17 - Morfologia interna de poneromorfos

José Eduardo Serrão
Luiza Carla Barbosa Martins
Pollyanna Pereira dos Santos
Wagner Gonzaga Gonçalves

SciELO Books / SciELO Livros / SciELO Libros

SERRÃO, JE., *et al.* Morfologia interna de poneromorfos. In: DELABIE, JHC., *et al.*, orgs. *As formigas poneromorfos do Brasil* [online]. Ilhéus, BA: Editus, 2015, pp. 247-269. ISBN 978-85-7455-441-9. Available from SciELO Books <<http://books.scielo.org>>.

All the contents of this work, except where otherwise noted, is licensed under a [Creative Commons Attribution 4.0 International license](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Todo o conteúdo deste trabalho, exceto quando houver ressalva, é publicado sob a licença [Creative Commons Atribuição 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Todo el contenido de esta obra, excepto donde se indique lo contrario, está bajo licencia de la licencia [Creative Commons Reconocimiento 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Morfologia interna de poneromorfas

José Eduardo Serrão, Luiza Carla Barbosa Martins,
Pollyanna Pereira dos Santos, Wagner Gonzaga Gonçalves

Resumo

Este capítulo é basicamente uma descrição morfológica dos órgãos e sistemas de formigas poneromorfas, tanto do ponto de vista anatômico como da organização histológica. Os órgãos internos dos insetos costumam apresentar uma grande variedade de aspectos morfológicos específicos, porém alguns dos sistemas são mais susceptíveis a estas variações, que geralmente estão associadas com padrões evolutivos, fisiológicos e comportamentais. Considerando a complexidade fisiológica e comportamental das formigas, os principais órgãos internos que podem ter alguma relação

com estas características são aqueles dos sistemas reprodutores feminino e masculino, sistema digestório e glândulas exócrinas. Portanto, estes serão os sistemas internos considerados nesta descrição.

Assim como os órgãos internos apresentam variações associadas à história de vida das formigas, a grande diversidade de espécies incluídas em poneromorfas torna o conhecimento dos órgãos uma atividade bastante trabalhosa e complexa. Por esta razão, decidimos escolher a formiga *Pachycondyla striata* como um organismo modelo dentre os representantes das poneromorfas.

SERRÃO, José Eduardo; MARTINS, Luiza Carla Barbosa; SANTOS, Pollyanna Pereira dos; GONÇALVES, Wagner Gonzaga. Morfologia interna de poneromorfas. **Poneromorfas do Brasil**, Ilhéus, 2015. p. 247-269.

Abstract

Internal morphology of poneromorph ants - This chapter concerns the anatomical and histological description of the main organs and systems of a poneromorph ant. The internal organs of insects often exhibit great variation between taxa, but some of the systems are more prone to variation than others. Features where this variability exists are generally associated with insect development, physiology and behaviour. Considering the physiological and behavioural complexity of ants, the main internal organs that may have

some relationship with these features are the female and male reproductive systems, digestive tract and exocrine glands. These are the internal organs considered in this chapter.

Because the internal organs exhibit variations associated with the life history of ants, the great diversity of species represented within the poneromorphs makes knowledge of the organs a difficult and complex task. For this reason, we have chosen *Pachycondyla striata* as a model, representative poneromorph to describe the main internal organs.

1 Sistema reprodutor feminino

O sistema reprodutor feminino dos insetos, de maneira geral, está formado por um par de ovários que se ligam a um par de ovidutos laterais que se juntam para formar o oviduto comum que termina na câmara genital.

Os ovários são constituídos por um conjunto de tubos de ovos denominados ovariolos (Figura 17.1A). Nos representantes de poneromorfas, Camargo-Mathias et al. (1997) reportam que o número de ovariolos encontrado em cada ovário varia entre as espécies e mesmo entre os ovários esquerdo e direito de uma mesma formiga, sendo o menor número de três ovariolos/ovário e o maior número de 15. Em *Pachycondyla striata* são encontrados de 4-8 ovariolos/ovário nas operárias e de 6-7 ovariolos/ovário nas rainhas.

Nas formigas não há uma cápsula envolvendo os ovários e cada ovariolo é um tubo longo de ovos revestido por uma bainha peritoneal formada por células musculares viscerais e elementos traqueais (Figura 17.1B). Ao longo do ovariolo, podem ser diferenciadas três regiões do ápice em direção ao oviduto lateral: filamento terminal, germário e vitelário.

O filamento terminal apresenta calibre estreito sendo preenchido por células pequenas e justapostas. A função primordial do filamento terminal tem sido atribuída como uma região de sustentação dos ovários. Entretanto, esta região é pouco estudada em formigas e é possível que nesta região do ovariolo estejam as células-tronco das

células pré-foliculares e das células germinativas (CRUZ-LANDIM, 2009).

O germário é mais dilatado que o filamento terminal e nele estão presentes células somáticas que compreendem o tecido pré-folicular e células germinativas, representadas pelas ovogônias (Figura 17.1B). As ovogônias são células esféricas com núcleo bem desenvolvido e citoplasma claro, enquanto as células pré-foliculares estão em maior número e são caracterizadas por um núcleo evidente e citoplasma acidófilo (Figura 17.1B).

Nas formigas, como nos demais Hymenoptera, os ovários são classificados como do tipo merotístico politrófico, no qual cada ovócito em desenvolvimento no interior do ovariolo é acompanhado por um conjunto de células nutridoras (trofócitos). No germário desse tipo de ovário, uma ovogônia se divide por mitose originando uma ovogônia primária e uma ovogônia secundária. A ovogônia secundária passa por diversos ciclos de mitoses formando cistos que são caracterizados por células que permanecem interconectadas por pontes citoplasmáticas, denominadas fusomas. Ao final do ciclo de divisões, uma das células (geralmente aquela com maior número de pontes citoplasmáticas) se diferencia no ovócito e as demais formam as células nutridoras. Assim, o ovócito e suas células nutridoras associadas têm origem a partir da mesma ovogônia primordial (BUNNING, 1994; LISBOA et al., 2005). Quase ao mesmo tempo, as células pré-foliculares também passam por ciclos de divisão e se associam ao ovócito e às células nutridoras, revestindo-os e formando as câmaras ovocítica e nutridora (Figuras 17.1C, 17.1D).

FIGURA 17.1 – Ovário de *Pachycondyla striata*. A) vista geral do ovário com quatro ovaríolos (OV) ativos e dois inativos. B) Corte histológico do germário do ovaríolo mostrando ovócitos (OV) e células foliculares (FC) no início do desenvolvimento. Notar a bainha peritoneal (BP) envolvendo o ovaríolo. C) Corte histológico de um folículo no vitelário mostrando a câmara nutridora com as células nutridoras (CN) com núcleos (Nu) bem desenvolvidos. D) Corte histológico de um folículo maduro no vitelário com ovócito desenvolvido (OV) e células foliculares (FC) em degeneração.

Assim que deixam o germário, os ovócitos e as células nutridoras adentram no vitelário, que é a parte mais longa do ovaríolo. No início do vitelário, o ovócito está no estágio previtelogênico, crescendo pela aquisição de material citoplasmático, principalmente mRNA produzido pelas células nutridoras e transportado para ovócito pelas pontes citoplasmáticas. Durante esta etapa, o crescimento do ovócito é lento. Quando o ovócito encontra-se na porção mediana do vitelário, as células nutridoras estão exauridas e passam por um processo de degeneração e reabsorção. A partir desse momento, o ovócito entra na fase de vitelogênese, na qual irá absorver nutrientes a partir da hemolinfa, os quais são estocados como grânulos de vitelo (Figura 17.1D) ricos em proteína, carboidratos e lipídios que fornecerão os nutrientes para o desenvolvimento do embrião, após a fertilização (BUNING, 2004).

Como os ovócitos estão envolvidos pelas células foliculares, os nutrientes absorvidos a partir da hemolinfa devem cruzar essa camada de células foliculares, o que ocorre devido a separação das mesmas por modificações no citoesqueleto de actina. Embora haja indicação que os nutrientes da hemolinfa atinjam a superfície do ovócito por entre os espaços intercelulares das células foliculares, há também evidências de transporte transcelular (por dentro das células foliculares). Terminado o acúmulo de vitelo pelos ovócitos, as células foliculares se reorganizam e iniciam a síntese do córion que corresponde ao envoltório (casca) dos ovócitos, que nos insetos é de composição basicamente proteica (KING & AKAI, 1982; RONNAU et al., 2015).

Com o fim da deposição do córion, as células foliculares degeneram e o ovócito é liberado para o oviduto comum. Cada oviduto comum é

formado por uma única camada de células cúbicas. Externamente, há presença de músculos viscerais que auxiliam no transporte do ovócito até o oviduto comum. Como o oviduto comum tem origem ectodérmica, seu epitélio é revestido por uma fina cutícula que apresenta algumas projeções em forma de espinhos, que em conjunto com movimentos musculares auxiliam no transporte do ovócito.

Uma estrutura comumente encontrada associada ao sistema reprodutor feminino de insetos é a spermateca, que tem a função de armazenar os espermatozoides recebidos dos machos após a cópula. Em *P. striata* a spermateca mostra-se como uma bolsa relativamente esférica (reservatório) conectada na transição do oviduto comum para a vagina por um ducto. A parede do reservatório é formada por uma camada única de células cúbicas revestidas por uma fina cutícula, enquanto a parede do ducto da spermateca apresenta ainda uma musculatura. A spermateca tem a função de estocar e manter os espermatozoides viáveis durante a vida fértil da formiga. Além disso, ela provavelmente participa do controle da inseminação dos ovócitos na vagina devido a ação dos músculos de seu ducto (CARDOSO et al., 2008).

Como na maioria dos Hymenoptera Aculeata, não há glândulas acessórias ao sistema reprodutor feminino, pois estas se diferenciaram nas glândulas de veneno e na glândula de Dufour descritas na seção de glândulas exócrinas.

2 Sistema reprodutor masculino

O sistema reprodutor de poneromorfos, assim como nos demais insetos, está formado por um par de testículos que se abrem em um par de vasos deferentes (*vasa deferentia*) e seguem em um ducto ejaculatório (Figura 17.2A).

Na maioria dos poneromorfos, cada testículo apresenta-se em uma estrutura compacta delimitada por uma fina bainha peritoneal celular. Entretanto, quando se remove a bainha peritoneal é possível observar que cada testículo é formado por folículos testiculares (túbulos seminíferos) cujo número varia de 3-4 por testículos (Figura 17.2A).

Cada folículo testicular, ao longo de sua extensão, apresenta espermatozoides em diferentes graus de diferenciação. Neste sentido, a porção apical do folículo testicular corresponde ao germário, onde estão as espermatogônias (células-tronco) que ao se dividirem mitoticamente originam uma espermatogônia secundária ou B ou cistoblasto, que é envolvida por uma célula somática, a célula cisto.

Tanto a espermatogônia quanto a célula cisto continuam a se dividir aumentando o número de espermatogônias (que passam a ser chamadas de cistócitos) que permanecem envolvidas pelas células citos, formando cistos. Durante as divisões das espermatogônias para formar os cistócitos, a divisão do citoplasma é incompleta, de maneira que as células permanecem ligadas por pontes citoplasmáticas. A região folículo testicular, onde são encontrados os cistos, é conhecida como zona de crescimento (CRUZ-LANDIM, 2009).

Terminado o número de divisões mitóticas das espermatogônias, que é específico para cada espécie de formiga, estas células entram em divisão meiótica, transformando-se em espermátocitos I. Esta região do folículo testicular é denominada zona de maturação ou redução, pois cada espermátocito passa pelas duas divisões da meiose originando as espermátides. Vale lembrar que como a determinação do sexo nas formigas é pelo sistema haplo-diploide, no qual os machos são haploides, a meiose é especial, não havendo redução de número de cromossomos nos espermatozoides.

A seguir, as espermátides passam para zona de transformação dos folículos testiculares, onde completam sua modificação em espermatozoides, sendo liberados para o vaso deferente por um curto tubo denominado vaso eferente.

No vaso deferente, os espermatozoides são transportados para porção proximal, onde o tubo sofre uma pequena dilatação formando a vesícula seminal que armazena os espermatozoides que aparecem individualizados e não formando feixes como ocorre nos representantes de Myrmicinae.

O espermatozoide de poneromorfos é uma célula filamentosa, sendo possível a distinção das regiões da cabeça e do flagelo, embora ambas tenham diâmetros similares (Figura 17.2B). O comprimento dos espermatozoides varia entre as espécies de poneromorfos, sendo que para aquelas espécies com estas células conhecidas, o comprimento varia de 145 a 185 μm .

Os vasos deferentes apresentam a parede formada por uma camada única de células cúbicas, circundadas por células musculares viscerais. Na região da vesícula seminal, as células epiteliais tornam-se colunares, sugerindo que alguma secreção destas células seja responsável pela manutenção da viabilidade dos espermatozoides.

Associado ao sistema reprodutor masculino de *P. striata* há um par de glândulas acessórias tubulares de calibre grosso (Figura 17.2A).

FIGURA 17.2 – Sistema reprodutor masculino de *Pachycondyla striata*. A) Vista geral mostrando os testículos com os folículos revestidos pela bainha peritoneal (à direita) e os folículos livres (à esquerda) após a remoção da bainha peritoneal. Note o longo vaso deferente (VS) e um par de glândulas acessórias (GA). B) Detalhe de um espermatozoide mostrando o núcleo (Nu) e o longo flagelo (F)

3 Canal alimentar

Com exceção dos ecossistemas polares, as formigas ocupam quase todos os ambientes terrestres, apresentando-se com um dos maiores números de indivíduos do planeta. A família Formicidae agrupa aproximadamente 310 gêneros nos quais foram descritas cerca de 13.000 espécies (BOLTON et al., 2007). O grupo das formigas poneromorfas apresenta 55 gêneros em todo mundo, sendo que levantamentos abrangentes apontaram

aproximadamente 500 espécies somente na região Neotropical (BOLTON, 1995; LATTKE, 2003; FERNÁNDEZ; SENDOYA, 2004).

A notável diversidade e o sucesso adaptativo das formigas são, em parte, resultado da variedade de propriedades estruturais e fisiológicas do trato digestivo, o que permite a utilização de uma grande diversidade de recursos vitais para a sua sobrevivência (DOW, 1987).

Apesar de as formigas poneromorfas serem consideradas predadoras generalistas, como é o

caso de *P. striata*, *P. harpax* e de diferentes espécies de *Ectatomma*, há algumas variações em seus comportamentos alimentares. A formiga *Proceratium micrommatum*, por exemplo, se alimenta preferencialmente de ovos de artrópodes, enquanto que diferentes espécies de *Leptogenys* têm preferência por isópodes terrestres. Outras formigas, como *Ectatomma tuberculatum*, acrescentam carboidratos em sua dieta, que podem ser provenientes de nectários extraflorais, polpa de frutas, ou até mesmo de secreções de hemípteros (JIMÉNEZ et al., 2008; JAFFÉ, 1993; DEJEAN; EVRAERTS, 1997).

Embora os himenópteros apresentem diferentes hábitos alimentares, estudos apontam uma relativa constância na organização anatômica e histológica de seus canais alimentares. O trato digestivo é formado por três regiões: o intestino anterior, intestino médio e intestino posterior (CHAPMAN, 2013; CRUZ-LANDIM, 2009).

O intestino anterior inicia-se na cavidade bucal, sendo composto pelas regiões da faringe, esôfago, papo e proventrículo. Essa região do trato digestivo é conhecida principalmente por conduzir e armazenar o alimento ingerido. Contudo, também é sugerido que essa região possa atuar em uma digestão química e física inicial (PAVLOVSKY; ZARIN, 1922; CAETANO, 1984; GAMA; CRUZ-LANDIM, 1984).

Após o proventrículo encontra-se o intestino médio, porção do canal alimentar que é considerada o principal centro de digestão enzimática e absorção de nutrientes. Desse modo, essa região depende de um revestimento interno denominado membrana peritrófica, o qual tem a função de proteger o intestino contra abrasões (GONÇALVES et al., 2014a; LEHANE; BILLINGSLEY, 1996).

O intestino posterior é o último segmento do canal alimentar, sendo dividido em íleo e o reto. O papel primordial dessa região é reabsorver água e íons vindos do sistema excretor e do intestino médio. Essa importante função homeostática é realizada pelo íleo e especialmente pelas papilas retais, localizadas na porção anterior do reto. Além disso, o intestino anterior absorve compostos úteis parcialmente digeridos pelo intestino médio, e que foram extravasados no processo de excreção (GONÇALVES et al., 2014b; CHAPMAN, 2013; KLOWDEN, 2007).

Apesar das similaridades básicas citadas acima, estudos comparativos de determinadas partes do canal alimentar de himenópteros permitiram encontrar semelhanças entre espécies filoge-

neticamente relacionadas e a separação de grupos distintos (SERRÃO, 2000; CAETANO, 1984; CRUZ-LANDIM; RODRIGUES, 1967). A seguir serão descritas a anatomia e a histologia interna do canal alimentar da formiga *P. striata*.

O canal alimentar de *P. striata* seguiu a organização anatômica básica entre os himenópteros. A porcentagem no comprimento total obtido para cada região do trato digestivo é de aproximadamente 10% para o papo, 14% para o proventrículo, 28% para o intestino médio, 25% para o intestino fino e 23% para o reto. Também foi possível observar os túbulos de Malpighi entre o intestino médio e o intestino posterior. Esses filamentos alongados representaram aproximadamente 42% do comprimento total do canal alimentar (Figura 17.3). Alguns trabalhos com formigas não encontraram uma correlação entre o tamanho do trato digestivo e o tipo de alimentação, entretanto, Panizzi e Parra (1991) reportam que as espécies de *Odontomachus*, que possuem uma dieta rica em proteínas, apresentam o segmento ileal mais curto em relação ao comprimento do trato digestivo que as espécies que se alimentam de carboidratos (*honeydew*), como as formigas *Cephalotes atratus* e *Cephalotes clypeatus* (CAETANO et al., 1994; CAETANO; LAGE FILHO, 1982; FOWLER et al., 1991).

O papo apresentou-se bastante dilatado, sendo formado por um epitélio achatado, sem um limite celular definido (Figura 17.4A). Externamente, esse epitélio é revestido por fibras musculares circulares e internamente, na superfície luminal, ocorre um fino revestimento cuticular (Figura 17.4B). Em formigas, diferentes castas podem apresentar variações no tamanho do papo, sendo que castas com funções de nutrir sua crias nas ações de trofalaxia exibem papos maiores (SOLIS et al. 2013; CAETANO, 1984). O papo é visto principalmente como um órgão de estocagem de alimento, sendo sugerido que seu tamanho está mais relacionado ao volume do que ao tipo de alimento ingerido (FOWLER et al., 1991). Corroborando essa hipótese, *Pachycondyla striata*, que tem um hábito alimentar generalista, possui um papo menor que as formigas *Solenopsis saevissima* e *Cephalotes clypeatus*, que estocam exclusivamente uma grande quantidade de fluido (*honeydew*) no papo (CAETANO et al., 1994; CAETANO; LAGE FILHO, 1982; FOWLER et al., 1991).

O proventrículo de *P. striata* tem um formato alongado e calibre bem reduzido. Além disso, a região do bulbo é proeminente no interior

FIGURA 17.3 – Canal alimentar de *Pachycondyla striata* mostrando o papo (Pa), proventrículo (PV), Intestino médio (IM), íleo (IL) e reto (R). Notar a presença de inúmeros túbulos de Malpighi (TM) e o aparelho do ferrão (asterisco).

do papo, o pescoço do proventrículo apresenta uma dilatação na região anterior e um anel saliente é evidente próximo do intestino médio (Figura 17.4A). Essas características são totalmente diferentes da formiga poneromorfa *Ectatomma brunneum*; porém, assemelham-se às características exibidas por *Neoponera villosa* e *Neoponera obscuricornis* (CAETANO, 1988). Além da função de filtrar partículas sólidas, o proventrículo parece ter um papel social, impedindo a entrada do alimento para o intestino médio nos processos de trofalaxia (EISTER, 1957; FOWLER et al., 1991). O proventrículo de *P. striata* mantém um epitélio cúbico, uma cutícula altamente esclerosada e uma musculatura circular desenvolvida (Figura 17.4C). Assim, a organização muscular do papo e do proventrículo de *P. striata* sugerem que em conjunto essas regiões auxiliem na elaboração e no controle do fluxo de alimento digerido (CAETANO; LAGE FILHO, 1982; CAETANO; ZARA, 2001; EISTER, 1957; WALKER; CLOWER, 1961)–.

O intestino médio de *P. striata* é um dos seguimentos mais proeminentes, com sua porção anterior mais dilatada (Figura 17.5A). Essa dilatação também foi reportada em *Neoponera*

obscuricornis e *Odontomachus meinerti*. Contudo, em *Ectatomma brunneum* a dilatação é ausente (CAETANO, 1988; CAETANO; LAGE FILHO, 1982). No epitélio do intestino médio de *P. striata* observam-se dois tipos celulares: as células digestivas e as células regenerativas. As células digestivas são acidófilas e ligeiramente basófilas, apresentam-se com uma morfologia colunar e com núcleos posicionados na região médio-basal. A região apical dessas células possui uma borda estriada marcada homogeneamente de forma levemente basófila; ainda nessa região são vistos pequenos grânulos vesiculares. Células digestivas com núcleos de cromatina mais descondensada liberam secreções apócrinas que parecem romper a viscosidade da membrana peritrófica, que aparece marcada de forma mais basófila que a borda estriada (Figura 17.5B). Desse modo, como nos himenópteros em geral, as células digestivas de *P. striata* apresentam características de digestão e absorção de nutrientes (GONÇALVES et al., 2014a; BUTION et al., 2006; CAETANO et al., 1994; JEANTET, 1971).

As células regenerativas de *P. striata* são ligeiramente basófilas e com núcleos de cromatina

FIGURA 17.4 – Intestino anterior de *Pachycondyla striata*. A) Aspectos anatômicos do papo (Pa) e proventrículo (PV). B) Corte histológico da parede do papo com uma fina camada muscular (Mu), epitélio (Ep) com células achatadas e uma espessa cutícula (seta) delimitando o lúmen (Lu). C) Corte histológico do bulbo do proventrículo mostrando uma forte camada muscular (Mu) envolvendo os quatro lábios móveis (1-4) que apresentam epitélio com células achatadas (Ep) e cutícula esclerosada (seta) voltada para o lúmen (Lu). IM - Intestino médio.

descondensada. Essas células mantêm-se na base do epitélio agrupadas nos denominados “ninhos de células regenerativas” (Figura 17.5B). O papel das células regenerativas é a renovação epitelial, substituindo células digestivas mortas. Contudo, essa reposição em *P. striata* não parece requerer proliferação celular, uma vez que não observamos mitoses nas células regenerativas (GONÇALVES

et al., 2013; CRUZ et al., 2013; CRUZ-LANDIM et al., 1996; CRUZ-LANDIM; SILVA-DE-MORAES, 2000; CAETANO, 1984).

Com uma forma tubular, o íleo de *P. striata* é um dos segmentos mais longos e de menor calibre do canal alimentar (Figura 17.5A). Essa anatomia permite que o íleo tenha um maior contato superficial com o alimento, absorvendo com mais eficácia água e nutrientes que não foram absorvidos pelo intestino médio (GONÇALVES et al., 2014b; VILLARO et al., 1999). A morfologia das células do epitélio ileal é colunar e com núcleos posicionados na região basal da célula (Figura 17.5C); características que são comuns nos himenópteros (SANTOS; SERRÃO, 2006; VILLARO et al., 1999; CAETANO; MACHADO, 1982). Na face luminal, o íleo de *P. striata* é revestido por uma cutícula e na superfície externa observam-se duas camadas musculares; as quais são mais desenvolvidas que o revestimento muscular do intestino médio (Figura 17.5C). Esse maior desenvolvimento é justificável, uma vez que o íleo mantém um fluxo de excrementos mais desidratados (SANTOS; SERRÃO, 2006; VILLARO et al., 1999; CAETANO, 1988; WIGGLESWORTH, 1932).

Em *P. striata* o reto apresenta um formato saculiforme e na porção anterior ocorrem seis papilas retais (Figura 17.6A), diferentemente de algumas espécies do gênero *Atta* que apresentam três papilas retais (CAETANO, 1984). O epitélio retal é formado por uma camada de células pavimentosas com núcleos achatados e com seus limites não definidos (Figura 17.6B). Essas características sugerem que o epitélio retal de *P. striata* não participa de mecanismos absorptivos, assim como visto para a *Formica nigricans* (GARAYOA et al., 1999). Contudo, as papilas retais de *P. striata* apresentam uma organização elaborada (Figura 17.6B). As papilas retais possuem as células basais, uma camada de células apresentando morfologia cúbica e com núcleos centrais. Diferente das células basais que estão voltadas para a hemolinfa, as células principais permanecem direcionadas para o lúmen e mostram-se como uma camada de células altas e onduladas; e na sua superfície apical ocorre um revestimento cuticular mais esclerosado que no restante do epitélio retal. As células juncionais unem as células principais e basais, formando um anel na periferia da papila retal. Essas células mostram-se extremamente estreitas e com núcleos achatados. O arranjo da papila retal cria o espaço subcuticular e o espaço subepitelial, localizado entre as células principais e as células basais (Figura 17.6B).

FIGURA 17.5 – Intestino de *Pachycondyla striata*. A) Aspectos anatômicos do intestino médio (IM) e íleo (IL). Note os túbulos de Malpighi (seta) abrindo-se no limite entre as duas regiões do intestino. Alimento extravasado do intestino médio (asterisco). B) Corte histológico do intestino médio mostrando o lúmen dilatado (detalhe) e a parede formada por músculos (Mu) e epitélio com células digestivas (CD) e ninhos de células regenerativas (CR). Note as células digestivas apresentando borda estriada (estrela) e a liberação de porções dos seus ápices (setas) para o lúmen (Lu). C) Corte histológico do íleo mostrando a parede formando vilosidades (detalhe) e a presença de músculos (Mu) e epitélio de células cúbicas (Ep) revestido por cutícula (seta) em contato com o lúmen (Lu).

A literatura reporta que nos espaços subcuticulares e intercelulares são transportados solutos ativamente (incluindo H^+); nestes espaços forma-se um gradiente osmótico que leva a um influxo de água para o espaço subepitelial que segue até a hemolinfa. O espaço subcuticular da papila retal de *P. striata* mostrou-se de forma sinuo-

sa, dilatada e com caráter ácido, indicado por sua forte basofilia. Essas características de acidez e dilatação sugerem um mecanismo de transporte de soluto para as papilas retais de *P. striata*, no qual a alta inserção de traqueíolos pode ser requisito de uma intensa atividade metabólica (GARAYOA et al., 1999; VILLARO et al., 1999; JARIAL, 1992).

4 Glândulas exócrinas

O conhecimento de características morfológicas e fisiológicas do sistema exócrino dos Hymenoptera é importante para a compreensão de aspectos comportamentais e evolutivos desses insetos. Uma das características comuns aos insetos sociais é a diversidade de glândulas exócrinas distribuídas por todo o corpo (BILLEN, 2008). Em Formicidae, atualmente, a variedade de glândulas exócrinas chega a um total de 75 (BILLEN, 2009), que variam em sua estrutura morfológica, química e complexidade funcional (BILLEN; MORGAN, 1998;). Essas glândulas, em certos casos, são produtoras de feromônios. Portanto, os produtos das glândulas exócrinas são importantes para a comunicação intraespecífica, atuando nos processos de integração social, acasalamento, delimitação de territórios, localização de ninhos, reconhecimento dos companheiros do ninho e comunicação em geral (BILLEN, 2006).

As células glandulares podem apresentar-se isoladas ou agrupadas para formar glândulas multicelulares. As glândulas exócrinas são providas de vários tipos de canais, através dos quais a secreção chega ao local de uso, ou de liberação (CRUZ-LANDIM; ABDALLA, 2002).

Nas poneromorfos as células glandulares podem ser incluídas em dois tipos dentro da classificação de Noirot; Quennedey (1974; 1991): as glândulas da classe I representadas por células da epiderme, que se tornam secretoras, sendo as secreções produzidas por essas células liberadas para o exterior do corpo por difusão através da cutícula, e as glândulas da classe III, células secretoras que geralmente não se encontram incorporadas à epiderme, embora sejam originadas dela, essa célula secretora pode apresentar-se destacada da epiderme, é geralmente esférica e provida de um canal que a liga a um poro na cutícula, onde a secreção é descarregada.

Além desses dois tipos, Billen (2009) descreveu outras três variedades de glândulas exócrinas encontradas em Formicidae, i) glândula epitelial

FIGURA 17.6 – Reto de *Pachycondyla striata*. A) Aspecto anatômico do reto (R) mostrando três papilas retais (setas) de um total de seis. Notar a inserção dos traqueíolos (cabeça de seta) e o aparelho do ferrão (asterisco). B) Corte histológico da parede do reto mostrando forte musculatura (seta) e epitélio achatado (Ep) revestindo um amplo lúmen (Lu). C) Corte histológico da papila retal mostrando as células principais (1), células basais (2) e células juncionais (3) formando o espaço subepitelial (seta). Note a presença da cutícula (cabeça de seta) e de músculos (Mu) externamente

com reservatório (que seria a glândula da classe I com reservatório); ii) glândula da classe III com reservatório; iii) glândula da classe III que se abre na articulação da membrana.

Em formigas, algumas glândulas exócrinas ocorrem na cabeça, tórax e abdome e boa parte delas faz parte do sistema tegumentar, ou dermal, que é constituído por células epidérmicas diferenciadas de origem ectodérmica. Fazem parte deste sistema as glândulas intramandibulares, glândulas mandibulares, glândulas pró-faringeanas, glândulas pós-faringeanas, glândula salivar ou labial, glândula metapleural, glândulas de veneno e glândulas de

Dufuor (Figura 17.7). Essas glândulas serão discutidas nesse capítulo.

A seguir será descrita a morfologia das glândulas da cabeça, tórax e abdome em *P. striata*.

4.1 Glândulas da cabeça

4.1.1 Glândula Mandibular

Nos Hymenoptera, as glândulas mandibulares estão presentes nos adultos de muitas espécies. Nos insetos, em geral, encontram-se dois tipos de glândulas mandibulares: as glândulas mandibulares (propriamente ditas) e as glândulas intramandibulares. A mais bem estudada e compreendida é a mandibular, a qual está envolvida em secreções de feromônios variados.

A glândula mandibular de formigas é bem conhecida pela produção do feromônio de alarme que desencadeia comportamento de alarme e defesa (BROWN et al., 1970), mas as secreções dessa glândula têm sido mencionadas como portadoras de efeito fungicida (AKINO et al., 1995).

A glândula mandibular encontra-se na cápsula cefálica (Figura 17.7), facilmente localizada na parte proximal da mandíbula (Figura 17.8A).

Em *P. striata* a glândula mandibular é composta por várias células secretoras da classe III, correspondente a classificação de (NOIROT; QUENNEDEY, 1974; 1991), que se sobrepõem formando uma estrutura em forma de cacho, na qual está ligado o reservatório (Figura 17.8A e 17.8B), este, por sua vez, está ligado à mandíbula através de um ducto secretor para liberação das substâncias por meio de uma estrutura filiforme, que é, na verdade, a invaginação cuticular (fenda externa) (Figura 17.8A) (GRASSO et al., 2004).

A glândula mandibular apresenta uma porção secretora constituída por glândulas da classe III que são percorridas internamente pelos canaliculos coletores da secreção (Figuras 17.8B, 17.8C e 17.8D), e uma porção armazenadora (reservatório) (Figuras 17.8A e 17.8B). Cada célula apresenta um canaliculo que vai até o reservatório onde é descarregada a secreção. A parede do reservatório é revestida por uma fina membrana cuticular.

As células secretoras classe III são pouco vacuolizadas, seu núcleo é arredondado e apresentam cromatina descondensada (Figuras 17.8B, 17.8C e 17.8D).

4.1.2 Glândula Intramandibular

As glândulas intramandibulares foram descritas pela primeira vez em formigas (*Atta sexdens*

FIGURA 17.7 – Esquema mostrando a localização das principais glândulas exócrinas e outros órgãos

rubropilosa) por Toledo (1967). Elas diferenciam-se durante a pupação, juntamente com a diferenciação do tegumento das mandíbulas (CRUZ-LANDIM; ABDALLA, 2002), iniciam sua formação na pupa de olho rosa e estão completamente formadas em pupas de olho preto (MARTINS et al., 2013).

Até a presente data não se sabe qual a função das glândulas intramandibulares, no entanto, Roux et al., (2010) sugerem que esta glândula está envolvida no recrutamento de companheiras de ninho. Martins; Serrão (2011), diante de características morfológicas e histoquímicas, sugerem que as glândulas intramandibulares de formigas cultivadoras de fungos e Ponerini produzem substâncias químicas de natureza distinta e a ocorrência de tais glândulas varia de acordo com a tribo, e que podem ser utilizadas como caráter de valor filogenético. Características morfológicas, histoquímicas e morfométricas das glândulas intramandibulares de diferentes castas de *Atta laevigata* apoiam a hipótese de que essas glândulas podem desempenhar um papel importante na divisão do trabalho nas castas. Diferentes substâncias químicas encontradas nas glândulas intramandibulares de *Neoponera villosa* podem estar envolvidas na modulação da atividade de operárias, além disso, a presença de hidrocarbonetos e de colesterol em operárias e rainhas e sistosterol exclusivo da mandíbula de rainha pode ser associada ao perfil das castas.

As glândulas intramandibulares em *P. striata* podem ser divididas em duas categorias, dentro da classificação de Noirot; Quennedey (1974; 1991): i) glândulas da classe I: caracterizadas por células epidérmicas que se tornam cúbicas ou colunares (Figuras 17.8E e 17.8F) e ii) glândulas unicelulares da classe III: formadas por células isoladas na cavidade interna da mandíbula, caracterizadas pela presença de canalículos (Figura 17.8E).

Caracteristicamente, em *Pachycondyla*, os poros das glândulas da classe III estão presentes apenas na face superior da mandíbula (MARTINS; SERRÃO, 2011), por onde são liberadas as substâncias para o exterior.

As células secretoras tipo III são muito vacuolizadas (Figura 17.8E). Os núcleos das células secretoras da classe I e III apresentam cromatina descondensada (Figuras 17.8E e 17.8F).

4.1.3 Glândula Pós-faríngeana

Até recentemente acreditava-se que as glândulas pós-faríngeanas eram uma estrutura encontrada somente em formigas (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; SCHOETERS; BILLEN, 1997; CAETANO et al., 2002). No entanto, recentemente, essas glândulas foram descritas em algumas espécies de vespas, tal como na “European beewolf” *Philanthus triangulum* (Hymenoptera, Crabronidae) (STROHM et al., 2007; 2010). Diante das semelhanças morfológicas, os autores sugerem que apesar de possuírem funções diferentes, as

FIGURA 17.8 – Glândulas mandibulares de *Pachycondyla striata*. A) Aspecto anatômico da mandíbula (Ma) mostrando a glândula mandibular com o reservatório (R), região secretora (G3) e a fenda na mandíbula (F). B e C) Cortes histológicos da glândula mostrando a região secretora com células do tipo III (G3) com canaliculos coletores (Ca) que se inserem nas células secretoras (setas) para conduzir a secreção até o reservatório (R). D) Detalhe do canalículo (seta) no interior da célula secretora (G3). E) Corte histológico da mandíbula mostrando células secretoras do tipo I (G1) abaixo da cutícula mandibular (Cu) e células do tipo III (G3) na caviade da mandíbula (hemocelae – He). Note a grande vacuolização (Va) do citoplasma das células tipo III. F) Detalhe das células secretoras tipo I (G1) com núcleos (Nu) bem desenvolvidos.

glândulas pós-faríngeas têm origem homóloga na vespa *P. triangulum* e formigas.

A função crucial da glândula pós-faríngea em formigas está envolvida no reconhecimento de companheiras de ninho, onde serve para gerar o odor da colônia (CAETANO et al., 2002; LUCAS et al., 2004). Em rainhas de *Monomorium pharaonis*, a glândula pós-faríngea é hipertrofiada comparada às demais castas e mostra diferenças estruturais que podem ser ligadas à idade e estado reprodutivo (EELLEN et al., 2006).

A glândula pós-faríngea de *P. striata* estende-se anteriormente sobre a faringe e posteriormente na cabeça (Figura 17.7). Aberturas para estas glândulas estão localizadas na junção da faringe e do esôfago.

Em *P. striata*, as glândulas pós-faríngeas têm uma aparência de luva, com lóbulos digitiformes e são bem grandes e de fácil visualização, ocupando uma grande proporção da cápsula cefálica onde cobrem completamente o cérebro, estendendo-se para a glândula pró-faríngea (Figura 17.9A). Jesus (2012) observou que as glândulas pós-faríngeas são hipertrofiadas na rainha, na qual ocupam cerca da metade de toda a cabeça, por contraste, são muito menores em machos e operárias.

Em *P. striata*, o lúmen dessas glândulas é preenchido por uma substância oleosa de coloração amarelada (Figura 17.9A). A origem dessa substância oleosa estaria ligada diretamente à ingestão de lipídios provenientes da alimentação (JANET, 1905; MARKIN, 1970; PEREGRINE; MUDD, 1974; PHILLIPS; VINSON, 1980; GAMA, 1985).

A morfologia geral da glândula pós-faríngea é correspondente à organização glandular de células secretoras da classe I, tal como descrito por Noirot; Quennedey (1974, 1991). O epitélio da classe I de *P. striata* é disposto de uma camada simples com células altas, com muitas reentrâncias (Figura 17.9B). Porém, em determinadas regiões, podemos observar um epitélio de transição com várias camadas sobrepostas (Figura 17.9C).

É possível observar o núcleo das células que é arredondado, com cromatina descondensada (Figuras 17.9B e 17.9C). Em determinadas regiões, o epitélio encontra-se mais alto e apresenta inúmeras vesículas preenchendo grande parte do citoplasma, provavelmente contendo lipídeos em seu interior (Figura 17.9C).

Apresenta uma cutícula revestindo o lúmen (Figuras 17.9B e 17.9C). Na região apical do epitélio que está intimamente associada à cutícula foi

observada a presença de reentrâncias e inúmeras vilosidades, as quais devem auxiliar na absorção do material que se encontra no lúmen das glândulas (Figura 17.9B).

Observando a estrutura como um todo, pode-se notar, na parte central, a musculatura da placa faríngea (Figura 17.9A). Jesus (2012), estudando *Neoponera villosa*, sugere que é possível que a musculatura da placa faríngea ajude na contração e movimento da placa, fazendo com que a dieta que está sendo ingerida seja deslocada para dentro da glândula pós-faríngea, ou então, siga pelo esôfago até o papo.

De acordo com Jesus (2012), tanto a glândula pró-faríngea e a pós-faríngea diferem em relação ao tamanho entre castas. Essa diferença morfológica sugere uma ligação entre a estrutura da glândula e seu papel comportamental em rainhas, operárias e machos.

4.1.4 Glândula Pró-faríngea

A glândula pró-faríngea também pode ser encontrada com a terminologia de glândula hipofaríngea. Está localizada na superfície anterior da faringe, encontra-se em ambos os lados da placa faríngea próximo da câmara infrabucal e estão localizadas próximas as glândulas pós-faríngeas (Figura 17.9A).

A função das glândulas pró-faríngeas não está definida nas formigas (GAMA, 1985; EELLEN, et al., 2004; NICULITA et al. 2007). No entanto, Niculita et al., (2007) observaram que essas glândulas são mais desenvolvidas em operárias do que em outras castas, sugerindo que pode ter uma função específica de acordo com a casta; e o fato de que elas são comuns em Formicidae sugere também que desempenhem um papel essencial em algum aspecto de sua biologia. Billen; Peusens (1984) sugerem que as glândulas pró-faríngeas podem estar envolvidas na produção de secreções proteicas. Ayre (1967) também sugere que essas glândulas estão envolvidas na produção de enzimas ou estão associadas à trofalaxia. Gama (1978) indica que as glândulas hipofaríngeas de *Camponotus rufipes* são homólogas a de outros himenópteros, contudo, uma das funções da glândula hipofaríngea em outros insetos sociais, como *Apis mellifera*, é de produzir o alimento que é oferecido às rainhas e larvas, conhecido popularmente como geleia real (SIMPSON, 1960).

Em *P. striata*, as glândulas pró-faríngeas são formadas por ácinos, estruturas esféricas

FIGURA 17.9 – Glândulas associadas à faringe de *Pachycondyla striata*. A) Aspecto anatômico das glândulas pró-faringeana (Gp) e pós-faringeana (GPs) próximas à faringe (Fa). (Pf) placa faringeal, músculos (seta), esôfago (ponta de seta). B e C) Corte histológico da glândula pós-faringeana mostrando o lúmen estreito (Lu) revestido por um epitélio (Ep) de células glandulares do tipo I (G1) com citoplasma contendo grandes vacúolos (setas) e núcleo (Nu) bem desenvolvido. D e E) Corte histológico da glândula pró-faringeana com as células secretoras do tipo III (G3) com canalículo coletor (setas). Notar a cutícula da placa faringeal (CuPf).

localizadas em ambos os lados da placa faringeal, dando-lhes aspecto de um cacho que desemboca aos lados dessa placa, por um cribelo, através de um ducto excretor (Figura 17.9D). Suas células secretoras são percorridas internamente pelos canalículos coletores da secreção (Figuras 17.9D 17.9E) que as unem aos dutos excretores; uma característica de células secretoras da classe III descrita por Noirot e Quennedey (1974, 1991). As células secretoras da classe III são pouco vacuolizadas (Figuras 17.9D e 17.9E), os núcleos apresentam cromatina descondensada (Figura 17.9D).

4.2 Glândulas do tórax

4.2.1. Glândula Salivar

A glândula salivar (labial) do tórax em formigas é pouco estudada. Ela constitui-se de dois tipos de ácinos, tal variação é comum a outros Hymenoptera (CAETANO, 2007), cada ácino compreende uma célula central rodeada por células parietais (LOMMELEN; et al., 2003). Entre os tipos celulares se encontram canalículos que transportam a secreção para os ductos. Podem ou não apresentar reservatório na porção torácica. Entende-se que nas glândulas onde o reservatório é ausente, o fluxo da secreção seja de liberação contínua ou que os dutos funcionem como reservatório (CAETANO, 2007).

A glândula labial de *P. striata* contém muitos ácinos (Figuras 17.10A e 17.10B), cada um compreendendo uma célula central, rodeado por células parietais (Figuras 17.10C e 17.10D). A célula central e as células parietais estão associadas com canalículos que removem a secreção a partir das células para o ducto (Figuras 17.10C e 17.10E). A classificação morfológica da glândula central é correspondente à organização glandular de células secretoras da classe III, tal como descrito por Noirot; Quennedey (1974, 1991).

A célula central tem um grande núcleo central, com muitos nucléolos de tamanho variável (cromatina descondensada). O citoplasma se apresenta pouco vacuolizado. As células parietais são muito menores do que as células centrais e têm um núcleo com muitos nucléolos pequenos (Figura 17.10C).

Como na maioria das espécies de insetos, *P. striata* têm glândulas salivares emparelhadas (Figura 17.7). Os canais condutores da esquerda e direita não se fundem em um ducto comum e por sua vez se abrem no lábio. No tórax, os ductos

são emparelhados e alargam-se para formar os reservatórios da glândula salivar (Figura 17.10A). Posteriormente aos reservatórios, os canais condutores se ramificam em diversos ductos (Figura 17.10B). Eles consistem de um canal cuticular rodeado por células epiteliais, com uma aparência de cutícula taenidial (Figura 17.10F). Cada ducto termina num ácino e cada ramo da ramificação do canalículo termina em uma célula parietal (Figura 17.10C). A secreção vai passar pelo canalículo e vai deixar o ácino via ductos.

4.2.2 Glândula Metapleural

Uma das características de Formicidae é a presença da glândula metapleural, sendo esta uma de suas sinapomorfias (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Glândulas homólogas à metapleural não são conhecidas em outras linhagens de insetos e a sua presença única em formigas sugere um papel decisivo desta glândula em sua origem e sucesso ecológico (WILSON, 1987; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; WARD, 2007).

O orifício dessa glândula está situado no metatórax, sobre a metacoxa e debaixo do nível do espiráculo propodeal (Figura 17.7). O orifício da glândula encontra-se em uma superfície protuberante, algumas vezes muito conspícua, denominada bula. Em *Crematogaster inflata* a abertura não se encontra associada a quaisquer elementos musculares e está rodeada por cutícula espessa lisa, o que resulta em um permanente contato aberto com o exterior (BILLEN, 2011).

A glândula metapleural produz substâncias relacionadas com a assepsia da colônia (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). No entanto, em muitas espécies de formigas, as secreções da glândula metapleural podem muito bem ter mais de uma função (YEK; MUELLER, 2011). Algumas hipóteses sobre a função da glândula metapleural têm sido consideradas com suporte empírico, são elas: reconhecimento de companheira de ninho ou colônia, marcação territorial e da entrada do ninho e defesa química. Há também outras hipóteses adicionais que permanecem inadequadamente testadas, como produção de feromônio de acasalamento, feromônio de trilha e produção de antibióticos (YEK; MUELLER, 2011).

A glândula metapleural em *P. striata* possui duas porções: a porção secretora (glândula) e a porção armazenadora (reservatório) (Figuras 17.11A e 17.11B), ambas conectadas por canalículos que saem de cada célula secretora, atravessam

FIGURA 17.10 – Glândula salivar de *Pachycondyla striata*. A) Aspecto anatômico da glândula com ácinos (Ac) e ducto do reservatório (Rdu). B) Detalhe dos ácinos (Ac) com seus respectivos ductos (Du). C) Corte histológico mostrando as células acinares do tipo III (G3) com os canalículos (pontas de seta) que se abrem nos ductos (Du no detalhe). Note a presença do ducto central (DuC). D) Detalhe de um ácino mostrando a célula central (Cc) correspondente a célula glandular do tipo III (G3) com núcleo (Nu) bem desenvolvido e canalículo (Ca). Na periferia ocorrem as células parietais (Cp) com núcleos (Np) pequenos. E) Ducto central (DuC) em contato com diversos ácinos (G3). F) Corte longitudinal do ducto mostrando o epitélio (EpD) e o lúmen (Du) revestido por cutícula. No detalhe o ducto (Du) em corte transversal mostrando o seu calibre.

a placa crivada e desembocam no reservatório (Figura 17.11B). O agregado de células esta localizado na parede da câmara coletora (região que separa a parte secretora da armazenadora). A câmara coletora e o reservatório estão revestidos internamente por um epitélio simples pavimentoso e recoberto por íntima cuticular que se apresenta pregueada na região câmara coletora e lisa no restante do reservatório.

As células secretoras são arredondadas e pouco vacuolizadas e de cada célula secretora parte um canalículo, que se divide em porção intra e a extracitoplasmática, característica de células secretoras da classe III descritas por Noirot; Quennedey

(1974; 1991). Os núcleos são arredondados e apresentam cromatina descondensada (Figuras 17.11C e 17.11D).

4.3 Glândulas associadas ao ferrão

Nas formigas poneromorfas, assim como nos demais himenópteros, o aparato de veneno é originado a partir de modificações do ovipositor de fêmeas dos não aculeadas. Localizado na região terminal do abdome, o aparato de ferrão é similar entre todos os himenópteros aculeados (abelhas, vespas e formigas) e apresenta-se como uma arma efetiva utilizada na defesa individual e/ou da colônia e na

FIGURA 17.11 – Glândula metapleurale de *Pachycondyla striata*. A) Aspecto anatômico da glândula metapleurale mostrando as células da classe III (G3) e o reservatório (R). B) Corte histológico mostrando a célula glandular da classe III (G3) atravessando a placa crivada (Pc) e desembocando no Reservatório (R). Note os núcleos (Nu) e os canalículos (pontas de seta). C) Detalhe dos canalículos (pontas de seta) saindo a célula glandular (G3). D) Células glandulares com núcleo (Nu) bem desenvolvido e citoplasma vacuolizado com a inserção (seta) do canalículo (ponta de seta).

FIGURA 17.12 – Aparelho do ferrão de *Pachycondyla striata*. A) Aspecto anatômico do aparato de ferrão mostrando o ferrão (F), Glândula de Dufour (GD), Glândula de veneno (GV), Glândula convoluta (GC) e o reservatório de veneno (R). B) Corte histológico da glândula de veneno em eixo transversal (GVt) e longitudinal (GVI) mostrando o epitélio secretor. C) Reservatório de veneno com a glândula convoluta (GC). Note o epitélio (Ep) achatado da parede do reservatório com cutícula (Cu) delimitando o lúmen (L). D e E) Detalhe da glândula convoluta (GC) mostrando citoplasma com vacúolos (V), núcleos (setas) e secreção basófila em rosa.

captura de presas. Nas formigas, o aparato de ferrão é composto pelo ferrão, pelo reservatório de veneno e por duas glândulas exócrinas associadas a ele: a glândula de veneno e a glândula de Dufour.

As glândulas em questão desenvolvem um papel importante no comportamento das espécies de formigas. A glândula de veneno produz toxinas que, em sua maior parte, nas poneromorfas, é de caráter proteico (PALMA, 2006). Essas toxinas são injetadas em outros indivíduos como defesa e/ou captura de presas. A glândula de Dufour produz principalmente compostos de caráter lipídico, onde os hidrocarbonetos de cadeia longa estão entre os principais compostos. Muitos dos compostos produzidos pela glândula de Dufour estão envolvidos no mecanismo de comunicação química das espécies (ABDALLA; CRUZ-LANDIM, 2001; BLATRIX et al., 2002).

Ambas as glândulas estão presentes em todas as fêmeas das espécies do grupo das poneromorfas. A glândula de veneno exibe morfologia uniforme em todas as espécies descritas até o momento, apresentando pouca variação entre as espécies. Ao contrário, a glândula de Dufour apresenta morfologia bastante variada entre as espécies (BILLEN, 1987).

De maneira geral, a glândula de veneno é uma glândula de origem ectodérmica classificada como sendo do tipo III (NOIROT; QUENNEDEY, 1974). Morfologicamente consiste de um túbulo secretor fino, de comprimento variável e convoluto, geralmente com a extremidade bifurcada, ligando-se na sua porção proximal a um reservatório em forma de saco. O reservatório liga-se ao ferrão através de um ducto excretor (Figura 17.12A).

Em *P. striata*, a glândula de veneno é composta por três regiões distintas: porção secretória externa, composta por um filamento secretório que se bifurca em sua região apical; uma porção secretora interna, representada pela glândula convoluta; e uma porção de estocagem, representada por um reservatório em forma de saco (ORTIZ; CAMARGO-MATHIAS, 2006).

Nesta espécie, a glândula de veneno apresenta uma camada única de células, variando de colunares a cúbicas, com núcleos evidentes e citoplasma levemente basófilo (Figura 17.12B). O reservatório da glândula apresenta-se como um saco dilatado com parede fina de células achatadas e lúmen revestido por cutícula e com a presença de músculos associados à parede (Figura 17.12C). A glândula convoluta, localizada no interior do reservatório de veneno, próximo à inserção da glândula de veneno, é formada por uma camada única de células cúbicas com núcleo esférico bem evidente, com o citoplasma de caráter acidófilo apresentando inúmeros vacúolos (Figuras 17.12C e 17.12D).

O aspecto ultraestrutural da glândula de veneno dessa espécie foi descrito por Ortiz; Camargo-Mathias (2006), onde as células do epitélio do reservatório apresentam poucas organelas; tanto os filamentos secretórios externo como os internos apresentam citoplasma com amplo número de ribossomos, polissomos e retículo endoplasmático rugoso, organelas típicas de células secretórias e com produção de compostos com caráter proteico.

Estudos ultraestruturais da glândula de Dufour foram realizados por Billen (1986) nas espécies *Gnamptogenys strigata*, *Megaponera foetens*,

FIGURA 17.13 – A) Corte histológico da glândula de Dufour de *Pachycondyla striata*. B) Detalhe do epitélio (Ep) da glândula de Dufour formado por células colunares com núcleos (Nu) contendo nucléolo evidente (ponta de seta). Note o lúmen estreito (Lu).

Neoponera apicalis, *Odontomachus assiniensis* e em *Bothroponera soror*. Essas espécies apresentam epitélio formado por uma camada única de células de formato uniforme, mas que apresenta variação na espessura entre indivíduos de uma mesma espécie. O citoplasma é predominantemente composto por retículo endoplasmático liso, característico de células que secretam substâncias de natureza lipídica. A membrana celular é revestida por cutícula, o epitélio é circundado por uma fina camada muscular, traqueíolos e algumas poucas fibras nervosas.

Em *P. striata*, a glândula de Dufour se apresenta como um tubo simples composto por um epitélio glandular formado por uma camada única simples de células secretoras colunares, semelhante ao longo de todo o túbulo. As células apresentam núcleos esféricos e nucléolo evidente (Figura 17.13).

Referências

- ABDALLA, F. C.; CRUZ-LANDIM, C. Dufour Glands in the Hymenopterans (Apidae, Formicidae, Vespidae): A review. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 61, p. 95-106, 2001.
- AKINO, T.; TURUSHIMA, T.; YAMAOKA, R. 1995. 3-Formyl-7,11-dimethyl-(2E,6Z,10)- dodecatrienal: antifungal compound in the mandibular gland of the ant *Lasius fuliginosus* Latreille. **Nippon Nogeikagaku Kaishi**, v. 69, p. 1581-1586, 1985.
- AYRE, G. L. The relationships between food and digestive enzymes in five species of ants (Hymenoptera: Formicidae). **The Canadian Entomologist**, v. 99, p. 408-411, 1967.
- BILLEN, J. Comparative morphology and ultrastructure of the Dufour gland in ants (Hymenoptera: Formicidae). **Entomologia Generalis** v.11, p. 165-181, 1986
- BILLEN, J. New structural aspects of the Dufour's and venom glands in social insects. **Naturwissenschaften**, v. 74, p. 340-341, 1987.
- BILLEN, J. Signal variety and communication in social Insects. **Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting**, v. 17, p. 9-25, 2006.
- BILLEN, J. Diversity and morphology of exocrine glands in ants. In: XIX Simpósio de Mirmecologia, 2009, Ouro Preto, **Resumos**.
- BILLEN, J.. A importância de glândulas exócrinas na sociedade de insetos. In: VILELA E.; DOS SANTOS I.; SCHOEREDER J.H., SERRÃO J.E.; CAMPOS L.A.O.; LINO-NETO J. (Org.), **Insetos Sociais. Da Biologia à Aplicação**, Editora UFV, Viçosa, MG, 2008, p. 87-92.
- BILLEN, J.; PEUSENS, G. Ultrastructure de la glande propharyngienne chez les fourmis formicines (Hymenoptera, Formicidae). **Actes des Colloques Insectes Sociaux**, v. 1, p. 121-129, 1984.
- BILLEN, J; MORGAN, E. D. Pheromone communication in social insects – sources and secretions. In VANDER MEER, R.K; BREED, M.D; ESPELIE, K.E; WINSTON, M.L. (Org.), **Pheromone communication in Social Insects: Ants, Wasps, Bees, and Termites**. Westview, Boulder, 1998. p. 3-33.
- BILLEN, J.; HASHIM, R.; ITO, F. Functional morphology of the metapleural gland in workers of the ant *Crematogaster inflata* (Hymenoptera, Formicidae). **Invertebrate Biology**, v. 130, p. 277-281, 2011.
- BLATRIX, R.; SCHULZ, C.; JAISSE, P.; FRANCKE, W.; HEFETZ, A. Trail pheromone of ponerinae ant *Gnamptogenys striatula*: 4-methylgeranyl esters from dufour's gland. **Journal Chemical Ecology**, v. 28, p. 2557-2567, 2002.
- BOLTON, B. A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of the Natural History**, v. 29, p. 1037-1056, 1995.
- BOLTON, B. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Entomological Institute**, v. 71, p. 1-370, 2003.
- BOLTON, B.; ALPERT, G.; WARD, P. S.; NASKRECKI, P. **Bolton's Catalogue of Ants of the World: 1758-2005**. Harvard University Press, 2007.
- BROWN, W. L.; EISNER, T.; WHITTAKER, R. H. Allomones and kairomones: transpecific chemical messengers. **Bioscience**, v. 20, p. 21-22, 1970.
- BUNING, J. **The insect ovary: Ultrastructure, previtellogenic growth and evolution**. Chapman; Hall. 1994.
- BUTION, M. L.; CAETANO, F. H.; BRITTO, F. B.; TOMAINO GOMES, G.A.; ZARA, F.J.. Histology and histochemistry of the ventriculus of *Dolichoderus* (= *Monacis*) *bispinosus* (Olivier, 1792) (Hymenoptera: Formicidae). **Micron**, v. 37, p. 249-254, 2006.
- CAETANO, F. H. Morfologia comparada do trato digestivo de formigas da subfamília Myrmicinae (Hymenoptera: Formicidae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 35, p. 257-305, 1984.
- CAETANO, F. H. Anatomia, histologia e histoquímica do sistema digestivo e excretor de operárias de formigas (Hymenoptera, Formicidae). **Naturalia**, v. 13, p. 129-174, 1988.

- CAETANO, F. H. O Estado da arte da morfologia interna de formigas. **O Biológico**, v. 69, p. 189-193, 2007.
- CAETANO, F. H.; JAFFÉ, K.; ZARA, F. J. **Formigas: Biologia e Anatomia**. F.H.C., Rio Claro, 2002, p. 1-42.
- CAETANO, F. H.; LAGE FILHO, A. L. Anatomia e histologia do trato digestivo de formigas do gênero *Odontomachus* (Hymenoptera, Ponerinae). **Naturalia**, v. 7, p. 125-134, 1982.
- CAETANO, F. H.; MACHADO, V. L. L. Morfologia e histologia do trato digestivo de *Protopolybia exigua* (Hym., Vespidae) e suas estruturas excretoras anexas. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 34, p. 283-296, 1982.
- CAETANO, F. H.; ZARA, F. J. Ultramorphology and histology of the foregut and midgut of *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *villosa* (Fabricius) larvae (Formicidae: Ponerinae). **Journal of Hymenoptera Research**, v. 10, p. 251-260, 2001.
- CAETANO, F. H.; TORRES JR, A. H.; CAMARGO-MATHIAS, M. I.; TOMOTAKE, M. E. M. Apocrine secretion in the ant, *Pachycondyla striata*, ventriculus (Formicidae: Ponerinae). **Cytobios**, v. 80, p. 235-242, 1994.
- CARDOSO, D. C.; FORTES, J. C.; CRISTIANO, M. P.; ZANUNCIO, J. C.; SERRÃO, J. E. Spermathecae and associated glands of the ants *Solenopsis saevissima* and *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (Hymenoptera: Myrmicinae), **Sociobiology**, v. 52, p. 377-385, 2008.
- CHAPMAN, R. F. **The Insects: Structure and Function**. Cambridge University Press. 2013.
- CRUZ, L. C.; ARAÚJO, V. A.; FIALHO, M. C. Q.; SERRÃO, J. E.; NEVES, C. A. Proliferation and cell death in the midgut of the stingless bee *Melipona quadrifasciata anthidioides* (Apidae, Meliponini) during metamorphosis. **Apidologie**, v. 44, p. 458-466, 2013.
- CRUZ-LANDIM, C. **Abelhas: Morfologia e Função de Sistemas**. Editora UNESP, São Paulo, 2009, p. 1-406.
- CRUZ-LANDIM, C.; RODRIGUES, L. Comparative anatomy and histology of the alimentary canal of adult Apinae. **Journal of Apicultural Research**, v. 6, p. 17-28, 1967.
- CRUZ-LANDIM, C.; SILVA-DE-MORAES, R. L. M. **Morte celular programada em abelhas como uma forma de redirecionar a morfologia e a fisiologia adaptativa**. Editora e Tipografia Costa, Rio Claro, 2000, 1-78.
- CRUZ-LANDIM, C.; ABDALLA, F. C. **Glândulas Exócrinas das Abelhas**. FUNPEC, Ribeirão Preto:, 2002, p. 1-181.
- CRUZ-LANDIM, C.; SILVA-DE-MORAES, R.L.M.; SERRÃO, J.E. Ultrastructural aspects of epithelial renewal in the midgut of adult worker bees (Hymenoptera, Apidae). **Journal of Comparative Biology**, Ribeirão Preto, v. 1, p. 209-240, 1996.
- DEJEAN, A.; EVRAERTS, C. Predatory behavior in the genus *Leptogenys*: A comparative study. **Journal of Insect Behavior**, v. 10, p. 177-191, 1997.
- DOW, J. A. Insect midgut function. **Advances in Insect Physiology**, v. 19, p. 187-328, 1987.
- EELLEN, D.; BØRGENSEN, L. W.; BILLEN, J. Morphology of a novel glandular epithelium lining the infrabuccal cavity in the ant *Monomorium pharaonis* (Hymenoptera, Formicidae) **Arthropod Structure; Development**, v. 33, p. 471-475, 2004.
- EELLEN, D.; BØRGENSEN, L. W.; BILLEN, J. Functional morphology of the postpharyngeal gland of queens and workers of the ant *Monomorium pharaonis* (L.). **Acta Zoologica**, Stockholm, v. 87, p. 101-111, 2006.
- EISNER, T. A comparative morphological study of the proventriculus of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Bulletin Museum of Comparative Zoology**, v. 116, p. 437-490, 1957.
- FERNÁNDEZ, F.; SENDOYA, S. List of Neotropical ants. **Biota Colombiana**, v. 5, v. 3-88, 2004.
- FOWLER, H. G.; FORTI, L. C.; BRANDÃO, C. R. F.; DELABIE, J. H. C.; VASCONCELOS H. L. Ecologia nutricional de formigas. In: PANIZZI, A.R.; PARRA, J.R.P. (Org.). **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. Manole, São Paulo, 1991, p. 131-223.
- GAMA, V. Desenvolvimento pós-embrionário das glândulas componentes do sistema salivar de *Camponotus* (*Myrmothrix*) *rufipes* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera: Formicidae). **Arquivos de Zoologia**, São Paulo, v. 29, p. 133-183, 1978.
- GAMA, V.; CRUZ-LANDIM, C. Morfologia do tubo digestivo de *Camponotus* (*Myrmothrix*) *rufipes* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Formicidae) durante a metamorfose. **Naturalia**, v. 9, p. 43-55, 1984.
- GAMA, V. O sistema salivar de *Camponotus rufipes* (Fabricius, 1775), (Hymenoptera: Formicidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 45, p. 317-359, 1985.

- GARAYOA, M.; VILLARO, A. C.; LEZAUN, M. J.; SESMA, P. Light and electron microscopic study of the hindgut of the ant (*Formica nigricans*, Hymenoptera): II. Structure of the rectum. **Journal of Morphology**, v. 242, p. 205-228, (1999).
- GONÇALVES, W. G.; FERNANDES, K. M.; GONÇALVES, M. P.; NEVES, C. A.; MARTINS, G. F.; ZANUNCIO, J. C.; SERRÃO, J. E. The midgut of the parasitoid *Campoletis flavicincta* (Hymenoptera: Ichneumonidae). **Florida Entomologist**, v. 96, p. 1016-1022, 2013.
- GONÇALVES, W. G.; FERNANDES, K. M.; BARCELLOS, M. S.; SILVA, F. P.; MAGALHÃES-JUNIOR, M. J.; ZANUNCIO, J. C.; SERRÃO, J. E. Ultrastructure and Immunofluorescence of the midgut of *Bombus morio* (Hymenoptera: Apidae: Bombini). **Comptes Rendus Biologies**, v. 337, p. 365-372, 2014a.
- GONÇALVES, W. G.; FIALHO, M. C. Q.; AZEVEDO, D. O.; ZANUNCIO, J. C.; SERRÃO, J. E. Ultrastructure of the excretory organs of *Bombus morio* (Hymenoptera: Bombini): Bee without rectal pads. **Microscopy and Microanalysis**, v. 20, p. 285-295, 2014b.
- GRASSO, D. A.; ROMANI, R.; CASTRACANI, C.; VISICCHIO, R.; MORI, A.; ISIDORO, N.; LE MOLI, F. Mandible associated glands in queens of the slave-making ant *Polyergus rufescens* (Hymenoptera, Formicidae). **Insectes Sociaux**, v. 51, p. 74-80, 2004.
- NICULITA, H.; BILLEN, J.; KELLER, L. Comparative morphology of cephalic exocrine glands among castes of the black ant *Lasius niger*. **Arthropod Structure; Development**, v. 36, p. 135-141, 2007.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Harvard University Press, 1990, 732p.
- JAFFÉ, K. **El mundo de las hormigas**. , Universidad Simón Bolívar, Equinoccio Ediciones, 1993, 183p.
- JANET, C. **Anatomie de la tête du *Lasius niger***. Paris: Limoges Imprimeire-libraire Ducourtieux et Gout, 1905, 40 p.
- JARIAL M. S. Fine structure of the rectal pads in the desert locust *Schistocerca gregaria* with reference to the mechanism of water uptake. **Tissue Cell**, v. 24, p. 139-155, 1992.
- JEANTET, A. Y. Recherches histophysiologiques sur le développement post-embryonnaire et le cycle annuel de *Formica* (Hyménoptère). **Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie**, v. 116, p. 405-424, 1971.
- JESUS, C. M. **Análise comparativa das glândulas pós-faríngeas e sua participação na utilização de lipídeos pelas formigas (Hymenoptera: Formicidae)**. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Rio Claro, 2012, 136 p.
- JIMÉNEZ, E.; FERNÁNDEZ F.; ARIAS T.M.; LOZANO-ZAMBRANO, F.H. **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, 2008, 622 p.
- KING, R. C.; AKAI, H. **Insect ultrastructure**. Plenum Press. 1982.
- KLOWDEN, M. **Physiological Systems in Insects**, 2nd ed. San Diego, CA: Academic Press, 2007, 688 p.
- LATTKE, J. E. Subfamilia Ponerinae. In: FERNANDÉZ, F. (Org). **Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, 2003, p. 261-281.
- LEHANE, M. J.; BILLINGSLEY, P.F. **Biology of the insect midgut**. Chapman and Hall, London, 1996, 486 p.
- LISBOA, L. C. O.; SERRÃO, J. E.; CRUZ - LANDIM, C.; CAMPOS, L. A. O. Effect of larval food amount on ovariole development in queens of *Trigona spinipes* (Hymenoptera, Apinae). **Anatomia Histologia & Embryologia**, v. 34, p. 179-184, 2005.
- LOMMELEN E.; SCHOETERS, E.; BILLEN, J. Development of the labial gland of the ponerine ant *Pachycondyla obscuricornis* (Hymenoptera, Formicidae) during the pupal stage. **Arthropod Structure; Development**, v. 32, p. 209-217, 2003.
- LUCAS, C.; PHO, D. B.; FRESNEAU, D.; JALLON J. M. Hydrocarbon circulation and colonial signature in *Pachycondyla villosa*. **Journal of Insect Physiology**, v. 50, p. 595-607, 2004.
- MARKIN, G. P. Food distribution within laboratory colonies of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis*. **Insectes Sociaux**, v. 17, p. 127-158, 1970.
- MARTINS, L. C. B.; SERRÃO, J. E. Morphology and histochemistry of the intramandibular glands in Attini and Ponerini (Hymenoptera, Formicidae) species. **Microscopy Research and Technique**, v. 74, p. 763-771, 2011.
- MARTINS L. C. B.; DELABIE, J. H. C.; SERRÃO, J. E. Post-embryonic development of intramandibular glands in *Pachycondyla verenae* (Forel) (Hymenoptera: Formicidae) workers. **Sociobiology**, v. 60, p. 154-161, 2013.

- NOIROT, C.; QUENNEDEY, A. Fine structure of insect epidermal glands. **Annual Review of Entomology**, v. 19, p. 61-80, 1974.
- NOIROT, C.; QUENNEDEY, A. Glands, gland cells, glandular units: Some comments on terminology and classification. **Annales de la Société Entomologique de France**, v. 27, p. 123-128, 1991.
- ORTIZ, G.; CARMAGO-MATHIAS, M. I. Venom gland of *Pachycondyla striata* workes ants (Hymenoptera: Ponerinae) ultrastructural characterization. **Micron**, v. 37, p. 243-248, 2006.
- PALMA, M. S. Insect venom peptides. In KASTIN, A. (Org.), **The Handbook of Biologically Active Peptides**. Academic Press: San Diego, 2006, p. 409-417.
- PAVLOVSKY, E. N.; ZARIN, E. J. On the structure of the alimentary canal and its ferments in the bee (*Apis mellifera* L.). **Quarterly Journal of Microscopical Science**, v. 56, p. 509-556, 1922.
- PEREGRINE, D. J.; MUDD, A. The effects of diet on the composition of the postpharyngeal glands of *Acromyrmex octospinosus* (Reich). **Insectes Sociaux**, v. 21, p. 417-424, 1974.
- PHILLIPS, S. A.; VINSON, S. B. Source of post-pharyngeal gland contents in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 73, p. 257-261, 1980.
- RONNAU, M.; AZEVEDO, D. O.; FIALHO, M. C. Q.; GONÇALVES, W. G.; ZANUNCIO, J. C.; SERRÃO, J. E. Changes in follicular cells architecture during vitellogenin transport in the ovary of social Hymenoptera. **Protoplasma**, doi: 10.1007/s00709-015-0843-0, 2015.
- ROUX, O.; BILLEN, J.; ORIVEL, J.; DEJEAN, A. An overlooked mandibular-rubbing behavior used during recruitment by the African weaver ant, *Oecophylla longinoda*. **PLoS One**, v. 5, p. e8957, 2010. doi: 10.1371/journal.pone.0008957, 2010.
- SANTOS, C. G.; SERRÃO, J. E. Histology of the ileum in bees (Hymenoptera, Apoidea). **Brazilian Journal of Morphological Sciences**, v. 23, p. 405-413, 2006.
- SCHOETERS, E.; BILLEN, J. The post-pharyngeal gland in *Dinoponera* ants (Hymenoptera: Formicidae): unusual morphology and changes during the secretory process. **International Journal of Insect Morphology and Embryology**, v. 26, p. 443-447, 1997.
- SERRÃO, J. E. A comparative study of the proventricular structure in corbiculate Apinae Hymenoptera, Apidae). **Micron**, v. 32, p. 379-385, 2000.
- SIMPSON, J. The functions of the salivary glands of *Apis mellifera*. **Journal of Insect Physiology**, v. 4, p. 107-108, 1960.
- SOLIS, D.R.; ROSSI, M.L.; FOX, E.G.P.; LIMA NOGUEIRA, N.; TANAKA, F.A.O.; BUENO, O.C. On the morphology of the digestive system of two *Monomorium* ant species. **Journal of Insect Science**, v. 13, 2013.
- STROHM, E.; HERZNER, G.; GOETTLER, W. A 'social' gland in a solitary wasp? The postpharyngeal gland of female European beewolves (Hymenoptera, Crabronidae). **Arthropod Structure; Development**, v. 36, p.113-122, 2007.
- STROHM, E.; KALTENPOH, M.; HERZNER, G. Is the postpharyngeal gland of a solitary digger wasp homologous to ants? Evidence from chemistry and physiology. **Insectes Sociaux**, v. 57, p. 287-291, 2010.
- TOLEDO, L.F.A. Histo-anatomia de glândulas de *Atta sexdens rubropilosa* Forel (Hymenoptera). **Arquivos do Instituto Biológico**, v. 34, p. 321-329, 1967.
- VILLARO, A. C.; GARAYOA, M.; LEZAUN, M.J.; SESMA, P. Light and electron microscopic study of the hindgut of the ant *Formica nigricans* (Hymenoptera): I. Structure of the ileum. **Journal of Morphology**, v. 242, p. 189-204, 1999.
- WALKER, J. R.; CLOWER, D.F. Morphology and histology of the alimentary canal of the imported fire ant queen (*Solenopsis saevissima richteri*). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 54, p. 92-99, 1961.
- WARD, P. S. Phylogeny, classification, and species-level taxonomy of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Zootaxa**, v. 1668, p. 549-563, 2007.
- WIGGLESWORTH, V.B. On the function of the so-called 'rectal glands' of insects. **Quarterly Journal of Microscopical Science**, v. 75, p. 131-150, 1932.
- WILSON, E. O. Causes of ecological success: The case of the ants. **Journal of Animal Ecology**, v. 56, p. 1-9, 1987.
- YEK, S. H.; MUELLER, U.G. The metapleural gland of ants. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 86, p. 774-791, 2011.