

MORFOLOGIA COMPARADA DO TRATO DIGESTIVO DE FORMIGAS DA SUBFAMÍLIA MYRMICINAE (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)*

FLÁVIO HENRIQUE CAETANO**

ABSTRACT

Comparisons are made of the digestive tract, Malpighian tubules and rectal pads of seven species of ants: Atta capiguara, A. sexdens rubropilosa, A. bisphaerica, A. laevigata, Solenopsis saevissima, Cephalotes atratus and Zacryptocerus clypeatus. Morphologically and histologically the digestive tract of these ants is very similar to those described for other Hymenoptera. The total length and that of particular regions of the digestive tract differs among castes and sexes. In most species examined the number of Malpighian tubules (6) is constant. Atta presents the greatest variation in number of tubules. In the fire ant, S. saevissima, the distal portion of the Malpighian tubules is connected to the rectum. In all species studied 3 rectal pads were observed, varying in shape and position. Correlation between structure of the digestive tract and alimentary habits of the ants is discussed.

1. INTRODUÇÃO

Nos himenópteros adultos, o intestino anterior é composto das seguintes partes: cavidade bucal, faringe, esôfago, papo e proventrículo (bulbo, pescoço e válvula cardíaca). O intestino médio é composto pelo ventrículo e o intestino posterior pelo intestino fino (ou íleo) e o reto (Snodgrass, 1935 e Chapman, 1975).

As variações no tamanho do trato digestivo estão, em geral, correlacionadas com a dieta do inseto. Embora ocorram exceções, insetos que tem alimentação rica em proteínas tem um trato digestivo mais curto, enquanto que os que tem dieta rica em carboidratos apresentam tubo digestivo longo (Chapman, 1975).

Apesar da relativa constância da organização do trato digestivo, variações morfológicas ocorrem nos diferentes grupos de insetos e essas variações também estão relacionadas aos hábitos, principalmente os alimentares.

* Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da USP, São Paulo, como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de Mestre em Zoologia.

** Professor Assistente do Departamento de Biologia do Instituto de Biociências - UNESP - Rio Claro. SP.

O tubo digestivo dos himenópteros tem sido melhor estudado nas abelhas. Snodgrass (1956) apresenta uma descrição bastante completa do que ocorre em *Apis mellifera*.

Estudos do trato digestivo de espécies isoladas de abelhas, como os realizados por Kapil (1959) em *Apis indica*, e por Mathewson (1965) em *Peponapis pruinosa*, não revelaram diferenças quanto a morfologia e histologia básica descrita por Snodgrass (1956). Entretanto, o estudo comparativo do trato digestivo de outros Apinae adultos (Cruz-Landim & Rodrigues, 1967) mostrou diferenças que permitiram separar grupos distintos. Esses estudos comparativos demonstraram semelhanças entre espécies filogeneticamente relacionadas e diferenças entre grupos diferentes. Portanto, apesar de padrões gerais semelhantes, a diversidade encontrada em vários tipos de insetos, quanto a determinadas partes do tubo digestivo, tem despertado a curiosidade dos investigadores para a variabilidade que ocorre dentro de um grupo e suas correlações com a situação filogenética ou ecológica do mesmo.

Os estudos até agora realizados com formigas mostram que, de um modo geral, o trato digestivo apresenta-se muito semelhante ao das abelhas (Wheeler, 1926). Como nessas, o proventrículo é a parte do intestino anterior que apresenta maior grau de diversificação entre espécies. Segundo Emery (1888) e Wheeler (1926), é possível delimitar-se subfamílias, e, em certos casos, até gêneros através das características do proventrículo. Devido ao arranjo finamente elaborado da musculatura dessa porção do trato digestivo, atribui-se a ele função igualmente importante, tanto na absorção, como na regurgitação de alimentos por distensão ou contração da musculatura. Um estudo bem detalhado do tubo digestivo foi realizado em *Camponotus pennsylvanicus*, abordando aspectos anatômicos e histológicos (Forbes, 1956).

Outros estudos comparativos, realizados no gênero *Atta* (*sexdens rubropilosa*, *bisphaerica* e *laevigata*), mostraram pequenas diferenças morfológicas entre as castas estudadas e entre indivíduos da mesma casta, mas de espécies diferentes (Caetano & Cruz-Landim, 1972).

No estudo da válvula cardíaca em diversos gêneros de Apidae, Tosi (1895) mostrou a possibilidade da divisão desta família em três grupos.

O proventrículo das formigas pode apresentar, como nas abelhas (Snodgrass, 1956; Cruz-Landim e Rodrigues, 1967) uma cúpula esclerotizada no bulbo, dividida em quatro partes deixando uma fenda em forma de cruz, na luz. Cada uma dessas partes tem musculatura com três orientações diferentes, permitindo-lhes funcionar ativamente na separação do alimento contido no papo. Segundo Eisner (1957), em dolícoderíneos e formicíneos, o represamento passivo do conteúdo do papo é utilizado na função social da "trofalaxis", onde o bulbo do proventrículo atua muito mais que o esfíncter da válvula cardíaca, no impedimento da passagem do alimento para o ventrículo, além do que, aquele esfíncter é muito reduzido em formigas. O represamento do conteúdo do papo é passivo, pois o fechamento da cúpula independe da ação de músculos. Em mirmicíneos e dorilíneos, o proventrículo apresenta, significativamente, só a válvula cardíaca; a região do bulbo do proventrículo, é reduzida a uma estrutura membranosa, mais ou menos irregular, que envolve a constrição da região posterior do papo. Neste caso, o represamento do conteúdo do papo não é um processo passivo, e deve estar na dependência da ação de músculos da região do esfíncter da válvula cardíaca e/ou mesmo da região do bulbo, pois é sabido que o mecanismo da trofalaxis ocorre entre algumas espécies desses dois grupos de formigas. Dessa forma então, surge a idéia de que a evolução de uma cúpula do bulbo do proventrículo fosse desnecessária. Porém, outra função é conferida a essa estrutura complexa: a de impedir a passagem de partículas alimentares mesmo muito pequenas para o ventrículo. Essas par-

tículas são vistas com frequência depositadas sobre a cúpula, em camadas finas. Por outro lado, os quadrantes móveis do bulbo do proventrículo poderiam servir como um caminho sem obstáculos para as partículas como os grãos de pólen, a exemplo do que ocorre em outros Hymenoptera, permitindo assim a passagem de diversas partículas alimentares para o ventriculo.

Na região de conexão do intestino médio com o posterior, desembocam os túbulos de Malpighi que são os principais órgãos excretores dos insetos. Esses túbulos são finos, têm comprimento variado, podem ou não ser ramificados, com a extremidade livre na cavidade do corpo e, na maioria das vezes, desembocam independentemente na região acima citada ou, em outros casos, desembocam em grupos formando um "ureter".

Wigglesworth (1974) propõe 4 tipos de sistemas malpighianos, quanto ao comportamento do filtrado dentro da luz dos túbulos. Morfologicamente, dois destes tipos apresentam as extremidades livres na cavidade do corpo e, nos outros dois, as extremidades distais penetram no interior do reto formando o sistema conhecido por criptonefrídios. Esta última condição, parece auxiliar na reabsorção de água das fezes que estão no reto.

Segundo Mathewson (1965), nas abelhas *Peponapis pruinosa* ocorrem entre 36 e 38 túbulos de Malpighi. Em *Apis indica* aparecem 29 túbulos de Malpighi (Kapil, 1959).

Nas formigas, os tubos de Malpighi desembocam na região de passagem do intestino médio para o intestino posterior, são alongados e, segundo Wheeler (1926), nada mais são que evaginações da parede do intestino fino. O número dessas estruturas varia muito de uma espécie para outra (Adlerz, 1886 in Wheeler, 1926). A variação pode mesmo ocorrer dentro da mesma espécie, entre uma e outra casta, como em *Lasius flavus* (Meinert, 1860 in Wheeler, 1926). Em *Myrmica rubra*, o número de túbulos de Malpighi mantém-se constante nas diferentes castas (Janet, 1902). *Camponotus pennsylvanicus* apresenta 18, 20 ou 23 túbulos de Malpighi, ramificados logo após o ponto de inserção (Forbes, 1956). Em *Atta sexdens rubropilosa* e *Atta laevigata* ocorrem 18 e 14 túbulos em soldados e operárias respectivamente e, em *Atta bisphaerica* 16 túbulos em soldados e 12 em operárias (Caetano & Cruz-Landim, 1972).

Em abelhas, na parede do reto, encontram-se estruturas alongadas ou ovais, geralmente em número de 6, que são as papilas ou glândulas retais. Apesar de estarem presentes no trato digestivo, as papilas retais são consideradas como estruturas do sistema de regulação do equilíbrio iônico, pois são responsáveis pela maior parte da reabsorção de água e sais que ocorrem no reto (Cruz-Landim et al., 1969). Essas papilas encontram-se em número, formas e posições variáveis de acordo com a espécie. Em *Peponapis pruinosa* as papilas são 6, e se distribuem na região mediana do reto, apresentando uma relação comprimento-largura de 1,5: 1 (Mathewson, 1965). *Apis indica* apresenta 6 papilas retais, em cujas células o núcleo de aspecto irregular localiza-se no centro ou na base (Kapil, 1959). Em outras abelhas encontra-se número variável de papilas (Cruz-Landim et al., 1969 e 1971; Cruz-Landim & Rodrigues, 1971). Em outras ainda, as papilas retais variam muito mais quanto à forma e posição, em que se situam na parede do reto, ou mesmo podem estar ausentes, como ocorre em machos de *Oxaea flavescens*, *Thygater analis* e *Bombus atratus*. Nestas espécies ocorrem grupos de células mesodérmicas, junto ao reto. Essas células são semelhantes às células pericárdicas (Ferreira & Cruz-Landim, 1969).

No reto da formiga *Camponotus pennsylvanicus*, são encontradas seis papilas retais (Forbes, 1956). O número de papilas retais é um dos caracteres abordados por Caetano & Cruz-Landim (1972), em espécies do gênero *Atta*

(*laevigata*, *bisphaerica* e *sexdens rubropilosa*), onde encontra-se um número de 3, constante para todas as castas das espécies estudadas. A posição destas, na parede do reto, varia um pouco, pois situam-se, ou na região anterior, ou na mediana.

Como exposto, o tubo digestivo dos himenópteros parece ser bastante uniforme quanto à organização geral. Entretanto, os poucos trabalhos comparativos realizados, mostram diferenças inter e intra-específicas (no caso das castas dos himenópteros sociais), em detalhes de organização, que ainda não foram convenientemente estudados.

O presente trabalho apresenta um estudo comparativo do tubo digestivo de várias espécies da subfamília Myrmicinae. Sempre que possível são feitas comparações entre castas e sexos inter e intra especificamente. As variações pesquisadas para o tubo digestivo referem-se ao grau de desenvolvimento das diferentes partes e à morfologia e histologia apresentadas. São também estudados os tubos de Malpighi e papilas retais como estruturas intimamente ligadas ao trato digestivo.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Para a confecção do presente trabalho foram usadas várias espécies da subfamília Myrmicinae, com ocorrência na região de Rio Claro, embora muitas vezes coletadas em outras regiões (Tabela 1).

2.1. Morfologia

Para o estudo da morfologia usou-se, sempre que possível, material fresco. Quando não foi possível, devido à distância da região de coleta ao laboratório, usou-se a técnica de congelamento dos espécimens e transporte em gelo. O material fresco coletado foi transportado para o laboratório, anestesiado com vapor de éter, e dissecado em placa de dissecação com solução fisiológica tamponada para insetos, sob estereomicroscópio Zeiss.

Medidas do comprimento e maior largura das diferentes partes do trato digestivo foram obtidas, com auxílio de ocular micrométrica, após o material ter sido estirado sobre uma lâmina com solução fisiológica, sobre um fundo escuro. As medidas foram convertidas para micrômetros.

Para cada medida de cada região do trato digestivo, foram utilizados no mínimo 5 indivíduos. Das cinco medidas de cada região extraiu-se uma média aritmética para o comprimento e para a largura.

Para a obtenção da porcentagem a que cada região do tubo digestivo corresponde, usou-se a fórmula:

$$\% = \frac{\text{Média da região}}{\text{Somatória das medidas de cada indivíduo}} \times 100$$

O material, após ter sido medido, foi desenhado com auxílio de câmara clara Zeiss, adaptada ao estereomicroscópio.

As válvulas cardíacas, devido ao tamanho diminuto, não foram desenhadas com auxílio da câmara clara, e nas figuras estão em escala diferente daquela do trato digestivo correspondente.

2.2. Histologia

O material foi dissecado, como já descrito, e o aparelho digestivo fixado em Bouin; após o que, seguiu-se a desidratação e diafanização em bateria

de álcool e xilol, e posterior inclusão em parafina. O material incluído foi cortado com 7 micrômetros de espessura, montado em lâminas e corados com hematoxilina-eosina (H-E). Para examinar e fotografar o material usou-se Fotomicroscópio Zeiss.

Das espécies do gênero *Atta*, utilizou-se indivíduos de todas as castas que compõem o formigueiro a saber: içá (rainha ou fêmea fértil), bitu (macho), soldado, operária e jardineiras, sendo essas três últimas castas formadas por fêmeas estéreis de acordo com Mariconi (1970). A casta das jardineiras não está ainda muito bem definida, sendo constituída por formigas que apresentam tamanho até 2mm.

Para as demais espécies, utilizou-se a casta das operárias por ser a mais numerosa, e portanto, com maior facilidade de coleta, pois é facilmente encontrada fora do formigueiro.

3. RESULTADOS

Na descrição dos resultados do presente trabalho, a anatomia do tubo digestivo é apresentada separadamente da histologia. Dadas as pequenas variações presentes de casta para casta ou de espécie para espécie, os resultados são apresentados em conjunto, chamando-se apenas a atenção para as discrepâncias. As medidas, tomadas ao longo do trato digestivo, são consideradas como parte de suas características anatômicas.

Os resultados referentes a *Atta* são apresentados em primeiro lugar, e separadamente dos outros gêneros, pois o estudo destas formigas constitui o ponto de partida para o presente trabalho. Justifica-se ainda esta separação, pelo fato de, neste caso, terem sido estudadas todas as classes de indivíduos presentes no formigueiro, enquanto que para as outras formigas, foram estudadas apenas as operárias.

3.1. Características Anatômicas do Tubo Digestivo de *Atta*

O tubo digestivo das quatro espécies de *Atta* estudadas em suas várias castas, mostrou-se sempre constituído das partes usualmente presentes nos himenópteros: cavidade bucal, faringe, esôfago, papo, proventrículo, ventrículo, intestino fino e reto. As relações entre essas partes é também a usual para os himenópteros e insetos em geral.

As figuras 1a, 2a, 3a, 4a e 5a mostram o tubo digestivo de *Atta capiguara*, onde se vêem estrias transversais na região mediano-posterior do palato. Estas estrias são encontradas somente em machos e nas castas obreiras; não aparecem em rainhas (içás). A faringe e o esôfago são um tubo simples e contínuo; o papo aparece como um saco amplo, e quase sempre enrugado; o pescoço do proventrículo mostra-se como um tubo curto ligando o papo ao ventrículo, e esse tem forma cilíndrica e superfície lisa. Posterior ao ventrículo está o intestino fino, que também é um tubo liso, porém com diâmetro bem maior que o das demais estruturas tubulares anteriores. No final do tubo digestivo aparece uma estrutura sacular muito ampla que é o reto.

O aspecto geral dos proventrículos, das castas dessa espécie, pode ser observado nas figuras 1b, 2b, 3b, 4b e 5b, sendo que as válvulas cardíacas (V.C.) apresentam forma globosa com um canal central, cuja extremidade distal é mais ampla que a extremidade proximal, conferindo a esse canal o aspecto de um funil com o maior diâmetro voltado para o ventrículo.

Em *Atta laevigata* (figs. 6a, 7a, 8a, 9a e 10a) como única diferença entre as castas, nota-se que as jardineiras apresentam uma pequena dilatação

abaixo da inserção dos túbulos de Malpighi. Os proventrículos dessa espécie (figuras 6b, 7b, 8b, 9b e 10b) são muito semelhantes aos de *A. capiguara*, diferindo por ondulações que aparecem nas aberturas das válvulas cardíacas de içás e bitus.

As demais espécies estudadas, *A. bisphaerica* e *A. sexdens rubropilosa* são iguais às anteriormente descritas.

Os resultados das medidas das várias regiões do tubo digestivo, das diferentes castas das várias espécies de *Atta*, constam das Tabelas II, III, IV e V. Observa-se que em *Atta capiguara*, ao esfôago coube sempre a maior porção do comprimento do tubo digestivo. Em içás, soldados e jardineiras desta espécie, a menor porção foi o pescoço do proventrículo, e em bitus e operárias a menor porção foi a faringe. O tamanho relativo do papo é maior em jardineiras do que em içás, e o ventrículo apresenta relação inversa. Já o intestino fino varia muito. O tamanho do reto segue de perto o do ventrículo, nas castas ápteras, mas nas aladas apresenta diferenças maiores.

Em *Atta laevigata*, as formas aladas apresentam papo muito reduzido, constituindo a menor porção do tubo digestivo. As demais porções de um modo geral, seguem o padrão encontrado na espécie anterior.

As medidas dos tubos digestivos, das diferentes castas de *Atta bisphaerica* mostram que a menor porção do trato digestivo, nas formas aladas, coube à faringe, enquanto nos não alados, ao pescoço do proventrículo.

Em *Atta sexdens rubropilosa*, novamente encontramos o papo como a menor porção do tubo digestivo, em içás e soldados. Nos bitus e operárias a menor porção foi o pescoço do proventrículo, e nas jardineiras essa posição coube à faringe.

Em todas as espécies de *Atta*, as jardineiras apresentam, proporcionalmente ao tamanho do tubo digestivo, o maior papo.

Na intenção de melhor comparar as variações de comprimento encontradas, foram construídos os histogramas constantes das Figuras 11, 12 e 13. Na figura 11, para cada região do trato digestivo nas quatro espécies estudadas, são apresentados superpostos os valores obtidos para as várias castas. Nas figuras 12 e 13, apresentam-se superpostos os valores obtidos para as diferentes espécies estudadas, em cada casta. Observa-se pelos histogramas, que as várias regiões comportam-se diferentes entre as várias espécies e castas estudadas, não existindo portanto um padrão básico. Fazem exceção as jardineiras, que apresentaram um maior número de regiões que são, proporcionalmente, maiores que as das demais castas.

3.2. Características Anatômicas do Tubo Digestivo de *Solenopsis saevissima*, *Cephalotes atratus* e *Zacryptocerus clypeatus*

Como os estudos em *Atta* demonstraram a irrelevância da proporção de certas regiões do trato digestivo em relação às suas funções, para estas espécies foram suprimidas as medidas da faringe e do esfôago. Os resultados das medidas estão resumidos na tabela VI.

Foram usadas apenas as operárias, tendo em vista que a separação em castas nestas espécies não é bem conhecida. Consideram-se operárias, as formas ápteras que aparecem em grande quantidade fora do formigueiro, realizando trabalho de aprovisionamento. Segue a média dos comprimentos do gáster em mm, obtido de dez operárias do gênero *Atta* e dos 3 gêneros apresentados nessa parte do trabalho, à guisa de comparações: *Atta sexdens rubropilosa* 2,16 mm; *A. capiguara* 2,11 mm; *A. laevigata* 2,26 mm; *A. bisphaerica* 2,0 mm; *S. saevissima* 1,2 mm; *C. atratus* 3,70 mm; *Z. clypeatus*

3 mm. Do mesmo modo, seguem as medidas do gáster das jardineiras das várias espécies do gênero *Atta*, cujos tamanhos são muito próximos ao de operárias de *S. saevissima*: *A. sexdens rubropilosa* 0,78 mm; *A. capiguara* 0,70 mm; *A. laevigata* 0,84 mm e *A. bisphaerica* 0,94 mm.

3.2.1. *Solenopsis saevissima*

Nas medidas (Tabela VI), vê-se que ao ventrículo e ao reto corresponde quase a mesma proporção do trato digestivo, sendo portanto muito pequena a diferença entre as duas regiões; ao pescoço do proventrículo, cabe a menor porção do trato digestivo. O aspecto geral do trato digestivo dessa espécie é bastante semelhante ao descrito para as *Atta*, destacando-se o pequeno comprimento do intestino fino (fig. 14). O proventrículo é simples, e a válvula cardíaca elíptica é mais longa que o observado até aqui.

3.2.2. *Cephalotes atratus*

O intestino fino ocupa a maior porção do comprimento do trato digestivo, e o pescoço do proventrículo a menor porção. O ventrículo dessa espécie é bem maior que o reto, apesar de na figura 15, isso não ter ficado muito evidente. Pela mesma figura, pode-se ver que o intestino fino apresenta uma banda escura na porção mediana, e o proventrículo possui uma região dentro do papo, o bulbo, que neste estudo aparece pela primeira vez. O bulbo, nesta espécie, apresenta-se como uma dilatação globosa no interior do papo, com cutícula espessa de cor marrom escura. A válvula cardíaca é diminuta projetando-se para o lúmen do ventrículo.

3.2.3. *Zacryptocerus clypeatus*

Como na espécie anterior, o intestino fino ocupa a maior porção do comprimento do tubo digestivo, e o pescoço do proventrículo a menor parte. Nesta espécie o reto é mais longo que o ventrículo, e este menor que o papo.

O aspecto geral do trato digestivo (fig. 16) é bastante semelhante ao descrito para *Cephalotes atratus*. O papo mostra-se, quando vazio, com dobras regulares na periferia. Nos dois aspectos do proventrículo apresentados na figura 16, pode ser visto que o bulbo está também presente, mas o grande número de estriações na cutícula que recobre essa região, é uma característica observada pela primeira vez, neste estudo. A válvula cardíaca é bem reduzida.

C. atratus e *Z. clypeatus* diferem das espécies de *Atta* e de *Solenopsis* por apresentarem o proventrículo com estrutura mais complexa.

As operárias de *S. saevissima*, *C. atratus* e *Z. clypeatus* são iguais às içãs de *Atta*, por não apresentarem as estrias transversais no pátalo.

3.3. Características anatômicas dos túbulos de Malpighi de *Atta*

O número de túbulos de Malpighi encontrado para as diferentes castas das diferentes espécies estudadas, está sintetizado na Tabela VII, onde pode-se observar que o número de túbulos decresce de içãs até jardineiras, gradativamente.

Observa-se também, que numa mesma casta, em espécies diferentes, geralmente o número de túbulos é diferente, pouco são os casos dos túbulos serem em número igual (alguns soldados, algumas operárias e algumas jardineiras). Afora a quantidade, os túbulos de Malpighi não diferem em nada entre si, como pode ser observado nas figuras de 1 a 10.

3.4. Túbulos de Malpighi nas demais espécies estudadas

Na relação abaixo, encontram-se os números de túbulos de Malpighi das operárias das demais espécies estudadas da subfamília Myrmicinae.

1. *Solenopsis saevissima* 6 túbulos
2. *Cephalotes atratus* 6 túbulos
3. *Zacryptocerus clypeatus* 6 túbulos

Com exceção da espécie *Solenopsis saevissima*, que apresenta os túbulos de Malpighi ligados à superfície externa do reto (fig. 14), as demais espécies (figs. 15 e 16) apresentam os túbulos de Malpighi livres na cavidade do corpo.

3.5. Papilas Retais

A Tabela VIII mostra um resumo das observações das papilas retais nas quatro espécies de formigas do gênero *Atta*. Nota-se que o número de papilas é constante (3), com exceção dos bitus de *Atta capiguara*, que apresentam 3 ou 4. Quanto à forma, verifica-se que existem papilas muito alongadas formando verdadeiros cilindros longitudinais, e papilas perfeitamente globulares (com diâmetros iguais nos sentidos longitudinal e transversal) e ainda papilas com formas intermediárias entre esses dois extremos. Nota-se nitidamente 3 passos intermediários, que chamamos de papilas elípticas longas (ligeiramente mais curtas que as cilíndricas); elípticas curtas (mais largas e mais curtas que as anteriores) e papilas ovais (ligeiramente mais longas do que as globulares). As formas menos alongadas são mais frequentes. As papilas retais apresentam localização preferencialmente mediana, com espécimens fugindo deste modelo e apresentando ou as papilas na região anterior, como as içás de *Atta capiguara* e *Atta sexdens rubropilosa* ou na região posterior do reto, como as jardineiras de *Atta sexdens rubropilosa*. As formas e posições das papilas, em *Atta*, podem ser observadas nas figuras de 1 a 10.

Em operárias das demais espécies estudadas observou-se o seguinte: em *Solenopsis saevissima* há 3 papilas ovais, localizadas mais posteriormente no reto; em *Cephalotes atratus* há também 3 papilas, porém globulares e localizadas medianamente no reto; e em *Zacryptocerus clypeatus*, existem 3 papilas circulares na região posterior do reto.

Nota-se assim que o número de papilas retais é 3 (três) e que a posição varia sendo mais frequente na região mediana.

3.6. Características Histológicas do Tubo Digestivo

3.6.1. Histologia do Tubo Digestivo das *Atta*

A cavidade bucal, com exceção daquela das rainhas, apresenta o palato com dobras transversais dirigida para a frente, de maneira que em cortes longitudinais aparecem como dentes esclerotizados voltados para frente.

Em todas as içás, o esôfago apresenta-se como um tubo fino, pregueado longitudinalmente, em geral com 6 pregas. De dentro para fora, encontramos inicialmente a cutícula, com ligeira acidofilia. Abaixo da cutícula, e a esta aderido, encontra-se um epitélio de células baixas, com citoplasma levemente basófilo. Externamente encontra-se a musculatura, bem desenvolvida, com células altamente acidófilas.

O papo é muito semelhante ao esôfago, exceto pelas pregas irregulares, e por apresentar-se dilatado. A cutícula que o reveste internamente apresenta

baixa acidofilia. Abaixo desta, acha-se um epitélio de células bem achatadas levemente basófilas, e mais externamente encontram-se fibras musculares acidófilas. Tanto no papo como no proventrículo, encontram-se duas camadas musculares descontínuas, sendo a interna longitudinal e a externa circular.

Não foi notada qualquer especialização histológica na região do proventrículo, no sentido de formar o bulbo do proventrículo ou seu correspondente. A cutícula em continuação à do papo, e que recobre o lúmen do pescoço do proventrículo, mostra-se ligeiramente basófila.

O ventrículo, mostra-se com uma grande quantidade de células generativas basófilas e com forma globular, formando pequenas grupos na base das células digestivas, (figs. 18c, 19a e c). Essas células parecem ser mais numerosas nas içãs e bitus de *Atta sexdens rubropilosa*, do que nas mesmas castas, das outras espécies. As células digestivas são muito altas, acidófilas, e aparentemente de um só tipo. Com frequência, apresentam as extremidades apicais dilatadas e até rompidas. Não foi observada a membrana peritrófica nas espécies estudadas. Fazem exceção os soldados de *Atta bisphaerica*, que apresentam estruturas membranosas na região da válvula cardíaca (fig. 18b), sugerindo a existência daquela membrana.

O intestino delgado apresenta cutícula revestindo todo o lúmen, e sob esta, grande quantidade de pontuações escuras de natureza ainda desconhecida. Ainda, abaixo da cutícula, encontra-se um epitélio de células prismáticas, levemente acidófilas, e mais externamente, encontram-se os pacotes de musculatura cujo citoplasma apresenta alta acidofilia.

Seguindo-se ao intestino fino, está o reto que é uma estrutura bastante ampla e cuja parede tem a face interna revestida por uma cutícula levemente basófila. Sob esta, acha-se um epitélio de células achatadas, levemente basófilas. Na face externa do reto encontram-se poucas fibras musculares altamente acidófilas.

Nos bitus, o aspecto geral do trato digestivo não difere muito daquele descrito para as içãs. Na figura 20f, aparece um aspecto do intestino fino. No reto desses insetos ocorre maior quantidade de musculatura, do que aquela observada em içãs.

Os soldados mostram a cutícula do proventrículo, ligeiramente acidófila. Não se observam as pontuações escuras sob a cutícula do intestino delgado, como ocorre nas duas castas anteriores (fig. 20b). No reto, as células do epitélio mostram maior basofilia no citoplasma do que no núcleo.

Os aspectos histológicos do trato digestivo das operárias mostra-se sem qualquer alteração em relação ao descrito para as outras castas.

As jardineiras apresentam células epiteliais do ventrículo e do intestino fino com citoplasma basófilo.

Todas as espécies de *Atta*, apresentam as mesmas características histológicas nas diferentes castas, variando apenas a altura, e a basofilia das células em algumas regiões e a coloração da cutícula.

Nos soldados de *Atta laevigata*, foi observada a presença das mesmas pontuações escuras sob a cutícula do intestino fino, que nas outras espécies foram encontradas apenas em içãs e bitus (figs. 20c e f). Em compensação, essas pontuações nesta espécie, estão ausentes nas içãs.

Nas espécies que apresentam dilatação na desembocadura dos tubos de Malpighi (*Atta laevigata* e *Atta sexdens rubropilosa*), a região denominada "bexiga" apresenta uma transição entre o tipo de epitélio do ventrículo e aquele do intestino fino (fig. 19c). As células epiteliais, semelhantes às do intestino fino, apresentam pontos refringentes no interior.

3.7. Histologia do Tubo Digestivo de operárias de *Solenopsis saevissima*, *Cephalotes atratus* e *Zacryptocerus clypeatus*

3.7.1. *Solenopsis saevissima*

A cutícula que reveste internamente o papo dessa espécie, cora-se levemente pela hematoxilina.

O bulbo do proventrículo, histologicamente nada mais é que uma pequena projeção do pescoço do proventrículo, para o interior do papo. A cutícula do pescoço do proventrículo apresenta-se intensamente corada, pela hematoxilina.

As células digestivas do ventrículo são baixas e com bordo estriado muito grande. As células generativas são basófilas, e não ficam junto à base das células digestivas, mas pouco acima desta, entre as células digestivas. O epitélio do intestino fino, encontra-se recoberto por uma cutícula marrom escura. Um aspecto do reto pode ser visto na figura 21c.

3.7.2. *Cephalotes atratus*

A musculatura do papo nesta espécie é muito desenvolvida. O bulbo do proventrículo apresenta-se com uma cutícula de coloração laranja muito forte, e é sulcada em toda a superfície. Nestes sulcos, a cutícula apresenta espinhos com aspecto arborescente, e nas regiões entre os sulcos ela é bastante irregular (fig. 17d e 18a). As células epiteliais do bulbo apresentam ligeira basofilia, e o mesmo ocorre com as células epiteliais do pescoço. Da região da válvula cardíaca projeta-se a membrana peritrófica, muito pouco visível, levemente corada pela hematoxilina, e que aparece, com segurança, pela primeira vez neste estudo.

No ventrículo, o citoplasma das células generativas mostram-se com alta basofilia; já as células digestivas reagem fracamente aos dois processos de coloração e apresentam, em seu citoplasma, grande quantidade de pequenos grânulos arredondados bem escuros.

O intestino fino (fig. 21a), apresenta duas regiões distintas: uma proximal onde as células do epitélio são baixas, com alta afinidade pela hematoxilina e as fibras musculares são bem desenvolvidas e em grande quantidade; e uma região distal, onde as células epiteliais são mais altas, com fraca basofilia, e as fibras musculares são poucas e menos desenvolvidas que as da região anterior. Essas regiões correspondem àquelas distinguíveis anatomicamente como mais escura e mais clara.

O reto apresenta internamente uma cutícula com coloração marrom, e externamente, uma grande quantidade de fibras musculares grossas.

3.7.3. *Zacryptocerus clypeatus*

As fibras musculares que envolvem o papo dessa formiga são pouco desenvolvidas. O bulbo do proventrículo possui uma cutícula com coloração escura no centro e alaranjada à medida que se dirige para a periferia, ou o local onde essa cutícula apresenta os espinhos arborescentes (fig. 17c). Revestindo o lúmen do pescoço do proventrículo há uma cutícula bem desenvolvida (fig. 18d) apresentando grande quantidade de projeções, em forma de espinhos, voltadas para o lúmen e facilmente vistas em cortes transversais.

A membrana peritrófica é de difícil observação e apresenta-se fracamente basófila. As células do epitélio ventricular têm citoplasma com alta basofilia.

O intestino fino dessa espécie é idêntico àquele da espécie anterior.

3.8. Túbulos de Malpighi

Os túbulos de Malpighi, têm ligação direta com o tubo digestivo, pois essa é a via usada para o lançamento dos excretas, no meio externo. Histologicamente, apresentam-se formados por células piramidais ou cúbicas, com núcleos numa posição mediana ou basal bem visíveis. No núcleo observa-se a presença de um, dois ou três nucléolos.

Em corte transversal nota-se que esses túbulos são formados por três a cinco células. Na região distal dos túbulos o lúmen é geralmente pequeno ou inexistente, com conteúdo claro, quase incolor, enquanto na porção proximal as células são mais baixas, o lúmen maior, e ocorre maior concentração do conteúdo, tornando essa região mais escura.

Algumas espécies de formiga estudadas, apresentam ainda uma granulação grosseira, esférica, e na maioria das vezes escura, no interior da célula, e/ou no lúmen dos túbulos de Malpighi. Tais granulações, foram também observadas no ventrículo de certas castas, em algumas espécies de *Atta*. Os aspectos dos túbulos de Malpighi descritos acima, podem ser observados nas figuras 19b e c, 20a, c e d e 21c. Nessa última é mostrada a ligação do túbulo de Malpighi ao reto, em *Solenopsis saevissima*, formando os criptonefrídios. Nota-se que nessa região, o epitélio do reto é ainda mais delgado.

3.9. Papilas Retais

As papilas retais são constituídas de células altas, que apresentam núcleos grandes e bem destacados. Entre as células ocorrem espaços intracelulares, bem evidentes, e que são preenchidos por material amorfo, acidófilo. O citoplasma dessas células, apresenta menor acidofilia que o espaço intercelular (fig. 21b). As papilas retais, apresentam-se convexas na face voltada para o lúmen do reto, que é recoberta por uma cutícula mais esclerotizada. Nos bordos dessa cutícula ocorre um espessamento, que forma um reforço em anel no contacto com a cutícula do reto. Na face que fica voltada para a parede do reto, entre a parede e as células da papila, ocorre um espaço vazio, o lúmen da papila retal (fig. 21b).

O epitélio que a constitui é uma diferenciação da parede do reto, e é com ela contínuo. O fechamento do lúmen na papila do lado externo, é feito por uma camada de células achatadas, altamente basófilas, que não é contínua com o epitélio retal.

Os aspectos histológicos descritos acima, e a morfologia geral dessas papilas, podem ser observadas nas figuras 21b, c e d.

4. Discussão

4.1. Tubo Digestivo

As formigas apresentam o trato digestivo com comprimento muito variado. Uma parte dessas variações é devidas às diferenças do tamanho que esses insetos apresentam, como é o caso, provavelmente, do comprimento total do tubo digestivo e o comprimento do esôfago. Porém, calculando-se a porcentagem que cabe a cada região do trato digestivo, torna-se evidente que existem variações, independentes do tamanho do inseto. Existem certas regiões que são, proporcionalmente, bem maiores nos indivíduos pequenos, que nos grandes, como é o caso do papo das jardineiras e das outras castas. Essa diferença é ainda mais evidente, quando comparadas às formas aladas.

A dificuldade na análise dos resultados obtidos, com relação à alimentação ou função da casta, está no fato de estes comportamentos não estarem bem determinados. Contudo é sabido, que as saúvas têm uma dieta,

que consiste somente do fungo que cultivam no formigueiro (Mariconi, 1970). Segundo Kiyari (1973), o micélio seco desse fungo é composto por cerca de 43% de proteínas, o que nos faz esperar um tubo digestivo não muito longo, e de comprimento mais ou menos semelhante, em todas as espécies de *Atta*. Verificamos pelas tabelas apresentadas, que de fato os comprimentos totais dos tubos digestivos, apresentam apenas variações atribuíveis às variações de tamanho, dos indivíduos estudados. Assim as içás, que são os maiores indivíduos, tem os tubos digestivos mais longos, seguidas pelos bitus, soldados, operárias e jardineiras, nessa seqüência.

As diferenças encontradas de casta para casta, se admitirmos que todas têm a mesma alimentação, devem ser atribuídas às suas funções. Contudo, a determinação das castas nas saúvas é ainda um tanto incerta. Hebling (1973), em seu estudo sobre a taxa metabólica das castas de saúva, verificou que, de maneira geral, as castas menores (de menor peso — operárias) apresentavam uma taxa metabólica maior, que as castas maiores, (soldados, bitus e içás). Contudo os bitus, sendo bem maiores que os soldados, tinham taxa metabólica pouco mais baixa que esses. A razão dessa diferença, é ainda desconhecida, mas possivelmente atribuível, à sua função estritamente reprodutiva, e vida muito curta. Isso dá a idéia de que, a determinação das castas, é algo muito elaborado evolutivamente, e que o padrão de tamanho é pouco, para se distinguir uma casta de outra.

Como as funções desempenhadas no formigueiro, pelas diferentes castas das saúvas, são pouco conhecidas, fica difícil relacionar as diferenças obtidas entre as castas, com o seu comportamento. O padrão de variação parece que não é sempre o mesmo de espécie para espécie (figs. 11, 12 e 13). Contudo, fica claro nas tabelas e gráficos apresentados, que as jardineiras têm sempre o papo maior, o que talvez se deva à função de alimentadoras da cria. Certas formigas cortadeiras, regurgitam alimento líquido armazenando no papo para as larvas (Weber, 1972).

A comparação das diversas operárias de *Atta*, com as operárias de *Cephalotes* e *Zacryptocerus*, mostrou que essas duas últimas, apresentam trato digestivo sensivelmente maior que aquelas outras, embora apresentem aproximadamente o mesmo tamanho. Atribui-se essa diferença ao tipo de alimentação que esses insetos apresentam. As *Atta* têm uma dieta rica em proteínas, e a dieta das outras duas é rica em açúcares. Já *Solenopsis*, que tem tamanho próximo ao das jardineiras das saúvas, têm comprimento do trato digestivo igual ao dessas, embora as *Solenopsis* sejam onívoras.

O comprimento do tubo digestivo, não é a única diferença apresentada por *Cephalotes* e *Zacryptocerus*, em relação às *Atta*. Elas apresentam sempre o proventrículo mais complexo, com bulbo bem definido no interior do papo, e a presença de membrana peritrófica, que apesar de ser pouco evidente, ocorre em *Cephalotes* e *Zacryptocerus*, e não ocorre em qualquer casta de *Atta*.

Solenopsis é, em tudo, mais semelhante às *Atta*, apresentando um bulbo do proventrículo apenas incipiente.

Pelas características anatômicas das espécies de *Atta* estudadas, as que mais se aproximam, entre si, são *A. laevigata* e *Atta sexdens rubropilosa*, que têm em comum o maior número de características como: "bexiga"; comprimento semelhante do tubo digestivo em maior número de castas; proporcionalidade semelhante das partes nas diferentes castas; e o número dos túbulos de Malpighi, nas diferentes castas.

O esôfago foi uma das regiões do trato digestivo que apresentou maiores variações no comprimento, quando do estudo comparativo entre espécies

e castas realizado por Caetano & Cruz-Landim (1972). No presente estudo, o esfôfago, em todas as espécies e castas estudadas, foi também a parte do tubo digestivo que apresentou maior porcentagem do comprimento total, embora sem qualquer variação na morfologia e mesmo na histologia.

O tamanho do papo varia também de uma para outra casta, assim, as operárias de *Apis* têm o papo maior que os machos e rainhas (Snodgrass, 1956), devido à função que o papo apresenta nas operárias. Nas formigas de mel, de acordo com Wheeler (1926), o papo além de conter o nectar que será convertido em mel, atua como estômago social, onde o alimento a ser regurgitado para outras formigas é carregado. Forbes (1956), afirma que em machos de *Camponotus pennsylvanicus*, o papo ocupa a maior parte da região anterior do 1.º segmento abdominal. Em concordância com tais fatos, as castas obreiras das 4 espécies de *Atta* estudadas, apresentam, proporcionalmente, um papo muito maior que as castas aladas; no mínimo o dobro, se comparada as castas aladas às jardineiras, como já havíamos dito anteriormente.

Nas demais espécies estudadas, o papo mostrou-se muito maior que nas *Atta*, o que leva a crer na sua utilização, como meio de transporte de alimento para o interior do ninho. Tal suposição é baseada no fato de que, o papo destes insetos é muito mais uma região de armazenamento, do que de digestão ou de absorção; pois aí não ocorrem quaisquer tipos de glândulas, principalmente digestivas. A digestão que porventura aí ocorra, faz-se por conta das enzimas salivares ou daquelas regurgitadas do ventrículo (Wheeler, 1926; Snodgrass, 1956; Wigglesworth, 1974 e Chapman, 1975). A absorção pelo papo, é de pequena monta pois ele é impermeável à água, embora em baratas, não seja impermeável ao azeite de oliva e outras substâncias gordurosas (Wigglesworth, 1974). Histologicamente, o papo não difere em nada do esfôfago, sendo mesmo considerado por Snodgrass (1956) e Chapman (1975) como sendo uma expansão dele.

Em *Atta* o papo mostrou-se com poucas fibras musculares na sua superfície, o mesmo ocorrendo com *Solenopsis saevissima* e *Zacryptocerus clypeatus*. No entanto, em *Cephalotes atratus*, a musculatura é muito bem desenvolvida.

Anatomica e histologicamente, as partes do tubo digestivo que apresentaram maiores variações foram, a cavidade bucal e o proventrículo.

O palato bucal apresentando estrias esclerotizadas transversais tem, segundo Wheeler (1926) e Eisner (1957), a função de reter partículas sólidas, nas formigas que se alimentam de material líquido. Tal estrutura ocorre em todas as espécies e castas do gênero *Atta*, com exceção das içãs onde o palato é liso. Nas demais espécies estudadas o palato é também liso, o que, segundo Eisner (1957), é característica de formigas cuja alimentação se baseia em líquidos ou partículas muito pequenas como grãos de pólen, esporos ou que apresentem outro filtro no tubo digestivo.

O outro filtro mencionado, seria o bulbo do proventrículo. Essa estrutura é encontrada em *Cephalotes* e *Zacryptocerus*, onde é constituído por um bulbo lobulado, com o lúmen revestido por cutícula cheia de espinhos plumosos, que para ele se projetam, formando um filtro muito eficiente.

No caso das abelhas, a função do bulbo do proventrículo é separar as partículas sólidas, em suspensão no líquido contido no papo (Chapman, 1975). Nesse caso, os lábios do bulbo realizam movimentos de abertura e fechamento, e a cada um destes, faz com seus espinhos uma espécie de rastelamento do néctar do papo, captando os grãos de pólen que são então encaminhados para o ventrículo.

Nas formigas estudadas, a seleção do alimento ingerido parece ser diferente. No caso de todas as castas de *Atta*, com exceção das içás, a seleção se daria na cavidade bucal. No caso das içás, que provavelmente são alimentadas com líquidos pelas jardineiras à maneira como ocorre com outras rainhas de insetos sociais, não haveria necessidade de seleção e, portanto, estariam ausentes tanto o palato estriado como o bulbo do proventrículo. No caso de *Cephalotes* e *Zacryptocerus*, a seleção seria feita no proventrículo daí a ausência do palato estriado. Contudo, a fragilidade da musculatura do bulbo do proventrículo, nestas formigas quando comparada com as abelhas, parece sugerir que realmente sua função é de um filtro, e não de um separador, ou seja, os lábios parecem ser pouco móveis e não realizar os movimentos de rastelamento, de maneira que o resultado seria inverso, o líquido passaria para o ventrículo e os sólidos seriam retidos no papo. *Solenopsis* que é uma formiga onívora, não tem palato estriado e também não tem bulbo do proventrículo, o que leva a supor que esta espécie não realiza qualquer seleção do alimento que deve passar para o ventrículo.

Como já foi dito anteriormente, a membrana peritrófica, que é uma estrutura diretamente relacionada à alimentação, só é encontrada nas duas espécies que apresentam bulbo do proventrículo. *Solenopsis*, que não apresenta qualquer aparelho selecionador de alimentos, esperava-se por esse motivo, encontrar a membrana peritrófica como uma estrutura protetora do ventrículo, tal porém não se verificou.

O proventrículo, segundo Wheeler (1926), é algo mais que a simples ligação, entre o papo e o estômago. É uma estrutura que serve ao represamento do alimento líquido, que deverá permanecer no estômago social ou papo, o qual tem as funções de o transportar ou controlar a alimentação dos demais membros da colônia. Assim sendo o proventrículo tem uma função social muito importante, além da função de bombear o fluido do trato digestivo, e de filtrar o alimento líquido contido no papo, para o ventrículo (Einer, 1957; Wigglesworth, 1974). Wheeler (1926), apresenta alguns tipos de proventrículo, dentre os quais o de *Atta sexdens*. Este se mostra bastante semelhante, ou mesmo igual, aquele por nós encontrado nas diferentes castas, e espécies do gênero *Atta*. É também muito semelhante ao de *Solenopsis*. O proventrículo de *Cryptocerus atratus*, por outro lado, chamou-nos a atenção pela semelhança na morfologia geral, com aqueles de *Cephalotes* e *Zacryptocerus*.

O pescoço do proventrículo apresenta projeções do seu revestimento cuticular que podem completar a ação do bulbo. Além disso, a musculatura mais desenvolvida que nas demais regiões do intestino anterior, pode significar a função de esfíncter para essa região. Em *Zacryptocerus*, a musculatura é mais desenvolvida que nas demais espécies. O epitélio formado por células cúbicas, apresenta uma cutícula que emite projeções para a luz do tubo. Essas projeções são poucas em *Atta*, *Solenopsis* e *Cephalotes*, porém *Zacryptocerus* apresenta inúmeras projeções grandes.

A válvula cardíaca é considerada a última parte do intestino anterior, e nada mais é que uma projeção, deste, no interior do ventrículo. Tal projeção apresenta parede dupla, em consequência da dobra que o epitélio faz para formá-la. Para Tosi (1895), a morfologia da válvula cardíaca pode ser um elemento de valia para se fazer correlações filogenéticas. Porém ele mesmo diz, tal elemento é insuficiente por si só. O fato é que ocorrem variações na morfologia dessa estrutura, de grupo para grupo, como o que foi descrito por Tosi para abelhas.

A válvula cardíaca parece ter a função primária de evitar que o alimento, contido no ventrículo, retorne ao papo. Em certos casos, entre as

duas camadas de epitélio que formam a válvula cardíaca, ocorrem fibras musculares longitudinais que percorrem todo o comprimento da válvula. No entanto, a musculatura circular não avança além do limite de inserção do intestino anterior no intestino médio, porção distal do pescoço do proventrículo (Wigglesworth, 1974).

Neste estudo, a válvula cardíaca apresentou forma bastante variada, desde redonda até cilíndrica. Tal variação ocorre não só entre as espécies, mas também entre as castas estudadas, isto torna difícil o estabelecimento do significado das variações para cada tipo de indivíduo, (Caetano & Cruz-Landim, 1972). A válvula cardíaca de soldado de *Atta sexdens rubropilosa* apresenta o maior diâmetro do lúmen voltado para o ventrículo.

Histologicamente, a válvula cardíaca é bastante semelhante ao descrito por outros autores. Em nenhum dos casos, são observadas as fibras musculares longitudinais, por entre as duas camadas de epitélio que a forma.

As demais regiões do trato digestivo das formigas estudadas, não mostram diferenças significativas daquele padrão conhecido, para outras formigas (Forbes, 1956; Jeantet, 1971; Caetano & Cruz-Landim, 1975b). O mesmo ocorre entre as espécies aqui estudadas, com exceção de alguns pontos os quais serão considerados a seguir.

A membrana peritrófica não se encontra em *Atta* e *Solenopsis*, o que concorda com os dados obtidos, para machos de *Camponotus pennsylvanicus*, por Forbes (1956). Porém *Cephalotes* e *Zacryptocerus* a apresentam muito pouco evidente.

Quanto às células generativas, em *Solenopsis*, sua localização é diferente das demais espécies estudadas, um pouco deslocada da parte basal das células digestivas, ficando entre estas, numa posição submediana. Ainda nessa mesma espécie, as células digestivas não se apresentam longas como nas demais espécies, e sim cúbicas e com longas microvilosidades.

As jardineiras, de *Atta sexdens rubropilosa* e *Atta laevigata*, diferem das demais por apresentarem a região de passagem do ventrículo para o intestino delgado, alargada como uma bolsa, isolada de um lado pela válvula pilórica, e de outro por uma dobra do epitélio. Nessa bolsa, a qual foi denominada de "bexiga", desembocam os túbulos de Malpighi. Na região da segunda dobra do epitélio, formando a segunda válvula, o intestino se estreita abruptamente. Em *Cephalotes* e *Zacryptocerus* também ocorre um alargamento na região anterior do intestino delgado. Porém ele se estreita lenta e continuamente à medida que se dirige para a região posterior. Histologicamente, não apresenta dobras do epitélio formando a 2.^a válvula, razão pela qual não se denominou de bexiga a esse alargamento, nessas duas espécies.

Nestas espécies, ainda na região mencionada acima, ocorrem pontuações escuras por entre as dobras do epitélio do intestino posterior, às quais supõe-se tratar de simbiontes intestinais. A quantidade dessas estruturas é tal, que a porção anterior-mediana do intestino aparece mais escura. Como não nos ocorre outra possibilidade, e Chapman (1975) relata a ocorrência, em certos insetos, de simbiontes, que seriam responsáveis pela digestão da celulose, sugere-se essa natureza para o material aí presente. Ao que se saiba, existe a possibilidade destas formigas ingerirem material vegetal, o qual seria assim digerido, mas não se encontra na literatura, nenhuma referência à ocorrência de simbiontes com essa função em formigas.

Pontuações escuras no intestino fino também são observadas em certas castas de *Atta*, mas estas se localizam sob a cutícula e para elas não se encontra explicação.

Um outro aspecto discrepante, do intestino fino, é quanto à musculatura e células desta região em *Cephalotes* e *Zacryptocerus*. Na porção inicial, a musculatura circular é muito desenvolvida, diminuindo à medida que se dirige para a região posterior. Acredita-se que tal musculatura bem desenvolvida, sirva para fazer misturar o bolo alimentar com os simbioses nessa região, facilitando o contacto destes com o material a ser digerido. As células epiteliais são aí bem baixas, e ao contrário do que ocorre com os pacotes de musculatura circular, essas células aumentam à medida que se dirigem para a região posterior do intestino fino. Isto faz supor seu papel na absorção do material, digerido na porção precedente.

Chama a atenção, a variação de coloração da cutícula, ao longo do tubo digestivo nas diferentes castas e espécies. Considera-se a cutícula basófila, contendo pouquíssima quitina, e aquela acidófila como contendo mais quitina. A cutícula quanto mais esclerotizada é mais difícil de se corar (Chapman, 1975), e é por isso que em certas regiões do tubo digestivo, a cutícula apresentou sua coloração natural amarela ou castanha.

4.2. Túbulos de Malpighi

Dentre as variações que ocorrem, com os túbulos de Malpighi, o seu número é a que mais nota. Em abelhas, o número varia de uma espécie para outra como foi observado por Cruz-Landin et al. (1969). Pode também variar dentro da espécie nas diferentes castas, tal como mostra Meinert (1860 in Wheeler, 1926) para a formiga *Lasius flavus*, onde as fêmeas têm de 7 a 14 túbulos, os machos 6 a 16 e as operárias de 7 a 8. Neste caso, os machos apresentam um número maior que as fêmeas. No presente trabalho, nos estudos realizados com as diferentes castas de *Atta*, observa-se que ocorre uma diminuição muito grande desde as içás até as jardineiras. Sendo, contudo, que o número de túbulos dos machos nunca foi maior que o das içás, portanto o padrão difere daquele de *Lasius flavus*. Ao que parece, o número de túbulos de Malpighi está, em *Atta*, relacionado ao tamanho do indivíduo (ou casta), e parece não ter relação nenhuma com a atividade e ambiente em que a casta exerce sua função. Variações no número de túbulos também ocorrem de uma espécie para outra, porém sem seguir qualquer padrão pré-estabelecido.

Para *Solenopsis*, *Cephalotes* e *Zacryptocerus* o número de túbulos (6) foi igual, e independente do tamanho das três espécies, que é bastante diferente. Segundo Patton (in Roeder, 1953), o número de túbulos é sempre múltiplo de 2, sendo o número de 6 túbulos considerado primitivo.

Os túbulos de Malpighi, das espécies estudadas, apresentam-se livres na cavidade do corpo, com exceção de *Solenopsis saevissima*, onde a extremidade distal dos túbulos ligam-se à superfície do reto sem, contudo, penetrá-lo. Este tipo apresentado por *Solenopsis*, ao que parece, é um estágio intermediário entre os dois tipos básicos propostos por Wigglesworth (1974).

Histologicamente, os túbulos são formados por uma camada simples de células piramidais com bordo estriado, núcleo evidente e tendo de 1 a 8 células, em corte transversal, formando o diâmetro do túbulo.

Externamente, os túbulos de Malpighi têm uma membrana basal, sobre a qual algumas vezes encontram-se fibras musculares (Patton in Roeder, 1953; Chapman, 1975). Algumas vezes encontram-se no interior das células, e no lúmen dos túbulos, granulações grosseiras que ao microscópio eletrônico mostram ser formadas por camadas concêntricas de material com eletrondensidade diferente. Segundo Gouraton (1968) e Cruz-Landin (1971), são de concreções calcáreas, e devem ser de nautreza excretora (Cruz-Landin, 1971). Tais con-

creções são observadas também nos túbulos de Malpighi de machos e fêmeas de *Atta sexdens rubropilosa*, porém a natureza desses granulos nos é ainda desconhecida. Provavelmente sua origem seja excretora, pois são encontrados no interior das células dos túbulos de Malpighi, próximas ao ápice, e posteriormente no lúmen (Caetano & Cruz-Landim, 1975).

Nas formigas aqui estudadas, o número de células por secção transversal varia entre 3 a 6 células, e em nenhum dos casos observa-se a presença de fibras musculares ao redor dos túbulos. Em *Cephalotes atratus*, observa-se também o acúmulo de granulações grosseiras dentro do citoplasma e algumas vezes no lúmen. O que se supõe é que essas granulações sejam também de natureza excretora, porém seu aspecto mais detalhado e sua composição não foram objeto deste estudo.

4.3. Papilas Retais

As papilas retais são muito importantes como estruturas responsáveis pela manutenção do equilíbrio de água, e eletrólitos dos fluidos do corpo dos insetos (Wigglesworth, 1974).

O número de papilas retais é, em geral, 6 nas abelhas (Snodgrass, 1956). Nos Apoidea, esse número permanece, mas a posição das papilas na parede do reto, e a forma delas variam, podendo ser fusiforme, oval ou esférica (Ferreira & Cruz-Landim, 1969). Em *Camponotus pennsylvanicus* o número dessas papilas é também 6, e elas estão distribuídas pelas regiões anterior, média e posterior do reto (Forbes, 1956). Em *Myrmica rubra* ocorrem 3 papilas, sendo um par igual, e uma outra localizada numa posição mais anterior no reto (Janet, 1902).

Todas as formigas usadas no presente trabalho apresentam 3 papilas retais de igual tamanho, não tendo a variação de *M. rubra*. Fazem exceção os machos de *Atta capiguara*, que apresentam 3 ou 4 papilas, quando 3, uma delas era bem grande (longa) e quando 4, duas eram bem pequenas (arredondadas).

No tocante à histologia, as papilas são bastante semelhantes entre si. As células colunares que as compõem mostram-se com ligeira acidofilia. No espaço intercelular tal acidofilia foi mais acentuada. O epitélio que forma a parede externa da papila mostra uma basofilia acentuada. Tal reação diferente aos corantes usados, deve-se provavelmente, à diferença na origem dos 2 epitélios.

Segundo Brown (1954) e Eisner (1957), sob o ponto de vista filogenético, a ausência do bulbo do proventrículo é uma característica não adaptativa, portanto primitiva. Sendo portanto aquelas formigas com um bulbo do proventrículo elaborado, mais evoluídas. Os Cephalotines são, dentro dos Myrmicinae, os únicos que apresentam um bulbo conspicuo e comparável ao de outras formigas tidas como mais evoluídas, como as Dolichoderinae.

Desse modo, as formigas aqui estudadas podem ser separadas em dois grupos, quanto às características do bulbo do proventrículo, de sentido evolutivo diferente: aquelas pertencentes aos gêneros *Atta* e *Solenopsis* seriam menos evoluídas por não terem um bulbo do proventrículo definido, e aquelas pertencentes aos gêneros *Cephalotes* e *Zacryptocerus* seriam mais evoluídas por terem o bulbo do proventrículo bastante elaborado, mostrando ter um processo de seleção de nutrientes mais refinado que aqueles outros gêneros. Entretanto, *Atta* parece ter tomado outro caminho na evolução, ou melhor, a evolução, nesse gênero, parece ter atuado na seleção de uma fonte de alimento diferente. Assim sendo, a necessidade da elaboração do bulbo do proventrículo não aconteceu.

5. CONCLUSÕES

Do estudo realizado podemos concluir o seguinte:

5.1. As variações do comprimento do tubo digestivo podem ser em parte atribuídas às variações de tamanho do indivíduo, em parte às variações alimentares e em parte à função das castas.

5.2. Dada a complexidade das interrelações desses fatores, é difícil estabelecer correlações no padrão de variações encontrados. No entanto, é evidente que os percentuais que cada região ocupa no tubo digestivo das diferentes castas deve estar relacionado com a função da casta.

5.3. Nesse sentido, das formigas estudadas, as *Atta*, cuja alimentação é rica em proteínas, tem trato digestivo menor que *Cephalotes* e *Zacryptocerus*, que têm alimentação rica em carboidratos.

5.4. Também em *Atta*, as castas ápteras apresentam maior papo que as castas aladas, culminando o tamanho desta parte em jardineiras, na qual pode ser relacionada com a função de alimentadora.

5.5. Pelas variações anatômico-morfológicas do tubo digestivo, podemos considerar as espécies de *Atta laevigata* e *Atta sexdens rubropilosa* como mais próximas. Por outro lado, *Solenopsis* é também muito próxima às *Atta*, enquanto as duas outras espécies são próximas entre si e distantes de *Atta* e *Solenopsis*.

5.6. Se as espécies estudadas são bons representantes dos Myrmicinae, pode-se determinar 2 tipos de tubos digestivos conforme a alimentação: o das *Atta* e *Solenopsis* e o das duas outras espécies.

5.7. A parte mais diferenciada do tubo digestivo é o proventrículo, relacionado com a seleção do alimento ingerido.

5.8. *Solenopsis saevissima* tem o ventrículo histologicamente diferente das outras espécies estudadas, por terem células digestivas baixas, com longas microvilosidades e células generativas por entre a base das células digestivas, porém afastadas da membrana basal.

5.9. Quanto aos túbulos de Malpighi, *Atta* em geral tem número maior que *Solenopsis*, *Cephalotes* e *Zacryptocerus*, sendo que essas conservam um número de 6 túbulos considerado primitivo. A variação do número destas estruturas está em razão direta ao tamanho da casta. Os túbulos de Malpighi, via de regra, acham-se com as extremidades livres no abdomen das formigas, com exceção *Solenopsis*, que tem tubos ligados ao reto, lembrando um sistema criptonefridial.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Dra. Carminda da Cruz-Landim pela orientação segura e precisa; à FAPESP pelas várias bolsas que possibilitaram a realização desse trabalho; à Escola Superior de Agronomia de Paraguaçu Paulista pelo apoio recebido na confecção da Dissertação de Mestrado e ao Departamento de Biologia do I.B. — Rio Claro-UNESP, pelo uso de seus laboratórios.

TABELA I

Espécies de formigas estudadas e respectivo local de coleta

Subfamília	Tribo	Espécie	Nome vulgar	Procedência
Myrmicinae	Solenopsidini	<i>Solenopsis saevissima</i> (Fr. Smith, 1855)	Lava-pé	Horto Florestal - Rio Claro - SP
	Cephalotini	<i>Cephalotes atratus</i> (Linnaeus, 1758) <i>Zacryptocerus clypeatus</i> (Fabricius, 1804)		Fazenda Sta. Lucília - Caiuá - SP Fazenda Sta. Lucília - Caiuá - SP
Complexo Poneroide	Attini	<i>Atta capiguara</i> (Gonçalves, 1944)	Saúva mata-pasto	São Pedro - SP
		<i>Atta laevigata</i> (Fr. Smith, 1858)	Saúva cabeça de vidro	Rio Claro - SP
		<i>Atta bisphaerica</i> (Forel, 1908)		Rio Claro - SP
		<i>Atta sexdens rubropilosa</i> (Forel, 1908)	Saúva limão	Horto Florestal - Rio Claro - SP

TABELA II

Mensurações do tubo digestivo de *Atta capiguara* obtidas nas diferentes castas

		Icá		Bitu		Soldado		Operária		Jardineira	
		Média (em μ)	% do compr. total								
Faringe	Compr.	840	3,31	546	3,22	700	4,79	476	4,21	328	8,29
	Larg.	175		119		133		70		56	
Esôfago	Compr.	12.320	48,48	8.526	50,37	7.420	50,81	6.048	53,47	1.520	38,42
	Larg.	252		147		189		112		80	
Papo	Compr.	812	3,20	700	4,14	1.120	7,67	658	5,82	520	13,14
	Larg.	966		854		840		651		496	
PESCOÇO DO PROVENTRÍCULO	Compr.	770	3,03	630	3,72	616	4,22	518	4,58	116	2,93
	Larg.	280		126		147		115		48	
VENTRÍCULO	Compr.	4.242	16,69	2.408	14,23	1.596	10,93	1.176	10,40	424	10,72
	Larg.	1.414		812		784		770		264	
Intestino	Compr.	3.962	15,59	2.254	13,32	1.526	10,45	1.442	12,75	640	16,18
	Larg.	672		378		308		210		136	
RETO	Compr.	2.464	9,70	1.862	11,00	1.624	11,12	994	8,79	408	10,31
	Larg.	2.268		1.316		1.582		826		400	
Compr. Médio Total		25.410		16.926		14.602		11.312		3.956	
Compr. Médio Total Externo		27.200		18.760		14.250		8.970		2.770	

TABELA III

Mensurações do tubo digestivo de *Atta laevigata* obtidas nas diferentes castas

	Compr. Larg.	Içá		Bitu		Soldado		Operária		Jardineira	
		Média (em μ)	% do compr. total								
Faringe	Compr.	644	2,39	638	3,56	780	5,63	752	7,87	216	7,71
	Larg.	133		111		140		88		34	
Esôfago	Compr.	12.740	47,30	9.340	52,12	7.180	51,80	4.336	45,39	950	33,90
	Larg.	210		111		200		136		30	
Papo	Compr.	630	2,34	562	3,14	860	6,20	856	8,96	296	10,58
	Larg.	672		594		800		968		336	
Pescoço do Proventrículo	Compr.	1.064	3,95	676	3,77	680	4,91	320	3,35	144	5,14
	Larg.	196		142		100		96		36	
Ventrículo	Compr.	5.908	21,93	2.740	15,29	1.620	11,69	1.160	12,14	308	10,99
	Larg.	1.792		872		680		880		248	
Intestino	Compr.	3.612	13,41	2.194	12,24	1.260	9,09	1.024	10,72	608	21,70
	Larg.	434		228		190		224		72	
Reto	Compr.	2.338	8,68	1.770	9,88	1.480	10,68	1.104	11,56	280	9,99
	Larg.	2.016		838		1.420		976		264	
Compr. Médio Total		26.936		17.920		13.860		9.552		2.802	
Compr. Médio Total Externo		22.000		15.600		16.470		8.870		2.950	

TABELA IV

Mensurações do tubo digestivo de *Aita bisphaerica* obtidas nas diferentes castas

		Içá		Bitu		Soldado		Operária		Jardineira	
		Média	% do								
		(em μ)	compr.								
		total	total								
Faringe	Compr.	1.050	3,78	672	3,08	966	5,71	630	6,53	232	5,85
	Larg.	168		140		140		105		48	
Esôfago	Compr.	11.340	40,81	10.999	50,45	8.442	49,92	4.732	49,06	1.616	40,73
	Larg.	140		154		196		133		68	
Papo	Compr.	1.176	4,23	868	3,98	966	5,71	644	6,68	384	9,68
	Larg.	574		714		896		756		408	
Pescoco do Proventriculo	Compr.	1.344	4,84	840	3,86	630	3,73	476	4,93	184	4,64
	Larg.	266		140		196		77		44	
Ventriculo	Compr.	6.650	23,93	3.500	16,07	2.128	12,58	1.078	11,18	400	10,08
	Larg.	1.260		1.120		1.078		756		304	
Intestino Fino	Compr.	4.230	14,50	2.884	13,24	1.722	10,18	1.134	11,76	728	18,35
	Larg.	294		280		322		182		128	
Reto	Compr.	2.198	7,91	2.030	9,32	2.058	12,17	952	9,87	424	10,69
	Larg.	1.890		1.148		1.918		784		360	
Compr. Médio Total		27.788		21.784		16.912		9.646		3.968	
Compr. Médio Total Externo		22.900		18.400		14.900		8.740		3.300	

TABELA V

Mensurações do tubo digestivo de *Atta sexdens rubropilosa* obtidas ns diferentes castas

		Içá		Bitu		Soldado		Operária		Jardineira	
		Média (em μ)	% do compr. total								
Faringe	Compr.	900	3,70	580	3,93	826	5,75	827	8,83	144	5,56
	Larg.	190		100		89		70		28	
Esôfago	Compr.	12.180	50,08	6.660	45,18	6.898	48,02	4.899	52,31	1.036	39,97
	Larg.	200		150		153		140		38	
Papo	Compr.	640	2,63	620	4,21	777	5,41	612	6,53	228	8,80
	Larg.	680		620		791		585		236	
Pescoco do Proventrículo	Compr.	740	3,04	500	3,39	823	5,73	445	4,75	200	7,72
	Larg.	230		160		102		64		30	
Ventrículo	Compr.	3.960	16,28	2.980	20,22	1.884	13,12	1.005	10,73	248	9,57
	Larg.	1.400		660		1.171		776		236	
Intestino	Compr.	3.420	14,06	2.320	15,74	1.591	11,08	764	8,16	484	16,67
	Larg.	560		280		114		152		52	
Reto	Compr.	2.480	10,20	1.080	7,33	1.565	10,90	814	8,69	252	9,27
	Larg.	2.480		796		930		763		264	
Compr. Médio Total		24.320		14.740		14.364		9.366		2.592	
Compr. Médio Total Externo		26.200		19.400		12.190		9.440		2.940	

TABELA VI

Mensurações do tubo digestivo de operárias de *Solenopsis saevissima*,
Cephalotes atratus e *Zacryptocerus clypeatus*

	<i>S. saevissima</i>		<i>C. atratus</i>		<i>Z. clypeatus</i>		
	Média (em μ)	% do compr. total	Média (em μ)	% do compr. total	Média (em μ)	% do compr. total	
Papo	Compr.	408	19,17	1.806	18,70	1.260	19,15
	Larg.	572		1.610		1.442	
Pescoço do Proventrículo	Compr.	296	13,91	1.106	11,45	770	11,70
	Larg.	52		210		140	
Ventrículo	Compr.	488	22,93	2.212	22,90	1.078	16,38
	Larg.	340		1.848		1.078	
Intestino Fino	Compr.	464	21,80	2.996	31,01	2.156	32,77
	Larg.	116		266		182	
Reto	Compr.	472	22,18	1.540	15,94	1.316	20,00
	Larg.	296		1.876		1.096	
Compr. Médio Total		2.128		9.660		6.580	

TABELA VII
Número de túbulos de Malpighi das diferentes castas das espécies do género *Aita*

Espécie	Casta	Içá	Bitu	Soldado	Operária	Jardineira
<i>Aita capiguara</i>		36	28	16	10	5
<i>Aita laevigata</i>		38	32	18	14	6
<i>Aita bisphaerica</i>		42	36	16	12	6
<i>Aita sexdens rubropilosa</i>		34	27	18	14	8

TABELA VIII

Sinopse dos resultados obtidos com observações das papilas retais de formigas do gênero *Atta*

Número	Espécie		<i>Atta capiguara</i>	<i>Atta laevigata</i>	<i>Atta bisphaerica</i>	<i>Atta sexdens rubropilosa</i>
	Casta					
Número	Içá		3	3	3	3
	Bitu		3 ou 4	3	3	3
	Soldado		3	3	3	3
	Operária		3	3	3	3
	Jardineira		3	3	3	3
Forma	Içá	ovalada	elíptica longa	elíptica longa	cilíndrica	elíptica longa
	Bitu	elíptica	elíptica	cilíndrica	elíptica longa	cilíndrica
	Soldado	ovalada	elíptica longa	elíptica longa	elíptica curta	elíptica curta
	Operária	circular	elíptica curta	elíptica curta	elíptica curta	elíptica curta
	Jardineira	elíptica curta	elíptica curta	circular	circular	circular
Localização	Içá	anterior	anterior	mediana	mediana	anterior
	Bitu	mediana	mediana	mediana	mediana	mediana
	Soldado	mediana	mediana	mediana	mediana	mediana
	Operária	mediana	mediana	mediana	mediana	mediana
	Jardineira	mediana	mediana	anterior	anterior	posterior

Abreviaturas para as figuras de 1 a 10 e 14 a 21

A	= ânus
B	= bexiga
BPV	= bulbo do proventrículo
C	= cutícula
CA	= cutícula com aspecto arborescente
CD	= células digestivas
CC	= circunvoluções
CG	= células generativas
CGD	= corpo gorduroso
E	= esôfago
EP	= epitélio
EPP	= epitélio basal da papila
EPR	= epitélio da papila retal
ESP	= estrias do palato
F	= faringe
IF	= intestino fino
IN	= íntima
L	= lúmen
LM	= lábios móveis
LR	= lúmen retal
LRA	= ligação reto ânus
M	= musculatura
MC	= musculatura circular
MF	= material fibroso
MG	= material glandular
MI	= microvilosidades
ML	= musculatura longitudinal
ML₂	= musculatura longitudinal 2
MP	= membrana peritrófica
N	= núcleo
P	= papo
PA	= palato
PPV	= pescoço do proventrículo
PR	= papila retal
R	= reto
TM	= túbulos de Malpighi
V	= ventrículo
VC	= válvula cardíaca
VP	= válvula pilórica

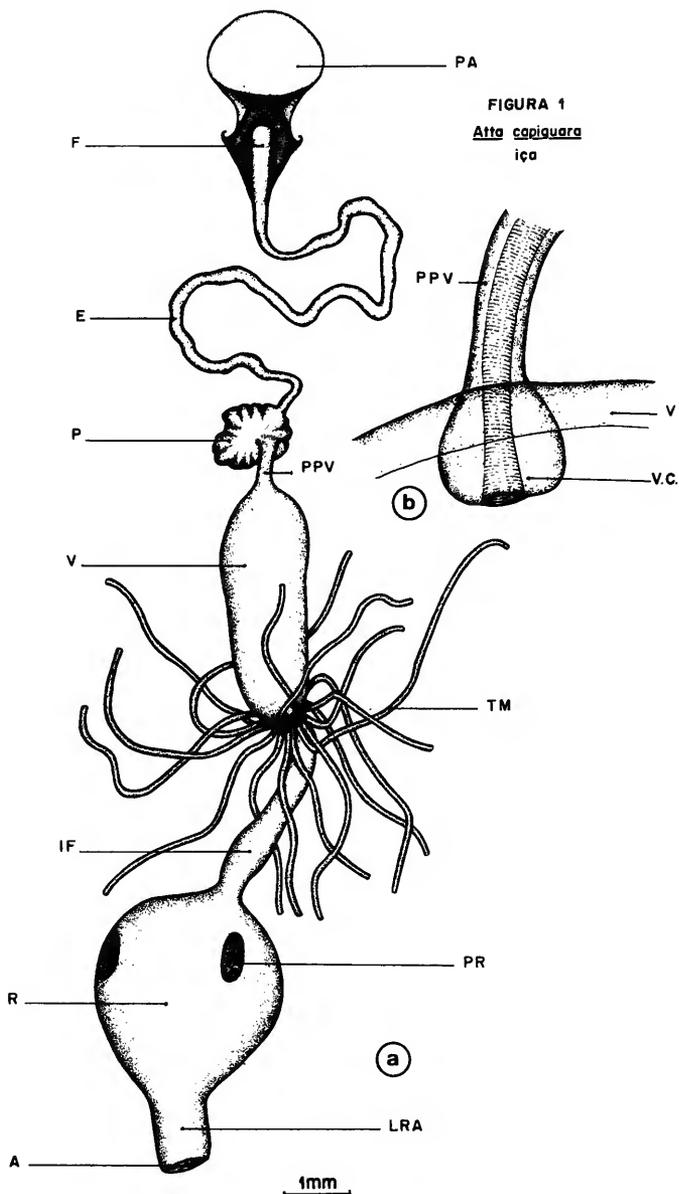


Fig. 1. *a* Vista geral do trato digestivo; *b* detalhe da região do proventrículo. *Atta capiguara* (icá).

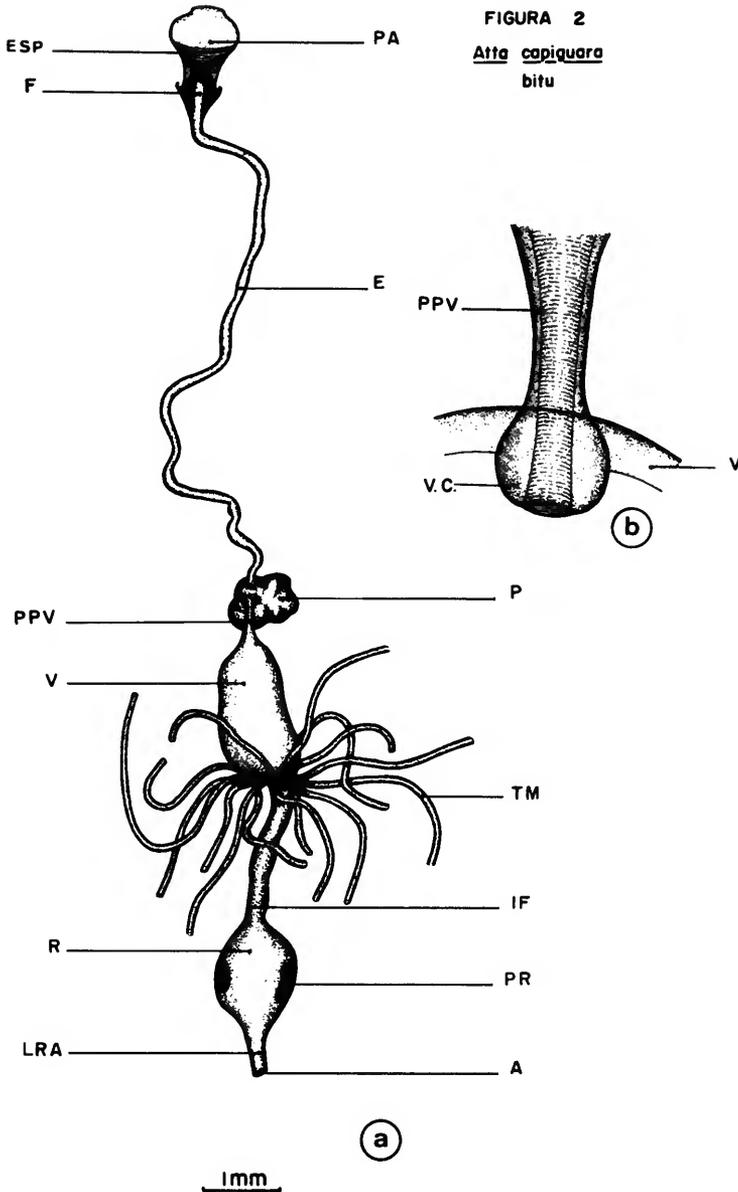


Fig. 2. a Vista geral do trato digestivo; b detalhe da região do proventriculo. *Atta capiguara* (bitu).

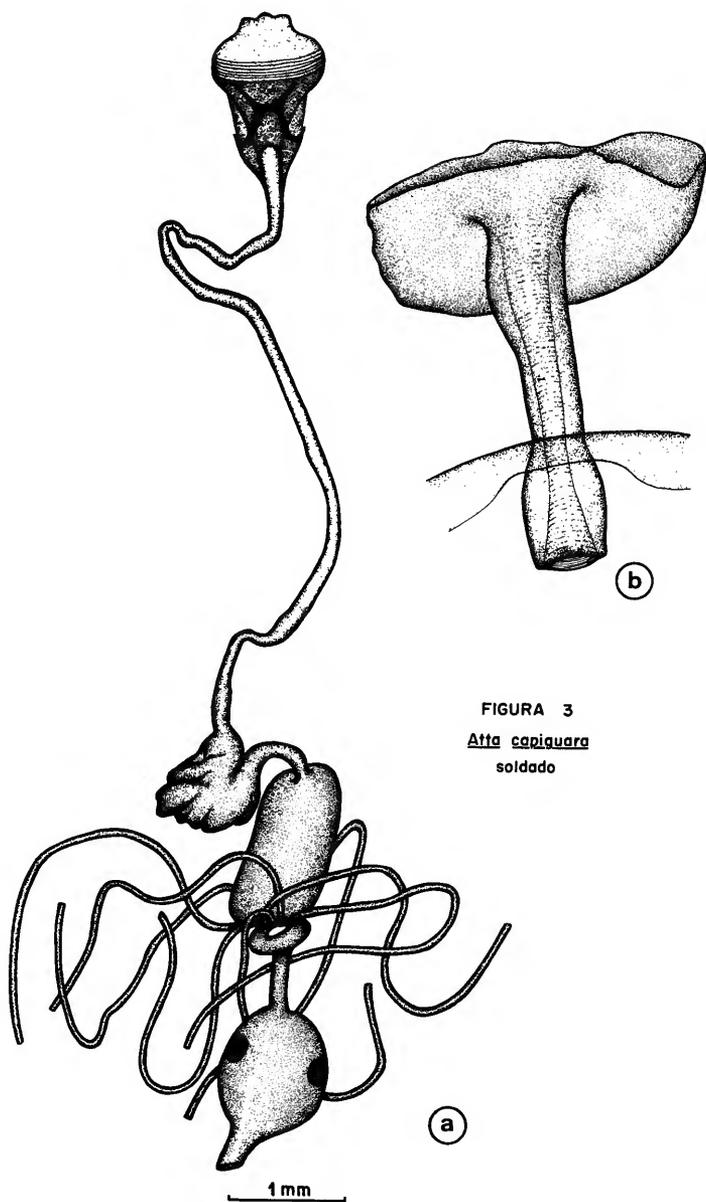


FIGURA 3
Atta capiguara
soldado

Fig. 3. *a* Vista geral do trato digestivo; *b* detalhe da região do proventrículo. *Atta capiguara* (soldado).

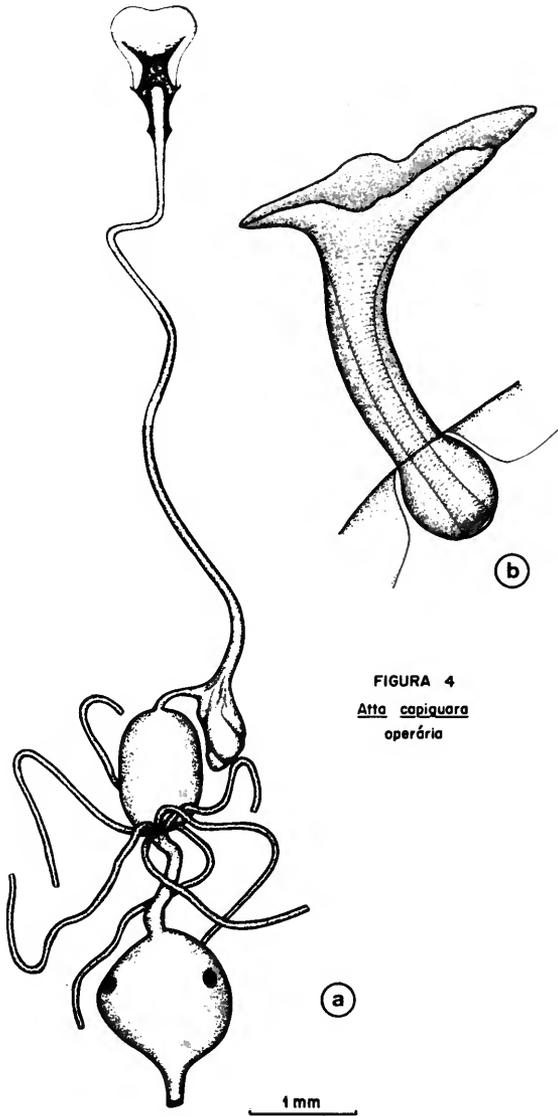


FIGURA 4
Atta capiguara
operária

Fig. 4. *a* Vista geral do trato digestivo; *b* detalhe da região do proventriculo. *Atta capiguara* (operária).

FIGURA 5

Atta capiguara
jardineira

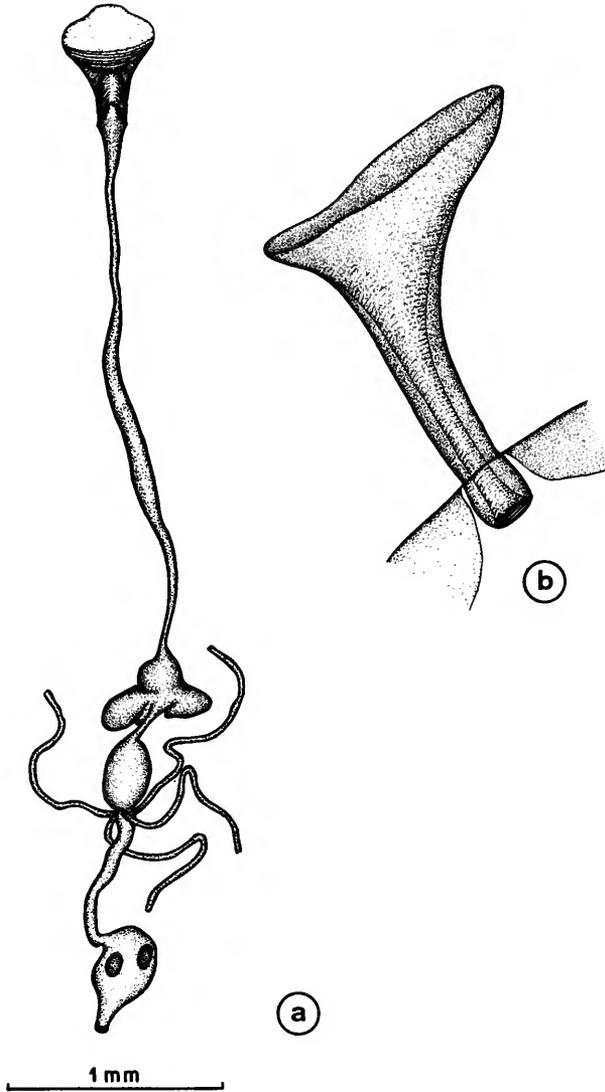


Fig. 5. *a* Vista geral do trato digestivo; *b* detalhe da região do proventriculo. *Atta capiguara* (jardineira).

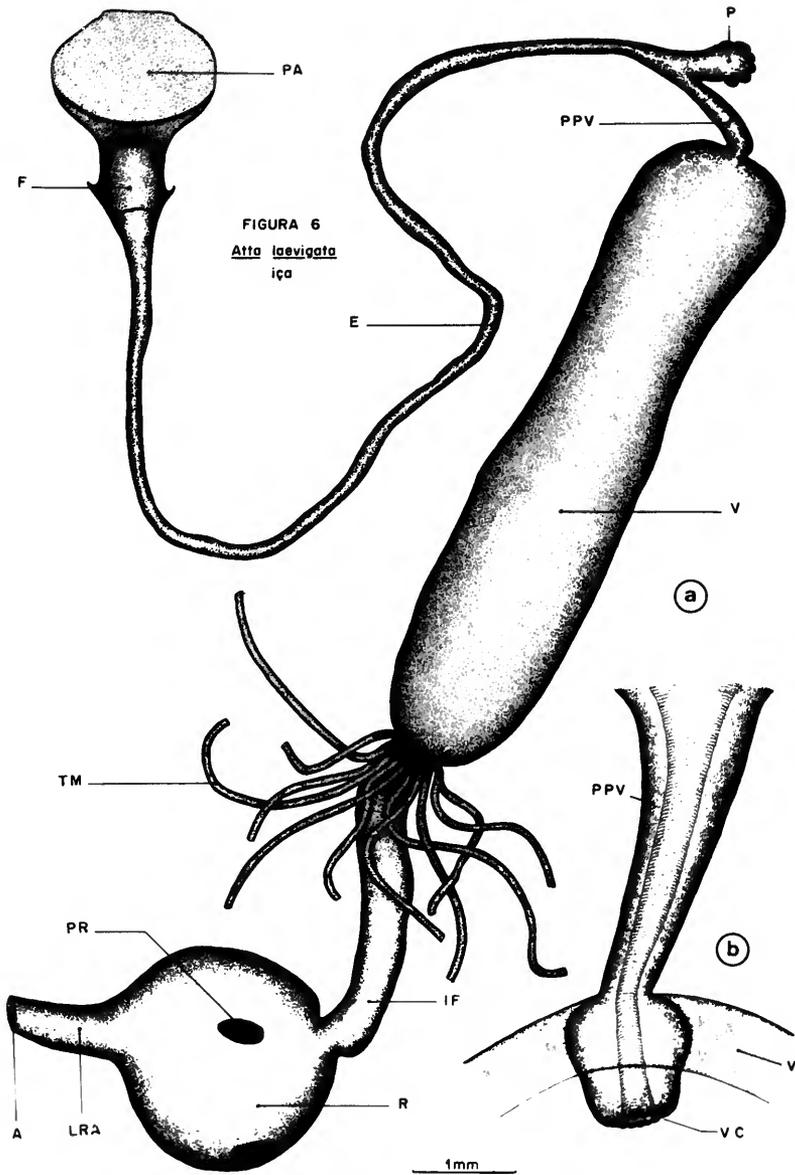


Fig. 6. a Vista geral do trato digestivo; b detalhe da região do proventriculo. *Atta laevigata* (içá).

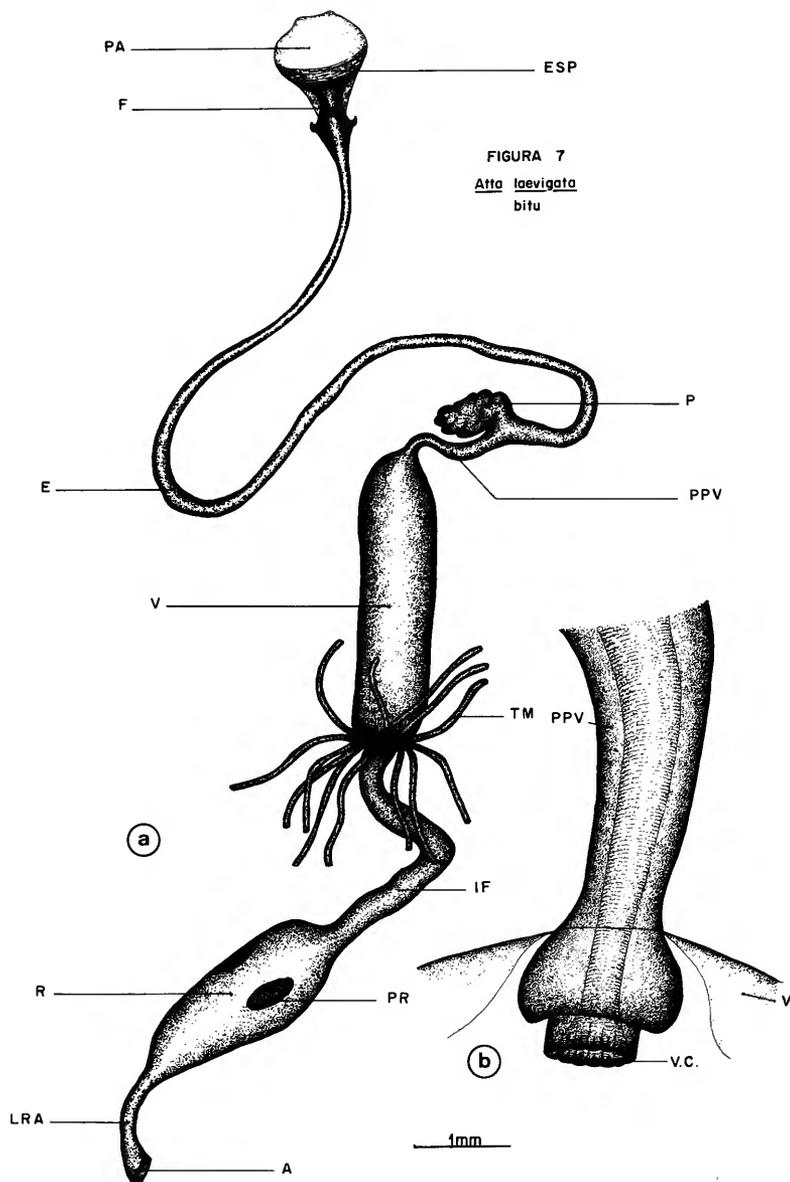


Fig. 7. *a* Vista geral do trato digestivo; *b* detalhe da região do proventrículo. *Atta laevigata* (bitu).

FIGURA 8
Atta laevigata
soldado

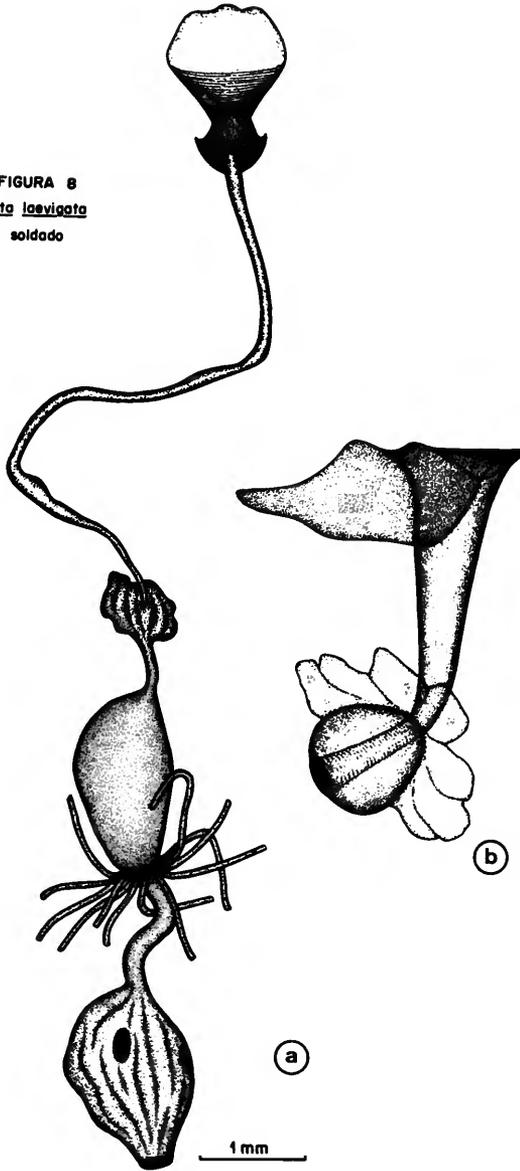


Fig. 8. a Vista geral do trato digestivo; b detalhe da região do proventriculo. *Atta laevigata* (soldado).

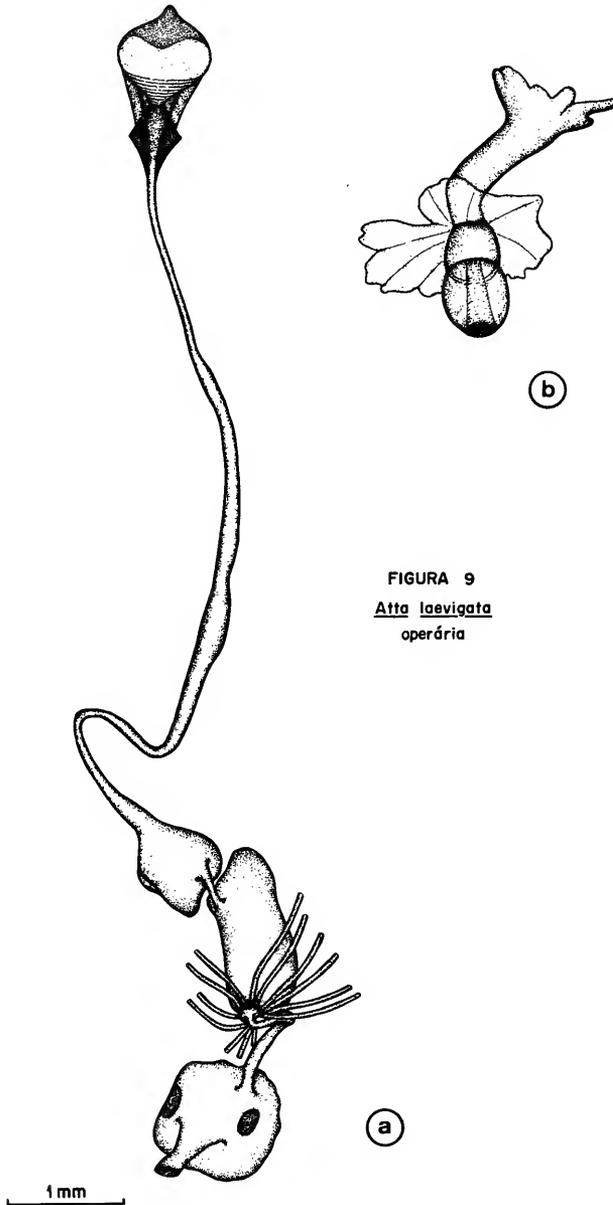


FIGURA 9
Atta laevigata
operária

Fig. 9. *a* Vista geral do trato digestivo; *b* detalhe da região do proventrículo. *Atta laevigata* (operária).

FIGURA 10
Atta laevigata
jardineira

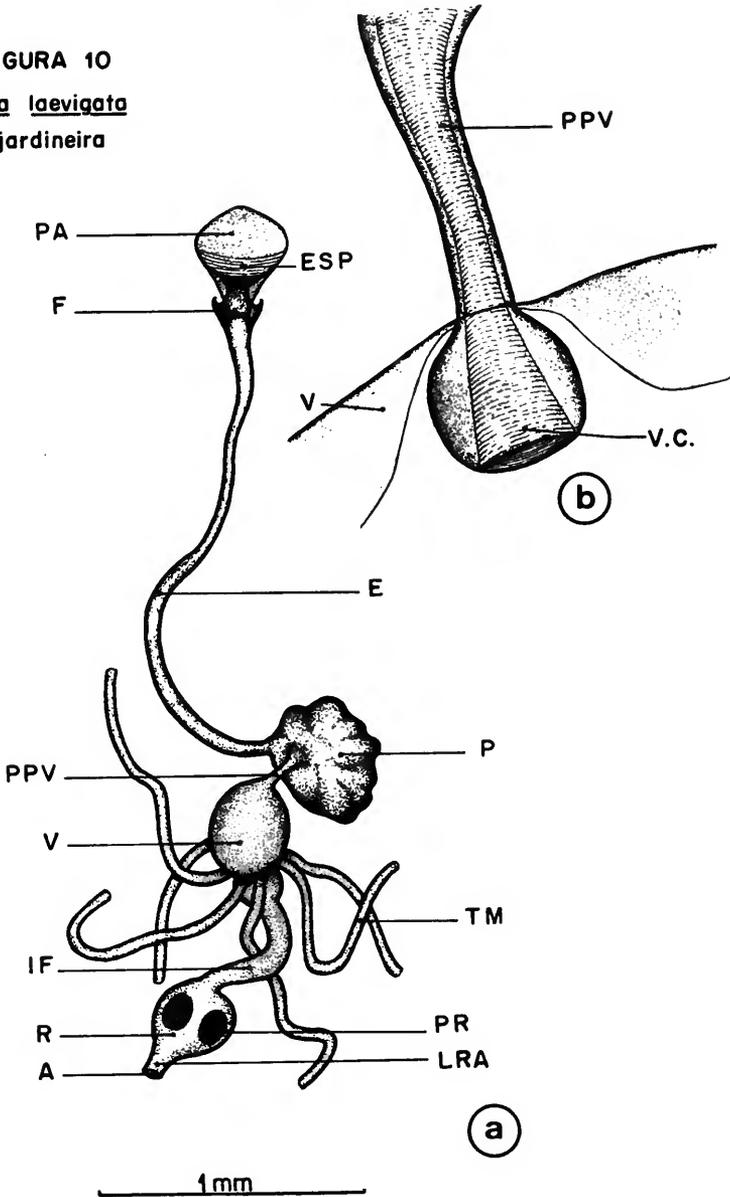


Fig. 10. a Vista geral do trato digestivo; b detalhe da região do proventriculo. *Atta laevigata* (jardineira).

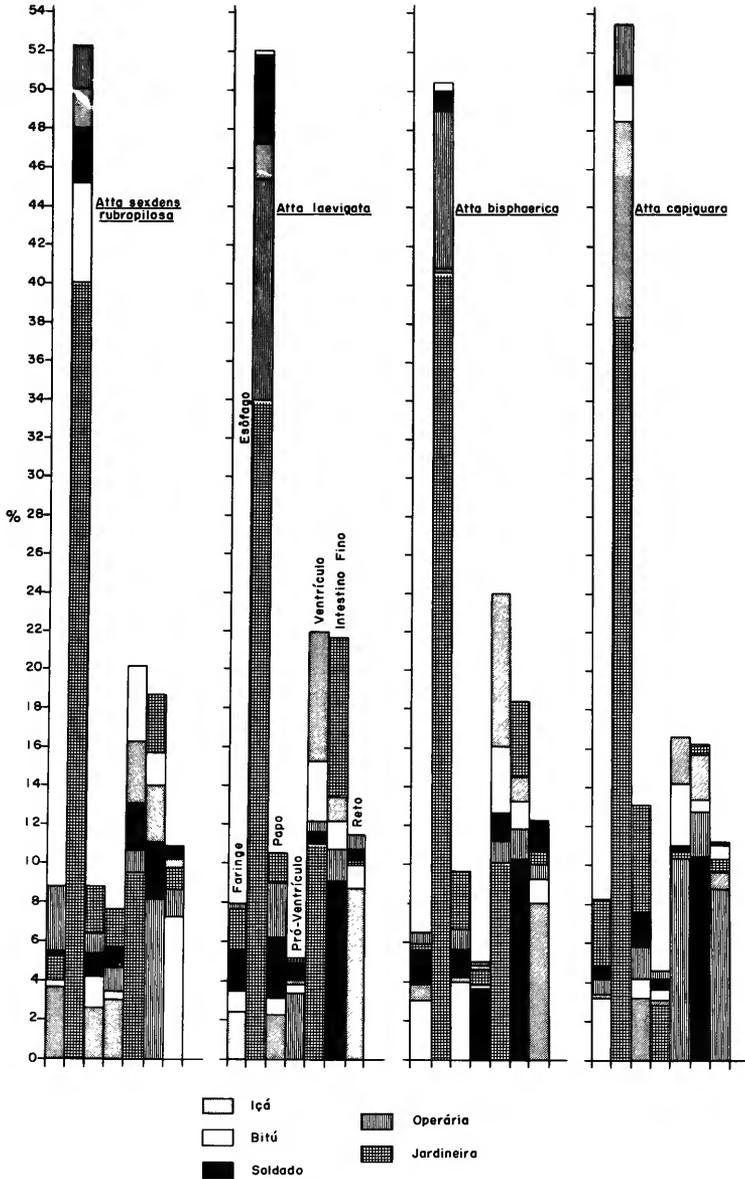


Fig. 11. Tamanho relativo das diferentes porções do tubo digestivo nas diferentes castas das diferentes espécies. A porcentagem do tubo digestivo a que corresponde a parte considerada é dada comprimento total da coluna até o ponto alcançado pela representação escolhida para a espécie.

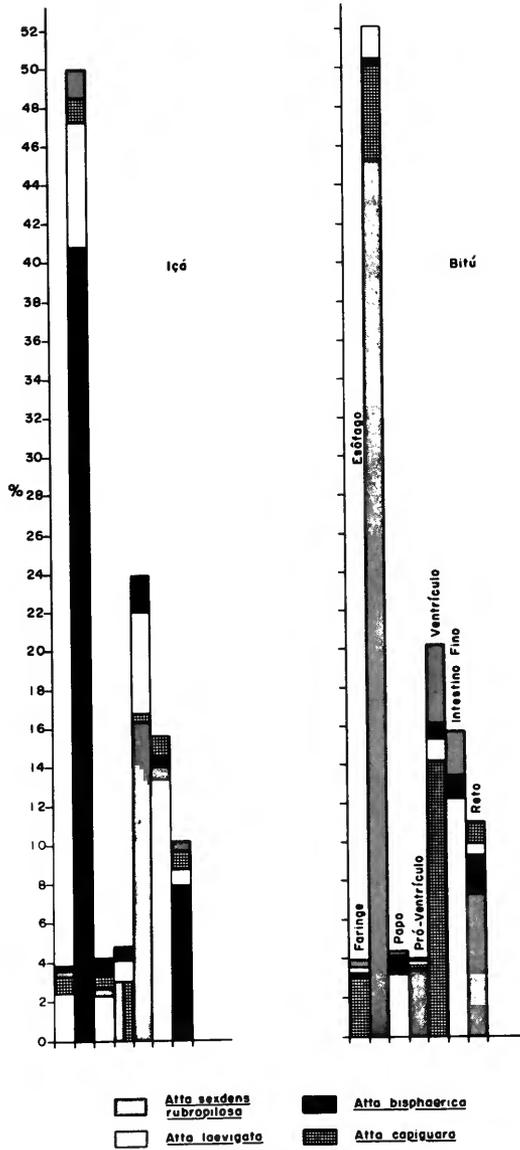


Fig. 12. Tamanho relativo das diferentes partes do tubo digestivo nas diferentes castas das diferentes espécies.

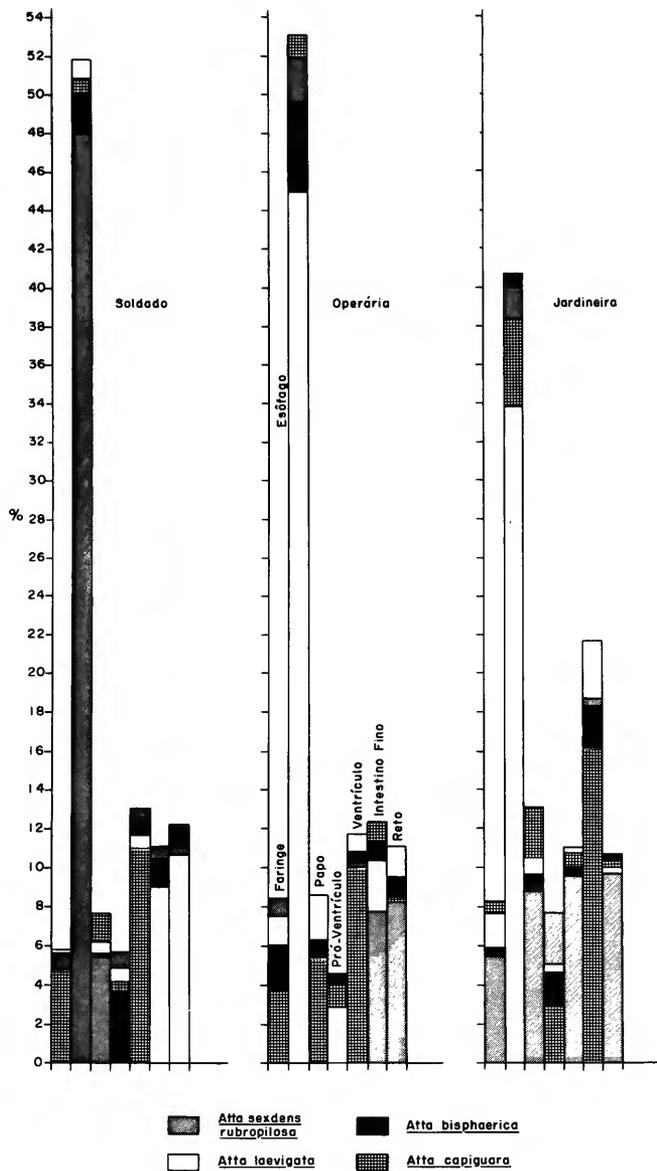


Fig. 13. Tamanho relativo das diferentes partes do tubo digestivo nas diferentes castas das diferentes espécies.

FIGURA 14
Solenopsis saevissima
operária

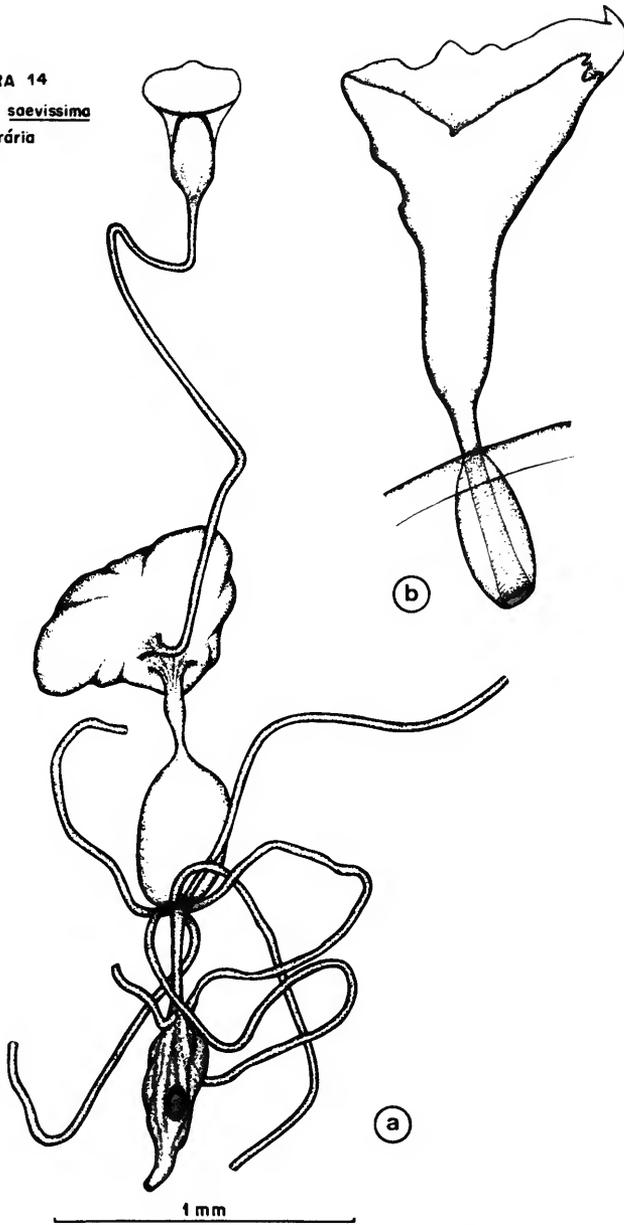


Fig. 14. *a* Vista geral do trato digestivo; *b* detalhe da região do proventriculo. *Solenopsis saevissima* (operária).

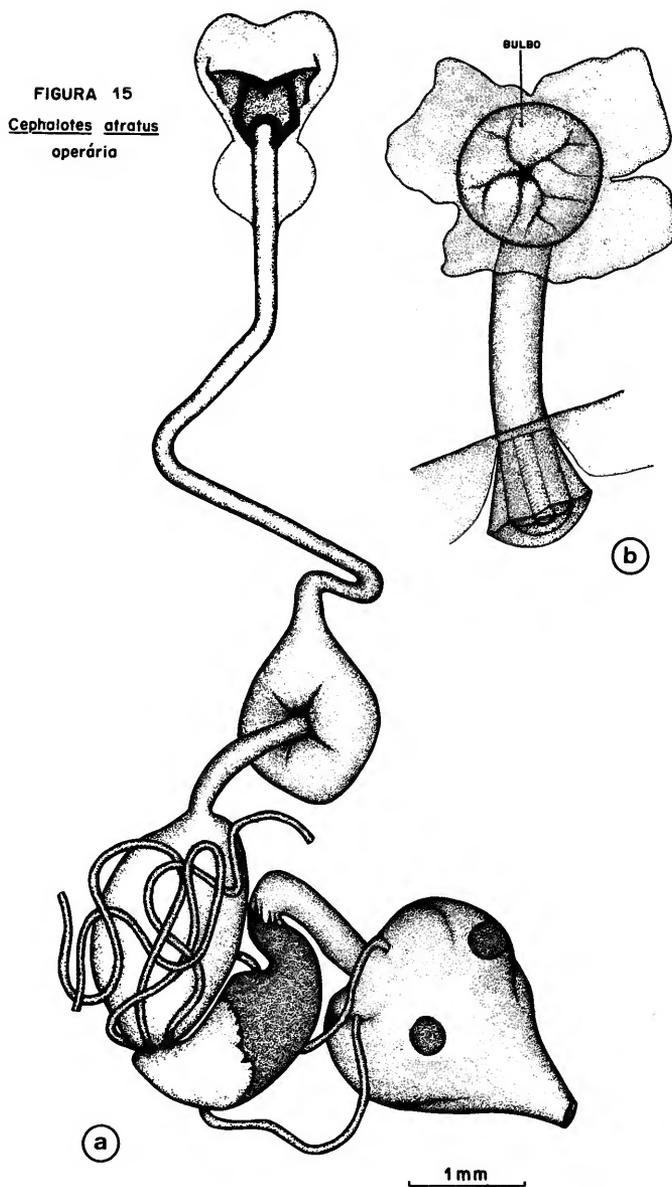


Fig. 15. *a* Vista geral do trato digestivo; *b* detalhe da região do proventriculo. *Cephalotes atratus* (operária).

FIGURA 16
Zacryptocerus clypeatus
operária

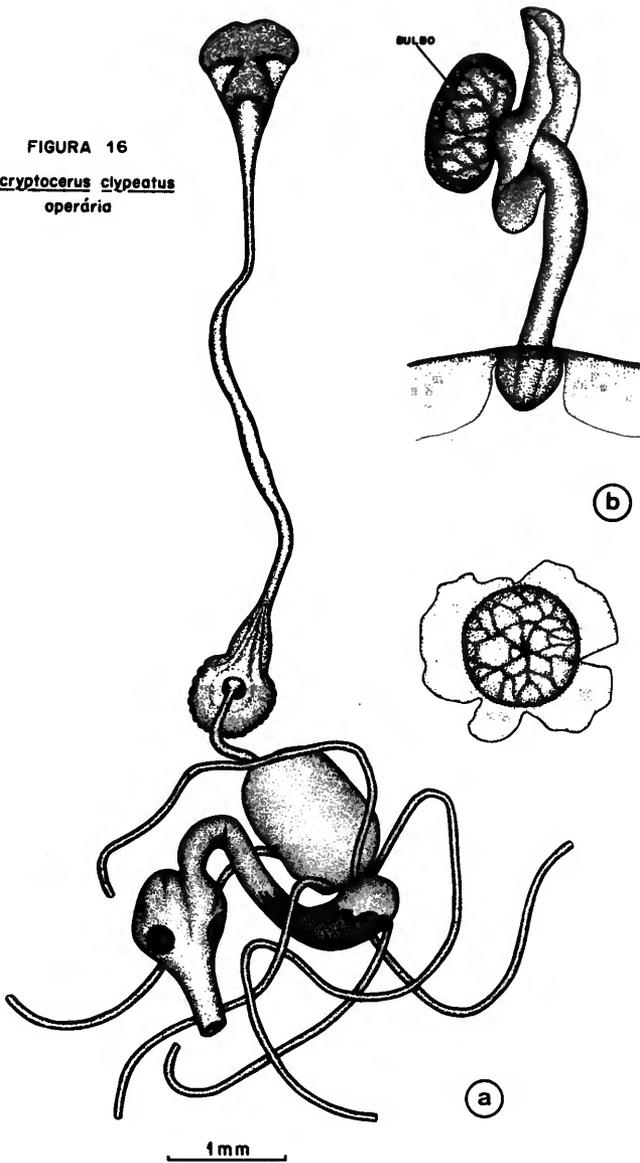


Fig. 16. a Vista geral do trato digestivo; b detalhe da região do proventriculo. *Zacryptocerus clypeatus* (operária.)

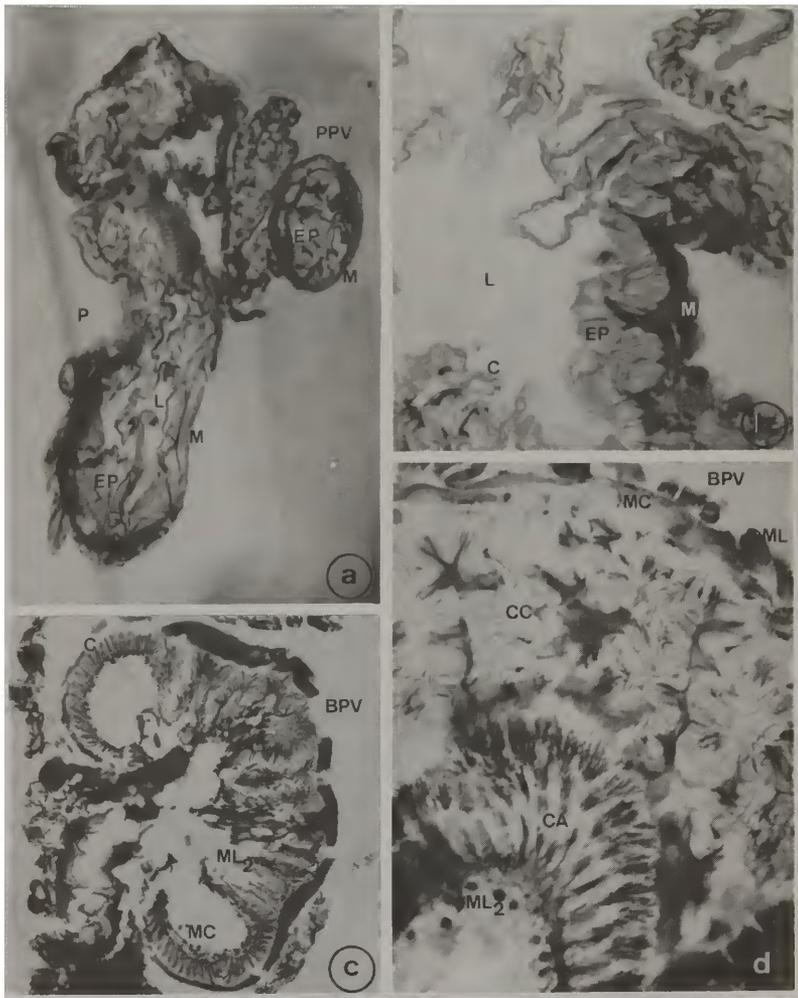


Fig. 17. Corte transversal do pescoço do proventrículo e do papo de soldado de *Atta sexdens rubropilosa*; nota-se que a camada muscular parece ser mais espessa no pescoço do proventrículo que no papo. Aumento 550 x; b detalhe do papo da figura anterior, observando-se a cutícula bastante dobrada. Aumento 550 x; c corte longitudinal do proventrículo de *Zacryptocerus clypeatus* onde se nota a musculatura circular e a musculatura longitudinal interna. Aumento 220 x; d detalhe do bulbo do proventrículo de *Cephalotes atratus* onde se vêem os aspectos dos espinhos cuticulares dos lábios móveis com circunvoluções e outros no bordo de cada lábio apresentando aspecto arborescente. Observa-se a musculatura circular e no interior do bulbo a musculatura longitudinal interna. Aumento 550 x.

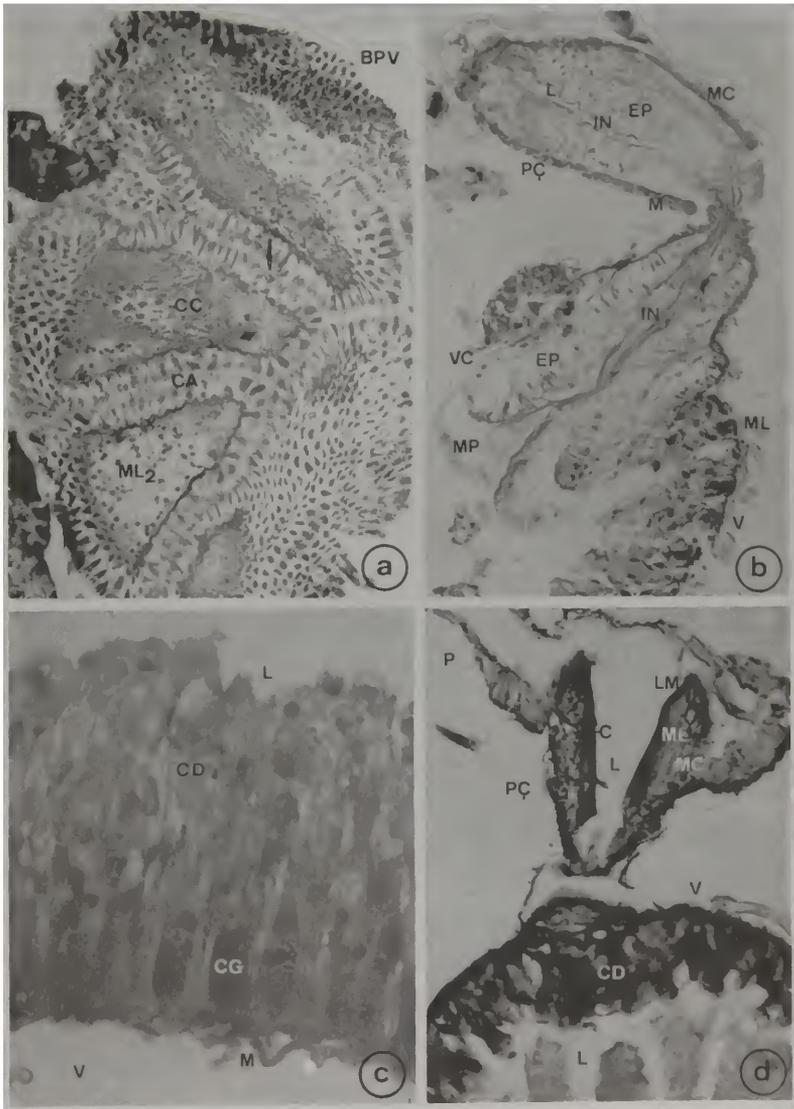


Fig. 18. *a* *Cephalotes atratus* onde se nota o contato dos lábios móveis (seta) e nesse contato os espinhos arborescentes à maneira de escovas opostas. Aumento 220 x; *b* corte longitudinal na região do pescoço e da válvula cardíaca de soldado de *Atta bisphaerica*. Aumento 220 x; *c* detalhe da parede d o ventrículo de soldado de *Atta laevigata*, vendo-se de fora para dentro a musculatura, as células generativas e as células digestivas. Aumento 550 x; *d* corte longitudinal da região do bulbo e do pescoço em *Zacryptocerus clypeatus* vendo-se também parte do ventrículo. Aumento 220 x.

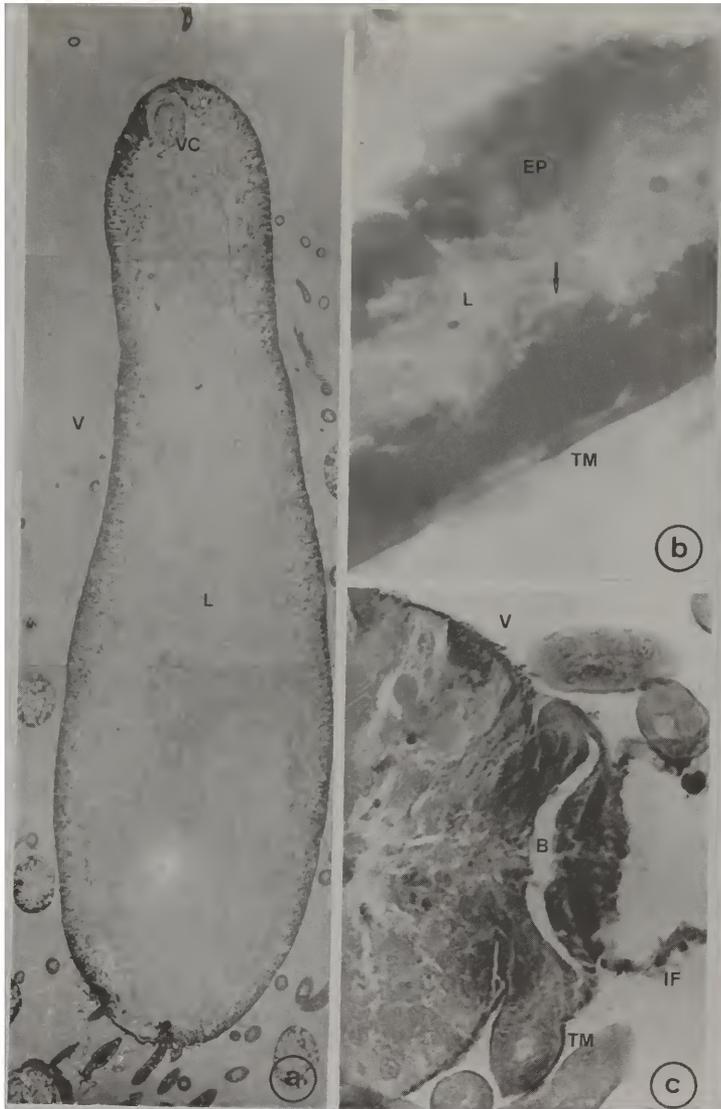


Fig. 19. *a* Corte longitudinal total do ventrículo de içá de *Atta capiguara*. Nesta figura aparecem também cortes de células do corpo gorduroso e túbulos de Malpighi cortados longitudinal e transversalmente. Aumento 40 x; *b* detalhe do corte longitudinal de um túbulo de Malpighi de içá de *Atta sexdens rubropilosa* notando-se os grânulos de excreção (seta). Aumento 1360 x; *c* corte longitudinal na região final do ventrículo e inicial do intestino posterior de jardineiras de *Atta laevigata* mostrando a "bexiga". Aumento 220 x.

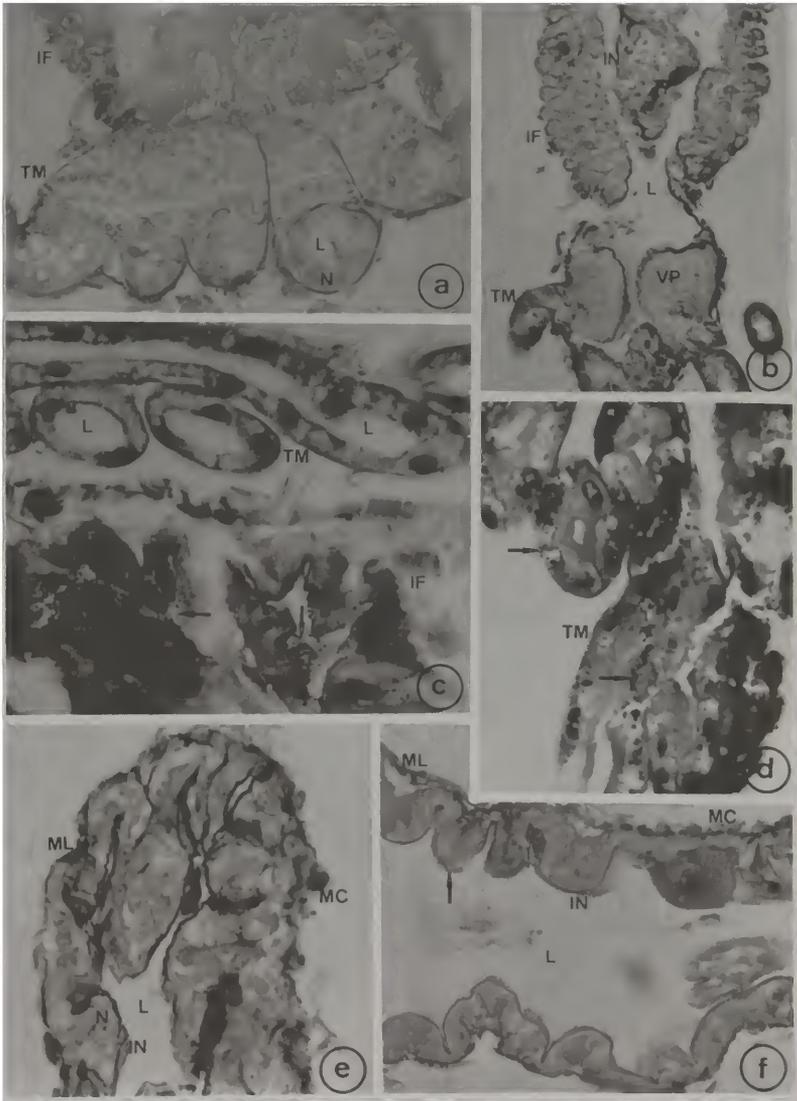


Fig. 20. *a* Seção oblíqua na região de desembocadura dos túbulos de Malpighi de soldado de *Atta bisphaerica*. Aumento 340 x; *b* seção longitudinal do intestino fino de soldado de *Atta capiguara* vendo-se a válvula pilórica. Aumento 140 x; *c* corte longitudinal e transversal da porção basal de alguns túbulos de Malpighi e cortes transversais do intestino fino onde aparecem potuações basófilas (setas) sob a íntima, em bitu de *Atta laevigata*. Aumento 550 x; *d* seção longitudinal e transversal de alguns túbulos de Malpighi de *Cephalotes atratus* vendo-se produtos de excreção acumulados dentro das cáculas (setas). Aumento 550 x; *e* corte oblíquo do intestino fino de soldado de *Atta sexdens rubropilosa* vendo-se a íntima sem pontuações; n núcleo. Aumento 550 x; *f* seção longitudinal do intestino fino de bitu de *Atta capiguara* onde se vêm as pontuações sob a íntima (seta). Aumento 220 x.

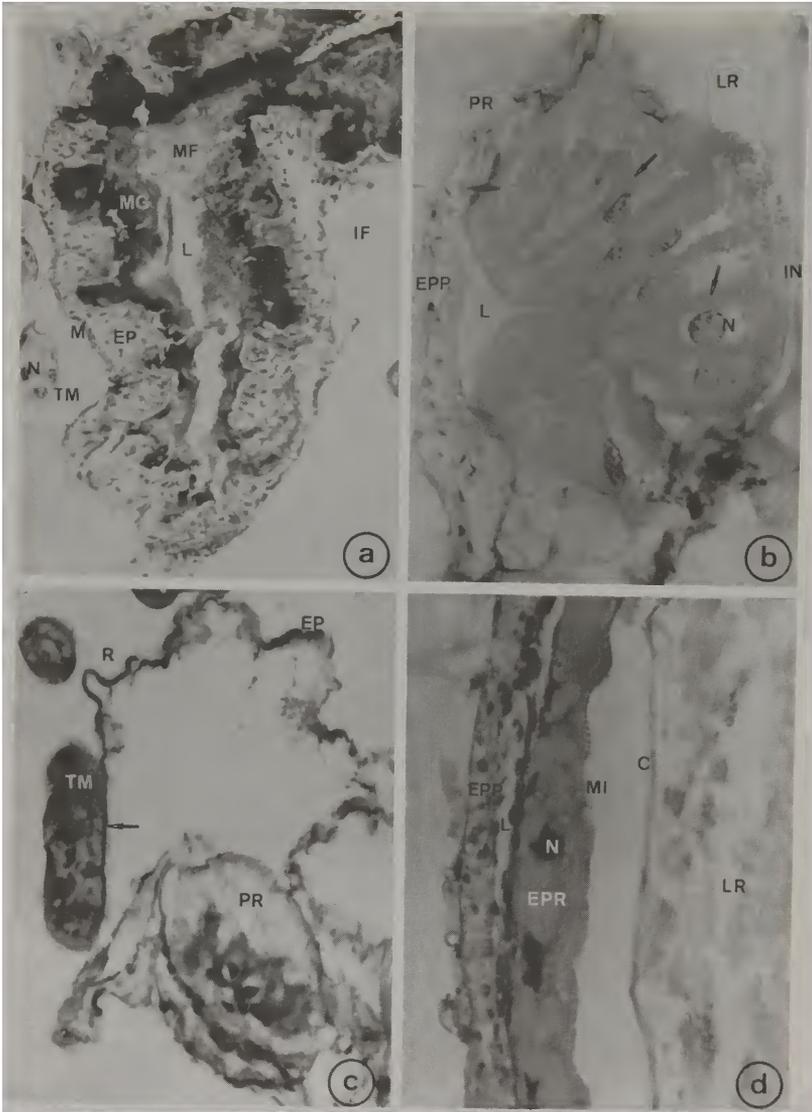


Fig. 21. *a* Corte oblíquo do intestino fino de *Cephalotes atratus* onde é mostrado um material fibroso e um material granular no interior do lúmen. Aumento 220 x; *b* ampliação de uma papila retal de operária de *Atta sexdens rubropilosa*, vendo-se entre as células da papila espaços intercelulares preenchidos por material acidófilo (seta), a íntima e contato com o lúmen do reto e o epitélio basal da papila. Aumento 550 x; *c* corte transversal do reto de *Solenopsis saevissima*, vendo-se a região de aderência (seta) do túbulo de Malpighi ao reto. Aumento 550 x; *d* papila retal de soldado de *Atta bisphaerica* em corte periférico onde pode-se ver a cutícula destacada das células do epitélio da papila retal e assim mostrando as microvilosidades dessas células. Aumento 550 x.

REFERÊNCIAS

- Brown Jr., W.L., 1954. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae. *Insectes Sociaux* 1 (1):22-31.
- Caetano, F.H. & C. Cruz-Landim, 1972. Morfologia do aparelho digestivo de formigas do gênero *Atta* (Hym., Formicidae). Vol. Homenagem à Warwick E. Kerr, 22-31.
- Caetano, F.H. & C. Cruz-Landim, 1975a. Anatomia, histologia e ultraestrutura dos túbulos de Malpighi em diferentes castas de formigas saúdas *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). *Supl. Ciênc. Cult.* 27:281-282.
- Caetano, F.H. & C. Cruz-Landim, 1975b. Histologia do ventrículo de formigas saúvas *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). *Supl. Ciênc. Cult.* 27:290.
- Chapman, R.F., 1975. The insects, structure and function. XII + 819 pp. American Enselvier Publishing Company, Inc., New York.
- Cruz-Landim, C. & L. Rodrigues, 1967. Comparative anatomy and histology of the alimentary canal of adult Apinae. *J. Apicult. Res.* 6:17-28.
- Cruz-Landim, C., M.L.S. Mello & L. Rodrigues, 1969. Nota sobre o número de tubos de Malpighi em abelhas. *Ciênc. e Cult.* 21:733-735.
- Cruz-Landim, C., 1971. Note on granules with concentric lamination present in the larval midgut of *Trigona (Scaptotrigona) postica* Latr. (Hym., Apidae). *Rev. bras. Pesq. Méd. e Biol.* 4:13-16.
- Cruz-Landim, C. & L. Rodrigues, 1971. Desenvolvimento das glândulas retais e tubos de Malpighi em abelhas do gênero *Melipona* com relação à umidade do seu habitat natural. *Ciênc. e Cult.* 23:619-623.
- Cruz-Landim, C., L. Rodrigues & M.L.S. Mello, 1971. Variation of the total length of Malpighian tubules as a function of the humidity in some *Melipona*. *Ciênc. e Cult.*, 23:68-71.
- Eisner, T., 1957. A comparative morphological study of the proventriculus of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College* 116:438-490.
- Emery, C., 1888. Ueber den sogenannten Kaumagen einiger Ameisen. *Zeitsch. Wiss. Zool.* 46:378-412.
- Ferreira, A. & C. Cruz Landim, 1969. A comparative study of the rectal glands of Apoidea (Hym.). *An. Acad. Brasil. Ciênc.* 41:591-600.
- Forbes, J., 1956. Observations on the gastral digestive tract in the male carpenter ant, *Camponotus pennsylvanicus* degeer (Formicidae, Hymenoptera). *Insectes Sociaux* 3:505-511.
- Gouraton, J., 1968. Composition, structure et mode de formation des concrétions minérales dans l'intestin moyen des Homoptères Cercopides. *J. Cell. Biol.*, 37: 316-328.
- Hebling, M.J.A., 1973. Metabolismo respiratório de *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) e *Atta sexdens rubropilosa* (Forel, 1908) influência de fatores intrínsecos e ambientais. Tese de doutoramento, F.F.C.L. de Rio Claro, V + 105 pp.
- Janet, C., 1902. Anatomie du gaster de la *Myrmica rubra*: 68pp + 8 pranchas. Ed. Georges Carret et C. Naud-Paris.
- Jeantet, A.Y., 1971. Recherches histophysiologiques sur le développement post-embryonnaire et le cycle annuel de *Formica* (Hymenoptère). *Z. Zellforsch.* 116: 405-424.
- Kapil, R.P., 1959. Anatomy and histology of the alimentary canal of honeybee, *Apis indica* Fab. (Apidae, Hymenoptera). *Zoologischer Anzeiger* 163: 306-323.
- Kiyan, C., 1973. Contribuição ao conhecimento do fungo marrom isolado de ninhos de formigas cortadeiras do gênero *Atta* sp. Tese de doutoramento, F.F.C.L. de Rio Claro, 110 pp.
- Mariconi, F.A.M., 1970. As saúvas. XI + 167 pp. Editora Agronomica Ceres, São Paulo.
- Mathewson, J.A., 1965. The internal morphology of the eastern cucurbit bee, *Peponapis pruinosa* (Hymenoptera, Apoidea). *Kansas Entomol. Soc.* 38:209-233.
- Roeder, K.D., 1953. *Insect Physiology*, 1100 pp. John Wiley & Sons; Inc. New York
- Snodgrass, R.E., 1935. *Principles of Insect Morphology*. XIV + 334 pp. Ithaca New York: Comstock Publishing Ass.
- Snodgrass, R.E., 1956. *Anatomy of the honey bee*. XIV + 334 pp. Ithaca, New York: Comstock Publishing Association.
- Tosi, A., 1895. Osservazioni sulla valvola del cardiacus in varii generi della famiglia delle Aridi. *Ric. Lab. Anat. Norm. R. Univ. Roma*, 5:6-26.
- Weber, N., 1972. Gardening Ants. The Attines, XVII + 146 pp. The American Philosophical Society Philadelphia.
- Wheeler, W.M., 1926. Ants, their structure, development and behavior. XXV + 663 pp. New York: Columbia University-Press.
- Wigglesworth, V.B., 1974. The principles of insect physiology, VIII + 827 pp. New York: John Wiley & Sons. Inc.

