

Estudos Anatômicos e Histológicos sobre a Subfamília Triatominae (Heteroptera, Reduviidae)

IV. parte: O Complexo das Glândulas Salivares de *Triatoma infestans*

por

RUDOLF BARTH

(Com 54 figuras)

- I — Generalidades
- II — Anatomia do complexo das glândulas salivares
- III — Observações histológicas
 - a) Os canais salivares e o hilo
 - b) As glândulas salivares
- IV — Observações fisiológicas
- V — Resumo
- VI — Bibliografia
- VII — Índices das figuras

GENERALIDADES

Tendo sido descritas, na primeira parte do estudo sobre o aparelho salivar dos *Triatominae*, (BARTH 1952), somente aqueles elementos que se encontram no interior da cabeça, resta ainda tratar das partes glandulares e dos canais principais e auxiliares achados dentro do tórax. A cabeça estreita e relativamente pequena, com seu grande aparelho de sucção, não deixa muito espaço para outros órgãos muito volumosos. O lumen da cabeça seria particularmente desfavorável para conter as glândulas salivares pois, em primeiro lugar, elas aumentam ou diminuem nos diferentes estados funcionais e, além disso, a cápsula craniana não pode ser dilatada. Somente no tórax e, num ponto bem delimitado, é que há espaço suficiente para conter um órgão cujo diâmetro sofre variações permanentes. Estas variações constituem uma necessidade fisiológica, aliás de grande importância, para a alimentação do animal e, por isso, não podem sofrer interrupção alguma. Um espaço que satisfaz às necessidades citadas está situado nos meso e metarórax (fig. 1) sendo limitado, lateralmente, pelos músculos do vôo.

à frente pela parte mais estreita do lumen do protórax e pela massa ganglionar torácica e, atrás, pelo proventrículo. O esôfago e proventrículo são estreitos até à entrada do intestino médio; êste, ao contrário, pode ser muito dilatado preenchendo, no caso da repleção alimentar do animal, toda a cavidade da parte posterior do tórax. Neste espaço situam-se, lateralmente ao sôfago, três pares de glândulas. Freqüentemente, talvez em consequência aos movimentos peristálticos intestinais, as glândulas saem da sua posição normal, podendo assim ser encontradas acima ou abaixo do esôfago. Cada complexo, com três glândulas isoladas, tem ligação, por meio de um canal principal (Sg), com a bomba salivar, situada na cabeça. De cada lado, entre as duas primeiras glândulas (D_1 e D_2) encontra-se um hilo complicado do qual nasce um fino canal de ligação (VG), que, depois de uma curvatura pela parte posterior da cabeça, retorna e desemboca do lado externo, na glândula posterior (D_3).

Já existem numerosos trabalhos sôbre a anatomia das glândulas salivares dos Heteroptera. Por êles se observa uma grande variabilidade na estrutura das glândulas das várias famílias; isto, sem dúvida, corresponde aos diferentes modos de nutrição dos Heteroptera (sugadores de plantas, algas e cogumelos, predadores e formas hematófagas). As glândulas dos fitófagos são muito grandes e podem, quando cheias, penetrar profundamente no abdômem. Nos hematófagos as glândulas são menos volumosas, mesmo cheias. Assim, a quantidade de saliva que durante a picada é injetada no tecido vegetal é consideravelmente maior que a das formas hematófagas. Anatômicamente esta diferença se manifesta pelo diâmetro dos canais salivares das maxilas, que nas formas fitófagas algumas vezes são maiores que nas hematófagas. Nos predadores que, rapidamente injetam uma quantidade relativamente grande de saliva, com efeito tóxico, encontramos um diâmetro médio. Sôbre o efeito da saliva dos fitófagos ZWEIGELT (1914) publicou observações fundamentais e, em parte, convincentes. Um paralelo para êste trabalho representa, em certos pontos, o de FAURÉ-FREMIET (1910), sôbre os predadores.

Nas descrições anatômicas, em geral, se fala tanto quanto fitófagos, como aos predadores, em apenas dois pares de glândulas, dos quais o posterior, de acôrdo com todos os trabalhos, apresenta uma estrutura uniforme enquanto que no par anterior se diferenciam duas ou três partes distintas com diversas formas celulares. Elas se encontram espalhadas formando a parede de uma cavidade glandular, ou, então, cada tipo de célula forma partes bem delimitadas que, muitas vezes, se intercomunicam por canais finos e curtos. Como exemplo podem ser citadas as células «principais» e «auxiliares» de *Aphis fabae* (1908, WEBER) e a glândula trilobada de *Naucoris cimicoides* (1910, FAURÉ-FREMIET).

Nos hematófagos foram descritos dois tipos de glândulas, o tipo de *Cimex* e o de *Triatoma*. O primeiro (veja os trabalhos de PURI, CORNWALL e outros mais antigos como os de BORDAS e LANDOIS) compõe-se de dois pares de glândulas. Enquanto MURRAY e outros consideram a glândula posterior como reservatório da primeira, CORNWALL e PURI descreveram-nos como um órgão glandular verdadeiro. A glândula anterior dêste tipo, se-

gundo a literatura atual, é simples e, sem subdivisões. Do segundo tipo, encontrado em Triatomíneos, até agora foi feita apenas uma descrição superficial por BARRETO (1922). O autor diferencia três pares de glândulas, considerando os dois posteriores como reservatórios para a secreção do par anterior. Das observações que se seguem conclui-se que o complexo das glândulas salivares dos Triatomíneos compõe-se histológica e fisiologicamente de três glândulas bem diferenciadas.

Um resumo comparativo, sobre os vários tipos das glândulas descritas, é encontrado no seguinte quadro :

ESPÉCIE/AUTOR	PARTES DA GLÂNDULA LABIAL		
	1. ^a	2. ^a	3. ^a
<i>Aphis fabae</i> (Homoptera) WEBER	glândula principal células secundárias		glândula auxiliar células principais
<i>Plesiocoris rugicollis</i> SMITH	glândula principal lobo anterior		glândula auxiliar lobo posterior
<i>Notonecta maculata</i> et <i>Ranatra linearis</i> BUGNION	glândula principal lobo anterior		glândula auxiliar (reservatório) lobo posterior
<i>Cimex lectularius</i> PURI	glândula salivar em forma de pera		glândula salivar em forma de coração
<i>Triatoma megista</i> BARRETO	glândula principal	glândula suplementar (reservatório)	glândula auxiliar (reservatório)
<i>Triatoma megista</i> et <i>Triatoma infestans</i> et <i>Triatoma sordida</i> BARTH	glândula (D 1)	glândula (D 2)	glândula (D 3)

No final do quadro encontram-se as abreviações usadas neste trabalho. Seu emprêgo foi necessário para dar uma idéia completa do complexo glandular pois, tôdas as três glândulas têm o mesmo valor funcional, de modo que não se pode falar de glândulas principais e auxiliares. A secreção injetada no tecido é formada pelas três secreções das glândulas que se juntam, dentro do hilo, entre D 1 e D 2. Sendo múltiplas as funções da secreção no tecido do hospedeiro e complexa a sua composição (veja FAURÉ-FREMIET) conclui-se que a mesma não pode ser produzida por uma única espécie de célula glandular mas sim, o será por um certo número de células diferentes. Em Triatomíneos êstes três componentes formam as glândulas D 1 à D 3 e só um exame fisiológico pode dizer qual das glândulas a que tem secreção mais importante.

ANATOMIA DO COMPLEXO DAS GLÂNDULAS SALIVARES

A disposição anatômica das glândulas salivares de *Triatoma infestans* é demonstrada pelo corte transversal (fig. 2), pelo desenho anatômico (fig. 3) e pelo esquema (fig. 4). O canal GG na fig. 4, que sai da bomba salivar (SP), ainda perto da bomba, ramifica-se em dois outros iguais (SG e SG nas figs. 3 e 4). Êstes canais, que se podem denominar de canais salivares principais, atravessam a cabeça em linha reta (para maiores detalhes veja BARTH, 1952) e entram, pelo *foramen occipitalis*, no tórax. Êles acompanham o esôfago por todo o protórax, encostando-se, muitas vêzes, lateralmente, ao mesmo, mas sem qualquer ligação direta com êle. Às vêzes, os canais são separados do esôfago por partes da camada visceral do corpo gorduroso. No mesotórax, em geral na parte anterior do mesmo, muitas vêzes também já no fim do protórax e, raras vêzes, no metatórax, os canais atingem os dois pares de glândulas. A glândula anterior (D 1) encontra-se em geral lateralmente ao esôfago ou ao proventrículo (PV); a mediana (D 2) situa-se, em comparação com D 1, mais para dentro e sempre mais perto do proventrículo, por cima ou por baixo dêste (fig. 3). Pode-se observar que nem sempre a posição das glândulas e canais é a mesma; correspondendo ao estado alimentar, ao volume das glândulas e do intestino e, ao estado evolutivo, os componentes muitas vêzes são consideravelmente deslocados. Pode-se observar especialmente uma translocação imediatamente antes da muda pela formação nova das maxilas e mandíbulas que, nesta fase, penetram profundamente no tórax ocupando com as suas extremidades aumentadas e em forma de espiral, uma grande parte da cavidade toráxica anterior.

Entre as duas glândulas D1 e D2 o canal salivar principal entra no hilo (fig. 4, HI). Na parte inicial do hilo nasce um canal mais fino representando o canal secundário (fig. 3 e 4, VG), que vai do hilo à glândula posterior (D 3). Êle corre paralelamente ao canal principal (muitas vêzes firmemente encostado à êle) em direção à cabeça, entrando na mesma e se voltando súbitamente (180°). Êste ponto está localizado na parte posterior da cabeça por trás dos ocelos, ponto êste onde a cabeça é estreitada formando um pescoço. Daí o canal secundário corre para trás, sempre

nítidamente separado do canal principal e da sua própria parte inicial. A parte descendente situa-se mais perto da parede da cabeça, penetra novamente no tórax e dirige-se, divergindo mais fortemente, para trás, até ao metatórax. Aqui aproxima-se lateralmente da glândula posterior (D 3) atingindo-a quase na metade e nela desembocando. A disposição dos canais é apresentada nas figs. 5 à 7.

O aspecto externo das três glândulas é bem diverso. Não podem ser citadas medidas absolutas pois, tanto o comprimento como o diâmetro, de acordo com o ritmo de trabalho, sofrem oscilações periódicas notáveis. Todas as três glândulas representam vesículas formadas por uma camada unicelular de células glandulares revestidas externamente por uma membrana peritoneal provida de músculos.

A D 1 sempre é reniforme; o lado côncavo está voltado para o proventrículo (figs. 3 e 8). Nesta pequena depressão encontra-se o hilo; da parte anterior dêste nasce o canal secundário que se dirige para a D 3, no seu lado parietal abre-se a D 1 e no lado visceral a D 2 (figs. 4 e 9). Estando situada a abertura da D 2 na parte anterior e a da D 1 na parte central da vesícula glandular (fig. 9), as duas glândulas estão dispostas de maneira tal, que na série de cortes transversais, a D 2 sempre surge depois e, em consequência, apesar de ser mais curta que a D 1, ainda se estende mais para trás. Assim existe um espaço suficiente para permitir a expansão dos dois pares de glândulas quando cheios.

Em todas as fases a D 2 é consideravelmente menor que a D 1 (fig. 8). A sua forma é irregularmente oval; na parte anterior, em geral, mais estreita que na posterior. O seu canal excretor encontra-se no lado externo da parte apical e desemboca no hilo.

A forma da D 3 é a de uma oval, mais comprida ou mais curta, variando com o grau de repleção porém, sempre com contornos regulares. Ela está situada atrás das D 1 e D 2 em direção ao abdomen, aos lados do proventrículo, que, na altura do fim da glândula, passa para o mesêntero. O proventrículo é mais grosso que o esôfago, mas não é muito dilatável de modo que sobra um espaço suficiente para permitir a distensão da D 3. Quando cheia, a D 3 penetra profundamente no protórax.

As três glândulas estão recobertas por uma rede de traquéias e traquéolas ricamente ramificadas. Estas representam terminações de um ramo de traquéias que nascendo no espiráculo do mesotórax atinge a D 3 pelo lado posterior nutrindo as três glândulas e a parte vizinha do intestino, bem como aquelas partes do corpo gorduroso situadas entre, ou aos lados das glândulas. O último ramo, na fig. 8, é indicado por FK. Já FAURÉ-FREMIET, em relação aos *Hidrocorideos*, chama a atenção para a intensa oxigenação o que indica deva ser também a D 3 uma glândula ativa não representando apenas um reservatório como foi descrito por outros autores.

Apesar de, na literatura, algumas vezes ter sido mencionada a presença de um hilo ainda não existe uma descrição mais detalhada de qualquer tipo. Apenas BUGNION (1909) reproduz um desenho de «l'isthme» entre os lobos anterior e posterior da glândula anterior de *Graphosoma lineata*, com

células especializadas que o circundam, em forma de anel, e com músculos que atingem as entradas do mesmo indicando assim, de uma forma qualquer, a existência de válvulas. Ele não dá maiores detalhes sobre esta formação.

Em *Triatoma infestans* os canais excretores das três glândulas se reúnem num hilo de formação complexa, cuja situação é apresentada nas figs. 4 e 9, a sua microanatomia nas figs. 10-21. A série começa na fig. 10 com o ponto, onde o canal secundário para a D 3 se encosta no canal principal e as membranas basais dos dois canais se reúnem, isto um pouco antes do centro da D 1. Chegando mais para trás, nesta série, os dois canais justapõem-se (fig. 11) ligando-se com a D 1 por meio de células da camada peritoneal da mesma glândula (figs. 11 e 12). Ao mesmo tempo observa-se neste ponto de ligação uma concentração de fios musculares que, por sua vez, formam uma rede na superfície da D 1 (MUV em fig. 12). Os dois canais se comunicam (fig. 13) formando uma cavidade comum (CV). Nesta altura o peritônio (uma massa sincicial com pequenos núcleos) e a hipoderme do canal delimitam uma fenda (SP₁) com parede forte e quitinizada. SP₁ desemboca (fig. 15) no lumen da D 1. O bordo da abertura mantém ligação por meio de tonofibrilas com os músculos da superfície da glândula (TO na fig. 15). Um canal curto, de parede quitinizada com reforçamentos anulares bem visíveis, liga a fenda mencionada com a cavidade (CV) formada pela fusão dos dois canais. Imediatamente abaixo deste canal nasce outro, de mesma formação, com um diâmetro pouco maior, que — em direção à D 2 e inclinado obliquamente para trás — entra numa fenda (SP₂) da camada peritoneal (figs. 18 e 19). Do lado externo encostam-se à parede desta cavidade as primeiras células da D 2. Esta glândula, também, é completamente revestida por uma rede de fios musculares. Estes fios concentram-se nesta altura e entram em ligação, por meio de curtas tonofibrilas, com o bordo de um canal pelo qual o lumen da D 2 se comunica com o hilo (fig. 20). Desta maneira é formada aqui uma válvula correspondente à existente entre a D 1 e a primeira fenda SP₁. Todos os canais e espaços do hilo estão revestidos por uma camada mais ou menos espessa de quitina, apresentando os mesmos reforçamentos anulares típicos que foram encontrados na cutícula de todos os canais salivares. A quitina termina nas duas passagens do hilo para as cavidades das glândulas, justamente no lugar onde as tonofibrilas dos músculos atingem o bordo das aberturas, isto é, no centro das válvulas. Pela distribuição da quitina e das músculos pode-se supôr que todo o hilo é formado pela reunião das partes terminais dos canais salivares (principal e secundário). Em seguida o hilo foi circundado pelas células dos invólucros peritoneais das glândulas formando, desta maneira, um corpo bem compacto entre as duas glândulas.

Os bordos das duas aberturas das cavidades glandulares representam válvulas as quais aparentemente são reguladas por uma ação muscular. A microanatomia das válvulas pode ser reconstituída por meio de série de cortes transversais acima descrita. Um aspecto da válvula da D 2, visto de cima, em corte tangencial é representado pela fig. 22. Sobre as células glandulares, de grandes núcleos, estão situados muitos feixes musculares, em forma de estrêla, orientados em direção à abertura do hilo e ligados ao bordo da mesma por meio de tonofibrilas. A interpretação da função não

deixa dúvidas : pela contração da musculatura a válvula é aberta e pelo relaxamento da mesma ela se fecha em consequência da elasticidade da parede quitinosa das fendas do hilo e da pressão geral exercida pelos tecidos. Isto indica que as válvulas em repouso mantêm fechado o lumen das glândulas evitando, assim, uma saída de secreções. Correspondendo às formas dos músculos as válvulas são denominadas válvulas estelares (SV) : a que se encontra entre o hilo e a D₁ indicada por SV₁ e a entre o hilo e a D₂ por SV₂.

Os músculos que se inserem nas SV representam feixes relativamente grossos. Acima da parede das glândulas eles se ramificam e a cobrem com uma trama formada por fios muito finos. Constan apenas de miofibrilas isoladas tendo só pouco contacto entre si (fig. 23). A estriação transversal é nítida e sempre possui o diafragma Z. Histologicamente quanto à estrutura, situação e forma apresentam o mesmo aspecto da musculatura do intestino (mesêntero). Anatômicamente quanto à função, a presença de músculos da forma descrita indica que, por um estímulo que induza à contração dos fios da rede muscular, os músculos das SV se encurtam concomitantemente. Se agora as duas glândulas forem levadas a expelir as duas secreções, estas sempre encontram as válvulas abertas, fechando-se as mesmas automaticamente com o relaxamento da rede muscular, o que se verifica no término do lançamento das secreções. Disto resulta a necessidade de se esclarecer a inervação da musculatura das glândulas.

Não foi encontrada uma ligação nervosa ao gânglio torácico. Sabendo-se que, do ponto de vista da anatomia comparada, as glândulas salivares dos «*Rhynchota*» representam as glândulas labiais e, assim, sendo órgãos homólogos às glândulas de sêda dos *Lepidópteros* e de outros insetos, foi procurada uma ligação entre as glândulas e as partes posteriores do gânglio subesofágico. Na altura da terceira comissura deste (comissura labial) nasce um par de nervos fortes (*nervus labialis*) que se dirige imediatamente para a frente e corre, no começo, aos lados e depois por baixo das traquéias principais da cabeça, em direção ao eixo longitudinal até atingir a extremidade da mesma. Agora este par de nervos entra no espaço sob o faringe, espaço este limitado em cima pela parte ventral do faringe, aos lados pelos tentórios e pelas tonofibrilas dos mesmos e, em baixo, pela parede da gula. Nela também se encontram as traquéias longitudinais e os dois canais salivares que conduzem para a bomba salivar. Na extremidade da cabeça os dois nervos entram no lábio e percorrem o mesmo até à ponta, formando numerosas ramificações. Na divisa entre gânglios subesofágico e nervo labial nasce um par de ramos finos que imediatamente se encosta ao canal salivar principal (SG) sendo ligado ao mesmo por meio de uma membrana peritoneal (fig. 24). Este nervo, provavelmente, representa a «traquéia» mencionada por CORNWALL (1922) em *Cimex rotundatus*. (À respeito dos canais principais este autor escreveu : «*External to each duct lies a trachea*»). Deste ponto até ao hilo das glândulas salivares o *nervus glandulae labialis* (alias salivares) encosta-se sempre firmemente aderido ao canal (fig. 24). Não pôde ser encontrada uma ligação entre o sistema dos nervos viscerais e o

sistema salivar. Também não foi verificada uma comunicação entre o nervo ímpar e as glândulas salivares. Filogeneticamente as glândulas salivares pertencem ao segmento labial e então a inervação acima descrita é consequentemente a lógica. Do ponto de vista funcional, o sistema salivar necessita de uma inervação por meio de linhas motor-sensitivas com o fim de orientar a atividade das rês musculares das paredes das vesículas glandulares e das duas válvulas no hilo, coordenando-as com os movimentos da bomba salivar.

Imediatamente antes do hilo, no lugar onde nasce o canal secundário (VG) para a D 3, sai, do *nervus glandulae salivaris*, um forte ramo cujo diâmetro, medido numa fêmea, era de 7 micra (material fixado, com quase 27% de redução do volume). Esta ramificação encosta-se na parte ascendente de VG, voltando-se com o último para a cabeça, deonde com o ramo descendente de VG, estende-se até a D 3, ramifica-se na válvula da D 3 dando numerosos fios que se espalham sobre a superfície da glândula. Poucas micra abaixo da saída do ramo para a D 3 o nervo da glândula salivar divide-se formando numerosas terminações finas das quais parte se estende sobre a superfície da D 1 e parte sobre a da D 2.

A estrutura da válvula, na saída da D 3, é muito diferente da das D 1 e D 2. A fig. 25 mostra um corte longitudinal, passando pela entrada de VG na D 3; nas figs. 26-30 estão representados as cortes transversais, em série, feitos na mesma altura. O canal adere firmemente à parede da glândula (figs. 26-28). Encontram-se no seu protoplasma numerosas tonofibrilas anulares. Estas não são encontradas nas demais partes do canal; este, entretanto, possui em toda a sua extensão, até a válvula, reforçamentos anulares de natureza cuticular. Estes anéis têm uma arrumação regular e são sempre bem visíveis. Na entrada da glândula as partes protoplasmáticas da parede do canal aumentam (figs. 29 e 30) formando dobras e saliências com numerosos núcleos e limites celulares bem nítidos. A estas expansões vêm ter os ramos das tonofibrilas anulares reforçando, desta maneira, a formação das citadas dobras. Quando em repouso, devido às tonofibrilas e à elasticidade dos tecidos (*tonus celular*), as dobras se justapõem entre si, fechando a desembocadura do canal na cavidade da glândula. A obliteração é completada pela pressão exercida pela quantidade de liquido do interior da cavidade glandular; ele comprime as dobras e as saliências indo as mesmas penetrar na cavidade, constituindo assim uma válvula. A abertura desta, que apresenta uma forma modificada das válvulas estelares que são encontradas nas outras duas glândulas, verifica-se por uma simples ação muscular. Em virtude disto, toda a glândula é coberta por um sistema de fibras musculares muito delgadas irradiando-se a partir do orifício do canal em todas as direções. Os fios são muito finos no lado externo da glândula e, para o interno, vão-se reunindo formando elementos mais grossos. Não foram observadas anastomoses como as descritas na superfície das duas glândulas anteriores. Na fig. 32 está representado uma fibra muscular, vista de cima, com uma ramificação. O sarcoplasma do músculo estriado, com o

diagrama Z bem visível, diferencia-se nitidamente, por sua grande densidade, do protoplasma da célula glandular, situada mais em baixo; seu sarcolema é bem distinto. Na parte inferior desta figura, foram atingidos pelo corte 4 núcleos musculares e, do lado esquerdo, um núcleo glandular. Uma contração do sistema muscular da glândula aumenta não somente a quantidade de líquido expulsa da cavidade glandular, como também, simultaneamente, provoca a abertura da válvula. A inervação é feita pelo ramo do *nervus glandulae salivaris*, já acima descrita.

Com isto ficou provada, a presença de válvulas, músculos, bem como, a inervação pelo gânglio do lábio em tôdas as três glândulas.

FUNÇÃO

Pela presença de músculos, válvulas e inervação comum para as três glândulas, fácil se toma a interpretação da função do complexo glandular. No início do reflexo de sucção, além da bomba faringeana, também a bomba salivar começa o seu trabalho rítmico. Ela suga a saliva pelos canais salivares que nela entram reunidos, na sua extremidade (SG). Quando a musculatura do pistilo relaxa, a saliva é conduzida para a hipofaringe, graças à elasticidade da parede da bomba salivar, donde entra no canal salivar das maxilas. No momento da picada a bomba terá que fornecer uma grande quantidade de saliva. Sendo os canais salivares muito estreitos a sucção levaria muito tempo até encher tôda cavidade. A freqüência do ritmo da bomba foi observada em exemplares de *Bacterodes sp.* (predador) e é de mais ou menos de 1-1,5 movimentos por segundo. Pode-se supor que nos Triatomíneos seja obedecido o mesmo ritmo. Indiretamente é possível observar os movimentos da bomba nestes animais paralisando um exemplar, pelo clorofórmio e, observando-o com o rostro esticado para a frente, com um ligeiro aumento no binocular. Nesta posição as extremidades dos estiletos aparecem fora do lábio e pode-se constatar que pela ponta das maxilas sai, rítmicamente, uma pequena quantidade de líquido (saliva). A freqüência foi medida mas os valores obtidos variavam muito em consequência da droga usada para a anestesia. Na maioria dos casos uma pulsação levava um segundo ou pouco menos.

O enchimento da bomba salivar é facilitado pela musculatura das glândulas salivares mesmo, apressado pela mesma. Assim, temos que supor que nos inícios do reflexo de sucção, simultaneamente com a do trabalho da bomba, há uma contração de tôda a musculatura das três glândulas, disto resultando a abertura das válvulas e um aumento na pressão da saliva que sofre um movimento em direção à bomba salivar. Além disto os três componentes da saliva são misturados nas fendas do hilo devido ao aumento de tensão. Sem esta pressão a composição da saliva variaria pois os caminhos entre as três glândulas e o hilo têm comprimentos diferentes. O aparecimento de um arco reflexo é relativamente simples de ser compreendido pois, quanto na constituição do reflexo de sucção, trata-se de uma colaboração entre a extremidade do lábio, a bomba salivar e as glândulas salivares, parte pertencentes ao segmento labial.

OBSERVAÇÕES HISTOLÓGICAS

a) OS CANAIS SALIVARES E O HILO

A estrutura histológica dos dois canais salivares e do hilo é, em geral, a mesma. O canal principal (fig. 33), entre a bomba salivar e o hilo, de seção transversal circular, consta de um tubo cuticular incluído por um cilindro protoplasmático relativamente espesso. Este tubo possui uma parede muito fina cujo lado interno é revestido por anéis paralelos transversais equidistantes. Estes reforçamentos anulares podem ser confundidos com traquéias, entretanto, existe uma diferença básica: a traquéia possui um fio espiralado que percorre uma grande parte da mesma sem interrupção e pode ser destacado inteiramente do tubo quitinizado; ao contrário, o canal salivar tem fios curtos que completam só uma ou algumas voltas. Assim, o tubo, visto de cima, apresenta numerosos fios interrompidos e apenas poucos anéis completos (fig. 36). Além disto o tubo protoplasmático de canal é em geral muito mais espesso que a hipoderme de uma traquéia. O material cuticular da parede do tubo salivar tem uma quitina não fortemente esclerotizada e com grande afinidade para vermelho congo, enquanto que os anéis são muito mais esclerotizados e não se impregna pelo citado corante. Os anéis são muito quebradiços e facilmente destruídos por pressão. O efeito fisiológico dos reforçamentos é o mesmo observado nas traquéias: o canal possui bastante resistência para não ser dobrado nem fechado, contudo, não perde a sua flexibilidade. A estrutura dos canais salivares dos *Triatomíneos* é análoga à da traquéia dos mamíferos na qual os reforçamentos também não formam um fio espiral mas, sim, apenas anéis.

O protoplasma do canal principal atinge uma espessura relativamente grande correspondendo, num animal normalmente alimentado, a quase 2-3 diâmetros do núcleo. Em geral os núcleos têm uma forma esférica com um diâmetro de 4-6 micra. Apresentam o aspecto normal de um núcleo em repouso com uma cromatina muito compacta e acumulada na parede. Durante a fase de muda da cutícula, entretanto, os núcleos crescem consideravelmente por enriquecimento do líquido nuclear e um nítido aumento dos elementos cromáticos. Nesta fase o protoplasma possui granulações extremamente finas e apresenta, depois de uma fixação alcoólica, uma estrutura vacuolar. Depois da muda altera-se esta estrutura e formam-se fios com anastomoses e com disposição radial. Os limites celulares não foram encontrados nem na fase de muda. A membrana basal é relativamente forte. Fixado ao lado do canal sempre se encontra o *nervus glandulae salivaris* (nGL), com muito neuroplasma.

O canal entre hilo e a D 3 (VG) diferencia-se do canal principal apenas pelo seu menor diâmetro e, pelo tubo protoplasmático sincial de paredes mais delgadas e de uma espessura de 2-4 micra. Os seus núcleos estão fortemente achatados (figs. 34-36). A abertura de VG na D 3 é representada na série das figs. 26-30. O protoplasma do VG diferencia-se nitidamente do protoplasma vacuolar da célula glandular devido à sua consistência densa. É atravessado por tonofibrilas anulares e possui núcleos menores que os das

células glandulares. O bordo interno da abertura da D 3 é aumentado por dobras e saliências inclinadas para a cavidade da glândula formando, assim, uma válvula (veja acima).

O hilo apresenta, histologicamente, o mesmo aspecto dos canais salivares. Também as paredes de suas cavidades, fendas e espaços são revestidas por reforçamentos anulares evitando o seu fechamento quando sob a ação de uma pressão. Muitas vezes as estruturas radiais do manto protoplasmático se apresentam tão nitidamente fixadas que parecem ser limites celulares (fig. 15). Dentro da hipoderme do hilo encontram-se numerosísimos núcleos pequenos. Aparentemente o hilo é recoberto por uma camada fina da membrana peritoneal da glândula. Nos pontos onde os canais salivares reunidos (SG e SV) se aproximam da glândula (figs. 12 e 13), eles se prendem à mesma por meio de um ligamento celular do mesmo material que forma a membrana muscular do hilo. Este pequeno complexo de tecido, de origem aparentemente mesodérmica, possui limites celulares e núcleos ainda muito menores que os da hipoderme dos canais. Aí vão ter os músculos das válvulas estelares (figs. 13 e 14, MU), que ligam os bordos destas à superfície das glândulas. Um pouco mais abaixo as células peritoneais penetram na camada das células glandulares, formando, assim, o bordo da abertura das válvulas estelares (SV). Os filamentos musculares terminam antes destes bordos mas se continuam, sob a forma de tonofibrilas atravessando as células peritoneais e ligando os músculos aos bordos citados. É interessante chamar a atenção para as células peritoneais que não possuem nenhuma formação cuticular às suas partes apicais, o que quer dizer que a formação das válvulas, sem dúvida, se faz por material de origem mesodérmica (fig. 15). Isto indica, por um lado, que a parte ectodérmica do sistema glandular termina neste ponto (no começo da válvula estelar) e, por outro, que as células glandulares não podem ser da mesma origem pois, nada leva a supor que a ectoderme comece novamente depois desta interrupção. No ponto de passagem do hilo para a D 2 encontramos a mesma formação como na D 1. Na abertura de VG a D 3 também pode-se notar o mesmo fato pois, as células que formam as dobras da válvula, não possuem um revestimento cuticular. Entretanto, a diferença entre os dois tipos de tecidos não é tão nítida como nas outras duas glândulas.

b) AS GLÂNDULAS SALIVARES

O aspecto histológico das células glandulares se modifica nas diferentes fases da secreção. Para se ter uma idéia mais precisa sobre o ritmo de função das glândulas, foram feitas observações em série, por meio de fixação de animais em tempos variáveis após a sua alimentação. Foram usados apenas os exemplares que se saciaram completamente em cobaias e que voluntariamente, sem perturbação por parte do hospedeiro ou do observador, cessaram a sucção. Estes indivíduos eram caracterizados pelo abdome extremamente opado deixando entrever até as membranas intersegmentais; eles defecaram depois de alimentados. Foram usados os quatro fixadores seguintes: álcool 85%, Bouin-Duboscq-Brasil, Susa segundo HEIDENHAIN e

FLEMMING forte. Para as observações histológicas foram empregadas apenas as glândulas fixadas por SUSA, enquanto as peças tratadas pelos outros líquidos serviram para o estudo das secreções. Antes da fixação a extremidade do lábio, onde vem ter a abertura do sistema salivar, foi fechada por um soluto de celofane para evitar uma perda de saliva conseqüente às contrações musculares provocadas pelo choque de fixação. Em seguida o líquido de fixação foi injetado no abdômem (injeções látero-ventrais). Depois de 10 minutos foram seccionados o abdômem, entre as 2^o e 3^o segmentos, e a cabeça. A peça permaneceu no fixador mais 20 minutos, sendo então as glândulas depois de retiradas fixadas definitivamente. A inclusão em parafina foi feita, depois de desidratação, por meio de álcool-benzol. Foram usados exclusivamente exemplares adultos de *Triatoma infestans*.

Das observações em séries surgiram os seguintes resultados: num animal faminto (10-14 dias após a última alimentação) as cavidades de tôdas as três glândulas se apresentam tão cheias de secreções que, vistas de fora, as suas paredes se mostram extremamente distendidas. As células glandulares, quase sem excessão, encontram-se em estado de inatividade (veja abaixo). Nesta fase o animal está pronto para uma picada. Um aspecto diverso é o que representam as glândulas de um exemplar fixado imediatamente após o término da sucção: agora só algumas células aparecem em estado de repouso, a grande maioria delas estando em pleno funcionamento, preparando a secreção, ou conduzindo os líquidos para a cavidade glandular ou ainda, já tendo entrado no estado de regeneração protoplasmática. Quanto maior o tempo do momento da sucção tanto mais células, em repouso ou em regeneração, podem ser encontradas. Foi possível observar um certo ritmo na seqüência dessas fases. Cinco (5) minutos depois de sugar só um pequeno grupo de células tinha entrado no estado de regeneração. Estas estão situadas imediatamente em redor da válvula glandular atingindo até às células peritoneais da válvula (fig. 37 RZ). Tôdas as outras células ainda se encontram em plena atividade. Depois de meia hora o número de células em regeneração é consideravelmente maior, mas tôdas elas com a mesma localização, próximo do polo apical das glândulas. Após 12-14 horas só a parte posterior encontra-se em forte atividade secretorial. Nos dias seguintes o número de células em secreção diminui: no primeiro mais rapidamente, depois mais devagar, até que ao fim de 10-14 dias quase tôdas já passaram pelo estado de regeneração, chegando à fase de repouso. Este ritmo foi observado para as três glândulas, tanto na parte histológica como na seqüência dos fenômenos celulares.

Sendo o processo secretorial, em seu todo (formação de prescreções e de secreções, transporte de substâncias, expulsão dos líquidos produzidos e regeneração das células) uma operação contínua, em cada uma das três glândulas, podem ser verificadas fases típicas, características para cada uma das etapas das atividades do núcleo e do corpo celular. Na verdade as três glândulas diferenciam-se fundamentalmente quanto às forma e função das células mas, tôdas elas possuem algumas características comuns. Em cada glândula encontra-se uma forma particular de células; não existem aqui várias formas celulares numa mesma glândula, como foi descrito, por exemplo, por WEBER para *Aphis fabae*. Logo todo o aparelho salivar é composto somente de três espécies de células secretoras. Tôdas as células das três

glândulas possuem dois núcleos de mesmo valor, isto é, trabalham num mesmo ritmo durante a secreção. A localização dos núcleos, dentro da célula, não segue uma regra fixa mas, em geral, são encontrados na mesma altura do protoplasma. A presença dos dois núcleos representa um exemplo de um acréscimo da massa nuclear em relação à quantidade de citoplasma. Este aumento, sem dúvida, está vinculado à proporção entre protoplasma e núcleo. Algumas vezes já foi chamada a atenção para este fato em células glandulares de grande atividade (com uma intensa produção de líquidos) nos insetos. Quanto à correlação citada trata-se da manutenção de um certo equilíbrio entre tamanho do núcleo, de um lado, e quantidade de protoplasma e atividade do mesmo, de outro. Células glandulares fortemente ativas, com um grande corpo protoplasmático, precisam, para apressar e regular a regeneração celular, depois da secreção, de um núcleo grande com uma superfície relativamente extensa. Provavelmente o protoplasma necessita de substâncias (ácidos nucléicos) do núcleo para a restauração da sua capacidade secretora. Por este motivo encontram-se em glândulas, especialmente nas salivares, núcleos volumosos. Em geral trata-se de uma poliploidia acentuada. Correspondendo à forma da célula, muitas vezes, os núcleos são estreitos, achatados, alongados ou ramificados a fim de fornecer o mais rapidamente no início da regeneração, as substâncias nucleares necessárias à todo o protoplasma. Além de nos insetos encontramos o mesmo fato nos grandes macronúcleos polimorfos de muitos Ciliados, como por exemplo, nas centenas de núcleos vegetativos de *Opalina ranarum*. Em certos casos existem, em lugar de núcleos ramificados ou compridos, dois ou numerosos numa célula como, por exemplo, os dois núcleos das células das paredes foliculares dos ovariolos de *Homópteros* e, finalmente nestas glândulas salivares dos *Triatomíneos*. Provavelmente trata-se, em todos estes casos, de segmentos isolados de um único núcleo, grandemente desenvolvidos.

Uma outra característica comum a todas as três glândulas é a capa peritoneal constando de uma membrana protoplasmática unicelular, pouco espessa na qual são encontrados pequenos núcleos isolados e achatados com uma cromatina densa (PK). Incluídos em pequenos espessamentos da camada peritoneal das glândulas estão os fascículos musculares. Eles constam, normalmente, de apenas poucas fibras musculares; podendo também encontrar-se, especialmente sobre a D 1, fibras isoladas (figs. 23 e 32). Além disto existem muitas traquéias na membrana, terminando por traqueólas. Na D 1 as extremidades das traquéias entram nas células glandulares; nas D 2 e D 3 tal fato não pôde ser constatado. Nos cortes observam-se ramos nervosos finos, isolados, que pertencem ao *nervus glandulae salivaris*. A ramificação do citado nervo pode ser demonstrada em preparações totais da parede da glândula, depois de coradas pela hematoxilina.

Os limites celulares permanecem bem visíveis em todas as três glândulas e, durante todas as fases da secreção. A nitidez declina um pouco no estado de repouso.

Mais adiante serão apresentados os aspectos mais típicos das seqüências das principais fases secretórias. Chama-se a atenção para o fato de que estes estágios que se sucedem harmônicamente, formam em seu todo um conjunto que é o processo da secreção.

As células glandulares da D 1

Em comparação com as células glandulares das D 2 e D 3 as da D1, em tôdas as suas fases são relativamente as mais volumosas; mesmo na fase de repouso a altura das células desta excede o diâmetro do núcleo em duas vezes. Na fig. 38 é representada, em corte transversal, uma célula glandular de um animal que não foi alimentado há 19 dias. O protoplasma é muito denso e fortemente corado, incluindo um grande número de granulações muito finas e formando numerosos vacúolos muito pequenos, encontrados em tôdas as partes da célula. Pode-se supor que êstes vacúolos já representem a pré-secreção e que, provavelmente, as granulações sejam a sua matéria prima a qual vai se liquefazer ao iniciar-se o processo da secreção, durante a picada. Neste estado de repouso não há, aparentemente, nenhum transporte de líquido, de maior importância, da cavidade do corpo para a célula glandular pois, o ergastoplasma na zona basal da célula é muito denso e não apresenta quaisquer fendas ou dilatações. A designação estado de repouso não é muito correta pois a célula, continua ainda em atividade formando, nesta fase, a pré-secreção ou então o material que originará a mesma, devendo aquela estar em condições adequadas para secretar, sem grande demora, uma quantidade de líquido suficiente grande por ocasião da picada. Em relação ao desenrolar de tôdas as funções da glândula, pode-se, contudo, usar a denominação estado de repouso.

Todo o protoplasma é atravessado por traquéolas cujas ramificações são visíveis (fig. 39) dentro de uma célula-mãe de traquéolas, localizada na camada peritoneal. O bordo apical da célula é formado por uma zona marginal constando de fios protoplasmáticos paralelos e é chamado rabdório. Nesta fase os dois núcleos da célula estão consideravelmente aumentados. A basicromatina é, relativamente, muito densa e compacta, está acumulada no centro formando uma grande massa irregular sustentada por numerosos fios de linina que têm uma fraca afinidade para os corantes. Encontram-se no interior desta massa central alguns nucléolos muito grandes, os quais possuem uma grande afinidade para os corantes ácidos (Kernechtrot, Cromotrop 2 R, Eosinas) de modo que êles, depois de uma coloração por *Hematoxilina* e *Cromotrop*, se destacam, por uma cor vermelha intensa, da cromatina, negro-azulada. O índice dos núcleos ovais foi medido de maneira direta (=média dos dois diâmetros) sendo de 14,5 micra. A secreção no interior da cavidade da glândula é densa e formada por granulações muito finas.

Numa D 1 de um animal fixado 5 minutos depois de terminada a refeição, encontram-se todos os estados intermediários entre o de repouso, descrito acima, e a fase de plena secreção ou até a do começo da regeneração. Denominando a fase de repouso com estado 1, o estado 2 será representado por uma célula (fig. 39) com o protoplasma em plena atividade assim caracterizada: ela aumentou até atingir o dôbro da altura inicial, o que quer dizer que a sua altura corresponde agora a 4-5 diâmetros nucleares. Com isto a célula se arqueia para dentro da cavidade glandular pois somente o bordo apical participa dêste aumento. Como se pode verificar nos estados

seguintes (fig. 40 e 41) o limite celular pouco aumenta lateralmente, enquanto que o bordo apical com o rabdório se dilata consideravelmente. Durante esta dilatação os fios do rabdório afastam-se inicialmente pouco, mas depois (fig. 40), fortemente. Neste estado 2 o protoplasma possui além dos ainda numerosos grânulos, muitos vacúolos e fendas pequenas sendo estas muito maiores que no estado de repouso.

A estrutura do protoplasma em geral é mais esponjosa. No ergastoplasma os feixes de filamentos afastam-se entre si mais e mais formando fendas longitudinais compridas; o seu limite apical é pouco nítido de modo que os filamentos aparecem prolongados para cima. Entretanto, estes prolongamentos representam a continuação do ergastoplasma, ligando-se apicalmente com os filamentos do protoplasma que, especialmente perto do núcleo, começa a se orientar verticalmente. Nesta formação trata-se, provavelmente, de um processo exclusivamente mecânico condicionado por uma entrada de bastante líquido para o interior da célula. Também o ergastoplasma esponjoso leva à supor que o movimento de líquidos através desta zona é grande. Assim, a célula é obrigada a crescer verticalmente pois, as vizinhas, impedem um aumento horizontal. Correspondendo ao crescimento vertical os fios protoplasmáticos estendem-se no sentido do movimento das substâncias. Estes fios, provavelmente, também já existem na primeira fase mas, sem qualquer orientação paralela. Esta presunção é confirmada pela presença das primeiras gotas pequenas de secreção que saem da célula pelo rabdório (figs. 39 e 42). Esta secreção súbita, de tipo apócrino, fornece apenas pequena quantidade de líquido à cavidade da glândula; a sua importância fisiológica não é grande. Ela porém, indica que, pelo aumento rápido do volume condicionado pela entrada do líquido na célula surgiu uma pressão elevada e que provoca a secreção apócrina. Depois de secretada a gota, o rabdório se fecha novamente. Não foi possível provar cabalmente se os fios do rabdório são liquefeitos e depois novamente regenerados no momento da gotícula ou, se eles são deslocados para os lados para depois, novamente, voltarem à sua posição normal. O núcleo aumenta o seu volume, e o seu índice é de cerca de 18-19 micra. A cromatina é menos densa e as suas partículas cresceram visivelmente. Os nucléolos, entretanto, não mostram nenhuma modificação.

O aspecto típico, posterior à fase 2, é representado na fig. 40 como sendo a fase 3. O bordo apical aumentou ainda mais formando, com os das células vizinhas, reentrâncias profundas em direção à base das células (fig. 40, RE). Todas as modificações descritas na fase precedente aqui estão, mais acentuadas no que diz respeito, especialmente, à estrutura fibrilar do protoplasma que, agora, percorre a célula até o polo apical formando fios ondulados; inclui também vacúolos e fendas muito amplas, que têm um diâmetro maior na parte apical do que na parte central da célula, ponto onde são mais numerosas. O número das granulações diminui mais e mais. Não foi possível coagular a secreção dentro das células empregando-se qualquer dos métodos comuns de fixação. Sendo porém bem fixável a secreção do interior da cavidade da glândula, temos que supor que, quanto aos produtos de origem glandular, do interior dos vacúolos, se trate de uma presecção que, ao sair do corpo celular venha a sofrer mais uma modificação dando então a secreção definitiva. Na fig. 44 é apresentada uma célula fixada, segundo

CHAMPY, por OsO_4 : os fios protoplasmáticos são visíveis, entre eles encontrando-se a presecção homogênea de grânulos finos. Trata-se de um estado intermediário entre as fases 1 e 2.

No estado 2 encontra-se, basalmente aos dois núcleos, um acúmulo de mitocôndrios redondos ou fracamente ovais, também presentes em número reduzido na fase 3. Estes corpúsculos sempre são circundados por uma área anular estreita. Os seus diâmetros na fase 2 medem de 3 a 2,3 micra; na fase 3 diminuem o tamanho para 1 a 1,5 micra. A área anular, em todos os casos, mantém a mesma largura de 0,8 a 1 micra. Estando ausentes, no estado 4, os mitocôndrios e, também não sendo encontrados vacúolos no lugar dos mesmos, pode-se supor que eles foram transformados em secreções.

Na fase 3, também há uma secreção apócrina (não representada na fig. 40; veja fig. 42). O núcleo aumenta mais e mais o seu volume tornando-se então, aparentemente, mais frouxo. Muitas vezes os núcleos também aparecem aumentados. O índice do núcleo é de 22,4 micra.

A 4ª e última fase, durante a qual é preparada a secreção definitiva, (fig. 41), é representada por uma célula com uma altura 6 a 7 vezes maior que a da fase 1. O bordo apical, muito recurvado, desce lateralmente, sempre caracterizado pela presença do rabdório. Na metade basal da célula o protoplasma é orientado em fios curvos, e mais ou menos paralelos; possui ainda numerosas granulações e inclui muitos vacúolos e fendas que aumentam rapidamente o seu diâmetro acima dos núcleos formando, depois, na parte apical da célula, grandes vacúolos por fusão dos menores. O desenvolvimento dos vacúolos está representado nas figs. 45 a — d. Ao lado direito da fig. 45 a está desenhado um esquema para indicar os níveis em que foram feitos os 4 cortes transversais de uma mesma célula. Na fig. 45 d observam-se, perto da base da célula, vacúolos muito pequenos. Próximo ao núcleo eles se tornam mais nítidos (c); na fig. 45 b, acima do núcleo eles se fundem rapidamente para formar grandes lacunas (fig. 45 a) que se adaptam umas às outras. A secreção apócrina, nesta fase, diminui de modo que podem ser encontradas somente poucas das pequenas gôtas. Os núcleos pouco aumentam e o seu índice varia entre 22,5 e 23 micra. No fim desta quarta e última fase a célula aumenta no sentido transversal mas, somente na parte apical, acima do núcleo. Observa-se uma concentração perto da extremidade apical da célula e, um pouco acima do núcleo, um estrangulamento que avançando mais e mais termina por eliminar a parte superior da célula (fig. 43, estado 5). Esta se torna esférica enquanto que o rabdório se regenera novamente no ponto do estrangulamento. Alguns vacúolos, que permaneceram no resto da célula, ainda deixam sair, posteriormente por processo apócrino, algumas gôtas de secreção (fig. 43). A esfera, eliminada por processo merócrino, é formada por alguns grandes vacúolos de secreção e restos de protoplasma, sendo este último, depois de pouco tempo, transformado também em secreção. Na fig. 43 já aparecem, na parte superior, alguns pontos de saída da secreção; mais tarde toda a esfera se dissolve. Neste momento a presecção já iniciou a sua transformação pois, ao começar a dissolução da esfera, a secreção pode ser fixada pelos fixadores comuns (álcool, BOUIN II, SUSA e outros), apresentando-se como fortes granulações.

Durante o processo de solta à merócrina da esfera, os núcleos, bem cheios, alteram repentinamente sua forma que, até então, era mais ou menos elipsóide. Perdem instantaneamente uma grande quantidade de líquido o que pode ser comprovado pela brusca diminuição de seu tamanho (diâmetro médio) de 23 micra para 14,5 micra; ao mesmo tempo os contornos tornam-se irregulares. O início da deformação é representado na fig. 41. O aspecto dos núcleos desta fase indica uma grande perda de substância pois parecem estar encarquilhados como, por exemplo, depois de uma fixação incompleta; mas não se nota uma separação entre núcleo e protoplasma. Parte da cromatina não sai dos núcleos durante estas alterações. Trata-se, sem dúvida, exclusivamente de uma saída de substâncias líquidas, pois a massa cromática permanece no núcleo de modo que êle agora apresenta um aspecto mais compacto do que na primeira fase.

O resto da célula, na sexta fase, condensa rapidamente o seu protoplasma, os filamentos tornam-se mais indistintos e a altura da célula volta logo à do estado de repouso. Compare o esquema na fig. 46 a.

As células glandulares da D 2

As células da D 2 obedecem ao mesmo ritmo de secreção que o descrita para D 1. 19 dias depois da última alimentação tôdas as células, com apenas poucas exceções, encontram-se na fase de repouso (estado 1 nas figs. 46 b e 47). A altura da célula mede quase vez e meia o diâmetro do núcleo. Acima dos dois núcleos o protoplasma penetra na cavidade glandular, sob forma de ligeiras saliências. A sua estrutura é sempre muito densa e não possui nenhum vacúolo mas, dá um aspecto homogêneo e finamente granulado. A zona basal de ergastoplasma é pouco acentuada. Os fios do rabdório estão dispostos enfixados. Tôda a zona limiar é nitidamente diferenciada por protoplasma. Os núcleos representam um tipo disciforme de modo que, no corte vertical da célula, desenhada na fig. 47, êles aparecem achatados. Considerando a grande massa cromática concentrada, os núcleos, como os da D 1, são polienérgides. Encontram-se 3 a 5 nucléolos sendo sempre suspensos no lumen do núcleo por meio das estruturas de cromatina e incluídos por numerosas partículas cromáticas como foi observado, também, nas células da primeira glândula. Os limites celulares são nítidos.

Com a entrada na fase ativa (estado 2 nas figs. 46 b e 48) a altura das células pouco aumenta em comparação com as células da glândula precedente. Em cima da zona ergastoplasmática, agora mais acentuada, o protoplasma começa a formar os vacúolos. Êstes, na parte central da célula, são muito pequenos mas, caminhando-se em direção a zona apical vão aumentando, e finalmente, acima dos núcleos, reúnem-se e formam uma única lacuna muito extensa. O bordo apical da lacuna é representado pelo rabdório. Êste, nesta fase, é atravessado, numa freqüência variável, por pequenas gôtas de secreção verificando-se, assim, uma súbita secreção apócrina. Os núcleos neste estado não se dilataram no sentido horizontal mas, cresceram muito no sentido vertical. A sua cromatina não foi aumentada e dá um aspecto frouxo.

Com a continuação da elaboração das secreções o bordo apical das células cresce muito (estado 3 nas figs. 46 b e 49), com isto, dilatando fortemente o bordo limiar de modo que, os fios do rabdório, agora isolados, tornam-se mais nítidos e visíveis. O protoplasma possui numerosos, mas sempre pequenos, vacúolos que agora se juntam acima dos núcleos para formar uma grande lacuna que enche todo o espaço da expansão hemisférica do bordo apical da célula. Neste reservatório de secreção se lançam apenas poucos filamentos protoplasmáticos. Abaixo do bordo limiar existe uma camada fina de protoplasma. A zona de ergastoplasma é nítida e dela nascem alguns fios protoplasmáticos curvos que penetram na célula. O núcleo aumenta agora no sentido horizontal e também nota-se um crescimento no sentido vertical. As suas partículas cromáticas afastam-se ainda mais. Nesta fase uma secreção apócrina só raras vezes é encontrada.

Com isto termina a elaboração de secreções e a célula entra na última fase (estado 4 nas figs. 46 b e 50). Nesta toda a secreção é esgotada sob a forma de explosão para tanto o bordo apical estoura, deixando entrar a secreção no lumem da glândula. Este método de secreção pode ser considerado como sendo do tipo apócrino pois nenhuma parte protoplasmática é expulsa, ou também poderá ser encarado como sendo uma forma intermediária entre apócrina e merócrina: para caracterizar bem este fato, este modo de secretar é chamado apomerócrino. Nesta fase o protoplasma já não tem mais vacúolos. O bordo basal da lacuna esgotada se regenera (fig. 50). O ergastoplasma está reduzido formando apenas uma zona basal estreita. Os últimos restos de presecções ainda saem do citoplasma antes que a parte destruída do rabdório se feche e a célula volte novamente à fase de repouso (estado 5 na fig. 56 b). No momento da abertura da lacuna uma grande quantidade de substâncias líquidas é expelida do núcleo. O contorno nuclear torna-se irregular e as partículas de cromatina aproximam-se mais e mais; provavelmente saem do núcleo nesta fase as substâncias nucleares líquidas que são necessárias para a regeneração do protoplasma a fim de preparar uma nova quantidade de secreção.

Aparentemente a secreção ainda permanece durante um certo tempo, no lumem da glândula sob a forma de presecção pois, no transcurso dos primeiros estados de regeneração protoplasmática, podem-se observar estas figuras típicas de expulsão (fig. 50) por sobre as células glandulares esgotadas. Estas figuras se enchem vagarosamente, de granulações e, finalmente, dão o mesmo aspecto que a massa de secreções. É interessante chamar a atenção para uma zona de secreção, fortemente condensada, encontrada tanto na D 1 como também aqui na D 2, situada sempre imediatamente por cima do bordo limiar das células, mais escassamente sobre as células em regeneração e, mais acentuadamente, sobre as células em crescimento das fases 2 e 3. Provavelmente, a presecção, saindo da célula, e a secreção definitiva, depositada na cavidade da glândula, representam a mesma substância química mas, a da cavidade glandular é fortemente concentrada enquanto que a que sai da célula está muito diluída. Durante a formação das secreções nos estados 2 e 3 a células necessita de uma grande quantidade de água para tornar possível a liquefação das presecções. Este líquido penetra, tanto na área basal, carregado de substâncias nutritivas provenientes da

cavidade geral do corpo, como também, na área apical da cavidade glandular. Com isto, a cavidade glandular não se enche evitando-se assim uma interrupção na secreção e, também a célula recebe água suficiente para a dissolução das presecções. Esta zona na qual se concentram as secreções pode ser demonstrada na D 2 por meio de corantes alcalinos, na D 1 por corantes ácidos.

Em nenhum estado das células da D 2 foram encontrados mitocôndrios ou outras diferenciações do protoplasma.

As células glandulares da D 3

Um aspecto fundamentalmente diferente é apresentado pela histologia das células da D 3. No estado de repouso (estado 1 nas figs. 46 e 51), um exemplar que passou 19 dias sem se alimentar, tem o corpo protoplasmático muito baixo não atingindo nem à metade da altura dos dois núcleos, de modo que, a célula aparece salientada nas regiões dos núcleos. O protoplasma é muito denso, sem vacúolos. Os limites celulares são bem nítidos. Os dois núcleos, com uma cromatina muito densa e numerosos nucléolos, de situação central, têm uma forma extremamente achatada, representando discos largos. Falta o rabadário, entretanto, o bordo apical não está nitidamente delimitado e dá então um aspecto difuso, o que leva à conclusão de que se deva tratar aqui de um bordo limiar muito fino.

Na segunda fase (figs. 46 e e 52) o corpo plasmático da célula aumenta rapidamente chegando à uma altura 2 ou 3 vezes maior que a do estado de repouso. O protoplasma não possui vacúolos perfeitos mas sim, apenas, fendas maiores e menores situadas entre os fios protoplasmáticos verticais. Os núcleos aumentam muito o seu diâmetro, tanto no sentido horizontal quanto no vertical. A cromatina é mais frouxa e os 5-8 nucléolos, escondidos na primeira fase pela cromatina densa, tornam-se visíveis. Também nos núcleos pode-se observar, nitidamente, que os nucléolos estão suspensos na estrutura cromática (fig. 53).

Concomitantemente à formação das secreções, a célula ainda cresce mais, em sentido vertical, atingindo até ao dôbro da sua altura mantendo, entretanto, a mesma largura (estado 3 nas figs. 46 c e 53). O protoplasma apresenta filamentos verticais nitidamente visíveis e, possui algumas granulações fortes aderidas aos fios. Estes incluem fendas grandes que, depois de fixação comum, aparecem vazias; somente depois de tratamento pelo OsO_4 e sublimado torna-se visível uma granulação fina na cavidade das fendas. Somente no fim desta fase é que se verifica a secreção (figs. 46 c e 53). Durante este processo a célula se contrai, diminui rapidamente de altura, voltando, assim, ao estado inicial. Quando da saída da secreção também os núcleos diminuem, de modo idêntico ao que foi descrito para os núcleos da D 2, no mesmo estado (fig. 54, KE).

A secreção do interior da cavidade glandular pode ser fixada por meio de OsO_4 sob a forma de uma trama frouxa de fios carregados de granulações menores e maiores. Tratando-se pelo álcool, em todos os casos, a secreção é dissolvida de maneira que a cavidade glandular apesar de dilatada se apresenta vazia.

OBSERVAÇÕES FISIOLÓGICAS

Foram feitas observações sobre a natureza das secreções, na medida do necessário, para permitir a explicação da função das glândulas salivares. O líquido salivar ao sair, no momento da picada, pelo canal de injeção das maxilas, representa uma mistura de pelo menos três componentes. Tanto as células das três glândulas, como as três secreções, diferem entre si. Durante a picada a saliva é aspirada das cavidades glandulares, por meio do movimento da bomba salivar e, expulsa por contrações dos músculos responsáveis. As secreções das D 1 e D 2 se misturam na primeira fenda do hilo (SP₁ nas figs. 4 e 9) e saem daí, através do canal de ligação, penetrando naquela cavidade (CA na fig. 9) na qual também desemboca o canal secundário da D 3. Dêsse modo as secreções são misturadas numa seqüência determinada, regulada pela construção do hilo, formando-se, assim, a saliva definitiva.

A fim de examinar as propriedades das secreções as glândulas foram separadas em soluto isotônico (0,7% KCl e 3% NaCl em água destilada). Logo de início se nota uma diferença entre as colorações naturais das três glândulas: D 1 é amarelada e fortemente opaca; a sua cor é produzida pela secreção que contém. Existe uma nítida diferença quanto à intensidade da cor: num animal que acaba de sugar, a secreção é amarelo-clara; num animal faminto, ao contrário, a cor é muito mais intensa. A D 2 sempre é incolor mas, um pouco opaca. A D 3 é transparente e também sem qualquer coloração. Enquanto que as D 2 e D 3 permanecem bem cheias em todos os estados, o volume da D 1 durante o período de fome diminui progressivamente de modo que ao fim de um certo tempo, não tem mais a sua parede esticada como depois da picada; ela dá a impressão de que a secreção está concentrada na cavidade glandular em consequência da desidratação. Perfurando-se a mesma, dentro de líquido isotônico, com um alfinete, quando ela provém de um animal que acabou de se alimentar, o seu conteúdo se escoia relativamente depressa, formando uma emissão que prontamente se dissolve no líquido. Ao contrário, depois de se perfurar a parede da D 1, obtida de um animal faminto, a secreção sai apenas se exercermos uma ligeira pressão sobre a parede glandular. Neste caso, o líquido emitido é mais viscoso e mais visível que no primeiro exemplo e, se dissolve devagar. Estes fatos não podem ser observados nos D 2 e D 3.

Depois do tratamento pelo Os O₄ (0,9% em ácido crômico) a D 1 se torna ligeiramente castanha, sendo esta coloração devida à fixação das células; a secreção não muda a sua coloração. A D 2, no início da fixação, torna-se cinzento-clara mas, durante a penetração vagarosa do ácido, a secreção escurece mais e mais até chegar a uma coloração negra (ao fim de 24 horas). Depois da fixação a secreção da D 3 tem uma coloração ligeiramente amarelo-clara, mas a glândula inteira mantém a sua transparência enquanto que as D 1 e D 2 se tornam completamente opacas. Ao abrir glândulas fixadas desta maneira nota-se que as secreções de D 1 e D 2 estão completamente coaguladas ao passo que a da D 3 permanece líquida ou pelo menos, não deixa observar, macroscopicamente qualquer coagulação.

Sendo sabido que a afinidade para certos corantes não tem grande significação relativamente às propriedades das secreções, empregaram-se con-

tudo, várias substâncias na realização de algumas provas, com o fim de se obterem esclarecimentos sobre a natureza dos líquidos emitidos e que deram os seguintes resultados : a secreção da D 1 se tingem por colorações supravitais com : vermelho neutro, sulfato de azul do Nilo, verde de Janus, azul de anilina e azul de metileno; a da D 2 com : purpurina, orange, fucsina e cromotrop. A secreção da D 3 muito fraca com azul de anilina. As colorações vitais realizadas por meio de injeção de vermelho neutro, sulfato de azul do Nilo e verde de Janus foram positivas exclusivamente para a secreção da D 1. Uma coloração supravital pelo Sudan III impregnou pouco a D 2 e D3.

Os cortes corados com «Azan» de HEIDENHAIN apresentam uma tonalidade azul intensa na D 1, vermelho forte na D 2, e incolor na D 3. O azul de metilo — orange cora a secreção da D 1 em azul, a da D 2 em orange, e a da D 3 não se cora. Se empregarmos o cromotrop 2R para contraste obteremos uma coloração vermelha em todas as três peças. A coloração contraste feita com purpurina apresenta a secreção da D 2 em cor vermelha; uma dita com verde de naftol, a da D 1 em cor verde.

É interessante observar os efeitos dos fixadores: pelo álcool absoluto as secreções das D 1 e D 2 são coaguladas; observa-se que a da D 1 com formação de granulações pequenas e a da D 2 com maiores; a da D 3 não é fixada. Esta glândula, bem como as numerosas fendas do interior do protoplasma das suas células ativas, aparecem completamente vazias. Ao contrário, o protoplasma das células das D 1 e D 2 se apresenta densamente granulado e possui os vacúolos cheios. Uma fixação por BOUIN II (modificação alcoólica) coagula as secreções da D 1 e D 2 muito densamente (na D 1 com granulações mais finas, na D 2 com elas mais grossas), enquanto que na D 3 não tem ação. Líquidos, contendo sublimado, fixam da mesma maneira, entretanto, a secreção da D 3 é coagulada por SUSA (segundo HEIDENHAIN) apresentando poucos fios finos e reticulados com uma granulação muito fina. A secreção da D 3 também é bem fixada por fixadores com OsO₄ (FLEMING, CHAMPY, CIACCIO) formando-se apenas fios delicados com granulações muito finas. Mas, por esta fixação, são conservados apenas poucos restos da secreção da D 3, sendo a maior parte dissolvida. Na D 1 encontram-se, após fixação com OsO₄, somente alguns vestígios da secreção em animais que acabaram de sugar recentemente, enquanto que em animais famintos ela aparece completamente vazia. Trata-se, provavelmente, de restos de protoplasma que entraram, pela secreção merócrina durante ou imediatamente depois da sucção, na cavidade glandular e que ainda não foram transformados em secreções. Na cavidade da D 2, depois da fixação por OsO₄, aparece uma massa densa de secreção com granulações espessas.

Das observações sobre as secreções fixadas e coradas conclui-se que os três componentes, D 1, D 2 e D 3, do complexo glandular, diferem tanto anatômica como histológica e fisiologicamente. Ficou demonstrado que as D 1 e D 2 produzem substâncias albuminoides das quais a da D 1 é caracterizada como sendo *ragiócrina-cianófila*, a da D 2 como *ragiócrina-eritrófila*. Conclui-se, comparando com as espécie por exemplo *Notonecta*, *Naucoris*, *Lethocercus*, *Aphis* e outras) descritas por vários autores (FAURÉ-FREMIET, ZWEIGELT, WEBER e outros), que as D 1 e D 2 correspondem às subdivisões

da «glândula principal» (como em *Notonecta glauca*). Em *Triatoma infestans* a D 3 produz uma secreção fortemente aquosa contendo poucas substâncias lipóides.

Para se examinar o modo de reação das secreções foi observado o efeito das diversas secreções isoladas sobre o sangue de cobaias. Por meio de micropipetas, empregando-se um micromanipulador, foram aspirados os líquidos das glândulas e imediatamente adicionado o dobro ou triplo do seu volume de sangue fresco de cobaia (dissolvido na proporção de 1:3 em soro fisiológico). Depois o efeito produzido sobre o sangue foi observado ao microscópio. Ao mesmo tempo se extirparam algumas glândulas e que foram esmagadas em sangue fresco de cobaia, na mesma diluição. Foi observado que a secreção da D 1, em cada caso, evita, totalmente, qualquer coagulação do sangue, enquanto que as das D 2 e D 3 não impedem e nem retardam a mesma. Empregando-se um sangue desfibrinado foi observado o efeito hemolítico: as secreções das D 1 e D 3 não apresentam este efeito, a da D 2 hemolisa rapidamente. Entretanto, a secreção da D 1 destrói, dentro de 24 horas, (com 25°-27°) a hemoglobina completamente que fôr posta em liberdade pela ação da D 2. Ficou demonstrado também que este efeito não é realizado pelas duas outras glândulas.

O fato da secreção da D 1 ser anticoagulante desempenha um papel importante nos hematófagos: este fator evita um entupimento do canal de sucção, mesmo sendo o seu diâmetro bastante grande. A secreção da D 2 é hemolítica, podendo a digestão do sangue se começar antes ou durante a entrada do sangue no canal de sucção. Aliás, esta propriedade hemolítica pode eliminar alguma obstrução que eventualmente possa ocorrer nos condutos de sucção. Entretanto, não foi confirmada uma destruição completa dos eritrócitos pela saliva, pois, muitos dias depois da sucção, a maior parte das hemátias ainda é encontrada em perfeito estado dentro do proventrículo. O efeito destruidor da secreção da D 1 sobre a hemoglobina é mais um exemplo de digestão extraintestinal, e que se pode comparar com a atividade da saliva dos mamíferos.

Estando ausentes um fator anticoagulante como também um hemolisante no líquido eliminado pela D 3, pode-se considerar o mesmo como sendo um veículo para as duas outras secreções, o que pode ser provado pelo seguinte: A secreção da D 3, compara com das D 1 e D 2, sempre existe em maior quantidade. As substâncias orgânicas dissolvidas na mesma são quantitativamente pequenas. Elas são de natureza oleosas e, assim têm a propriedade de emulsionar as duas outras substâncias eliminadas pelas D 1 e D 2. Além disso, não há qualquer concentração na secreção, como as descritas para D 1 e D 2, pois em todos os estados o teor das substâncias orgânicas permanece invariável. De acordo com estes fatos temos que concluir o seguinte: as secreções concentradas das D 1 e D 2 saem das cavidades glandulares; misturam-se na primeira fenda do hilo e entram naquela cavidade onde vem ter o canal secundário da D 3 (A na fig. 9). Neste ponto tem lugar a mistura com a secreção da D 3 que entra em maior quantidade na cavidade CA pois, o lumen do canal secundário, é muito maior que o do canal que liga a primeira fenda com CA. As secreções das D 1 e D 2, reunidas até ao presente bem concentradas, são diluídas numa proporção certa e constante e, talvez, haja

um emulsionamento das mesmas pelas substâncias oleosas originadas da D 3, podendo agora a saliva, já com a sua forma definitiva ser expirada pela bomba salivar. A composição da mistura está na dependência direta do grau de contração dos músculos das glândulas e da abertura das válvulas estelares como, também, do diâmetro da luz dos canais condutores.

Não foi possível verificar qual das três secreções provoca o efeito hiperêmico. Este efeito, observado em *Triatomíneos* é, entretanto, muito mais fraco, que em cimexídeos e nas formas predadoras.

RESUMO

Foram descritas anatômica e histologicamente as glândulas labiais modificadas que são um par de complexos glandulares, cada um composto de três glândulas. Cada glândula tem uma parede formada por uma camada unicelular limitando uma cavidade relativamente grande, o reservatório. As duas primeiras glândulas (D 1 e D 2) encontram-se justapostas uma à outra. Entre elas é formado um hilo que tem um canal auxiliar que o liga à terceira glândula (D 3), situada mais para trás. Pelo hilo as três secreções das glândulas são automaticamente misturadas, sempre na mesma proporção, de modo que a composição da saliva só varia dentro de pequenos limites.

Tôdas as glândulas são recobertas por uma musculatura e possuem válvulas que se abrem por meio dos músculos. O nervo (*nervus glandulae salivaris, alias labialis*) sai da parte posterior do *gânglio subesofágico* (*segmento labial do cérebro*) encosta-se no canal salivar principal (entre hilo e bomba salivar) e emite ramos para as três glândulas.

A parte ectodermal do aparelho salivar termina no centro das válvulas das três glândulas. Os canais do hilo são revestidos por uma cutícula.

As células de tôdas as três glândulas são binucleadas.

Cada glândula apresenta um tipo de secreção característico. Animais famintos possuem quase exclusivamente glândulas no estado de regeneração, ou melhor em repouso. A expulsão da secreção das células para o interior da cavidade glandular realiza-se durante ou imediatamente depois da picada. Com isto, a quantidade de saliva gasta pela picada, vai ser substituída. Ficou provada uma correlação entre núcleo e protoplasma durante e, depois da secreção. Foi confirmada a opinião de HEIDENHAIN de que a formação das secreções representa uma função autônoma do protoplasma enquanto que a regeneração do mesmo realiza-se por intermédio de substâncias líquidas expulsas do núcleo para dentro do protoplasma no momento da saída das secreções. Estas substâncias são formadas novamente dentro do núcleo na fase de formação das secreções.

A secreção principal da D 1 é merócrina, a da D 2 apomerócrina e a da D 3 apócrina. Nas D 1 e D 2 realiza-se, antes da secreção principal, ainda uma secreção apócrina quantitativamente pequena.

As secreções das D 1 e D 2 após a expulsão são condensadas na cavidade glandular por meio de um refluxo de água para o interior das células glandulares.

Durante a picada as duas secreções concentradas das D 1 e D 2 são misturadas com a secreção aquosa da D 3, dentro do hilo; talvez se forma uma emulsão de modo que a secreção da D 3, fracamente lipóide, represente um veículo.

A secreção da D 1 é *ragiócrina-cianófila*, a da D 2 *ragiócrina-eritrófila* e a da D 3 *lipócrina*.

A secreção da D 1 é anticoagulante e destroi a hemoglobina; a da D 2 é hemolítica. O fator hiperêmico fraco não foi localizado.

BIBLIOGRAFIA

Veja no fim do texto em alemão.

ÍNDICES NAS FIGURAS

I — III	1.º à 3.º segmento do tórax	MUV'	Músculo da segunda válvula estelar
AZ	Células glandulares com secreção tipo apócrina	MX	Maxila
BM	Membrana basal	NE	Nervo
CA	Cabeça	NGL	<i>Nervus glandulae labialis</i>
CH	Anel quitinoso	NK	Canal de sucção
CN	Côndilo	NL	<i>Nervus labialis</i>
CR	Vaso dorsal	OE	Esôfago
CV	Cavidade inicial do hilo	PE	Tecido peritoneal
CW	Parede de quitina	PL	Protoplasma
DK	Núcleo da célula glandular	PV	Proventrículo
DZ	Célula glandular	PZ	Células do tecido peritoneal
D 1 — D 3	1.º à 3.º corpo glandular	RE	Reentrância entre duas células em secreção
EP	Ergastoplasma	RH	Rabdório
FO	<i>Foramen occipitalis</i>	RZ	Células glandulares em repouso
GG	Canal salivar impar	SB	Gânglio subesofagial
GR	Grânulos	SB ₃	Terceiro segmento do gânglio subesofagial
GT	Gânglio torácico	SE	Secreção
GZ	Limite celular	Sê et SG'	Canal salivar
HI	Hilo	SH	Tendão
HP	Hipofaringe	SK	Canal de sucção
IN	Intestino	SP	Bomba salivar
LA	Lábio	SP ₁ et SP ₂	Primeira e segunda fenda do hilo
ME	Mesêntero	SV	Primeira válvula estelar
MI	Mitocôndrios	SZ	Células glandulares em plena secreção merócrina
MK	Núcleos dos músculos	TH	Traquéola
MP	Mioplasma	TK	Núcleo da célula de traquéolas
MS	Esfera de secreção merócrina	TO	Tonofibrilas
MU	Músculos	TR	Traquéia
MU ₁	<i>Musculus retractor maxillae</i>	TR'	Traquéia da cabeça (lado esquerda)
MU ₂	<i>Musculus retractor mandibulae</i>	VA	Vacúolo
MUR ₁	Músculo reticulado da primeira glândula salivar	VE	Válvula
MUR ₂	Músculo reticulado da segunda glândula salivar	VG	Canal secundário
MUR ₃	Músculo reticulado da terceira glândula salivar		
MUV	Músculo da primeira válvula estelar		

UEBERSETZUNG

**Anatomische und histologische Studien ueber die Unterfamilie
Triatominae (Heteroptera, Reduviidae)****IV. Teil: Der Speicheldruesenkomplex von *Triatoma infestans***

- I — Allgemeine Bemerkungen
- II — Anatomie des Druesenkomplexes
- III — Histologische Untersuchungen
 - a) Speichelgaenge und Hilus
 - b) Die Speicheldruesen
- IV — Physiologische Bemerkungen
- V — Zusammenfassung, Summary
- VI — Literatur
- VII — Abkuerzungen in den Abbildungen

ALLGEMEINE BEMERKUNGEN

Waehrend im ersten Teil der Studien ueber die *Triatominae* (BARTH 1952) vom Speichelapparat nur diejenigen Teile, die sich im Kopf befinden, beschrieben wurden, bleiben von diesem System nur noch der dreusige Teil und die Haupt- und Nebengaenge, die im Thorax gelegen sind, zu bearbeiten. Der schmale, relativ kleine Kopf mit seinem grossen Saugapparat bietet fuer groessere Organe keinen Raum mehr. Insbesondere waere das Kopflumen aeusserst unguenstig fuer die Unterbringung der Speicheldruesen, da einerseits in den verschiedenen Funktionsstadien die Druesen groesser oder kleiner sind und andererseits die Kopfkapsel nicht gedehnt werden kann. Erst im Thorax findet sich an einer engumgrenzten Stelle genuegend Raum, um ein Organ zu beherbergen, dessen Umfang dauerndem Wechsel unterliegt. Diese Ver-aenderungen stellen eine physiologische Notwendigkeit dar, die fuer die Ernaehrung des Tiers lebenswichtig ist und fuer deren ungehinderten Ablauf gesorgt sein muss. Dieser den genannten Anspruechen genuegende Raum liegt in Meso- und Metathorax (Fig. 1) seitlich begrenzt von den Flugmuskeln, nach vorne von dem engeren Teil des Prothoraxraumes und der thorakalen Ganglienmasse, nach hinten vom Kropf. Der Oesophagus bleibt

bis zum Uebertritt in den Kropf, sehr duenn; letzterer ist dagegen sehr dehnungsfähig und füllt im Falle der Sättigung des Tieres den gesamten Durchmesser der hinteren Thoraxhöhle aus. In diesem beschriebenen Raum liegen seitlich vom Oesophagus drei Drüsenpaare. Nicht selten, vielleicht in Abhängigkeit von Bewegungen des Verdauungstraktes, sind sie aus ihrer normalen Anordnung verlagert, so dass man sie teils ueber, teils unter dem Oesophagus finden kann. Jeder Komplex mit drei Einzeldrüsen steht durch einen Hauptkanal (SG) mit der Speichelpumpe im Kopf in Verbindung. Zwischen den beiden ersten Drüsen jeder Seite (D 1 und D 2) findet sich ein komplizierter Hilus, aus dem ein duennerer Verbindungsgang (VG) austritt, der nach einem Umweg durch den hinteren Teil des Kopfes von der Aussenseite in die hintere Drüse (D 3) mündet.

Ueber die Anatomie des Speicheldrüsenystems der Heteropteren bestehen zahlreiche Arbeiten. Aus ihnen geht eine sehr grosse Variabilität des Baues der Drüsen bei den verschiedenen Familien hervor; eine Erscheinung, die zweifellos mit der unterschiedlichen Ernährungsweise der Heteropteren in Zusammenhang steht (Pflanzen-, Algen- und Pilzsauger, Räuber und Blutsauger). Die Drüsen der phytophagen Formen sind sehr gross und koennen im gefüllten Zustand weit in das Abdomen hineinreichen. Bei den Blutsaugern sind die Drüsen weniger umfangreich, auch nicht im gefüllten Zustand. Damit ist die Speichelmenge, die beim Stich der ersteren in das Pflanzengewebe eindringt, wesentlich grösser als die der haematophagen Arten. Anatomisch kommt dieser Unterschied im Durchmesser des Speichelgangs der Maxillen zum Ausdruck, der bei den phytophagen Arten immer um das Mehrfache grösser ist als bei den haematophagen Formen. Bei den Räubern, die eine relativ grosse Menge von Speichel mit toxischer Wirkung in moeglichst kurzer Zeit in das Beutetier spritzen, finden wir eine Mittelstellung. Ueber die Wirkung des Speichels der Pflanzensauger macht ZWEIFELT (1914) grundlegende und teilweise sehr ueberzeugende Ausfuehrungen. Eine Parallele zu dieser Arbeit stellt in einigen Teilen fuer die Räuber die Arbeit von FAURÉ-FREMIET (1910) dar.

In den anatomischen Beschreibungen wird im allgemeinen sowohl bei Pflanzensaugern wie bei Räubern nur von zwei Drüsenpaaren gesprochen, wovon die hintere Drüse in allen Darstellungen einen einheitlichen Bau zeigt, waehrend in der Beschreibungen der vorderen Drüse zwei oder drei Teile mit verschiedenen Zellformen unterschieden werden. Einerseits koennen diese Zellformen untereinander vermischt zusammen eine einheitlich Drüsenblase bilden oder sie sind von einander getrennt und formen wohl abgesetzte Teile, die oft nur durch duenne, aber kurze Gaenge zusammenhaengen. Als Beispiel seien die «Haupt- und Huellzellen» von *Aphis fabae* (WEBER 1928) und die dreiteilige Drüse von *Naucoris cimicoides* (FAURÉ-FREMIET 1910) genannt.

Bei den Blutsaugern sind zwei Drüsentypen beschrieben worden: Der Typ von *Cimex* und der von *Triatoma*. Der erstere (siehe die Arbeiten von

PURI, CORNWALL und aelteren Autoren wie BORDAS und LANDOIS) setzt sich aus zwei Druesenpaaren zusammen. Waehrend MURRAY u. a. die hintere Druese als Reservoir fuer die vordere ansehen, beschreiben CORNWALL und PURI sie als echtes Druesenorgan. Die vordere Druese dieses Typs ist nach der vorliegenden Literatur einfach und ohne Unterteilung. Der zweite Typ, der sich bei den Triatominen findet, wurde bisher nur in einer kurzen Beschreibung von BARRETO (1922) dargestellt. Der Autor unterscheidet drei Druesenpaare, von denen er aber die beiden hinteren als «reservatórios» fuer das Sekret der vorderen haelt. Aus den folgenden Untersuchungen geht hervor, dass histologisch und physiologisch der Speicheldruesenkomplex der Triatominen aus drei wohl unterscheidbaren Druesen besteht.

Eine homologisierende Uebersicht ueber die verschiedenen beschriebenen Druesentypen ist in der folgenden Zusammenstellung wiedergegeben :

ART/AUTOR	LABIALDRUESENTEILE		
	1.	2.	3.
<i>Aphis fabae</i> (Homoptera) WEBER	Hauptdruese Deckzellen Hauptzellen		Nebendruese
<i>Plesiocoris rugicollis</i> SMITH	Hauptdruese Vorderlappen Hinterlappen		Nebendruese
<i>Notonecta maculata</i> et <i>Ranatra linearis</i> BUGNION	Hauptdruese Vorderlappen Hinterlappen		Nebendruese (Reservoir)
<i>Cimex lectularius</i> PURI	Birnenfoermige Speicheldruese		Herzfoermige Speicheldruese
<i>Triatoma megista</i> BARRETO	Hauptdruese	Suplementardruese (Reservoir)	Nebendruese (Reservoir)
<i>Triatoma megista</i> et <i>Triatoma infestans</i> et <i>Triatoma sordida</i> BARTH	D 1	D 2	D 3

Am Schluss der Tabelle findet man die in dieser Arbeit verwendeten Bezeichnungen. Diese Umaenderung war notwendig, um ein richtiges Bild des Druesenkomplexes zu entwerfen. Alle drei Druesenteile sind gleichwertig, so dass hier von Haupt- und Nebendruesen nicht gesprochen werden kann. Das in die Wunde injizierte Sekret besteht aus den Komponenten der drei Druesen, die sich im Hilus zwischen D 1 und D 2 mischen. Da die Aufgabe des Sekrets im Wirtsgewebe eine vielfache und dazu seine Zusammensetzung eine komplexe ist (siehe FAURÉ-FREMIET 1910) ergibt sich, dass das Sekret nicht von einer Art Druesenzelle allein produziert werden kann, sondern von einer gewissen Anzahl unterschiedlicher Zellen, die bei Triatominen in drei getrennten Komplexen (D 1 bis 3) untergebracht sind, ueber deren Praeferenz nur nach Pruefung der physiologischen Wirkung geurteilt werden kann.

ANATOMIE DES DRUESENKOMPLEXES

Aus dem Querschnitt (Fig. 2), der Situszeichnung (Fig. 3) und dem Schema (Fig. 4) laesst sich die anatomische Lage der Speicheldruesen von *Triatoma infestans* ersehen. Der von der Speichelpumpe (SP) ausgehende Kanal (GG in Fig. 4) teilt sich noch nahe der Pumpe in zwei gleichwertige Gaenge (SG und SG' in Fig. 3 und 4). Diese als Hauptspeichelgaenge zu bezeichnenden Kanale durchlaufen geradlinig den Kopf (naeheres siehe BARTH 1952) und treten durch das Hinterhauptsloch in den Thorax ein. Hier folgen sie durch den ganzen Prothorax hindurch dem Oesophagus, seitlich an diesen sich oft anlegend, ohne aber an ihm irgendwie befestigt zu sein, oder aber sie werden von diesem durch einen Lappen des visceralen Blattes des Fettkoerpers getrennt. Im Mesothorax, normalerweise in dessen vorderstem Teil, oft auch schon am Ende des Prothorax, seltener im Metathorax, treten die Gaenge zwischen die beiden Druesenpaare. Die vordere Druese (D 1) liegt zumeist seitlich vom Oesophagus, bezw. vom Proventrikel (PV); die mittlere Druese (D 2) liegt von D 1 aus gesehen nach innen, immer naeher zum Proventrikel hin, entweder oberhalb oder unterhalb desselben (Fig. 3). Ueberhaupt ist die Lage der Gaenge und der Druesen nicht fest. Je nach Ernaehrungszustand, Fuellung der Druesen und des Darmes und nach Entwicklungszustand sind die Teile oft beträchtlich verlagert. Besonders tritt eine Verlagerung unmittelbar vor der Haeutung deutlich in Erscheinung, wenn die neugebildeten Maxillen und Mandibeln weit in den Thorax hineinreichen und mit ihren stark erweiterten, spiralg aufgerollten Enden einen grossen Teil der vorderen Thoraxhoehle ausfuellen.

Zwischen den beiden Druesen D 1 und D 2 tritt der Hauptspeichelgang in den Hilus (Fig. 4, HI) ein. An dieser Stelle zweigt von ihm, d. h. aus dem Anfangsteil des Hilus ein etwas duennerer Kanal ab, der den Verbindungsgang (Fig. 3 und 4, VG) zwischen dem Hilus und der hinteren Druese D 3 darstellt. Er laeuft mit dem Hauptspeichelgang parallel (oft an diesen fest angelegt) zum Kopf, tritt ebenfalls in diesen ein und biegt in dessen halsartig verschmaelertem Teil ploetzlich um 180° um. Von hier aus laeuft er rueckwaerts, immer von SG und seinem ersten, nach vorne gerichteten

Teil deutlich getrennt. Er tritt, nahe der Kopfwand liegend, wieder in den Thorax ein und geht staerker divergierend nach hinten in den Metathorax, Hier tritt er von den Seiten etwa in der Mitte an die dritte hintere Druese (D 3) heran und muendet in diese. Die Lage der Gaenge geht aus den Fig. 5 bis 7 hervor.

Die Druesen sind in ihrer aeusseren Form stark unterschiedlich gebaut. Absolute Masse koennen fuer sie nicht angegeben werden, da Laenge wie Durchmesser entsprechend dem Arbeitsrhythmus betraechtlichen periodischen Schwankungen unterworfen sind. Alle drei Druesen stellen Blasen dar, die von einer einzelligen Schicht von Druesenzellen gebildet werden und nach aussen von einer peritonealen Membran mit Muskulatur eingeschlossen werden.

Die Gestalt der D 1 ist immer nierenfoermig, die konkave Seite liegt dem Proventrikel zugewandt (Fig. 3 und 8). In dieser mehr oder weniger schwachen Woelbung findet sich der Hilus, aus dessen vorderem Teil der VG zu D 3 austritt und in dessen parietale Seite D 1, in dessen viscerele Seite D 2 einmuendet (Fig. 4 und 9). Da die Muendung von D 2 in deren vorderen Teil, die von D 1 in deren mittleren Teil liegt (Fig. 93) sind beide Druesen derart gegeneinander verschoben, dass D 2 immer spaeter in der Querschnittsserie erscheint und so (obwohl sie kuerzer als D 1 ist) weiter nach hinten ragt. Auf diese Weise ist fuer beide Druesenpaare genuegend Raum zur Ausdehnung bei starker Fuellung gegeben.

D 2 ist in jedem Funktionsstadium wesentlich kleiner als D 1 (Fig. 3). Ihre Gestalt ist unregelmassig lang oval, im vorderen Teil zumeist schmaeler als hinten. Der Ausfuehrgang aus ihrem Innenraum liegt auf der Aussenseite ihres apikalen Teils und muendet in den Hilus.

Die Form von D 3 ist je nach Funktionsstadium lang oder kuerzer oval, immer aber regelmassig. Sie liegt im Anschluss an die beiden vorderen Druesen weiter abdominalwaerts an den Seiten des Proventrikulus, der in der Hoehe ihres Endes in das eigentliche Mesenteron uebergeht und wenn auch dicker als der schmale Oesophagus, wenig dehnbar ist, so dass genuegend Raum fuer D 3 zur Ausdehnung uebrig bleibt. Im gefuellten Zustand reicht D 3 tief in den Metathorax hinein.

Alle drei Druesen werden von einem reich verzweigten Netz von Tracheen und Tracheolen uebersponnen. Diese Teile sind Verzweigungen eines Tracheenastes, der vom Stigma des Mesothorax kommend von hinten an die D 3 herantritt und ausser den drei Druesen auch den benachbarten Teil des Darmes und die zwischen oder um die Druesen gelegenen Fettkoerperteile versorgt. Der letztere Ast ist in Fig. 8 mit FK bezeichnet. Schon FAURÉ-FREMIET deutet fuer Hydrocoriden an, dass die starke Versorgung mit Tracheen daraufhin weist, dass auch D 3 entgegen den Ansichten anderer Autoren eine aktive Druese ist und kein Reservatorium darstellt.

Obwohl in der Literatur verschiedentlich bei Heteropteren von einem Hilus gesprochen wird, fehlt bisher eine naehere Beschreibung eines solchen. Lediglich BUGNION (1909) gibt von *Graphosoma lineata* ein Bild vom «Isthme» zwischen Vorder- und Hinterlappen der vorderen Druese mit spezialisierten Zellen, die ringfoermig den Isthmus umgeben, und mit Muskeln,

die an die Eingaenge zum Isthmus herantreten und die daraufhin deuten, dass hier in irgendeiner Form Ventile ausgebildet sind, auf die er aber nicht naeher eingeht.

Bei *Triatoma infestans* treffen die Ausfuehrgaenge der drei Druesen in einem kompliziert gebauten Hilus zusammen, dessen Lage aus den Fig. 4 und 9 zu ersehen ist. Die Mikroanatomie ist in den Figuren 10-21 wiedergegeben. Die Serie beginnt in Fig. 10 mit dem Punkt, wo der VG zu D 3 sich an den SG anlegt und die Basalmembranen der beiden Gaenge sich vereinigen, d. h. kurz vor der Mitte von D 1. Im weiteren Verlauf der Serie legen sich die beiden Gaenge eng aneinander (Fig. 11) und nehmen mit Zellen der peritonealen Huelle der D 1 Verbindung zu letzterer auf (Fig. 11 und 12). Waehrend dessen erfolgt an dieser Verbindungstelle eine Konzentration der Muskelfasern, von denen D 1 netzartig uebersponnen wird (MUV in Fig. 12). Die beiden Gaenge kommunizieren (Fig. 13), einen Hohlraum (CV) bildend. In dieser Hoehe wird vom Peritoneum (synzittiale, kleinkernige Masse) und der Ganghypodermis ein Spaltraum (SP₁) eingeschlossen mit kraeftiger chitiniger Wandung. Dieser Raum oeffnet sich (Fig. 14) in das Lumen von D 1. Der Rand dieser Oeffnung steht durch Tonofibrillen mit den Muskeln der Druesenoberflaeche in Verbindung (TO in Fig. 15). In den Spaltraum muendet, von den verschmolzenen Gaengen kommend, ein duenner, kurzer Kanal mit chitiniger Wandung, die deutliche Ringverstaerkungen zeigt. Unmittelbar unter dieser Muendung oeffnet sich ein zweiter ebensolcher Kanal mit etwas groesserem Durchmesser, der, von der D 1 abgewendet und schraeg nach hinten geneigt, in einen zweiten Spaltraum SP₂ in der Peritonealhuelle laeuft (Fig. 18 und 19). Nach aussen legen sich an die Wandung dieses Raumes die ersten Zellen der D 2 an; letztere ist ebenfalls gaenzlich von Muskelfasern uebersponnen. Die Muskelfasern konzentrieren sich an dieser Stelle und treten mit kurzen Tonofibrillen mit dem Rand eines weiteren Kanals in Verbindung, durch den das Lumen von D 2 Anschluss an den Hilus gewinnt (Fig. 20), so dass hier ebenfalls (entsprechend der Stelle zwischen D 1 und dem ersten Spaltraum) ein Ventil gebildet wird. Alle Kanale und Raeume des Hilus sind von einer mehr oder weniger dicken Schicht von Chitin ausgelegt, die dieselben typischen Ringversteifungen zeigt wie die Cuticula aller Speichelgaenge. Das Chitin endet an den beiden Ausgaengen aus dem Hilus in die Druesenhohlraeume an der Stelle, wo die Tonofibrillen der Muskeln den Rand der Oeffnungen beruehren, also jeweils im Mittelpunkt der Ventile. Es ist zu vermuten, dass der Hilus insgesamt aus den Speichelgaengen hervorgangen ist und von Zellen der Peritonealhuelen der Druesen umgeben wurde, auf diese Weise einen geschlossenen Koerper zwischen beiden Druesen bildend.

Die Raender der beiden Oeffnungen der Druesenlumen stellen Ventile dar, die offensichtlich durch Muskelzug betaetigt werden. Die Mikroanatomie der Ventile ist aus der beschriebenen Querschnittsserie zu ersehen und zeigt im Aufblick auf einen Tangentialschnitt das Bild der Figur 22. Auf den grosskernigen Druesenzellen liegen zahlreiche Muskelbuendel, die sternfoermig auf die Oeffnung zum Hilus zulaufen und mit dem Rand durch kurze Tonofibrillen in Verbindung stehen. Die Funktion ist offensichtlich: Bei Kontraktion der Muskeln wird das Ventil geoeffnet, bei Erschlaffen der

Muskeln aber durch die Elastizität der Chitinwandung der Spalträume des Hilus und durch den allgemeinen Gewebsdruck wieder geschlossen. Das heisst, dass die Ventile in der Ruhe das Lumen der Drüsen abschliessen und einen Abfluss des Sekrets verhindern. Nach der Form der Muskeln werden die Ventile als Sternventile (SV) bezeichnet, das zwischen dem Hilus und D 1 gelegene als SV₁, das zwischen Hilus und D 2 als SV₂.

Die Muskeln, die an den SV ansetzen, stellen relativ dicke Bündel dar. Auf der Wand der Drüsen sind sie aufgespalten und überziehen diese als sehr feine Fasern, die zum Teil nur von einzelnen Myofibrillen dargestellt werden, die mit den benachbarten nur geringen Kontakt haben (Fig. 23). Die Querstreifung ist deutlich und zeigt immer das Diaphragma Z. Histologisch bieten sie in Bezug auf Struktur, Lage und Form dasselbe Bild wie die Muskulatur des Darmes. Funktionsanatomisch bedeutet das Auftreten von Muskeln in der geschilderten Anordnung, dass bei einem Reiz zur Kontraktion der Fasern des Muskelnetzes gleichzeitig die Muskeln der SV sich verkürzen. Werden also die beiden Drüsen veranlasst, Sekret auszustossen, so findet letzteres immer offene Ventile, die sich automatisch wieder schliessen, wenn der Sekretstoss beendet ist. Im Anschluss hieran ergab sich die Notwendigkeit, die Innervierung der Drüsenmuskeln zu klären.

Eine nervöse Verbindung zum Thoraxganglion besteht nicht. Aus der Erwägung heraus, dass die Speicheldrüsen der *Rhynchota* vergleichend anatomisch abgewandelte Labialdrüsen und damit homolog den Seidendrüsen der Lepidopteren u. a. sind, wurde eine Verbindung zum hinteren Abschnitt des Suboesophagialganglions gesucht. Von diesem Ganglion zweigt in der Höhe der 3. Kommissur (= Labialkommissur) ein starkes Nervenpaar ab (*nervus labialis*), das sich sofort nach vorne wendet und zuerst seitlich, dann unterhalb der Haupttracheen des Kopfes parallel zur Längsachse zur Kopfspitze läuft. Hierbei wird es bald schon vom Pharynx in dem Raum eingeschlossen, der nach oben vom Pharynxboden, nach unten von der Kopfwand und nach den Seiten von den Tentorien und deren Tonofibrillen gebildet wird und in dem sich ausser den Längstracheen auch die beiden GG zur Speichelpumpe befinden. An der Kopfspitze treten die beiden Nervenstränge in das Labium ein, das sie bis zur Spitze unter Abgabe zahlreicher Seitenaeste durchlaufen. An der Austrittsstelle aus dem Suboesophagialganglion gibt der Labialnerv einen dünnen Ast ab, der sich sofort fest an den Hauptspeichelkanal (SG) anlegt und mit ihm durch eine peritoneale Membran verbunden wird (Fig. 24). Dieser Nerv ist vermutlich die von CORNWALL (1922) für *Cimex rotundatus* angegebene Trachee. (Zu den Hauptgängen sagt dieser Autor: «External to each duct lies a trachea.») Von hier ab bis zum Hilus der Speicheldrüsen läuft der *Nervus glandulae labialis* (*alias salivaris*) eng dem Kanal anliegend (Fig. 24). Eine Verbindung vom Visceralnervensystem zum Speichelsystem konnte nicht nachgewiesen werden. Ebenfalls war eine solche vom unpaaren Nerv zu den Drüsen nicht zu finden. Entsprechend der Zugehörigkeit der Drüsen zum Labialsegment (zweites Maxillarsegment der Crustaceen) ist dieser Modus der Innervation verständlich. Auf der anderen Seite ist funktionsanatomisch eine Innervierung mit motorisch-sensiblen Bahnen notwendig, um die Tätigkeit der Muskelnetze auf den Drüsen und den

beiden Sternventilen im Hilus zu steuern und mit den Bewegungen der Speichelpumpe zu koordinieren.

Unmittelbar vor dem Hilus, an der Stelle, wo der VG zu D 3 entspringt, gibt der *nervus glandulae labialis* einen kraeftigen Zweig ab, dessen Durchmesser bei einem Weibchen mit 7 μ gemessen wurde (fixiertes Material mit etwa 27% Schrumpfung). Diese Abzweigung legt sich an den aufsteigenden Ast des VG, laeuft mit diesem zurueck zum Kopf und von dort mit dem absteigenden Ast des VG wieder abwaerts bis zu D 3, wo er sich am Druesenausgang in zahlreiche sehr duenne Aeste aufteilt, die sich auf der Druesenoberflaeche ausbreiten. Wenige μ unterhalb der Abweigung des Nervenastes fuer D 3 verzweigt sich der Labialdruesennerv in zahlreiche duennere Aeste, die zum Teil die Oberflaeche von D 1, zum Teil die von D 2 ueberziehen.

Die Bildung des Ventils am Ausfuehrgang von D 3 ist wesentlich anders als bei D 1 und D 2. Fig. 25 zeigt einen Laengsschnitt durch die Muendung des VG in D 3, Fig. 26-30 eine Serie von Querschnitten derselben Stelle. Der Gang legt sich eng an die Wand der Druese an (Fig. 26-28). In seinem Plasma finden sich zahlreiche ringfoermige Tonofibrillen, die in anderen Teilen des Ganges nicht gefunden werden. Der Gang besitzt bis zum Eingang in den Druesenhohlraum deutlich erkennbare, regelmassige Ringversteifungen aus Cuticularsubstanz. An der Eingangsstelle vergroessern sich seine Plasmateile (Fig. 29 und 30) und bilden zottenfoermige Falten und Vorspruenge mit zahlreichen Kernen und deutlichen Zellgrenzen. In diese Bildungen reichen Auslaeufer der ringfoermigen Tonofibrillen hinein, den Falten eine relativ feste Form gebend. In der Ruhelage sind durch die Tonofibrillen und den Gewebstonus die Falten eng aneinander gedruickt, so dass der Ausgang aus dem Druesenhohlraum in den Gang geschlossen ist. Der Verschluss wird vervollstaendigt durch den Druck der Sekretmenge im Hohlraum, der die klappenartig in den Hohlraum hineinragenden Enden des Ganges zusammendruickt. Die Oeffnung dieses Ventiles, das eine extreme Form des Sternventils der beiden anderen Druesen darstellt, erfolgt durch Muskelzug: Die gesamte Druese ist von einem System von feinen Muskelfasern ueberzogen, das strahlenfoermig, entsprechend der Figur 31 von der Gangmuendung allseitig ausgeht. Die Fasern sind auf der der Muendung abgewandten Seite sehr duenn, schliessen sich aber auf der ihr zugewandten Seite zu dickeren Fasern zusammen. Anastomosen wie auf den beiden anderen Druesen konnten nicht festgestellt werden. In Fig. 32 ist im Aufblick eine Faser mit einer Abzweigung dargestellt. Das Sarkoplasma des quergestreiften Muskels, dessen Diaphragma Z sehr deutlich ist, hebt sich durch seine groessere Dicht vom Protoplasma der darunter liegenden Druesenzellen scharf ab, sein Sarkolemm ist deutlich erkennbar. In der Figur sind im unteren Teil 4 Muskelkerne angeschnitten, links ein Druesenkern. Eine Kontraktion des Muskelsystems der Druese erhoehrt nicht nur den Druck der Sekretfluessigkeit zum Austritt aus dem Hohlraum, sondern oeffnet gleichzeitig auch das Ausgangsventil in den Gang. Die Innervierung erfolgt durch den oben beschriebenen Nervenast des *nervus glandulae labialis*.

Damit ist fuer alle drei Druesen der Nachweis von Ventilen, Muskeln und Innervation durch das Labialganglion erbracht.

FUNKTION

Durch Besitz von Muskeln, Ventilen und gemeinsamer Innervation ist eine Darstellung der Funktion des Druesenkomplexes moeglich. Beim Einsetzen des Saugreflexes beginnt ausser der Pharynxpumpe auch die Speichelpumpe mit ihrer rhythmischen Arbeit. Sie saugt aus den an ihrem Grund vereinigten Speichelgaengen (SG) Sekret an, um es beim Erschlaffen der Muskulatur des Pistills durch die Elastizitaet der Wandung der Speichelpumpe in den Hypopharynx und von dort in den maxillaren Speichelkanal zu pressen. Bei groesserem Speichelbedarf der Pumpe wuerden ein Ansaugen des Sekrets durch die SG mit ihrem relativ geringen Durchmesser einen bedeutenden Zeitverlust bedingen, d. h. die Fuellung des Speichelraums wuerde zu langsam vor sich gehen, wenn dieser Vorgang nur auf Saugwirkung beruhen wuerde. Die Frequenz der Pumpenschlaege waehrend des Stiches, die bei *Bactrodes*-Arten beobachtet werden konnte, entspricht etwa 1 bis 1,5 Schlaege pro Sekunde. Es ist zu vermuten, dass die Bewegungen der Speichelpumpe der Triatominen auch demselben Rhythmus gehorchen. Indirekt kann die Bewegung der Speichelpumpe bei *Triatoma* beobachtet werden, wenn man ein Exemplar mit Chloroform betaeubt und es mit nach vorne ausgestrecktem Ruessel unter geringer binokularer Vergruesserung beobachtet. In dieser Stellung treten die Enden der Stechborsten aus dem Labium hervor, dabei laesst sich feststellen, dass an der Spitze der Maxillen eine geringe Fluessigkeitsmenge (Speichel) rhythmisch austritt. Die Frequenz wurde gemessen, aber die erhaltenen Werte schwanken in starkem Masse, wahrscheinlich wegen der fuer die Anaesthetie benutzten Droge. In der Mehrzahl der Faelle benoetigt eine Pulsation eine Sekunde oder wenig mehr. Die Fuellung des Speichelraumes wird durch die Muskulatur der Speicheldruesen erleichtert, bzw. mit der notwendigen Schnelligkeit durchgefuehrt, das bedeutet, dass mit Beginn des Saugreflexes auch eine Kontraktion der Muskulatur der drei Druesen erfolgen muss, aus der eine Oeffnungsbewegung der Ventile und eine in Richtung zur Speichelpumpe sich auswirkende Druckerhoehung in der Speichelfluessigkeit resultiert. Weiterhin bewirkt der erhoehrte Druck eine Vermischung der drei Komponenten des Speichels in den Spaltraeumen des Hilus. Ohne diesen Druck wuerde die Zusammensetzung des Speichels variieren, da die Wege von den drei Druesen zum Hilus unterschiedlich lang sind. Da es sich beim Saugreflex um die Zusammenwirkung der Labiumspitze, der Speichelpumpe und der Speicheldruesen handelt, also um Teile des Labialsegments, ist das Zustandekommen eines relativ einfachen Reflexbogens erleichtert.

HISTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN

a) SPEICHELGAENGE UND HILUS.

Der histologische Aufbau ist in den beiden Speichelgaengen und im Hilus prinzipiell der gleiche. Der Hauptspeichelgang (Fig. 33), der von der Speichelpumpe zum Hilus laeuft und einen kreisrunden Querschnitt besitzt, besteht aus einem cuticularen Kanal (Chitinrohr), der von einem

relativ dicken Plasmamantel eingehüllt wird. Das Chitinrohr besitzt eine sehr dünne Wandung, deren Innenseite mit parallelen, transversal verlaufenden Ringen in mehr oder weniger gleichbleibendem Abstand besetzt ist. Auf den ersten Blick täuschen diese Ringversteifungen eine Trachee vor, doch besteht zwischen beiden ein grundsätzlicher Unterschied: Die Trachee besitzt einen Spiralfaden, der über ein langes Stück der Röhre kontinuierlich verläuft und als Ganzes daraus hervorgezogen werden kann, dagegen finden sich im Speichelgang nur kurze zusammenhängende Fäden, die einen oder nur wenige Umgänge ausführen. Auf diese Weise findet man im Aufblick (Fig. 36) häufig endende Fäden zwischen kompletten Ringen. Das cutilare Material der Kanalwandung zeigt ein nur wenig stark sklerotisiertes Chitin mit starker Affinität zu Kongorot, während die Ringe wesentlich stärker sklerotisiert sind, sie nehmen kein Kongorot an, sind sehr sproede und lassen sich leicht durch Druck zerstören. Der physiologische Effekt der Ringversteifungen ist derselbe wie bei den Tracheen: der Kanal ist stark genug, um nicht zu kollabieren, hat jedoch nicht seine Biegsamkeit verloren. Dieser Aufbau stellt ein Analogon zur Trachea der Säugetiere dar, in der die Versteifungen ebenfalls keinen Spiralfaden, sondern nur Ringe bilden.

Das Protoplasma des Hauptganges erreicht eine relativ grosse Höhe, die bei einem normal ernährten Tier etwa 2-3 Kerndurchmessern entspricht. Die Kerne sind zumeist kugelig mit 4-6 micra Durchmesser. Sie zeigen den normalen Anblick eines ruhenden Kerns mit dicht gelagertem, zumeist wandständigem Chromatin. Während der Häutungsphase jedoch quellen sie stark auf unter Vermehrung des Kernwassers und sichtbarer Vergrößerung der Chromatinteilchen. In diesem Stadium ist das Protoplasma sehr fein granuliert und zeigt nach alkoholischer Fixierung eine vakuolige Struktur. Nach der Häutung geht diese Anordnung verloren und es bilden sich Fäden, die unter einander anastomosieren und radial gestellt sind. Zellgrenzen lassen sich auch im Häutungsstadium nicht erkennen. Die Basalmembran ist relativ kräftig. Seitlich angeheftet findet sich immer der sehr neuroplasmareiche *nervus glandulae salivaris* (nGL).

Der Verbindungsgang (VG) zwischen Hilus und D 3 unterscheidet sich vom SG nur durch seinen etwas geringeren Durchmesser und seinen dünneren synzytialen Plasmamantel von 2-4 micra Dicke. Seine Kerne sind stark abgeflacht (Fig. 34-36). Die Mündung des VG in die D 3 zeigt die Schnittserie in den Fig. 26-30. Das Protoplasma des VG hebt sich durch seine dichte Konsistenz vom vakuoligen Protoplasma der Drüsenzellen deutlich ab. Es ist von ringförmigen Tonofibrillen durchzogen und besitzt im Vergleich zu den Drüsenzellen kleine Kerne. Der Innenrand der Mündung ist in Falten und Zotten vergrößert, auf diese Weise ein Ventil bildend (s. oben).

Der Hilus zeigt das gleiche histologische Bild wie die Speichelgänge. Auch die Wandung seiner Gänge und Spalträume ist von Ringversteifungen besetzt, so dass ein Kollabieren verhindert wird. Die radialen Plasmamantelordnungen sind häufig so scharf fixiert, dass sie Zellgrenzen vortäuschen können (Fig. 15). Die Hypodermis des Hilus beherbergt auffallend

zahlreiche kleine Kerne. Er scheint von einem duennen Ausläufer der peritonealen Membran der Druesen ueberzogen zu sein. An den Stellen, wo sich die vereinigten Speichelgaenge der D 1 naehern (Fig. 12 und 13), werden diese von einem Zellstrang der die Druese einhuellenden *Muscularis* erreicht. Dieser kleine Gewebekomplex besitzt Zellgrenzen und Kerne, die noch wesentlich kleiner als die der Hypodermis der Gaenge sind. In diesen Gewebsteil reichen die Muskeln des Sternventils (Fig. 13 und 14 MU), die zum Teil sich auch auf der Oberflaeche des Hilus verteilen. Im weiteren Verlauf durchbrechen die peritonealen Zellen die Schicht der Druesenzellen und bilden so den Oeffnungsrand des Sternventils. Die Muskelfasern enden schon frueher, setzen sich jedoch als Tonofibrillen durch die genannten Zellen bis zum Ventilrand fort. Als aeusseres sichtbares Zeichen, dass es bei der Bildung des Sternventils um zwei grundsaeztlich verschiedene Gewebsarten handelt, ist auf das Fehlen einer Chitinschicht am apikalen Pol der Peritonealzellen aufmerksam zu machen (Fig. 15). Dieser Befund zeigt, dass einerseits das Ectoderm an dieser Stelle (am Beginn des Sternventils) endet, dass andererseits die Speicheldruesen nicht ectodermaler Herkunft sein koennen, denn es ist kaum anzunehmen, dass das Ectoderm nach dieser Unterbrechung wieder auftritt. Beim Ausgang aus dem Hilus nach D 2 stossen wir auf die naemlichen Bildungen wie bei D 1. Auch an der Muendung des VG in D 3 ist im ersten Teil des Ventils eine aehnliche Bildung zu sehen, denn auch auf diesen Zellen, die die Falten und Zotten des Ventils bilden, findet sich keine noch so duenne Cuticula; hier ist jedoch der Unterschied zwischen den beiden Gewebsarten nicht so deutlich ausgepraegt.

b) DIE SPEICHELDRUESEN

Der histologische Anblick der Druesenzellen richtet sich nach der jeweiligen Sekretionsphase. Um einen Ueberblick ueber die Arbeitsweise der Druesen zu gewinnen, wurden Reihenuntersuchungen angestellt. Hierzu wurden die Tiere in verschiedenen Abstaenden nach dem Saugen fixiert. Es wurden nur solche Exemplare verwendet, die sich vollstaendig an Meerschweinchen sattgesogen hatten, d. h. die freiwillig ohne Stoerung von seiten des Wirtstieres oder des Beobachters sich von Saugakt zurueckzogen. Die Fixierung erfolgte mit vier verschiedenen Fixadoren: Alkohol von 85%, BOUIN-DUBOSCQ-BRASIL, SUSa nach HDIDENHAIN und FLEMMING. Hiervon wurden fuer die histologischen Beobachtungen nur die mit SUSa fixierten Druesen verwendet, waehrend die mit den anderen Fluessigkeiten behandelten Objekte fuer die Untersuchung der Sekrete dienten. Den Tieren wurde die Labiumspitze mit Celophanloesung verschlossen, um einen Abfluss des Sekrets durch Muskelkontraktionen infolge des Fixierungschocks zu verhindern. Darauf wurde in das Abdomen (seitliche ventrale Einstichstelle) die Fixationsfluessigkeit injiziert. Nach 10 Minuten wurde das Abdomen hinter dem 2. Segment abgeschnitten und der Kopf ebenfalls entfernt. Nach weiteren 20 Minuten wurden die Druesen herauspraepariert und zu Ende fixiert. Die Einbettung erfolgte ueber Alkohol-Benzol. Verwendet wurden nur erwachsene Exemplare von *Triatoma infestans*.

Aus den Reihenuntersuchungen ergibt sich folgendes Bild: Alle drei Druesen sind bei einem Hungertier (10-14 Tage nach der letzten Ernaehrung) so stark mit Sekret gefuellt, dass die Wandung von aussen betrachtet einen gespannten Eindruck macht. Die Druesenzellen sind fast ausnahmslos im Stadium der Ruhe (s. unten). In diesem Stadium ist das Tier zum neuen Stich bereit. Den gegensaeztlichen Anblick bieten die Druesen eines Tieres, das unmittelbar nach Beendigung des Saugens fixiert wurde. Hier findet man nur wenige Zellen im Ruhestadium, die meisten Zellen sind in lebhafter Aktivitaet, sei es, dass sie Sekret vorbereiten, sei es, dass sie das Sekret abstossen oder bereits in das Regenerationsstadium eingetreten sind. Je groesser der zeitliche Abstand vom Moment des Saugens ist, desto mehr ruhende oder regenerierende Zellen koennen gefunden werden. Hierbei laesst sich ein gewisser Rythmus beobachten. 5 Minuten nach dem Saugen findet sich nur eine kleine Zellgruppe in Regeneration. Sie liegt in unmittelbarer Umgebung der Ausgangsoeffnung der Druese, an die peritonealen Zellen des Ventils anstossend. (Fig. 37 RZ). Alle anderen Zellen sind in voller Taetigkeit. Nach einer halben Stunde ist die Zahl der regenerierenden Zellen stark erhoehrt, alle finden sich jedoch am apikalen Pol der Druese. Nach 12-14 Stunden ist nur noch der hintere Teil der Druese in lebhafter Sekretion. In den folgenden Tagen nimmt die Zahl der sezernierenden Zellen zuerst schneller, dann langsamer ab, bis nach etwa 10-14 Tagen alle Zellen im Ruhestadium angelangt sind. Dieser Rythmus wurde in allen drei Druesenformen in gleicher Weise und in gleicher Reihenfolge festgestellt.

Obwohl die gesamte Sekretion (Bildung des Vorsekrets, Bildung des Sekrets, Transport und Ausstoss des Sekrets und Regeneration der Zellen) ein kontinuierlicher Vorgang ist, lassen sich in allen drei Druesen typische Phasen feststellen, die charakteristisch fuer die einzelnen Funktionen der Druesenzellen sind. Zwar unterscheiden sich die Druesen in Bezug auf Form und Funktion der Zellen grundsaeztlich, doch haben alle drei gemeinsame Merkmale: In jeder Druese findet sich nur jeweils eine Zellart; verschiedene Zellformen, wie sie z. B. WEBER in *Aphis* fand, existieren hier nicht. Damit besitzt der gesamte Speicheldruesenkomplex im Ganzen nur drei sezernierende Zellarten. All Zellen der drei Druesen besitzen 2 gleichwertige Kerne, die waehrend der Sekretion im gleichen Rythms taetig sind. Die raeumliche Lagerung der Kerne laesst keine feste Regel erkennen, doch finden sie sich fast ausnahmslos immer in derselben Hoehe. Durch die Doppelkernigkeit ist hier wiederum ein Beispiel fuer die Vergroesserung der Kernmasse gegeben, die ohne Zweifel in direktem Zusammenhang mit der Kern-Plasma-Relation steht. Schon des oefteren wurde auf diese Verhaeltnisse in stark aktiven Druesenzellen der Insekten aufmerksam gemacht. Es handelt sich bei der genannten Relation um die Einhaltung eines gewissen Gleichgewichtes zwischen Kerngroesse einerseits und Plasmamenge und Aktivitaet des Plasmas auf der anderen Seite. Stark aktive Druesenzellen mit grossem Plasmakoerper benoetigen fuer einen geregelten und schnellen Ablauf der Zellregeneration nach der Sekretion einen grossen Kern mit einer relativ grossen Oberflaeche. Wahrscheinlich benoetigt das Plasma Substanzen (Nuclearsaeuren) des Kernes fuer die Wiederherstellung seiner Produktionsfaehigkeit. Aus diesem Grunde finden wir in Druesen, besonders in Speicheldruesen, grosse Kerne.

Hierbei duerfte es sich in den meisten Faellen um eine hochgradige Polypoidie handeln. Die Kerne sind entsprechend dem Zellkoerper haeufig langgestreckt oder verzweigt, um auf schnellstem Wege bei Beginn der Regeneration die benoetigten Kernsubstanzen an alle Plasmateile zu liefern. Ausserhalb der Insekten treffen wir aehnliche Verhaeltnisse bei den grossen vielgestaltigen Macronuclei vieler Ciliaten wieder. In einigen Faellen finden sich an Stelle der verzweigten oder gestreckten Kerne mehre oder zahlreiche gleichwertige in einer Zelle, wie z. B. die Doppelkerne in den Follikelwaenden der Ovariolen von Homopteren und hier in den Speicheldruesen der Triatominen. Als Beispiel bei den Ciliaten sei auf *Opalina ranarum* mit ihren hunderten von vegetativen Kernen hingewiesen; wahrscheinlich handelt es sich in allen diesen Faellen um von einander getrennte Teile eines stark vergroesserten Einzelkernes.

Ein weiteres gemeinsames Merkmal aller drei Druesen ist die peritoneale Huelle. Sie besteht aus einer einzelligen, sehr flachen plasmatischen Membran, in der sich vereinzelt kleine scheibenfoermige Kerne mit dichtem Chromatin finden (PK). Eingebettet in Plasmaverdickungen liegen die Muskelfascikel, die in allen Richtungen die drei Druesen ueberspannen. Die Fascikel bestehen jeweils aus nur wenigen Muskelfibrillen, zum Teil (besonders auf D 1) finden sich isolierter Fibrillen (Fig. 23 und 32). Desweiteren liegen auf der peritonealen Huelle Tracheen, die in Tracheolen enden. Die Spitzen dieser Tracheolenschlaeuche dringen in D 1 in den Zellkoerper ein, in D 2 und D 3 wurden sie nicht innerhalb des Zellkoerpers festgestellt. Vereinzelt erscheinen auf den Schnitten duenne Nervenzweige, die zum *nervus glandulae salivaris* gehoeren. Die Aufspaltung des genannten Nervs laesst sich an Hand von gefaerbten Totalpraeparaten der Druesenwandungen nachweisen.

Die Zellgrenzen sind in allen drei Druesen in allen Sekretionsphasen gut sichtbar. Die Deutlichkeit laesst im Ruhestadium etwas nach.

Im folgenden werden die typischsten Bilder der sich folgenden Sekretionsphasen wiedergegeben, wobei darauf aufmerksam gemacht wird, das diese Stadien nur Augenblicksbilder der Zelle sind, da der gesamte Sekretionsvorgang kontinuierlich verlaeuft.

Die Druesenzellen von D 1

Die Zellen von D 1 sind im Vergleich zu denen von D 2 und D 3 in allen sich entsprechenden Phasen sehr plasmareich und gross; selbst in der Ruhephase uebertrifft die Hoehe der Zelle den Kerndurchmesser um das Doppelte. In Fig. 38 ist eine Druesenzelle im Querschnitt von einem Tier wiedergegeben, das vor der Fixation 19 Tage gehungert hatte. Das Protoplasma ist sehr dicht und stark faerbbar. Es ist stark mit sehr feinen Granulas beladen und bildet zahlreiche, sehr kleine vakuolenartige Raeume, die ueber die ganze Zelle verteilt sind. Es kann angenommen werden, dass diese Vakuolen bereits das Vorsekret enthalten und dass die Granulas das Bildungsmaterial hierfuer darstellen, das bei Beginn der Sekretion waehrend des Stiches durch Wasseraufnahme verfluessigt wird. In dem vorliegenden Ruhestadium scheint kein groesserer Wassertransport aus der Leibeshoehle in die

Druesenzele stattzufinden, da das an der Zellbasis gelegene Ergastoplasma sehr dicht und ohne irgendwelche Spaltraeume erscheint. Die Bezeichnung «Ruhestadium» trifft nicht ganz zu, da die Zelle in gewissem Sinne auch jetzt noch aktiv ist, da sie das Vorsekret bzw. dessen Vorstufe in dieser Zeitspanne bildet, um im Augenblick der physiologischen Notwendigkeit waehrend des Stiches ohne grossen Zeitverlust Sekret abgeben zu koennen. Im Hinblick auf den Funktionsablauf der ganzen Druese jedoch kann von einem solchen Ruhestadium gesprochen werden. Das gesamte Protoplasma ist von Tracheolenaesten durchzogen, deren Abzweigung von Tracheolenzellen in der peritonealen Huelle in Fig. 39 sichtbar ist. Der apikale Saum der Zelle wird von einer Randzone gebildet, die aus kurzen parallelen Plasmafaeden besteht und als Rhabdorium zu bezeichnen ist. Die beiden Kerne der Zelle in diesem Stadium sind absolut gesehen sehr gross. Das Basichromatin ist relativ dicht und haeuft sich im Mittelpunkt, durch zahlreiche sehr schwach faerbare Lininfasern gehalten zu einer unregelmassigen grossen Masse an, die mehrere sehr grosse Nucleoli einschliesst. Letztere zeigen eine ausgesprochene Affinitaet zu sauren Farbstoffen (Kernechtrot, Chromotrop 2 R, Eosine), so dass sie nach Faerbung mit Haematoxylin und Chromotrop deutlich rot aus dem blauschwarzen Chromatin hervorleuchten. Es wurde durch direkte Messung der Groessenindex der ovalen Kerne gemessen (= mittlerer Durchmesser). Er betraegt 14,5 micra. Das Sekret im Druesenhohlraum ist dicht und sehr fein granuliert.

In der D 1 eines Tieres, das 5 Minuten nach Beendigung des Saugens fixiert wurde, finden sich alle Zwischenstadien vom oben beschriebenen Ruhestadium bis zur Phase in voller Sekretion und zu der in Beginn der Regeneration. Bezeichnet man das Ruhestadium als Stufe 1, so folgt als Stufe 2 eine Zelle (Fig. 39), in der das Plasma bereits in voller Aktivitaet ist. Die Zelle hat ihre Hoehe mehr als verdoppelt, d. h. die Hoehe entspricht etwa 4-5 Kerndurchmessern. Dabei woelbt sich die Zelle in das Lumen der Druese hinein, da nur der Apikalrand sich an der Vergroesserung beteiligt. Wie auch aus den folgenden Stadien ersichtlich ist (Fig. 40 und 41), verlaengert sich die seitliche Zellgrenze nur wenig; der das Rhabdorium tragende Apikalrand jedoch ist sehr stark gedehnt. Dabei treten die Fasern des Rhabdोरiums anfangs weniger deutlich, spaeter (Fig. 40) aber staerker auseinander. Das Protoplasma besitzt jetzt neben den noch sehr zahlreichen Granulas viele kleine Vakuolen und Spaltraeume, die aber wesentlich groesser als die in der Ruhephase sind; es macht, insgesamt gesehen, einen wesentlich lockeren Eindruck. Im Ergastoplasma treten die einzelnen Faserbuendel weit auseinander, ebenfalls laengere oder kuerzere, senkrecht stehende Spalten bildend. Seine apikale Begrenzung ist nicht mehr festzustellen, es scheinen sich die Fasern nach oben zu verlaengern. In Wirklichkeit jedoch handelt es sich um den Anschluss des Ergastoplasmas an das Protoplasma der Zelle, das besonders in Kernnaehe beginnt, sich in senkrechten Faeden zu orientieren. Es handelt sich hierbei wohl um einen rein mechanischen Vorgang, hervorgerufen durch reichlichen Wassereintritt in die Druese, worauf auch das aufgelockerte Ergastoplasma hinweist. Hierdurch waechst die Zelle in die Hoehe, da die Nachbarzellen eine Ausdehnung zur Seite hin verhindern. So werden die Plasmafaeden in Richtung des Stofftransport-

tes gestreckt. Diese Faeden duerften auch schon in der ersten Stufe vorhanden, jedoch noch ohne irgendeine Orientierung sein. Diese Vermutung erfahrt eine Bestaetigung durch das Auftreten der ersten kleinen Sekretropfen, die an der Apikalgrenze die Zelle durch das Rhabdorium verlassen (Fig. 39 und 42). Diese apokrine Subitansekretion liefert nur geringe Mengen von Fluessigkeit in das Druesenlumen, hat also keine groessere physiologische Bedeutung. Sie zeigt aber an, dass in der Zelle durch die Volumenvermehrung auf Grund der Wasseraufnahme ein solcher Ueberdruck entstanden ist, dass es zu einer apokrinen Sekretion kommt. Nach dem Durchtritt des Sekretropfens schliesst sich das Rhabdorium wieder. Es gelang nicht, einwandfrei zu entscheiden, ob bei dieser Passage die Rhabdoriumfasern verfluessigt und danach wieder regeneriert werden oder ob sie nur zur Seite ausweichen, um spaeter wieder ihren alten Platz einzunehmen. Der Zellkern nimmt an Volumen zu, sein Groessenindex betraegt 18-19 micra. Das Chromatin erscheint aufgelockerter, die einzelnen Chromatinteile sind sichtbar groesser geworden. Die Nucleoli zeigen jedoch keine Veraenderung.

Das naechste typische Bild des Sekretionsverlaufes wird von der Fig. 40 als Stufe 3 dargestellt. Der Apikalrand hat sich weiterhin vergroessert und bildet mit dem der Nachbarzellen tiefe Einbuchtungen in Richtung zur Zellbasis (Fig. 40 RE). Alle in der vorigen Stufe geschilderten Veraenderungen sind hier weiter getrieben worden. Dies gilt besonders von der faedigen Strukturierung des Protoplasmas, das jetzt bis zur Zellspitze in geschwungenen Fasern verlauft und zwischen sich sehr grosse Vakuolen und Spaltraeume einschliesst, die an der Spitze am groessten, in der Zellmitte jedoch kleiner, aber zahlreicher werden. Die Zahl der Granulas wird langsam geringer. Mit keiner der ueblichen Fixierungen war das Sekret in den Zellen zu faellen. Da andererseits aber das Sekret im Druesenlumen gut fixierbar ist, muss angenommen werden, dass es sich bei den Zellprodukten in den Vakuolen um ein Vorsekret handelt, das beim Austritt aus dem Zellkoerper noch eine Veraenderung zum endgueltigen Sekret durchmacht. In der Fig. 44 liegt eine Fixierung nach CHAMPY mit OsO_4 vor: Die Plasmafaeden sind sichtbar, zwischen ihnen das homogene, feinkoernige Vorsekret. Es handelt sich um ein Stadium zwischen Stufe 1 und 2.

Basal von den beiden Kernen ist in diesem Stadium eine Ansammlung runder oder schwach ovaler Mitochondrien gelegen, die auch im Stadium 3 in geringerer Anzahl vorhanden sind. Sie werden immer von einem schmalen Hof umgeben. Ihre Durchmesser betragen im Stadium 2 etwa 3 und 2,3 micra. Im Stadium 3 verringert sich ihre Groesse auf 1 und 1,5 micra. Der Hof hat aber in jedem Falle dieselbe Breite von 0,8 — 1 micron. Da im letzten Stadium diese Mitochondrien nicht mehr gefunden werden, auch an ihren Stellen keine Vakuolen zurueckgeblieben sind, ist anzunehmen, dass sie in Sekret umgewandelt worden sind.

Auch in diesem Stadium findet man eine apokrine Sekretion (in Fig. 40 nicht dargestellt, siehe Fig. 42). Das Kernvolumen hat sich weiterhin vergroessert, so dass die Kerne wesentlich aufgelockerter erscheinen. Haeufig hat es den Anschein, dass jetzt auch die Nucleoli groesser geworden seien. Der Grossenindex des Kernes belaeuft sich auf 22,4 micra.

Im letzten, die eigentliche Sekretion vorbereitenden Stadium 4 (Fig. 41) trifft man eine Zelle, die 6-7 mal höher ist als die der Stufe 1. Der Apikalrand läuft tief an den Seiten mit dem Rhabdorium herab. Das Protoplasma ist bis über die Zellmitte in mehr oder weniger parallelen, geschwungenen Fäden angeordnet; es trägt noch zahlreiche Granulas und schliesst sehr viele Vakuolen und Spalträume ein, die in Richtung zur Spitze oberhalb des Kernes schnell an Grösse zunehmen. Im oberen Teil fließen sie zu grossen Vakuolen zusammen. Die Entwicklung der Vakuolen ist an Hand der Fig. 45 a — d zu verfolgen. Rechts von Fig. 45 a ist die Lage der vier Querschnitte durch dieselbe Zelle wiedergegeben. In d nahe der Zellbasis sind nur sehr kleine Vakuolen vorhanden. In Kernnähe werden sie deutlicher (c), fließen in b schnell zusammen und bilden in a grosse Lakunen, die sich gegenseitig in der Form angleichen. Die apokrine Sekretion lässt in diesem Stadium stark nach, nur einzelne Tropfen lassen sich noch finden. Die Kerne vergrössern sich nur noch wenig, ihr Grössenindex beläuft sich auf 22,5 — 23 micra. Während des Endes dieser letzten Stufe 4 vergrössert sich die Zelle auch in transversaler Richtung, jedoch nur im oberen Teil, apikal vom Kern. Diese Vergrösserung konzentriert sich mehr und mehr zur Spitze, so dass oberhalb des Kernes eine Verengung eintritt, die weiter fortschreitet und zuletzt zur Abschnürung des oberen Zellteils führt (Fig. 43; Stufe 5). Der abgeschnürte Teil nimmt Kugelform an, während sich an der Abschnürstelle das Rhabdorium wieder schliesst. Aus einzelnen Vakuolen, die im Rest der Zelle zurückgeblieben sind, treten auf apokrinem Wege noch einige Tropfen nachträglich aus (Fig. 43). Die auf merokrinem Wege abgeschnürte Kugel besteht aus einigen grossen Sekretvakuolen und Resten von Protoplasma, das jedoch in kurzer Zeit ebenfalls in Sekret umgewandelt wird. In Fig. 43 erscheinen im oberen Teil bereits einige Austrittsstellen von Sekret, später löst sich die ganze Kugel auf. In diesem Augenblick beginnt das Vorsekret sich umzuwandeln, denn mit Beginn der Auflösung der Sekretkugel lässt sich das Sekret auch durch gewöhnliche Fixatoren (Alkohol, BOUIN II, SUSAN u. a.) fixieren und erscheint als kräftige Granulation.

Während des LoslöSENS der merokrinen Sekretkugel ändern die Kerne, die bisher einen mehr oder weniger gleichmässigen ovalen Umriss zeigten und wie prall gefüllt erschienen, plötzlich ihre Form. Sie verlieren anscheinend schlagartig eine grosse Menge von Flüssigkeit, da ihr Grössenindex ohne Uebergangsgrossen von 23 micra auf 14,5 micra abfällt; dabei wird der Umriss unregelmässig. Der Beginn der Verformung ist in Fig. 41 bereits zu sehen. Das Bild, das die Kerne jetzt bieten, deutet auf grossen Materialverlust hin, da sie wie geschrumpft aussehen wie etwa nach einer unzureichenden Fixierung, jedoch erfolgt keine Ablösung vom umgebenden Protoplasma. Chromatinteile treten bei diesen Veränderungen nicht aus dem Kern aus. Es scheint sich ausschliesslich um eine Abgabe flüssiger Substanzen zu handeln, denn die Chromatinmasse bleibt derart erhalten, dass die Kerne einen kompakteren Eindruck als die Kerne der ersten Stufe hervorrufen.

Der Rest der Zelle verdichtet jetzt in der Stufe 6 schnell sein Protoplasma, die Faeden werden undeutlich und die Zellhoehe faellt schnell auf die Hoehe des Ruhestadiums zurueck. (Vergleiche hierzu das Schema in Fig. 46 a).

Die Druesenzellen von D 2

Die Zellen von D 2 durchlaufen denselben Sekretionsrythmus, wie er fuer die von D 1 beschrieben wurde. Nach 19 Tagen Hunger befinden sich die Zellen mit geringen Ausnahmen im Ruhestadium (Stufe 1 in Fig. 47 und 46b). Die Hoehe der Zellen betraegt etwa das Anderthalbfache der Kernhoehe. Ueber den beiden Kernen ist das Protoplasma etwas in das Druesenlumen hinein vorgewoelbt. Es ist immer sehr dicht und zeigt keinerlei Vakuolen, sondern ist homogen und sehr fein granuliert. Die basale Ergastoplasmazone tritt nur sehr schwach hervor. Die Faeden des Rhabdioriums stehen sehr dicht. Die gesamte Grenzzone ist scharf gegen das Protoplasma abgesetzt. Die Kerne sind scheibenfoermig; im abgebildeten Langsschnitt durch die Zelle in Fig. 47 erscheinen sie stark abgeflacht. Sie scheinen nach der dicht gelagerten Chromatinmasse zu schliessen, wie die Kerne der ersten Druese polyenergid zu sein. Es finden sich 3-5 Nucleoli, die wie bei der vorigen Druese im Kernlumen durch die Chromatinstrukturen aufgehängt und von reichlichen Chromatinpartikeln umgeben sind. Die Zellgrenzen sind scharf ausgebildet.

Beim Uebertritt in das aktive Stadium (Stufe 2 in Fig. 48 und Fig. 46 b) vergroessert sich die Hoehe der Zellen nur geringfuegig im Vergleich mit der Zelle der vorigen Druese. Das Protoplasma beginnt oberhalb der jetzt deutlicher erscheinenden Ergastoplasmazone mit der Bildung von Vakuolen, die in der Mittelzone der Zelle noch klein sind, zum Apikalteil sich schnell vergroessern und oberhalb der Kerne zu einer einzigen grossen Lakune zusammenfliessen. Die Lakune wird apikalwaerts durch das Rhabdiorium abgegrenzt. Letzteres wird jetzt in mehr oder weniger reichlicher Masse von Sekretroepfchen als apokrine Subitanssekretion durchbrochen. Die Ergastoplasmazone ist sehr deutlich ausgebildet, von ihr ziehen einige geschwungene Protoplasmafaeden in das Zellinnere. Der Kern ist jetzt auch horizontal wesentlich groesser geworden, wie auch vertikal eine Groessenzunahme eingetreten ist. Seine Chromatinteile sind noch weiter auseinander gerueckt. Eine apokrine Sekretion wird in dieser Phase nur noch selten beobachtet.

Der Prozess der Sekretbildung ist damit abgeschlossen und die Zelle tritt in das letzte Stadium ein (Stufe 4 in Fig. 50 und 46 b), in dem das Sekret explosionsartig durch Platzen des Apikalrandes in das Druesenlumen entleert wird. Dieser Sekretionsvorgang ist noch als apokrin zu bezeichnen, da keine Protoplasmateile mit entleert werden. Man kann ihn als Uebergangsform zur merokrinen Sekretion betrachten; um diesem Ausdruck zu geben, wird er als apomerokrin bezeichnet. In dieser Stufe ist das Protoplasma bereits ohne irgendwelche Vakuolen. Der Basalrand der sich entleerenden Lakune bildet sich zurueck (Fig. 50), auch das Ergastoplasma wird reduziert und erscheint nur noch als schmale basale Zone der Zelle. Das letzte Vorsekret

tritt noch aus der Zelle aus, dann schliesst sich der Oeffnungsspalt des Rhabdioriums und die Zelle kehrt zum Ruhestadium zurueck (Stufe 5 in Fig. 46 b). Im Augenblick, wenn die Lakune sich oeffnet, wird aus dem Kern eine beträchtliche Menge Fluessigkeit ausgestossen. Sein Umriss wird irregular und das Chromatin rueckt naeher zusammen. Wahrscheinlich treten in dieser Phase die fluessigen Kernsubstanzen in das Protoplasma ueber, die fuer seine Regeneration notwendig sind, um sich auf einen neuen Sekretionsstoss vorzubereiten.

Das Sekret scheint noch eine zeitlang als Vorsekret im Druesenlumen zu verbleiben, da ueber den entleerten Drusenzellen noch waehrend der ersten Regenerationsstadien diese «Explosionswolken» zu beobachtet sind. Sie fuellen sich langsam mit Granulationen und schliesslich gleichen sie sich der Sekretmasse im Aussehen an. Es ist hier auf eine Zone von stark konzentriertem Sekret hinzuweisen, die sich sowohl in der D 1 wie auch hier in D 2 unmittelbar ueber den Grenzsaeumen der Zellen regelmaessig findet, weniger ueber regenerierenden als ueber wachsenden Zellen der Stufen 2 und 3. Wahrscheinlich handelt es sich bei dem aus der Zelle austretenden Vorsekret und dem abgelagerten Sekret der Druesenhoehle um dieselben chemischen Substanzen, die jedoch im Druesenhohlraum stark konzentriert sind, waehrend sie in stark verduenntem Zustand aus der Zelle heraustreten. Wenn nun bei der Zubereitung der Sekrete in Stufe 2 und 3 die Zelle grosse Mengen von Wasser zur Verfluessigung der Vorsekrets benoetigt, wird dieses sowohl basal mit den Nahrungsstoffen aus der Leibeshoehle (siehe die deutliche Ergastoplasamazone und das ebenso deutliche Rhamdorium in Stufe 2 und 3) wie auch apikal aus der Druesenhoehle gezogen. Hierdurch wird einmal das Druesenlumen bei weiterer Sekretion nicht zu schnell ueberladen und andererseits erhaelt die Zelle aeseichend Wasser zur Loesung der Vorsekrete. Diese Verdichtungszone kann in D 2 deutlich durch basische, in D 1 durch saure Farbstoffe sichtbar gemacht werden.

In den Zellen von D 2 wurden in keinem Stadium Mitochondrien oder andere Plasmadifferenzierungen gefunden.

Die Druesenzellen von D 3

Ein wesentlich anderes Bild bietet die Histologie der Zellen von D 3. Im Ruhestadium (Stufe 1 in Fig. 51 und 46 c) eines Exemplars nach 19 Tagen Hungerzeit ist der Protoplasmakoerper sehr niedrig. Er erreicht kaum die halbe Hoehe der Kerne, so dass an den beiden Kernen die Zelle aufgetrieben erscheint. Das Protoplasma ist sehr dicht, ohne Vakuolen. Die Zellgrenzen sind deutlich sichtbar. Die beiden Kerne sind in starkem Masse scheibenfoermig geworden mit sehr dichtem Chromatin und zahlreichen, zentral gelegenen Nucleoli. Ein Grenzsaum laesst sich nicht nachweisen, doch scheint der Apikalrand nicht scharf begrenzt zu sein, er macht immer einen verschwommenen Eindruck, so dass man zu der Annahme gefuehrt wird, dass es sich um einen Grenzsaum kleinsten Ausmasses handeln koennte.

In der zweiten Stufe (Fig. 52 und Fig. 46 c) waechst der Plasmaleib schnell zur 2-3 fachen Hoehe des Ruhestadiums an. Das Protoplasma zeigt keine ausgesprochenen Vakuolen, sondern groessere und kleinere Spalten

zwischen den vertikal angeordneten Faeden. Die Kerne sind stark angeschwollen sowohl in horizontaler wie in vertikaler Richtung. Das Chromatin ist aufgelockert und die 5-8 Nucleoli werden sichtbar, die in der ersten Stufe unter dem Chromatin verborgen lagen. Auch in diesen Kernen laesst sich die Aufhaengung der Nucleoli im Chromatingeruest deutlich wahrnehmen (Fig. 53).

Beim weiteren Fortschreiten der Sekretbildung waechst die Zelle noch um das Doppelte in die Hoehe. In der Breite nimmt sie nicht mehr zu (Stufe 3 in Fig. 53 und 46 c). Das Plasma zeigt sehr deutliche senkrechte Streifung, einzelne staerkere Granulationen finden sich in den Faeden. Dazwischen bilden sich grosse Spaltraeme, die nach gewoehnlichen Fixierungen leer erscheinen; nur nach Behandlung mit OsO_4 und Sublimat wird eine feine Granulierung sichtbar. Am Ende dieser Phase erfolgt der Austritt des Sekrets (Fig. 53 und 46 c.). Hierbei faellt die Zelle zusammen, verliert schnell an Hoehe und kehrt zum Ausgangsstadium zurueck. Waehrend des Sekretrtritts schrumpfen ebenfalls die Kerne wie fuer D 2 im entsprechenden Stadium dargestellt (Fig. 54 KE).

Das Sekret im Druesenhohlraum ist nur mit OsO_4 als sehr lockeres Geruest von Faeden und feineren oder groesseren Granulas zu faellen. Durch die Alkohol-Behandlung wird in allen anderen Faellen das Sekret aufgeloeset, so dass die Druesenhoehle, auch wenn sie prall gefuell ist, voellig leer erscheint.

PHYSIOLOGISCHE BEMERKUNGEN

Soweit es im Interesse der Erklaerung der Funktion der Speicheldruesen erforderlich war, wurden Beobachtungen ueber die Natur der Sekrete gemacht. Die Speichelfluessigkeit, die beim Stich den Injektionskanal der Maxillen verlaesst, ist ein Gemisch von wenigstens drei Komponenten. Wie die Zellen der drei Druesen unterscheiden sich auch die drei Sekrete. Sie werden beim Stich teils durch die Bewegung der Speichelpumpe aus den Druesenhohlraeumen herausgesogen, teils durch Kontraktion der Muskeln herausgepresst. Hierbei mischen sich die Sekrete von D 1 und D 2 im ersten Spaltraum des Hilus (SP_1 in Fig. 4 und 9) und verlassen diesen durch den Verbindungskanal zu jenem Hohlraum (CA in Fig. 9), in den der Verbindungsgang zur D 3 muendet. Die Sekrete der drei Druesen werden also in einer feststehenden, durch den Bau des Hilus geregelten Reihenfolge zur endgueltigen Speichelfluessigkeit gemischt.

Zur Pruefung der Eigenschaften der Sekrete wurden die Druesen in isotonischer Loesung (0,7% KCL + 0,3% Na Cl in destilliertem Wasser) herauspraepariert. Bereits die natuerlichen Farben der drei Druesen sind unterschiedlich: D 1 ist gelblich und stark opak; die Farbe wird durch das Sekret hervorgerufen. Ein deutlicher Unterschied besteht in der Intensitaet der Farbe: In einem Tier, das gerade aufgehoeert hat zu saugen, ist das Sekret hellgelb; in einem Hungerstadium ist es dagegen wesentlich dunkler gelb. D 2 ist immer farblos, jedoch etwas opak. D 3 ist glasklar und durchsichtig, ohne Truebung und Faerbung. Waehrend D 2 und D 3 in allen Stadien prall gefuell sind, nimmt das Volumen von D 1 mit zunehmender Hungerzeit lau-

fend ab, so das die Druese hernach nicht mehr die gespannte Wandung besitzt wie im Anfang. Es erweckt den Eindruck, als wuerde das Sekret durch Wasserentzug im Druesenhohlraum eingedickt. Sticht man in der isotonischen Loesung eine D 1 eines gerade gesaettigten Tieres an, so tritt das Sekret relativ schnell aus, Schlieren bildend, die sich schnell in der Fluesigkeit auflösen. Im Gegensatz dazu tritt das Sekret aus der D 1 eines Hungertieres bei Durchbohrung nur aus, wenn man einen gewissen leichten Druck auf die Wandung ausuebt. Die austretenden Schlieren sind staerker und deutlicher als im ersten Fall und loesen sich nur sehr langsam auf. Diese Unterschiede konnten fuer D 2 und D 3 nicht beobachtet werden.

Mit OsO_4 (0,9% ig in Chromsaeure) braeunt sich D 1 ganz schwach, hervorgerufen durch die Fixation der Zellen; das Sekret aendert seinen Farbton nicht. D 2 wird anfangs hellgrau, mit dem langsamen Eindringen der Saeure jedoch dunkelt es bis zum voelligen Schwarz nach (in 24 Stunden). Das Sekret von D 3 zeigt eine ganz schwache hellgelbe Faerbung, doch bleibt die gesamte Druese unbehindert transparent, waehrend D 1 und D 2 durch die Fixierung voellig opak werden. Oeffnet man solcher Art fixierte Druesen, so sind die Sekrete von D 1 und D 2 vollstaendig gefaellt, waehrend das von D 3 fluessig bleibt, jedenfalls makroskopisch keine Koagulierung zeigt.

Obwohl die Affinitaet zu Farbstoffen ueber die Eigenschaften des Sekrets recht wenig positives aussagt, wurden einige Pruefungen mit verschiedenen Substanzen durchgefuehrt, die folgendes Ergebnis zeitigten: Das Sekret von D 1 verhaelt sich bei Supravitalfaerbung positiv zu: Neutralrot, Nilblausulfat, Janusgruen, Anilinblau und Methylenblau; das von D 2 positiv zu: Purpurin, Orange, Fuchsin und Chromotrop. Das Sekret von D 3 zeigte nur mit Anilinblau eine sehr schwache Faerbung. Vitalfaerbungen durch Injektion von Neutralrot, Nilblausulfat und Janusgruen ergaben ebenfalls Faerbungen ausschliesslich des Sekrets von D. 1. Eine Supravitalfaerbung mit Sudan III ergab nur eine sehr schwache Faerbung von D 2 und D 3.

Schnitte zeigten bei «Azanfaerbung» nach HEIDENHAIN intensives Blau in D 1, intensives rot in D 2, waehrend das Sekret von D 3 ungefaerbt blieb. Mit Methylenblau-Orange wurde das Sekret von D 1 blau, das von D 2 orange gefaerbt, das von D 3 blieb farblos. Eine Gegenfaerbung mit Chromotrop 2 R ergab in allen drei Faellen Rotfaerbung. Gegenfaerbung mit Purpurin erbrachte rot gefaerbttes Sekret in D 2, mit Naphtholgruen ein gruen gefaerbttes Sekret in D 1.

Aufschlussreicher sind Beobachtungen der Fixierungseffekte. Mit reinem Alkohol werden die Sekrete von D 1 und D 2 sehr dicht fixiert, dabei koaguliert das von D 1 in sehr kleinen, das von D 2 in groesseren Granulas; das von D 3 wird nicht fixiert, diese Druese und die zahlreichen Spaltraeume im Protoplasma der aktiven Zellen erscheinen voellig leer. Dagegen ist das Protoplasma der Zellen von D 1 und D 2 sehr dicht granuliert und zeigt gefuellte Vakuolen. Eine Fixierung mit BOUIN II (alkoholische Modifikation) fixiert die Sekrete von D 1 und D 2 sehr dicht (bei D 1 in feineren, bei D 2 in groeberen Granulationen), waehrend das von D 3 nicht gefaellt wird. Sublimathaltige Fluessigkeiten fixieren ebenso, doch wird das Sekret von D 3 mit SUSA (nach HEIDENHAIN) fixiert und bildet wenige duenne, netz-

artig verbundene Faeden. Ebenfalls wird das Sekret von D 3 durch osmiumhaltige Mittel (FLEMMING, CHAMPY, CIACCIO) gut fixiert, bildet aber nur duenne Faeden, die sehr fein granuliert sind. Es bleiben aber auch mit dieser Fixierung nur ganz geringe Reste des Sekrets von D 3 erhalten, der weitaus groesste Teil geht verloren. Bei Osmiumfixierung bleiben vom Sekret von D 1 nur ganz geringe Reste in gerade gesaettigten Tieren erhalten, waehrend in Hungertieren D 1 voellig sekretlos erscheint. Wahrscheinlich handelt es sich bei den genannten geringen Fixierungsprodukten um Reste des Protoplasmas, das bei der merokrinen Sekretion waehrend und unmittelbar nach dem Saugen in den Druesenhohlraum gelangt ist und noch nicht in Sekret umgesetzt worden ist. Im Hohlraum von D 2 erscheint nach Osmierung eine dichte, sehr grob granuliertete Sekretmasse.

Aus den Beobachtungen der fixierten und gefaerbten Druesensekrete geht hervor, dass die drei Komponenten, D 1-3, des Druesenkomplexes nicht nur anatomisch und histologisch, sondern auch physiologisch wohl zu unterscheiden sind. Es zeigt sich, dass D 1 und D 2 albumoide Substanzen produzieren, von denen die von D 1 als rhagiocrin-cyanophil, die von D 2 als rhagiocrin-erythrophil zu bezeichnen ist. So ergibt sich in Parallele zu den von verschiedenen Autoren (FAURÉ-FREMIET, ZWEIGELT, WEBER u. a.) beschriebenen Arten (wie *Notonecta*, *Naucoris*, *Lethocerus*, *Aphis* u. a.), dass D 1 und D 2 den Unterteilungen der Hauptdruesen entsprechen (etwa wie bei *Notonecta glauca*). D 3 liefert bei *Triatoma infestans* ein stark waessriges Sekret mit geringen lipoiden Substanzen.

Zur Pruefung der Wirkungsweise der Sekrete wurde der Einfluss der isolierten Sekrete auf Blut von Meerschweinchen untersucht. Mit Mikropipetten wurde mit Hilfe des Mikromanipulators Fluessigkeit aus den Druesen entnommen und sogleich die 2-3 fache Menge von frischem Meerschweinchenblut (in der Verduennung 1:3 mit physiologischer Loesung) nachgesogen und die Wirkung auf das Blut mikroskopisch beobachtet. Gleichzeitig wurden Druesen herauspraepariert und in frischem Meerschweinchenblut mit demselben Verduennungswert zerrieben. Es zeigte sich, dass D 1 in jedem Falle eine Koagulation des Blutes absolut verhindert, waehrend durch die Sekrete von D 2 und D 3 eine Koagulation weder verhindert noch verzoegert werden konnte. Durch die Verwendung von entfibriniertem Blut konnte die haemolytische Wirkung beobachtet werden: Das Sekret von D 1 und D 3 hat keine, das von D 2 schnelle haemolytische Wirkung. Dagegen zerstoert das Sekret von D 1 nach 24 Stunden Einwirkung (bei 25°-27°) das durch das Sekret von D 2 aus den Erythrozyten befreite Haemoglobin vollstaendig. Entsprechende Proben zeigten, dass dieser Effekt durch das Sekret der beiden anderen Druesen nicht erreicht wird.

Die Eigenschaft, dass das Sekret von D 1 die Koagulation verhindert, ist fuer Blutsauger von groesster Wichtigkeit, um einen Verschluss des Saugkanals, sei er auch relativ sehr gross, zu verhindern. Die Wirkung des Sekrets von D 2 ist haemolytisch. Hierdurch wird bereits die Verdauung des Blutes vor und beim Eintritt in den Saugkanal begonnen. Andererseits kann die Haemolyse eventuelle Verstopfungen des Saugweges wieder beseitigen. Eine vollstaendige Zerstoerung der Erythrozyten tritt jedoch durch den Spei-

chel nicht ein, denn im Kropf findet sich noch viele Tage nach dem Saugen der grosste Teil der Blutkoerperchen gut erhalten vor. Die abbauende Wirkung des Sekrets von D 1 fuer Haemoglobin ist eine weitere Einleitung der Verdaunng, vergleichbar etwa der Wirkung des Speichels der Saeugetiere.

Da das Sekret von D 3 weder einen antikoagulierenden noch haemolytischen Faktor besitzt, wird aus den weiter folgenden Gruenden angenommen, dass es als Traegerstoff (Vehiculum) der beiden anderen Sekrete dient. Das Sekret von D 3 ist im Verhaeltnis zu denen von D 1 und D 2 in reichlicher Menge vorhanden. Die Menge der in ihm geloesten organischen Stoffe ist sehr gering. Diese Substanzen sind oeliger Natur und sind damit geeignet, die beiden anderen Sekrete zu emulgieren. Weiterhin erfolgt in D 3 keine Konzentration der Sekretssubstanzen wie in D 1 und D 2, da in allen Stadien die Menge der organischen Substanzen die gleiche ist. Danach haben wir uns den Sekretausstoss in der Weise vorzustellen, dass die Sekrete von D 1 und D 2 in konzentrierter Form die Druesenhohlraeume verlassen, sich im ersten Spaltraum des Hilus mischen und von dort in den Raum eintreten, in dem der Verbindungsgang von D 3 mit dem Hauptspeichelgang kommuniziert (A in Fig. 9). Hier trifft das Gemisch mit dem Sekret von D 3 zusammen, das in groesserer Menge in den Raum CA eintritt, da die Muendung des VG in CA vielmals groesser ist als der duenne Kanal, der den ersten Spaltraum mit CA verbindet. Das bis hierher zaehfluessige Gemisch der Sekrete von D 1 und D 2 wird jetzt in einem bestimmten Verhaeltnis verduennt und vielleicht durch die fettigen Substanzen des Vehiculums emulgiert, so dass das endgueltige Speichelgemisch jetzt von der Speichelpumpe angesogen werden kann. Das Mischungsverhaeltnis haengt von dem Grad der Kontraktion der Druesenmuskeln und von der Oeffnung der Sternventile, wie auch vom Querschnitt der Ausfuehrgaenge direkt ab.

Es war nicht moeglich festzustellen, welches der drei Sekrete eine hyperaemische Wirkung hervorruft. Diese Wirkung ist bei den Triatominen zwar vorhanden, jedoch sehr gering, wesentlich geringer als bei Cimexiden oder gar raeuberischen Wanzen.

ZUSAMMENFASSUNG

Es werden die Speicheldruesen von *Triatoma infestans* anatomisch und histologisch beschrieben. Die Speicheldruesen bilden als modifizierte Labialdruesen ein Paar von Druesenkomplexen, von denen jeder aus drei Druesen besteht. Jede Druese setzt sich zusammen aus einer Wand mit einer einschichtigen Zellage, die einen relativ grossen Hohlraum, Reservatorium, einschliesst. Die beiden ersten Druesen (D 1 und D 2) liegen eng nebeneinander. Zwischen ihnen findet sich ein Hilus, in den ein langer Verbindungsgang einmuendet, der aus der weiter hintengelegenen dritten Druese (D 3) kommt. Durch den Hilus werden die drei Sekrete der Druesen in immer gleichem Verhaeltnis automatisch gemischt, die Zusammensetzung der Speichelfluessigkeit kann somit nur in geringem Masse schwanken.

Alle Druesen besitzen eine Oberflaechenmuskulatur und von Muskeln zu oeffnende Ventile. Die Innervation erfolgt vom hinteren Teil des Suboesophagialganglions (Labialsegment) durch den *nervus glandulae salivaris (labialis)*, der sich dem Hauptspeichelgang (zwischen Hilus und Speichelpumpe) anlegt und nach allen drei Druesen Zweige abgibt.

Der ectodermale Teil des Speichelapparates endet im Mittelpunkt der Ventile aller drei Druesen. Die Gaenge und der Hilus sind mit Cuticula ausgekleidet.

Die Zellen aller drei Druesen sind doppelkernig.

Jede Druese besitzt einen charakteristischen Sekretionstyp. Hungertiere zeigen fast ausschliesslich Druesen im Regenerationsstadium oder im Ruhestadium. Der Ausstoss des Sekrets aus den Zellen in den Druesenhohlraum erfolgt waehrend und kurz nach dem Stich. Hierdurch wird die beim Stich verwendete Speichelmenge ersetzt. Es ist ein Zusammenhang zwischen Kern und Plasma waehrend und nach der Sekretion festzustellen. Es wird die HEIDENHAIN'SCHE Ansicht bestaetigt, das die Sekretbildung ein autonomer Vorgang des Protoplasmas ist, waehrend die Regeneration des Protoplasmas mit Hilfe von fluessigen Substanzen erfolgt, die waehrend des Sekretionsaustritts aus dem Kern in das Plasma abgegeben werden. Diese Substanzen bilden sich im Kern zur Zeit der Bildung der Sekrete.

Die Hauptsekretion von D 1 ist merokrin, die von D 2 apomerokrin und die von D 3 apokrin. In D 1 und D 2 erfolgt vor der Hauptsekretion noch ein apokriner Sekretaustritt, der mengenmaessig nur gering ist.

Nach der Sekretion erfolgt in D 1 und D 2 eine Kondensierung des Sekrets im Druesenhohlraum durch Rueckfluss von Wasser in die Druesenzellen.

Beim Stich werden die beiden zaehfluesigen Sekrete von D 1 und D 2 im Hilus mit dem waessrigen Sekret von D 3 gemischt; vielleicht kommt es zur Bildung einer Emulsion, wobei das schwach lipoide Sekret von D 3 als Traegerstoff (*Vehiculum*) dient.

Das Sekret von D 1 ist als rhagiokrin-cyanophil, das von D 2 als rhagiokrin-erythrophil und das von D 3 als lipokrin zu bezeichnen.

Das Sekret von D 1 wirkt einer Koagulation von Blut entgegen und baut Haemoglobin ab; das von D 2 ist haemolytisch. Der schwache hyperaemische Faktor konnte nicht lokalisiert werden.

SUMMARY

There is presented an anatomical and histological description of the salivary glands of the *Triatoma infestans*. Being modified labial glands, the salivary glands represent a pair of glandular complexes each of which with three glands. Each gland is composed of a wall with an unicellular layer including a relatively spacious cavity, the so-called reservatory. The two

first glands (D 1 and D 2) are situated closely together. Between them lies a hilus, into which enters a long canal of ligation coming from the third gland (D 3) situated more backward. By intercalation of the hilus the three excretions of the different glands are mixed automatically, always in the same proportion, so that the composition of the salivary liquid oscillates only in an unimportant rate.

All the glands possess a muscular system on their surfaces and valves to be opened by muscles. The innervation is effected from the posterior part of the suboesophageal ganglion (labial segment of the head) by the *nervus glandulae salivaris (labialis)*. This nerv accompanies the general salivary duct (between the hilus and the salivary pump) and is divided in three branches which run to each of the three glands.

The end of the ectodermal part of the salivary system lies in the middle of the valves of all the three glands. The ducts and the hilus are provided with a cuticula.

The cells of all the three glands possess two nuclei.

Each gland shows a typical manner of excretion. Hungry animals possess almost exclusively cells in the state of regeneration or repose. The expulsion of the excretion out of the cells is effected during or a little after the sting; the liquid enters the cavity of the gland, so that quantity of saliva, used during the sting, is compensated. There is to be observed a correlation between protoplasm and nuclei during and after the expulsion of the saliva. The opinion of HEIDENHAIN could be confirmed that the formation of the excretion is a autonomous process of the protoplasm whilst the regeneration of the protoplasm is effected by means of fluid substances which during the expulsion of the excretion passes from the nucleus into the protoplasm. The substances are formed in the nucleus during the formation of the excretion in the protoplasm.

The principal excretion expulsion of the D 1 is performed in a merocrine, that of D 2 in an apomerocrine and that of D 3 in an apocrine way. Intending the principal expulsion in D 1 and D 2 there is still to be observed an apocrine one, but the expelled quantity is only very small.

After the expulsion in D 1 and D 2 the excretion is condensed in the cavity of the glands by the return of a certain quantity of water into the gland cells.

During the sting the two viscous liquids of D 1 and D 2 are mixed in the hilus with the watery excretion of D 3; it may be that there is formed an emulsion in which the small lipoid excretion of D 3 acts as vehiculum.

The excretion of D 1 is pointed out rhagiocrine-cyanophyl, that of D 2 rhagiocrine-erythrophyl and that of D 3 lipocrine.

The excretion of D 1 acts against coagulation of blood and destroys haemoglobina; that of D 2 is a haemolytical one. The soft hyperaemic factor could not be located.

LITERATUR

- AWATI, P. R.
1914. The mechanism of suction in *Lygus pabulinus* L. Proc. Zool. Soc., London, 1914.
- BARTH, R.
1952. Anatomische und histologische Studien ueber die Unterfamilie *Triatominae* (*Heteroptera, Reduviidae*). I, Teil 1952, II. Teil 1953. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Vol. 50 et 51.
- BOENNING, K.
1929. Insekten als Uebertraeger von Pflanzenkrankheiten. Z. angew. Entomol. Vol. 15.
- BRANDES, E. W.
1923. Mechanics of inoculation with sugar-cane mosaic by insect vectors. J. Agricult. Res. Vol. 23.
- BROCHER, F.
1925. L'appareil buccal des larves de *Psylla pyrisuga* TSTR. Étude anatomique et physiologique. Ann Soc. entomol. France. Vol. 94.
- BUGNION, E. et N. POPOFF
1908-1909. L'appareil salivaire des Hemiptères. Archives de Anat. microsc. Vol. 10 et Vo. 11.
1911. Les pièces buccales des Hemiptères. Archives de Zool. Exper. 5. Sér. Vol. 7.
- DEWITZ, J.
1917, 1918. Ueber Haemolysine bei Pflanzenläusen. Zool. Anz. Vol. 48
- FAURÉ-FREMIET
1910. Contribution à l'étude des glandes labiales des Hydrocorises. Ann. des Sci. natur. (Zool.), 9. Sér., Vol. 12.
- HASE, A.
1924. Ueber die Stiche der Wasserwanze *Notonecta glauca*. Zool. Anz. et Vol. 49.
- PURI, I. M.
1924. Studies on the anatomy of *Cimex lectularius*. Parasitology, Vol. 16.
- WEBER, H.
1928. Skelett, Muskulatur und Darm der schwarzen Blattlaus *Aphis fabae* Scop. Zoologica. Vol. 28.
1928. Zur vergleichenden Physiologie der Saugorgane der Hemipteren. Z. vergl. Physiol. Vol. 8.
1929. Kopf und Thorax von *Psylla mali* (*Hemiptera-Homoptera*). Z. Morph. u. Oekol. Tiere, Vol. 14.
1930. Biologie der Hemipteren. J. Springer Berlin, 1930.
- ZWEIGELT, F.
1914. Beiträge zur Kenntnis des Saugphänomens der Blattläuse und der Reaption der Pflanzenzellen. Zbl. Bakter. II, Vol. 42.
Weitere Literaturangaben in WEBER, 1930. Literatura mais minuciosa veja sob WEBER, 1930.

ABKUERZUNGEN IN DEN ABBILDUNGEN

I-III	1.-3. Thoraxsegment	MUV	Muskel des ersten Sternventils
AZ	Druesenzellen in apokriner Sekretion	MUV'	Muskel des zweiten Sternventils
EM	Basalmembran	MX	Maxille
CA	Kopf	NE	Nerv
CH	Chitinring	NGL	<i>nervus glandulae labialis</i>
CN	Condylus	NK	Nahrungskanal
CR	Rueckengefaess	NL	<i>nervus labialis</i>
CV	Mischhoehle des Hilus	OE	Oesophagus
CW	Chitinwandung	PE	Peritonealgewebe
DK	Druesenzellkern	PL	Protolasma
DZ	Druesenzelle	PV	Proventrikel
D ₁ - D ₃	1. bis 3. Druese	PZ	Zellen des Peritonealgewebes
EP	Ergastoplasma	RE	Einschnitt zwischen zwei sezernierenden Zellen
FO	<i>Foramen occipitalis</i>	RH	Rhabdorium
GG	Unpaarer Speichelgang	RZ	Druesenzelle im Ruhestadium
GR	Granulas	SB	Suboesophagialganglion
GT	Thorakalganglion	SB ₃	Drittes Segment des Suboesophagialganglions
GZ	Zellgrenze	SE	Sekret
HI	Hilus	SG et SC'	Speichelgang
HP	Hypopharynx	SH	Sehne
IN	Darm	SK	Saugkanal
LA	Labium	SP	Speichelpumpe
ME	Mesenteron	SP ₁ et SP ₂	Erster und zweiter Spaltraum des Hilus
MI	Mitochondrien	SV	Erstes Sternventil
MK	Muskelkerne	SZ	Druesenzellen in voller merokriner Sekretion
MP	Myoplasma	TH	Tracheole
MS	Merokrine Sekretionskugel	TK	Kern der Tracheolenzelle
MU	Muskeln	TO	Tonofibrillen
MU ₁	<i>musculus retractor maxillae</i>	TR	Trachee
MU ₂	<i>musculus retractor mandibulae</i>	TR'	Linke Kopftrachee
MUR ₁	Netzmuskel der ersten Speicheldruese	VA	Vakuole
MUR ₂	Netzmuskel der zweiten Speicheldruese	VE	Ventil
MUR ₃	Netzmuskel der dritten Speicheldruese	VG	Vergindungsang

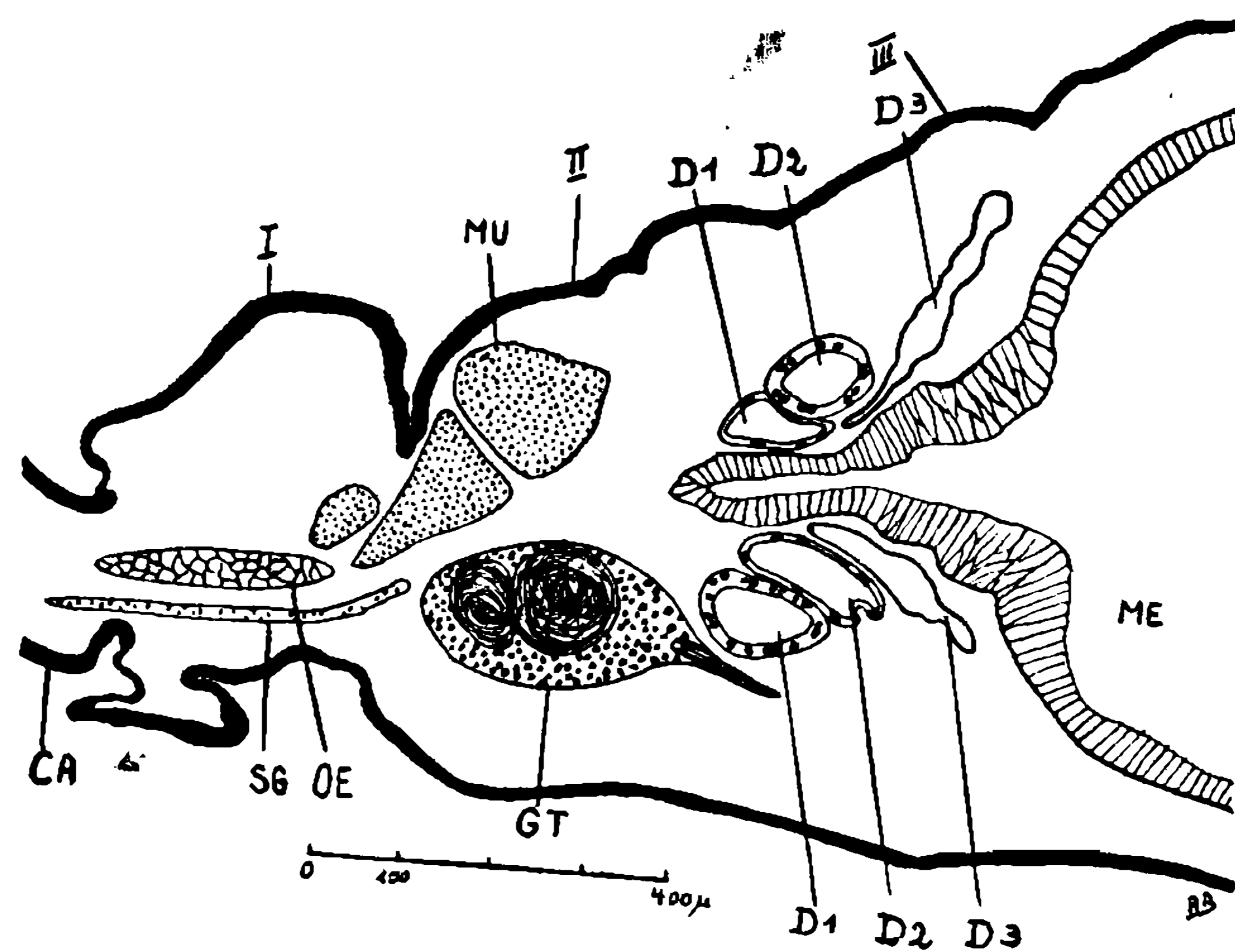


Fig. 1

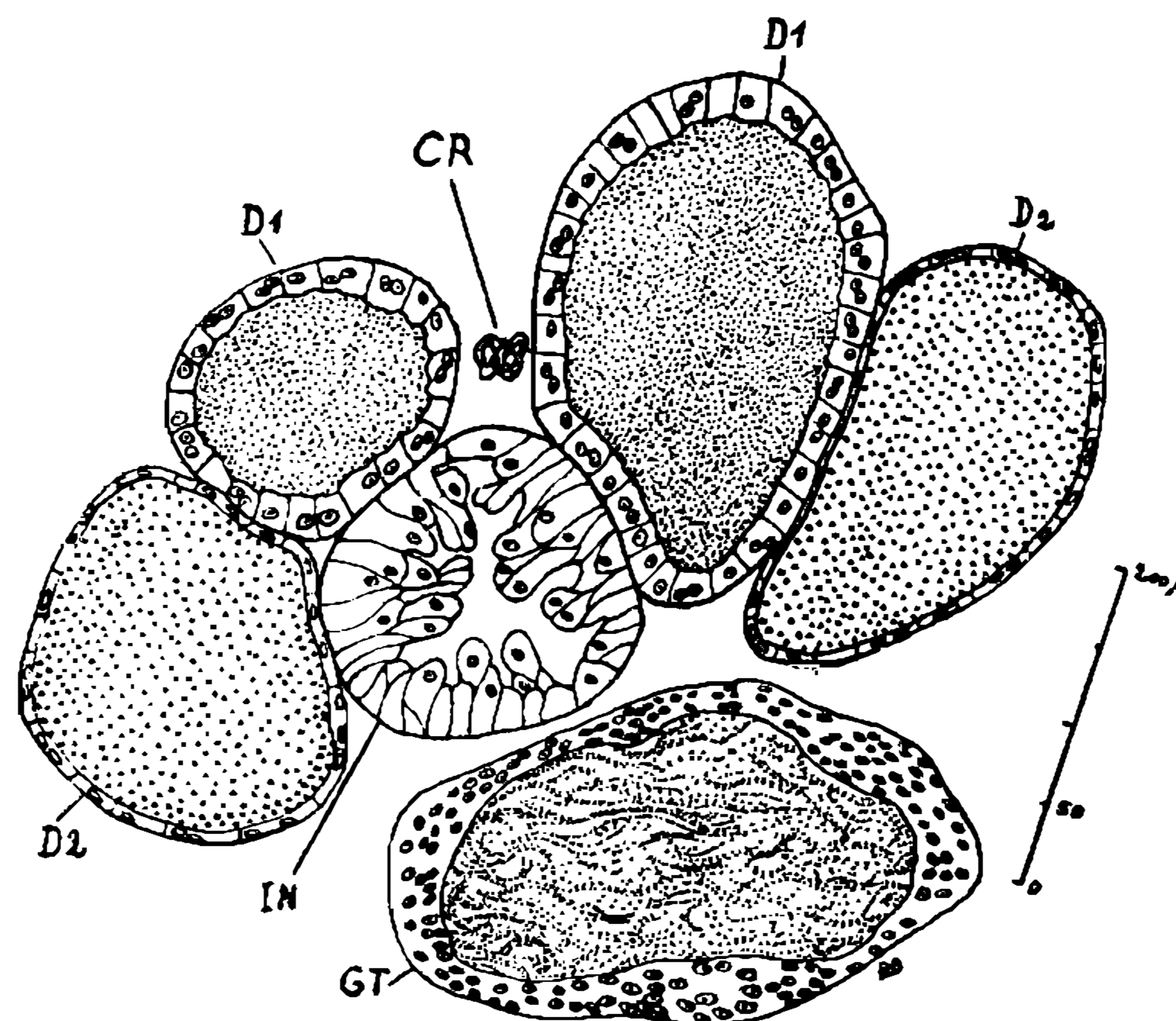


Fig. 2

Fig. 1 — Corte longitudinal medial do tórax com a localização das glândulas salivares.

Fig. 2 — Corte transversal do complexo das glândulas salivares na altura do centro do gânglio torácico.

Fig. 1 — Medianer Laengsschnitt durch den Thorax mit der Lage der Speicheldruesen.

Fig. 2 — Querschnitt durch den Speicheldruesenkomplex in der Hoehe der Mitte des Thorakalganglions.

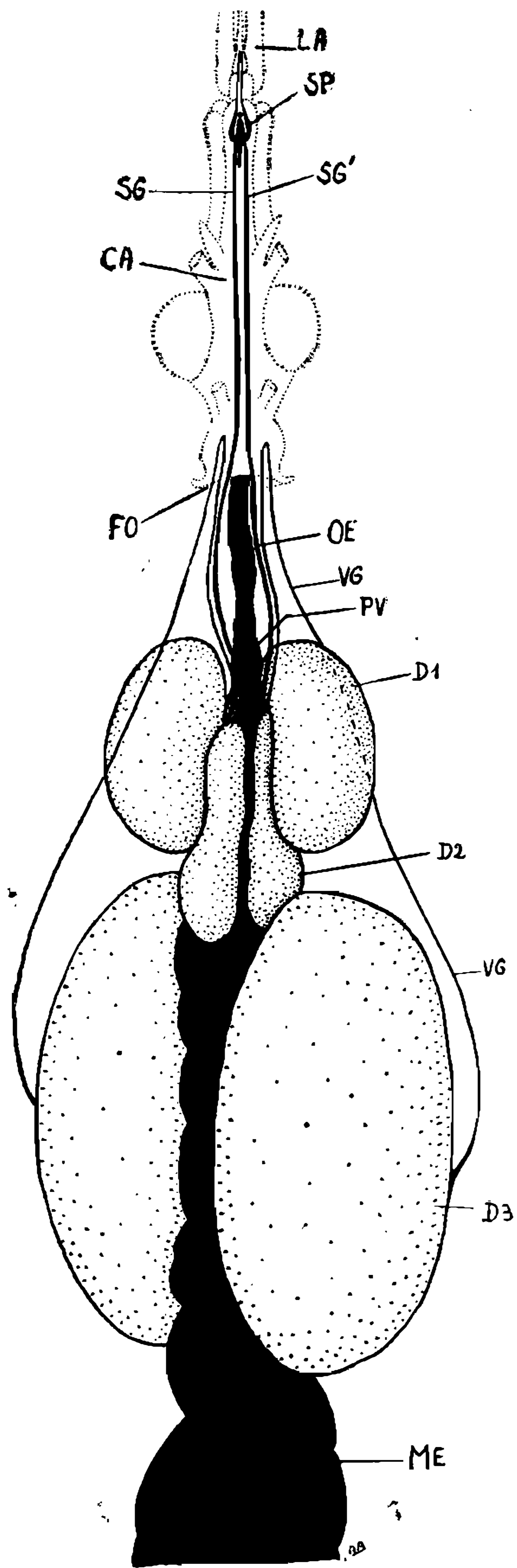


Fig. 3

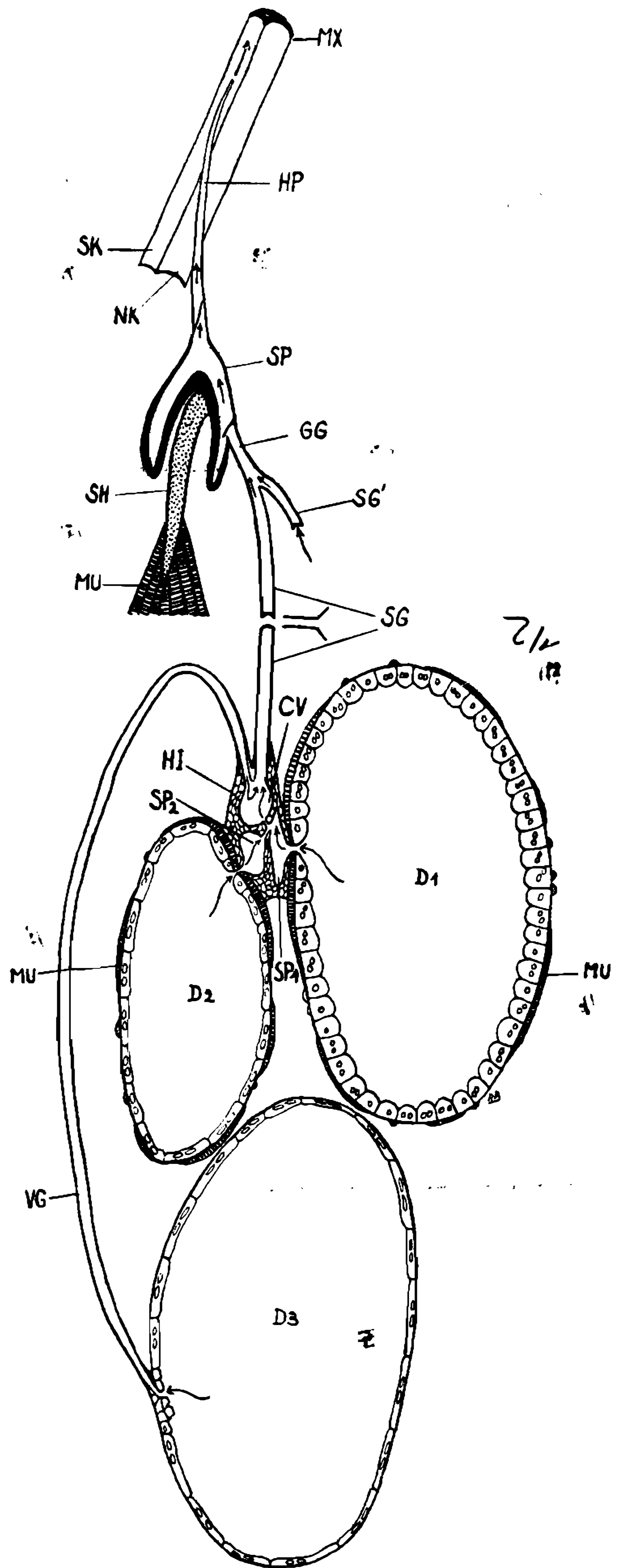


Fig. 4

Fig. 3 — Localização das glândulas salivares no esôfago e proventriculo com canais salivares e bomba salivar.

Fig. 4 — Esquema do corte longitudinal do sistema salivar completo.

Fig. 3 — Lage der Speicheldrüesen am Oesophagus und Proventrikel mit Speicheldrüeskanälen und Speichelpumpe.

Fig. 4 — Schematischer Längsschnitt durch das gesamte Speichelsystem.

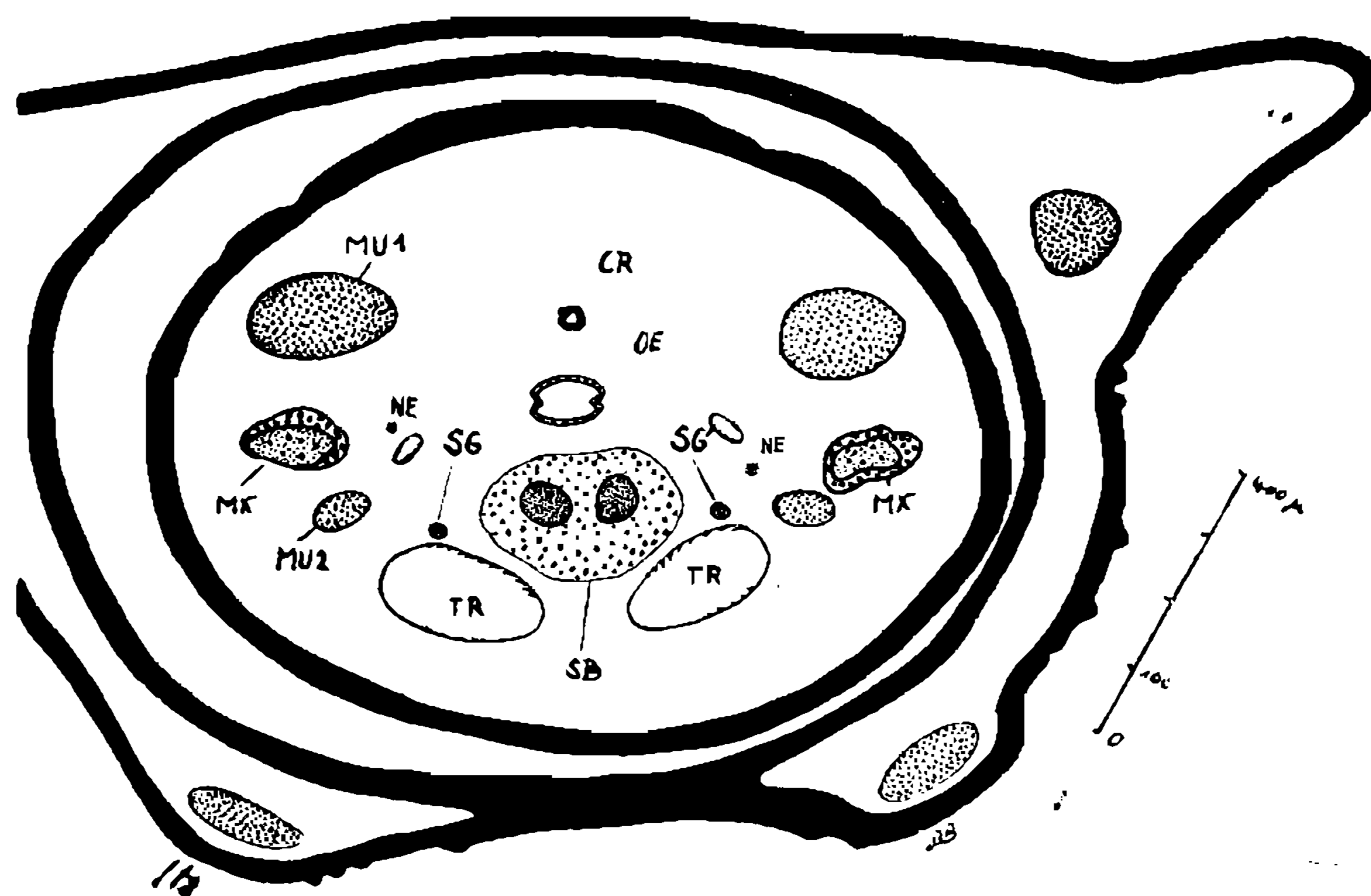


Fig. 5

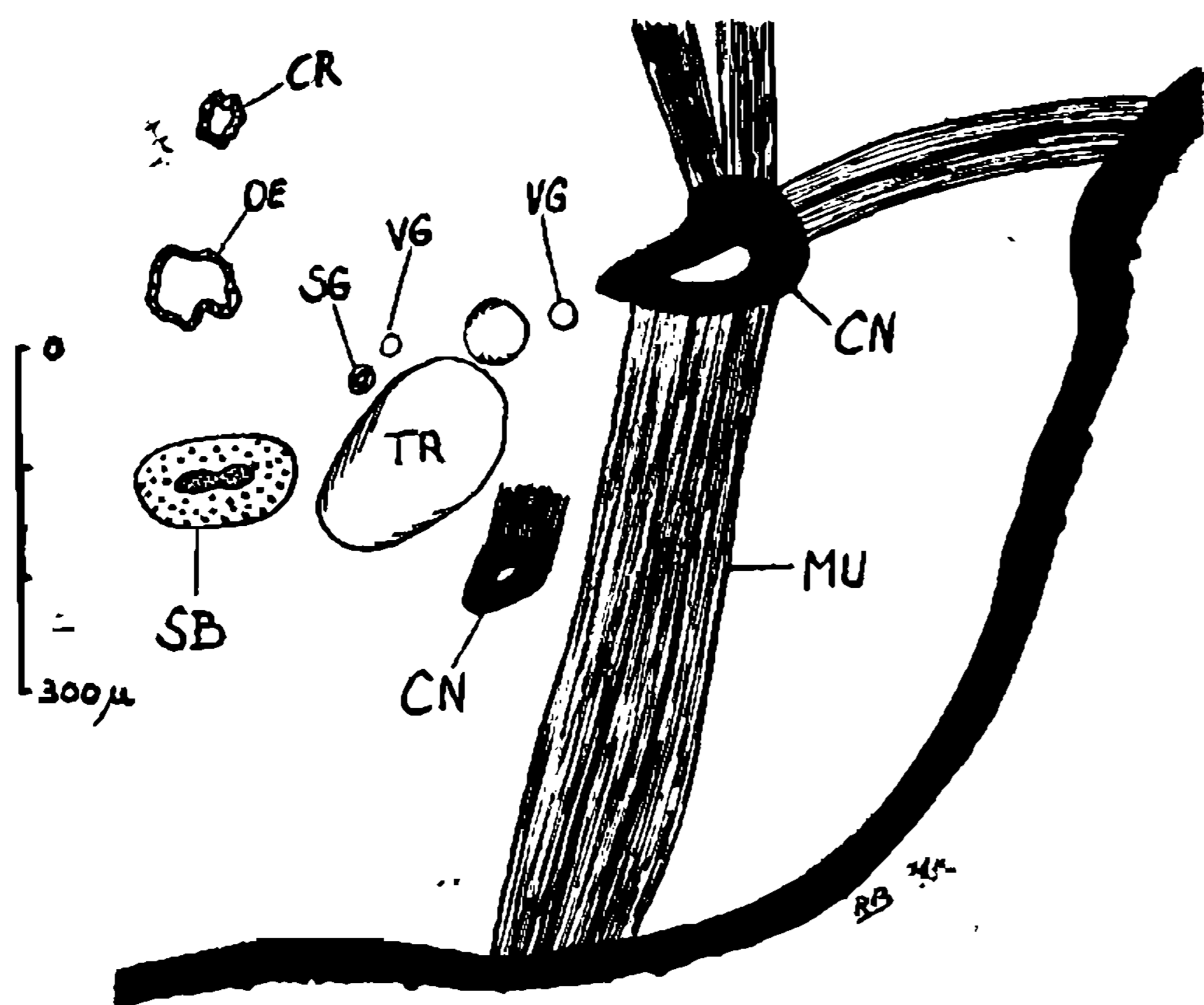


Fig. 6

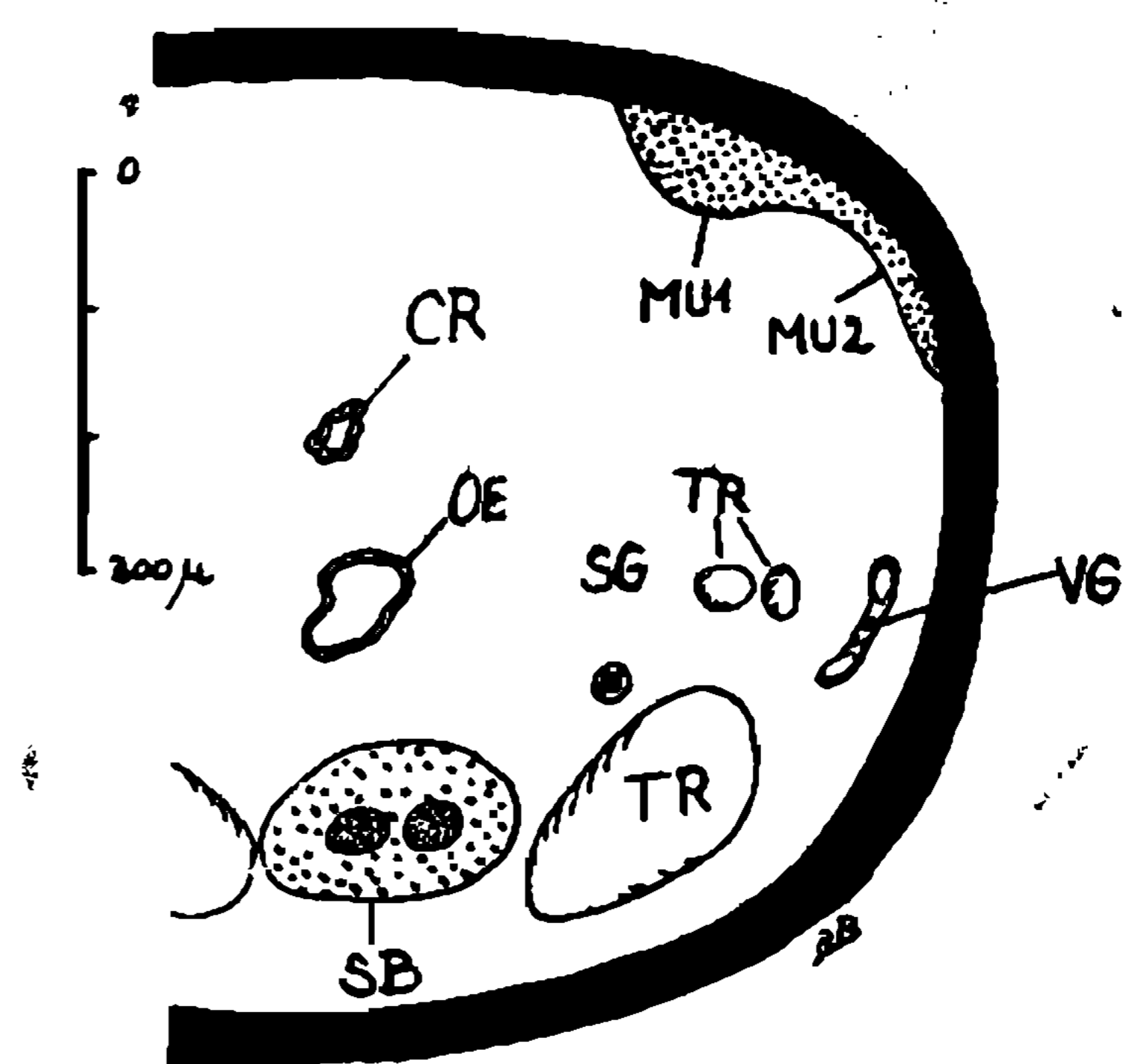


Fig. 7

Fig. 5-7 — Cortes transversais da região cervical.

Fig. 5 na altura do último conectivo do gânglio subesofágial

Fig. 6 na altura da última comissura do gânglio subesofágial

Fig. 7 na altura do segundo conectivo do gânglio subesofágial

Fig. 5-7 — Querschnitte durch die Halsregion:

Fig. 5 in Höhe des letzten Konnektivs des Unterschlundganglions.

Fig. 6 in Höhe der letzten Kommissur des Unterschlundganglions.

Fig. 7 in Höhe des mittleren Konnektivs des Unterschlundganglions.

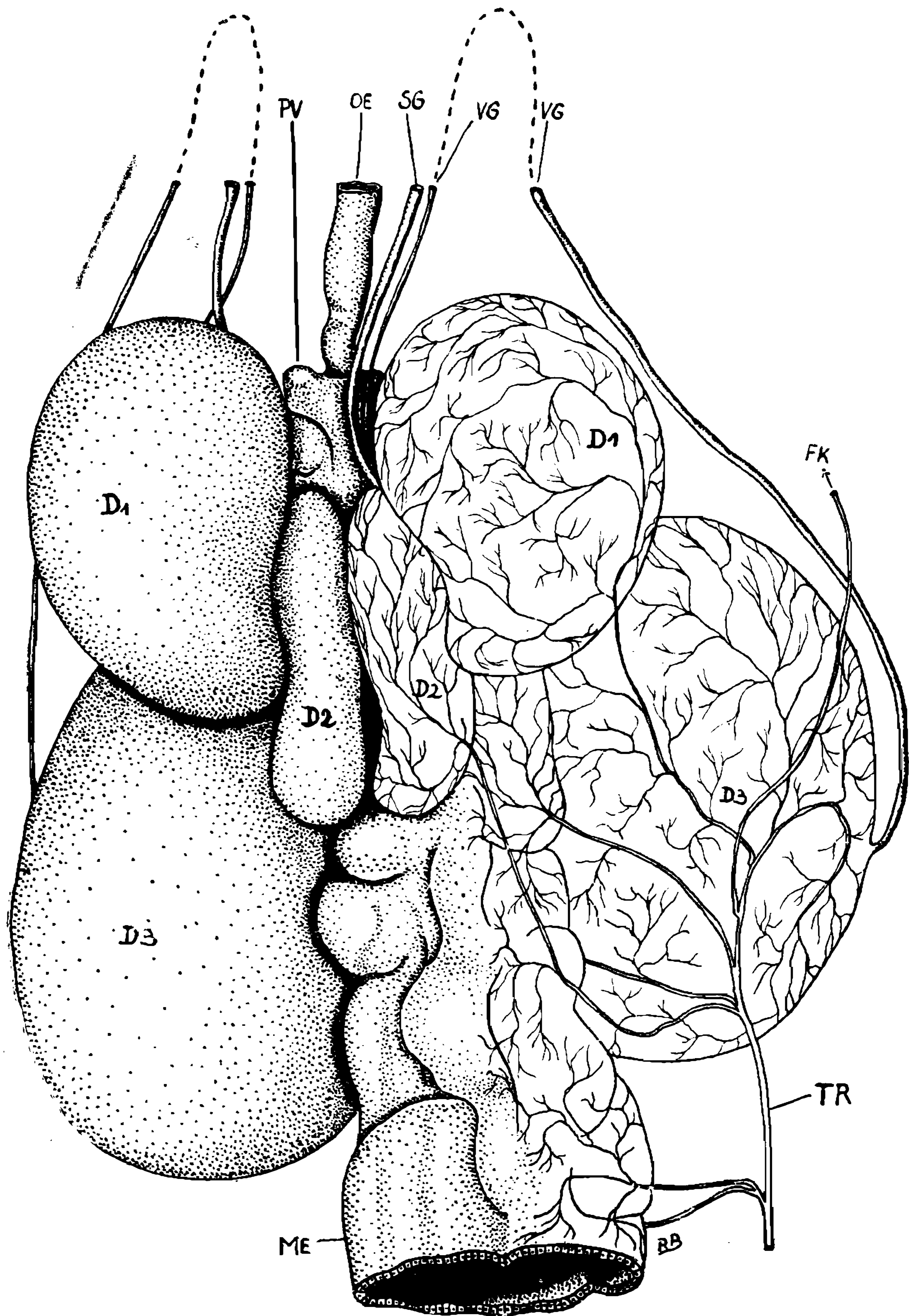


Fig. 8

Fig. 8 — Localização das glândulas salivares no esôfago e proventriculo com as ramificações do ramo da traquéia.

Fig. 8 — Lage der Speicheldrüesen am Oesophagus und Proventrikel mit den Verzweigungen des Tracheenastes.

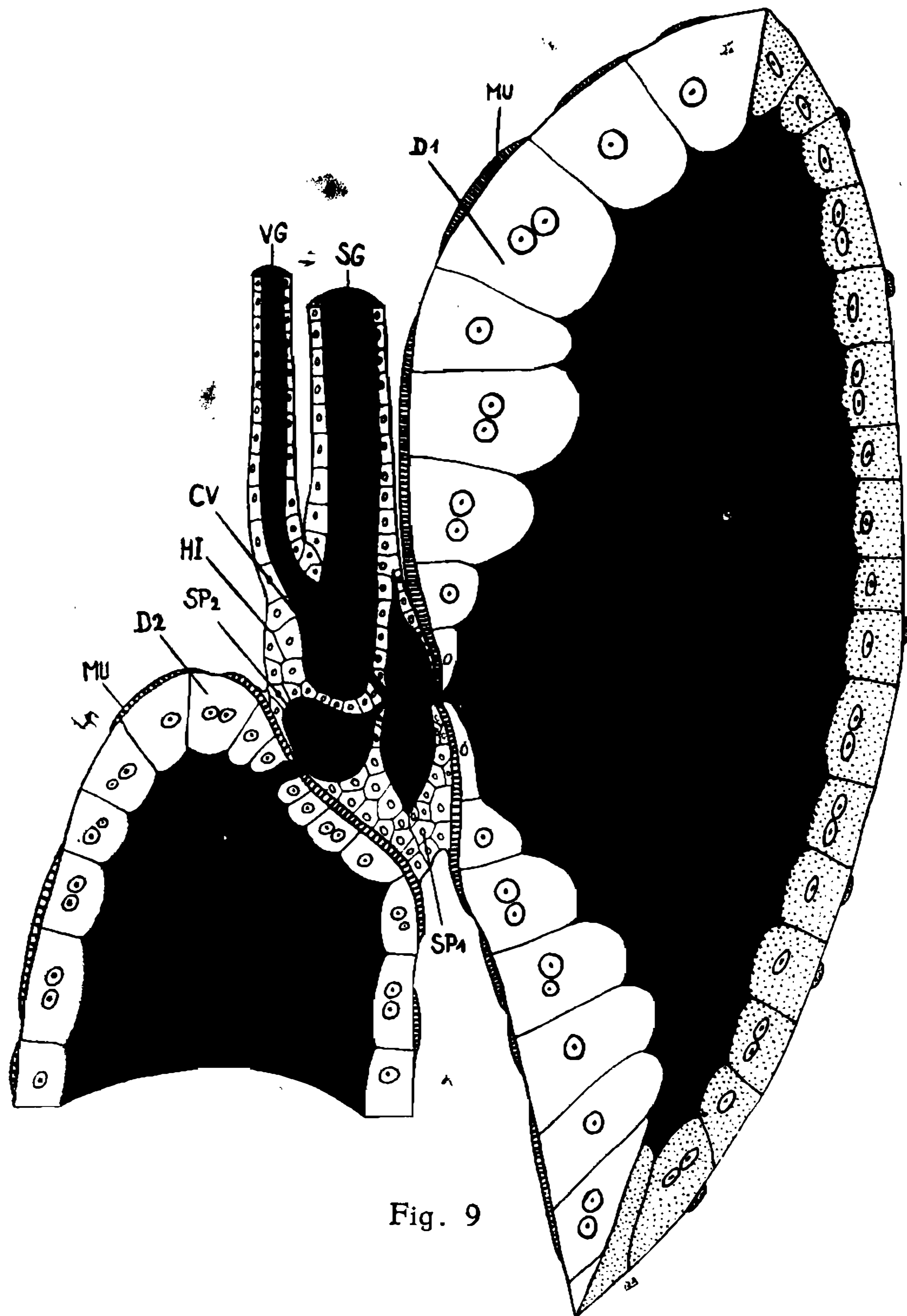


Fig. 9

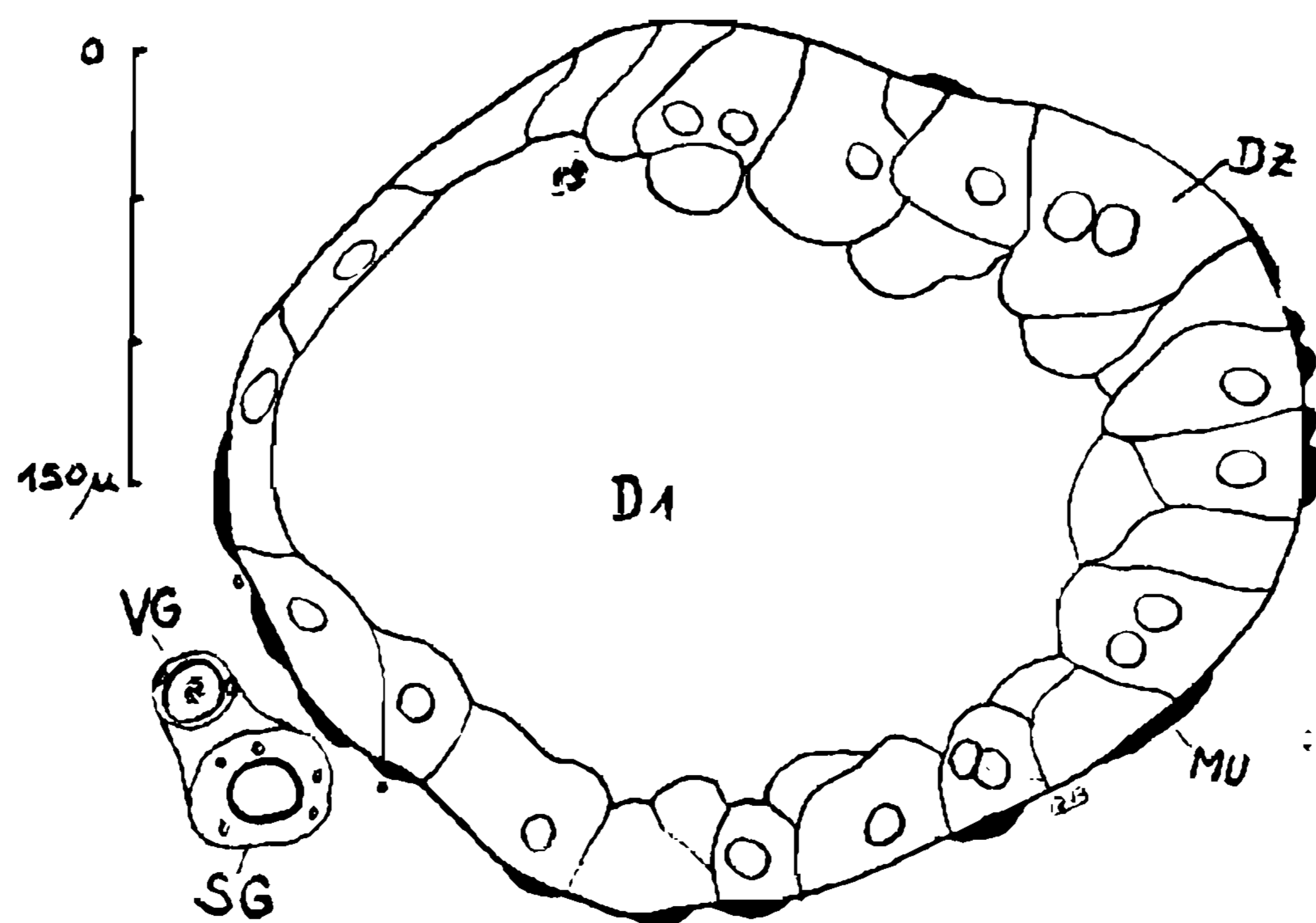


Fig. 10

Fig. 9 — Corte longitudinal do hilo entre D1 e D2.

Fig. 10-21 — Série de cortes longitudinais do hilo. Explicações veja texto.

Fig. 9 — Laengsschnitt durch den Hilus zwischen D1 und D2.

Fig. 10-21 — Querschnittserie durch den Hilus (Erklärung siehe Text).

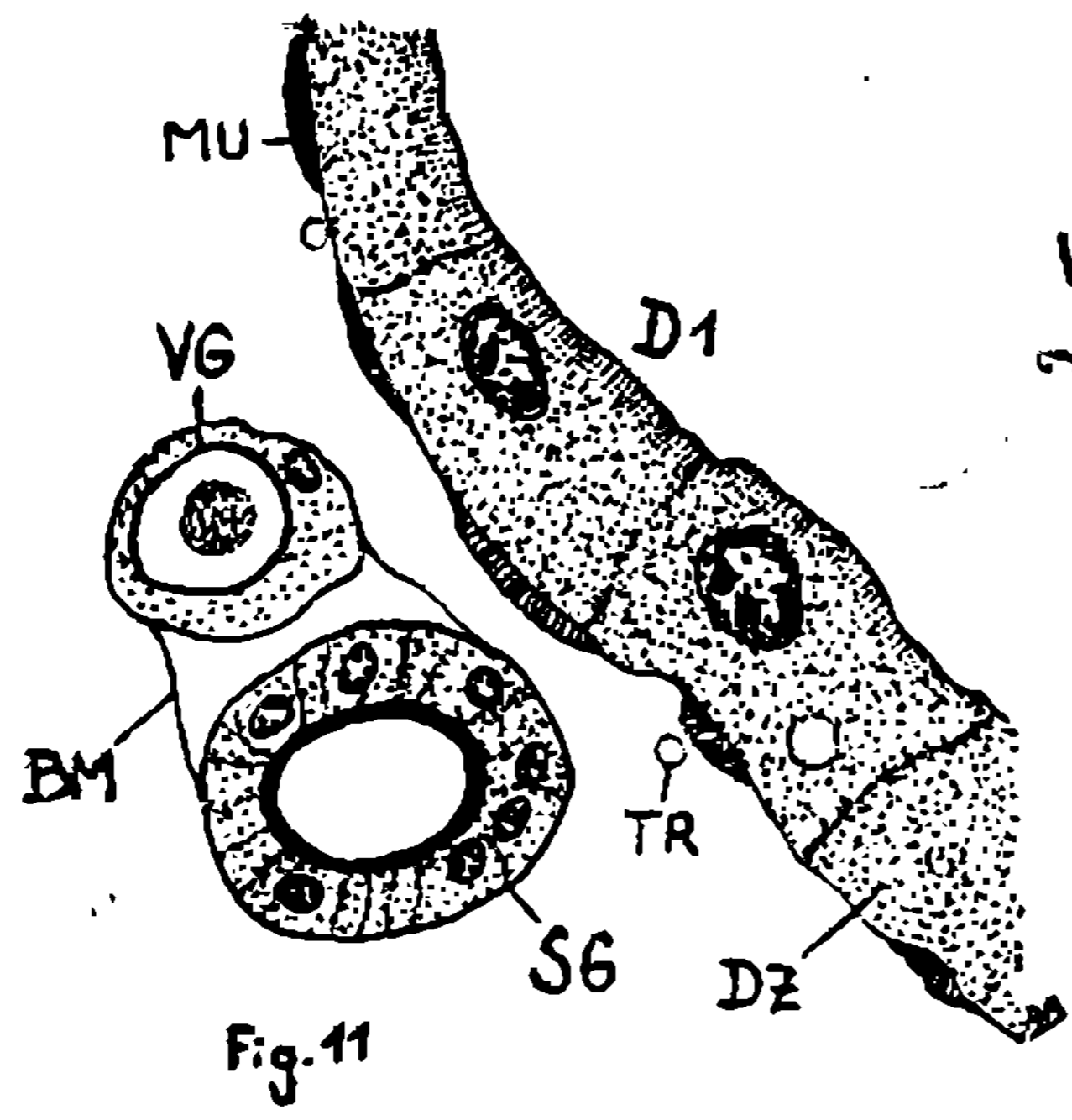


Fig. 11

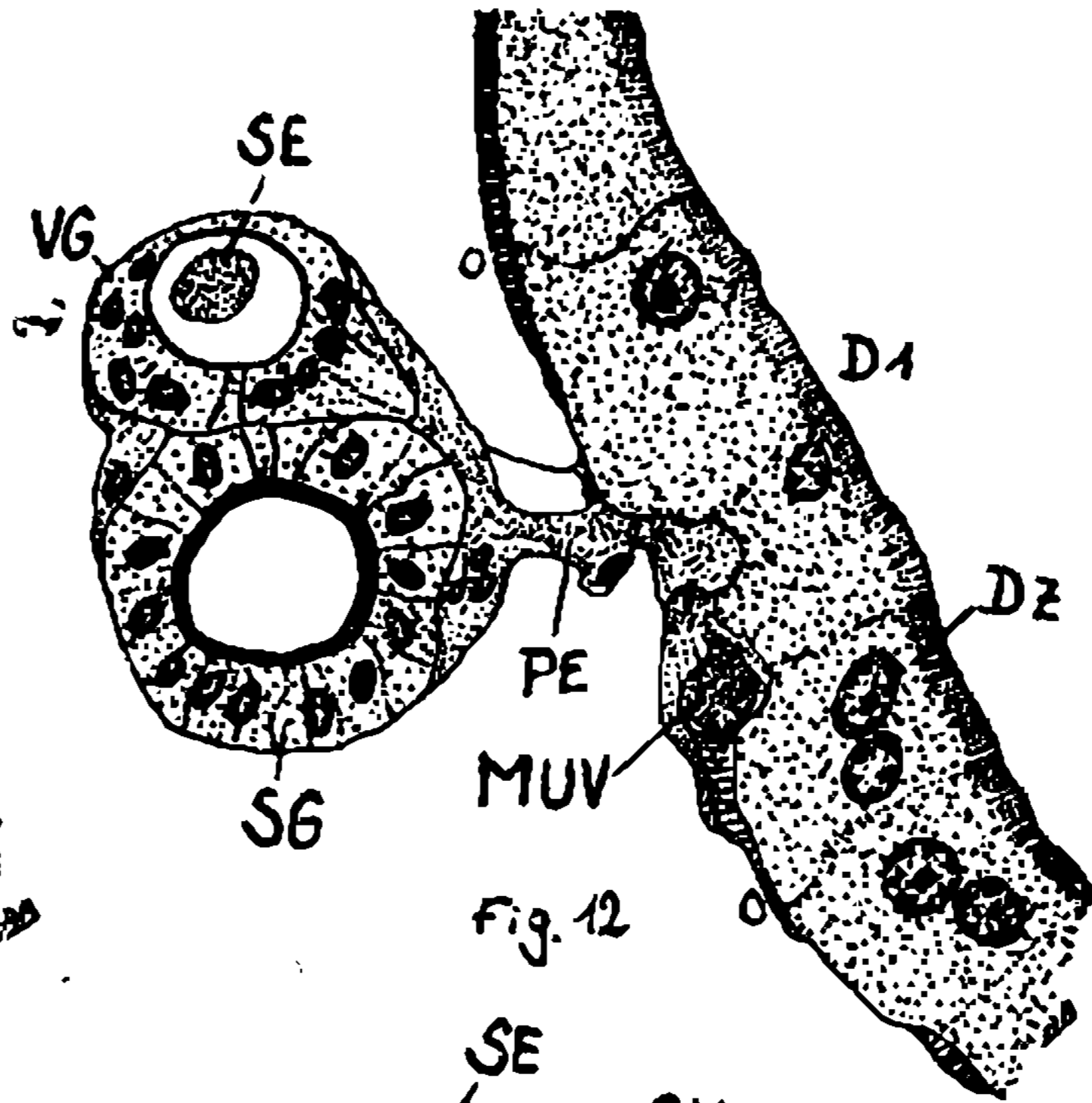


Fig. 12

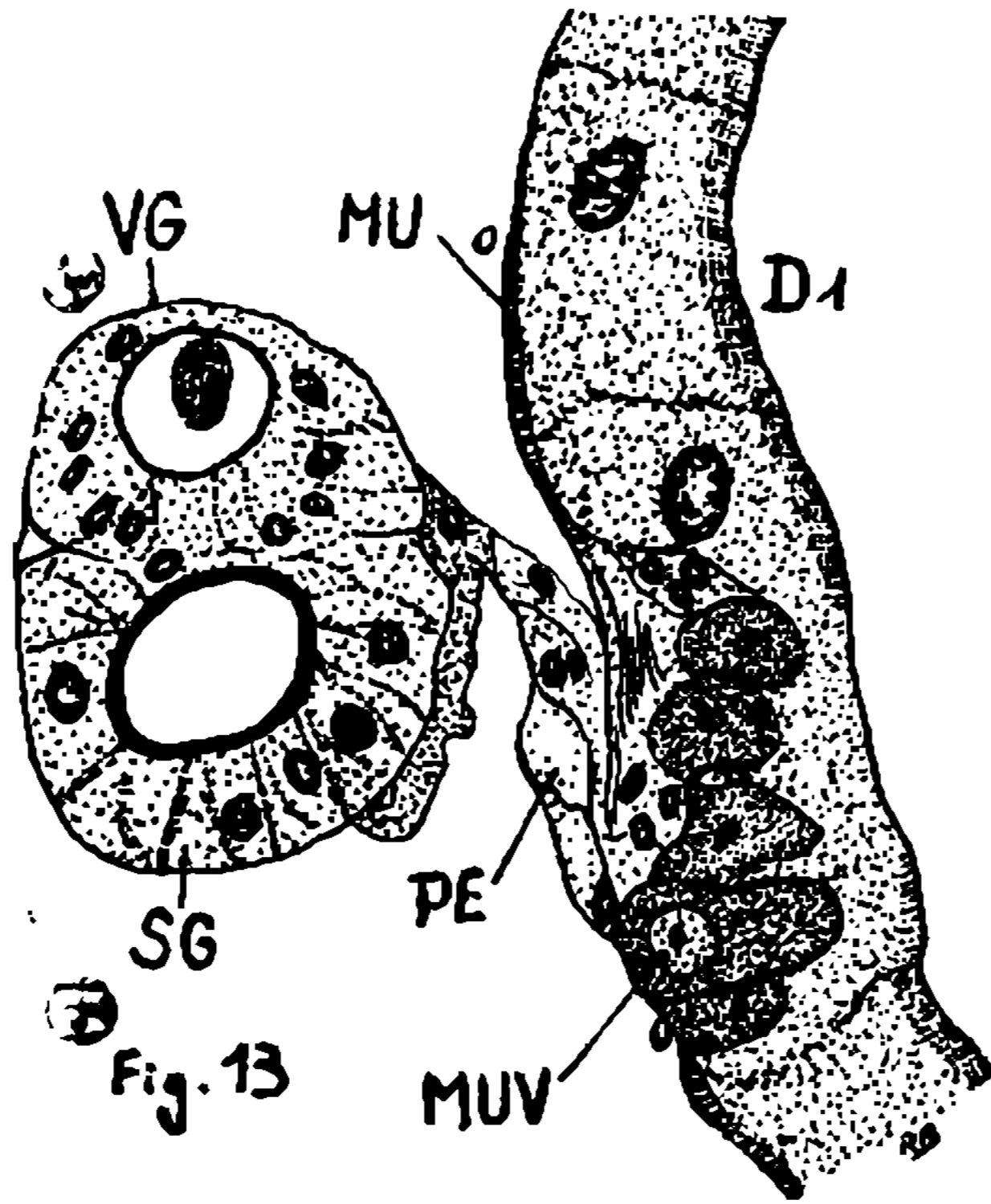


Fig. 13

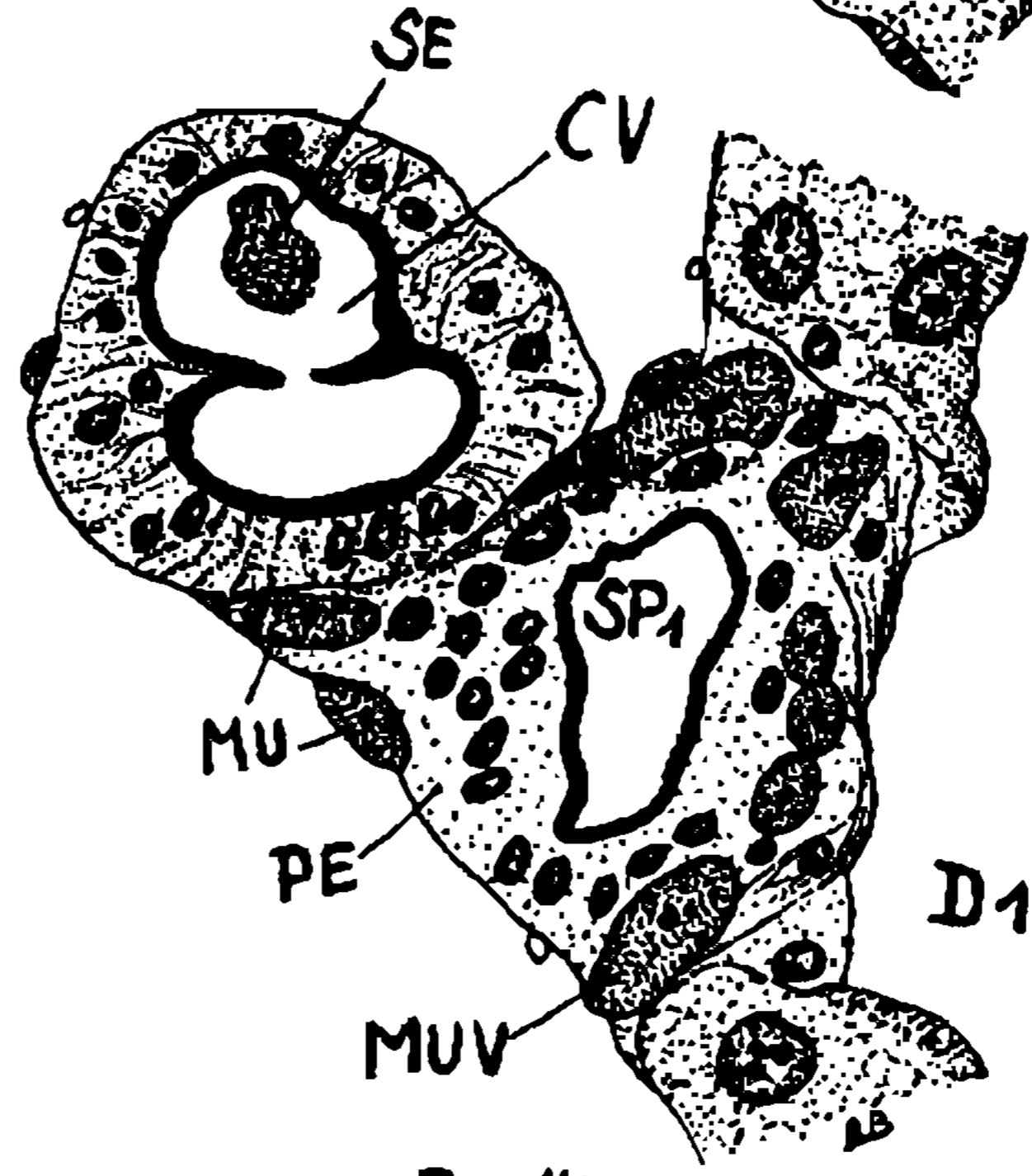


Fig. 14

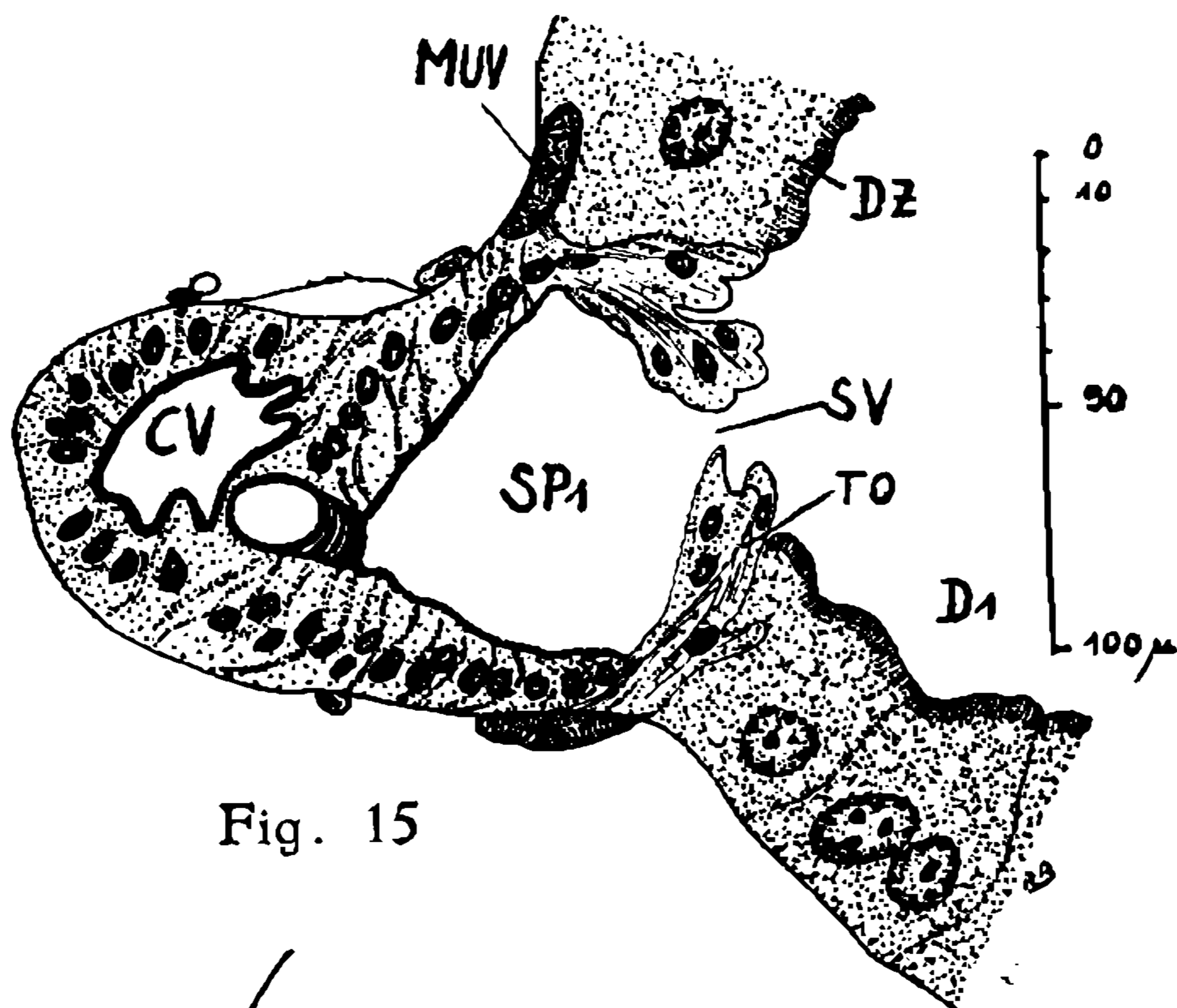


Fig. 15

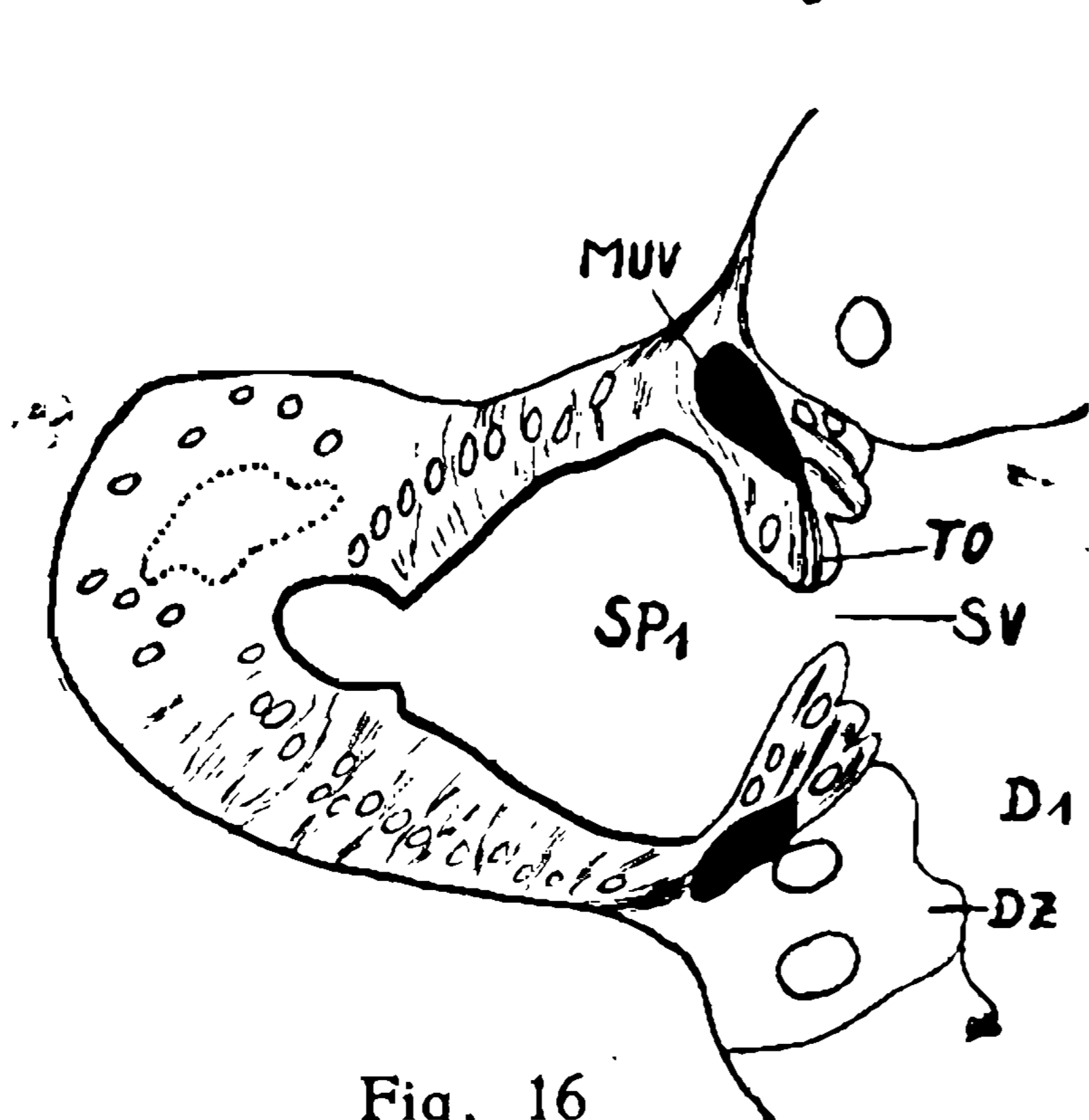


Fig. 16

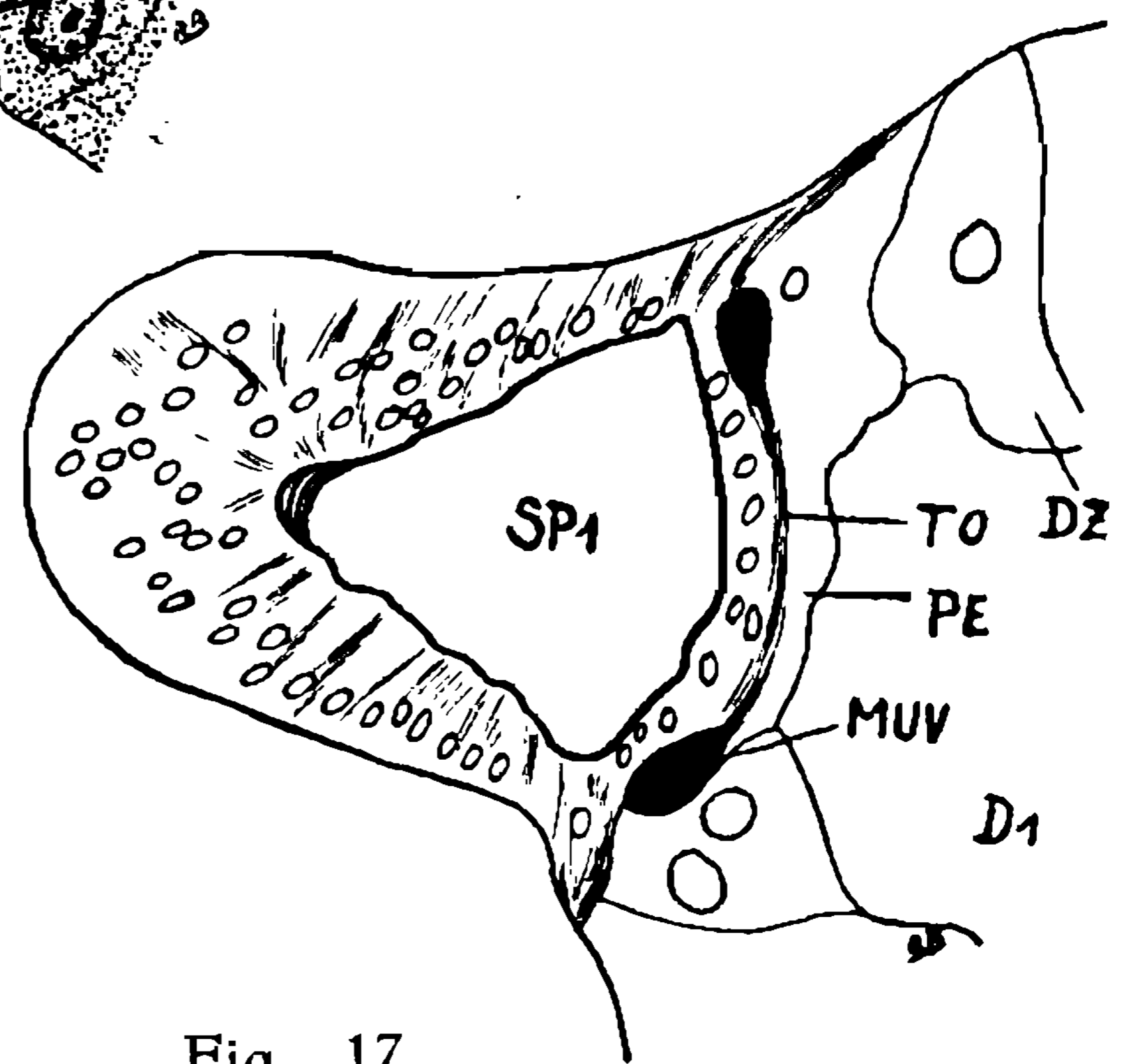


Fig. 17

Figs. 11-17

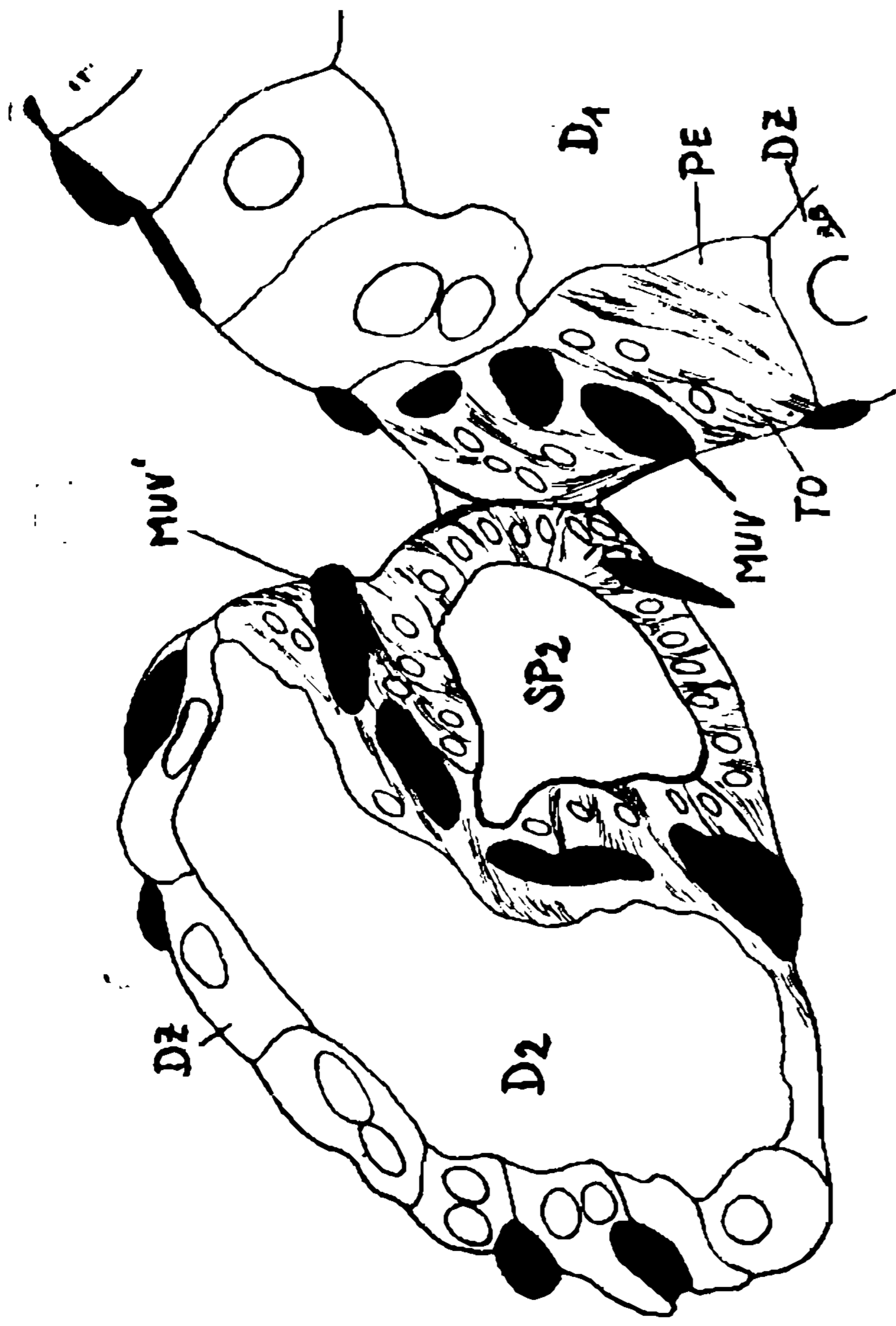


Fig. 20

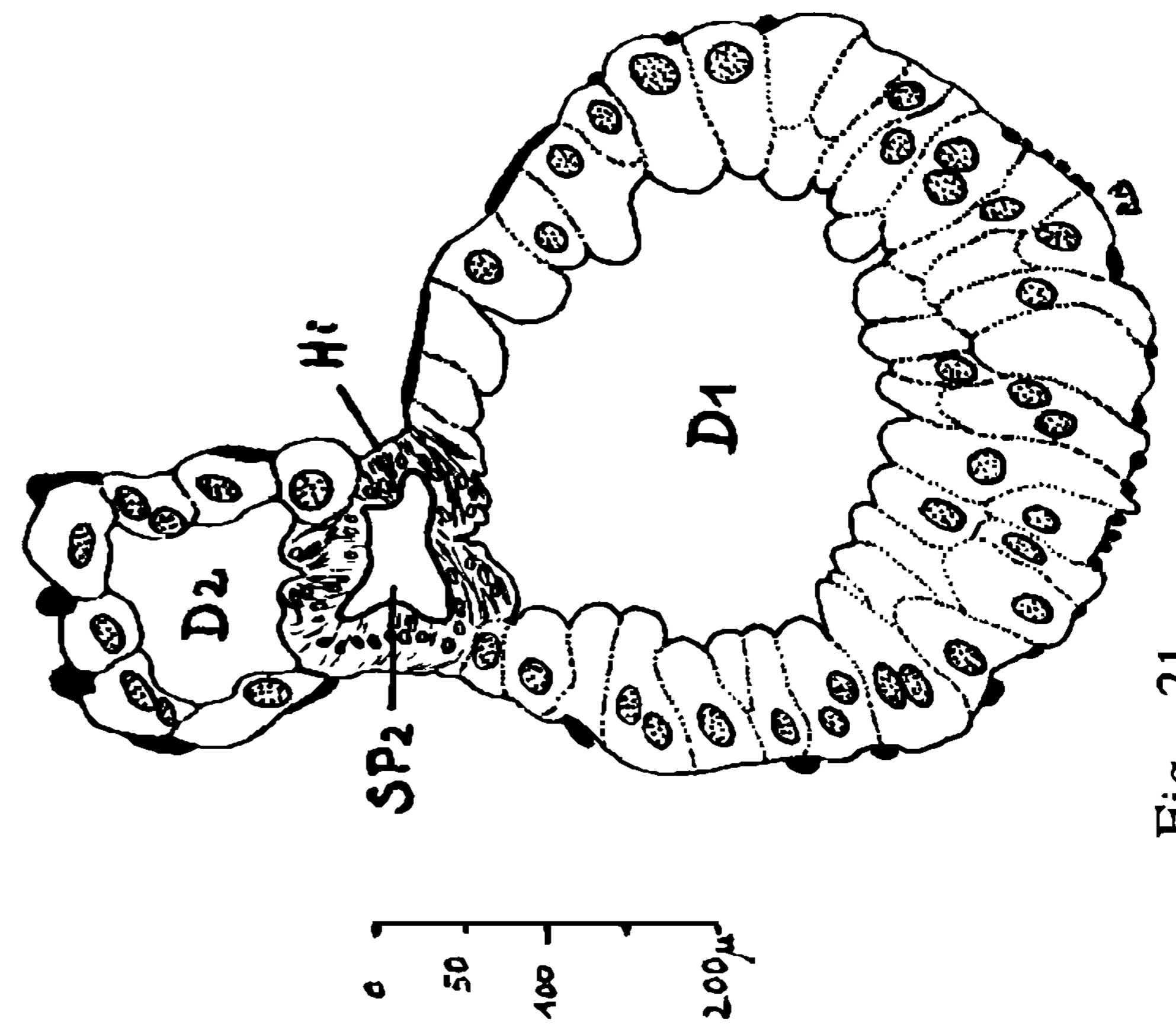


Fig. 21

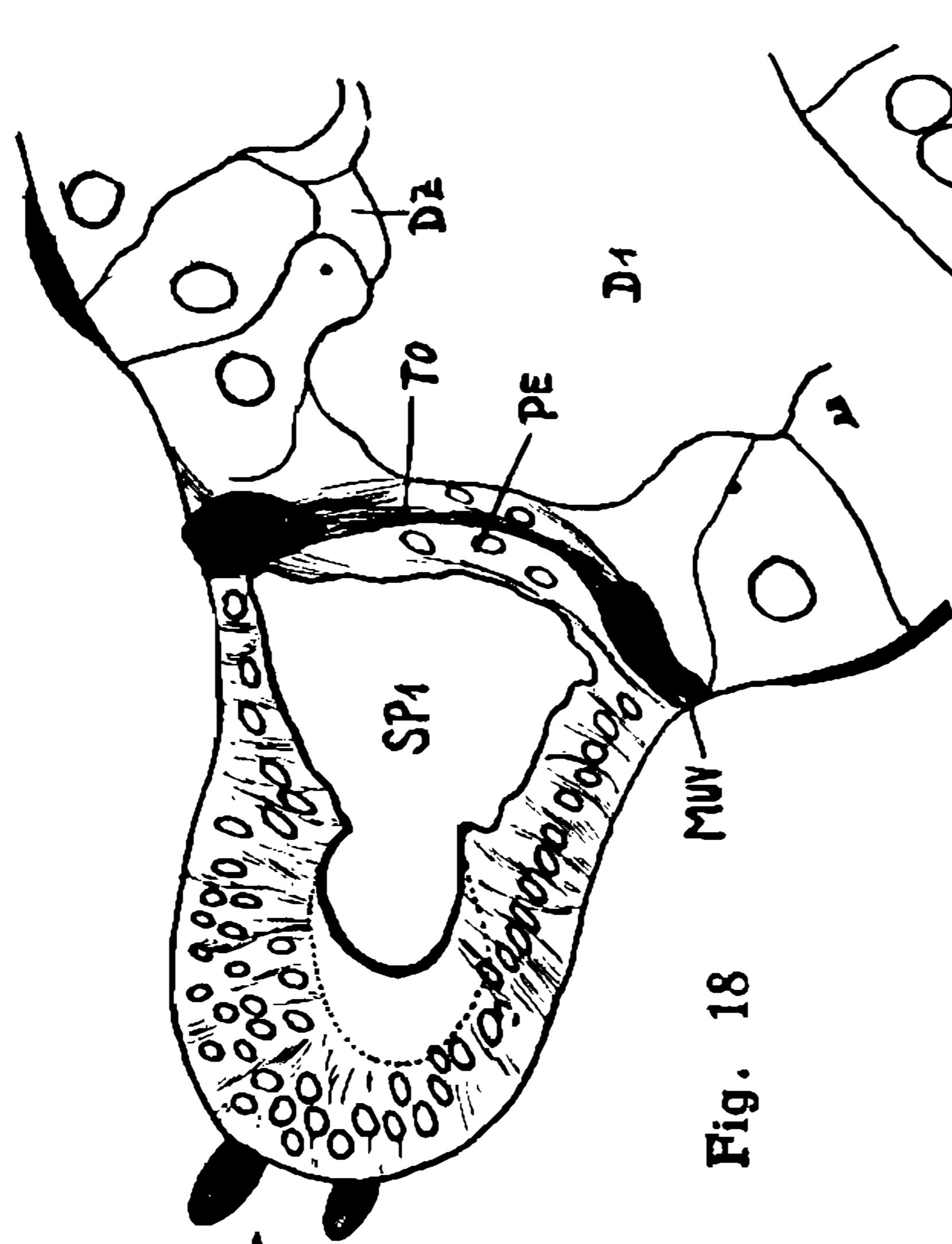


Fig. 18

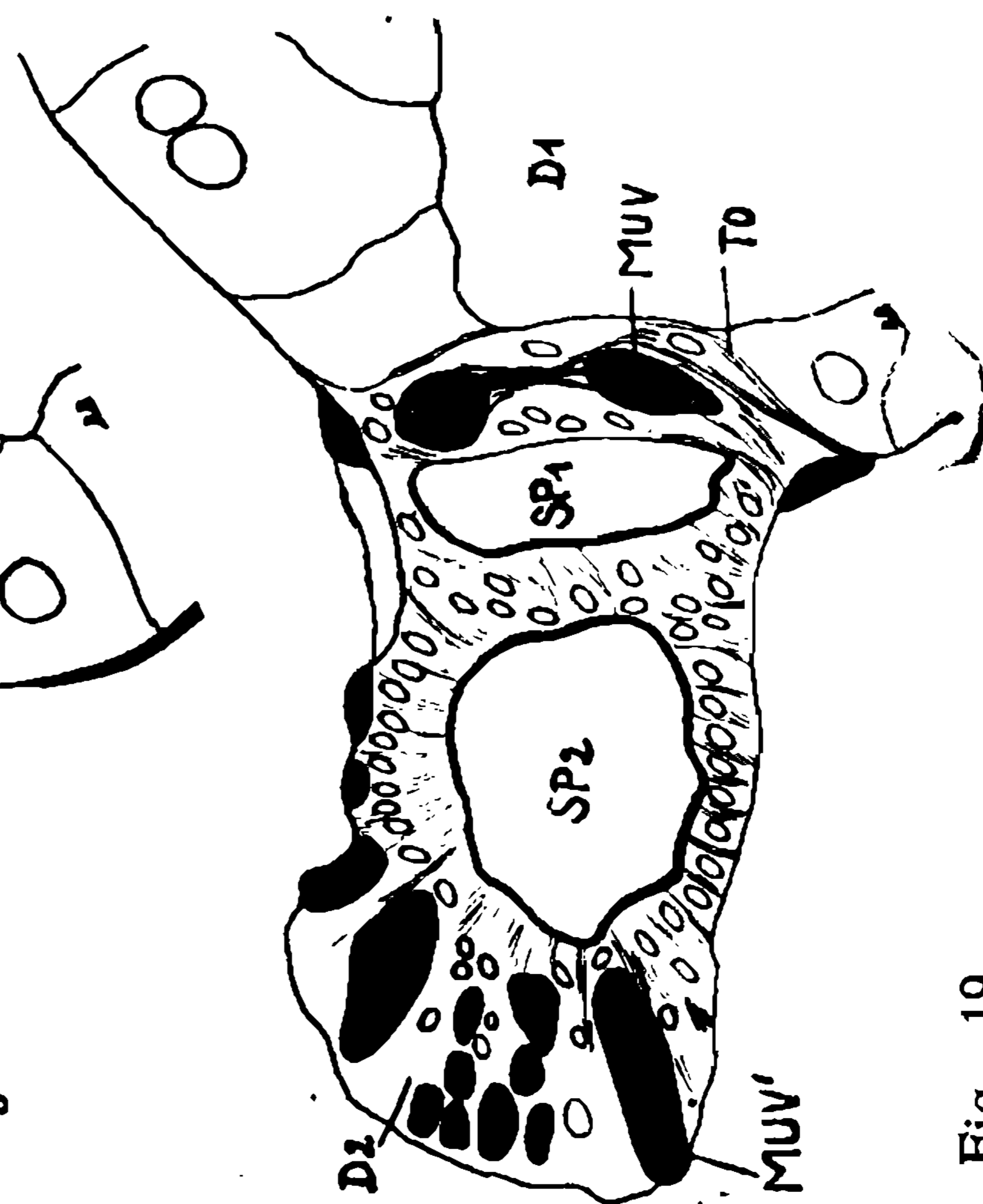


Fig. 19

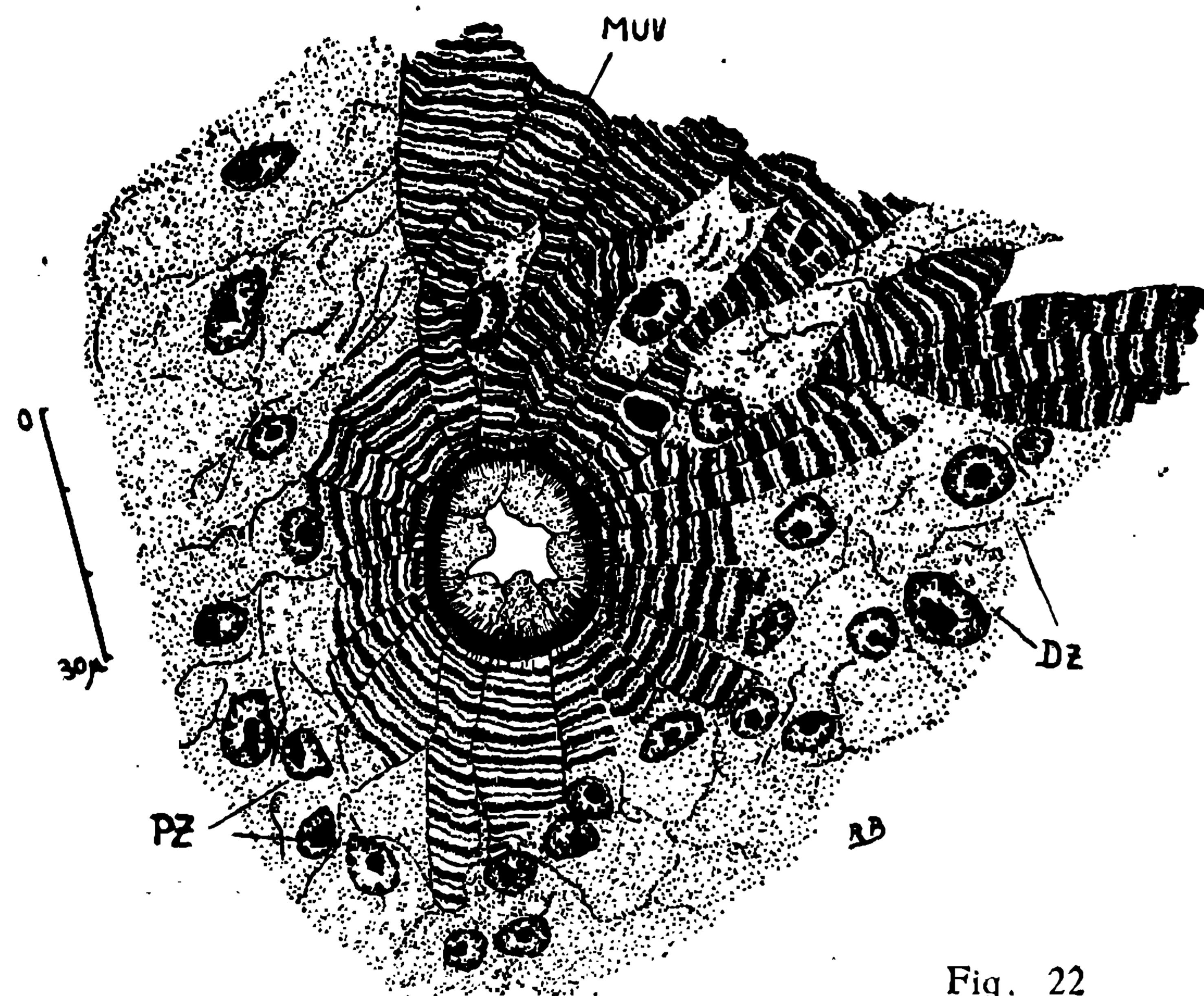


Fig. 22

Fig. 22 — Válvula-estelar entre hilo e D 2.

Fig. 23 — Fios musculares isolados da superfície de D 1.

Fig. 24 — Parte do gânglio subesofágico com nervo labial e *nervus glandulae salivaris* encostando-se ao canal salivar principal.

Fig. 22 — Sternventil vom Hilus zur D 2.

Fig. 23 — Isolierte Muskelfasern von der Oberflaeche von D 1.

Fig. 24 — Teil des Suboesophagialganglion mit abzweigendem Labialnerv und *nervus glandulae salivaris*, der sich dem Hauptspeichelgang anlegt.



Fig. 23

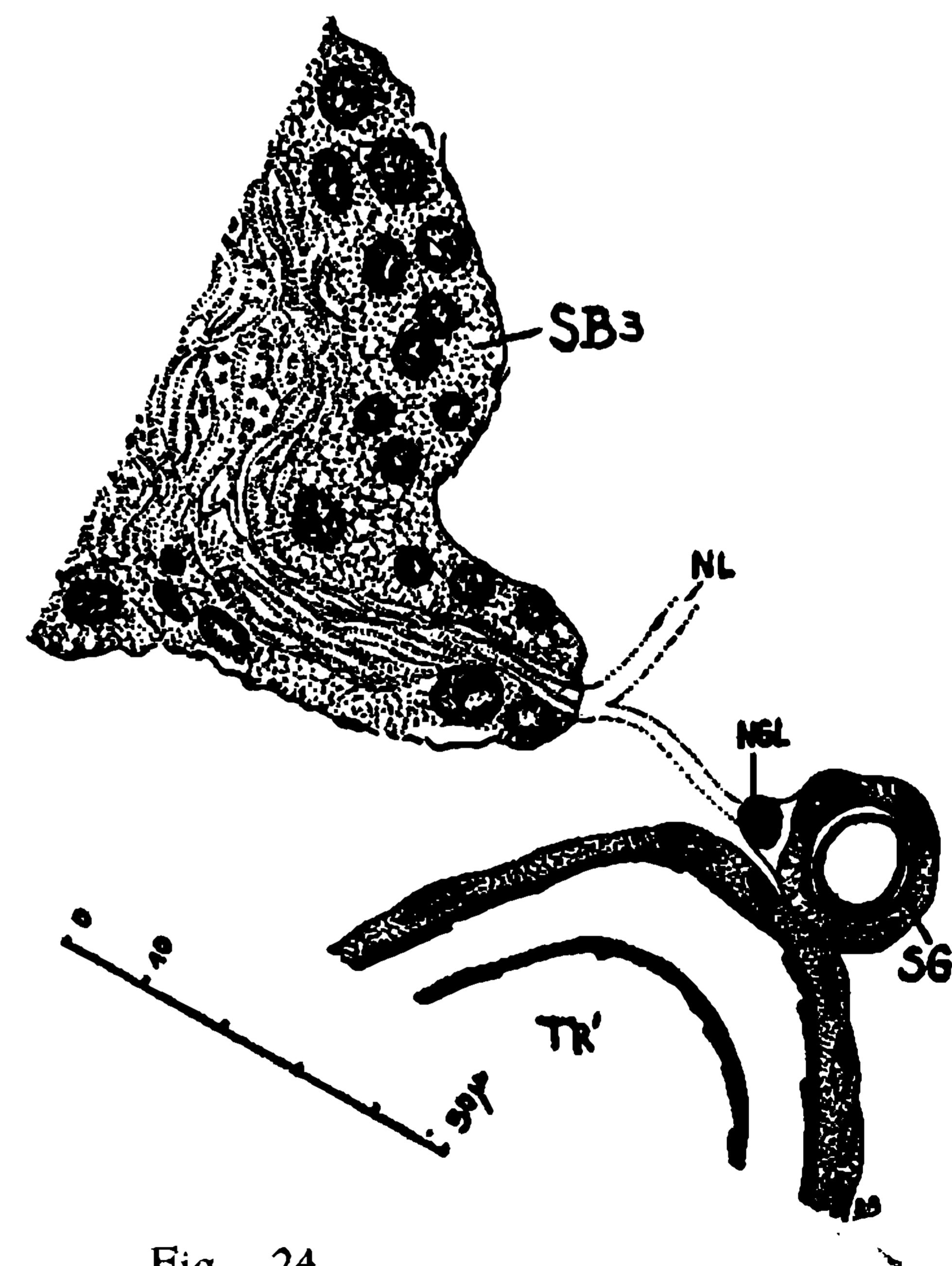


Fig. 24

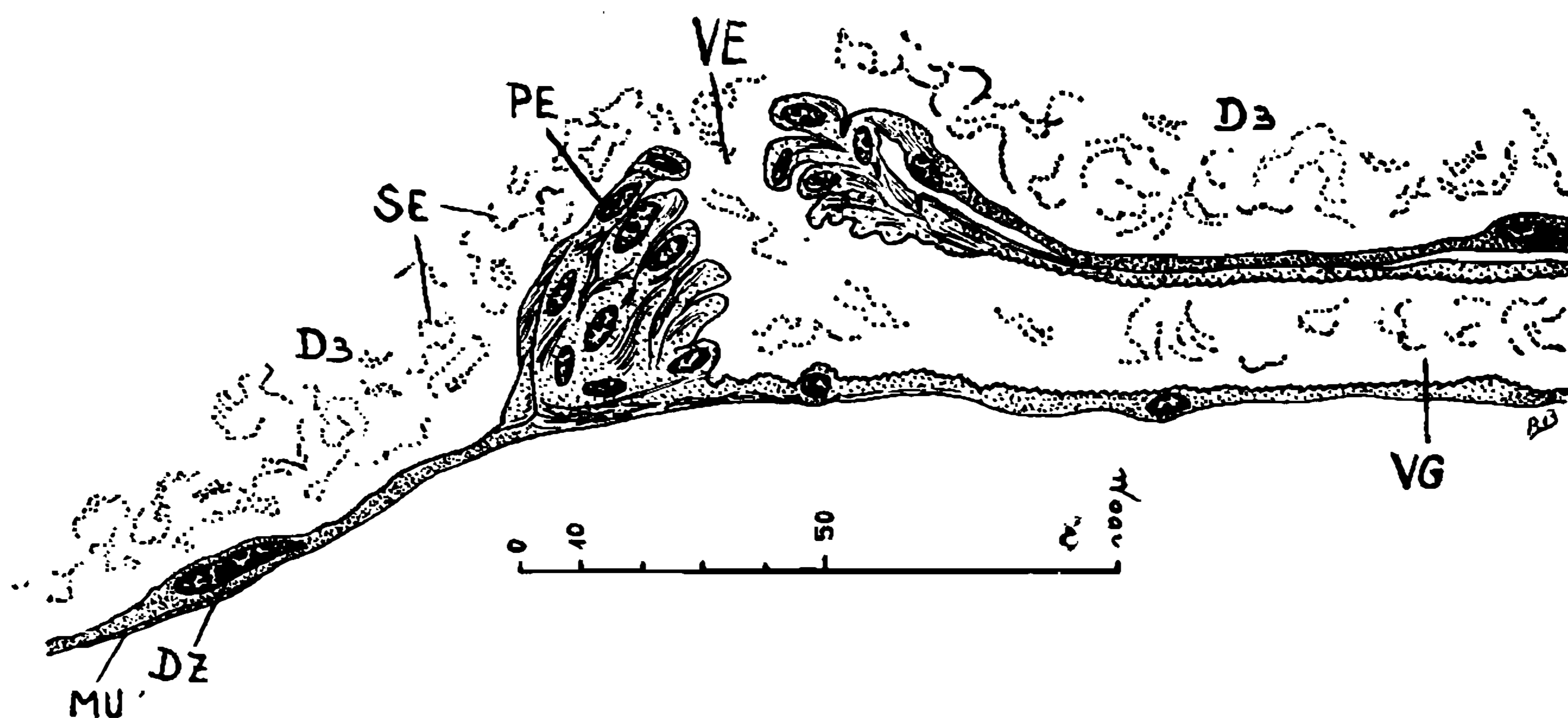


Fig. 25

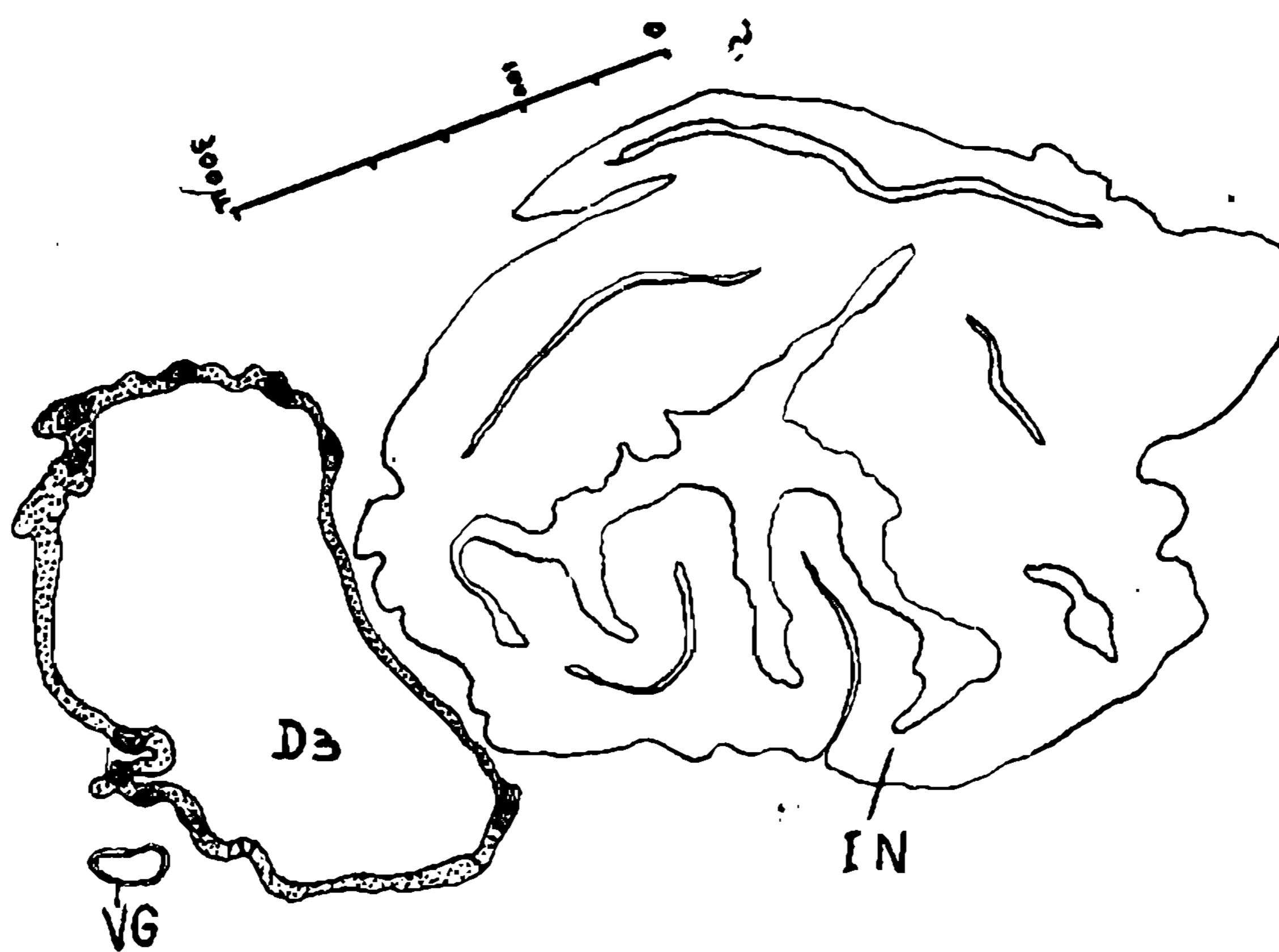


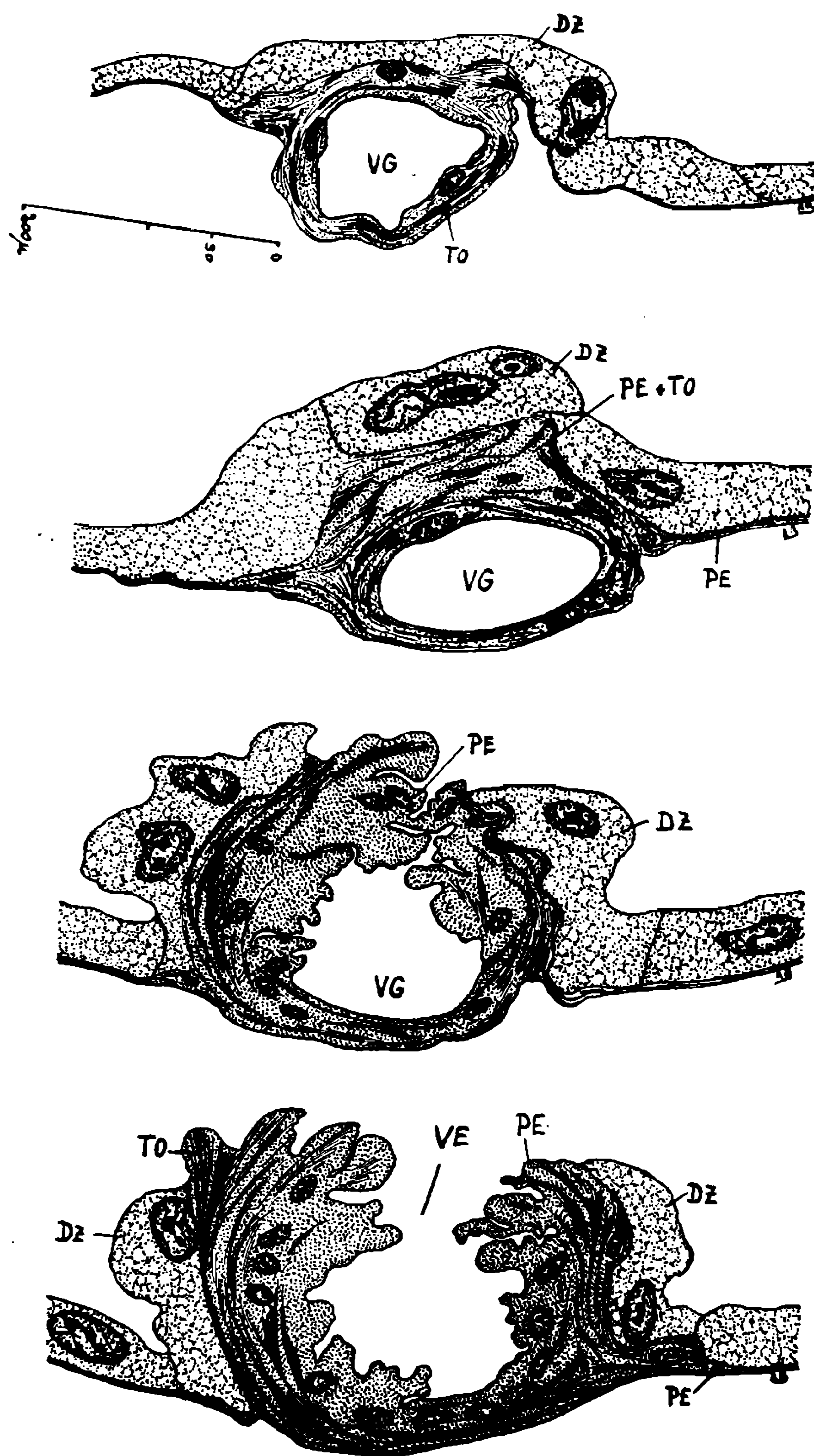
Fig. 26

Fig. 25 — Abertura do canal secundário no lumen de D 3 (válvula).

Fig. 26 — Corte transversal da D 3 com localização do canal secundário pouco antes do desembocamento do mesmo no lumen da glândula.

Fig. 25 — Muendung des Verbindungsganges in das Lumen von D 3 (Ventil).

Fig. 26 — Querschnitt durch D 3 mit Lage des Verbindungsganges kurz vor dessen Muendung in das Druesenlumen.



Figs. 27, 28, 29, 30

Fig. 27-30 — Cortes transversais da válvula da entrada na D 3. Explicações veja texto.

Fig. 27-30 — Querschnitte durch das Ventil am Eingang zur D 3. Erklärung s. Text.

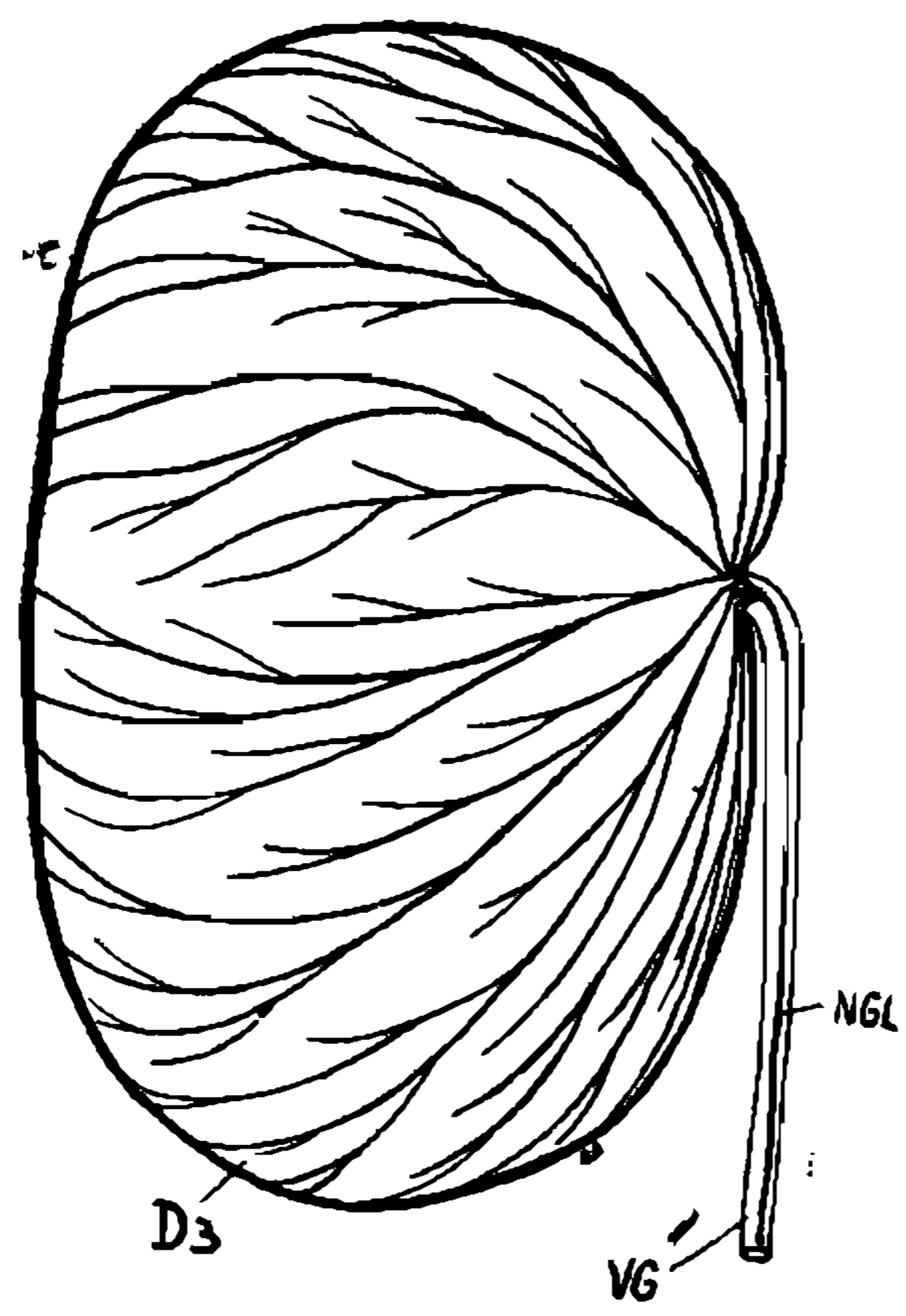
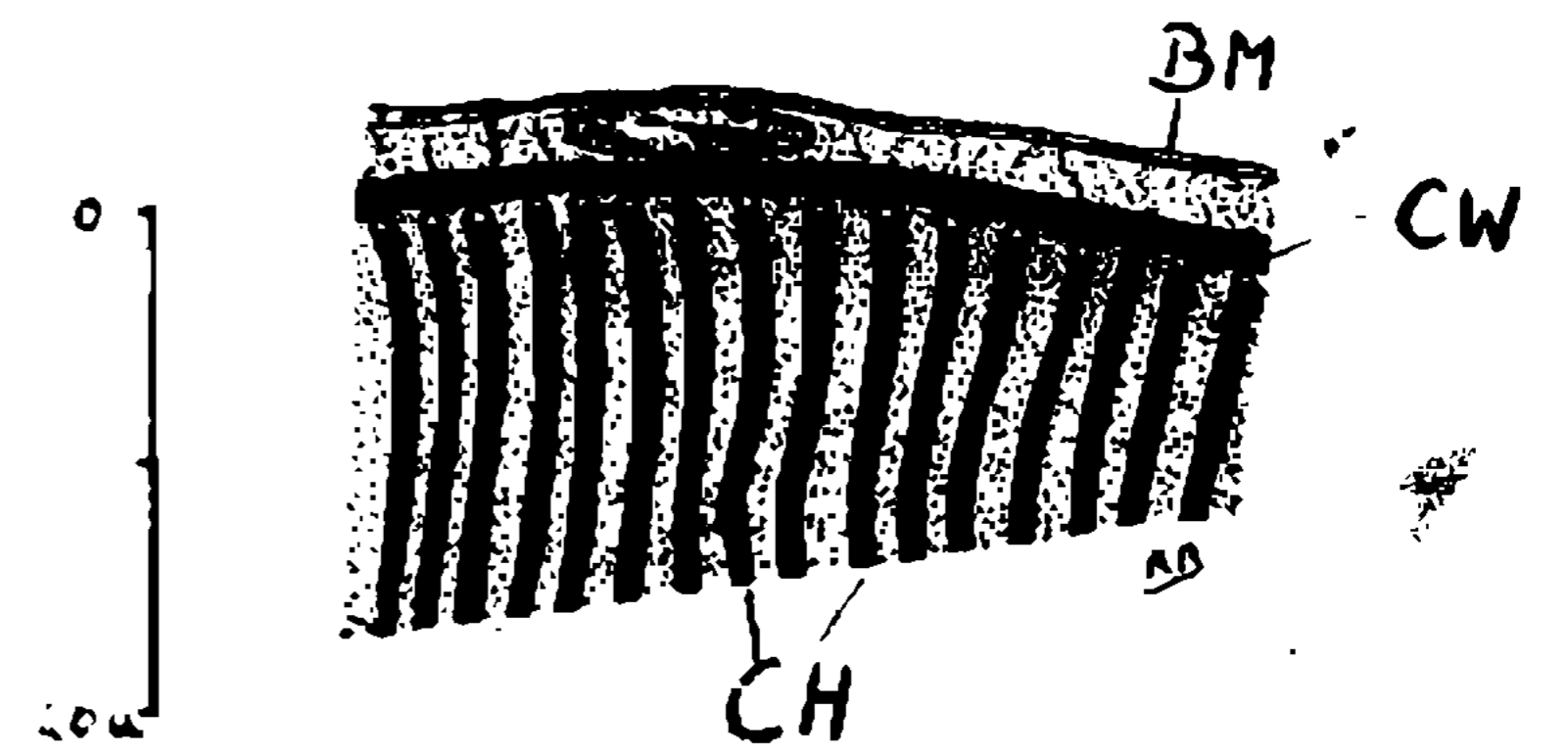
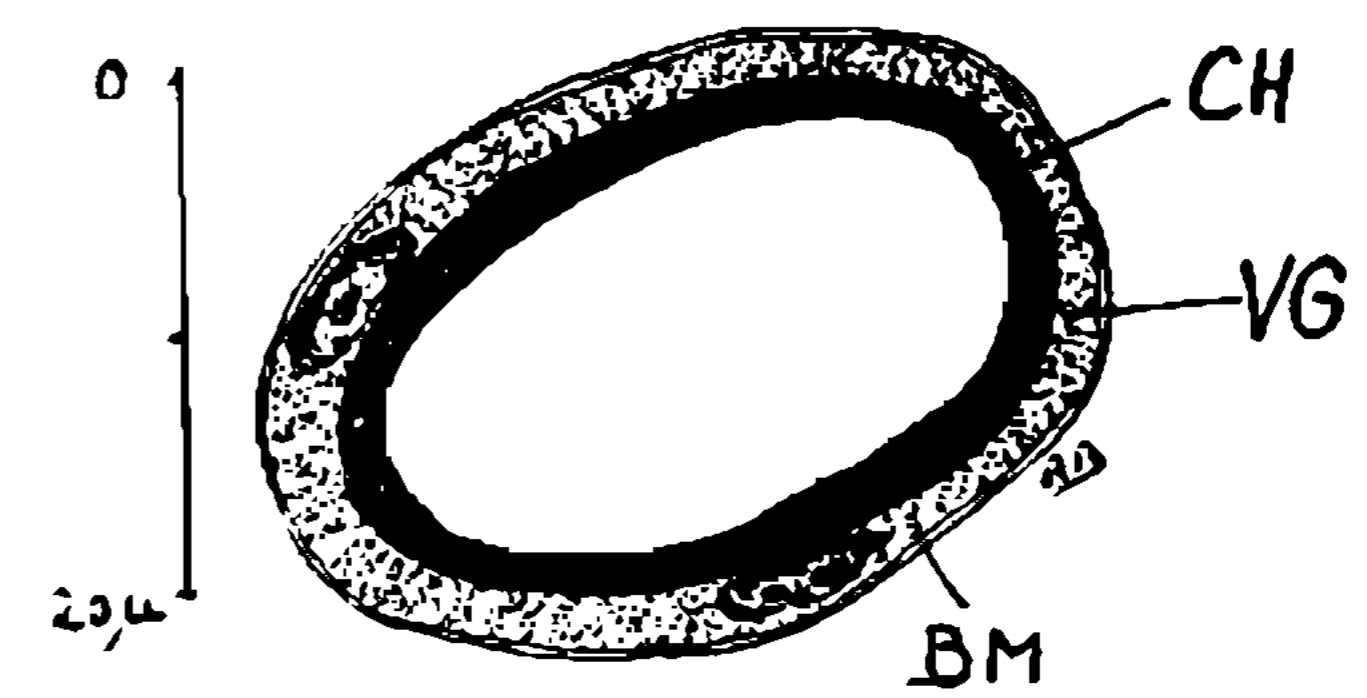
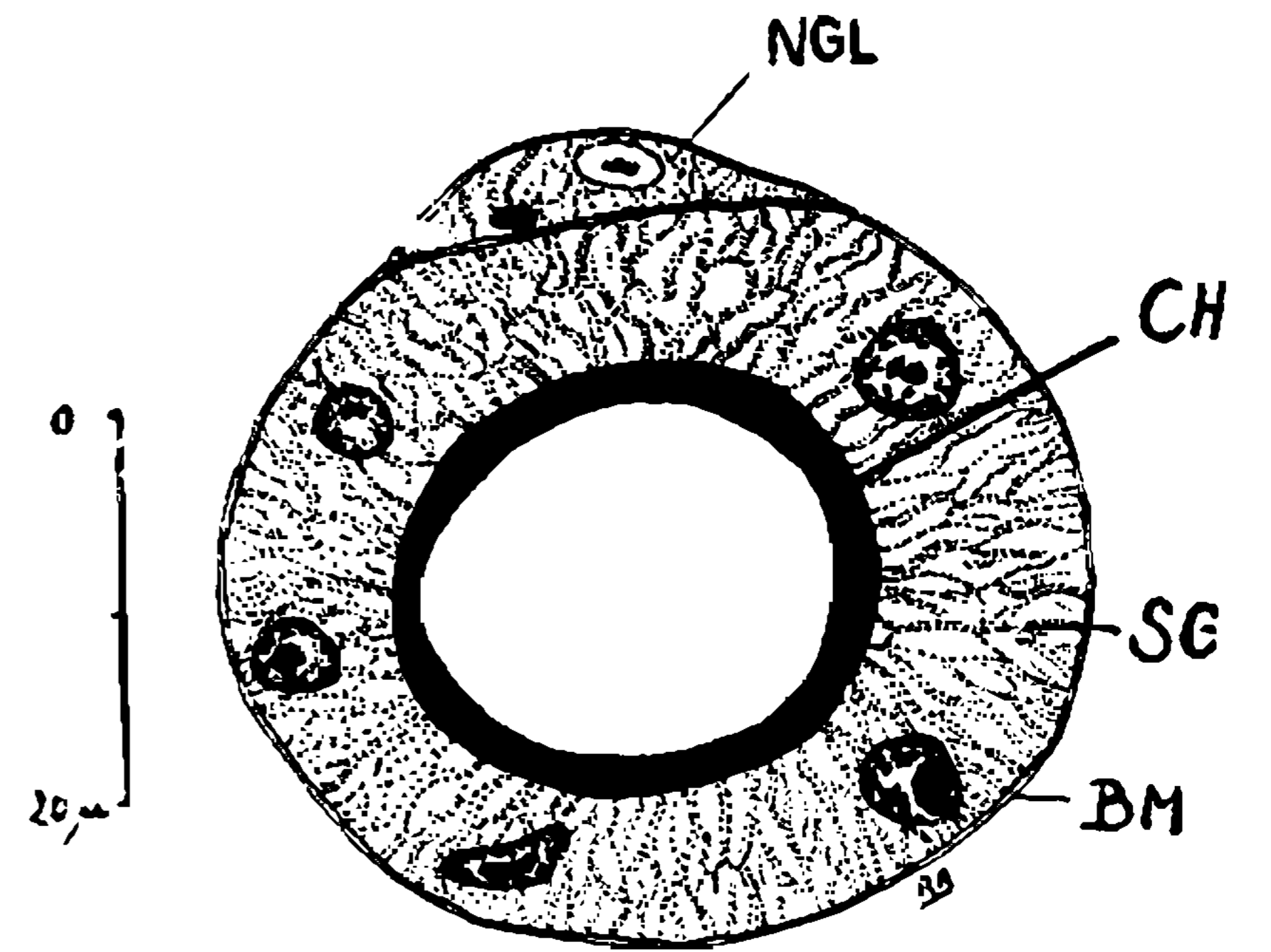


Fig. 31



Figs. 33, 34, 35

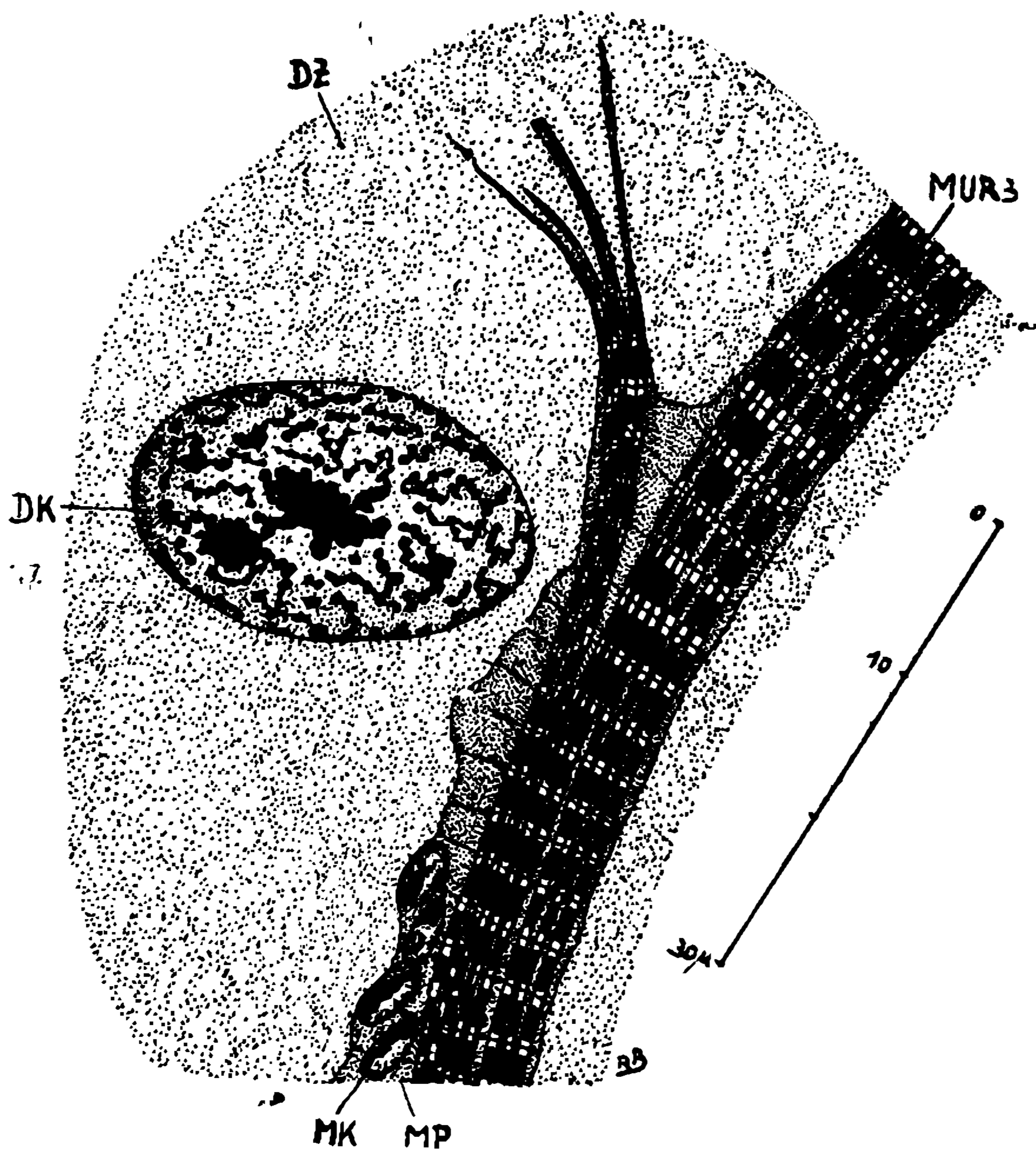


Fig. 32

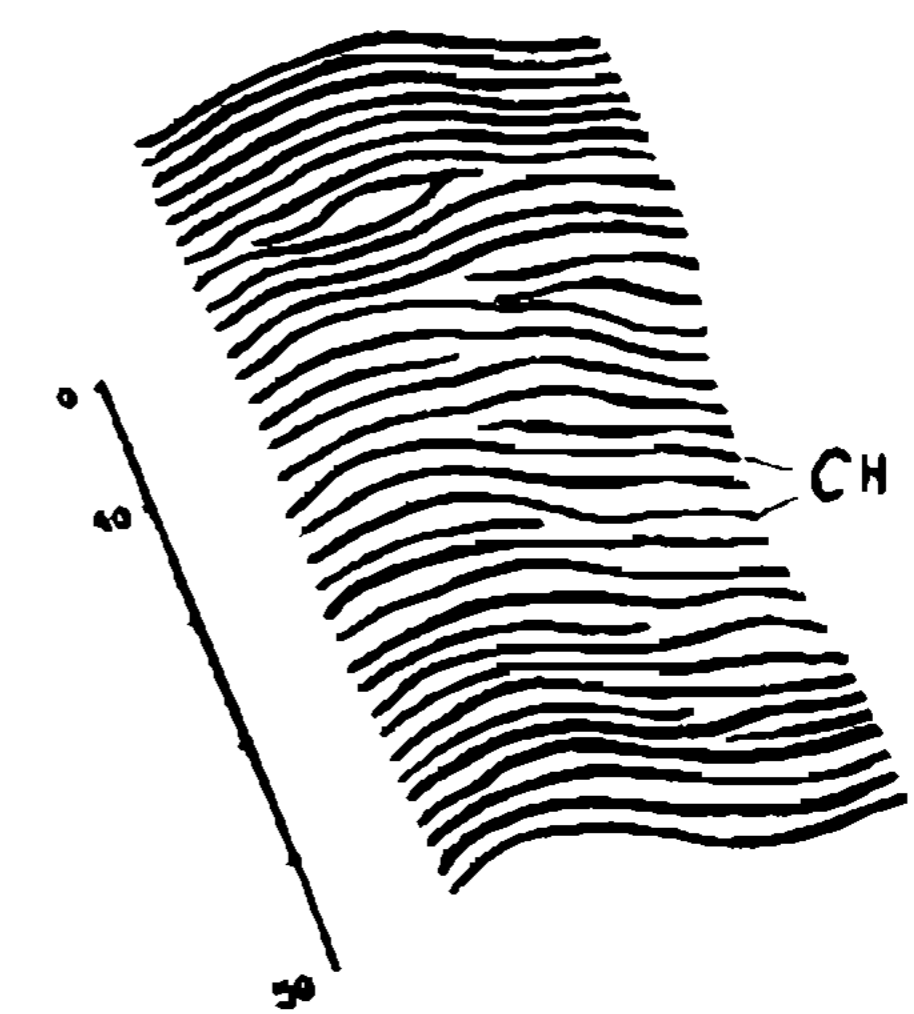


Fig. 36

(Texto vide página seguinte)

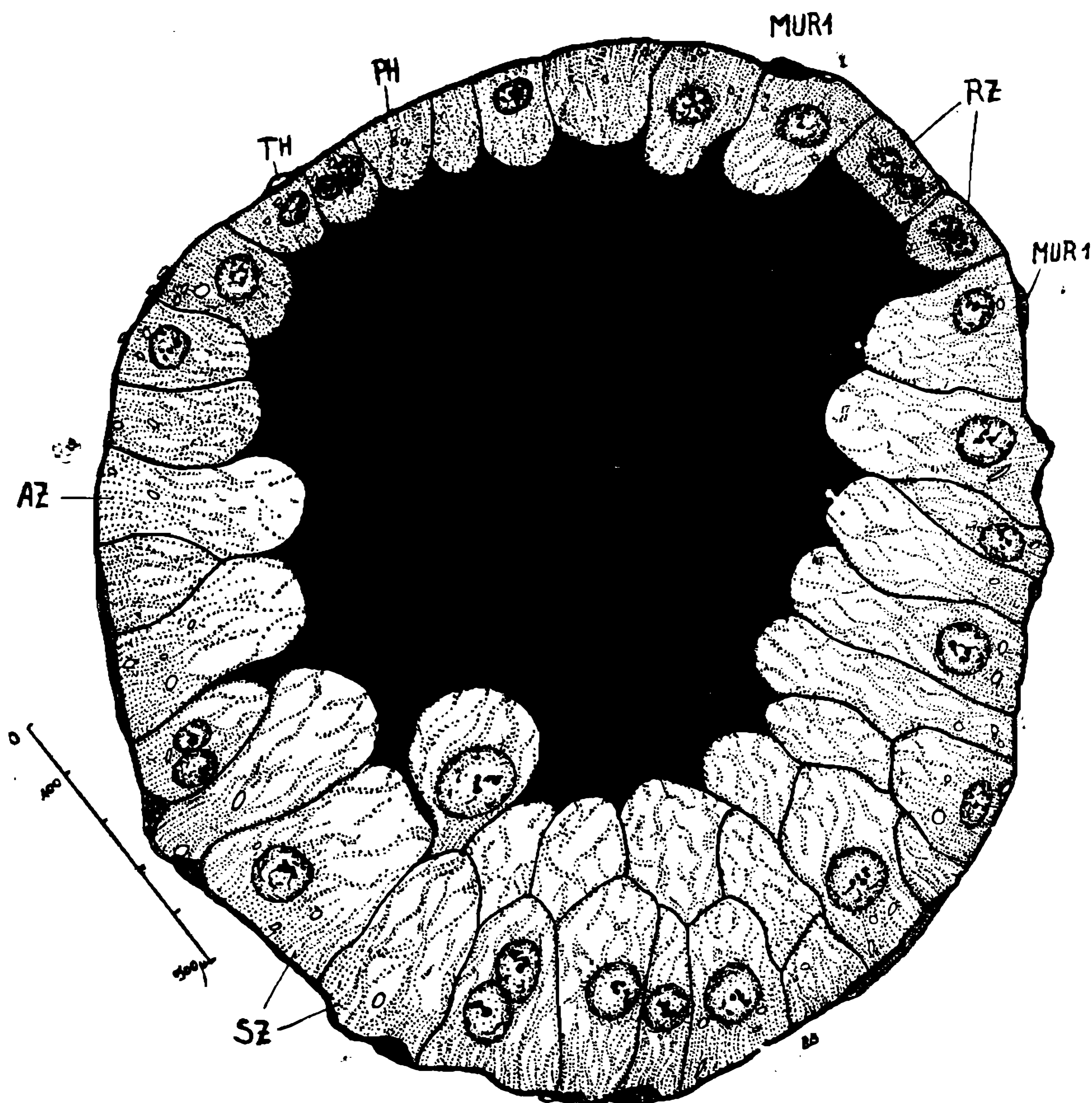


Fig. 37

- Fig. 31 — Ramificação do *nervus glandulae salivaris* na superfície de D 3.
 Fig. 32 — Parede de D 3, vista de cima, com músculos e com um núcleo glandular.
 Fig. 33 — Corte transversal do canal salivar principal com o *nervus glandulae salivaris*.
 Fig. 34 — Corte transversal da parte ascendente do canal secundário de D 3 para o hilo.
 Fig. 35 — Parte da parede do canal secundário, pouco antes da D 3, lado interior.
 Fig. 36 — Sistema dos reforçamentos no canal salivar principal.
 Fig. 37 — Corte diagonal da D 1 perto da válvula, 5 minutos depois da sucção.

- Fig. 31 — Verzweigung des *nervus glandulae labialis* auf der Oberfläche von D 3.
 Fig. 32 — Flächenansicht der Wand von D 3 mit Muskeln und einem Druesenkern.
 Fig. 33 — Querschnitt durch den Hauptspeichelgang mit dem *nervus glandulae salivaris*.
 Fig. 34 — Querschnitt durch den aufsteigenden Teil des Verbindungsganges von D 3 zum Hilus.
 Fig. 35 — Teil der Wandung des Verbindungsganges kurz vor D 3 von innen gesehen.
 Fig. 36 — Verlauf der Ringversteifungen im Hauptspeichelgang.
 Fig. 37 — Diagonalschnitt durch D 1 nahe des Ventils, 5 Minuten nach dem Saugen.

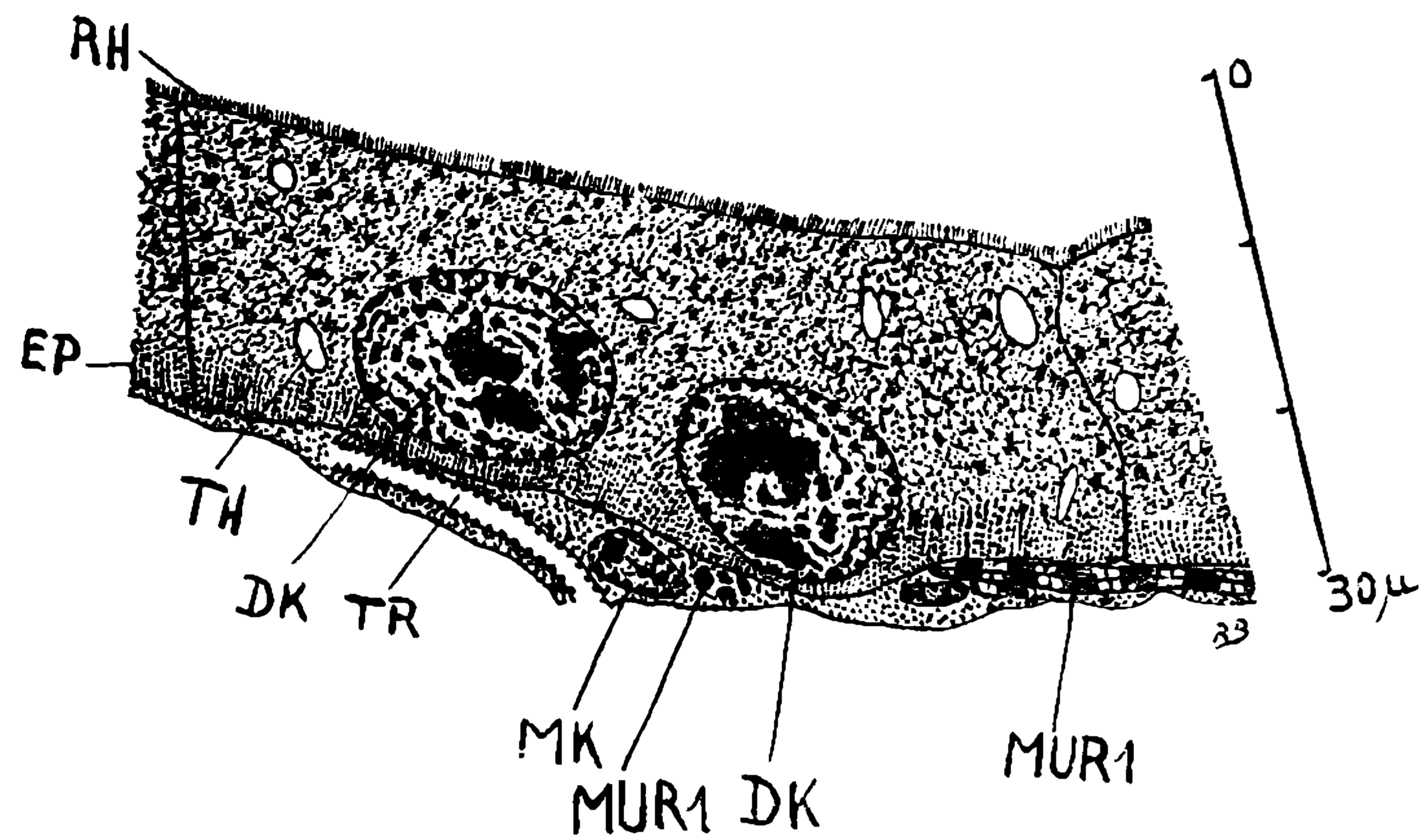


Fig. 38

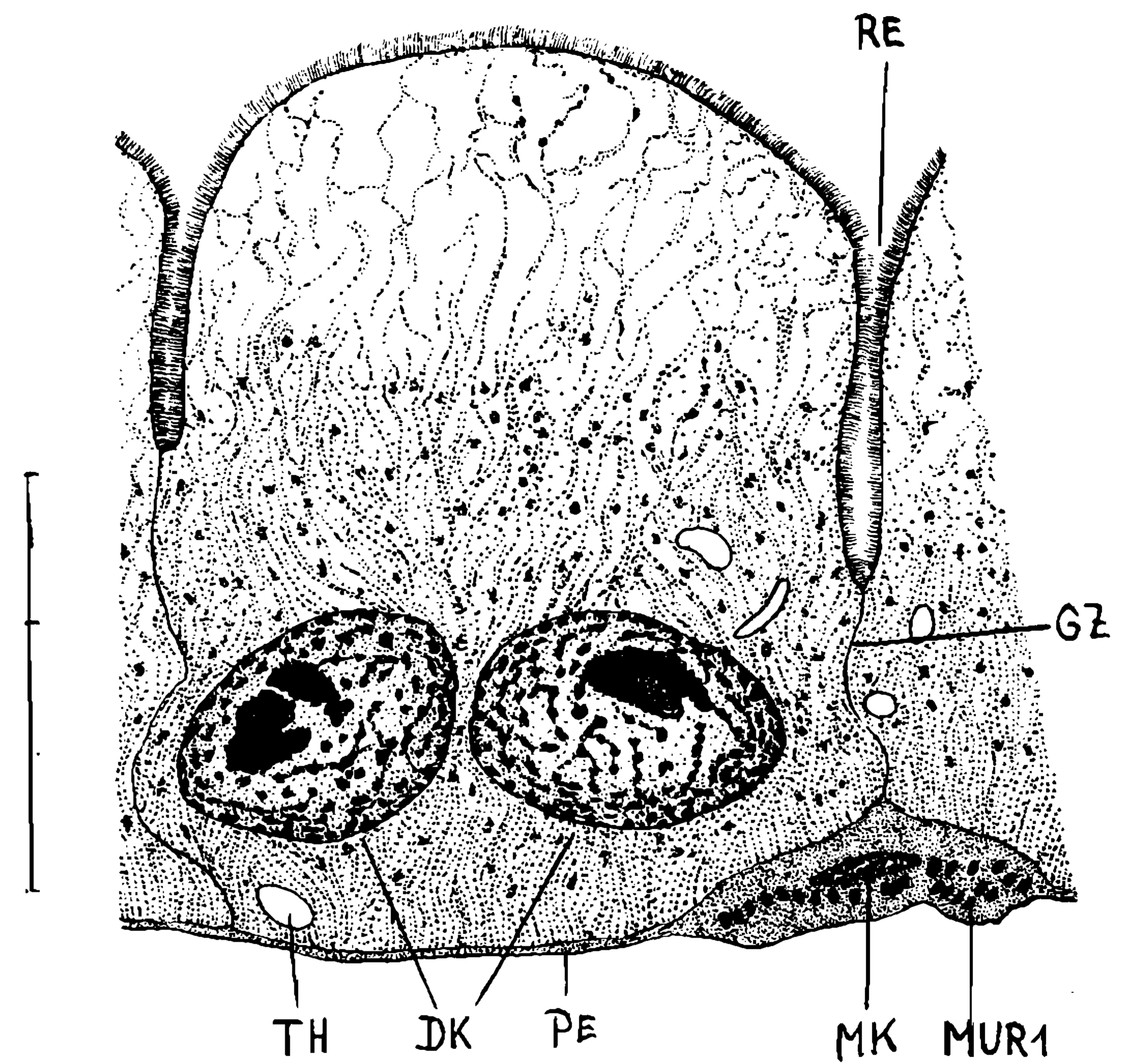


Fig. 40

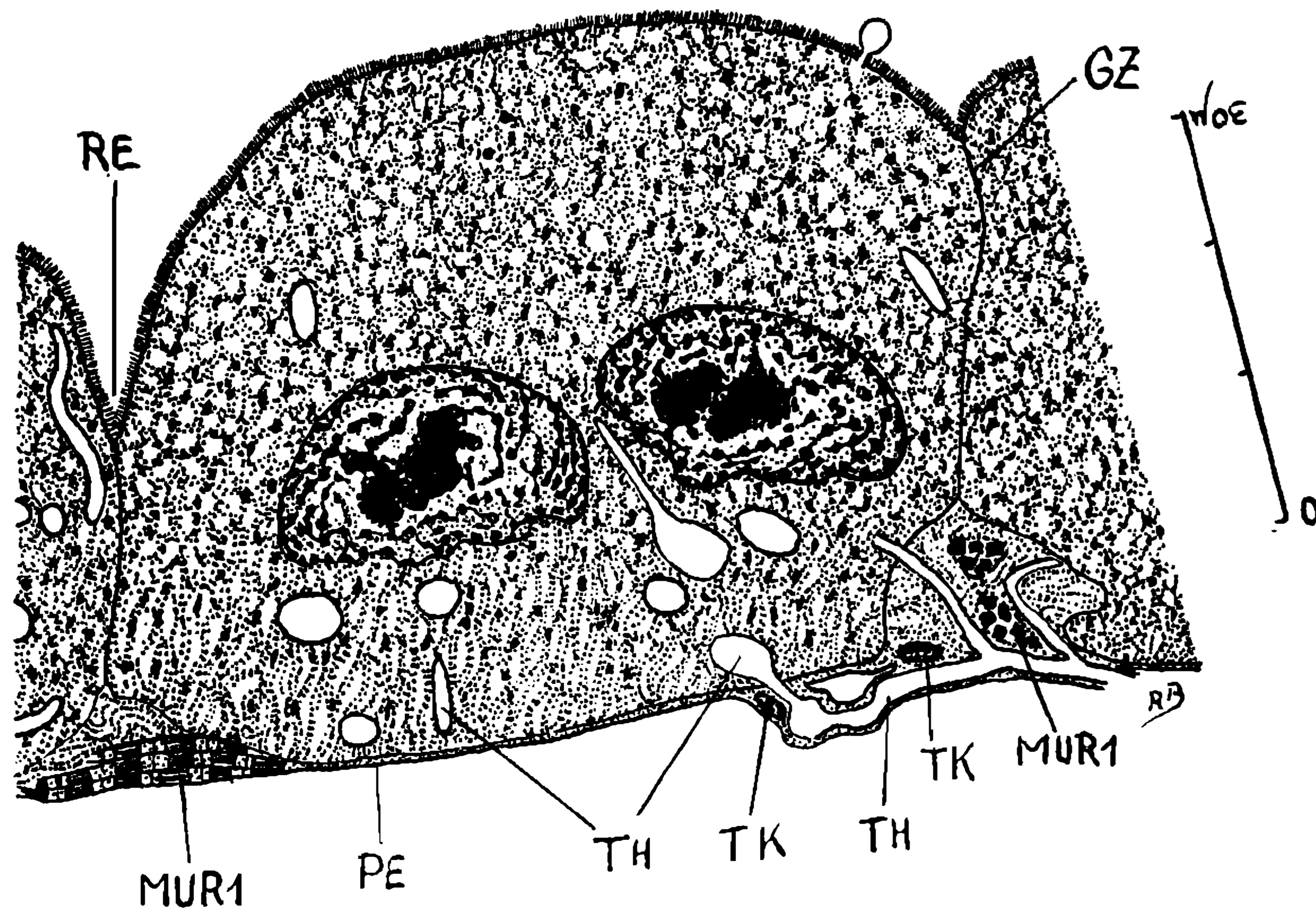


Fig. 39

Fig. 38-41 — Estados de secreção de D 1 :

Fig. 38 — Estado de repouso

Fig. 39 — Comêço da formação das secreções.

Fig. 40 — Acumulação das secreções na extremidade da célula

Fig. 38-41 — Sekretionsphasen aus D 1:

Fig. 38 — Ruhestadium;

Fig. 39 — Beginnende Sekretbildung;

Fig. 40 — Ansammlung des Sekrets an der Zellspitze.

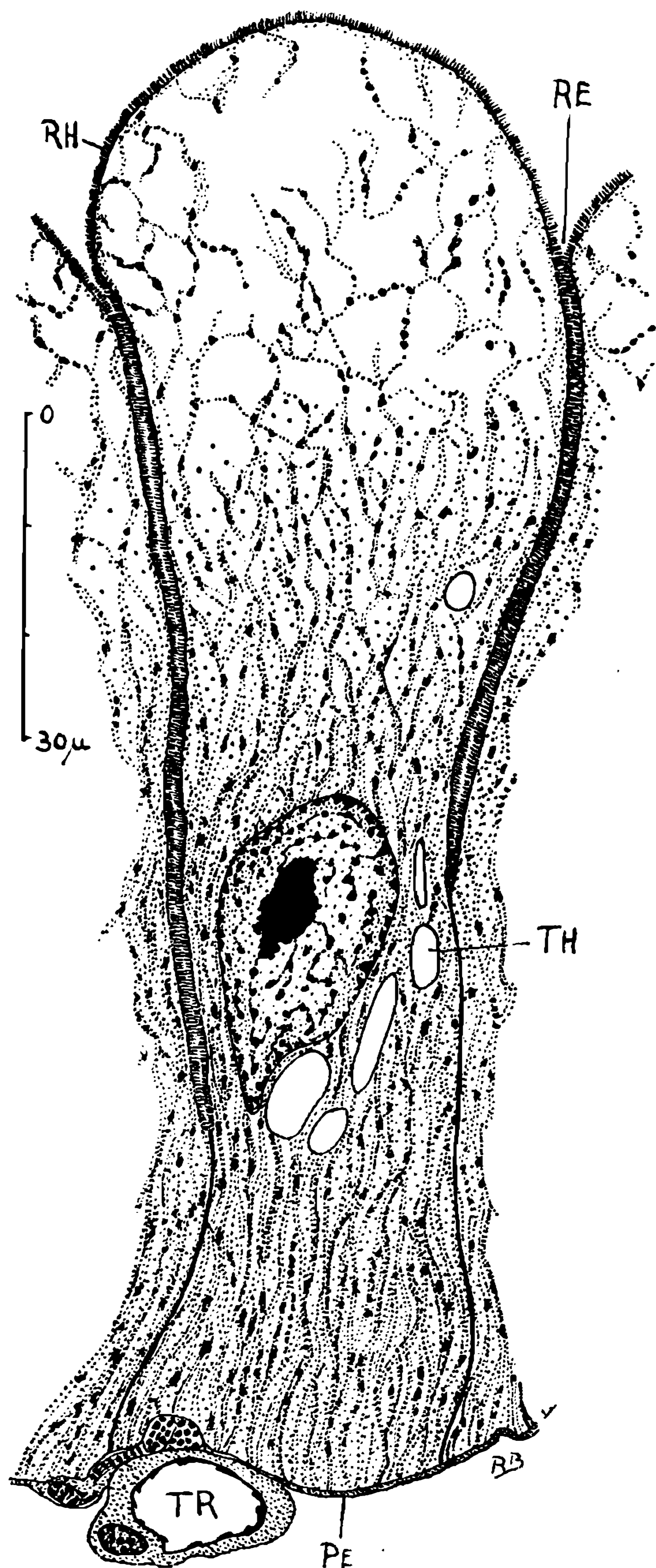


Fig. 41 — Célula imediatamente antes da expulsão das secreções.

Fig. 41 — Zelle unmittelbar vor dem Sekretionsausstoss.

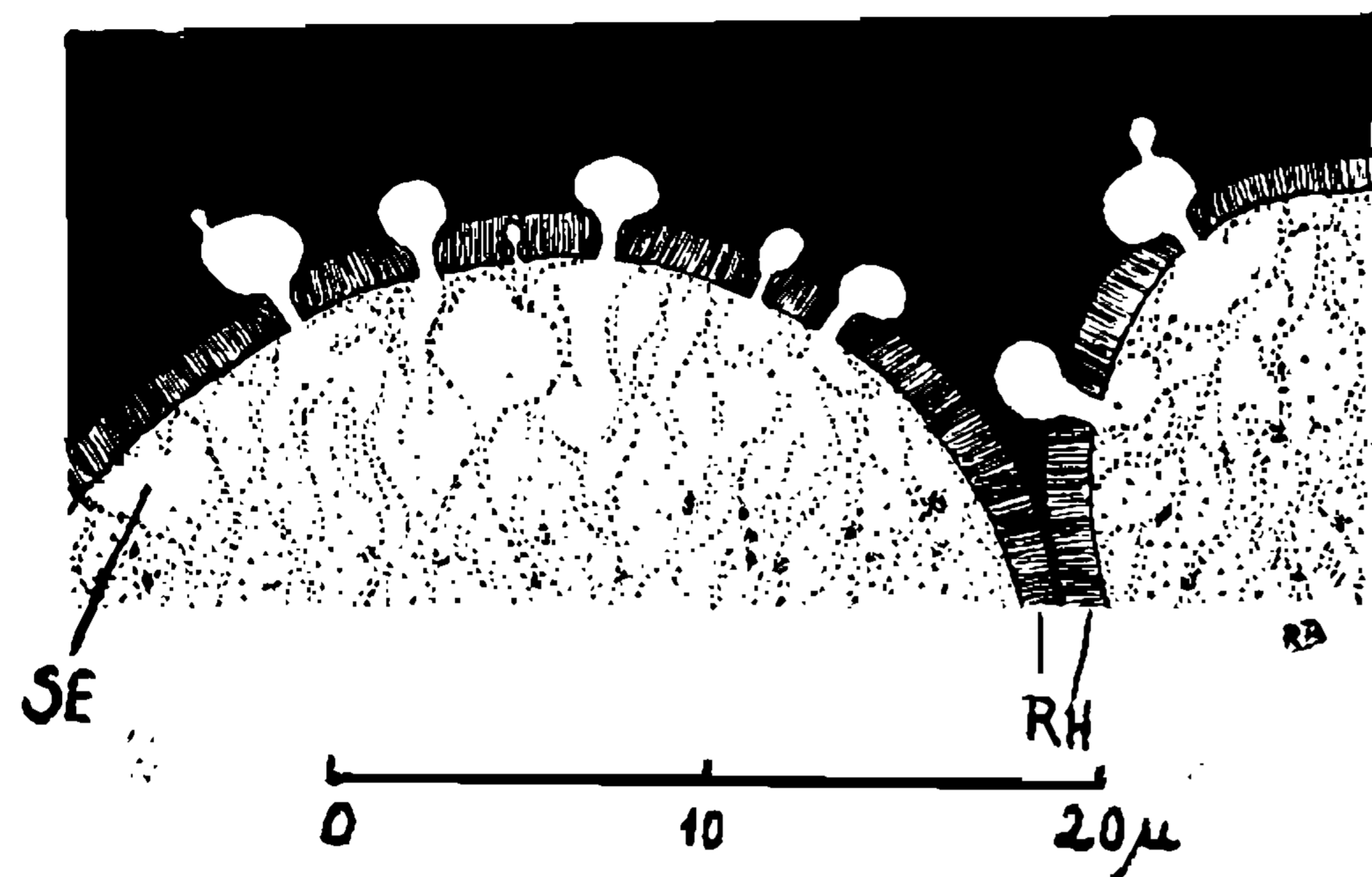


Fig. 42

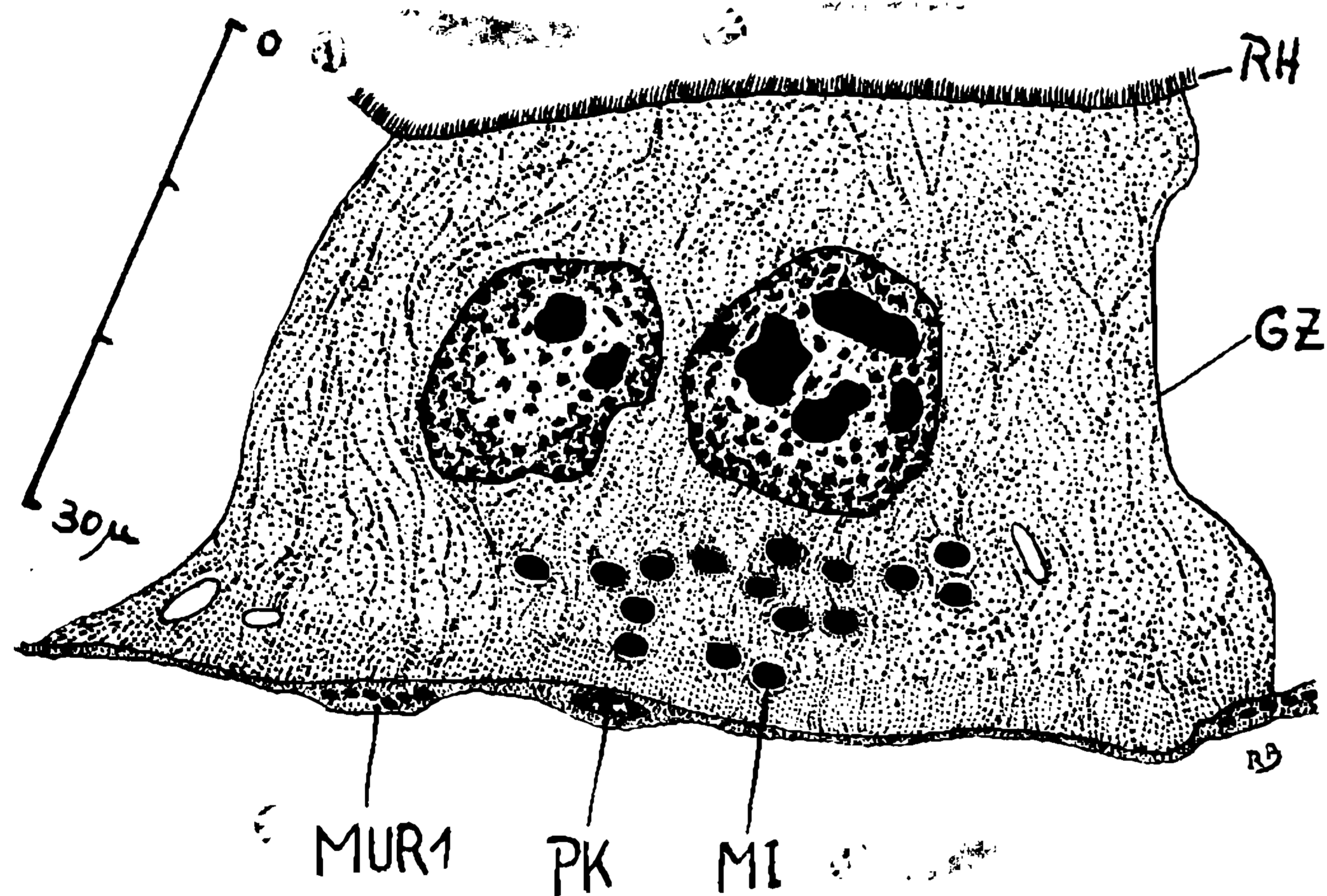


Fig. 43

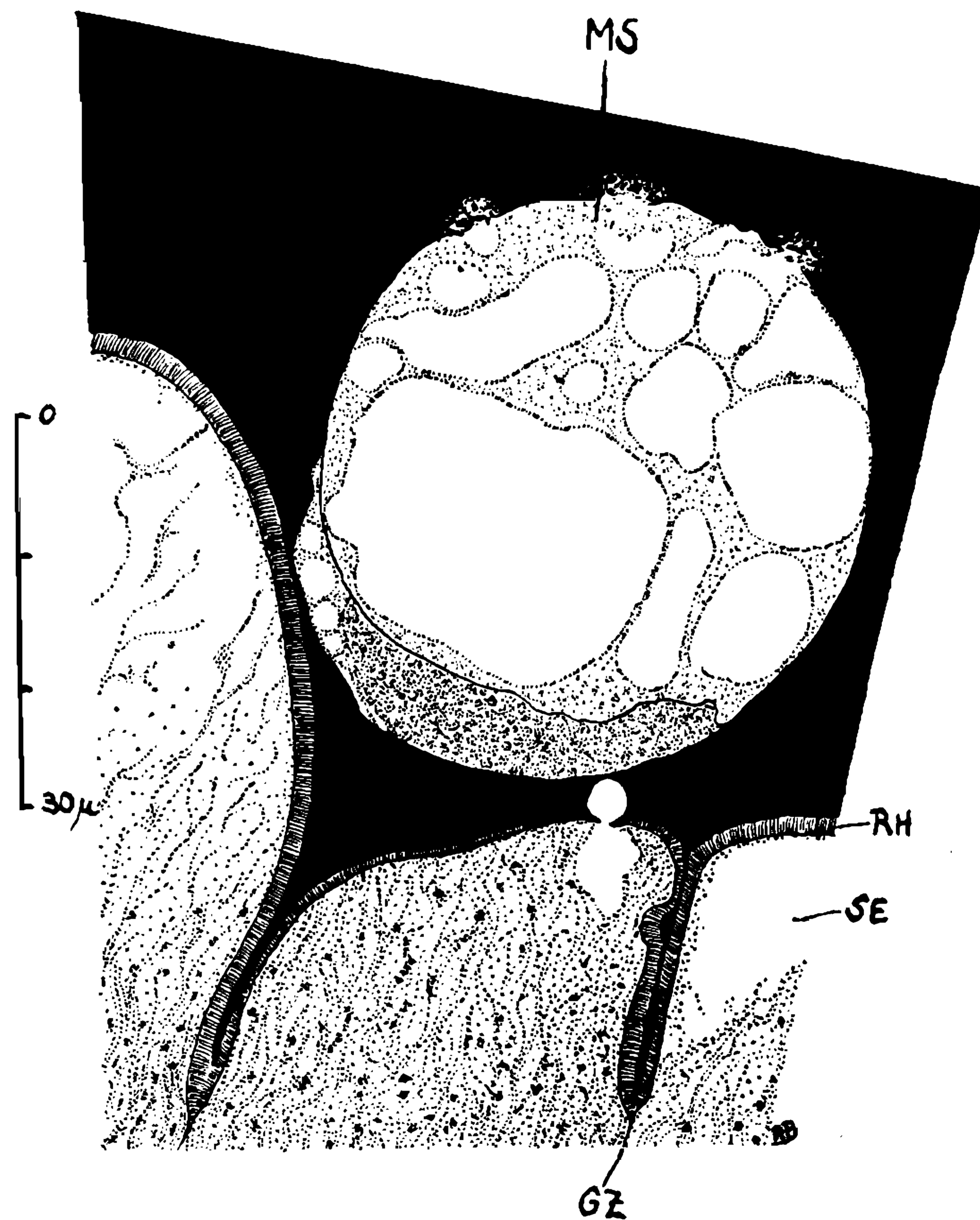


Fig. 44

Fig. 42. — Secreção apócrina em D 1.

Fig. 43. — Secreção merócrina em D 1.

Fig. 44. — Célula de D 1 no primeiro estado da formação das secreções com mitocôndrios.

Fig. 42 — Apokrine Sekretion in D 1.

Fig. 43 — Merokrine Sekretion in D 1.

Fig. 44 — Zelle aus D 1 im ersten Stadium der Sekretbildung mit Mitochondrien.

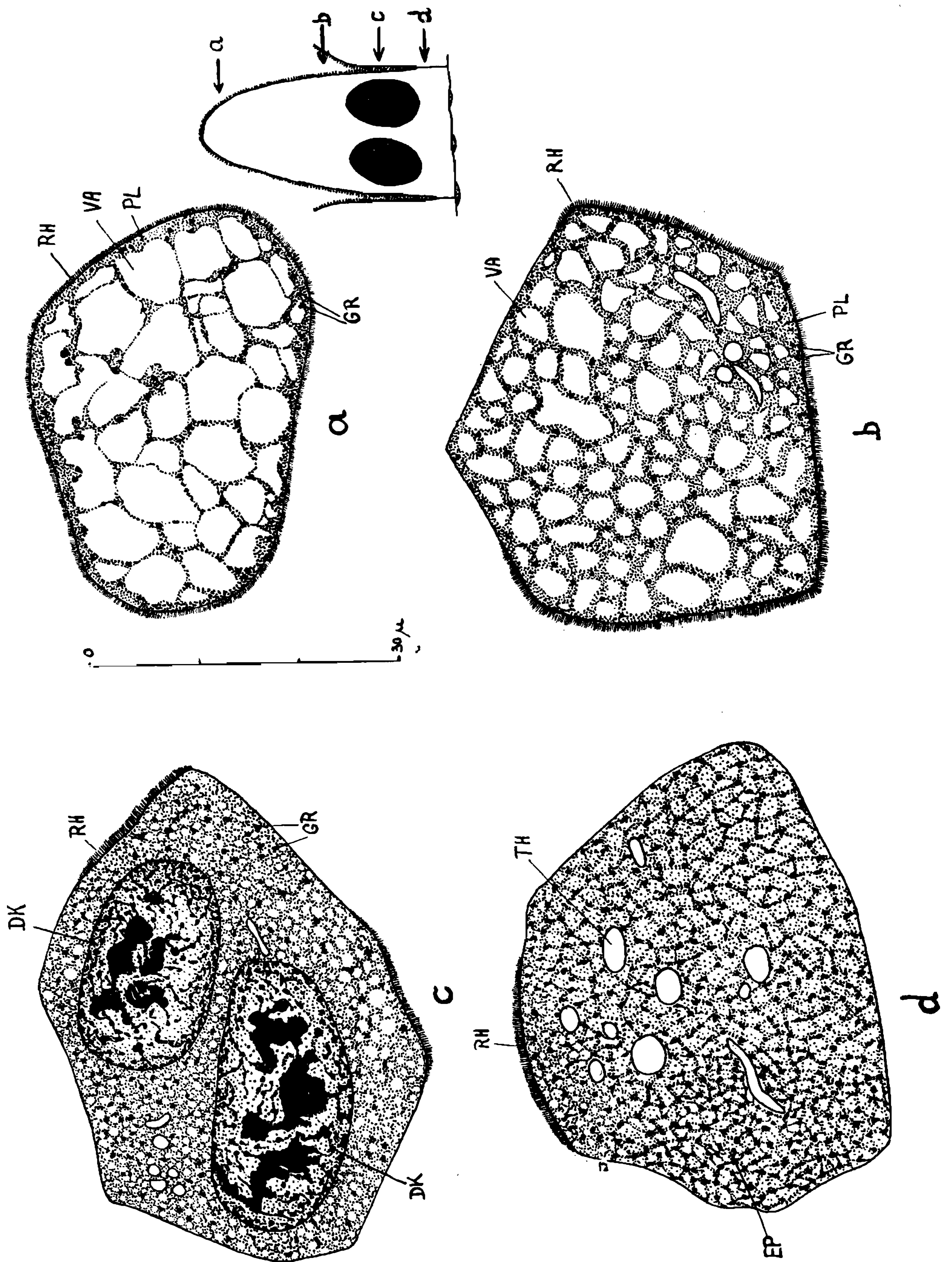


Fig. 45a — d Cortes transversais por uma célula de D 1 na estadio da fig. 41. No esquema ao lado é indicada a altura dos cortes.

Fig. 45a-d — Querschnitte durch eine Zelle aus D 1 im Stadium der Fig. 41. In der seitlichen Skizze ist die Höhe der Schnitte angegeben.

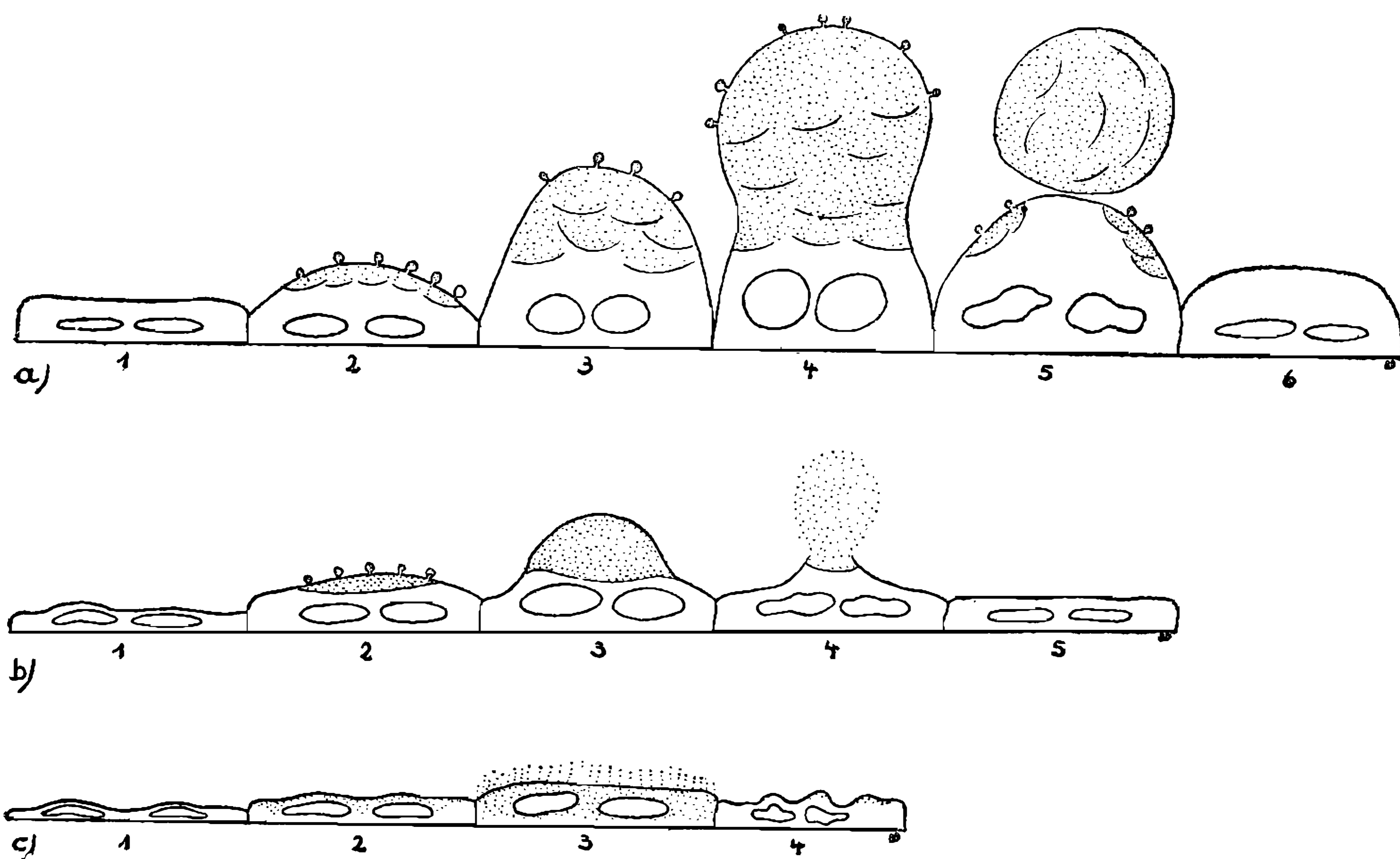


Fig. 46

Fig. 46 a-c — Esquema da formação das secreções : a em D 1, b em D 2, c em D 3. Explicações veja texto.

Fig. 46 a-c — Schema der Sekretionsvorgaenge : a in D1, b in D2, c in D3, (Erklärung siehe Text).

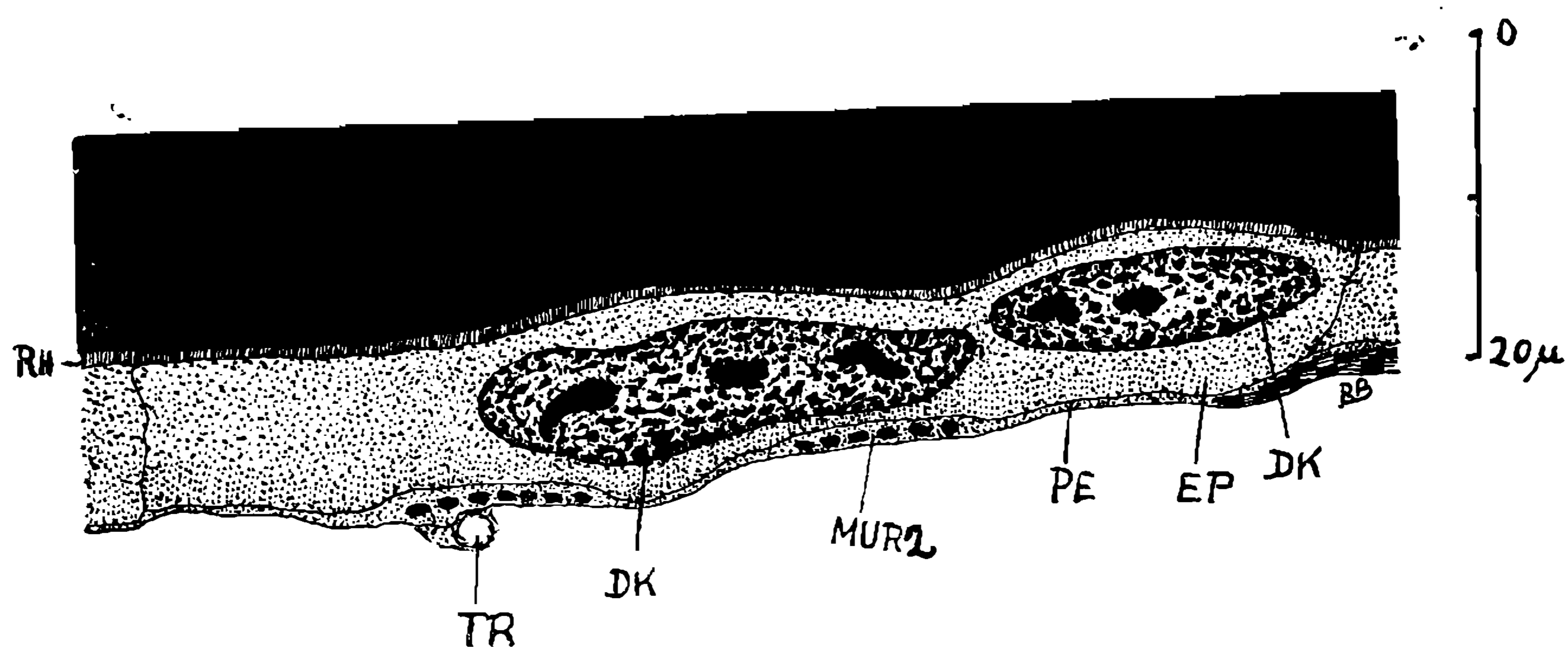


Fig. 47

Fig. 47-50 — Estádios de secreção em D 2:

Fig. 47 — Estado de repouso

Fig. 47-50 — Sekretionsphasen aus D 2:

Fig. 47 — Ruhestadium

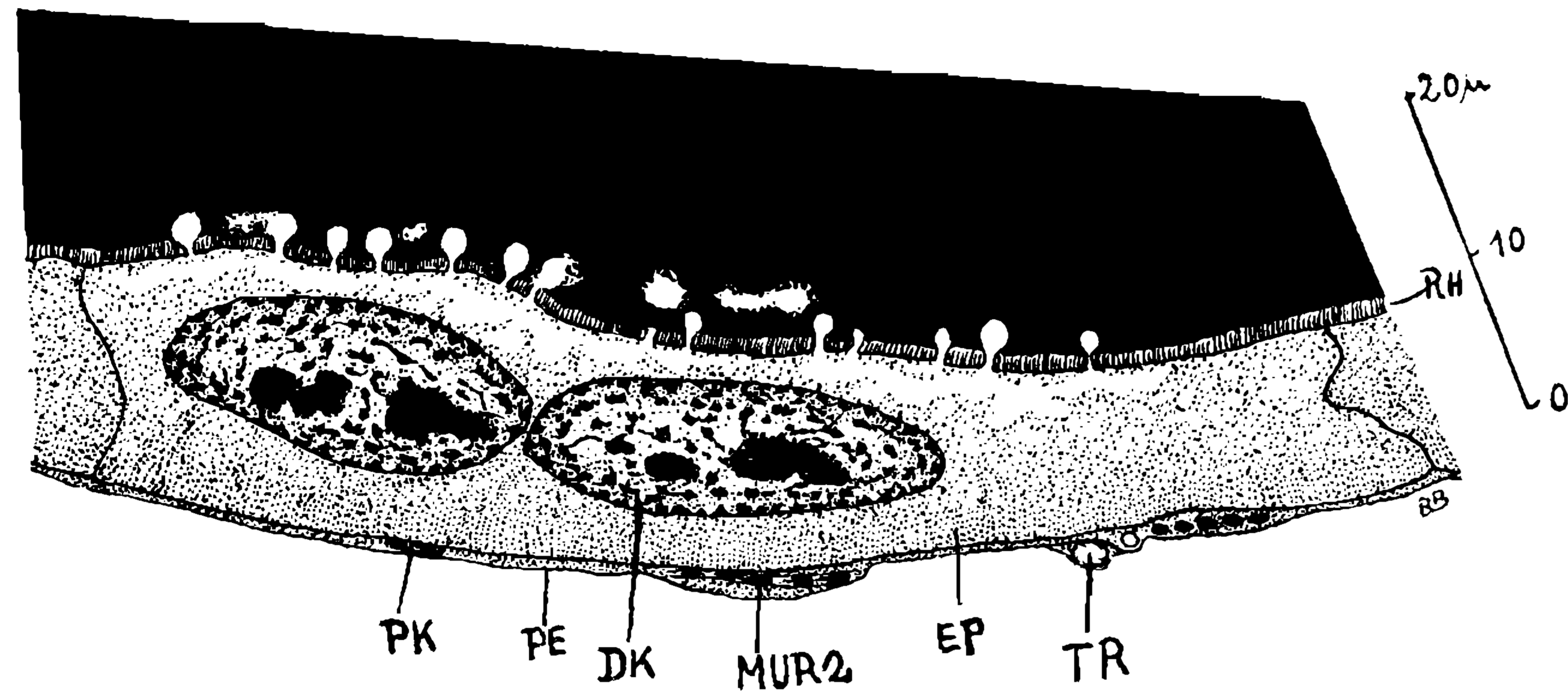


Fig. 48

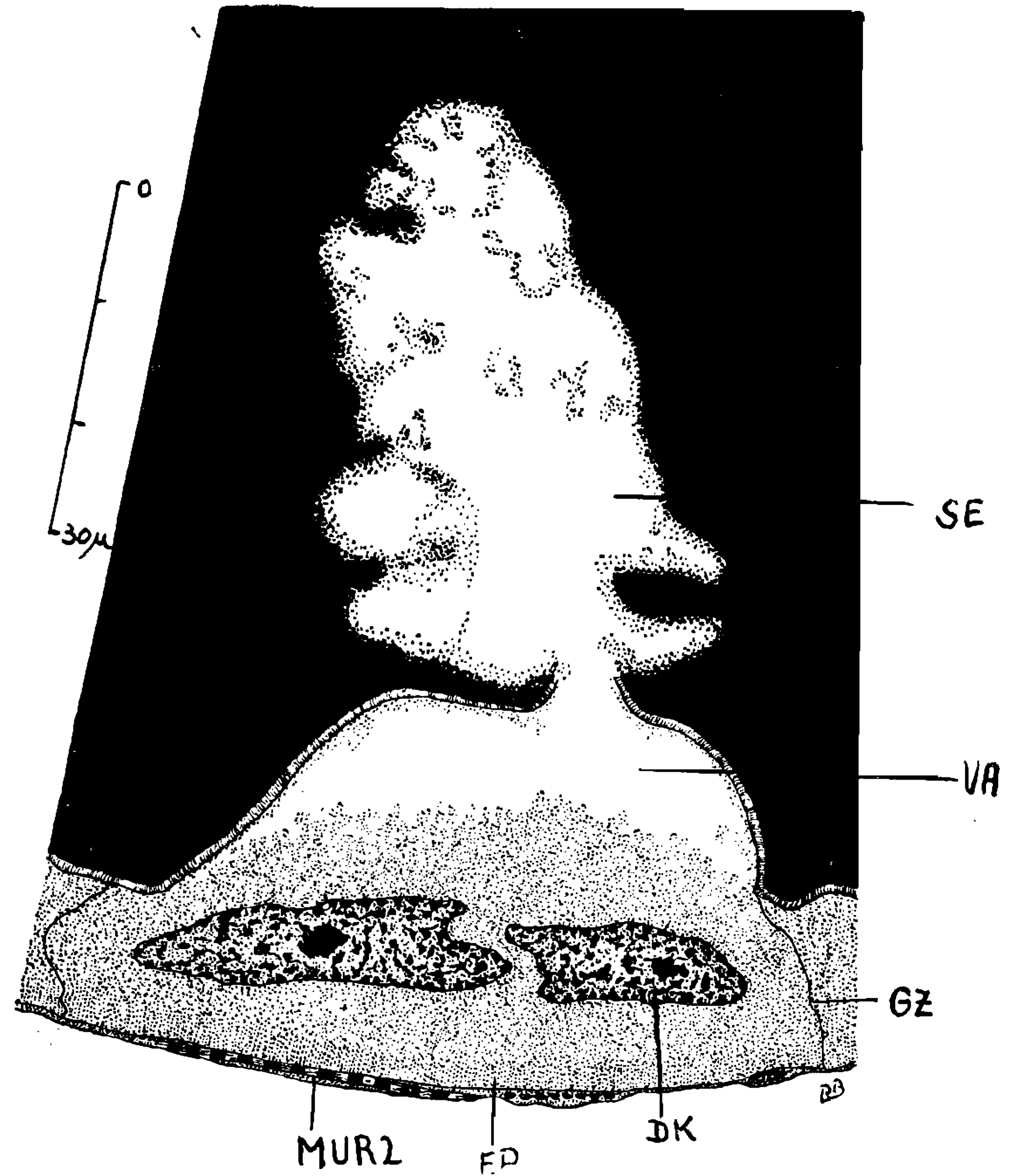


Fig. 50

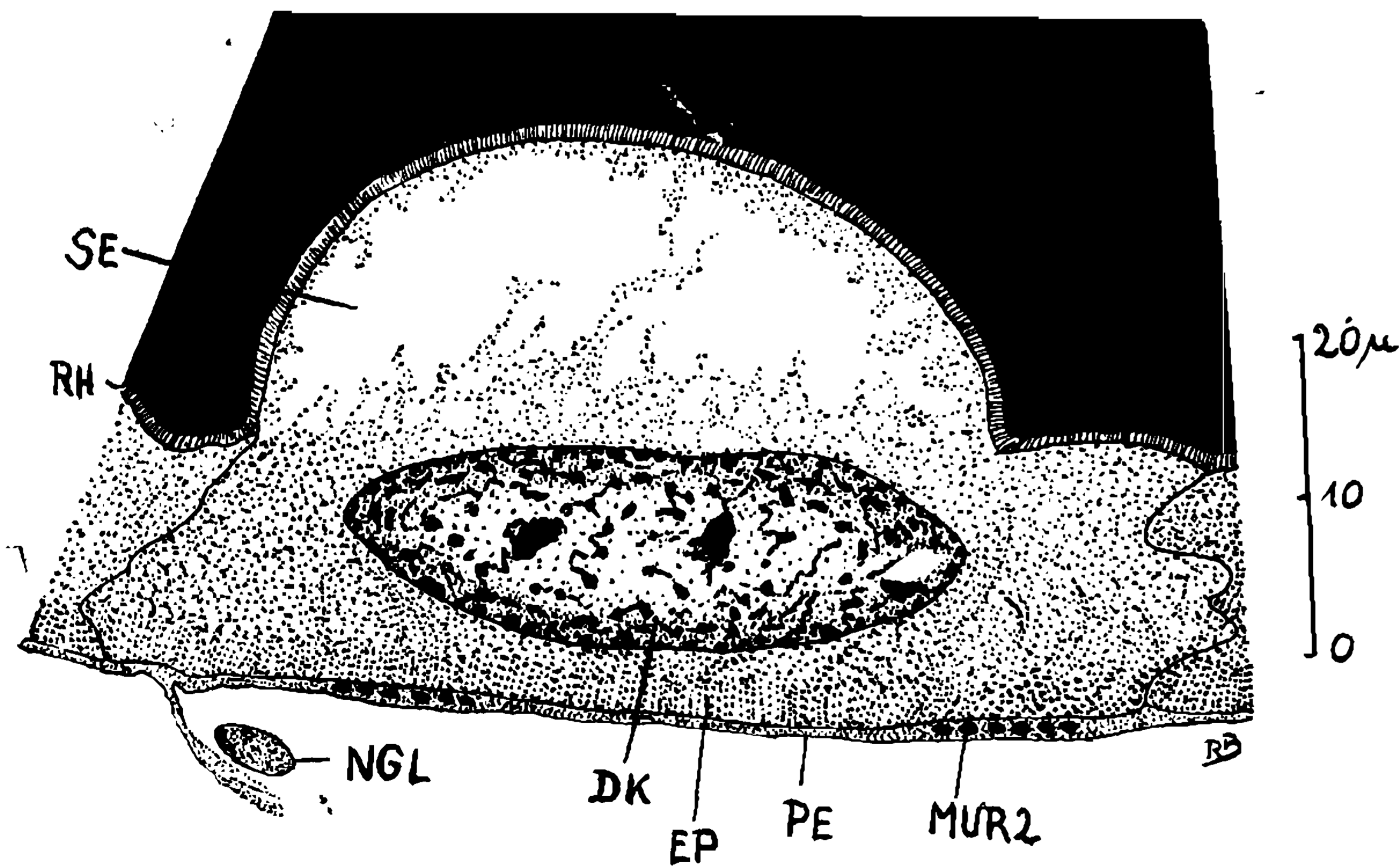


Fig. 49

Fig. 48 — Cômêço da acumulação de secreções no pólo apical e secreção apócrina.

Fig. 49 — Forte acumulação de secreções na extremidade apical da célula.

Fig. 50 — Secreção apomerócrina.

Fig. 48 — Beginnende Sekretansammlung am apikalen Pol und apokrine Sekretion.

Fig. 49 — Starke apikale Sekretanhaefung.

Fig. 50 — Apomerocrine Sekretion,

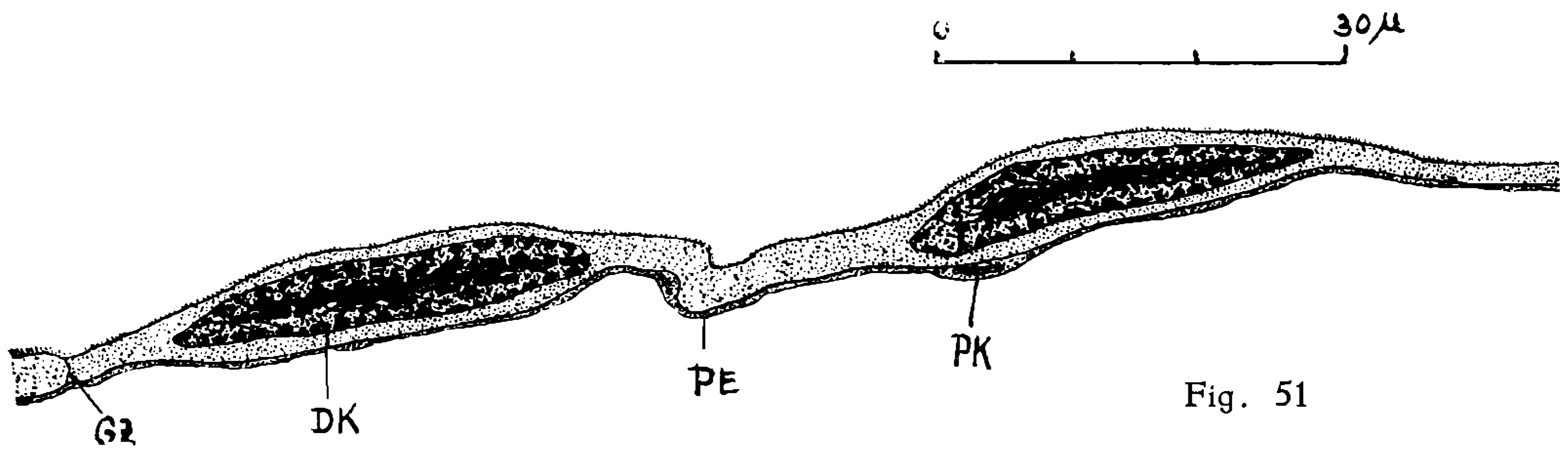


Fig. 51

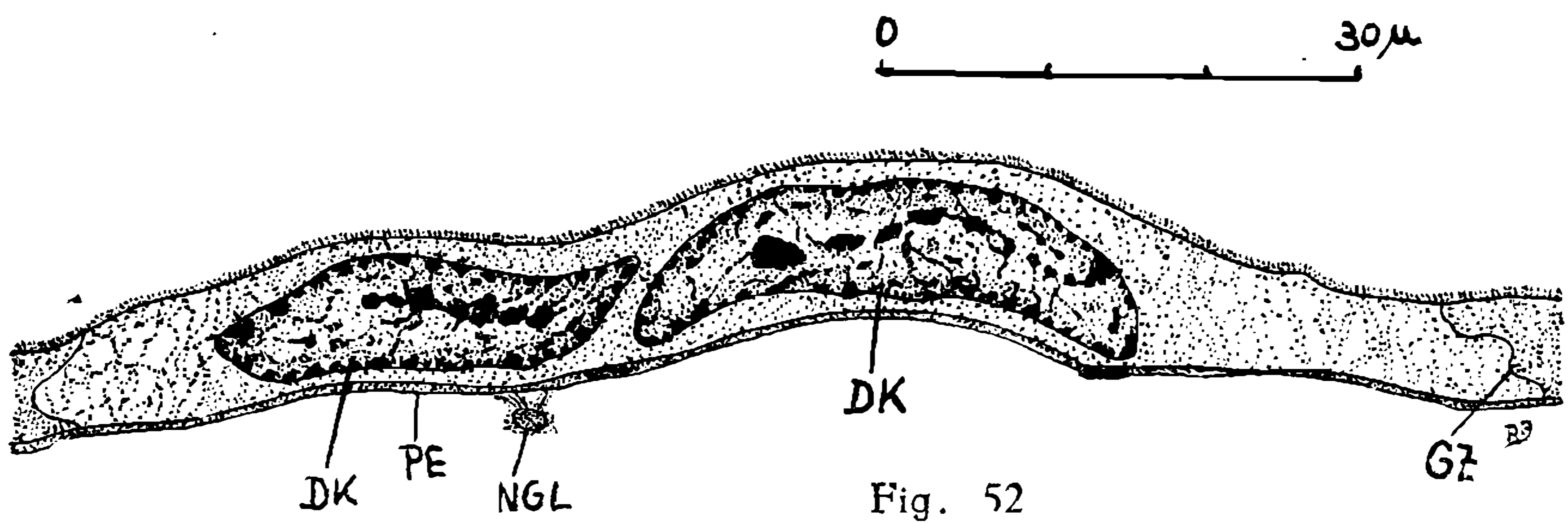


Fig. 52

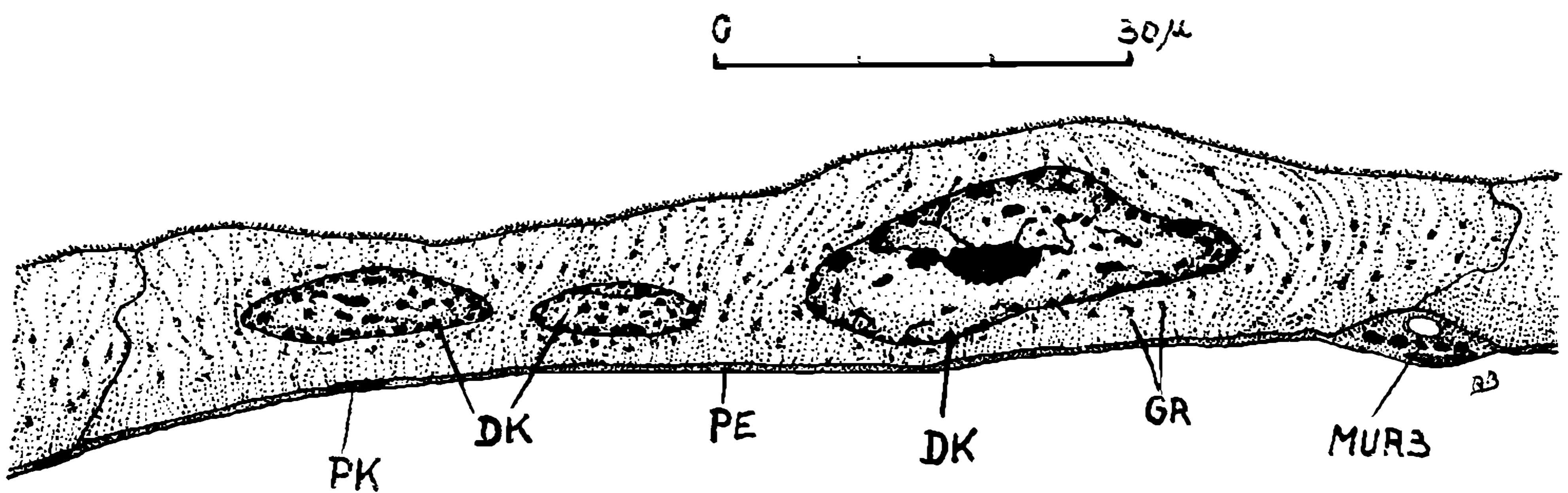


Fig. 53

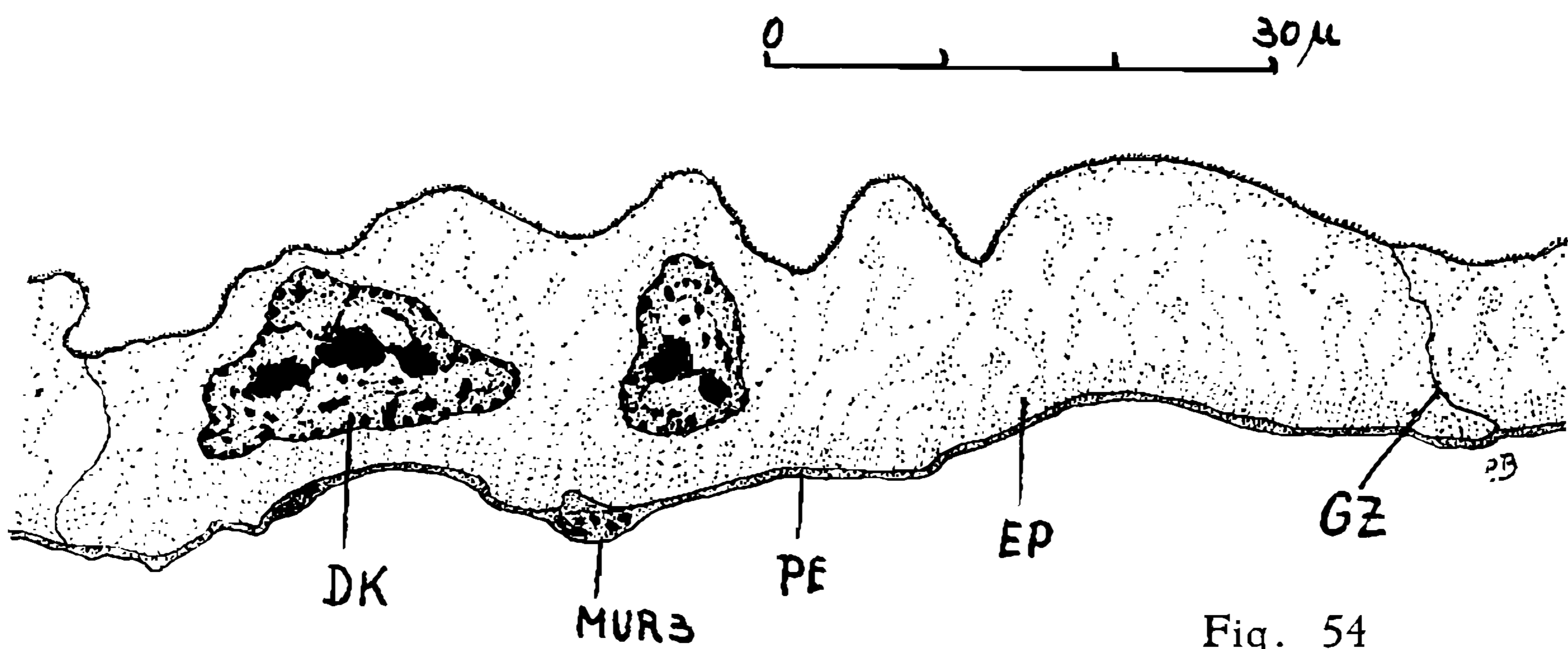


Fig. 54

Fig. 51-54 — Estados de secreção em D 3:

Fig. 51 — Estado de repouso.

Fig. 52 — Comêço da formação de secreções.

Fig. 53 — Plena atividade da secreção e transgressão do líquido nuclear para o protoplasma.

Fig. 54 — Fim da expulsão da secreção e transgressão do líquido nuclear para o protoplasma.

Fig. 51-54 — Sekretionsphasen aus D 3:

Fig. 51 — Ruhestadium;

Fig. 52 — Beginnende Sekretbildung;

Fig. 53 — Volle Sekretbildung (der links gelegene Kern ist zweimal angeschnitten).

Fig. 54 — Ende des Sekretionsaustritts und Austritt der Kernflussigkeit in das Protoplasma.