

OBSERVAÇÕES HISTOLÓGICAS NA MUSCULATURA DE *PHLEBOTOMUS RENEI* E *P. LONGIPALPIS* *

RUDOLF BARTH

Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Guanabara

(Com 21 figuras no texto)

Os músculos dos insetos possuem sempre uma estriação transversal completa, raras vezes incompleta. Tôdas as comunicações de observações de elementos musculares lisos não foram comprovadas até hoje. Trata-se, nestes casos, em geral, de observações de musculatura de estriação incompleta que, muitas vezes, não se pode reconhecer facilmente pelo método de coloração com hematoxilina férrica, como tivemos freqüentemente a oportunidade de observar na *muscularis* do intestino médio de larvas parasitárias de certos himenópteros.

Podemos, porém, verificar que a estriação transversal dêstes músculos se torna bem visível no microscópio de contraste de fases, mostrando um período de 2 a 3 μ de comprimento. O efeito visível das contrações musculares varia de acôrdo com o trabalho necessário. Conhecemos, assim, freqüências de contração altas nos músculos indiretos do vôo, menos aceleradas na musculatura das pernas e vagarosas nos músculos do intestino e do vaso dorsal. Além dêstes tipos, conhecemos um outro grupo de músculos que efetuam uma contratura lenta e que mantêm o estado de encurtamento, uma vez atingido, por um certo tempo prolongado. Trata-se dos elementos contráteis chamados "musculatura do turgor", observados e analisados por BARTH (1937) em lagartas de *Lasiocampidae* e *Geometridae*. Êstes músculos, encontrados em lagartas, larvas e outras formas de insetos com cutícula pouco esclerosada, são responsáveis pela manutenção do turgor no interior do corpo que, por sua vez, não tem bastante rigidez para manter sua forma. Encontram-se na forma de músculos segmentares e intersegmentares, orientados em todos os sentidos, e justapostos sôbre a cutícula, mais ou menos membranosa, onde atravessam dobras cuticulares preforma-

* Recebido para publicação a 1 de novembro de 1960.

Trabalho da Divisão de Zoologia Médica, realizado com auxílio do Conselho Nacional de Pesquisas.

das. Devido a contração ou relaxamento, regulam a pressão sobre o líquido da cavidade geral, por meio de deformações das citadas dobras. Estes músculos, possuindo um caráter "tônico" da sua contratura, são bloqueados por controle nervoso, no estado necessário de tensão, a fim de manter sempre uma pressão adequada, chamada *turgor*, para a manutenção da forma do corpo e para a possibilidade de realizar a locomoção à custa da contração da musculatura restante. Denominamos este bloqueio como "reflexo bloqueador do tonus". Na ocasião do estudo destes grupos de músculos (BARTH, *loc cit.*), tentamos encontrar diferenças histológicas entre a musculatura do *turgor* e a da locomoção, porém sem resultados satisfatórios.

De observações próprias e de numerosos trabalhos, como os recentemente publicados por EDWARDS e colaboradores (1953, 1954 a-c), conhecemos, entretanto, diferenças histológicas entre diversos grupos de músculos em um dado inseto (por exemplo a musculatura das asas e a das pernas, etc.), porém não se indicam nenhuma observação que se refira à estrutura específica em músculos com contratura "tônica".

ANOTAÇÕES GERAIS E ANATÔMICAS

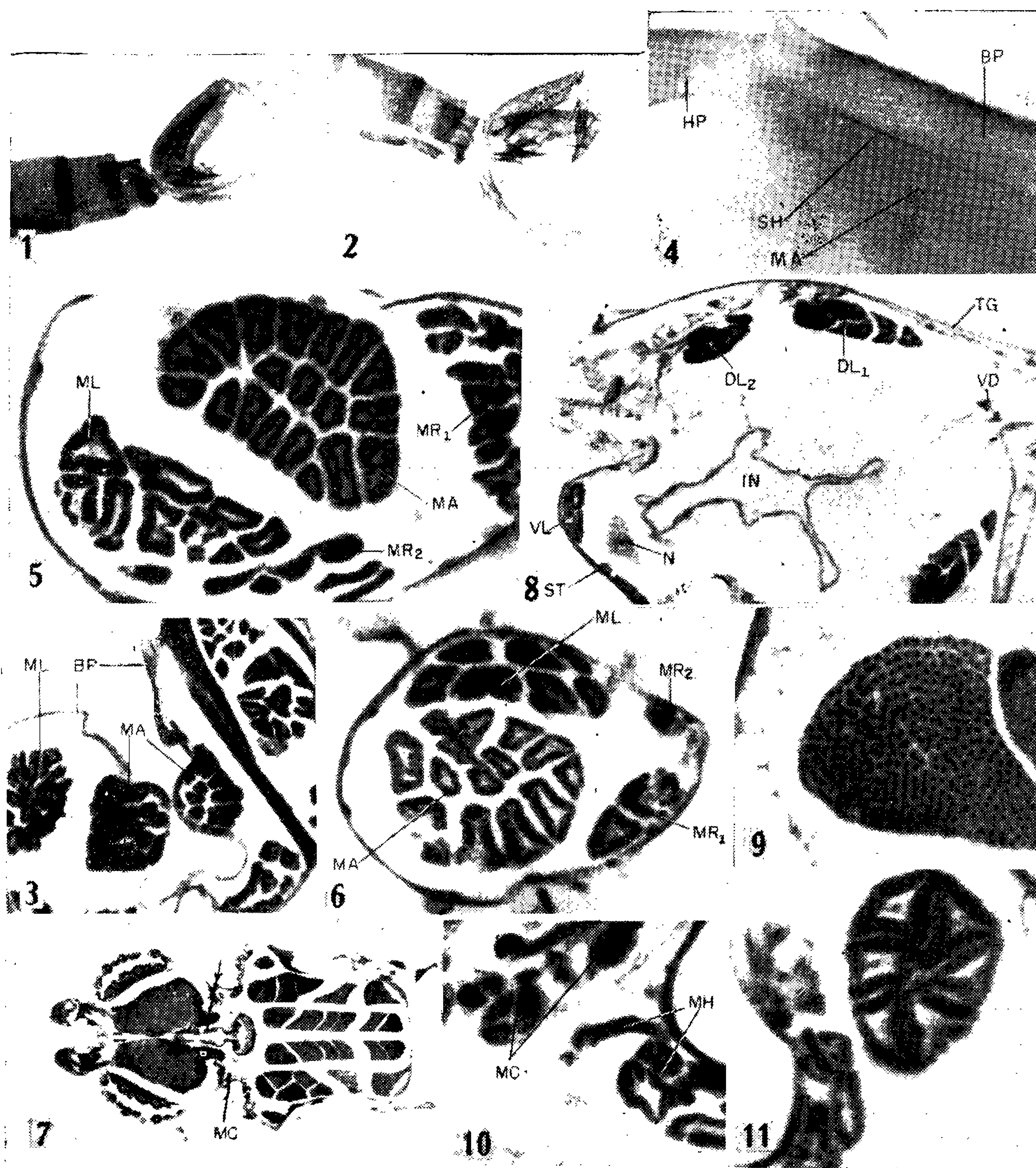
Na ocasião do estudo sobre o aparelho copulador do macho de várias espécies do gênero *Phlebotomus*, encontramos um músculo de aspecto especial, situado no basipodito do 9.^o segmento, que nos levou a examinar histologicamente a musculatura destes animais. Escolhemos, como exemplo *Phlebotomus renei* e, como espécie de comparação, *Phlebotomus longipalpis*. O músculo do basipodito em questão o atravessa a partir da sua articulação proximal, até sua extremidade distal, correspondendo à linha pontilhada na fig. 2. A inserção proximal encontra-se espalhada sobre uma área larga, sem intermédio de um tendão, situada perto da articulação do basipodito (fig. 3, MA). A contra-inserção observa-se ao longo de um tendão central (fig. 12, SH), oriundo da borda ventral do epipodito, que representa o hárpago (HP). Na fig. 4, o tendão central aparece em forma de uma linha reta (SH) e a posição do músculo (MA) é indicada por uma sombra cuneiforme. A articulação do hárpago não é uma articulação convencional sobre côndilos, mas feita por membranas, isto quer dizer que o basipodito é ligado com o hárpago por intermédio de uma membrana circular; os côndilos (CO), dos quais, neste caso, está presente apenas um, em cada hárpago, não se justapõem diretamente em cavidades de articulação; possuem, ao contrário, a elevada possibilidade de desvio em virtude da membrana circular larga. Chamamos a atenção para uma reentrância profunda (RE), existente no lado externo da borda distal da articulação do basipodito. Caso em que o *musculus levator harpagonis* (na figura 12 marcado pela seta) se contrai, a borda basal do hárpago justapõe-se sobre a parte dorsal da citada reentrância do basipodito (RE), perto do côndilo do hárpago. Em consequência, o hárpago estende-se conforme a fig. 1. Quando o *musculus abductor harpagonis*

se contrai, o hárpago gira inicialmente em redor do mesmo ponto giratório; depois de um movimento de aproximadamente 60° seu côndilo perde o ponto de apoio, desliza sôbre o ângulo dorsal da reentrância e penetra, nesta, profundamente. Com isto, continua também a abdução do hárpago, que se inclina mais, como apresentado na fig. 2. Não podemos dar nenhuma interpretação do mecanismo dos movimentos porque, para esta finalidade, é preciso ter observações biológicas sôbre a cópula, que ainda não foram feitas.

O já citado músculo abductor do hárpago (figs. 1, 4 e 5, MA) é aquêle cujo aspecto histológico chamou nossa atenção. Encontramos, no corte transversal, apresentado na fig. 5, quatro músculos dos quais os dois transversais representam os *musculi rotatores harpagones* (MR₁, MR₂). Nada podemos dizer sôbre seu efeito, antes de analisar os movimentos do hárpago na ocasião da cópula. No centro do corte transversal está situado o *musculus abductor harpagonis* (MA) e mais em direção à periferia o *musculus levator harpagonis*. O aspecto histológico do primeiro difere do do último por sua riqueza em sarcoplasma e pelo número reduzido de elementos contráteis. O abductor representa um músculo especialmente rico em sarcoplasma, que chamamos, doravante, de “músculo sarcoplasmático”, cujo efeito de ação deve diferir, consideravelmente, do dos outros três músculos do basipodito, que são relativamente pobres em sarcoplasma, possuindo um volume maior de fibrilas, razão pela qual êste tipo será chamado de “músculo fibrilar”.

Trabalhos realizados em outros animais (RYDÉN & WOHLFART, 1932; v. HOLST, 1934; BARTH, 1937), mostram que os músculos sarcoplasmáticos possuem uma ação de contração vagarosa, sendo o caráter de sua função de maneira “tônica”; os músculos fibrilares, porém, são caracterizados por contrações rápidas e fortes, não sendo, entretanto, condicionados para exercer trabalho prolongado (RYDÉN & WOHLFART, *loc. cit.*), enquanto o primeiro tipo mantém seu estado de contração por tempo prolongado sem se cansar visivelmente. HAEGGQUIST (cit. RYDÉN & WOHLFART) pronuncia-se no sentido de que — além das fibrilas musculares — também o sarcoplasma possui propriedades de contração pois, segundo a opinião dêste autor, a fôrça da contração das poucas fibrilas, existentes no músculo sarcoplasmático, é eliminada, em grande escala, devido à forte resistênciã interna, de modo que não se realiza um efeito visível, caso em que não se adota certa contratilidade do sarcoplasma.

De outro lado, AGDUHR (1919/1920), BOEKE (1913) e outros provaram que os músculos possuem uma inervação dupla, sendo uma do sistema senso-motor, e a outra do tipo autônomo do sistema simpático, correspondendo nos insetos ao nervo ímpar. Segundo observações de v. HOLST (1934) e BARTH (1937), interpretamos êste dualismo no sentido de que, no músculo sarcoplasmático, a contração inicial se realiza pelas fibrilas estriadas, estimuladas por um impulso do sistema senso-motor, até aingir o grau de tensão necessário. Esta contração, porém, sofre um impedimento, sempre mais crescente, devido à resistênciã



Extremidade do abdômen do macho de uma espécie de *Phlebotomus* (Abdomenende des Maennchens einer *Phlebotomus*-Art) — Fig. 1: Hârpagos quase estendidos (Fast gestreckten Harpagones); fig. 2: hârpagos dobrados (Eingeschlagenen Harpagones). — *Phlebotomus renei* — Fig. 3: Inserção do *musculus abductor harpagonis* (MA) na base do basipodito (BP) e corte transversal do *musculus levator harpagonis* (ML) (Insertion des *musculus abductor harpagonis* (MA) an der Basis des Basipodits (BP) und Querschnitt des *musculus levator harpagonis* (ML); fig. 4: articulação entre basipodito (BP) e hârpago (HP) com o *musculus abductor harpagonis* (MA) e seu tendão (SH) (Gelenk zwischen Basipodit (BP) und Harpago (HP) mit dem *musculus abductor harpagonis* (MA) und dessen Sehne (SH)); fig. 5: corte transversal do hârpago com o *musculus abductor harpagonis* (MA), *musculi rotatores harpagonium* (MR₁, MR₂) e *musculus levator harpagonis* (ML) (Querschnitt durch den Harpago mit *musculus abductor harpagonis* (MA), *musculi rotatores harpagonium* (MR₁, MR₂) und *musculus levator harpagonis* (ML)); fig. 7: corte frontal da cabeça e do tórax com músculos (MC) da região cervical ricos em sarcoplasma, a seta indica a posição da válvula entre faringe e esôfago (Frontalschnitt durch Kopf und Thorax. MC = plasmareiche Muskeln der Halsregion, der Pfeil gibt die Lage des Pharynx-Oesophagus-Ventils an); fig. 8: corte transversal do 2.º segmento abdominal com as partes rica (DL₁) e pobre (DL₂) em sarcoplasma do músculo longitudinal dorsal,

interna provocada pela elevada quantidade do sarcoplasma semilíquido-viscoso. Finalmente, a contração tetânica é transformada em contração tônica. Ao atingir o ótimo da tensão, entra em ação o já citado reflexo bloqueador do tonus, controlado, provavelmente, pelo sistema nervoso vegetativo, correspondendo ao nervo ímpar, fixando assim o grau de contração necessário para o turgor do corpo. Sob o ponto-de-vista histológico, não podemos dizer nada sobre as seguintes três perguntas, que ficam fora do alcance das pesquisas histológicas:

1. Existe bloqueio do estado de contração das fibrilas?
2. Possui o sarcoplasma uma contratilidade própria, submetida, também, nesta altura, a um bloqueio?
3. Trata-se de modificação do estado de fase do sarcoplasma no sentido de uma inversão reversível da tensão interna?

O problema torna-se ainda mais complexo incluindo, nos fundamentos da interpretação, a seguinte consideração: no caso em que o músculo de ação tetânica se cansa rapidamente, trata-se, sem dúvida, de um esgotamento das reservas de energias e de uma eliminação incompleta dos produtos da decomposição, resultantes do trabalho muscular e conhecidos como "Ermuedungsstoffe". Estas dificuldades funcionais existem no músculo sarcoplasmático apenas em medida reduzida, pois seu sarcoplasma fornece mais substâncias para a combustão e a eliminação do ácido láctico e outros produtos do trabalho muscular deve ser consideravelmente mais intensa. Além disso, os feixes de fibrilas desta musculatura são muito finos de modo que sua superfície relativa é muito maior do que a dos feixes musculares grosseiros da musculatura "fibrilar".

Correspondendo aos aspectos histológicos, apresentados neste trabalho, bem como aos comunicados por BARTH (1960) em *Chaetognatha*, e às observações fisiológicas, feitas por BOEKE (1913) e AGDUHR (1919/1920), a consideração, ultimamente mencionada, leva-nos a supor que o músculo sarcoplasmático se contrai de modo tetânico e que, também, o sarcoplasma modifica seu estado de contração, processo este que se realiza mais lentamente do que nas fibrilas; assim, a contração destas é modificada em contratura. Atingindo o grau ótimo da tensão, uma energia reduzida é suficiente para manter o estado necessário pois, de um lado, o problema da alimentação e da desintoxicação das fibrilas é resolvido, favoravelmente, pela riqueza em sarcoplasma, de outro lado,

IN = intestino, N = sistema nervoso, ST = esternito, TG = tergito, VD = vaso dorsal, VL = músculo longitudinal ventral (Querschnitt durch das 2. Abdominalsegment mit dem plasma reichen (DL₁) und plasmaarmen (DL₂) Teil des dorsalen Laengsmuskels, In = Darm, N = Bauchmark, ST = Sternit, TG = Tergit, VD = Dorsalgefäss, VL = ventraler Laengsmuskel); fig. 9: corte transversal do músculo indireto do vôo (Querschnitt des indirekten Flugmuskels); fig. 10: região cervical com a musculatura rica (MC) e pobre (MH) em sarcoplasma (Halsregion mit plasmareicher (MC) und plasmaarmer (MH) Muskulatur); fig. 11: parte inicial do protórax com o grande músculo coxal (Anfang des Prothorax mit dem grossen Coxalmuskels); — *Phlebotomus longipalpis* — Fig. 6: Corte transversal do hárpago com o *musculus abductor harpagonis* (MA), *musculi rotatores harpagonium* (MR₁, MR₂) e *musculus levator harpagonis* (ML) (Querschnitt durch den Harpago mit *musculus abductor harpagonis* (MA), *musculi rotatores harpagonium* (MR₁, MR₂) und *musculus levator harpagonis* (ML)).

na sua nova fase mais densa, o sarcoplasma produz uma resistência contra a distensão da substância contrátil. O valor desta força antagônica deve ser subtraído da contração ativa, necessária para a manutenção da tensão.

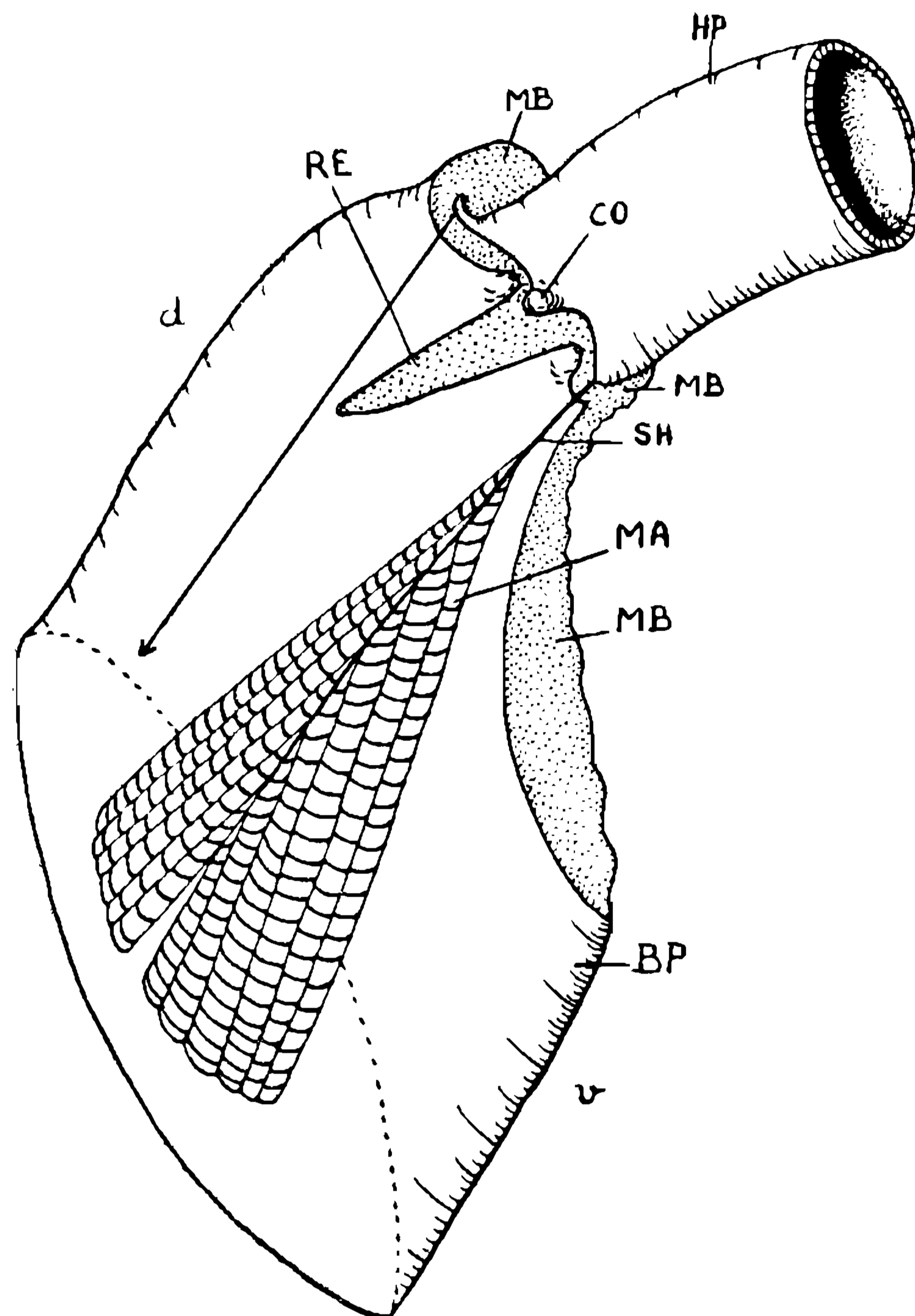


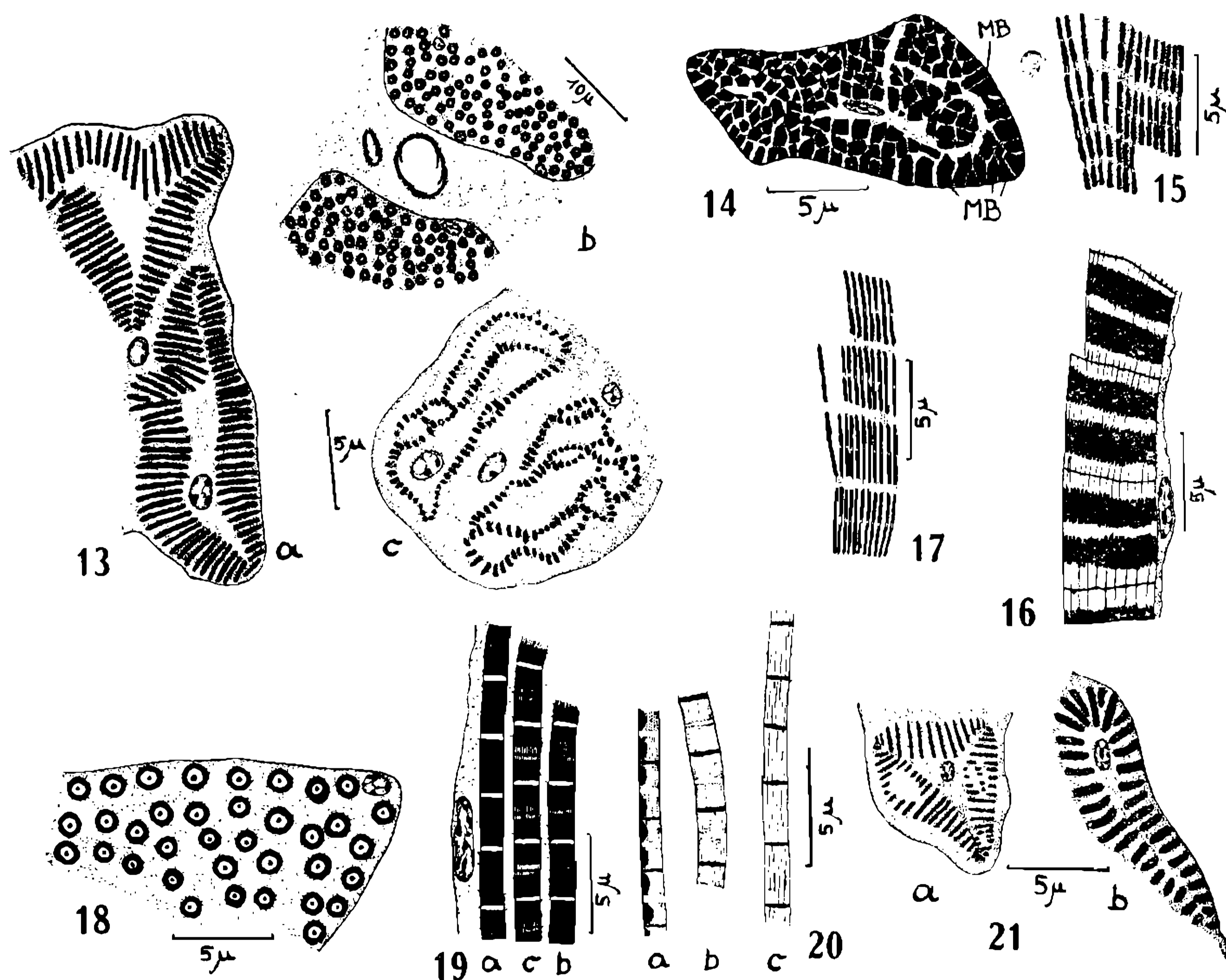
Fig. 12: *Phlebotomus longipalpis*. Articulação entre basipodito (BP) e hárpago (HP). CO = côndilo; d = dorsal; MA = *musculus abductor harpagonis*; MB = membranas; RE = reentrância; SH = tendão; v = ventral. (Gelenk zwischen Basipodit (BP) und Harpago (HP). CO — Kondylus; d — dorsal; MA — *musculus abductor harpagonis*; MB — Membranen; RE — Einschnitt; SH — Sehne; v — ventral).

Aplicando-se estas considerações ao *musculus abductor harpagonis* de *Phlebotomus*, supomos que a abdução do hárpago, para pegar as terminálias da fêmea durante a cópula, se realiza, inicialmente, de maneira tetânica, movimento êste que se torna, na sua segunda fase, mais vagaroso, até se apresentar como consequência de contratura. Sabemos, pelas observações biológicas, que nos Psicodídeos durante a cópula não ocorre uma junção mecânica dos dois aparelhos de cópula tão íntima como é conhecido na maioria das ordens dos insetos (*Heteroptera*, *Lepidoptera*, *Coleoptera* etc.); por esta razão a força muscular preênsil do hárpago garante a junção das terminálias que se prolonga até terminar a cópula e a ejaculação do esperma. É de supor que um músculo, rico em sarcoplasma, com propriedades “tônicas”, é mais indicado para esta finalidade e, com isto, para a manutenção da espécie, do que um músculo de ação puramente tetânica.

A fim de encontrar mais fundamentos para esta interpretação, examinamos outras partes do corpo, onde também são necessárias ações

musculares permanentes ou, pelo menos, prolongadas. Observamos, assim, a região cervical, a base do abdômen, a bomba de sucção da faringe e a pompeta.

Para a fixação da posição da cabeça, o animal precisa de um esforço muscular contínuo, pois a região cervical é composta apenas de membranas, e não se encontram, neste lugar, articulações de escleritos ou côneilos. Além de músculos normais com pouco protoplasma, encontramos, nos dois lados do pescoço, numerosos fascículos (fig. 10, MH) com a mesma distribuição das fibrilas e com a mesma riqueza em sarcoplasma (figs. 7 e 10, MC), conhecidas do *musculus abductor harpagonis*.



Phlebotomus renei — Fig. 13: Cortes transversais, a) do *musculus levator harpagonis*; b) do músculo indireto do vôo; c) do *musculus abductor harpagonis* (Querschnitt durch a) *musculus levator harpagonis*; b) den indirekten Flugmuskel; c) *musculus abductor harpagonis*); fig. 14: corte transversal do músculo direto do vôo do mesotórax, MB = fitas de feixes de fibrilas (Querschnitt durch den direkten Flugmuskel des Mesothorax, MB = Baender der Fibrillenbuendel); fig. 15: corte longitudinal do *musculus abductor harpagonis* (Laengsschnitt durch den *musculus abductor harpagonis*); fig. 16: corte longitudinal do músculo dilatador da faringe (Laengsschnitt durch den Dilatator des Pharynx); fig. 17: corte longitudinal do *musculus abductor tibiae* do 2.º par de pernas (Laengsschnitt durch den *musculus abductor tibiae* des 2. Beinpaares); fig. 18: corte transversal de uma parte do fascículo da musculatura indireta do vôo (Querschnitt durch einen Teil des Fascikels der indirekten Flugmuskulatur); fig. 19: estriação transversal do músculo indireto do vôo, a) em repouso, b) e c) no início da contração (Querstreifung des indirekten Flugmuskels. a) in Ruhe. b) und c) zu Anfang der Kontraktion); fig. 20: estriação transversal do músculo indireto do vôo, a) fortemente diferenciado, com M em A; b) estado em contração média; c) contração forte (Querstreifung des indirekten Flugmuskels. a) bei starker Differenzierung, mit M in A; b) mittleres Kontraktionsstadium; c) starke Kontraktion). — Fig. 21 — *Phlebotomus longipalpis*. Cortes transversais. a) *musculus abductor harpagonis*; b) *musculus levator harpagonis*. (Querschnitte).

Na faringe, que funciona como bomba para sugar o sangue do hospedeiro, observa-se, atrás dos músculos dilatadores do teto da faringe, uma válvula em forma de esfíncter, composta de 4 a 5 fascículos musculares, um separado do outro, que em forma de anéis circundam a extremidade terminal da faringe e a inicial do esôfago (fig. 7, seta). Também êstes músculos que, sendo a musculatura de um esfíncter, se contraem para manter sua tensão durante um intervalo prolongado, mostram o mesmo aspecto já descrito em cima para o músculo sarcoplasmático.

Encontra-se ainda outra região do corpo, onde é necessário uma contração muscular contínua. É a base do abdômen. O músculo longitudinal dorsal, principal, de *Phlebotomus* é subdividido em dois feixes, sendo o superior (fig. 8, DL₁) maior que o inferior (DL₂), enquanto que o músculo longitudinal ventral (VL) é muito pequeno, correspondendo a forte redução do esternito. O feixe superior do músculo dorsal, também, contém muito sarcoplasma; a partir da terceira antecosta, porém, modifica seu aspecto histológico, apresentando-se, então, em forma de um músculo com pouco protoplasma. A contração, contínua ou prolongada, da parte dorsal do músculo longitudinal mantém o abdômen em sua posição horizontal que não pode ser garantida pelas partes membranosas da base do abdômen.

Um outro elemento muscular, do tipo rico em sarcoplasma, observamos na parede da bomba do esperma (pompeta), bem como no revestimento externo dos dois dutos ejaculatórios, elementos êstes já descritos em trabalho anterior (BARTH, 1961).

Êstes 5 grupos musculares do tipo "sarcoplasmático" encontram-se em regiões, onde o animal necessita de uma contratura contínua, e onde os músculos de ação rápida, mas sem a propriedade de manter a tensão por muito tempo, não satisfazem as necessidades. A fim de orientar-nos sôbre a composição da musculatura geral de *Phlebotomus*, examinamos tôdas as regiões do corpo e encontramos, além do tipo descrito, ainda três outras formas musculares, das quais duas representam tipos "fibrilares", isto é, com relativamente pouco sarcoplasma, enquanto que o terceiro é um músculo sarcoplasmático de formação muito especializada.

RESULTADOS HISTOLÓGICOS

I. PHLEBOTOMUS RENEI

1. O músculo "sarcoplasmático"

A riqueza em sarcoplasma do *musculus abductor harpagonis* aparece, especialmente, em corte transversal (fig. 13c), comparando-o com o músculo direto do vôo do mesotórax (fig. 14). Encontramos um substrato sarcoplasmático, fixado em fase mais ou menos homogênea pelo líquido de Bouin (alcoólico). Incluídos nesta substância, colocam-se os feixes de fibrilas, muito pequenos, agrupados em fileiras irregulares, de formas cilíndrica ou oval com o diâmetro menor de 0,26 μ ;

apenas alguns destes feixes possuem uma largura maior, mantendo porém sempre a mesma espessura, isto quer dizer que eles têm forma de fita. Estes últimos feixes largos, porém, orientam-se sempre perpendicularmente ao limite celular, de maneira que se colocam, em fascículos mais ou menos redondos, em forma de raios. O eixo principal dos núcleos fusiformes do fascículo sincicial mantém posição paralela à direção dos feixes, encontrando-se dentro ou fora das fileiras irregulares. Em corte longitudinal, o músculo relaxado não deixa observar um *inofragma* (fig. 15), porém possui regiões isotrópicas curtas e anisotrópicas compridas, as últimas interrompidas pela zona h. Não se observa a linha M. Caso em que o músculo sofre fraturas por pressão mecânica durante a cortagem, a linha de fratura ocorre em geral no mesmo nível, onde se observa a linha Z em outros tipos de musculatura estriada.

Oferecem o mesmo aspecto histológico os músculos deste tipo, ricos em sarcoplasma, situados na região cervical, bem como a parte superior do músculo longitudinal dorsal, dos primeiros segmentos do abdômen, e os músculos anulares da válvula em forma de esfíncter entre a faringe e o esôfago. Também os dilatadores da faringe, tanto os situados antes quanto os atrás do cérebro, representam este tipo de músculo; a massa dos elementos contráteis, porém, é consideravelmente mais volumosa do que a da forma descrita acima. Este aumento origina-se de um maior número de feixes. Sendo estes todos do mesmo tamanho reduzido, como os já mencionados, podemos supor, que o aumento da área de contato entre os feixes de fibrilas e o sarcoplasma é um dos princípios mais importantes no plano da estrutura deste tipo muscular.

Chamamos a atenção para o aspecto da estriação transversal dos dilatadores da faringe. Seus feixes fibrilares possuem a linha Z, bem acentuada (fig. 16), e as zonas I e A largas, com a região h intercalada na A. Além disso, o comprimento dos *inocommata* é até duas vezes maior do que o do *musculus abductor harpagonis*, dando uma proporção de $5,62 \mu : 3,12 \mu$ (medidas em estado de relaxamento completo).

2. O músculo lamelar

Este tipo muscular, encontrado em sua forma típica em grande número de músculos, possui também um sarcoplasma relativamente volumoso (fig. 13a), no qual são incluídos os feixes fibrilares, agrupados em figuras irregulares, porém sempre fechadas. Os feixes têm forma de fita, orientando-se como lamelas paralelas, sendo porém separadas, uma da outra, por camadas de sarcoplasma da mesma espessura que a das lamelas ou folhetos contráteis (fig. 11). Os núcleos fusiformes encontram-se dentro ou fora das figuras compostas pela série de lamelas. A espessura dos folhetos musculares é consideravelmente maior do que a do tipo anterior, atingindo quase $0,45 \mu$.

Os cortes longitudinais (fig. 17) oferecem o mesmo aspecto de estriação já observado no tipo anterior, sendo, porém, o comprimento do *inocomma* um pouco maior ($3,7 \mu$) e o diâmetro dos feixes primitivos de fibrilas menor.

3. O músculo prismático

Enquanto à primeira vista, os dois tipos musculares, descritos em cima, mostram nitidamente uma relação morfológica entre si, não podemos constatar facilmente o mesmo fato entre os fascículos, pobres em sarcoplasma, da musculatura direta do vôo, e os músculos sarcoplasmático e lamelar. Apresentamos, por exemplo, na fig. 13, o corte transversal de um fascículo do grande músculo dorsoventral do mesotórax. Compõem-se, na sua maior parte, de feixes poligonais de fibrilas, representando cortes de cilindros, de base poligonal irregular, separados um do outro por porções muito reduzidas de sarcoplasma. No centro de cada cilindro forma-se um canal central de sarcoplasma onde se encontram os núcleos fusiformes do sincício. Apesar de toda esta irregularidade da organização dos feixes, em corte transversal, podemos, entretanto, perceber que este tipo representa, também, uma forma derivada de um músculo com feixes fibrilares em forma de fita, agrupados como raios, conhecido do tipo anterior. Este fato observa-se bem na periferia dos fascículos (fig. 14, MB), que se colocam densamente no músculo, adaptando-se suas formas, uma a outra. Seus feixes de fibrilas são mais volumosos do que os dos tipos anteriores. Sua massa sarcoplasmática é fortemente reduzida e não ultrapassa 1/3 do corte transversal, enquanto que o sarcoplasma do *musculus abductor harpagonis* ocupa quase 9/10 do corte transversal do feixe, valor este que atinge no músculo lamelar ainda 2/3 da área do corte. O aspecto da estriação e o comprimento dos *incommata* correspondem, aproximadamente, às observações feitas no músculo sarcoplasmático.

4. Músculos indiretos do vôo

Um tipo completamente diferente representam os músculos indiretos do vôo do mesotórax. Seus grandes feixes de fascículos compõem-se de u'a massa sarcoplasmática, na qual se distribuem os feixes fibrilares de maneira irregular e em número muito elevado (figs. 13b e 18). A forma destes sempre é cilíndrica. No centro do corte transversal aparece uma zona clara, circundada pelos elementos contráteis; aparentemente existe nesta um filamento muito fino, situado exatamente no eixo do cilindro. Não conseguimos constatar a presença deste no corte longitudinal, de modo que não podemos dizer nada sobre a existência real desta estrutura. Podemos considerar o músculo como um dos tipos ricos em sarcoplasma, em comparação com a sua massa fibrilar, numa proporção de 3 : 1. Este achado não corresponde à opinião de HAEGGQUIST, que diz que um músculo, rico em sarcoplasma, trabalha vagarosamente e com um efeito reduzido; a musculatura do vôo, porém, consta de músculos de ação rápida e forte. Os núcleos encontram-se, irregularmente distribuídos, entre os feixes de fibrilas, nunca no interior dos mesmos.

No corte longitudinal do músculo em repouso encontramos um tipo simples de estriação com a zona A comprida e a zona I curta. A linha Z

é ausente, bem como a zona h (fig. 19a). Ao iniciar a contração, esta última logo aparece (fig. 19b) e torna-se depois mais pronunciada (fig. 19c), deixando de observar, então, a linha M. Continuando a contração, a zona anisotrópica torna-se mais e mais isotrópica. Este processo realiza-se em forma de uma expansão de h para ambos os lados (fig. 20b), enquanto que a linha M aumenta de grossura. Finalmente, as zonas A e I não se distinguem mais, uma da outra, e a linha M aparece como a única estrutura transversal do músculo (fig. 20c). Podemos, então, classificá-la como sendo a linha K ou linha de contração. A transformação da linha M em K pode ser acompanhada de maneira contínua em feixes primitivos vizinhos, bem como nas zonas marginais das ondas de contração, de modo que não restam dúvidas a respeito da origem da linha K. Esta pode ser homóloga com o *inofragma* Z, em cuja altura ela se transforma em músculos de estriação mais complexa, porém somente quando se adota a interpretação que, no feixe em repouso, a faixa transparente represente a zona h, e a zona clara, que se forma no início da contração no centro da parte anisotrópica seja a zona I, interpretação esta, que nós consideramos como muito hipotética e, mesmo, forçada.

É de especial interêsse mencionar que grupos de feixes primitivos de um dado fascículo se encontram, muitas vêzes, fixados em diferentes fases de contração e, outros, no mesmo fascículo, em estado de repouso. Esta observação, feita por nós freqüentemente em muitas formas de insetos com alta freqüência das asas, leva-nos à presunção de que a velocidade dos movimentos alares pode ser explicada pelas ondas de contração que entram e saem, alternadamente, no músculo. Esta interpretação torna-se ainda mais provável pelo fato de que o tórax necessita apenas de uma deformação mínima para o movimento das asas, porque a parte centrípeta da alavanca de inserção da asa é muito curta.

II. PHLEBOTOMUS LONGIPALPIS

Para comparação, também examinamos histològicamente os músculos de *Phlebotomus longipalpis*. Encontramos, em linhas gerais, os mesmos tipos de músculos e da sua disposição, estudados na espécie anterior. Observamos, entretanto, nos músculos “sarcoplasmáticos” e “lamelares” algumas diferenças secundárias, que possuem, porém, uma importância especial para a interpretação da origem da musculatura rica em sarcoplasma.

O *musculus abductor harpagonis* (fig. 21a) possui também elevada quantidade de sarcoplasma, porém não atinge a proporção acentuada, encontrada em *Phlebotomus renei*. Os feixes de fibrilas de seus fascículos (fig. 6) apresentam-se apenas em poucos casos como colunas redondas correspondendo a um feixe primitivo. A maioria dêstes forma fitas, mais ou menos largas, como os músculos lamelares, dos quais apresentamos o corte transversal do *musculus levator harpagonis* (fig. 21b). O agrupamento dos feixes no corte transversal do abductor

assemelha-se muito ao do músculo lamelar. O último possui fitas mais grosseiras do que o correspondente da espécie anterior. O número de feixes, em relação à unidade de área, é até 1/3 menor. A estriação nestes dois músculos é a mesma, já descrita em *Phlebotomus renei*.

DISCUSSÃO

A comparação dos músculos ricos em sarcoplasma das duas espécies estudadas, entre si e com os músculos lamelares, leva-nos a supor que o primeiro se desenvolveu do segundo (lamelar) por meio de desintegração das fitas de feixes fibrilares e isolamento seguinte dos fragmentos (feixes ou columelas primitivas) por porções intercaladas de sarcoplasma. Esta opinião ganha ainda mais fundamento pela observação de que este processo é documentado pelo aspecto mencionado do corte transversal do *musculus abductor harpagonis* de *Phlebotomus longipalpis* (fig. 21a), que representa uma forma intermediária entre o músculo de *Phlebotomus renei* e o músculo lamelar. Observa-se, na fig. 21a, três pontos com indícios de desintegração que, no prosseguimento deste processo, levam à formação das seqüências irregulares de feixes no músculo correspondente de *P. renei* (fig. 13a). Considerando que a desintegração ainda continue, aumentando-se por isso, concomitantemente, o número dos feixes primitivos, conseguimos também relacionar o músculo indireto do vôo com o músculo lamelar. Como foi demonstrado na ocasião da descrição do músculo direto do vôo, o músculo do tipo prismático, pobre em sarcoplasma, pode-se originar, também, do tipo lamelar, sendo aqui o sarcoplasma reduzido em favor da massa contrátil. Sabendo-se que o músculo lamelar corresponde muito ao músculo em formação embriogenética, temos o direito de considerar o tipo lamelar como sendo a forma primitiva que dá origem aos outros tipos estudados.

Do estudo resulta que, apesar dos diferentes aspectos histológicos existe uma correlação real entre todos os 4 tipos encontrados que se modificaram do tipo original ou primitivo, provavelmente semelhante ao músculo lamelar, conforme as necessidades fisiológicas.

RESUMO

Descrevem-se 4 tipos histológicos diferentes de músculos em *Phlebotomus renei*, sendo estes comparados com os correspondentes de *Phlebotomus longipalpis*. Obtivemos os seguintes resultados:

1. De uma forma primitiva embriogenética, cujos feixes de fibrilas se agrupam em fitas radiais e cuja massa sarcoplasmática é muito elevada em comparação com os elementos contráteis, desenvolveu-se um músculo, pobre em sarcoplasma, que funciona como músculo direto do vôo, condicionado para contrações fortes, modificando a posição das partes da articulação das asas para a orientação do vôo.

2. O tipo que se assemelha mais à forma primitiva, é o músculo do tipo lamelar que se encontra em tôdas as partes do corpo e que efetua os movimentos gerais.

3. Por meio de desintegração das fitas de feixes fibrilares, resulta um músculo, rico em sarcoplasma, com número reduzido de elementos contráteis.

4. O último tipo é considerado como sendo um músculo que exerce contraturas "tônicas" de ação lenta, porém persistentes. Encontra-se no basipodito do aparelho de cópula do macho e em outras regiões do corpo onde são necessárias contraturas prolongadas.

5. É de supor que o músculo indireto do vôo se formou, por meio de desintegração progressiva dos seus elementos contráteis, sendo o mesmo também rico em sarcoplasma.

6. A estriação transversal do músculo indireto do vôo é de interesse especial, porque a linha K (de contração) desenvolve-se, aparentemente, na altura da zona h.

7. Observa-se que diferentes regiões do músculo indireto do vôo mostram ondas de contração intermitentes; dêste fato conclui-se que, por meio de entradas e saídas, aceleradas, de ondas de contração, é favorecida a alta freqüência das asas.

ZUSAMMENFASSUNG

Es werden vier verschiedene Muskeltypen bei *Phlebotomus renei* histologisch beschrieben und mit den entsprechenden von *Phl. longipalpis* verglichen. Es ergibt sich:

1. Von einer Grundform, in der die Fibrillenbuendel in radiaer gestellten Baendern angeordnet sind und deren Sarkoplasma die kontraktile Elemente weit ausuebertrifft, hat sich ein sarkoplasmaarmer Muskel entwickelt, der als direkter Flugmuskel arbeitet und zu kraeftiger Arbeit bei der Steuerung des Fluges durch Veraenderung des Fluegelgelenks dient.

2. Die Grundform, der lamellare Muskeltyp, findet sich weitverbreitet im Koerper und fuehrt die normalen Koerperbewegungen aus.

3. Durch Zerlegung der Fibrillenbaender ergibt sich ein sehr plasmareicher Muskel mit sehr geringer kontraktile Masse.

4. Dieser Muskel wird als Typ fuer tonusaehnliche Kontraktionen betrachtet, der zu langsamer, aber anhaltender Arbeit besonders geeignet ist. Er findet sich im Basipodit des maennlichen Kopulationsapparates und an solchen Koerperstellen, wo langanhaltende Kontraktionen notwendig sind.

5. Durch weitere Zerlegung der kontraktile Elemente kann der indirekte Flugmuskel entstanden sein, der ebenfalls plasmareich ist.

6. Die Querstreifung des indirekten Flugmuskels ist insofern von besonderem Interesse, als der Kontraktionsstreifen K sich in Hoehe der Zone h zu entwickeln scheint.

7. Da die verschiedenen Regionen des indirekten Flugmuskels von intermittierenden Kontraktionswellen eingenommen werden, wird der Gedanke geäußert, dass durch das hierdurch beschleunigte Ein- und Austreten von Kontraktionswellen die hohe Flügelfrequenz begünstigt wird.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGDUHR, 1919/1920, *Verh. Akad. Wetensch. Amsterdam* (ref.).
- BARTH, R., 1937, Muskulatur und Bewegungsart der Raupen. *Zool. Jb. (Anat.)*, 82: 507-566, 18 figs.
- BARTH, R., 1960, Mikroanatomische und histologische Untersuchungen ueber die Muskulatur der Chaetognathen. *An. Acad. Brasil. Cien.*, 32: 147-161, 35 figs.
- BARTH, R., 1961, Sobre o aparelho genital interno do macho de *Phlebotomus longipalpis* (Lutz et Neiva, 1913) (Diptera, Psychodidae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 59: 23-36.
- BOEKE, J., 1913, Ueber Muskelinervationen. *Anat. Anz.*, 44: 343-356, 10 figs.
- EDWARDS, R. *et alii*, 1953, Estudo comparativo da ultraestrutura do músculo estriado com o microscópio eletrônico. *Ciência e Cultura*, 5: 27-31, 12 figs.
- EDWARDS, R. *et alii*, 1954a, Electron microscope studies of insect muscle. I. Flight and coxal muscles of *Hydrophilus piceus*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 47: 343-354, 6 figs.
- EDWARDS, R. *et alii*, 1954b, Electron microscope studies of insect muscle. II. Flight and leg muscles of *Belostoma* and *Periplaneta*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 47: 459-467, 5 figs.
- EDWARDS, R. *et alii*, 1954c, Electron microscope studies of insect muscle. III. Variations in ultrastructure. *Bol. Fac. Ciên. Letr. Univ S. Paulo, Zoologia*, 19: 391-405, 14 figs.
- RYDÉN, A. & WOHLFART, G., 1932, Beitrag zur Erforschung der Kontraktilität des Sarkoplasmas. *Z. mikr. anat. Forsch.*, 29: 605-620, 10 figs.
- VON HOLST, E., 1934, Motorische und tonische Erregung und ihr Bahnenverlauf bei Lepidopterenlarven. *Z. vergl. Phys.* (ref.).