

Johan Billen

Capítulo 5

A importância de glândulas exócrinas
na sociedade de insetos

INTRODUÇÃO

Abelhas, vespas, formigas e térmitas (cupins) fascinam o homem em razão de suas colônias impressionantes e bem-organizadas. Entre as características comuns dos insetos sociais está uma grande diversidade de glândulas exócrinas por todo o corpo. O alto número e a diversidade dessas glândulas acompanham as várias funções que suas secreções desempenham na vida dos insetos sociais (NOIROT, 1969; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; BILLEN; MORGAN, 1998). Até o presente, esta variedade chega a um total de 105 glândulas exócrinas diferentes que podem ser distinguidas entre os vários grupos de insetos sociais. Algumas glândulas existem em todos os grupos, como as mandibulares, enquanto outras têm ocorrência mais restrita e podem ser encontradas apenas em uma única espécie. A composição química da secreção e/ou da função de várias glândulas é bem documentada, enquanto outras permanecem restritas apenas à descrição física. Aqui foram resumidas informações sobre a diversidade de funções que podem ser atribuídas ao sistema exócrino de insetos sociais.

COMUNICAÇÃO

Entre os exemplos mais conhecidos de secreções das glândulas exócrinas, estão os vários feromônios que desempenham funções nas interações comunicativas entre companheiras de ninho. Feromônios são geralmente misturas de multicomponentes, o que gera um alto potencial de especificidade às mensagens (SILVERSTEIN; YOUNG, 1976; HÖLLDOBLER; CARLIN, 1987). Os feromônios mais conhecidos são os de alarme, feromônios sexuais e feromônios de trilha. Os **feromônios de alarme** são geralmente produzidos em glândulas que se abrem próximo de mecanismos de defesa do inseto, como as mandíbulas (ex. glândulas mandibulares, glândula frontal), e/ou na região do ferrão (ex. glândula de veneno, glândula pigidial). Esses feromônios são bastante voláteis, permitindo uma rápida dispersão para alertar as companheiras de ninho. Os **feromônios de trilha** são mais conhecidos nas operárias de formigas e térmitas, que, por não terem asas, depositam marcadores químicos sobre o substrato para indicar a trajetória para fontes de alimento ou locais de nidificação. Eles são geralmente menos voláteis, já que seu efeito deve durar por algum tempo, e se originam nas glândulas abdominais ou nas glândulas situadas nas patas. Os **feromônios sexuais** serão estudados no Capítulo 7.

Os mecanismos subjacentes ao reconhecimento de companheiras de ninho são casos especiais de comunicação química. O papel dos hidrocarbonetos cuticulares tem-se tornado cada vez mais evidente (BREED, 1998; LAHAV et al., 1999; RUTHER et al., 2002), embora a origem precisa dessas substâncias ainda esteja em debate. A este respeito, deve-se mencionar o possível envolvimento da glândula pós-faríngea em formigas, já que um padrão semelhante de hidrocarbonetos foi encontrado na secreção desta glândula e na cutícula de várias espécies de formiga (BAGNÈRES; MORGAN, 1991). Uma situação comparável pode ser encontrada

em várias espécies de abelhas, nas quais a composição da glândula de Dufour é que se assemelha ao perfil dos hidrocarbonetos cuticulares (OLDHAM et al., 1994).

Os compostos químicos também podem ser utilizados como sinais interespecíficos. Entre eles estão os vários venenos e outras substâncias que os insetos sociais usam como parte do seu sistema de defesa. As secreções das glândulas de veneno nas fêmeas de Hymenoptera, que são injetadas pelo ferrão, são comumente conhecidas. Porém, insetos sociais que não ferream também têm seus mecanismos químicos de defesa, envolvendo secreções glandulares cefálicas (DELIGNE et al., 1981) ou salivares nos térmitas (COSTA-LEONARDO, 2004); ou produtos da glândula mandibular nas abelhas sem ferrão (ROUBIK et al., 1987). Outros componentes defensivos glandulares também agem através de suas propriedades mecânicas.

REPRODUÇÃO E DESENVOLVIMENTO

O papel das secreções glandulares em um contexto reprodutivo pode ser ilustrado em diferentes níveis. Antes do acasalamento e da transferência de esperma, os parceiros têm que achar um ao outro, o que pode acontecer através dos feromônios sexuais, que são geralmente misturas de multicomponentes glandulares que podem ser produzidos pelo macho ou pela fêmea (AYASSE et al., 2001). A cópula pode acontecer com comportamentos peculiares, como nas abelhas do gênero *Apis*, nas quais o macho mais ou menos explode ao evertir seu grande endofalo (pênis) e inserir a maior parte dele na abertura genital da rainha. Neste processo, as secreções exócrinas também desempenham uma função, já que o endofalo contém uma parte glandular considerável (glândula do bulbo: KOENIGER; HÄNEL, 1996; glândula cornual: KOENIGER et al., 1996).

A determinação haplodiplóide do sexo em Hymenoptera social requer que a rainha possa armazenar uma grande quantidade de esperma em sua espermateca e possa mantê-lo viável para o resto da vida. Neste processo, tanto as glândulas espermatecais como a diferenciação em glândula da parede do reservatório da espermateca desempenham um papel crucial (WHEELER; KRUTZSCH, 1994).

Nas vespas e nas abelhas do gênero *Apis*, durante a oviposição, a rainha tem que depositar e, de alguma maneira, colar o ovo no fundo de uma célula de cria do ninho. Quando o ovo passa pelo oviduto, também passa pela saída da glândula de Dufour, que pode então agir como uma fonte marcadora de ovo. A marcação do ovo pela rainha é considerada como um dos meios para distinguir ovos produzidos por ela daqueles produzidos pelas operárias (ex. OLDROYD et al., 2002), embora a função exata da glândula de Dufour na marcação de ovos de abelhas do gênero *Apis* ainda seja contestada.

Uma vez eclodida, a larva começa seu desenvolvimento e, durante este processo (especialmente em Hymenoptera), ela é cuidada pelas operárias nutridoras. Dependendo da espécie, pode ser fornecido à larva, por exemplo, partes de presas ou conteúdos de coleta regurgitados, ou secreções glandulares altamente nutritivas, que podem ter efeito na determinação da casta, como a geléia real, que as abelhas operárias de *Apis* produzem a

partir de suas glândulas hipofaríngeas para alimentar a larva que se desenvolverá em rainha (HAYDAK, 1970).

FUNÇÕES ADICIONAIS DAS SECREÇÕES DAS GLÂNDULAS EXÓCRINAS

Antibióticos

A confrontação com microorganismos é uma parte inevitável da vida para a qual insetos sociais desenvolveram proteção através de secreções de glândulas produtoras de antibióticos. O melhor exemplo conhecido é a glândula metapleural em formigas (HÖLLDOBLER; ENGEL-SIEGEL, 1984), que confere proteção de grande espectro. Em outros insetos sociais, a produção de antibióticos em glândulas exócrinas também foi relatada (AYASSE; PAXTON, 2002).

Enzimas digestivas

Alguns produtos glandulares não têm uma função no contexto social, mas são bastante ativos em nível individual, incluindo as enzimas digestivas 'para uso pessoal', que podem ser produzidas pelas glândulas labiais (= salivares), ou as glândulas pró-faríngea e hipofaríngea de formigas, vespas e abelhas.

Funções mecânicas

Além dos venenos e feromônios de alarme, a defesa contra predadores também pode ser conseguida na liberação de um material pegajoso que incapacita mecanicamente o inimigo. Novamente, essas substâncias são elaboradas em várias glândulas exócrinas – exemplo: substâncias repelentes de formiga da glândula de Van der Vecht em vespa: (JEANNE, 1970); comportamento suicida por deiscência da glândula frontal em térmitas *Globitermes*. (BORDEREAU et al., 1997) –. A habilidade para aderir a superfícies lisas também está ligada ao funcionamento das glândulas exócrinas, como foi relatado para a glândula do arólio pré-tarsal (JARAU et al., 2005). Outra função mecânica é a de produzir lubrificantes, como foi sugerido para várias glândulas intersegmentais nas formigas Ponerinae bastante esclerosadas (JESSEN; MASCHWITZ, 1983).

Material de construção do ninho

Espécies de abelhas Apidae são caracterizadas pela presença de glândulas de cera nos segmentos abdominais esternal e/ou tergal. Esses epitélios glandulares fabricam as ceras que são usadas para a construção do ninho (CASSIER; LENSKY, 1994). Ao contrário das abelhas e mamangavas, nas quais o material do ninho se origina do próprio corpo dos insetos, as vespas constroem os seus ninhos de papel usando polpa de madeira, mastigando pequenos pedaços de madeira misturados com saliva e também secreções glandulares

(DOWNING, 1991). Também nos térmitas, a construção do ninho envolve a mistura de terra com secreções de glândula salivares (NOIROT, 1969).

Outras funções

Várias outras funções também podem ser atribuídas a secreções de glândulas exócrinas, como o armazenamento de água nos reservatórios das glândulas labiais de térmitas, ou a produção de seda em larvas de muitos Hymenoptera sociais.

CONCLUSÃO

A surpreendente variedade de glândulas exócrinas em insetos sociais continuará a ser ilustrada com a descrição de mais glândulas ainda desconhecidas (exemplo a variedade de glândulas nas patas (CRUZ-LANDIM, 2002)). Para muitas glândulas, a função exata ainda permanece desconhecida, embora o progresso de ferramentas analíticas e técnicas devam contribuir para o futuro entendimento do sistema de comunicação e organização social destas fascinantes comunidades de insetos.

REFERÊNCIAS

- AYASSE, M.; PAXTON, R. Brood protection in social insects. In: HILKER, M.; MEINERS, T. (Eds.). **Chemecology of insect eggs and egg deposition**. Oxford, UK : Blackwell Science, 2002. p. 117-148.
- AYASSE, M.; PAXTON, R.; TENGÖ, J. Mating behavior and chemical communication in the Hymenoptera. **Annual Review of Entomology**, v. 46, p. 31-78, 2001.
- BAGNÈRES, A. G.; MORGAN, E. D. The postpharyngeal gland and the cuticle of Formicidae contain the same characteristic hydrocarbons. **Experientia**, v. 47, p. 106-111, 1991.
- BILLEN, J.; MORGAN, E. D. Pheromone communication in social insects – sources and secretions. In: VANDER MEER, R. K.; BREED, M. D.; WINSTON, M. L.; ESPELIE, K. E. (Eds.). **Pheromone communication in social insects: ants, wasps, bees, and termites**. Boulder, Oxford : Westview Press, 1998. p. 3-33.
- BORDEREAU, C.; ROBERT, A.; VAN TUYEN, V.; PEPPUY, A. Suicidal defensive behaviour by frontal gland dehiscence in *Globitermes sulphureus* Haviland soldiers (Isoptera). **Insectes Sociaux**, v. 44, p. 289-297, 1997.
- BREED, M. D. Chemical cues in kin recognition: Criteria for identification, experimental approaches, and the honey bee as an example. In: VANDER MEER, R. K.; BREED, M. D.; WINSTON, M. L.; ESPELIE, K. E. (Eds.). **Chemical communication in social insects: ants, wasps, bees, and termites**. Boulder, Oxford : Westview Press, 1998. p. 57-78.
- CASSIER, P.; LENSKY, Y. Ultrastructure of the wax gland complex and secretion of bees wax in the worker honeybee *Apis mellifera* L. **Apidologie**, v. 26, p. 17-26, 1994.
- COSTA-LEONARDO, A. M. A new interpretation of the defense glands of Neotropical *Ruptitermes* (Isoptera, Termitidae, Apicotermitinae). **Sociobiology**, v. 44, p. 391-402, 2004.

- CRUZ-LANDIM, C. Glândulas das pernas. In: CRUZ-LANDIM, C.; ABDALLA, F. C. (Eds.). **Glândulas Exócrinas das Abelhas**. Ribeirão Preto, Brasil: FUNPEC Ed. 2002. p. 165-181.
- DELIGNE, J.; QUENNEDEY, A.; BLUM, M.S. The enemies and defense mechanisms of termites. In: HERMANN, H. R. (Ed.). **Social Insects**, v. 2. New York: Academic Press, 1981. p. 1-76.
- DOWNING, H. A. The function and evolution of exocrine glands. In: ROSS, K. G.; MATTHEWS, R. W. (Eds.). **The Social Biology of Wasps**. Ithaca and London: Comstock Publ. Ass., 1991. p. 540-569.
- HAYDAK, M. H. Honey bee nutrition. **Annual Review of Entomology**, v. 15, p. 143-156, 1970.
- HÖLLDOBLER, B.; CARLIN, N. F. Anonymity and specificity in the chemical communication signals of social insects. **Journal of Comparative Physiology**, v. 161A, p. 567-581, 1987.
- HÖLLDOBLER, B.; ENGEL-SIEGEL, H. On the metapleural gland of ants. **Psyche**, v. 91, p. 201-224, 1984.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Cambridge, Mass: Harvard University Press, 1990. p. 732.
- JARAU, S.; HRNCIR, M.; ZUCCHI, R.; BARTH, F. G. Morphology and structure of the tarsal glands of the stingless bee *Melipona seminigra*. **Naturwissenschaften**, v. 92, p. 147-150, 2005.
- JEANNE, R. L. Chemical defense of brood by a social wasp. **Science**, v. 168, p. 1465-1466, 1970.
- JESSEN, K.; MASCHWITZ, U. Abdominaldrüsen bei *Pachycondyla tridentata*(Smith): Formicidae, Ponerinae. **Insectes Sociaux**, v. 30, p. 123-133, 1983.
- KOENIGER, G.; HÄNEL, H. **The bulbous gland of drones (*Apis mellifera*)**. **Pszcz. Zesz. Nauk.** v. 40, p. 45-54, 1996.
- KOENIGER, G.; HÄNEL, H.; WISSEL, M.; HERTH, W. Cornual gland of the honeybee drone (*Apis mellifera* L.): structure and secretion. **Apidologie**, v. 27, p. 145-156, 1996.
- LAHAV, S.; SOROKER, V.; VANDER MEER R. K.; HEFETZ, A. Direct behavioral evidence for hydrocarbons as ant recognition discriminators. **Naturwissenschaften**, v. 86, p. 246-249, 1999.
- NOIROT, C. 1969. Glands and secretions. In: KRISHNA, K.; WEESNER, F. (Eds.). **Biology of Termites**. New York: Academic Press, 1969. p. 89-123.
- OLDHAM, N. J.; BILLEN, J.; MORGAN, E. D. On the similarity of the Dufour gland secretion and the cuticular hydrocarbons of some bumblebees. **Physiological Entomology**, v. 19, p. 115-123, 1994.
- OLDROYD, B. P.; RATNIEKS, F. L. W.; WOSSLER, T. C. Egg-marking pheromones in honey-bees *Apis mellifera*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 51, p. 590-591, 2002.
- ROUBIK, D. W.; SMITH, B. H., CARLSON, R. L. Formic acid in caustic cephalic secretions of stingless bee *Oxytrigona* (Hymenoptera: Apidae). **Journal of Chemical Ecology**, v. 13, p. 1079-1086, 1987.
- RUTHER, J.; SIEBEN, S.; SCHRICKER, B. Nestmate recognition in social wasps: manipulation of hydrocarbon profiles induces aggression in the European hornet. **Naturwissenschaften**, v. 89, p. 111-114, 2002.
- SILVERSTEIN, R. M.; YOUNG, J. C. Insects generally use multicomponent pheromones. In: Beroza, M. (Ed.). **Pest Management with Insect Sex Attractants and Other Behavior-controlling Chemicals**. Washington, D. C.: ACS Symp. series 23, . 1976. p. 1-29.
- WHEELER, D. E.; KRUTZSCH, P. H. Ultrastructure of the spermatheca and its associated gland in the ant *Crematogaster opuntiae* (Hymenoptera, Formicidae). **Zoomorphology**, v. 114, p. 203-212, 1994.

