

CONSIDERAÇÕES GERAIS E ESPECÍFICAS SOBRE AS GLÂNDULAS CUTÂNEAS SEXUAIS DOS LEPIDOPTERAS

RUDOLF BARTH*

No presente estudo podemos ressaltar alguns dados e observações mostrando que estes órgãos glandulares e suas secreções atraentes e excitantes têm um papel biológico essencial, sendo sua função regular e segura de importância decisiva para a sobrevivência de muitas espécies de Lepidoptera.

São ressaltados os seguintes dados:

- a) a variabilidade de formação dos órgãos e seus componentes;*
- b) a localização no corpo para obter o máximo de proteção e efeito;*
- c) a alta sensibilidade do sistema sensorial do sexo oposto;*
- d) a distribuição das sensilas sobre as antenas como expressão da função do olfato e da importância biológica da secreção.*

Além disso, mostramos os resultados que o senso olfatório dos Lepidoptera – e isto pode-se estender a respeito do plano funcional geral de todos os Insecta e Arthropoda – é inestimavelmente mais sensível do que aquele dos órgãos onde a molécula tem que se difundir via um líquido intermediário, de via direta e seca, nos Insecta.

A continuação desta interpretação está fora do nosso alcance como histólogos, sendo reservada para a parte filosófica da ciência.

Hipoderme e suas glândulas em geral (dos Insecta)

As glândulas cutâneas dos Arthropoda, em cada caso, são formações do epitélio epidermal simples da hipoderme (Fig. 1). Além de células ou grupos de células com função especializada, a hipoderme inteira possui apenas especializações reduzidas, ao contrário das células de outros órgãos. Enquanto que estas últimas exercem apenas uma única função, justamente aquela típica do órgão a que pertecem, as células hipodérmicas têm a capacidade, ou melhor, a versatilidade de realizar diferentes funções ao mesmo tempo ou em seqüência al-

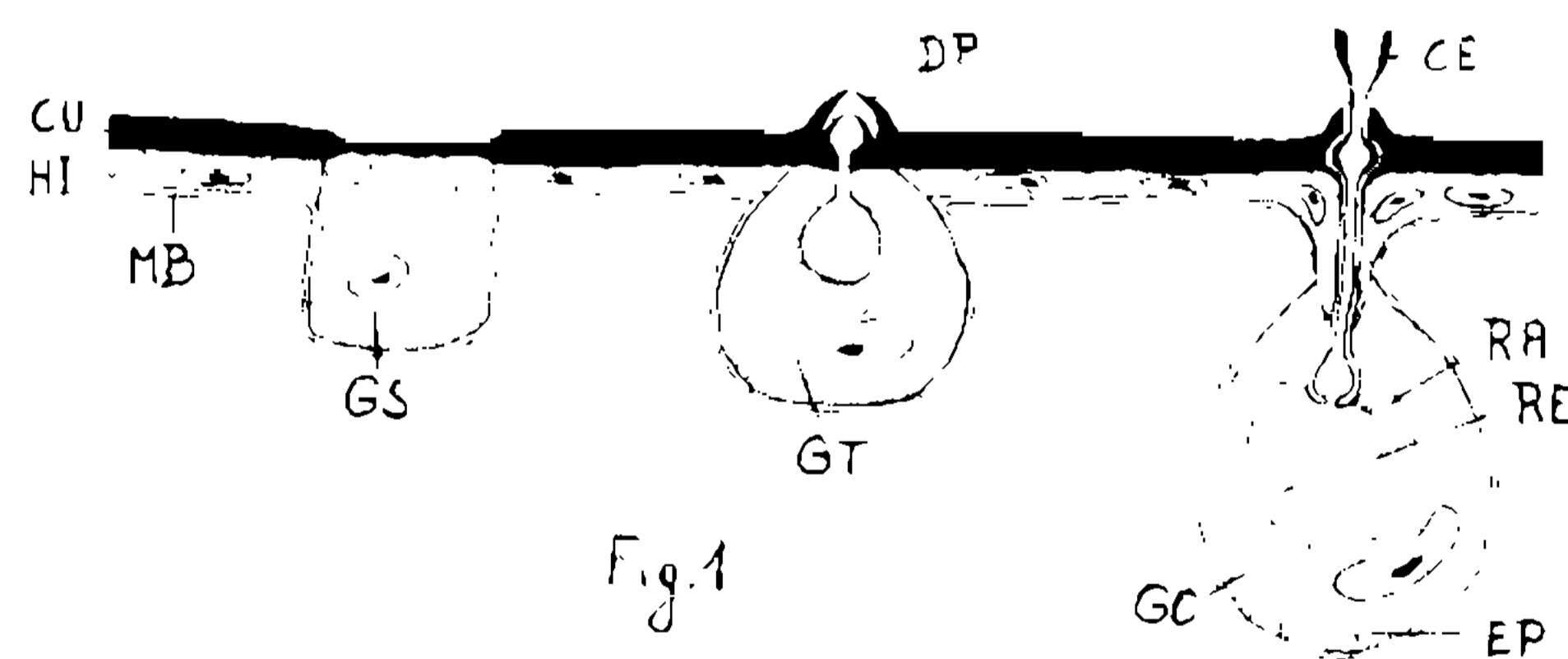


Fig. 1. Esquema de três diferentes tipos de células glandulares cutâneas (GS – célula glandular simples; GT – célula de transgressão; GC – célula complexa). CE – cerda; CU – cutícula; DP – dispositivo de proteção; EP – protoplasma ergastoplasmóide; HI – hipoderme; MB – membrana basal; RA – rabdório (zona radiata em GC e GT); RE – reservatório.

* Falecido em 1º de janeiro de 1978.

ternada. Assim, elas possuem além da sua função protetora e de crescimento uma glândula que se manifesta em todas as células pela produção da cutícula e de seus anexos (secreção da epicutícula e das lamelas da exocutícula). Estes conhecimentos gerais sobre a função da hipoderme aplicam-se também no dos Insecta.

Na hipoderme, mais ou menos uniforme, algumas células são determinadas para funções específicas; extraem da hololinfa (o líquido da cavidade geral do corpo) certas substâncias, transformando-se em secreções que, por sua vez, aparecem direta ou indiretamente, por intermédio de aparelhos condutores, mais ou menos complexos, na superfície do corpo. Conforme sua origem, estas glândulas hipodérmicas encontram-se sempre dentro do sistema hipodermal. Observa-se, porém, freqüentemente que elas penetram, devido ao seu tamanho, no interior do corpo. Neste caso, a membrana basal que, sem interrupção, percorre todas as faces basais de todas as células hipodérmicas, documenta o fato que estas células afundadas pertencem à hipoderme. Água e substâncias fornecidas pela hololinfa são transformadas em secreções no interior da célula glandular. A composição e, com isto as propriedades fisiológicas das secreções variam conforme a função biológica das mesmas.

Encontramos, além das glândulas do estomodeo e proctodeo numerosas glândulas de funções variadas espalhadas sobre o corpo do inseto: glândulas que produzem substâncias oleosas, lacas e cera para proteção da superfície da cutícula; glândulas com secreção adesiva; outras glândulas que tomam parte no mecanismo da muda da cutícula. Existem glândulas peçonhentas e fedorentas para proteção do inseto contra inimigos e ainda ocorrem glândulas que produzem substâncias altamente eficazes para provocar certas reações na vida sexual dos insetos, indispensáveis para a sobrevivência das espécies.

Glândulas odoríferas sexuais dos Lepidoptera

a) *Generalidades e histologia*

Destas glândulas citadas, os Lepidoptera adultos possuem, além das glândulas que

pertencem fisiologicamente ao duto digestivo, apenas glândulas odoríferas sexuais. A única exceção, conforme nossos conhecimentos atuais, é no grupo das borboletas do maracujá do Brasil: trata-se de duas elevações glandulares abdominais, encontradas de forma idêntica nos dois sexos. As fêmeas, além deste aparelho, possuem duas duplicaturas claviformes do tegumento, glandulares protráteis, ocupadas por duas diferentes formas de escamas. Estes órgãos exalam um cheiro desagradável que, segundo von Dalla Torre lembra a planta de que se alimentam as lagartas. Não se sabe se esta substância volátil é uma secreção repugnante ou uma substância aromática sexual, ou se se trata de uma secreção repugnante e ao mesmo tempo atraente para o outro sexo da mesma espécie. Nas outras glândulas cutâneas do Lepidoptera, o produto glandular é sempre ligado à esfera sexual, seja atraente nas fêmeas para os machos ou estimulante nos machos para as fêmeas. Apenas em poucos casos estes efeitos são inversos, como por exemplo em *Hepialus hectus* ou *Aphomia gularis*, onde a substância atraente é produzida pelo macho. A fim de provar que a substância aromática masculina é de absoluta necessidade para a realização da cópula, fechamos a saída da glândula odorífera do macho de *Galleria mellonella* (Barth, 1937). Em nenhuma das observações se realizou uma copulação.

Em muitas espécies, as secreções das glândulas masculinas são bem perceptíveis para nosso órgão olfativo, fato que não se observa nas fêmeas. As qualidades aromáticas das secreções são muito variáveis: observam-se aromas agradáveis (*Opsiphanes*) até outros de cheiro repugnante (*Sphingidae*). O quadro seguinte dá um número de espécies que produzem secreções masculinas que podemos sentir e qualificar.

Para nossos conhecimentos gerais sobre as glândulas odoríferas podemos ainda chamar a atenção para o fato de que, em certos casos, o macho de uma determinada espécie possui duas ou mais glândulas. Citamos, em seguida, alguns exemplos da subfamília Lithosiinae dos Artiidae:

Illice sexalata:

- a) No lado inferior da asa posterior.
- b) Na borda posterior da mesma asa.

<i>Espécie</i>	<i>Localização da glândula</i>	<i>Qualidade do cheiro</i>
<i>Opsiphanes invirae isagoras</i> (seg. Barth, 1952a)	Placas glandulares nos quarto e quinto segmentos abdominais	Agradável como baunilha
<i>Pieris brassicae</i> e outras espécies de Pieridae (seg. vários autores)	Escamas odoríferas na face superior de ambas as asas	Aromático, ácido, agradável como certas plantas (<i>Melissa</i> ou <i>Citrus</i>)
Lycaenidae, várias espécies (<i>Thecla athys</i>) (seg. vários autores)	Escamas odoríferas na face superior da asa anterior	Desagradável
<i>Galleria mellonella</i> (seg. Barth, 1937)	Dobra glandular da asa anterior	Fortemente aromático, como seiva de <i>Petasites offic.</i> (Composta)
Sphingidae, numerosas espécies (seg. vários autores)	Segundo segmento do abdômen	Desagradável, como carne em decomposição ou morcegos
<i>Erebus odoratus</i> (seg. Barth, 1952b)	Tíbia posterior	Agradável como mel
<i>Caligo arisbe</i> (seg. Barth, 1953)	Placas glandulares nos quarto e quinto segmentos abdominais	Duas qualidades – em material vivo: agradável; quando morto: como gordura rançosa.
Arctiidae e Ctenuchidae (várias espécies) (seg. Barth, 1956)	Tubos abdominais	Em geral desagradável como gordura rançosa ou carniça
Noctuidae – Hadeninae (várias espécies) (observações próprias)	Primeiros segmentos do abdômen	Agradável como canela, orquídeas, baunilha, etc.
<i>Sphacelodes vulneraria</i> (seg. Barth, 1955)	Glândula do harpago	Agradável como baunilha
<i>Anisodes gigantula</i> (seg. Barth, 1955)	Glândula na coxa posterior	Cheiro forte de almíscar

Illice fasciata:

a) Em um enrolamento do bordo posterior da segunda asa.

b) Um par de pincéis protráteis, situados no interior da câmara genital, inserindo-se embaixo do aedeago.

Lamprostroma pascuala:

a) No centro do lado inferior da asa posterior.

b) Na dobra intersegmental, dorsal entre os sexto e sétimo segmentos abdominal, protrátil.

Odozana obscura:

a) Na asa posterior (órgão provavelmente em redução).

b) Em uma dobra no tergito do quinto segmento abdominal, com pincel distribuidor.

c) Pincel odorífero no tergito do quarto segmento abdominal.

d) Áreas glandulares nos tergitos dos sexto e sétimo segmentos abdominais.

e) Células glandulares isoladas no fim do tergito do sétimo segmento abdominal.

f) Pincel odorífero nas extremidades dos harpagones.

g) Área glandular na articulação do harpago.

h) Pincel odorífero no lado externo do harpago.

i) Pincel odorífero nos lados do oitavo segmento abdominal.

Outras espécies desta subfamília, porém, possuem apenas um destes órgãos, por exemplo:

Illice cryphopyga com enrolamento do bordo posterior das segundas asas.

Illice endoxantha com dobra no bordo posterior das segundas asas.

Metalobosia cuprea com dois pincéis na extremidade de tubos protráteis formados de partes ventrais da cavidade intersegmental entre os oitavo e nono segmento abdominais.

Mas também em outras famílias encontramos espécies com vários órgãos odoríferos como por exemplo:

Exemplos de Lepidoptera cujos machos possuem dois ou mais aparelhos odoríferos (AG = área glandular; PD = pincel distribuidor):

a) Hesperiidæ: (gêneros *Hesperia*, *He-liopetes* e outros):

1º órgão: AG na dobra do bordo anterior da primeira asa.

2º órgão: AG na apófises do metatórax; PD na tíbia posterior.

b) Geometridæ: (espécie de antigo grupo *Acidalia*):

1º órgão: AG na dobra situada nos primeiros ventritos;

2º órgão: Tíbia posterior com pincel duplo com escamas odoríferas.

c) Geometridæ: *Hammaptera frondosata*:

1º órgão: Tubos protráteis no fundo da câmara genital.

2º órgão: Dobra na parte anal da asa posterior.

d) Noctuidæ: *Mocis repanda*:

1º órgão: AG na coxa anterior. PD no epiméron do protórax.

2º órgão: Escamas odoríferas na tíbia e no tarso posterior.

e) Sphingidæ: Espécies dos gêneros *Macroglossus*, *Protambulyx*, etc.:

1º órgão: AG no lados da base do abdômen; PD aos lados da AG.

f) Arctiidæ: *Delphyre suffusa*:

1º órgão: AG num sulco da tíbia anterior; PD na extremidade distal do sulco.

2º órgão: Tubos protráteis no fundo da câmara genital.

g) Brassolidæ: *Opsiphanes invirae isagoras*:

1º órgão: AG nos lados do abdômen; PD nas asas posteriores.

2º órgão: AG nas asas posteriores; PD ao lado da AG.

3º órgão: Escamas odoríferas isoladas nos tergitos do abdômen.

Sobre os efeitos das secreções destes órgãos dos machos, podemos expor apenas algumas presunções, pois precisamos ainda de muitas observações biológicas. Não sabemos se as secreções de todas as glândulas reagem sobre a fêmea concomitante ou sucessivamente, e não conhecemos nada sobre as respostas da fêmea aos estímulos sofridos pelas diferentes substâncias. Temos, porém, a impressão de que se trata de uma série de estímulos e reações, antes e durante a cópula, que começa com a irritação da fêmea e termina com a copulação e a recepção da espermatófora. Não podemos dizer se as reações são iniciadas por uma mistura das diferentes secreções masculinas ou por efeitos sucessivos. A última versão das reações sucessivas possui mais probabilidades, pois observa-se que algumas glândulas são expostas ao ar livre permanentemente, enquanto que outras em função depois de certos movimentos ou posições do corpo do macho. A glândula do bordo da asa posterior de *Illice sexalata*, por exemplo, está sempre em contato com o ar do ambiente, enquanto que a da área alar da mesma asa se abre somente quando as asas são puxadas para frente. Observa-se o mesmo fato em *Illice fasciata*, onde a glândula da asa se desenrola com os movimentos da asa, enquanto que o pincel distribuidor da segunda glândula, escondido no interior da câmara genital, entra em função somente depois da protração do aparelho copulador. Encontramos casos semelhantes em *Lampos-*

trola pascuala e *Odozana obscura*, bem como em numerosas espécies de outras famílias de Lepidoptera.

No aspecto microscópico das células glandulares aparecem, perto do núcleo volumoso e ativo, pequenos vacúolos de secreção que no pólo apical se unem para formar poucos vacúolos maiores. As paredes celulares, ao contrário das células hipodérmicas não especializadas que se apresentam em forma de sincício, sempre não nítidas. Sua separação do citado sincício caracteriza a célula glandular como unidade fisiológica independente. No pólo apical observam-se freqüentemente condensações protoplasmáticas bem nítidas. Em geral, aparecem como filamentos, em posição perpendicular à face apical da célula e, com isto, à cutícula. O conjunto destas formações foi chamado "rabdório" (Fig. 2). Em células mais evoluídas com aparelhos condutores intracelulares os filamentos do rabdório orientam-se em forma de raios, verticalmente aos canais, sacos, ou outras cavidades que funcionam como reservatórios para a secreção.

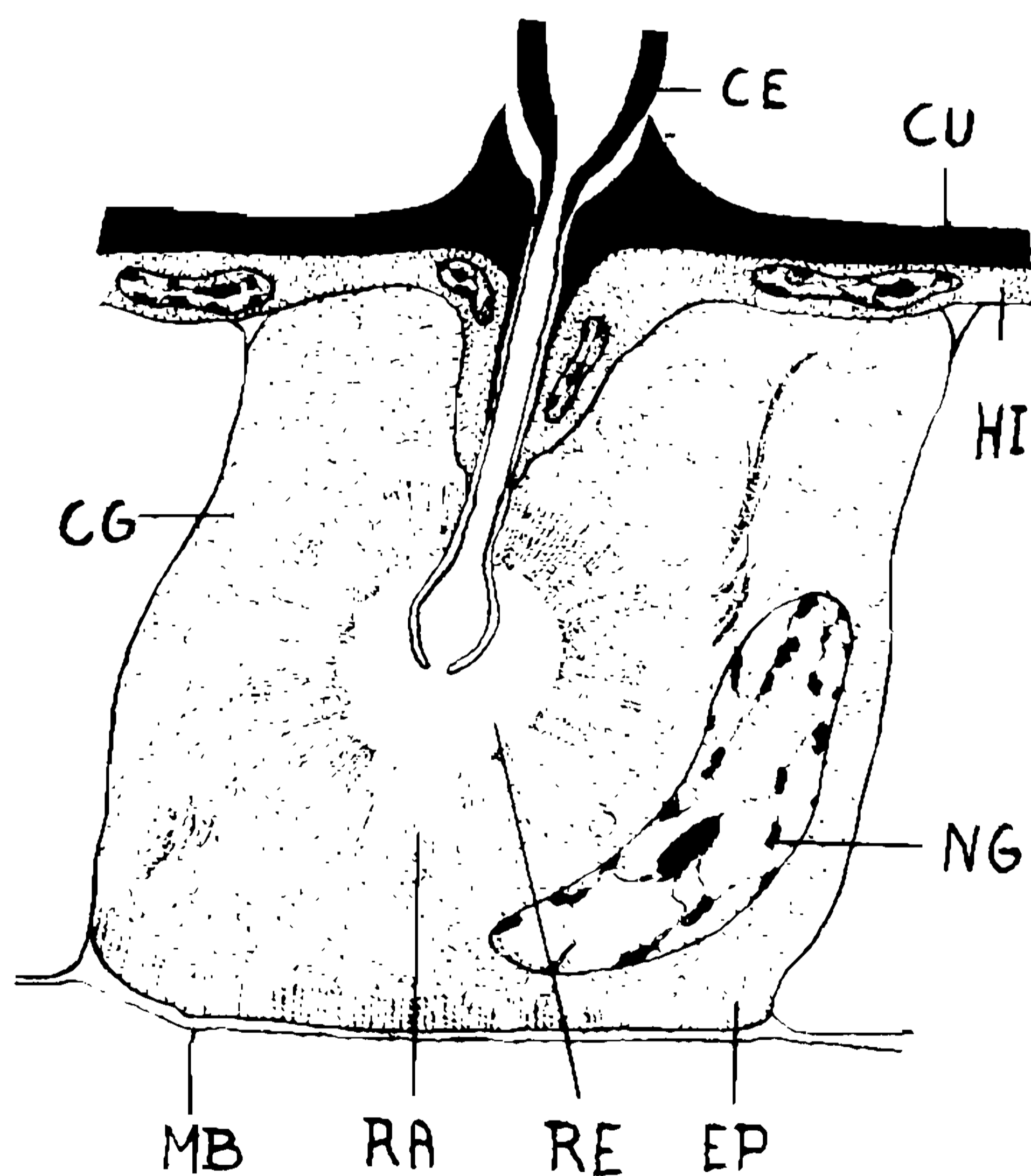


Fig. 2

Fig. 2. Esquema de célula glandular cutânea típica. CE - cerda; CG - célula glandular; CU - cutícula; EP - protoplasma ergastoplasmóide; HI - hipoderme; MB - membrana basal; NG - núcleo da célula glandular; RA - rabdório (zona radiata); RE - reservatório.

A saída da secreção da célula ocorre, no caso mais simples, por difusão através da cutícula muito fina (glândulas nos aparelhos copuladores de fêmeas de muitas espécies). Em muitos casos, a célula glandular entra em contato com uma escama ou cerda, aumentando assim a superfície de evaporação. A forma destes anexos da célula é muito variada. Aparecem como simples escamas em forma de espátula ou como escama com extremidade apical desintegrada com a mesma finalidade. Elas podem perder a forma de escama, sendo transformadas em cerdas; também podem ser reduzidas para pequenos restos ou podem faltar completamente como em *Thanaos tages* onde foi conservada apenas a cavidade de inserção da escama evaporadora.

A passagem da secreção do protoplasma da célula para a escama ou cerda é freqüentemente muito complicada. Em muitos casos, células auxiliares (células hipodérmicas vizinhas como células da membrana articuladora ou do anel basal da escama) formam cavidades ou canais coletores intracelulares com porções do protoplasma glandular em filamentos paralelos orientados verticalmente a estes reservatórios (zona radiata). As paredes destes são de substância cuticular e a secreção passa por meio de difusão para os reservatórios. Por meio deste dispositivo a cutícula com sua função protetora não sofre nenhuma interrupção das finas lamelas permeáveis mas resistentes.

Podemos reconstruir o desenvolvimento da zona radiata (segundo Barth, em prelo - 1977) de seguinte forma: Em uma célula simples (primitiva) encontramos o pólo apical com a já citada formação de filamentos paralelos (rabdório). Esta zona compõe-se de um grande número de *microvili* que aumentam milhares de vezes a superfície ativa da célula. Por afundamento da sua face apical, a célula forma no seu pólo apical um canal ou uma cavidade cuticular no seu interior. Os *microvili* logicamente orientam-se em filamentos radiais. Pela formação de canais ou cavidades secundários, a zona radiata pode ser trasladada até para a parte basal das células. Neste sentido, em células altamente desenvolvidas com aparelho condutor intracelular, podemos identificar a zona radiata com a superfície original da célula.

b) *Formas de escamas e cerdas evaporadoras e sua função*

As formas das escamas evaporadas são tão variadas que podemos aqui apenas apresentar os tipos mais importantes. A forma de escama de seno ainda é mantida nos Pieridae. *Pieris brassicae* possui escamas evaporadoras com o seno bem acentuado e ainda uma grande dilatação do pedúnculo de inserção e uma estriação longitudinal bem desenvolvida; a parte apical é estreita, na sua extremidade observa-se uma desintegração do bordo formando-se fios finos, a chamada “pluma apical”. Em *Pieris rapae* toda a escama é comprida e delgada, o seno é bem profundo e o pedúnculo de inserção é nitidamente dilatado; possui também uma pluma apical. Em *Argynnis paphia* e *Epinephele jurtina*, a extremidade da escama também é desintegrada como nos Pieridae, porém menos acentuada. Os filamentos terminam em pequenas dilatações. Em *Hesperia sao* a extremidade da escama forma um único filamento comprido, que em *Eudamus simplicius eurycles* possui ainda uma dilatação. A forma das escamas evaporadoras dos Lycaenidae é bem característica para esta família: a área de escama com pedúnculo muito comprido tem forma de uma colher; na sua cavidade observam-se estrias longitudinais acentuadas, sendo estas perfuradas por grande número de poros.

As escamas evaporadoras de alguns Hesperiidae têm forma de cerda e possuem numerosos estrangulamentos onde, em caso de contato com outro objeto, se desintegram de modo que se fala de cerdas fragmentares. Cerdas evaporadoras verdadeiras ocorrem, por exemplo, em muitos Sphingidae e certos microlepidópteros como *Plo-dia*, *Ephestia*, etc. Estas cerdas têm estrias longitudinais na quais, semelhantes às observadas em Lycaenidae, se abrem poros dispostos sobre pequenas elevações. A luz das cerdas evaporadoras é, como a das escamas, ocupada por retículas irregulares de massa cuticular.

As escamas e cerdas evaporadoras podem ser completamente reduzidas como no aparelho complicado do macho de *Aphomia gularis*. As células glandulares, trasladadas para o interior da asa, possuem uma célula auxiliar para conduzir a secreção, porém não escamas; mas em uma parte filoge-

neticamente muito mais antiga, encontram-se cerdas cujas células glandulares são reduzidas e inativadas. Em *Thanaos tages* a redução das escamas é quase completa; no dobramento da região costal da asa anterior ocorrem os chamados “copos evaporadores”. Trata-se de inserções de escamas evaporadoras, fortemente ampliadas, mas as escamas são reduzidas ou mesmo totalmente suprimidas.

A forma das escamas é aparentemente uma função entre a evaporação da secreção e as condições externas e ambientais. A secreção, produzida dentro da célula, penetra no espaço entre as duas lamelas da escama através do pedúnculo de inserção. Caso as escamas sejam expostas livremente ao ar, como por exemplo na fêmea de *Gonopteryx rhamni*, toda a superfície da escama está à disposição da evaporação. Mas no caso em que elas, como nos Pieridae ou Lycaenidae, encontrem-se dispersas entre as escamas comuns, apenas a parte apical pode evaporar a secreção. Para aumentar a superfície evaporante, a extremidade da escama é desintegrada em muitos filamentos que compõem a “pluma apical”, já citada. Semelhantes são as condições nas espécies de *Argynnis* e em *Hesperia sao* com as escamas bem protegidas, de modo que apenas a pluma apical entre em contato livre com o ar. Também os estrangulamentos das escamas articuladas de alguns Hesperiidae aumentam a superfície evaporante. As escamas e suas respectivas cerdas inserem-se tão densamente que formam um feltro denso que chupa a secreção como um mata-borrão e que a deixa evaporar igualmente. Os espaços produzidos pelos estrangulamentos aumentam o efeito capilar do feltro.

c) *Glândulas femininas*

Como observado freqüentemente na formação do corpo dos Insecta, também nosso objeto de estudo, a realização de um certo princípio pode ser resolvida de maneiras diferentes. Também a distribuição das escamas e cerdas evaporadoras é tão variada como suas formas mencionadas acima. Escamas ou aparelhos odoríferos ocorrem nos Lepidoptera fêmeas e machos. Enquanto nas fêmeas os órgãos são limitados na extremidade do abdômen, eles se encontram colocados em diversas regiões do corpo do ma-

cho. Algumas raras exceções ocorrem como em *Alucita pentadactyla* onde macho e fêmea possuem escamas odoríferas nas asas ou em *Orgyia antiqua* cuja fêmea tem dobras glandulares no dorso. Comparando-os com muitos aparelhos odoríferos dos machos, os das fêmeas são de construção mais simples.

Os aparelhos odoríferos das fêmeas formam-se em geral na membrana intersegmental entre os oitavo e nono segmentos abdominais. Esta membrana toma parte também na formação do tubo ovipositor e por isto sofreu um considerável prolongamento em comparação com os segmentos anteriores. Com o ovipositor retraído, o nono segmento junto com a membrana intersegmental penetra profundamente no oitavo segmento. A hipoderme desta membrana tornou-se glandular, em sua totalidade ou em regiões limitadas. As células glandulares são várias vezes mais altas, e com isto mais volumosas, do que as outras células hipodérmicas. Em geral sua forma é cilíndrica e o núcleo celular é volumoso com a cromatina igualmente espalhada. Numerosos vacúolos dentro do protoplasma mostram a função glandular destas partes da membrana. O corpo protoplasmático possui frequentemente um rabdório na sua face apical. A cutícula, em geral, é muito fina. A distribuição da parte glandular sobre a membrana intersegmental varia com as espécies. Na figura 3 é apresentada a situação da glândula em *Plodia interpunctella*. A glândula entra em contato com o ar livre

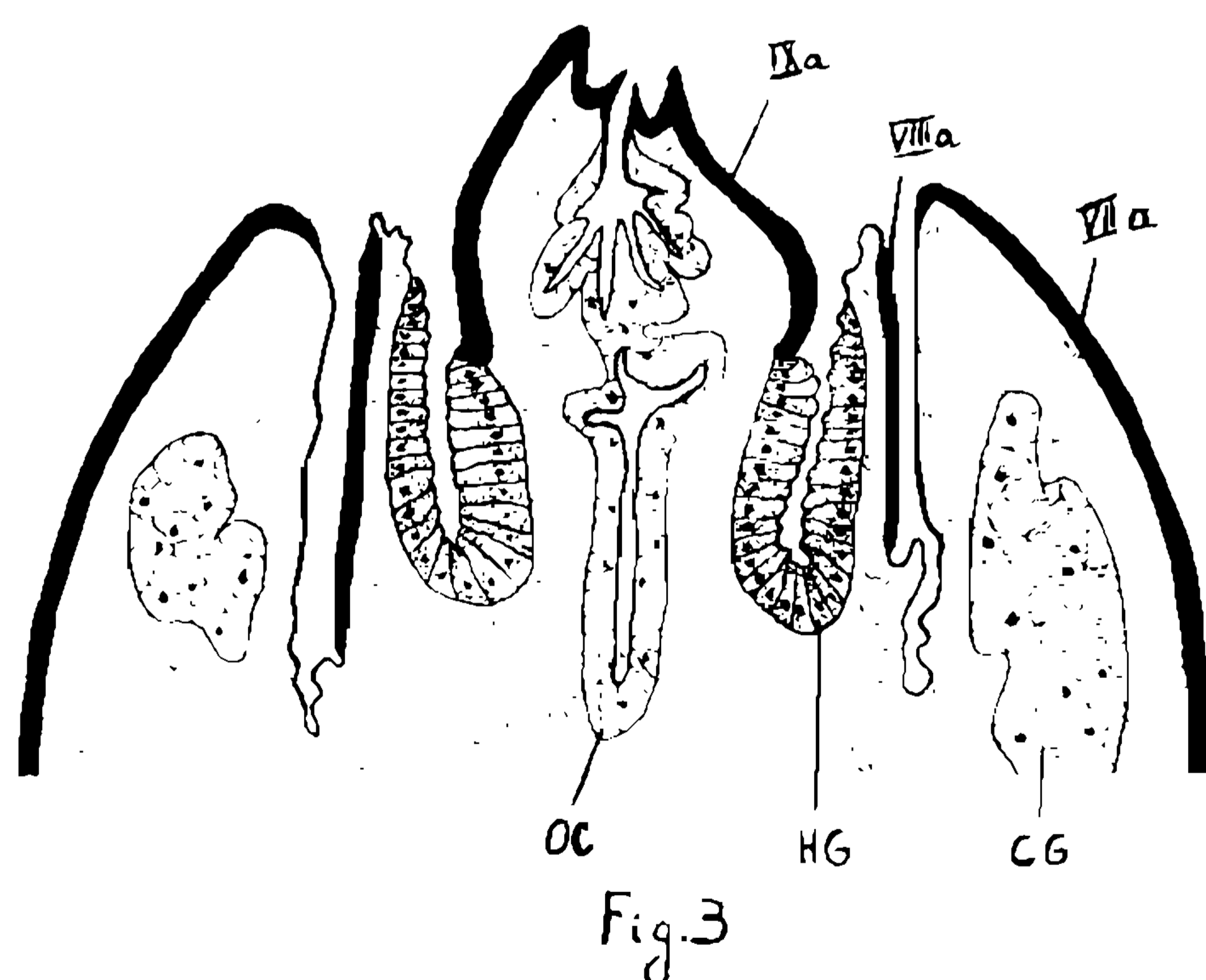


Fig. 3. Corte frontal do abdômen da fêmea de *Plodia interpunctella*. CG - corpo gorduroso; HG - hipoderme glandular; OC - oviduto; VIIa, VIIIa e IXa - 7º, 8º e 9º segmentos abdominais.

quando o ovipositor é estendido. Em repouso, porém, a câmara genital é fechada por meio de uma saliência cuticular no início do nono segmento. O comportamento destes animais coincide com as observações anatômicas. Fêmeas, antes da cópula, esticam o ovipositor em presença de um macho, às vezes também espontaneamente, de modo que a substância atraente pode evaporar rapidamente. O movimento alternado entre esticar e retrair aumenta ainda o efeito. Machos maduros da mesma espécie, entrando na área de ação da substância atraente, encontram em pouco tempo a fêmea e são fortemente excitados.

Enquanto que em *Plodia interpunctella* se trata de um tipo simples, porém frequentemente encontrado, ocorrem em outras espécies aparelhos mais complicados. Chamamos a atenção aos *sacculi lateralis* das fêmeas de *Bombyx mori*. Tratam-se de dilatações laterais da membrana intersegmental entre os oitavo e nono segmentos, cuja hipoderme se tornou glandular. Por aumento da pressão da hololinfa estes sacos odoríferos são projetados para fora, deixando evaporar a substância atraente. A fêmea de *Gonopteryx rhamni* possui na parte ventral do oitavo segmento um par de feixes de escamas brancas em forma de espátulas. As células tricogêneas das escamas são glandulares e a sua secreção é evaporada na superfície da escama.

d) Glândulas masculinas

Os órgãos odoríferos dos machos não se encontram em uma só região do corpo como os das fêmeas, mas encontram-se em diferentes partes expostas do corpo como asas, pernas e extremidade do abdômen. As formas e planos de construção destes órgãos são altamente variados, de modo que aqui podemos citar apenas alguns dos principais tipos.

No grupo dos órgãos localizados sobre as asas, podemos diferenciar entre dois tipos: células glandulares e suas respectivas escamas evaporadoras ocorrem espalhadas sobre toda a superfície alar entre as escamas comuns ou aparecem limitadas em certas regiões da asa, sendo porém ainda frequentemente protegidas por dispositivos adequados (Fig. 4).

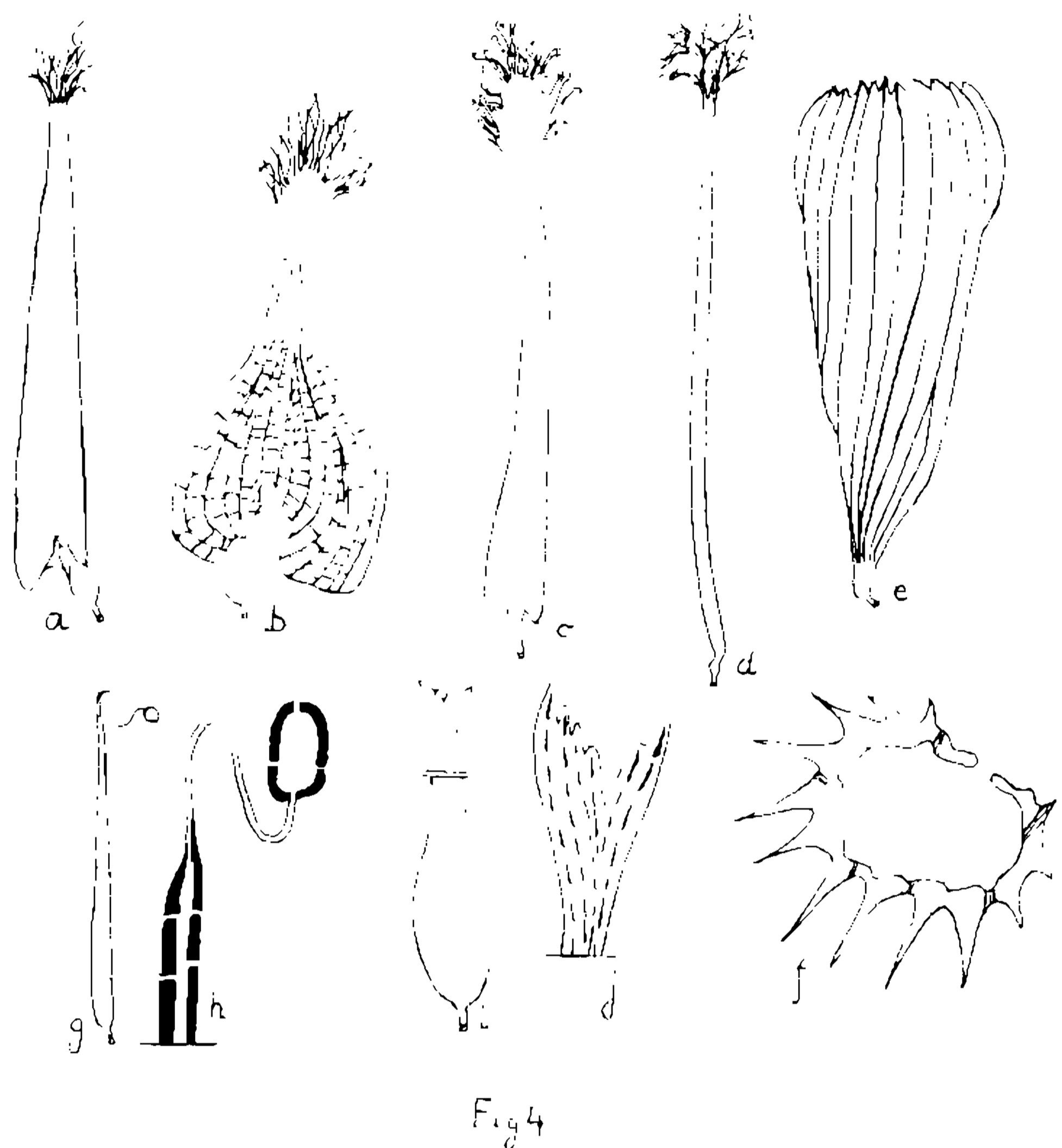


Fig. 4. Formas de escamas evaporadoras. a – *Pieris rapae*; b – *Pieris brassicae*; c – *Argynnis paphia*; d – *Argynnis paphia*; e – *Papilio polystictus*; f – *Papilio polystictus*, escamas em corte transversal; g – *Eudamus simplicius eurydes*; h – extremidade da forma anterior; i – *Eudamus simplicius eurydes*; j – extremidade da forma anterior.

Escamas odoríferas, de distribuição igual sobre a superfície das duas asas, observamos nos Lycaenidae. São muito menores do que as outras escamas, apresentando-se cada uma em forma de colher. O lado côncavo da escama é virado para fora de modo que a secreção pode livremente evaporar, depois de ter saído através dos poros situados nas estrias longitudinais. Caso semelhante encontramos nos Pieridae. Em *Pieris brassicae* as escamas comuns das duas asas quase desaparecem abaixo das escamas odoríferas brancas. Mas nesta família observa-se já uma certa limitação na distribuição, pois a parte basal de cada asa, a área antes da subcosta da asa anterior e a região antes do *sector radii* da segunda asa não possuem escamas odoríferas. Em muitos Satyridae esta limitação é mais acentuada, sendo as escamas odoríferas restritas a pequenas áreas glandulares, onde se colocam densamente de modo que as escamas comuns são quase ausentes (*Satyrus dryas* e outras).

Callophrys rubi mostra no ângulo anterior da área mediana da asa anterior uma região glandular mais clara, sendo esta ligei-

ramente afundada na superfície alar. Esta observação já indica o caminho da evolução das áreas protegidas dos Hesperidae. *Augiades comma* (bem como *Augiades sylvanus*, *Adopoea flava* e *adopoea actaeon*) possui uma área glandular estreita que se estende do primeiro ramo da Cubital até a primeira Anal, sendo bem afundada na asa; nos bordos do afundamento em forma de sulco inserem-se séries de grandes escamas pretas inclinadas que protegem as cerdas articuladas que preenchem o interior do sulco. Permanece porém ainda aberto um estreito espaço para a evaporação da substância volátil.

Grandes escamas protetoras para proteger as escamas odoríferas delicadas, encontramos em numerosos órgãos odoríferos. No macho de *Argynnis paphia*, as nervuras m_3 , cu_1 , cu_2 e an_1 são acompanhadas por escamas evaporadoras protegidas por escamas de proteção que se deitam por cima das primeiras deixando apenas as extremidades evaporantes em contato com o ar.

Uma outra solução para a proteção das escamas odoríferas é o enrolamento daquelas partes da asa que possuem tais glândulas como no caso conhecido de algumas Hesperidae. Na asa anterior de *Hesperis sao*, a parte anterior da área subcostal é enrolada para baixo protegendo, junto com algumas séries de escamas grandes, a área glandular.

Mais desenvolvido é o sistema de enrolamento de partes glandulares das asas em certos microlepidópteros como *Plodia interpunctella* e outros Pyralidae. Neste grupo, as células glandulares das regiões enroladas das asas são grandes e cada uma possui uma cerda evaporadora comprida, cuja extremidade sai da abertura do enrolamento que tem forma de funil. Quando excitado, o macho desenrola a parte glandular e as cerdas ficam em posição perpendicular sobre a superfície da asa.

A proteção das escamas e cerdas odoríferas pode ser realizada por meio de formação de uma dobra de uma das lamelas alares. Em *Galleria mellonella* encontra-se na área antes da subcosta uma bolsa formada por dobramento da lamela inferior da asa, cuja parte dorsal se tornou glandular. Em *Aphomia gularis* ocorre um dobramento

duplo. Como em *Galleria mellonella* a lamela inferior forma um funil cheio de um feltro de pêlos muito finos. Desta cavidade parte um segundo dobramento, sendo este ramificado em cinco braços que se colocam entre funil e lamela alar. As células desta formação secundária são glandulares; não possuem cerdas ou escamas porém células auxiliares que conduzem a secreção para os dutos do segundo dobramento. A secreção entra no feltro do funil e evapora pela abertura deste.

Grandes invaginações em forma de bolsa ocorrem nas asas posteriores de alguns Danaidae, especialmente em *Thecophora favea*, onde a nervura da asa é fortemente modificada. Ainda mais acentuada é a alteração das asas posteriores de alguns Ithomiinae em virtude dos grandes aparelhos odoríferos. O Noctuídeo *Nyctipao walkeri* carrega grandes feixes de cerdas amarelas em bolsas profundas das segundas asas, sendo esticados quando o animal é excitado.

Não somente nas asas formam-se estes órgãos masculinos; encontram-se freqüentemente também nas pernas e no abdômen. Na maioria dos casos, ocorrem pincéis de escamas ou cerdas que durante o repouso são escondidas em bolsas ou sulcos, onde se enchem de secreção. Quando o macho é excitado, o pincel é aberto por pressão da hollinfa ou ação muscular exercida sobre certas formações especiais de cutícula na base dos feixes. Às vezes, estes tufo possuem células glandulares (em geral as células tricogêneas que se tornaram glandulares) e entram em sulcos para serem protegidos.

Muitos Sphingidae (*Acherontia atropos*, *Sphinx ligustri* e outros) possuem grupos de cerdas evaporadoras no primeiro segmento do abdômen, escondidas em sulcos dos primeiro e segundo segmentos onde se encontram as áreas glandulares. Em *Diasictis artesiaria* e outros Geometridae do grupo *Larentia*, a membrana intersegmental entre os sétimo e oitavo segmentos, junto com partes do esqueleto do sétimo segmento, formam em cada lado um saco glandular protrátil, ocupado densamente por pequenos pêlos finos.

Com a formação de órgãos odoríferos nas pernas observa-se freqüentemente uma

redução das partes que possuem ou abrigam o órgão ou seus feixes evaporadores. Algumas espécies de Hesperidae possuem nas tíbias posteriores feixes de cerdas evaporadoras, mas neste grupo as tíbias ainda são normais. Mas já em numerosas espécies do gênero *Acidalia* (Geometridae) as pernas posteriores, que possuem órgãos odoríferos, são muito menores do que as segundas pernas. Uma redução muito forte mostram as pernas posteriores das espécies *Hepialus hectus*, examinadas por Barret (1882), e *H. lupulinus*. Aqui os tarsos são ausentes e as tíbias dilatadas em forma de clava. Dentro das tíbias encontram-se feixes de cerdas odoríferas, sendo abertos na ocasião do vôo nupcial (Fig. 5 e 6).

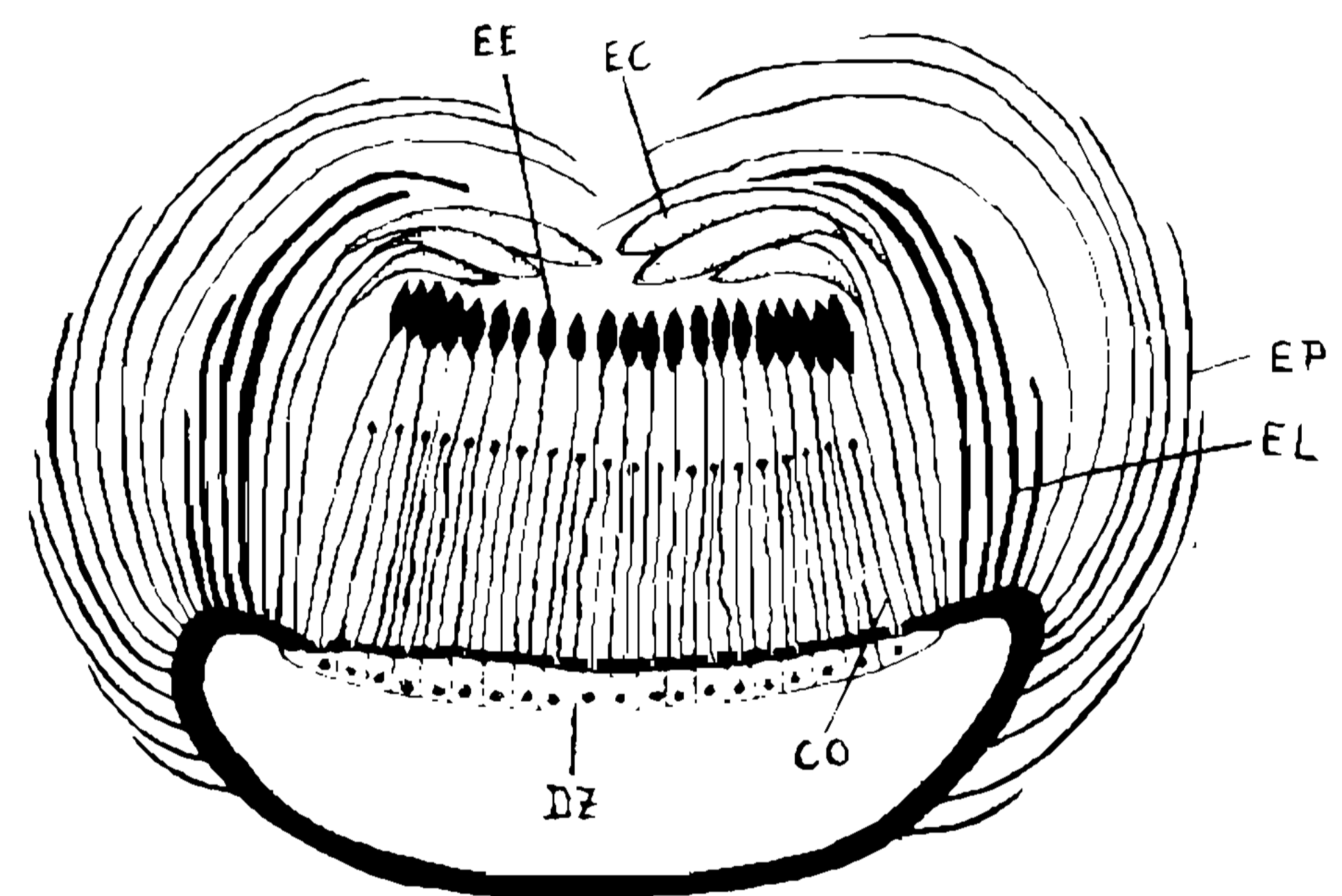


Fig. 5

Fig. 5. Esquema do corte transversal do segundo fêmur de *Zale viridans* com o órgão odorífero. CO – cerda odorífera; DZ – célula glandular; EC – escama evaporadora grande; EE – escama evaporadora curta; EL – escama de proteção interna; EP – escama protetora externa.

e) Considerações filogenéticas

A observação comparativa dos exemplos citados, que podem ser aumentados ainda por dezenas de outros, mostra o fato que órgãos odoríferos foram desenvolvidos em espécies de diferentes gêneros e famílias e que, dentro de uma dada unidade, uma espécie os tem mas a outra porém não. Estes achados provam que a formação destes órgãos ocorreu isolada e independentemente. Espécies, filogeneticamente muito antigas como as espécies de Hesperidae e *Hepialus*, bem como os citados microlepidópteros, têm aparelhos altamente complicados como dobramentos, enrolamentos e



Fig. 6. Quatro diferentes tipos de aparelhos evaporadores. a – *Athysania hesione*; b – *Arctiidae*; c – *Phelinodes zikani*; d – *Odozana obscura*.

formação de bolsas para proteger os dispositivos sensíveis. De outro lado, espécies de Pieridae e *Argynnis* (Nymphalidae) de um nível evolutivo muito mais alto e moderno, possuem órgãos mais primitivos e menos evoluídos. Podemos concluir que glândulas odoríferas já existiam em épocas filogenéticas remotas.

Uma comparação entre os exemplos citados de órgãos odoríferos masculinos nas asas mostra uma complicação crescente dos dispositivos secundários a fim de obter um efeito protetor. Temos a possibilidade de estabelecer uma série de estados evolutivos que, talvez, corresponda ao caminho do desenvolvimento filogenético. Os passos neste caminho seriam os seguintes:

- Escamas dispersas na superfície alar inteira em Lycaenidae.
- Início da limitação das escamas em Pieridae.
- Áreas glandulares limitadas em Satyridae.
- Áreas glandulares afundadas em *Callophrys rubi* e *Augiades comma*.
- Enrolamento de partes das asas em *Hesperis sao* e *Plodia interpunctella*.
- Formação de bolsas com feixes de escamas evaporadas em Danaidae.
- Invaginação para formar túneis sem feixes de escamas em *Galleria mellonella*.
- Invaginação com ramificações glandulares e feltro de pêlos evaporadores em *Aphomia gularis*.

Esta seqüência, porém, não pretende dar qualquer indicação a respeito da filogenia dos Lepidoptera; queremos apenas mostrar as relações que existem entre os diferentes tipos citados.

f) Função das secreções

Os diferentes dispositivos protetores, especialmente em espécies filogeneticamente antigas, indicam que os aparelhos odoríferos têm um papel muito importante na vida destes Insecta e com isso na sobrevivência das espécies. Sem estas substâncias aromáticas sexuais, um encontro dos sexos para a cópula seria muitas vezes dificulta-

do, especialmente em espécies raras. Este encontro dos sexos sobre grandes distâncias e em espécies de vida noturna podemos explicar apenas por estas substâncias, que são indispensáveis para a manutenção das espécies.

Na consideração da importância biológica destas secreções temos que diferenciar entre dois grandes grupos a respeito do seu efeito fisiológico: animais com glândulas atraentes e com glândulas estimulantes. No primeiro grupo, a glândula atraente produz uma substância que atrai o outro sexo, enquanto que no segundo grupo as glândulas emitem secreções que estimulam o outro sexo de não mais fugir da cópula.

Correspondendo a este jogo alternante de chamar e estimular, encontramos sempre uma parte ativa e outra passiva no momento do encontro dos sexos. A parte ativa é, em geral, o macho, enquanto que a fêmea fica passiva. Assim encontramos nos machos glândulas estimulantes e na fêmea atraentes. Exceções desta regra são relativamente raras. As fêmeas de espécies de *Heptalus*, por exemplo, são atraídas pela substância atraente fabricada pelo macho; semelhante é o caso de *Aphomia gularis* onde a glândula alar do macho produz uma secreção para atrair a fêmea, propriedades que, de forma semelhante, conhecemos dos Saltatoria estridulantes, dos Chironomidae e Culicidae.

A formação das antenas e suas sensilas olfatórias estão em relação direta com estes achados. Podemos constatar que em Lepidoptera noturnos a parte ativa sempre tem antenas mais complexas, possuindo sensilas mais numerosas do que a parte passiva. Lembramos as antenas pectinadas dos machos e em forma filamentosa das fêmeas de muito Lepidoptera de vida noturna.

Mas nem sempre trata-se de efeitos alternantes na base de substâncias voláteis, pois — especialmente em formas diurnas — freqüentemente o senso óptico tem um papel importante no encontro dos sexos. Neste caso, somente os machos possuem glândulas odoríferas para a produção de substâncias atraentes, enquanto que estas são ausentes nas fêmeas. Observa-se, por exemplo, no macho de *Argynnis paphia* sentado em pleno sol na flor de qualquer composta,

que freqüentemente voa em direção a uma outra borboleta que passa por perto, seja um exemplar de outra espécie ou um macho da sua espécie, como se fosse uma fêmea da sua própria espécie. Depois de pouco tempo, reparando seu engano, voltará para a mesma flor, pois a miopia dos seus olhos compostos não permitiu reconhecer bem o objeto que passou. Mas passa uma fêmea da sua própria espécie, então o macho perseguirá o novo objeto, circundando-o em espirais apertados com alta freqüência, mas baixa amplitude das asas, até que a fêmea, depois de certo tempo, pousa sobre uma folha onde o jogo começa de novo até a realização da cópula. Aparentemente o macho quer envolver a fêmea em uma “nuvem” de substância estimulante que, sem interrupção, pode agir sobre as sensilas olfatórias da fêmea. O macho deste grupo de Lepidoptera diurnos consegue visualmente reconhecer a fêmea em apenas curta distância, mas necessita, para excitar a fêmea, do produto da sua glândula estimulante.

Neste sentido podemos interpretar os “vôos nupciais” de muitas espécies diurnas (Pieridae, Nymphalidae, etc.). O macho voa em redor da fêmea, conhecida visualmente, para mantê-la dentro do raio de ação da sua substância estimulante. Isto observamos com muita freqüência no comportamento do macho de *Galleria mellonella* que, antes da cópula, apresenta uma dança característica em frente da fêmea, com a finalidade de aumentar o efeito excitante provocado pela secreção das suas glândulas alares.

O raio de ação da substância estimulante do macho é relativamente restrito, pois o macho, sendo chamado pela fêmea, tem que se aproximar desta antes de começar sua dança, outros movimentos ou posições para se comunicar com sua fêmea. Diferente é o caso das substâncias atraentes femininas, cujo efeito se estende sobre maiores distâncias. Fabre já comunicou que por uma fêmea de *Saturnia pyri* em oito noites consecutivas foram chamados 150 machos da mesma espécie. Exemplares machos de *Philosomia cynthia* foram atraídos pela secreção da glândula feminina de uma distância de 1,5 milhas e machos de *Porthesia dispar* de 3,8 km, isto porém sob condições meteorológicas muito favoráveis.