

FUNKTIONSHISTOLOGIE DER FOLLIKELZELLEN IM OVAR VON NASUTITERMES sp. (ISOPTERA)^{1*}

RUDOLF BARTH

Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Guanabara
(Mit 8 Abbildungen im Text und 3 Tafeln)

- A — Einleitung.
- B — Einteilung der Ovariolen.
- C — Histologische Beobachtungen.
1. Die jungen somatischen Zellen im Germarium und Halsteil.
 2. Follikelzellen der vorsynaptischen Zone.
 3. Follikelzellen der synaptischen Zone.
 4. Follikelzellen der postsynaptischen Zone.
 5. Follikelzellen der Hauptwachstumszone der Oozyten.
 6. Follikelzellen der Zone der Dotterbildung.
 7. Follikelzellen des reifenden Eis und bei der Chorionbildung.
- D — Feinbau der Follikelzellen.
1. Vor und während der Dotterbildung.
 - a) Stadium I.
 - b) Stadium II.
 - c) Stadium III.
 2. Während der Chorionbildung.
 3. Follikelzellen zwischen sich folgenden Oozyten.
- E — Zusammenfassung.
- F — Sumário.
- G — Summary.
- H — Bibliographie.

¹ Erhalten am 7 Oktober 1970.

(*) Trabalho do Laboratório de Entomologia do Departamento de Zoologia Médica do Instituto Oswaldo Cruz.

A — EINLEITUNG

Die ueberaus hohe Eiproduktion von Termitenkoeniginnen, ueber die in zahlreichen aelteren wie neueren Arbeiten berichtet wurde, bedingt gewisse Eigenarten der Ovarien, die im Zusammenhang mit der intensiven Ernaehrung der Eizellen bei ihrem schnellen Wachstum stehen. Ueber den Aufbau der Ovariolen von *Syntermes dirus* und von *Nasutitermes sp.*, insbesondere ueber den Ovariolenstiel und den Transport der Eir aus diesem in den Ovidukt, wurde von uns in einer fruerehen Studie (**Barth, 1971**) berichtet, ohne jedoch auf Einzelheiten des Baues und der Funktion der Follikelzellen einzugehen.

In der vorliegenden Mitteilung veroeffentlichen wir die Ergebnisse unserer Beobachtungen ueber den histologischen Aufbau und die sich daraus ergebenden Funktionen der Follikelzellen der einzelnen Eifaecher in ihren verschiedenen Altersstadien. Die panoistischen Ovariolen der Ovarien der Termiten sind dadurch gekennzeichnet, dass ihre peritoneale Umhuellung zu einer retikulaeren Membran reduziert ist (**Ahrens, 1935 b; Weesner, 1955**), die keinen direkten Zusammenhalt mit der Ovariolenwand besitzt mit Ausnahmen des apikalen Teils des Germariums und dem basalen Teil des Ovariolenstiels. Auf diese Weise hat die die Naehrstoffe transportierende Haemolymphe unmittelbaren Zutritt zu der nur von ihrer Tunica propria umkleideten Ovariole. Das bedeutet, dass die ernaehernden Substanzen eine Barriere weniger zu ueberwinden haben, um in das Innere der Oozyte zu gelangen. Der Weg eines Partikels der ernaehernden Substanzen waere, die folgenden Beobachtungsergebnisse mit einschliessend, etwa folgender: Die im Darm von den Fermenten der Darmepithelzellen abgebauten Nahrungssubstanzen werden durch ebendiese, Ferment liefernden Zellen in ihrer zweiten Funktionsphase reabsorbiert und an deren basalen Flaechen, verschiedene Gewebselemente durchdringend, an die Haemolymphe weitergegeben. Mit dieser gelangt das Teilchen, durch die gefensterete peritoneale Huelle dringend, zur Tunica propria der Ovariole. Bevor es aber in die Oozyte uebertritt, hat es jedoch ausser der Tunica propria noch das Follikelepithel und die als "Dotterhaut" bezeichnete Zellwand der eigentlichen Oozyte zu durchdringen. Um diesen Uebertritt zu verstehen, benoetigen wir eine bessere Kenntnis, als sie uns in der vorliegenden speziellen Literatur mitgeteilt wird; d. h. es ist fuer uns notwendig — um somit die Fragestellung der vorliegenden Studie zu konkretisieren — den histologischen Aufbau des Follikelepithels im Hinblick auf seine Funktion zu analysieren.

In der vorliegenden älteren wie neueren Literatur wird zwar auf den histologischen Aufbau der Follikelzellen eingegangen; da aber die Arbeiten im allgemeinen sich mehr auf die Entwicklung der Oozyte selbst beschränken, wird das Follikelepithel nur beiläufig in seinen verschiedenen Aspekten erwähnt. Nur Ahrens (1935 b) gibt eine Schilderung der Formveränderungen der Epithelzellen, ohne jedoch auf die funktionelle Bedeutung des näheren einzugehen. Seine wie auch Weesners (1955) Schilderungen zeigen, dass dem Follikelepithel nicht die genügende Aufmerksamkeit geschenkt wurde, wie es funktionshistologisch notwendig wäre. Wir werden in folgenden Beobachtungen zum Verständnis der Histologie der Eifollikelzellen mitteilen und versuchen, ihre Funktion bezüglich des enormen und schnellen Wachstums der Oozyte zu interpretieren. Da für diese Frage besonders die Zeit vor und während der Dotterbildung in der Oozyte von Bedeutung ist, werden die Funktionsstadien der Follikelzellen vor und während des Aufbaus des Eidotters mit besonderer Aufmerksamkeit bearbeitet.

In Bezug auf die Terminologie haben wir eingangs hervorzuheben, dass in den meroistischen und telotrophen Ovariolen die Zellen der Nährfächer, bzw. des Nährfachs, als echte Trophozyten anzusprechen sind. Diese Zellen sind (viele Autoren und Lehrbücher) als abortive Eizellen erkannt worden und somit den Oozyten homolog. Ausserdem besitzt die Mehrzahl der Ovariolen dieser beiden Typen Follikelzellen, die ebenso zur Ernährung der Oozyten beitragen. Diese jedoch können wir nicht gut als Trophozyten bezeichnen, da sie einen anderen Entwicklungsgang und noch andere physiologische Funktionen haben, als es bei den echten Trophozyten der Nährfächer der Fall ist. In den panoistischen Ovarien hingegen haben wir nur Follikelzellen, die allein für die Ernährung der Oozyten zur Verfügung stehen. Da der Name Trophozyten aber bereits für die Nährfachzellen meroistischer und telotropher Ovarien belegt ist, müsste hier eine neue Bezeichnung gefunden werden. Da aber eine Namensgebung auf physiologischer Grundlage für Zellen mit Funktionswechsel sich als kompliziert erweist, ziehen wir es vor, den morphologisch begründeten Terminus "Follikelzellen" im folgenden beizubehalten.

B — EINTEILUNG DER OVARIOLE

Die Einteilung der Ovariole in verschiedene Zonen ergibt sich aus der gruppenweisen Anordnung der einzelnen, wohl von einander abgegrenzten Entwicklungs- und Wachstumsstadien, wie sie schon von

Ahrens (1935) und von Wessner (1955), sowie von uns (Barth, 1971) dargestellt wurden:

An der Spitze der Ovariole, d. h. an ihrem proximalen, geschlossenen Ende, liegt das Germarium, das gegen den Endfaden durch eine bindegewebige Membran abgeschlossen ist (Weesner, 1955; Barth, im Druck). Das Germarium setzt sich distalwaerts in einen kurzen engeren Halsteil fort, der bei *Nasutitermes* sp. weniger deutlich, bei *Syntermes dirus* jedoch staerker betont ausgebildet ist (Taf. I, Foto 1). Es folgt die "vorsynaptische" Zone, ein Abschnitt, in dem sich die generativen Zellkern auf ein meiotisches Prophasenstadium vorbereiten, das aber nicht zu einer Kernteilung fuehrt. In der vorsynaptischen Zone wachsen die Zellkerne der Oogonien bis zu 10 μ Durchmesser heran, waehrend sie im Germarium nicht, im Halsteil nur sehr wenig an Durchmesser zunehmen (von 5 μ zu 7 μ). Die Veraenderung des Chromatins waehrend der Prophasenstadien liegt ausserhalb der Fragestellung dieser Studie. Zum Ende der Prophasenvorgaenge, bei denen weder der Nucleolus verschwindet, noch die Kernmembran aufgeloesst wird, zerfaellt das gebildete "Chromatin-Bukett" in zahlreiche Schleifen, die sich noch zu Tetraden verdichten, sich im folgenden aber langsam auflösen und ueber den ganzen Kern, anscheinend regellos verteilen, vielleicht aber auch in gewissen "Chromosomenbezirken" verbleiben.

Auf das Prophasenstadium, von dem ab wir die generativen Zellen als Oozyten bezeichnen, da sie, wenn auch unvollkommen, einen zur Meiose fuehrenden Schritt unternommen haben und keine Vermehrungsteilungen mehr durchfuehren, also keine Oogonien mehr sind, folgt die postsynaptische Phase oder die erste Wachstumszone (Taf. I, Foto 1, 1. WZ), in der die Oozyten zu 3-4 auf dem Querschnitt nebeneinander liegen. Ihre Zellkerne nehmen dabei von 10 bis zu 17 μ an Durchmesser zu. Der Protoplasmakoerper waechst ebenfalls stark, jedoch bedingt durch die enge Packung in unregelmässigen Formen, so dass sich die Zellen mehr aneinander vorbeischieben und zuletzt nur noch 2 Zellen auf dem Querschnitt sichtbar sind (Taf. I, Foto 2).

In der folgenden Zone liegen die Oozyten einzeln auf dem Querschnitt, wir nennen sie mit Ahrens (1935) die "Zone der reihenartigen Anordnung". Dieser Uebergang ist aus Taf. I, Foto 2 und 6 zu entnehmen: rechts die postsynaptische Zone, in der Mitte der Uebergang zur "reihenartigen Anordnung". In diesem Abschnitt erfolgt ein kraeftiges Wachstum der Oozyten, deren Kerne von 17 μ bis zu 29 μ anwachsen.

Die folgende Zone beginnt mit der Dotterbildung in der Oozyte, d. h. mit derjenigen generativen Zelle, in der die ersten kleinen Dotterkugeln sichtbar werden. Der Zellkoerper nimmt in dieser Phase bedeutend an Volumen zu, und der Kerndurchmesser waechst von 29 μ bis zu 33-34 μ an; in den spaeteren Stadien dieser Phase wird der Kern durch die anwachsenden Dotterschollen stark deformiert.

In der letzten Zone, die nur 2 oder 3 Zellen umfasst, umgibt sich das reifende Ei mit dem Chorion.

Wir unterscheiden hiernach folgende 7 Zonen in der Ovariole :

1. Germarium und Halsteil
2. Vorsynaptische Zone
3. Synaptische oder Prophasenzone
4. Postsynaptische oder erste Wachstumszone
5. Zone der reihenartigen Anordnung
6. Zone der Dotterbildung
7. Zone der Chorionbildung.

Dieser Einteilung folgend werden wir die Beobachtungen ueber die histologischen und funktionellen Veraenderungen der Follikelepithelzellen mitteilen.

C — HISTOLOGISCHE BEOBACHTUNGEN

Die angewandten Methoden sind die in der modernen Histologie ueblichen: Anwendung verschiedener Fixatoren (Bouin, Flemming, Susa nach Heidenhain und Zenker) und Farbstoffe (Haematoxyline und synthetische Beizenfarbstoffe), sowie verschiedener optischer Methoden (Phasenkontrast an ungefaerbten Schnitten, polarisiertes Licht bei Beobachtung der Chorionbildung).

Bevor wir auf die Schilderung der Follikelzellen in den einzelnen Zonen eingehen, erwaehnen wir noch den Anschluss des Terminalfadens an das Germarium von *Nasutitermes* sp. Zwischen beiden findet sich (wie auch bei *Syntermes dirus*) eine deutliche Scheidewand (Taf. I, Foto 3, Pfeil), die als Fortsetzung der zelligen gefensterten Umhuellung der Ovariole und nicht der Tunica propria der Ovariole zu betrachten ist. Die Umhuellung des Terminalfadens stezt sich ihrerseits in die des Germariums fort. Bei allen hierauf untersuchten Ovariolen von *Nasutitermes* sp. und der Vergleichsart ergab sich histologisch kein Unterschied im Verlauf dieser Membranen, die deutlich als ein in sich geschlossenes System erscheinen. Different sind dagegen die Kerne des Germariums und die des Endfadens. Der oberste Kern des Germa-

riums liegt bei *Nasutitermes* sp. immer quer (Taf. I, Foto 3), waehrend die folgenden mehr oder weniger unregelmassig gelagert sind. Im Endfaden sind, von der Scheidewand beginnend, die ersten 4 Kerne immer mehr oder weniger rund oder stumpf oval, die folgenden jedoch bis zum Ende des Terminalfadens sind immer spitz oval oder spindelfoermig. Diese Eigenschaft ist typisch fuer die bearbeitete Art.

1. *Die jungen somatischen Zellen im Germarium und Halsteil*
(Taf. I, Foto 3).

Im oberen, proximalen Teil des Germariums finden sich nur einfoermige Kerne, eingelagert in ein homogenes Syncytium. Etwa in der Mitte des Germariums jedoch lassen sich deutliche, charakteristische Unterschiede feststellen. Es bilden sich zwei Gruppen von Kernen: die eine Gruppe zielt auf die Bildung der Oogonien oder generativen Zellen, die andere auf die der Follikelzellen oder somatischen Zellen ab. Die Kerne der zweiten Gruppe sind kleiner als die generativen, ihre Form neigt zur Dreiecksgestalt, ihr Chromatin ist etwas dichter und zur Mehrheit deutlich wandstaendig, der Kernsaft zwischen den Chromatinteilchen faerbt sich staerker mit Haematoxylinen. Sie liegen jedcch noch in einem peripheren Syncytium, das sich stellenweise in den zentralen Raum des Germariums zwischen die generativen Zellen einschiebt, die in dieser Hoehe beginnen, ihre Zellgrenzen auszubilden. Auf dem Querschnitt in der Mitte des Germariums liegen 4-5 Oogonien und 4-7 somatische Zellkerne. Die zellige Umhuellung ist im ganzen Germarium auffallend dick und erreicht 0,65-0,75 μ .

Der Halsteil, der bei *Syntermes dirus* eine leichte Einschnuerung zeigt, ist bei *Nasutitermes* sp. dagegen breiter als das Germarium. Er wird gekennzeichnet durch Form und Stellung der generativen Kerne, die hier oval, oft sogar spindelfoermig werden, sich senkrecht zur Hauptachse der Ovariole orientieren und eng aneinander ruerken (Taf. I, Foto 3). Die Follikelzellkerne jedoch machen diese Veraenderungen nicht mit, sondern verbleiben in peripherer Lage und bewahren ihre Dreiecksform, mit einer der Seiten der Tunica propria anliegend.

2. *Follikelzellen der vorsynaptischen Zone.*

Die somatischen Zellkerne haben sich nicht generell veraendert; Zahl, Groesse und innerer Aufbau sind die gleichen wie im Germarium, nur sind sie polymorpher, da sie zwischen die wachsenden generativen Zellen, bzw. zwischen diese und die Tunica propria eingeklemmt sind

(Taf. I, Foto 4, links). Einzelne Follikelzellkerne dringen mit Ausläufern des Syncytiums zwischen die generativen Zellen ein. Es finden sich hier auf dem Querschnitt etwa 5 generative und 5-7 somatische Zellkerne. Das Syncytium ist ebenfalls durch das stärkere Wachstum der Oozyten zu schmalen Zonen um die Kerne zusammengepresst worden, so dass nicht selten die generativen Zellen an der Tunica propria anzuliegen scheinen. Gegen Ende dieses Abschnitts, seltener in seiner Mittelregion, treten regelmässig Mitosen der Follikelzellen auf, die jedoch nur an den peripher gelegenen Kernen beobachtet wurden.

3. *Follikelzellen der synaptischen Zone.*

Die Form der somatischen Zellkerne hat sich nicht wesentlich geändert. Sie liegen weiterhin in einem peripheren Syncytium, das jedoch blattförmige Ausläufer mit scheibenförmigen Kernen in das Innere der Ovariolen entsendet. Diese Ausläufer treten untereinander in Verbindung, so dass sie in einem wabigen Netzwerk Gruppen von 4-8 generativen Zellen einschliessen, deren Kerne die Prophasenbilder ihres Chromatins zeigen (Taf. I, Foto 4).

4. *Follikelzellen der postsynaptischen Zone.*

Der Anblick des einzelnen somatischen Ruhekerne ist auch in dieser Zone unverändert. Mitosen dieser Kerne sind häufig, so dass sich die Anzahl der somatischen Kerne schnell erhöht. Durch weitere scheibenförmige Ausläufer wird das oben erwähnte wabenartige Netzwerk der somatischen Komponente vielfältiger, so dass schon bald nach der synaptischen Zone in jeder Masche eine Oozyte liegt (Foto 4, rechts). Von hier ab sind also die Oozyten durch syncytiale Follikel-epithelien von einander getrennt, ohne dass es jedoch zu einer individuellen Epithelbildung um jede einzelne Oozyte kommt. Je grösser die Oozyten werden, desto zahlreicher werden die somatischen Zellkerne und desto volumöser wird das Syncytium. Gegen Ende dieser Zone der "unregelmässig auf dem Querschnitt" liegenden Oozyten liegen zwei, sich gegenseitig abflachende Oozyten umgeben von einem immer noch syncytialen Epithel mit zumeist scheibenförmigen Kernen, die nur im Winkel, wo die Oozyten zusammenstossen, einen dreieckigen Schnitt zeigen, wie es das Foto 5 auf Taf. I, zeigt — hier ist, verursacht durch die schräge Schnittlage, der Ausläufer des

Syncytiums zwischen den Oozyten nur angedeutet. Wir zählten in dieser Zone auf dem Querschnitt :

- bei 6 Oozyten — 14 somatische Kerne
- bei 4 Oozyten — 20 somatische Kerne
- bei 3 Oozyten — 24 somatische Kerne
- bei 2 Oozyten — 26-28 somatische Kerne

5. *Follikelzellen der Hauptwachstumszone der Oozyten.*

Diese Zone umfasst die Region der "reihenartigen Anordnung" der Eifollikel bis zum Beginn der Dotterbildung.

Die ersten Oozyten, die jetzt einzeln auf dem Querschnitt liegen, sind noch von einem Syncytium umhüllt, das allerdings noch sehr niedrig ist; seine Kerne sind sehr flach scheibenförmig (Taf. I, Foto 6). Einige Follikel weiter jedoch beginnt die Bildung deutlicher, senkrecht zur Follikeloberfläche stehender Zellgrenzen zwischen den somatischen Kernen. Dabei nimmt der Follikelzellkörper an Masse zu; die Kerne sind zwar noch scheibenförmig, werden aber jetzt höher und sind im Querschnitt stumpf spindelförmig. Obwohl die Oozyten einem schnellen Wachstum unterliegen, beginnen die Follikelzellen sich so stark zu vermehren und an Volumen so schnell zuzunehmen, dass die resultierende Dilatation nicht nur ausgeglichen, sondern weit übertroffen wird. Mitosen sind in diesem Stadium sehr häufig. (Taf. I, Foto 7). Ihre Achsen liegen immer parallel zur Oberfläche des Follikels, d.h. tangential zur Oozyte (Taf. I, Foto 8). Das Chromatin dieser Follikelzellkerne bietet einen wesentlich anderen Anblick als das der Kerne der vorhergehenden Zonen: es ist nicht mehr feinkörnig und mehr oder weniger gleichmässig über das ganze Kernvolumen verteilt, sondern zeigt gröbere Ränder, die teils wandständig, teils in ein deutliches Kerngerüst eingefügt sind und sich teils an den stetig grösser werdenden Nukleolus anlegen. Dabei nimmt die Menge der Kernflüssigkeit zu, so dass die Kerne wesentlich heller gefärbt bleiben.

Wenn im ersten Teil der Zone der "reihenartigen Anordnung" die Eifollikel breiter als lang (Taf. I, Foto 6), dann etwa so breit wie lang (Taf. I, Foto 7) waren, beginnen sie in der zweiten Hälfte dieser Zone stärker in die Länge zu wachsen, wobei sie tonnenförmige Gestalt annehmen (Taf. II, Foto 9).

In dieser Hoehe der Ovariolen hat sich die Anzahl der Follikelzellen bis auf etwa 30 auf einem Querschnitt erhoeht. Gleichzeitig sind Protoplasma und Kerne gewachsen (Taf. II, Foto 10), so dass das Epithel hoeher ist und die ehemals scheibenfoermigen Kerne (Taf. II, Foto 10, links) mehr oder weniger kugelig werden oder gar, senkrecht stehend, schwach elipsoid (Taf. II, Foto 10, rechts). Im Anfang der Hauptwachstumszone ist das Epithel so niedrig, dass die in Mitose eintretenden Kerne (Taf. II, Foto 10, links) sich stark in die Oozyte einwoelben. Bei Oocytenfollikeln mit hohem Epithel tritt diese Einwoelbung nicht mehr auf (Taf. II, Foto 10, rechts).

Diese Form des hohen Epithels findet sich an denjenigen Follikeln am Ende der Zone der "reihenartigen Anordnung", in denen das Wachstum des Ooplasmas ueberaus stark ist, wo jedoch noch keine Bildung von Dotterschollen zu bemerken ist und wo die Vermehrungsmitosen der Follikelzellen noch zu beobachten sind (Taf. II, Foto 10). Im basalen Teil dieser mehr oder weniger kubischen Follikelzellen treten kleine Vakuolen auf. Auch bildet sich ueber den apikalen Polen dieser Zellen ein staendiger "Sekretionshof", der bei juengeren Zellen (Taf. II, Foto 10, links) nicht beobachtet wird. Diese Beobachtungen wie auch die Chromatinverteilung in den Follikelzellkernen deuten auf eine staerkere sekretorische Funktion dieser Zellen hin, d. h. sie vermitteln zumindest teilweise den Stofftransport aus der Haemolymphe in die Oozyte. Ob hierbei eine Veraenderung der aufgenommenen Substanzen eintritt, laesst sich histologisch nicht nachweisen.

Ausser dieser Moeglichkeit des Transportes der die Oozyten ernaehernden und aufbauenden Stoffe durch die Follikelzellen, besteht noch eine weitere Verbindung der Eizelle mit der Haemolymphe: In den Winkeln, wo jeweils drei Follikelzellen zusammenstossen, bleibt eine annaehernd dreieckige Luecke offen, wo die Zellen keinen Kontakt mit einander haben. In Schnitten (z. B. Taf. II, Foto 10, rechts) erscheinen diese Luecken nicht infolge Materialueberlagerung. Sie lassen sich nur in tangentialen Schnitten (Taf. II, Foto 11) oder in Quetschpraeparaten (Taf. II, Foto 12), hier aber in etwas uebertriebener Form, darstellen. An diesen Dreiecksluecken (Fig. 1) brauchen die Naehrstoffe fuer die Oozyte lediglich Tunica propria und Dottermembran (d. h. die Zellmembran der Oozyte) zu durchdringen. Da die Ernahrung der Eizelle, auch vor der sichtbaren Dotterbildung, eine vielfaeltige Zusammensetzung hat (verschiedene Fette und Eiweisse, wie die Anwendung verschiedener Fixierungsmethoden zeigt), ist es nicht zu sehr abwegig zu vermuten, dass durch die Dreiecksluecken gewisse Stoffe unveraendert in das Eiplasma treten, waehrend

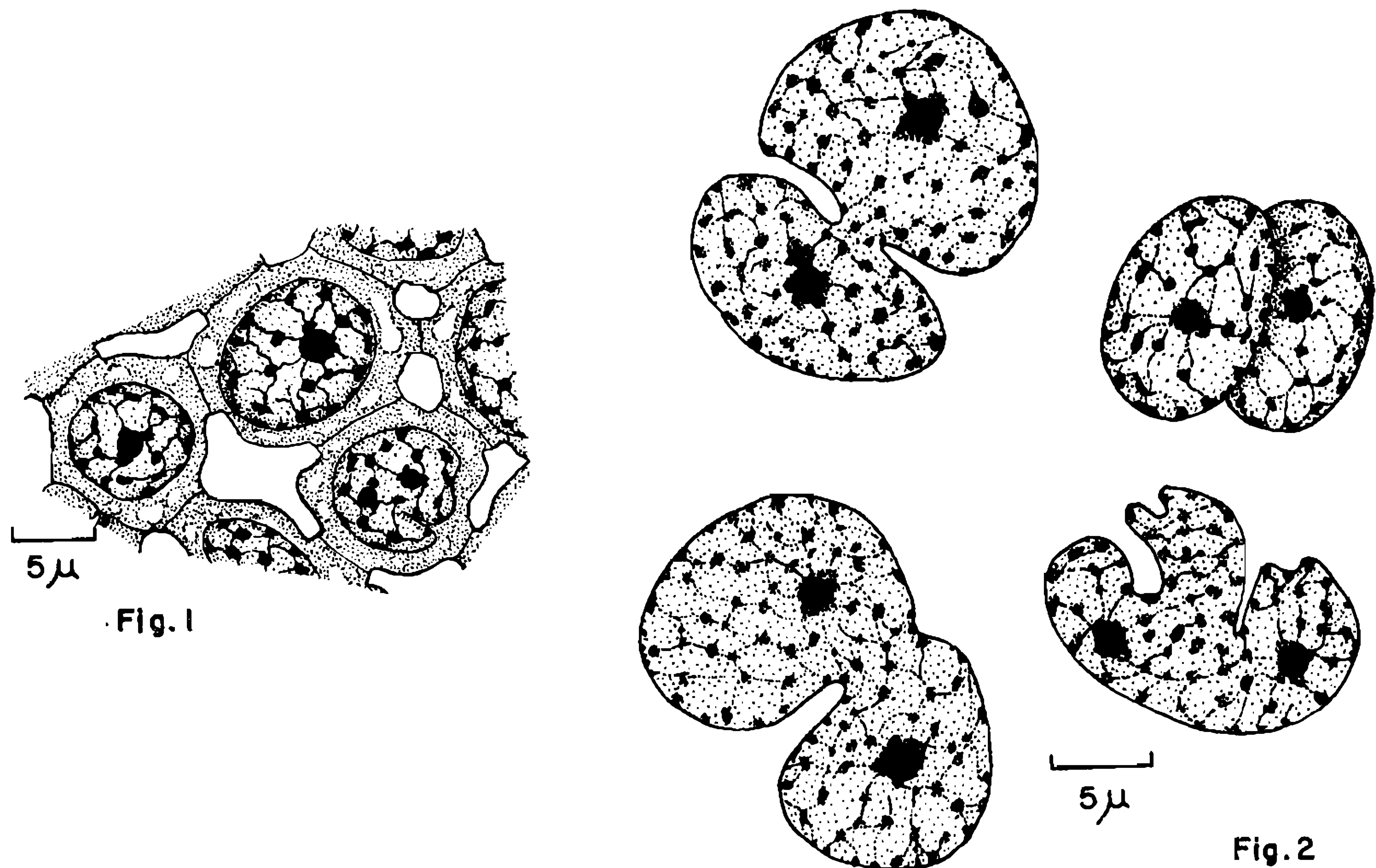


Fig. 1 — Interzellulaere Luecken im Follikelepithel.

Fig. 2 — Kerne eines aelteren Follikels in Durchschnuerung.

durch die Follikelzellen solche Sustanzen der Haemolymphe entnommen werden, die in ihnen enzymatisch veraendert und dann an die Oozyte abgegeben werden. Zu diesem Fragenkomplex sind histochemische und mikrcenzymatische Untersuchungen erforderlich. Diese interzellulaeren Raeume fanden wir auch in den Follikelepithelien anderer Insekten-
 ordnungen (*Embiidae*, *Homoptera*, *Heteroptera*), sie sind auch in den Fotos in der Arbeit von **Grupta** und **Riley** (1967) bei *Crioceris asparagi* (*Coleoptera*) zu erkennen, werden aber von diesen Autoren nicht, wie auch nicht von **Ahrens** (1935) fuer *Termes redemanni* und von **Weesner** (1955) fuer *Tenuirostritermes tenuirostris* erwaeht, waehrend wir sie bei *Syntermes dirus* ebenfalls fanden (Taf. II, Foto 11). Diese Zwischenraeume erinnern an die aehnliche Erscheinung in der Hypodermis von Insekten, die sich auf die Haeutung vorbereiten und duerften wohl ein Zeichen fuer ein hochgradig aktives Epithel bei Insekten im allgemeinen gelten.

6. Follikelzellen der Zone der Dotterbildung.

Diese Zone beginnt mit demjenigen Follikel, in dessen Oozyte die ersten sichtbaren Dotterschollen (von etwa 2-3 μ Durchmesser) erscheinen. An einem solchen wie auch an allen jetzt folgenden

Eifollikeln werden keine Mitosen in den Epithelzellen mehr beobachtet, d.h. die Anzahl der Follikelzellen liegt jetzt endgueltig fest. Da aber ab hier bis zum Beginn der Chorionbildung die Oozyte ihren mittleren Durchmesser fast verdoppelt, erleiden die anfangs fast zylindrischen Zellen des Follikels eine stark Dehnung, wodurch einmal die erwahnten Dreiecksluecken bedeutend vergroessert werden, andererseits aber die Zellform zuerst langsam (Taf. II, Foto 13), dann aber schneller und staerker abgeflacht wird, wie es aus den Fotos 15-17 auf Tafel III, hervorgeht.

Der Zusammenhalt der Zellen an ihren seitlichen basalen Kontaktpunkten zwischen den Dreiecksluecken, der durch die starke Zerrung gefaehrdet wird, erhaelt durch kraeftige plasmatische Fibrillenbuendel ("Tonofibrillen") eine wesentliche Verstaerkung. (Fig. 3). Diese Buendel erscheinen in den Fotos 13 (Taf. II) und 14 (Taf. III). Auch in den Follikelzellen der vorhergehenden Zonen sind diese fibrillaeren Strukturen an den erwahnten Kontaktpunkten, zwar noch in schwacher Ausbildung, zu beobachten. Wie der Zellkoerper werden ebenso die Zellkerne immer breiter scheibenfoermiger und je aelter sie werden, desto polymorpher wird ihre Form. Ausser unregelmaessigen, flacheren oder tieferen Einbuchtungen findet sich zumeist eine starke mediane Einschnuerung, die parallel zur Oberflaeche der Oozyte orientiert ist. Bei fortschreitender Zerrung der Follikelzellen wird diese tiefer, bis zuletzt nur noch eine schmale Bruecke die beiden Kernteile verbindet (Fig. 2). Haeufig reisst auch diese in den letzten Stadien durch, so dass ein grosser Teil der Zellen eines aelteren Follikels durch einfache, mechanisch bedingte Durchschnuerung doppel kernig wird. Andere Zellen jedoch verbleiben mit nur einem grossen scheibenfoermigen Kern, andere mit den Bruecken, wie es Foto 12 (Taf. II) zeigt.

7. *Follikelzellen des reifenden Eies und bei der Chorionbildung.*

Das reife Ei (Taf. III, Foto 18), das seine endgueltige Groesse erreicht hat, ist nun ueberladen mit Dotterschollen und Fetttropfen. Das Follikelepithel des Endstadiums der Dehnung behaelt seine druesige Funktion bei. Jedoch beliefert es nicht mehr das Innere der Oozyte mit Substanzen zur Bildung des Dotters, sondern stellt jetzt die Schichten des Chorion her. Es erfolgt also an dieser Stelle, d.h. nach Beedigung der Dotterbildung und des Wachstums der Oozytenzelle, ein Funktionswechsel der Follikelzellen von Ernaehrungstaetigkeit zur Produktion einer Cuticularsubstanz. In beiden Faellen ihrer

Taetigkeit koennen wir diesen Zellen druesige Eigenschaften zusprechen. Dieser Funktionsuebergang macht sich auch im cytologischen Anblick bemerkbar :

Die Zellen am Ende der Dotterbildung (Taf. II, Foto 13) zeigen eine breite Basis, ihre Apikalflaeche ist mehr oder weniger gewoelbt. Die Vakuolen befinden sich im basalen Zellteil und fuellen diesen zum groesseren Teil aus; sie koennen aber auch oberhalb des Kerns als Signal sehr grosser Druesenaktivitaet erscheinen. Mit der letzten schnellen Volumenzunahme der Oozyte tritt eine schnelle Dehnung der Zellen in lateraler Richtung ein; dadurch werden sie niedriger, und die Vakuolen legen sich zwischen den Kern und die fibrillaeren Zellbruecken (Taf. III, Foto 14 und Fig. 4). Auch die Dreiecksluecken dehnen sich staerker. Nach Beendigung der Dehnungsphase dagegen sind die Luecken bis auf geringe Reste wieder ausgeglichen. Dann erst setzt die Bildung des Chorions ein (Fig. 4).

D — Feinbau der Follikelzellen

1. Vor und waehrend der Dotterbildung.

Wie schon Ahrens (1935) bemerkt, sind die Follikelzellen an "der Ausscheidung des Dotters ... aktiv" beteiligt. Er erwaehnt "kleine Unregelmassigkeiten an der Oberflaeche, die auf eine sekretorische Funktion hindeuten". Diese "Unregelmassigkeiten" der Oberflaeche der Follikelzellen fanden wir aber auch schon an Follikeln lange vor dem Beginn der Dotterbildung, d.h. waehrend der Hauptwachstumszone, wenn noch Mitosen im Follikelepithel vorkommen. Doch sind

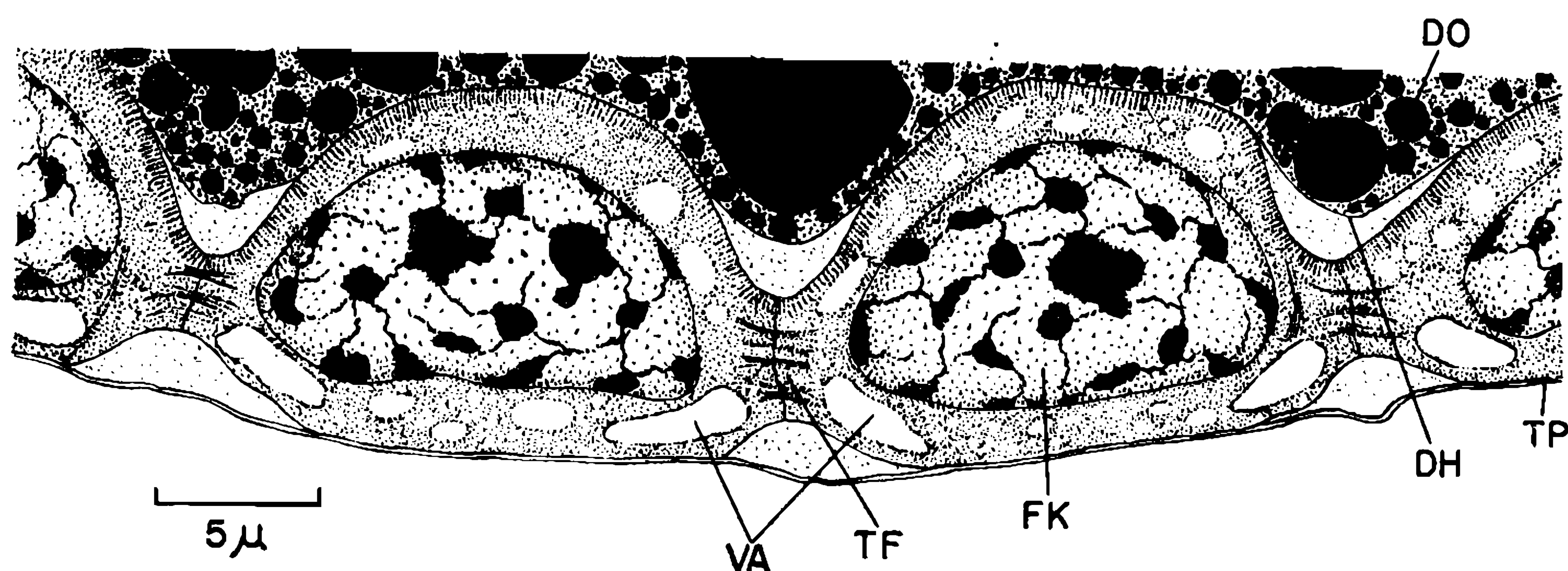


Fig. 3

Fig. 3 — Zellen eines Follikels am Ende der Dotterbildung. DH - Dotterhaut (Zellgrenze der Oozyte); DO - Dotterschollen; FK - Follikelzellkern; TF - Tonofibrillenbuendel; TP - Tunica propria; VA - Vakuolen.

diese, auf Druesenfunktion hinweisende Bildungen der apikalen Zellflaeche in dieser Phase nur sehr klein und werden immer nur an einer begrenzten Anzahl von Zellen beobachtet, die in groesseren oder kleineren Feldern zusammenliegen und ueber denen sich ein schmaler Sekretionsraum unterhalb der Dotterhaut zeigt. (Die Moeglichkeit, dass es sich hier um Fixierungsschaeden handele, konnte ausgeschlossen werden, wie es auch die Fotografien nachweisen). Ob diese Zellen noch einmal zur Faehigkeit, mitotische Teilungen durchzufuehren, zurueckkehren, konnte histologisch nicht entschieden werden. Es laesst sich lediglich feststellen, dass Gruppen von Follikelzellen schon vor der Dotterbildung wenigstens zeitweise, sekretorische Funktion ausueben, dann aber vermutlich andere Substanzen an die Oozyte liefern als spaeter waehrend der eigentlichen Dotterbildung.

Diese von Ahrens erwaehten "kleinen Unregelmassigkeiten" wurden von uns in Epithelien zu Anfang der Dotterbildungsphase des naeheren untersucht:

Die Follikelzellen dieser Zone sind mehr oder weniger kubisch mit zur Oozyte vorgewoelbter Oberflaeche; sie stehen auf der Tunica propria. Sie bilden, wie oben erwaeht, kein eigentliches, geschlossenes Epithel, sondern lassen an den Beruehrungspunkten von jeweils drei Zellen die bereits erwaehten Dreiecksluecken frei (Fig. 5; Taf. II, Fotos 11 und 12). Wir unterscheiden drei deutlich gekennzeichnete Funktionsstadien.

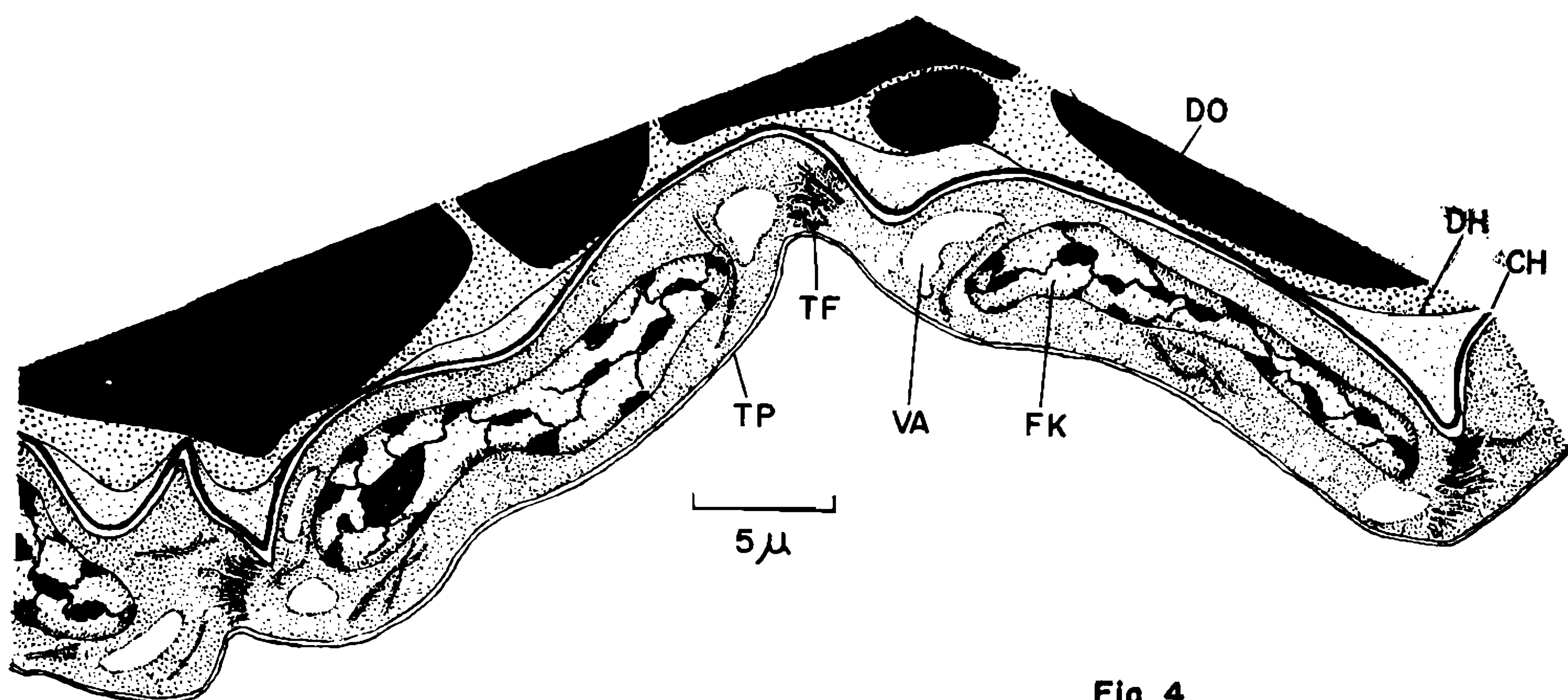


Fig. 4

Fig. 4 — Zellen des Follikel epithels am Ende der Chorionbildung. CH - Chorion; DH - Dotterhaut; DO - Dotterschollen; FK - Follikelzellkern; TF - Tonofibrillenbuendel; TP - Tunica propria.

a) Stadium I.

Die in Figur 6 gezeichnete Zelle entstammt dem Follikelepithel einer Oozyte, deren Kern $30,5 \mu$ Durchmesser zeigte und einen Nukleolus von $7,68 \mu$ Durchmesser besass. Im Ooplasma lagen grosse Mengen kleiner Dotterkugeln, die weniger als $0,5 \mu$ massen; nur einige wenige erreichten $1-1,2 \mu$ Durchmesser. Der Follikelzellkern, der in den Zellen der Hauptwachstumszone noch regelmässig sphaerisch oder elipsoid ist, zeigt bereits im Anfang der Dotterbildungszone eine starke Polymorphie und oft tief eintretende Einschnuerungen. In diesem ersten Funktionsstadium liegt der Kern nach oben gerueckt, fast an die apikale Zellflaeche anstossend. Er besitzt einen grossen oder zwei kleinere Nukleolen, die immer von einem Chromatinmantel eingehuellt sind. Das Chromatin ist teils wandstaendig, teils an ein kraeftiges Lininnetz angeheftet.

Der Kern ist relativ sehr gross, er nimmt etwa $8/10$ des Zellvolumens fuer sich in Anspruch. Das Protoplasma ist im apikalen und lateralen Teil sehr feinkoernig und dicht (Fig. 6). Basal finden sich zahlreiche groessere Vakuolen eingebettet in ein wabiges Protoplasma, in dem wiederum sehr kleine Vakuolen liegen. Die Dotterhaut liegt der gewoelbten Oberflaeche der Follikelzellen eng an. Wir betrachten dieses Stadium als Beginn der Sekretbildung, d. h. der Aufnahme der an die Oozyte abzugebenden in der Zelle zu veraendernde Substanzen. Der Pfeil in Foto 19 zeigt Zellen in diesem Stadium an. An den Beruehrungsstellen zwischen benachbarten Zellen finden sich verdichtete Protoplasmascheiben, die sich bei zunehmender Dehnung des Follikelepithels zu den oben erwaehten Tonofibrillenbuendeln entwickeln.

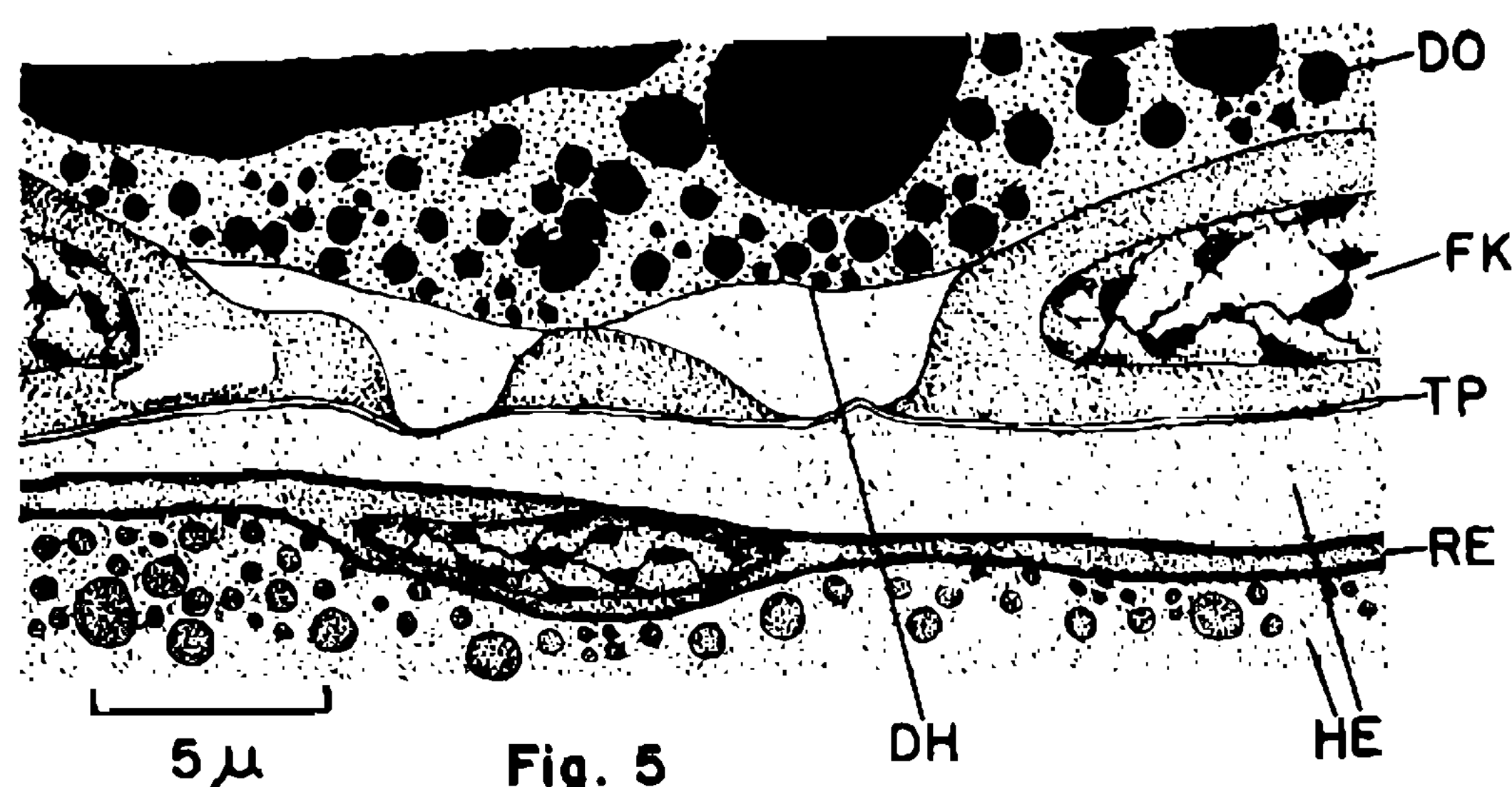


Fig. 5

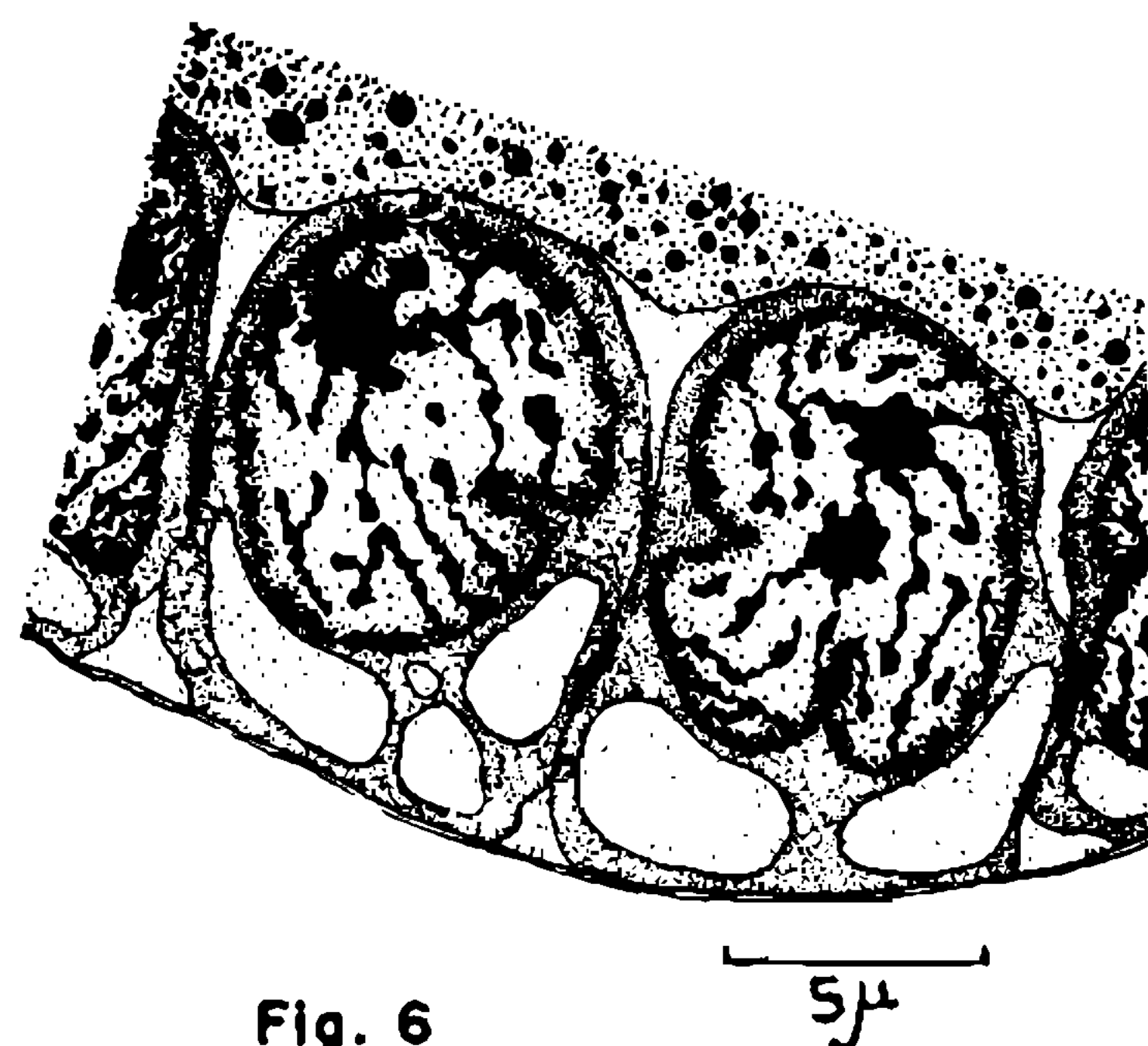


Fig. 6

Fig. 5 — Schnitt durch zwei Dreiecks-luecken eines Follikelepithels am Ende der Dotterbildung. DH - Dotterhaut; DO - Dotterschollen; FK - Follikelzellkern; HE - Haemolymphe; RE - reticulaere peritoneale Membran; TP - Tunica propria.

Fig. 6 — Follikelzellen des Beginns der Dotterbildung. Stadium I.

b) *Stadium II.*

Die Figur 7 zeigt Follikelzellen von einer etwas aelteren Oozyte als die der Figur 6. Die groessten Dotterschollen erreichen 4 - 5 μ , die Mehrzahl 1,5 - 2,5 μ Durchmesser. Der Oozytenkern zeigt 33 μ , der Nukleolus 7,7 μ Durchmesser. Der Vakuoleninhalt fliesst in diesem Stadium in Form kleinster Vakuolen am Kern vorbei nach oben, wodurch das apikale Protoplasma ein wabiges Aussehen erhaelt. Fuer diesen Stofftransport spricht ebenfalls die feinstreifige, senkrecht orientierte Struktur des lateralen Protoplasmas. Nur selten bildet sich am Ende dieser Phase ueber dem Kern eine schmal-sichelfoermige Vakuole, von der nicht mit Sicherheit gesagt werden kann, ob sie eine wahre, zelleigene Bildung oder ein zufaelliges Artefakt ist. Der Oberrand der Follikelzelle ist stark gewoelbt und liegt der Oozytenmembran eng an. Die Beruehrungstellen benachbarter Zellen zeigen noch keine Tonofibrillen, jedoch verdichtete Protoplasmascheiben. Mit dem Sinken der basalen Vakuolen sinkt der polymorphe Kern auf die Basalflaeche der Zelle hinab.

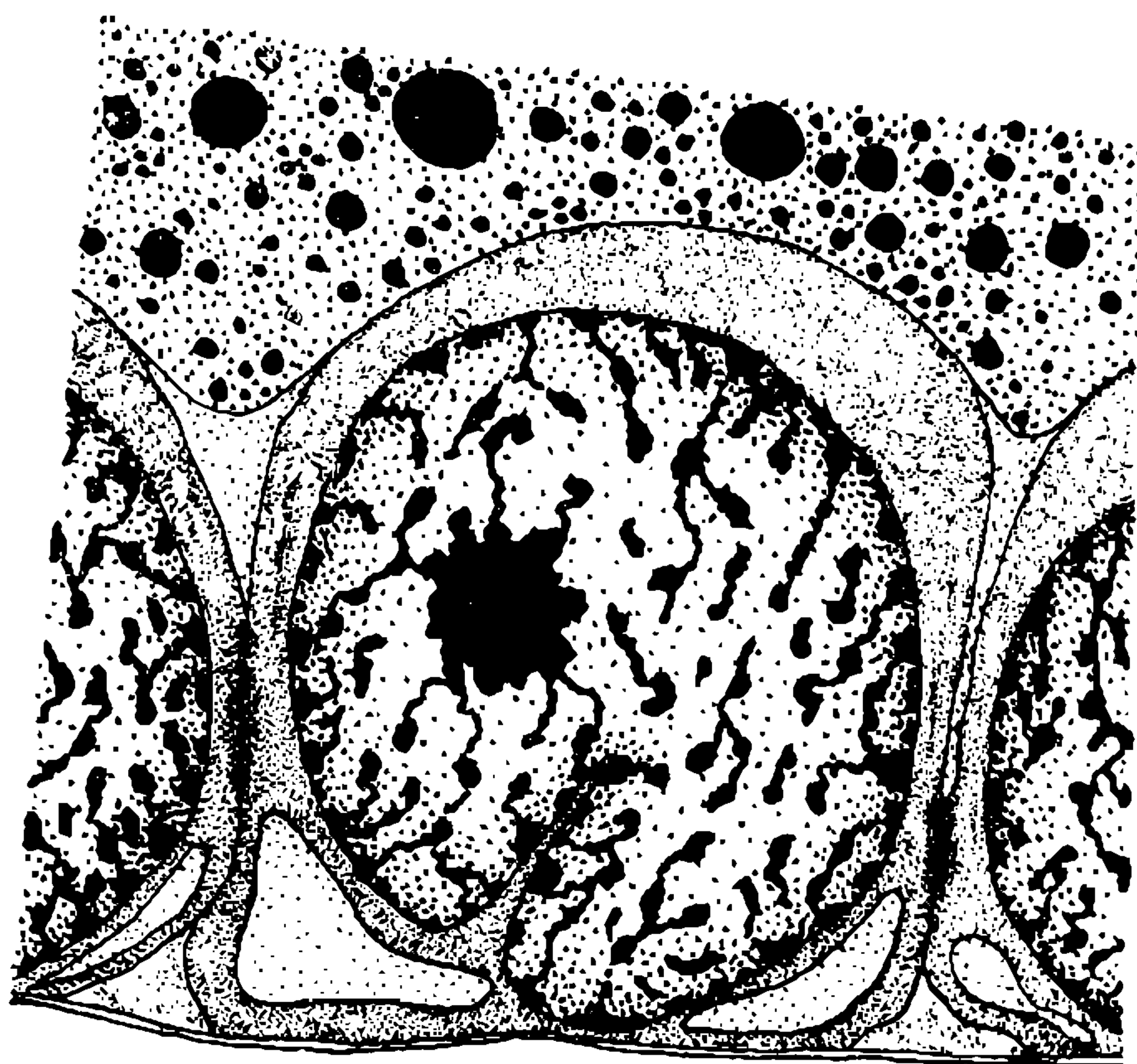
5 μ

Fig. 7

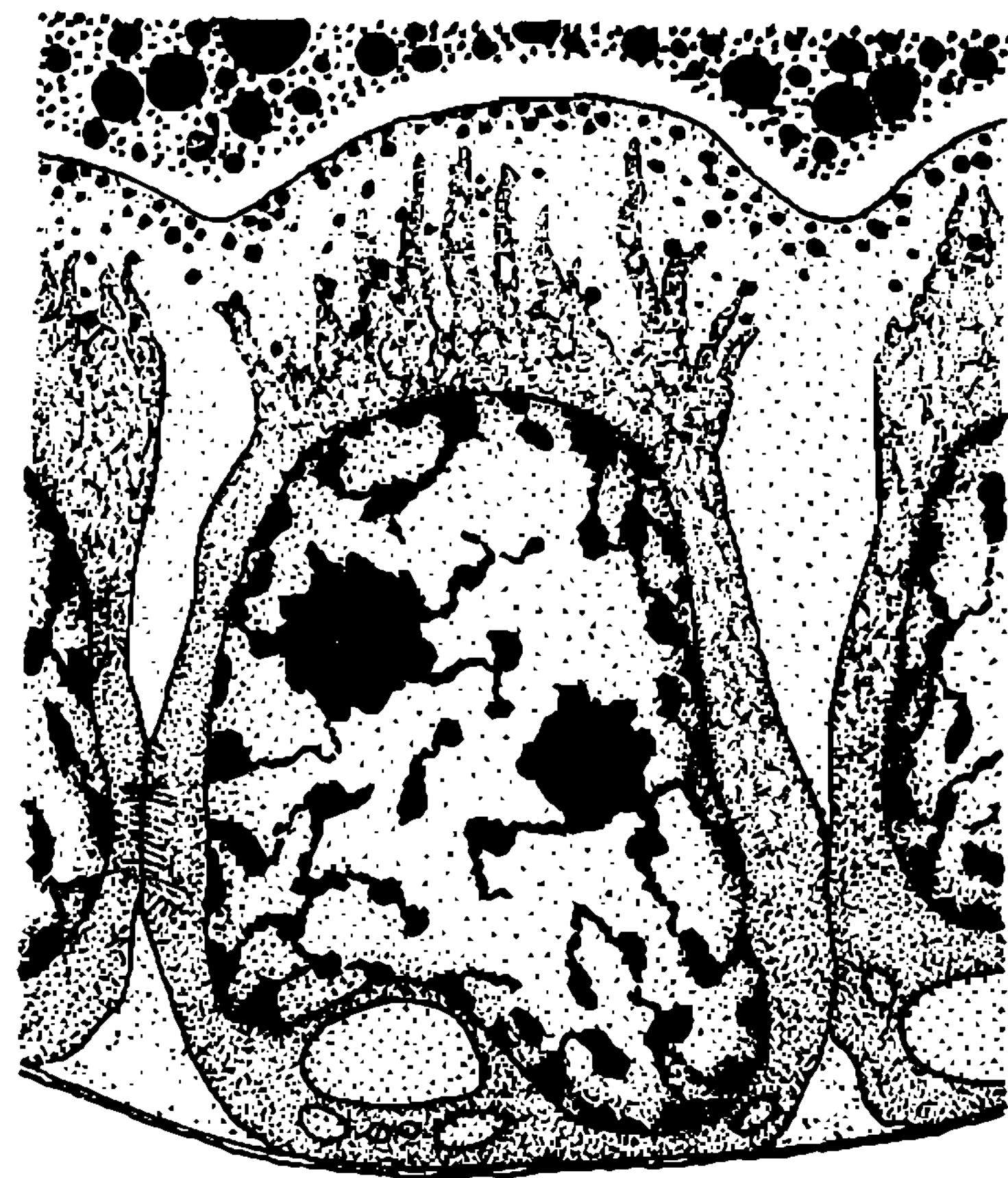
5 μ

Fig. 8

Fig. 7 — Follikelzellen des Beginns der Dotterbildung. Stadium II.

Fig. 8 — Follikelzellen des Beginns der Dotterbildung. Stadium III.

c) *Stadium III.*

Das Sekret hat sich zum grössten Teil in der apikalen Protoplasma-masse angesammelt. Sein Druck dehnt die obere Zellmembran zu einer dünnen Lamelle, und der obere Protoplasma-koerper nimmt ein amöben-ähnliches Aussehen an durch Bildung von pseudopoden-ähnlichen Schlaeuchen und Lappen, in die Kleinvakuolen eindringen (Fig 8; Taf. III, Foto 20). Die Zelle der Figur 8 wurde aus einem Follikel gezeichnet, dessen Oozytenkern 34 μ Durchmesser zeigte und wo die jungen Dotterkugeln im Durchschnitt 5 - 6 μ Durchmesser erreichten. Es handelt sich bei dieser fuer Druesenzellen typischen Oberflächenvergrößerung der apikalen Zellfläche um die von Ahrens (1935 b) erwähnten "Kleinen Unregelmässigkeiten", die an eine primitive Form von Microvilli erinnern.

Der Ausstoss des Sekrets erfolgt apokrin in sehr kleinen Tropfen von weniger als 0,5 μ Durchmesser. In der Follikelzelle und deren apikalen "Schlaeuchen" lässt sich das Sekret nur mit OsO₄ fixieren, alle uebrigen konventionellen Fixierungsmethoden hinterliessen nur Substanzspuren. Im Augenblick des Austritts jedoch tritt eine deutliche tropfenfoermige Praecipitation auf (Fig. 8; in Foto 20 der Taf. III wegen Materialueberlagerung nicht sichtbar), die sich im Sekretionshof und hier besonders an der Oozytenzellwand (Dotterhaut) anreichert, die ihrerseits, im Gegensatz zum vorigen Stadium, wegen Fuellung des Sekrethofs vom apikalen Zellpol abgerueckt ist.

Der Kern der Follikelzelle liegt der Basalfläche der Zelle noch an, doch wird er noch waehrend des Sekretionsvorganges durch die Neubildung der basalen Vakuolen (Fig. 8; Taf. III, Foto 20) wieder gehoben. Mit Beendigung des Sekretaustritts regeneriert die apikale Zellfläche sehr schnell. Aus dem Sekrethof findet ein schneller Substanztransport in die Oocyte statt, der dadurch gekennzeichnet ist, dass sich an der Peripherie der Oocyte eine feinkoernige aber dichte homogene Zone von 1,5 - 2,0 μ Hoehe zeigt und gleichzeitig die Dotterhaut wieder sich der regenerierten apikalen Zellfläche anlegt, womit das Stadium I wieder erreicht ist, nachdem auch das apikale Protoplasma sein dichtes Aussehen wieder angenommen hat. Die erwähnte homogene Zone findet sich nur ueber Zellen oder Zellfeldern, die im Regenerationsstadium sind, ueber Zellen der anderen Stadien wurde die Zone nicht gefunden.

2. *Waehrend der Chorionbildung.*

Mit Beendigung der Ernaehrung des Eis aendert die Follikelzelle die Art ihrer Sekretionstaetigkeit. Kurz nach dem Abschluss der Ernaehrung der Oozyte zeigen die Zellen den Anblick der Figur 3 mit stark gewoelbter Oberflaeche, deutlichen Tonofibrillenbuendeln an den Beruehrungsstellen benachbarter Zellen und sehr deutlichen Zellgrenzen, die von eben diesen Fibrillen durchstossen werden. Es finden sich zahlreiche Vakuolen im Protoplasma, die groesseren im basalen, die kleineren im apikalen Zellteil. Unter der apikalen Zellgrenze erscheint ein sehr niedriger, rhabdorium-aehnlicher "Staebchensaum" (Fig. 3), wie er nicht selten in aehnlicher Form bei sich haeutenden Insektenlarven in der Hypodermis in duennen Schnitten sichtbar ist. Der Kern mit anfangs noch stark gewoelbter Oberflaeche zeigt jedoch bald schon die Neigung, der seitlichen Zerrung durch Abflachung zu folgen. In diesem Stadium erfolgt die Bildung des Chorions, das als Matrix umgeformte Teile des apikalen Protoplasmas besitzt, und zwar wahrscheinlich die rhabdorium-aehnliche Zone, die in Zellen mit schon ausgebildetem Chorion nicht mehr zu finden ist. Ausserdem werden aber aus der Zelle andere Stoffe wie Pigmente, Proteine und Fette oder fettartige Stoffe zur Chorionbildung geliefert, also aus der Zelle ausgeschieden. Am Ende der Chorionbildung zeigt das gedehnte Follikelepithel den Anblick der Figur 4. Der Kern ist scheibenfoermig. Zwischen ihm und den Tonofibrillenbuendeln liegen immer groessere Vakuolen. Die Zellgrenzen sind nicht mehr zu erkennen, und das Protoplasma wird immer dichter. Zwischen Follikelepithel und Oozyte liegt nun das fertige Chorion der reifen Oozyte (Fig. 4).

3. *Follikelzellen zwischen sich folgenden Oozyten.*

Wie in einer vorausgehenden Mitteilung (**Barth**, im Druck) dargelegt, haben die Follikelzellen zwischen zwei sich folgenden Oozyten weniger eine ernaeerende als viel mehr eine mechanische Funktion auszuueben. Die reticulaere Peritonealhuelle und die Tunica propria vermoegen nicht alleine den Zusammenhalt sich folgender Follikel zu sichern. Die feste Verbindung von Follikel zu Follikel wird etwa von der Mitte der Hauptwachstumszone an von den interfollikulaeren Zellen und deren Derivaten zum groessten Teil uebernommen. Diese Zellen sind zwischen den Oozyten flachgedrueckt, bilden aber vom Beginn der Hauptwachstumszone an zwei wohl differenzierbare Epithelschichten, die eine zu dieser, die andere zur folgenden Oozyte

gehörend. Während nun bis zur Dotterbildung die Mitosen der Follikelzellen parallel zur Oozytenoberfläche orientiert sind, stellen sich im Beginn des zweiten Teils der Hauptwachstumszone die Mitoseachsen der interfollikulären Zellen senkrecht zu dieser Richtung. Die Folge ist, dass von jeder Epithelschicht eine zweite, allerdings mit sehr kleinen Zellen und Kernen gebildet wird. Das Protoplasma dieser Zellen unterscheidet sich deutlich von dem ihrer Mutterzellen; letzteres ist zwar dicht und frei von Vakuolen, zeigt aber die gleichen Färbungsaffinitäten wie das der äusseren Follikelzellen. Das Protoplasma der sekundär gebildeten Querschichten zwischen zwei Follikeln des Endes der Hauptwachstumszone und der folgenden Zonen ähnelt in seinem Anblick stark dem Material, das die Tunica propria aufbaut. Allem Anschein nach werden von den neuen Zellen relativ dicke Massen der Tunica propria-Substanz auf Kosten der eigenen Protoplasma-masse abgeschieden, so dass zuletzt nur noch ihr Zellkern mit einem dünnen Plasmamantel zurückbleibt.

Auf diese Weise bildet sich zwischen zwei Follikeln eine Schicht von sehr resistantem Material (Taf. III, Fotos 15, 16 und 18), die in die Tunica propria übergeht. Wie stark der Zusammenhalt dieser Zwischenschicht ist, geht aus der Fotografie 15 (Taf. III) hervor, wo durch mechanische Einwirkung ein Follikel fast abgerissen ist (Pfeil), wobei die Trennung jedoch nicht in der epithelialen Schicht erfolgt. Diese hängt als Ganzes am abgelösten Follikel, da das Abreißen zwischen Epithel und Oozytenmembran eingetreten ist.

E — ZUSAMMENFASSUNG

Es werden Histologie und Funktionen der Zellen der Follikelepithelien in den Ovariolen von *Nasutitermes* sp., unter Hinzuziehung von *Syntermes dirus* zu Vergleichszwecken, untersucht, und ihre Entwicklung von ihrer ersten Differenzierung im Mittelteil des Germariums durch sieben verschiedene Zonen der Ovariole bis zur Bildung des Chorions verfolgt.

1. Neben ihrer Schutzfunktion vermitteln die Follikelzellen während der Wachstumsphasen einen grossen Teil des Stofftransportes von der Haemolymphe in die Oozyten. Ihre Funktion ist hierbei druesiger Art. Es lassen sich drei verschiedene Funktionsstadien unterscheiden.

2. Am Ende der Naehrfunktion wechseln die Zellen ihre Taetigkeit und bilden das Chorion.

3. Das Epithel laesst zwischen mehreren zusammenstossenden Zellen dreiecksfoermige Durchbrueche frei, die nur von der Tunica propria ueberzogen sind und die ebenfalls, jetzt aber einen unmittelbaren Uebertritt von Substanzen aus der Haemolymphe in die Oozyten zulassen.

4. Die interfollikulaeren Zellen produzieren eine der Tunica propria aehnliche Substanz. Dieser Komplex dient zum festeren Zusammenhalt der Komponenten der Ovariole.

F — SUMÁRIO

Histologia funcional das células foliculares do ovário de

Nasutitermes sp. (Isoptera).

Estudam-se a histologia e as funções das células dos epitélios foliculares dos ovariolos de *Nasutitermes sp.*, considerando também *Syntermes dirus* como espécie de comparação, acompanhando o desenvolvimento destas células a partir da parte mediana do germário, através de 7 diferentes zonas do ovariolo, até a formação do córion.

1 — Além da sua função protetora, as células realizam, durante as fases de crescimento do oócito, o transporte de uma grande parte de substâncias alimentares da hemolinfa para o oócito. A sua função é glandular. Pode-se diferenciar entre 3 diferentes estádios de função glandular.

2 — No fim da fase alimentar, as células alteram sua função, formando então o córion.

3 — Entre as células vizinhas, o epitélio inclui espaços intercelulares em forma de triângulos, fechados apenas pela Túnica própria, que condicionam o transporte direto de certas substâncias da hemolinfa para o oócito.

4 — As células interfoliculares produzem uma substância semelhante à da Túnica própria. Este complexo reforça a ligação entre os componentes do ovariolo.

G. SUMMARY

Functional histology of the follicular cells in the ovary of

Nasutitermes sp. (Isoptera).

The present paper deals with the histology and the functions of the cells in the follicular epithelium of the ovarioles from *Nasutitermes* sp., comparing them with those of *Syntermes dirus*, and also the development of their first differentiation in the middle zone of the germarium, passing by seven different regions of the ovariole up to the formation of the chorion.

1. Besides their protective function, the follicular cells effect an important role in the transport of substances from the haemolymph into the oocytes during their growing phase.

2. With the end of their nutritive function, the cells change their activity, forming now the chorion.

3. Between some joining cells, we find in the epithelium triangular perforations, which are covered only by the Tunica propria and which allow an immediate transfer of substances from the haemolymph into the oocytes.

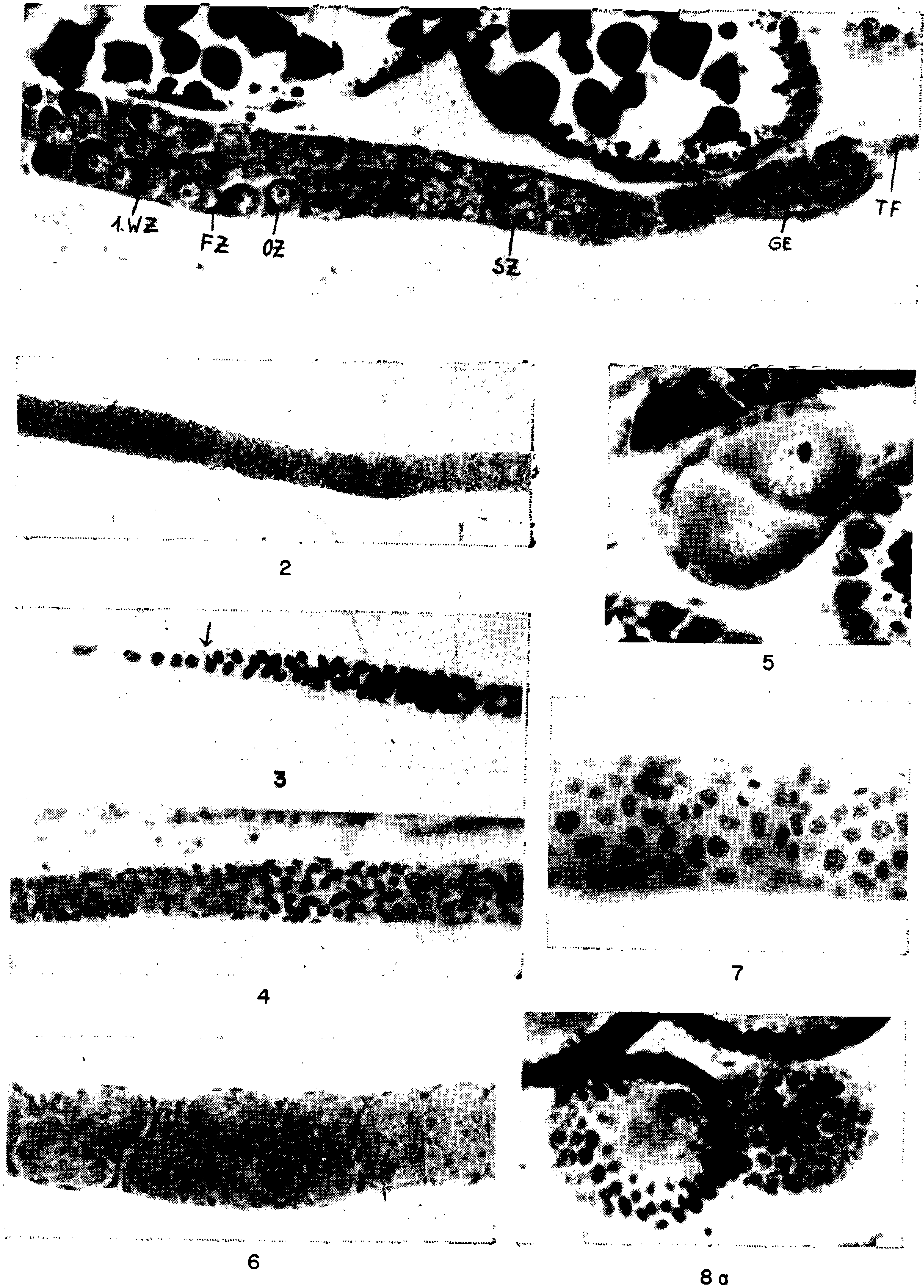
4. The interfollicular cells produce a substance similar to that of the Tunica propria. This complex warrants the better conjunction between the components of the ovariole.

G — BIBLIOGRAPHIE

- AHRENS, W., 1935 a, Die Entwicklung des "Corpus luteum" bei Insekten nach Untersuchungen an *Termes redemanni*. *Z. mikrosk.-anatom. Forsch.* 37: 467-500.
- AHRENS, W., 1935 b, Monographie des weiblichen Geschlechtsapparates der Termiten (Nach Untersuchungen an *Termes redemanni*). *Jena. Z. Naturw.*, 70: 223-302, 11 Fig., 4 Tafeln.
- BARTH, R., 1971, Histologische Beobachtungen am Ovariolenstiel von *Syntermes dirus* (Isoptera). *Mem. Inst. Osw. Cruz.*
- BUGNION, E., et N. POPOFF, 1912, Anatomie de la reine et du roi-termite (*Termes redemanni, obscuripes et horni*). *Mem. Soc. Zool. Fr.*, 25: 210-231.
- GUPTA, A. P., and R. C. RILEY, 1967, Female reproductive system and histology of the ovariole of the Asparagus Beetle, *Crioceris asparagi* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 60: 980-988, 23 Fig.
- HAGEN, H., 1855-1860, *Monographie der Termiten*. *Linnaea Ent.*, Vol. 10 (1855); Vol. 12 (1858) und Vol. 14 (1860).
- HOLMGREN, N., 1909, Termitenstudien. 1. Anatomische Untersuchungen. *K. Svensk. Vet. Akad. Handl.*, 44: 1-215.
- KORSCHULT, E., 1886, Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. *Z. wiss. Zool.*, 43: 537-720, 6 Fig., 5 Tafeln.
- WEESNER, F. M., 1955, The reproductive system of young primary reproductives of *Tenuirostritermes tenuirostris* (Desneux). *Insectes Soc.*, 11: 323-345, 8 Fig.

TAFEL I

- Foto 1 — Laengsschnitt durch den Terminalfaden (TF), das Germarium (GE), die "synaptische" Zone (SZ) und den Anfang der ersten Wachstumszone (1.WZ) von *Syntermes dirus*. FZ - somatische Zellen (zukuenftige Follikelzellen); OZ - Oozyten.
- Foto 2 — Teil eines Follikels von *Nasutitermes* sp. aus der Uebergangszone zwischen ungeordneter (rechts) und reihenartiger Anordnung der Oozyten.
- Foto 3 — Teil des Endfadens (rechts), Germarium und Halsteil von *Nasutitermes* sp. Pfeil: Trennungsmembran zwischen Germarium und Endfaden.
- Foto 4 — *Nasutitermes*: Vorsynaptische Zone (rechts); synaptische Zone und Anfang der postsynaptischen Zone (links).
- Foto 5 — *Nasutitermes*: Querschnitt durch die erste Wachstumszone eines Follikels mit zwei Oozyten und vollstaendigem Follikelepithel, das zwischen den Oozyten infolge Schraeglage des Schnittes nur angedeutet ist.
- Foto 6 — *Nasutitermes*: Anblick der Uebergangszone zwischen der postsynaptischen Zone (links) und der Hauptwachstumszone.
- Foto 7 — *Nasutitermes*: Oozytenfollikel aus der Hauptwachstumszone mit verschiedenen Mitosen. Flaechenansicht.
- Foto 8 — *Syntermes*: Tangential zur Oberflaeche der Oozyte liegende Mitosen aus der Hauptwachstumszone. a) in Aufsicht; b) im Schnitt (auf Tafel II).



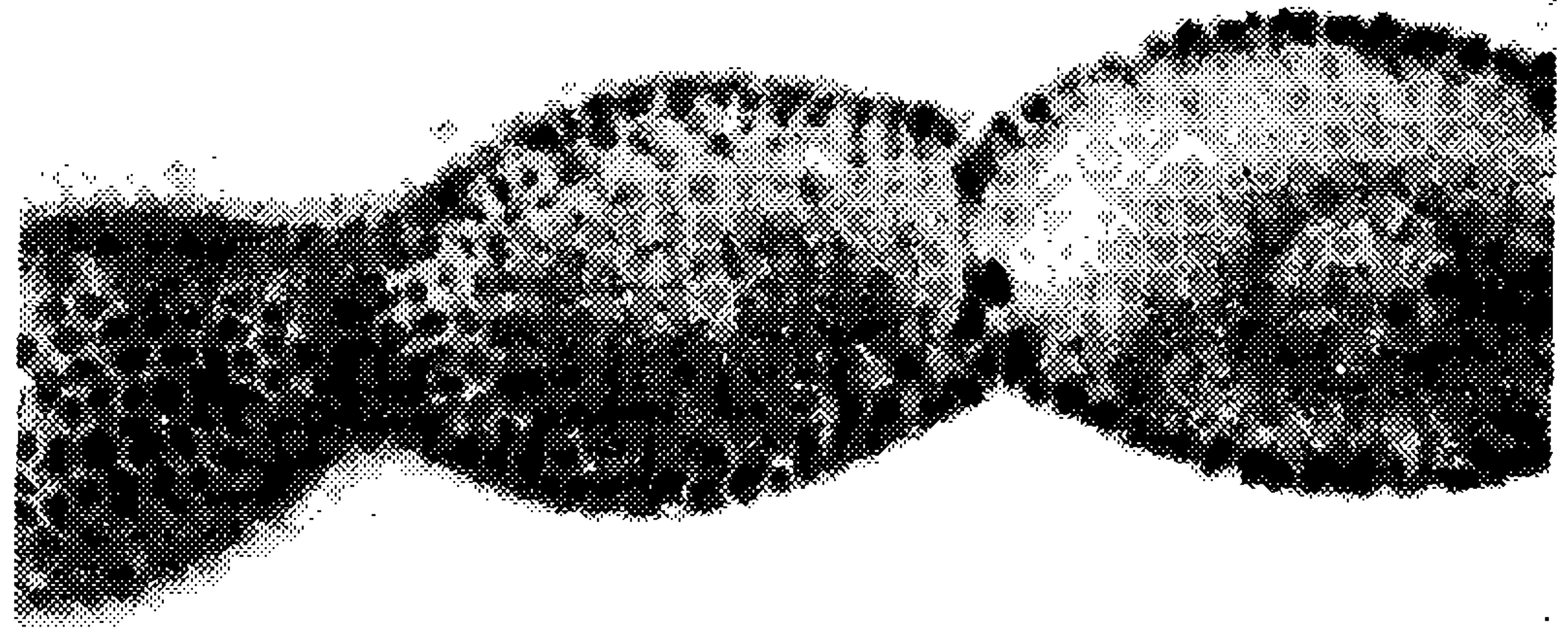
Barth: Eifollikelzellen von Nasutitermes

TAFEL II

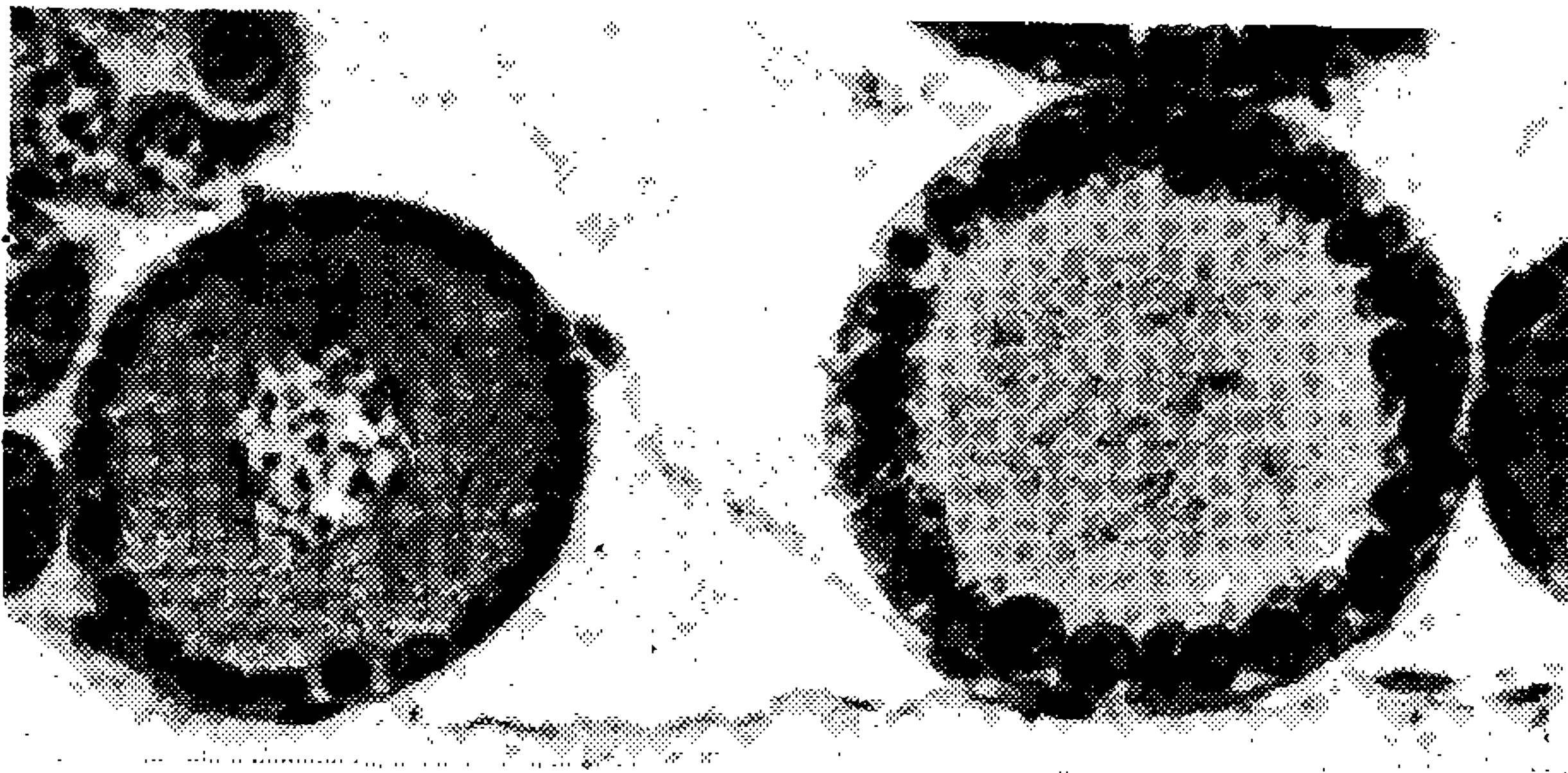
- Foto 9 — Nasutitermes: Cozytenfollikel aus der zweiten Haelfte der Hauptwachstumszone mit zahlreichen Mitosen, diese auch zwischen den Oozyten (Mitte).
- Foto 10 — Nasutitermes: Oocytenfollikel im Schnitt. Links aus dem Anfang der Hauptwachstumszone, rechts vor Beginn der Dotterbildung. Beide Epithelien mit Mitosen.
- Foto 11 — Syntermes: Tangentialschnitt an ein Follikelepithel der Hauptwachstumszone mit den Dreiecksluecken zwischen den Zellen.
- Foto 12 — Nasutitermes: Quetschpraeparat eines Eifollikels aus dem Anfang der Dotterbildungszone mit einkernigen und zweikernigen Zellen, sowie mit Uebergangsstadien zwischen beiden, und mit Dreiecksluecken.
- Foto 13 — Syntermes: Follikelepithel einer reifenden Oozyte im Anfangsstadium der Dilatation. DK - Dotterkugeln; DO - Dottermembran; TO - Tonofibrillen; TP - Tunica propria.



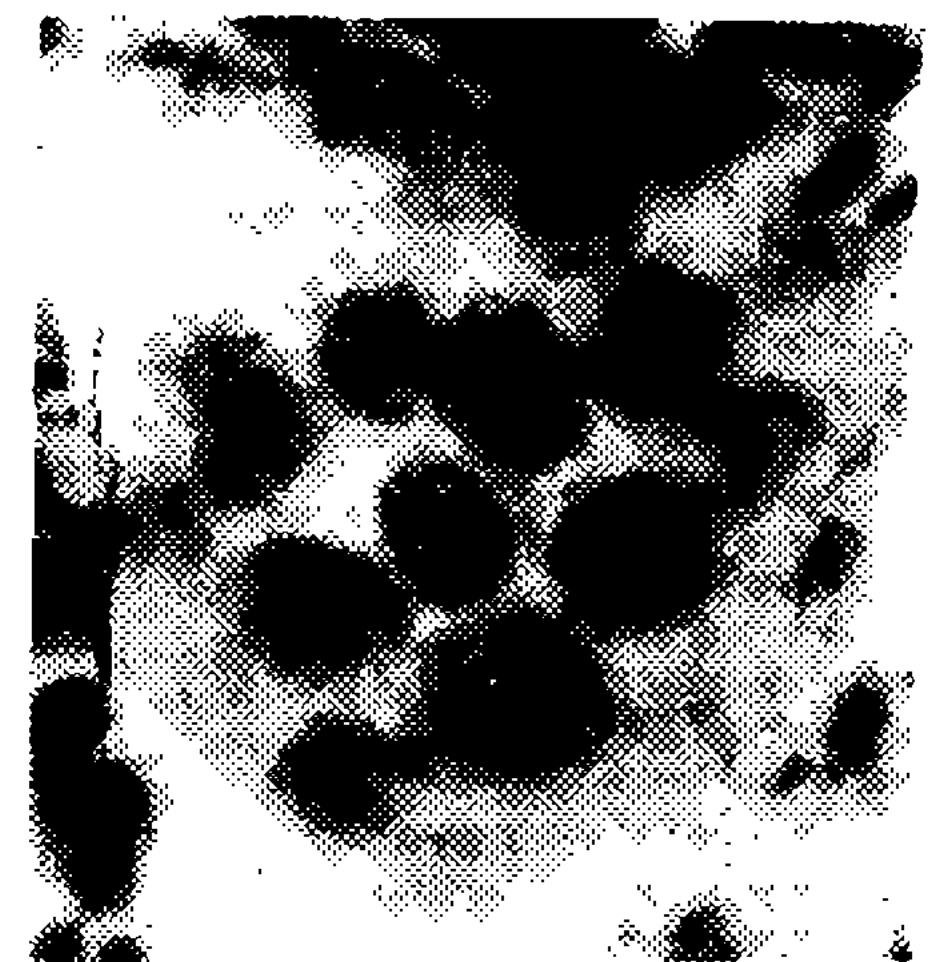
8 b



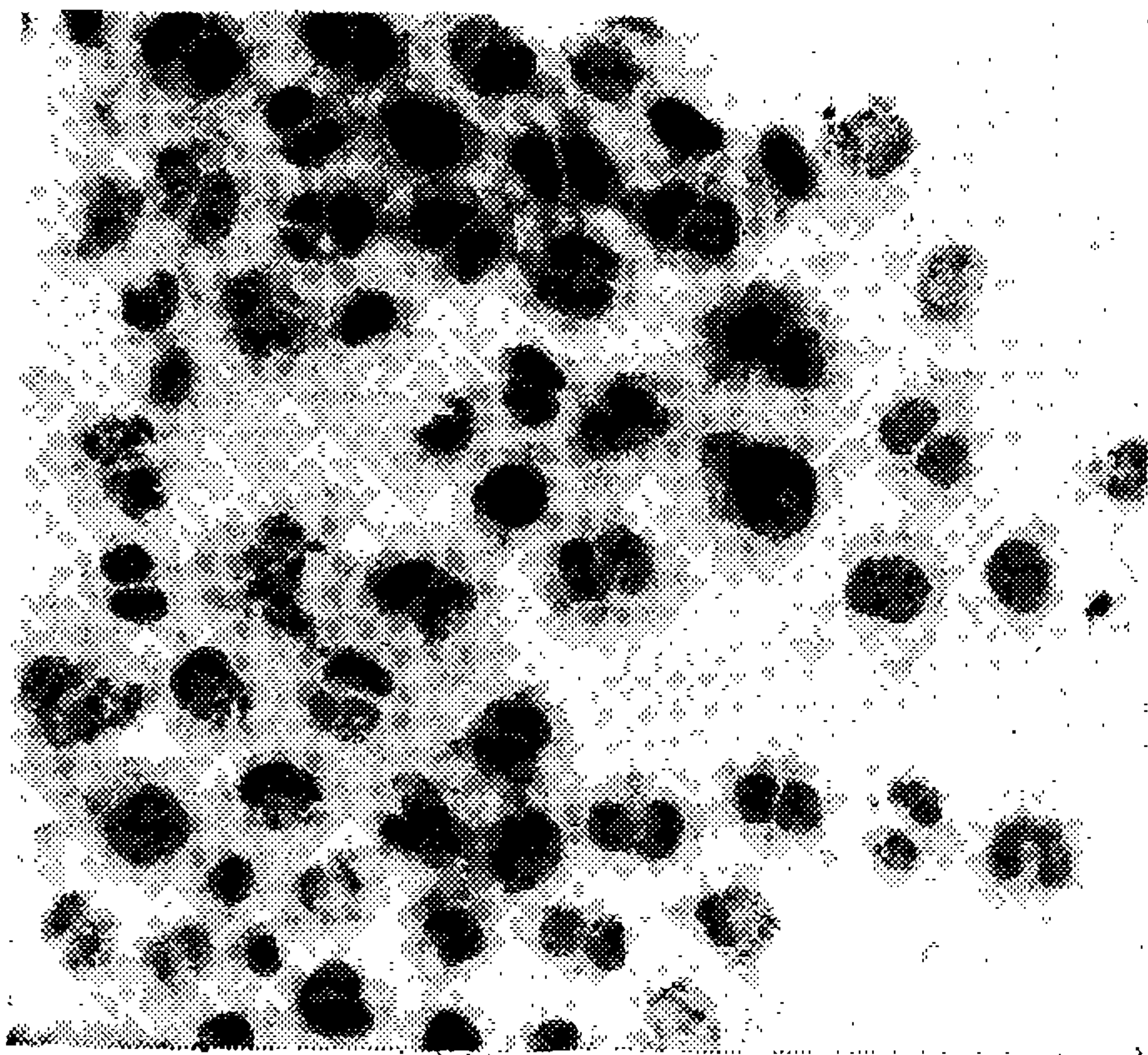
9



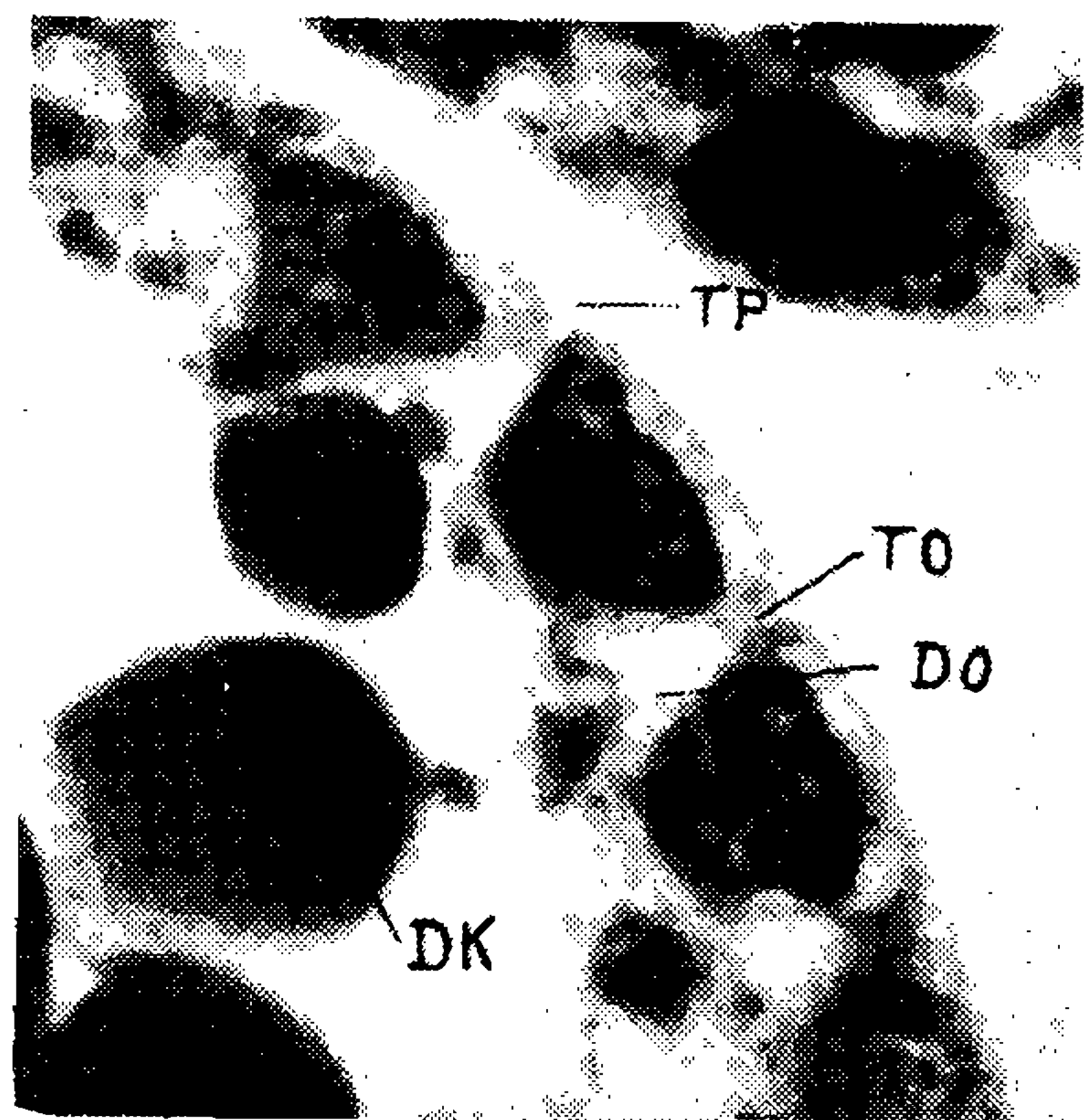
10



11



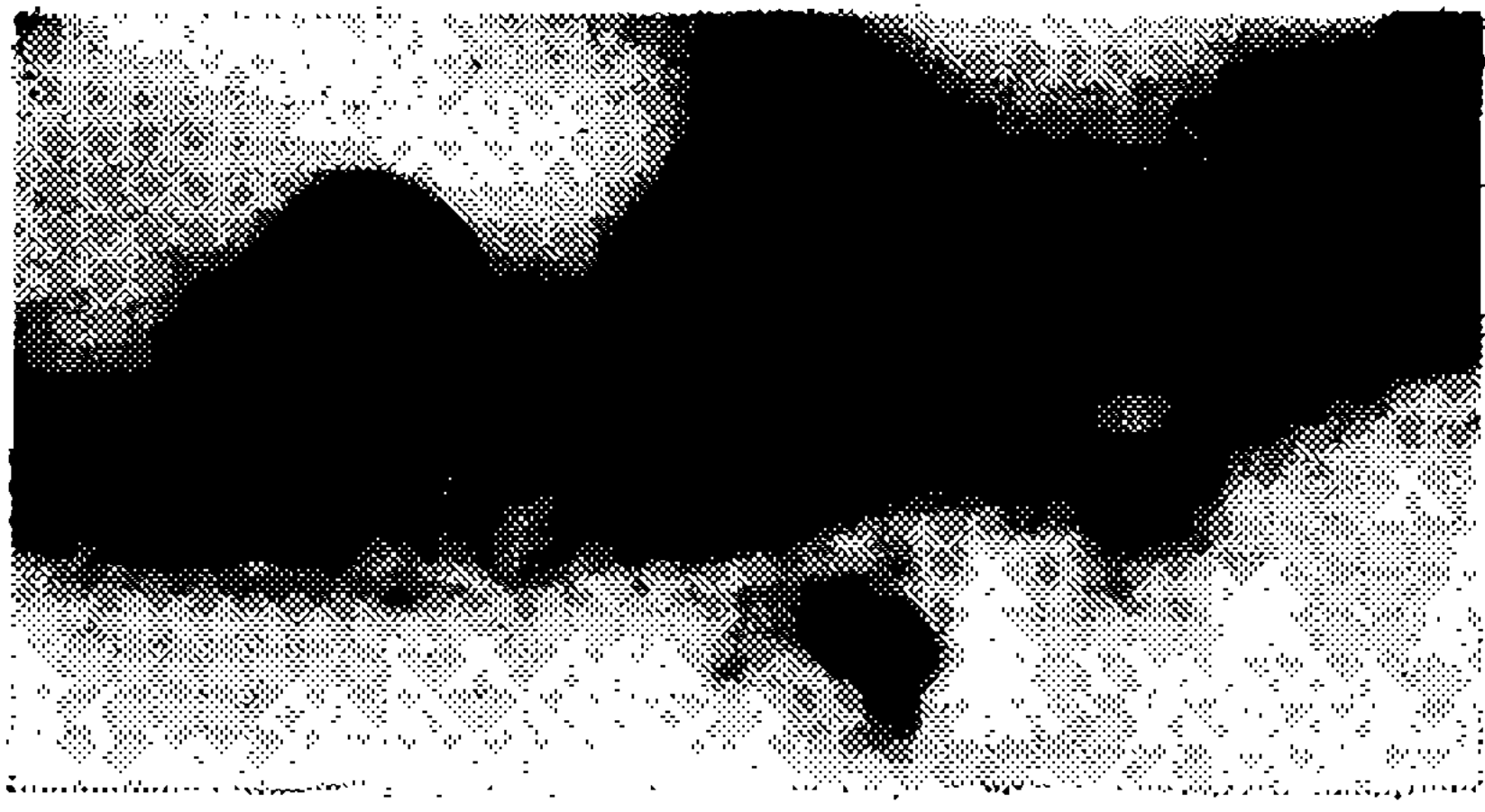
12



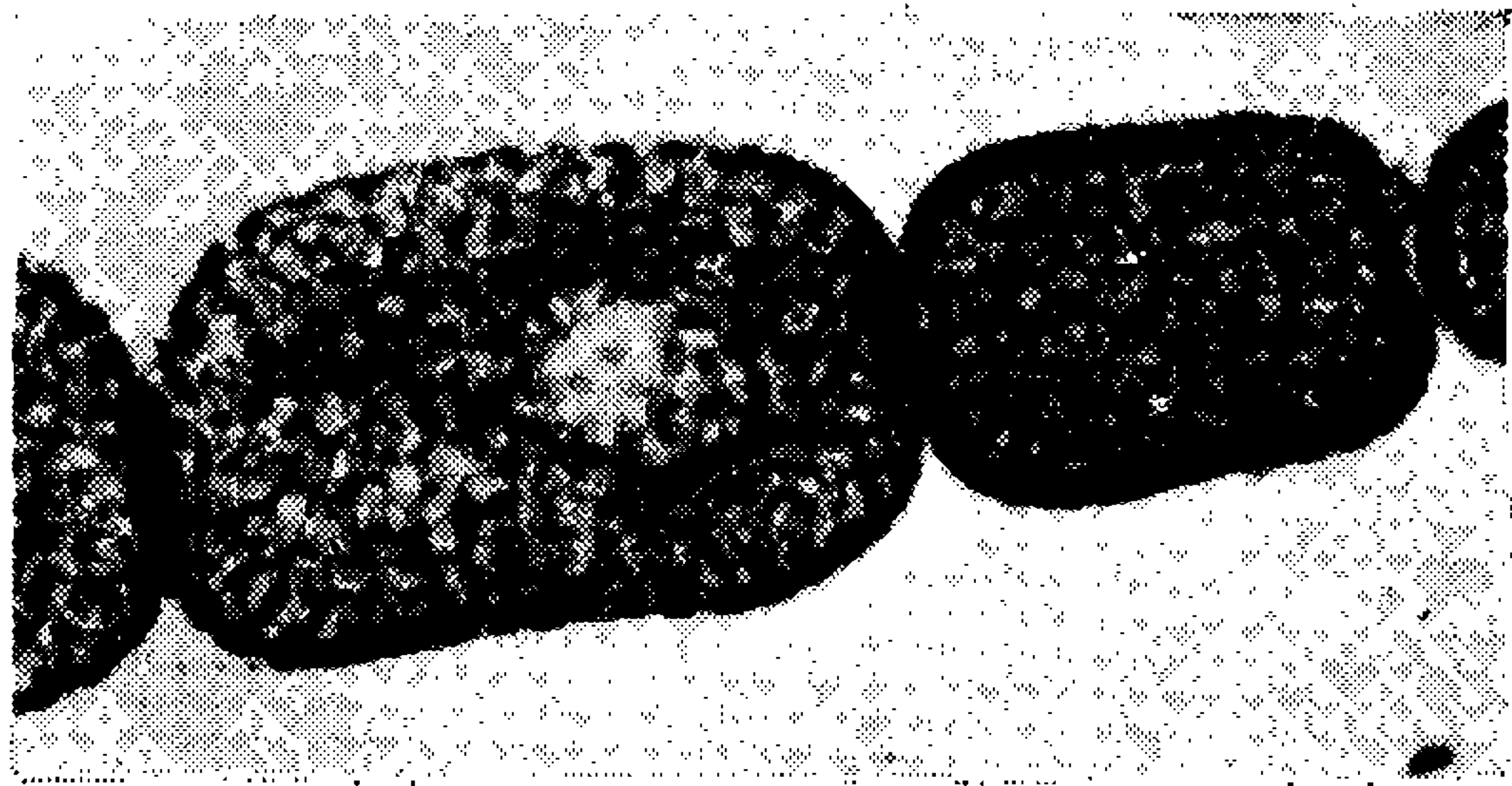
13

TAFEL III

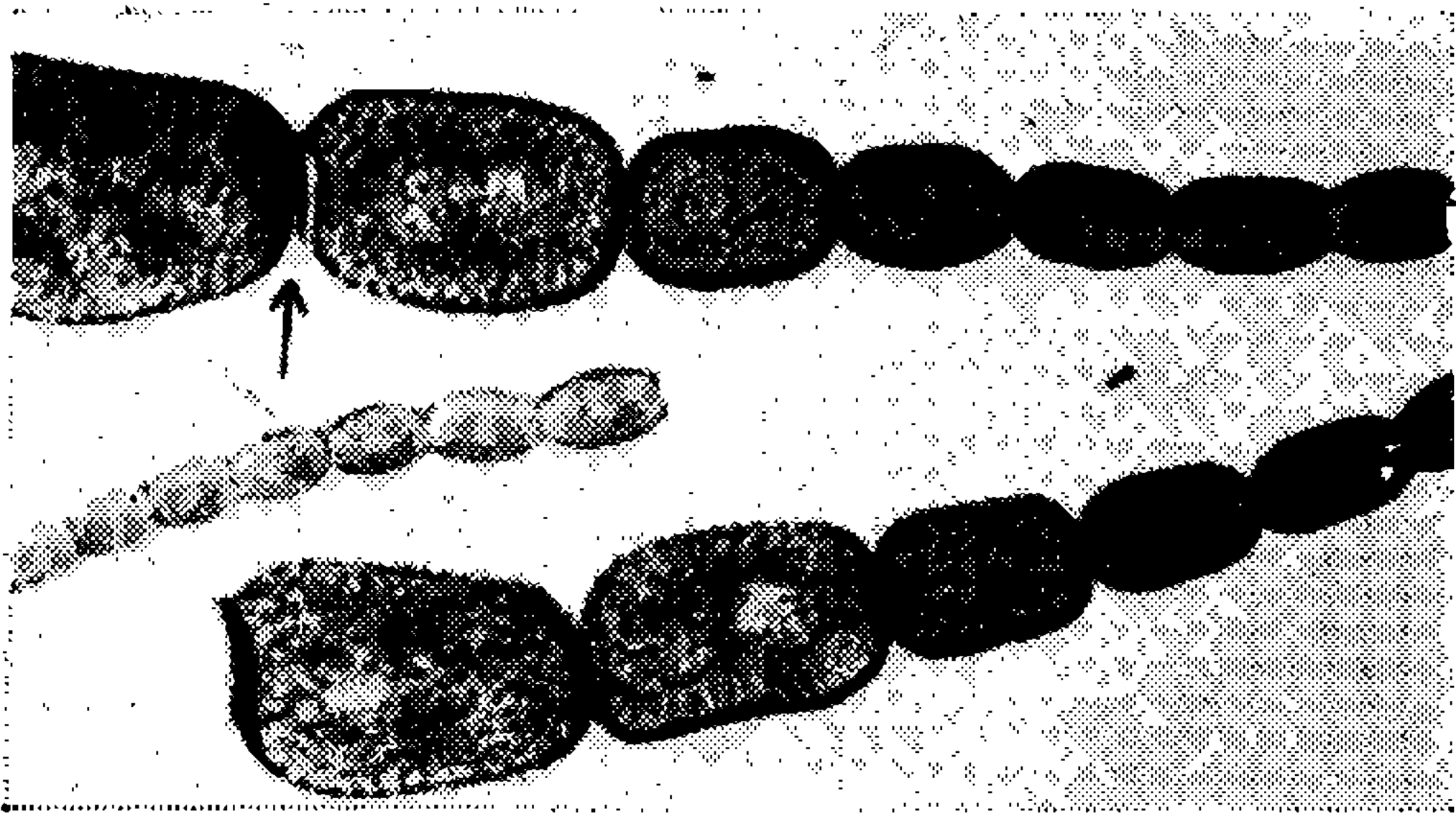
- Foto 14 — Syntermes: Epithel einer reifenden Oocyte in staerkerer Dilatation.
- Foto 15 — Nasutitermes: Distale Abschnitte zweier Ovariolen mit Oocyten im Stadium der Dotterbildung (rechts).
- Foto 16 — Nasutitermes: Oocyten mit Follikelepithel in verschiedenen Stadien der Dotterbildung.
- Foto 17 — Syntermes: Schnitt durch Oocyte und Follikelepithel im Stadium der Dotterbildung.
- Foto 18 — Nasutitermes: Reifende Oocyte mit Fettkugeln und Dotterschollen.
- Foto 19 — Syntermes: Oocyte im Beginn der Dotterbildung. Der Pfeil weist auf Zellen des Stadiums I hin.
- Foto 20 — Syntermes: Oocyte im Beginn der Dotterbildung. Follikelzellen des Stadiums III.



14



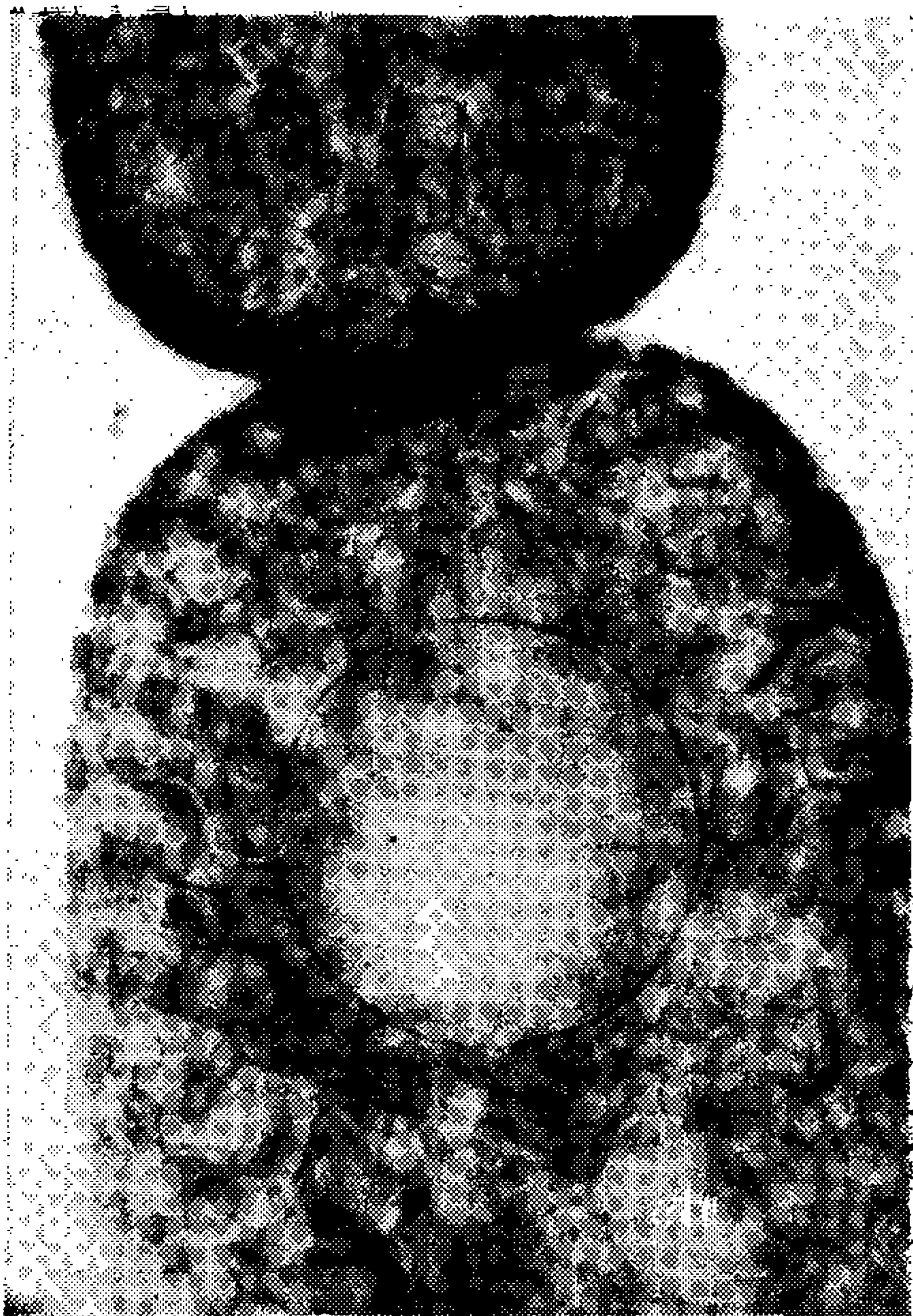
16



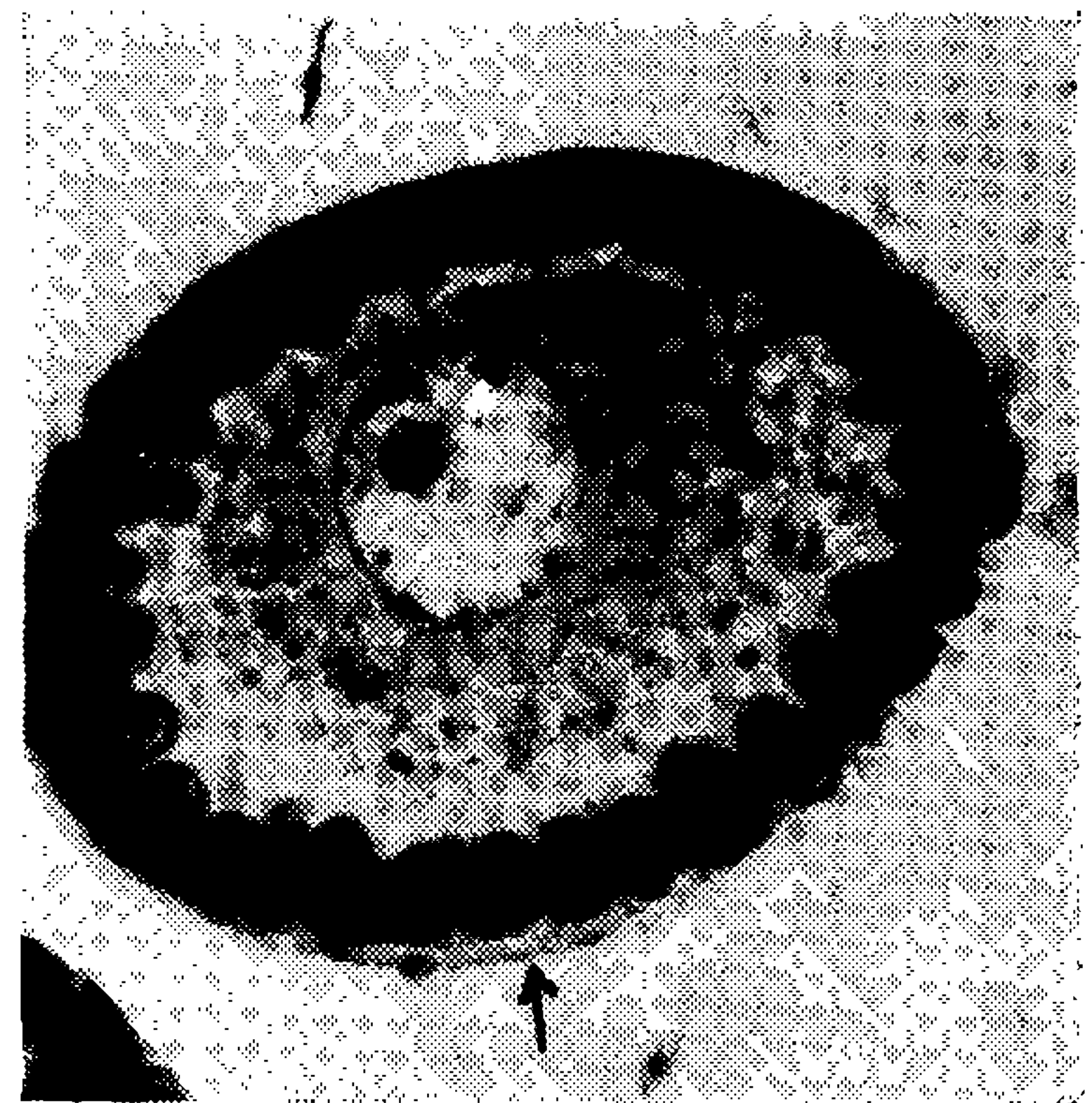
15



17



18



19



20