleigh-Wellen) zu bestimmen, wurde die Zeitdifferenz  $\Delta t$  der Aufnahmen beider Schwingerreger mittels normalisierter Kreuzkorrelation bestimmt und in Verhältnis zu der bekannten Laufstrecke  $\Delta d$  gesetzt. Die Zeitdifferenz wurde nach folgender Formel berechnet:

$$\Delta t = \frac{\sum_{t=1}^n (x_t + y_{t + \Delta t})}{\sqrt{(\sum_{t=1}^n x_t^2)(\sum_{t=1}^n y_{t + \Delta t}^2)}}$$

Die Geschwindigkeit des Trommelpulses  $v_{Puls}$  wurde berechnet, indem die Zeitdifferenz nach folgender Formel in ein Verhältnis zu der Distanz zwischen den beiden Schwingaufnehmern gesetzt wurde:

$$v_{Puls} = \frac{\Delta d}{\Delta t}$$

Ein weiterer wichtiger Parameter im Bezug auf die Ausbreitungsgeschwindigkeit und die Dämpfung von Vibrationswellen ist die Dichte  $\rho$  des Mediums. Die Messung der Lagerungsdichte des Termitennestes von *Macrotermes natalensis* erfolgte an Stücken, die aus dem Nest herausgetrennt wurden. Es wurde sowohl die Feuchtmasse als auch die Trockenmasse gemessen. Für die Messung der Trockenmasse wurden die Proben bei 105 °C für 12 h getrocknet.

Eine weitere wichtige Größe, die die mechanischen Materialeigenschaften beschreibt, ist der Elastizitätsmodul (E-Modul). Der E-Modul ist ein Maß für den Widerstand des Materials gegen plastische Verformung und wird aufgrund der sehr großen Zahlenwerte in GPa ( $=10^9 \cdot \text{N m}^{-2}$ ) angegeben. Der E-Modul des Termitennestes von *Macrotermes natalensis* wurde an einem getrockneten Probenstück ermittelt. Das Probenstück wurde aus dem Termitennest geschnitten und bei 105 °C für 12 h getrocknet. Es hatte die Form eines Quaders mit den Abmessungen 20 mm x 20 mm x 20 mm. Getestet wurde mit einer Zug-Druckprüfmaschine (Doli). Der E-Modul des Materials kann aus der Steigungstangente (Hookesche Gerade) im relevanten Kraftbereich des Weg-Kraft-Diagramms ermittelt werden.

### 3.2.2 Dämpfung der Oberflächenwellen im Termitennest

Die Bestimmung der Oberflächenwellen-Dämpfung erfolgte am Nest von *Macrotermes natalensis* in verschiedenen Entfernungen zu dessen zentraler Pilzkammer. Die Schwingaufnehmer wurden dabei in horizontaler Ausrichtung nach der SASW-Methode in Galeriegängen montiert. Um herauszufinden inwieweit die Architektur des Termitennestes Vibrationskommunikation begünstigt, wurde die Dämpfung der Oberflächenwellen auch im Savannenboden der nahen Umgebung des Termitennestes gemessen und mit den Dämpfungseigenschaften des Nestes verglichen. Die Dämpfung von Oberflächenwellen kann nach folgender Formel berechnet werden (Born, 1940):

$$A_x = A_0 e^{-\alpha x}$$

mit:

$\alpha$ : Dämpfungsfaktor

$e$ : Basis des natürlichen Logarithmus

$A_0$ : Amplitude der Beschleunigung an einem Referenzpunkt in beliebiger Entfernung von der Vibrationsquelle [ $\text{m}\cdot\text{s}^{-2}$ ]

$A_x$ : Amplitude der Beschleunigung an einem Punkt  $x$  von dem Referenzpunkt entfernt [ $\text{m}\cdot\text{s}^{-2}$ ]

Daraus ergibt sich nach Umformung:

$$\alpha = \frac{\log_{10} \frac{A_0}{A_x}}{x}$$

Der Dämpfungskoeffizient  $\alpha$  wird konventionell in Dezibel Abschwächung pro Zentimeter Laufstrecke angegeben und nach folgender Formel berechnet (Aicher & Tautz, 1990; Cremer et al., 1973):

$$\alpha_{10} (dB/cm) = 10 \log e \alpha$$

Daraus ergibt sich:

$$\alpha_{10} (dB/cm) = 4,3 \alpha (1/cm)$$

Mit den zur Verfügung stehenden Messinstrumenten gibt es eine einfache Möglichkeit, die Leistung  $P$ , die die Termiten für die Vibrationskommunikation verrichten, abzuschätzen. Die Leistung  $P$  des Trommelschlages kann mit Hilfe der Hochgeschwindigkeitsaufnahmen abgeschätzt werden. Die Bewegungsgleichung liefert alle nötigen Größen. Es kann angenommen werden, dass sowohl der Kraftvektor als auch der Geschwindigkeitsvektor bei einem Trommelschlag von *Macrotermes natalensis* ein und dieselbe Komponente ungleich Null haben. Daher gilt:

$$P = F \times v$$

mit:

$P$ : Leistung [W]

$F$ : Aufprallkraft [N]

$v$ : Aufprallgeschwindigkeit [ $m \cdot s^{-1}$ ]

### 3.3 Beinabstand großer Soldaten von *Macrotermes natalensis*

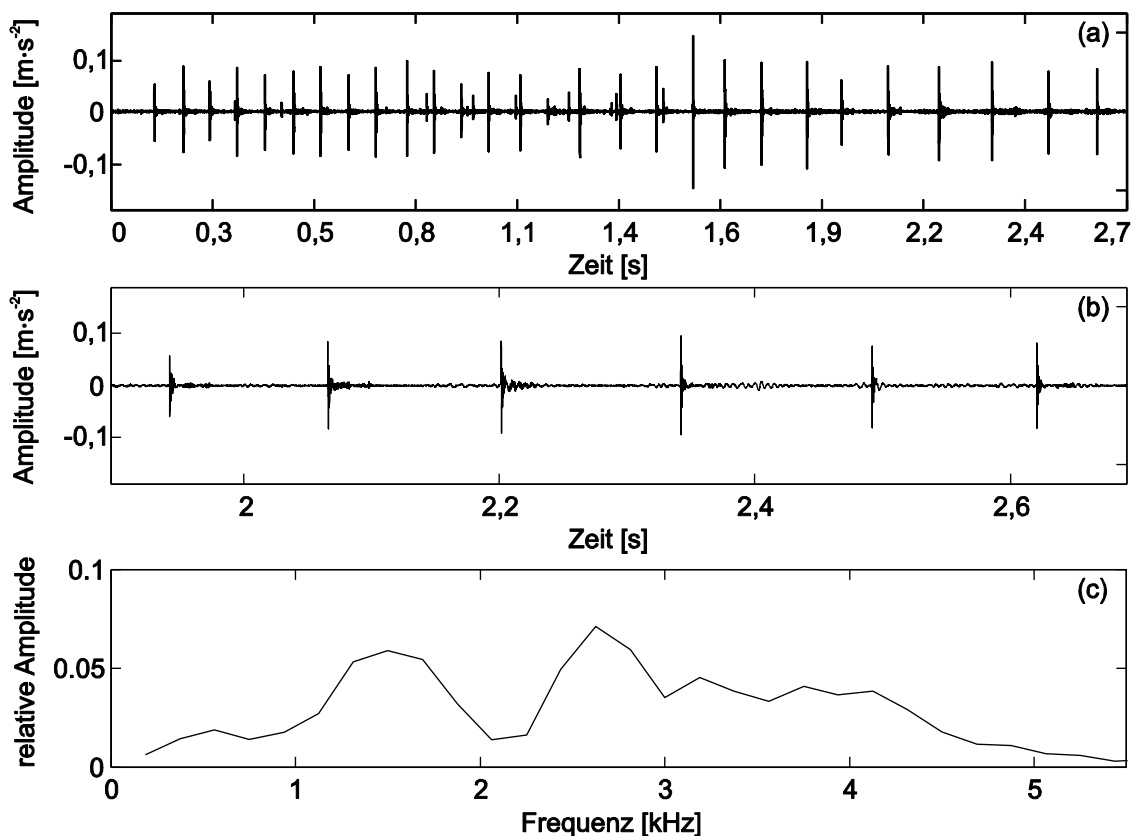
Die für die Plattformversuche (siehe 2.3) aufgenommenen Videos wurden hinsichtlich der Beinabstände großer Soldaten ausgewertet. Vermessen wurde der Abstand zwischen den distalen Enden der dritten Tarsenglieder: zwischen den beiden Vorderbeinen, dem Vorder- und Hinterbein einer Körperseite und diagonal zwischen dem Vorderbein einer Seite und dem Hinterbein der anderen Seite. Der bekannte Durchmesser der in den Videos gefilmten Petrischale wurde für die Kalibrierung der Videoaufnahmen genutzt. Die Beinabstände wurden am PC-Bildschirm mit einer Schieblehre gemessen.

## Ergebnisse

### 1 Alarmkommunikation bei Termiten

#### 1.1.1 Trommelsignale von *Macrotermes natalensis*

Werden Soldaten von *Macrotermes natalensis* gestört, beginnen sie mit ihren Kopfkapseln auf das Substrat, auf dem sie stehen, zu schlagen. Auf diese Weise produzieren sie Vibrationswellen, die sich im Substrat ausbreiten. Ein typisches Trommelsignal setzt sich aus mehreren Pulsgruppen zusammen (Abb. 11).



**Abb. 11:** Typisches Trommelsignal mehrerer großer Soldaten von *Macrotermes natalensis* auf dem Nestsubstrat aufgenommen. **a)** Oszillogramm mehrerer Pulsgruppen, produziert durch das Kopfaufschlagen mehrerer großer Soldaten auf das Nestsubstrat in unterschiedlichen Entfernungen zu dem Schwingaufnehmer. **b)** Oszillogramm einer Pulsgruppe, produziert durch einen großen Soldaten. **c)** Amplitudenspektrogramm der unter **b)** gezeigten Pulsgruppe (Bandpassfilter: 10 Hz bis 10 kHz).

Insgesamt wurden 50 Trommelsignale von *Macrotermes natalensis* analysiert. Ein Trommelsignal setzt sich meist aus mehreren Pulsgruppen zusammen. Dabei schwankt die Anzahl von Pulsgruppen pro Trommelsignal stark und mehr als 30 Pulsgruppen pro Trommelsignal können regelmäßig beobachtet werden. In der zentralen Nestkammer können deutlich mehr Pulsgruppen pro Trommelsignal gemessen werden als in den Furagiergängen, wahrscheinlich weil sich in der Nestkammer mehr Termiten in der Nähe des Schwingaufnehmers befinden als in den

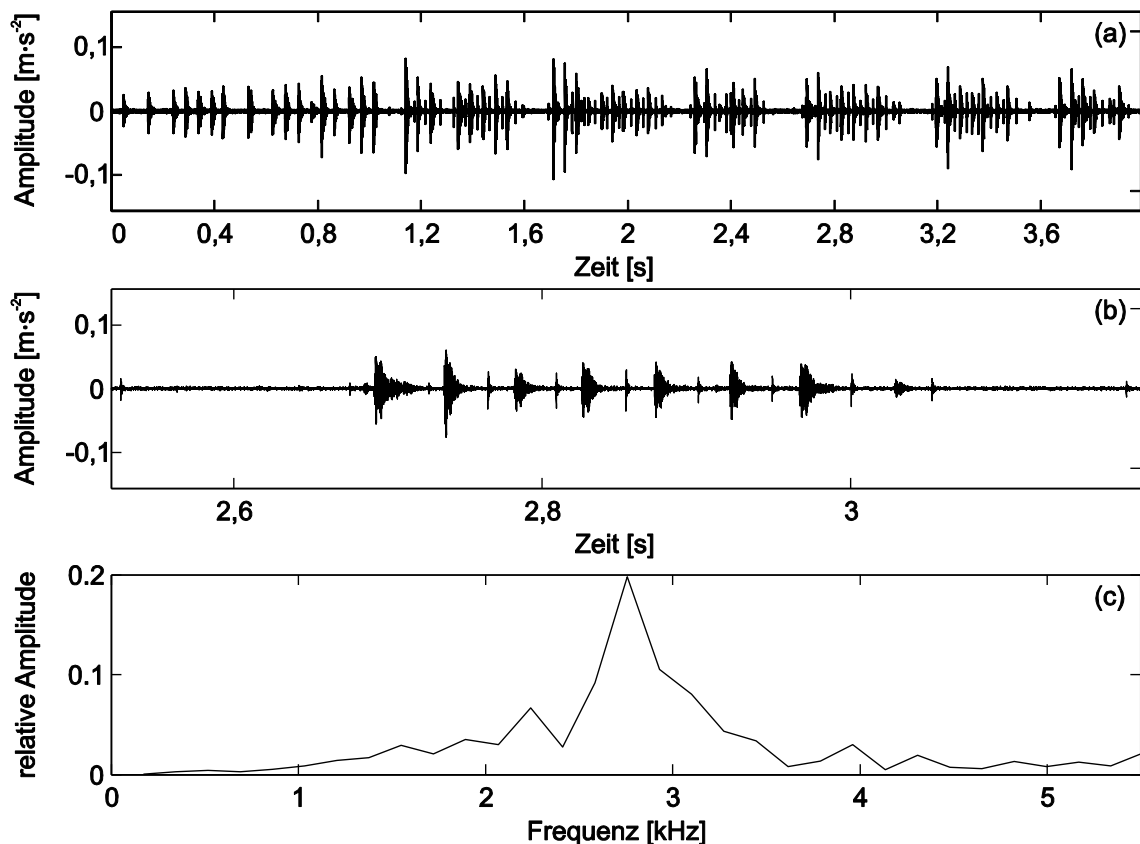
Galeriegängen. Da die Anzahl der Pulsgruppen pro Trommelsignal von der Sensitivität des Schwingaufnehmers abhängt, bzw. von der Anzahl der Termiten, die sich für eine Aufnahme nah genug an dem Schwingaufnehmer befinden, wird darauf verzichtet, die Anzahl von Pulsgruppen pro Trommelsignal anzugeben. Besser zu untersuchen sind die Pulsgruppen. Die Anzahl der Einzelpulse pro Pulsgruppe variiert zwischen 3 und 14. Die Pulsfrequenz beträgt 10,9 Hz (Median; Min=5,6; Max=14,7; n=50). Ein einzelner Klopf des Termitenkopfes auf den Untergrund produziert eine 6 ms lange Vibrationswelle (Mittelwert;  $SD \pm 2$  ms; n=50). Aufgrund von frequenzabhängiger Wellenausbreitungsgeschwindigkeit spiegelt diese Signallänge allerdings ein Dispersionsphänomen wider und die gemessene Länge eines Einzelpulses hängt vor allem von den akustischen Eigenschaften des Untergrundes ab sowie von der Strecke, die das Wellenpaket im Substrat durchläuft, also dem Abstand des Schwingaufnehmers zu der trommelnden Termiten. Die gemessenen Amplituden sind sehr variabel, da ihre Größe in erster Linie aufgrund von geometrischer Streuung und Dämpfung von der Distanz zwischen trommelnder Termiten und Schwingaufnehmer abhängt. Die höchste gemessene Amplitude beträgt  $0,7 \text{ m} \cdot \text{s}^{-2}$ . Abbildung 11c zeigt die Zeit gegen die Frequenz in einem Spektrogramm. Die Trommelsignale wandern als Breitbandsignale durch das Nests substrat. Die meiste Energie wird zwischen 0,5 und 5 kHz gefunden.

### 1.1.2 Trommelsignale von *Odontotermes sp.*

Wird *Odontotermes sp.* gestört, beginnen sie mit ihren Kopfkapseln auf das Substrat, auf dem sie stehen, zu schlagen. Ein typisches Trommelsignal ist in Abbildung 12 dargestellt. Die Trommelsignale von *Odontotermes sp.* wurden an ihren Furagierplätzen aufgenommen.

Insgesamt wurden 50 Trommelsignale von *Odontotermes sp.* analysiert. Ein Trommelsignal setzt sich meist aus mehreren Pulsgruppen zusammen. Dabei schwankt die Anzahl von Pulsgruppen pro Trommelsignal stark und mehr als 42 Pulsgruppen pro Trommelsignal können beobachtet werden. Die Anzahl von Einzelpulsen pro Pulsgruppe variiert zwischen 4 und 29. Die Pulsfrequenz liegt bei 19,3 Hz (Median; Min=11,8; Max=22,5; n=50). Ein einzelner Schlag des Termitenkopfes auf den Untergrund produziert einen  $15 \pm 4$  ms langen Puls ( $\pm SD$ ; n=50). Diese Aufnahmen spiegeln allerdings ein Dispersionsphänomen wider und die gemessene Länge eines Einzelpulses hängt vor allem von den akustischen Eigenschaften des Mediums ab. Die gemessenen Amplituden sind unterschiedlich groß. Die höchste gemessene Amplitude

beträgt  $0,4 \text{ m}\cdot\text{s}^{-2}$ . Die Trommelsignale wandern als Breitbandsignale durch das Nests substrat. Die meiste Energie wird zwischen 2 und 3,5 kHz gefunden.



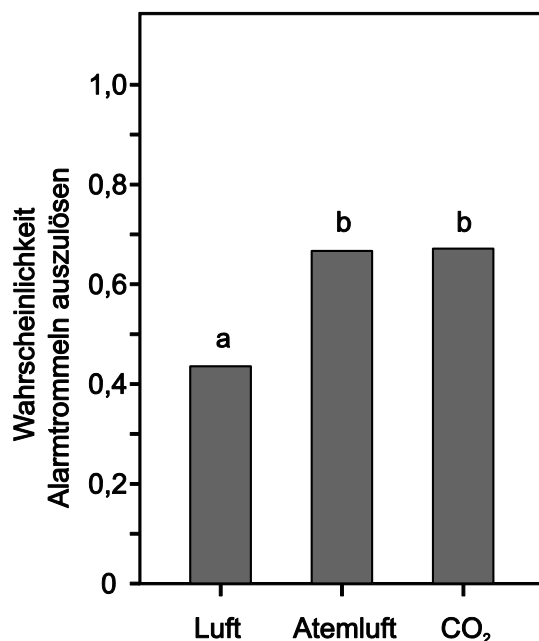
**Abb. 12:** Typisches Trommelsignal von *Odontotermes* sp. an einem Furagierplatz aus Holz aufgenommen. **a)** Oszillogramm mehrerer Pulsgruppen, produziert durch das Kopfaufschlagen mehrerer Termiten auf das Substrat in unterschiedlichen Entfernungen zu dem Schwingaufnehmer. **b)** Oszillogramm zweier Pulsgruppen. Eine Pulsgruppe mit Pulsen großer Amplitude, bestehend aus acht Einzelpulsen und eine Pulsgruppe, produziert von einer in größerer Distanz klopfenden Termiten, bestehend aus neun Einzelpulsen. **c)** Amplitudenspektrum der unter **b)** gezeigten Pulsgruppen (Bandpassfilter: 10 Hz bis 10 kHz).

## 1.2 Auslösende Stimuli bei *Macrotermes natalensis*

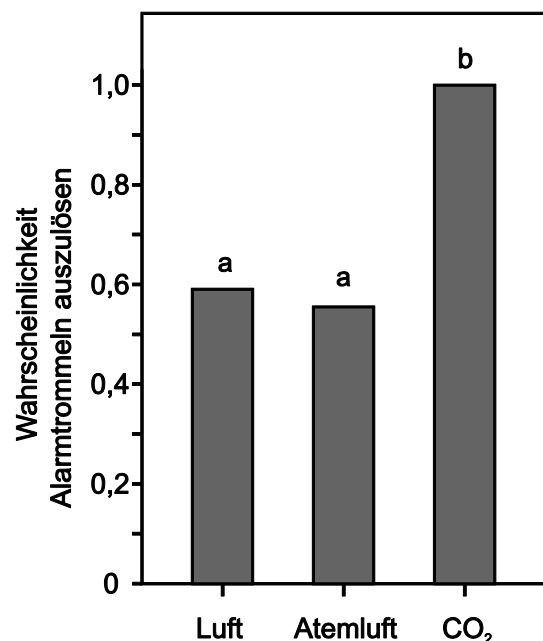
Auf Luftstöße, die über einen Schlauch in das Innere des Nestes geleitet werden, reagieren die Termiten mit Alarmtrommeln (Abb. 13). Bestehen die Luftstöße aus Luft der Umgebung (ca. 0,04 Vol.-%  $\text{CO}_2$ ), lösen sie in 44 % der Fälle Alarmtrommeln aus ( $n=85$ ). Menschlicher Atem (ca. 4 Vol.-%  $\text{CO}_2$ ) löst in 67 % der Versuche Alarmtrommeln aus ( $n=57$ ). Eine noch höhere Konzentration von Kohlendioxid (über 60 Vol.-%  $\text{CO}_2$ ) löst in 67% der Fälle eine Alarmreaktion aus ( $n=73$ ). Wird *Macrotermes natalensis* durch Luftstöße gereizt, die eine erhöhte Kohlendioxidkonzentration aufweisen, reagieren die Termiten signifikant öfter mit Alarmtrommeln als auf Luftstöße, die eine Kohlendioxidkonzentration aufweisen, wie sie in der Umgebungsluft vorzufinden ist ( $p<0,003$ ;  $\chi^2=11,52$ ;  $df=2$ ; sequentielles Bonferroni-Verfahren;  $n=215$ ).

### 1.3 Auslösende Stimuli bei *Odontotermes* sp.

Auf Luftstöße, die über einen Schlauch in das Innere der Galeriegänge geleitet werden, reagiert *Odontotermes* sp. mit Alarmtrommeln (Abb. 14). Bestehen die Luftstöße aus Luft der Umgebung (ca. 0,04 Vol.-% CO<sub>2</sub>), lösen die Luftreize in 41 % der Fälle Alarmtrommeln aus (n=22). Menschlicher Atem (ca. 4 Vol.-% CO<sub>2</sub>) löst in 56 % der Versuche Alarmtrommeln aus (n=18). Eine erhöhte Konzentration von CO<sub>2</sub> (über 60 Vol.-% CO<sub>2</sub>) löst in 100 % der Fälle eine Alarmreaktion aus (n=13). Wird *Odontotermes* sp. durch Luftstöße gereizt, die eine erhöhte Kohlendioxidkonzentration aufweisen (>0,04 Vol.-% CO<sub>2</sub>), reagieren die Termiten signifikant öfter mit Alarmtrommeln als auf Luftstöße mit Umgebungsluft (ca. 0,04 Vol.-% CO<sub>2</sub>) (p<0,009;  $\chi^2=8,19$ ; df=2; sequentielles Bonferroni-Verfahren; n=53).



**Abb. 13:** Wahrscheinlichkeit mit der ein Trommelalarm bei *Macrotermes natalensis* ausgelöst werden kann. Auf Atemluft (n=57) und CO<sub>2</sub> aus einer Kartusche (n=73) in Luftstößen reagiert *Macrotermes natalensis* signifikant öfter mit Alarmtrommeln als auf Luftstöße ohne erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentration (n=85), (p<0,003;  $\chi^2=11,52$ ; df=2; sequentielles Bonferroni-Verfahren; n=215).

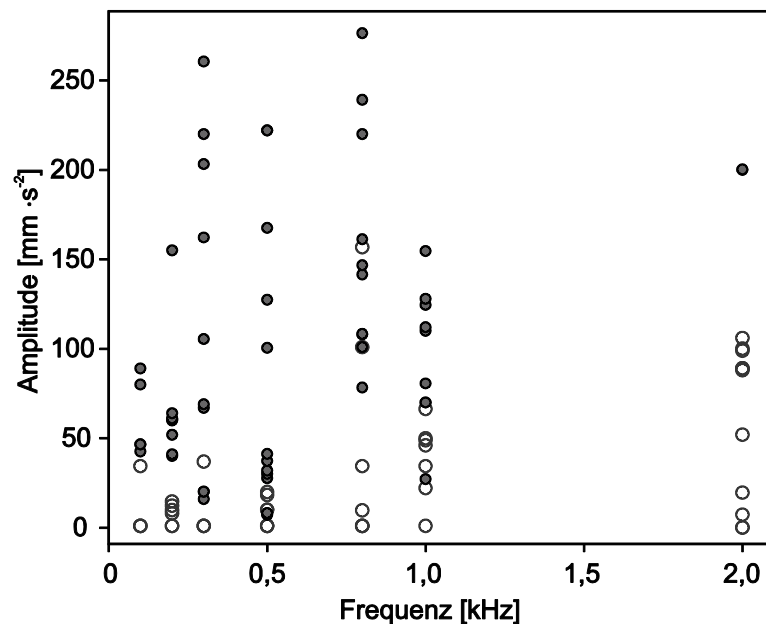


**Abb. 14:** Wahrscheinlichkeit mit der ein Trommelalarm bei *Odontotermes* sp. ausgelöst werden kann. Auf Atemluft (n=18) und CO<sub>2</sub> (n=13) aus einer Kartusche in Luftstößen reagiert *Odontotermes* sp. signifikant öfter mit Alarmtrommeln als auf Luftstöße ohne erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentration (n=22), (p<0,009;  $\chi^2=8,19$ ; df=2; sequentielles Bonferroni-Verfahren; n=53).

### 1.4 Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung am Nest von *Macrotermes natalensis*

Es wurden 115 Vibrationsreize verschiedener Frequenzen und Amplituden getestet. Die Wahrscheinlichkeit, dass spontan ein Trommelalarm auftritt, ist sehr klein. So zeigt sich in keinem der 20 durchgeführten Kontrollexperimente spontanes Alarmtrommeln.

Wird jedoch ein Vibrationsreiz gegeben, kann in 59 % der Fälle ein Trommelalarm ausgelöst werden ( $n=115$ ). Die beiden Gruppen unterscheiden sich signifikant ( $p<0,001$ ;  $\chi^2=12,53$ ; zweiseitig;  $n=135$ ). Vibrationsreize mit sehr kleinen Amplituden können im Termitennest Alarmtrommeln auslösen. Ein Vibrationsreiz mit einer Beschleunigung von nur  $0,11 \text{ m}\cdot\text{s}^{-2}$  mit einer Frequenz von 500 Hz kann eine Alarmreaktion auslösen (Abb. 15). Bei diesem Versuchsaufbau beziehen sich die Angaben der Amplitude der Vibrationsreize auf das Termitennest in unmittelbarer Nähe zum Koppelungspunkt mit dem Schwingerreger. Da sich die Termiten in unbekannter Entfernung zu diesem Koppelungspunkt befinden und die Vibrationsreize im Substrat gedämpft werden, kann die Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung in diesem Experiment nicht genau angegeben werden.



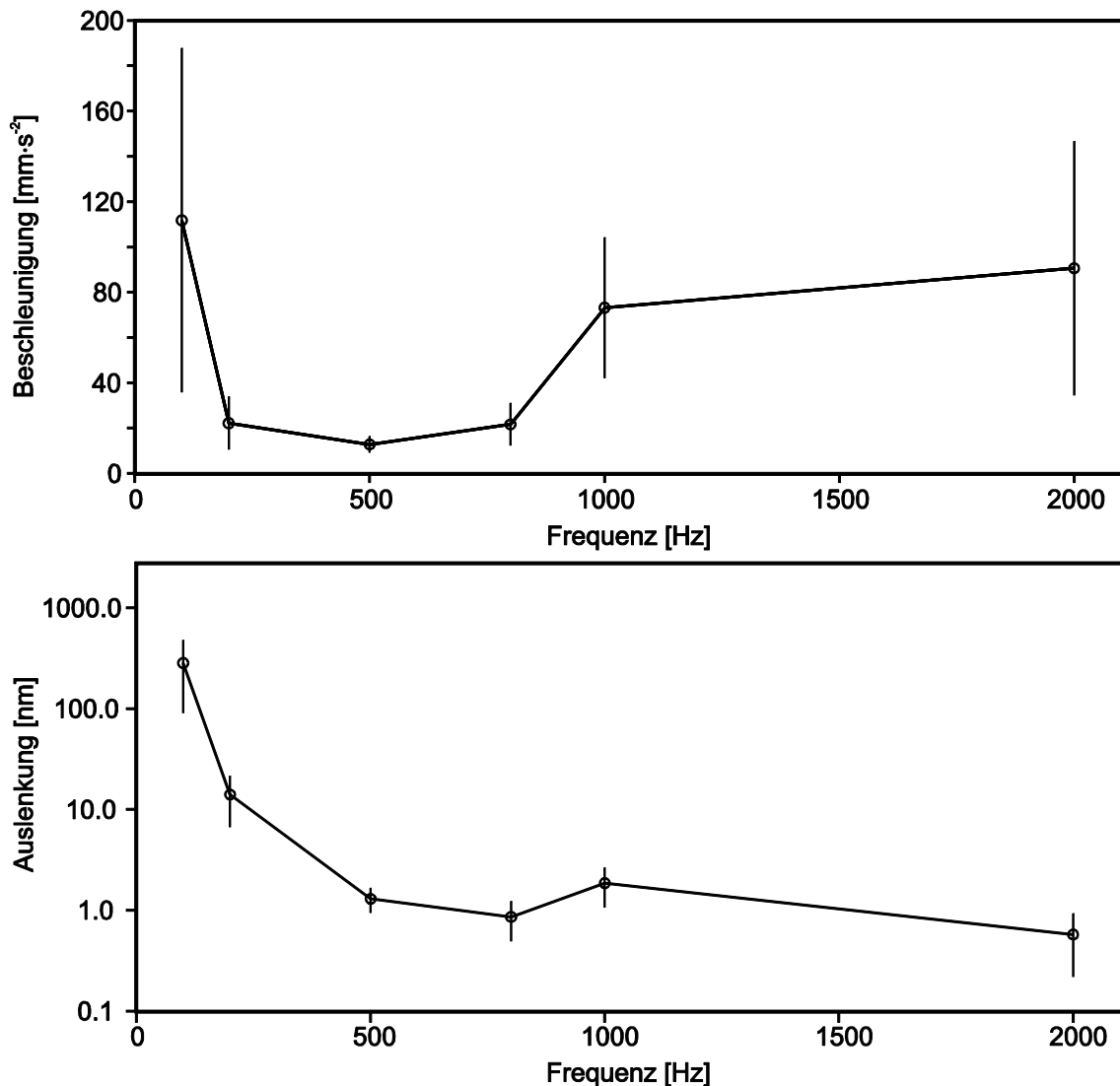
**Abb. 15:** Vibrationsreize, auf die *Macrotermes natalensis* mit Alarmtrommeln reagiert (graue Punkte) bzw. auf die keine Reaktion zu vernehmen war (weiße Punkte). Die Versuche ( $n=115$ ) wurden an drei verschiedenen Termitenhügeln durchgeführt. Die Reize bestanden aus einem 1 s langen Sinussignal der jeweiligen Frequenz. Der Vibrationsreiz mit der niedrigsten Amplitude, der einen Trommelalarm auslöst, hat eine Frequenz von 500 Hz.

### 1.5 Schwellenamplitude der Wahrnehmung von *Macrotermes natalensis* in einer Versuchsarena

Es wurden 60 große Soldaten getestet. Der gesamte getestete Frequenzbereich löst eine Verhaltensreaktion aus. Die Schwellenamplitude wurde für jede einzelne Termiten ermittelte. Die Tiere zeigen eine eindeutige Reaktion bzw. Änderung in ihrem Verhalten. Soldaten stoppen oder laufen los, sie bewegen die Antennen und tasten mit diesen



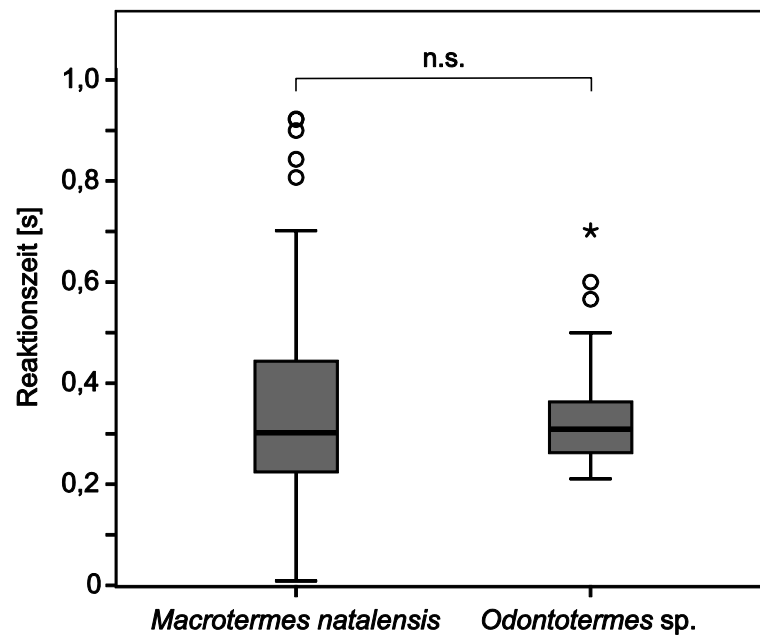
den Arenaboden ab, öffnen und schließen ihre Mandibeln oder zucken mit dem ganzen Körper. Abbildung 16 zeigt die Schwellenamplitude der Wahrnehmung in Abhängigkeit der Frequenz des Reizes. Alle getesteten Termiten zeigen die größte Sensitivität in dem Frequenzbereich um 500 Hz. In diesem Frequenzbereich zeigen große Soldaten auf sehr kleine Amplituden von  $12 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-2}$  (Median; Max=19; Min=9) eine signifikante Verhaltensreaktion. Diese Amplitude korrespondiert mit einer Auf- und Abwärtsbewegung des Arenabodens von 1-2 nm.



**Abb. 16:** Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung großer Soldaten von *Macrotermes natalensis*. Die Schwellenamplitude, die zu einer Verhaltensänderung führt, wurde in einer Plexiglasarena ermittelt. Es wurde mit einem 1 s langen Sinussignal gereizt. Die Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung von jeweils zehn Termiten ist die kleinste Amplitude, für die die Anzahl von Reaktionen signifikant höher ist als die Anzahl von Reaktionen auf Scheinreize ( $p < 0,05$ ;  $\chi^2$ -Test; Reize  $n=600$ ; Scheinreize  $n=600$  und Termiten  $N=60$ ). Das Streuungsmaß entspricht der Standardabweichung. Die Termiten reagieren auf Reize mit einer Frequenz von 500 Hz am sensibelsten. **Oben:** Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung dargestellt anhand der Beschleunigung [ $\text{m}\cdot\text{s}^{-2}$ ]. **Unten:** Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung, dargestellt anhand der Auslenkung [nm].

### 1.6 Reaktionszeit von *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp.

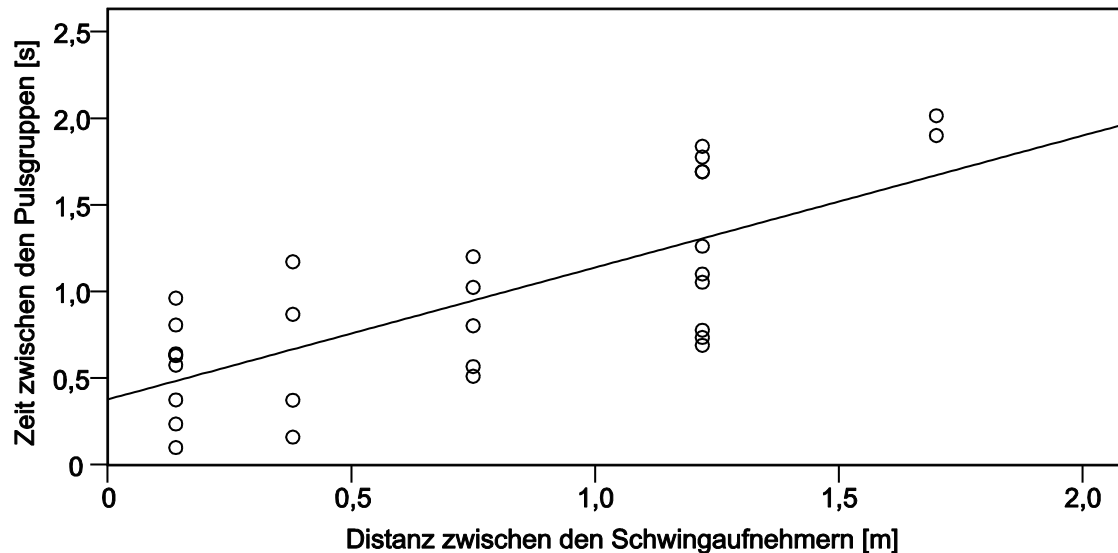
Mit einer Reaktionszeit von 302 ms reagiert *Macrotermes natalensis* auf Reize mit Alarmtrommeln (Median, n=92) (Abb. 17). Es wurden drei verschiedene Reize getestet. Zwischen den drei Luftstößen verschiedener CO<sub>2</sub>-Konzentrationen kann in Bezug auf die Reaktionszeit kein Unterschied festgestellt werden (p=0,301; Kruskal-Wallis; zweiseitig; n=92). *Odontotermes* sp. reagiert auf Luftstöße nach 309 ms (Median; n=25). Die beiden Termitenarten unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Reaktionszeit nicht signifikant voneinander (p=0,863; Mann-Whitney-U-Test; n=117).



**Abb. 17:** Reaktionszeit von *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp. auf Luftstöße an den Furagierplätzen. *Macrotermes natalensis* reagiert nach 302 ms (Median, n=92) und *Odontotermes* sp. reagiert nach 309 ms auf Störungen (Median, n=25). Die Reaktionszeit der beiden Termitenarten unterscheidet sich nicht signifikant (p=0,863; Mann-Whitney-U-Test; n=117).

### 1.7 Weiterleitung der Trommelsignale von *Macrotermes natalensis*

Während der Feldarbeit in der Savanne wurde oft Alarmtrommeln ausgelöst. Es konnten 30 Alarmweiterleitungen untersucht werden (Abb. 18).

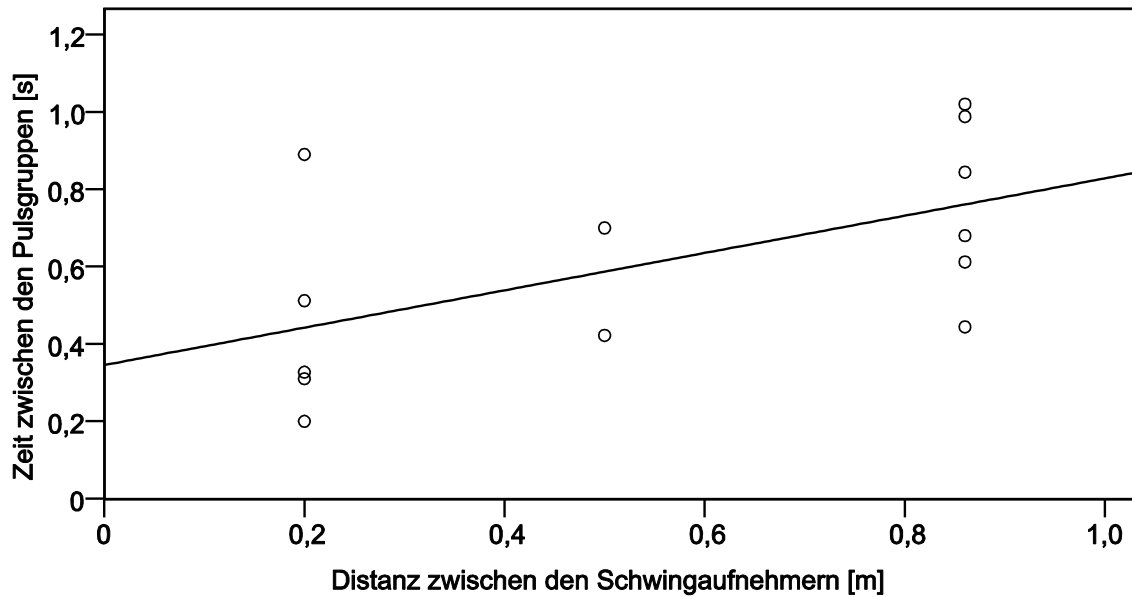


**Abb. 18:** Soziale Weiterleitung des Trommelalarms von *Macrotermes natalensis* über große Distanzen. Dargestellt ist die verstrichene Zeit [s] zwischen den Alarmsignalen in Abhängigkeit der räumlichen Distanz zwischen den klopfenden Termiten bzw. zwischen den Schwingaufnehmern. Der Alarm wird mit etwa  $1,3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  weitergeleitet. (Pearson-Korrelation;  $R^2=0,549$ ;  $p<0,01$ ;  $n=30$ )

Die Weiterleitung von Trommelsignalen kann gut durch eine lineare Funktion beschrieben werden (Pearson-Korrelation;  $R^2=0,549$ ;  $p<0,01$ ;  $n=30$ ). Die Amplitude der Trommelsignale verändert sich während der Weiterleitung nicht. Die Geschwindigkeit der Weiterleitung ergibt sich aus der Steigung der Regressionsgraden. Über große Distanzen wird der Alarm mit einer Geschwindigkeit von  $1,3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  weitergeleitet.

### 1.8 Weiterleitung der Trommelsignale von *Odontotermes sp.*

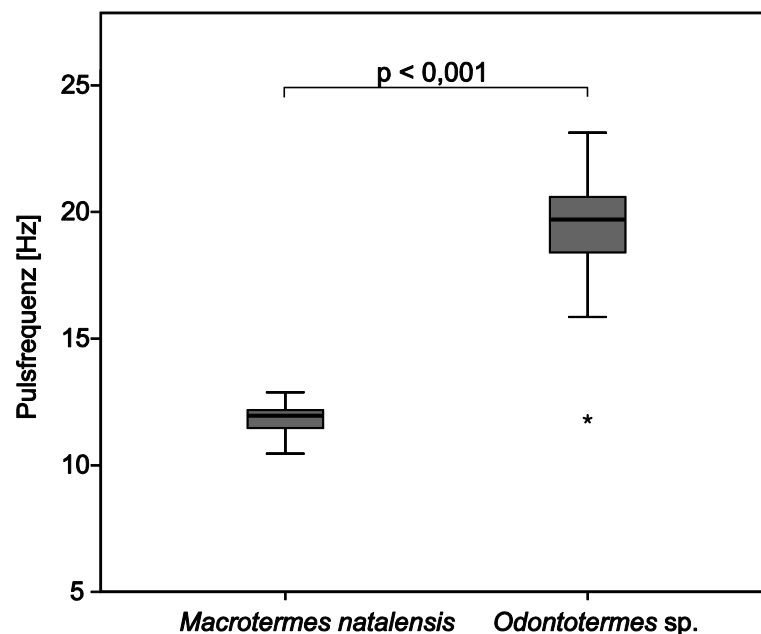
Es konnten 13 Alarmweiterleitungen untersucht werden (Abb. 19). Die Verzögerung von Trommelsignalen in Abhängigkeit der Distanz zwischen den trottenden Termiten bzw. zwischen den Schwingaufnehmern kann mit einer linearen Funktion beschrieben werden (Pearson-Korrelation;  $R^2=0,321$ ;  $p<0,01$ ;  $n=13$ ). Die Amplitude der Trommelsignale nimmt im Verlauf der Weiterleitung nicht ab. Die Geschwindigkeit der Weiterleitung ergibt sich aus der Steigung der Regressionsgraden. Die Trommelsignale werden mit einer Geschwindigkeit von  $2,1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  weitergeleitet.



**Abb. 19:** Soziale Weiterleitung des Alarmtrommelns von *Odontotermes* sp. über große Distanzen. Dargestellt ist die verstrichene Zeit [s] zwischen den Alarmsignalen in Abhängigkeit der räumlichen Distanz zwischen den klopfenden Termiten (bzw. den Schwingaufnehmern). Der Alarm wird mit etwa mit  $2,1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Pearson-Korrelation;  $R^2=0,321$ ;  $p<0,01$ ;  $n=13$ ) weitergeleitet.

### 1.9 Pulsfrequenzerkennung von *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp.

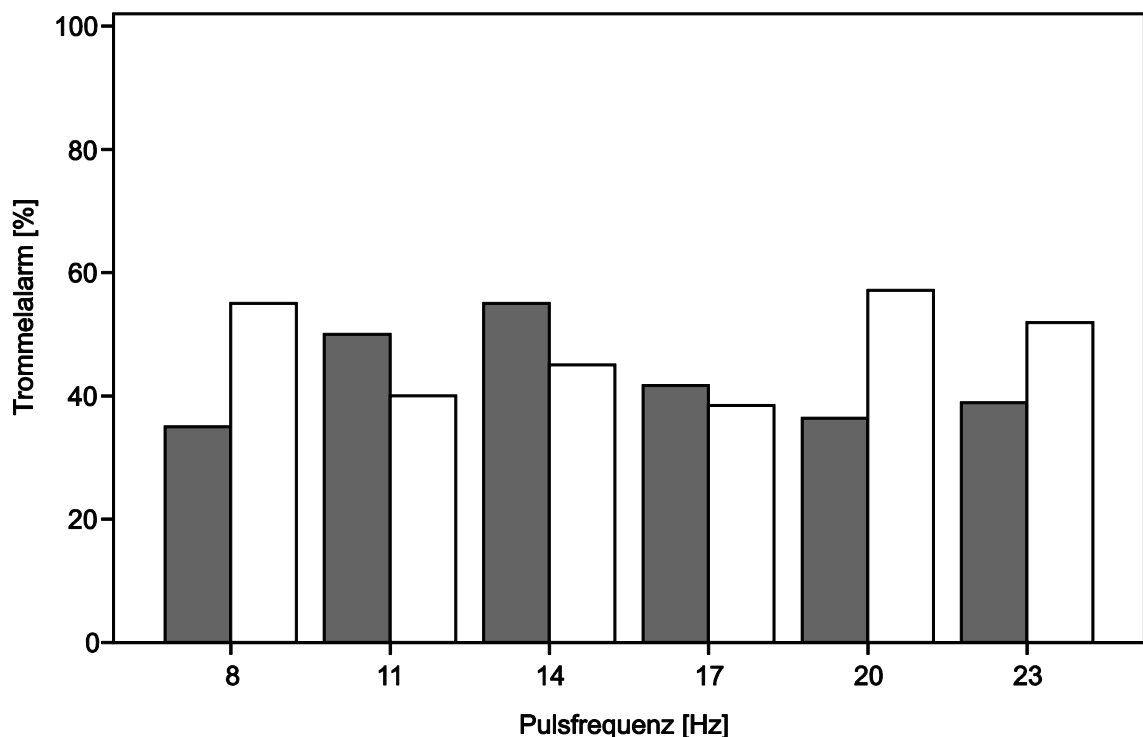
In 73 Versuchen wurde getestet, ob *Macrotermes natalensis* zwischen Trommel-signalen verschiedener Pulsfrequenzen diskriminieren kann.



**Abb. 20:** Vergleich der Pulsfrequenz von *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp. *Macrotermes natalensis* trommelt mit einer Pulsfrequenz von 10,9 Hz signifikant langsamer als *Odontotermes* sp., die mit einer Pulsfrequenz von 19,3 Hz auf den Untergrund schlägt ( $p<0,001$ ; Mann-Whitney-U-Test,  $n=100$ ).

Die Pulsfrequenz von 19,9 Hz, mit der *Macrotermes natalensis* trommelt, unterscheidet sich signifikant von der Pulsfrequenz von 10,9 Hz, mit der *Odontotermes* sp. trommelt (Abb. 20,  $p < 0,001$ ; Mann-Whitney-U-Test,  $n=100$ ).

Daher stellt sich die Frage, ob Termiten fähig sind, die unterschiedlichen Pulsfrequenzen zu diskriminieren. *Macrotermes natalensis* reagiert auf Trommelsignale verschiedener Pulsfrequenzen nicht signifikant unterschiedlich ( $p=0,757$ ;  $\chi^2=2,626$ ;  $df=5$ ;  $n=112$ ). Die Fähigkeit von *Odontotermes* sp. Pulse verschiedener Frequenzen diskriminieren zu können, wurde in 128 Versuchen getestet (Abb. 21). *Odontotermes* sp. reagiert auf Trommelsignale verschiedener Pulsfrequenzen nicht signifikant unterschiedlich ( $p=0,781$ ;  $\chi^2=2,47$ ;  $df=5$ ;  $n=128$ ). Beide Termitenarten zeigen bei allen getesteten Pulsfrequenzen keinen Unterschied hinsichtlich der Wahrscheinlichkeit mit der Trommelalarm ausgelöst wird (**8 Hz**:  $p=0,341$ ;  $\chi^2=1,616$ ;  $n=40$ ; **11 Hz**:  $p=0,751$ ;  $\chi^2=0,404$ ;  $n=40$ ; **14 Hz**:  $p=0,752$ ;  $\chi^2=0,4$ ;  $n=40$ ; **17 Hz**:  $p=1,0$ ;  $\chi^2=0,027$ ;  $n=25$ ; **20 Hz**:  $p=0,166$ ;  $\chi^2=2,131$ ;  $n=50$ ; **23 Hz**:  $p=0,543$ ;  $\chi^2=0,972$ ;  $n=45$ ).

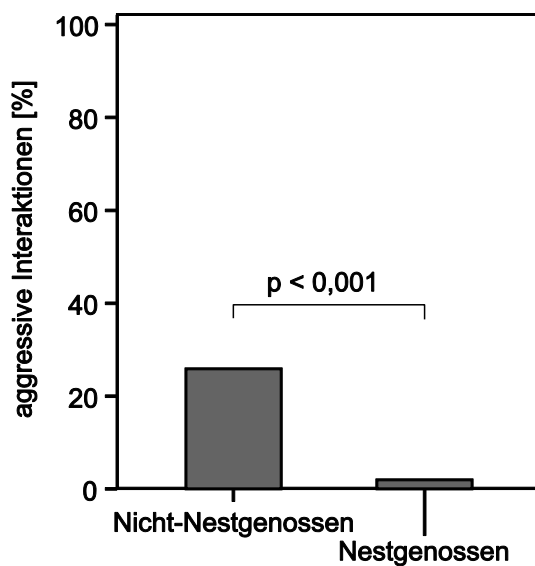


**Abb. 21:** Prozentualer Anteil der Versuche, in denen ein Trommelalarm ausgelöst werden konnte für *Macrotermes natalensis* (graue Balken) und *Odontotermes* sp. (weiße Balken) in Abhängigkeit der Pulsfrequenz des Trommelreizes. Es wurde mit sechs verschiedenen Pulsfrequenzen gereizt. *Macrotermes natalensis* reagiert auf Trommelreize der sechs verschiedenen Pulsfrequenzen nicht signifikant unterschiedlich ( $p=0,757$ ;  $\chi^2=2,626$ ;  $df=5$ ;  $n=112$ ). *Odontotermes* sp. reagiert auf die Trommelreize der sechs Pulsfrequenzen nicht signifikant unterschiedlich ( $p=0,781$ ;  $\chi^2=2,47$ ;  $df=5$ ;  $n=128$ ). Beide Termitenarten zeigen bei allen getesteten Pulsfrequenzen keinen Unterschied hinsichtlich der Wahrscheinlichkeit mit der Trommelalarm ausgelöst wird (**8 Hz**:  $p=0,341$ ;  $\chi^2=1,616$ ;  $n=40$ ; **11 Hz**:  $p=0,751$ ;  $\chi^2=0,404$ ;  $n=40$ ; **14 Hz**:  $p=0,752$ ;  $\chi^2=0,4$ ;  $n=40$ ; **17 Hz**:  $p=1,0$ ;  $\chi^2=0,027$ ;  $n=25$ ; **20 Hz**:  $p=0,166$ ;  $\chi^2=2,131$ ;  $n=50$ ; **23 Hz**:  $p=0,543$ ;  $\chi^2=0,972$ ;  $n=45$ ).

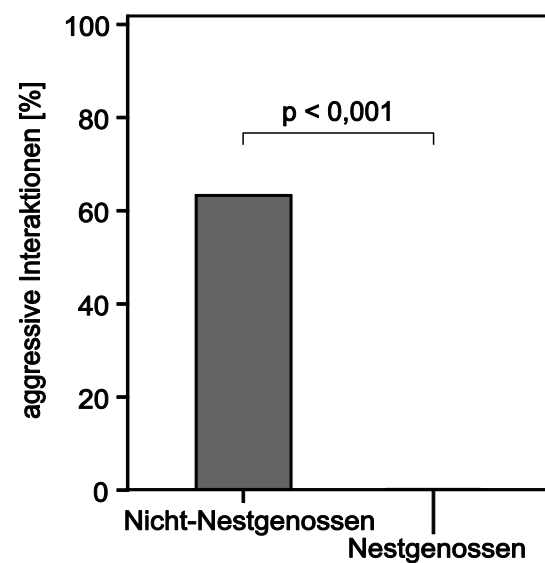
### 1.10 Intra- und interspezifische Interaktionen von *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp. in einer Versuchsarena

Große Soldaten von *Macrotermes natalensis* können zwischen Nestgenossen und Nicht-Nestgenossen diskriminieren (Abb. 22). Nicht-Nestgenossen werden signifikant öfter gebissen als Nestgenossen, denen nur in wenigen Ausnahmefällen aggressiv begegnet wird ( $p < 0,001$ ;  $\chi^2 = 27,5$ ; zweiseitig;  $n = 415$ ).

*Odontotermes* sp. kann zwischen Nestgenossen und Nicht-Nestgenossen diskriminieren (Abb. 23). Nicht-Nestgenossen werden signifikant öfter gebissen als Nestgenossen ( $p < 0,001$ ;  $\chi^2 = 28,5$ ; zweiseitig;  $n = 61$ ). In keinem der Versuche zeigten Nestgenossen aggressives Verhalten.



**Abb. 22:** Prozentualer Anteil aggressiver Interaktionen großer Soldaten von *Macrotermes natalensis* in einer Versuchsarena. Nicht-Nestgenossen ( $n = 313$ ) verhalten sich signifikant aggressiver als Nestgenossen ( $n = 102$ ), die nur in Ausnahmefällen aggressives Verhalten zeigen ( $p < 0,001$ ;  $\chi^2 = 27,5$ ; zweiseitig;  $n = 415$ ).

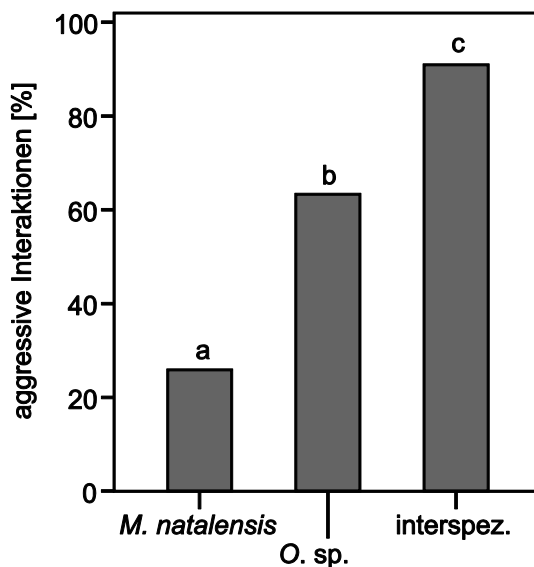


**Abb. 23:** Prozentualer Anteil aggressiver Interaktionen von *Odontotermes* sp. in einer Versuchsarena. Nicht-Nestgenossen ( $n = 30$ ) verhalten sich signifikant aggressiver als Nestgenossen ( $n = 31$ ), die in keinem Versuch aggressives Verhalten zeigen ( $p < 0,001$ ;  $\chi^2 = 28,5$ ; zweiseitig;  $n = 61$ ).

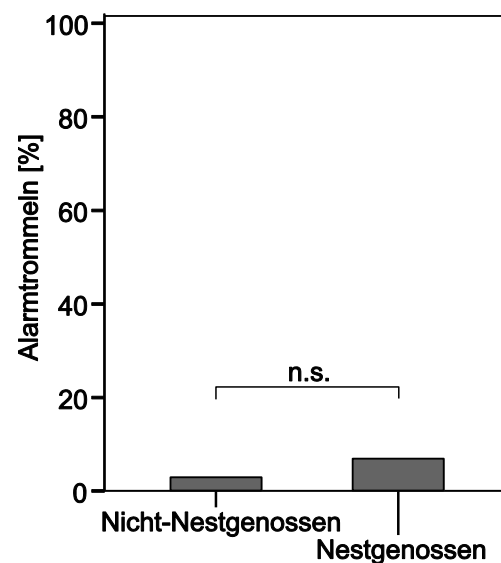
Die Wahrscheinlichkeit, aggressive Interaktionen beobachten zu können, ist bei Nicht-Nestgenossen der Art *Odontotermes* sp. signifikant größer als bei Nicht-Nestgenossen der Art *Macrotermes natalensis* (Abb. 24). In intraspezifischen Arenaversuchen verhalten sich 26 % der Paare von *Macrotermes natalensis* aggressiv ( $n = 313$ ). Paare von *Odontotermes* sp. verhalten sich in 66 % der Versuche aggressiv ( $n = 30$ ). Am aggressivsten verhalten sich die Termiten in interspezifischen Versuchen ( $n = 33$ ). Werden *Odontotermes* sp. und *Macrotermes natalensis* zusammen in eine Versuchsarena gesetzt kann, in 91 % der Versuche aggressives Verhalten beobachtet

werden. Die 3 Gruppen unterscheiden sich signifikant ( $p < 0,001$ ;  $\chi^2 = 67,7$ ;  $df = 2$ ; sequentielles Bonferroni-Verfahren; insgesamt  $n = 376$ ).

Nestgenossen und Nicht-Nestgenossen zeigen in einigen der Arenaversuchen Alarmtrommelverhalten. Befinden sich Nestgenossen ( $n = 313$ ) in der Versuchsarena, wird etwas öfter Alarmtrommelverhalten gezeigt als in Arenaversuchen, in denen sich Nicht-Nestgenossen ( $n = 102$ ) in der Versuchsarena befinden (Abb. 25). Die beiden Gruppen unterscheiden sich jedoch nicht signifikant. Nestgenossen trommeln in den Arenaexperimenten nicht signifikant häufiger oder seltener als Nicht-Nestgenossen ( $p = 0,069$ ;  $\chi^2 = 3,3$ ; zweiseitig;  $n = 415$ ).

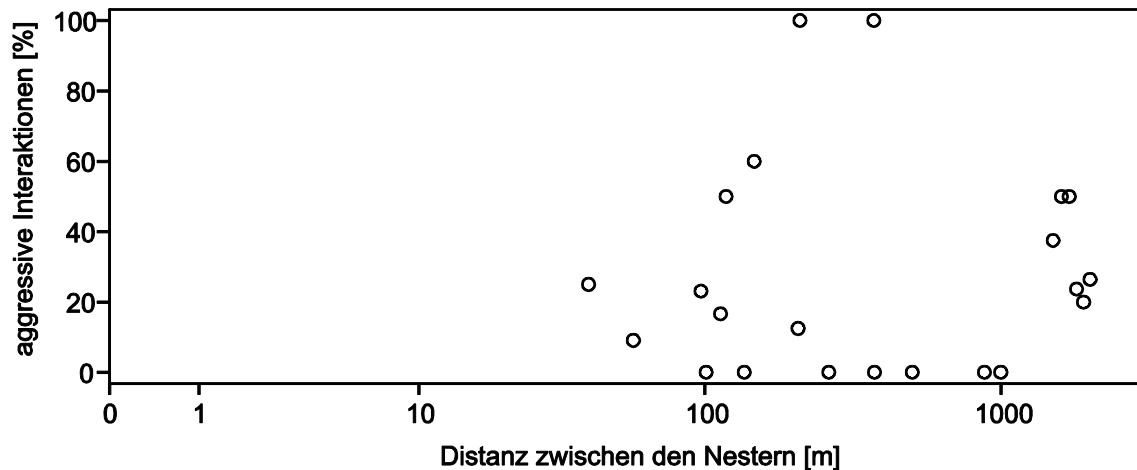


**Abb. 24:** Prozentualer Anteil aggressiver Interaktionen in Arenaversuchen mit Nicht-Nestgenossen von *Macrotermes natalensis* ( $n = 313$ ) und *Odontotermes* sp. ( $n = 30$ ) sowie interspezifische Interaktionen zwischen *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp. ( $n = 33$ ). Die drei Gruppen verhalten sich signifikant unterschiedlich aggressiv ( $p < 0,001$ ;  $\chi^2 = 67,7$ ;  $df = 2$ ; sequentielles Bonferroni-Verfahren;  $n = 376$ ).



**Abb. 25:** Anteil der Arenaversuche mit großen Soldaten von *Macrotermes natalensis*, in denen ein Trommelalarm beobachtet werden konnte danach unterschieden, ob es sich um Nicht-Nestgenossen ( $n = 313$ ) oder Nestgenossen ( $n = 102$ ) handelt. Die beiden Gruppen unterscheiden sich nicht signifikant ( $p = 0,069$ ;  $\chi^2 = 3,3$ ; zweiseitig;  $n = 415$ ).

Große Soldaten von *Macrotermes natalensis* verhalten sich in Abhängigkeit des Nestes, aus dem sie stammen, unterschiedlich aggressiv (Abb. 26). In 7 Kombinationen großer Soldaten von *Macrotermes natalensis* verschiedener Kolonien kann kein aggressives Verhalten beobachtet werden. 15 Kombinationen zeigen aggressives Verhalten. Die Häufigkeit aggressiver Interaktionen korreliert nicht linear mit der Distanz zwischen den Kolonien (Pearson-Korrelation;  $R^2 = 0,005$ ;  $p = 0,271$ ;  $n = 261$ ).



**Abb. 26:** Prozentualer Anteil aggressiver Interaktionen großer Soldaten von *Macrotermes natalensis* in einer Versuchsarena in Abhängigkeit der räumlichen Distanz zwischen den Termitennestern (n=261). Die Stichprobenumfänge der jeweiligen Nestkombinationen (n=22) sind unterschiedlich groß.

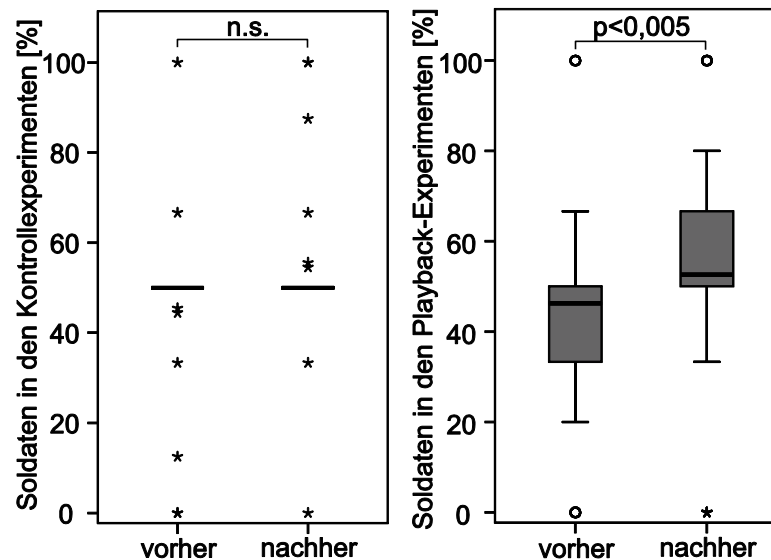
## 2 Orientierung anhand von Vibrationen bei Termiten

### 2.1 Reaktion von *Macrotermes natalensis* auf Trommelsignale am Nest

Wird ein bewohntes Nest von *Macrotermes natalensis* aufgebrochen, dauert es in den meisten Fällen nicht lange, bis die ersten Termiten an der Nestoberfläche erscheinen. Zuerst kommen große Soldaten, die einen Verteidigungsring um die Aufbruchstelle bilden. Ist die Aufbruchstelle starker Sonnenstrahlung ausgesetzt, wird der Verteidigungsring der Soldaten einige Zentimeter versetzt im Nestinneren gebildet. Nachts und an bedeckten Tagen wagen sich sowohl Soldaten als auch Arbeiter an die Nestoberfläche. Im Schutz der großen Soldaten beginnen Arbeiter alsbald den Schaden zu beheben und die Aufbruchstelle wieder zu schließen. Die Zeit, die eine Kolonie benötigt, um die Aufbruchstelle wieder zu schließen, kann sehr unterschiedlich lang sein. Mit den Reparaturarbeiten wird in 10 % der Fälle innerhalb von einer Minute nach dem Aufbrechen des Nestes begonnen. Von der zweiten bis zur zehnten Minute erscheinen in 61 % der Versuche Termiten an der Nestoberfläche. In 29 % der Fälle waren nach 10 Minuten noch keine Termiten in oder an der Aufbruchstelle (n=70).

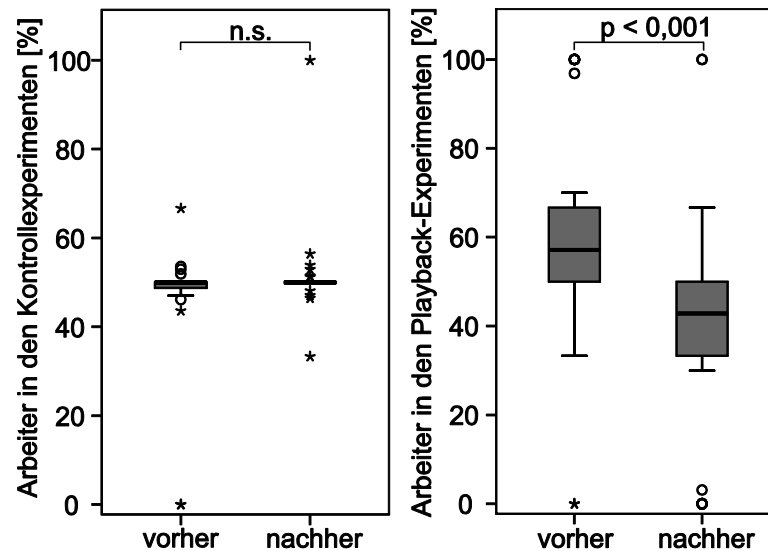
Die Kontrollexperimente zeigen, dass es keine signifikante Änderung der Anzahl großer Soldaten und Arbeitern zwischen den beiden Messzeitpunkten gibt, wenn keine Vibrationsreize abgespielt werden (Abb. 27 links und Abb. 28 links).





**Abb. 27:** Prozentualer Anteil von großen Soldaten von *Macrotermes natalensis* vor Vibrationsreizen und eine Minute nach Reizgabe. Die Kontrolle (**linke Seite**) zeigt, dass es keine signifikante Veränderung in der Anzahl von Soldaten nach einer Minute gibt ( $p=0,132$ ; Wilcoxon-Test; zweiseitig;  $n=25$ ), wenn kein Alarmtrommeln abgespielt wird. 100 % entspricht der Anzahl aller Soldaten, die sich an der Nestoberfläche befinden zu den beiden Beobachtungszeitpunkten (vorher und nachher) in dem Kontrollexperiment. Nach dem Playback von Alarmsignalen (**rechte Seite**) befinden sich signifikant mehr große Soldaten an der Nestoberfläche ( $p<0,005$ ; Wilcoxon-Test;  $n=45$ ). 100 % entspricht der Anzahl aller großen Soldaten, die sich an der Nestoberfläche befinden zu den beiden Beobachtungszeitpunkten vor und nach dem Abspielen von Alarmsignalen.

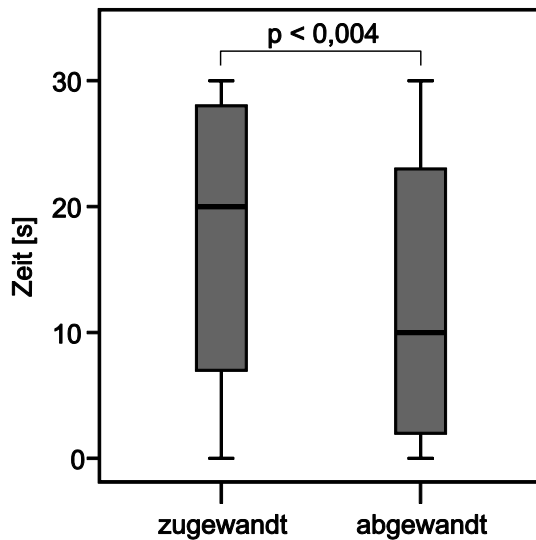
Werden künstliche Trommelsignale abgespielt, ändert sich die Anzahl großer Soldaten und Arbeiter nach dem Vibrationsreiz signifikant (Abb. 27 rechts und Abb. 28 rechts). Nach dem Abspielen des Vibrationsreizes befinden sich signifikant mehr große Soldaten an der Aufbruchstelle ( $p<0,005$ ; Wilcoxon-Test;  $n=45$ ). Die Anzahl der Arbeiter verringert sich signifikant ( $p<0,001$ ; Wilcoxon-Test;  $n=45$ ).



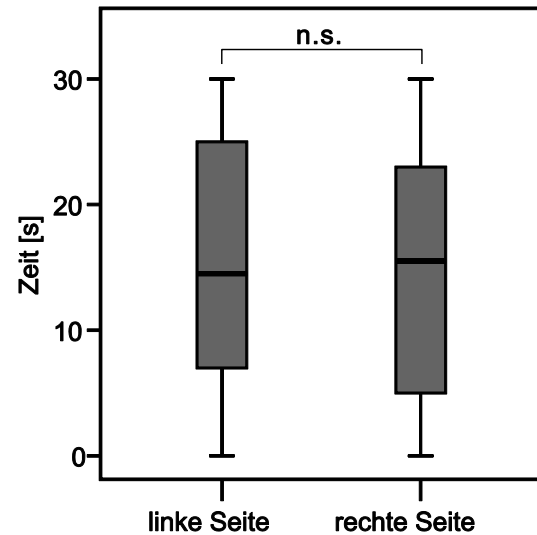
**Abb. 28:** Prozentualer Anteil von Arbeitern von *Macrotermes natalensis* vor Vibrationsreizen und eine Minute nach Reizgabe. Die Kontrolle (**linke Seite**) zeigt, dass es keine signifikante Veränderung in der Anzahl von Arbeitern nach 1 min gibt ( $p=0.569$ ; Wilcoxon-Test;  $n=25$ ), wenn kein Alarntrommeln abgespielt wird. 100% entspricht der Anzahl aller Arbeiter, die sich in den Kontrollexperimenten zu den beiden Beobachtungszeitpunkten (vorher und nachher) an der Nestoberfläche befinden. Nach dem Abspielen von Alarmsignalen (**rechte Seite**) befinden sich signifikant weniger Arbeiter an der Nestoberfläche ( $p<0,001$ ; Wilcoxon-Test;  $n=45$ ). 100% entspricht der Anzahl aller Arbeiter, die sich in den Playback-Experimenten zu den beiden Beobachtungszeitpunkten (vorher und nachher) an der Nestoberfläche befinden.

## 2.2. Reaktion von *Macrotermes natalensis* auf Trommelsignale in einer Versuchsarena

Es wurden 134 Termiten getestet. In 64 Versuchen wurde die rechte Seite und in 70 Versuchen die linke Seite gereizt. Die Termiten halten sich signifikant länger auf der der Vibrationsquelle zugewandten Seite auf ( $p\leq 0,005$ ; Wilcoxon-Test;  $n=134$ ; Abb. 29). In den Kontrollexperimenten, in denen kein Trommeln abgespielt wurde, zeigen die Termiten keine Seitenpräferenz ( $p=0,588$ ; Wilcoxon-Test;  $n=30$ ; Abb. 30).



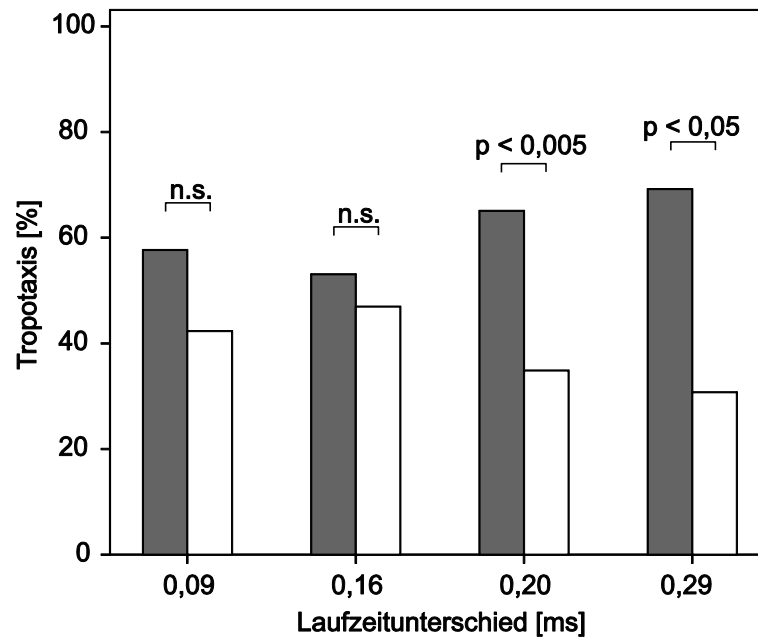
**Abb. 29:** Aufenthaltsdauer [s] großer Soldaten von *Macrotermes natalensis* in der der Vibrationsquelle zugewandten bzw. abgewandten Arenahälfte. Jede Termiten wurde 30 s beobachtet. Wird auf einer der Arenaseiten Alarmtrommeln abgespielt, halten sich große Soldaten signifikant länger auf der der Vibrationsquelle zugewandten Seite auf ( $p < 0,004$ ; Wilcoxon-Test,  $n = 134$ ).



**Abb. 30:** Aufenthaltsdauer [s] großer Soldaten von *Macrotermes natalensis* in den Kontrollexperimenten ohne Vibrationsreiz. Jede Termiten wurde 30 s beobachtet. Wenn kein Vibrationsreiz gegeben wurde, halten sich die Termiten auf beiden Seiten gleich lange auf ( $p = 0,588$ ; Wilcoxon-Test;  $n = 30$ ).

### 2.3. Reaktion von *Macrotermes natalensis* auf Trommelsignale mit Laufzeitunterschieden

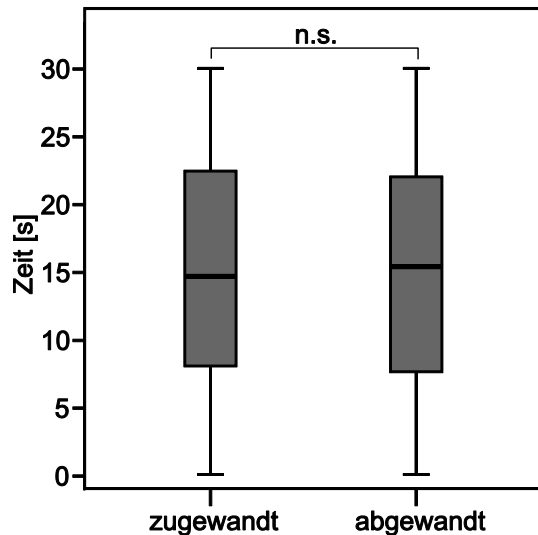
Von den insgesamt 419 getesteten Termiten zeigen 187 eine gerichtete Reaktion (Orientierung nach links oder rechts) auf die Reize. In 92 dieser 187 Versuche wurde die rechte Plattform zuerst angesteuert und in 95 Versuchen wurde die linke Plattform zuerst angesteuert. Die für die Seitenwahl geworfene Zehn-Rand-Münze ist eine faire Münze ( $p = 0,826$ ;  $\chi^2 = 0,048$ ; zweiseitig;  $n = 187$ ). Bei allen getesteten Laufzeitunterschieden bewegen sich große Soldaten von *Macrotermes natalensis* häufiger in die Richtung der zuerst angesteuerten Plattform als in die andere Richtung (Abb. 31). Große Soldaten von *Macrotermes natalensis* zeigen bei kurzen Laufzeitunterschieden von 0,9 ms ( $p = 0,433$ ;  $\chi^2 = 0,61$ ; zweiseitig;  $n = 26$ ) und 0,16 ms ( $p < 0,668$ ;  $\chi^2 = 0,184$ ; zweiseitig;  $n = 49$ ) keine signifikant gerichtete Reaktion. Werden die Plattformen mit einem Laufzeitunterschied von 0,20 ms ( $p < 0,005$ ;  $\chi^2 = 7,86$ ; zweiseitig;  $n = 86$ ) bzw. mit einem Laufzeitunterschied von 0,29 ms ( $p < 0,05$ ;  $\chi^2 = 3,846$ ; zweiseitig;  $n = 26$ ) angesteuert, drehen sich die Soldaten signifikant öfter zu der zuerst angesteuerten Plattformseite. Große Soldaten von *Macrotermes natalensis* können Laufzeitunterschiede von 0,2 ms wahrnehmen und für die Orientierung nutzen.



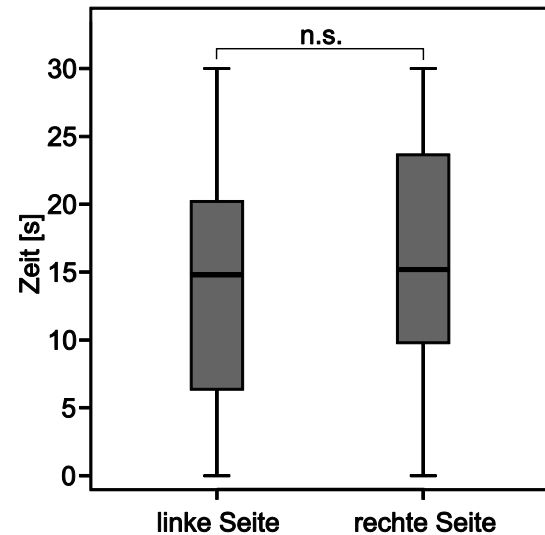
**Abb. 31:** Anteil großer Soldaten von *Macrotermes natalensis*, die eine positive Tropotaxis (graue Balken) bzw. eine negative Tropotaxis (weiße Balken) zeigen in Abhängigkeit des Laufzeitunterschiedes zwischen den zwei Plattformen. Bei einem Laufzeitunterschied von 0,09 ms ( $p=0,433$ ;  $\chi^2=0,61$ ; zweiseitig;  $n=26$ ) und bei einem Laufzeitunterschied von 0,16 ms ( $p<0,668$ ;  $\chi^2=0,184$ ; zweiseitig;  $n=49$ ) bewegen sich die Soldaten nicht gerichtet auf die zuerst angesteuerte Plattformseite zu. Werden die Plattformen mit einem Laufzeitunterschied von 0,20 ms ( $p<0,005$ ;  $\chi^2=7,86$ ; zweiseitig;  $n=86$ ) bzw. mit einem Laufzeitunterschied von 0,29 ms ( $p<0,05$ ;  $\chi^2=3,846$ ; zweiseitig;  $n=26$ ) angesteuert, drehen sich die Soldaten signifikant öfter zu der zuerst angesteuerten Plattformseite.

#### 2.4 Reaktion von *Zootermopsis nevadensis* auf Trommelsignale in einer Versuchsarena

Die Kontrollexperimente ohne Vibrationsreiz ( $n=51$ ) zeigen, dass *Zootermopsis nevadensis* keine Arenaseite bevorzugt (Abb. 33). Die Termiten halten sich nicht signifikant unterschiedlich lange auf einer der Arenaseiten auf ( $p=0,49$ ; Wilcoxon-Test;  $n=53$ ). Wird in 10 cm Entfernung zu einer der Arenaseiten Alarmtrommeln abgespielt, führt dies nicht zu einer Seitenpräferenz der Termiten (Abb. 32). Die Termiten halten sich nicht signifikant länger auf der der Vibrationsquelle zugewandten oder abgewandten Arenaseite auf ( $p=0,846$ ; Wilcoxon-Test;  $n=101$ ).



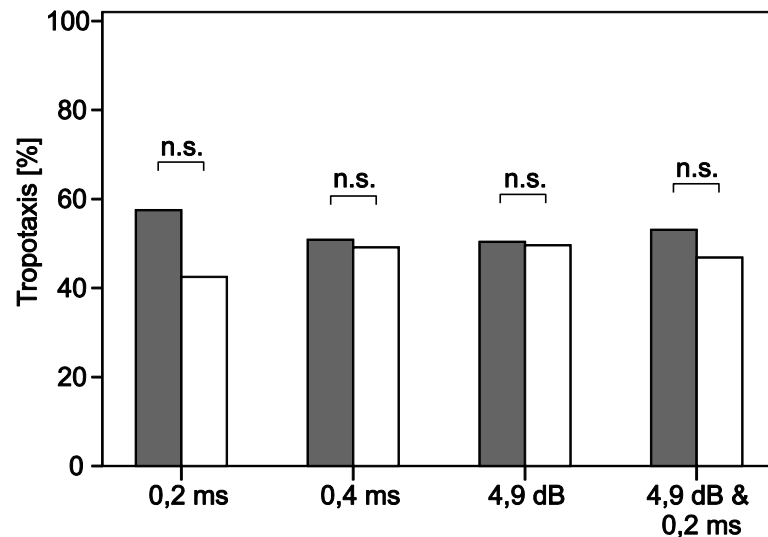
**Abb. 32:** Aufenthaltsdauer [s] von *Zootermopsis nevadensis* auf der zugewandten und abgewandten Arenaseite. Wird auf einer der Arenaseiten Alarmtrommeln abgespielt, halten sich Termiten nicht signifikant länger auf einer der Arenaseiten auf ( $p=0,846$ ; Wilcoxon-Test;  $n=101$ ).



**Abb. 33:** Aufenthaltsdauer [s] von *Zootermopsis nevadensis* auf der linken und rechten Arenaseite ohne Vibrationsreiz. Die Termiten haben keine Seitenpräferenz ( $p=0,49$ ; Wilcoxon-Test;  $n=53$ ).

## 2.5 Reaktion von *Zootermopsis nevadensis* auf Trommelsignale mit Laufzeit- und oder Amplitudenunterschied

Insgesamt wurden 464 Versuche durchgeführt. Es wurden zwei verschiedene Laufzeitunterschiede (0,2 ms und 0,4 ms), ein Amplitudenunterschied (4,9 dB) und eine Kombination von Laufzeitunterschied (0,2 ms) und Amplitudenunterschied (4,9 dB) getestet. *Zootermopsis nevadensis* zeigt in allen Versuchen ein Verhalten, das in Bezug auf die Richtung der Drehbewegung nicht von einer zufälligen Verteilung abweicht (Abb. 34). Werden die Plattformen mit einem Laufzeitunterschied von 0,2 ms ( $p=0,1$ ;  $\chi^2=2,7$ ; zweiseitig;  $n=120$ ) und 0,4 ms ( $p=0,854$ ;  $\chi^2=0,03$ ; zweiseitig;  $n=118$ ) angesteuert, drehen sich die Termiten nicht signifikant häufiger in die Richtung der zuerst angesteuerten Plattform. Werden die Plattformen unterschiedlich stark angesteuert mit einem Amplitudenunterschied von 4,9 dB zwischen der rechten und linken Plattform, drehen sich die Termiten nicht signifikant häufiger in die Richtung der stärker vibrierten Plattform ( $p=0,93$ ;  $\chi^2=0,01$ ; zweiseitig;  $n=131$ ). Bei einem Amplitudenunterschied von 4,9 dB kombiniert mit einem Laufzeitunterschied von 0,2 ms drehen sich die Termiten nicht signifikant häufiger in die Richtung der zuerst und stärker vibrierten Plattform ( $p=0,54$ ;  $\chi^2=0,37$ ; zweiseitig;  $n=96$ ). Es konnte kein Hinweis dafür gefunden werden, dass *Zootermopsis nevadensis* Information über die Lage der Vibrationsquelle erhält.



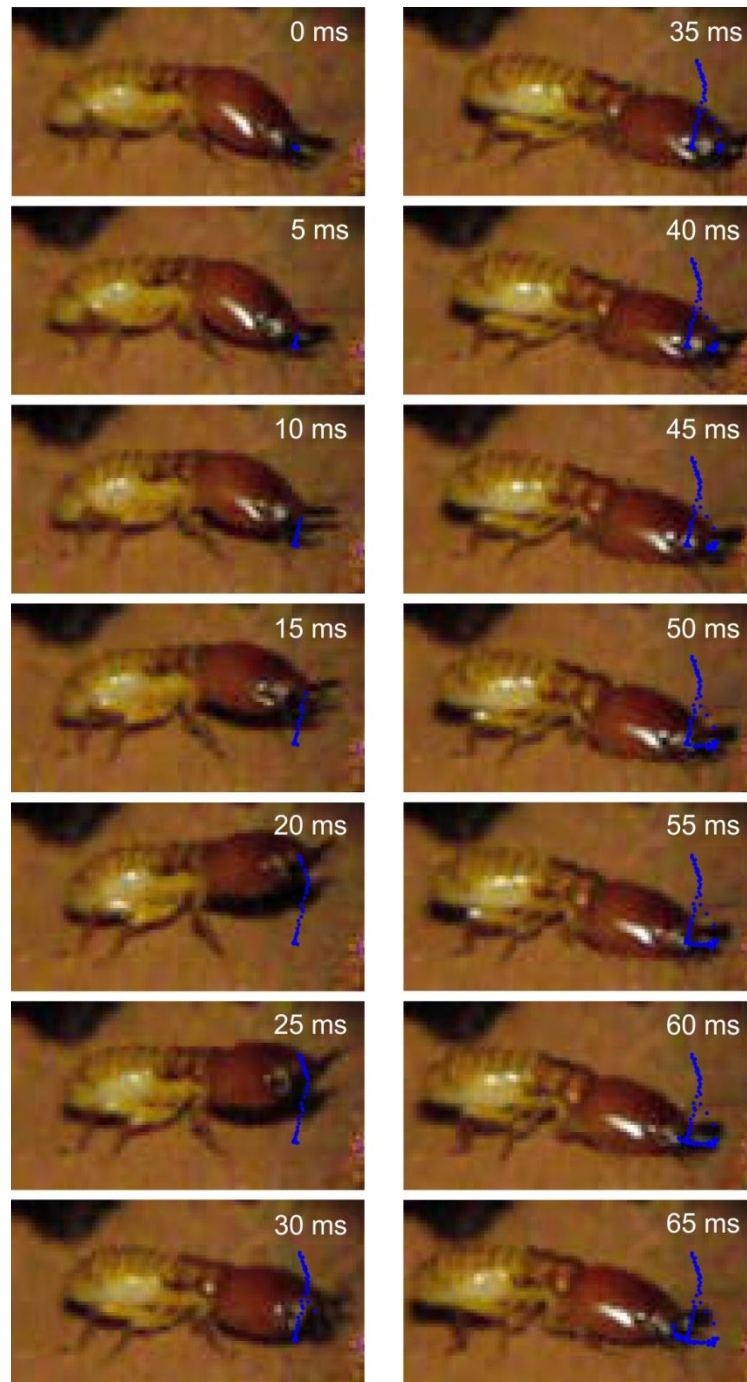
**Abb. 34:** Positive (graue Balken) und negative (weiße Balken) Tropotaxien von *Zootermopsis nevadensis* auf zwei beweglichen Plattformen in Abhängigkeit des Laufzeitunterschiedes und/oder Amplitudenunterschiedes zwischen den beiden Plattformen. Bei einem Laufzeitunterschied von 0,2 ms ( $p=0,1$ ;  $\chi^2=2,7$ ; zweiseitig;  $n=120$ ;) und 0,4 ms ( $p=0,854$ ;  $\chi^2=0,03$ ; zweiseitig;  $n=118$ ) drehen sich die Termiten nicht signifikant häufiger in die Richtung der zuerst vibrierten Plattform. Bei einem Amplitudenunterschied von 4,9 dB zwischen den beiden Plattformen drehen sich die Termiten nicht signifikant häufiger in die Richtung der stärker vibrierten Plattform ( $p=0,93$ ;  $\chi^2=0,01$ ; zweiseitig;  $n=131$ ). Bei einem Amplitudenunterschied von 4,9 dB und einem Laufzeitunterschied von 0,2 ms drehen sich die Termiten nicht signifikant häufiger in die Richtung der zuerst und stärker vibrierten Plattform ( $p=0,54$ ;  $\chi^2=0,37$ ; zweiseitig;  $n=96$ ).

### 3. Kinematik und Dynamik des Trommelschlages und Materialeigenschaften des Termitennestes

#### 3.1 Kinematik des Alarntrommelns von *Macrotermes natalensis*

Es konnten insgesamt 5 auswertbare Hochgeschwindigkeitsaufnahmen von trommelnden Termiten gemacht werden. Für die Berechnung der Geschwindigkeit und des Impulses eignen sich solche Aufnahmen, bei denen die trommelnde Termiten von der Seite gefilmt wurde, da hier ein zweidimensionales Modell für die Berechnung der Bewegungsgleichung angewandt werden kann. Fünf Hochgeschwindigkeitsaufnahmen erfüllen diese Bedingung. Die Abbildung 35 zeigt jedes fünfte Einzelbild einer Hochgeschwindigkeitsaufnahme eines Trommelschlages. Zuerst hebt *Macrotermes natalensis* den Kopf um etwa 10 mm vertikal in die Höhe (Einzelbilder 0 bis 25 ms), erreicht den höchsten Punkt (Einzelbild 25 ms) und schlägt den Kopf auf den Untergrund (Einzelbilder 30 bis 35 ms). Dabei stemmt sich die Termiten mit den Beinen nach vorne und erreicht dadurch eine Verlängerung der Strecke zwischen dem Wendepunkt der Trommelbewegung und dem Aufprallpunkt auf das Nestsubstrat.

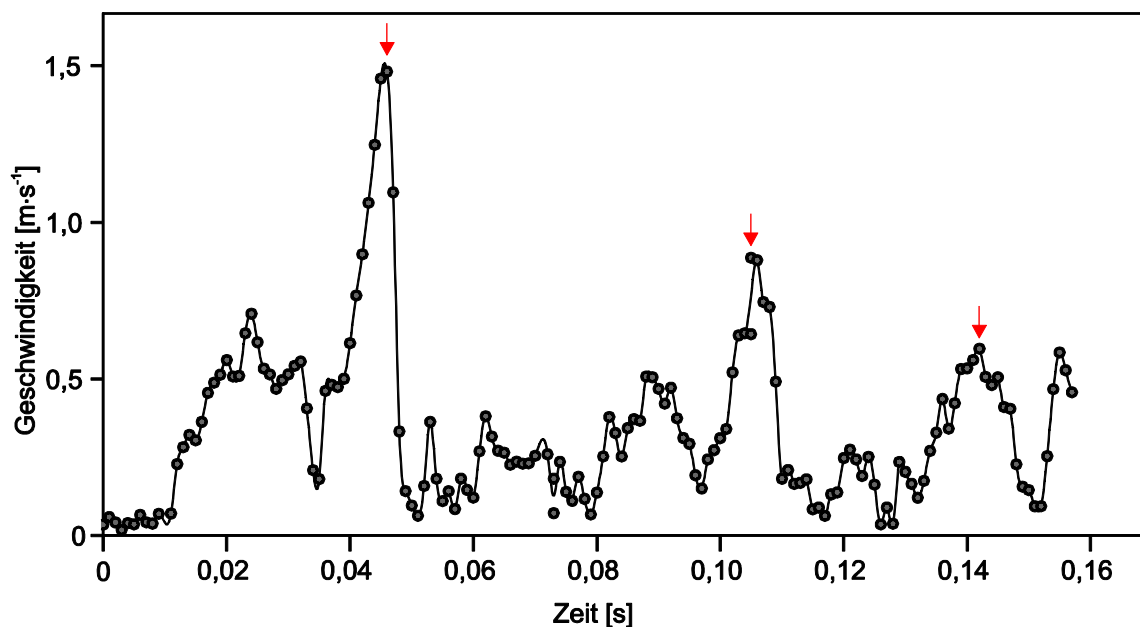
Nach dem ersten Aufprall federt der Kopf ein-, zwei- oder dreimal etwas zurück (Einzelbilder 40 bis 45 ms) und wird dann horizontal zurückgezogen (Einzelbilder 45 bis 65 ms). Der Kopf hat während dieser Rückwärtsbewegung Kontakt mit dem Substrat.



**Abb. 35:** Einzelbilder einer Hochgeschwindigkeitsaufnahme eines trommelnden Soldaten von *Macrotermes natalensis* aufgenommen mit einer Casio Digitalkamera (Exilim EX-FH 20). Das Alarmtrommeln wurde mit 1000 Bildern pro Sekunde gefilmt. Die Position des Kopfes wurde in jedem Einzelbild (jede 1 ms) markiert. Hier dargestellt ist jedes fünfte Einzelbild.

### 3.1.1 Geschwindigkeit und Beschleunigung des Trommelschlages

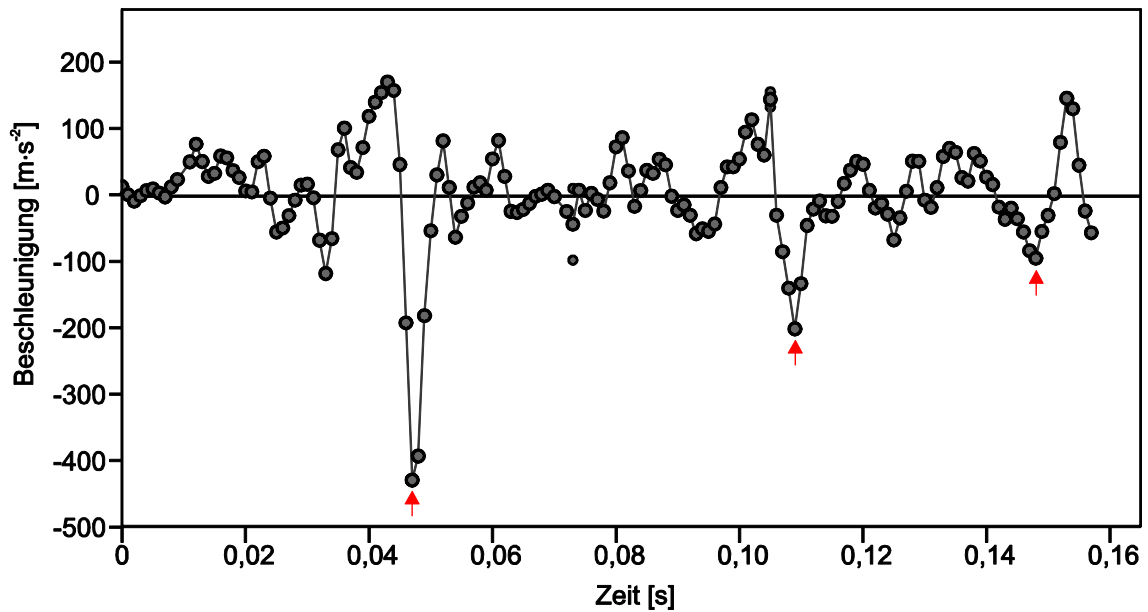
Die höchste Geschwindigkeit während eines Trommelpulses erreicht der Termitenkopf unmittelbar vor dem Aufprall auf das Substrat (Abb. 36). Die Geschwindigkeit des Kopfes beträgt  $0,55 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Median;  $n=10$ ). Die maximal gemessene Geschwindigkeit beträgt  $1,48 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Abb. 38). Die Abbildung 36 zeigt die Geschwindigkeit des Kopfes eines großen Soldaten von *Macrotermes natalensis* beim Ausführen von drei Trommelschlägen. Für den ersten Schlag eines Trommelpulses hebt der Soldat den Kopf am höchsten, damit steht eine längere Strecke für die Beschleunigung zu Verfügung und der erste Schlag eines Trommelpulses ist der mit der höchsten Momentangeschwindigkeit vor dem Aufprall. Der zweite und dritte Schlag eines Trommelpulses erreicht nur noch etwa die Hälfte der Momentangeschwindigkeit vor dem Aufprall.



**Abb. 36:** Geschwindigkeit  $v_{\text{Ges}}$  [ $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ] des Kopfes eines großen Soldaten von *Macrotermes natalensis* während dreier Trommelschläge. Die maximale Geschwindigkeit des Kopfes wird unmittelbar vor dem Aufprall auf das Nestsubstrat (rote Pfeile) erreicht.

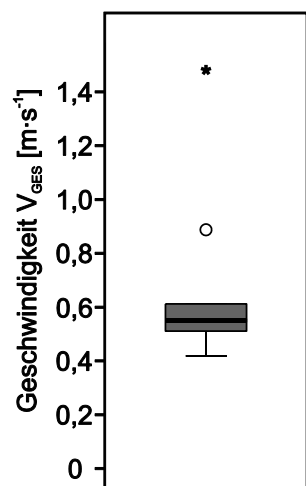
Der Kopf großer Soldaten von *Macrotermes natalensis* erfährt beim Aufschlag auf das Substrat eine negative Beschleunigung von etwa  $107 \text{ m}\cdot\text{s}^{-2}$  (Median;  $n=10$ ; Abb. 39).



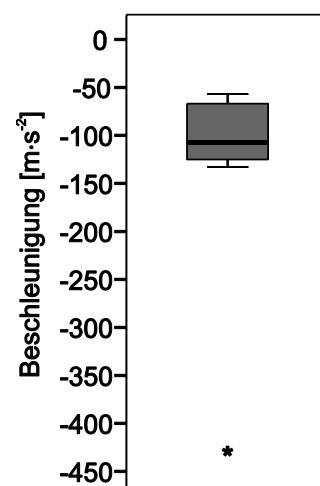


**Abb. 37:** Beschleunigung des Kopfes eines großen Soldaten von *Macrotermes natalensis* während dreier Trommelschläge. Zum Zeitpunkt des Aufpralls auf das Nestsubstrat (rote Pfeile) erfährt der Kopf die größte negative Beschleunigung.

Abbildung 37 zeigt die Beschleunigung über die Zeit. Die höchste Beschleunigung wird unmittelbar vor dem Aufprall des Kopfes auf das Nestsubstrat erreicht (rote Pfeile). Die höchste negative Beschleunigung wird dann erreicht, wenn der Kopf auf das Substrat prallt.



**Abb. 38:** Geschwindigkeit  $V_{\text{Ges}}$  [ $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ] des Kopfes großer Soldaten von *Macrotermes natalensis* kurz vor dem Aufprall auf das Nestsubstrat während des Alarmtrommels ( $n=10$ ).



**Abb. 39:** Beschleunigung [ $\text{m}\cdot\text{s}^{-2}$ ] des Kopfes großer Soldaten von *Macrotermes natalensis* während des Aufpralles auf das Nestsubstrat (je  $n=10$ ).

### 3.1.2 Impuls und Aufprallkraft des Trommelschlages

Große Soldaten von *Macrotermes natalensis* wiegen 92,7 mg (Mittelwert; SD±13,7; N=10) und die Kopfkapsel großer Soldaten wiegt 40,4 mg (Mittelwert, SD±5,4; N=10; Tab. 3).

**Tab. 3:** Kopf- und Körpergewicht von *Macrotermes natalensis*.

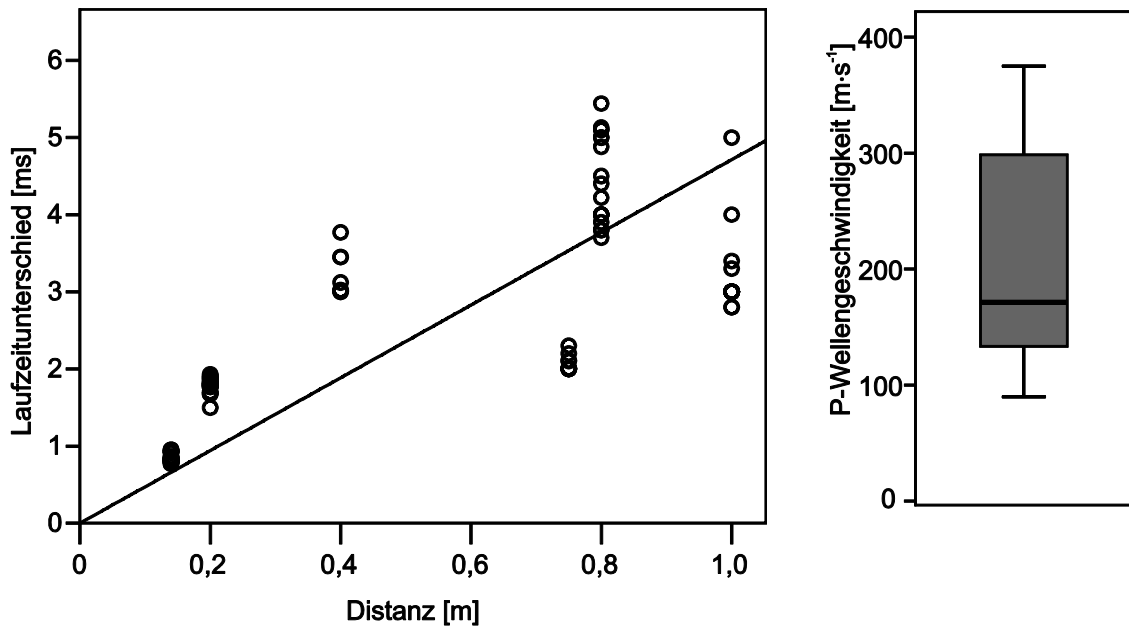
	Mittelwert	SD	N
Kopfgewicht [mg]	40,4	5,4	10
Körpergewicht [mg]	92,7	13,7	10

Für die Berechnung des Impulses wird das Gewicht des Termitenkopfes, der einem Hammerkopf ähnlich auf das Substrat geschlagen wird, herangezogen. Der Impuls des Trommelschlages beträgt  $0,022 \text{ g}\cdot\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Mittelwert; n=10), der maximal ermittelte Impuls beträgt  $0,06 \text{ g}\cdot\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ . Die Kontaktzeit des Termitenkopfes beim Aufprall auf das Nests substrat beträgt etwa 10 ms. Daraus ergibt sich eine Aufprallkraft von 0,22 mN, mit der der Kopf auf das Nests substrat prallt. Die maximale Aufprallkraft beträgt 0,6 mN.

### 3.2 Oberflächenwellen im Termitennest

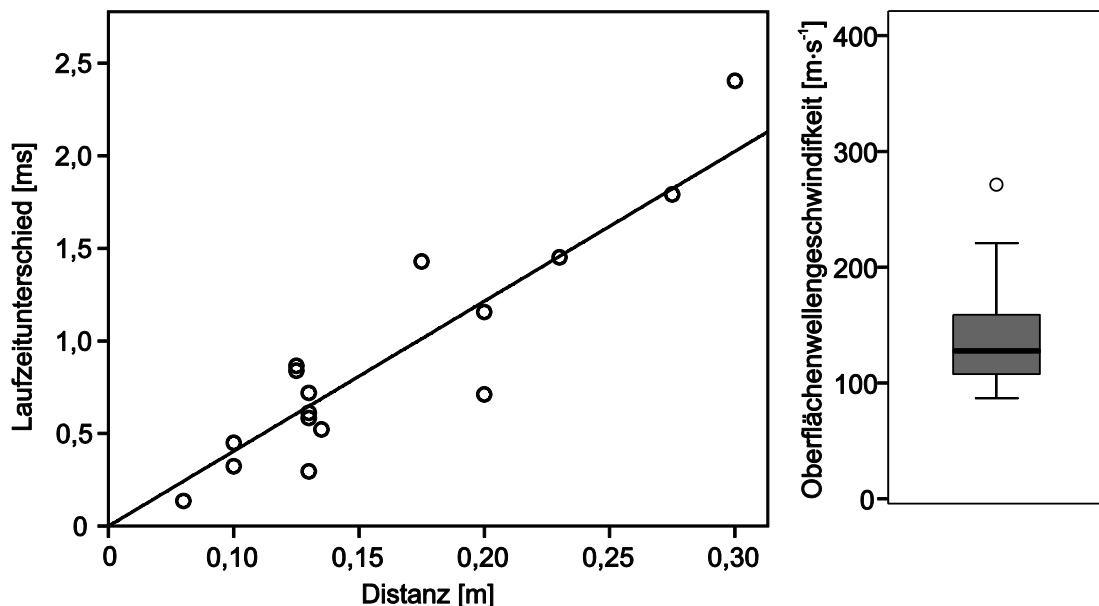
#### 3.2.1 Geschwindigkeit der Oberflächenwellen

Die Laufzeit der P-Welle im Termitennest von *Macrotermes natalensis* wurde mit 2 Schwingenaufnehmern gemessen und in ein Verhältnis zu der Distanz der beiden Schwingenaufnehmer gesetzt. Es wurden 107 Messungen durchgeführt. Die Zeitverschiebung der beiden Signale wurde anhand der Spitzenamplitude gemessen. P-Wellen breiten sich mit einer Geschwindigkeit von etwa  $171 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  im Nests substrat aus (Median; Min=90; Max=375; n=107). Die Steigung der Regressionsgrade korrespondiert mit einer Geschwindigkeit von  $213 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Pearson-Korrelation;  $R^2=0,365$ ; n=107; Abb. 40).



**Abb. 40: Links:** Laufzeit der P-Welle im Termitennest von *Macrotermes natalensis* in Abhängigkeit der Laufstrecke im Nestsubstrat. Die Zeitverschiebung der beiden Signale wurde anhand der Spitzenamplituden gemessen. Die Steigung der Regressionsgrade korrespondiert mit einer Geschwindigkeit von  $213 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Pearson-Korrelation;  $R^2=0,365$ ;  $n=107$ ). **Rechts:** Der Median der P-Wellengeschwindigkeit beträgt  $171 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Median; Min=90; Max=375;  $n=107$ ).

Der Laufzeitunterschied zwischen dem Eintreffen der Rayleigh-Welle an den beiden Schwingaufnehmern wurde durch Kreuzkorrelation berechnet. Es wurden 17 Messungen durchgeführt. Rayleigh-Wellen breiten sich im Termitennest von *Macrotermes natalensis* deutlich langsamer aus als P-Wellen (Abb. 41).

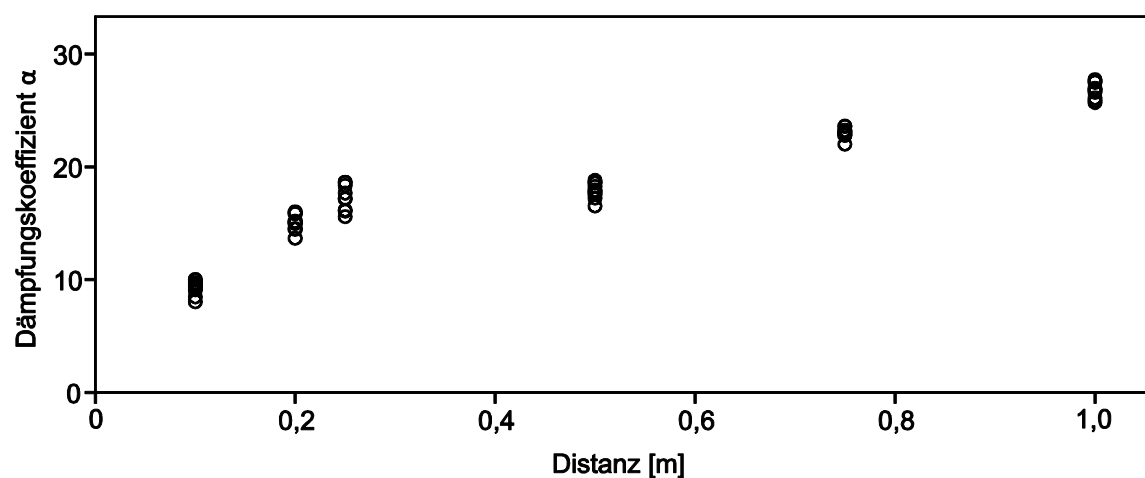


**Abb. 41: Links:** Laufzeit der Rayleigh-Welle im Termitennest von *Macrotermes natalensis* in Abhängigkeit der Laufstrecke im Nestsubstrat. Die Zeitverschiebung der beiden Signale wurde durch Kreuzkorrelation berechnet. Die Steigung der Regressionsgrade korrespondiert mit einer Geschwindigkeit von  $150 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Pearson-Korrelation;  $R^2=0,848$ ;  $n=17$ ). **Rechts:** Der Median der Rayleigh-Wellengeschwindigkeit beträgt  $127 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Median; Min=58; Max=271;  $n=17$ ).

Rayleigh-Wellen breiten sich mit einer linearen Geschwindigkeit von etwa  $127 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  im Nests substrat aus (Median; Min=58; Max=271; n=17). Die Steigung der Regressionsgrade korrespondiert mit einer Geschwindigkeit von  $150 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Pearson-Korrelation;  $R^2=0,848$ ; n=17).

### 3.2.2 Dämpfung der Oberflächenwellen

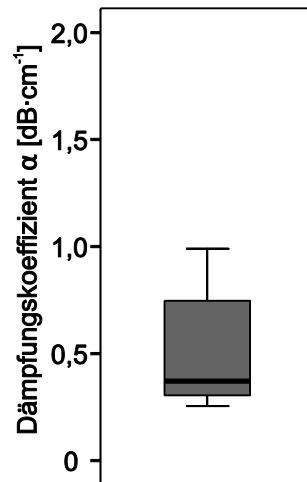
Die Oberflächenwelle wird während der Ausbreitung durch das Medium gedämpft. Im Nest von *Macrotermes natalensis* wurden 59 Messungen mit Laufstrecken zwischen 10 und 100 cm durchgeführt. Die Abbildung 42 zeigt den Dämpfungskoeffizienten  $\alpha$  in Abhängigkeit von der Laufstrecke im Substrat.



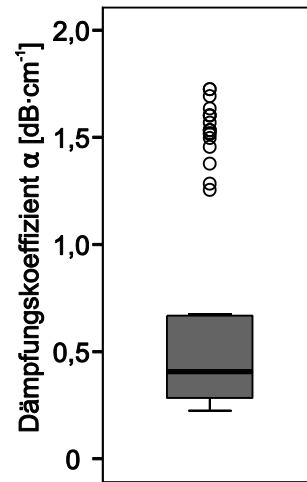
**Abb. 42:** Dämpfungskoeffizient  $\alpha$  der Oberflächenwelle im Nests substrat von *Macrotermes natalensis* in Abhängigkeit von der zurückgelegten Distanz (n=59). Der Dämpfungskoeffizient  $\alpha$  ist ein logarithmiertes Maß für das Verhältnis der Amplitude der Vibrationswelle an zwei Orten.

Unabhängig davon, ob die Energieverluste der Vibrationswelle durch Reibung, geometrische Streuung oder andere Effekte zu erklären sind, nimmt die Amplitude der Vibrationswelle exponentiell mit der Laufstrecke ab (Born, 1941). Im Nest von *Macrotermes natalensis* werden Oberflächenwellen mit  $\alpha_{10}=0,37 \text{ dB}\cdot\text{cm}^{-1}$  gedämpft (Median, n=59, Abb. 43).

Es ist vorstellbar, dass die Architektur des Termitennestes oder die selektive Auswahl von Baumaterial durch Termiten dazu führt, dass die Eigenschaften des Termitennestes in Bezug auf die Weiterleitung von vibratorischen Signalen verändert werden. Daher wurde der Dämpfungskoeffizient  $\alpha$  auch für den Savannenboden in nächster Nähe zu den Termitenhügeln von *Macrotermes natalensis* gemessen. Dort werden Oberflächenwellen mit  $\alpha_{10}=0,41 \text{ dB}\cdot\text{cm}^{-1}$  gedämpft (=Median; n=80) (Abb. 44).



**Abb. 43:** Dämpfungskoeffizient  $\alpha_{10}$  [dB·cm<sup>-1</sup>] der Oberflächenwelle im Nest von *Macrotermes natalensis* (n=59).



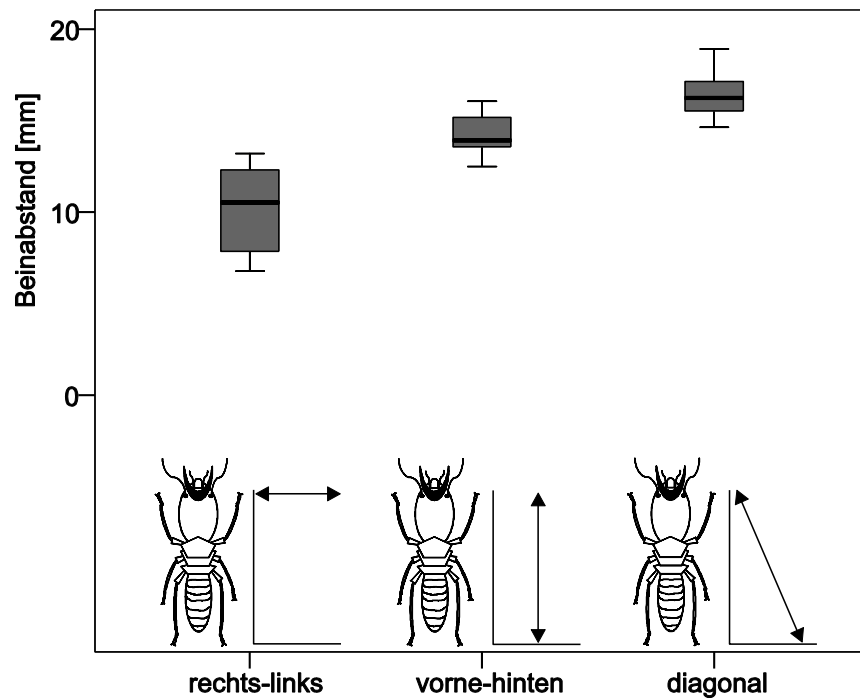
**Abb. 44:** Dämpfungskoeffizient  $\alpha_{10}$  [dB·cm<sup>-1</sup>] im Erdboden in Nestnähe (n=80).

Die Lagerungsdichte des Nestsubstrates von *Macrotermes natalensis* beträgt getrocknet 2,1 g·cm<sup>-3</sup>. Da die Poren des Nestsubstrates unter natürlichen Bedingungen einen wechselnden Anteil an Wasser und Luft enthalten, wurde auch die Lagerungsdichte von feuchtem Nestmaterial bestimmt. Der Wassergehalt des Termitennestsubstrates beträgt im feuchten Zustand etwa 16 Gew.-% (g/100g). Feuchtes Nestmaterial hat eine Lagerungsdichte von etwa 2,4 g·cm<sup>-3</sup>.

Der E-Modul ist ein Maß für den Widerstand des Materials gegen elastische Verformung. In Zusammenhang mit den Trommelschlägen von *Macrotermes natalensis* ist besonders die elastische Verformung nach der Einwirkung von sehr kleinen Kräften interessant. Der E-Modul ist eine Materialkonstante und beträgt für das Probenstück aus trockenem Nestmaterial von *Macrotermes natalensis* etwa 2,3 GPa.

### 3.3 Beinabstand großer Soldaten von *Macrotermes natalensis*

Es wurden für jeden Beinabstand, gemessen zwischen den distalen Enden der jeweiligen 3. Tarsenglieder (rechts-links, vorne-hinten und diagonal) je 20 große Soldaten vermessen (Abb. 45). Der Abstand zwischen den Vorderbeinen beträgt 10,5 mm (=Median; Max=13,2 mm; Min=6,8 mm; n=20). Der Abstand zwischen vorderem und hinterem Bein einer Körperhälfte beträgt 14,2 mm (=Median; Max=16,1 mm und Min=12,5 mm; n=20). Die größte Distanz zwischen den Beinen findet man mit 16,3 mm diagonal zwischen dem Vorderbein einer Seite und dem Hinterbein der anderen Seite (=Median; Max=18,9 mm und Min=14,6 mm; n=20).



**Abb. 45:** Abstand der Beine großer Soldaten von *Macrotermes natalensis* zueinander, gemessen zwischen dem rechten und linken Vorderbein (rechts-links), zwischen dem Vorder- und Hinterbein einer Seite (vorne-hinten) und zwischen dem Vorderbein einer Körperseite und dem Hinterbein der anderen Körperseite (diagonal), (Median; je n=20).

---

## Diskussion

Warum trommeln Termiten? Diese Frage lässt sich auf ganz unterschiedlichen Ebenen beantwortet. Tinbergen (1963) stellte vier Fragen, deren Beantwortung zu einem integrativen Verständnis von Verhalten befähigen und es erlauben soll die Frage nach dem „Warum verhält sich ein Tier so und so?“ aus vier verschiedenen Perspektiven zu beleuchten. Um ein besseres Verständnis der Alarmkommunikation der Termiten bemüht, möchte ich diese vier Fragen, soweit möglich, aus Tinbergens vier Perspektiven beleuchten. Tinbergens erste Frage ist die nach der Ursache von Verhalten oder dem Wodurch es zu einem bestimmten Verhalten kommt. Dieser Frage liegt ein mechanistischer Ansatz zu Grunde, der sowohl das Nervensystem und Rezeptoren als auch äußere Reize einschließt. Die proximate Frage nach der Ontogenie von Verhalten wurde hier nicht direkt untersucht, soll aber dennoch anhand des beobachteten Kastenpolyethismus angesprochen werden. Erste Antworten auf die beiden ultimativen Fragen nach der Funktion von Alarmverhalten und nach der Phylogenie von Alarmverhalten können gegeben werden. So wurde das Alarmverhalten an stammesgeschichtlich älteren niederen Termiten und stammesgeschichtlich jüngeren höheren Termiten untersucht und verglichen. Auch wenn in dieser Untersuchung das Mortalitätsrisiko nicht direkt untersucht wurde und Fragen nach dem individuellen Reproduktionserfolg eusozialer Insekten immer schwer zu beantworten sind, wurden doch Erkenntnisse über den Adaptationswert oder die Funktionalität des gezeigten Verhaltens gewonnen, die eine Diskussion der ultimativen Funktion des Alarmtrommelns erlauben.

Termiten konstruieren Nester, die von der Umgebung mehr oder weniger vollständig getrennt sind. Ein Leck in der Außenwand gefährdet die Kolonie substantiell und sollte von den Tieren schnellstmöglich wieder verschlossen werden. Die Gefahr, die besteht, wenn das Nest von einem Räuber angegriffen wird, ist offensichtlich. Eine Öffnung in der Nestwand kann aber auch ohne die Anwesenheit eines Räubers zu Problemen führen. So ist die Homöostasis des Nestes nicht oder nur mit erhöhten Kosten aufrecht zu erhalten und der nicht regulierte Luftaustausch mit der Umgebung kann zu Wasserverlusten und ungünstigen Temperaturen führen. Auch könnten durch die Öffnung z.B. Parasiten oder andere Feinde, die vielleicht selbst gar nicht fähig sind, das Nest aufzubrechen, in das Nest gelangen. Deshalb sollte es für Termiten vorteilhaft sein, Öffnungen im Nest so schnell wie möglich zu finden und wieder zu verschließen.

Eine Öffnung im Nest sollte zu Luftströmungen innerhalb des Nestes führen, die von den Termiten wahrgenommen werden können. Einige Untersuchungen an niederen

Termiten (Howse, 1965a; Howse, 1966) und höheren Termiten (Connetable et al., 1999; Röhrig et al., 1999) wurden durchgeführt, um dies zu testen. Alle untersuchten Arten werden durch kleinste Luftstöße alarmiert. Dies gilt auch für die in dieser Arbeit untersuchten Arten *Macrotermes natalensis*, *Odontotermes* sp. und *Zootermopsis nevadensis*, die auf Luftstöße mit Alarmtrommeln antworten. Eine Erhöhung des CO<sub>2</sub>-Gehaltes durch die Verwendung von Atemluft führt bei *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp. zu einer noch höheren Antwortrate, wie dies auch für *Macrotermes bellicosus* beschrieben ist (Röhrig et al., 1999). Die Reizgabe mit noch höheren CO<sub>2</sub>-Konzentrationen führt bei *Odontotermes* sp. sogar in 100 % der Versuche zu einer Trommelantwort. Die Fähigkeit von Termiten, Luftstöße mit erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration wahrzunehmen, könnte es den Tieren erlauben, den Atem von Vertebratenräubern zu erkennen und angemessen zu reagieren.

Bricht ein Termitenräuber ein Nest auf, entstehen dabei nicht nur Luftstöße, sondern auch Vibrationen des Nestmaterials, die detektiert werden können. Die Fähigkeit, mechanische Reize wahrzunehmen, ist unter Arthropoden weit verbreitet. Wahrscheinlich sind alle Arthropoden auf die eine oder andere Weise fähig mechanische Reize wahrzunehmen, seien es nun Substratvibrationen, Luft- oder Wasserströmungen oder Bewegungen von Körpergliedern zueinander (Greenfield, 2002). Die Perzeption kleinster Vibrationen ist für eine ganze Reihe von Insekten beschrieben worden. Rezeptoren für mechanische Reize haben sich schon früh in der Entwicklungsgeschichte ausgebildet, wahrscheinlich da es einen starken Selektionsdruck daraufhin gab, Feinde rechtzeitig zu erkennen.

Die Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung wurde in einem natürlichen Kontext am Termitennest von *Macrotermes natalensis* anhand einer Verhaltensreaktion erforscht. Dafür wurde untersucht, mit welcher Amplitude Alarmsignale abgespielt werden müssen, um einen Trommelalarm auszulösen. Da die Tiere kryptisch leben, konnten sie meist nicht direkt beobachtet werden. Daher ist die Entfernung von dem Schwingerreger zu der wahrnehmenden und trommelnden Termiten nicht bekannt. Da die Amplitude der Alarmsignale beim Durchlaufen durch das Nestmaterial abgeschwächt wird, zeigt dieses Experiment nur, dass kleinste Vibrationen des Nestmaterials mit einer Frequenz von 500 Hz in einer Größenordnung von 12 mm·s<sup>-2</sup> einen Trommelalarm von *Macrotermes natalensis* auslösen können. Vibrationen anderer Frequenzen in einem Bereich von 100 Hz bis 2 kHz mit etwas höheren Amplituden führen ebenfalls regelmäßig zu einer Verhaltensantwort. Eine statistische Auswertung dieses Versuches ist allerdings nicht sinnvoll, da die besonderen Versuchsbedingungen es nicht erlauben, beispielsweise eine mittlere Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung anzugeben.



Die tatsächliche Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung von *Macrotermes natalensis* könnte noch weit darunter liegen, da zum einen, wie bereits erwähnt, die Vibrationsamplitude an der Stelle, an dem das Tier misst, viel kleiner sein kann als an dem Ort der Produktion. Zum anderen wurde eine Verhaltensantwort genutzt, um etwas über die Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung zu erfahren. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass die Termiten Alarmverhalten erst dann zeigen, wenn die Vibrationsreize, die sie perzipieren, eine gewisse Schwelle überschreiten.

Für eine genauere Bestimmung der Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung wurden Arenaexperimente durchgeführt, bei denen beobachtbare Verhaltensänderungen der Tiere genutzt wurden, um die Wahrnehmungsschwelle zu berechnen. Die Arenaexperimente ermöglichten es, die den Tieren zugängliche Vibrationsamplitude genau zu messen und, da die Tiere beobachtet werden konnten, über das in den Arenaexperimenten nur selten gezeigte Alarmtrommelverhalten hinaus viel subtilere Verhaltensänderungen mit einer Kontrollgruppe zu vergleichen. *Macrotermes natalensis* reagiert signifikant bei einer Frequenz von 500 Hz auf Vibrationsamplituden von nur etwa  $12 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-2}$ .

Autrum (1941) konnte als erster durch physiologische Ableitungen zeigen, dass das Subgenualorgan der Locustiden der Vibrationswahrnehmung dient. Es folgte in kurzer Zeit eine ganze Reihe von Untersuchungen der Subgenualorganene verschiedener Insektenarten mit Hilfe dieser neuen Technik. Zu den sensibelsten Tieren in Bezug auf die Vibrationswahrnehmung zählt die Schabe *Periplaneta americana*, die bei einer Frequenz von 1500 Hz auf Auslenkungen von nur  $0,04 \mu\text{m}$  reagiert (Howse, 1964b). Dies entspricht einer Beschleunigung von etwa  $2,4 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-2}$ . Die niedere Termiten *Zootermopsis angusticollis* reagiert auf Vibrationen des Untergrundes mit einer Frequenz von 1200 Hz bei Auslenkungen von  $10 \mu\text{m}$  (Howse, 1964b). Dies entspricht einer Beschleunigung von etwa  $460 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-2}$ .

Vibrationen des Nestes von *Zootermopsis nevadensis* mit einer relativ konstanten Amplitude von etwa  $1000 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-2}$  (RMS) lösen über einen weiten Frequenzbereich von 10 Hz bis 5 kHz eine Verhaltensreaktion aus (Kirchner et al., 1994). *Zootermopsis nevadensis* hat eine viel höhere Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung als alle bisher untersuchten höheren Termiten. So reagiert *Macrotermes bellicosus* bei einer Frequenz von etwa 500 Hz auf Amplituden von nur 10 bis  $20 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-2}$  (RMS) (Röhrig et al., 1999). Dies ist die gleiche Größenordnung wie sie hier für *Macrotermes natalensis* ermittelt wurde.

Die Detektierbarkeit von Alarmsignalen wird von verschiedenen Faktoren beeinflusst. Besonders gut untersucht sind die Alarmsignale von Vögeln (Review: Hollén & Radford, 2009) und Primaten (Arnold & Zuberbühler, 2005; Arnold et al., 2008; Treves, 1989; Zuberbühler, 2001), aber auch die einiger Insekten (Review: Greenfield, 2002; Kirchner, 1997). Die Detektierbarkeit von Alarmsignalen wird im Wesentlichen von den folgenden 5 Faktoren beeinflusst (Klump & Shalter, 1984):

1. Die Schwellenamplitude der Wahrnehmung des Empfängers
2. Die Amplitude des Alarmsignals an der Signalquelle
3. Die Dämpfungseigenschaften des Mediums
4. Das Signal-Rausch-Verhältnis
5. Das Diskriminationsvermögen des Empfängers gegen Hintergrundgeräusche

Diese Faktoren sollen anhand der Alarmsignale von *Macrotermes natalensis* im Detail besprochen werden. Die Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung des Empfängers wurde bereits im vorangegangenen Abschnitt diskutiert.

Die zweite wichtige Größe ist die „Lautstärke“ oder besser Amplitude des Signals. Die Amplitude des Alarmsignals an der Alarmquelle wurde wie folgt berechnet: In einiger Entfernung zu der trommelnden Termiten beträgt die Amplitude des Alarmsignals etwa  $0,7 \text{ m}\cdot\text{s}^{-2}$ . Da sich die trommelnde Termiten in mindestens 10 cm Entfernung von dem Schwingaufnehmer befand, dieser Bereich konnte eingesehen werden, kann die Amplitude des Alarmsignals an der Alarmquelle berechnet werden, wenn die Dämpfungseigenschaften des Nestmaterials bekannt sind.

Die Dämpfungseigenschaften des Mediums wurden mit künstlich generierten Trommelsignalen im Termitennest gemessen. Das Vibrationssignal wird im Nestsubstrat mit etwa 0,4 dB pro Zentimeter Laufstrecke gedämpft. Daher muss die Amplitude an der Quelle, also an dem Ort, an dem die Termiten das Signal erzeugt, etwa  $1,8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-2}$  betragen.

Die natürliche Umgebung ist für die kommunizierenden Individuen laut, unabhängig von der Modalität, in der kommuniziert wird (McNett et al., 2010; Michelsen et al., 1982) und dies verursacht Probleme, die Signale zu detektieren und zu dekodieren (Brumm & Slabbekoorn, 2005; McNett et al., 2010).

Eine Möglichkeit, das Signal-Rausch-Verhältnis zu verbessern, besteht natürlich darin, Signale mit einer größeren Amplitude zu produzieren. Diese Möglichkeit ist allerdings kostenintensiv und zudem ist aus physikalischen Gründen die maximal erzeugbare Amplitude begrenzt. Prinzipiell gibt es drei weitere Strategien, um das Signal-Rauschverhältnis zu Gunsten des Empfängers zu verbessern. Zeitlich kann dann kommuniziert werden, wenn besonders wenige und schwache Störgeräusche zu

erwarten sind. Männchen der Buckelzikade *Enchenopa binotata* leben auf Pflanzenstängeln und kommunizieren mit Weibchen über substratgetragene Vibrationen. Pflanzen können, durch Wind bewegt, erhebliche Störgeräusche verursachen. Daher nutzen Männchen windstille Augenblicke, um Vibrationssignale zu erzeugen (McNett et al., 2010). Diese Strategie, einem ungünstigen Signal-Rausch-Verhältnis zu begegnen, erscheint für Alarmsignale sehr unwahrscheinlich, da eine der Hauptanforderungen an Alarmsignale eine schnelle und zuverlässige Informationsübermittlung ist, die nicht gegeben wäre, wenn erst auf einen günstigen Augenblick gewartet werden müsste.

Eine andere Möglichkeit, mit Störgeräuschen wie starkem Hintergrundrauschen umzugehen, ist es, das Signal so zu verändern, dass der Empfänger dieses besser differenzieren kann. Das breitbandige Frequenzspektrum der Alarmsignale von *Macrotermes natalensis* könnte als eine solche Anpassung begriffen werden. Allerdings weisen Trommelsignale generell ein breites Frequenzspektrum auf. Daher sollten sich vielmehr die Frequenzspektren der Alarmsignale von *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp. in Abhängigkeit von der Rauschwahrscheinlichkeit in den jeweils von ihnen genutzten Medien unterscheiden. Die Aufnahmen an den Furagierplätzen und den Nestern von *Macrotermes natalensis* sind kaum verrauscht. Hingegen sind die Aufnahmen an den Furagierplätzen von *Odontotermes* sp., die auf stehendem Totholz angelegt werden, stark verrauscht. Stämme, Äste und Zweige sind dem Wind ausgesetzt und jede Windböe erzeugt starke Vibrationen in der gesamten Struktur (McNett et al., 2010; Michelsen et al., 1982). Eine Veränderung der Signale im Dienste eines besseren Signal-Rausch-Verhältnisses sollte also zu unterschiedlichen Alarmsignalen von *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp. führen. Die Frequenzspektren der Alarmsignale der beiden Arten unterscheiden sich allerdings nur geringfügig. Die vorhandenen Unterschiede sind vermutlich nicht einer veränderten Produktion geschuldet, beide Termitenarten schlagen mit dem Kopf auf den Untergrund, sondern vielmehr das Resultat von unterschiedlichen Eigenschaften des Mediums wie mechanischer Impedanz und Dispersion.

Eine weitere Möglichkeit, Signale bei einem ungünstigen Signal-Rausch-Verhältnis zu übermitteln, besteht in der Wiederholung des Sendens. Durch mehrmaliges Senden der Signale wird das Rauschen reduziert, denn in einem Signal tritt Rauschen stochastisch auf. Daher wächst die Standardabweichung des Rauschsignals nach  $n$ -Übertragungen nur um den Faktor  $\sqrt{n}$ , die Standardabweichung des Signals hingegen nimmt mit dem Faktor  $n$  zu (Greenfield, 2002). Betrachtet man den Trommelschlag eines großen Soldaten von *Macrotermes natalensis* als ein Signal, wird dieses in einer Pulsgruppe etwa 30-mal wiederholt. Das mehrmalige Senden von Alarmsignalen,

deren Empfang für den Empfänger überlebenswichtig sein kann, ist weit verbreitet. Dies gilt auch für menschliche Signale, wie Flieger- und Feueralarm sowie das SOS-Signal, die mehrmals wiederholt werden.

Das Diskriminationsvermögen des Empfängers gegen Hintergrundgeräusche wurde zwar nicht direkt untersucht, aber die Aufnahmen von Alarmsignalen an den Nestern von *Macrotermes natalensis* in verschiedenen Entfernungen zu der trommelnden Termiten zeigen, dass zum einen kein besonders starkes Rauschen vorliegt und zum anderen, dass die Alarmsignale nach dem Durchlaufen von über 1 m Nests substrat noch Amplituden aufweisen, die mit  $> 6$  dB über der Amplitude des Rauschens liegen. Es ist offensichtlich, dass die Perzeption von Alarmsignalen einem starken Selektionsdruck unterliegt, denn es ist wahrscheinlicher zu überleben, wenn auf die Alarmsignale reagiert werden kann. Um die ultimate Funktion des Alarmtrommelns zu diskutieren, soll zunächst untersucht werden, an wen sich die Signale richten.

Bei der bisherigen Beschreibung der Alarmsignale von *Macrotermes natalensis* wurde zumindest indirekt die Verwendung in einem intraspezifischen Kommunikationskontext angenommen. Im Folgenden soll diskutiert werden, inwieweit die Alarmsignale auch interspezifisch als Alarm- oder besser als Warnsignal eine Bedeutung haben könnten, wie dies von Howse (1984) vorgeschlagen wurde. Ewing (1989) nennt 3 Haupttypen interspezifischer akustischer Kommunikation, die alle defensiver Natur sind. Aposematische Signale, die auf die Ungenießbarkeit oder Wehrhaftigkeit verweisen, mimetische Signale, die dies nur vortäuschen und Signale, die den Räuber erschrecken.

Die Alarmsignale der meisten Vögel und Säuger werden in einem besonders schmalen Frequenzbereich produziert, da Räuber solchen Signalen schlechter oder keine Richtungsinformation entnehmen können. Hingegen können Räuber breitbandige Alarmsignale generell besser und schneller erkennen (Hauser, 1997). Daher werden interspezifische aposematische (Alarm-)Signale meist in einem breiten Frequenzbereich produziert. Solche Signale werden nicht nur von Vertebraten wie Puffottern oder Klapperschlange, sondern auch von Insekten genutzt. So sind für einige Insekten interspezifische akustische oder vibratorische Signale beschrieben, die im Verdacht stehen, Räuber zu verwirren oder abzuschrecken (Masters, 1978; Rowe & Owings, 1978; Rowe et al., 1986). Hummeln reagieren beispielsweise auf Störungen im Nest mit einem auch für Menschen deutlich hörbaren Zischen (*hissing*). Dieses Alarmzischen besitzt ein breites Frequenzspektrum, das von wenigen 100 Hz bis etwa 60 kHz reicht und kann daher von vielen verschiedenen Räubern und Störenfriedern wahrgenommen werden. Mäuse flüchten mit einer signifikant höheren

Wahrscheinlichkeit, wenn ihnen die Zischlaute der Hummeln vorgespielt werden im Vergleich zu schmalfrequenten Tönen oder niederfrequenten Signalen (Kirchner & Röschard, 1999). Die wenigsten Untersuchungen vermögen es allerdings zu zeigen, dass diese Signale tatsächlich das Mortalitätsrisiko verringern, sondern sie beschränken sich darauf, die Signalproduktion in einem Prädationskontext zu beschreiben. Hinsichtlich der vielen auf Termiten spezialisierten Räuber wurde das Trommeln von *Macrotermes natalensis* auch als ein Warnsignal, das sich an Räuber wendet, gedeutet (Howse, 1984). Für die Detektion der Warnsignale von *Macrotermes natalensis* müsste der Räuber nicht einmal direkten Kontakt mit dem Nestmaterial oder dem Furagierplatz haben, da das Alarmtrommeln nicht nur das Nestsubstrat in Schwingung versetzt, sondern auch die umgebende Luft. Für das menschliche Ohr sind diese Alarmsignale ohne Weiteres aus einigen Metern Entfernung zu hören. Generell weisen Trommelsignale, die sich durch das Medium Luft ausbreiten, einen breiten Frequenzbereich auf und können daher gut detektiert und geortet werden. Daher erscheint es nur wahrscheinlich, dass Säugetiere, die Räuber von Termiten sind, ebenfalls in der Lage sind, die Luftschallkomponente des Trommelns wahrzunehmen. Allerdings werden interspezifische Alarmsignale erst dann produziert, wenn es schon zu einer Begegnung mit dem Räuber oder Störenfried gekommen ist. Es besteht folglich für interspezifische Alarmsignale kein Selektionsdruck auf die Ausbildung von Signalen, die schlecht zu orten sind. Im Gegenteil sollten interspezifische Alarmsignale einen breiten Frequenzbereich aufweisen, damit sie von Räufern oder Störenfrieden ganz unterschiedlicher Arten gut wahrgenommen werden können. Dies ist ein Hinweis darauf, dass die Alarmsignale der Termiten sich auch an Räuber als eine Art Warnsignal richten könnten.

Dem breitbandigen Alarmsignal einer Termiten Richtungsinformation zu entnehmen, sollte einem Vertebratenräuber leicht fallen. Allerdings sind an einem Trommelalarm meist mehrere Termiten beteiligt, die räumlich verteilt im Nest oder in den Galeriegängen sitzen. Ein Räuber würde daher so viele unterschiedliche Informationen über die Lage der Alarmquellen erhalten, dass er desinformiert würde. *Macrotermes natalensis* ist vor Vertebratenfeinden und Ameisen hauptsächlich durch das Nest geschützt und hat nur begrenzte Möglichkeiten sich aktiv zu verteidigen. Es erscheint daher unwahrscheinlich, dass die Trommelsignale von *Macrotermes natalensis* eine aposematische Warnfunktion besitzen, denn eine effektive sekundäre Abwehr ist eine wichtige Voraussetzung für die Entwicklung solcher Signale. Auch sind keine wehrhaften oder unverträglichen Tiere in der afrikanischen Savanne bekannt, auf die der Trommelalarm der Termiten mimetisch verweisen könnte. Zumindest für Räuber, die auf Termiten spezialisiert sind und daher alsbald habituieren würden, erscheint eine

solche mimetische Abschreckung unwahrscheinlich. Vielmehr sollte ein Trommelalarm den Räuber darüber informieren, dass Termiten oberflächennah anwesend sind. Dies haben sich zahlreiche Termitenforscher zu Nutze gemacht, um herauszufinden, ob ein Termitenhügel bewohnt ist. Inwieweit die Alarmsignale der Termiten Räuber erschrecken oder verwirren wurde bisher nicht untersucht.

Es ist anzunehmen, dass Alarmtrommeln entweder ein interspezifisches Signal zwischen konkurrierenden Termiten oder ein intraspezifisches Signal zur Alarmierung von Nestgenossen ist. Daher soll im Folgenden der Fähigkeit zur Nestgenosserkennung von *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp. Aufmerksamkeit geschenkt werden.

Die Fähigkeit sozialer Insekten, zwischen Nestgenossen und Nicht-Nestgenossen zu diskriminieren, ist gut untersucht und äußert sich bei Termiten oft durch aggressives Verhalten Nicht-Nestgenossen gegenüber (Kaib et al., 2002; Thorne & Haverty, 1991). Es werden mannigfaltige Gründe für die Aggressionsvariation angegeben. So konnten Kaib et al. (2002) in Arena-Versuchen mit *Macrotermes falciger* kein aggressives Verhalten zwischen Gruppen von Individuen eines Nestes beobachten. Dagegen verhielten sich Nicht-Nestgenossen einander gegenüber aggressiv.

Die Variationsbreite der kutikulären Kohlenwasserstoffe korreliert mit dem aggressiven Verhalten der Termiten, dies trifft auf direkte Nachbarn allerdings nicht zu. Sie verhalten sich unabhängig von der Variationsbreite ihrer kutikulären Kohlenwasserstoffe nicht aggressiv. Dieses Phänomen, sich seinen Nachbarn gegenüber anders zu verhalten als gegenüber gänzlich fremden Tieren (*dear-enemy* Phänomen), ist für einige Insekten beschrieben (Dimarco et al, 2010; Dunn & Messier, 1999; Kaib, 2002; Langen et al., 2000; Pfennig & Reeve, 1989; Temeles, 1992; Ydenberg et al., 1988). Die Wahrscheinlichkeit, aggressives Verhalten in intraspezifischen Arenaexperimenten beobachten zu können, korreliert bei den westafrikanischen *Macrotermes subhyalinus* und *Macrotermes bellicosus* weder mit der Größe des Termitenhügels und damit mit dem Alter der Kolonien noch mit der räumlichen Distanz der Kolonien zueinander. Beide Arten verhalten sich gegenüber direkten Nachbarn sehr unterschiedlich aggressiv und liefern keinen Hinweis auf das Vorhandensein des *dear-enemy* Phänomens (Jmhasly & Leuthold, 1999 a). Die räumliche Verteilung der Nester von *Macrotermes bellicosus* in Westafrika liefert Hinweise darauf, dass Kolonien ab einer bestimmten Größe intraspezifisch konkurrieren (Korb & Linsenmair, 2001). Junge Kolonien, die noch einen geringen Futterbedarf haben, sind in Aggregationen zu finden, wahrscheinlich da mikroklimatische Faktoren die Überlebenschancen der jungen Kolonie stark beeinflussen (Korb & Linsenmair, 2001; Nutting, 1969). Ältere und

damit größere Kolonien sind hingegen räumlich überzufällig verteilt vorzufinden, höchstwahrscheinlich, weil um Futter konkurriert wird (Korb & Linsenmair, 2001).

Die Verhaltensexperimente zeigen, dass Arbeiter von *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp. fähig sind, zwischen Nestgenossen und Nicht-Nestgenossen zu unterscheiden. In interspezifischen Experimenten verhalten sich die Tiere am aggressivsten. Obwohl die interspezifischen Experimente nicht zu zeigen vermögen, ob die Aggression nur von einer der beiden Arten ausgeht oder von beiden Individuen, erscheint es wahrscheinlich, dass sowohl *Macrotermes natalensis* als auch *Odontotermes* sp. fähig sind, artfremde Termiten zu diskriminieren, denn beide Arten sind zu der viel subtileren Diskriminierung von Nicht-Nestgenossen der eigenen Art fähig. Ähnliche Befunde liegen schon für andere Termitenarten vor. So zeigen *Reticulitermes virginicus* und *Reticulitermes flavipes* in interspezifischen Versuchen aggressiveres Verhalten als in intraspezifischen Versuchen mit Nicht-Nestgenossen. Offenbar beeinflusst eine ganze Reihe von Faktoren die Wahrscheinlichkeit, mit der aggressives Verhalten beobachtet werden kann. Beispielsweise wirkt sich die Arenagröße und die Jahreszeit, in der die Versuche durchgeführt werden, auf das Verhalten von Nicht-Nestgenossen aus (Polizzi & Forschler, 1998). Auch unterscheiden sich die Kasten einer Kolonie in Bezug auf die Aggressivität gegenüber Nicht-Nestgenossen (Jmhasly & Leuthold, 1999a). Dies gilt höchstwahrscheinlich auch für interspezifische Interaktionen (Polizzi & Forschler, 1999).

Aggressive Interaktionen werden als eine der Ursachen für die überzufällige Verteilung von Termitenhügeln in der afrikanischen Savanne diskutiert (Leponce et al., 1996). Daher können die Interaktionen von Termitenkolonien weitreichende Konsequenzen haben, denn die überzufällige Verteilung von Termitennestern hat einen großen Einfluss auf die Abundanz, Biomasse und Reproduktion der Konsumenten aller tropischen Stufen (Pringle et al., 2010).

Das in dieser Untersuchung beobachtete inter- und intraspezifische aggressive Verhalten von *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp. kann dementsprechend weitreichende Folgen haben. Bevor es unter natürlichen Bedingungen zu solchen aggressiven Interaktionen kommt, werden die Termiten aller Wahrscheinlichkeit nach Alarmverhalten zeigen. Die Alarmsignale verschiedener Termitenarten unterscheiden sich hauptsächlich in der Pulsfrequenz. Da einige sympatrisch lebende Arten Territorien verteidigen und es zu kostenintensiven aggressiven Interaktionen an den Territoriumsgrenzen kommen kann, wurde spekuliert, dass die arteigene Pulsfrequenz es den Termiten ermöglichen könnte, ihre Territorien akustisch zu verteidigen und damit direkte Kämpfe zu vermeiden (Jmhasly & Leuthold, 1999a). Auch *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp. kommen auf Lajuma sympatrisch vor und nutzen

unterschiedliche Pulsfrequenzen für die Alarmkommunikation. Diese könnten von den Termiten für die Artdiskrimination genutzt werden. Bisher gibt es jedoch für Termiten keine Hinweise auf das Vermögen, anhand der Pulsfrequenz andere Termitenarten erkennen zu können. Für *Pseudacanthotermes spininger* und *P. militaris*, die mit einer Pulsfrequenz von 19 Hz bzw. 14 Hz trommeln, konnte zwar gezeigt werden, dass sie auf sehr niedrige Frequenzen von 1 bis 5 Hz und Pulsfrequenzen von über 50 Hz anders reagieren als auf die arteigene Pulsfrequenz, nicht aber, dass sie zwischen der von ihnen selbstproduzierten Pulsfrequenz und der Pulsfrequenz der jeweils anderen Art unterscheiden können (Connétable et al., 1999). Auch *Macrotermes subhyalinus* und *M. bellicosus* reagieren auf das Abspielen von Alarmsignalen mit einer Pulsfrequenz von etwa 5 Hz am sensibelsten, scheinen aber darüber hinaus nicht zwischen den Pulsfrequenzen anderer Termitenarten unterscheiden zu können (Röhrig et al., 1999). Die in dieser Arbeit untersuchten Termitenarten *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp. reagieren auf Alarmsignale unterschiedlicher Pulsfrequenzen ebenfalls nicht signifikant anders. Möglicherweise besteht überhaupt kein Selektionsdruck auf die Ausbildung eines solchen Diskriminationsvermögens, da zum einen Nachbarkolonien der eigenen Art die wahrscheinlich größten Konkurrenten sind, deren Erkennung durch ein Diskriminationsvermögen nicht ermöglicht würde. Zum anderen haben die Untersuchungen der Dämpfungseigenschaften des Nestmaterials gezeigt, dass Alarmsignale eine Reichweite von nur etwa 50 cm haben. Ob die Galeriegänge benachbarter Kolonien regelmäßig noch näher beieinander enden oder sogar Kontakt haben, wie dies für zwei Kolonien von *Macrotermes michaelseni* gezeigt wurde (Darlington, 1982), bleibt fraglich. Daher ist es nicht weiter verwunderlich, dass bisher kein Pulsfrequenzdiskriminationsvermögen beschrieben werden konnte, das der Artdifferenzierung dient.

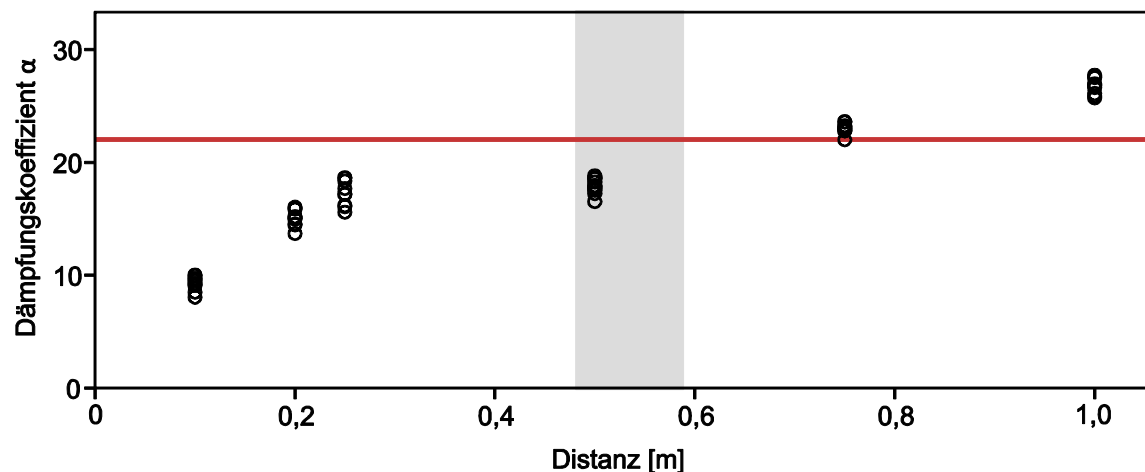
Um zu verstehen, wie die Alarmkommunikation dennoch in Konkurrenzsituationen und bei Räuberangriffen vorteilhaft ist, soll im Folgenden auf die Reaktion perzipierender Nestgenossen, die zu einer sozialen Weiterleitung der Alarmsignale führt, eingegangen werden.

Die soziale Weiterleitung der Alarmsignale wird von drei Faktoren beeinflusst. Dies sind die Vibrationsamplitude an der Signalquelle, die Dämpfung im Medium und die Wahrnehmungsschwelle des Empfängers.

Messungen der Amplituden der durch das Trommeln hervorgerufenen Vibrationswellen in mindesten 10 cm Entfernung zu der trommelnden Termiten zeigen, dass die Amplitude der Vibrationswelle an der Quelle mindestens  $1,8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-2}$  beträgt. Die Laufstrecke von mindestens 10 cm ergibt sich daraus, dass sich keine Termiten in einem Umkreis von 10 cm um den Schwingaufnehmer herum aufgehalten hat. Dieser



Bereich konnte eingesehen werden. Auch zeigen spätere Grabungen, dass sich kein Galeriegang in den ersten 10 cm unter dem Schwingaufnehmer befand. Daher muss sich das Trommelsignal wenigstens 10 cm im Substrat ausgebreitet haben, bevor es gemessen werden konnte. Das Nestsubstrat dämpft Vibrationswellen mit etwa  $0,4 \text{ dB}\cdot\text{cm}^{-1}$ . Es konnte gezeigt werden, dass die Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung für große Soldaten von *Macrotermes natalensis* bei einer Frequenz von 500 Hz bei  $12 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-2}$  liegt. Daher kann ein Trommelschlag, der mit einer Amplitude von  $1,8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-2}$  produziert wird, etwa 150fach abgeschwächt werden und liegt immer noch über der Wahrnehmungsschwelle. Dies entspricht einer Dämpfung um 22 dB. Im Nest von *Macrotermes natalensis* korrespondiert dies mit einer Distanz von etwa 0,5 bis 0,6 m. *Macrotermes natalensis* kann folglich ein Trommelsignal noch in circa 50 cm Entfernung von der Quelle wahrnehmen (Abb. 46).



**Abb. 46:** Dämpfungskoeffizient  $\alpha$  der Oberflächenwelle im Nestsubstrat von *Macrotermes natalensis* in Abhängigkeit der Laufstrecke im Nestsubstrat ( $n=59$ ). Ein Trommelsignal, das mit einer Amplitude von  $1,8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-2}$  produziert wird, kann um etwa 22 dB gedämpft werden (rote Linie) und ist immer noch überschwellig, d. H. die Amplitude liegt über der Wahrnehmungsschwelle von  $0,012 \text{ m}\cdot\text{s}^{-2}$ . Dies entspricht einer Laufstrecke im Nestsubstrat von etwa 0,5 bis 0,6 m (grauer Balken).

Sämtliche Versuche, die räumliche Verteilung der Termiten in ihren unterirdischen Galeriegängen mit Hilfe von Infrarotkameras zu filmen, sind fehlgeschlagen, da die Tiere dazu neigen, die Kameralinsen unverzüglich nach der Installation mit Erde zu verkleiden. Die Dämpfungseigenschaften, die Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung und schließlich der Impuls des Trommelschlages legen es nahe, dass sich in den Galeriegängen, durch die ein Alarm weitergeleitet wird, etwa alle 50 cm ein Soldat befindet. Da die Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung auf Verhaltensebene und in einer Versuchsarena ermittelt wurde und generell davon ausgegangen wird, dass Tiere in solchen Experimenten weniger motiviert und daher weniger sensibler reagieren, liegt die tatsächliche Schwellenamplitude der

Vibrationswahrnehmung niedriger als  $12 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-2}$ . Daher könnte eine Weiterleitung des Trommelalarms auch noch möglich sein, wenn die Distanz zwischen den Termiten über 50 cm liegt.

Sitzt in den Galeriegängen etwa alle 50 cm ein großer Soldat, sind die Voraussetzungen geschaffen, um den Alarm über große Distanzen weiterzuleiten. Furagierende Termiten können mit einer ganzen Reihe von Feinden in Berührung kommen (Darlington, 1982; Sheppe, 1970). Ein großer Soldat, der einen Feind entdeckt hat, reagiert nach etwa 0,3 s und gibt Alarm. Er schlägt mit einer Pulsfrequenz von 11 Hz etwa 30-mal auf das Substrat und erzeugt eine Vibrationswelle. Die in diesem biologischen Kontext wahrscheinlich relevante Oberflächenwelle wandert mit einer Geschwindigkeit von etwa  $127 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  durch das Substrat und kann demnach nach 3 bis 4 ms von einem weiteren großen Soldaten, der in 50 cm Entfernung steht, wahrgenommen werden. Dieser zweite große Soldat reagiert nach etwa 0,3 s, indem er Alarmverhalten zeigt. Es konnte regelmäßig ein Alarm ausgelöst werden, der über viele Meter weitergeleitet wurde. Mit der zur Verfügung stehenden Messapparatur konnte aufgrund der begrenzten Kabellängen Alarmweiterleitung nur über eine Distanz von bis zu 1,8 m aufgenommen werden. Der sozial verstärkte Alarm wird von *Macrotermes natalensis* mit einer Geschwindigkeit von etwa  $1,3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  weitergeleitet und ist damit einerseits um ein vielfaches langsamer als die physikalische Ausbreitung der Vibrationswelle. Andererseits ist dieser sozial weitergeleitete Alarm um ein Vielfaches schneller als eine Termiten, die laufen würde. Die Weiterleitungsgeschwindigkeit des Alarms von  $1,3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  zeigt, dass große Soldaten wahrscheinlich in etwas kleineren Abständen als 50 cm zueinander in den Galeriegängen stehen, denn die Weiterleitungsgeschwindigkeit hängt vor allem von der Reaktionszeit der Termiten ab. Dies lässt darauf schließen, dass etwa 2 bis 3 Termiten pro Meter an der Weiterleitung des Trommelalarms beteiligt sind. Die physikalische Ausbreitungsgeschwindigkeit der Vibrationswelle ist so groß, dass sie in diesem Kontext vernachlässigt werden kann. Dies korrespondiert mit einem Abstand von etwa 40 cm zwischen den Termiten. Die Beteiligung von etwas mehr Termiten an der Alarmweiterleitung, als aufgrund der Dämpfungseigenschaften des Termitennestes und der Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung der Termiten notwendig erscheint, könnte das Kommunikationssystem weniger störanfällig machen. So könnte auch dann noch eine Signalweiterleitung möglich sein, wenn eine Termiten in der Kette ausfällt – sie sind als weiterleitende Verstärker redundant.

Mit Ausnahme der Pulsfrequenz sind die Alarmsignale, die *Odontotermes* sp. produziert, denen von *Macrotermes natalensis* sehr ähnlich. Auch *Odontotermes* sp. ist fähig, durch soziale Weiterleitung über große Distanzen zu kommunizieren. Die Tiere

reagieren mit einer Reaktionszeit von 0,3 s genauso schnell auf Störungen wie *Macrotermes natalensis*. Der Alarm von *Odontotermes* sp. wird mit einer Geschwindigkeit von etwa  $2,1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  schneller weitergeleitet als der Alarm von *Macrotermes natalensis*. Die Geschwindigkeit der sozialen Alarmweiterleitung wurde bisher nur für zwei Termitenarten beschrieben. *Macrotermes bellicosus* kommuniziert mit einer Geschwindigkeit von  $1,7\pm 0,9 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (SD) vergleichbar schnell. *Macrotermes subhyalinus* leitet den Alarm mit einer Geschwindigkeit von etwa  $0,34 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  deutlich langsamer weiter (Röhrig et al., 1999). Diese im Vergleich zu *Macrotermes natalensis* niedrigere Weiterleitungsgeschwindigkeit kommt wahrscheinlich zu einem Teil dadurch zustande, dass die Laufzeitunterschiede von Röhrig et al. (1999) nur für zwei Entfernungen gemessen wurden und daher als Mittelwerte angegeben werden.

Für niedere Termiten ist kein positives Feedback auf Alarmsignale beschrieben. Die Tatsache, dass die bisher untersuchten Termitidae, die Alarmtrommeln zeigen, auch fähig sind, den Alarm durch positives Feedback zu verstärken und dadurch weiterzuleiten, zeigt deutlich, dass es sich hierbei in erster Linie um ein intraspezifisches Signal handelt. Wie die Experimente am Nest von *Macrotermes natalensis* zeigen, werden große Soldaten durch die Signale rekrutiert und Arbeiter fliehen. Es handelt sich also zweifellos um ein intraspezifisches Alarmsignal, auf das die Angehörigen verschiedener Kasten, ihrer sozialen Funktion gemäß, reagieren. Die Arenaversuche mit großen Soldaten von *Macrotermes natalensis* zeigen, dass isolierte Soldaten fast nie Alarm trommeln. Die Wahrscheinlichkeit, Alarmtrommelverhalten in Nestgenosserkennungsversuchen beobachten zu können, ist in solchen Versuchen etwas größer, in denen Nestgenossen zusammen in der Arena sitzen als in solchen Versuchen, in denen Nicht-Nestgenossen getestet werden. Dieser Unterschied ist nicht signifikant, deutet aber dennoch darauf hin, dass es sich um intraspezifische Alarmsignale handelt, durch die Nestgenossen vor Gefahr gewarnt werden.

Ähnlich wie die roten Termitenhügel vor Schirmakazienkulisse das Bild Afrikas in den Vorstellungen der Europäer geprägt haben, so haben auch die Berichte der frühen Forschungsreisenden über die westafrikanischen Buschtrommeln die Phantasie beflügelt. Menschen nutzen Nachrichtentrommeln, auch Buschtrommeln genannt, um über große Entfernungen kommunizieren zu können. Mit so unterschiedlichen Instrumenten wie Membranophonen, Schlitztrommeln, Reibtrommeln, Gongs und Xylofonen werden Wörter kodiert und können über weite Distanzen übermittelt werden. Die Trommelsignale haben dabei eine semantische Funktion und können sowohl amplituden- als auch frequenzmoduliert gesprochene Wörter kodieren (Heepe, 1919; Stern, 1957). Neben dem Alarmtrommeln der Termiten ist das menschliche Nachrichtentrommeln das einzige bekannte Kommunikationssystem, das, durch

positives Feedback verstärkt, Trommelsignale über große Distanzen senden kann. Aufgrund der Lautstärke und durchdringenden Klangeigenschaft wurde Trommeln von Menschen auch als psychologisches Kampfmittel eingesetzt. Die türkischen Janitscharen z.B. sind mit Trommeln in den Krieg gezogen. Durch das Getöse der Trommeln sollte die eigene Kampfmoral gestärkt und der Gegner demoralisiert werden (Becker, 2001).

Diese zugegebenermaßen weit hergeholt Beispiele sollen lediglich verdeutlichen, dass verhältnismäßig primitive Insekten, als die Termiten begriffen werden müssen, ein effektives Fernkommunikationssystem entwickelt haben. Über die alarmierende Funktion hinaus haben die Trommelsignale auch eine Funktion im Kontext der Rekrutierung.

Der Begriff Rekrutierung wird in vielen verschiedenen Zusammenhängen gebraucht. Unter Rekrutierung werden solche Verhaltensweisen verstanden, die dazu führen, dass sich die Anzahl von Individuen an einem bestimmten Ort erhöht. Am besten untersucht ist die Rekrutierung zu Futterquellen und im Kontext des Nestbaues (Beekman & Dussutour, 2009). Die Art und Weise, wie soziale Insekten rekrutieren, ist eng mit der Koloniegröße verknüpft. Besonders gut untersucht sind in diesem Zusammenhang neben Bienen (Couvillon, 2012) vor allem Ameisen (Hölldobler & Wilson, 1990). Die Koloniegröße bestimmt sowohl die Menge an Futter, die gebraucht wird, als auch die Zahl potentieller Rekruten. In kleinen Kolonien furagieren Individuen oft alleine und rekrutieren keine Nestgenossen zu Futterquellen. In Kolonien mittlerer Größe laufen oder fliegen die erfolgreichen Individuen meist in das Nest zurück, um dort Nestgenossen zu rekrutieren. Umso größer die Kolonie wird, desto größer wird die Bedeutung von Massenkommunikation, meist realisiert durch chemische Kommunikation, bei der Individuen indirekt miteinander über Spurpheromone kommunizieren (Beekman & Dussutour, 2009; Hölldobler & Wilson, 1990).

An dieser Stelle lohnt ein Blick zu den Hymenopteren, deren Spurpheromone im Kontext des Furagierens besser untersucht sind (Hölldobler & Wilson, 1990). Für Ameisen wäre es vorteilhaft, wenn der Pfad Information über die Richtung bereitstellen würde. Die Zusammensetzung der Pheromonspur kann offenbar in Abhängigkeit von der Entfernung zum Nest variiert werden (Jackson et al., 2007). Eine Polarität in der Pheromonspur, die von Ameisen detektiert werden kann, konnte allerdings bisher nicht gefunden werden. Die Pharaoameise *Monomorium pharaonis* kann ihren Pfad verlieren und erneut finden, sie weiß dann allerdings nicht mehr, welche Richtung sie einschlagen muss, um ihren Weg in die richtige Richtung fortzusetzen. Anhand der Pfadgeometrie, die Gabelungen immer in einem Winkel von etwa 60° vom Nest aus

gesehen aufweist, können sie sich neu orientieren und den richtigen Weg finden (Jackson et al., 2004).

Spurpheromone spielen auch für Termiten eine herausragende Rolle und werden besonders im Kontext des Furagierens und der Ausbreitung eingesetzt (Bordereau & Pasteels, 2011). Indirekte Mechanismen wie Spurpheromone sind allerdings wenig flexibel. Unter dynamischen Bedingungen, z.B. im Falle eines Angriffes durch einen Räuber, sollten solche Rekrutierungsmechanismen vorteilhaft sein, die es sehr schnell erlauben, Nestgenossen über den erfolgten Angriff zu informieren. Zahlreiche Räuber sind auf Termiten spezialisiert und potentielle Angriffsorte können sowohl das zentrale Nest als auch ein weit entfernter Furagierplatz sein. Nestgenossen nur über den erfolgten Angriff zu informieren ist demzufolge nicht zielführend, da zusätzlich Information über die Lage des Angriffsortes benötigt wird, um in dem weitverzweigten Galeriesystem in die richtige Richtung laufen zu können.

Die Playbackexperimente am Nest von *Macrotermes natalensis* zeigen, dass Arbeiter und große Soldaten unterschiedlich reagieren und solche Richtungsinformation erhalten. Große Soldaten sammeln sich in der Nähe der Alarmquelle d. h. am Ort des Angriffs. Da die Hauptaufgabe der Soldaten darin besteht, das Nest zu verteidigen und sie auch morphologisch für diese Aufgabe prädestiniert sind, ist diese Beobachtung zunächst nicht weiter überraschend. Die verletzlichen Arbeiter von *Macrotermes natalensis* flüchten hingegen in das schützende Nestinnere, ihre Anzahl nimmt nach dem Playback von Alarmsignalen an der Alarmquelle signifikant ab. Wie es zu dieser kastenspezifischen Reaktion kommt, ob die Termiten Richtungsinformation erhalten und - wenn ja - über welchen Informationskanal sie diese erhalten, vermag dieses Experiment nicht zu zeigen. Meist werden in diesem Kontext Pheromone genannt, die Richtungsinformation liefern könnten. Wenig ist darüber bekannt, wie Termiten, die einer Pheromonspur folgen, zwischen heimwärts und auswärts unterscheiden (Bordereau & Pasteels, 2011). Es wird diskutiert, ob die Spurpheromone von *Reticulitermes hesperus* Arbeiter darüber informieren, in welche Richtung sie laufen sollen. Umstritten ist, ob Arbeiter durch Klinotaxis oder Tropotaxis entlang einer Pheromonspur einem Pheromongradienten folgen können (Grace, 1988; Saran et al., 2007).

In Experimenten, in denen Orientierung in einem natürlichen Kontext untersucht wird, ist es immer schwierig, die den Tieren zugänglichen Informationen auf einen Informationskanal zu beschränken. Um alle anderen Signale neben den Vibrationsignalen ausschließen zu können, die die Termiten nutzen könnten, um Richtungsinformation zu erhalten, wurden Experimente mit großen Soldaten in einer Versuchsarena auf natürlichem Nestsubstrat durchgeführt. Große Soldaten halten sich

signifikant länger auf der der Vibrationsquelle zugewandten Seite auf als auf der anderen Seite. In einem solchen Experiment hat das Tier die Möglichkeit, seine Position in Bezug auf die Vibrationsquelle zu verändern, wie dies unter natürlichen Bedingungen in der Regel der Fall sein wird und könnte daher Intensitätsunterschiede an unterschiedlichen Messpunkten miteinander vergleichen. Die Intensitätsunterschiede, die durch dieses Vorgehen gemessen werden, können die Intensitätsunterschiede, die zwischen den Beinen eines kleinen Tieres gemessen werden, das an Ort und Stelle stehenbleibt, um ein Vielfaches übertreffen. Dieses Experiment zeigt, dass *Macrotermes natalensis* durch die Vibration des Untergrundes Richtungsinformation erhält und dass keine weiteren chemischen oder taktilen Signale beteiligt sein müssen. Welche Eigenschaften der Vibrationswelle allerdings von den Termiten genutzt werden, um sich zu orientieren, bleibt vorerst offen.

Prinzipiell kommen dafür Amplituden- oder Laufzeitunterschiede in Frage. Im Nest von *Macrotermes natalensis* werden Vibrationen mit etwa  $0,4 \text{ dB}\cdot\text{cm}^{-1}$  gedämpft. Daraus ergibt sich ein sehr kleiner Amplitudenunterschied von 0,7 dB zwischen den Beinen großer Soldaten - die diagonale Beinspannweite beträgt etwa 16 mm - dessen Detektierbarkeit ohnehin fraglich ist. Die Dämpfungsfaktoren im Nest von *Macrotermes natalensis* streuen so stark, dass solche Amplitudenunterschiede auf so kurzen Distanzen nicht zuverlässig auftreten. Dies könnte an der Inhomogenität des Baumaterials bzw. des umgebenden Erdbodens liegen. Wahrscheinlicher erscheint die Detektion von Laufzeitunterschieden, wie sie für Wüstenskorpione beschrieben ist (Brownell, 1977).

Um herauszufinden, ob *Macrotermes natalensis* Laufzeitunterschiede zwischen dem Eintreffen der Vibrationswelle an verschiedenen Beinen nutzt, um sich zu orientieren, wurden Experimente mit zwei beweglichen Plattformen durchgeführt. Für *Macrotermes natalensis* konnte in diesen Experimenten gezeigt werden, dass große Soldaten in der Lage sind, Laufzeitunterschiede zwischen ihren Beinen von nur 0,2 ms aufzulösen und dadurch Richtungsinformationen über die Lage der Alarmquelle erhalten. Solche Experimente, in denen Laufzeit- und Amplitudenunterschiede durch zwei bewegliche Plattformen generiert werden, wurden meines Wissens bisher nur mit Skorpionen durchgeführt (Brownell, 1977; Brownell & Farley, 1979b). Nur die Entkoppelung von Laufzeit- und Amplitudenunterschieden durch die Verwendung zweier Plattformen gibt darüber Aufschluss, ob Intensitäts- oder Laufzeitunterschiede genutzt werden. *Macrotermes natalensis* ist damit das erste Insekt, für das gezeigt werden kann, dass Laufzeitunterschiede zwischen dem Eintreffen der Vibrationswelle an unterschiedlichen Beinen wahrgenommen werden können und für die Orientierung genutzt werden.

Um positives Feedback auf Alarmsignale zeigen zu können, müssen die Signale zunächst wahrgenommen und von Vibrationen ohne Relevanz unterschieden werden. Die Kosten für die Ausbildung von Mechanorezeptoren fallen sowohl bei der Realisierung von positiven Feedbackmechanismen als auch bei der Realisierung von Mechanismen, die der Orientierung dienen, an. Ist eine Termiten erst einmal in der Lage, Substratvibrationen wahrzunehmen, kann eine Signalweiterleitung durch positives Feedback durch eine Verhaltensänderung, die weder morphologische Spezialisierung noch komplexe neuronale Verschaltungen erfordert, erreicht werden. Um allerdings Information über die Richtung, aus der ein Signal kommt, zu erhalten, müssen sehr kurze Laufzeitunterschiede oder kleine Amplitudenunterschiede ausgewertet werden.

Über die neuronalen Verschaltungen, die Orientierung anhand von akustischen Laufzeit- und Amplitudenunterschieden ermöglichen, gibt es einige Studien (Gerhardt & Huber, 2002). Hingegen ist fast nichts über die neuronalen Verschaltungen bei Insekten, die die Orientierung anhand von Vibrationen ermöglichen, bekannt (Virant-Doberlet et al., 2006).

Eines der wenigen Insekten, für das gezeigt werden konnte, dass gegenüberliegende Rezeptoren lateral gehemmt werden, um Richtungsinformation von Substratvibrationen zu erhalten, ist der Rückenschwimmer *Notonecta undulata* (Murphey, 1973). Für solche Mechanismen sind neuronale Schaltungen notwendig, die kostenintensiv sein sollten.

*Zootermopsis nevadensis* zeigt kein positives Feedback auf Alarmsignale. Arbeiter und Larven von *Zootermopsis nevadensis* sind zwar durchaus in der Lage, ein in ihr Nest eingedrungenes Insekt zu beißen (Stuart, 1969), die Notwendigkeit Soldaten zu weitabgelegenen Kriegsschauplätzen zu rekrutieren, besteht aber aufgrund ihrer Lebensweise und Nestgröße nicht. Daher ist es auch nicht weiter verwunderlich, dass *Zootermopsis nevadensis* vibratorischen Alarmsignalen keine Richtungsinformation entnehmen kann. Zumindest reagieren die Tiere weder in Playbackversuchen, in denen Alarmsignale als Vibrationen des Untergrundes abgespielt werden, noch auf Vibrationen, die durch zwei Plattformen Laufzeit- und oder Amplitudenunterschiede zwischen den Beinen generieren, mit einer gerichteten Reaktion.

Wie bereits angeführt, sollte eine neuronale Schaltung, wie sie für den Vergleich von Rezeptorantworten von Nöten ist, mit Kosten verbunden sein. *Zootermopsis nevadensis* legt Nester an, die im Vergleich zu den ausgedehnten Nestern von *Macrotermes* winzig erscheinen. Auch zeigen die Versuche an der Laborkolonie von *Zootermopsis nevadensis*, dass Vibrationen des Nestsubstrates weit weniger gedämpft werden, als dies in den Nestern von *Macrotermes natalensis* der Fall ist. Es kann

davon ausgegangen werden, dass in den kleinen Nestern von *Zootermopsis nevadensis* auch eine einzelne Termiten, die Alarmsignale produziert, aufgrund der geringen Dämpfung des Nestmaterials und den kurzen Entfernungen zu den Nestgenossen auch ohne Verstärkung durch positives Feedback ein Gros der Nestgenossen als Empfänger erreicht. Eine Rekrutierung zu der Quelle des Alarms in kleinen Termitennestern könnte auch durch andere, direkte Reize erreicht werden. So könnten Licht- oder Luftreize, die mit dem Aufbrechen des Termitennestes durch Feinde assoziiert sind, direkt wahrgenommen und für die Orientierung genutzt werden. Es ist zu erwarten, dass Beschädigungen der sonst immer geschlossenen Nester von *Zootermopsis nevadensis* zu erheblichen Luftströmungen innerhalb des Nestes führen. Wie gezeigt werden konnte, können Luftstöße wahrgenommen und im Kontext der Orientierung genutzt werden. Auch auf Lichtreize reagiert *Zootermopsis nevadensis* deutlich.

„The road to insect sociality was paved with pheromones“ (Blum, 1974). Obwohl dieser vielzitierte Satz zu Recht die Bedeutung von Pheromonen für soziale Insekten hervorhebt und die Alarmkommunikation der Termiten auch durch chemische Signale beeinflusst werden kann, kann die soziale Weiterleitung des Alarms über große Distanzen nicht durch chemische Kommunikation erklärt werden.

Auch im Kontext des Furagierens werden vibratorische Signale genutzt, so setzen viele Ameisenarten neben chemischer Kommunikation auch Vibrationskommunikation ein. Wird *Messor capitatus* die Möglichkeit, mit substratgetragenen Vibrationen zu kommunizieren, genommen, indem ihnen nur sehr stark dämpfendes Nestmaterial zu Verfügung gestellt wird, ist es den Ameisen dennoch möglich, Nestgenossen zu rekrutieren, allerdings mit einigen Minuten Verzögerung. In einer Konkurrenzsituation könnten diese Minuten darüber entscheiden, welche Ameisenkolonie Erfolg hat und welche Kolonie zu spät kommt (Baroni-Urbani et al., 1988). Für Termiten könnten Vibrationen im Kontext der Kommunikation eine noch größere Rolle spielen. Versuche haben gezeigt, dass ein Alarm auch dann weitergeleitet werden kann, wenn eine Plexiglas-Scheibe den Weg zwischen den beteiligten Termiten für chemische Moleküle und taktile Kontakte blockiert (Connetable et al., 1999; Röhrig et al., 1999). Auch kann die Alarmweiterleitungsgeschwindigkeit von etwa  $1,3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  nicht mit der Diffusionsgeschwindigkeit chemischer Stoffe in Gasen (2. Ficksches Gesetz) erklärt werden, da Diffusion zum einen um ein Vielfaches langsamer ist und zum anderen nur im Nahbereich von einigen Millimetern oder wenigen Zentimetern von Relevanz ist. Auf größere Distanz dominiert in Gasen der Stofftransport durch Konvektion. Termiten nutzen durchaus Konvektion in ihren Bauten für den Gasaustausch (Korb &



Linsenmair, 2000b; Turner, 1993; Turner, 2001). Dass Konvektion allerdings im Kontext chemischer Kommunikation eine Bedeutung hat, erscheint unwahrscheinlich, denn um derart schnell mit chemischen Signalen kommunizieren zu können, müsste Konvektion bzw. eine Luftströmung genutzt werden, die die chemischen Signalstoffe schnell von dem Sender zu dem Empfänger transportiert. Eine solche Luftströmung erscheint für die Galeriegänge von *Macrotermes*, die immer sorgfältig verschlossen sind, unwahrscheinlich. Noch dazu würde die Luftströmung die Richtung, in der Kommunikation überhaupt möglich ist, vorgeben. Alarmsignale können in den Nestern von *Macrotermes* aber innerhalb kürzester Zeit in unterschiedliche Richtungen weitergeleitet werden. Das heißt zum Beispiel, zuerst von einem Furagierplatz Richtung Nest und wenige Minuten später vom Nest ausgehend in die andere Richtung. Alarmsignale, die in beide Richtungen weitergeleitet werden können, sind daher auf diese Weise nicht zu erklären. Tatsächlich ist es alleine das Vibrationssignal, das über große Distanzen durch soziale Verstärkung weitergeleitet werden kann, den Tieren die nötige Information für die Orientierung liefert und schließlich Arbeitern die Flucht ermöglicht und große Soldaten an die Front rekrutiert. Von zentraler Bedeutung sind in dieser Kommunikationskette die Eigenschaften des Mediums, denen im Folgenden Aufmerksamkeit geschenkt werden soll.

Kleine Insekten können den Frequenzbereich ihrer akustischen Signale nicht frei wählen, denn ihre Körpergröße limitiert den Frequenzbereich, der effizient auf das Medium übertragen werden kann. Sie sind gezwungen hohe Frequenzen zu nutzen, die allerdings durch das Medium Luft stärker gedämpft werden. Daher ist die Reichweite solcher Signale begrenzt. Viele Insekten lösen dieses Problem, indem sie nicht Luftschall, sondern Substratvibrationen für die Kommunikation nutzen. Kleine Insekten können Signale mit niedrigen Frequenzen viel effektiver auf einen Festkörper, beispielsweise einen Pflanzenstängel, übertragen als auf das Medium Luft (Michelsen et al., 1892; Michelsen, 1985). Die biologisch relevanten Signale breiten sich in Pflanzenstängeln vor allem als BiegeWellen aus. Die besonderen Eigenschaften von Pflanzenstängeln und dünnen Ästen ermöglichen es auch kleinen Insekten, über große Distanzen zu kommunizieren, da Vibrationen nur schwach gedämpft werden. Da sich Vibrationssignale aufgrund von Dispersion und Dämpfung in unterschiedlichen Pflanzenarten sehr unterschiedlich ausbreiten, unterscheiden sich auch die Frequenzspektren, die am wenigsten gedämpft werden, erheblich (Michelsen et al., 1982). In Bezug auf die effiziente Übertragung auf das Medium und die Reichweite im Medium sollten sich Signale, so sie das Ergebnis eines Adaptationsprozesses sind, unterscheiden. Demzufolge sollte ein Wechsel der Wirtspflanze auch zu einer

Veränderung der Vibrationssignale führen, wie dies zum Beispiel für Buckelzikaden des Artkomplexes *Enchenopa binotata* beschrieben wird (McNett & Cocroft, 2008). *Macrotermes natalensis*, *Odontotermes* sp. und *Zootermopsis nevadensis* produzieren Alarmsignale, die sich vor allem in der Pulsfrequenz unterscheiden. Es erscheint unwahrscheinlich, dass die artspezifische Pulsfrequenz das Ergebnis eines Adaptationsprozesses an das jeweilige Medium darstellt. Die Pulsfrequenz könnte nur dann als das Ergebnis eines solchen Prozesses begriffen werden, wenn durch sie die Eigenfrequenz des Mediums angeregt würde. Für die Substrate der drei untersuchten Termitenarten liegt die Eigenfrequenz aber höchstwahrscheinlich um ein Vielfaches höher als die Pulsfrequenz ihrer jeweiligen Trommelschläge; Resonanzeffekte sind daher nicht zu erwarten.

Die Alarmsignale der drei Termitenarten unterscheiden sich auch in ihrer Trägerfrequenz. Es stellt sich daher die Frage, ob die Frequenzunterschiede eine Folge von Adaptation an die mechanischen Eigenschaften des Mediums sind. Zunächst sollte es dafür Frequenzunterschiede in den Signalen nahverwandter Arten geben, wie dies auf *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp. zutrifft. Auch sollte es Unterschiede zwischen den mechanischen Eigenschaften der Medien, die für Kommunikation genutzt werden, geben. Auch dies trifft auf die Galeriegänge von *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp. zu. Darüber hinaus sollten die Signale jeweils in dem Frequenzfenster produziert werden, in dem sie am wenigsten gedämpft werden. Einige Insekten nutzen solche Frequenzfenster (Cocroft & Rodríguez, 2005; Cocroft, et al., 2010; Miklas et al., 2001). Inwieweit Termitennester bestimmte Frequenzen filtern, wurde bisher nicht untersucht. Da die von Termiten wahrscheinlich für Kommunikation genutzte Rayleigh-Welle einen dispersiven Charakter hat, erscheint dies aber wahrscheinlich. Die besonderen Eigenschaften der Rayleigh-Welle könnten es *Macrotermes natalensis* auch ermöglichen, sich anhand ihrer Trommelsignale zu orientieren.

Wie in den Versuchen mit zwei beweglichen Plattformen gezeigt werden konnte, ist *Macrotermes natalensis* fähig, Zeitunterschiede von nur 0,2 ms zwischen dem Eintreffen der Vibrationswelle an verschiedenen Beinen aufzulösen. Nun stellt sich natürlich die Frage, ob in den Nestern von *Macrotermes natalensis* tatsächlich Oberflächenwellen existieren, die sich genügend langsam im Nestsubstrat ausbreiten, um solche Laufzeitdifferenzen zuzulassen. Die meisten Untersuchungen mit einer biologischen Perspektive unterscheiden nicht zwischen den verschiedenen Wellentypen, die an der Oberfläche von Festkörpern auftreten können. Im Kontext von Kommunikation verhältnismäßig gut untersucht sind Pflanzenstängel, an deren Oberfläche BiegeWellen von vielen Insekten genutzt werden. Auch den Besonderheiten

der Bienenwaben im Kontext vibratorischer Kommunikation ist Aufmerksamkeit geschenkt worden (Michelsen et al., 1986). Andere Substrate, besonders der Erdboden, sind dagegen kaum untersucht. Es wird von einigen Autoren angenommen, dass sich feste große Strukturen wie der Erdboden für die Kommunikation von kleinen Insekten kaum oder nur über sehr kurze Distanzen von wenigen Zentimetern eignen. Auch wurde vermutet, dass aufgrund von hohen Ausbreitungsgeschwindigkeiten kleinen Tieren Richtungsinformation nicht zugänglich sein sollte (Review: Virant-Doberlet et al., 2006). Die Nester von *Macrotermes natalensis* setzen sich auf Lajuma zu einem großen Teil aus Lehm zusammen. Die Geschwindigkeit der P-Welle wird für Lehm mit 800 bis 3000 m·s<sup>-1</sup> angegeben (Klein & Rainer, 1997). Große Soldaten von *Macrotermes natalensis* besitzen in ihren Beinen Vibrationsrezeptoren, die räumlich auf dem Substrat angeordnet werden können. Die größte Spanne zwischen den Beinen misst 16,3 mm. Mit einer P-Wellengeschwindigkeit von 800 m·s<sup>-1</sup> würde sich ein um eine Zehnerpotenz kleinerer Laufzeitunterschied (=0,02 ms) zwischen den Termitenbeinen ergeben als von den Tieren aufgelöst werden kann. Die Tab. 4 zeigt sowohl der Literatur entnommene Wellengeschwindigkeiten verschiedener Materialien als auch die im Rahmen dieser Arbeit ermittelten Geschwindigkeiten für ein Nest von *Macrotermes natalensis*.

**Tab. 4:** Typische Parameter für ausgewählte Materialien (<sup>1</sup>Brownell, 1977; <sup>2</sup>Klein & Rainer, 1997; <sup>3</sup>Knödel et al., 2005 und <sup>4</sup>eigene Messungen).

Material	V <sub>P</sub> [m·s <sup>-1</sup> ]	V <sub>R</sub> [m·s <sup>-1</sup> ]	ρ [g·cm <sup>3</sup> ]
Sand, trocken <sup>3</sup>	300-600		2,33-2,85
Sand, wassergesättigt <sup>3</sup>	1200-1800		1,8-2,05
Sand, locker <sup>1</sup>	95-120	40-50	
Lehm <sup>2,3</sup>	800-3000		0,76-1,57
Termitennest <sup>4</sup>	90-375	58-271	2,1-2,4

Die in Tabelle 4 angegebenen Wellengeschwindigkeiten streuen stark. Sowohl der Wassergehalt, die Dichte als auch die Homogenität der Materialien haben einen großen Einfluss auf die Geschwindigkeiten der P-Welle und der Rayleigh-Welle. Die meisten Literaturangaben über Wellengeschwindigkeiten in Böden sind von Seismologen erhoben worden. Untersucht wird meist die Wellenausbreitung über sehr große Distanzen. Selbst die kleinräumige Seismographie untersucht die Wellenausbreitung über Distanzen von einigen zehn Metern. Offenbar können auf noch kleinerem Raum Wellengeschwindigkeiten gemessen werden, die um ein Vielfaches geringer sind als die Interpretation der seismischen Daten erwarten lassen würde. Brownell (1977) konnte zeigen, dass in losem trockenem Sand Rayleigh-Wellengeschwindigkeiten von nur 40 – 50 m·s<sup>-1</sup> auftreten können.

Im Nest von *Macrotermes natalensis* breiten sich P-Wellen mit einer Geschwindigkeit von etwa  $171 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Median) aus. Die Streuung zwischen den einzelnen Messwerten ist wahrscheinlich dadurch zu erklären, dass es sich sowohl bei dem Nestmaterial als auch bei dem umgebenden Erdboden nicht um homogene Festkörper handelt. Als Bausubstanz für das Nest dient die Erde der Umgebung. Auf Lajuma dominieren die typischen roten Savannenböden sowie Lehm. In Anbetracht der zahlreichen, auf Termiten spezialisierten Räuber sollte die Konstruktion von widerstandsfähigen Nestern unter einem starken Selektionsdruck stehen. Der E-Modul ist ein Maß für den Widerstand gegen reversible Verformung. Der E-Modul des Termitennestes beträgt  $2,3 \text{ GPa}$ . Die Steifigkeit von hartem Ton und Lehm wird mit bis zu  $0,5 \text{ GPa}$  angegeben (Klein, 2001). Damit liegt der E-Modul des Termitennestes um den Faktor 4-5 über dem E-Modul von Ton und Lehm. Material mit höherem E-Modul ist steifer und setzt Belastungen einen größeren Widerstand entgegen. Wahrscheinlich wird die Steifigkeit des Termitennestes dadurch erhöht, dass die Termiten zum einen selektiv Baumaterial bestimmter Korngrößen verwenden und zum anderen Sekrete beimischen. Die dadurch erreichte Festigkeit des Nestes verhindert wahrscheinlich viele Räuberangriffe.

Darüber hinaus begünstigen die mechanischen Eigenschaften des Termitennestes auch die Kommunikation und Orientierung.

Mit einer Geschwindigkeit von nur  $128 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Median) breiten sich Rayleigh-Wellen im Nest von *Macrotermes natalensis* langsamer aus als P-Wellen. Wahrscheinlich ist die Rayleigh-Welle die biologisch relevante Welle, die zudem, aufgrund geringerer Dämpfung, auch für Kommunikation über größere Distanzen besser geeignet sein sollte als die P-Welle. Rayleigh-Wellen breiten sich entlang der freien Grenzfläche des Bodens aus und die Partikelbewegung nimmt mit zunehmender Tiefe im Boden exponentiell ab (White, 1965). Dies führt dazu, dass der Energieanteil der P-Welle an der Erdoberfläche etwa 7 % beträgt, der Anteil der S-Welle etwa 26 % und der Energieanteil der Rayleigh-Welle etwa 67 % (Klein, 2001).

Mit einer Ausbreitungsgeschwindigkeit von  $128 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  entstehen Laufzeitunterschiede von etwa  $0,13 \text{ ms}$  zwischen dem Eintreffen der Vibrationswelle an den am weitesten voneinander entfernten Beinen großer Soldaten von *Macrotermes natalensis*. Dieser Laufzeitunterschied hat eine Größenordnung, die Detektierbarkeit möglich erscheinen lässt, da, wie bereits diskutiert, davon ausgegangen werden kann, dass *Macrotermes natalensis* tatsächlich Laufzeitunterschiede detektieren kann, die noch kleiner sind als  $0,2 \text{ ms}$ . Nicht auszuschließen ist auch, dass die Termiten zusätzlich Information durch einen Amplitudenvergleich zwischen den Rezeptoren erhalten. Die Vibrationswelle wird im Termitennest mit etwa  $0,4 \text{ dB}$  pro Zentimeter Laufstrecke gedämpft. Dies führt zu

einem Amplitudenunterschied von etwa 0,7 dB zwischen den beiden am weitesten voneinander entfernten Beinen.

In Galeriegängen interagieren akustische und vibratorische Signale auf komplexe Weise. Es lohnt sich, einen Blick auf die obligat subterran lebenden Säuger der Gattungen *Cryptomys* und *Spalax* zu werfen. Sie legen Gangsysteme an, in deren Schutz sie ihr ganzes Leben verbringen. Um mit Artgenossen im Dunkel ihrer Bauten zu kommunizieren und um Räuber rechtzeitig zu entdecken, nutzen sie akustische Signale (Langen et al., 2007). Schallwellen in den subterranean Gängen interagieren mit dem umgebenden Erdboden und werden stark gedämpft. Akustische Signale mit einer Frequenz von etwa 440 Hz werden am wenigsten gedämpft und sollten daher bevorzugt werden (Begall & Burda, 2006). In Entfernungen von bis zu 1,5 m kommt es in diesem Frequenzbereich sogar zu einer Verstärkung der Signale. Dies wurde als Stethoskopeffekt beschrieben (Lange et al., 2007). Möglicherweise haben die Galeriegänge von *Macrotermes* einen ähnlichen Effekt. Die Messung der P-Wellendämpfung zeigt, dass die Annahme einer exponentiellen Abschwächung, wie sie für die Abschätzung der Reichweite des Trommelalarms getroffen wurde, einer genaueren Untersuchung nicht standhalten kann. Luftschallkomponenten wurden nicht untersucht und es wäre interessant zu wissen, inwieweit Luftschall in den Galeriegängen von *Macrotermes* mit Körperschall interagiert.

Den Rekord der schnellsten Insektenbewegung halten Soldaten der Termiten *Termes panamaensis*. Soldaten besitzen sehr lange und spitze Mandibeln, die sie so gegeneinander verklemmen können, dass sie, einem elastischen Bogen nicht unähnlich, mechanische Energie speichern können. Werden sie angegriffen, lassen sie plötzlich ihre Mandibeln über Kreuz auseinanderschnappen und können auf diese Weise Angreifer verletzen oder sogar töten. Die Mandibelspitzen erreichen dabei Geschwindigkeiten von bis zu  $67 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Seid et al., 2008). Im Unterschied zu *Termes panamaensis* wird bei *Macrotermes natalensis* jedoch keine gespeicherte Energie, sondern Muskelenergie in Bewegung umgesetzt.

Ein großer Soldat von *Macrotermes natalensis* schlägt seinen Kopf mit einer durchschnittlichen Geschwindigkeit von etwa  $0,5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  auf das Substrat. Der erste Trommelschlag einer Pulsgruppe wird mit Geschwindigkeiten von bis zu  $1,5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  am schnellsten ausgeführt. Eine weitere wichtige Größe im Kontext der Reichweite von Trommelsignalen ist, neben der Geschwindigkeit, mit der der Trommelschlag ausgeführt wird, die Beschleunigung, mit der der Schlag abgebremst wird. Die stark sklerotisierte Kopfkapsel des Soldaten verformt sich während des Aufpralles kaum und erfährt eine durchschnittliche Abbremsung von  $107 \text{ m}\cdot\text{s}^{-2}$ . Um einen solchen

Trommelschlag mit mehr als der zehnfachen Erdbeschleunigung ausführen zu können, werden Muskeln benötigt. Die Hochgeschwindigkeitsaufnahmen zeigen, dass sich die Trommelbewegung näherungsweise durch eine einfache zweidimensionale Drehbewegung beschreiben lässt. Der Drehpunkt liegt dabei etwa dort, wo das Pronotum sitzt. Während der Ausholbewegung für den Trommelschlag wird das Pronotum angehoben. Hat es den höchsten Punkt erreicht, drückt die Termiten ihr Abdomen mit den Hinterbeinen in die Höhe. Die Vorderbeine werden zeitgleich angezogen. Dies führt dazu, dass der stark sklerotisierte Kopf mit mehr als zehnfacher Erdbeschleunigung auf das Nestmaterial schlägt. Eine Beschädigung des Termitenkopfes ist bei solchen Beschleunigungen nicht zu erwarten. Die Festigkeit reinen kristallinen Chitins wird mit einem E-Modul von 90 GPa ( $\text{GPa}=10^9 \cdot \text{N} \cdot \text{m}^{-2}$ ) angegeben (Neville, 1993), die des Grillenflügels mit 50 GPa (Nocke, 1971). Die Festigkeit des Soldatenkopfes von *Macrotermes natalensis* liegt wahrscheinlich dazwischen und sollte daher den mechanischen Beanspruchungen des Alarmtrommels ohne Weiteres standhalten. Auch ist der E-Modul des Nestmaterials mit 2,1 GPa im Vergleich deutlich kleiner.

Die Hochgeschwindigkeitsaufnahmen ermöglichen das Aufstellen der Bewegungsgleichung des Trommelschlages. Die Aufprallkraft des Termitenkopfes beträgt etwa 0,22 mN. Dies korrespondiert mit einer Leistung von ungefähr 1 mW. Die Leistung, die von Insekten erbracht werden kann, hängt stark von der Temperatur und anderen Faktoren ab. Die Muskelleistung kleiner Insekten wird bei 30 °C auf etwa  $70 \text{ W} \cdot \text{kg}^{-1}$  geschätzt (Jensen, 1956). Daraus ergibt sich eine Muskelmasse von etwa 14 mg, die für einen Trommelschlag benötigt würde. Dieser Wert liegt wahrscheinlich etwas über der tatsächlichen Muskelmasse eines großen Soldaten von *Macrotermes natalensis*. Die Muskelmasse des Flugmuskels von *Bombus terrestris* liegt etwa in dieser Größenordnung, allerdings hat *B. terrestris* eine etwa dreimal größere Körpermasse als ein großer Soldat (Josephson & Ellington, 1997).

Zum Schluss möchte ich auf die Ausgangsfrage „Warum trommeln Termiten?“ zurückkommen. Ich hoffe die Frage nach der Ursache von Verhalten insofern beantwortet zu haben, als dass gezeigt werden konnte, wodurch Alarmverhalten ausgelöst wird. Sowohl Luftstöße, besonders dann, wenn der Kohlendioxidgehalt erhöht, ist als auch Vibrationen des Nestsubstrates, die wahrscheinlich dann auftreten, wenn das Nest von einem Räuber aufgebrochen wird, lösen Alarmverhalten aus. Auf Rezeptor- und Nervensystemebene sind detaillierte Untersuchungen von Howse (1962, 1964b und 1965b) gemacht worden. Erste Antworten auf die ultimate Frage nach der Funktion von Alarmverhalten wurden insofern gegeben, als dass gezeigt

wurde, dass die Alarmsignale zu einer kastenspezifischen Verhaltensreaktion führen. Soldaten werden rekrutiert und verteidigen die Kolonie; Arbeiter und Larven hingegen flüchten zunächst in das Nest, kehren aber alsbald im Schutz der Soldaten zu dem Angriffsort zurück und reparieren das Nest.

Die Phylogenie von Alarmverhalten betreffend wurde gezeigt, dass die stammesgeschichtlich jüngeren höheren Termiten *Macrotermes natalensis* und *Odontotermes* sp. fähig sind, Alarmsignale über große Distanzen durch positives Feedback weiterzuleiten, stammesgeschichtlich ältere niedere Termiten der Art *Zootermopsis nevadensis* dazu aber nicht in der Lage sind. Wahrscheinlich erfordern die ungleich größeren Nester der höheren Termiten ein Kommunikationssystem, das es erlaubt, schnell und effizient Nestgenossen auch an entlegenen Foragerplätzen über einen Angriff zu informieren. Demgemäß liegt die Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung von *Macrotermes natalensis* deutlich unter der von *Zootermopsis nevadensis*. Die Fähigkeit großer Soldaten von *Macrotermes natalensis*, Richtungsinformation durch den Vergleich von Rezeptoren in ihren sechs Beinen zu erhalten, zeigt, wie effizient auf Räuberangriffe reagiert werden kann. *Macrotermes natalensis* ist damit das erste Insekt, für das gezeigt werden kann, dass ein Zeitunterschied zwischen dem Eintreffen von Vibrationswellen an verschiedenen Beinen für die Orientierung genutzt wird.

---

## Zusammenfassung

Pilzzüchtende Termiten der Gattung *Macrotermes* sind dominante Zersetzer in der afrikanischen Savanne und werden als Ökosystemingenieure bezeichnet. Sie legen weitverzweigte Galeriegänge an, in deren Schutz sie ihre Furagiergebiete erreichen. Wenn Soldaten westafrikanischer Termiten der Gattungen *Macrotermes* und *Pseudacanthotermes* gestört werden, beginnen sie mit dem Kopf auf das Nestsubstrat zu trommeln. Andere Soldaten sind sehr empfindlich für die dadurch entstehenden Substratvibrationen und beginnen ebenfalls zu trommeln. Auf diese Weise kann der Alarm über viele Meter weitergeleitet werden (Connétable et al., 1999; Röhrig et al., 1999).

Ob auch die Termitenarten des südlichen Afrikas Vibrationssignale nutzen, um über große Distanzen zu kommunizieren und welche Information die Alarmsignale tragen, ist bisher nicht bekannt. Auch sind die physikalischen Eigenschaften des Termitennestes im Kontext der Vibrationskommunikation bisher nicht untersucht. Verhaltensstudien zeigen, dass Insekten die Fähigkeit besitzen die Vibrationsquelle zu lokalisieren. Die wenigsten Studien vermögen es allerdings, andere Reize als Vibrationen, die für die Orientierung genutzt werden könnten, auszuschließen. Insekten besitzen primär Vibrationsrezeptoren in ihren sechs Beinen. Für die Orientierung anhand von Substratvibrationen kommen prinzipiell entweder Amplituden- oder Laufzeitunterschiede zwischen Rezeptoren in Frage, die räumlich auf dem Substrat angeordnet sind. Ungewiss ist, ob Insekten diese Informationen tatsächlich erhalten.

In der vorliegenden Arbeit wurde die im südlichen Afrika weit verbreitete Termitenart *Macrotermes natalensis* untersucht. Die Versuche wurden auf den Forschungsstationen Lajuma (23° 2' 21" S, 29° 26' 50" E) und Pullen Farm (25° 34' 19" S, 31° 10' 53" E) in Südafrika durchgeführt, vergleichende Untersuchungen an *Odontotermes* sp. auf Lajuma und an einer Laborkolonie von *Zootermopsis nevadensis* in Bochum. Vibrationsreize wurden computergeneriert über Schwingerreger abgespielt. Vibrationsaufnahmen wurden über Schwingaufnehmer und Ladungsverstärker digital gespeichert. Hochgeschwindigkeitsaufnahmen trommelnder Termiten wurden für eine kinematische und dynamische Analyse genutzt. Die Materialeigenschaften des Termitennestes wurden sowohl in Südafrika am Nest als auch im Labor in Bochum untersucht.

Die Alarmsignale von *Macrotermes natalensis* bestehen aus Pulsen mit einer Pulsfrequenz von 11 Hz. Große Soldaten schlagen mit einer Geschwindigkeit von etwa  $0,5 \text{ ms}^{-1}$  auf das Substrat und produzieren dadurch Oberflächenwellen mit einer



Amplitude von etwa  $1,8 \text{ ms}^{-2}$ . Rayleigh-Wellen sind wahrscheinlich die biologisch relevanten Wellen. Rayleigh-Wellen breiten sich im Termitennest mit einer Geschwindigkeit von etwa  $127 \text{ ms}^{-1}$  aus und werden um etwa 0,4 dB pro Zentimeter Laufstrecke gedämpft. Nestgenossen sind mit einer Schwellenamplitude der Vibrationswahrnehmung von nur  $12 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-2}$  sehr empfindlich für diese Signale und beginnen ebenfalls zu trommeln. Auf diese Weise kann ein Trommelalarm über viele Meter mit einer Geschwindigkeit von etwa  $1,3 \text{ ms}^{-1}$  weitergeleitet werden. Diese soziale Kommunikation über große Distanzen durch Ketten von signalverstärkenden Termiten ist einmalig für Insekten. Die Verhaltensreaktion auf Alarmsignale ist kastenspezifisch. Soldaten werden durch die Alarmsignale zum Ort des Angriffes rekrutiert. Nach dem Abspielen von Alarmsignalen befinden sich signifikant mehr Soldaten an der Nestoberfläche als davor. Arbeiter hingegen flüchten in das Innere des Nestes.

Um zu testen, ob die Vibrationssignale von *Macrotermes natalensis* für die Orientierung genutzt werden, wurden große Soldaten in eine Arena aus natürlichem Nestmaterial gesetzt und auf einer der beiden Arenaseiten ein Vibrationssignal abgespielt. Soldaten halten sich signifikant länger auf der Arenaseite auf, die der Vibrationsquelle zugewandt ist, als auf der anderen Arenaseite.

In Versuchen mit zwei beweglichen Plattformen, die die Beine der linken und rechten Körperseite großer Soldaten zeitlich versetzt vibrieren, zeigt sich, dass Laufzeitunterschiede von nur 0,2 ms detektiert werden können. Soldaten zeigen eine signifikant positive Tropotaxis zu der zuerst vibrierten Plattform. Damit ist erstmals für ein Insekt gezeigt, dass ein Laufzeitunterschied zwischen dem Eintreffen der Vibrationswelle an verschiedenen Beinen für Vibrationstropotaxis genutzt wird.

Um in ihrem ausgedehnten Galeriesystem Nestgenossen über Räuberangriffe zu informieren, nutzt *Macrotermes natalensis* ein sozial verstärktes Alarmsystem. Darüber hinaus werden die Signale im Kontext der Orientierung genutzt, um Soldaten zu dem Angriffsort zu rekrutieren und dadurch das Nest effizient gegen Räuber verteidigen zu können.

---

## Summary

The fungus growing termites of the genus *Macrotermes* are dominant decomposer in the African savannah and are described as ecosystem engineers. They build long subterranean galleries which lead outwards from the nests to their foraging areas. When West African termites of the genus *Macrotermes* and *Pseudacanthotermes* are disturbed, they tend to drum with their heads against the substrate and create a pulsed vibration. Nearby soldiers are very sensitive to these vibrations and also start to drum, thereby amplifying the alarm (Connétable et al., 1999; Röhrig et al., 1999).

It is not known whether the termites of South Africa also make use of vibrational signals for long distance communication. It is entirely unknown which information the signals carry and whether the physical properties of the nest substrate affect communication. Behavioural studies demonstrate the ability of insects to localize the source of vibrations, but very little is known about the cues used for orientation. In insects, vibration receptors are located primarily in all six legs. Therefore, an insect has a spatial array of mechanoreceptors positioned on the substrate. A vibratory signal travelling through the substrate arrives at each leg at a different time, with a different amplitude and a different velocity. The question is whether these directional cues are actually available to the insect.

Vibrational alarm communication was studied in the South African termite *Macrotermes natalensis*. The study was carried out at the Lajuma research centre (23° 2' 21" S, 29° 26' 50" E) and at the Pullen Farm (25° 34' 19" S, 31° 10' 53" E) in South Africa. Comparative studies were also conducted with *Odontotermes* sp. at Lajuma and with *Zootermopsis nevadensis* in the laboratory in Bochum. Vibrational signals produced by termites were recorded on a digital audio recorder connected to a charge amplifier and an accelerometer. Artificial vibrations were induced by a personal computer connected to an external sound card and a vibration exciter mechanically coupled to the nests and galleries. High speed video recordings of drumming termites were used for kinematic and dynamic analyses. The physical properties of the nest substrate were studied in the field in South Africa and in the laboratory in Bochum.

The alarm signals of *Macrotermes natalensis* consist of trains of pulses with a pulse repetition rate of 11 Hz. Major soldiers hit their heads with a velocity of approximately  $0,5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  on the ground, thereby producing vibrational surface amplitudes of  $1,8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-2}$ . The biologically relevant wave type is probably the Rayleigh-wave. In the nest substrate Rayleigh-waves propagate with a velocity of approximately  $127 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  and are attenuated with 0,4 dB per centimetre distance. Nestmates are extremely sensitive to

these vibrations with a threshold amplitude of  $12 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-2}$ . Workers respond by a fast retreat into the nests. Soldiers also start to drum, thereby amplifying the intensity of the signal. As a result the alarm spreads over several meters with a transmission velocity of  $1,3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ . This social long-distance communication through chains of signal-reamplifying termites is unique in insects.

Behavioural observations at the termite mound indicate that soldiers make use of vibrational drumming signals as a directional recruitment signal. In arena experiments on natural nest material soldiers are able to localise the source of vibration. They stay significantly longer at the side facing the source of vibration than on the opposite side. Experiments with two movable platforms that vibrate termite's legs with different time delays show that the difference in the time of arrival is the directional cue used for orientation. Time delays as short as  $0,2 \text{ ms}$  are sufficient to be detected. Soldiers show a significant positive tropotaxis to the platform stimulated earlier. This is the first study to demonstrate that the difference in time of arrival at different legs is the cue used for vibro-tropotaxis in insects.

The Southern African termite species *Macrotermes natalensis* forages in the darkness of subterranean galleries, where vision is limited and chemical communication is too slow for fast alarm transmission. *Macrotermes natalensis* has evolved a high sensitivity to substrate vibrations and makes use of vibrational drumming signals for long distance communication. Moreover, this vibratory call to arms carries directional information that enables orientation.

---

## Literaturverzeichnis

**Aanen, D. K. & Eggleton, P. (2005)** Fungus-growing termites originated in the African rain forest. *Current Biology*, 15: 851-855.

**Aanen, D. K., Eggleton, P., Rouland-Lefèvre, C. Guldborg-Frøslev, T. Rosendahl, S. & Boomsma, J. J. (2002)** The evolution of fungus growing termites and their mutualistic fungal symbionts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99: 14887-14892.

**Adams, E. S. (1991)** Nest-mate recognition based on heritable odors in the termite *Microcerotermes arboreus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 88: 2031-2034.

**Adams, E. S. & Levings, S. C. (1987)** Territory size and population limits in magrove termites. *Journal of Animal Ecology*, 56: 1069-1081.

**Affolter, J. & Leuthold, R. H. (2000)** Quantitative and qualitative aspects of trail pheromones in *Macrotermes subhyalinus* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux*, 47: 256-262.

**Ahmad, M. (1949)** On the identity of *Odontotermes* (Isoptera, Termitidae). *American Museum Novitates*, 1392: 1-11.

**Aicher, B. & Tautz, J. (1990)** Vibrational communication in the fiddler crab, *Uca pugilator*. *Journal of Comparative Physiology A*, 166: 345-353.

**Aldrich, B. T., Maghirang, E. B., Dowell, F. E. & Kambhampati, S. (2007)** Identification of termite species and subspecies of the genus *Zootermopsis* using near-infrared reflectance spectroscopy. *Journal of Insect Science*, 7: 1-7.

**Andrews, E. A. (1911)** Observations on termites in Jamaica. *Journal of Animal Behavior*, 1: 193-228.

**Aristoteles** Tierkunde. *Kritisch-Berichtigter Text, mit deutscher Übersetzung, sachlicher und sprachlicher Erklärung und Vollständigem Index* (Hrsg. Aubert, H. & Wimmer, F.) Erster Band (1886), S. 429. Leipzig: Engelmann.

**Arnold, K., Pohlner, Y. & Zuberbühler, K. (2008)** A forest monkey's alarm call series to predator models. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62: 549-559.

**Arnold, K. & Zuberbühler, K. (2006)** The alarm-calling system of adult male putty-nosed monkeys, *Cercopithecus nictitans martini*. *Animal Behaviour*, 72: 643-653.

**Audacity (2012)** <http://audacity.sourceforge.net>

**Autrum, H. (1941)** Über Gehör- und Erschütterungssinn bei Locustiden. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 28: 580-637.

- Autrum, H. & Schneider, W. (1948)** Vergleichende Untersuchungen über den Erschütterungssinn der Insekten. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 31: 77-88.
- Badertscher, S., Gerber, C. & Leuthold, R. H. (1983)** Polyethism in food supply and processing in termite colonies of *Macrotermes subhyalinus* (Isoptera). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 12: 115-119.
- Baroni-Urbani, C., Buser, M. W. & Schilliger, E. (1988)** Substrate vibration during recruitment in ant social organization. *Insectes Sociaux*, 35: 241-250.
- Barth, F. G. (1986)** Vibrationssinn und vibratorische Umwelt von Spinnen. *Naturwissenschaften*, 73: 519-530.
- Baurecht, D. & Barth, F. G. (1992)** Vibratory communication in spiders. *Journal of Comparative Physiology A*, 171: 231-243.
- Becker, B. (2001)** Wahrnehmung und Wirkung der Trommel. Empirische Untersuchung zur Einschätzung von Trommeln und zum Erleben von Trommelklängen. Bedeutung und Einsatzmöglichkeiten der Trommel in der Pädagogik. Dissertation, Gerhard-Mercator-Universität, Duisburg.
- Becker, G. & Seifert, K. (1962)** Über die chemische Zusammensetzung des Nest- und Galeriematerials von Termiten. *Insectes Sociaux*, 4: 273-289.
- Beekman, M. & Dussutour, A. (2009)** How to tell your mates: Cost and benefits of different recruitment mechanisms. In: *Food exploitation by social insects. Ecological, behavioral and theoretical approaches* (Hrsg. Jarau, S. & Hrnir, M.). New York: Taylor & Francis.
- Begall, S. & Burda, H. (2006)** Acoustic communication and burrow acoustics are reflected in the ear morphology of the coruro (*Spalacopus cyanus*, Octodontidae), a social fossorial rodent. *Journal of Morphology*, 267: 382-390.
- Bennet-Clark, H. C. (1998)** Size and scale effects as constraints in insect sound communication. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B*, 353: 407-419.
- Bignell, D. E. (2011)** Morphology, physiology, biochemistry and functional design of the termite gut: An evolutionary wonderland. In: *Biology of termites: A modern synthesis* (Hrsg. Bignell, D. E., Roisin, Y. & Lo, N.), S. 375- 412. Heidelberg: Springer.
- Bignell, D. E. & Eggleton, P. (2000)** Termites in ecosystems. In: *Termites: Evolution, sociality, symbioses, ecology*. (Hrsg. Abe, T., Higashi, M. & Bignell, D. E.), S. 25-52. Dordrecht: Kluwer Academic Press.

- Blum, M. S. (1974)** Pheromonal bases of social manifestations in insects. In: *Pheromones* (Hrsg. Birch, M. C.), S. 190-199. Nach: Greenfield, M. D. (2002) *Signalers and receivers. Mechanisms and evolution of arthropod communication*, New York: Oxford University Press.
- Boch, R., Shearer, D. A. & Stone, B. C. (1962)** Identification of iso-amyl acetate as an active component in the sting pheromone of the honey bee. *Nature*, 195: 1018-1020.
- Bordereau, C., Lacey, M. J., Sémon, E., Braekman, J., Ghostin, J, Robert, A., Sherman, J. S. & Sillam-Dussés, D. (2010)** Sex pheromones and trail-following pheromone in the basal termites *Zootermopsis nevadensis* (Hagen) and *Z. angusticollis* (Hagen) (Isoptera: Termopsidae: Termopsinae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 100: 519-530.
- Bordereau, C. & Pasteels, J. M. (2011)** Pheromones and chemical ecology of dispersal and foraging in termites. In: *Biology of termites, a modern synthesis* (Hrsg. Bignell, D. E., Roisin, Y. & Lo, N.), S. 279-320. Heidelberg: Springer.
- Born, W. T. (1941)** The attenuation constant of earth materials. *Geophysics*, 6: 132-148.
- Bouillon, A. (1970)** Termites of the Ethiopian region. In: *Biology of termites* (Hrsg. Krishna, K. & Weesner, F. M.), S. 154-273. New York: Academic Press.
- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. (1998)** Principles of animal communication, Sunderland: Sinauer Associates.
- Brandl, R., Hyodo, F., von Korff-Schmising, M., Maekawa, K., Miura, T., Takematsu, Y., Matsumoto, T., Abe, T., Bagine, R. & Kaib, M. (2007)** Divergence times in the termite genus *Macrotermes* (Isoptera: Termitidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45: 239-250.
- Broad, G. R. & Quicke, D. L. J. (2000)** The adaptive significance of host location by vibrational sounding in parasitoid wasps. *Proceedings of the Royal Society B*, 267: 2403-2409.
- Brownell, P. H. (1977)** Compressional and surface waves in sand: used by desert scorpions to locate prey. *Science*, 197: 479-482.
- Brownell, P. & Farley, R. D. (1979a)** Detection of vibrations in sand by tarsal sense organs of the nocturnal scorpion, *Paruroctonus mesaensis*. *Journal of Comparative Physiology*, 131: 23-30.
- Brownell, P. & Farley, R. D. (1979b)** Orientation to vibrations in sand by the nocturnal scorpion, *Paruroctonus mesaensis*: Mechanisms of target localization. *Journal of Comparative Physiology*, 131: 31-38.

- Brownell, P. & Farley, R. D. (1979c)** Prey localization behaviour of the nocturnal scorpion, *Paruroktonus mesaensis*: orientation to substrate vibrations. *Animal Behaviour*, 27: 185-193.
- Brumm, H. & Slabbekoorn, H. (2005)** Acoustic communication in noise. *Advances in the Study of Behavior*, 35: 151–209.
- Buczowski, G. & Bennett, G. (2007)** Protein marking reveals predation on termites by the woodland ant, *Aphaenogaster rudis*. *Insectes Sociaux*, 54: 219-224.
- Buschinger, A. (2003)** Soziale Insekten. In: *Lehrbuch der Entomologie* (Hrsg. Dettner, K. & Peters, W.), S. 465-498. Berlin: Spektrum Akademischer Verlag.
- Chen, S. E. & Ong, C. K. (2012)** Spectral analysis of surface wave for empirical elastic design of anchored foundations. *Advances in Civil Engineering*, 2012: 1-10.
- Clement, J.-L. (1986)** Open and closed societies in *Reticulitermes* termites (Isoptera: Rhinotermitidae): geographic and seasonal variations. *Sociobiology*, 11: 311-323.
- Coaton, W. G. H. (1958)** The hodotermitid harvester termites of South Africa. *Science Bulletin, Department of Agriculture*, 375: 1-112.
- Cocroft, R. B. (2001)** Vibrational communication and the ecology of group-living, herbivorous insects. *American Zoologist*, 41: 1215-1221.
- Cocroft, R. B. (2005)** Vibrational communication facilitates cooperative foraging in a phloem-feeding insect. *Proceedings of the Royal Society B*, 272: 1023-1029.
- Cocroft, R. B. & De Luca, P. (2006)** Size – frequency relationships in insect vibratory signals. In: *Insect sound and communication: physiology, behavior, ecology and evolution*. (Hrsg. Drosopoulos, S. & Claridge, M. F.), S. 99-110. New York: Taylor & Francis.
- Cocroft, R. B. & Hamel, J. A. (2010)** Vibrational communication in the “other insect societies”: A diversity of ecology signals, and signal functions. In: *The use of vibrations in communication: properties, mechanisms and function across taxa* (Hrsg. O’Connell-Rodwell C. E.), S. 47-68. Kerala: Transworld Research Network.
- Cocroft, R. B., Rodríguez, R. L. & Hunt, R. E. (2010)** Host shifts and signal divergence: mating signals covary with host use in a complex of specialized plant-feeding insects. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99: 60-72.
- Cocroft, R. B., Tieu, T. D., Hoy, R. R. & Miles, R. N. (2000)** Directionality in the mechanical response to substrate vibration in a treehopper (Hemiptera: Membracidae: *Umbonia crassicornis*). *Journal of Comparative Physiology A*, 186: 695-705.
- Collins, N. M. (1981a)** The role of termites in the decomposition of wood and leaf litter in Southern Guinea savanna of Nigeria. *Oecologia*, 51: 389-399.

- Collins, N. M. (1981b)** Consumption of wood by artificially isolated colonies of the fungus-growing termite *Macrotermes bellicosus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 29: 313-320.
- Connétable, S., Robert, A., Bouffault, F. & Bordereau, C. (1999)** Vibratory alarm signals in two sympatric higher termite species: *Pseudacanthotermes spiniger* and *P. militaris* (Termitidae, Macrotermitinae). *Journal of Insect Behavior*, 12: 329-342.
- Couvillon, M. J. (2012)** The dance legacy of Karl von Frisch. *Insectes Sociaux*, 59: 297-306.
- Cremer, L. & Heckl, M. (1973)** Structure-borne sound. Structural vibrations and sound radiation at audio frequencies. Berlin: Springer.
- Darlington, J. P. E. C. (1982)** The underground passages and storage pits used in foraging by a nest of the termite *Macrotermes michaelseni* in Kajiado, Kenya. *Journal of Zoology*, 198: 237-247.
- Darlington, J. P. E. C. (1997)** Comparison of nest structure and caste parameters of sympatric species of *Odontotermes* (Termitidae, Macrotermitinae) in Kenya. *Insectes Sociaux*, 44: 393-408.
- Darlington, J. P. E. C. (2012)** Termites (Isoptera) as secondary occupants in mounds of *Macrotermes michaelseni* (Sjöstedt) in Kenya. *Insectes Sociaux*, 59: 159-165.
- Darlington, J. P. E. C., Benson, R. B., Cook, C. E. & Walker, G. (2008)** Resolving relationships in some African fungus-growing termites (Termitidae, Macrotermitinae) using molecular phylogeny, morphology, and field parameters. *Insectes Sociaux*, 55: 256-265.
- Darlington, J. P. E. C. & Dransfield, R. D. (1987)** Size relationships in the nest populations and mound parameters in the termite *Macrotermes michaelseni* in Kenya. *Insectes Sociaux*, 34: 165-180.
- Davison, D., Darlington, J. P. E. C. & Cook, C. E. (2001)** Species-level systematics of some Kenyan termites of the genus *Odontotermes* (Termitidae, Macrotermitinae) using mitochondrial DNA, morphology, and behaviour. *Insectes Sociaux*, 48: 138-143.
- Deneubourg, J. L., Aron, S., Gross, S., Pasteels, J. M. & Duerinck, G. (1986)** Random behaviour, amplification processes and number of participants: how they contribute to the foraging properties of ants. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, 22: 176-186.
- Deshmugh I. (1989)** How important are termites in the production ecology of African savannas? *Sociobiology*, 15: 155-168. Nach: Bignell, D. E. (2011) Morphology, physiology, biochemistry and functional design of the termite gut: An evolutionary wonderland. In: *Biology of termites: A modern synthesis* (Hrsg. Bignell, D. E., Roisin, Y. & Lo, N.), S. 375- 412. Heidelberg: Springer.



- Devetak, D. (1985)** Detection of substrate vibrations in the antlion larva; *Mayreleon formicarius* (Neuroptera: Myrmelonidae). *Bioloski Vestnik*, 33: 11-22.
- Dierkes, S. & Barth, F. G. (1995)** Mechanism of signal production in the vibratory communication of the wandering spider *Cupiennius getazi* (Arachnida, Araneae). *Journal of Comparative Physiology A*, 176: 31-44.
- Dimarco, R. D., Farji-Brener, G. & Premoli, A. C. (2010)** Dear enemy phenomenon in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis*: behavioral and genetic evidence. *Behavioral Ecology*, 10: 304-310.
- Drosopoulos, S. & Claridge, M. F. (2006)** *Insect sounds and communication. Physiology, behaviour, ecology and evolution*. Boca Raton, London, New York: CRC-Taylor & Francis.
- Duncan, F. D. & Hewitt, P. H. (1989)** Observations on the foraging behaviour of the harvester termite, *Hodotermes mossambicus* (Hagen) (Isoptera: Hodotermitidae). *Bulletin of Entomological Research*, 79: 631-642.
- Dunn, R. & Messier, S. (1999)** Evidence for the opposite of the dear enemy phenomenon in termites. *Journal of Insect Behavior*, 12: 461-464.
- Eggleton, P. (2000)** Global patterns of termite diversity. In: *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology* (Hrsg. Abe, T., Bignell, D. E. & Higashi, M.), S. 25-51. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher.
- Eggleton, P. (2011)** An introduction to termites: biology, taxonomy and functional morphology. In: *Biology of termites, a modern synthesis* (Hrsg. Bignell, D. E., Roisin, Y. & Lo, N.), S. 1-26. Heidelberg: Springer.
- Eggleton, P. & Tayasu, I. (2001)** Feeding groups, lifestypes and the global ecology of termites. *Ecological Research*, 16: 941-960.
- Eggleton, P., Williams, P. H. & Gaston, K. J. (1994)** Explaining global termite diversity: productivity or history? *Biodiversity and Conservation*, 3: 318-330.
- Elkins, N. Z., Sabol, G. V., Ward, T. J. & Whitford, W. G. (1986)** The influence of subterranean termites on the hydrological characteristics of Chihuahuan desert ecosystem. *Oecologia*, 68: 521-528.
- Engel, M. S., Grimaldi, D. A. & Krishna, K. (2009)** Termites (Isoptera): their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance. *American Museum Novitates*, 3650: 1-27.
- Engel, M. & Krishna, K. (2004)** Family-group names for termites (Isoptera). *American Museum Novitates*, 3432: 1-9.
- Escherich, K. (1911)** *Termitenleben auf Ceylon*. Jena: Fischer.

- Esquivel, D. M. S., Wajnberg, E., Cernicchiaro, G. R. & Alves, O. C. (2004)** Comparative magnetic measurements of migratory ant its only termite prey. *Journal of Magnetism and Magnetic Materials*, 278: 117-121.
- Evans, T. A., Inta, R., Lai, J. C. S. & Lenz, M. (2007)** Foraging vibration signals attract foragers and identify food size in the drywood termite, *Cryptotermes secundus*. *Insectes Sociaux*, 54: 374-382.
- Evans, T. A., Lai, J. C. S., Toledano, E., McDowall, L., Rakotonarivo, S. & Lenz, M. (2005)** Termites assess wood size by using vibration signals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 3732-3737.
- Ewing, A. W. (1989)** Arthropod bioacoustics. *Neurobiology and behaviour*. Edinburgh: Cornell University Press.
- Fertin, A. & Casa, J. (2007)** Orientation towards prey in antlions: efficient use of wave propagation in sand. *The Journal of Experimental Biology*, 210: 3337-3343.
- Fittkau, E. J. & Klinge, H. (1973)** On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, 5: 2-14.
- Fuchs, S. (1976a)** The response to vibrations of the substrate and reactions to the specific drumming in colonies of carpenter ants (*Camponotus*, Formicidae, Hymenoptera). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1: 155-184.
- Fuchs, S. (1976b)** An informational analysis of the alarm communication by drumming behavior in nests of carpenter ants (*Camponotus*, Formicidae, Hymenoptera). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1: 315-336.
- Gerhardt, H. C. & Huber, F. (2002)** Acoustic communication in insects and anurans. Common problems and diverse solutions. Chicago: The University of Chigago Press.
- Gertenbach, W. P. D. (1980)** Rainfall patterns in the Kruger National Park. *Koedoe*, 23: 35-43.
- Gertenbach, W. P. D. (1983)** Landscape of the Kruger National Park. *Koedoe*, 26: 9-121.
- Gessner, S. & Leuthold, R. H. (2001)** Caste-specificity of pheromone trails in the termite *Macrotermes bellicosus*. *Insectes Sociaux*, 48: 238-244.
- Goel, A. & Das, A. (2006)** A brief review on different surface wave methods and their applicability for non-destructive evaluation of pavements. *Proceedings of 2006 Highway Geophysics-NDE Conference*, St. Louis, Missouri, USA: 337-350.
- Grace, J. K., Wood, D. L. & Frankie, G. W. (1988)** Trail-following behavior of *Reticulitermes hesperus* Banks (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Chemical Ecology*, 14: 653-667.

- Grassé, P. P. & Noirot, C. (1961)** Nouvelles recherches sur la systématique et l'éthologie des termites champignonnistes du genre *Bellicositermes* Emerson. *Insectes Sociaux*, 8: 311-359.
- Grassi, B. & Sandias, A. (1897)** The constitution and development of the society of termites: observations on their habits; with appendices on the parasitic protozoa of Termitidae, and on the Embiidae. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 39: 245-315.
- Greenfield, M. D. (2002)** Signalers and receivers. Mechanisms and evolution of arthropod communication. New York: Oxford University Press.
- Greves, T. (1964)** Temperature studies of termite colonies in living trees. *Australien Journal of Zoology*, 12: 250-262.
- Grimaldi, D. & Engel, M. S. (2005)** Evolution of the insects. New York: Cambridge University Press.
- Hahn, N. (2003)** Endemic flora. In: *A first synthesis of the environmental, biological and cultural assets of the Soutpansberg*. (Hrsg. Macdonald, I. A. W., Gaigher, I., Gaigher, R., & Berger, K.), S. 29-33. Makhado: Leach Printers & Signs.
- Hamilton, W. D. (1964)** The genetical evolution of social behaviour 1. *Journal of Theoretical Biology*, 7: 1-16.
- Hauser, M. D. (1997)** The evolution of communication. Cambridge: MIT Press.
- Haverty, M. I. & Thorne, B. L. (1989)** Agonistic behavior correlated with hydrocarbon phenotypes in dampwood termites, *Zootermopsis* (Isoptera: Termopsidae). *Journal of Insect Behavior*, 2: 523-543.
- Heepe, M. (1919)** Jaunde-Texte von Karl Atangana und Paul Messi nebst Experimentalphonetischen Untersuchungen über die Tonhöhen im Jaunde und einer Einführung in die Jaunde-Sprache. In: *Abhandlungen des Hamburgischen Kolonialinstituts, Reihe B, Völkerkunde, Kulturgeschichte und Sprachen*, Band 24, S. 303-306. Hamburg: L. Friederichsen & CO.
- Heidecker, J. L. & Leuthold, R. H. (1984)** The organisation of collective foraging in the harvester termite *Hodotermes mossambicus* (Isoptera). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24: 195-202.
- Henaut, A. (1990)** Study of the sound produced by *Pimpla instigator* (Hymenoptera, Ichneumonidae) during host selection. *Entomophaga*, 35: 127-139.
- Henaut, A. & Guerdoux, J. (1982)** Location of a lure by the drumming insect *Pimpla instigator* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Experientia*, 38: 346-347.

- Hill, P. S. M. (2008)** Vibrational communication in animals. Cambridge: Harvard University Press.
- Hinze, B. & Leuthold, R. H. (1999)** Age related polyethism and activity rhythms in the nest of the termite *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux*, 46: 392-397.
- Hollén, L. I. & Radford, A. N. (2009)** The development of alarm call behaviour in mammals and birds. *Animal Behaviour*, 78: 791-800.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. (1990)** The ants. Cambridge: Harvard University Press.
- Holmgren, N. (1912)** Termitenstudien 3. Systematik der Termiten. Die Familie Metatermitidae. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, 48: 1-166.
- Howard, K. J. & Thorne, J. B. (2011)** Eusocial evolution in termites and hymenoptera. In: *Biology of termites: a modern synthesis* (Hrsg. Bignell, D. E., Roisin, Y. & Lo, N.), S. 97-132. Heidelberg: Springer.
- Howse, P. E. (1962)** The perception of vibration by the subgenual organ in *Zootermopsis angusticollis* Emerson and *Periplaneta americana* L. *Experientia*, 18: 457-458.
- Howse, P. E. (1964a)** The significance of the sound produced by the termite *Zootermopsis angusticollis* (Hagen). *Animal Behaviour*, 12: 284-300.
- Howse, P. E. (1964b)** An investigation into the mode of action of the subgenual organ in the termite, *Zootermopsis angusticollis* Emerson, and in the cockroach, *Periplaneta americana* Linne. *Journal of Insect Physiology*, 10: 409-424.
- Howse, P. E. (1965a)** On the significance of certain oscillatory movements of termites. *Insectes Sociaux*, 7: 335-346.
- Howse, P. E. (1965b)** The structure of the subgenual organ and certain other mechanoreceptors of the termite *Zootermopsis angusticollis* (Hagen). *Proceedings of the Royal Society A*, 40: 137-146.
- Howse, P. E. (1966)** Air movement and termite behaviour. *Nature*, 210: 967-968.
- Howse, P. E. (1968)** On the division of labour in the primitive termite *Zootermopsis nevadensis* (Hagen). *Insectes Sociaux*, 15: 45-50.
- Howse, P. E. (1984)** Alarm, defence and chemical ecology of social insects. In: *Insect communication. Symposium of the Royal Entomological Society of London* (Hrsg. Lewis, T.), S. 151-167. London: Academic Press.
- Huey, R. & Pianka, E. R. (1981)** Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, 62: 991-999.

- Hunter, M. L. & Krebs, J. R. (1979)** Geographical variation in the song of the great tit (*Parus major*) in relation to ecological factors. *Journal of Animal Ecology*, 48: 759-785.
- Inoue, T., Kirtibutr, N. & Abe, T. (2001)** Underground passage system of *Macrotermes carbonarius* (Isoptera, Termitidae) in a dry evergreen forest of northeast Thailand. *Insectes Sociaux*, 48: 372-377.
- Inward, D., Beccaloni, G. & Eggleton, P. (2007a)** Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biology Letters*, 3: 331-335.
- Inward, D. J. G., Vogler, A. P. & Eggleton, P. (2007b)** A comprehensive phylogenetic analysis of termites (Isoptera) illuminates key aspects of their evolutionary biology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44: 953-967.
- Jackson, D. E., Holcombe, M. & Ratnieks, F. L. W. (2004)** Trail geometry gives polarity to ant foraging networks. *Nature*, 432: 907-909.
- Jackson, D. E., Martin, S. J., Ratnieks F. L. W. & Holcombe, M. (2007)** Spatial and temporal variation in pheromone composition of ant foraging trails. *Behavioral Ecology*, 10: 444-450.
- Jensen, M. (1956)** Biology and physics of locust flight. 3. The aerodynamics of locust flight. *Philosophical Transactions of the Royal Society London (Biology)*, 239: 511-552.  
Nach: Michelsen, A., Fink, F., Gogala, M. & Traue, D. (1982) Plants as transmission channels for insect vibrational songs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11: 269-281.
- Jmhasly, P. & Leuthold, R. H. (1999a)** Intraspecific colony recognition in the termites *Macrotermes subhyalinus* and *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux*, 46: 164-170.
- Jmhasly, P. & Leuthold, R. H. (1999b)** The system of underground passages in *Macrotermes subhyalinus* and comparison of laboratory bioassays to field evidence of intraspecific encounters in *M. subhyalinus* and *M. bellicosus* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux*, 46: 332-340.
- Johnson, S. E., Breisch, N. L., Momen, B. & Thorne, B. L. (2011)** Morphology and gonad development of normal soldiers and reproductive soldiers of the termite *Zootermopsis nevadensis nevadensis* (Isoptera, Archotermopsidae). *ZooKeys*, 148: 15-30.
- Jones, S. C. & Trosset, M. W. (1991)** Interference competition in desert subterranean termites. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 61: 83-90.
- Josephson, R. K. & Ellington, C. P. (1997)** Power output from a flight muscle of the bumblebee *Bombus terrestris*. 1. Some features of the dorso-ventral flight muscle. *The Journal of Experimental Biology*, 200: 1215-1226.

- Jouquet, P., Bottinelli, N., Lata, J.-C., Mora, P. & Caquineau, S. (2007)** Role of the fungus-growing termite *Pseudacanthotermes spiniger* (Isoptera, Macrotermitinae) in the dynamic of clay and soil organic matter content. An experimental analysis. *Geoderma*, 139: 127-133.
- Kabanda, T. A. (2003)** Climate. In: *A first synthesis of the environmental, biological and cultural assets of the Soutpansberg* (Hrsg. Macdonald, I. A. W., Gaigher, I., Gaigher, R., & Berger, K.), S. 10-11. Makhado: Leach Printers & Signs.
- Kaib, M., Franke S., Francke, W. & Brandl, R. (2002)** Cuticular hydrocarbons in a termite: phenotypes and a neighbour-stranger effect. *Physiological Entomology*, 27: 189-198.
- Kaib, M., Jmhasly, P., Wilfert, L., Durka, W., Franke, S., Francke, W., Leuthold, R. H. & Brandl, R. (2004)** Cuticular hydrocarbons and aggression in the termite *Macrotermes subhyalinus*. *Journal of Chemical Ecology*, 30: 365-385.
- Kalshoven, L. G. E. (1954)** A note on the nest building habits of *Odontotermes* spp. in Java. *Insectes Sociaux*, 4: 325-330.
- Kambhampati, S. & Eggleton, P. (2000)** Taxonomy and phylogeny of termites. In: *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology* (Hrsg. Abe, T., Bignell, D. E. & Higashi, M.), S. 1-24. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher.
- Kirchner, W. H. (1997)** Acoustical communication in social insects. In: *Orientation and communication in arthropods* (Hrsg. Lehrer, M.), S. 273-300. Basel: Birkhäuser Verlag.
- Kirchner, W. H., Broecker, I. & Tautz, J. (1994)** Vibrational alarm communication in the damp-wood termite *Zootermopsis nevadensis*. *Physiological Entomology*, 19: 187-190.
- Kirchner, W. H. & Minkley, N. (2003)** Nestmate discrimination in the harvester termite *Hodotermes mossambicus*. *Insectes Sociaux*, 50: 222-225.
- Kirchner, W. H. & Röschard, J. (1999)** Hissing in bumblebees: an interspecific defence signal. *Insectes Sociaux*, 46: 239-243.
- Klein, G (2001)** Bodendynamik und Erdbeben. In: *Grundbau-Taschenbuch*. Teil 1: Geotechnische Grundlagen. (Hrsg. Smoltczyk, U.), S. 347-398. Berlin: Ernst & Sohn.
- Klein, G. & Rainer, J. H. (1997)** Wave Propagation. In: *Vibration problems in structures: practical guidelines*. (Hrsg. Bachmann, H., Ammann, W. J., Deischl, F. Eisenmann, J., Floegl, I., Hirsch, G. H., Klein, G. K., Lande, G. J., Mahrenholtz, O., Natke, H. G., Nussbaumer, H., Prelove, A. J., Rainer, J. H., Saemann, E.-U. & Steinbeisser, L.), S. 173-176. Basel: Birkhäuser.

- Klump, G. M. & Shalter, M. D. (1984)** Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context: 1. Factors affecting the structure of alarm signals. 2. The functional significance and evolution of alarm signals. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 66: 189-226.
- Knödel, K., Krummel, H. & Lange, G. (2005)** Handbuch zur Erkundung des Untergrundes von Deponien, Band 3 Geophysik. Berlin: Springer.
- Kok, O. B. & Hewitt, P. H. (1990)** Bird and mammal predators of the harvester termite *Hodotermes mossambicus* (Hagen) in semi-arid regions of South Africa. *South African Journal of Science*, 86: 34-37.
- König, J. C. (1779)** Naturgeschichte der sogenannten weißen Ameisen. *Beschäftigungen der Berliner Gesellschaft für Naturforschung*, 4: 1–28.
- Korb, J. (2011)** Termite mound architecture, from function to construction. In: *Biology of termites: A modern synthesis*. (Hrsg. Bignell, D. E., Roisin, Y. & Lo, N.), S. 349-373. Heidelberg: Springer.
- Korb, J. & Linsenmair, K. E. (1998a)** The effects of temperature on the architecture and distribution of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Macrotermitidae) mounds in different habitats of a West African Guinea savanna. *Insectes Sociaux*, 45: 51-65.
- Korb, J. & Linsenmair, K. E. (1998b)** Experimental heating of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Macrotermitinae) mounds: what role does microclimate play in influencing mound architecture? *Insectes Sociaux*, 45: 335-342.
- Korb, J. & Linsenmair, K. E. (1999a)** The architecture of termite mounds: a result of a trade-off between thermoregulation and gas exchange? *Behavioral Ecology*, 3: 312-316.
- Korb, J. & Linsenmair, K. E. (1999b)** Reproductive success of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Macrotermitinae) in two neighbouring habitats. *Oecologia*, 118: 183-191.
- Korb, J. & Linsenmair, K. E. (2000a)** Thermoregulation of termite mounds: what role does ambient temperature and metabolism of the colony play? *Insectes Sociaux*, 47: 357-363.
- Korb, J. & Linsenmair, K. E. (2000b)** Ventilation of termite mounds: new results require a new model. *Behavioral Ecology*, 11: 486-494.
- Korb, J. & Linsenmair, K. E. (2001)** The causes of spatial patterning of mounds of a fungus-cultivating termite: results from nearest-neighbour analysis and ecological studies. *Oecologia*, 127: 324-333.
- Krishna, K. & Weesner, F. M. (1970)** Biology of termites. Vol. 2. New York: Academic Press.

- Lacey, M. J., Sémon, E., Krasulová, J., Sillam-Dussès, D., Robert, A., Cornette, R., Hoskovec, M., Žáčec, P., Valterová, I. & Bordereau, C. (2011)** Chemical communication in termites: *syn*-4,6-dimethylundecan-1-ol as trail-following pheromone, *syn*-4,6-dimethylundecanal and (5*E*)-2,6,10-trimethylundecan-5,9-dienal as the respective male and female sex pheromones in *Hodotermopsis sjoestedti* (Isoptera, Archotermopdidae). *Journal of Insect Physiology*, 57: 1585-1591.
- Lange, S., Burda, H., Wegner, R. E., Dammann, P., Begall, S. & Kawalika, M. (2007)** Living in a “stethoscope”: burrow-acoustics promote auditory specializations in subterranean rodents. *Naturwissenschaften*, 94: 134-138.
- Langen, T. A., Tripet, F. & Nonacs, P. (2000)** The red and the black: habituation and the dear-enemy phenomenon in two desert *Pheidole* ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48: 285-292.
- Legendre, F., Whiting, M. F., Bordereau, C., Canello, E. M., Evans, T. A. & Grandcolas, P. (2008)** The phylogeny of termites (Dictyoptera: Isoptera) based on mitochondrial and nuclear markers: Implications for the evolution of the worker and pseudergate castes, and foraging behaviors. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48: 615-627.
- Lefèvre-Rouland, C. (2011)** Termites as pests of agriculture. In: *Biology of termites: A modern synthesis* (Hrsg. Bignell, D. E., Roisin, Y. & Lo, N.), S. 499-517. Heidelberg: Springer.
- Lepage, M. (1984)** Distribution, density and evolution of *Macrotermes bellicosus* nests (Isoptera: Macrotermitinae) in the north-east of Ivory Coast. *Journal of Animal Ecology*, 53: 107-117.
- Lepage, M. & Darlington, J. P. E. C. (2000)** Population dynamics of termites. In: *Termites: evolution, sociality, symbiosis, ecology* (Hrsg. T. Abe, D. E. Bignell & M. Higashi), S. 333–362. Dordrecht, Kluwer Academix Publisher.
- Leponce, M., Roisin, Y. & Pasteels, J. M. (1996)** Intraspecific interactions in a community of arboreal nesting termites (Isoptera: Termitidae). *Journal of Insect Behavior*, 9: 799-817.
- Leponce, M., Roisin, Y. & Pasteels, J. M. (1999)** Community interactions between ants and arboreal-nesting termites in New Guinea coconut plantations. *Insectes Sociaux*, 46: 126-130.
- Levings, S. C. & Adams, E. S. (1984)** Intra- and interspecific territoriality in *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae) in a Panamanian mangrove forest. *Journal of Animal Ecology*, 53: 705-714.
- Lighton, J. R. B. (1987)** Cost of tokking: the energetic of substrate communication in the tok-tok beetle, *Psammodes striatus*. *Journal of Comparative Physiology B*, 157: 11-20.



- Lo, N., Engel, M. S., Cameron, S., Nalepa, C. A., Tokuda, G., Grimaldi, D., Kitade, O., Krishna, K., Klaas, K.-D., Maekawa, K., Miura, T. & Thompson, G. J. (2007)** Save Isoptera: A comment on Inward et al. *Biology Letters*, 3: 562-563.
- Lo, N., Tokuda, G., Watanaba, H., Rose, H., Slaytor, M., Maekawa, H., Bandi, C., Bandi, C. & Noda, H. (2000)** Evidence from multiple gene sequences indicates that termites evolved from wood-feeding cockroaches. *Current Biology*, 10: 801-804.
- Lys, J. A. & Leuthold, R. H. (1991a)** Morphology of the gallery system around the nest and gallery development under experimental conditions in the termite *Macrotermes bellicosus* (Smeathman). *Insectes Sociaux*, 38: 63-76.
- Lys, J. A. & Leuthold, R. H. (1991b)** Task-specific distribution of the two worker castes in extranidal activities in *Macrotermes bellicosus* (Smeathman): Observation of behaviour during food acquisition. *Insectes Sociaux*, 38: 161-170.
- Malischewsky, P. G., Wuttke, F & Ziegert, A. (2002)** Nutzung akustischer Oberflächenwellen zur zerstörungsfreien Materialprüfung. *Schriftenreihe Werkstoffwissenschaften*, 17: 135-140.
- Markl, H. (1967)** Die Verständigung durch Stridulationssignale bei Blattschneiderameisen. 1. Die biologische Bedeutung der Stridulation. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 57: 299-330.
- Markl, H. (1968)** Die Verständigung durch Stridulationssignale bei Blattschneiderameisen. 2. Erzeugung und Eigenschaften der Signale. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 60: 103-150.
- Markl, H. (1969)** Verständigung durch Vibration bei Arthropoden. *Naturwissenschaften*, 56: 499-505.
- Maschwitz, U. & Tho, Y. P. (1974)** Chinone als Wehrsubstanzen bei einigen orientalische Macrotermiten. *Insectes Sociaux*, 21: 231-234.
- Master, W. M. (1979)** Insect disturbance stridulation: Its defensive role. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5: 187-200.
- Matsumoto, T. (1976)** The role of termites in an equatorial rain forest ecosystem of west Malaysia. *Oecologia*, 22: 153-178.
- Matsuura, K. (2001)** Nestmate recognition mediated by intestinal bacteria in a termite, *Reticulitermes speratus*. *Oikos*, 92: 20-26.
- Matsuura, K. & Nishida, T. (2001)** Colony fusion in a termite: What makes the society „open“? *Insectes Sociaux*, 48: 378-383.
- McNett, G. D. & Cocroft, R. B. (2008)** Host shifts favor vibrational signal divergence in *Enchenopa binotata* treehoppers. *Behavioral Ecology*, 19: 650-656.

- McNett, G. D., Luan, L. H. & Cocroft, R. B. (2010)** Wind-induced noise alters signaler and receiver behavior in vibration communication. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 64: 2043-2051.
- Meskouris, K., Hinzen, K.-G., Butenweg, C. & Mistler, M. (2007)** Bauwerke und Erdbeben – Grundlagen, Anwendung, Beispiele. Wiesbaden: Vieweg und Teubner Verlag.
- Meyer, V. W. (2001)** Intracolony demography, biomass and food consumption of *Macrotermes natalensis* (Haviland) (Isoptera: Termitidae) colonies in the northern Kruger National Park, South Africa. Dissertation, University of Pretoria.
- Michelsen, A. (1985)** Environmental aspects of sound communication in insects. In: *Acoustic and vibrational communication in insects* (Hrsg. Kalmring, K. & Elsner, N.), S. 1-11. Berlin: Parey.
- Michelsen, A., Fink, F., Gogala, M. & Traue, D. (1982)** Plants as transmission channels for insect vibrational songs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11, 269-281.
- Michelsen, A., Kirchner, W. H. & Lindauer, M. (1986)** Sound and vibrational signals in the dance language of the honeybee, *Apis mellifera*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18: 207-212.
- Michelsen, A. & Nocke, H. (1974)** Biophysical aspects of sound communication in insects. *Advances in Insect Physiology*, 10: 247-296.
- Miklas, N.; Čokl, A. & Virant-Doberlet, M. (2003)** Variability of vibratory signals and mate choice selectivity in the southern green stink bug. *Behavioural Processes*, 61: 131-142.
- Miles, R. N. & Cocroft, R. B. (2002)** A Biological model for directional sensing of seismic vibration, MSS Meeting, <http://www.dtic.mil/cgi-bin/GetTRDoc?AD=A409266> (28.10.2012).
- Mitchell, J. D. (2002)** Termites as pests of crops, forestry, rangeland and structures in southern Africa and their control. *Sociobiology*, 40: 47–69.
- Minkley, N., Fujita, A., Brune, A. & Kirchner, W. H. (2006)** Nest specificity of the bacterial community in termite guts (*Hodotermes mossambicus*). *Insectes Sociaux*, 53: 339-344.
- Mostert, T. H. C., Bredenkamp, G. J., Klopper, H. L., Verwey, C., Mostert, R. E. & Hahn, N. (2008)** Vegetation types of the Soutpansberg Conservancy and the Blouberg Nature Reserve, South Africa. *Koedoe*, 50: 32-48.

- Mucina, L. & Rutherford, M.C. (2006)** The vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland. *Strelitzia* 19. South African National Biodiversity Institute, Pretoria.
- Murphey, R. K. (1973)** Mutual inhibition and the organization of a non-visual orientation in *Notonecta*. *Journal of Comparative Physiology*, 84: 31-40.
- Nalepa, C. A. (1983)** Colony composition, protozoan transfer and some life history characteristics of the woodroach *Cryptocerus punctulatus* Scudder (Dictyoptera: Cryptocercidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 14: 273-279.
- Nash, M. H. & Whitford, W. H. (1995)** Subterranean termites: regulators of soil organic matter in the Chihuahuan desert. *Biology and Fertility of Soils*, 19: 15-18.
- Nel, J. J. C. (1968)** Aggressive behaviour of the harvester termites *Hodotermes mossambicus* (Hagen) and *Trinervitermes trinervoides* (Sjöstedt). *Insectes Sociaux*, 15: 145-156.
- Neville, A. C. (1975)** Biology of the arthropod cuticle. *Zoophysiology and Ecology* 4/5. Berlin: Springer. Nach: Tschuch, G. (2000) Abwehrsignale bei Insekten am Beispiel der Mutillidae (Hymenoptera). Habilitationsschrift, Universität Halle, <http://sundoc.bibliothek.uni-halle.de/habil-online/00/00H133/index> (13.12.2012).
- Neville, A. C. (1993)** Biology of fibrous composites: development beyond the cell membrane. Cambridge: University Press. Nach: Tschuch, G. (2000) Abwehrsignale bei Insekten am Beispiel der Mutillidae (Hymenoptera). Habilitationsschrift, Universität Halle, <http://sundoc.bibliothek.uni-halle.de/habil-online/00/00H133/index> (13.12.2012).
- Nobre, T., Rouland-Lefèvre, C. & Aanen, D. K. (2011)** Comparative biology of fungus cultivation in termites and ants. In: *Biology of termites: A modern synthesis*. (Hrsg. Bignell, D. E., Roisin, Y. & Lo, N.), S. 193-210. Heidelberg: Springer.
- Nocke, H. (1971)** Biophysik der Schallerzeugung durch die Vorderflügel der Grille. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 74: 272-314.
- Noirot C. & Darlington, J. P. E. C. (2000)** Termite nests: architecture, regulation and defence. In: *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology* (Hrsg. Abe T., Bignell, D. E. & Higashi, M.), S. 121-140. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher.
- Nutting, W. L. (1965)** Observations on the nesting site and biology of the Arizona damp-wood termite *Zootermopsis laticeps* (Banks) (Hodotermitidae). *Psyche*, 72: 113-126.
- Nutting, W. L. (1969)** Flight and colony foundation. In: *Biology of termites 1*. (Hrsg. Krishna, K. & Weesner, F. M.), S. 233-282. New York: Academic Press.
- Okullo P. & Moe, S. R. (2012)** Termite activity, not grazing, is the main determinant of spatial variation in savanna herbaceous vegetation. *Journal of Ecology*, 100: 232-241.

- Pasteels, J. M. (1972)** Sex-specific pheromones in a termite. *Experientia*, 28: 105-106.  
Nach: Bordereau, C., Lacey, M. J., Sémon, E., Braekman, J., Ghostin, J, Robert, A., Sherman, J. S. & Sillam-Dussés, D. (2010) Sex pheromones and trail-following pheromone in the basal termites *Zootermopsis nevadensis* (Hagen) and *Z. angusticollis* (Hagen) (Isoptera: Termopsidae: Termopsinae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 100: 519-530.
- Pavlović, V. D. & Veličković, Z. S. (1998)** Measurement of seismic waves propagation velocity in the real medium. *Facta Universitatis, Physics, Chemistry and Technology*, 1: 63-73.
- Peppuy, A., Robert, A., Semon, E., Ginies, C., Lettère, M., Bonnard, O. & Bordereau, C. (2001)** (Z)-dodec-3-en-1-ol, a novel termite trail pheromone identified after solid phase microextraction from *Macrotermes annandalei*. *Journal of Insect Physiology*, 47: 445-453.
- Pfennig, D. W. & Reeve, H. K. (1989)** Neighbor recognition and context-dependent aggression in a solitary wasp, *Sphecius speciosus* (Hymenoptera: Sphecidae). *Ethology*, 80: 1-18.
- Pielström, S. & Roces, F. (2012)** Vibrational communication in spatial organization of collective digging in the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Animal Behaviour*, 84: 743-752.
- Polizzi, J. M. & Forschler, B. T. (1998)** Intra- and interspecific agonism in *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and *R. virginicus* (Banks) and effects of arena and group size in laboratory assays. *Insectes Sociaux*, 45: 43-49.
- Polizzi, J. M. & Forschler, B. T. (1999)** Factors that affect aggression among worker cast of *Reticulitermes* spp. subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Insect Behavior*, 12: 133-146.
- Prestwich, G. D. (1979)** Chemical defense by termite soldiers. *Journal of Chemical Ecology*, 5: 459- 480.
- Pringle, R. M., Doak, D. F., Brody, A. K., Jocque, R. & Palmer, T. M. (2010)** Spatial pattern enhances ecosystem functioning in an African savanna. *PLoS*, 8, e1000377.
- RavenPro (2012)** [www.birds.cornell.edu/raven](http://www.birds.cornell.edu/raven)
- Redford, K. H. (1984)** Mammalian predation on termites: tests with the burrowing mouse (*Oxymycterus roberti*) and its prey. *Oecologia*, 65: 145-152.
- Regen, J. (1914)** Untersuchungen über die Stridulation und das Gehör von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂. *Aus den Sitzungen der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaft in Wien, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse*, 123: 1-40.

- Roces, F. & Hölldobler, B. (1995)** Vibrational communication between hitchhikers and foragers in leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37: 297-302.
- Roces, F. & Hölldobler, B. (1996)** Use of stridulation in foraging leaf-cutting ants: mechanical support during cutting or short-range recruitment signal? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39: 293-299.
- Roces, F., Tautz, J. & Hölldobler, B. (1993)** Stridulation in leaf-cutting ants: short-range recruitment through plant-borne vibrations. *Naturwissenschaften*, 80: 521-524.
- Röhrig, A., Kirchner, W. H. & Leuthold, R. H. (1999)** Vibrational alarm communication in the African fungus-growing termite genus *Macrotermes* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux*, 46: 71-77.
- Rowe, M. P., Coss, R. G. & Owings, D. H. (1986)** Rattlesnake rattles and burrowing owl hisses: a case of acoustic batesian mimicry. *Ethology*, 72: 53-71.
- Rowe, M. P. & Owings, D. H. (1978)** The meaning of the sound of rattling by rattlesnakes to California ground squirrels. *Behaviour*, 66: 252-267.
- Ruelle, J. E. (1970)** A revision of the termites of the genus *Macrotermes* from the Ethiopian region (Isoptera: Termitidae). *Bulletin of the British Museum of Natural History Entomology*, 24: 366-444.
- Rupprecht, R. (1975)** Die Kommunikation von *Sialis* (Megaloptera) durch Vibrationssignale. *Journal of Insect Physiology*, 21: 305-320.
- Sanz, C., Morgan, D. & Gulick, S. (2004)** New insights into chimpanzees, tools, and termites from the Congo basin. *The American Naturalist*, 164: 567-581.
- Saran, R. K., Millar, J. G. & Rust, M. K. (2007)** Role of (3Z,6Z,8E)-Dodecatrien-1-ol in trail following, feeding, and mating behavior of *Reticulitermes hesperus*. *Chemical Ecology*, 33: 369-389.
- Schmitt, A., Schuster, M. & Barth, F. G. (1992)** Male competition in a wandering spider (*Cupiennius getazi*, Ctenidae). *Ethology*, 90: 293-306.
- Schmitt, A., Schuster, M. & Barth, F. G. (1994)** Vibratory communication in a wandering spider, *Cupiennius getazi*: femal and male preferences for the conspecific male's releaser. *Animal Behaviour*, 48: 1155-1171.
- Seid, M. A., Scheffrahn, R. H. & Niven, J. E. (2008)** The rapid mandible strike of a termite soldier. *Current Biology*, 18: 1049-1050.
- Sheppe, W. (1970)** Invertebrate predation on termites of the African savanna. *Insectes Sociaux*, 17: 205-218.

- Skutelsky, O. (1995)** Flexibility in foraging tactics of *Buthus occitanus* scorpions as a response to above-ground activity of termites. *The Journal of Arachnology*, 23: 46-47.
- Smeathman, H. (1781)** Some account of the termites which are found in Africa and other hot climates. In a Letter from Mr. Henry Smeathman, of Clement's Inn, to Sir Joseph Banks, Bart. P. R. S. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 71: 139-192.
- Šobotnik, J., Hanus, R., Kalinová, B., Piskorski, R., Cvačka, J., Bourguignon, T. & Roisin, Y. (2008)** (*E,E*)- $\alpha$ -Farnesene, an alarm pheromone of the termite *Protrichotermes canalifrons*. *Journal of Chemical Ecology*, 43: 478-486.
- Stern, T. (1957)** Drum and Whistle "Languages": An analysis of speech surrogates. *American Anthropologist*, 59: 487-506.
- Stuart, A. M. (1961)** Mechanism of trail-laying in two species of termites. *Nature*, 4762: 419.
- Stuart, A. M. (1963)** Studies on the communication of alarm in the termite *Zootermopsis nevadensis* (Hagen), Isoptera. *Physiological Zoology*, 36: 85-96.
- Stuart, A. M. (1969)** Social behavior and communication. In: *Biology of termites. Vol. 1* (Hrsg. Krishna, K. & Weesner, F. M.), S. 193-232. New York: Academic Press.
- Stuart, A. M. (1988)** Preliminary studies on the significance of headbanging movements in termites with special reference to *Zootermopsis angusticollis* (Hagen) (Isoptera: Hodotermitidae). *Sociobiology*, 14: 49-60.
- Su, N.-Y. & Haverty, M. I. (1991)** Agonistic behavior among colonies of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki (Isoptera: Rhinotermitidae), from Florida and Hawaii: lack of correlation with cuticular hydrocarbon composition. *Journal of Insect Behavior*, 4: 115-128.
- Tautz, J., Roces, F. & Hölldobler, B. (1994)** Use of a sound-based vibratome by leaf-cutting ants. *Science*, 267: 84-87.
- Taylor, W. A., Lindsey, P. A. & Skinner, J. D. (2001)** The feeding ecology of the aardvark *Orycteropus afer*. *Journal of Arid Environments*, 50: 135-152.
- Temeles, E. J. (1994)** The role of neighbours in territorial systems: when are they "dear enemies"? *Animal Behaviour*, 47: 339-350.
- Thorne, B. L. (1982)** Termite-termite interactions: workers as an agonistic caste. *Psyche*, 89: 133-150.
- Thorne, B. L. (1997)** Evolution of eusociality in termites. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 27-54.

- Thorne, B. L., Grimaldi, D. A. & Krishna, K. (2000)** Early fossil history of termites. In: *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. (Hrsg. Abe, T., Bignell, D. E. & Higashi, M.), S. 77-93. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher.
- Thorne, B. L. & Haverty M. I. (1991)** A review of intracolony, intraspecific, and interspecific agonism in termites. *Sociobiology*, 19: 115-145.
- Thorne, B. L., Haverty, M. I., Page, M. & Nutting, W. L. (1993)** Distribution and biogeography of the North American termite genus *Zootermopsis* (Isoptera: Termopsidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 86: 532-544.
- Tian, W.-J., Ke, Y.-L., Zhuang, T.-Y., Wang, C.-X., Li, M., Liu, R.-Q., Mao, W.-G., Zhang, S.-S. & Li, D. (2009)** Incipient colony development and biology of *Odontotermes formosanus* (Shiraki) and *O. hainanensis* (Light) (Isoptera: Termitidae). *Journal of Agricultural and Urban Entomology*, 26: 147-156.
- Tinbergen, N. (1963)** On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20: 410–433.
- Tipler, P. A. (2000)** Physik. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- Torres, J. A., Thomas, R. & Gush, T. (2000)** Ant and termite predation by the tropical blindsnake *Typhlops platycephalus*. *Insectes Sociaux*, 47: 1-6.
- Tosaya, C. A. (1982)** Acoustical properties of clay-bearing rocks. Dissertation, Stanford University, Stanford.
- Traniello, J. F. A. (1989)** Foraging strategies of ants. *Annual Review of Entomology*, 34: 191-210.
- Traniello, J. F. A. & Leuthold, R. H. (2000)** Behavior and ecology of foraging in termites. In: *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. (Hrsg. Abe, T., Bignell, D. E. & Higashi, M.), S. 141-168. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher.
- Treves, A. (1998)** Has predation shaped the social system of arboreal primates? *International Journal of Primatology*, 20: 35-67.
- Turner, J. S. (1994)** Ventilation and thermal constancy of a colony of a southern African termite (*Odontotermes transvaalensis*: Macrotermitinae). *Journal of Arid Environments*, 28: 231-248.
- Turner, J. S. (2001)** On the mound of *Macrotermes michaelseni* as an organ of respiratory gas exchange. *Physiological and Biochemical Zoology*, 74: 798-822.
- Turner, J. S. (2005)** Extended physiology of an insect-built structure. *American Entomologist*, 51: 36-38.

- Uys, V. (2002)** A guide to the termite genera of southern Africa. Protection Research Institute Handbook No. 15. Pretoria: Agricultural Research Council – Plant Protection Research Institute.
- Venter, F. J. & Gertenbach, W. P. D. (1986)** A cursory review of the climate and vegetation of the Kruger National Park. *Koedoe*, 29: 139-148.
- Virant-Doberlet, M., Cokl, A. & Zorovic, M. (2006)** Use of substrate vibrations for orientation: from behaviour to physiology. In: *Insect sounds and communication* (Hrsg. Drosopoulos, S. & Claridge, M. F.), S. 81-97. London: Taylor & Francis.
- Wagner, R. B. & Breed, M. D. (2000)** Does honey bee sting alarm pheromone give orientation information to defensive bees? *Annals of the Entomological Society of America*, 93: 1329-1332.
- Wanyonyi, K., Darlington, J. P. E. C. & Bagine, R. K. N. (1984)** Checklist of the species of termites (Isoptera) recorded from East Africa. *Journal of the East Africa Natural History Society and National Museum*, 181: 1-10.
- Watson, J. A. L. (1973)** The worker caste of the Hodotermitid harvester termites. *Insectes Sociaux*, 20: 1-20.
- Weber, N. A. (1964)** Termite prey of some African ants. Reprinted from *Entomological News*, 75: 197-204.
- Weesner, F. M. (1970)** Termites of the nearctic region. In: *Biology of termites* (Hrsg. Krishna, K. & Weesner, F. M.) S. 477-525. New York, Academic Press.
- White, J. E. (1965)** Seismic waves. Radiation, transmission, and attenuation. New York: McGraw-Hill Book.
- Wilson, D. S. & Clark, A. B. (1977)** Above ground predator defence in the harvester termite, *Hodotermes mossambicus* (Hagen). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 40: 271-282.
- Ydenberg, R. C., Giraldeau, L. A. & Falls, J. B. (1988)** Neighbours, strangers and the asymmetric war of attrition. *Animal Behaviour*, 36: 343-347.
- Zuberbühler, K. (2001)** Predator-specific alarm calls in Campbell's monkeys, *Ceropithecus campbelli*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50: 414-422.



---

## **Danksagung**

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. Wolfgang H. Kirchner für das entgegengebrachte Vertrauen, und die Möglichkeit in Afrika zu forschen. Ihm danke ich für zahlreiche Anregungen und die Unterstützung bei vielen gemeinsamen internationalen Tagungsbesuchen. Darüber hinaus verdanke ich ihm eine nachhaltige Begeisterung für soziale Insekten und Afrika.

Herrn Prof. Dr. Dominik Begerow danke ich für die Übernahme des Korreferates.

Allen Angehörigen der AG Verhaltensbiologie danke ich für die schöne Zeit. Ohne sie wäre mein Fernweh nach Afrika ungleich größer gewesen.

Jonas Henske danke ich, der mit seiner Bachelorarbeit einen Beitrag zu dem Verständnis der Vibrationskommunikation von Termiten geleistet hat.

Ferner sei Herrn Prof. Dr. Steeb und den Mitarbeitern des Lehrstuhls für Kontinuumsmechanik für die anregenden Gespräche und die Möglichkeit Proben zu zerdrücken gedankt.

Rheta und Ian Gaigher danke ich für ihre herzliche Gastfreundschaft und ihren Hilux.

Ebenso möchte ich Judy und Oldrich van Schalkwyk für ihre Herzlichkeit, logistische Unterstützung sowie Kaffee und Rusks danken.

Dem Team des Lajuma Research Center danke ich, allen voran Teacher und Johannes für ihre Hilfe bei dem Ausgraben der Termitennester.

Prof. Dr. Kevin Balkwill, dem Dekan der School of Animal, Plant and Environmental Sciences, danke ich für die Gastfreundschaft und die Möglichkeit auf der Pullen Farm zu forschen.

Kathrin Krausa danke ich für die vielen erhellenden Gespräche und für ihre ergebnisorientierten Vorschläge.

Mein ganz besonderer Dank gilt meinen Eltern, die mich ermutigt haben neugierig zu sein und mich stets unterstützt haben.