

ESTUDOS ANATÔMICOS E HISTOLÓGICOS SOBRE A SUBFAMÍLIA TRIATOMINAE (HETEROPTERA, REDUVIIDAE). CÉREBRO E SEUS NERVOS DE *TRIATOMA INFESTANS*¹

RUDOLF BARTH

Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro

SUMÁRIO: A fim de apresentar um conhecimento detalhado da estrutura e função dos diferentes sistemas nervosos dos *Triatominae*, começamos neste estudo com a descrição do sistema senso-motor. Como primeira parte escolhemos o cérebro e os nervos deste.

A forma externa do cérebro é predeterminada pela anatomia da cápsula craniana. O cérebro localiza-se na parte posterior da cabeça, embaixo e por trás dos dois ocelos. É caracterizado por um encurtamento em sentido longitudinal, de modo que as conectivas entre sincérebro e Gnatocérebro são extremamente curtas, porém largas, além disto, a terceira comissura é incluída na massa do segmento mandibular do Gnatocérebro.

As três massas ópticas são de formação típica, bem como a comissura óptica. O corpo central é grande e está em ligação direta com a maioria dos centros do Protocérebro e do Deutocérebro. O corpo pedunculado possui apenas um único glomérulo em forma de cogumelo pedunculado sem sinal de formação de um cálice como em formigas e outros insetos mais evoluídos. As extremidades do pedúnculo desfazem-se embaixo do Corpo central em um grande complexo de anexos claviformes como encontrado nos *Machilidae*.

O Deutocérebro é caracterizado por um grande centro antenal, composto de numerosos pequenos glomérulos em situação periférica.

O Tritocérebro é pequeno, mostrando na sua parte anterior duas conectivas frontais muito curtas, de modo que o gânglio frontal se situa perto do Tritocérebro.

A massa compacta do Gnatocérebro mostra sua composição por três pares de gânglios apenas em séries de cortes.

Além dos Lobos ópticos, saem do cérebro 8 pares de nervos e 3 nervos ímpares:

Do Protocérebro: Os nervos dos ocelos e o nervo do Corpus allatum;

Do Deutocérebro: Os nervos das antenas e os da faringe;

Do Tritocérebro: Os nervos labrais e, através do gânglio frontal, o nervo recorrente e o nervo dos músculos da faringe;

Do Gnatocérebro: Os nervos das mandíbulas, maxilas, do lábio e das glândulas salivares.

¹ Recebido para publicação em 26 de maio de 1975.

Trabalho do Departamento de Zoologia Médica, Instituto Oswaldo Cruz.

EM trabalhos anteriores desta série de publicações sobre Triatomíneos (desde 1962 nas "Memórias do Instituto Oswaldo Cruz") descrevemos histologicamente vários órgãos ou sistemas de órgãos de *Triatoma infestans*. No presente estudo tentaremos apresentar uma descrição do cérebro e dos nervos da cabeça. Consideramos o estudo dos sistemas nervosos central, periférico e estomatogástrico, como um assunto importante que merece toda a nossa atenção pois, o combate direto às espécies transmissoras da Doença de Chagas, baseia-se e basear-se-á no momento e, provavelmente no futuro, na aplicação de inseticidas de contato. Este fato, bem como considerações puramente científicas, condicionam a necessidade de conhecer profundamente a construção e função destes três sistemas nervosos. Precisamos de uma análise dos três sistemas, até agora ainda inexistente. A fim de preencher esta lacuna em nossos conhecimentos, começamos com este presente estudo uma série de observações com a finalidade de descrever todos os sistemas nervosos dos Triatomíneos.

Em comparação com as outras ordens de insetos, como Coleópteros, Hymenópteros e Lepidópteros, os Heterópteros foram apenas, raras vezes, objeto de observações histológicas a respeito do cérebro e seus nervos. O estudo da literatura sobre o cérebro de insetos mostra que, especialmente nas últimas décadas do século passado e no início do presente, foram estudados na maioria insetos holometabólicos, e de preferência insetos sociais (por exemplo Kenyon, 1896; Pietschker, 1911; Bretschneider, 1923; Holste, 1923 e muitos outros). Os insetos heterometabólicos e apterigotos foram menos objetos de investigações (por exemplo Boettger, 1910; Kuehnle, 1913 e Ealdus, 1924). A respeito dos Heterópteros, ALVERDES (1925), publicou um estudo histológico sobre as conseqüências no cérebro de *Notonecta glauca*

após extirpação parcial e total dos olhos, porém, sem dar pormenores sobre a composição do cérebro. No seu estudo comparativo sobre o sistema nervoso dos Invertebrados, HANSTROEM (1928) menciona também o cérebro dos Heterópteros e deixa bem claro que trabalhos detalhados sobre esta ordem ainda não foram apresentados. A fim de ampliar os nossos conhecimentos sobre este importante sistema de órgãos dos Triatomíneos, começamos a série com o centro nervoso principal e seus nervos de *Triatoma infestans*.

MATERIAL E MÉTODOS

Os espécimens de *Triatoma infestans* são procedentes de criações não infestadas que, há muitos anos, foram iniciadas por Julio Muniz, sendo mantidas e ampliadas até hoje. Para o estudo do cérebro e dos nervos da cabeça não aplicamos preparações manuais pois, além do tamanho reduzido da cabeça do animal, a maioria dos nervos são extremamente delicados impossibilitando seguir todos os seus percursos entre os outros tecidos da cápsula craniana. O presente estudo baseia-se exclusivamente em séries de cortes nos três sentidos: transversal, longitudinal frontal e longitudinal sagital. Experimentamos para fixação e coloração vários métodos que já há muitos anos foram aprovados para a coloração de nervos em animais superiores (métodos segundo Golgi, Cajal, Sánchez, Bielschowsky e outros). Notamos, porém, que estes métodos não podem ser aplicados em nossos objetivos, seja por causa da penetração vagarosa dos líquidos para o interior da cabeça, seja pela composição dos tecidos e da hemolinfa que provoca condições desfavoráveis para fixação e coloração. As mesmas dificuldades já encontraram Bretschneider (1913), Kuehnle (1913) e Holste (1923) no estudo dos cérebros de outras ordens de insetos.

Para as observações sobre forma e situação do cérebro e a trajetória dos nervos, não necessitamos colorações específi-

cas dos nervos. Para esta parte do estudo usamos os métodos convencionais da histologia; os melhores resultados obtivemos pela fixação, segundo Bouin-Duboscq-Brasil e pela coloração com Galocianina e Vermelho de Congo-Orange II. A Galocianina cora quase seletivamente a substância de Nissl nos grandes neurônios.

Para a localização e caracterização histológica dos centros cerebrais usamos, após várias experiências, a impregnação com prata, segundo Foley (segundo Romeis, 1948). Os aspectos obtidos, porém, não são suficientes para acompanhar as ligações nervosas entre os diferentes centros e os nervos.

Para seguir o percurso dos feixes de filamentos nervosos dentro do cérebro, aplicamos o método segundo von Alten (cit. segundo Holste, 1923): Fixação em formol a 10% (neutralizado sobre carbonato de cálcio), lavagem em sulfato de cobre a 5% em água (24 horas), inclusão em parafina; coloração no seguinte soluto: 1 ml ácido fosfomolibdico a 10%, 1 g hematoxilina, 8 g hidrato cloral em 100 ml de água. Este método foi também usado com bom resultado por Bretschneider (1924). As preparações obtidas por este método mostram, porém, vacuolizações, mais ou menos fortes, especialmente nas massas dos glomérulos, mas permitem acompanhar os feixes e filamentos nervosos. Temos que, porém, ressaltar que este método não é suficiente para conseguir aspectos de neurônios, neuritos e dentritos no sentido de Cajal, Kenyon ou Zawarzin.

RESULTADOS

Localização e forma do cérebro.

Localização e forma do cérebro podemos considerar como função direta entre a forma da cápsula craniana e a distribuição dos demais órgãos da cabeça; esta última determina também comprimento e percurso dos nervos na cabeça.

Em comparação com as demais famílias dos Heterópteros, a cabeça dos Reduviídeos é comprida e quase tubiforme a fim de abrigar o grande aparelho sugador na

sua parte anterior. A respeito deste fato, já foram comunicados detalhes em um estudo anterior (Barth, 1952). A faringe com seus grandes músculos dilatadores, orientados em forma de V, toma os primeiros três quartos da cabeça; o último grupo muscular localiza-se por trás da borda posterior dos olhos compostos, embaixo dos dois ocelos. Embaixo da faringe encontramos o complexo da bomba salivar e os músculos do lábio, enquanto que nos espaços laterais se localizam as bases dos estiletos e sua musculatura, bem como traquéias de grande diâmetro.

O cérebro encontra seu lugar imediatamente por trás da musculatura dilatadora da faringe (fig. 1); o último par dos músculos passa por trás do gânglio frontal, isto é, entre a raiz dos conectivos frontais, muito curtos, e as partes anteriores do Tritocérebro, estendendo-se até a Válvula pharyngealis. Este espaço, ocupado pelo cérebro, localiza-se no estrangulamento em forma de pescoço da parte posterior da cápsula craniana. Esta localização, extremamente retraída, condiciona parcialmente nervos cefálicos muito compridos (Nervus antenalis, labialis, labralis, muscoli pharyngealis), bem como a forma compacta do cérebro e a ligação curta, mas larga entre o sincérebro e o gnatocérebro. Por esta razão, a passagem do ducto intestinal (de posição ventral na frente do cérebro para a dorsal por trás deste) através do sistema nervoso central é muito estreita, isto quer dizer que, entre a parede do esôfago e a massa nervosa resta, na parte dorsal da passagem, apenas pouco espaço livre para traquéias, Nervus recurrens e hemolinfa.

Em conseqüência deste espaço restrito, disponível para o cérebro, o Gnatocérebro foi trasladado para perto do Sincérebro e, em comparação com insetos com cabeça larga, para cima, de modo que o esôfago foi deslocado para cima e, assim inclinado para baixo, atravessa o sistema nervoso, para imediatamente em frente do cérebro passar na faringe, localizada no fundo da gula.

Entendemos sobre o termo "cérebro" o conjunto dos "gânglios supra-esofágica e

subesofagial", condensações de 6 pares de gânglios cefálicos, dos quais três compõem o cérebro anterior e três o posterior. O primeiro, também chamado Sincérebro, é composto pelos seguintes pares de gânglios:

- 1 — Ganglion protocerebrale ou Protocérebro
- 2 — Ganglion deutocerebrale ou Deutocérebro
- 3 — Ganglion tritocerebrale ou Tritocérebro

O segundo, com o nome de Gnatocérebro, representa a fusão dos seguintes gânglios:

- 4 — Ganglion mandibulare
- 5 — Ganglion maxilare
- 6 — Ganglion labiale

Visto do lado de fora, a composição das duas partes principais do cérebro é quase invisível. No Sincérebro, apenas o Deutocérebro é ligeiramente separado do Protocérebro por um abaixamento muito leve, sendo um pouco projetado para frente em virtude do acentuado desenvolvimento do centro nervoso antenal. O Tritocérebro localiza-se escondido nas largas conectivas esofagianas entre Sincérebro e Gnatocérebro; apenas suas partes anteriores, que se continuam nas conectivas frontais, aparecem como projeções ligeiras por trás do gânglio frontal. Os 3 pares de gânglios do cérebro posterior são fundidos em uma única massa, mais ou menos elipsóide, ligada largamente, através das citadas conectivas esofagianas, ao Sincérebro.

O cérebro encontra-se numa localização muito favorável do ponto de vista fisiológico-alimentar, pois imediatamente por trás do Protocérebro desemboca largamente a aorta, em cima do esôfago, de modo que a hemolinfa, rica em substâncias nutritoras, proveniente do abdôme e passando para a parte anterior da cabeça, banha permanentemente o cérebro inteiro, espe-

cialmente o Protocérebro. Além disto, o cérebro, pronunciadamente Protocérebro e Deutocérebro, são atingidos por numerosas ramificações dos ramos das duas principais traquéias cefálicas. Alguns lobos do corpo gorduroso (adiposo) penetram na parte posterior da cabeça e envolvem, especialmente na parte posterior, mas também nos lados e, parcialmente, em frente, o cérebro anterior, enquanto que na vizinhança do cérebro posterior se encontram apenas poucas partes do corpo gorduroso e somente algumas ramificações traqueais. Estes fatos mostram que, como já mencionados por autores anteriores, o Sincérebro se apresenta como o centro mais importante e, por isto, é exposto às condições mais favoráveis a respeito da sua alimentação.

Elementos estruturais do cérebro.

Analisando a construção mais detalhada do cérebro, diferenciamos entre elementos celulares, *sensu strictiori* e massas filamentosas, parcialmente formadas, por estes, porém em composição variada.

Entre os componentes celulares observamos duas formas principais: as células não nervosas e as nervosas.

A respeito das primeiras, encontramos nos Triatomíneos, bem como em todos os insetos estudados neste sentido até agora (Cajal, 1904, 1915; Sánchez, 1909), um tecido envolvente, o neurolema, de origem mesodérmica, que reveste todo sistema nervoso central, inclusive os nervos principais, em forma de uma membrana fina. Esta membrana celular externa encontramos circundando as partes do cérebro e os principais nervos, sendo facilmente reconhecida pela forma sempre elipsóide dos seus núcleos. Além destas formações membranosas mesodérmicas, oriundas da dissolução do celoma verdadeiro durante a evolução embrionária, servindo no adulto como tecido protetor contra certas reações da hemolinfa, o cérebro dos Triatomíneos possui formações celulares de neurógliã verdadeira de origem ectodérmica, situadas na periferia da massa cerebral, projetando ramificações sustentadoras para o interior do cérebro. Estas formações correspondem

evidentemente às células apendímicadas encontradas no cérebro e na medula dos vertebrados.

Além deste tecido sustentador periférico, ocorrem células da neurógia verdadeira também no interior do cérebro, especialmente entre os centros principais e entre a camada cerebral celular externa e o neuropilema, componentes do cérebro que são nitidamente separados por estas membranas um do outro.

Estas células compõem formações membranosas caracterizadas pelos núcleos ovóides e alongados, nunca esféricos, bem observáveis entre os glomérulos do Proto-cérebro e Deutocérebro, bem como no Gnatocérebro.

Entre os elementos celulares nervosos do cérebro, ou neurônios, podemos diferenciar duas formas principais: grandes células ricas em protoplasma com núcleos também volumosos, sempre esféricos, caracterizados por pouca cromatina, e células pequenas, com muito pouco protoplasma, com núcleos pequenos, ricos em cromatina, as chamadas células do tipo "globuli". Entre os dois tipos existem várias formas intermediárias.

Como é reconhecido nos insetos estudados neste sentido, todos os neurônios, também dos Triatomíneos, são unipolares. Em todas as nossas preparações não encontramos nenhuma exceção. Os neuritos das pequenas células do tipo "globuli" sempre são curtos e não saem do cérebro; eles estabelecem as ligações entre os diferentes centros. Os dendritos deste tipo celular também são muito curtos; suas ramificações formam a maior parte das massas filamentosas dos "glomeruli", e exclusivamente daquele centro ao qual o grupo dos globuli pertence.

Esta observação é documentada nitidamente pela foto 2: em cima à esquerda, localizam-se as células do tipo "globuli" com núcleos ricos em cromatina; devido à escassez de protoplasma, elas se colocam compactamente. No centro, a massa reniforme, é o corpo (calix) do Corpus pedunculatum, um centro importante de associações. Para baixo, do calix sai o pedúnculo (pedunculus) no qual entram os neuritos

das pequenas células do tipo "globuli", enquanto que os seus dendritos passam para a massa fibrilosa do calix. O pedúnculo penetra no neuropilema dos Lobos protocebrais. A penetração dos filamentos dos dendritos no calix, aparece nitidamente na foto 2 entre os grupos dos "globuli" (acima) e os da massa do calix. No lado esquerdo embaixo dos "globuli", na mesma foto, observamos células com núcleos grandes que pertencem à Pars intercerebralis.

Enquanto as células do tipo "globuli" possuem exclusivamente função associativa, encontramos no segundo tipo de neurônios, tais células com função associativa e outras motora. Citologicamente não existem características para diferenciar estes dois tipos; para chegar a uma decisão, precisa-se acompanhar um nervo para um receptor ou um efetor. Por exemplo, o Nervo antenal de *Triatoma infestans* possui apenas uma raiz, porém a sua função é a inervação dos receptores da antena e de seus músculos. Sendo assim, devem existir no seu centro de origem células associativas e motoras.

Os neuritos dos grandes neurônios não são sempre limitados aos próprios gânglios. São compridos e representam os filamentos ligadores entre centros de maior distância ou partes diferentes do cérebro; formam também as ligações entre Sincérebro, Gnatocérebro e a massa ganglionar torácica, isto quer dizer que eles são as ligações filamentosas nas conectivas e comissuras. Os dendritos destes grandes neurônios penetram nos centros próprios ou vizinhos onde condicionam as sinopses com as ramificações dendríticas de neurônios de outras regiões.

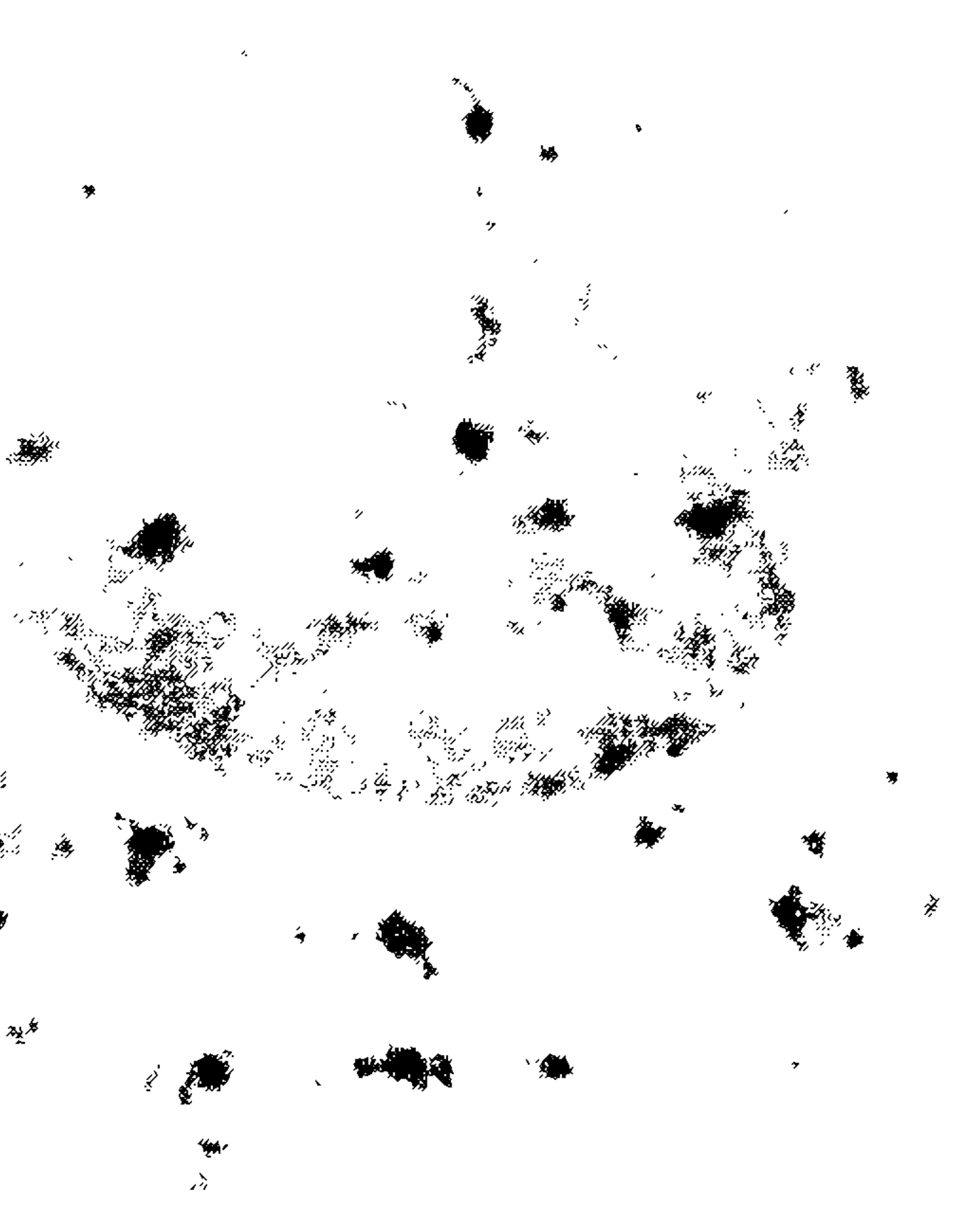
Enquanto as células do tipo "globuli" possuem apenas um manto protoplasmático muito fino, os grandes neurônios mostram sua massa protoplasmática muito mais volumosa e um pescoço celular muito mais acentuado. No protoplasma da célula e de seu pescoço, observa-se regularmente inclusões conhecidas como corpúsculos de Nissl (substância tigróide), considerados como substância de reserva.

Os elementos celulares nervosos de todas as partes cerebrais, sempre se juntam em grupos e localizam-se na periferia onde

(Legendas)

- Foto 1** — Corte longitudinal-frontal do Protocérebro. No centro o Corpo central. No neuropilema dos Lobos protocerebrais os dois Pedúnculos recorrentes em corte transversal. Orientados para os olhos compostos os Lobos ópticos.
- Foto 2** — Corte da cabeça e do início do pedúnculo do Corpo pedunculado.
- Foto 3** — Parte da cabeça do Corpo pedunculado com um grupo de neurônios do tipo Globuli. Embaixo à esquerda, neurônios da Pars intercerebralis. Embaixo à direita, quatro células gigantes.
- Foto 4** — Corte do Deutocérebro com grupo de neurônios, cujos neuritos penetram no centro da acumulação periférica de glomérulos.
- Foto 5** — Parte da foto 4 aumentada.

P 362



encontram o melhor abastecimento alimentar pela hemolinfa e traquéias, enquanto os glomérulos e as massas filamentosas sempre se colocam no interior e apenas, raras vezes, têm contato com a periferia do cérebro. Em casos isolados ocorrem neurônios também no interior das massas filamentosas e glomérulos.

Partindo das camadas celulares periféricas, os neuritos ou dendritos penetram, isolados ou juntos em feixes, nas próprias massas filamentosas ou glomérulos (foto 2) ou, no caso da massa filamentosa do centro possuir vários glomérulos, eles juntam-se, formando um feixe grande e denso, entrando na massa filamentosa do centro, distribuindo-se nos vários glomérulos (fotos 4 e 5), que temos de considerar como estações "relay" do próprio centro. Este fato aparece nitidamente na foto 5 onde, no lado esquerdo, saindo do grupo de células grandes periféricas do centro antenal do deutocérebro, um feixe de filamentos volumosos penetra, como através de uma brecha, na massa filamentosa, para em seguida distribuir-se, em menores feixes, para os aproximadamente 25 glomérulos periféricos deste centro.

Observamos entre as massas filamentosas várias formas de neuropilema, isto não só em *Triatoma infestans* como também em todos os outros artrópodes e quase todas as classes de invertebrados com sistema nervoso central (Hanstroem, 1928). Diferenciamos em *Triatoma infestans* três formas principais do neuropilema:

1 — O neuropilema de estrutura comum, representado em forma de massa filamentosa, mais ou menos densa, na qual os neuritos e dendritos, em pequenos feixes ou também isolados, formam um emaranhado irregular, correndo em todos os sentidos.

2 — O neuropilema dos glomérulos. Este representa o principal lugar central das sinopses entre as terminações dos neuritos e dendritos de diferentes centros. Sua estrutura é muito densa e compacta. Os neuritos, partindo dos glomérulos formam:

3 — O neuropilema de estrutura fibrosa, passando a constituir comissuras, conectivas e os nervos propriamente ditos.

Estas três formas aparecem nitidamente na foto 2. Observa-se embaixo, à esquerda e à direita, a primeira forma (partes do Lobo protocerebral), em cima, central, o Corpus pedunculatum com a segunda e, entre as duas porções do Lobo protocerebral, a terceira representada pelo pedúnculo.

A análise histocitológica destes elementos estruturais do cérebro de *Triatoma infestans* não oferece dificuldades especiais para a interpretação. No presente trabalho não foram incluídos o sistema neurosecretor e o sistema estomatogástrico, ficando estes para um estudo futuro.

Pela apresentação destes elementos estruturais, conseguimos provar que a composição do sistema nervoso central do nosso material de estudo, em todas as partes histocitológicas, é idêntica a dos vertebrados, um fato que já Hanstroem (1928) menciona, referindo-se a todos os invertebrados. Esta observação foi também uma base sólida para especulações filogenéticas sobre a evolução do sistema nervoso central de animais superiores. A fim de completar esta comparação, examinamos material fixado com ácido ósmico e corado, após tratamento, com água oxigenada e hematoxilina férrica. Encontramos nos neurônios, além dos corpúsculos de Nissl, também um aparelho de Golgi bem desenvolvido, mitocôndrios em quantidade e formas variadas, especialmente na Pars intercerebralis, ampliando assim a coincidência com as células nervosas dos vertebrados.

Sincérebro

O Sincérebro mostra uma composição heterogênea. Compõe-se de dois pares de gânglios, originalmente pré-orais, do Protocérebro e do Deutocérebro, e ainda de um terceiro par, do Tritocérebro de situação originalmente pós-oral, que secundariamente se juntou aos gânglios pré-orais. Hoje, os dois gânglios do Tritocérebro situam-se látero-dorsal do esôfago, enquanto a comissura entre os dois, permanece ainda no lado ventral do ducto intestinal, que atravessa por cima desta, o sistema nervoso central. Este fato, filogeneticamente muito in-

interessante, aparece nos Triatomíneos nitidamente, pois as conectivas esofagianas são extremamente curtas e a terceira comissura, a do tritocérebro, encosta-se intimamente ao lado inferior do esôfago durante a passagem deste pelo sistema nervoso central (foto 6), sendo porém ainda incluída na massa cerebral, não aparecendo isolada como em outros grupos de Artrópodes. Esta concentração do sistema nervoso cefálico é, sem dúvida, o sinal de um desenvolvimento filogenético elevado, e coincide com a alta evolução, comumente adotada, dos Hemipteróides na série dos insetos heterometabólicos.

1 — Protocérebro.

a) Corpo central.

Na descrição da estrutura mais fina do Protocérebro, começamos com o Corpo central ímpar. Como indica o seu nome, situa-se bem no centro da massa do Protocérebro (fotos 1 e 6), sendo limitado lateralmente pelos Lobos protocerebrais, embaixo pelas fusões destes. É separado da Pars intercerebralis superior-frontal pela comissura óptica e superior-posterior pela Ponte protocerebral. Sua largura maior acusa aproximadamente 220μ , seu comprimento 75μ e sua altura máxima 95μ (em material fixado).

Entendemos sobre o termo de centro funcional do cérebro de um inseto, em geral um grupo, maior ou menor, ou também vários grupos de neurônios, os componentes celulares do centro associativo ou motor e os respectivos glomérulos, isto é, condensações filamentosas, formadas pelos neuritos e dendritos dos próprios neurônios ou de outros centros. Este fato observamos em todos centros cerebrais com exceção do corpo central. Não possui neurônios próprios e compõe-se de apenas duas calotas de massa filamentosa do tipo dos glomérulos. A maior destas é a superior que, na sua cavidade, dirigida para o lado ventral, abriga parcialmente a menor (foto 7). Entre as duas, encontra-se uma estreita zona de separação de apenas alguns micra de largura, sendo esta atravessada por fibras

muito finas e algumas mais grossas que, de maneira quiasmática, ligam as duas calotas.

A composição das duas calotas do Corpo central é idêntica. Compõem-se de uma compacta massa de fibras muito finas e alguns filamentos mais grossos que, se impregnam fortemente por prata, formando um emaranhado irregular e confuso, de modo que, em nossas preparações, não conseguimos acompanhá-los. A mesma dificuldade em seguir as fibras nervosas no interior do Corpo central é comunicada por todos os autores que estudaram este material em Artrópodes.

Como vários autores (entre outros Kuehnle, 1913), estudando os cérebros de outras ordens, comunicam, também, em *Triatoma infestans* que a massa das duas calotas do Corpo central é interrompida por zonas menos densas, orientadas em sentido dorso-ventral. A posição destas zonas foi a razão de se chamar o Corpo central de "corpo em forma de leque" (Dietl, 1876, cit. seg. Kuehnle, 1913). As interrupções da estrutura regular e compacta do Corpo central explicam-se pela entrada de feixes de fibrilas, oriundas de outros centros. Em alguns trabalhos (Dietl, 1876, cit. seg. Kuehnle 1913) supõe-se que o número destas zonas seja específico. Conseguimos observar também em nossa espécie, do lado posterior-dorsal, a entrada de feixes de fibras. Porém, em cada série de cortes, o número das entradas era diferente, fato que talvez possa ser explicado por pequenas variações na orientação dos cortes de modo que, a respeito da constância específica das zonas de interrupção, não temos base suficiente para nos pronunciarmos.

Todo o Corpo central é circundado por uma zona menos densa de neuropilema filamentoso, de 10 a 15μ de largura, onde os filamentos se orientam mais ou menos paralelos à sua superfície, emitindo dendritos ou colaterais para o interior do corpo. Estes filamentos ou feixes de fibras originam-se de vários outros centros. Apenas em alguns casos conseguimos determinar sua origem, pois todos atravessam o emaranhado irregular dos Lobos protocerebrais.

O Corpo central recebe: (1) nos dois

lados, cada vez, um feixe de Comissura óptica que liga os dois Lobos ópticos; (2) de cada Corpo pedunculado um feixe muito forte; (3) também o Funiculo olfatório, a ligação entre o deutocérebro e os Lobos protocerebrais, mandam, em cada lado, um feixe para o Corpo central; conseguimos acompanhar (4) outra ligação dos cones terminais do pedúnculo até o Corpo central. Com o Gnatocérebro o Corpo central tem contato através de compridos feixes de fibras que, passando pelas conectivas esofagianas, tritocérebro e deutocérebro, e ainda pelos Lobos protocerebrais, entram látero-ventral na calota inferior.

A zona filamentosa na periferia do Corpo central, possui numerosos núcleos pequenos e achatados, mostrando a característica das células da glia. Localizam-se entre os filamentos e a própria massa do Corpo central, aparentemente numa membrana da glia que, porém, apenas parcialmente aparece como membrana inteira pelo fato dela ser perfurada pelos feixes filamentosos, maiores ou menores, apresentando assim detalhes confusos.

Encontram-se dois pequenos glomérulos situados entre a parte anterior do Corpo central e as duas primeiras verdadeiras comissuras do protocérebro, sendo lateralmente limitados pelos anexos anteriores do complexo terminal do pedúnculo. São caracterizados pela presença de numerosos neuritos grossos, oriundos parcialmente do Funiculo olfatório, dos quais pelo menos alguns penetram no lado ventral do Corpo central. Cada um dos dois glomérulos tem apenas 50μ de largura e 45μ de comprimento; a altura é de 25μ (em material fixado com aproximadamente 20% de redução). VIALLANES (1887) considera estes glomérulos em *Acridiíneos* (les tuberceles du corps central) como partes do Corpo central. Em *Triatoma infestans* não podemos aceitar esta concepção pois, de um lado, eles são separados nitidamente do Corpo central pela zona periférica filamentosa e, de outro, pelos neurônios próprios que eles possuem e cuja falta é característica para o Corpo central.

O Corpo central recebe seu nome não somente por sua localização central no pro-

tocérebro, mas também pelas múltiplas ligações com a maioria dos outros centros cerebrais, apresentando-se como centro de combinações principais.

b) Corpo pedunculado.

Ao contrário do Corpo central, o Corpo pedunculado (Corpo cogumeliforme) possui um grupo volumoso de neurônios do tipo "globuli" (foto 2), caracterizando-se assim como um centro cerebral típico. A massa principal do corpo é a cabeça em forma de uma calota cogumeliforme de um material finamente filamentoso (neuropilema dos glomérulos), muito mais compacto que o do Corpo central. Como neste, neuritos mais grossos e isolados, porém em número reduzido, atravessam a cabeça deste centro. A cabeça do Corpo pedunculado situa-se na região posterior e látero-dorsal do cérebro, pouco atrás da saída dos dois nervos dos ocelos. Representa-se como uma calota, com sua convexidade virada para cima (forma de cogumelo) cujo diâmetro transversal é maior que o longitudinal (130μ : 210μ). Sua altura atinga 90μ . Enquanto os seus lados externos são intimamente limitados, sua cavidade, isto é, seu lado ventral, não mostra margens distintas, pois desta saem fibras em grande número que se unem em um feixe grosso formando o pedúnculo do Corpo cogumeliforme. Ao sair da cabeça do Corpo pedunculado, os filamentos nervosos formam um emaranhado não fechado, de modo que a limitação inferior da cabeça ainda aparece pela diferença da densidade do material.

O pedúnculo sai da cabeça cogumeliforme orientado para baixo e para a frente (foto 8) e dirigido para o plano mediano, de modo que os pedúnculos dos dois hemisférios convergem sem, porém, atingir na linha sagital onde chegam embaixo do Corpo central, sua maior aproximação depois de ter atravessado a massa dos Lobos protocerebrais. Apesar da cabeça não mostrar uma composição de várias porções, como em outros insetos mais evoluídos, sendo porém composta por uma única massa glomeruliforme de estrutura muito densa e compacta, o pedúnculo mostra inicial-

mente uma composição de dois componentes, fato este apenas visível em cortes transversais favoráveis. É ainda um problema aberto, se esta duplicatura inicial do pedúnculo indica uma evolução anterior mais elevada deste centro, modificado no sentido regressivo conforme a maneira de vida ectoparasítica. Encontramos em *Blattaria* três, em outros grupos, também mais primitivos que os *Triatominae*, dois cálices do Corpo pedunculado, supondo-se assim que encontramos aqui uma redução filogenética dos Corpora pedunculata, causada provavelmente por condições fisiológicas. Esta duplicatura não foi mais observada pouco antes da zona terminal do pedúnculo, onde se perde a duplicatura.

Embaixo do Corpo central, o pedúnculo alarga-se subitamente ramificando-se a seguir, formando 20 a 25 anexos claviformes, incluídos na massa do neuropilema dos Lobos protocerebrais, lembrando um cacho de uvas (fotos 8 e 9). Denominamos esta formação terminal o Complexo inferior do pedúnculo. Entre seus componentes localiza-se o neuropilema, muito menos compacto, dos Lobos protocerebrais. Dos anexos do complexo saem feixes de filamentos no emaranhado dos Lobos protocerebrais formando, assim, ligações da cabeça do Corpo cogumeliforme através do pedúnculo e dos Lobos protocerebrais para vários outros centros do cérebro. Destas ligações conseguimos acompanhar as seguintes: uma ligação para o Funiculo olfatório (foto 10) e através deste para o Deutocérebro, uma outra para a parte anterior do glomérulo do Tritocérebro. Mais um outro feixe de fibras sai de alguns dos anexos formando um funículo que atravessa o Deutocérebro, o Tritocérebro e as conectivas esofagianas; penetra no Gnatocérebro e continua até as conectivas que ligam o cérebro com a parte tóraco-abdominal do sistema nervoso. Assim forma-se um contato direto do Corpo pedunculado e, com isto, também do Corpo central com os gânglios extracerebrais.

Da parte dorso-lateral do complexo inferior do pedúnculo, sai um anexo que não tem a forma de protuberância claviforme; ele alonga-se e continua dentro do neu-

ropilema dos Lobos protocerebrais até atingir a parte látero-anterior do protocérebro, onde termina (foto 1). Aparentemente manda da sua extremidade filamentos para a Comissura óptica. Na bibliografia, esta formação em outros insetos é conhecida como "Pedunculus recurrens".

Nos lados e especialmente por trás da cabeça do Corpo pedunculado, encontram-se os neurônios que pertencem a este centro. Todos apresentam-se como células do tipo "globuli" (foto 2), são extremamente pequenas, com muito pouco protoplasma, porém com muita cromatina nos núcleos, sempre esféricos. Os limites celulares são bem nítidos. De cada um destes neurônios parte um neurito, entrando na formação do pedúnculo, e de um dendrito; estes últimos formam com suas ramificações a massa glomeruliforme da cabeça do Corpo pedunculado. Os neurônios formam látero-posterior e inferior da cabeça, volumosos grupos que se estendem até à margem posterior do protocérebro, sendo porém separados, um do outro, no plano mediano pela Pars intercerebralis.

A massa fibrilosa da cabeça é ligada diretamente por feixes de filamentos com outros centros do protocérebro. Uma ligação forte une os dois corpos pedunculados em forma de uma comissura (foto 6). Dos Funiculos olfatórios penetram feixes no lado interno das cabeças, abrindo-se em forma de leque. Da comissura óptica, que liga os dois Lobi optici entre si, passam filamentos para o lado dorso-lateral das cabeças. Outras ligações existem entre as cabeças e os Lobos protocerebrais, porém estas não conseguimos acompanhar até outros centros, pois o emaranhado de filamentos e fibras nos Lobos protocerebrais é tão irregular e complicado que um acompanhamento nas séries de preparações não foi possível.

As numerosas ligações, que partem da cabeça e do complexo inferior do pedúnculo, caracterizam o Corpo pedunculado, ao lado do Corpo central, como um dos centros mais importantes do Protocérebro. Este fato já foi várias vezes assinalado na bibliografia sobre este material. Em comparação com espécies de outras ordens de

Foto 6 — Corte transversal do Protocérebro. Embaixo do esôfago a comisura do Tritocérebro, em cima o Corpo central. Látero-dorsal as cabeças dos Corpos pedunculados.

Foto 7 — Corte transversal do Protocérebro. Aos lados do esôfago os glomérulos do Tritocérebro. Embaixo do Corpo central, composto de duas calotas, os dois glomérulos adicionais.

Foto 8 — Corte longitudinal-sagital do Protocérebro e uma conectiva esofagiana. Em cima à esquerda, o Corpo pedunculado com o grande grupo de neurônios do tipo globuli.

Foto 9 — Corte longitudinal-frontal do Protocérebro com os dois complexos inferiores dos pedúnculos.

Foto 10 — Corte transversal do Protocérebro com os dois complexos inferiores do pedúnculo, entre estes o "Funiculus olfactorius", Dorsal dos dois Lobos protocerebrais, os nervos dos ocelos.

Foto 11 — Nervo de um ocelo penetrando no Protocérebro, entrando em contato com a Ponte protocerebral.



insetos, nas quais o Corpo pedunculado foi considerado como "centro de inteligência mais importante", o desenvolvimento deste centro em *Triatoma infestans* estagnou em um estado mais primitivo ou sofreu uma redução filogenética. Destas observações surgem aspectos filogenéticos que podem fornecer interessantes informações sobre dinâmica e relações mútuas entre o estado da evolução e o comportamento de um animal. Ao considerarmos, incluindo a bibliografia disponível, o desenvolvimento do Corpo pedunculado, observamos que insetos com "inteligência elevada" (a soma das reações instintivas) possuem um Corpo pedunculado muito mais complexo a respeito das possibilidades de combinações do que um animal cuja manutenção da sua vida exige apenas instintos e reações menos aperfeiçoados. Esta parte do cérebro mostra seu desenvolvimento mais elevado nos Hymenópteros sociais. Mas também nos *Blattaria* e *Odonata*, insetos de reações rápidas, este centro é altamente desenvolvido. Nos citados insetos, o Corpo pedunculado possui 2 ou mesmo 3 corpos apicais em forma de cálice, que se continuam em um único pedúnculo sem aquele complexo de anexos terminais encontrado em *Triatoma infestans*. Naqueles insetos citados, o Corpo central mostra um desenvolvimento menos elevado. A respeito da composição destas duas partes do Protocérebro, o *Triatoma infestans* ocupa um degrau de "inteligência" relativamente baixo em comparação com insetos que levam uma vida que exige reações mais rápidas e complexas. A este fato corresponde o grande Corpo central, considerado geralmente como centro das correlações de instintos simples, bem como a cabeça primitiva do Corpo pedunculado e o acentuado desenvolvimento do Complexo inferior do pedúnculo encontrado, em forma semelhante, apenas em certos *Thysanura*.

c) Ponte protocerebral.

Um outro centro do Protocérebro com múltiplas ligações com outros centros, é a Ponte protocerebral. A interpretação da

sua função condicionou na literatura especializada numerosas diferenças.

Em *Triatoma infestans* ela situa-se acima da parte posterior do Corpo central (foto 6), isto é, entre as partes anteriores das cabeças dos Corpos pedunculados e embaixo da Pars intercerebralis. Compõe-se de dois glomérulos muito pequenos, quase esféricos, localizados perto das cabeças dos Corpos pedunculados. Os dois glomérulos são ligados entre si por um feixe filamentososo em forma de comissura, ligeiramente arqueado para cima. A densidade deste feixe atinge a do pedúnculo do Corpo pedunculado.

VIALLANES (1887) considera esta formação como "ponte ocelar" enquanto que KENYON (1896) a chama "fibrillar arch". Como numerosos autores comunicam, a Ponte protocerebral não pode ter ligações apenas com os ocelos, pois ocorre em insetos com ocelos (machos e fêmeas de formigas) e tais sem estes órgãos (operários de formigas). Em comparação com indicações na literatura a respeito de outros insetos (KUEHNLE, 1913), o desenvolvimento da Ponte protocerebral em *Triatoma infestans* é simples e reduzido. O diâmetro dos glomérulos atinge em material fixado (com aproximadamente 20% de contração) apenas 15 micra, o feixe mesmo, apenas 10 micra.

Ela possui, sem dúvida, ligações diretas com os dois ocelos, cujos feixes de neuritos atravessam a Pars intercerebralis e, pelo menos, parcialmente, penetram nos glomérulos da Ponte protocerebral (foto 11). Além disto, ela é ligada com as cabeças dos Corpos pedunculados e, especialmente, com o Corpo central, bem como com os Lobos protocerebrais. Se existem ainda contatos diretos com a Comissura óptica, não conseguimos observar, porém é de se supor, pois um pequeno feixe de neuritos parte de cada glomérulo para frente, porém se perde no emaranhado de filamentos dos Lobos protocerebrais.

A Ponte protocerebral tem uma ligação bem pronunciada com as células da Pars intercerebralis. Numerosas destas células, até gigantes, situadas especialmente

na sua parte mediana, mandam seus neuritos para a Ponte protocerebral.

Todos os elementos destes 4 centros cerebrais (Corpo central, Corpo pedunculado, Pars intercerebralis e Ponte protocerebral) formam um sistema fechado de possibilidades de ligações e troca mútua de informações que inclui, provavelmente, ainda os Lobos ópticos através da Comissura óptica.

d) Lobos protocerebrais.

A grande massa do Protocérebro é representada pelos dois Lobos protocerebrais os quais incluem os centros citados (foto 10). Na realidade não se trata de "lobos", sensu strictiori, mas do neuropilema básico do Protocérebro. Este, de um lado, funciona como massa de apoio para os principais centros, e, de outro, garante as comunicações entre os centros, inclusive o óptico e os nervos cerebrais. Conforme esta função, os Lobos protocerebrais apresentam-se em forma de massa fibrilosa, na qual correm as ligações de centro para centro e os feixes provenientes dos nervos, formando um emaranhado inextricável. Como vários autores em outros insetos constataram, também em *Triatoma infestans* pode-se observar o início de feixes de ligações entre os centros, mas apenas raras vezes era possível acompanhá-los desde o começo até o término. O fato torna-se ainda mais difícil pelos numerosos neuritos e dendritos que partem de grandes neurônios localizados em partes corticais dos Lobos protocerebrais penetrando no seu interior. Os dendritos, bem como colaterais dos neuritos, entram em comunicação sináptica com terminações de outras fibrilas, aumentando ainda mais o emaranhado das massas filamentosas.

No plano sagital-mediano, a limitação entre os dois Lobos protocerebrais não é nítida. Passam um para o outro como sendo fundidos, fato que indica que eles contêm não somente as comunicações entre os centros do mesmo lado, mas também ligações que permitem o contato com centros correspondentes do lado oposto.

No seu lado inferior, os Lobos proto-

cerebrais são limitados pelo Deutocérebro, no superior, pela parte apical e dos grupos dos "globuli" do Corpo pedunculado e ainda pela Pars intercerebralis. Lateral e anteriormente eles têm contato direto com a superfície do Protocérebro. Suas partes latero-inferiores continuam-se nas conectivas esofagianas, formando assim a ligação com o Gnatocérebro junto com feixes de filamentos provenientes do Deutocérebro e Tritocérebro.

Embaixo e aos lados do complexo inferior do pedúnculo, cada lobo possui um anexo de neuropilema de estrutura comum, que se encosta ao Deutocérebro, sendo porém separado deste por uma membrana muito fina de neurógliá. São conhecidos sob vários nomes; VIALLANES (1887) chama-os "les lobes latéraux du protocébron", KUEHNLE (1913) "Nebenlappen", VON HOLSTE (1923) "parosmetische Masse" e WEBER (1949) "Ventralkoerper". Os dois anexos são ligados, entre si, por uma comissura muito forte, passando embaixo dos glomérulos acessórios do Corpo central. Esta formação corresponde à primeira comissura verdadeira do cérebro dos Artrópodes. Seus neurônios são do tipo das grandes células e localizam-se entre a camada de neurônios dos Lobos protocerebrais e da parte posterior do Deutocérebro.

e) Pars intercerebralis.

Embaixo e por trás da origem dos dois nervos dos ocelos encontram-se duas massas volumosas de neurônios, fundidas no plano médio-sagital, que se estendem para trás (foto 12), passando entre os dois Corpos pedunculados até a periferia posterior do Protocérebro. Os dois grupos juntos representam a Pars intercerebralis. Compõe-se de um grande número de neurônios muito volumosos e piriformes com núcleos grandes. Seus neuritos isolados ou em feixes, dirigem-se para a Ponte protocerebral, ao Corpo central e aos Corpos pedunculados; muitos passam entre os centros, e perdem-se nos Lobos protocerebrais. Seu protoplasma contém sempre substância tigróide e, visível, após tratamento com ácido ósmico, mitocôndrios e substância de Golgi. A Pars

intercerebralis não possui um neuropilema propriamente dito. Os neuritos dos nervos dos ocelos atravessam ambas as massas de células. Nestes dois grupos de neurônios localizam-se também os grupos de células neurosecretoras.

f) Lobos ópticos.

Os Lobi optici saem látero-anteral dos Lobos protocerebrais, dirigindo-se para os olhos compostos. Compõem-se, cada um, de três massas ópticas localizadas uma atrás da outra (foto 11). No início do lobo, que tem forma mais ou menos cilíndrica, a Medula interna encosta-se ao Lobo protocerebral. A Medula externa segue em direção ao olho. As duas são ligadas entre si pelo Quiasma interno. Pelo Quiasma externo a Medula externa tem contato com a Lâmina ganglionaris, que recebe na sua extremidade anterior, os nervos pós-retinais, provenientes do olho composto.

Ao começarmos a descrição detalhada com a zona dos nervos dos omatídios, observamos dentro da retina (foto 13) a origem dos nervos ópticos nas unidades do olho composto. Estes atravessam a grossa membrana basal da retina e reúnem-se sucessivamente formando um nervo comum que se engrossa mais e mais com cada entrada de um nervo. A formação deste nervo coletor inicia-se perto da periferia anterior do olho. Ele se estende até a margem posterior do olho, onde recebe os últimos nervos. Nesta zona pós-retinal, a membrana basal da retina sofre fissuras resultando um número variável (4 a 6) de novas membranas que dividem a zona em vários andares, repletos de hemolinfa (foto 13). Através destas membranas passam os nervos pós-retinais sendo assim fixados na sua posição.

Na sua base, o grosso nervo coletor entra em contato com a Lâmina ganglionaris, formando uma pequena calota sobre a extremidade afinada desta. Os filamentos nervosos dos nervos de omatídios passam do nervo coletor para a Lâmina ganglionaris, atingem a zona de neurônios desta, atravessando-a até entrar na sua zona filamentosa.

Alguns nervos dos omatídeos, provenientes da margem posterior do olho composto, penetram isoladamente, sem entrar na formação do nervo coletor, na Lâmina ganglionaris.

A Lâmina ganglionaris compõe-se de duas camadas diferentes em forma de calotas, com a convexidade dirigida para frente. A extrema representa a zona dos neurônios, sendo esta atravessada pelos neuritos dos nervos pós-retinais. Os neurônios são relativamente pequenos, com pouco protoplasma, e possuem núcleos pequenos com cromatina espalhada. Mostram uma posição intermediária entre as grandes células dos neurônios do córtex dos Lobos protocerebrais e as pequenas células do tipo globuli. Em virtude da sua posição entre os filamentos nervosos, os núcleos são ovóides e medem, em média, 8,6: 6,5 μ ; os núcleos das células (globuli) da Medula externa mostram um diâmetro de 5,2 — 5,4 μ , enquanto que as células dos Lobos protocerebrais possuem núcleos com diâmetro de 11,5 — 12,5 μ .

A segunda camada, a interna, da Lâmina ganglionaris apresenta-se em forma de uma densa massa filamentosa, na qual se encontram os neuromatídeos. São bastonetes formados por condensações filamentosas (foto 13). Orientam-se sempre paralelamente entre si e ao eixo longitudinal do Lobus opticus. Conforme as considerações comparativas de Hanstroem (1928), referindo-se aos trabalhos de vários autores como Kenyon (1896) Cajal (1904), Zawarzin (1914) e outros, os neuromatídeos podem ser identificados com as sinopses dos nervos pós-retinais com os neuritos oriundos da Lâmina ganglionaris e da Medula externa.

Os filamentos saindo da Lâmina ganglionaris em sentido centripetal formam o Quiasma externo e penetram, após o cruzamento, na Medula externa. Esta compõe-se de uma densa massa filamentosa (foto 1) que deixa observar uma subdivisão em várias zonas de diferentes afinidades à hematoxilina, supondo-se que se trata de zonas de sinopses alternadas com zonas filamentosas. Em cima e, parcialmente, lateral da massa fibrilosa localizam-se

os neurônios deste centro. São do pequeno tipo globuli, semelhantes àqueles, já descritos, dos Corpos pedunculados.

A maior parte dos filamentos, que deixam em sentido centripetal a Medula externa, formam o Quiasma interno e condicionam a ligação para a Medula interna. Da porção interna da Medula externa sai um forte feixe de filamentos, passa ao lado interno da Medula interna e forma com o feixe centripetal da última, a Comissura óptica que penetra no protocérebro (foto 14).

A Medula interna é consideravelmente menor que a externa; mostra também a organização semelhante em camadas de diferentes densidades. Suas células tipo globuli encontram-se, na sua maior parte, no lado ventral desta medula e estendem-se em sentido centrifugal até o lado inferior do Quiasma interno.

2 — Deutocérebro.

O volume da segunda parte do Sincérebro acusa apenas uma fração daquele Protocérebro. Além da inervação da faringe, sua função é restrita à regulação sensorial e motora das atividades das antenas. Sendo porém o olfato e o tato de grande importância para estes parasitos ativos, apenas noturnamente, o Deutocérebro se desenvolveu para um centro altamente complexo.

O Deutocérebro localiza-se látero-inferior da base dos Lobos ópticos, tendo contato com sua parte posterior com a massa parasmética do Protocérebro, sendo separado desta por uma fina membrana de neurógliã, caracterizada por núcleos achatados. Na sua parte anterior, os dois componentes projetam-se nitidamente látero-superior do esôfago. Cada metade do Deutocérebro compõe-se de numerosos glomérulos, maiores ou menores, organizados em forma de uma "morula" (foto 15). Estes, situam-se na periferia de um centro formado por um neuropilema de estrutura comum, composto de um emaranhado fibroso (foto 5). Estas fibras e filamentos são neuritos e dendritos dos neurônios que se encontram ao lado externo da massa dos

glomérulos (foto 15). As células deste grupo de neurônios são semelhantes as da Medula externa do Lobo óptico; formam uma acumulação muito densa de pequenas células com núcleos de tamanho reduzido, esféricos, contendo muita cromatina. Seus neuritos juntam-se para formar um feixe grosso que, como por uma brecha, aberta lateralmente entre os glomérulos, penetra no centro, onde se desfaz (foto 5). Os filamentos dirigem-se isoladamente ou em pequenos feixes para os glomérulos periféricos, entrando nestes do lado interno.

As células laterais do tipo "globuli" diferenciam-se nitidamente das células que se situam antes e embaixo dos glomérulos e que representam outros grupos de neurônios do Deutocérebro. Estas células possuem uma parte protoplasmática mais volumosa (foto 16), limites celulares bem destacados e núcleos maiores. Distribuídos irregularmente entre estas, ocorrem isoladamente células gigantes de função desconhecida. Do lado anterior do Deutocérebro nasce o nervo antenal (foto 15), possuindo elementos motores e sensoriais. Dos glomérulos inferiores saem pequenos feixes de filamentos que formam um pequeno nervo que se dirige para a faringe. Os glomérulos mandam em direção ao Gnatocérebro fortes feixes de fibrilas nervosas que, junto com correspondentes do Protocérebro e Tritocérebro, formam as conectivas esofagianas.

Também os nervos antenais tomam parte desta formação, separando uma parte dos seus filamentos, antes da entrada no Deutocérebro e possibilitando, assim, uma ligação direta entre antenas e Gnatocérebro.

As duas metades do Deutocérebro, na altura da massa parasmética, são ligadas entre si pela segunda comissura e a Comissura deutocerebral, que se encontram imediatamente embaixo da do Protocérebro.

3 — Tritocérebro.

A menor parte do Sincérebro é o Tritocérebro, que aparece apenas como um pequeno anexo do Deutocérebro. Situa-se embaixo do último, encostado intimamen-

te à parte inicial do esôfago (fotos 6 e 7). Cada metade apresenta-se em forma de um único estreito glomérulo cilíndrico (foto 7), localizado paralelamente ao esôfago, acompanhado nos lados externos e inferiores por grupos de neurônios grandes. Estes, encontram-se encostados no lado inferior do Deutocérebro, sendo porém separados deste por uma membrana fina de neurógliã. Na altura do Corpo central do Protocérebro, o glomérulo cilíndrico alarga-se e demanda uma parte de seus filamentos para as curtas conectivas esofagianas formadas na sua maioria por elementos dos dois primeiros componentes do Sincérebro. A outra porção dos filamentos passa embaixo do esôfago, ligando assim as duas metades do Tritocérebro, formando a terceira Comissura do cérebro, a Comissura tritocerebral. Esta localização da terceira comissura entende-se, como já referida, pela inclusão do Tritocérebro na composição filogenética do Sincérebro.

Na sua parte anterior, o Tritocérebro demanda as curtas conectivas frontais que, imediatamente depois da sua saída, se dirigem para a linha mediana, onde se encontram formando o Gânglio frontal, situado em cima do esôfago. Este complexo frontal representa a ligação entre os sistemas sensomotor e o estomatogástrico. Do Gânglio frontal parte o Nervo recorrente em sentido para trás, e ainda para frente um outro nervo ímpar para a musculatura da faringe, o Nervus musculi pharyngis. Nas raízes das conectivas frontais, os Nervi labrales saem do Tritocérebro.

a) Gnatocérebro.

Em virtude do encurtamento da extensão longitudinal do complexo cerebral, já descrito, as conectivas esofagianas são curtas, porém largas. Assim, o Gnatocérebro localiza-se perto do Sincérebro, ficando situado com sua parte inicial na altura das cabeças dos Corpos pedunculados. Externamente, não se pode distinguir as conectivas, apenas em cortes histológicos aparecem os feixes de neuritos dos três componentes do Sincérebro passando lateralmente ao esôfago. Também a Comissura trito-

cerebral pode-se observar somente em cortes transversais (foto 6).

O Gnatocérebro é composto de três partes de gânglios, sendo porém extremamente concentrados, de modo que formam um único corpo elipsóide não deixando nenhum sinal da sua composição, sendo esta apenas reconhecível pela análise de séries de cortes longitudinais. Na sua parte dorsal, onde se encosta ao esôfago, o Gnatocérebro mostra uma ligeira depressão em forma de sulco.

Os três pares de glomérulos dos três pares de gânglios aproximam-se, em sentido longitudinal, de modo que entre estes não existem mais neurônios. São separados um do outro apenas por membranas muito finas da neurógliã. Em sentido transversal, os glomérulos das duas seções anteriores (gânglios mandibulares e maxilares) ainda são separados um do outro por uma camada de neurônios no plano mediano, sendo porém ligados entre si pelas quarta (mandibular) e quinta (maxilar) comissuras. Na terceira parte do Gnatocérebro (gânglios labiais), representando o maior par dos três desta parte cerebral, não se observa esta divisão longitudinal dos seus dois glomérulos, sendo estes fundidos para formar um único glomérulo. A sexta comissura (labial) aparece porém ainda em forma de forte feixe de filamentos em cortes transversais (foto 17). A parte labial estende-se aproximadamente 120 μ para trás na parte posterior da cabeça, passando então para as conectivas que ligam o cérebro à massa ganglionar do tórax. Neste ponto, a massa de neuropilema sofre uma fissura vertical, onde se encontram neurônios isolados. Depois desta separação, as duas metades tornam-se cilíndricas, ficando porém circundadas pela membrana de neurógliã nucleada e o neurolema.

No lado superior do Gnatocérebro encontram-se apenas alguns neurônios isolados, encostando-se esta parte intimamente ao esôfago. Os neurônios dos seis glomérulos do Gnatocérebro localizam-se látero e ventralmente na sua periferia. Não era possível constatar uma subdivisão em grupos correspondentes aos três pares de gânglios, mas sim, em duas acumulações laterais e

em uma ventral (foto 17). Pertencem, sem exceções, ao tipo de células grandes com núcleos volumosos. Distribuídas isoladamente, encontram-se células gigantes notáveis que apresentam o mesmo aspecto como as encontradas na Pars intercerebralis.

b) Nervos do cérebro.

Uma apresentação detalhada dos nervos do cérebro de *Triatoma infestans* é reservada para um estudo posterior, por ser uma descrição por demais volumosa para os moldes desta apresentação. Para a complementação das observações no cérebro, queremos aqui apenas anotar os nervos deste e, abreviadamente, caracterizá-los:

1 — Protocérebro.

a) Nervos dos olhos.

Faltando aos *Triatominae* o ocelo mediano, existem apenas dois nervos laterais de ocelos (foto 11). Descendo do ocelo, o nervo penetra na parte lateral da Pars intercerebralis; seus filamentos a atravessam e entram em contato com a Ponte protocebral, o Corpo central e o Corpo pedunculado.

b) Nervo do Corpus allatum.

Do lado posterior do Protocérebro nasce um nervo ímpar, saindo da Pars intercerebralis que se dirige para o Corpus allatum, também ímpar. Representa a parte condutora do sistema neurosecretor.

2 — Deutocérebro.

a) Nervo antenal.

Do lado anterior-inferior, parte do Deutocérebro o forte Nervo antenal, frequentemente também chamado "olfactorius". Preferimos, porém, chamá-lo pelo primeiro nome, pois, além de outras funções como a de transmissão das percepções olfatórias, ele possui também um elemento motor. Continua-se para frente até a base das antenas onde se bifurca em dois ramos de

calibre igual. Antes, na altura dos músculos da antena, manda um ramo motor para os fascículos destes músculos.

b) Nervo sensorial da faringe.

De um dos glomérulos inferiores do Deutocérebro sai um nervo, muito fino, em direção para baixo, atravessando o córtex do Tritocérebro, para atingir a faringe onde se ramifica sobre sua superfície.

3) Tritocérebro.

a) Nervo recorrente.

O Tritocérebro condiciona, por meio das curtas conectivas frontais e o gânglio frontal, a ligação entre os sistemas nervosos senso-motor e estomatogástrico. Partindo do gânglio frontal, corre em direção ao tórax, atravessando, em sentido para trás, junto com o esófago, o cérebro, o nervo recorrente ímpar, para o gânglio hipocerebral.

b) Nervo da musculatura da faringe.

Este nervo, também ímpar, sai da parte anterior do gânglio frontal e dirige-se para o plano mediano entre os músculos faringeanos para frente, mandando ramificações muito finas para os feixes musculares da faringe. Em cima dos grupos anteriores dos músculos faringeanos manda, para cada lado, um ramo aos músculos da base do lábio.

c) Nervo labral.

Na base das conectivas frontais nasce, em cada lado, um Nervo labral que corre para frente até atingir o complexo cíleo-labral. Após a base das antenas, um ramo tegumentar deste, dirige-se para a parte superior da parede da cabeça.

Foto 12 — Corte transversal pelo Sincérebro e Gnatocérebro. No centro, o esôfago. Em cima, a Pars intercerebralis, aos dois lados, as cabeças dos Corpos pedunculados com os grupos de globuli. Embaixo, os dois glomérulos da parte mandibular do Gnatocérebro com a comissura.

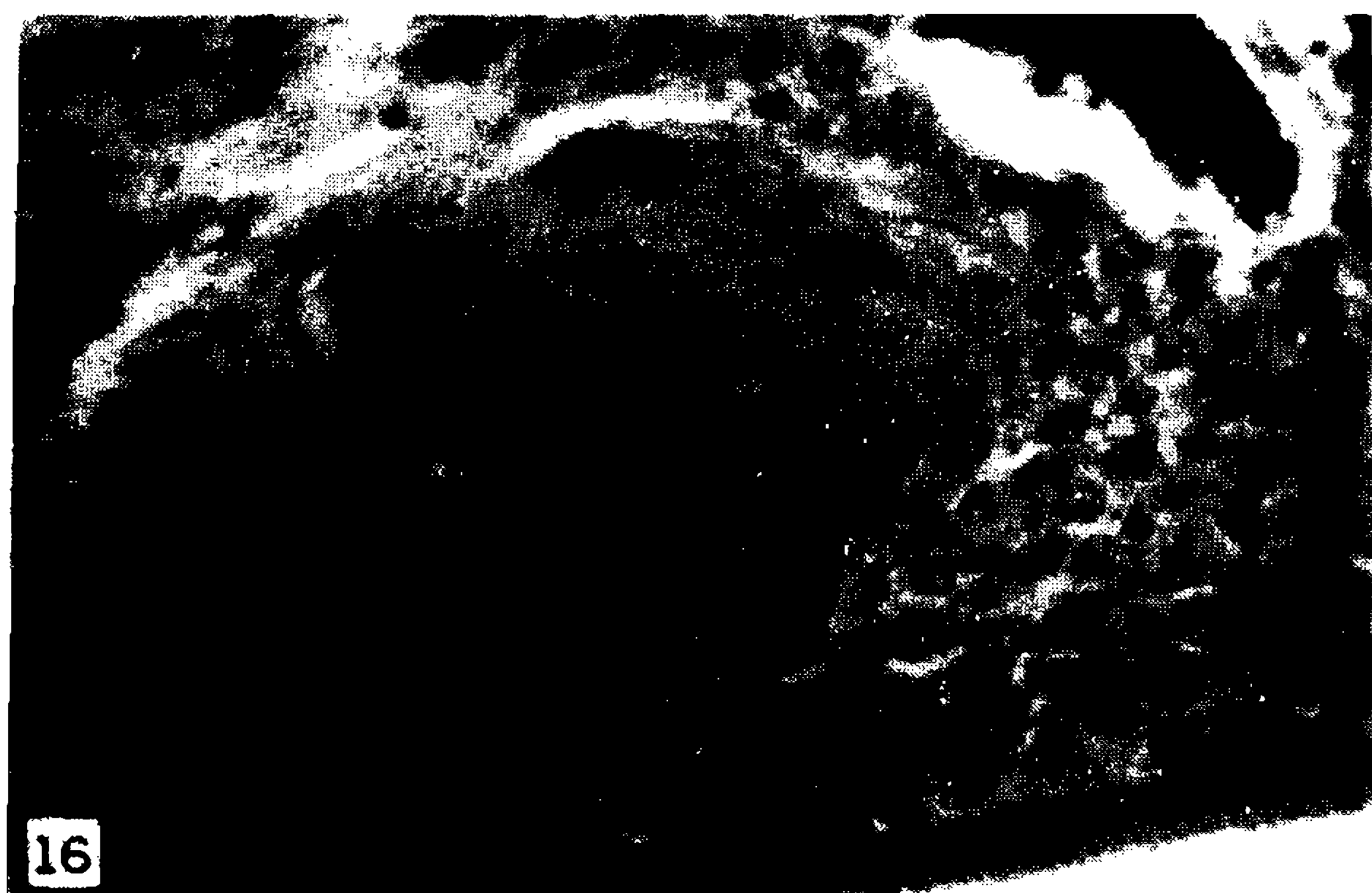
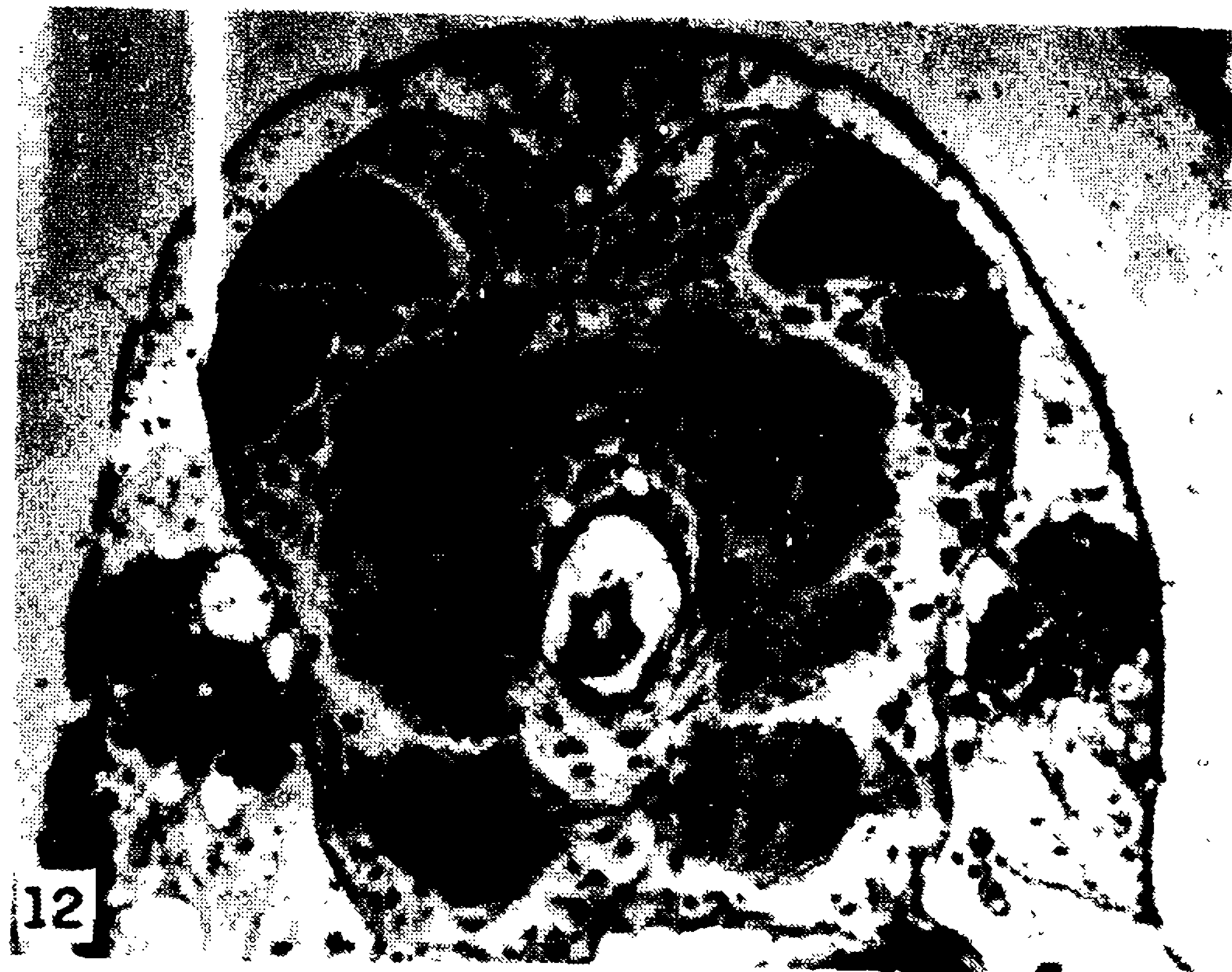
Foto 13 — Corte longitudinal-frontal do olho composto com o nervo coletor e a Lâmina ganglionaris.

Foto 14 — As duas medulas do Lobo óptico e a Comissura óptica.

Foto 15 — Corte longitudinal-frontal do Deutocérebro com os glomérulos e seus neurônios. Para cima, o Nervo antenal.

Foto 16 — Deutocérebro com os glomérulos, neurônios e células gigantes.

Foto 17 — Corte transversal da cabeça, com a parte labial do Gnatocérebro e a comissura labial. Em cima, o esôfago.



4 — Gnatocérebro.

a) Nervo mandibular.

Do lado látero-ventral do Gnatocérebro, parte em cada lado um forte nervo que, logo após a passagem pelo neurolema, se ramifica em quatro ramos. Um passa para a parede da cabeça posterior da base das antenas onde se espalha em forma de rede nervosa, sendo considerado como nervo tegumentar. O segundo, dirige-se para o retrator e o terceiro, para o protractor da mandíbula. O último ramo penetra na base da mandíbula e é aparentemente sensorial.

b) Nervo maxilar.

Imediatamente após a saída do nervo mandibular, aparece o Nervo maxilar, bifurcando-se depois da passagem pelo neurolema. Logo depois, cada ramo divide-se também, de modo que, como no Nervo mandibular, observamos quatro ramos. Um corre para o retrator da maxila, o segundo para para o primeiro, e o terceiro para o segundo protractor da maxila. O quarto tem função sensorial, dirigindo-se para a base da maxila.

c) Nervo labial.

Logo após a saída do Nervo maxilar, aparece o forte Nervo labial. Percorre toda a parte anterior da cabeça, entrando finalmente no lábio. Após a bomba salivar, manda filamentos para os músculos do pistil, e dentro do lábio para os músculos que condicionam o movimento dos artículos deste. Tem também função sensorial, pois uma grande parte de suas fibrilas tem contato com as sensilas da extremidade do lábio.

d) Nervo das glândulas salivares.

Este nervo, muito fino, deixa o segmento labial do Gnatocérebro, imediatamente após o ponto onde o nervo labial sai da massa filamentosa dos glomérulos da

sexta e última parte do cérebro. Logo depois da sua saída, encosta-se ao ducto salivar, acompanhando-o até as glândulas salivares, situadas dentro do tórax (Barth, 1952).

SUMMARY

The brain and its nerves of Triatomina infestans.

To give a concrete aspect of structure, topography and function of the different nervous systems of the Triatominae, we begin this study with a description of the senso-motor system. As the first part we choose the study of the brain and its nerves.

The external form of the brain is conditioned by the anatomy and morphology of the head. The brain is situated in the posterior part of the head beneath and behind the ocelli. It is characterized by the reduction of its longitudinal extension and, by this, the connectives between Syncerebrum and Gnathocerebrum are extremely short, but large, and the third commissure is included in the mass of the mandibular segment of the Gnatocerebrum.

The optical masses are of the typical form, also the optical commissure. The Central Corps is voluminous and is directly linked with the majority of the centres of the Protocerebrum and Deutocerebrum. The Pedunculated Corps has only one glomerulus that looks like a pedunculated mushroom without any signal of the formation of a calyx, found in ants and other more evolved insects. Beneath the Central Corps, the extremities of the pedunculus disintegrate and form a number of claviform annexes like in the primitive Machilidae.

The Deutocerebrum is characterized by voluminous antennal centre, composed by numerous little glomerulus in peripheral situation.

The Tritocerebrum is very reduced and has in its anterior part two very short frontal connectives and, by this, the frontal ganglion lies near the Tritocerebrum.

The compact mass of the Gnathocerebrum shows its composition by three pairs of ganglions only by observation of series of preparations.

With exception of the *Lobi optici*, 8 pair nerves and 3 impar nerves come from the brain:

From the Protocerebrum: the nerves of the ocelli and the nerve of the *Corpus allatum*.

From the Deutocerebrum: the nerves of the antennae and those of the pharynx.

From the Tritocerebrum: the nerves of the labrum and, by the frontal ganglion, the *Nervus recurrens* and the nerve of pharyngeal muscles.

From the Gnathocerebrum: the nerves of the mandibulae, maxillae, labium and of the salivary glands.

ZUSAMMENFASSUNG

Gehirn und Gehirnnerven von *Triatoma infestans*.

Um eine eingehendere Kenntnis des Aufbaus und der Funktion der verschiedenen Nervensysteme der Triatominen zu erarbeiten, beginnen wir in dieser Arbeit mit dem Studium des senso-motorischen Systems. Als ersten Teil wählten wir das Gehirn und seine von ihm ausgehenden Nerven.

Die äussere Form des Gehirns wird von der Anatomie und Morphologie der Kopfkapsel bedingt. Es liegt weit hinten im Kopf unter und hinter den beiden Ocellen. Es ist charakterisiert durch eine Stauchung in der Laengsrichtung, so dass die Konnektive zwischen Gnathocerebrum und Syncerebrum sehr kurz aber breit sind und die originale dritte Kommissur in die Masse des Mandibularsegments aufgenommen wurde.

Die drei Sehmassen sind typisch ausgebildet, ebenso die optische Kommissur. Der Zentralkörper ist gross und steht mit den meisten anderen Zentren des Protocerebrums und Deutocerebrums in direkter Verbindung. Der gestielte Körper zeigt nur einen einzigen pilzhutfoermigen Glomerulus, der keine Andeutung einer calixfoermigen Einsenkung wie bei Ameisen und anderen hoehere entwickelten Insekten zeigt. Die Stielenden bilden unter dem Zentralkörper einen umfangreichen Komplex keulenfoermiger Anhaenge wie bei den primitiven Machiliden.

Das Deutocerebrum besitzt ein grosses antennales Zentrum, das aus zahlreichen, peripher gelegenen Glomerulen zusammengesetzt ist.

Das Tritocerebrum ist klein und zeigt vorne zwei sehr kurze Frontalkonnektive, so dass das Frontalganglion dicht vor dem Tritocerebrum liegt.

Die einheitliche kompakte Masse des Gnathocerebrums laesst seine Zusammensetzung aus drei Ganglienpaaren nur auf Schnittserien erkennen.

Ausser den *Lobi optici* verlassen das Gehirn acht paarige und drei unpaarige Nerven:

Aus dem Protocerebrum: Die Ozellenerven und der Nerv zum *Corpus allatum*.

Aus dem Deutocerebrum: Die Antennen — und die Pharynxnerven.

Aus dem Tritocerebrum: Die Labralnerven und, ueber das Frontalganglion, der *Nervus recurrens* und der Nerv zu den Pharyngealmuskeln.

Aus dem Gnathocerebrum: Die senso-motorischen Nerven zu Mandibeln, Maxillen, Labium und Speicheldrüsen.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BALDUS, K., 1924, Untersuchungen ueber den Bau und Funktion des Gehirns der Larve und Imago der Libellen. *Z. wiss. Zool.*, 121: 557-620, 4 figs., 2 prs.
- BARTH, R., 1952, Estudos anatômicos e histológicos sobre a subfamília Triatominae (Heteroptera, Reduviidae). Parte I: A cabeça do *Triatoma infestans*. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 50: 69-155, 36 figs.
- BOETTGER, O., 1910, Das Gehirn eines niederen Insekts (*Lepisma saccharina*). *Jen. Z. Naturwiss.*, 46: 801-844, 6 figs., 2 prs.
- BRETSCHNEIDER, F., 1913, Der Centralkoerper und die pilzfoermigen Koerper im Gehirn der Insekten. *Zool. Anz.*, 41: 560-569, 6 figs.
- BRETSCHNEIDER, F., 1924, Ueber das Gehirn eines Baerenspinners. *Jen. Z. Naturwiss.*, 60: 145-173, 9 figs.
- CAJAL, RAMON Y. S., 1904, Das Neurofibrillennetz der Retina. *Int. Mschr. Anat. Physiol.*, 21: 369-399.
- DUJARDIN, F., 1850, Mémoires sur le système nerveux de insectes. *Ann. Sci. Nat., Zool.* 3. sér. Vol. XIV (seg. Bretschneider).
- HANSTROEM, B., 1928, *Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere*. Berlin. VI+628 pgs., 650 figs.
- HOLSTE, G., 1923, Das Gehirn von *Dytiscus marginalis* L. *Z. wiss. Zool.*, 120: 250-280, 22 figs.
- JONESCU, C.N., 1909, Vergleichende Untersuchungen ueber das Gehirn der Honigbiene. *Jen. Z. Naturwiss.*, 45: 111-180, 13 figs., 5 prs.
- KENYON, C.F., 1896, The brain of the bee. *J. comp. Neurol.* 6 seg. (Bretschneider).
- KENYON, C.F., 1897, The optic lobes of the bee's brain. *Amer. Nat.*, 31: 369-376, 1 pr.
- KUEHNLE, K.F., 1913, Vergleichende Untersuchungen ueber das Gehirn und die Kopfdruesen des gemeinen Ohrwurms (*Forficula auricularia*). *Jen. Z. Naturwiss.*, 50 (N. F. 43): 147-276, 39 figs., 5 prs.
- PIETSCHKER, H., 1911, Das Gehirn der Ameise. *Jen. Z. Naturwiss.*, N. F. 40: 43-114, 16 figs., 3 prs.
- ROMEIS, B., 1948, *Mikroskopische Technik*. Muenchen. XI + 695 pgs.
- VIALLANES, H., 1887a, Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. IV: Le cerveau de la guêpe (*Vespa crabro* et *V. vulgaris*). *Ann. Sci. Nat., Zool.* 7.^a série, Tome II: 1-100, 6 prs.
- VIALLANES, H., 1887b, idem, V: Le cerveau du criquet (*Oedipoda coerulescens* et *Caloptenus italicus*). *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 7.^a série, Tome IV: 1-120, 6 prs.
- WEBER, H., *Grundriss der Insektenkunde*. Jen. VIII + 322 pgs., 204 figs.
- ZAWARZIN, A., 1914, Histologische Studien ueber Insekten. IV. Die optischen Ganglien der *Aeschna*-Larve. *Z. wiss. Zool.*, 108: 175-257, 19 figs., 6 prs.