

Insectes Sociaux, Paris.
1973. Vol. 20, n° 1, pp. 21-40.

UEBER DIE IMAGINALE OVARVERGRÖSSERUNG
IM ZUSAMMENHANG MIT DER PHYSOGASTRIE
BEI *ODONTOTERMES BADIUS* HAVILAND
(INSECTA, ISOPTERA) (*)

VON WILFRIED TRUCKENBRODT

*University of Nairobi, Department of Entomology,
P.O. Box 30197, Nairobi, Kenya.*

SUMMARY

On the growth of the imaginal ovary in connexion with the physogastric enlargement of *Odontotermes badius* Haviland (Insecta, Isoptera).

The tubelike ovary of *Odontotermes badius* is penetrated at full length by the oviduct into which approximately 3,000 ovarioles are discharging from all sides.

In the case of a swarming female only the anterior 5 to 7 ovarioles are sufficiently mature to ovulate a few days after dropping of the wings. The rest of the ovarioles are in very early stages of development and very short in length and it takes several years before all of the ovarioles become fully mature.

The imaginal development of the ovary proceeds as follows: The ovarioles lengthen and the distances between them become larger while the oviduct becomes longer and wider. When an ovariole reaches the first stage of maturation and gives off mature oocytes the lengthening of the ovariole is incomplete. There is a correlation between the growth of the ovary and the further lengthening of an ovariole. Also the lengthening of the ovarioles is correlated with an increase in number of germarium-cells, in the number of oocytes of the growing stage and in the number of oocytes which deposit yolk simultaneously. But there is no new formation of ovarioles during the whole imaginal life.

The development of the ovarioles is phased. Those at the anterior pole are starting first and consequently reaching the maximum length sooner than the ovarioles at the hind part of the ovary. All the ovarioles start to develop but some of them develop more slowly and reach the maximum length later.

Growth of the ovaries is made possible by the enlargement of the abdomen. In connexion with this enlargement there is growth of all abdominal organs. We must distinguish between growth by cell division alone (e.g. epidermis,

(*) Herrn Professor WEIDNER, Hamburg, danke ich für die Artbestimmung; Herrn J. STEIN für die Ausführung der Zeichnungen.

connectives, midgut, heart tube), by widening of the epithelium cells predominantly (e.g. spermatheca, accessory glands) and by formation of new tissue (e.g. malpighian tubules).

In contrast to the female undergoing physogastric development the same aged male shows no growth of the abdomen. The most striking features of imaginal male development are the hypertrophic enlargement of the testes, enlargement of the vesiculae seminalis and lengthening of the midgut.

ZUSAMMENFASSUNG

Das schlauchförmige Ovar von *Odontotermes badius* wird in seiner ganzen Länge vom Ovidukt durchzogen, in den von allen Seiten annähernd 3 000 Ovariolen münden.

Bei einem schwärmenden Weibchen sind nur die ersten 5-7 Ovariolen in ihrer Entwicklung soweit fortgeschritten, dass wenige Tage nach dem Schwärmen und Abwerfen der Flügel Eier abgelegt werden können. Die übrigen Ovariolen sind noch in einem frühen Stadium der Entwicklung. Es dauert mehrere Jahre bis alle Ovariolen das Stadium der vollen Reife erreicht haben.

Zur imaginalen Entwicklung: Die Ovariolen nehmen an Länge zu. Die Zwischenräume zwischen ihnen werden grösser. Der Ovidukt wird länger und breiter. Die Längenzunahme der Ovariolen wird nicht beendet, sobald sie das Stadium der ersten Reife erreicht haben. Es besteht eine Beziehung zwischen dem Wachstum des Ovars und der weiteren Verlängerung der Ovariolen. Mit der Verlängerung der Ovariolen nehmen zu: Die Grösse des Germariums, die Zahl der Oocyten in der Wachstumsphase und die Zahl der zu gleicher Zeit Dotter-einbauenden Oocyten. Zu einer Neubildung von Ovariolen kommt es jedoch in der Imago nicht. Die Entwicklung setzt Ovarvorn ein. Die vorderen Ovariolen erreichen zuerst ihre maximale Länge. Die Ovariolen entwickeln sich jedoch nicht gleichmässig.

Im Zusammenhang mit dem Wachstum des Ovars nehmen alle Organe des Abdomens an Grösse zu. Dabei kann es sich um Zellteilungen, Vergrösserung von Zellen und um Neubildung von Organen handeln.

Im gleichaltrigen Männchen kommt es dagegen nur zu einer Hoden-Hypertrophie und zu einer Verlängerung des Mitteldarms.

EINLEITUNG

Bei den funktionellen Geschlechtstieren der Termitidae kommt es im Laufe von Jahren zu einer ausgeprägten abdominalen Hypertrophie oder Physogastrie. Die Hypertrophie des Abdomens wird ermöglicht durch die ausserordentliche Vergrösserung der Intersklerital- und der Flankenhäute, wodurch die Sklerite weit voneinander getrennt werden. Bei den Termiten-Königinnen hängt die Physogastrie zusammen mit der exzessiven Entwicklung der Gonaden,

mit der wiederum die enorme Eiproduktion in Beziehung steht.

Bisher ist wenig untersucht, wie sich die Physogastrie auf die einzelnen Organe im Abdomen auswirkt und auf welche Weise insbesondere das Ovar an Grösse zunimmt. Wenn man von älteren und meist lückenhaften Veröffentlichungen zur Anatomie der physogastrischen Termiten-Königin absieht (z.B. HOLMGREN, 1909; BUGNION und POPOFF, 1912; AHRENS, 1930, 1935; BONNEVILLE, 1936;

MUKERJI und RAYCHHAUDHURI, 1942; GRASSÉ, 1949), so liegen aus neuerer Zeit nur Untersuchungen über den Fettkörper der Königin (GABE und NOIROT, 1960) und über den Verdauungstrakt vor (NOIROT-TIMOTHÉE und NOIROT, 1965; BORDEREAU, 1967, 1968; CMELIK, 1971).

In dieser Arbeit wird die Entwicklung des Ovars von *Odontotermes (Odontotermes) badius* Haviland, einem Vertreter der Macrotermitinae, im Zusammenhang mit der Physogastrie untersucht. Im Mittelpunkt steht die Klärung der Frage, ob die Zahl der Ova-

riolen während des Imaginallebens konstant bleibt, oder ob es zur Vermehrung der Ovariolen kommt, wie es etwa GRASSÉ (1949) vermutet hat. Die übrigen Organe des Abdomens müssen sich der Grössenzunahme des Ovars und der damit verbundenen Vergrößerung des Abdominalraumes in irgendeiner Weise anpassen. Durch Vergleich von Organen schwärmender und physogastrischer Weibchen soll daher herausgefunden werden, ob und in welcher Weise sich diese Organe im Verhältnis zum Ovar vergrößern.

MATERIAL UND METHODE

Geschlechtstiere von *Odontotermes badius* Haviland wurden im Stadtgebiet und in der weiteren Umgebung von Nairobi gesammelt. Zur Zucht kamen entflügelte Schwarmtiere paarweise oder in kleinen Gruppen in Tongefässe, die mit Erde gefüllt waren, und wurden im Thermostaten bei 28° C gehalten.

Die herauspräparierten Organe wurden im Leben untersucht und /oder in Carnoy fixiert. Die Färbung erfolgte in Boraxcarmin oder in Orceinessigsäure. Die Zeichnungen wurden mit Hilfe eines Zeichenapparates hergestellt. Eier und Organe wurden im fixierten Zustand gemessen. Die angegebenen Längenwerte der Ovariolen berücksichtigen nicht den Ovariolenstiel und den Endfaden.

Zur Bestimmung der Ovariolenzahl wurden zwei Weibchen mit ausgeprägter Physogastrie herangezogen. Vom Ovar wurde jeweils ein Stück von etwa 1 cm Länge abgetrennt. Nach Entfernung der Ovariolen wurden die Ovariolenstiele abgezupft und gezählt. Die Anzahl der Ovariolen pro Teilstück wurde dann in Beziehung gesetzt zur Gesamtlänge des Ovars.

Es wurden insgesamt 127 Weibchen präpariert: 80 Schwarmtiere, 9 Weibchen, die 4 Monate unter Kontrolle gehalten wurden, und 38 phasogastrische Königinnen. Ausserdem wurden 11 Männchen untersucht (siehe Diskussion): 5 Schwarmtiere und 6 Männchen aus Kolonien, deren Königinnen eine ausgeprägte Physogastrie aufwiesen.

BEFUNDE

I. Ovar der schwärmenden Imago.

Ein Geschlechtstier ist zum Zeitpunkt des Schwärmens etwa 12 mm lang. Auf das Abdomen entfallen davon etwa 6 mm. Die beiden Ovarien durchziehen das Abdomen,

wobei sie jeweils der lateralen Körperoberfläche genähert den Stigmen in den Flanken folgen, die dorsal der lateralen Mediane liegen und von den Rändern der Tergite verdeckt sind. Jedes der beiden Ovarien ist mit 6 abdominalen Stigmen durch ein Bündel sich gabelnder Tracheen verbunden

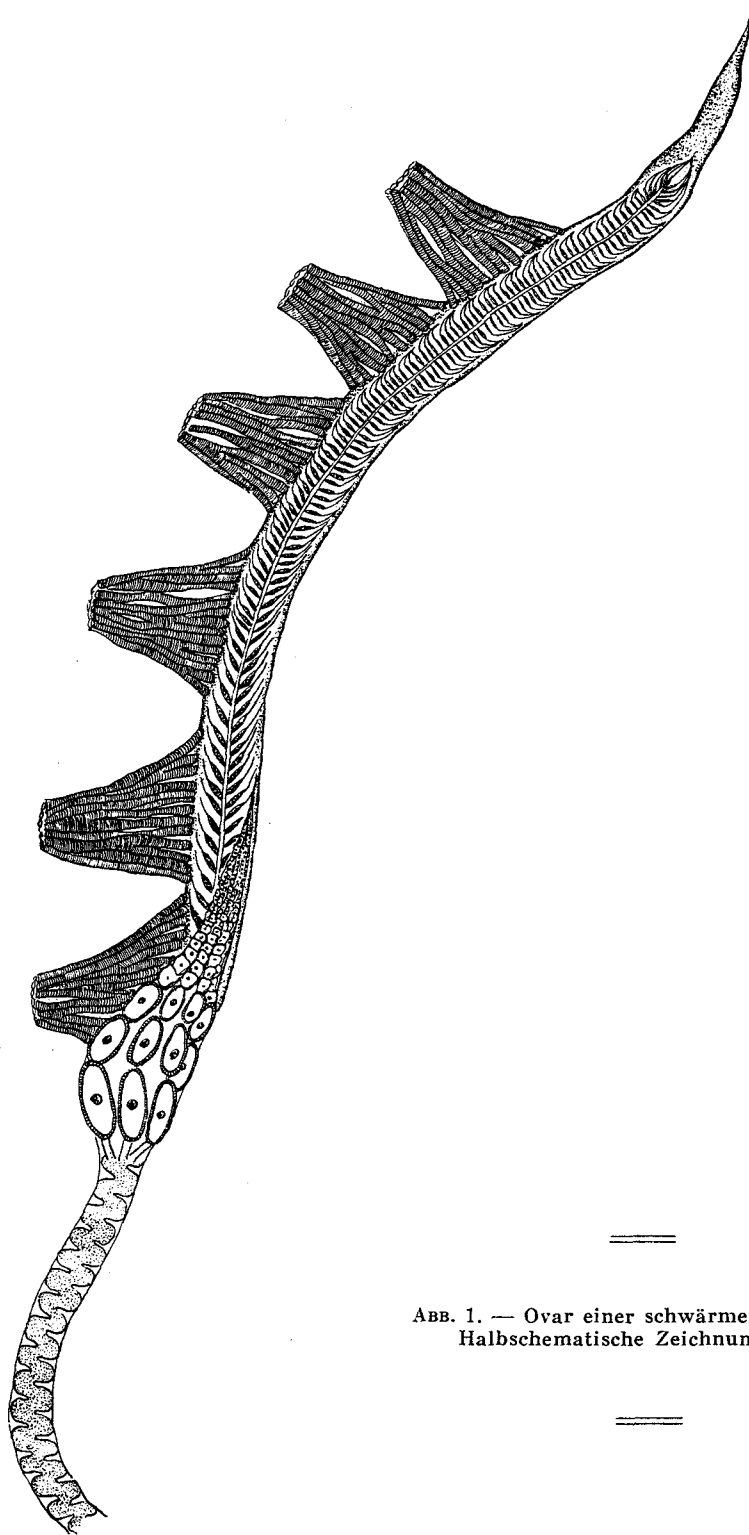


ABB. 1. — Ovar einer schwärmenden Imago.
Halbschematische Zeichnung. 47 ×.

(Abb. 1). Feinste Tracheolen umspinnen die Ovariolen und dringen bis zum Ovidukt vor. Das gesamte Ovar ist in Fettkörper eingebettet.

Das Ovar hat schlauchförmige Gestalt und ist etwa 3 600 μm lang bei einer Breite von etwa 220 μm . Es wird in seiner gesamten Länge vom Ovidukt durchzogen (Abb. 1), in den von allen Seiten Ovariolen münden, wobei das Ovidukt-Hinterende nicht ausgespart wird. Die Öffnungen der Ovariolen in den Ovidukt sind gegeneinander versetzt.

Die Ovariolen in ihrer Gesamtheit sind umhüllt von einem Schlauch aus Peritonealgewebe, der etwa 40 μm dick ist. Nur am Vorderende des Ovars, wo sich die am weitesten entwickelten Ovariolen befinden, ist jede einzelne von einer Hülle umgeben. Der Schlauch aus Peritonealgewebe läuft am Ovar-Hinterende zu einem Band aus, das an der dorsalen Mediane des Metathorax angeheftet ist. Die Längsachsen der Kerne des Peritonealgewebes sind parallel zum Ovidukt angeordnet.

Der Ovariolen-freie Teil des Ovidukts ist etwa 1 500 μm lang. Sein Durchmesser besträgt vor Eintritt in die Vagina etwa 190 μm . In der Nähe des Ovars ist der Ovidukt nur etwa 100 μm breit. Abgesehen von dem unmittelbar vor dem Ovar gelegenen Abschnitt, ist die Wandung des Ovariolen-freien Teiles des Ovidukts stark nach innen gefaltet.

Am Ovar heben sich nach Anfärbung mit Boraxcarmin die Kerne des Ovidukts und der Ovariolen durch ihre leuchtend rote Farbe von den nur blass gefärbten Kernen des Peritonealschlauches ab. Der Ovidukt hat Ovar-vorn eine Breite von etwa 40 μm . Sein Lumen weist hier einen Durchmesser von etwa 10 μm auf. Der weitaus grösste Teil des Ovidukts jedoch ist im Durchschnitt nur etwa 15 μm breit mit einem Lumen von etwa 3 μm im Durchmesser. Kernteilungsfiguren sind fast regelmässig am Ovidukt zu beobachten.

Nur in den ersten der Vagina am nächsten liegenden 5-7 Ovariolen, die eine durchschnittliche Länge von etwa 1 200 μm aufweisen, sind die einzelnen Oogenesestadien zu unterscheiden. Jede dieser Ovariolen enthält zum Zeitpunkt des Schwärmens 20-35 Oocyten. Davon sind 5-15 in der Prophaseregion und 15-20 in der mittleren und in der terminalen Wachstumsregion. Bis zu 3 Oocyten einer Ovariole bauen zu gleicher Zeit Dotter ein. Die am weitesten entwickelten Oocyten des letzten Nymphenstadiums befinden sich dagegen noch in der Vor-dotterphase.

Die sich an die ersten Ovariolen unmittelbar anschliessenden 4-6 Ovariolen sind etwa 200 μm lang und enthalten 6-8 Oocyten in der mittleren Wachstumsphase. Die Länge der Ovariolen nimmt in Richtung auf das Ovar-Hinterende allmählich ab. Es folgen Ovariolen mit 3 und danach mit nur einer wachsenden Oocyte; Ovariolen, deren am weitesten entwickelte Oocyten sich im Stadium des Eintritts in die Prophase befinden oder erst im Stadium des prämeiotischen Wachstums. Diejenigen Ovariolen, deren am weitesten entwickelte Oocyten im Stadium der beginnenden Prophase sind, haben eine Länge von etwa 60 μm . Der weitaus grösste Teil der Ovariolen jedoch ist im Durchschnitt nicht länger als 40 μm .

Die am wenigsten entwickelten Ovariolen nehmen mehr als 2/3 des Ovars ein. Jede einzelne dieser Ovariolen hat die Form eines Schlauches mit einem Durchmesser von etwa 6 μm , der sich im Endfaden verjüngt und enthält 10-15 Kerne im Interphasestadium. Diese liegen eng zusammen und sind meist abgeplattet. Ihre Längsachsen stehen dann senkrecht zur Tunica. Eine Trennwand zum Endfaden ist nicht zu erbennen. Die Kerne des Endfadens sind aber dadurch zu unterscheiden, dass sie blasser gefärbt sind, kugelförmige Gestalt besitzen und mehr oder weniger weit auseinander liegen. In dem Masse, in dem

sich die Präoocyten vergrössern, verbreitert sich allmählich der proximale Abschnitt der Ovariolen.

Für die am wenigsten entwickelten Ovariolen ist ferner charakteristisch: Sie stehen eng nebeneinander und dabei fast senkrecht zum Ovidukt. In Richtung auf Ovar-vorn nehmen die Abstände zwischen den sich allmählich verlängernden Ovariolen zu (8 μm , 20 μm , 45 μm usw.). Ausserdem werden die Winkel, die die Ovariolen mit dem Ovidukt bilden, kleiner. Je länger also eine Ovariolen ist, desto mehr steht sie zum Ovidukt geneigt (Abb. 1). Bei den am weitesten entwickelten Ovariolen gehen die Abstände dadurch wieder verloren, dass sich die Erstoocyten erheblich verbreitern. Breitendurchmesser dottereinbauender Erstoocyten von schwärmenden Weibchen liegen zwischen 130 und 160 μm . Ovariolen fortgeschrittener Entwicklungsstadien nehmen an Beweglichkeit zu, da ihre Ovariolenstiele länger werden. Es wurden Durchschnittswerte von 100 μm gemessen. Für das gesamte Ovar ist charakteristisch, die Endfäden von Gruppen von Ovariolen sind jeweils zu Bündeln zusammengeschlossen, die in Richtung auf das Ovar-Hinterende ziehen.

Bei einer grossen Zahl schwärmender Geschlechtstiere kann die Mehrzahl der dottereinbauenden Erstoocyten Defekte aufweisen. Z.B. wurden bei 43 von 60 Weibchen an einem Teil oder an sämtlichen Erstoocyten folgende Schäden gefunden: Die Kerne des Follikelepithels sind regellos verteilt und besitzen unregelmässige Gestalt. Kernteilungsfiguren sind nicht vorhanden. Es finden sich zahlreiche pyknotische Kerne. In der Oocyte sind die Dotterkugeln grösser als in den entsprechenden Stadien, die sich normal entwickeln. Ausserdem ist der Dotter unregelmässig verteilt. Einzelne Dotterkugeln liegen zwischen der Tunica und den Follikelzellen.

II. Ovar der Imago 4 Monate nach dem Schwärmen.

Weibliche Geschlechtstiere, die sogleich nach dem Schwärmen angesetzt worden waren und 4 Monate später untersucht wurden, hatten bis zu diesem Zeitpunkt im Durchschnitt 36 Larven herangezogen.

Das Einsetzen der Physogastrie ist noch nicht festzustellen. Gegenüber denjenigen Weibchen, die unmittelbar nach dem Schwärmen untersucht wurden, hat sich die Zahl der verlängerten Ovariolen mit dottereinbauenden Oocyten kaum vergrössert. In zwei Weibchen wurden jeweils an einem Ovar 8 Ovariolen gezählt, deren am weitesten entwickelte Oocyten in der Dottereinbauphase waren. Jedoch haben die ersten Ovariolen deutlich an Länge zugenommen. Die am weitestern entwickelten Ovariolen enthalten bei einer Länge von etwa 2 000 μm durchschnittlich 60 Oocyten in der Prophase — und in der Wachstumsregion. Die ersten Oocyten sind dabei nicht berücksichtigt, da sie durchschnittlich weiterentwickelt waren als die Erstoocyten eines schwärmenden Weibchens.

Der Ovariolen-freie Teil des Ovidukts ist in der Nähe des Ovars breiter geworden und misst jetzt etwa 130 μm . Die nach innen vorspringenden Falten der Ovidukt wand sind noch vorhanden.

III. Ovar der physogastrischen Imago.

Die Ovarlängen der hier beschriebenen physogastrischen Geschlechtstiere liegen im fixierten Zustand zwischen 17 mm und 94 mm. Die Königin mit der ausgeprägtesten Physogastrie war im Leben 112 mm lang und 24 mm breit und wog 20,2 g.

Der grösste Teil des physogastrischen weiblichen Abdomens wird von den beiden

Ovarien ausgefüllt. Diese liegen dem Darm auf und umlappen ihn. Bei alten Weibchen mit einer sehr ausgeprägten Physogastrie kann der Darm völlig umhüllt sein. Der Abdruck des Darmes ist in Form einer Eindellung an den Ovarien zu erkennen (Abb. 2).

Die Seiten des Ovars sind durch ihre Lage im weiblichen Abdomen charakterisiert und werden von mir als Weibchen-mediane, Weibchen-dorsale, Weibchen-laterale und Weibchen-ventrale oder kurz als mediane, dorsale, laterale und ventrale Seite des Ovars bezeichnet.

Die mediane Seite des Ovars ist abgeplattet, die übrigen Seiten sind rund. Die Mehrzahl der Endfäden der Ovariolen strebt zur medianen Ovarseite und in Richtung auf den Ovar-Hinterpol. Das hat zur Folge, die Oberfläche der lateralen Seite des Ovars wird überwiegend durch dichtgedrängt liegende vor allem dottereinbauende Oocyten gebildet, welche auf der gegenüberliegenden Medianseite von den Endfäden der Ovariolen verdeckt werden (Abb. 2). Wie sich in günstigen Fällen besonders am Ovar-Hinterende beobachten lässt, divergieren die Richtungen der an der lateralen Ovarseite in den Ovidukt mündenden Ovariolen nach dorsal oder ventral und zwar beiderseits einer Linie, die der Halbierungslinie der lateralen Ovarseite entspricht. Manchmal lässt sich auch ein Unterschied zwischen dorsal und ventral daran erkennen, dass ventral deutlich mehr Endfäden liegen als dorsal.

Zwischen den einzelnen Ovariolen befindet sich Peritonealgewebe. Weitlumige Tracheen dringen bis zum Ovidukt vor. Die Oberfläche des Ovars ist von einer dünnen Peritonealhülle umgeben. 6 Stigmen entsendenden Tracheen an das Ovar. Für Weibchen mit stark ausgeprägter Physogastrie (etwa 80 mm langes Abdomen) gilt, diejenigen Tracheen eines Stigmas, welche die

laterale Ovarseite versorgen, sind von Fettkörper umhüllt, diejenigen aber, die zur Dorsalseite des Ovars und zum Darm ziehen, sind frei von Fettkörper. Dagegen sind bei Weibchen mit weniger langem Abdomen (etwa 40 mm) auch einzelne zum Darm ziehende Tracheen in Fettkörper eingebettet. Die in Fettkörper eingeschlossenen Tracheen sind jeweils radiär um ein Stigma angeordnet und liegen der lateralen Ovarseite auf.

Die Ovariolen ziehen vom Ovidukt ausgehend nicht parallel in Richtung auf das Ovar-Hinterende, sondern mehrere von ihnen liegen jeweils eng zusammen und ihre Endfäden sind zu einem Bündel zusammengeschlossen (Abb. 2). Zwischen benachbarten Gruppen von Ovariolen befinden sich jeweils kleine Zwischenräume. Die Richtungen benachbart liegender Bündel von Endfäden weichen mehr oder weniger voneinander ab. Am Hinterende des Ovars schlägt die Richtung der Ovariolen um. Die dorsalen, lateralen, ventralen und in das Endstück des Ovidukts mündenden Ovariolen biegen um den Hinterpol herum nach Ovar-vorn und ihre Endfäden laufen an einer Stelle der Medianseite zusammen, die von dem Aufhängeband des Ovars verdeckt wird (Abb. 2 b).

Vom vorderen Drittel der Medianseite des Ovars ausgehend formiert sich ein Teil der Endfäden zu dem Aufhängeband (Abb. 2 b). Dieses läuft mit dem entsprechenden Aufhängeband des gegenüberliegenden Ovars zusammen, gabelt sich am Hinterende ein- oder zweimal und ist an der dorsalen Mediane des Metathorax und/oder des 1. Abdominalsegments befestigt.

Derjenige Abschnitt des Ovidukts, der in leichten Windungen das Ovar durchzieht, nimmt an Breite stärker zu als der zur Vagina ableitende Teil. Z.B. misst bei einem Weibchen mit einem Ovar von 85 mm Länge das Lumen des Oviduktes auf der Höhe des

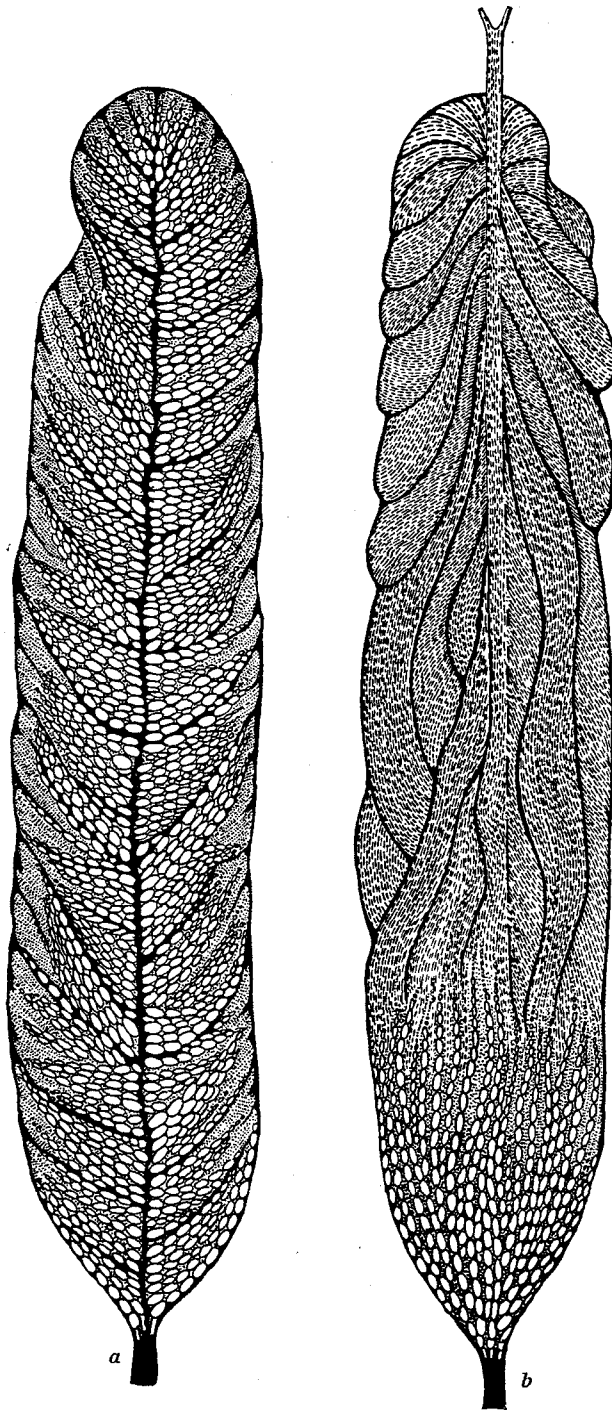


ABB. 2. — Ovar eines physogastrischen Weibchens.
a) Lateralseite, b) Mediansseite. Halbschematische Zeichnung. 1,8 ×.

Ovars etwa 700 μm im Durchmesser. In einem kurzen trichterförmigen Abschnitt vor dem Ovar verzüngt sich der Ovidukt. Der Durchmesser seines Lumens beträgt hier nur etwa 230 μm und entspricht damit nicht ganz der Breite eines ablagebereiten Eies mit etwa 300 μm im Durchmesser. Der Ovariolen-freie Teil des Ovidukts ist bei einem Weibchen mit einem Ovar von 85 mm Länge etwa 5 mm lang. Die nach innen vorspringenden Falten des Ovidukts sind schon bei einem Weibchen mit einem Ovar 17 mm Länge verschwunden. Die Eier werden einzeln durch den Ovariolen-freien Abschnitt des Ovidukts transportiert, wobei dieser ständig lokal gedehnt wird. Mit der Vergrößerung des Ovars nehmen auch die Ovariolenstiele an Länge zu. Bei vollentwickelten Ovariolen liegen die Durchschnittswerte bei 470 μm .

Vergleicht man Ovarien unterschiedlicher Länge, dann lassen sich folgende Beobachtungen machen: Von Ovar-vorn ausgehend vergrößert sich allmählich die Zahl der an Länge zunehmenden Ovariolen. Die Ovariolen am Vorderende des Ovars erreichen auch als erste ihre jeweils maximal mögliche Länge. Es besteht nämlich eine deutliche Beziehung zwischen der Länge der Ovariolen und der Länge des Ovars. Mit zunehmender Ovarlänge steigt der maximale Längenwert der Ovariolen.

Nicht alle Ovariolen eines bestimmten Ovarabschnittes entwickeln sich zu gleicher Zeit. Zwischen ausgewachsenen Ovariolen findet man einzelne kurze von unterschiedlicher Länge, von denen die am wenigsten entwickelten aber immerhin Oocyten des mittleren Wachstums aufweisen. Z.B. sind in einem Ovar von 44 mm Länge die am wenigsten entwickelten Ovariolen etwa 1 000 μm , die am weitesten entwickelten aber etwa 9 400 μm lang. Die Erstoocyten der kurzen Ovariolen befinden sich in der Vordotterphase.

Die kürzesten Ovariolen im Ovar physogastrischer Weibchen sind also wesentlich weiterentwickelt als die Ovariolen früher Entwicklungsstadien im Ovar schwärmer Weibchen. Ovariolen dieser Länge oder noch kürzere konnten in den Ovarien physogastrischer Weibchen niemals beobachtet werden.

Die Verlängerung der Ovariolen erfolgt ausserdem nicht an allen Seiten ganz gleichmässig von Ovar-vorn nach Ovar-hinten. Z.B. sind in einem Ovar von 50 mm Länge am Hinterende die Ovariolen der Medianseite weniger entwickelt als die der Lateralseite. An der Medianseite stehen dichtgedrängt Ovariolen mit einer Länge von durchschnittlich 1,8 mm, deren Erstoocyten sich in der Vordotterphase befinden. Demgegenüber weisen die Ovariolen der lateralen Seite, deren am weitesten entwickelte etwa 9 mm lang sind, ablagebereite Oocyten auf.

Während also an der gesamten Ovarlänge vollentwickelte Oocyten abgegeben werden können, liegen zwischen reifen Ovariolen anfangs mehrere Hundert weniger entwickelte, deren Zahl im Laufe des Imaginallebens abnimmt. Die kurzen Ovariolen unterschiedlicher Länge folgen nämlich in ihrer Entwicklung nach. Von der Länge des Ovars abhängig nehmen von Ovar-vorn ausgehend auch die kurzen Ovariolen weiter an Länge zu. Die maximale Länge des Ovars dürfte erreicht sein, wenn sämtliche Ovariolen voll entwickelt sind. Weibchen, deren Ovar eine Länge von etwa 94 mm aufweist, sind der maximal möglichen Vergrößerung des Abdomens sehr nahe. Es finden sich im Hinterteil des Ovars nur einige wenige nicht voll entwickelte Ovariolen.

Auf einem Ovidukt-Abschnitt von 11 mm Länge wurden insgesamt 385 Ovariolen gezählt. Nimmt man eine maximale Ovidukt-Länge von etwa 90 mm an und einen gleichmässigen Besatz mit Ovariolen, dann kommt

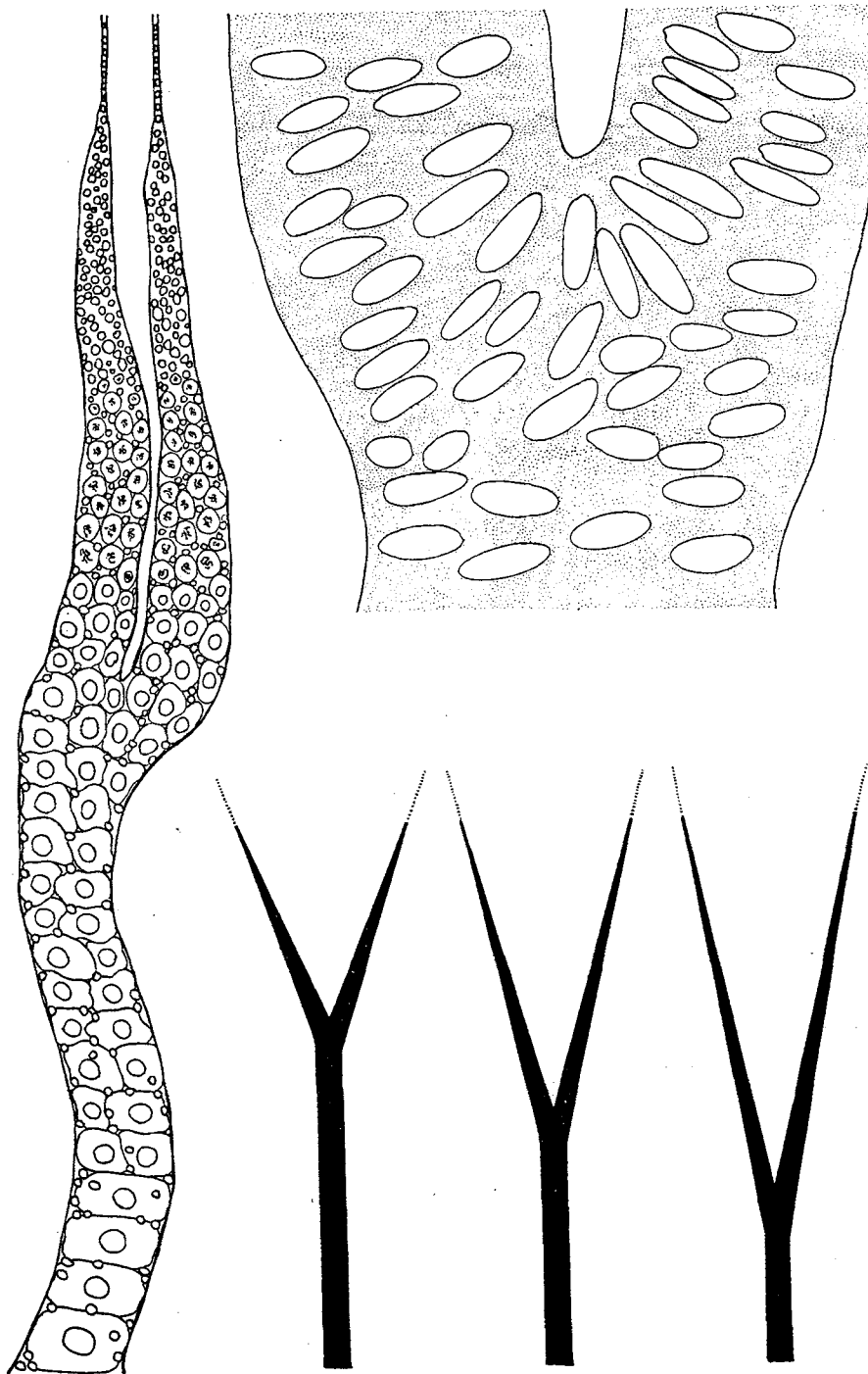


ABB. 3. — « Gegabelte » Ovariolen vom Ovar eines physogastrischen Weibchens. Halbschematische Zeichnungen.

man auf eine Zahl von etwa 3 000 Ovariolen pro Ovar.

Mit der Längenzunahme der Ovariolen steigt die Zahl der Oocyten der mittleren und der terminalen Wachstumsregion: (Länge in μm , Oocytenzahl) 1 980, 42; 3 550, 81; 9 150, 157; 16 410, 356. Die Zahl der gleichzeitig dottereinbauenden Oocyten nimmt ebenfalls zu: 3 550, 3; 9 150, 6; 16 410, 16. Auch das Germarium und die prämeiotische Wachstumsregion erfahren eine Verlängerung. Diese Region ist bei einer Ovariole mit einer Länge von 3 550 μm etwa 140 μm lang, 230 μm wurden gemessen an einer Ovariole mit einer Länge von 16 410 μm .

Vereinzelt findet man in Ovarien physogastrischer Königinnen « gegabelte » Ovariolen, bei denen es sich um die teilweise Verschmelzung von jeweils zwei Ovariolen während früher Entwicklungsstadien handeln dürfte (Abb. 3).

Von einer bestimmten Länge des Ovars an (etwa 75 mm) ist an den Ovariolen auf der Höhe des Germariums eine wulstartige Verdickung der Tunica propria zu beobachten. Diese Verdickungszone variiert zwar in ihrer Form, sie ist aber bei allen Ovariolen eines Ovars unabhängig von der Länge vorhanden.

Auch bei den verlängerten Ovariolen ist eine Trennwand zwischen Germarium und Endfaden nicht zu erkennen. Wie im Falle der Ovariolen des schwärmenden Weibchens sind die Kerne des Germariums intensiver gefärbt und liegen eng zusammen, während zwischen den kugligen Kernen des Endfadens mehr oder weniger grosse Zwischenräume bestehen.

Auch in vollentwickelten Ovariolen kann es zur Fehlentwicklung einzelner Oocyten kommen. Störungen sind vor allem unter den ersten 6 Follikeln einer Ovariole zu beobachten. Es handelt sich um Mitosestörungen im Follikelepithel, Pyknose, Kernzerfall und um ungleichmässigen Dottereinbau.

IV. Zur imaginalen Entwicklung der übrigen abdominalen Organe.

Das Receptaculum seminis (Rec.) hat die Form eines blind endenden Schlauches, der von proximal nach distal an Gesamtdurchmesser, d.h. an Wandbreite und an Lumendurchmesser, zunimmt (Abb. 4 b, c). Entsprechende Werte für den Gesamtdurchmesser sind von einem jungen Weibchen und von einem physogastrischen mit Ovarien von 85 mm Länge: proximal 70 bzw. 150 μm und distal 160 bzw. 310 μm . Der Schlauch ist in seiner ganzen Länge mit Chitin ausgekleidet, das nach innen vorspringende unregelmässige Falten aufweist. Rec. schwärmender Weibchen enthalten niemals Spermien. In Rec. physogastrischer Weibchen trifft man sie auf der ganzen Länge des Schlauches oder nur in seinem distalen Teil. Die Anzahl der Spermien pro Abschnitt des Rec. nimmt entsprechend der Lumenverbreiterung von proximal nach distal zu. Das Rec. sitzt der Vagina auf und sein gewundener Schlauch ist beim jungen Weibchen kaudalwärts geneigt, beim alten aber nach kranial umgeklappt (Abb. 4 a, b).

Im Zusammenhang mit der Physogastrie erfährt das Rec. eine Vergrößerung, die in erster Linie die Wandbreite, aber auch Lumendurchmesser und Länge des Schlauches betrifft. Vorallem die Drüsenschicht der Rec.-Wand wird im Laufe des Imaginallebens verstärkt und ist bei Weibchen mit ausgeprägter Physogastrie mehr als 5 mal so breit wie die entsprechende Schicht von Rec. schwärmender Weibchen. (Abb. 4 a, b).

Die in den Genitalraum sezernierende akzessorische Geschlechtsdrüse (Ge.-Drüse) besteht aus zwei Ästen sich gabelnder blind endender Schläuche. Wie im Falle des Rec. münden zahlreiche intrazelluläre Drüsen-

kanälchen in das Lumen der Schläuche (Abb. 5 *a, b*). Die Kanälchen können einzeln oder in Gruppen stehen. Ferner ist charakteristisch, sie verjüngen sich nicht an ihrem distalen Ende und biegen auch nicht wieder in Richtung auf das Lumen um, wie es für die Kanälchen des Rec. typisch ist. Bei Weibchen mit sehr ausgeprägter Physogastrie kann das Lumen exzentrisch liegen und innerhalb des Schlauches in Windungen verlaufen. Die meisten Kerne sind um das

gastrischer Weibchen können auch die Durchschnittswerte der Schläuche beider Äste deutlich voneinander abweichen.

Bei vier schwärmenden Weibchen wurden Messungen vorgenommen: (Extremwerte Gesamtbreite; Extremwerte Lumen-durchmesser in μm) 30/42,5; 15/25,5. Zum Vergleich ein Weibchen mit einem Ovar von 45 mm Länge. Die Drüsenschläuche sind mehr als 3 mal so lang wie diejenigen der schwärmenden Weibchen. Die entsprechen-

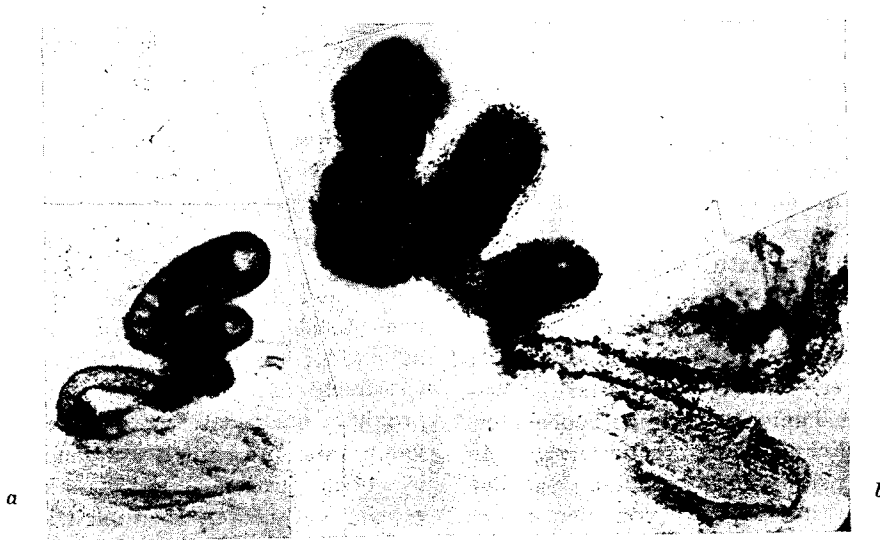


Abb. 4. — Receptaculum seminis eines schwärmenden (*a*) und eines physogastrischen (*b*) Weibchens. 50 \times .

Lumen angeordnet. In den dicken Schläuchen physogastrischer Weibchen treten dem Aussenrand zu Riesenkerne auf.

Die Schläuche der Ge.-Drüse nehmen im Zusammenhang mit der Vergrößerung des Abdomens an Länge und an Gesamtdurchmesser zu. Hierbei findet vor allem eine Verbeiterung der Wand statt (Abb. 5 *a, b*). Man muss dabei berücksichtigen, die Schläuche eines Astes können sich hinsichtlich ihres Breitendurchmessers erheblich unterscheiden. Im Falle der Drüsen physo-

den Extremwerte beider Äste sind: 91/179 und 112,5/166,5; 33/54 und 50/62,5. Bei einem Weibchen mit einem Ovar von 85 mm Länge war der dickste Schlauch 312 μm breit und besass ein Lumen von 33 μm im Durchmesser.

Die chitinige Auskleidung des Lumens ist bei den Drüsenschläuchen schwärmender Weibchen stark gefaltet, bei denjenigen physogastrischer Weibchen aber nur leicht gefaltet oder glatt (Abb. 5 *a, b*).

Beim schwärmenden Weibchen wurden

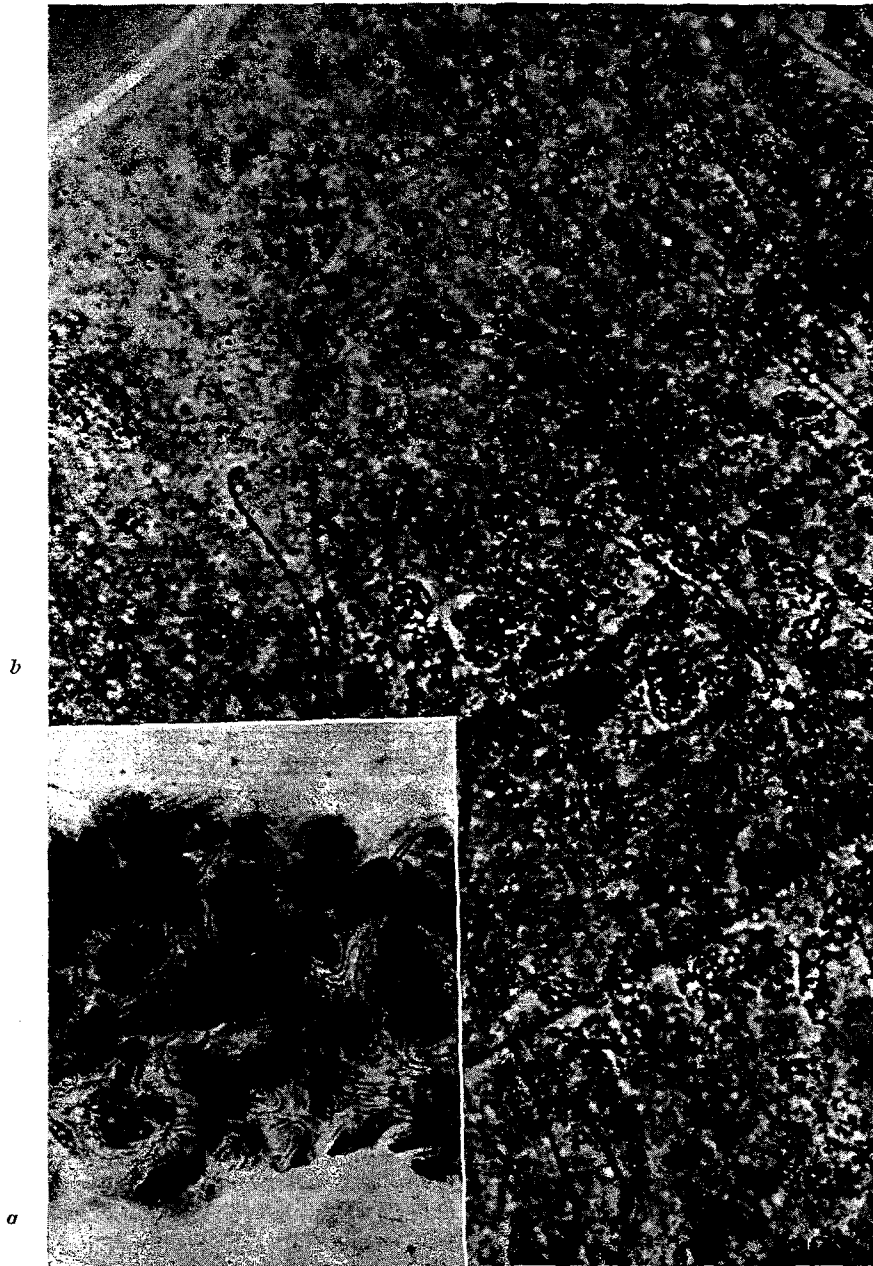


ABB. 5. — Akzessorische Geschlechtsdrüse eines schwärmenden (*a*) und eines physogastrischen (*b*) Weibchens. Beachte: Wanddicke (in *a* nur eine Kernbreite), kutikulare Intima, Drüsenkanäle. 1350 \times .

am Herzschlauch 9 offene Ostienpaare gezählt, von denen das erste Paar im Metathorax liegt. Der Herzschlauch endet im 9. Abdominalsegment. In dem Masse, in dem sich das Abdomen vergrössert, nimmt auch der Herzschlauch an Länge und an Breite zu. Bei einem Weibchen mit einem Ovar von 85 mm Länge ist der Durchmesser des Herzschlauches etwa 5 mal so gross wie derjenige eines schwärmenden Weibchens. Die Zahl der Kerne pro Areal ist dabei deutlich erhöht. Zwischen zwei voneinander getrennten Tergiten liegen jeweils paarweise grosse Bündel von Flügelmuskeln. Diese sind soweit voneinander getrennt, dass die zwischen den Bündeln verlaufenden Muskeln parallel zum Herzschlauch angeordnet sind. Eine Vermehrung der Zahl der Ostienpaare wurde nicht festgestellt.

Im Falle des Herzschlauches und der Flügelbuskeln bleiben im Zusammenhang mit der imaginalen Entwicklung die Proportionen erhalten. Das gilt für den Darm nicht. Bei 5 weiblichen Schwarmtieren mit einer durchschnittlichen Länge von jeweils 12 mm beträgt die Gesamtlänge des Darmes im Durchschnitt jeweils 14 mm. Davon entfallen auf den Vorderdarm 6,8 mm, auf den Mitteldarm 2,6 mm und auf den Enddarm 4,6 mm. Der Darm eines Weibchens mit ausgeprägter Physogastrie (Gesamtlänge 97 mm) weist demgegenüber eine Gesamtlänge von 159 mm auf. Der Vorderdarm ist 9 mm, der Mitteldarm 138 mm und der Enddarm 12 mm lang.

Die auffallendsten Unterschiede zwischen Organen von schwärmenden und physogastrischen Weibchen findet man bei den Malpighischen Gefässen (Abb. 6), von denen *Odontotermes* 4 besitzt, nämlich je zwei an einer Seite. Die Schläuche der jungen Weibchen sind durchschnittlich 70 μ m breit und haben eine glatte Oberfläche. Ihr Epithel enthält nur wenige Kerne, die sich in der Grösse erheblich unterscheiden können

(Abb. 6 a, b). Die längsten Durchmesser der grössten Kerne können 20 μ m erreichen. Einzelne Kerne lassen Degenerationserscheinungen erkennen. Die Schläuche physogastrischer Königinnen sind gegliedert, d.h. stark gelappt (Abb. 6 c). Bei einem Weibchen mit einer Gesamtlänge von 97 mm wurden an den engsten Stellen durchschnittlich 420 μ m gemessen, an den dicksten dagegen etwa 1 200 μ m. Die Epithelbreite einer Seite beträgt etwa 45 μ m im Durchmesser. Zahllose Kerne, deren längster Durchmesser 9 μ m erreicht, liegen eng aneinander (Abb. 6 d). Mit der maximalen Länge von mehr als 100 μ m sind die Malpighischen Gefässe wesentlich länger als diejenigen junger Weibchen.

Die Rumpfganglienkette ist zusammengesetzt aus den 3 Thorakal-Ganglienpaaren, deren Durchmesser etwa 3 mal so gross ist, wie derjenige der nachfolgenden 5 Abdominal-Ganglienpaare. Das 6. der im Abdomen liegenden Ganglienpaare unterscheidet sich dadurch von den übrigen, dass es etwa um die Hälfte grösser ist. Mit fortschreitender Physogastrie verlängern sich die Konnektive der Ganglienkette im Abdomen. Bei einem Weibchen mit einer Länge von 97 mm ist der Abstand etwa zwischen dem 3. und dem 4. abdominalen Ganglienpaar 2 mal so gross wie die Entfernung zwischen dem 3. Thorakal- und dem 6. Abdominal-Ganglienpaar eines schwärmenden Weibchens. Sowohl Ganglien als auch Konnektive nehmen an Grösse zu. Die abdominalen Ganglien eines physogastrischen Weibchens (97 mm Gesamtlänge) sind etwa 1,5 mal so gross wie diejenigen schwärmender Weibchen. Bei jungen Weibchen wurden durchschnittlich 40 μ m als Durchmesser eines Konnektivs gemessen. Die Konnektive eines 97 mm langen Weibchens sind dagegen etwa 110 μ m breit. Einzelne Mitosefiguren weisen Wachstum durch Zellvermehrung aus.

Die Flankenhäute junger Weibchen zeich-

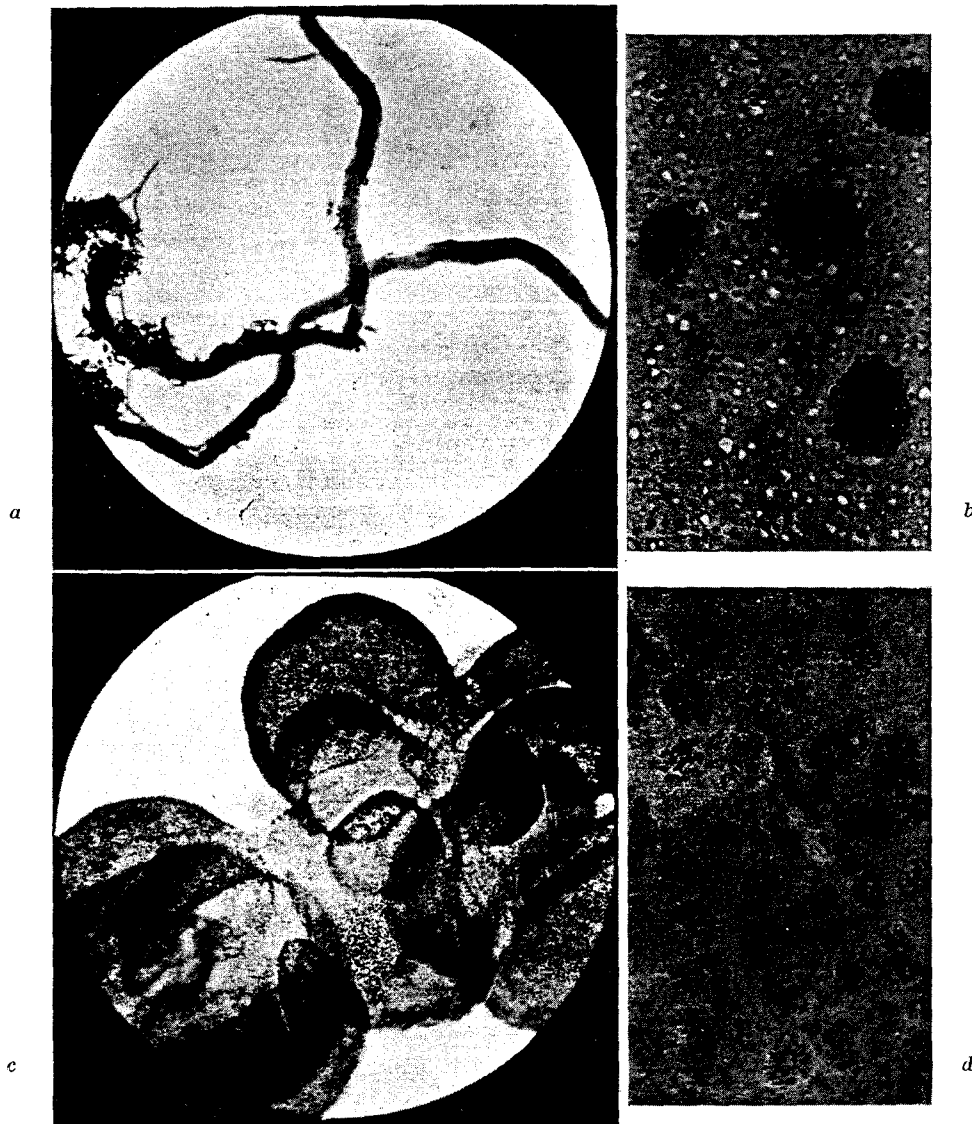


ABB. 6. — Malpighische Gefässe eines schwärmenden (*a*)
und eines physogastrischen (*c*) Weibchens.
b, d : Ausschnitte von *a, c*. *a, c* : 40 ×; *b, d* : 600 ×.

nen sich durch eine grosse Zahl von Setae aus. Diese sind fast alle an der Spitze ein- oder mehrmals gegabelt (Abb. 7 *a*). Die Abstände der Setae untereinander liegen zwischen 55 und 80 μm . Für die Flan-

kenhäute junger Weibchen ist ferner charakteristisch: Eine jede Seta mit ihrem Basalring befindet sich ziemlich im Zentrum eines runden Areals, dessen Membran glatt ist. Die umgebende Membran dagegen ist

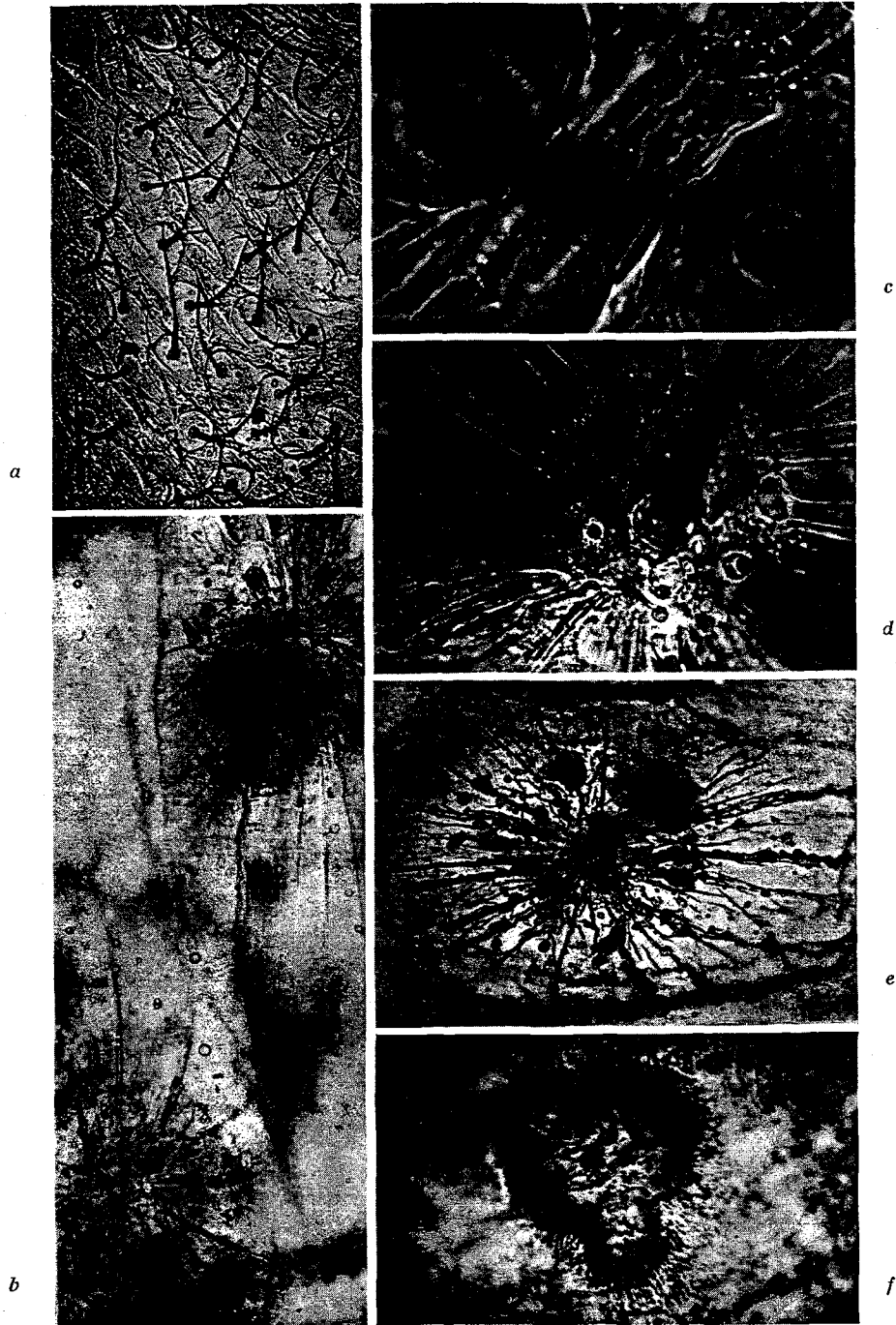


ABB. 7. — Flankenhaut mit Setae, Seta-Arealen und epidermalen Zellkomplex von einem schwärmenden (*a, c*) und einem physogastrischen (*b, d, e, f*) Weibchen. *a, b, e, f* : 70 ×, *cd* : 450 ×.

wellig und faltig (Abb. 7 c). Die zwischen den in Reihen angeordneten Setae und in Längsrichtung des Tieres liegenden Membranfaltungen sind gegenüber den dazu senkrecht verlaufenden verstärkt. Zwischen den Zellen der Epidermis, die eine gleichmässige Schicht bilden, fallen die unter den Setae liegenden Haarkerne durch ihre intensive Anfärbarkeit auf.

Mit zunehmender Vergrösserung des Abdomens werden die Setae räumlich immer weiter voneinander getrennt (Abb. 7 b). Z.B. liegen bei einem Weibchen mit einer Gesamtlänge von 85 mm die direkten Abstände der Setae untereinander zwischen 900 und 1 200 μm . Ausserdem werden die Bereiche um die Setae modifiziert. Es treten vakuolenartige und radiäre Strukturen in der Membran um die Basalringe auf (Abb. 7 d, e). Die Areale mit der Seta jeweils im Zentrum werden gleichzeitig über das Niveau der umgebenden Membranbereiche gehoben. Auch im Falle des physogastrischen Weibchens bildet die Epidermis mit Ausnahme der direkt unter den Setae liegenden Areale eine gleichmässige Zellschicht. Unter den Setae jedoch entstehen charakteristische Kern- und Zellgruppierungen, die die lokalen Erhebungen der Membran ausfüllen (Abb. 7 f). Epidermiszellen bilden allseitig eine randliche Erhebung und unterlagern die Membran. Im Zentrum findet man regelmässig degenerierende Zellen bzw. Kerne.

Je ausgeprägter die Physogastric ist, um so weniger Setae findet man. Manchmal sind nur noch Stümpfe vorhanden. Der Basalring ist jedoch stets zu erkennen.

Die die Epidermis unterlagernden dorsoventral verlaufenden Lateralmuskeln und auch die dorsal und ventral liegenden Längsmuskeln werden im Laufe des Imaginallebens erheblich verstärkt und ermögli-

chen die peristaltische Bewegung des Abdomens, mit deren Hilfe auch die Königin mit der ausgeprägtesten Physogastric zu einer, wenn auch sehr langsamen, Fortbewegung befähigt ist.

Stigmen junger und physogastrischer Weibchen unterscheiden sich nicht nur hinsichtlich ihrer Gestalt und Grösse, sondern auch hinsichtlich ihrer Struktur. Bei jungen Weibchen ist jeweils eine Atemöffnung innerhalb des fast kreisrunden Atriums in die Tiefe versenkt. Die chitinige Auskleidung ist in zahlreiche kleine zum Teil hexagonale Felder gegliedert, deren Ränder aufgebogen sind. In der Umgebung der Atemöffnung tragen die Ränder kleine Fortsätze. Ein Reusenapparat ist nicht ausgebildet. Der längste Durchmesser eines Atriums beträgt im Durchschnitt 220 μm .

Demgegenüber misst der längste Durchmesser des Atriums des Stigmenapparates eines 94 mm langen Weibchens durchschnittlich 2 200 μm . Ebenfalls nach innen versenkt liegen auf dem Boden der spaltförmigen Vertiefung mehr als 60 ovale Öffnungen von unterschiedlichem Durchmesser. Diese sind unregelmässig verteilt. Eine Forderung an der Oberfläche ist nicht zu erkennen. Es sind statt dessen kleine Falten ausgebildet, die in der Längsrichtung des Stigmas verlaufen oder aber einzelne und Gruppen von Atemöffnungen konzentrisch umgeben. Diese können kleine Fortsätze tragen. Reusenapparate sind nicht vorhanden.

Von den Atemöffnungen gehen sehr dünne Stigmenäste aus, die sich sogleich in mehrere sehr dicke Tracheen aufspalten. Die Durchmesser dieser Tracheen sind durchschnittlich 10 mal grösser als diejenigen schwärmender Weibchen. Daneben treten sehr breite bandförmige Tracheen auf, und es kommen auch Tracheen-Verbindungen zwischen jeweils zwei Stigmen vor.

DISKUSSION

Nur wenige Imagines von Insekten schlüpfen mit völlig funktionsbereiten Gonaden, wie z.B. Ephemeriden und manche Schmetterlinge. Bei den meisten Imagines jedoch ist die Ausreifung der Ovarien nötig, bis von den Ovariolen reife Oocyten abgegeben werden können.

Das Weibchen von *Odontotermes (Odontotermes) badius* Haviland kann wenige Tage nach dem Schwärmen und Abwerfen der Flügel die ersten Eier legen. Zu diesem Zeitpunkt sind in beiden Ovarien insgesamt 10-14 Ovariolen so weit entwickelt, dass sie reife Oocyten in den Ovidukt entlassen können. Dieser erste zum Heranreifen der am weitesten entwickelten Ovariolen erforderliche Zeitabschnitt nimmt von der Imaginalhäutung bis zur ersten Eiablage einige Wochen in Anspruch.

Es schliesst sich ein zweiter Zeitabschnitt an, der mehrere Jahre dauern kann. In dieser Zeit wird die Zahl der reifen Ovariolen gewaltig erhöht. Die Gesamtzahl an Ovariolen pro Ovar ist allerdings in der Imago festgelegt und beträgt etwa 6 000 Ovariolen für beide Ovarien. BUGNION und POPOFF (1912) zählten bei *Odontotermes (Hypotermes) obscuriceps* Wasmann in einem Ovar 2 420 Ovariolen.

Ausserdem nehmen die Ovariolen sehr stark an Länge zu, wodurch die Eiproduktion noch erhöht wird. Mit der Verlängerung der Ovariolen steigt die Zahl der gleichzeitig dottereinbauenden Oocyten. Das bedeutet, es können schnell hintereinander Chorion-umhüllte Oocyten zur Ablage gebracht werden. Bei der zu den primitiven Termiten zu zählenden *Kalotermes flavicollis* Fabricius ist zwar die Zahl der Ovariolen pro Ovar auf 7 begrenzt, ältere Weibchen können aber deshalb mehr Eier legen, weil auch

in diesem Falle die Ovariolen im Laufe des Imaginallebens an Länge zunehmen (TRUCKENBRODT, 1966).

Es ergab sich keinerlei Hinweis, dass während des Imaginallebens neue Ovariolen entstehen können. Die am wenigsten entwickelten Ovariolen im Ovar eines physogastrischen Weibchens haben eine bestimmte Minimallänge. Kürzere oder « Knospen » von Ovariolen fanden sich niemals und an keiner Stelle des Ovidukts.

Der Abdominalraum eines schwärmenden Weibchens von *Odontotermes* würde nicht ausreichen, um auch nur einen kleinen Teil der Ovariolen eines Ovars heranreifen zu lassen. Die Verlängerung und Verbreiterung des Ovars wird erst dadurch ermöglicht, dass sich das Abdomen dem Wachstum des Ovars anpassen und an Grösse zunehmen kann. Physogastrie ist nicht auf Termiten beschränkt. Beispiele für Vergrößerungen des Abdomens der Imago, die jedoch verschiedene Ursachen haben können, sind u.a. : In Termiten-Nestern lebende Staphyliniden (Coleoptera) und Termitoxeniidae (Diptera), die sog. Honigtöpfe der Ameisen (Hymenoptera) und der Sandfloh Tunga (Aphaniptera) (WEBER, 1954; KISTNER, 1969).

Die vorliegenden Befunde, die noch durch Einzeluntersuchungen ergänzt werden müssen, machen deutlich : Bei der Physogastrie von *Odontotermes* handelt es sich weder um die Hypertrophie eines einzelnen Organs oder weniger Organe, noch ist die Vergrößerung des Abdominalraumes die Folge einer starken Dehnung der Häute zwischen den Skleriten. Gegen eine starke Dehnung der Häute eines schwärmenden Weibchens spricht allein schon die Tatsache, dass die Kutikula etwa im Bereich der Flankenhäute

mit zunehmender Physogastrie nicht dünner sondern dicker wird. Unregelmässigkeiten der Epidermis, die durch spätere Dehnungen ausgeglichen werden könnten, wurden nicht gefunden. Auch eine Verdünnung der Epidermisschicht wurde nicht beobachtet.

Dehnungen von begrenztem Umfang scheinen allerdings möglich, wie es etwa die Membranbereiche zwischen den Setae oder aber die kutikuläre Intima der akzessorischen Geschlechtsdrüse ausweisen. Die Interskleritalhäute sind durch parallel zu den Skleriten verlaufende Falten der Membran ausgezeichnet. Nach elektronenmikroskopischen Untersuchungen von BORDEREAU (1967, 1968) sollen sekundäre Faltungen der Epikutikula und der äusseren Zone der Endokutikula der Interskleritalhäute eine teilweise Verlängerung des Abdomens ermöglichen.

Im Zusammenhang mit der Physogastrie nehmen alle abdominalen Organe an Grösse zu. Auf das starke Wachstum des Mitteldarms physogastrischer Königinnen haben schon NOIROT-TIMOTHÉE und NOIROT (1965) hingewiesen, die bei verschiedenen Termitidae die Histologie und submikroskopische Strukturen untersucht haben. Vermehrung von Kernen und das Auftreten von Mitosefiguren zeigen an, es handelt sich, wie etwa im Falle der Epidermis, des Mitteldarms, der Konnektive und des Herzschlauchs, um Wachstum durch Zellvermehrung. Die Verbreiterung der Wand des Receptaculum seminis und der akzessorischen Geschlechtsdrüse dürfte dagegen vor allem auf die Grössenzunahme von Epithelzellen zurückzuführen sein. Die Malpighischen Gefässe schwärmender und physogastrischer Weibchen unterscheiden sich so grundlegend, dass eine Neubildung angenommen werden muss. Als Zeitpunkt der Neubildung ist das erste Einsetzen der Physogastrie anzunehmen. Die hier beschriebenen physogastrischen Weibchen besaßen jeweils 4 Mal-

pighische Gefässe des späten imaginalen Typs. Zwischenstadien wurden bisher nicht gefunden.

Im Zusammenhang mit der Physogastrie kommt es nicht nur zur Vergrößerung von Organen. Es finden auch Um- oder Neubildungen statt, wie etwa im Falle der Malpighischen Gefässe. Andere Beispiele sind etwa die Stigmen und die epidermalen Zellkomplexe unter den Setae, bei denen es sich um Drüsen (Lateraldrüsen) handeln dürfte. Arbeiter der Königin-Kammer halten sich mehr auf den Flankenhäuten als etwa auf den dorsalen Partien des Körpers der physogastrischen Königin auf und belecken anscheinend die Seta-Bereiche, wobei die Haare abgetragen werden könnten. Weitere Untersuchungen müssen u.a. klären, ob es sich vielleicht bei den Membranstrukturen um Ableitungskanälchen für das Sekret handelt (Abb. 7 e). HOLMGREN (1909), der *Nasutitermes chaquimayensis* Holmgren untersuchte, hielt die Setae für « Exsudattrichome ». Er und auch AHRENS (1930) glaubten irrtümlicherweise, der Fettkörper sei das « Exsudatgewebe » (GABE und NOIROT, 1960).

Im Gegensatz zu den physogastrischen Weibchen, behalten die gleichaltrigen Männchen ihre Grösse bei. Nach eigenen Beobachtungen kommt es aber bei den Männchen von *Odontotermes* zu einer ausgesprochenen Hoden-Hypertrophie. Als Beispiel ein Männchen, das bei einem Weibchen mit einer Gesamtlänge von 90 mm angetroffen wurde. Jeder der beiden Hoden ist etwa 75 mal grösser als ein Hoden eines schwärmenden Männchens. Ein einzelner Hoden-Follikel mit seiner gut erkennbaren Apikalzelle kann dabei mehr als 2,5 mal so gross sein wie der gesamte Hoden einer Seite zum Zeitpunkt des Schwärmens. Mit der Vergrößerung des Hodens ist die Verbreiterung des Vas deferens und der Vesicula seminalis verbunden.

Ausserdem nimmt der Darm an Gesamtlänge zu. Bei 5 schwärmenden Männchen wurden folgende Durchschnittswerte ermittelt: Vorderdarm 6,8 mm, Mitteldarm 2,2 mm und Enddarm 4,6 mm. Der Mitteldarm ist in allen Fällen etwas kürzer als bei gleichaltrigen Weibchen. Bei einem Männchen, das bei einer Königin mit einer Gesamtlänge von 90 mm gefunden wurde, besitzen Vorderdarm und Enddarm die gleiche Länge. Der Mitteldarm ist dagegen 6,4 mm lang.

Breite und Gestalt der Malpighischen Gefässe ändern sich bei den Männchen nicht. Das Epithel lässt jedoch gewisse Unterschiede erkennen. Bei alten Männchen liegen proximal grosse und distal kleine Kerne, deren Zahl gegenüber denjenigen schwärmender Männchen deutlich erhöht ist.

Die abdominalen Organe schwärmender Männchen und Weibchen und auch alter Männchen sind in Fettkörper-Lappen eingebettet. Bei physogastrischen Weibchen dagegen ist Fettkörper auf die Umhüllung von Tracheen beschränkt. Auf Unterschiede in der chemischen Zusammensetzung der Fettkörper haben GABE und NOIROT (1960) hingewiesen.

Offene Fragen, die Ovariolen und ihre Verlängerung betreffend, sollen in einer getrennten Untersuchung zur Oogenese diskutiert werden.

LITERATUR

- AHRENS (W.), 1930. — Ueber die Körpergliederung, die Haut und die Tracheenorgane der Termitenkönigin. *Jenaische Ztschr. Naturw.*, **64**, p. 449-530. — 1935. Monographie des weiblichen Geschlechtsapparates der Termiten (Nach Untersuchung an *Termes redemanni*). *Jenaische Ztschr. Naturw.*, **70**, p. 223-302.
- BONNEVILLE (P.), 1936. — Recherches sur l'anatomie microscopique des Termites. *Arvernia Biol.*, **15**, p. 1-127.
- BORDEREAU (C.), 1967. — Cuticule intersegmentaire des imagos des Termites supérieurs (Isoptera, Termitidae): Dimorphisme sexuel, ultrastructure, relation avec la physogastrie de la reine. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **265** (25), p. 1997-2000. — 1968. Etude au microscope électronique à balayage des membranes intersegmentaires et pleurales chez les imagos des Termites supérieurs (Isoptera: Termitidae). *C. R. Acad. Sc. Paris*, **267** (23), p. 1972-1975.
- BUGNION (E.), POPOFF (N.), 1912. — Anatomie de la reine et du roi-Termite (*Odontotermes redemanni*, *obscuriceps* et *horni*). *Mém. Soc. Zool. France*, **25**, p. 210-233.
- CMELIK (S. H. W.), 1971. — Composition of the lipids from the gut of Termite queens. *J. Insect Physiol.*, **17**, p. 1349-1358.
- GABE (M.), NOIROT (C.), 1960. — Particularités histochimiques du tissu adipeux royal des Termites. *Bull. Soc. Zool. France*, **85**, p. 376-382.
- GRASSÉ (P. P.), 1949. — Ordre des Isoptères ou Termites, in *Traité de Zoologie* (P. P. Grassé, édit.), vol. IX, p. 408-544. Masson et C^{ie}, Paris.
- HOLMGREN (N.), 1909. — Termitenstudien. 1. Anatomische Untersuchungen. *Kungl. Svenska Vet. Hand.*, Stockholm, **44**, p. 1-215.
- KISTNER (D. H.), 1969. — The Biology of Termitophiles. In *Biology of Termites* (K. Krishna und F. M. Weesner, édit.), vol. I, p. 525-557. Academic Press, New York.
- MUKERJI (D.), RAYCHAUDHURI (S.), 1942. — The structure, function and origin of the exudate organs in the abdomen of the physogastric queen of the termite *Termes redemanni* Wassmann. *Indian J. Entomol.*, **4**, p. 173-199.
- NOIROT-TIMOTHÉE (C.), NOIROT (C.), 1965. — L'intestin moyen chez la reine des Termites supérieures. Etude au microscope électronique. *Ann. Sci. Nat. Zoo. Biol. Animale* (12), **7**, p. 185-206.
- TRUCKENBRODT (W.), 1966. — Ovariolenverlängerung und Eiablage bei der Termite *Kaloterms flavicollis* Fabr. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **57**, p. 274-294.
- WEBER (H.), 1954. — *Grundriss der Insektenkunde*. 3. Auflage, Gustav Fischer, Stuttgart.