

Arquivos de Zoologia

DESENVOLVIMENTO PÓS-EMBRIONÁRIO DAS GLÂNDULAS COMPONENTES DO SISTEMA SALIVAR DE *CAMPONOTUS* (*MYRMOTHRIX*) *RUFIPES* (FABRICIUS, 1775) (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) ¹

VARDECI GAMA ²

ABSTRACT

The post-embryonic development of the component glands of the salivary system of Camponotus rufipes (Formicinae) is studied. This system is composed of four pairs of glands: the salivary gland of thorax, the post-pharyngeal gland, the hypopharyngeal gland and the mandibular gland. The first develops from the duct remainder of the salivary gland of the larva, which degenerates after the last larval instar; the second protrudes from the posterior pharyngeal region; the third protrudes from the region which will form the hypopharyngeal plate; and the last protrudes from the mandibular wall. The adult glands begin their differentiation in the pre-pupal and during the white-eyed pupa stages. The development is studied anatomically and histologically, and in this way an attempt is made to establish their points of origin and possible homologies to those of other Hymenoptera and other insects.

INTRODUÇÃO

O sistema salivar das larvas das principais ordens dos insetos, exceto Coleoptera (Snodgrass, 1935), restringe-se à glândula salivar larval. Esta é também conhecida como glândula de seda, por ter sido melhor estudada em Lepidoptera. Nestes secreta a seda utilizada em diversas atividades larvais e na produção do casulo.

As glândulas salivares larvais dos insetos têm funções muito variadas. Segundo se admite, sua secreção participa da formação do casulo, no interior do qual se dá a metamorfose nas formas que o constroem, seja esse de seda ou não. As formas que não o tecem têm essas glândulas ligadas principalmente a funções de alimentação e digestão. Porém, elas muitas vezes assumem também outras funções, não excluindo a ligada à nutrição.

Nos Hymenoptera essas glândulas não têm sido muito estudadas. Em *Melipona quadrifasciata* foram detectados polissacarídeos ácidos e neutros, e uma proteína a partir do terceiro instar larval, que provavelmente é a da seda (Mello & Vidal, 1971). Nos Formicidae, apesar de não se saber a composição

1. Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências na Área de Zoologia.

2. Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Federal de São Carlos.

do casulo, a sua aparência fibrosa permite pensar em seda, assim como ocorre com outros Hymenoptera.

Schneirla (1938 e 1944), em trabalhos sobre Ectonini, assinala que na fase inicial do desenvolvimento larval, a secreção dessas glândulas está relacionada com a quantidade de trocas tróficas e estimulativas entre as larvas e os adultos, o que condiciona em parte o comportamento nômade e a alta atividade de caça das colônias durante o período de desenvolvimento larval. Já em 1923, Wheeler dava grande importância à secreção da glândula salivar das larvas de formigas, pois sugeria a possibilidade de ser secretada uma substância que, por trofalaxia, as larvas passariam às suas nutridoras, e que ajudaria manter a união entre as operárias e as crias. Assim, parece claro que, tanto no caso estudado por Schneirla como por Wheeler, a secreção das glândulas salivares larvais envolvem feromônios.

Em vista da diversidade de funções dessas glândulas, alguns autores preferem denominá-las de acordo com o seu ponto de origem, o que torna a sua caracterização independente da função; chamam-nas, então, glândulas labiais (Janet, 1894).

A origem das glândulas labiais, ou de seda, ou salivares larvais, foi estudada por Nelson (1915) e Snodgrass (1935) em *Apis mellifera* e por Beig (1971) em *Trigona postica*. Em ambos os casos elas se originam no embrião, de um par de invaginações médio-posteriores da ectoderme das segundas maxilas, e formam um par de tubos longos e finos aos lados do corpo. Nas fases finais do desenvolvimento do embrião, as maxilas se fundem, e, concomitantemente, as desembocaduras das glândulas. Passam assim as glândulas a ter um duto excretor comum, que se abre no mento.

Na larva, essas glândulas são estruturas tubulares pares, situadas ao longo do corpo, em geral constituídas de dois tubos dispostos aos lados do tubo digestivo, ligeiramente ventrais; na região cefálica se reúnem perfazendo um duto excretor final único, que desemboca no mento, próximo à base da hipofaringe.

As porções secretoras das glândulas são constituídas por um epitélio cúbico simples, que secreta para o lume, apoiado em uma membrana basal. As células do duto secretor são menores e consideradas inativas quanto à síntese protéica. A presença de cutícula, reforçando o lume do duto, comprova a sua origem ectodérmica.

O sistema salivar dos insetos adultos é mais complexo e compreende vários pares de glândulas. Bordas (1895) fez um dos primeiros estudos sistemáticos de todas as glândulas dos Hymenoptera, abrangendo morfologia, histologia e homologias entre as principais famílias das subordens Aculeata e Apocrita. Apresentou ordenadamente a descrição dos diferentes sistemas glandulares e procurou estabelecer as homologias entre as glândulas correspondentes nas diversas espécies que analisou.

A existência de nove pares de glândulas é contestada por vários autores como Heselhaus (1922), Snodgrass (1925), Ribbands (1953), Cruz-Landini (1967), entre outros. Algumas das glândulas descritas por Bordas (1895) nada mais são do que acúmulo de células gordurosas ou enócitos, abundantes no corpo dos insetos.

A seguir damos uma relação das observações de alguns autores, onde, partindo daquele trabalho pioneiro, alteram-no, eliminando as glândulas que na realidade não o são e acrescentando outras por eles descritas. Os nomes dados por Bordas (1895) são modificados de acordo com o enfoque de cada um; porém, as correspondências são mantidas.

Sistema Salivar dos Hymenoptera Adultos

GORDAS, 1995 Hymenoptera	SCHIEMENZ, 1983 Apis e abelhas solitárias	HESELHAUS, 1922 Apis e formas parentadas	SNOOGRASS, 1956 Abelha melífera	CRUZ-LANOIM, 1967 Apsidae	JANET, 1998 Formicidae	EMMERT, 1968 Formica Protensis	ALMEIDA TOLEDO, 1967 Atta
Supracerebral	Sistema I	---	Hipofaríngea	Hipofaríngeas	Maxilares	Pró-faríngeos	Maxilares
Látero-faríngea	Sistema I	Faríngeas	Hipofaríngea	---	---	---	---
Sublinguais	Sistema I	---	Tecido gorduroso	Tecido gorduroso	---	---	---
Salivares da cabeça	Sistema II	Labiais	Post-cerebrais	Salivares da cabeça	---	---	---
Salivares do tórax	Sistema III	Labiais	Salivares torácicas	Salivares do tórax	Labiais	Labiais	Salivares
Mandibulares externas	Sistema IV	Mandibulares	Mandibulares	Mandibulares	Mandibulares	Mandibulares	Mandibulares
Mandibulares internas	---	Post-gonais	---	---	---	Maxilares	---
Linguais	Sistema V	Glossais	Tecido gorduroso	Tecido gorduroso	---	---	---
Sublabiais	---	---	---	---	---	---	---
---	---	Látero-faríngeas	---	Tecido gorduroso	---	---	---
---	---	---	---	---	Post-faríngeos	Post-faríngeos	Pró-faríngeos
---	---	---	---	---	---	---	Intramandibulares

O sistema salivar do adulto das abelhas é de maneira geral constituído por três pares de glândulas: mandibulares, hipofaríngeas e labiais ou salivares propriamente ditas. Existem algumas variações de espécie para espécie; como por exemplo a presença de subdivisão das glândulas salivares da cabeça e do tórax nas abelhas sociais, ou a ausência da glândula hipofaríngea na casta das rainhas das abelhas, além de variações de tamanho (Cruz-Landim, 1967; Graf, 1970; Lauer, 1975).

Nas vespas, o sistema salivar parece ser constituído pelos mesmos três pares de glândulas presentes nas abelhas (Cruz-Landim & Saenz, 1972). Nas formigas são quatro os pares básicos: mandibulares, hipofaríngeas, pós-faríngeas e salivares do tórax ou labiais. Há as mesmas variações encontradas de espécie para espécie, como no caso das abelhas. A ocorrência da glândula pós-genal nos Formicidae não pode ser generalizada, pois ela não ocorre em *Camponotus rufipes*, apesar de ocorrer em alguns Ponerinae que dissecamos (não publicado). Almeida Toledo (1967), ao descrever as glândulas de *Atta sexdens rubropilosa*, inclui as glândulas intramandibulares, sem outra referência na literatura consultada no que concerne aos Formicidae. Estas glândulas também foram descritas por Nedel (1960), Cruz-Landim (1962) e Costa & Cruz-Landim (1973) para alguns apídeos.

Otto (1958) discorre acerca das homologias das glândulas faríngeas maxilares em Formicidae e Apidae, e conclui que são homólogas, ficando as glândulas pós-faríngeas dos Formicidae sem correspondentes nos Apidae.

As glândulas componentes do sistema salivar dos Hymenoptera adultos são responsáveis por várias funções. Assim, nos Hymenoptera, as glândulas mandibulares são responsáveis pela secreção de vários feromônios — Ayre & Blum (1971); Cammaerts-Tricot (1974) e Noirot, Howse & Le Masne (1975). As glândulas hipofaríngeas secretam principalmente enzimas, ou estão associadas com trofalaxia, como sugere Ayre (1967).

O sistema salivar do adulto se desenvolve durante a metamorfose, uma vez que as larvas possuem apenas as glândulas labiais. A maneira como essas glândulas se desenvolvem já foi objeto de estudo de Ross (1939), em *Drosophila melanogaster*, Bodenstein (em Demerec, 1965), também em *Drosophila*, Cruz-Landim & Mello (1967), em *Melipona quadrifasciata* e Emmert (1968), em *Apis mellifera* e *Formica pratensis*.

De maneira geral, as glândulas salivares se localizam no tórax aos lados do tubo digestivo, como ocorre nos Formicidae, Almeida Toledo (1967) e Beck (1972), nos Vespoidea, Cruz-Landim & Saenz (1972), ou como nos Apidae mais primitivos. Os mais evoluídos apresentam ramificações na cabeça, Cruz-Landim (1963) e Lauer (1975). Elas desembocam através de um canal único, que corre sobre o assoalho da cabeça e desemboca no topo do mento; eventualmente, parte dos condutos de excreção são transformados em reservatórios.

Histologicamente, são glândulas alveolares ou tubulares compostas, com pequenas variações quanto ao número de células que compõem a parte secretora. Não constituem órgãos como as glândulas dos animais superiores, pois não ocorre tecido similar ao conjuntivo entre os elementos constituintes. Os tubos ou alvéolos se reúnem em grupos para formarem dutos; esses dutos, por sua vez, se reúnem em canais coletores que se unem um ao outro, formando canais de calibre cada vez maior, até a formação dos canais condutores da glândula.

os quais se unem na altura do forâmen occipital para formarem o canal excretor. O conjunto tem aspecto de um cacho.

As glândulas pós-faríngeas são aparentemente exclusivas dos Formicidae. São estruturas saculares localizadas na cabeça, que desembocam na região posterior da faringe. O epitélio que forra esses reservatórios saculiformes é secretor em toda a sua extensão e é separado do lume por uma cutícula quitinosa (Almeida Toledo, 1967).

As glândulas hipofaríngeas são formadas por alvéolos, agrupados ao lado da placa hipofaríngea, ou estão formando um ramo, dando-lhes o aspecto de um cacho que pode ou não ser ramificado. Desembocam aos lados da placa hipofaríngea através de um cribelo ou através de um duto excretor; no primeiro caso se elas formam um pequeno agrupamento, e no segundo se elas têm forma de um cacho. Suas células secretoras são percorridas internamente pelos canalículos coletores da secreção que as unem aos dutos excretores.

As glândulas mandibulares são de ocorrência geral no Hymenoptera.

Geralmente têm um reservatório saculiforme sobre o qual assentam as células secretoras. Esse reservatório pode ser subdividido, como nos Meliponídeos, em dois lobos, onde um deles é exclusivamente usado para a armazenagem de secreção (Cruz, 1962), ou, como em *Peponapis pruinosa*, onde a parte secretora é concentrada na extremidade de uma evaginação tubular do reservatório (Mathewson, 1965).

Histologicamente são formadas por uma membrana basilar que recobre externamente a parte celular propriamente dita e uma cutícula quitinosa. Cada célula elimina para o reservatório através de canalículo que vem do interior celular.

Basalmente o reservatório forma um pequeno duto que termina em um orifício na articulação da mandíbula, voltado para a região bucal; é por aí que elimina a secreção, em íntima relação com a mandíbula.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram usadas operárias de *Camponotus (Myrmothrix) rufipes* (Fabricius, 1775), identificadas pelo Dr. Frei Walter W. Kempf. São formigas de ocorrência comum no Estado de São Paulo, vulgarmente conhecidas como Sará-Sará. Devido à sua abundância no Horto Florestal Navarro de Andrade, de Rio Claro, e em função de completar um trabalho mais geral sobre as glândulas da família Formicidae, escolhemo-las como material de trabalho.

Foram coletadas de ninhos previamente anestesiados com clorofórmio. Os indivíduos escolhidos fixados em Bouin a quente. Para melhor fixação, os espécimes foram perfurados com alfinetes entomológicos. As pré-pupas e pupas tiveram antes os casulos retirados, porém destas últimas seccionamos o abdômen, as pernas e as antenas. Procedimento semelhante foi seguido para as imagos. Decorrido o tempo de fixação, os animais foram transferidos para álcool 70%. Seguiram-se as técnicas usuais para inclusão em parafina.

O material coletado e selecionado para estudo foi dividido em larva, pré-pupas (I, II, III e IV), pupas (de olho branco, rosa, marrom e preto) e imago.

A larva estudada foi a de último instar. Foi assim considerada por comparação com as pré-pupas, cujos casulos tinham sido recentemente tecidos

ou que estavam sendo tecidos. Dispusemos ainda para a determinação, de uma relação de tamanho, pois podemos medir a largura máxima da cápsula cefálica da última exúvia abandonada dentro do casulo pupal e relacioná-la com as larvas usadas.

As pupas têm o corpo morfológicamente semelhante ao do adulto. Foram classificadas segundo o avanço da pigmentação do corpo, indicativo de amadurecimento. A pigmentação inicia-se nos olhos e por aí as dividimos em pupa de olho branco, de olho rosa, de olho marrom e de olho preto.

À fase compreendida desde o momento em que a larva se encasulou até a pupa de olho branco chamamos pré-pupa. Distinguimos quatro pré-pupas, em função do desenvolvimento dos discos imaginais, que podem ser facilmente acompanhados. Em geral seguíamos os discos imaginais das pernas; pode-se porém acompanhar os da antena e os da genitália.

A imago estudada foi a recém-emergida. Pode-se facilmente reconhecê-la pelos restos da pele pupal sobre o seu corpo, ou quando se coleta um formigueiro retirando-se aquelas que estão saindo do casulo.

Para a anatomia das glândulas os espécimes foram dissecados em álcool 70% sob estereoscópio Zeiss. As glândulas foram retiradas e desenhadas com o auxílio de câmara-clara. Para histologia, o material foi incluído em parafina, cortado com 8 μ m de espessura e corado com Hematoxilina-Eosina. As lâminas permanentes resultantes foram examinadas e fotografadas com fotomicroscópio Zeiss.

RESULTADOS

Este trabalho pretende mostrar em detalhe o desenvolvimento das glândulas do sistema salivar dos adultos de *Camponotus (Myrmothrix) rufipes*. Inicialmente serão descritas as glândulas labiais da larva do último instar; a partir daí, as alterações que ocorrem nas várias fases de desenvolvimento. As glândulas consideradas como componentes do sistema salivar dos adultos de formigas são as labiais ou salivares propriamente ditas, as mandibulares, as hipofaríngeas e as pós-faríngeas; são essas glândulas cuja origem e desenvolvimento descreveremos.

I. LARVA

Na larva de *Camponotus (Myrmothrix) rufipes* a glândula salivar é composta de quatro ramos tubiformes, dois de cada lado do corpo, envolvendo o tubo digestivo. Desses ramos dois são dorsais e dois ventrais. Os ramos dorsal e ventral de cada lado unem-se, perfazendo um duto lateral, que, por sua vez, na altura do primeiro segmento torácico, une-se ao outro que vem dos outros dois ramos. Os dois ramos laterais perfazem um duto excretor final único, que se estende até próximo à superfície do mento, onde desemboca em um salivário (Figura 1).

Em dependência do momento em que se encontra a larva, e portanto, da fase de secreção, a região compreendida entre o duto final único e o ponto de união dos ramos dorsal e ventral de cada lado apresenta-se dilatada, formando um reservatório onde a secreção é acumulada antes da sua eliminação final pelo salivário.

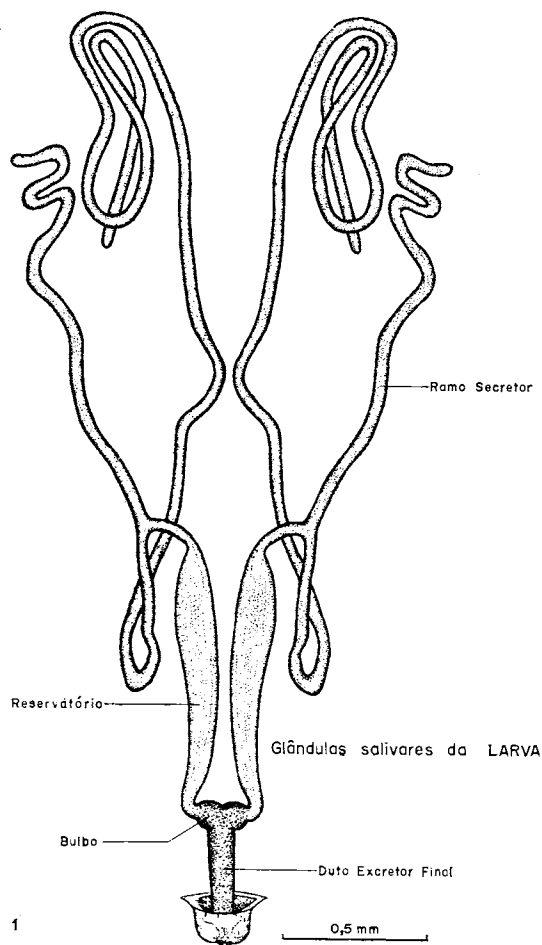


FIGURA 1

Essas glândulas estendem-se desde o mento até cerca de dois terços do comprimento total da larva. O calibre dos ramos secretores é o mesmo ao longo de toda a sua extensão.

Histologicamente, na larva de último instar, podemos dividir a glândula em três regiões: a região do duto final único, a região correspondente ao reservatório; e a região dos ramos secretores ou dutos secretores (Pranchas 1 e 2). Ao longo de toda a sua extensão ela é composta de uma única camada de células limitando o lume, apoiadas em uma membrana basal (Pranchas 1 e 3). Este epitélio apresenta uma camada cuticular na parte apical, voltada para o lume (Prancha 1, b).

As células da extremidade proximal do duto único são muito pequenas e semelhantes às da ectoderme que lhe deram origem. O restante do duto tem células colunares, com o núcleo basalmente colocado. Nesta região é fácil evidenciar a presença de pelo menos um nucléolo na cromatina dispersa do núcleo (Prancha 1, b).

A Prancha 1 (c) mostra um pormenor da região do ducto final único. Podemos ver que há uma região de transição entre o ducto e a porção secretora. São células de forma pouco definida, tendendo a colunares, com o núcleo grande e cromatina granular, de maneira a se diferenciarem levemente das zonas vizinhas.

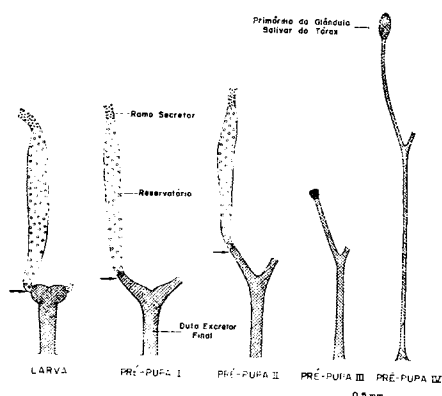
A região do reservatório é formada por células muito achatadas, que têm o núcleo com a cromatina bastante condensada (Prancha 2, a).

Os cortes dos ramos secretores mostram células maiores em largura que em altura, levemente cônicas, de citoplasma homogêneo e núcleo com a cromatina de aspecto granular (Prancha 2, b, c e d). Seus espaços intercelulares são preenchidos provavelmente por secreção, que aí se aloja antes de passar ao lume da glândula (Prancha 2, b e c; mostra uma região dessas descarregando para a luz). Esse aspecto, se bem que em menor proporção, também é evidenciado na região do reservatório (Prancha 2, a). Na porção secretora as células apresentam o bordo apical estriado (Prancha 2, a e c) e não se nota cutícula limitando o lume.

II. PRÉ-PUPA

Alguns autores, incluindo Hinton (1946), não consideram a pré-pupa como um instar do desenvolvimento dos insetos holometábolos. Para Hinton, a pré-pupa é apenas uma pupa farata, isto é, um intervalo quiescente entre o último instar larval e a pupa, no qual esta última fica recoberta pela cutícula larval. Em nosso caso, a pré-pupa e suas subdivisões são consideradas fases de desenvolvimento em relação às glândulas em estudo (fig. 2, e Pranchas 3, 4 e 5).

No decorrer desta fase, a glândula salivar da larva é autolisada, mantendo-se apenas o ducto final único, do qual se originará o broto que dará origem à glândula salivar do adulto (fig. 2).



Esquema do início da formação da glândula salivar do tórax, a sero aponta o local até o qual a glândula salivar da LARVA se degenera.

De acordo com a Figura 2, onde separamos quatro fases de pré-pupas e as comparamos com a larva à esquerda, podemos notar que o duto final da larva, curto e de calibre grosso, vai aos poucos se adelgaçando e se alongando para a região posterior, enquanto as partes correspondentes aos reservatórios e ramos secretores são autolisadas.

A partir do instante em que o reservatório é desligado do duto final, uma pequena massa fusiforme de células se instala nas extremidades da bifurcação. É ela que, nas fases posteriores, dará origem aos túbulos secretores da glândula salivar do adulto. Concomitantemente a essas alterações, estabelece-se também uma separação entre o tórax e o abdômen do animal por uma constrição dessa região.

A histologia mostra que a pré-pupa inicial ainda mantém a glândula larval (Prancha 3), uma vez que são poucos os sinais de degeneração. Há ainda alguns sinais de secreção no seu lume (Prancha 3, b e c); há porém uma maior vacuolização do citoplasma, e uma boa parte da secreção foi descarregada, apresentando-se o lume colapsado (Prancha 3, a e d).

Na pré-pupa final (Prancha 4, a), podemos ver que os núcleos estão muito condensados; o citoplasma diminui de quantidade e as membranas limitantes das células não são visíveis (Prancha 4, b e c).

Maiores detalhes da degeneração são vistos na pré-pupa final (Prancha 4, b, c e d). Em todas podemos ver que a membrana basal se mantém, mesmo quando a glândula já está em avançada fase de degeneração. Nessas micrografias podemos ver hemócitos sobre a membrana basal e, mesmo no interior dos ramos secretores, alguns (Prancha 4, c) com o citoplasma rico em granulações, parecendo material fagocitado. Aparecem ainda locais onde a membrana basal está rompida (Prancha 4, c e d), com células do corpo gorduroso ao lado. Concomitantemente, os núcleos das porções secretoras começam a se desintegrar, aparecendo como fragmentos altamente basófilos (Prancha 4, b e c).

Ainda na fase da pré-pupa final, podemos observar pela Prancha 5, a e b que o primórdio da glândula salivar do tórax inicia o seu desenvolvimento. Mantém-se ainda preso aos dutos secretores em degeneração e é constituído por uma massa fusiforme de células de núcleos grandes com cromatina granular. Os limites celulares não aparecem. O interior da massa celular é preenchido por uma substância de aspecto hialino.

A Prancha 5 (c) mostra que também o primórdio da glândula mandibular se estabelece aqui, proveniente de uma invaginação da parede interna da mandíbula. Na Prancha 5 (d), na região posterior da faringe, vemos um deslocamento de células no sentido vertical, que irá dar origem à glândula pós-faríngea. O primórdio da glândula hipofaríngea é o mais tardio e não surge neste instar.

III. PUPA

A pupa é o instar dos insetos holometábolos no qual ocorrem as reorganizações dos órgãos e tecidos que vão permitir à imago ocupar nichos ecológicos diferentes daqueles utilizados pela larva. As glândulas salivares larvais já foram completamente histolisadas e as glândulas do adulto passam por uma fase morfogenética. Assim como no caso da pré-pupa, o instar de pupa foi dividido em fases correspondentes às etapas do desenvolvimento dessas glândulas.

a) Pupa de Olho Branco

Esta é uma fase que corresponde ao início da pupação, logo após a eliminação da cutícula larval que envolvia e caracterizava a pré-pupa.

O animal já tem o corpo diferenciado em cabeça, tórax e abdômen. O forâmen occipital já está estabelecido e os discos imaginais de pernas e antenas já se encontram evertidos. As pupas continuam porém dentro do casulo construído pela larva, do qual emergirão como imagos.

A glândula labial, salivar ou salivar do tórax apresenta o duto excretor final bastante alongado. Na região do forâmen occipital ele se subdivide em dois dutos laterais contendo, cada um, na sua extremidade, a massa de células que se diferenciará nos túbulos secretores.

A região distal dos dutos laterais começa a sofrer um engrossamento, ou melhor, uma dilatação que, com o decorrer da diferenciação, formará os reservatórios. As massas distais, que em fase anterior eram fusiformes, sofrem um achatamento no sentido do seu eixo menor, como ilustrado na Prancha 6 (b e c).

A região anterior do tubo digestivo permite distinguir a placa hipofaríngea, uma curta faringe e o esôfago (fig. 3). Em vista dorsal desta região podemos ver que os primórdios das glândulas pós-faríngeas, que iniciaram sua diferenciação na pré-pupa, têm aqui o aspecto de duas expansões laterais da faringe. São provenientes de duas pregas dorso-laterais da parede da faringe, mas posteriormente a região distal dessas pregas cresce mais que a anterior, dando-lhe a aparência de expansões.

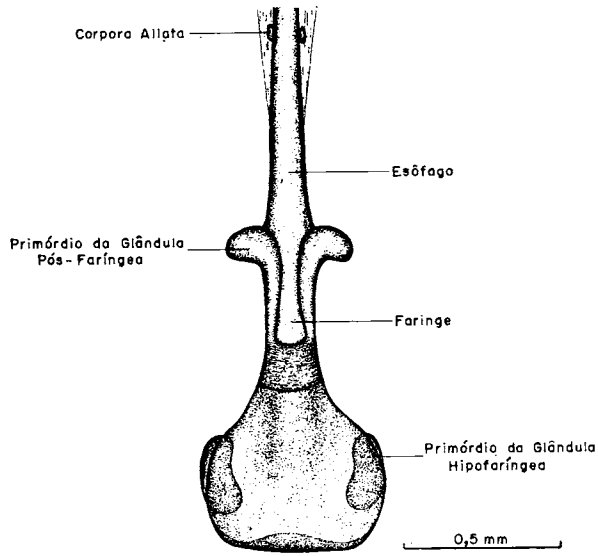
Por transparência (fig. 3) podemos ver que se instalaram os primórdios das glândulas hipofaríngeas. São duas estruturas reniformes ventro-laterais, provenientes da invaginação de células da parede da placa hipofaríngea. Nesta fase aparecem pela primeira vez.

A mandíbula está praticamente diferenciada. Vê-se, presa à sua parede, lateralmente à cavidade bucal, uma pequena bolsa que se diferenciará na glândula mandibular (fig. 4).

Histologicamente a glândula salivar do tórax apresenta séries de figuras de matáfase ao longo do duto final único, responsáveis pelo seu alongamento (Prancha 6, a). Sua parede é formada por células com núcleos pouco condensados e arredondados. Na região próxima à massa distal, estes núcleos pequenos contrastam com os que formarão a porção secretora (Prancha 6, b e c). Em corte podemos ver o início de formação dos túbulos secretores. É fácil perceber que é como se o lume se ramificasse por entre células de vários tamanhos (Prancha 6, b). A maioria das células é grande, de núcleos enormes quando comparadas às células do duto, entremeadas com algumas com núcleos menores e levemente alongados (Prancha 6, c), que provavelmente formarão os dutos coletores.

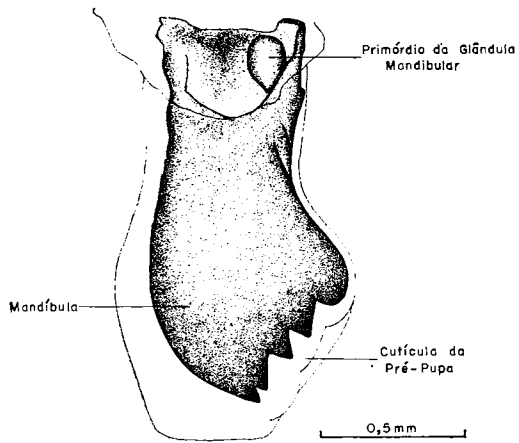
A glândula pós-faríngea é formada de células de núcleos colocados basalmente em um citoplasma claro, dando em corte o aspecto de duas camadas (Prancha 6, d) — uma escura de núcleos e outra mais clara, a de citoplasma.

Na região hipofaríngea, o primórdio que formará a glândula hipofaríngea passa de reniforme para alongado e começa a crescer perpendicularmente à placa hipofaríngea (Prancha 6, d; 7, a e b). A sua parede é compacta, formada por várias camadas de células com pouco citoplasma em relação ao tamanho dos



Glândulas pós-faríngeas e hipofaríngeas
PUPA DE OLHO BRANCO

FIGURA 3



Glândula mandibular
PUPA DE OLHO BRANCO

FIGURA 4

núcleos. Esse primórdio apresenta um lume e esse espaço formará o duto coletor da secreção; algumas figuras mitóticas podem ser vistas, especialmente nas células próximas ao lume (Prancha 7, a).

A glândula mandibular (Prancha 7, b, c e d) também mostra a parede com várias camadas celulares e sinais de divisões celulares (Prancha 7, d). No local de onde se origina, na parede lateral da articulação da mandíbula, há um reforço cuticular e células vacuolizadas ao redor.

b) Pupa de Olho Rosa

Nesta fase ocorre a maior parte das transformações que levarão à morfologia definitiva das glândulas.

O duto excretor único da glândula salivar torácica se afina; o reservatório assume o aspecto do reservatório do adulto. No início desta fase, a massa distal, que formará os dutos secretores, se achata e se dispõe perpendicularmente ao duto do reservatório (fig. 5). Ainda no decorrer desta fase (fig. 6), vemos

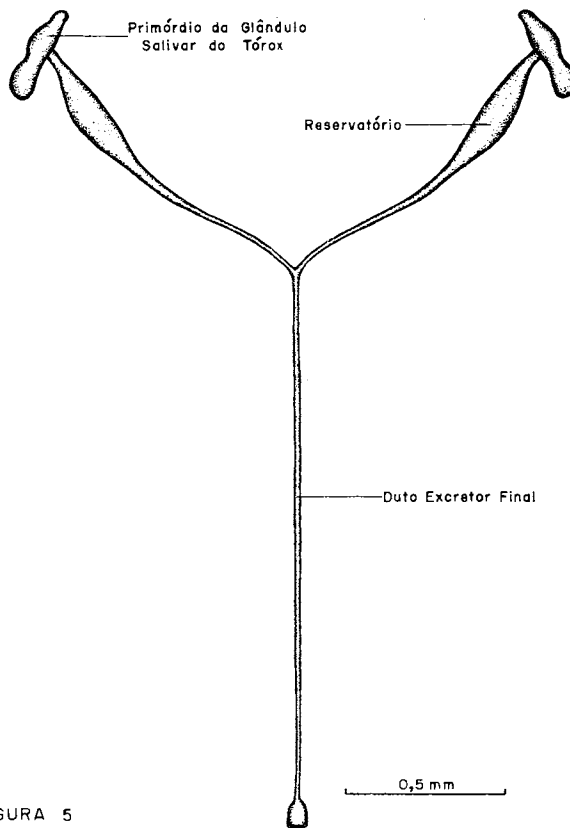


FIGURA 5

Glândulas salivares do tórax
PUPA DE OLHO ROSA

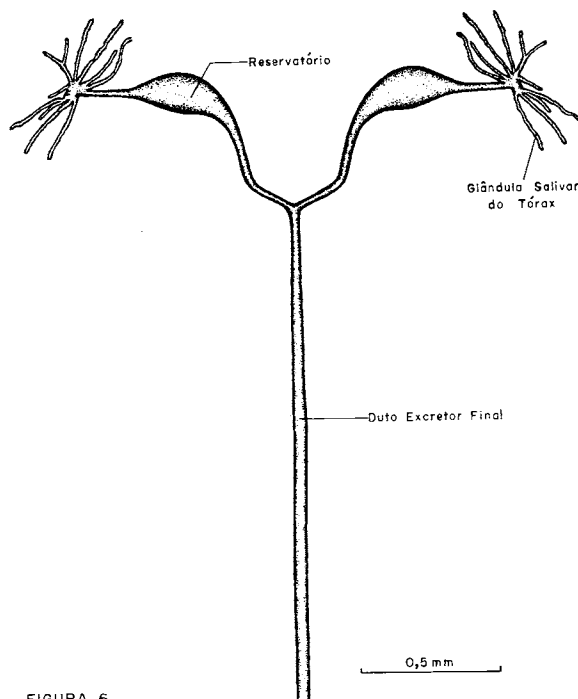


FIGURA 6

Glândulas salivares do tórax
PUPA DE OLHO ROSA

que essa massa distal se diferencia em uma série de túbulos finos e curtos que convergem para um ponto comum, ainda não totalmente diferenciado, que os ligará ao reservatório.

O desenvolvimento da glândula pós-faríngea, também nesta fase, pode ser subdividido em duas etapas. A primeira mostra que as expansões laterais da faringe aumentaram, e que na aresta posterior destas expansões surge uma série de pregueamentos que corresponde ao início das expansões digitiformes do adulto (fig. 7).

Numa segunda etapa, a região posterior da glândula cresce dobrando-se para baixo, e vemos-a como uma bolsa que se formou lateralmente à faringe, com uma constrição mediana e uma série de expansões digitiformes que se dicotomizaram (fig. 8). A desembocadura desta glândula está muito próxima à boca do animal, não à boca funcional, mas à boca real.

A glândula hipofaríngea, de cada lado, é a princípio como um cilindro partindo da parte inferior da placa hipofaríngea para trás (fig. 7). Ainda nesta fase, porém, esse cilindro se bifurca, emitindo um novo ramo em direção à linha mediana do corpo (fig. 8). Assim, ela se subdivide aqui em dois ramos, um externo e um interno novo. Quando ainda não dividida, o seu aspecto é o de um cilindro celular de aspecto compacto, com sinais dos limites celulares na superfície; porém, quando da bifurcação, já podemos notar um ramo principal

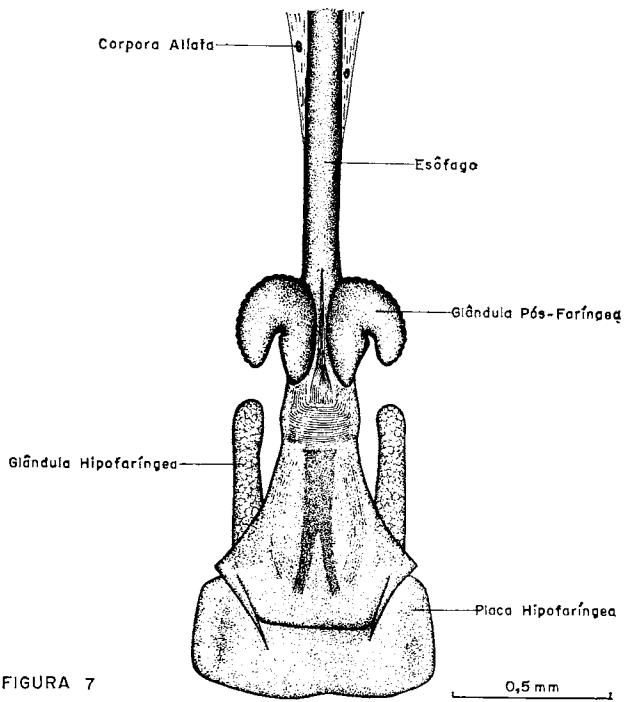
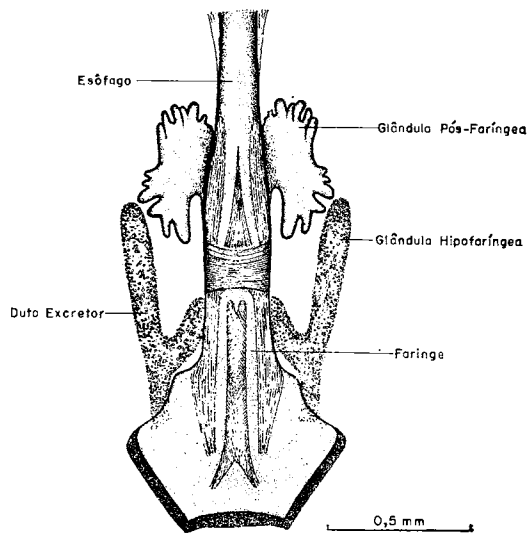


FIGURA 7

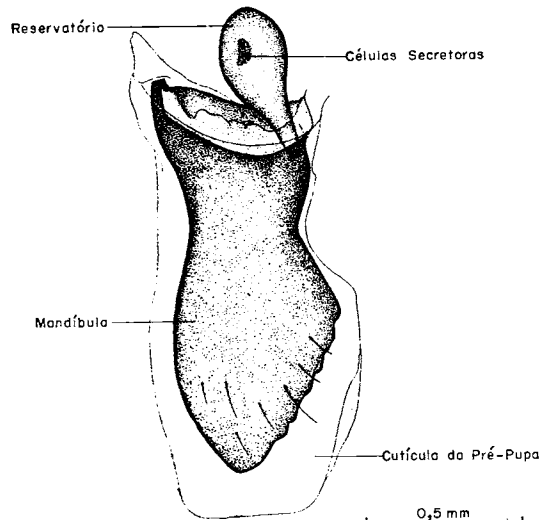
Glândulas pós-faríngeas e hipofaríngeas
PUPA DE OLHO ROSA



Glândulas pós-faríngeas e hipofaríngeas
PUPA DE OLHO ROSA

FIGURA 8

coletor de secreção e a sua ramificação. As células que formarão a parte secretora são menores, quando comparadas com as mesmas na fase anterior. Estão ligadas através de canálculos individuais ao duto principal. As células mantêm-se juntas apesar dos espaços entre elas serem relativamente grandes (fig. 8), provavelmente devido à permanência da membrana basal inicial.



Glândula mandibular
PUPA DE OLHO ROSA

FIGURA 9

A glândula mandibular (fig. 9) já se diferenciou em duas partes — um reservatório saculiforme que desemboca em uma pequena depressão da face interna da mandíbula, e em um pequeno grupo de células que será a porção secretora, assentado sobre a parede do reservatório.

A glândula salivar do tórax tem as células formadoras dos dutos de eliminação de secreção com os núcleos mais alongados e condensados que as da fase anterior (Prancha 8, c). As células que formarão os túbulos secretores são de dois tipos — as menores com núcleos pequenos e arredondados, de cromatina compacta, e as maiores com núcleos grandes, menos compactos e com o formato de uma gota (Prancha 8, b e c). São visíveis ainda mitoses, que revelam que o número de células continua aumentando (Prancha 8, b).

A glândula pós-faríngea (Pranchas 8, d; 9, a) é formada por uma camada de células colunares com núcleos pequenos, de cromatina condensada, colocados apicalmente próximos à cutícula que reveste o lume, enquanto o citoplasma é claro, de aspecto vacuolizado.

A glândula hipofaríngea mostra o segundo ramo sendo formado (Prancha 9, b), originando-se da base do ramo principal, próximo à desembocadura deste na placa hipofaríngea. É composta de várias camadas de células de núcleos pequenos e condensados (Prancha 9, b e c).

Na glândula mandibular (Prancha 8, a; 9, d) notamos as células formadoras do reservatório levemente achatadas e uma pequena massa que será a secretora (Prancha 9, d).

c) Pupa de Olho Marrom

A glândula salivar do tórax, na pupa de olho marrom, mudou de aspecto em relação à pupa de olho rosa (fig. 10). Cresceu um pouco. O duto final único, além de aumentar em comprimento, engrossou em calibre, ficando na região

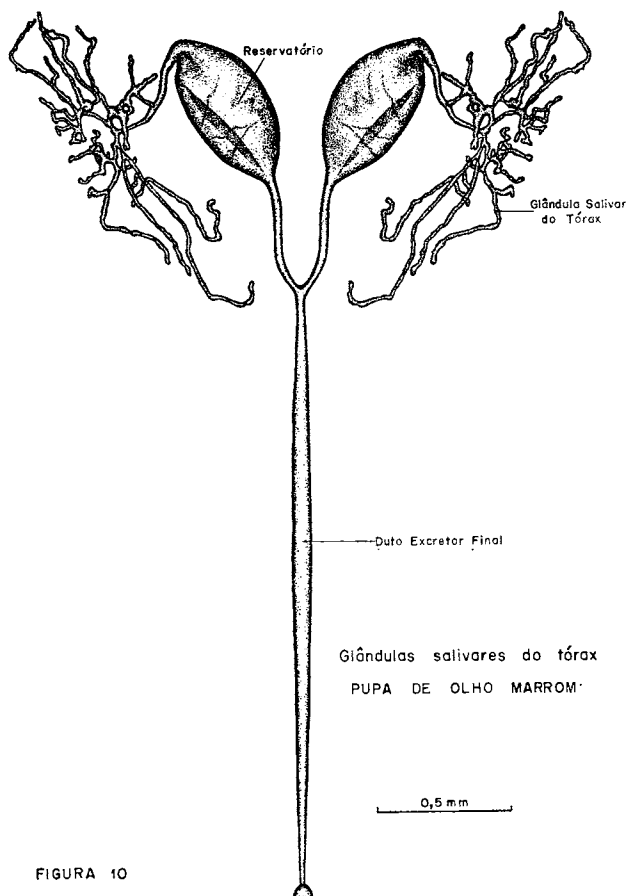


FIGURA 10

mediana o maior; na extremidade da desembocadura o menor; e, onde recebe os dutos laterais dos reservatórios, o médio. O reservatório passou de um estado de simples dilatação de um duto, para um reservatório na acepção do termo, e os túbulos secretores são agora mais longos e mais ramificados.

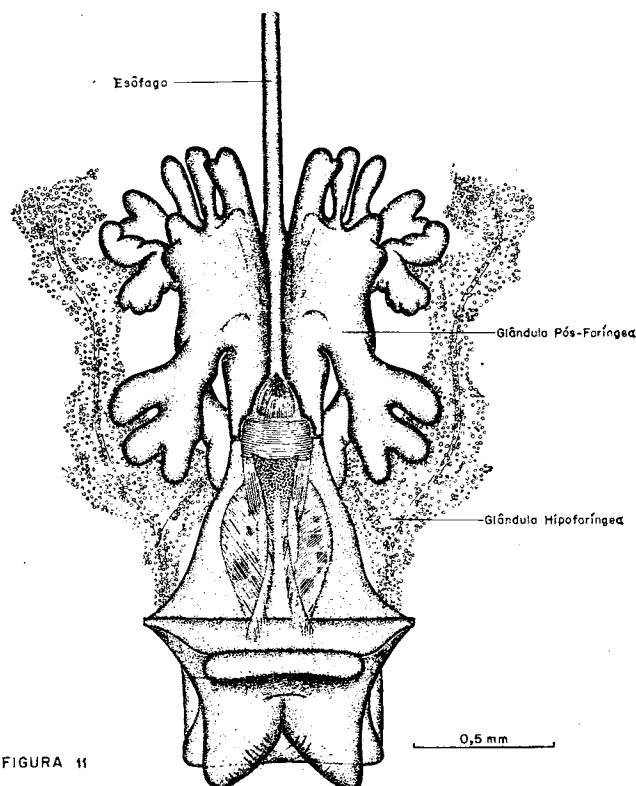


FIGURA 11

Glândulas pós-faríngeas e hipofaríngeas
PIUPA DE OLHO MARROM

A glândula pós-faríngea está praticamente diferenciada, tendo as expansões digitiformes crescido muito (fig. 11).

A glândula hipofaríngea (fig. 11) tem as células secretoras mais esparsas. Já podemos notar nitidamente o duto coletor principal com sua ramificação.

A glândula mandibular (fig. 12) também cresceu; o reservatório está praticamente diferenciado, achatado entre os músculos da mandíbula e o teto da cabeça, as células secretoras formam uma pequena massa na sua superfície.

A histologia da glândula salivar do tórax (Prancha 10) mostra o reservatório alongado, com as células formadoras bem achatadas e núcleos pouco visíveis, constituindo uma parede muito fina (Prancha 10, a e c). Na região dos túbulos

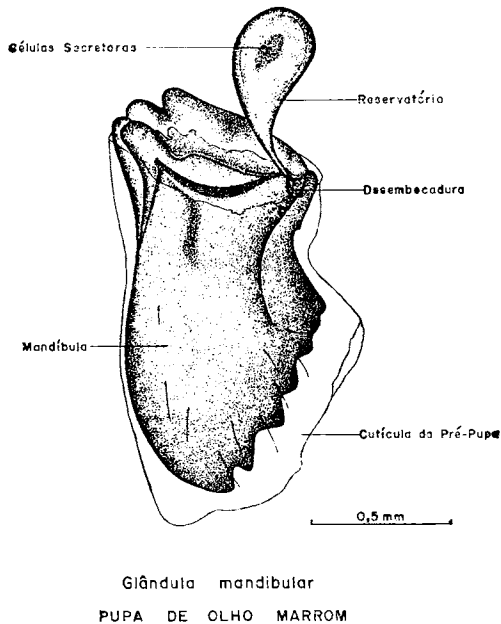


FIGURA 12

notamos células grandes, principalmente na parte distal, provavelmente as responsáveis pelo seu alongamento; as outras formam um epitélio colunar com núcleos centrais (Prancha 10, b). Os núcleos, tanto das maiores quanto das menores, apresentam cromatina granular e o citoplasma de ambas é homogêneo (Prancha 10, b e c).

A glândula pós-faríngea tem aqui uma cutícula recoberta por células ainda idênticas às de pupa de olho rosa, ou seja, núcleos na região apical da célula, deixando a outra parte aparentemente vacuolizada (Prancha 11, a e b).

A glândula hipofaríngea mostra as células se deslocando das proximidades do duto final, formando-o realmente; na fase anterior ele se assemelhava simplesmente a um "lume". A Prancha 10 d mostra tal aspecto. Aparentemente corresponde a uma etapa inicial da fase de pupa de olho marrom, pois a Prancha 12, da mesma fase, permite-nos distinguir quatro tipos de células na formação da glândula, fato que não era visto na fase anterior.

A Prancha 12 (a) mostra um aspecto geral da glândula, melhor pormenorizada na Prancha 12, b, c, e d. As células maiores e mais esféricas serão as secretoras: têm seus núcleos com cromatina dispersa e citoplasma com sinais de vacúolos; denominamo-las tipo 4. O segundo tipo de células que aí aparece denominamos tipo 3. Estão associadas às primeiras; são menores, alongadas, têm pouco citoplasma e núcleo corável (Prancha 12, b e d).

Outro tipo é dado por aquelas que se interpõem entre as secretoras e o duto final. Parecem ser as formadoras dos canálculos; são fusiformes, de citoplasma claro e núcleo condensado; chamamo-las tipo 2. E, por fim, as células formadoras do próprio duto final, que denominamos tipo 1.

A glândula mandibular tem um agrupamento de células com pouco citoplasma, com núcleos densos, assentadas lateralmente na parede do reservatório de parede fina com revestimento cuticular (Prancha 11, c e d).

d) Pupa de Olho Preto

Morfológicamente não são detectadas diferenças significativas desta fase para a anterior. Porém, a diferenciação prossegue, pois as glândulas do adulto são um pouco diferentes.

No que se refere à histologia, se compararmos a glândula salivar do tórax com a da fase anterior, vemos que os túbulos secretores devem ter atingido seu comprimento máximo. Não há diferenças de tamanho entre as células, assim como não mais vemos aquelas células grandes da porção distal dos túbulos em formação, e que provavelmente foram as responsáveis pelo seu alongamento (Prancha 13, a e b). As células que constituem os túbulos passaram de colunares para achatadas, delimitando o lume, e seus núcleos são um pouco condensados (Prancha 13, a e b).

A glândula pós-faríngea parece que diminuiu a área vacuolizada do citoplasma de suas células; seus núcleos porém, são menos condensados (Prancha 13, c).

A glândula hipofaríngea (Prancha 14, a) mostra o duto final formado e a sua desembocadura na placa hipofaríngea. Também a Figura 14 (b) mostra-o recebendo os canálculos provenientes das células secretoras praticamente diferenciadas; ainda podemos observar as células do tipo 3 associadas às secretoras (tipo 4) (Prancha 14, a), aparentemente formando a parte intracelular do canálculo excretor. A Prancha 14, c e d mostra as células definidas na fase anterior, e podemos ver que as células presumivelmente secretoras (tipo 4) se definem como tal, ocorrendo uma aparente regressão daquelas associadas a elas (tipo 3) e das fusiformes (tipo 2), que devem fazer a conexão com a cutícula, originada pelas células formadoras do duto (tipo 1).

A glândula mandibular mostra a parede do reservatório mais fina, em consequência do achatamento de suas células formadoras, o que evidentemente leva a um aumento do seu volume. Além dos núcleos se achatarem, são agora pouco nítidos. As células do grupo secretor parecem ter ao redor do seu pequeno núcleo uma região estreita, mais clara, provavelmente devido à diferenciação dos canálculos intracelulares (Prancha 13, d). Apresentam quatro tipos de células presentes nas glândulas hipofaríngeas, com as mesmas interrelações, com a diferença de que o tipo 1 forma o reservatório ao invés de um canal.

IV. IMAGO

A imago considerada foi a recém-emergida. Portanto, consideramos que as glândulas, neste instar, embora tenham atingido a diferenciação total e ocupem posições definidas, ainda não iniciaram sua atividade secretora.

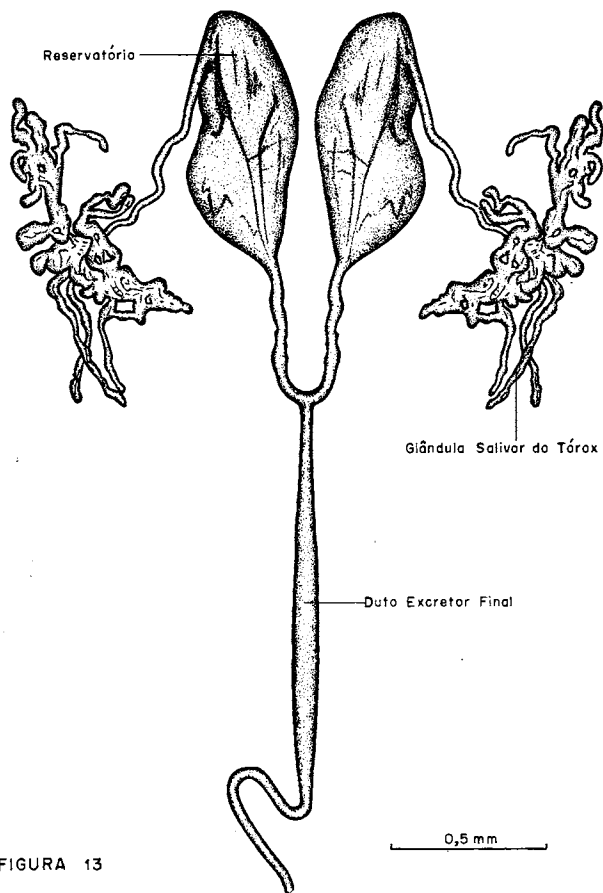


FIGURA 13

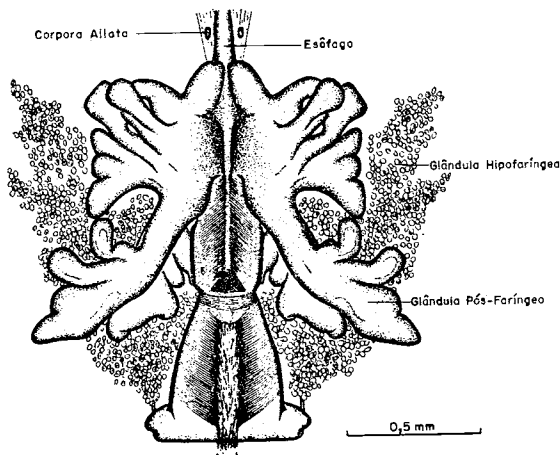
Glândulas salivares do tórax
IMAGO

A glândula salivar do tórax (fig. 13) apresenta os túbulos secretores constituindo um emaranhado mais coeso e de calibre maior que os da última fase pupal; sofreu, portanto, um engrossamento de pupa para imago. Também a quitinização do reservatório e duto excretor final é mais acentuada. Este último forma na região proximal, antes da desembocadura no mento, uma alça que certamente está associada aos movimentos da glossa.

Os túbulos secretores têm no conjunto aspecto triangular e achatado, ocupando cada uma das glândulas as regiões laterais do pronoto (fig. 16). Estão muito juntas à parede do segmento e são protegidas por células do corpo gorduroso. Os túbulos secretores, de cada lado, se reúnem em um duto coletor que se diferenciou em um grande reservatório. Os dutos de saída desse reservatório unem-se na região do forâmem occipital e perfazem um único duto excretor final que corre sobre o assoalho da cabeça e desemboca no bordo anterior do

mento, próximo à base da hipofaringe. Os dois reservatórios estão lado a lado na região média do pronoto, mais superiormente colocados que as regiões secretoras das glândulas (fig. 16).

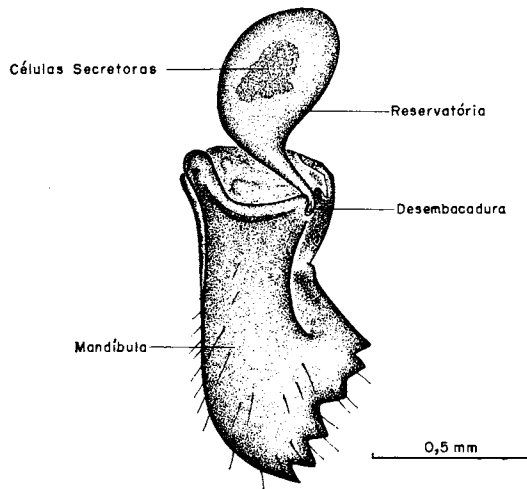
As glândulas pós-faríngeas (fig. 14) estão diferenciadas em dois sacos achatados, dicotomicamente ramificados em expansões digitiformes. Estas glândulas estão dispostas entre o cérebro e o teto da cabeça (fig. 16) e parte de suas ramificações estão dirigidas para o interior da cabeça. Ambas as glândulas desembocam simetricamente na região posterior da faringe através de duas pequenas fendas laterais nesta.



Glândulas pós-faríngeas e hipofaríngeas
IMAGO

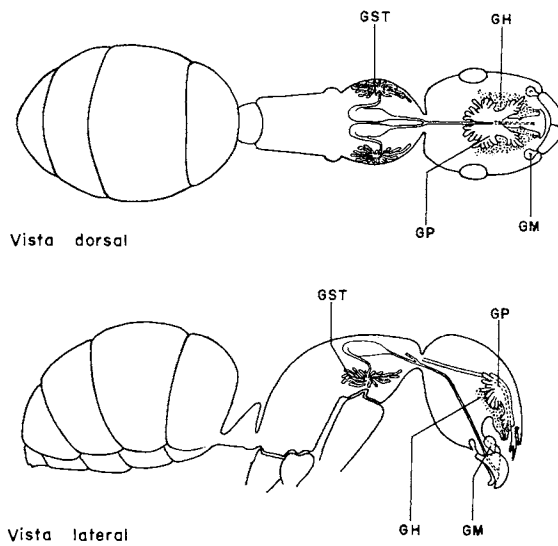
FIGURA 14

As glândulas hipofaríngeas (fig. 14) também são pares. Cada uma delas é formada de uma massa de células secretoras, onde cada célula é o próprio ácino (Prancha 17). Estas se ligam individualmente, através de canalículos, aos dutos excretores, um principal que desemboca lateralmente na placa hipofaríngea e que recebe pouco antes um outro secundário (Prancha 17, a). Assim, a massa celular acompanha os dutos excretores, estando a formar dois ramos laterais que se prolongam da desembocadura à altura dos *corpora allata*, abaixo da glândula pós-faríngea e aos lados do cérebro; os dois ramos secundários, mais curtos, volteiam a bolsa infrabucal. As massas de células correspondentes a cada um deles se encontram na linha média da cabeça do animal (fig. 16).



Glândula mandibular
IMAGO

FIGURA 15



Esquema da localização das glândulas do sistema salivar do IMAGO, Glândula Salivar do Tórax (GST), Glândula Pós-Faríngea (GP), Glândula Hipo faríngea (GH), Glândula Mandibular (GM).

FIGURA 16

As glândulas mandibulares (fig. 15) estão localizadas lateralmente na cabeça e, através do duto que vem do reservatório, estão em íntima conexão com a parede interna da mandíbula. Esse reservatório é saculiforme, levemente achatado e disposto entre os músculos da mandíbula. Na superfície voltada para o interior da cabeça assenta uma pequena massa de células secretoras. Cada célula secretora, através de canalículo, descarrega nesse reservatório.

A Prancha 15 mostra aspectos da histologia das glândulas salivares torácicas do adulto. Trata-se de glândulas tubulares, onde a unidade secretora é formada por várias células que constituem a parede do túbulo secretor, o qual apresenta revestimento cuticular na luz.

Na Prancha 15, a, podemos notar o reservatório de parede muito fina e cuticular, com os núcleos das células que o formaram. As células constituintes do túbulo secretor (Prancha 15, c e d) são de formato irregular, de citoplasma granuloso, e o núcleo é caracterizado por uma série de pequenos grumos de cromatina. Em alguns cortes, as células secretoras se apresentam vacuolizadas, devido aparentemente a início de atividade secretora; corresponderiam então a acúmulo de secreção.

A glândula pós-faríngea (Prancha 16, a) tem as células formadoras da sua parede com núcleos densamente corados e agora basalmente colocados. A parte apical das células aparece agora vacuolizada e às vezes mal delimitada, provavelmente devido a acúmulo de secreção.

A glândula hipofaríngea (Prancha 16, b e c) apresenta-se semelhantemente ao encontrado em pupa de olho preto, com a diferença que as células originadoras dos canalículos estão menos evidentes. Praticamente não se as vê no corte, e as secretoras apresentam ao redor do núcleo espaço claro, correspondente ao canalículo intracelular. Nesta idade, a quantidade de citoplasma é pequena em relação ao tamanho do núcleo. Em preparações de glândulas hipofaríngeas de adultos mais idosos, obtidos por simples compressão da glândula corada com orceína entre lâmina e lamínula, as células formadoras do canalículo são bem evidentes (Prancha 17, b, c e d), mas somente as correspondentes ao tipo 2, não se conseguindo detectar mais as do tipo 3.

A glândula mandibular (Prancha 16, d) apresenta-se também completamente diferenciada. Pode-se ver agora com clareza os canalículos que ligam as células secretoras ao reservatório de parede muito fina. As células secretoras são altas, têm núcleo central com cromatina dispersa e citoplasma abundante.

Conforme dito anteriormente, as glândulas apresentadas nas Pranchas correspondem ao período pré-secretor. Algumas modificações pequenas podem ocorrer com a entrada em atividade. Essas modificações dizem respeito principalmente a alterações nas relações núcleo-citoplasmáticas (o citoplasma aumenta) e ao acúmulo de secreção. Nesse sentido a glândula que parece modificar-se menos é a pós-faríngea. Há também evidências de que o crescimento e diferenciação das glândulas seja em boa parte devido a aumento do tamanho celular (poliploidização), visto que as mitoses, embora presentes, parecem ser insuficientes para responder por todo crescimento. O aumento do tamanho celular ocorre ainda durante a diferenciação e parece continuar durante a fase ativa.

DISCUSSÃO

I. GLÂNDULAS SALIVARES DO TÓRAX

Durante a pupação ocorre a transformação do organismo larval para o organismo adulto. As estruturas originadas no embrião e presentes na larva têm comportamento diferente, conforme o tipo e função.

As estruturas mais especializadas da larva de alguns insetos, como as porções secretoras das glândulas de seda e tubos de Malpighi, são completamente degradadas e desaparecem durante a pupação. As estruturas mais especializadas do adulto, portanto as que lhes são exclusivas, são construídas a partir de células segregadas na embriogênese e presentes na larva como discos imaginais, passando por um recrudescimento da diferenciação e morfogênese durante a metamorfose; por exemplo: gônadas, pernas, asas, olhos. Há ainda estruturas que passam da larva ao adulto sem alteração: caso de alguns músculos, comuns à larva e ao adulto, e tubos de Malpighi (em *Drosophila*), cujos produtos de excreção são os mesmos nas duas etapas do desenvolvimento. E estruturas que passam ao adulto com maior ou menor reorganização, como o sistema nervoso.

Esta é uma visão ampla e generalizada do que ocorre com os tecidos e órgãos durante o desenvolvimento pós-embriônico dos insetos holometábolos. Tulchin & Rhodin (1970), por exemplo, só caracterizam dois tipos de tecidos: tecidos larvais que crescem por aumento no tamanho celular, sem divisões celulares; e tecidos imaginais que sofrem divisões celulares, entendendo-se por tecido imaginal aqueles tecidos que estarão presentes na imago. Segundo Bodenstein (em Demerec, 1965), a glândula salivar do terceiro instar larval de *Drosophila melanogaster* consiste de ambos os tecidos; durante a metamorfose, os tecidos larvais são autolisados e os tecidos imaginais formam os órgãos da imago. A poliploidização somática ou politenização, no caso de *Drosophila*, mencionada pelo autor acima, tem sido tomada pelos estudiosos como um reflexo da atividade celular, uma espécie de amplificação dos genes atuantes para atender às demandas metabólicas dos tecidos. Sendo a larva um organismo adaptado a ambientes completamente diversos dos que vão ser explorados pelo adulto, é natural que os genes que servem à larva nem sempre possam servir também ao adulto, e portanto, que as estruturas que os têm muitas vezes aumentados sejam degradadas. Por isso geralmente ocorre que os tecidos que crescem por aumento do tamanho celular (endomitose) sejam eliminados. É também verdade que isso só ocorre com os tecidos que desempenham funções completamente diferentes no adulto. Os tubos de Malpighi de *Drosophila*, que sofrem alto grau de poliploidização, permanecem nos adultos. As células epidérmicas, apesar de sofrerem um ciclo de poliploidização a cada muda, também permanecem.

As glândulas de seda da larva de *Camponotus rufipes* surgem durante a embriogênese, de acordo com o constatado por Nelson (1915), e crescem por aumento do tamanho celular durante toda a vida larval, persistindo, segundo nossas observações, até um pouco além da formação do casulo. Portanto, no início do instar de pupa (pré-pupa) (fig. 1 e Pranchas 1 e 2) ainda existem como entidades. São porém rapidamente autolisadas, mantendo-se apenas o duto excretor final como remanescente, além de dois pequenos segmentos de sua bifurcação, semelhantes a dois bulbos que lhe conferem o aspecto de um Y, que provavelmente não sofreram poliploidização (fig. 2 e prancha 3) à seme-

lhança do que ocorre em abelhas. Nestas, estudos sobre a quantidade de DNA presentes nas glândulas de seda larvais (Silva de Moraes, 1972), mostram que os dutos não sofrem poliploidização.

Os processos pelos quais as glândulas têm as suas porções secretoras autolisadas são motivo de muitas discussões. Pérez (1910), ao descrever a metamorfose de *Calliphora*, relata que Kowalewsky e Rees admitem uma reabsorção fagocitária, estando a glândula no momento da invasão pelos fagócitos já visivelmente alterada segundo um, e não alterada segundo outro; que Nötzel e Berlese negam completamente qualquer processo fagocitário, enquanto Hennegy se coloca numa posição intermediária, admitindo que as células se deslocam em grupo e são logo englobadas por fagócitos.

Nossos resultados mostram que, enquanto as células da porção secretora da glândula são autolisadas, a membrana basal se mantém; vemos aos lados dessa membrana e mesmo no interior da glândula, células de sangue (hemócitos) (Prancha 4, a, b e c). É uma imagem semelhante à de Pérez (1910), que diz que essa membrana se rompe em determinados pontos, pelos quais se insinuam os hemócitos, mormente fagócitos para a reabsorção. Também Tiegs (1922), estudando o desenvolvimento pós-embrionário de *Nasonia*, oferece uma imagem semelhante de desintegração, fagocitose e infiltração de hemócitos removendo os restos celulares que são lançados na corrente sanguínea.

Cruz-Landim & Mello (1967) não detectaram nenhuma evidência morfológica de fagocitose na degeneração da glândula salivar larval de *Melipona quadrifasciata*. Gaudecker (1972), em *Drosophila melanogaster*, só faz referência a processos autolíticos na destruição dessa glândula, sem mencionar fagocitose.

Em nosso caso, a presença de células do sangue junto à membrana basal da glândula, e mesmo no seu interior, sugere que há fagocitose associada a autólise. Laufer (1968) sugere, na metamorfose de *Chironomus*, que a DNase acumulada no citoplasma das células secretoras da glândula, como partículas semelhantes a lisossomos, seria liberada ao tempo da metamorfose e atacaria os cromossomos; subsequentemente observar-se-ia a progressiva destruição do tecido. Estaria então o processo de regressão e destruição do tecido submetido a um mecanismo atuando num nível molecular através da DNase acumulada pouco antes da sua ocorrência. No nosso caso é observável a degeneração picnótica dos núcleos com posterior fragmentação do material cromatínico, mas os métodos empregados neste estudo não permitem identificar DNase.

A presença de um disco imaginal presente desde o embrião, intercalado entre as porções secretoras e a bifurcação do duto final único, é ressaltada por Pérez (1910) em *Calliphora*, por Bodenstein (em Demerec, 1965) em *Drosophila*, Tiegs (1922) em *Nasonia*, Emmert (1968) em *Formica pratensis* e *Apis mellifica* e Emmert (1969) em *Formica pratensis*. Barth (1962), em *Grumicha*, assinala uma estrutura, possivelmente disco imaginal, mas não a define como tal.

Para Tiegs e Bodenstein a degeneração atinge a parte glandular propriamente dita e os dutos, ficando apenas o disco imaginal que posteriormente se desenvolve para a região anterior formando os dutos excretores e para a região posterior formando os túbulos secretores. Essa visão não é compartilhada por Emmert (1968 e 1969), e em seus trabalhos não consta que o duto excretor final seja

destruído. Além disso, na descrição das glândulas de *Apis*, confessa ser difícil visualizar os discos imaginais. Cruz-Landim & Mello (1967), semelhantemente em *Melipona quadrifasciata*, e nós neste trabalho, com *Camponotus rufipes*, não os localizamos, se é que existem.

Para Emmert há um disco imaginal, fácil de se notar em *Formica pratensis*, entre a parte secretora e o bulbo. Esse disco forma o reservatório; parte de suas células, conjuntamente com células remanescentes do duto de saída da glândula da larva (Vordezellen), forma a região secretora da glândula do adulto. Os bulbos e o duto final ímpar da glândula da larva transformam-se no sistema de descarga da secreção da glândula do adulto. Examinando suas fotografias não nos parece tão fácil assim notar o disco imaginal. Pequenas diferenças também podemos notar nas células que compõem a região próxima ao reservatório da glândula salivar da larva (Prancha 1, c), mas não a ponto de diferenciarmos em *Camponotus rufipes* discos imaginais. O que nos parece, é que há um gradiente natural de células levemente diferentes entre si, desde a desembocadura até o ponto em que se iniciam as células secretoras, ocorrendo simplesmente mudanças de células de dutos para células glandulares propriamente ditas.

Cruz-Landim & Mello (1967), em *Melipona*, admitem que a glândula do adulto cresce ou se desenvolve do duto ímpar e sua bifurcação (esta última corresponde aos bulbos de Emmert). Nossas observações levam a concluir que a glândula degenera até o "bulbo"; portanto, degeneram a parte secretora propriamente dita e o reservatório, e a partir dos tecidos remanescentes formam-se as glândulas do adulto.

Na diferenciação da glândula da imago de *Camponotus rufipes*, concomitantemente com a degeneração na pré-pupa, o duto excretor final se alonga para trás em função da reorganização de suas células e de divisões celulares. Os "bulbos" também se esticam e forma-se nas suas extremidades uma massa ovóide (aglomeração celular de Emmert) de onde se diferenciam os túbulos secretores.

Apesar de Nelson (1915) dar a origem das glândulas salivares larvais de *Apis* como inteiramente ectodérmica, evidências morfológicas, tais como ausência de cutícula na porção secretora dessas glândulas e também na de outros insetos (outros Hymenoptera e Lepidoptera), indicam que a origem desta porção é diferente. Barth (1962) postula origem ectodérmica para os dutos e mesodérmica para a região secretora da glândula salivar larval de *Grumicha* sp. (Trichoptera).

A glândula salivar do adulto é inteiramente de origem ectodérmica, como indicado pela cutícula limitando toda a luz da região secretora aos dutos. Esse fato é mais um ponto a favor de que toda a porção secretora larval, comprometida com um determinado tipo de função que serve à atividade larval, degenera; os dutos, por divisão celular e diferenciação, originam a glândula do adulto. Um maior número de mitoses foi observado nos dutos. Na sua parte distal observam-se dois tipos de células, diferenciáveis principalmente pelo tamanho de seus núcleos. Desse aglomerado diferencia-se a porção secretora do adulto. A maior parte da morfogênese dessas glândulas ocorre no período entre a pré-pupa e pupa de olho marrom.

Pelo exposto, parece claro que estas glândulas são homólogas às glândulas salivares presentes em outros Hymenoptera e também em outros insetos.

II. GLÂNDULAS PÓS-FARÍNGEAS

São aparentemente exclusivas dos Formicidae. Na literatura consultada não encontramos nenhuma referência a elas nos Hymenoptera ou outros insetos. Entretanto, Bordas (1895) e Heselhaus (1922) descrevem em *Cerceris* (Sphecidae) estruturas que poderiam ser correspondentes, além do que a descrição de Heselhaus é semelhante à de Otto (1958) para as glândulas pós-faríngeas de operárias recém-eclodidas de *Formica rufa* L. Saenz & Cruz-Landim (1972) também relatam a ocorrência de duas estruturas globulares, laterais e ocas, associadas com as glândulas hipofaríngeas de *Sphex*, que certamente são as mesmas observadas por Bordas e Heselhaus para *Cerceris*. Infelizmente, Saenz & Cruz-Landim não chegaram a determinar se são ou não estruturas glandulares.

Em *Camponotus rufipes* as glândulas pós-faríngeas se originam de duas expansões dorso-laterais da região posterior da faringe, provavelmente durante as fases finais da pré-pupa. É na pupa de olho branco onde primeiro se pode vê-las bem, embora ainda em início de diferenciação (fig. 3 e prancha 6, d). O local de origem está de acordo com a descrição de Emmert (1968) e o local de desembocadura na imago de acordo com Emmert (1968) para *Formica pratensis*, Otto (1958) para *Formica rufa* e Beck (1972) para *Polyergus rufescens* e *Raptiformica sanguinea*.

De acordo com nossos resultados, podemos concluir que é na pupa de olho rosa que elas sofrem a maior parte das modificações que as levam ao aspecto do adulto. Já na pupa de olho preto são morfologicamente semelhantes às da imago.

São duas estruturas saculiformes que por si já se constituem em reservatório, com a região látero-posterior rica em expansões digitiformes. Toda a sua superfície é constituída por um epitélio secretor monoestratificado, e a sua luz é forrada por uma cutícula, denotando a sua origem ectodérmica (Prancha, 16, a).

Estas glândulas não encontram, ao que se saiba, correspondência em outros Hymenoptera ou outros insetos, a não ser pelo primórdio presente nos Sphecidae conforme relatado atrás. Se confirmada a homologia das glândulas pós-faríngeas dos Formicidae com aquelas estruturas dos Sphecidae, estes constituiriam um grupo de ligação entre as vespas verdadeiras, abelhas e formigas, como sugerido por Saenz & Cruz-Landim (1972).

I. GLÂNDULAS HIPOFARÍNGEAS

As glândulas hipofaríngeas de *Camponotus rufipes* originam-se de invaginações do epitélio ectodérmico da região que se diferenciará na placa hipofaríngea. Como todas as glândulas, mantêm o local de origem como ponto de desembocadura. Estes se encontram dispostos lateralmente na placa hipofaríngea, logo acima do saco infrabucal (Prancha 17, a). A sua origem é coerente com o trabalho de outros autores como Janet (1894), Emmert (1968), e são homólogas às glândulas faríngeas dos Apidae, Otto (1958).

As glândulas hipofaríngeas de *Camponotus rufipes* iniciam o seu desenvolvimento na pupa de olho branco e atingem a sua forma definitiva somente com a eclosão da imago.

Em fins da pupa de olho branco e início da pupa de olho rosa elas aparecem como dois cilindros, cada um com uma ramificação lateral (fig. 3). Estes cilindros são provenientes de divisões celulares e formados a partir do

epitélio que forra a cavidade bucal. À medida que eles se desenvolvem, a membrana basal cresce acompanhando o seu desenvolvimento e mantendo a estrutura como um todo relativamente compacto (Prancha 7, a e Figura 7).

Na diferenciação da glândula podemos notar inicialmente divisões celulares que formam várias camadas de células em torno de uma luz axial. A individualização das células vai concedendo ao cilindro inicial aspecto mais delicado e frouxo à medida que o indivíduo avança no desenvolvimento (fig. 8). Durante o processo de individualização celular podemos inicialmente observar quatro tipos de células participando da diferenciação (Prancha 12, b e d), denominadas tipo 1, tipo 2, tipo 3 e tipo 4. Correspondem respectivamente às células que formam o canal excretor, às células que formam a parte extracelular do canalículo coletor, às que formam a porção intracelular do canalículo e às células glandulares.

Esse tipo de estrutura corresponde às glândulas que Noirot & Quenedey (1974) classificam como classe 3, em um trabalho onde reduzem as glândulas presentes nos insetos a três tipos, apesar da aparente diversidade anatômica encontrada. Essa classe 3 corresponde às glândulas dermais, nas quais um dútulo cuticular ou canalículo penetra a célula glandular, percorrendo uma cavidade em seu citoplasma para a qual a secreção é eliminada. O dútulo é contínuo com o canal excretor da glândula. Aqui estão presentes três tipos de células formando a estrutura glandular: a célula secretora, a célula que secreta o canalículo e a célula epidérmica que secreta a cutícula através da qual a secreção é eliminada. Trata-se neste caso de células glandulares isoladas, que se encontram ao longo do integumento. Casos mais complexos, mas ainda enquadráveis neste tipo são os de várias células secretoras formando uma glândula anatomicamente definida (Noirot & Quenedey, 1974). A glândula hipofaríngea de *Camponotus rufipes* se enquadra neste último contexto.

Emmert (1968) refere-se, para glândulas como essas, a seis tipos celulares participando de sua formação. Um tipo é constituído pela célula epitelial formadora do duto excretor, outro é a célula secretora, um terceiro é uma célula que participa da formação do canalículo ou dútulo coletor e que degenera, e mais três tipos relacionados à formação da parte intracelular do canalículo condutor, à sua parte extracelular e à sua conexão com o duto excretor, respectivamente. Lukoschus (1962) refere-se a cinco tipos, que no final caem na situação anterior.

Na nossa opinião, os três últimos tipos de células mencionados por Emmert (1968), todos eles formadores do canalículo, são na realidade um só. Visto que o canalículo é contínuo com o duto excretor, podemos chegar a um máximo de simplificação, admitindo apenas dois tipos de células — as secretoras e as formadoras dos condutos excretores, capazes de secretar revestimento cuticular. Os quatro tipos que reconhecemos e mencionamos acima referem-se mais à topologia das células que à sua função, ou seja, as células dos tipos 1, 2 e 3 funcionam como formadoras dos condutos de eliminação da secreção e se localizam em torno desses canais, o tipo 1 formando o epitélio do duto excretor, o tipo 2 formando a parte extracelular do canalículo, o tipo 3 a intracelular, enquanto a do tipo 4 tem função secretora e forma um ácino (Prancha 17, b, c e d).

Mesmo assim, esta distinção só é evidente na glândula em diferenciação. Na glândula do adulto, a célula que formaria a porção intracelular do canalículo não pode ser individualizada (Pranchas 16, b e c e 17). Quanto à célula que

degenera, descrita por Emmert e Lukoschus e também à célula que promove a junção do canalículo com o duto, não conseguimos individualizá-las em nenhuma fase de nosso trabalho.

A esta altura, cabe discutir a origem destes dois tipos celulares. O duto excretor é contínuo com a parte anterior do tubo digestivo e revestido internamente por uma cutícula, sendo a origem ectodérmica das células que o formam completamente assentada. O mesmo pode-se dizer para as células do canalículo. E quanto às células secretoras?

Beams & Anderson (1961), ao se referirem ao canalículo intracelular que percorre estas células, chamam a atenção para o fato de ele na realidade não ser intracelular, porque está separado da célula glandular por uma membrana, estando como que localizado num espaço intercelular. Este fato, associado à descrição de uma célula que possivelmente originaria a parte intracelular do canalículo, faz supor origem diferente da ectodérmica para a célula secretora. De fato, examinando-se micrografias eletrônicas de glândulas desse tipo (Stein, 1966a e 1966b; Cruz-Landim & Hadek, 1969; Gama & Cruz-Landim, 1974) verifica-se que o canalículo cuticular percorre uma cavidade semelhante à apresentada pelas células parietais das glândulas gástricas, inclusive com a membrana de revestimento formando microvilosidades. Pode-se ainda ver que o canalículo "extracelular", ao contactar com as células secretoras, apresenta citoplasma ao seu redor, e ver também o contacto sinuoso e reforçado por desmossomos septados que ocorrem entre as membranas da célula formadora do canalículo e da célula secretora, conforme representado por Noirot & Quenedey (1974). No interior da célula secretora este citoplasma não é mais visível, mas apenas as diferentes camadas cuticulares.

Se admitirmos que a característica das células ectodérmicas é a secreção de uma cutícula, que o canal intracelular é originado por uma célula que não é secretora, e que por isso tem localização extracelular, topologicamente, abre-se caminho para supor que a célula secretora é originada de um dos outros dois folhetos. Nossas investigações não deram nenhuma indicação de que essas células possam ter outra origem a não ser da invaginação da cavidade bucal mencionada. Olhando melhor as micrografias eletrônicas de glândulas desse tipo parece-nos evidente que o canalículo intracelular é na realidade uma cutícula produzida pela célula secretora, para revestir a sua cavidade interna, como qualquer célula ectodérmica o faz. Assim sendo, em nossa opinião, a parte intracelular do canalículo não é formada por uma célula diferente desta, nem o seu citoplasma degenera; neste sentido, o canalículo é extracelular, como a luz de uma glândula multicelular o é. Quanto à origem, existe um único tipo de célula formando esta glândula, e esta é ectodérmica. O fato de, durante a diferenciação da glândula, uma célula se apresentar junto à célula secretora, que, por analogia com a literatura, foi tomada como formadora da parte intracelular do canalículo, deve-se às células que constituem os condutos da secreção apresentarem maior desenvolvimento durante a morfogênese, quando desempenham seu maior papel, ou seja, a secreção da cutícula.

As glândulas hipofaríngeas de *Camponotus rufipes* são homólogas às de outros Hymenoptera e, dentro da classificação de Cruz-Landim (1967) para as glândulas hipofaríngeas dos Apoidea, se pudermos compará-las, classificamo-las como sendo do terceiro tipo, ou seja: glândulas cujo duto excretor é longo e com ácinos em todo o seu comprimento, formando um cacho longo. Em

Camponotus rufipes o ácino restringe-se a uma única célula glandular. Cruz-Landim considera as glândulas do terceiro tipo como as mais evoluídas dentro dos Apoidea, o que é coerente com a posição filogenética da subfamília Formicinae, à qual ela pertence segundo a classificação de Brown (1954), se pudermos fazer tal analogia.

IV. GLÂNDULAS MANDIBULARES

As glândulas mandibulares de *Camponotus rufipes* originam-se de invaginação da parede interna da base da mandíbula na pré-pupa final, e se completam na pupa de olho preto.

São constituídas de um reservatório, sobre o qual assentam as células secretoras, que a ele se ligam individualmente por um canalículo. Emmert (1968) diz que, em todas as glândulas dermais examinadas, os elementos glandulares se desenvolvem da mesma maneira. É então uma situação semelhante ao desenvolvimento da glândula hipofaríngea, com o que concordamos. Não conseguimos caracterizar as células que participam da sua formação; porém, considerando-se que a sua estrutura é a mesma da glândula hipofaríngea, em que pesem as diferenças anatômicas que apresentam, o processo de diferenciação é o mesmo.

Deixamos claro na discussão da glândula hipofaríngea que ela se desenvolve de invaginação da parede ectodérmica da cavidade bucal; que participam, em última análise, de sua formação, dois tipos de células quanto à função e um tipo quanto à origem embrionária: a célula glandular propriamente dita e as células secretoras dos canalículos, incluindo-se nestas últimas as formadoras do duto excretor. Isto acontece em todas as glândulas do sistema salivar das formigas, com exceção das pós-faríngeas, onde não há um sistema diferenciado descarregador da secreção.

No caso da glândula mandibular, o reservatório é formado por células que secretam uma cutícula que reveste toda a sua luz. Há uma continuidade desta cutícula que forra a luz do canalículo externo e interno, que por sua vez é formado por células próprias, que fazem a ligação entre as células glandulares e o reservatório. Não precisamos quantas células participam dessa conexão.

A glândula mandibular pode ser comparada à glândula hipofaríngea nos seguintes termos: há em ambas a célula glandular, única, constituindo por si um ácino, percorrida internamente por um canalículo que se prolonga externamente e que desemboca, no caso da hipofaríngea, em um duto excretor final, fino e alongado, e no caso da mandibular, em um reservatório saculiforme. A diferença que podemos estabelecer consiste na capacidade que a glândula mandibular tem de armazenar secreção, enquanto a glândula hipofaríngea elimina a secreção de maneira contínua. Segundo Kistner & Blum (1971) as glândulas mandibulares de *Lasius* produzem feromônios e possivelmente o mesmo ocorre em *Camponotus*; assim, é natural que a secreção seja armazenada para liberação no momento adequado. Quanto à glândula hipofaríngea, provavelmente secreta enzimas digestivas ou substâncias complementares da alimentação larval; a utilização de seus produtos é imediata.

As células secretoras da glândula mandibular ligam-se ao reservatório por canalículos que vêm do seu interior, semelhantemente a outras glândulas mandi-

bulares de outros insetos, inclusive Hymenoptera, onde essas glândulas foram estudadas com auxílio de microscopia eletrônica.

Continuamos, como na situação anterior, admitindo que a origem das células formadoras do reservatório e dos canaliculos de conexão é ectodérmica, desde que secretam uma cutícula quitinosa que as caracterizam como tal e que a origem da célula secretora não é outra.

As glândulas mandibulares das formigas são homólogas às dos outros Hymenoptera e outros insetos em que existem.

CONCLUSÕES

Podemos concluir que as glândulas que compõem o sistema salivar funcional do adulto são totalmente originadas durante o processo de metamorfose, ou seja, pós-embrionariamente.

O sistema salivar do adulto é constituído de um par de glândulas labiais ou salivares propriamente ditas, um par de glândulas pós-faríngeas, um par de glândulas hipofaríngeas e um par de glândulas mandibulares. Destas, apenas as salivares do tórax encontram correspondente na larva e têm desenvolvimento embrionário, sendo no entanto a sua porção secretora totalmente destruída na pré-pupa e nova glândula formada para funcionar no adulto.

Os primórdios dos dutos secretores das glândulas salivares do tórax instalam-se na pré-pupa, na porção distal dos dutos remanescentes da larva. Sofrem a maior parte das transformações na pupa de olho branco e pupa de olho rosa, estando praticamente diferenciadas na pupa de olho preto. Até o final da pupa de olho rosa notamos várias figuras mitóticas; a partir daí não mais as vemos, porém as células do adulto são maiores que as do instar anterior. Logo, deve ocorrer poliploidização nas células secretoras antes do início do seu funcionamento.

As glândulas pós-faríngeas aparecem como primórdios na pré-pupa e aparentemente só crescem por divisões celulares, passando pela maior parte da diferenciação na pupa de olho rosa.

As glândulas hipofaríngeas aparecem na pupa de olho branco como primórdios. Apresentam divisões celulares até a pupa de olho rosa e durante esta fase e a pupa de olho marrom sofrem a maior parte das diferenciações que levam ao aspecto da imago. Aparecem com aspecto final na pupa de olho preto. Aparentemente, as células secretoras crescem por poliploidização a partir da pupa de olho marrom.

As glândulas mandibulares instalam-se como primórdios na pré-pupa, e também crescem por divisões celulares. Na pupa de olho rosa separam-se os grupos que se diferenciarão nas células secretoras e nas que formarão o sistema de descarga da secreção. As células secretoras aparentemente também findam seu crescimento por poliploidização.

Todas as glândulas presentes no adulto encontram homologias com as de mesma denominação em outros Hymenoptera, com exceção das pós-faríngeas, que parecem ocorrer como primórdios apenas nos *Shecidae*.

Todas as glândulas do sistema salivar de *Camponotus rufipes* são totalmente de origem ectodérmica, apesar das variações anatômicas e funcionais, mesmo as células secretoras das glândulas hipofaríngeas e mandibulares, a respeito das

quais pairavam dúvidas. Esses dois pares de glândulas, apesar das diferenças que guardam entré si, enquadram-se na mesma classificação de Noirot-Quenedey como pertencentes à classe 3 das glândulas dermais.

Não há nenhum disco imaginal definido participando da formação dessas glândulas, sendo todos os tecidos que as formam uma neoformação, exceto os que compõem o sistema de descarga das glândulas salivares do tórax, que são transformações das estruturas larvais correspondentes.

AGRADECIMENTOS

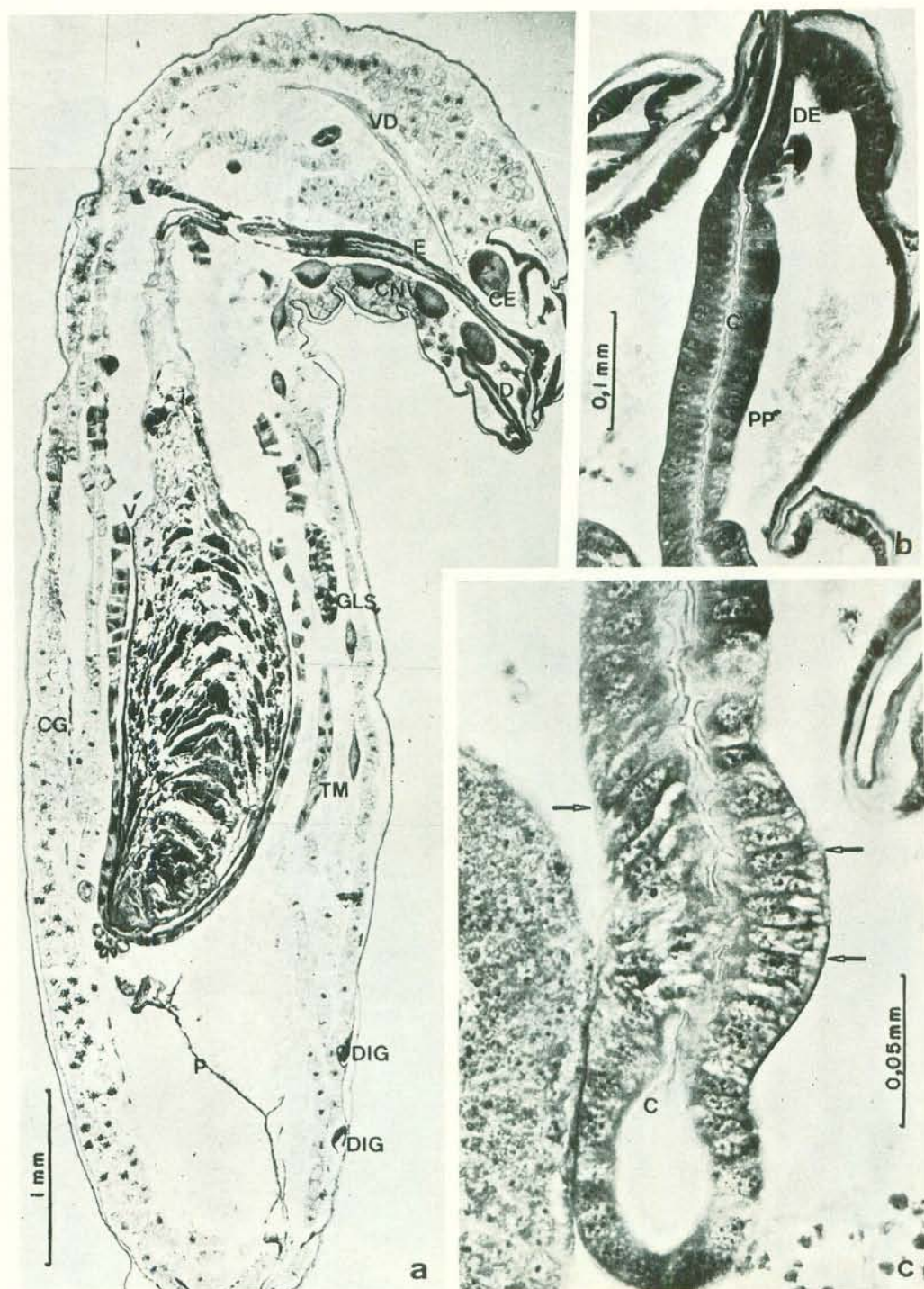
Agradeço ao Departamento de Ciências Biológicas da Universidade Federal de São Carlos e ao Departamento de Morfologia Animal da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Rio Claro, sem os quais não seria possível este trabalho; a meus amigos e colegas de ambos os Departamentos, pelo auxílio e incentivo; à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, pela ajuda em forma de bolsas e auxílios. Pelas críticas e sugestões, aos componentes da Banca Examinadora: Dr. Cláudio Froehlich, Dr. Hamilton J. Targa e especialmente à Dra. Carminda da Cruz-Landim. A meus mestres e meus alunos, e ao Dr. Frei W. Kempf, há pouco falecido.

REFERÊNCIAS

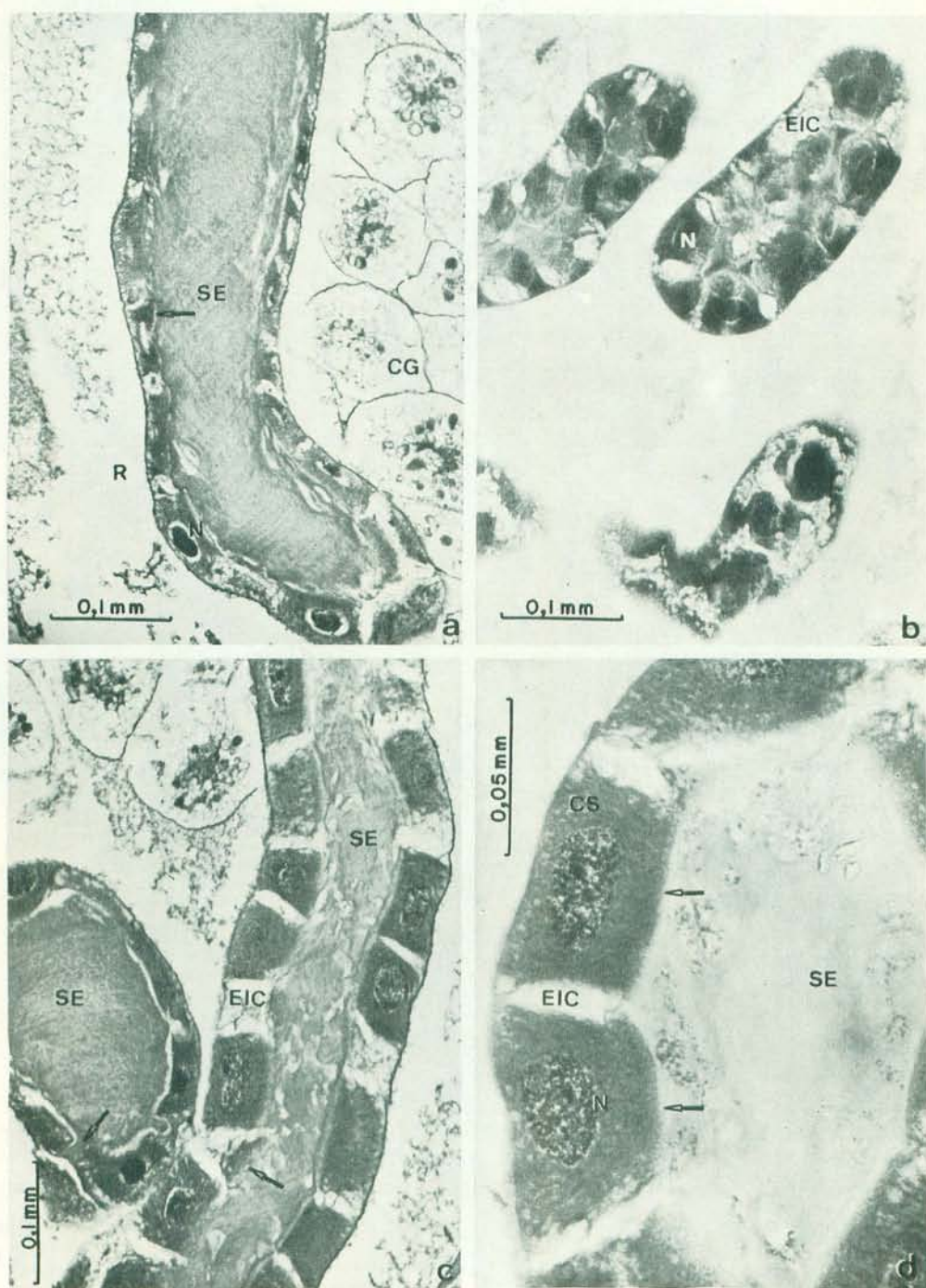
- Almeida Toledo, L. F. de, 1967. Histo-anatomia de glândulas de *Atta sexdens rubropilosa* Forel (Hymenoptera). *Arq. Inst. Biol.*, S. Paulo, 34 (4): 321-329.
- Ayre, G. L., 1967. The Relationships Between Food and Digestive Enzymes in Five Species of Ants (Hymenoptera: Formicidae) *Can. Ent.* 99 (4): 408-411.
- Ayre, G. L. & M. S. Blum, 1971. Attraction and alarm of *Camponotus* spp. (Hymenoptera: Formicidae) by pheromones. *Physiol. Zool.* 44 (2): 77-83.
- Barth, R., 1962. Histologische Studien an den Larvalen Labialdrüsen von *Grumicha* sp. (Trichoptera). *An. Acad. Brasil. Cienc.* 34 (2): 249-263.
- Beams, H. W. & E. Anderson, 1961. Fine structure of "intercellular ductules" of the Carabid Beetle. *J. Morph.* 109 (2): 159-171.
- Beck, H. von, 1972. Vergleichende histologische Untersuchungen an *Polyergus rufescens* Latr. und *Raptiformica sanguinea* Latr. *Inst. Soc.* 19 (4): 301-342.
- Beig, D., 1971. Desenvolvimento embrionário de abelhas operárias de *Trigona (Scaptotrigona) postica* Latreille (Hymenoptera, Meliponinae). *Arq. Zol.*, S. Paulo, 21 (4): 179-234.
- Bordas, M. L., 1895. Appareil glandulaire des Hyménoptères. *Ann. Sci. Nat. Zool.* 19: 1-132.
- Brown, W. L., Jr., 1954. Remarks on the internal Phylogeny and Subfamily classification on the Family Formicidae. *Ins. Soc.* 1 (1): 22-31.
- Cammaerts-Tricot, M. C., 1974. Production and Perception of Attractive Pheromones by Differently Aged Workers of *Myrmica rubra* (Hymenoptera Formicidae). *Ibidem* 21 (3): 235-248.
- Costa, A. M. F. & C. da Cruz-Landim, 1973. Glândulas intramandibulares em abelhas sociais (Apidae). *Cienc. Cult.* 25 (6): 266.
- Cruz, C. da C., 1962. Anatomia e histologia comparadas das glândulas mandibulares dos Meliponídeos. *Arq. Museu Nac.* 52: 79-84.
- Cruz-Landim, C. da, 1962. Evolution of the Wax and Scent Glands in the Apinae (Hymenoptera: Apidae). *J. New York Entomol. Soc.* 71: 2-5.

- Cruz-Landim, C. da, 1963. Istologia e anatomia comparata delle ghiandole salivari, mandibolari e ipofaringee delle Api (Hymenoptera, Apoidea). *Atti IV Congr. U. I. E. I. S.* 12: 287-307.
- Cruz-Landim, C. da, 1967. Estudo comparativo de algumas glândulas das abelhas (Hymenoptera, Apoidea) e respectivas implicações evolutivas. *Arq. Zool.*, S. Paulo, 15 (3): 177-290.
- Cruz-Landim, C. da & R. Hadek, 1969. Ultrastructure of *Apis mellifera* hypopharyngeal gland. *Proc. VI Congr. I. U. S. S. I.*: 121-130.
- Cruz-Landim, C. da & M. L. S. Mello, 1967. The post-embryonic Changes in *Melipona quadrifasciata anthracoides* Lep. (Hymenoptera, Apoidea). *J. Morph.* 123 (4): 481-502
- Cruz-Landim, C. da & M. H. P. Saenz, 1972. Estudo comparativo de algumas glândulas dos Vespoidea (Hymenoptera). *Papéis Avulsos Zool.* 25 (24): 251-263.
- Demerec, M., 1965. Biology of Drosophila, 632 pp., Hafner Publishing Co., New York and London.
- Emmert, W., 1968. Die Postembryonalentwicklung sekretorischer Kopfdrüsen von *Formica pratensis* Retz. und *Apis mellifica* L. (Ins., Hym.). *Z. Morph. Tiere* 63: 1-62.
- Emmert, W., 1969. Entwicklungsleistungen fragmentierter Labialdrüsen — Imaginalanlagen von *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera). *Wilhelm Roux' Arch.* 162: 97-113.
- Gama, V. & C. da Cruz-Landim (no prelo). Ultraestrutura das glândulas anexas do ferrão de *Camponotus rufipes* (Fabricius) (Hymenoptera-Formicidae).
- Gaudecker, B. von, 1972. Der Strukturwandel der larvalen Speicheldrüse von *Drosophila melanogaster*. *Z. Zellforsch.* 127: 50-86.
- Graf, V., 1970. Nota sobre a ocorrência das glândulas salivares da cabeça em *Melissoptila* (Anthophoridae, Apoidea). *Bol. Univ. Fed. Paraná* 13: 281-288.
- Heselhaus, F., 1922. Die Hautdrüsen der Apiden und verwandter Formen. *Zool. Jahrb. (Abt. f. Anat.)* 43: 369-464.
- Hinton, H. E., 1946. Concealed Phases in the Metamorphosis of Insects. *Nature, Lond.* 157: 552-553.
- Janet, C., 1894. Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'insecte. Review by Heymons. *Zool. Centralbl.* 7: 800-804.
- Kistner, D. H. & M. S. Blum, 1971. Alarm Pheromone of *Lasius (Dendrolasius) spathopus* (Hymenoptera: Formicidae) and its possible Mimicry by two Species of *Pella* (Coleoptera: Staphylinidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.* 64 (3): 589-594.
- Lauer, S. M. dos S., 1975. Estrutura macro e microscópica das Glândulas do sistema salivar nas castas de *Bombus atratus* Franklin, 1913. (Hymenoptera-Apidae). Dissertação de Mestrado, 74 pp.
- Laufer, H., 1968. Developmental Interactions in the Dipteran Salivary Gland. *Am. Zool.* 8: 257-271.
- Lukoschus, F., 1968. Entwicklung und Kastendimorphismus der superfiziellen Postgenaldrüsen bei der Honigbiene. *Zeitsch. Bienenforsch.* 6 (3): 72-76.
- Mathewson, J. A., 1965. The internal morphology of the eastern cucurbit bee, *Peponapis pruinosa* (Hymenoptera: Apoidea). *J. Kansas Ent. Soc.* 38 (3): 209-233.
- Mello, M. L. S. & B. de C. Vidal, 1971. Histochemical and Histophysical Aspects of Silk Secretion in *Melipona quadrifasciata* (Hym., Apoidea). *Z. Zellforsch.* 118: 555-569.
- Nedel, J. O., 1960. Morphologie und physiologie der Mandibeldrüse einiger Bienen-Arten (Apidae). *Z. Morph. Ökol. Tiere* 49: 139-183.
- Nelson, J. A., 1915. The embryology of the honey bee, IV, 282 pp., Princeton University Press. London.
- Noirot, C. & A. Quennedey, 1974. Fine structure of insect epidermal glands. *Ann. Rev. Ent.* 19: 61-80.

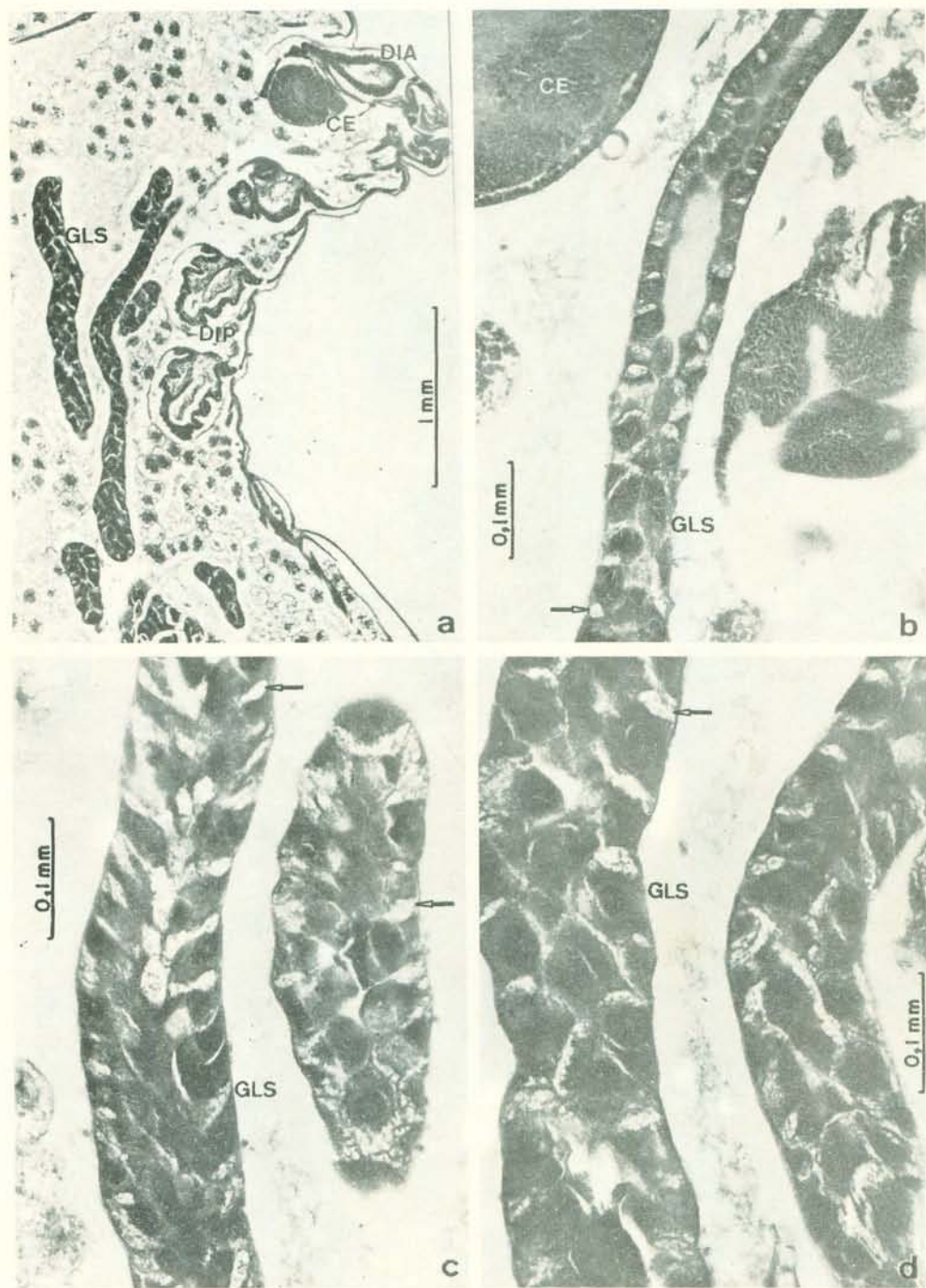
- Noirot, C., P. E. Howse & G. Le Masne, 1975. Pheromones and Defensive Secretions in Social Insects. *Proc. Symp. I. U. S. S. I.*: 41-45.
- Otto, D., 1958. Über die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa rufopratensis minor* Gössw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen. *Dt. Akad. Landwirtsch.-Wiss., Berlin, Wiss. Abh.*, 30, 4 + 166 + 4 pp., 42 figs., 4 pls.
- Pérez, C., 1910. Recherches Histologiques sur la Metamorphose des Muscides. *Arch. Zool. Exp. Gén.* 5 (4): 1-274.
- Ribbands, R., 1953. The behavior and social life of the honey bees, 353 pp., Bee Research Ass. Lts. London.
- Ross, E. B., 1939. The post-embryonic development of the salivary glands of *Drosophila melanogaster*. *J. Morph.* 65: 471-490.
- Saenz, M. H. P. & C. da Cruz-Landim, 1972. Glândulas do sistema salivar em Sphecidae (Hym.). *Arg. Inst. Biol., S. Paulo*, 39 (1): 19-26.
- Schiemenz, P., 1883. Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene, nebst einem Anhang über das Riechorgan. *Z. wiss. Zool.* 38: 71-135.
- Schneirla, T. C., 1938. A theory of army behavior upon analysis activities in a representative species. *J. Comp. Psychol.* 25: 51-90.
- Schneirla, T. C., 1944. A unique case of circular milling in ants considered in relation to trail following and the general problem of orientation. *Amer. Mus. Novit.* 1253: 1-26.
- Silva de Moraes, R. L. M., 1972. Conteúdo de DNA e volume nuclear nas glândulas de sêda de *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lep. durante o desenvolvimento larval. Dissertação de Mestrado: 54 pp.
- Snodgrass, R. E., 1925. Anatomy and Physiology of the honeybees, 327 pp., New York and London.
- Snodgrass, R. E., 1935. Principles of Insect Morphology, 667 pp., McGraw-Hill Book Co., Inc., N. Y.
- Snodgrass, R. E., 1956. Anatomy of the Honey Bee, 334 pp., Comstock Publishing Associates, N. Y.
- Stein, G., 1966a. Über den Feinbau der Duftdrüsen von Feuerwanzen (*Pyrrhocoris apterus* L., Geocorisae). *Z. Zellforsch.* 74: 271-290.
- Stein, G., 1966b. Über den Feinbau der Duftdrüsen von Feuerwanzen (*Pyrrhocoris apterus* L., Geocorisae). Das Ableitende Kanalsystem und die Nichtdrüsigen Anteile. *Ibidem*, 75: 501-516.
- Tiegs, O. W., 1922. Researches on the Insect Metamorphosis. *Trans. and Proc. Roy. Soc. S. Austr.* 46: 319-527.
- Tulchin, N. & J. A. G. Rhodin, 1970. Of microtubules and Membranes: The Development of the Salivary Gland Imaginal Disc. *J. Ultrast. Res.* 32: 443-457.
- Wheeler, W. N., 1923. Social life among the insects, 375 pp., Hacourt, Brace and Company, N. Y.



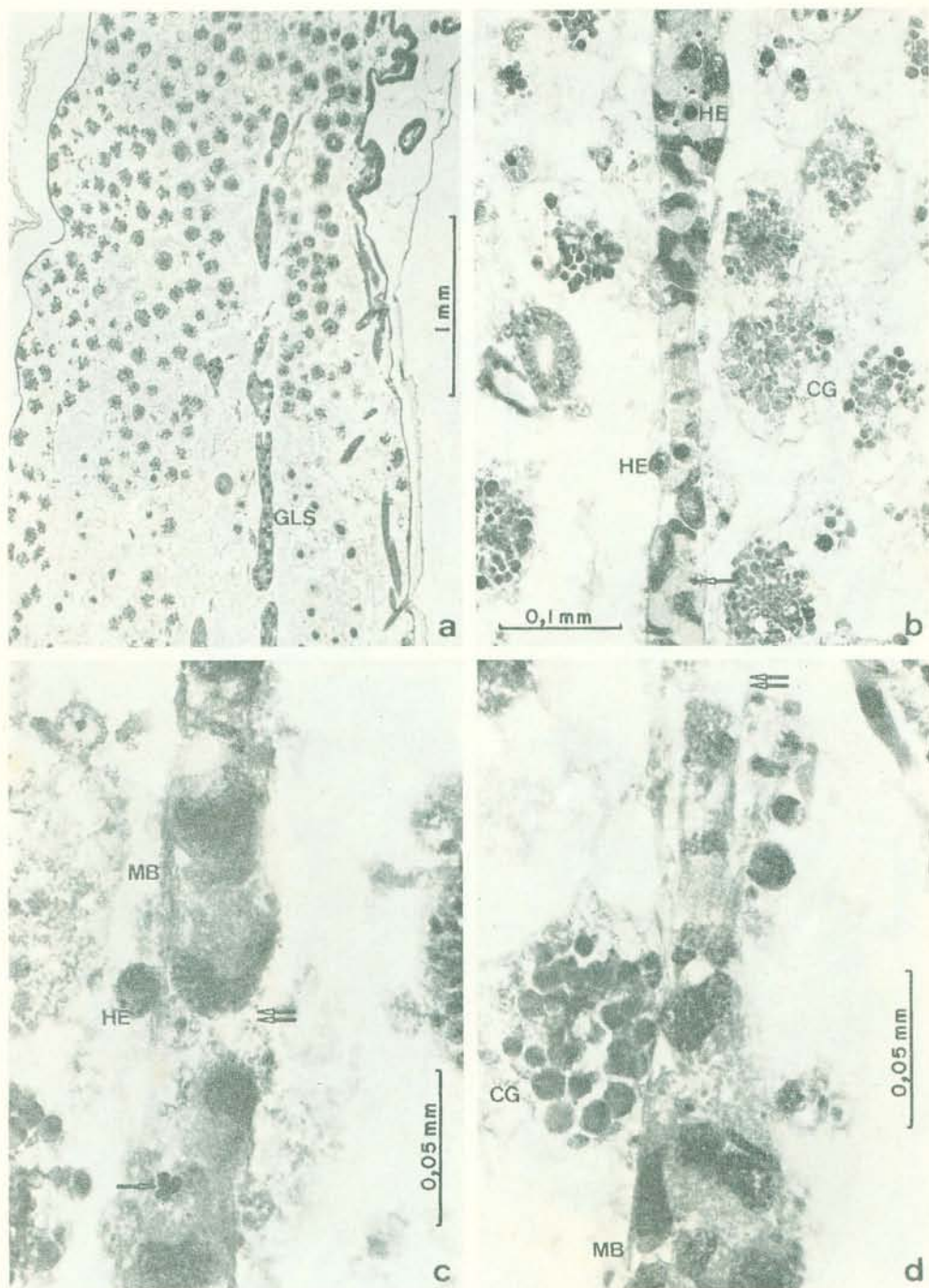
PRANCHA 1: LARVA. *a* — Corte sagital, vista geral; *b* — Corte longitudinal do duto final único das glândulas salivares mostrando a sua desembocadura e a porção posterior com células mais altas; *c* — Pormenor da região posterior do duto final único em corte longitudinal, vendo-se células altas na extremidade posterior (setas) correspondentes à transição para a porção secretora; C = Cutícula; CE = Cérebro; CG = Corpo Gorduroso; CNV = Cordão Nervoso Ventral; D = Duto; DE = Desembocadura; DIG = Disco Imaginal de Genitália; E = Estomodeo; GLS = Glândula Salivar Larval; P = Protodeo; PP = Porção Posterior do Duto; TM = Tubo de Malpighi; V = Ventrículo; VD = Vaso Dorsal.



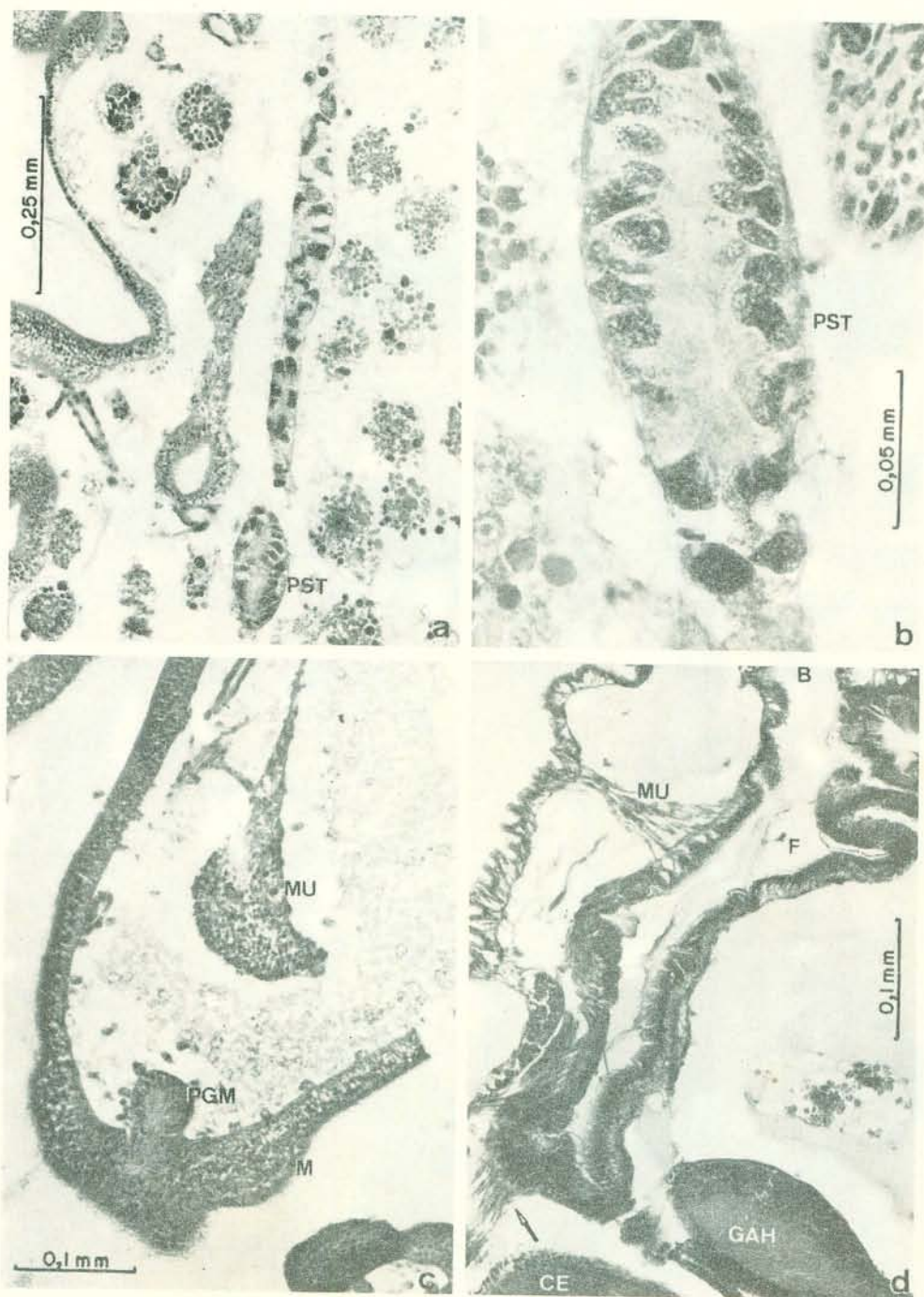
PRANCHA 2: LARVA. *a* — Corte longitudinal do reservatório da glândula salivar. A seta aponta eliminação de secreção do espaço intercelular; *b* — Vista geral dos ramos secretores em cortes tangenciais; *c* — Corte longitudinal de um ramo secretor. A seta aponta eliminação de secreção; *d* — Corte transversal de um ramo secretor vendo-se o bordo estriado das células (seta); CG = Corpo Gorduroso; CS = Célula Secretora; EIC = Espaço Intercelular; N = Núcleo; R = Reservatório; SE = Secreção.



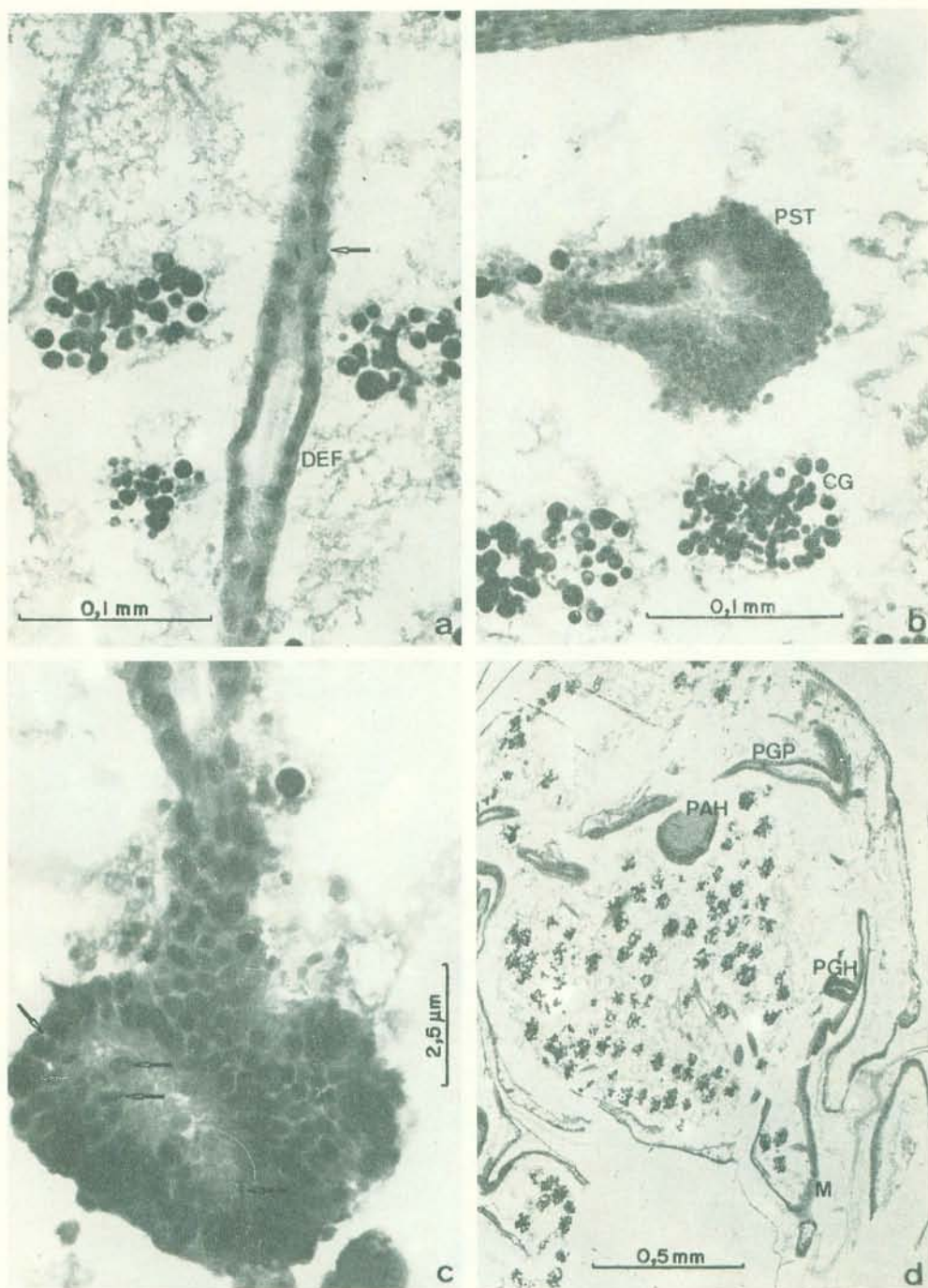
PRANCHA 3: PRÉ-PUPA I. Nesta figura vemos os ramos secretores da glândula salivar em cortes longitudinais. As setas apontam locais onde a secreção foi eliminada (espaços intercelulares). CE = Cérebro; DIA = Disco Imaginal de Antena; DIP = Disco Imaginal de Pata; GSL = Glândula Salivar Larval.



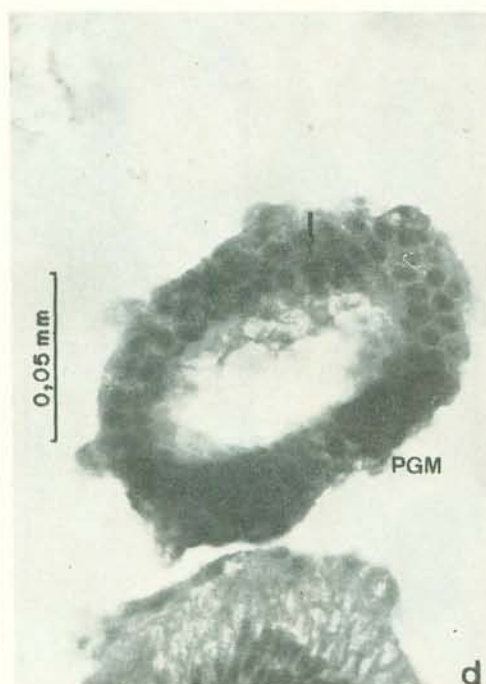
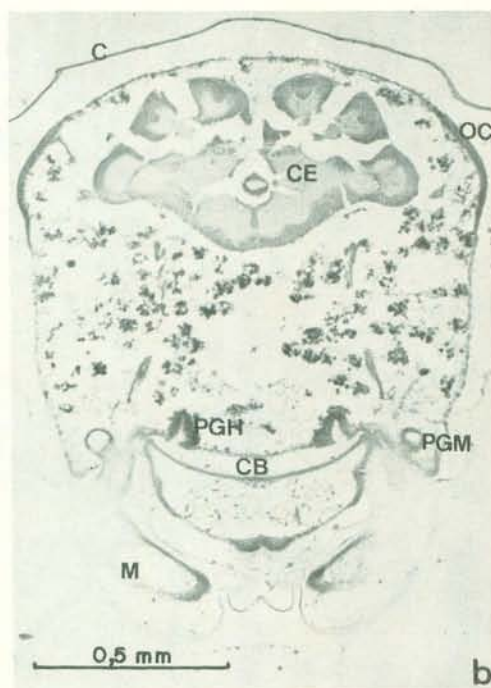
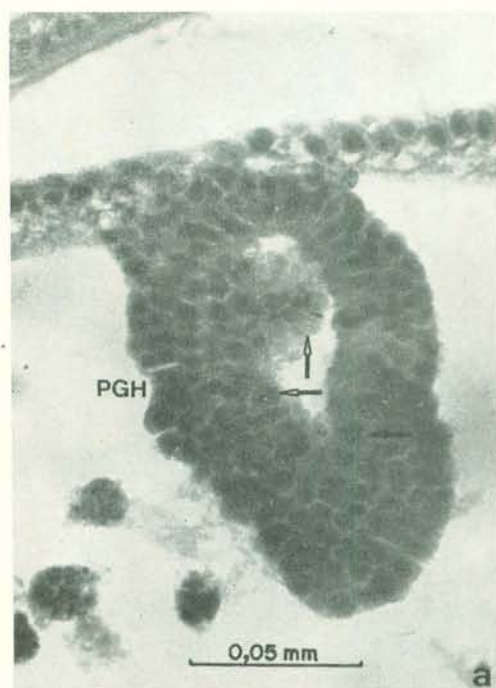
PRANCHA 4: PRÉ-PUPA IV. Nesta figura mostramos os ramos secretores da glândula salivar da larva em degeneração, em cortes longitudinais. As setas duplas apontam rupturas das membranas basais. As setas simples apontam restos de núcleos em desintegração. Hemócitos podem ser vistos infiltrando-se através da glândula. CG = Corpo Gorduroso; HE = Hemócito; MB = Membrana Basal; GLS = Glândula Salivar Larval.



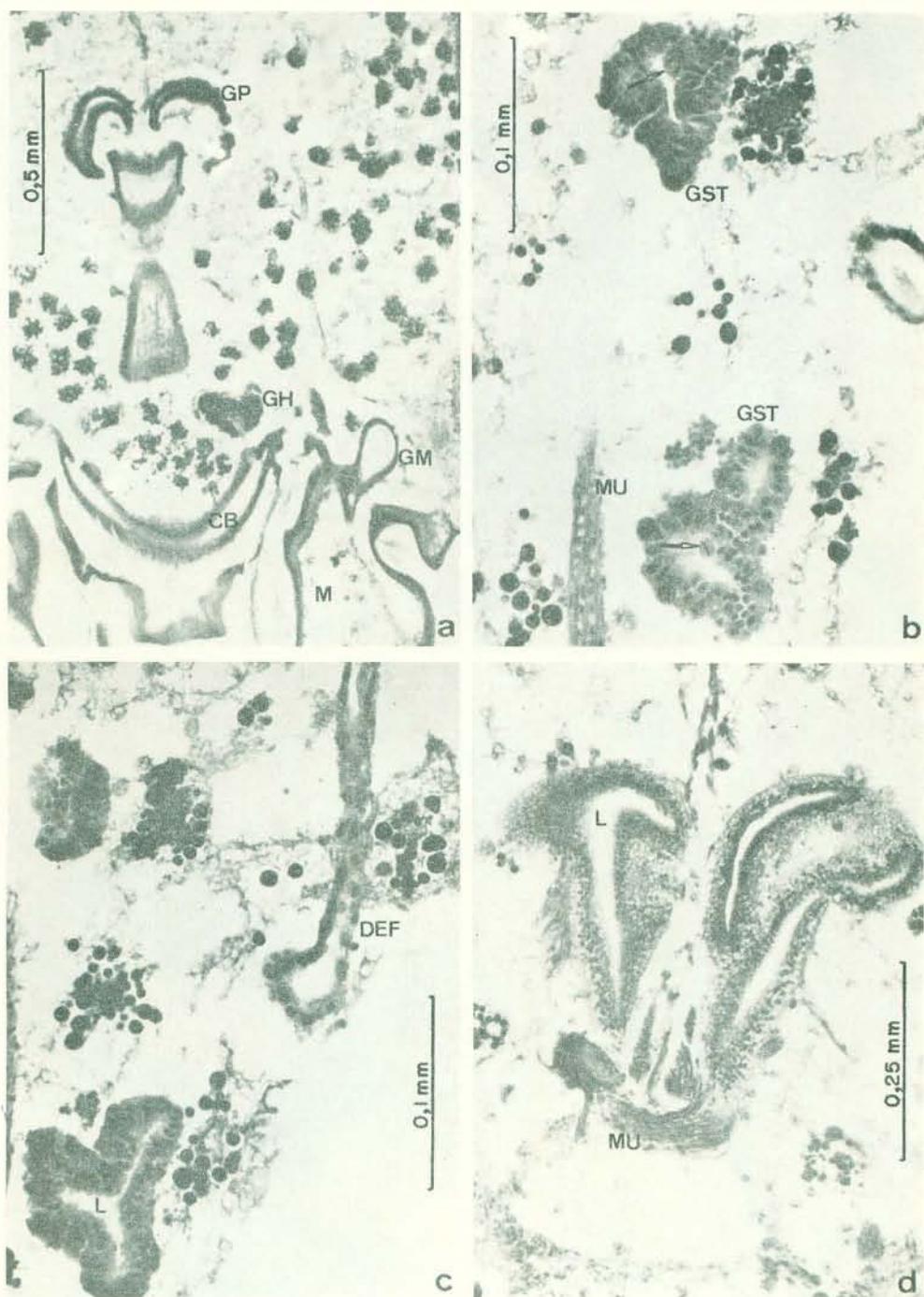
PRANCHA 5: PRÉ-PUPA IV. *a* — Corte longitudinal do primórdio de formação dos túbulos secretores da glândula salivar do tórax do adulto; *b* — Idem, anterior; *c* — Corte transversal do primórdio da glândula mandibular; *d* — Corte sagital da faringe. A seta aponta o primórdio da glândula pós-faríngea; B = Boca; CE = Cérebro; F = Faringe; GAH = Gânglio Hipofaríngeo; M = Mandíbula; MU = Músculo; PGM = Primórdio da Glândula Mandibular; PST = Primórdio da Glândula Salivar do Tórax.



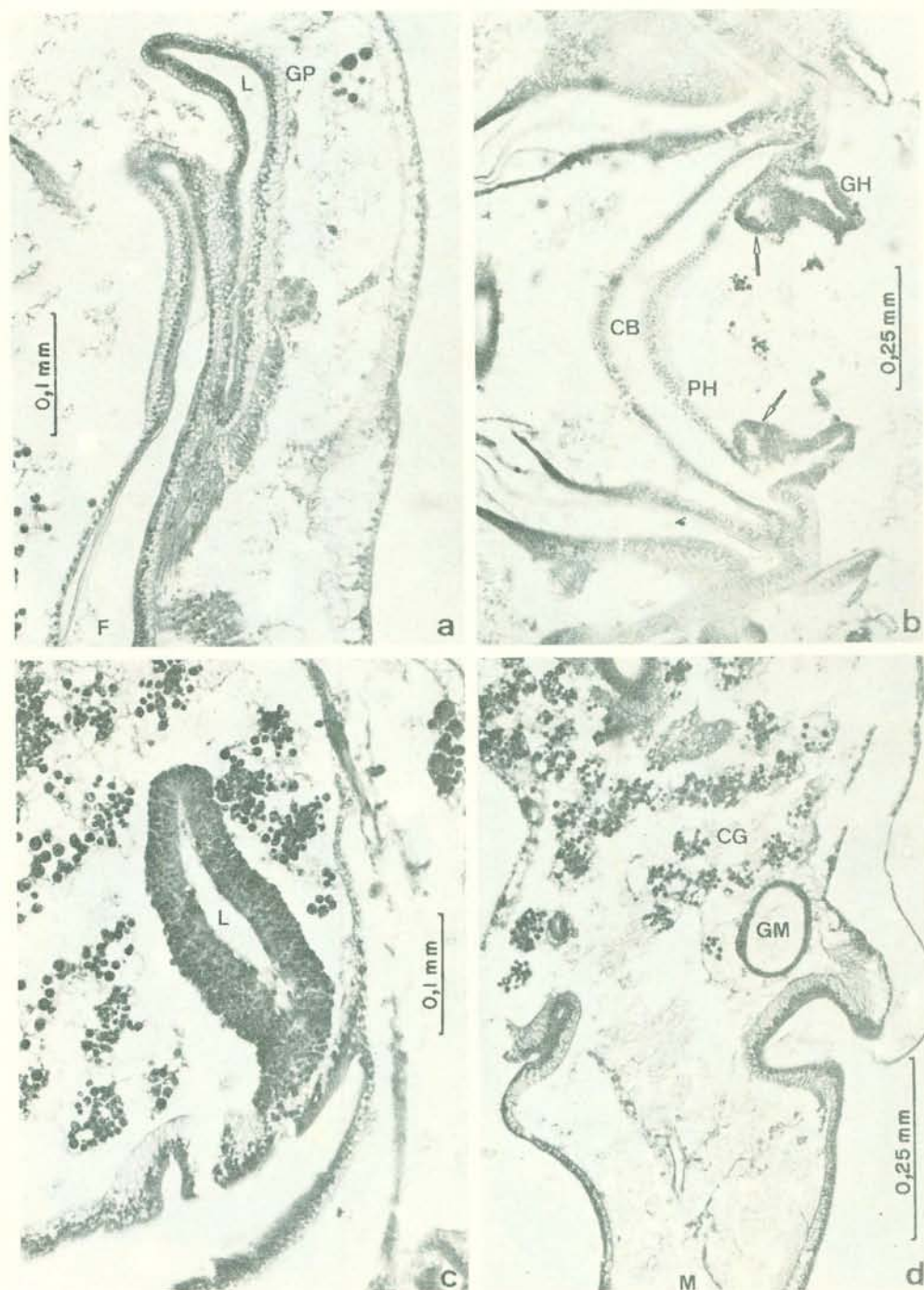
PRANCHA 6: PUPA DE OLHO BRANCO. *a* — Corte longitudinal do duto excretor final. A seta aponta mitose; *b* — Corte longitudinal do primórdio dos túbulos secretores, vendo-se o início da diferenciação do lume; *c* — Pormenor do primórdio dos túbulos secretores em corte longitudinal, vendo-se algumas mitoses (setas); *d* — Corte longitudinal da cabeça mostrando os primórdios das glândulas pós-faríngea e hipofaríngeas; CG = Corpo Gorduroso; DEF = Duto Excretor Final; M = Mandíbula; PAH = Gânglio Hipofaríngeo; PGH = Primórdio da Glândula Hipofaríngea; PGP = Primórdio da Glândula Pós-Faríngea; PST = Primórdio da Glândula Salivar do Tórax.



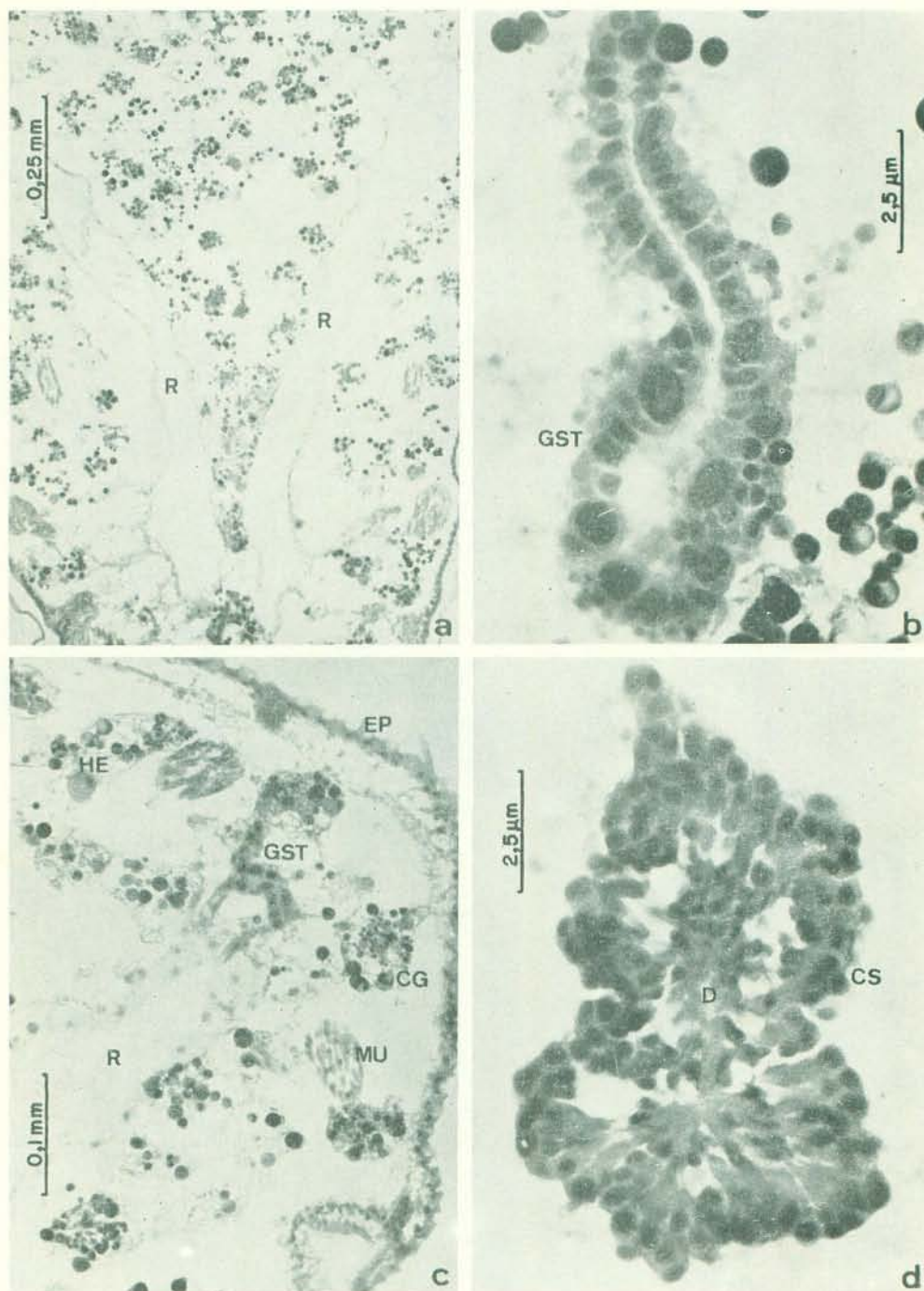
PRANCHA 7: PUPA DE OLHO BRANCO. *a* — Corte longitudinal da glândula hipofaríngea. As setas apontam mitoses; *b* — Corte transversal da cabeça mostrando as glândulas hipofaríngeas e mandibulares; *c* — Corte longitudinal da glândula mandibular mostrando a sua desembocadura; *d* — Corte transversal da glândula mandibular. A seta aponta mitose; C = Cutícula; CB = Cavidade Bucal; CE = Cérebro; M = Mandíbula; OC = Ocelo; PGH = Primórdio da Glândula Hipofaríngea; PGM = Primórdio da Glândula Mandibular.



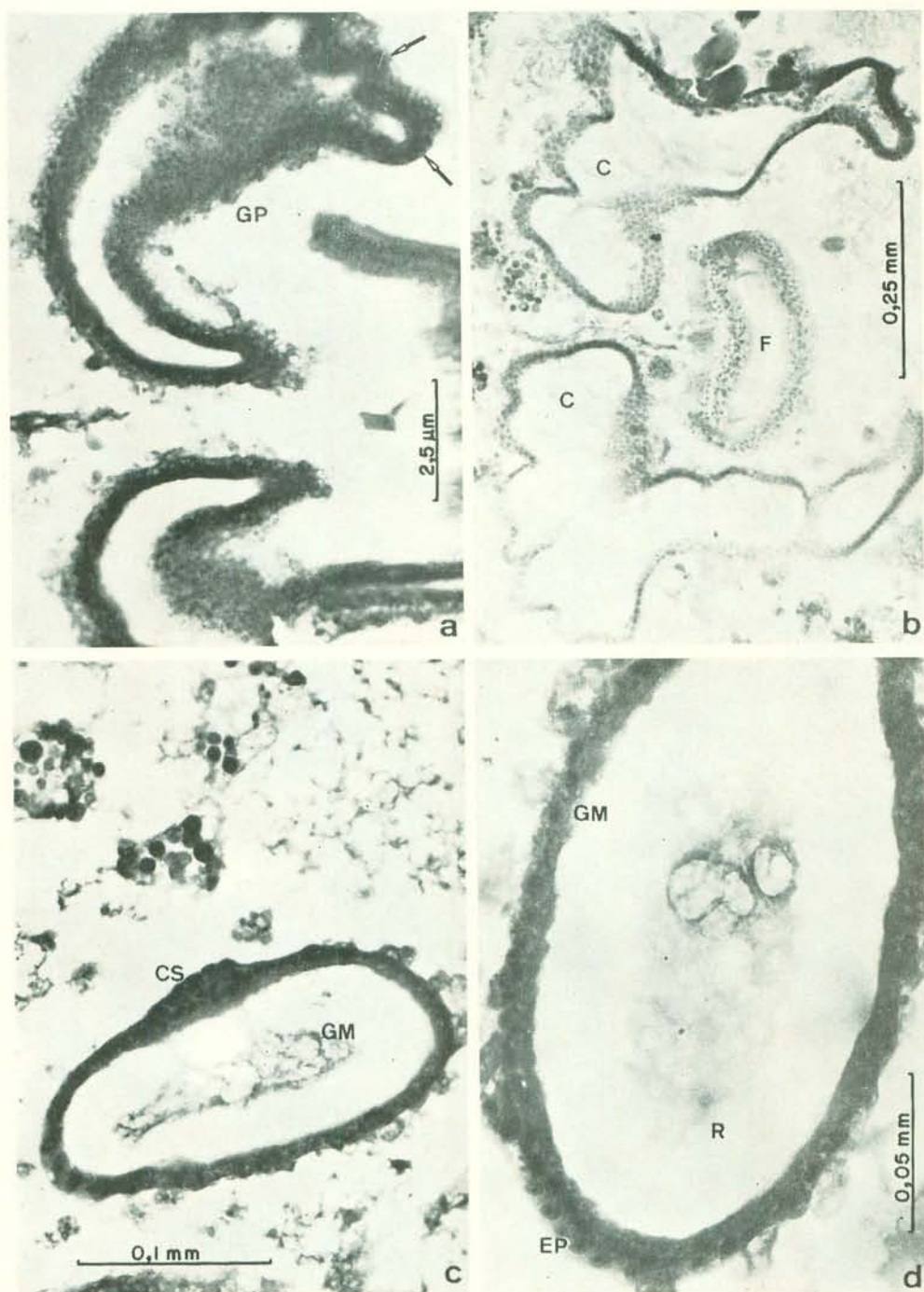
PRANCHA 8: PUPA DE OLHO ROSA. *a* — Corte transversal da cabeça em vista geral, vendo-se todas as glândulas cefálicas; *b* — Corte longitudinal da região secretora da glândula salivar do tórax se diferenciando. As setas apontam mitoses; *c* — Idem, anterior com um segmento do duto excretor; *d* — Corte longitudinal das glândulas pós-faríngeas se diferenciando; CB = Cavidade Eucal; DEF = Duto Excretor Final; GH = Glândula Hipofaríngea; GM = Glândula Mandibular; GP = Glândula Pós-Faríngea; GST = Glândula Salivar do Tórax; L = Lume; M = Mandíbula; MU = Músculo.



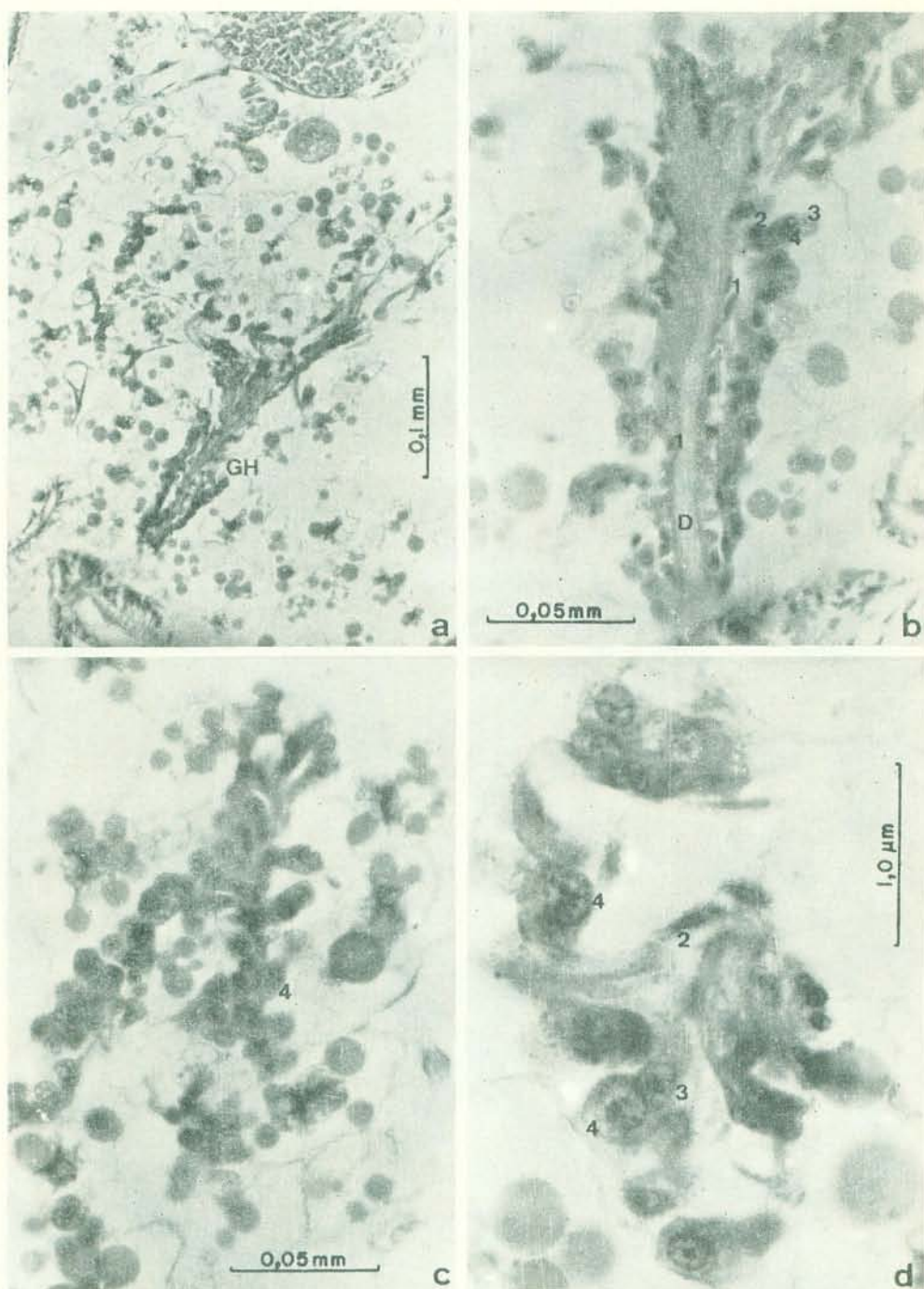
PRANCHA 9: PUPA DE OLHO ROSA. *a* — Corte longitudinal da glândula pós-faríngea; *b* — Corte transversal da cabeça mostrando as glândulas hipofaríngeas se ramificando (setas) e desembocando na placa hipofaríngea; *c* — Corte longitudinal da glândula hipofaríngea em diferenciação, vendo-se várias camadas de células; *d* — Corte transversal da glândula mandibular em diferenciação; CB = Cavidade Bucal; CG = Corpo Gorduroso; F = Faringe; GH = Glândula Hipofaríngea; GM = Glândula Mandibular; GT = Glândula Pós-Faríngea; L = Lume; M = Mandíbula; PH = Placa Hipofaríngea.



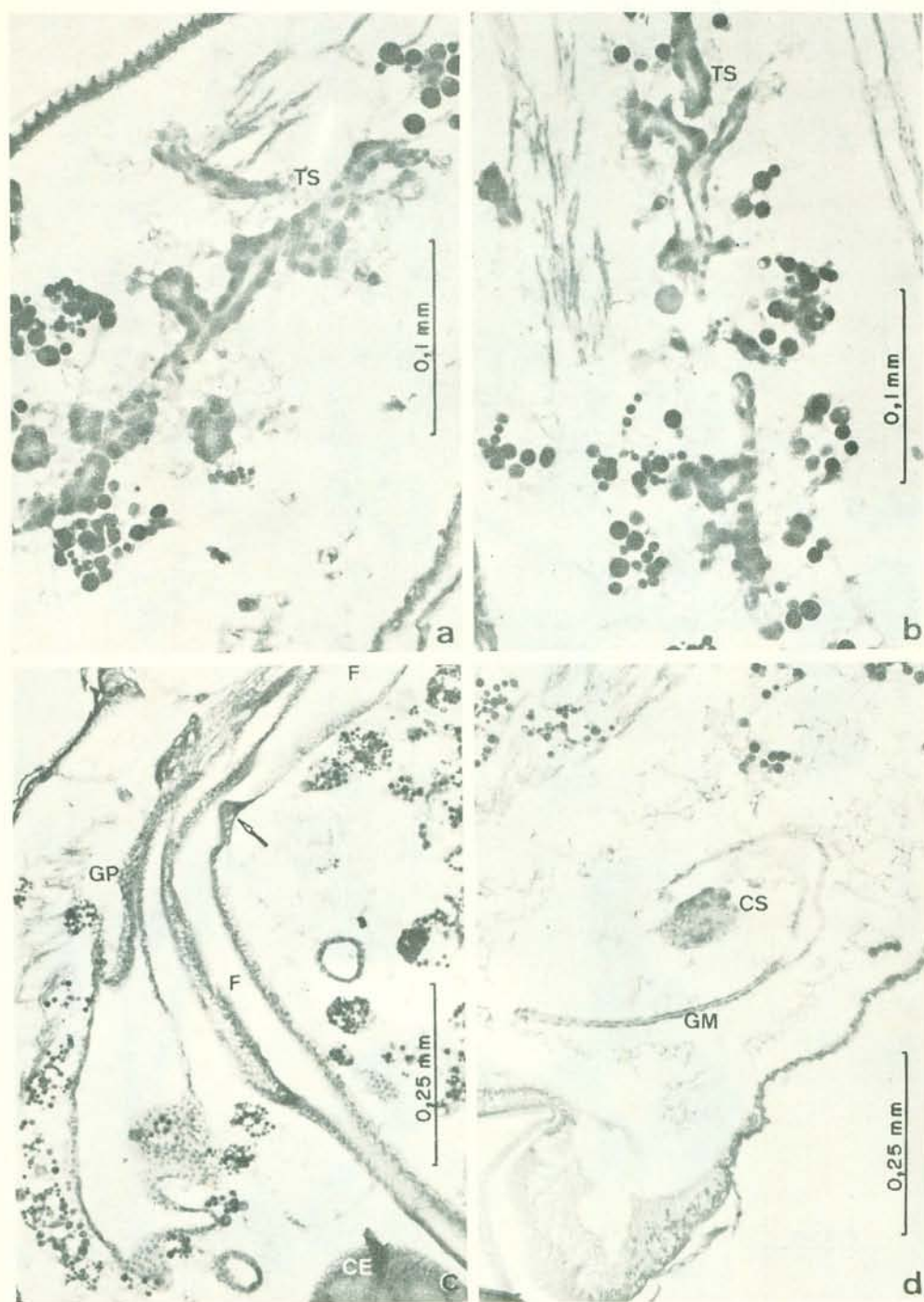
PRANCHA 10: PUPA DE OLHO MARROM. *a* — Corte transversal dos reservatórios das glândulas salivares do tórax; *b* — Corte longitudinal de um túbulo secretor da glândula salivar do tórax em diferenciação; *c* — Vista geral dos túbulos secretores da glândula salivar do tórax; *d* — Corte longitudinal da glândula hipofaríngea em diferenciação, vendo-se o deslocamento das células secretoras em relação ao duto excretor; CG = Corpo Gorduroso; CS = Célula Secretora; D = Duto; EP = Epitélio; GST = Glândula Salivar do Tórax; HE = Hemócito; MU = Músculo; R = Reservatório.



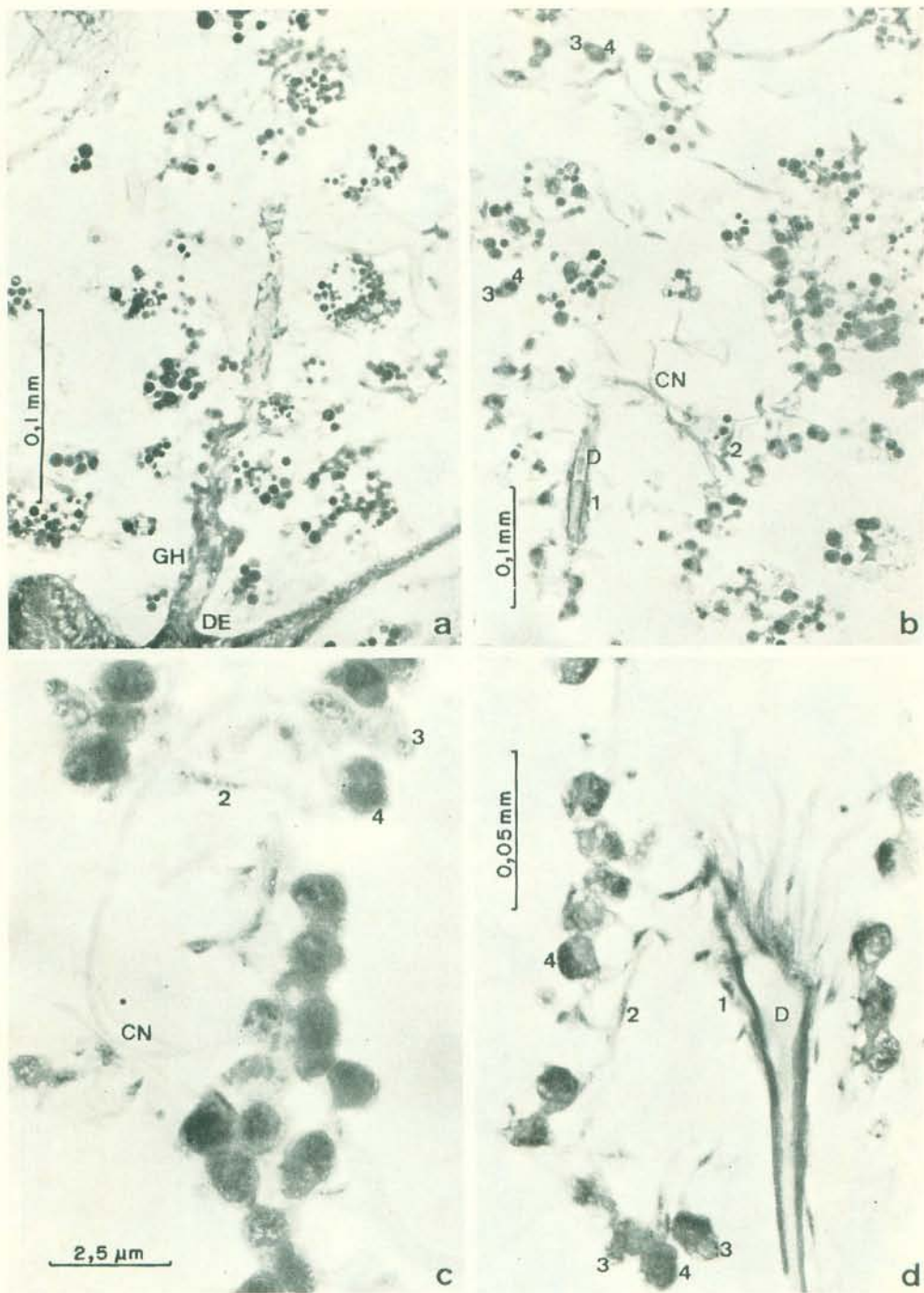
PRANCHA 11: PUPA DE OLHO MARROM. *a* — Glândula pós-faríngea. As setas indicam digitações; *b* — Vista geral da glândula pós-faríngea; *c* — Glândula mandibular em diferenciação; vê-se o grupo de células secretoras; *d* — Pormenor da glândula mandibular vendo-se o epitélio que forma o reservatório; C = Cutícula; CS = Célula Secretora; EP = Epitélio; F = Faringe; GM = Glândula Mandibular; GP = Glândula Pós-Faríngea; R = Reservatório.



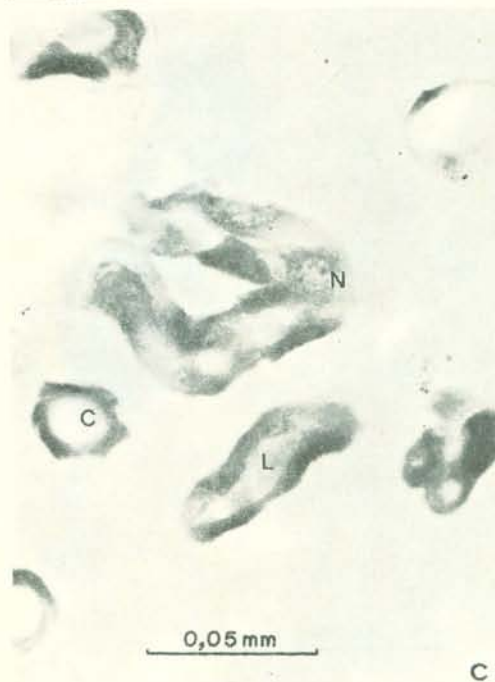
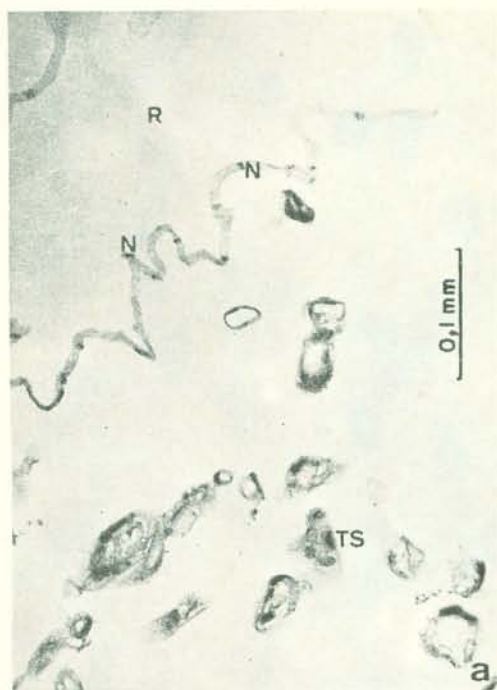
PRANCHA 12: PUPA DE OLHO MARROM. *a* — Vista geral da glândula hipofaríngea; *b* — Corte longitudinal da glândula hipofaríngea em diferenciação, vendo-se os vários tipos de células constituintes; *c* — Pormenor da glândula hipofaríngea em diferenciação; *d* — Idem anterior, mostrando melhor os vários tipos de células que participam da sua formação; D = Duto; GH = Glândula Hipofaríngea; 1 = Célula Formadora do Duto; 2 = Célula Formadora do Canaliculo Extracelular; 3 = Célula Formadora do Canaliculo Intracelular; 4 = Célula Secretora.



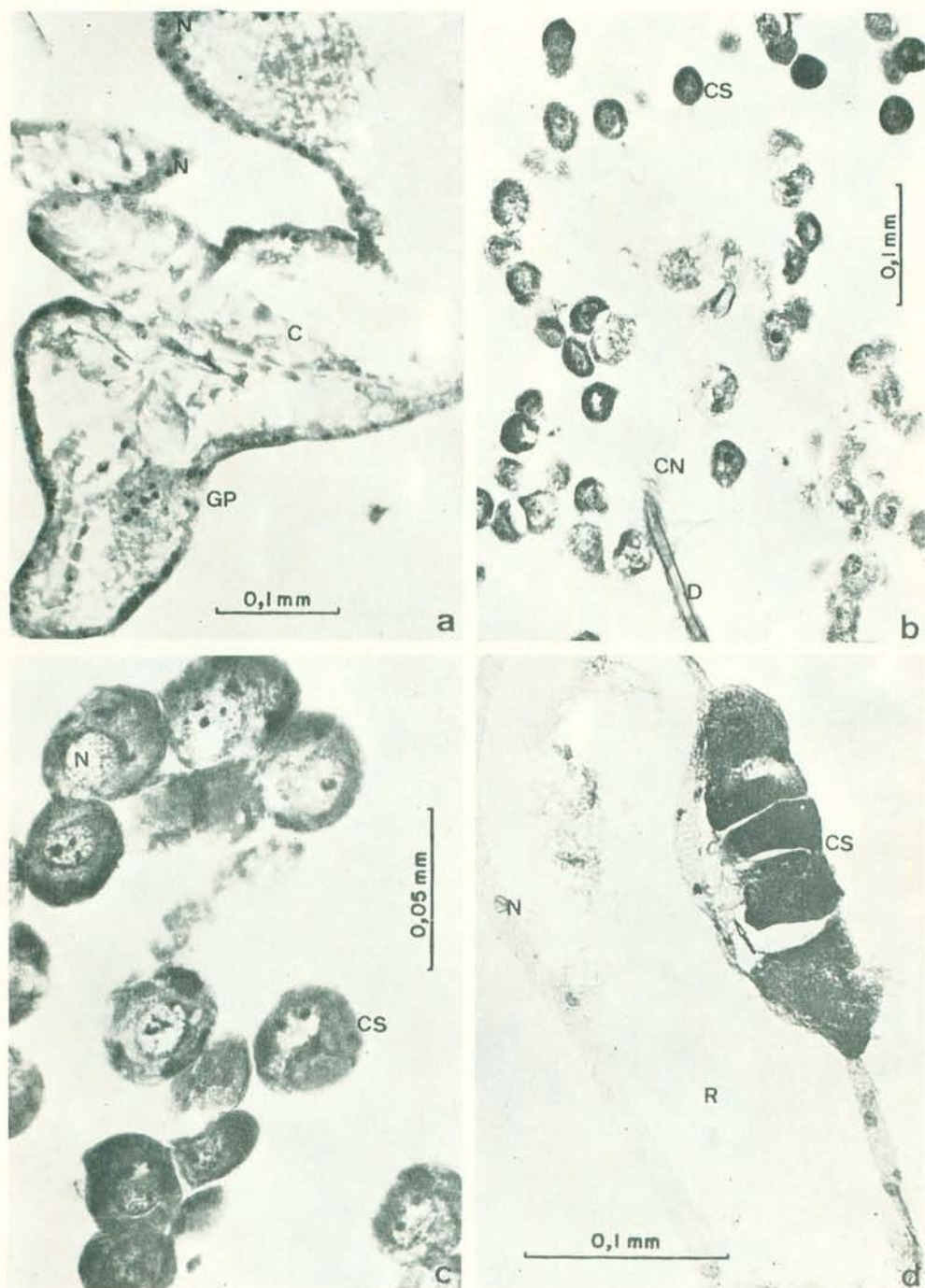
PRANCHA 13: PUPA DE OLHO PRETO. *a* — Vista geral dos túbulos secretores da glândula salivar do tórax; *b* — Idem anterior; *c* — Corte longitudinal da glândula pós-faríngea, vendo-se pouco antes da sua desembocadura uma válvula (seta); *d* — Corte longitudinal da glândula mandibular com o grupo de células secretoras; CE = Cérebro; CS = Célula Secretora; F = Faringe; GM = Glândula Mandibular; GP = Glândula Pós-Faríngea; TS = Túbulo Secretor.



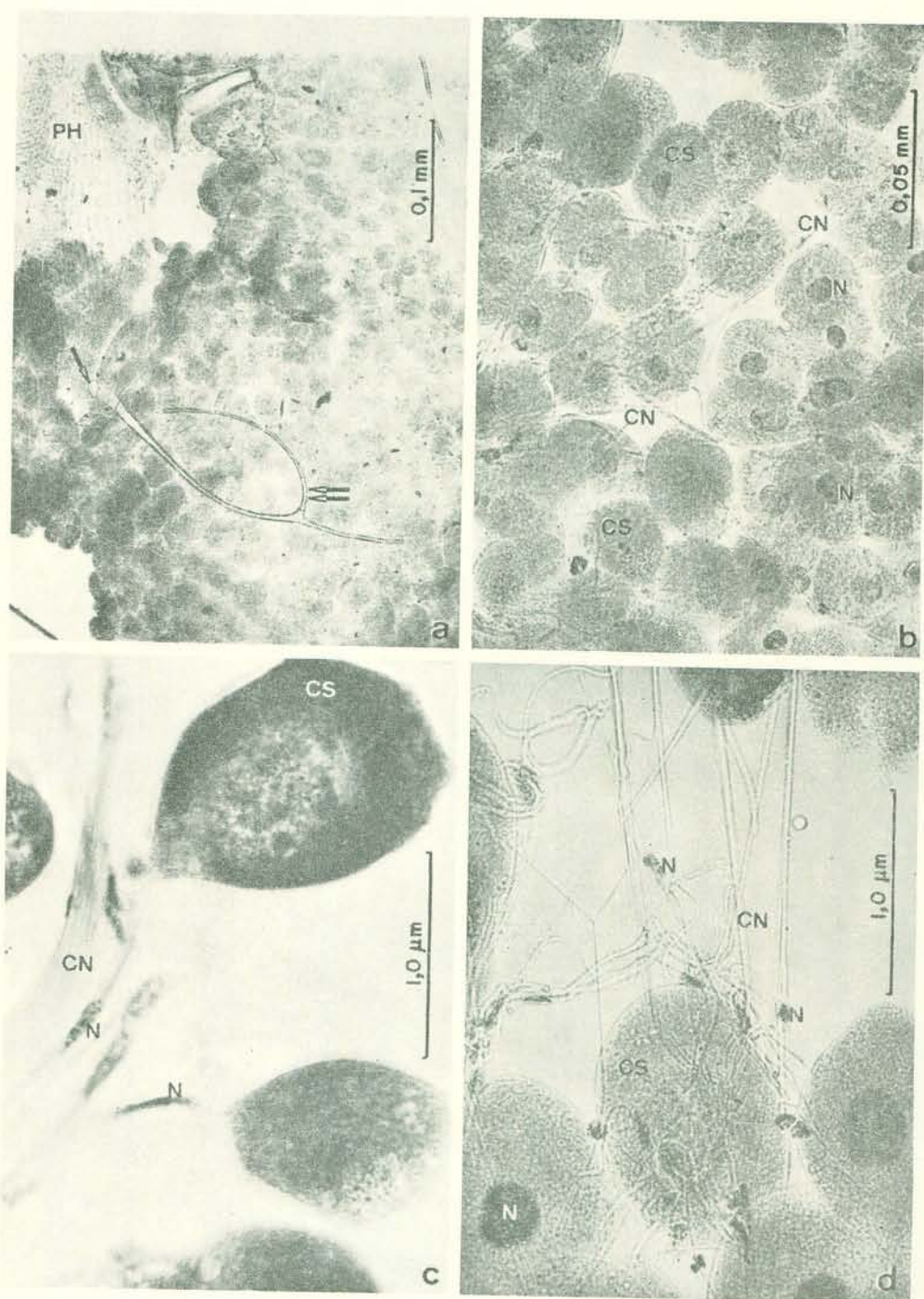
PRANCHA 14: PUPA DE OLHO PRETO. *a* — Glândula hipofaríngea e sua desembocadura na placa hipofaríngea; *b* — Vista geral da glândula hipofaríngea, vendo-se os canaliculos coletores já bem formados; *c* — Pormenor da glândula hipofaríngea em fins de diferenciação; *d* — Idem anterior, mostrando os tipos celulares que participam da sua formação; CN = Canaliculo; D = Duto; DE = Desembocadura; GH = Glândula Hipofaríngea; 1 = Célula Formadora do Duto; 2 = Célula Formadora do Canaliculo Extracelular; 3 = Célula Formadora do Canaliculo Intracelular; 4 = Célula Secretora.



PRANCHA 15: IMAGO. *a* — Vista geral dos túbulos secretores e reservatório da glândula salivar do tórax; *b* — Túbulos secretores da glândula salivar do tórax; *c* — Idem, anterior; *d* — Pormenor dos túbulos secretores da glândula salivar do tórax; C = Cutícula; N = Núcleo; L = Lume; R = Reservatório; TS = Túbulo Secretor.



PRANCHA 16: IMAGO. *a* — Glândula pós-faríngea diferenciada; *b* — Glândula hipofaríngea diferenciada, vendo-se as células secretoras; *c* — Pormenor dos ácinos da glândula hipofaríngea; *d* — Glândula mandibular diferenciada. A seta aponta os canaliculos excretorios; C = Cutícula; CN = Canaliculo; CS = Célula Secretora; D = Duto; GP = Glândula Pós-Faríngea; N = Núcleo; R = Reservatório.



PRANCHA 17: IMAGO. Aspectos das glândulas hipofaríngeas coradas com orceína acética e fotografadas entre lâmina e lamínula. *a* — Vista geral mostrando as desembocaduras (seta simples) na placa hipofaríngea e a ramificação secundária (seta dupla); *b* — Vista geral dos ácinos e dos canaliculos secretores; *c* — Pormenor de um ácino com o seu canaliculo e o núcleo da sua célula formadora; *d* — Outro aspecto mostrando os ácinos, canaliculos e núcleos; CN = Canaliculo; CS = Célula Secretora; PH = Placa Hipofaríngea; N = Núcleo.

