

ESTUDOS ANATÔMICOS E HISTOLÓGICOS SOBRE
A SUBFAMÍLIA TRIATOMINAE (HETEROPTERA,
REDUVIIDAE). PARTE XXIII: O OVÁRIO DE
TRIATOMA INFESTANS

RUDOLF BARTH

Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Guanabara

SUMÁRIO: Descreve-se microanatômico e histologicamente o ovário de *Triatoma infestans* sob o ponto de vista da sua função. O ovário é do tipo meroístico-telotrófico. A túnica própria é uma membrana dupla, das quais a lamela interna isola o germário do filamento terminal. O estrato germinativo é limitado a uma zona estreita atrás do volumoso grupo de células nutridoras. Os oócitos, ainda dentro do estrato germinativo, percorrem os estados da prófase até a sinapses, cujos filamentos cromáticos se desintegram. Em todas as zonas do germário, todos os tipos de células são bem individualizadas, não se observa um índice de formação de sincício. Inicialmente, o epitélio folicular é composto de várias camadas de células mononucleadas. Com o crescimento do oócito o epitélio torna-se simples com células binucleadas em consequência de amitoses. O pedúnculo ovariolar possui uma glândula circular.

EM trabalhos anteriores publicamos os resultados das observações feitas no ovário de duas espécies de cupins (**Barth**, 1971 a, b e c). Estes estudos foram realizados com a finalidade de conhecer a estrutura e a função de um ovário panoístico, para ter uma base de comparação de um órgão deste tipo mais primitivo com o mais complicado ovário meroístico-telotrófico dos Triatomíneos, e para compreender sua função em seu detalhe específico. Além disto, o presente estudo vem oferecer mais uma contribuição à histologia e citologia dos Triatomíneos.

A respeito do ovário dos Triatomíneos ainda não foram feitos estudos detalhados, porém os ovários de várias espécies de Heterópteros foram estudados. **Preusse** (1895) discute as divisões amitóticas em certas regiões dos ovários dos hemipteróides. Este trabalho, bem como o de **Gross** (1901) foram interpretados por **Koehler** (1907). A maior parte dos pontos de discussão baseia-se no antigo estudo detalhado de **Korschelt** (1886), no qual este autor analisa a origem dos diferentes elementos celulares do ovário dos insetos em geral. **Payne** (1911), no seu trabalho sobre os ová-

rios de algumas espécies de Reduviídeos, estuda a parte dos cromossomos e da origem dos óvulos, porém não se ocupa com os Triatomíneos; ele concentra o seu interesse no nucléolo dos novos oócitos, especialmente na espécie *Gelastocoris ovulatus*.

Comparando nossos resultados do estudo do ovário do Heteróptero *Triatoma infestans* com os dos autores citados, encontrados em outros Reduviídeos ou Heterópteros, verificamos numerosas diferenças, que serão ressaltadas no presente estudo.

MATERIAL E MÉTODOS

Os Triatomíneos usados para este estudo foram oferecidos das criações dos Laboratórios do Dr. Julio Muniz, a quem manifestamos os nossos sinceros agradecimentos pelo fornecimento do referido material e pelo constante interesse que sempre demonstrou por nossos estudos sobre Triatomíneos.

Os ovários foram dissecados de animais decapitados, ainda dentro da própria hemolinfa, prestando-se atenção para que os instrumentos metálicos não entrem em contato com os ovariolos e que a preparação se realize rapidamente, a fim de evitar modificações posteriores antes da fixação. Caso a preparação seja mais demorada pelas dificuldades em remover o intestino repleto de sangue, o líquido natural da cavidade abdominal aberta pode ser completada por algumas gotas de um soluto isotônico para insetos (0,7% de NaCl, mais 0,3% de KCl).

Os ovários foram imediatamente fixados nas composições segundo Bouin (alcoólico) para histologia geral, segundo Flemming para localização de lipóides e para medições, segundo Gendre para a prova da presença de glicogênio; além destes, usamos o fixador "Susa" segundo Heidenhain para elementos celulares protoplasmáticos. As colorações foram escolhidas conforme as diferentes finalidades; em geral, usamos hematoxilina férrica em diferentes graduações de diferen-

ciação; para a prova de presença de glicogênio, tivemos os melhores resultados com a coloração segundo Best. Para mitocôndrios e substâncias de Golgi fixamos segundo Altmann e coramos segundo Hirsch e Brettschneider.

Na descrição dos ovariolos aplicamos os termos "anterior" ou "proximal" no sentido orientado para a cabeça, "posterior" ou "distal" no sentido para o oviduto.

RESULTADOS

Histologia geral do ovariolo

O ovariolo compõe-se de três zonas principais que, por sua vez, são subdivididas em seções (fig. 1).

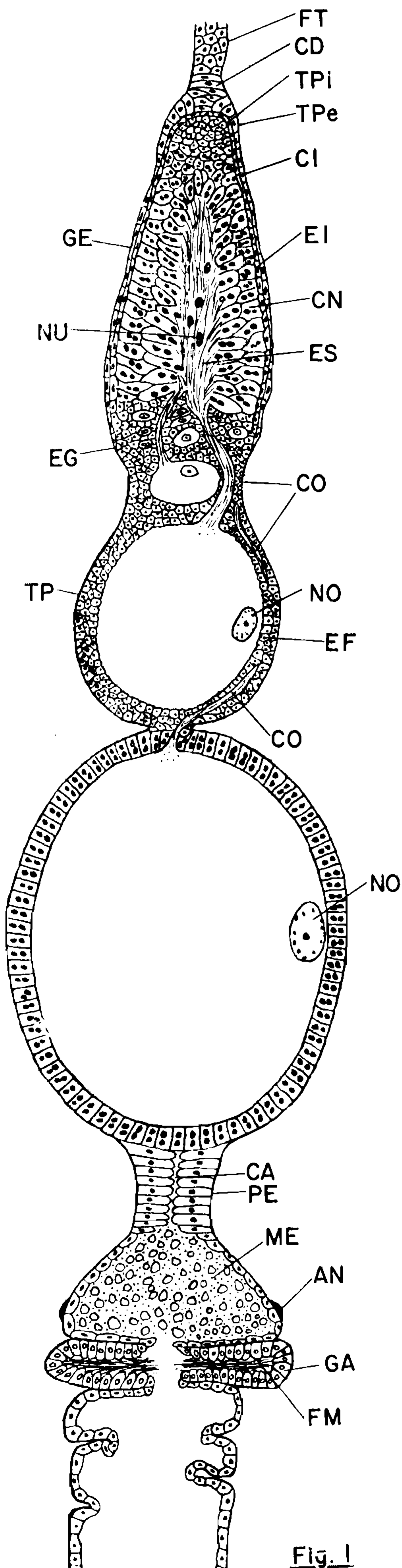
A primeira zona é o germário, *sensu latiori*, segue depois a zona do crescimento dos oócitos que se estende até o óvulo maduro. Como última zona temos o pedúnculo do ovariolo que representa a ligação para o oviduto par.

Até este ponto, temos a mesma subdivisão do ovariolo que encontramos também nos ovariolos panoísticos dos Isópteros (Barth, 1971 a, b e c). O fato, porém, é diferente quando estendemos a comparação à subdivisão das zonas principais dos ovários me-roísticos-telotróficos dos Triatomíneos com a dos panoísticos.

Germário

O germário dos Triatomíneos não apresenta uma composição interna homogênea, apresenta-se, porém, composto de algumas zonas bem definidas.

Como anexo, apenas, consideramos inicialmente o filamento terminal, que se insere na extremidade proximal do germário e que fixa, junto



com os dos seis outros variolos, o ovário inteiro no tergito do primeiro segmento abdominal, segurando assim a posição deste órgão no interior do corpo. O filamento, visto do ponto de vista histológico, possui como elemento comum com o ovário, apenas a túnica própria geral; ele é separado do germário, no *Triatoma infestans*, pela membrana interna da túnica própria, que se apresenta em forma de membrana dupla. Esta separação é herméctica como a encontramos nos *Isoptera*.

O germário, *sensu strictiori*, é composto de quatro zonas: Na zona anterior localizam-se as células nutridoras, novas, uninucleadas, possuindo ainda a capacidade de multiplicação. Segue a zona do crescimento das células nutridoras, que se tornam binucleadas por amitoses; temos, depois, como parte mais volumosa, a zona das células nutridoras ativas, que formam o estroma nutridor e os cordões nutridores dos oócitos em

Fig. 1 — Esquema de um ovariolo em corte longitudinal com dois oócitos em crescimento. AN — anel da túnica própria reforçada; CA — canal do pedúnculo; CD — células disciformes; CI — epitélio intermediário; CN — células nutridoras; CO — cordão nutridor; EF — epitélio foliular; EG — estrato germinativo; EI — epitélio interno; ES — estroma; FM — filamentos de microvilos; FT — filamento terminal; GA — glândula anular; GE — germário; ME — massa epitelial em desintegração; NO — núcleo de oócito; NU — núcleo de células nutridoras no estroma; PE — pedúnculo; TP — túnica própria; TPe — lamela externa; TPi — lamela interna.

crescimento. Este estroma alimenta, ao mesmo tempo, as células generativas do estrato germinativo. As três zonas das células nutridoras são externamente revestidas por um epitélio simples e baixo (epitélio interno), que na base do estrato germinativo passa, sem interrupção, para uma acumulação de células somáticas pequenas. Estas formam a sustentação das células do estrato germinativo, pois entre estas localizam-se as células generativas em todas as suas fases do primeiro crescimento. As células somáticas formam uma espécie de barreira em sentido distal e representam, como futuras células epiteliais dos folículos, a transgressão para a próxima zona principal, de modo que entre estas passam os cordões nutridores do estroma alimentar.

Zona de crescimento

A zona de crescimento e amadurecimento dos oócitos é composta, em fêmeas em plena atividade produtora, em geral por um a dois, ou às vezes tres, oócitos em crescimento e um a dois no estágio da formação de vitelo e do cório. Em folículos mais novos, o oócito em crescimento é revestido por um epitélio formado por algumas camadas de células foliculares ou somáticas, pelas quais passam os cordões nutridores em direção para os folículos posteriores. As células deste epitélio folicular são, inicialmente, mononucleares, em folículos mais evoluídos, porém, tornam-se binucleadas por amitose. Ao mesmo tempo, o epitélio passa a ser simples em virtude da tensão do crescimento rápido do oócito. Toda a zona é revestida pela túnica

própria resistente, que penetra profundamente entre dois folículos seguintes, porém, sem separar um do outro completamente. Aparece assim o fato que, pela túnica própria, a conexão entre os folículos é mais reforçada.

Pedúnculo ovariolar

A túnica própria reveste também a seção principal seguinte, isto é, o pedúnculo ovariolar, que começa com um tubo epitelial curto, chamado "tampo epitelial" por outros autores, que seria atravessada e aberta pela passagem do primeiro óvulo. **Koehler** (1907) menciona: "Uma parte destas células (células somáticas), porém não sofrem especialização e forma entre o último ovo e o pedúnculo ovariolar um tampão celular que apenas desaparece no momento quando o primeiro ovo passa pelo pedúnculo ovariolar para o cálice ovariolar" (em tradução). Também **Gross** (1901) menciona este fechamento inicial do pedúnculo ovariolar em *Pyrrhocoris apterus*. Em *Triatoma infestans*, porém, encontra-se, em cortes longitudinais medianos, bem como em cortes transversais, este grupo de células, mas perfurado no seu centro por um canal, bem limitado, isto em fêmeas novas, que ainda não desovaram, bem como em produtoras durante os intervalos da desova.

Em fêmeas que já desovaram, segue ao canal inicial do pedúnculo ovariolar, uma região mais ou menos larga cujo interior é preenchido por numerosas células em plena degeneração e desintegração, que representam os restos do epitélio folicular dos

ovos, retidos aqui na ocasião da passagem dos ovos em direção ao oviducto. Trata-se do grupo de células que **Ahrens** (1935) chamou "Corpus luteum". Estas células encontram-se, conforme o número dos ovos já postos, em diferentes estados de desintegração e ressorção. Toda esta massa, não existente em animais jovens, é revestida externamente por um epitélio baixo que ainda é reforçado pela forte túnica própria. Esta forma na extremidade distal desta região um reforçamento anular. O epitélio da zona distal da citada massa forma uma dobra anular que deixa apenas uma estreita passagem central e que dá entrada para um estreito espaço, fechado para trás por uma outra dobra anular, também com uma passagem central. Neste espaço, as células epiteliais são glandulares e possuem na sua face apical numerosos anexos que conseguimos identificar como microvilos excessivamente compridos. A saída desta glândula anular abre-se para a parte posterior do pedúnculo ovariolar que representa a ligação final ao oviduto par. Compõe-se de um epitélio simples e muito baixo, sendo muito dilatável, possuindo muitas dobras, para o ovo poder passar para o oviduto. Estas dobras são pré-formadas e não se formam apenas após a passagem do primeiro ovo, como **Koehler** (1907) menciona para outros *Heteroptera*.

Todo o ovaríolo é revestido, a partir do filamento terminal até o oviduto por uma membrana peritoneal que, porém, tem apenas pouco contato direto com o ovaríolo. Apresenta-se, como já descrito em *Isoptera* (**Barth**, 1971 a), em forma de um re-

tículo de células baixas, estreitas e sinciciais que formam numerosas anastomoses entre si. Na região do pedúnculo ovariolar, os componentes deste retículo possuem elementos contráteis em forma de fibrilas musculares muito finas, caracterizadas por uma estriação transversal simples.

Histologia e citologia do ovaríolo

Filamento terminal (foto 1-4)

A túnica própria dupla separa as suas duas membranas na extremidade proximal do germário. A membrana interna passa entre germário e filamento terminal, enquanto que a externa continua para frente formando o revestimento externo do filamento. Este insere-se na extremidade do germário por meio de um grupo de células disciformes, colocadas umas sobre as outras, contendo núcleos grandes e limitados por limites celulares muito fortes, deixando a impressão de que sofrem efeitos mecânicos muito acentuados. Esta região intermediária penetra em forma de calota no filamento terminal, propriamente dito que, na sua base, é ligeiramente claviforme, sendo depois, porém, mais fino. Externamente da túnica própria, encontra-se a continuação da membrana peritoneal reticular, que reveste todo o ovaríolo.

No interior do filamento terminal observa-se numerosas células, bem limitadas, que preenchem a dilatação claviforme irregularmente, depois, porém, quando o filamento se estreita, alongam-se mais e mais tomando posição radial. Enquanto que o eixo central do filamento de ovaríolos de ninfas possui um feixe de tonofibrilas

fortes, encontramos nas fêmeas adultas nenhum reforço interno. Mas, em compensação, a túnica própria é relativamente forte e possui ainda um grande número de estriações longitudinais finas.

Logo depois da saída do ovário os sete filamentos terminais juntam-se em um fio, porém sem perder sua individualidade. Continuam também com a hemolinfa. Este revestimento é porém revestidos como unidade por uma membrana composta por algumas camadas e contendo núcleos. Os feixes de filamentos dos dois ovários não se juntam e inserem-se separadamente na região látero-dorsal na parte posterior do primeiro tergito.

Com a última fase larvária termina o crescimento do filamento terminal. Nas fêmeas adultas não se observam mais mitoses nas suas células. As mitoses, mencionadas por **Preusse** (1895), não foram encontradas em nenhum estágio, também células binucleadas como consequência de divisões amitóticas não ocorrem no filamento terminal de *Triatoma infestans*.

Membrana peritoneal

Nos ovariolos das larvas, a membrana peritoneal é um epitélio alto, que se torna mais fino na ocasião da muda para a fêmea adulta pelo efeito do crescimento longitudinal. Ao iniciar a produção dos ovos maduros, o epitélio é finalmente simples, de uma só camada. Durante o crescimento contínuo na largura e no comprimento, sofre uma tensão de modo que se desintegra, como nos cupins, em um retículo, mais ou menos aberto, e composto de células filiformes, que se anastomosam entre si.

O epitélio cede à tensão, pois não encontramos mais mitoses nos adultos que são observados freqüentemente na ninfa. Deste modo, cada ovariolo, a partir do filamento terminal até a extremidade do pedúnculo ovarioles, é revestido por um retículo aberto que permite contato direto com sua membrana peritoneal, sendo sobreposto por numerosas traquéias que, nos ovários larvários, ainda são muito estreitos e possuem uma hipoderme muito alta. Em formas adultas, as traquéias dilatam-se para formar sacos traqueais; a hipoderme, conforme a tensão, torna-se mais e mais fina.

Túnica própria e seus epitélios originais

O revestimento externo, propriamente dito, do ovariolo é a túnica própria. Ela reveste, em forma de membrana dupla, todo o ovariolo; apenas no filamento terminal ela é simples. Externamente encosta-se sobre ela o retículo da membrana peritoneal. As duas membranas da túnica própria de fases larvárias são nitidamente separadas, uma da outra, por um epitélio simples, muito fino, com limites celulares bem evidenciados. Esta camada celular intermediária observa-se, em certos lugares, ainda bem em fêmeas novas; em exemplares mais adultos, onde o crescimento do ovariolo já terminou, as células desta camada degeneram completamente e seus restos são absorvidos de modo que a túnica própria aparece em forma de uma só membrana.

Como já **Koehler** (1907) e **Gross** (1901) mencionam, as células da camada celular intermediária produzem a membrana externa da túnica própria em forma de secreção, en-

quanto que a membrana interna representa o produto de um outro epitélio simples, situado no lado interno da membrana interna da túnica própria, já no interior do ovariolo. Em fêmeas adultas, este epitélio é composto de células muito pequenas, quase sem protoplasma, cujos núcleos apresentam muito pouca cromatina e um nucléolo muito pequeno. Em larvas e fêmeas muito novas, estas células mostram ainda o mesmo aspecto como as células somáticas na altura do estrato germinativo, de modo que o citado epitélio interno passa sem limite visível para esta zona. O epitélio interno do germário pertence ao grupo das células que formam, posteriormente, as paredes dos folículos do ovariolo, sendo assim, bem diferenciadas das células nutridoras e das germinativas. O mesmo fato refere-se também às células do epitélio intermediário, onde, na extremidade proximal do germário de larvas, as duas membranas da túnica própria se separam, uma formando o fechamento do germário e a outra o revestimento externo do filamento terminal. As células do epitélio intermediário encontram sua continuação nas células do filamento terminal. Com isto, podemos provar que os dois epitélios formadores da túnica própria, pertencem ao grupo das células peritoneais.

Germário:

a) Células nutridoras, estroma e cordões nutridores

Enquanto que a alimentação dos oócitos e a formação do vitelo nos ovariolos panoísticos se realizam por intermédio do epitélio folicular, en-

contramos nos ovariolos telotróficos um sistema alimentar bem diferente. Também, aqui, o interior do germário é ocupado por dois diferentes tipos de células. As células vegetativas, que fornecem, posteriormente, o epitélio folicular, localizam-se em forma de uma compacta massa na saída do germário e, isoladamente ou em pequenos grupos, no estrato germinativo. Neste, encontram-se os oócitos novos que iniciam, aqui, o seu primeiro crescimento. O resto do germário é preenchido pelas células nutridoras que possuem aspecto e função diferentes dos oócitos, mas que têm a mesma origem como estes, fato já constatado e comunicado por **Korschelt** (1886) e conferido por muitos outros autores como **Weber** (1949). Temos que considerar as células nutridoras como células germinativas transformadas.

A zona anterior do germário, que segue imediatamente ao filamento terminal, compõe-se de pequenas células, mononucleadas e polimorfas (fotos 1 e 2) que, também em fêmeas adultas, mostram freqüentemente mitoses, reproduzindo-se para substituir as células nutridoras gastas para a alimentação dos oócitos em crescimento. Em *Triatoma infestans*, elas não formam novos oócitos como descrito por **Payne** (1912) em outro Reduviídeo (*Gelastocoris oculatus*). Este autor apresenta nas figuras todo o germário em forma de um único sincício (Figs. 9A e B e 10 de Payne), no qual ocorrem as mitoses. Esta observação deve ser explicada como consequência de dificuldades histológico-técnicas. Em *Triatoma infestans*, bem como em *Pentatoma nigricorne* (**Koehler**, 1907) to-

dos os elementos do germário mostram limites celulares nítidos.

A segunda zona do germário inclui as células nutridoras em crescimento. Estas possuem inicialmente um núcleo volumoso, polimorfo e rico em cromatina, depois tornam-se binucleadas por meio de uma amitose (foto 5 e fig.2). Mitoses não aparecem mais nesta zona. Entre as células aparecem já alguns feixes de filamentos protoplasmáticos originais da terceira zona.

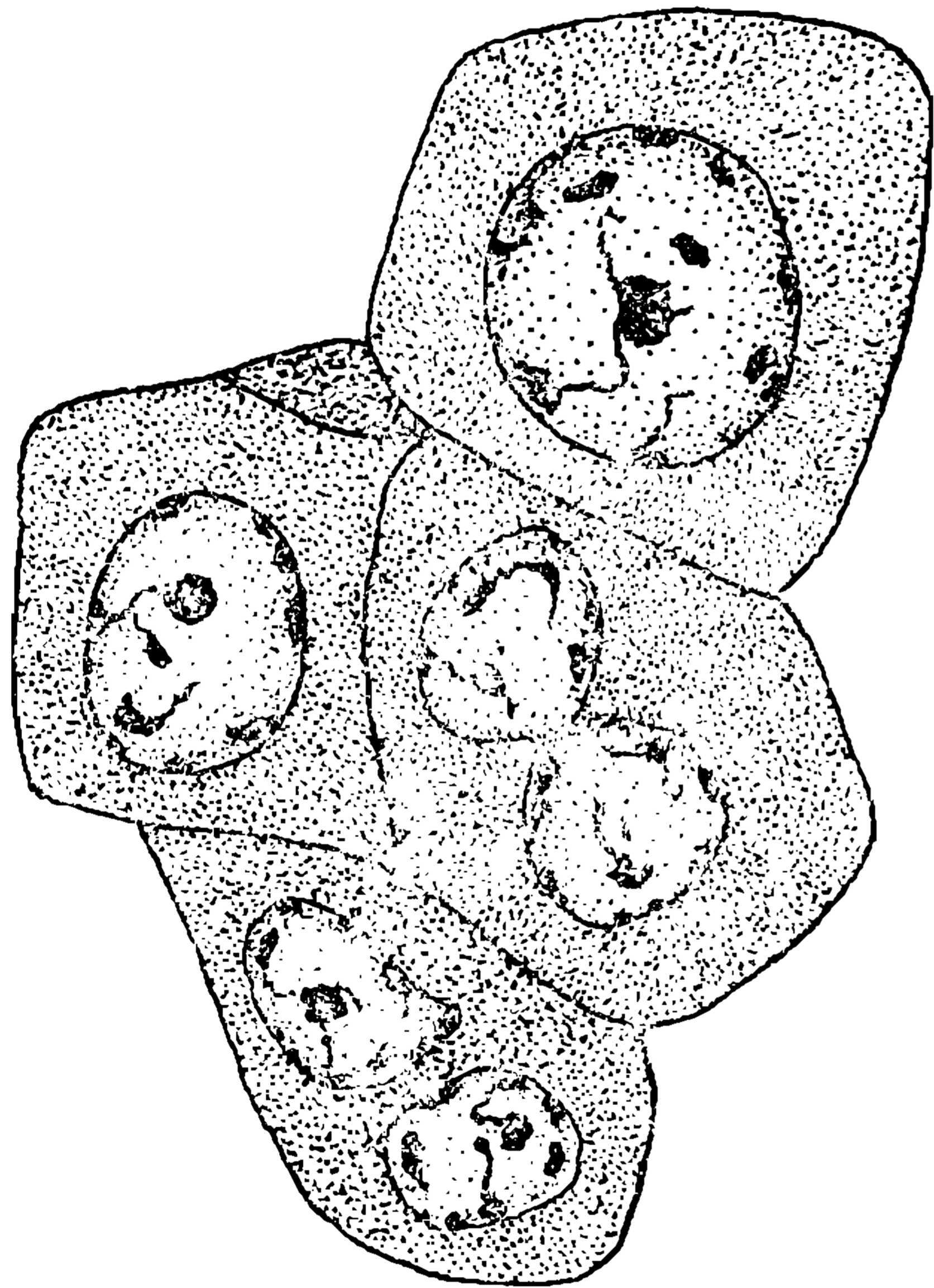


Fig. 2 — Células nutridoras novas na fase de amitose.

Esta terceira zona é a região nutridora, propriamente dita. As células, que na zona anterior se situaram irregularmente no interior do germário, orientam-se aqui em sentido radial ao eixo longitudinal, mostrando porém uma ligeira inclinação para cima (foto 6). Aquelas, que se localizam mais próximo ao eixo principal do germário, são estreitas e alongadas, seus dois núcleos, grandes e polimorfos, colocam-se atrás do outro. As células em

posição mais periférica, que atingem o epitélio interno da parede do germário (foto 7), ainda são mais largas e seus núcleos encontram-se, em geral, lado a lado. A massa destas células nutridoras ativas circunda o “estroma protoplasmático”, situado em torno do eixo central e formado em consequência da desintegração progressiva (não degeneração) das células nutridoras.

O estroma protoplasmático apresenta-se como massa homogênea, composta de filamentos finos, que se formam já no protoplasma das células em desintegração (foto 8). Em ovariolos muito ativos, este processo inicia-se já em células de localização periférica (foto 7). Os citados filamentos, formados no interior das células, continuam-se diretamente naqueles do estroma central através do polo apical, onde as paredes celulares se dissolveram (foto 8). O início da formação de estroma protoplasmático encontra-se já nos ovariolos da ninfa (foto 9), onde se observa, localizada entre a zona dos oócitos primordiais e o grupo das futuras células nutridoras, uma pequena massa homogênea de estrutura fibrilosa. Não podemos decidir, se esta formação representa o produto de uma autólise larvária ou já o início da atividade nutridora referente aos oócitos primordiais.

Os núcleos das células nutridoras resistem mais tempo ao processo de desintegração autolítica do que a massa protoplasmática e aparecem freqüentemente dentro do estroma (foto 7), onde são dissolvidos posteriormente.

Na extremidade posterior do estroma desenvolvem-se os cordões nutridores (fotos 6 e 10). São extensões de massa do estroma em forma de feixes, mais grossos ou mais finos, compostos de numerosos filamentos que representam a continuação da estrutura fibrilosa do estroma. Eles atravessam o estrato germinativo e o grupo das células foliculares primordiais (foto 11). Cada um dos cordões entra em contato com um oócito, atravessando o epitélio folicular. Esta ligação é feita em linha reta apenas com o oócito mais novo da zona de crescimento. Para atingir os outros, os cordões estendem-se através do epitélio folicular dos oócitos anteriores como aparece na foto 12. A foto 13 mostra a penetração de um cordão em um oócito ainda novo. Na seguinte foto 14, um cordão entra em um oócito, enquanto que um outro passa através do epitélio para o próximo.

b) Células generativas

Depois da zona das células nutridoras, segue o estrato germinativo com as células generativas que se localizam aqui entre grupos de pequenas células somáticas que pertencem às células foliculares primordiais (fotos 15-17). Os oócitos mais novos encontram-se na zona periférica (foto 17) e migram, crescendo apenas ligeiramente, em direção ao eixo principal do germário (fotos 15 e 16). Depois de ter atingido uma posição central, os núcleos, originalmente esféricos ou subovais, adquirem uma forma mais ovóide ou achatada em virtude da pressão exercida por outros oócitos, penetrando no centro do estrato germinativo. Depois de um

certo crescimento da célula, porém, o núcleo volta à sua forma esférica original (foto 15). Os núcleos dos oócitos novos não se localizam em um sincício, como relatado por Payne (1912), observamos, ao contrário, que o estrato germinativo é composto de oócitos e células foliculares primordiais bem individualizados.

Os oócitos novos dentro do germário ainda não têm contato com cordões nutridores. Eles são alimentados diretamente por substâncias do estroma protoplasmático através das células somáticas que os circundam. A ligação entre oócito e estroma é estabelecida quando a célula, em posição central, começa a deixar o germário, sendo então revestida por um epitélio folicular. Nesta altura, inicia-se o primeiro crescimento rápido do protoplasma e núcleo. Na foto 15, na parte de cima à esquerda, um cordão sai do estroma; nos cortes seguidos conseguimos acompanhá-lo até a célula com o núcleo esférico. Na parte inferior da mesma foto, um outro cordão penetra no oócito anterior, já mais crescido, enquanto que os dois oócitos mais novos, ainda fusiformes, não possuem ligações com o estroma.

Durante a migração para o centro do estrato germinativo, os núcleos dos oócitos realizam as conhecidas modificações da prófase. Formam-se as condensações cromáticas que dão origem aos filamentos do espirema. Depois entram no estado de sinapse, porém sem formar o "bouquet". Enquanto que, em *Isoptera*, encontramos ainda o início da formação de tétrades, em *Triatoma infestans* o desenvolvimento dos cromossomos para no diplóteno. As unidades cromáticas con-

CARACTERIZAÇÃO DOS NÚCLEOS DOS OÓCITOS ATÉ A FORMAÇÃO DO VITelo

Diâmetro médio (em micra)	Caracterização:
7,76	Cromatina em localização periférica em forma de pequenos concretos e alguns filamentos cromáticos no interior, nucléolo muito pequeno.
8,34	Cromatina na periferia e no interior do núcleo em concretos e filamentos, nucléolo pequeno.
10,28	Início da formação dos grânulos grosseiros.
12,51	Toda a cromatina em forma de grânulos grosseiros.
13,10	Início da despiralização dos grânulos.
14,49	Continuação da despiralização, nucléolo ainda pequeno.
16,78	Estádio de espirema, nucléolo um pouco maior.
16,98	Início da despiralização dos grânulos.
17,80	Início da conjugação paralela dos homólogos.
20,27	Diplóteno sem formação de "bouquet", um nucléolo.
24,15	Diplóteno, os filamentos começam o encurtamento.
24,26	Diplóteno, núcleo localizado entre os filamentos alimentares, mas ainda no estrato germinativo.
29,39	Os filamentos diplotênicos começam a desintegrar-se, nucléolo aumenta seu diâmetro.
35,11	A desintegração dos filamentos diplotênicos mais evidenciada, ainda um nucléolo grande.
39,39	Os filamentos já fragmentados em plena desintegração. Nucléolo forma os primeiros satélites pequenos, ainda grudados ao nucléolo principal.
41,61	Quase toda a cromatina desintegrada em granulações finas, apenas alguns restos do filamento visíveis, nucléolo com alguns satélites.
51,89	Toda a cromatina desintegrada, nucléolo principal em posição central com $10,09u^*$ de diâmetro e 18 satélites com $2,5 - 7,5u^*$ de diâmetro, todos em posição periférica.
53,11	O número dos satélites aumentado.
60,81	Oócito antes da formação do vitelo. Nucléolo em forma de mórula com $9,12u^*$ de diâmetro. Ainda com filamento alimentar. Muitos satélites.
68,19	Oócito no início da formação do vitelo. Cromatina completamente desintegrada. Muitos satélites na periferia do núcleo.

jugadas desintegram-se, mais e mais, com o crescimento do oócito, até não se conseguir mais identificar em núcleos maiores.

Nos oócitos mais novos, o nucléolo é muito pequeno, mas sempre visível, nunca sendo escondido pela cromatina (fotos 16 e 17). Inicialmente ele cresce, apenas, muito pouco até o estado da sinapse (fotos 18 e 19). Depois da formação dos filamentos diplotênicos, o nucléolo aumenta rapidamente seu volume, mostra frequentemente a forma de uma mórula (foto 20) e produz numerosos corpúsculos ("satélites") (foto 21) que migram para a periferia (foto 22), enquanto que o nucléolo mesmo (visível na foto 22 como sombra escura) continua a formação destes satélites. Pouco antes do aparecimento das primeiras gotículas do vitelo, encontram-se no núcleo até 30 ou mais corpúsculos nucleolares que se deslocam para a periferia, aumentando seu volume ainda durante esta translação. Os satélites encostam-se intimamente à membrana nuclear, achatando-se (foto 22). Em alguns núcleos tivemos a impressão que os corpúsculos se alargaram disciforme sobre a membrana, porém não podemos constatar com segurança uma passagem da substância nucleolar para o ooplasma; também as zonas mais claras do protoplasma na periferia nuclear das fotos 21 e 22 são artefatos causados pelo tratamento do material.

c) Células do epitélio folicular

Ao deixar o germário, o oócito, em fase de crescimento, passa pela última zona que é o estrato das células foliculares somáticas (foto 6). No ová-

rio da ninfa (foto 9), estas células são relativamente grandes e separam as zonas das células germinativas e nutritivas da região do oviduto predeterminado em forma de uma massa compacta (foto 9). Sua forma é extremamente fusiforme. Os seus núcleos, também fusiformes, mostram numerosas mitoses. As células localizam-se em sentido radial e passam, lateralmente, da zona das células germinativas, para o epitélio interno do germário que reveste as células nutridoras e germinativas.

No ovário da fêmea adulta (foto 17, à esquerda), observa-se ainda a orientação radial original das células desta zona. Seu número aumentou muito, mas o seu tamanho é muito menor do que no ovaríolo da ninfa. As mitoses continuam ainda no ovário para substituir aquelas células que revestem cada oócito, que sai do germário, formando o epitélio folicular.

Crescimento dos oócitos:

a) Epitélio folicular e formação do vitelo

A célula generativa, que deixa o germário, é revestida completamente por um epitélio de algumas camadas, formado pelas células somáticas da última zona do germário (foto 15), atravessado pelo próprio cordão nutridor (foto 13) e pelos cordões dos oócitos anteriores, mais velhos (fotos 23 e 24).

O ooplasma, que agora está ligado diretamente com o estroma do germário pelo cordão nutridor, aumenta rapidamente seu volume. Sua composição é homogênea e fibrilosa; conforme a direção do corte, porém, pode

mostrar um aspecto irregular e em forma de retículo muito fino, dando a impressão que existia originalmente uma substância entre as fibrilas que foi extraída pelo tratamento durante a fixação e desidratação. A composição do ooplasma assemelha-se muito à do estroma e à do cordão nutridor. Depois da formação completa da massa de ooplasma, começa a produção das gotículas e esferas do vitelo e o crescimento final do oócito (fotos 23 e 25).

No início da formação do vitelo, todos os núcleos do epitélio folicular sofrem uma divisão amitótica de diferenciação funcional, de modo que agora todas as células são binucleadas. Em consequência do intenso crescimento do oócito, o epitélio folicular, composto inicialmente de algumas camadas, torna-se simples. Suas células são altas e cilíndricas e possuem limites celulares nítidos (foto 26). Altura e largura das células são várias vezes maiores que no início da formação do epitélio. Também o volume dos dois núcleos é muito maior que o dos núcleos das células novas.

A formação do vitelo inicia-se depois da produção definitiva do ooplasma, cujo material é original do estroma. Não conseguimos localizar corpúsculos ou granulações no estroma do germário e no cordão nutridor. Apenas no lugar, onde o cordão entra no oócito, ocorrem às vezes, no ooplasma homogêneo, pequenos grupos de partículas (foto 25), que se comportam como cromatina; trata-se talvez de restos dos núcleos das células nutridoras que, como já citado, permanecem ainda conservados no

estroma durante algum tempo depois da desintegração das células (foto 24).

A produção da volumosa massa de vitelo é efetuada exclusivamente pelas células do epitélio folicular. Ao contrário das nossas observações em *Triatoma infestans*, **Koehler**, (1907) relata para outros *Heteroptera* que todo o material formador do oócito é original do estroma do germário, transportado através do cordão nutridor, inclusive as gotículas e esferas do vitelo. Ele nega a participação das células foliculares na função de alimentação do oócito, dizendo que, antes da formação das esferas do vitelo, este já se revestia com a "membrana vitelínica" que não permitia mais a entrada de material no interior do oócito. Esta membrana, porém, já encontramos, também, em oócitos novos dentro do germário (foto 16), apenas que, nestes estados jovens, é difícil provar opticamente sua existência. Ela corresponde a uma membrana celular comum e é, pelo menos, semi-permeável.

A secreção da substância do vitelo começa simultaneamente em toda a periferia do oócito, com exceção das duas regiões polares, onde um oócito tem ligação com o anterior e o posterior. Nestes pontos o contato com a hemolinfa é dificultado, de modo que aqui as células iniciam a produção mais tarde e mais lentamente (foto 27).

Em oócitos em crescimento (foto 24), a membrana vitelínica encosta-se intimamente aos polos apicais das células foliculares e é visível apenas em cortes equatoriais. No início da formação do vitelo (foto 27), a sua observação é mais fácil, pois oferece

agora um contraste mais acentuado com as faces apicais das células secretoras. A secreção da futura substância vitelínica, no início, é aparentemente muito intensa, de modo que não se formam gotículas maiores. Estas aparecem em uma certa distância das células do epitélio, de modo que entre estas e as primeiras esferas de vitelo no ooplasma, permanece uma zona estreita livre (foto 27). Em estados mais avançados formam-se pequenas gotículas diretamente acima da membrana vitelínica (fotos 26 e 28).

Além da substância vitelínica, propriamente dita, o óvulo maduro contém ainda numerosos diferentes componentes para a formação do embrião, por exemplo várias formas de gorduras que, pelo menos parcialmente, são depositadas junto com o ooplasma através do cordão nutridor. Também encontramos glicogênio que aparece em pequenas partículas entre as esferas de vitelo, após fixação segundo Gendre e coloração com carmin segundo Best (foto 29).

A forte atividade secretora das células do epitélio folicular, manifesta-se no aspecto citológico das células. Observa-se abaixo dos núcleos no protoplasma uma zona basal, verticalmente estriada, que indica um transporte intenso de substâncias líquidas. Acima dos núcleos, que no estado da formação do vitelo se localizam um em cima do outro, o conteúdo da célula consta de protoplasma denso que inclui numerosos vacúolos pequenos e alguns maiores (fotos 28 e 30). Não foi encontrado um rabdório na face superior das células.

b) Formação do cório

Depois de ter terminado a formação do vitelo, as células do epitélio folicular alteram sua função. Em vez de substâncias nutritoras, elas começam a produzir o material do cório. Durante a produção do exocório, elas tornam-se mais baixas, pois uma grande parte do seu protoplasma foi usado para a construção da casca, fato este que nós conhecemos da formação da cutícula. Finalmente as células exaustas revestem o óvulo maduro em forma de um epitélio muito baixo, no qual os núcleos se encontram um ao lado do outro. A altura da célula corresponde agora apenas ao diâmetro dos núcleos disciformes. O resto do protoplasma mostra sinais de degeneração. A estrutura complicada do cório será objeto de um outro estudo.

Pedúnculo ovariolar e glândula anular

O óvulo maduro encontra-se agora na saída do ovariolo para o pedúnculo ovariolar, cuja seção anterior é um tubo curto com um epitélio simples, mais alto, e uma túnica própria muito forte (foto 31). A luz do tubo é muito estreita e aparece apenas em cortes medianos. Quando o primeiro ovo passa através do canal, a parede do tubo sofre uma pressão, de modo que as células altas do epitélio se tornam disciformes, pois são forçadas contra a túnica própria que cede apenas lentamente à pressão. Na extremidade posterior do tubo, a túnica própria é reforçada em forma de um anel que é mais resistente e solta o epitélio do óvulo que continua seu caminho para o oviduto, enquanto

que o epitélio é retido aqui. Este forma uma acumulação irregular de células foliculares que começam a se desintegrar. Esta massa aumenta seu volume com cada passagem de um óvulo. Trata-se daquele complexo que por vários autores foi chamado "corpus luteum". É aparentemente duvidoso que a aplicação deste termo é justificada, pois não possuímos nenhuma indicação se este grupo de células produz hormônios. Trata-se meramente de células em autólise que são lentamente absorvidas pela hemolinfa (foto 32).

Atrás desta massa celular em desintegração, o pedúnculo ovarioar estreita-se, deixando apenas uma passagem central que se abre em uma dilatação circular (foto 31), que, por sua vez, é fechada por meio de uma dobra circular que deixa também uma passagem central livre para o resto do pedúnculo. O epitélio da citada dilatação é glandular. As células cilíndricas mononucleadas desta glândula anular mostram o aspecto típico de células glandulares ativas, isto porém apenas em fêmeas que já entraram no período de postura (foto 33); em fêmeas novas com oócitos em crescimento (foto 31) estas células estão ainda em estado inativo.

A parte basal das células em fase de secreção mostra numerosos filamentos protoplasmáticos verticais, que passam lateralmente do núcleo, em geral, em posição central. Entre os filamentos encontram-se frequentemente pequenos vacúolos. Na parte apical da célula os filamentos são ausentes; o protoplasma aqui é um pouco mais denso, incluindo, porém,

numerosos vacúolos. Característico é a face apical das células. É completamente ocupada por microvilos (fig. 3) muito compridos que, em feixes fechados, enchem toda a cavidade da glândula (fotos 31 e 33).

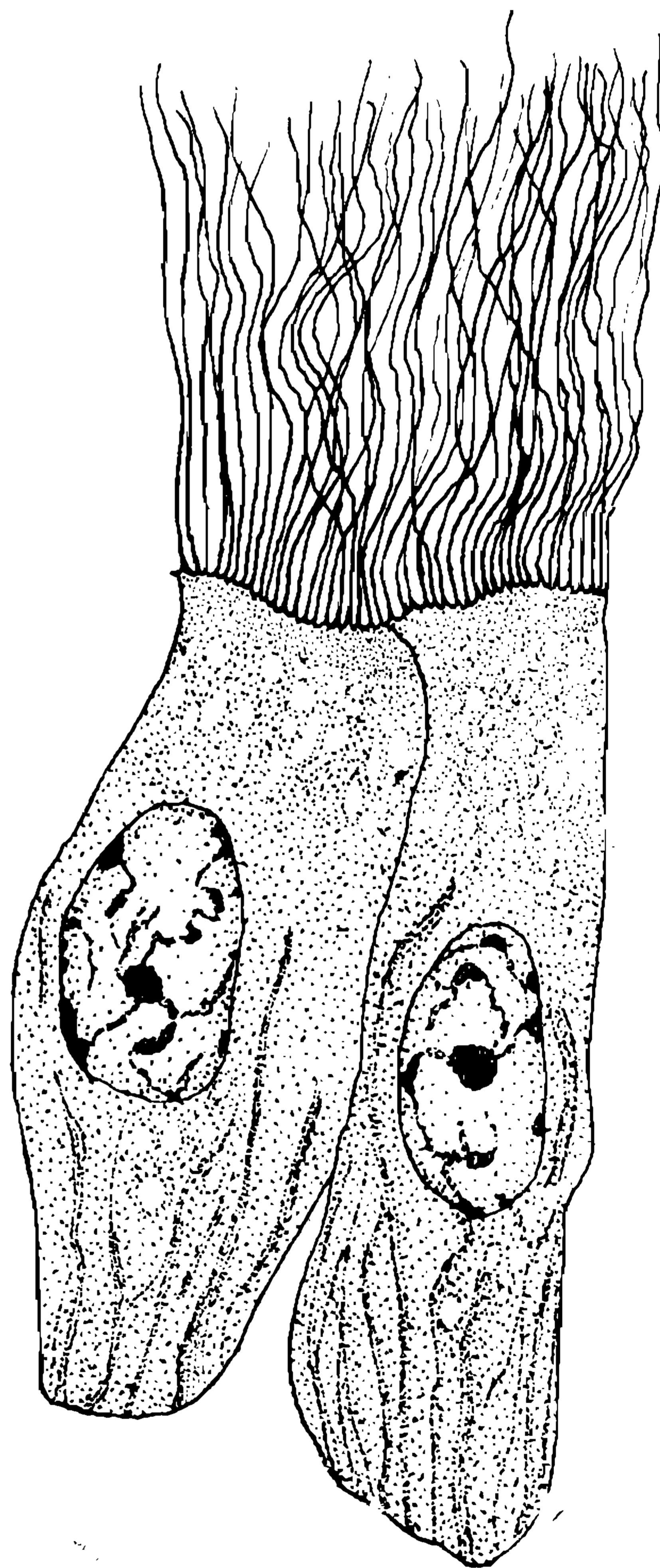


Fig. 3 — Duas células da glândula anular com feixes de microvilos.

A respeito da função da glândula anular podemos supor, que reveste o ovo maduro no momento da passagem com uma secreção lubrificante que facilita o transporte do ovo através do resto do pedúnculo ovarioar e dos ovidutos.

SUMMARY

Microanatomy and histology of the ovary of *Triatoma infestans* are described under the view point of its function. The ovary is of the merostic-telotrophic type. The Tunica propria is a double membrane, the internal one divides the germarium from the terminal filament. The stratum germinativum is limited to a strait zone behind the volumous group of food cells. The oocytes, within the stratum germinativum, show the pro-

phase figures up till the synapsis, when the chromatic filaments soon disintegrate. In all zones of the terminal chamber all types of cells are well individualized, there is no sign of syncytium to be found. In the beginning of formation, the follicle epithelium is formed by some layers of cells with only one nucleus. During the growth of the oocyte, the epithelium shows only one layer of cells with two nuclei as consequence of an amitosis. The pedicel of the ovarium has a circular gland.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHRENS, W., 1935 — Monographie des weiblichen Geschlechtsapparates der Termiten (Nach Untersuchungen an *Termes redemanni*). *Jen. Zeitschr. Naturw.*, 70:233-302, 11 figs., 4 pls.
- BARTH, R., 1971a — Vorgänge im Oozytenkern von *Nasutitermes* sp. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 69:1-21, 31 figs., 1 graf., 2 pls.
- BARTH, R., 1971b — Funktionshistologie der Follikelzellen im Ovar von *Nasutitermes* sp. (Isoptera). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 69:29-49, 8 figs., 3 pls.
- BARTH, R., 1971c — Histologische Beobachtungen am Ovariolenstiel von *Synitermes dirus* (Isoptera). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 69:177-195, 8 figs., 2 graf., 2 pls.
- GROSS, J., 1901 — Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage. *Zeitschr. Wiss. Zool.* 69:139-201, 4 figs., 3 pls.
- KOEHLER, A., 1906 — Untersuchungen ueber das Ovarium der Hemipteren. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, 87:337-381, 2 pls.
- KORSCHOLT, E., 1886 — Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums, *Zeitschr. wiss. Zool.*, 43:537-720, 6 figs., 5 pls.
- PREUSSE, F., 1895 — Ueber die amitotische Kernteilung in den Ovarien der Hemipteren. *Zeitschr. wiss. Zool.*, 59:305-349, 2 pls.
- PAYNE, F., 1912, II — The nucleolus in the young oocytes and origin of the ova in *Gelastocoris*. *J. Morph.*, 23:340-347, 3 figs.
- WEBER, H., 1949 — *Grundriss der Insektenkunde*. 2.^a edição. Jena. VIII + 322, 204 figs.

PRANCHA I

- Foto 1 — Inserção do filamento terminal na extremidade do germário.
- Foto 2 — Ligação entre filamento terminal e extremidade do germário.
- Foto 3 — Ligação entre filamento terminal e extremidade do germário (à esquerda) de ovariolo de uma ninfa.
- Foto 4 — Os sete filamentos terminais de um ovário em corte transversal.
- Foto 5 — Grupo de células nutridoras na zona de crescimento.
- Foto 6 — Corte longitudinal do germário e um oócito em crescimento com seu cordão nutridor, saindo do estroma.



Foto 1

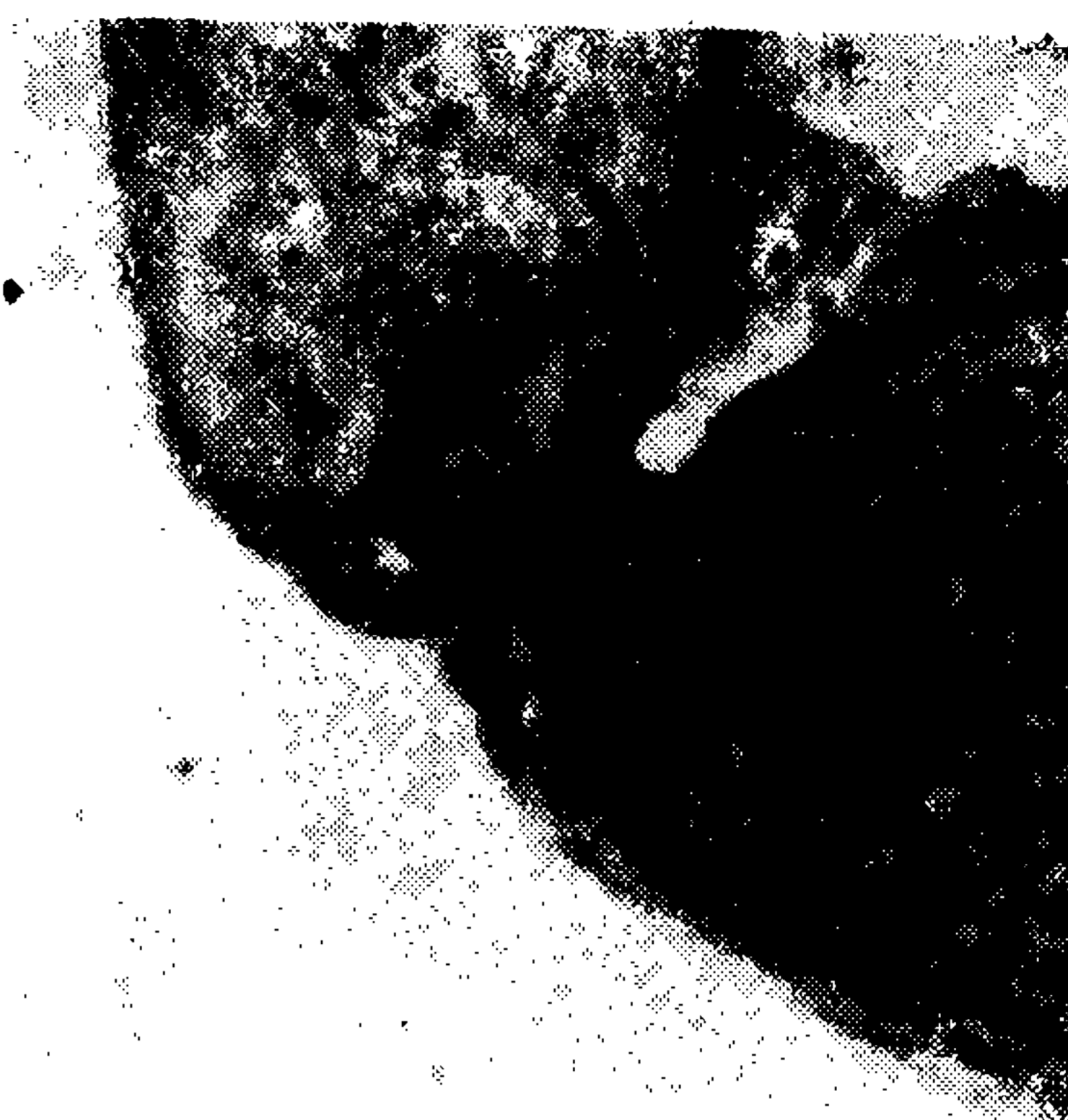


Foto 2

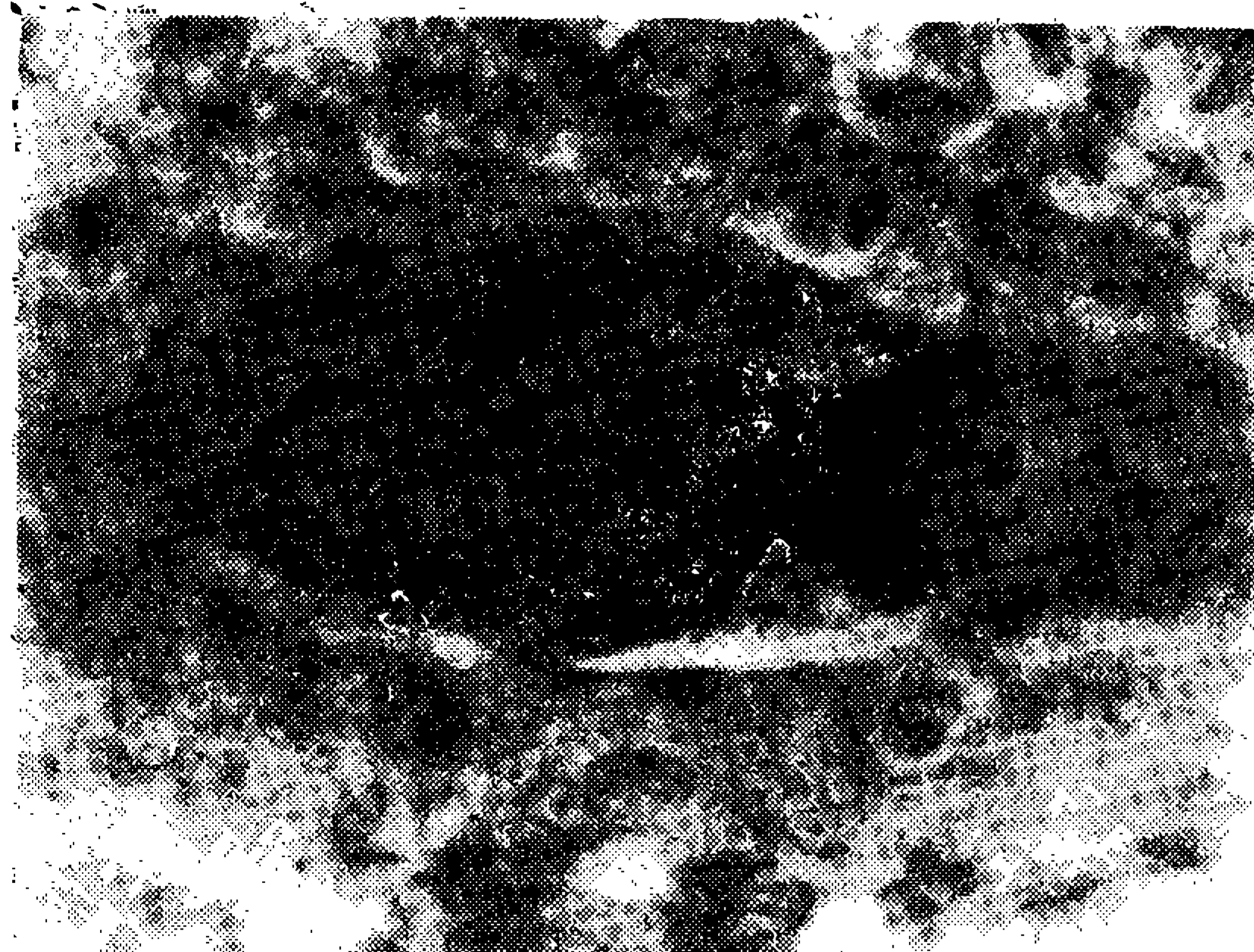


Foto 3

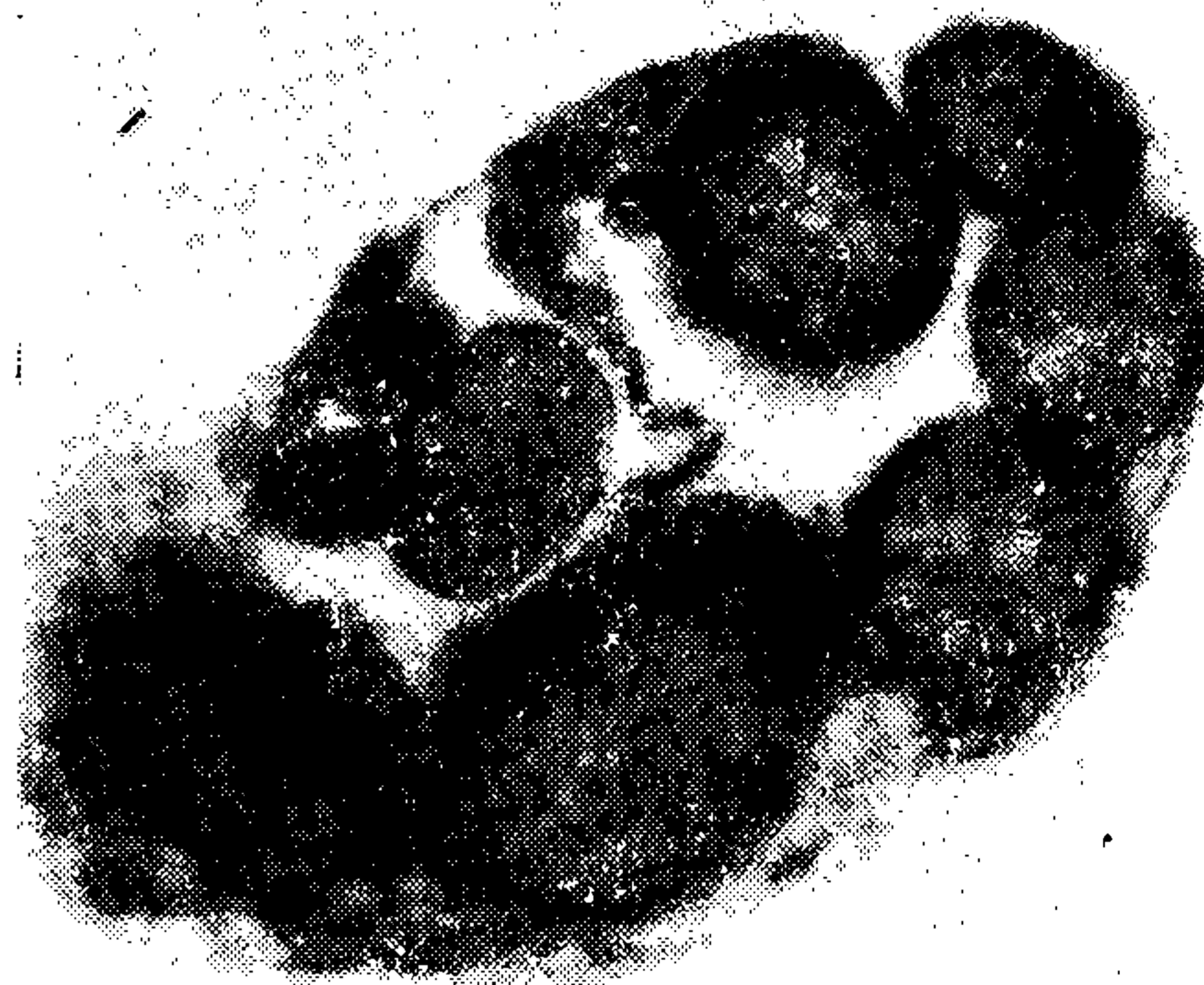


Foto 4



Foto 5



Foto 6

Barth: Ovário de *Triatoma infestans*

PRANCHA II

Foto 7 — Corte transversal do germário na altura do estroma com um núcleo ainda não desintegrado.

Foto 8 — Parte de corte transversal do germário com células nutridoras e estroma nutridor.

Foto 9 — Corte longitudinal de ovariolo de uma ninfa com grupo de células nutridoras (à esquerda) de células generativas primordiais (ao centro) e de células somáticas (à direita). Formação da túnica própria.

Foto 10 — Corte longitudinal do germário com núcleos em desintegração no estroma e cordões nutridores.

Foto 11 — Passagem de um cordão nutridor através do grupo de células somáticas. À direita algumas células nutridoras e oócitos primordiais.

Foto 12 — Passagem de um cordão nutridor através do epitélio folicular de um oócito em fase de crescimento.



Foto 7



Foto 8



Foto 9



Foto 10

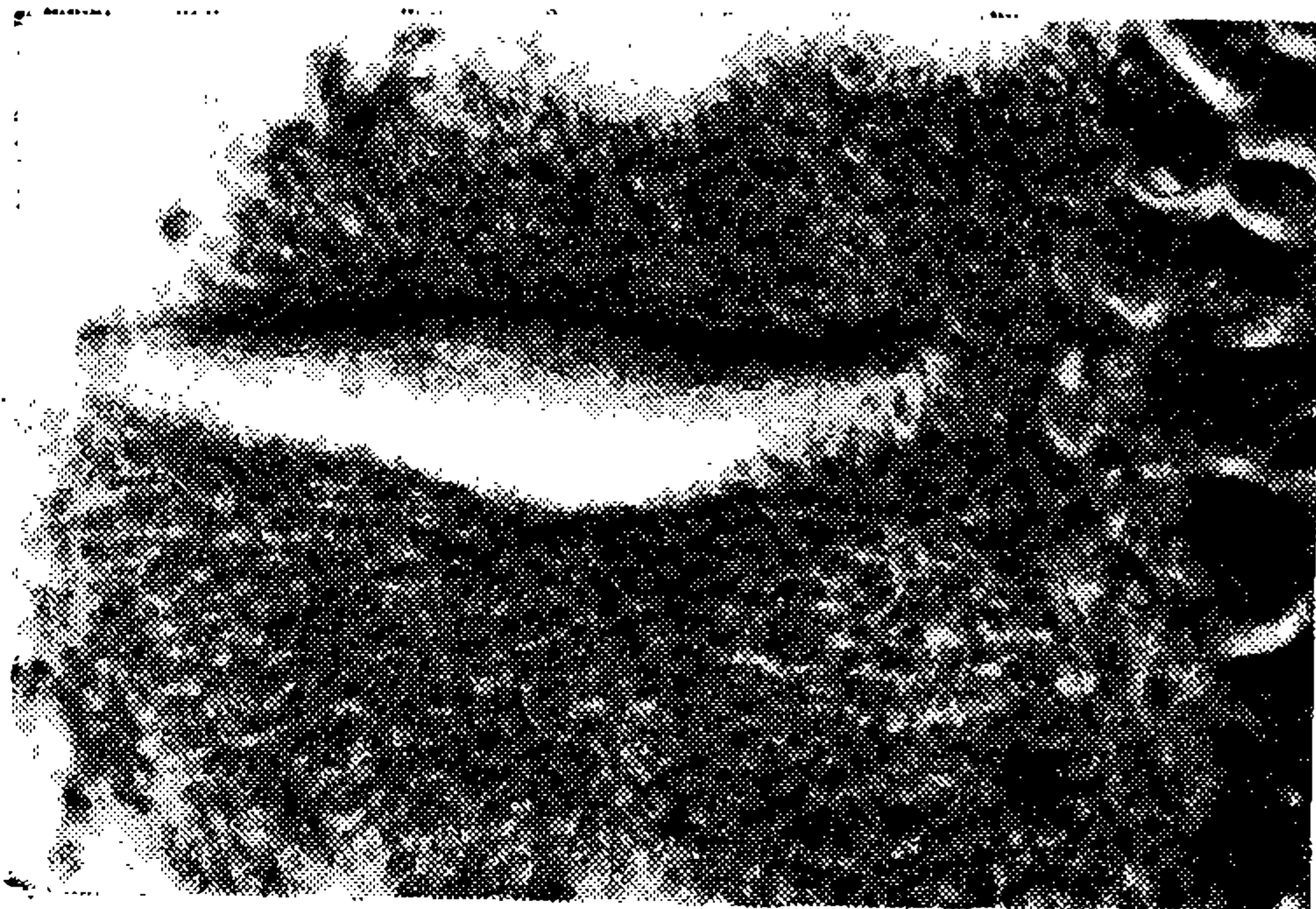


Foto 11



Foto 12

Barth: Ovário de *Triatoma infestans*

PRANCHA III

- Foto 13 — Entrada de um cordão nutridor em um oócito novo.
- Foto 14 — Cortes transversais de três germários. À esquerda: na altura do estrato germinativo; à direita: na altura do grupo de células somáticas; em baixo: na altura do estroma nutridor.
- Foto 15 — Oócito novo entrando na fase de crescimento. À direita um cordão nutridor entrando em oócito mais crescido.
- Foto 16 — Cordão nutridor atravessando o estroma germinativo. À esquerda: grupo de oócitos primordiais.
- Foto 17 — Corte transversal do estrato germinativo com oócitos em várias fases de desenvolvimento.
- Foto 18 — Núcleos de oócitos primordiais.
- Foto 19 — Núcleo de oócito em fase diplotênica. Núcleo presente.
- Foto 20 — Núcleo de oócito em postsinapse. Desintegração do nucléolo.
- Foto 21 — Núcleo de oócito no início do crescimento. Núcleo em desintegração.
- Foto 22 — Núcleo de oócito em pleno crescimento. Os satélites nucleolares parcialmente em contato com a membrana nuclear.

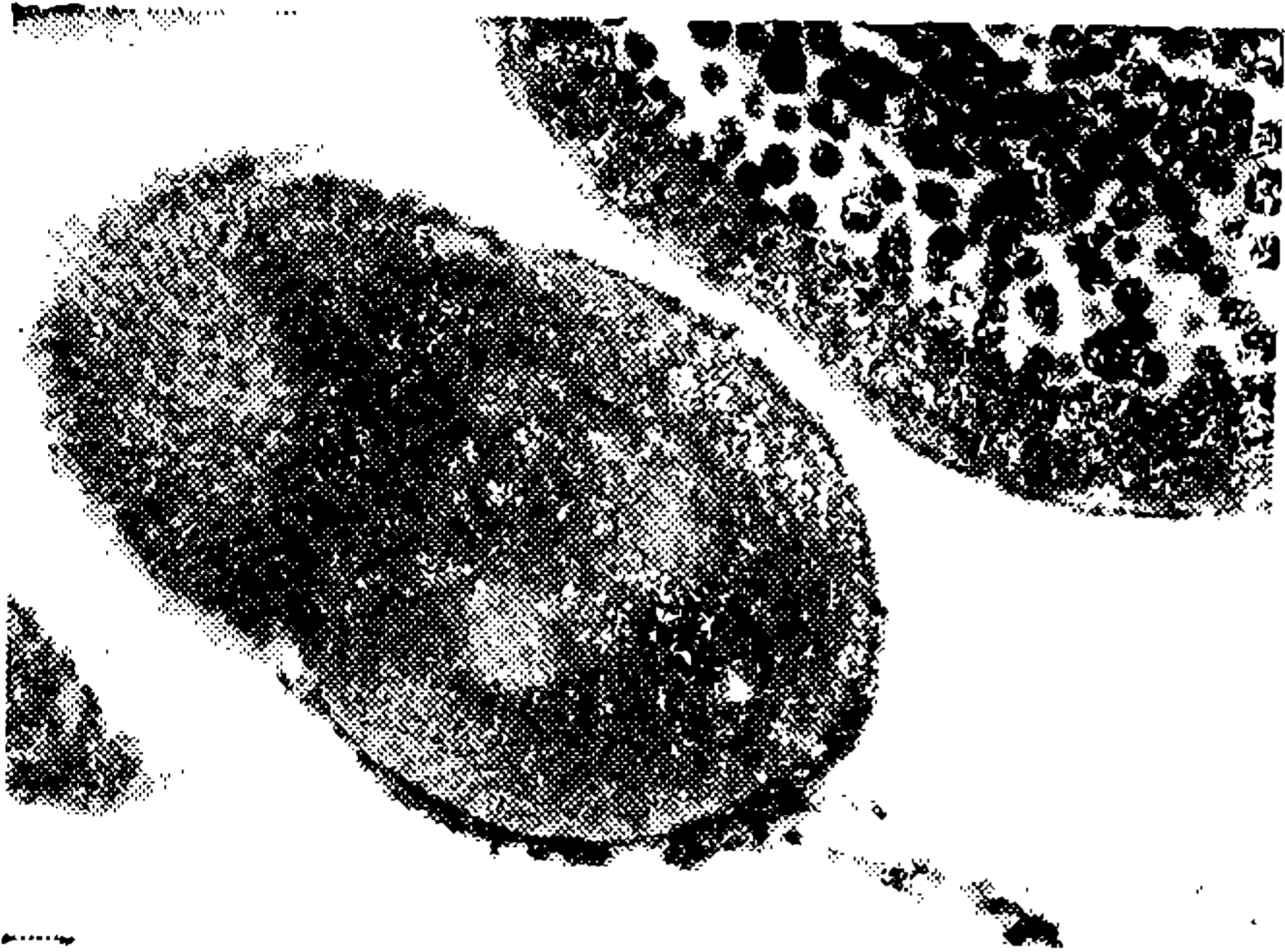


Foto 13

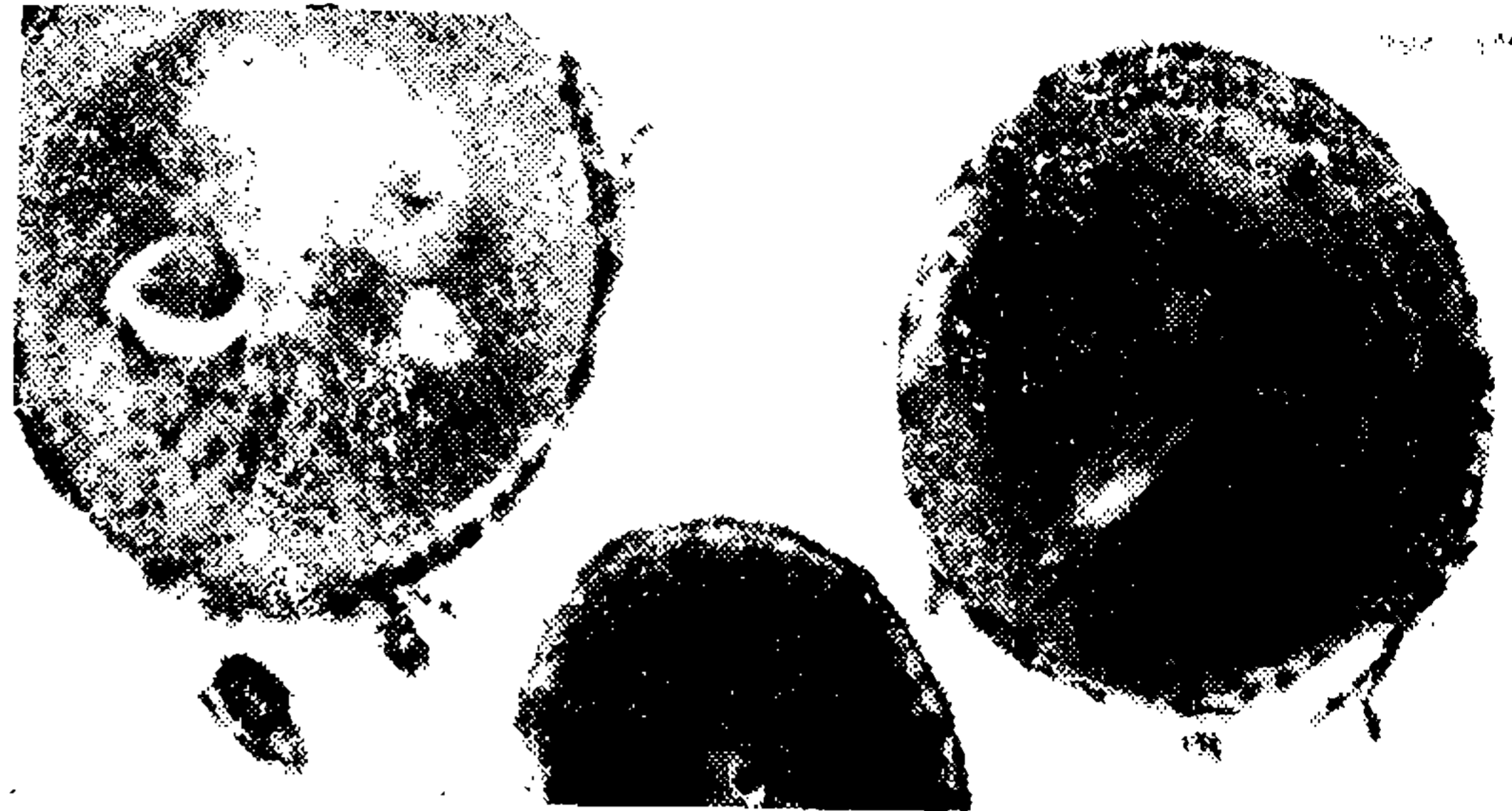


Foto 14

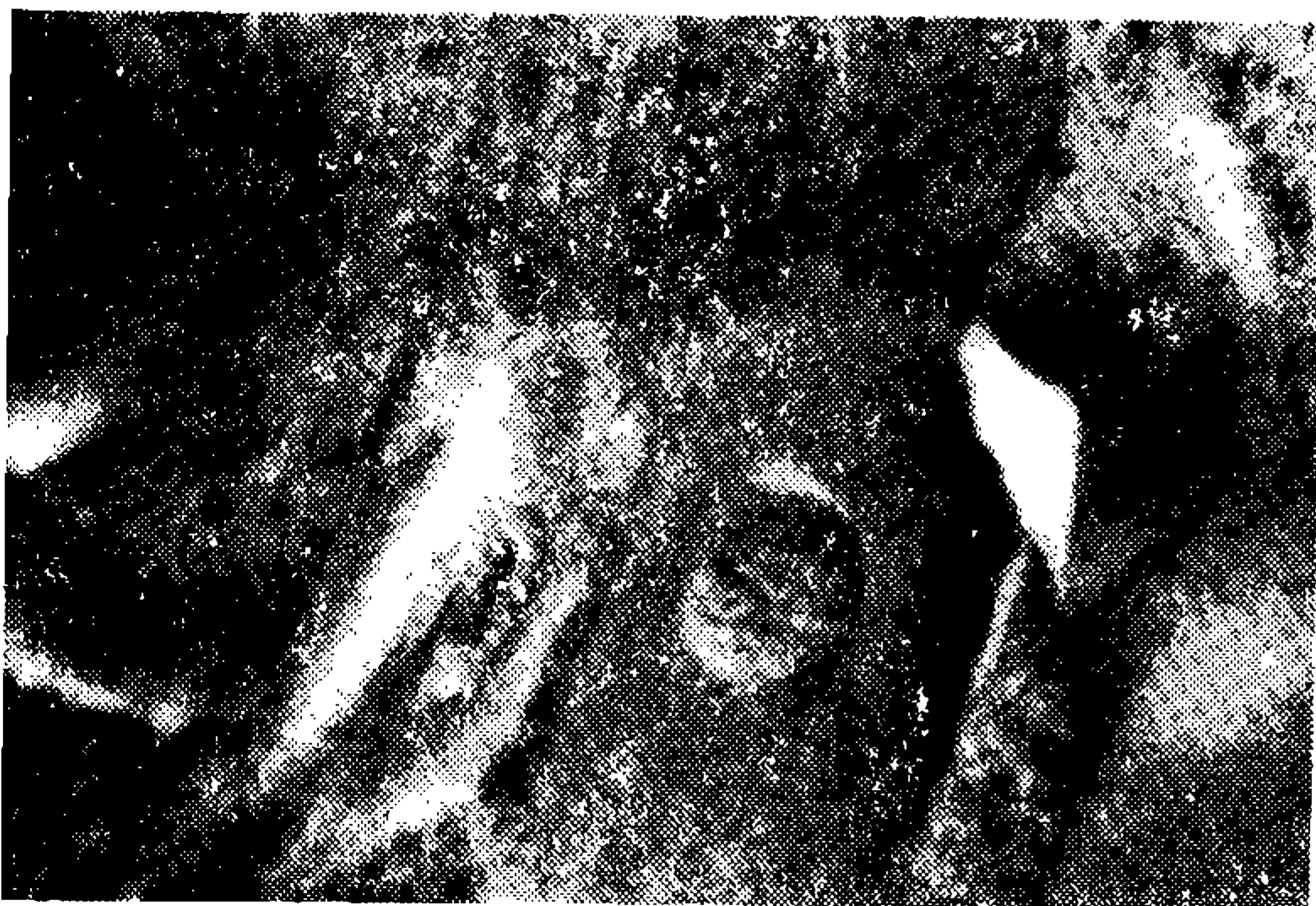


Foto 15

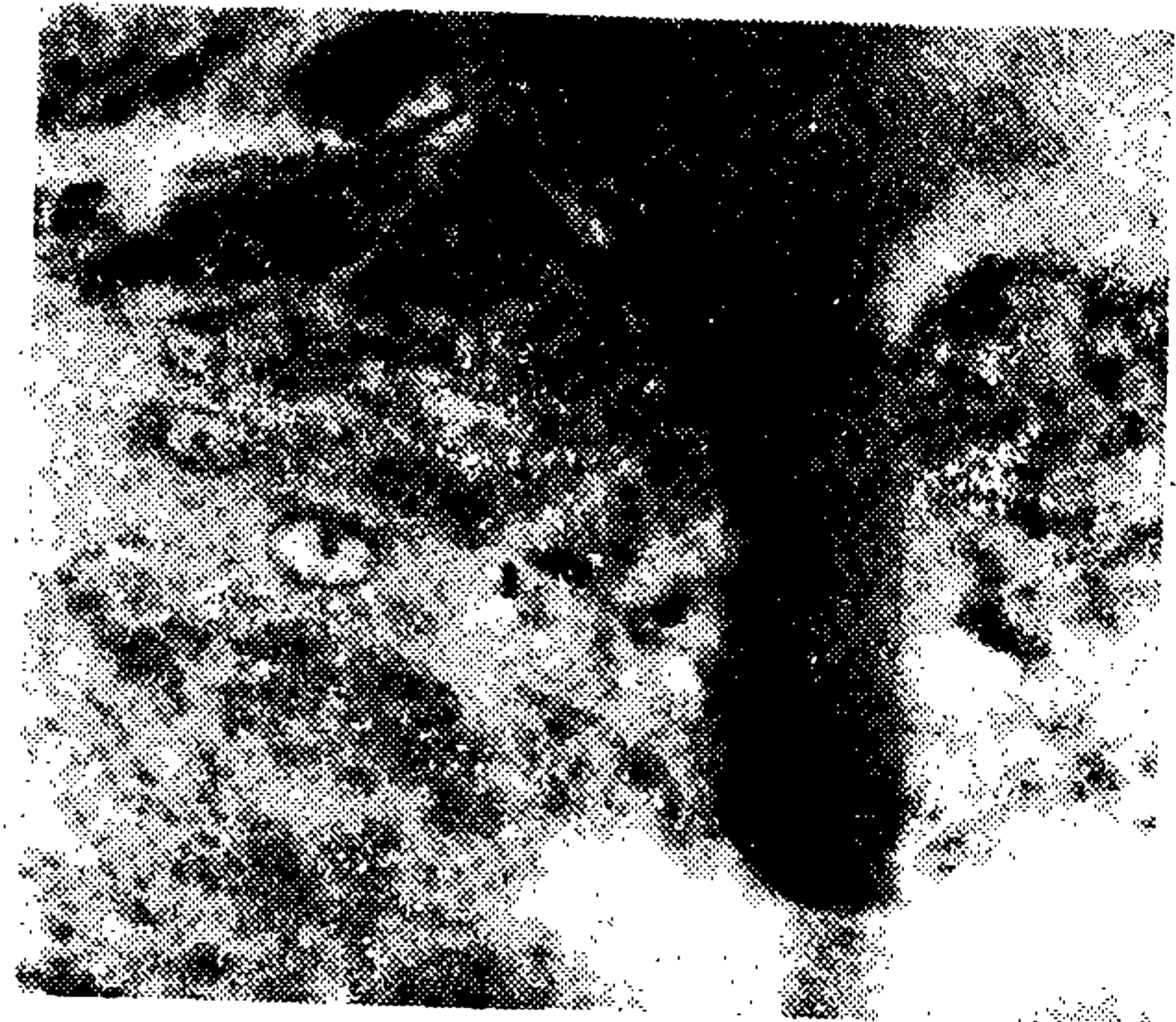


Foto 16



Foto 17



Foto 18



Foto 19



Foto 20

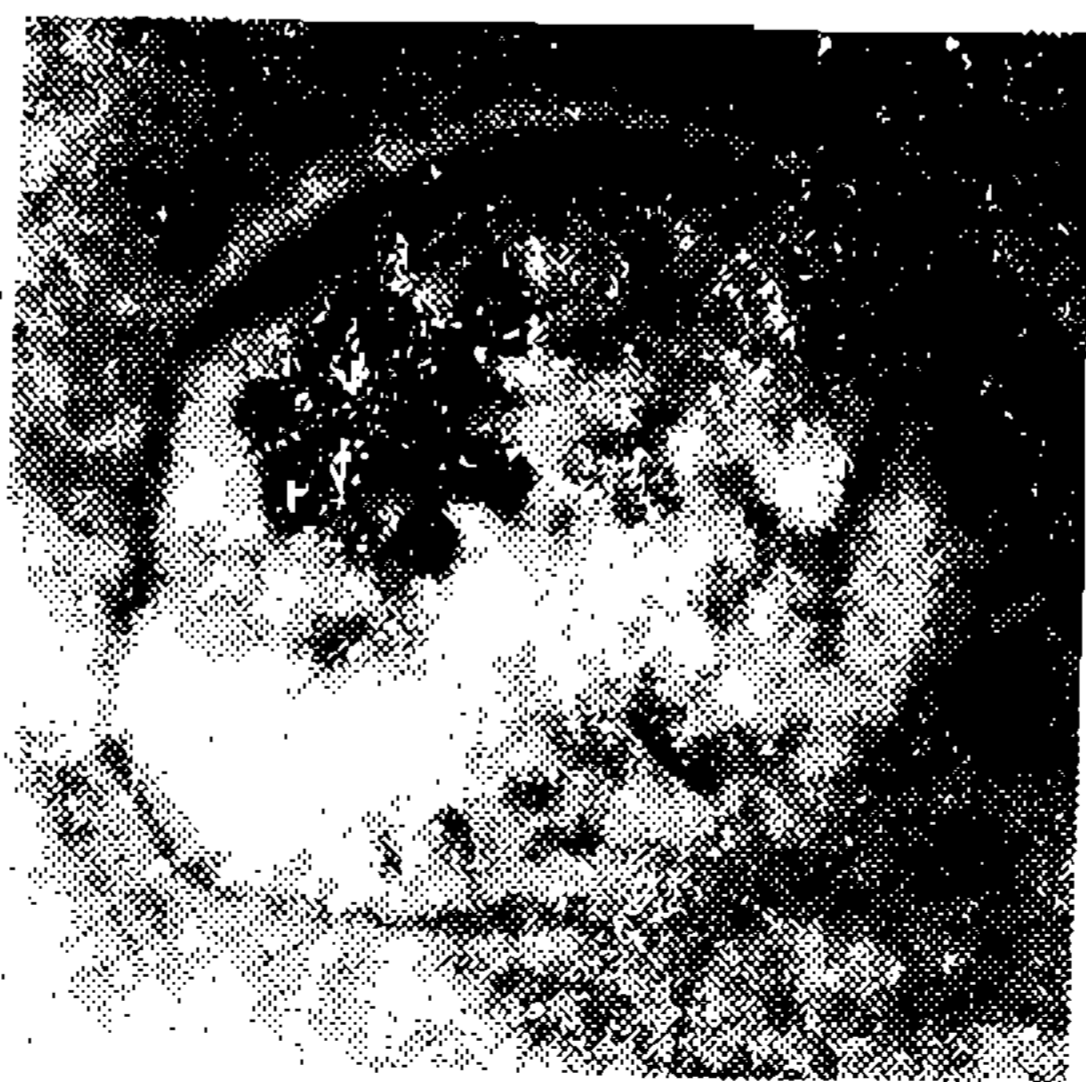


Foto 21

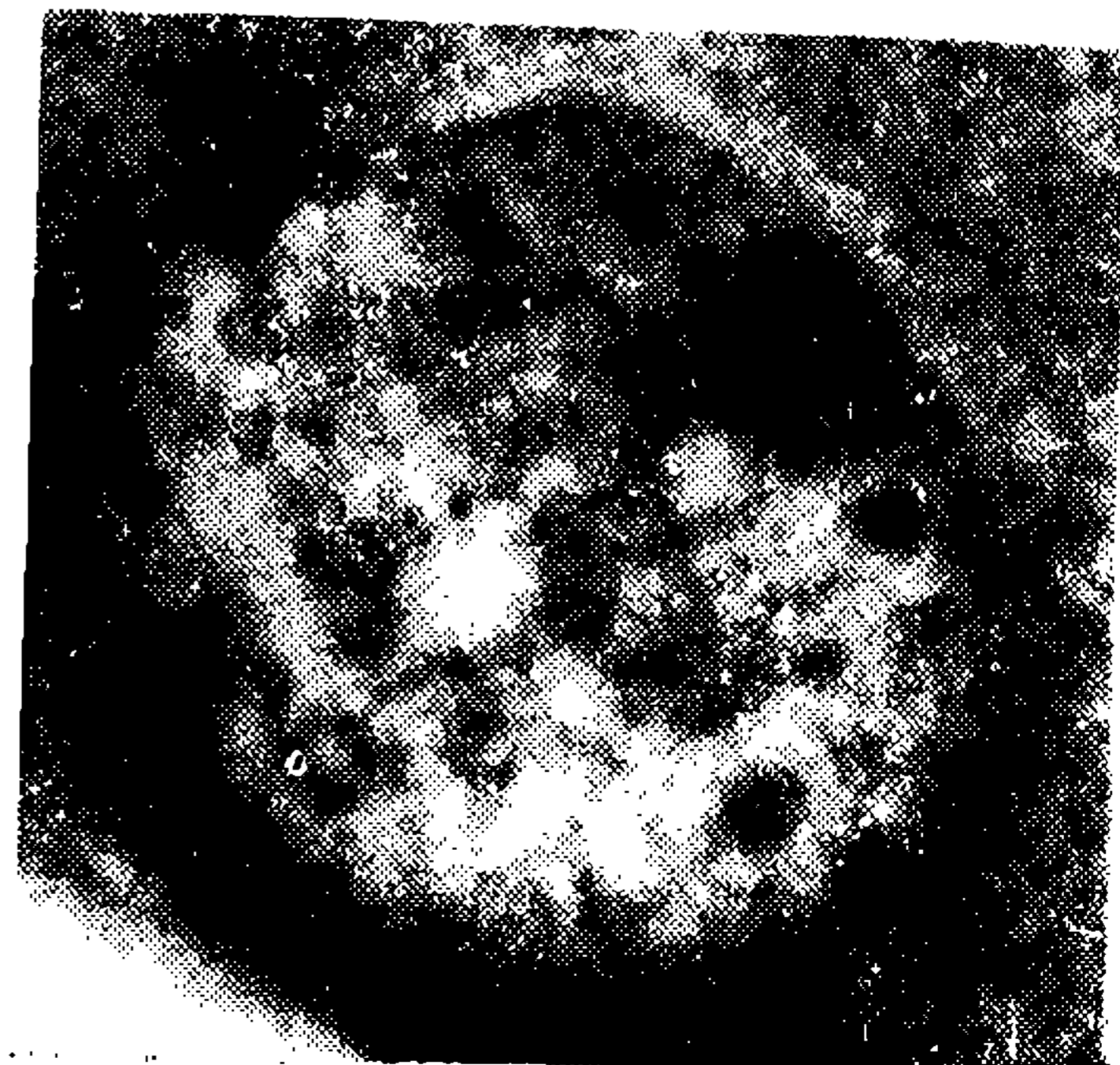


Foto 22

PRANCHA IV

Foto 23 — Oócitos com epitélio folicular na zona de crescimento. À direita: crescimento do ooplasma; à esquerda: Formação do vitelo.

Foto 24 — Crescimento do ooplasma.

Foto 25 — Ligação entre dois folículos por grupos de células foliculares.

Foto 26 — Formação do vitelo. Membrana vitelínica visível em virtude do deslocamento mecânico do epitélio folicular.

Foto 27 — Oócito no início da formação de vitelo.

Foto 28 — Formação de vitelo.

Foto 29 — Corpúsculos de glicogênio (pretos) entre as gotículas do vitelo.

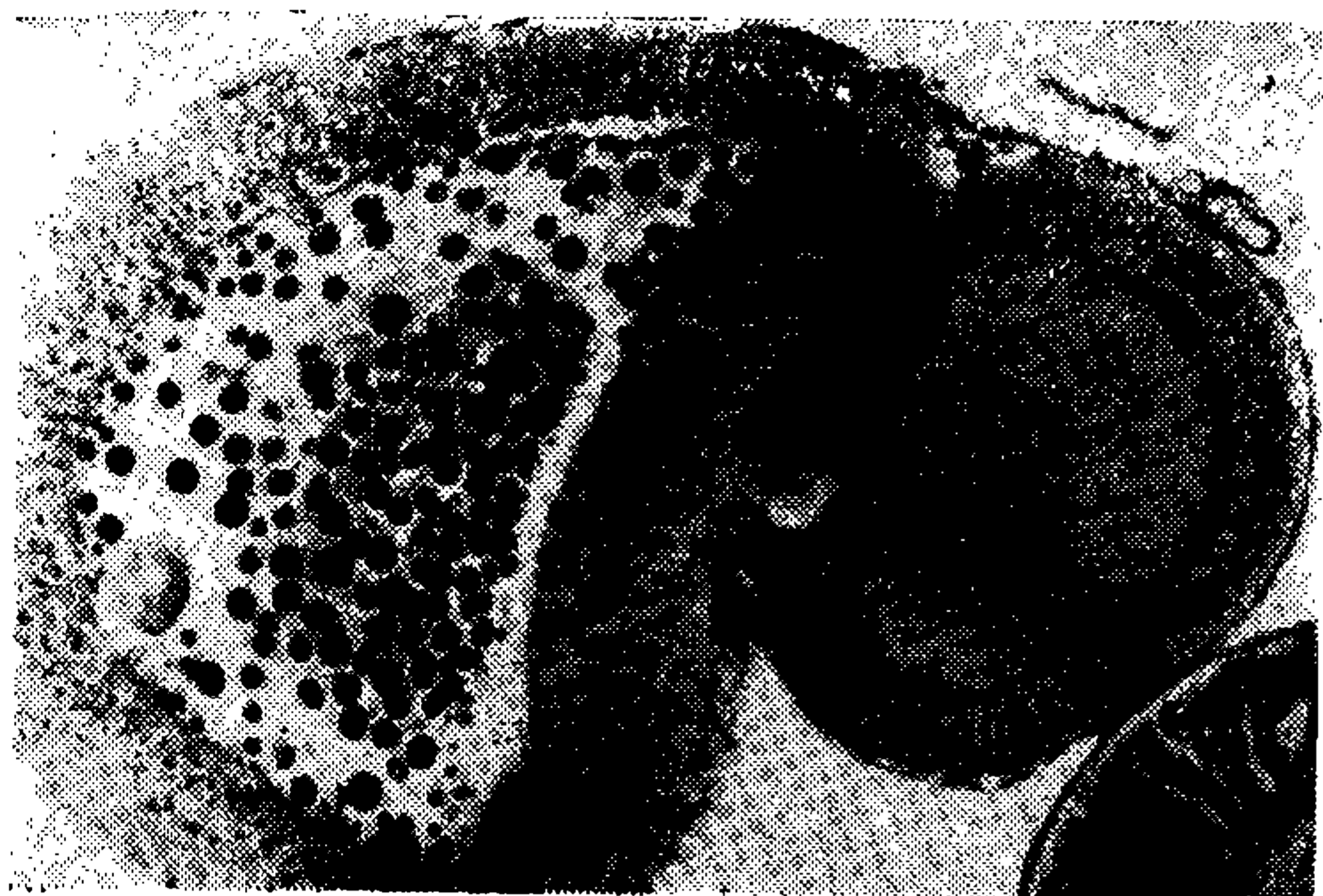


Foto 23



Foto 24



Foto 25

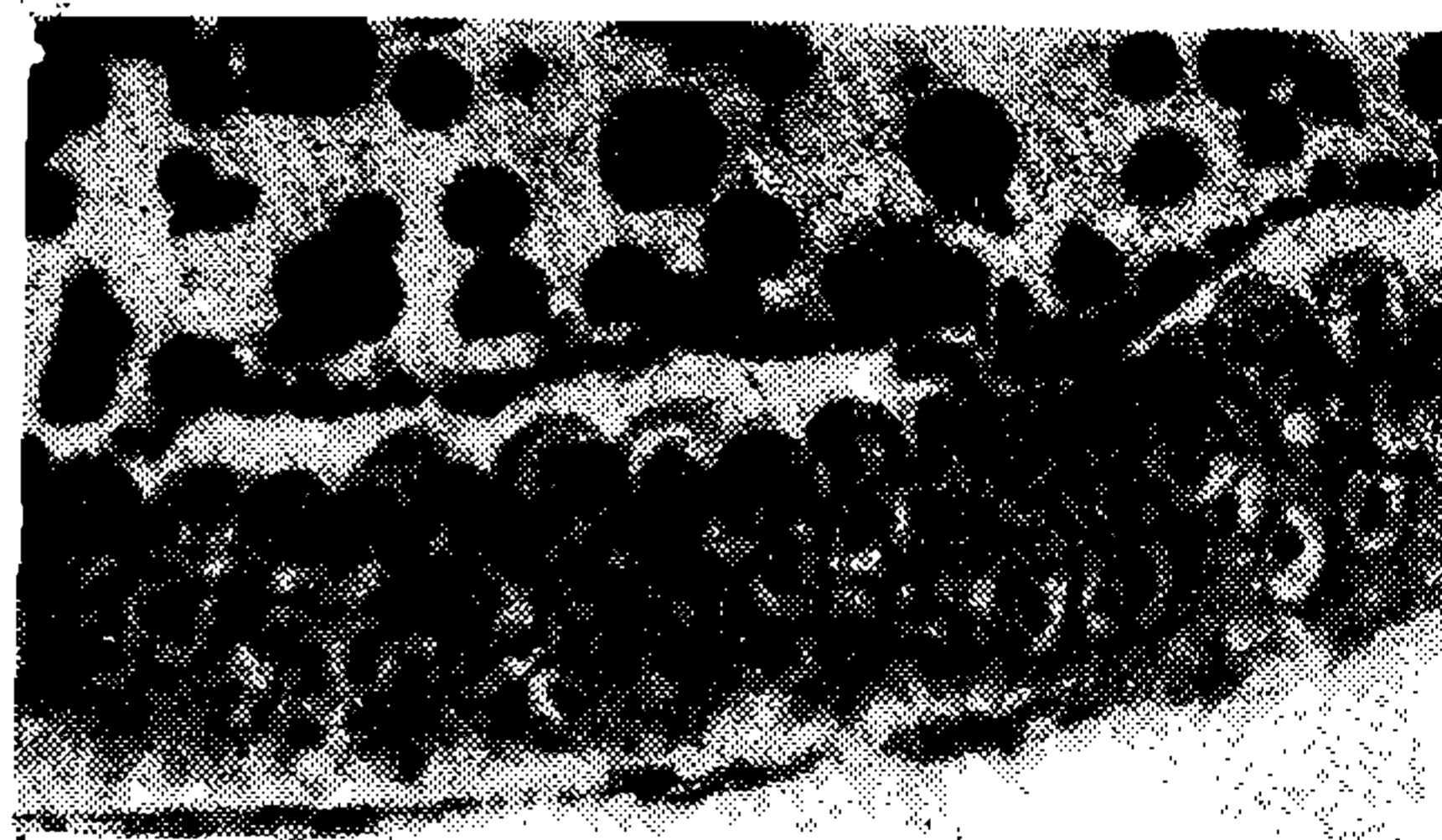


Foto 26



Foto 28

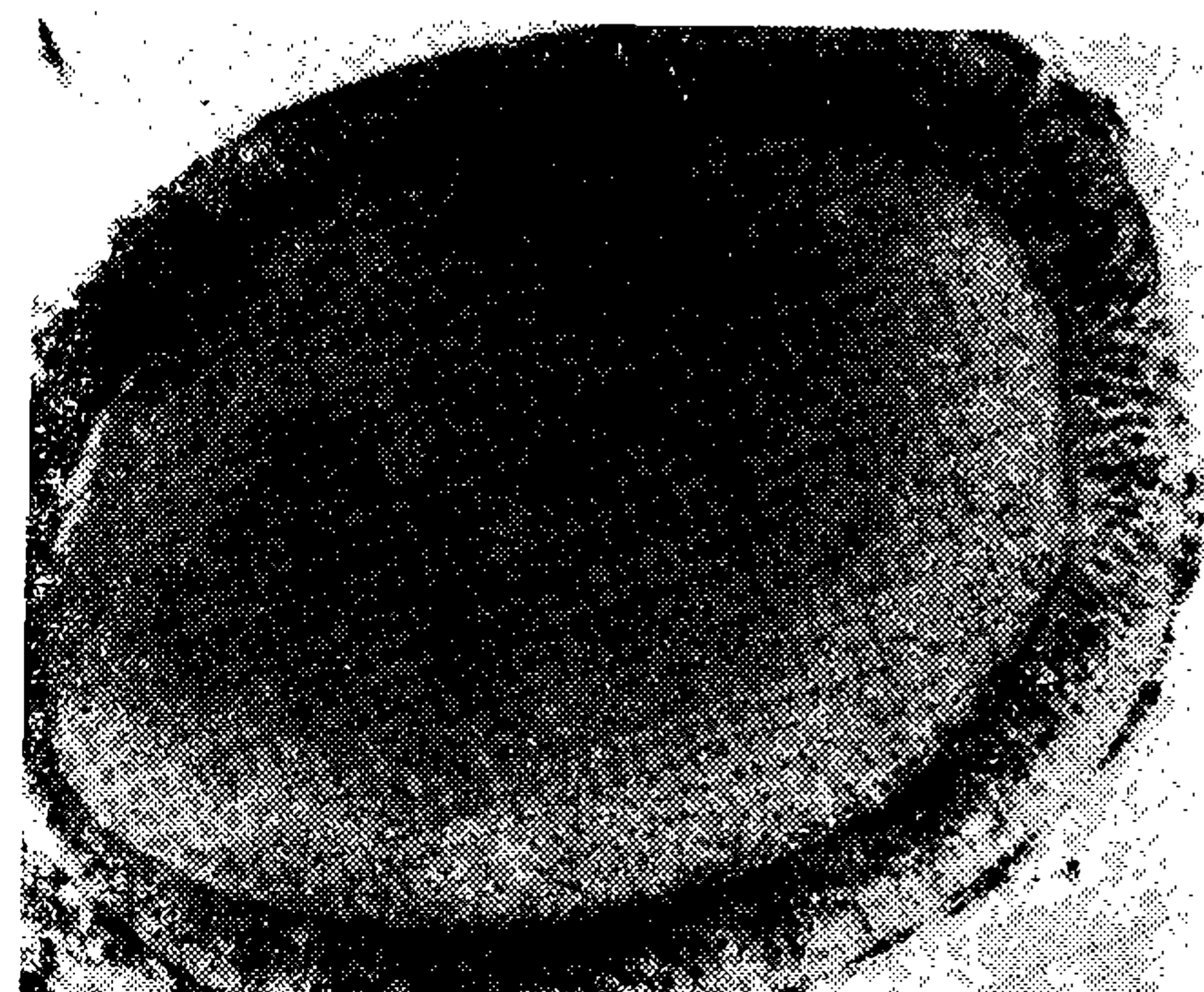


Foto 27

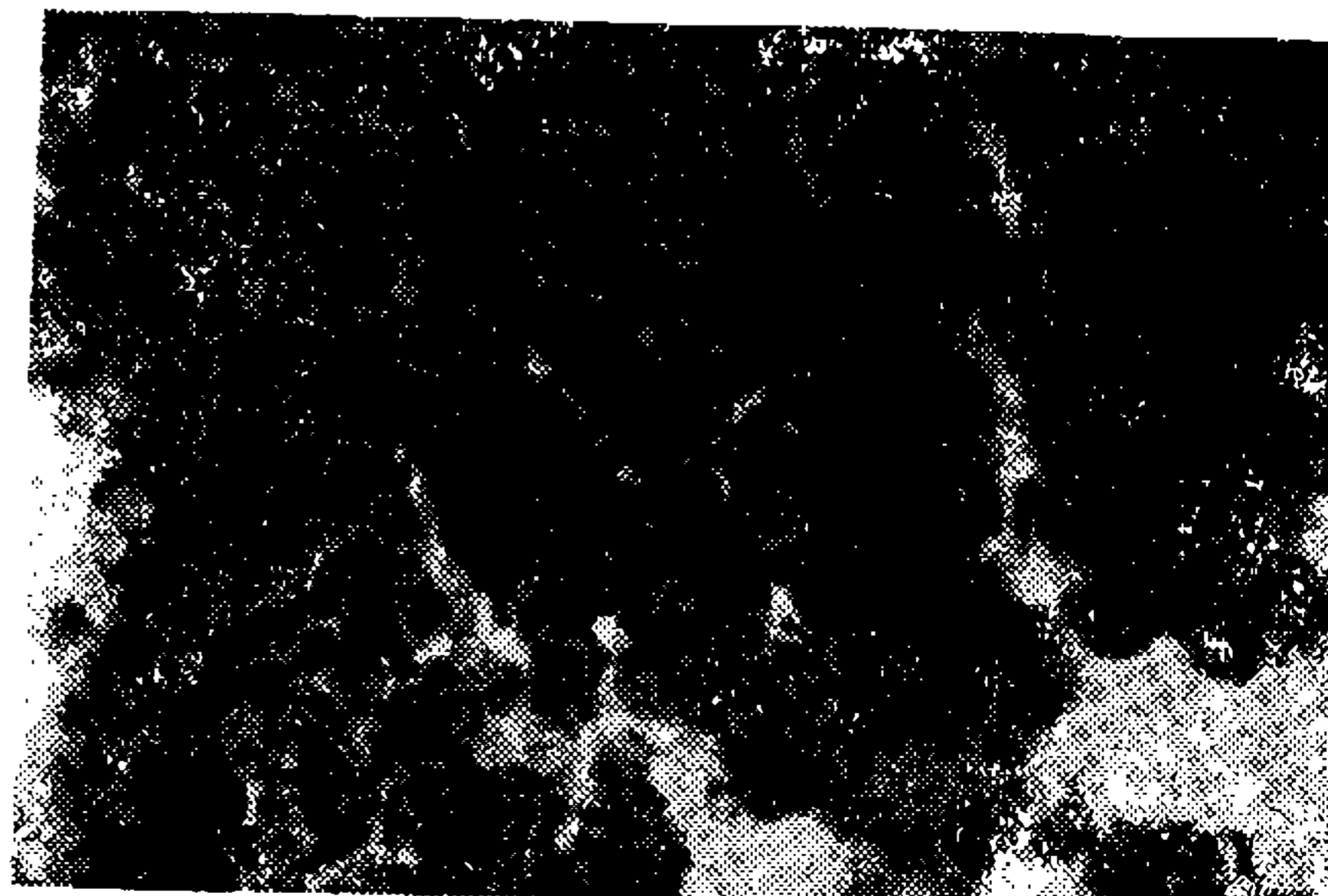


Foto 29

PRANCHA V

Foto 30 — Células binucleadas do folículo produzindo o vitelo.

Foto 31 — Parte posterior do ovariolo de um ovário novo. À esquerda: a glândula anular com os feixes rabdoriais.

Foto 32 — Massa de células foliculares em desintegração no pedúnculo ovariolar.

Foto 33 — Aspecto parcial da glândula anular.

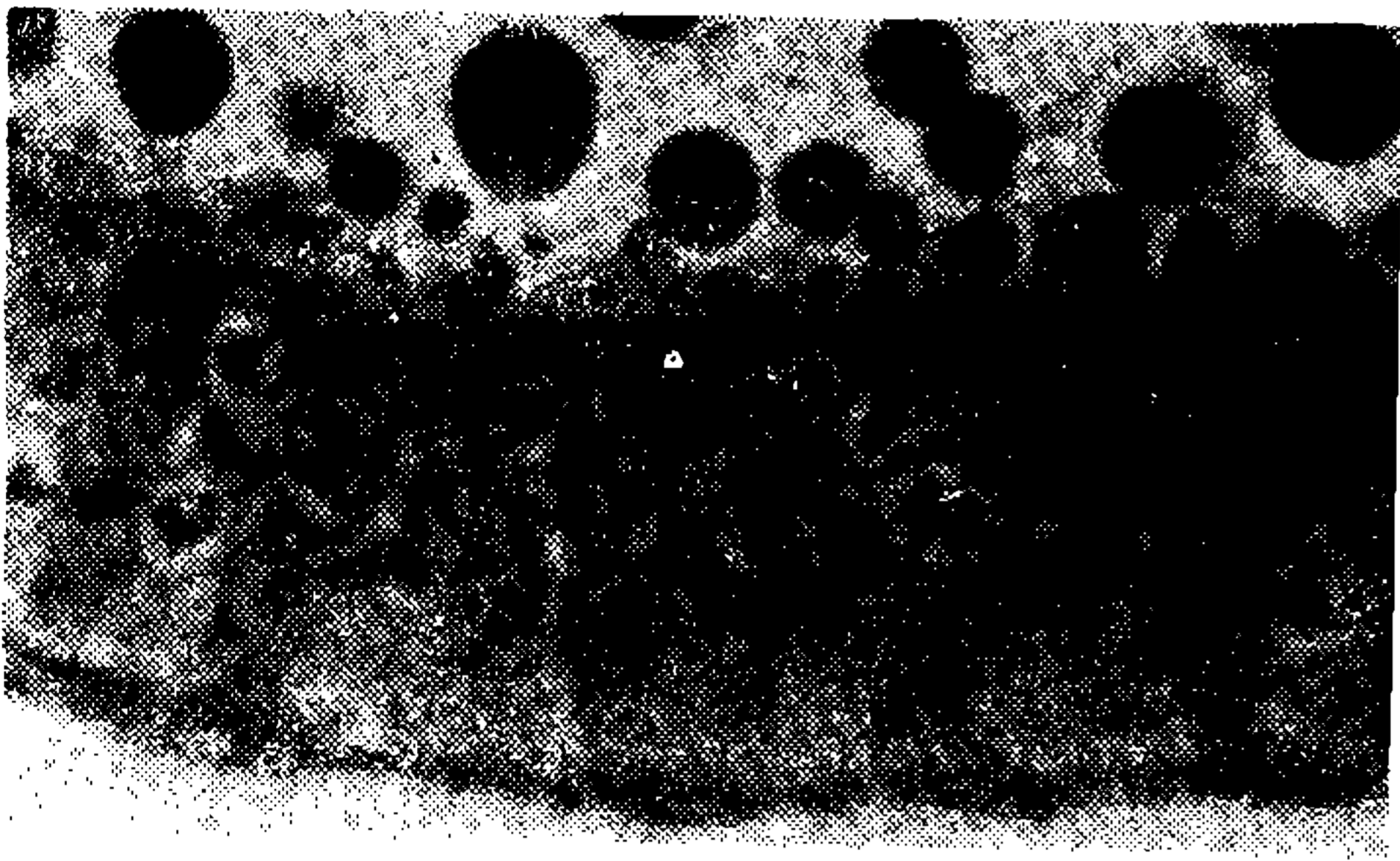


Foto 30



Foto 31

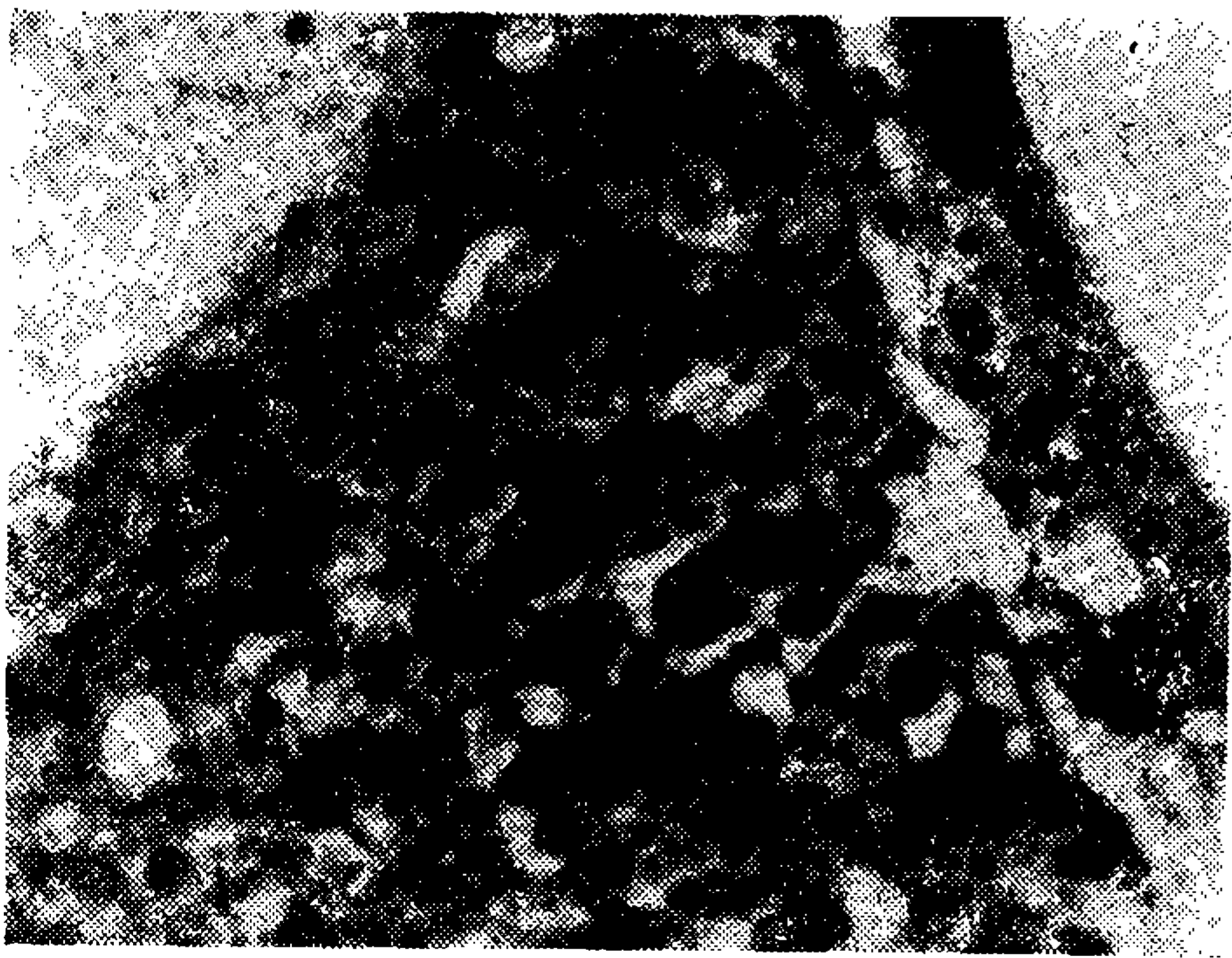


Foto 32

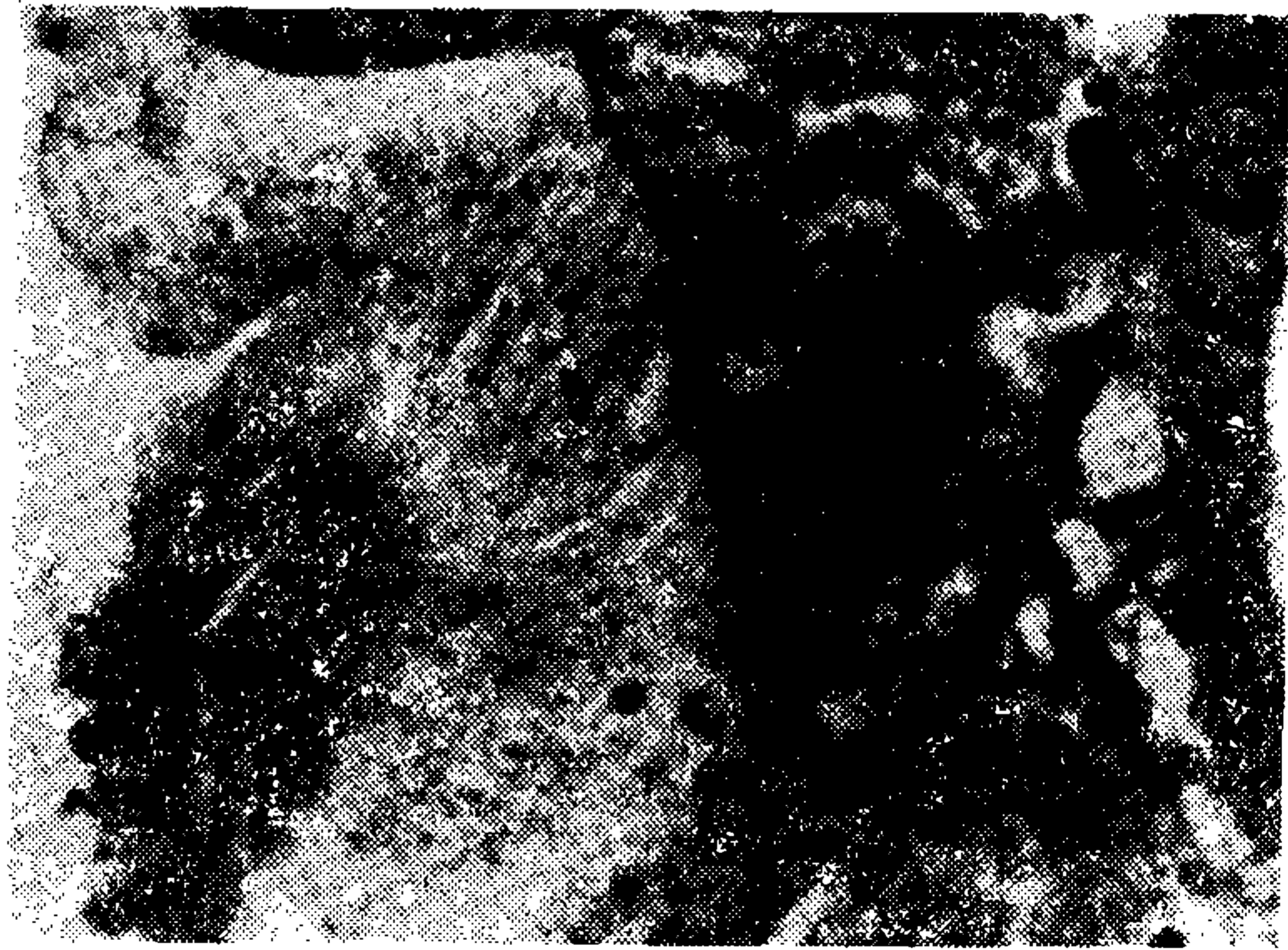


Foto 33

Barth: Ovário de *Triatoma infestans*