

Die Bedeutung des Juvenilhormons für die Differenzierung der Soldaten bei der Termiten *Kaloterme flavicollis*.¹⁾

M. Lüscher (Abteilung für Zoophysiology, Zoologisches Institut der Universität Bern, Schweiz)

Nachdem die Bedeutung der Corpora allata für die Soldatendifferenzierung bei Termiten nachgewiesen war (1), haben wir zusammen mit Prof. A. Springhetti die Wirkung implantierter Corpora allata verschiedener Spender vergleichend untersucht. Dabei wurde festgestellt, dass nur Drüsen aus Geschlechtstieren, Soldaten und ganz besonders aus Nymphen des letzten Stadiums kurz vor der Imaginalhäutung in Larven und Pseudergaten die Soldatenbildung auslösen konnten. Corpora allata aus Pseudergaten waren wirkungslos, obschon gerade bei ihnen die Produktion von Juvenilhormon vermutet werden musste. Diese Ergebnisse haben uns dazu veranlasst, die Wahrscheinlichkeit von zwei verschiedenen Hormonen der Corpora allata zu postulieren und anzunehmen, dass nicht das Juvenilhormon die Soldatenbildung auslöse (2).

Da die Struktur des Juvenilhormons (JH) jetzt bekannt ist und dieses synthetisiert werden konnte (3), besteht die Möglichkeit, die früher gemachte Annahme zu überprüfen. Wir haben im letzten Jahr synthetisches Juvenilhormon und verwandte Produkte von Herrn Dr. H. Röller erhalten, wofür wir ihm an dieser Stelle unseren besten Dank aussprechen möchten. Diese Produkte wurden nun den Larven und Pseudergaten von *Kaloterme flavicollis* (Herkunft Banyuls-sur-mer, Frankreich) injiziert oder verfüttert.

Für die Injektionen wurde das reine Juvenilhormon (dl-Methyl-trans, trans, cis-10-epoxy-7-äthyl-3,11-dimethyl-2,6-tridecadienoat) verwendet, und zwar gelöst in Olivenöl. Die maximale Dosis des Oels, die einer Termiten von 6-7 mg Gewicht injiziert werden kann, ist 1 μ l. Für die Verfütterung wurde eine Isomerenmischung von dl-10-Epoxy-C₁₇-methylestern verwendet, da das in Olivenöl gelöste Juvenilhormon nicht gerne gefressen wurde.

Die Ergebnisse der Injektionsversuche sind in Tabelle I zusammengestellt. Die einmalige Injektion von 1 μ g Juvenilhormon in jede Termiten von zwei Versuchskolonien ergab insgesamt nur 2 Vorsoldaten, die der Juvenilhormoninjektion zugeschrieben werden können. Die Wirkung ist nicht gesichert. In einer weiteren Versuchskolonie wurde die Anfangs-

1) Durchgeführt mit Hilfe des Forschungskredits No 5384.3 des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung

TABELLE I

Injektionsversuche mit dl-Juvenilhormon (dl-Methyl trans, trans, cis-10-epoxy-7-äthyl-3,11-dimethyl-2,6-tridecadienat) in Olivenöl, 1 µg/µl.

Versuch	N	Versuchsdauer, Tage	EG	VS	P (VS)
1. 1 µl/Tier (4500 TE)	40 (40)	90	0 (19)	1* (0)	-
2. 1 µl/Tier (4500 TE)	26 (26)	60	2 (3)	2 (0)	-
3. 2 x 1 µl pro Tier (9000 TE)	27 (21)	40	3 (4)	4 (0)	<0,05

EG = entstandene Ersatzgeschlechtstiere

VS = entstandene Vorsoldaten

TE = Tenebrio-Einheiten

Die Zahlen in Klammern betreffen die Kontrollkolonien.

* 1 Vorsoldat entstand schon 5 Tage nach Versuchsbeginn. Er wurde demnach nicht durch JH erzeugt.

TABELLE II

Fütterungsversuche mit einer Isomerenmischung von dl-10-Epoxy-C₁₇-methylestern. Aktivität 1000 TE/µg.

Versuch	N	Versuchsdauer, Tage	EG	VS	P (VS)
4. Täglich 50'000 TE	43 (43)	90	3 (7)	5 (0)	} <0,01
5. Täglich 100'000 TE	43*	90	1*	6*	
6. Einmal ca 10 ⁶ TE	22 (22)	100	3 (4)	4 (0)	

Erklärungen wie in Tabelle I.

* Versuch 5 hatte gleiche Kontrollkolonie wie 4.

dosis nach 8 Tagen wiederholt. Hier entstanden nun auf 27 Termiten 4 Vorsoldaten und die Wirkung des Juvenilhormons ist mit $P < 0,05$ schwach gesichert. Wenn wir die Injektionsversuche zusammen betrachten, so kann die Wirkung des Juvenilhormons auf die Soldatenbildung nicht angezweifelt werden. Es ist jedoch bemerkenswert, dass sehr hohe Dosen notwendig sind. Die Dosis von $1 \mu\text{g}$, welche bei dekapitieren Weibchen der Schabe Nauphoeta cinerea von ca. 700 mg Körpergewicht mit Sicherheit eine Eireifung auszulösen vermag (4), bewirkt bei Termiten mit mindestens 100mal kleinerem Körpergewicht nur in vereinzelt Fällen die Soldatendifferenzierung.

Die Ergebnisse der Fütterungsversuche mit 10-Epoxy-C₁₇-methylestern, die im Tenebriotest eine starke Juvenilhormonwirkung haben (3), sind eindeutiger. Sie sind in Tabelle II zusammengestellt. Die Substanz wurde in Diäthyläther gelöst und in bestimmter Menge auf kleine Filtrierpapierrondellen von 5 mm Durchmesser aufgebracht. In den Versuchen 4 und 5 wurde der Kolonie täglich ein solches Filtrierpapierstückchen verabreicht und gleichzeitig das Papierchen vom Vortag entfernt. Dieses war zumeist höchstens zur Hälfte gefressen, so dass angenommen werden kann, dass jede Termite in diesen Versuchen täglich höchstens 500, bzw. 1000 Tenebrio-Einheiten verzehrt hat.

Die Verfütterung dieser Juvenilhormon-aktiven Substanzen führte in 3 Kolonien zu insgesamt 15 Vorsoldaten, während in den Kontrollkolonien keine Vorsoldaten entstanden. Die Wirkung ist mit $P < 0,01$ gut gesichert. Das Juvenilhormon kann also die Soldatenbildung auch bei oraler Verabreichung auslösen. Es wird demnach mindestens zum Teil in aktiver Form aus dem Darm resorbiert.

Wir haben schon früher festgestellt, dass die normalerweise entstehenden Vorsoldaten sehr grosse Corpora allata besitzen, dass aber nach Implantation von *C. allata* die Vergrößerung der körpereigenen Drüsen bei der Vorsoldatenbildung unterbleibt (5). Um zu prüfen, ob die Drüsenvergrößerung auch bei den Verfütterungsversuchen ausbleibt, haben wir die *C. allata*-Volumina der meisten entstandenen Vorsoldaten nach der Zählkammermethode von Lüscher und Walker (6) bestimmt und in Abb. 1 mit denjenigen von natürlich entstandenen Vorsoldaten und frisch gehäuteten Larven verglichen. Es zeigt sich, dass die *C. allata* der experimentell erzeugten Vorsoldaten kaum grösser sind als diejenigen der Larven. Daraus darf geschlossen werden, dass diese Vorsoldaten tatsächlich, mit höchstens 2 Ausnahmen,

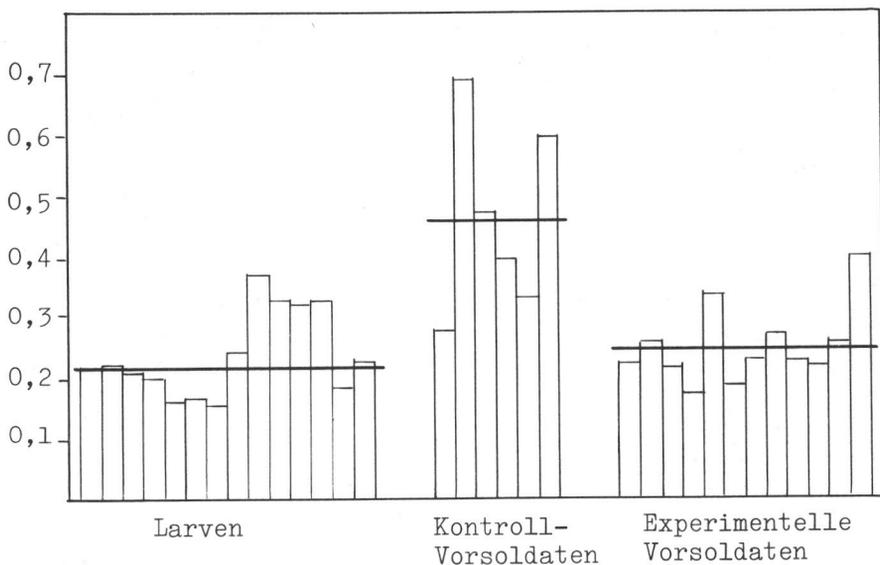


Abb. 1. Corpora allata-Volumina von kurz nach der Häutung seziierten Larven und Vorsoldaten, im Vergleich mit denjenigen von durch JH-Verfütterung experimentell erzeugten Vorsoldaten. Die stark ausgezogene Linie gibt den Durchschnittswert an.

durch das verabreichte Hormon hervorgebracht worden sind.

Nachdem wir nun wissen, dass Juvenilhormon zur Differenzierung von Vorsoldaten und Soldaten führt, besteht kein Grund mehr dafür, 2 Hormone der Corpora allata anzunehmen. Die unterschiedliche Wirkung transplantierte Drüsen aus Pseudergäten und Geschlechtstieren lässt sich auf quantitative Unterschiede in der Hormonproduktion zurückführen, da wir heute wissen, dass für die Soldatenbildung sehr viel höhere Dosen benötigt werden als für die juvenile oder gonadotrope Wirkung.

Aus Abb. 1 lässt sich ersehen, dass das Volumen der C. allata auch bei natürlicherweise entstandenen Vorsoldaten nicht immer gross ist. Dies lässt in Zusammenhang mit der Beobachtung der oralen Wirkung des Juvenilhormons vermuten, dass die Vorsoldaten und Soldaten in der Natur auf zwei verschiedene Arten entstehen können: durch eine Aktivierung ihrer eigenen C. allata oder durch die orale Aufnahme von juvenilaktiven Substanzen in Form von Pheromonen. Letztere

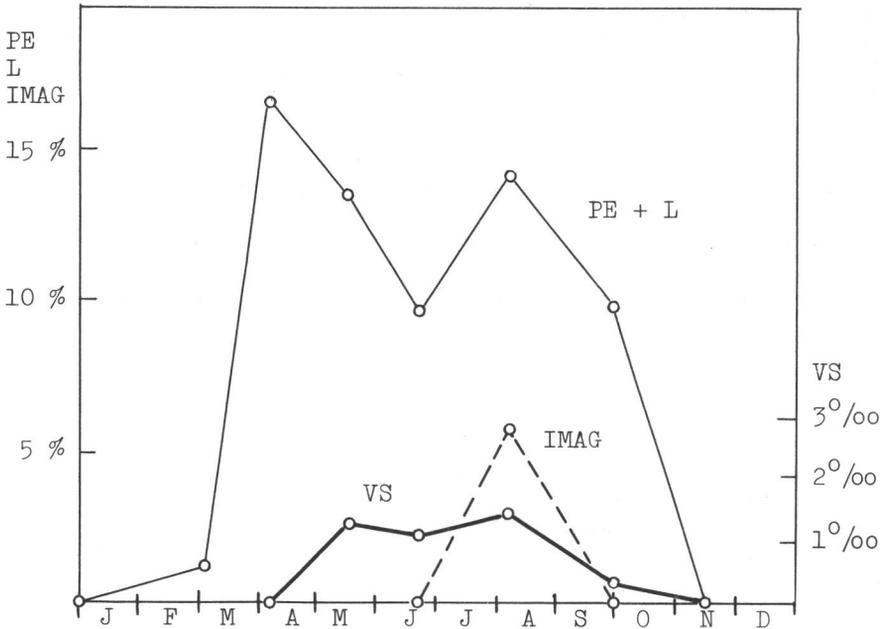


Abb. 2. Zahl der zu verschiedenen Jahreszeiten in Naturkolonien gefundenen Häutungsstadien von Nymphen, Pseudergäten und Larven (PE + L), Imagines (IMAG), Vorsoldaten und Soldaten (VS) in Prozent, bzw. Promille der Gesamtindividuenzahl. Für diese Auswertung wurden 100 Kolonien mit insgesamt 71'748 Individuen vollständig ausgezählt.

könnten entweder durch Kotfressen oder durch Kannibalismus aufgenommen werden. Es ist ja bekannt, dass gewisse Insekten juvenilaktive Substanzen im Kot ausscheiden (7) und dass Kannibalismus im Termitenstaat häufig beobachtet werden kann.

In diesem Zusammenhang ist die Feststellung von Interesse, dass im Laufe des Jahres Soldaten in Naturkolonien von Kaloterms flavicollis fast ausschliesslich in den Monaten Mai, Juni, Juli und August entstehen und dass der Soldatenbildung eine Häutungswelle vorausgeht und noch während der ganzen Soldatenbildungsphase anhält (8). Nun ist es bekannt, dass bei den Häutungen leicht Verletzungen auftreten und dass verletzte Termiten stets dem Kannibalismus der Larven

und Pseudergaten zum Opfer fallen. Die in Abb. 2 aufgezeigte Korrelation zwischen Soldatenbildung und Häutungen könnte damit in Zusammenhang stehen.

Summary

Synthetic juvenile hormone induces soldier development when it is injected into or fed to larvae and pseudergates of the termite Kaloterme flavicollis. There is no reason anymore for assuming the existence of two hormones of the corpora allata, as was postulated earlier. Soldier differentiation needs much higher doses of juvenile hormone than juvenile or gonadotropic effects. It seems to be brought about in two different ways: The corpora allata of the individual termite may become highly active or the termite may take up juvenile hormone as a pheromone. There is reason to believe that both possibilities occur in field colonies.

Literaturhinweise

- (1) Lüscher, M. 1958. Naturwiss. 45, 69-70
- (2) Lüscher, M. und A. Springhetti 1960. J. Insect Physiol. 5, 190-212.
- (3) Röller, H. und K.H. Dahm 1968. Recent Progress in Hormone Research, 24, 651-680.
- (4) Lüscher, M., unveröffentlichte Beobachtungen.
- (5) Lüscher, M. 1958. Rev.Suisse Zool. 65, 372-377.
- (6) Lüscher, M. und I. Walker 1963. Rev.Suisse Zool. 70, 304-311.
- (7) Schmialek, P. 1961. Z.Naturforsch. 16, 461-464.
- (8) Gast, R. und M.Lüscher, unveröffentlichte Beobachtungen.