



Fundación
Miguel Lillo
Tucumán
Argentina

doi

Microestructura y ultraestructura del vitelario de la grana cochinilla *Dactylopius coccus* (Hemiptera: Dactylopiidae)

Microstructure and ultrastructure of the vitellarium of the cochineal insect, *Dactylopius coccus* (Hemiptera: Dactylopiidae)

Arturo Ramírez-Cruz 

Departamento de Investigación. CIIDIR Unidad Michoacán. Instituto Politécnico Nacional. Justo Sierra No. 28. Col. Centro. 59510. Jiquilpan, Michoacán. México. <aramirezc@ipn.mx>

Resumen

La grana cochinilla *Dactylopius coccus* es el insecto empleado para la obtención del ácido carmínico. Con el fin de contribuir al conocimiento de la morfofisiología del ovario de esta importante especie, se describe la microestructura y ultraestructura del vitelario durante la vitelogénesis. Sus ovariolas de tipo telotrófico, están formadas por el germario, el vitelario y el pedicelo. Cada vitelario contiene un solo folículo ovárico, constituido por las células foliculares y el ovocito. El folículo externamente está cubierto de una túnica propia. Las células foliculares fueron entre columnares y cúbicas, mononucleadas y con abundantes ribosomas y mitocondrias, aunque escaso retículo endoplásmico rugoso. El ovocito presentó gran cantidad de mitocondrias, ribosomas, microtúbulos, pero escasos retículo endoplásmico rugoso y complejo de Golgi. El citoplasma cortical del ovocito presentó laminillas anulares, formadas a partir de un cuerpo fibrogranular. El vitelo se formó principalmente de gránulos de proteínas y de glóbulos de lípidos, siendo las proteínas las primeras en incorporarse endocíticamente al ovocito; dentro de sus membranas endocíticas el material proteínico se compacta hasta la formación completa de gránulos de vitelo. Próximos a estos gránulos o sus membranas se observaron cuerpos lamelares, sugiriendo que éstos participan reciclando dichas membranas.

► Ref. bibliográfica: Ramírez-Cruz, A. 2026. "Microestructura y ultraestructura del vitelario de la grana cochinilla *Dactylopius coccus* (Hemiptera: Dactylopiidae)". *Acta Zoológica Lilloana* 70 (2): 577-602. DOI: <https://doi.org/10.30550/j.azl/2404>

► Recibido: 23 de abril 2026 – Aceptado: 25 de junio 2026.

► URL de la revista: <http://actazoologica.lillo.org.ar>

► Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución – No Comercial – Sin Obra Derivada 4.0 Internacional.



OPEN ACCESS

Los ovocitos presentaron bacterias simbiotes, que son transferidas desde el germario hacia el ovocito, mediante el cordón trófico, al menos desde el inicio de la vitelogénesis.

Palabras clave: Bacterias simbiotes, cuerpos fibrogranulares, cuerpos lamelares, laminillas anulares, vitelogénesis.

Abstract

The cochineal insect *Dactylopius coccus* is used to obtain carminic acid. In order to contribute to the knowledge of the morphophysiology of the ovary of this important species, the microstructure and ultrastructure of the vitellarium during vitellogenesis were described. *Dactylopius coccus* ovarioles, of telotrophic type, are formed by the germarium, the vitellarium and the pedicel. Each vitellarium contains a single ovarian follicle, consisting of the follicular cells and the oocyte, being the follicle externally covered with a tunica propria. The follicular cells were columnar to cubic, mononucleated and with a large number of ribosomes and mitochondria, although scarce rough endoplasmic reticulum. The oocyte showed a great amount of mitochondria, ribosomes, microtubules, but scarce rough endoplasmic reticulum and Golgi complex. The cortical cytoplasm of the oocyte presented annular lamellae, formed inside a fibrogranular body. The yolk was made mainly of protein granules and lipid globules, with proteins being the first to be endocytically incorporated into the oocyte; within their endocytic membranes the proteinaceous material is compacted until the complete formation of yolk granules. Near the granules or their membranes, lamellar bodies were observed, suggesting that these participate in recycling the membranes. The oocytes had symbiont bacteria, which are transferred from the germarium to the oocyte through the trophic cord, at least since the onset of vitellogenesis.

Keywords: Symbiotic bacteria, fibrogranular bodies, lamellar bodies, annular lamellae, vitellogenesis.

INTRODUCCIÓN

La familia Dactylopiidae está incluida dentro de los comúnmente llamados insectos escama (Gavrilov-Zimin, 2018), los cuales taxonómicamente pertenecen al orden Hemiptera, suborden Sternorrhyncha, infraorden Cocco-morpha (Williams y Hodgson, 2014). *Dactylopius coccus*, conocida como la grana cochinilla, es una de las especies más importantes de esta familia, ya que las hembras son empleadas para la extracción del colorante rojo ácido carmínico, ampliamente usado en varias industrias (Méndez-Gallegos et al., 2003).

Con relación a la estructura de los ovarios de esta especie, se conoce, entre otros aspectos, que están constituidos por alrededor de 400 ovariolas de tipo telotrófico, conformadas a su vez por el germario (el cual resguarda a las células nutricias), el vitelario (con un solo ovocito en etapa de crecimiento o vitelogénesis) y un corto pedicelo, que conecta la ovariola con el oviducto lateral (Ramírez-Cruz et al., 2008). Existe además información sobre las características ultraestructurales de su germario, entre ellas la presencia de simbiontes en el interior del mismo (Ramírez-Cruz, 2012). Sobre la fisiología de las ovariolas durante su maduración, se sabe que en esta especie la vitelogénesis inicia cuando las hembras adultas tienen cinco días de edad y finalizando a los 13 días de edad, cuando el ovocito logra la madurez junto con la formación del corion (coriogénesis) (Ramírez-Cruz, 2014). Es sabido, además, que en ausencia de la cópula, pueden producir ovocitos completamente maduros, aunque en poca cantidad, ya que la gran mayoría de ellos se reabsorben a falta del estímulo (Ramírez-Cruz y Llanderal-Cázares, 2019) y que la cópula influye sobre la concentración del ácido carmínico presente en los huevos (Flores-Alatorre et al., 2014).

Debido a la importancia económica de *D. coccus* y con la finalidad de profundizar en el conocimiento sobre la estructura de su ovario, el objetivo del presente trabajo es describir las características microestructurales y ultraestructurales del vitelario, desde el inicio de la vitelogénesis hasta la vitelogénesis activa, es decir, desde los cinco hasta los diez días de edad de las hembras adultas.

MATERIALES Y MÉTODOS

El método de cría para la obtención de los adultos de *D. coccus* se describe en Ramírez-Cruz (2012). Una vez que las hembras adultas alcanzaron la edad requerida, se seleccionaron ejemplares de cinco, siete y diez días de edad; tres ejemplares por edad. Dichas edades representan el grado de madurez o crecimiento vitelogénico de los ovocitos en las ovariolas de esta especie, es decir, las hembras de cinco días de edad presentan ovocitos en vitelogénesis inicial y las hembras de siete y diez días de edad muestran ovocitos en vitelogénesis activa (Ramírez-Cruz, 2014). Inmediatamente se extrajeron ambos ovarios mediante disección en solución de Ringer para insectos; enseguida se fijaron en glutaraldehído al 2,5 % y se postfijaron en tetraóxido de osmio al 1%; se deshidrataron y posteriormente se incluyeron en resina Epon 812. Se hicieron cortes semifinos de 0,5 μm de espesor, de cada una de las ovariolas seleccionadas, los cuales se tiñeron con azul de metileno al 1%; algunos de estos cortes se utilizaron para observarse mediante un microscopio de campo claro marca Zeiss, modelo Axiostar.

Finalmente, se realizaron cortes finos a 70 nanómetros de espesor, los cuales se contrastaron con acetato de uranilo y citrato de plomo (Bozzola y Russell, 1999); estos cortes se observaron mediante un microscopio electrónico de transmisión modelo Jeol JEM-1010, a 60 u 80 kV. Todas las imágenes fueron procesadas mediante el editor de imágenes GIMP versión 2.10.38.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Como en otros *Coccomorpha*, la ovariola de *D. coccus* es de tipo telotrófico y consta del germario (con sus células nutricias) y del vitelario, representado éste por un solo folículo ovárico, conformado por el ovocito, el cual está rodeado a su vez por un epitelio simple de células foliculares; el germario y el vitelario están conectados mediante el cordón trófico (Figura 1A); finalmente el vitelario se conecta con el pedicelo (Ramírez-Cruz et al., 2008). Existen otras especies en *Coccomorpha* cuyos vitelarios presentan más de un folículo ovárico, tal es el caso de *Steingelia gorodetskia* (Steingelidae) con dos a cuatro folículos (Koteja et al., 2003), *Matsucoccus matsumurae* (Liu et al., 2014) y *Matsucoccus pini* (Matsucoccidae) (Szklarzewicz et al., 2014) con cuatro y de uno a seis folículos, respectivamente. La presencia de varios ovocitos en crecimiento en el vitelario se considera un fenómeno plesiomórfico (Szklarzewicz et al., 2014).

El vitelario de *D. coccus*, desde el exterior hacia el interior, presentó los siguientes elementos celulares con sus respectivas características:

Túnica Propia

Ultraestructuralmente, se observa que el vitelario se haya cubierto por una capa no celular muy delgada, que corresponde a la túnica propia o lámina basal, que establece un estrecho contacto con la base de las células foliculares (Figura 1B); dicha túnica mostró un espesor de alrededor de 0,1 μm . Aunque no existe información en *Coccomorpha* sobre las características químicas y estructurales de la túnica propia, en otros insectos se sabe que ésta es de naturaleza proteínica, y selectivamente permeable a moléculas menores a 11 nanómetros que se incorporan al ovocito (Raikhel y Dhadialla, 1992). En otros Hemiptera, el vitelario, adicionalmente a la túnica propia, cuenta con dos cubiertas más de tejido conjuntivo (Huebner, 1984).

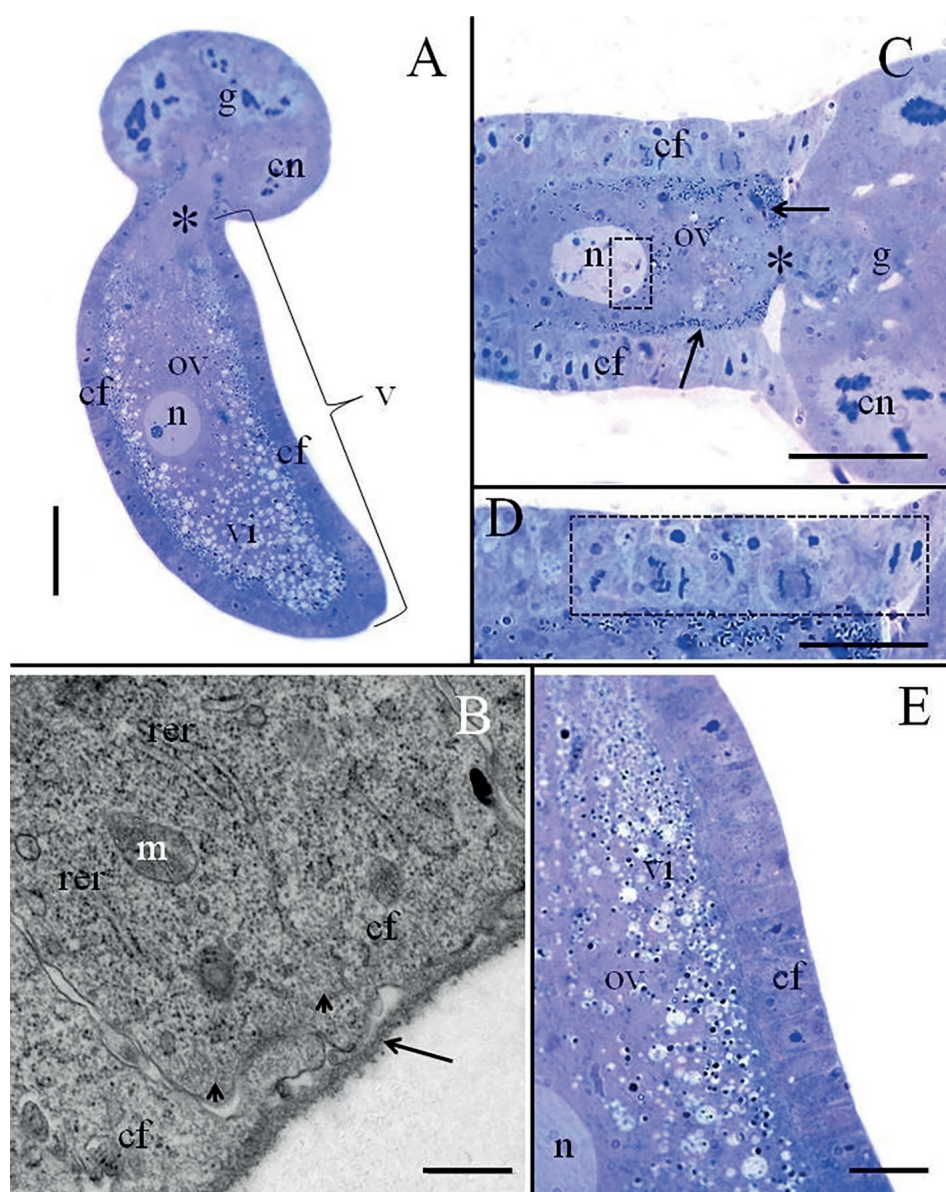


Figura 1. Ovariolas de *D. coccus*. **A.** Corte longitudinal de una ovariola (sin el pedicelo) de una hembra de siete días de edad. En la región apical se observa el germario (g) e inferior a éste el vitelario (v), el cual contiene un solo folículo ovárico conformado por las células foliculares (cf) y el ovocito (ov), cuyo citoplasma contiene gran cantidad de vitelo (vi); su núcleo (n) excéntricamente colocado, presenta un notorio nucléolo; cordón trófico (asterisco), célula nutricia (cn). **B.** Micrografía electrónica de transmisión de células foliculares (cf) de un folículo ovárico de hembra de siete días de edad, donde se observa claramente la túnica propia (flecha). Los ribosomas libres y polirribosomas se observan como pequeñas granulaciones oscuras dispersas en todo el citoplasma; en la base de las células foliculares se distinguen los microtúbulos (cabezas de flecha); mitocondria (m), retículo endoplásmico rugoso (rer). **C.** Corte longitudinal de ovariola de hembra de cinco días de edad; las células foliculares (cf) son de forma columnar. En el ovocito (ov) es clara la acumulación incipiente de vitelo proteínico (flechas); su núcleo (n) en posición central, presenta pequeños nucléolos (rectángulo); célula nutricia (cn), cordón trófico (asterisco), germario (g). **D.** Imagen ampliada de la figura C, donde se observan células foliculares en mitosis (rectángulo). **E.** Corte longitudinal de folículo ovárico de hembra de siete días de edad; las células foliculares (cf) son de forma columnar; núcleo (n), ovocito (ov), vitelo (vi). Escalas: A y C, 50 μ m. B, 1 μ m. D, 30 μ m. E, 10 μ m.

► **Figure 1.** Ovarioles of *D. coccus*. **A.** Longitudinal section of an ovariole (without the pedicel) from a seven-day-old female. At the apical region, the germarium (g) is visible, and below it the vitellarium (v), which contains a single ovarian follicle composed of follicular cells (cf) and the oocyte (ov), whose cytoplasm contains a large amount of yolk (vi); its eccentrically positioned nucleus (n) has a prominent nucleolus; trophic cord (asterisk), nurse cell (cn). **B.** Transmission electron micrograph of follicular cells (cf) from an ovarian follicle of a seven-day-old female, where the tunica propria is clearly visible (arrow). Free ribosomes and polyribosomes appear as small, dark granules scattered throughout the cytoplasm; microtubules are visible at the base of the follicular cells (arrowheads); mitochondrion (m), rough endoplasmic reticulum (rer). **C.** Longitudinal section of an ovariole from a five-day-old female; the follicular cells (cf) are columnar. In the oocyte (ov), the incipient accumulation of proteinaceous yolk is clear (arrows); its nucleus (n), centrally located, has small nucleoli (rectangle); nurse cell (cn), trophic cord (asterisk), germarium (g). **D.** Magnified image from figure C, showing follicular cells undergoing mitosis (rectangle). **E.** Longitudinal section of an ovarian follicle from a seven-day-old female; the follicular cells (cf) are columnar; nucleus (n), oocyte (ov), yolk (vi). Scale bars: **A** and **C**, 50 μm . **B**, 1 μm . **D**, 30 μm . **E**, 10 μm .

Células Foliculares

En lo que respecta a las células foliculares (CFs), los folículos ováricos de las hembras de cinco días (iniciando la vitelogénesis) y siete días de edad (en vitelogénesis activa), presentaron CFs de forma columnar (Figuras 1C y 1E, respectivamente), mientras que los folículos ováricos en las hembras de diez días de edad (en vitelogénesis activa) adquirieron una forma aproximadamente cúbica, con sus dominios apicales (adyacentes al ovocito) que fueron incluso ligeramente redondeadas (Figura 2A). Esta última característica en la forma de las superficies apicales, también se ha observado en los folículos ováricos de la escama *Palaeococcus fuscipennis* (Coccothraupidae: Monophlebidae) (Szklarzewicz et al., 2005); sin embargo, en esta especie dicha característica marca el inicio de la coriogenénesis. En *D. coccus*, las CFs en las hembras de cinco y siete días de edad presentaron actividad mitótica (Figura 1D), mientras que en los folículos de las de diez días, dicha actividad ya no se observó; lo anterior sugiere que dicha actividad mitótica debe realizarse para compensar (al menos en parte) el crecimiento acelerado del ovocito al inicio de la vitelogénesis, actividad que disminuye o desaparece hacia el final de esta etapa. Sin embargo, esta característica observada en *D. coccus*, difiere de lo señalado por Mahowald (1972) quien indica que la actividad mitótica de las CFs en los insectos, se realiza durante el estado de previtelogénesis y que concluye hasta poco antes de que la vitelogénesis inicie. Más recientemente, Chapman (2013) e Irles et al. (2017), también indican que las CFs en los insectos ya no se dividen durante la vitelogénesis. En este sentido, King y Büning (1985) indican que en los ovocitos en crecimiento de Heteroptera, algunas CFs permanecen indiferenciadas hasta la formación del corion mostrando aún actividad mitótica, y que estas células forman tejido interfolicular; aunque, en vista de que *D. coccus* presenta un solo folículo ovárico (Ramírez-Cruz et al., 2008), no se puede sugerir que dicho tejido se forme en esta especie.

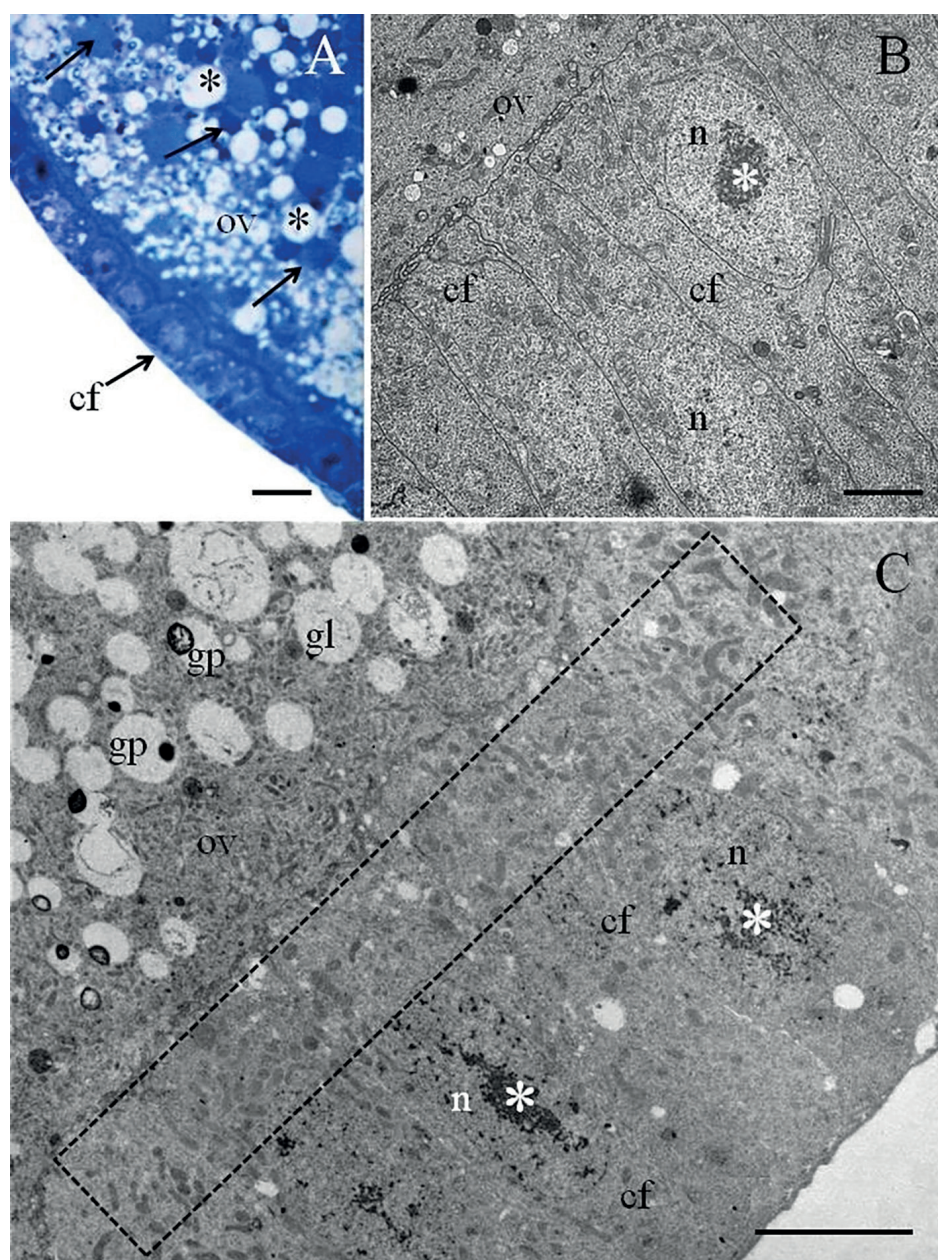


Figura 2. Folículos ováricos de *D. coccus*. **A.** Corte longitudinal de folículo ovárico de hembra de diez días de edad; las células foliculares (cf) muestran sus superficies apicales claramente redondeadas. El ovocito (ov) contiene gran cantidad de vitelo, representado principalmente por glóbulos de lípidos (asteriscos) y gránulos de proteínas (flechas). **B.** Micrografía electrónica de transmisión de un folículo ovárico de hembra de cinco días de edad. Las células foliculares (cf) con un solo núcleo (n) ligeramente ovalado y con heterocromatina compacta (asterisco); ovocito (ov). **C.** Micrografía electrónica de transmisión de un folículo ovárico de hembra de siete días de edad. Las células foliculares (cf) con un solo núcleo (n) ovalado y con cromatina granular (asterisco). Las mitocondrias se agruparon principalmente en la región apical de las células foliculares (rectángulo); glóbulo lipídico (gl), gránulo proteínico (gp), ovocito (ov). Escalas: **A**, 15 μm . **B**, 2.5 μm . **C**, 5 μm .

Figure 2. Ovarian follicles of *D. coccus*. **A.** Longitudinal section of an ovarian follicle from a ten-day-old female; the follicular cells (cf) show their apical surfaces clearly rounded. The oocyte (ov) contains abundant yolk, represented mainly by lipid globules (asterisks) and protein granules (arrows). **B.** Transmission electron micrograph of an ovarian follicle

➤ from a five-day-old female. The follicular cells (cf) have a single, slightly oval nucleus (n) with compact heterochromatin (asterisk); oocyte (ov). C. Transmission electron micrograph of an ovarian follicle from a seven-day-old female. The follicular cells (cf) have a single oval nucleus (n) with granular chromatin (asterisk). Mitochondria were mainly clustered in the apical region of follicular cells (rectangle); lipid globule (gl), protein granule (gp), oocyte (ov). Scale bars: A, 15 μm . B, 2.5 μm . C, 5 μm .

Las CFs en las tres edades consideradas en el presente estudio, siempre fueron mononucleadas, con núcleos ligeramente ovalados, localizados centralmente; su heterocromatina se observó ya sea compactada o en forma granular (Figuras 2B y 2C). Lo anterior contrasta con la escama *M. matsumurae*, especie donde solo al inicio de la vitelogénesis las CFs son binucleadas, para posteriormente transformarse en mononucleadas (Liu et al., 2014). Algo semejante sucede en los hemípteros *Cixius nervosus* (Cixiidae), *Javesella pellucida* y *Conomelus anceps* (Delphacidae) donde desde que inicia la vitelogénesis, sus CFs se transforman en binucleadas (Szklarzewicz et al., 2007). Con relación a las CFs binucleadas, Szklarzewicz et al. (2007) han sugerido que esta característica está relacionada con su muy activa función de síntesis de proteínas precursoras de las envolturas del ovocito; del mismo modo, Chapman (2013) indica que para compensar el hecho de que ya no se dividen y poder cumplir con su función de síntesis, las CFs se transforman ya sea en binucleadas o en poliploides. Sin embargo, en vista de que la presencia de dos núcleos en las CFs, no es un hecho característico en *Cocomopha* (King y Büning, 1985; Liu et al., 2014) se podría sugerir que la presencia de dos núcleos en las CFs en este grupo de insectos, podría jugar una función adicional o diferente a la sugerida por los autores mencionados.

Ultraestructuralmente, en el citoplasma de las CFs en las tres edades estudiadas, abundaron las mitocondrias, las cuales se concentran principalmente en la zona apical (adyacente al ovocito) de dichas células (Figuras 2C y 4B). Se observaron además polirribosomas y numerosos ribosomas libres, y en mucha menor cantidad, conformando retículo endoplásmico rugoso, el cual estuvo principalmente constituido por cisternas simples (Figuras 1B y 3A). En este sentido, la abundancia de mitocondrias y de ribosomas libres, además de la presencia de retículo endoplásmico rugoso, sugiere que las CFs se prepararían para una alta actividad metabólica y sintética, posiblemente relacionada con la síntesis de las dos membranas del ovocito: la membrana vitelina y el corion. Como parte del citoesqueleto, se observaron microtúbulos cortos, orientados aproximadamente paralelos al eje longitudinal celular, siendo más visibles en la parte basal de las CFs (Figuras 1B y 3A). En los insectos, el citoesqueleto de las CFs junto con la túnica propia, sirven para mantener la forma de estas células (Büning, 1994). Además, los microtúbulos en las CFs participan en los procesos de cambio de forma de éstas que suceden durante la vitelogénesis (Raikhel y Dhadialla, 1992).

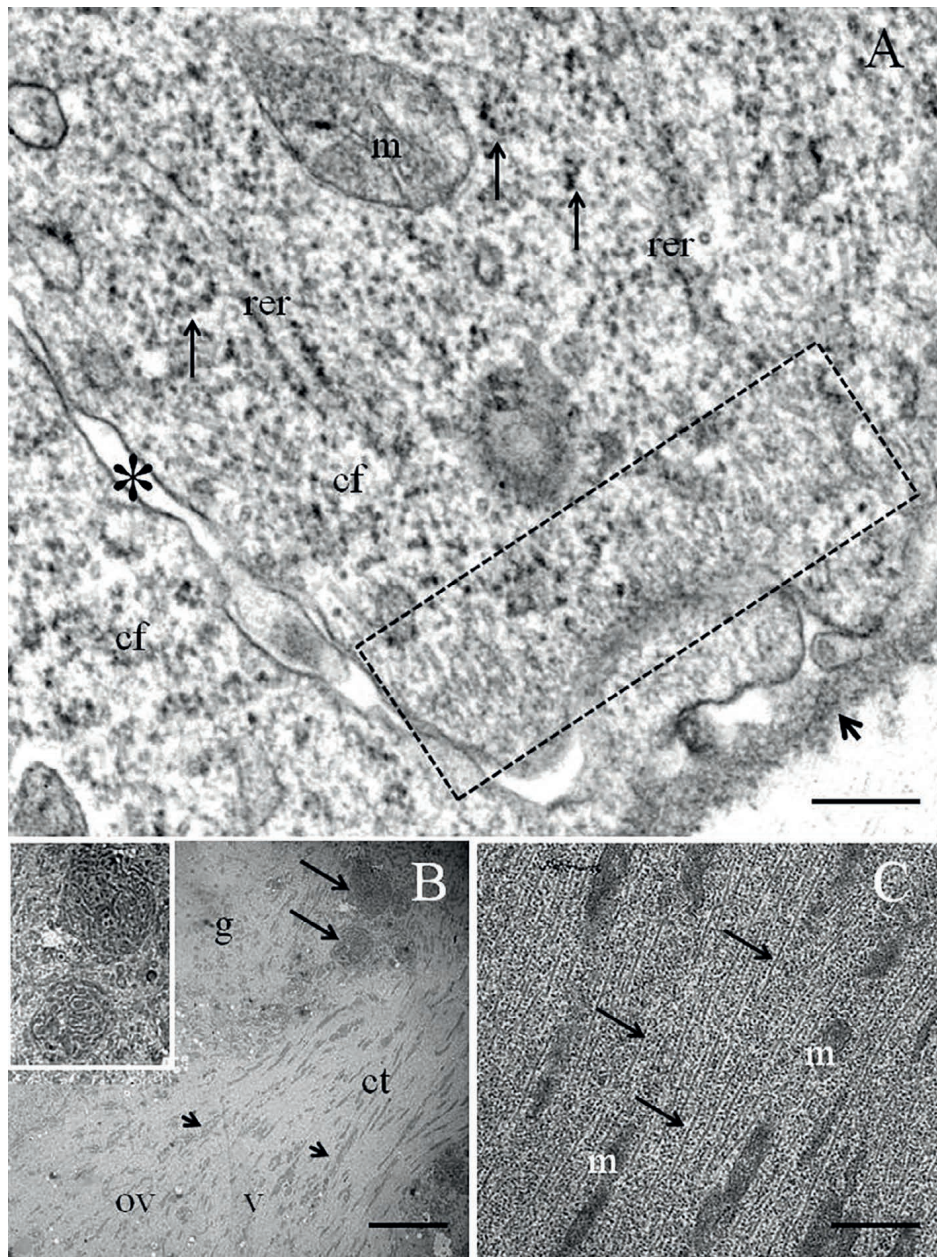


Figura 3. Micrografías electrónicas de transmisión de ovarioles de *D. coccus*. **A.** Imagen ampliada de la figura 1B donde se observan con claridad los microtúbulos (rectángulo) en la parte basal de una célula folicular (cf) y un canal interfolicular (asterisco). Los ribosomas libres y los polirribosomas se observan como pequeñas granulaciones dispersas en todo el citoplasma (flechas); mitocondria (m), retículo endoplásmico rugoso (rer), túnica propia (cabeza de flecha). **B.** Ovariola de hembra de cinco días de edad. Se observa el cordón trófico (ct) conteniendo un enorme número de mitocondrias alargadas (cabezas de flecha). Además, muy cerca de los límites entre el germario (g) y el vitelario (v), se distinguen grupos de simbioses (flechas); el inserto muestra a mayor aumento dos grupos de simbioses; ovocito (ov). **C.** Imagen ampliada de la figura 3B del interior del cordón trófico, mostrando gran número de microtúbulos dispuestos paralelamente a lo largo del cordón (flechas) y las mitocondrias (m), además de una enorme cantidad de ribosomas, distinguibles como pequeñas granulaciones entre los organelos mencionados. Escalas: A, 0.5 μm . B, 10 μm . C, 1 μm .

► **Figure 3.** Transmission electron micrographs of ovarioles of *D. coccus*. **A.** Magnified image from figure 1B showing clearly the microtubules (rectangle) in the basal part of a follicular cell (cf) and an interfollicular channel (asterisk). Free ribosomes and polyribosomes appear as small granules dispersed throughout the cytoplasm (arrows); mitochondria (m), rough endoplasmic reticulum (rer), tunica propria (arrowhead). **B.** Ovariole from a five-day-old female. The trophic cord (ct) is shown containing a huge number of elongated mitochondria (arrowheads). In addition, near the boundaries between the germarium (g) and vitellarium (v), groups of symbionts are visible (arrows); the inset shows two groups of symbionts at higher magnification; oocyte (ov). **C.** Magnified image from figure 3B of the interior of the trophic cord, showing a huge number of microtubules arranged parallel to the cord (arrows) and mitochondria (m), as well as a very large number of ribosomes, visible as small granules among the organelles mentioned. Scale bars: **A**, 0.5 μm . **B**, 10 μm . **C**, 1 μm .

Los canales interfoliculares (los espacios celulares) entre las CFs fueron evidentes, sobre todo en los folículos ováricos desde los siete días de edad (Figura 3A). En general en los insectos, se sabe que dichos canales interfoliculares permiten el paso del vitelo hacia la superficie del ovocito para su posterior incorporación al interior de dicha célula (Raikhel y Dhadialla, 1992).

En ninguna de las tres edades estudiadas se observó, ni morfológica ni ultraestructuralmente, alguna variación o especialización de las CFs que sugiriera alguna diversificación de éstas en subpoblaciones; sin embargo, sí se observó polaridad celular, ya que como se mencionó anteriormente, las mitocondrias se localizaron principalmente en la zona apical (Figuras 2C y 4B). En este sentido, según sugieren Szklarzewicz et al. (2005), la falta de diversificación en subpoblaciones en dichas células, es una característica sinapomórfica en los Coccoomorpha. No obstante, en otros Hemiptera es posible llegar a observar más subpoblaciones de CFs conformando el folículo ovárico, tal como sucede por ejemplo en *Coreus marginatus* (Coreidae) donde se han descrito dos tipos de CFs con morfología y funciones diferentes (Ogorzalek, 2007), y en *Lygus lineolaris* (Miridae) donde hay tres tipos celulares, morfológica y funcionalmente diferentes (Ma et al., 2002).

Ovocitos

La porción anterior del ovocito en el vitelario de *D. coccus*, establece conexión con el germario mediante el cordón trófico, manteniéndose así la interacción entre el ovocito y el germario (Figuras 1A y 1C). Ultraestructuralmente, el cordón trófico presentó en su interior gran número de microtúbulos recorriendo paralelamente toda la longitud de dicho cordón, y entre los microtúbulos se observaron abundantes ribosomas y mitocondrias (Figuras 3B y 3C). Se sabe que en otros Coccoomorpha, como Diaspididae (Foldi, 1990) y Coccidae (Foldi, 1997) y en otros hemípteros (Stebbins et al., 1995), los últimos organelos mencionados son transportados a través del cordón trófico desde el germario al ovocito donde son almacenados.

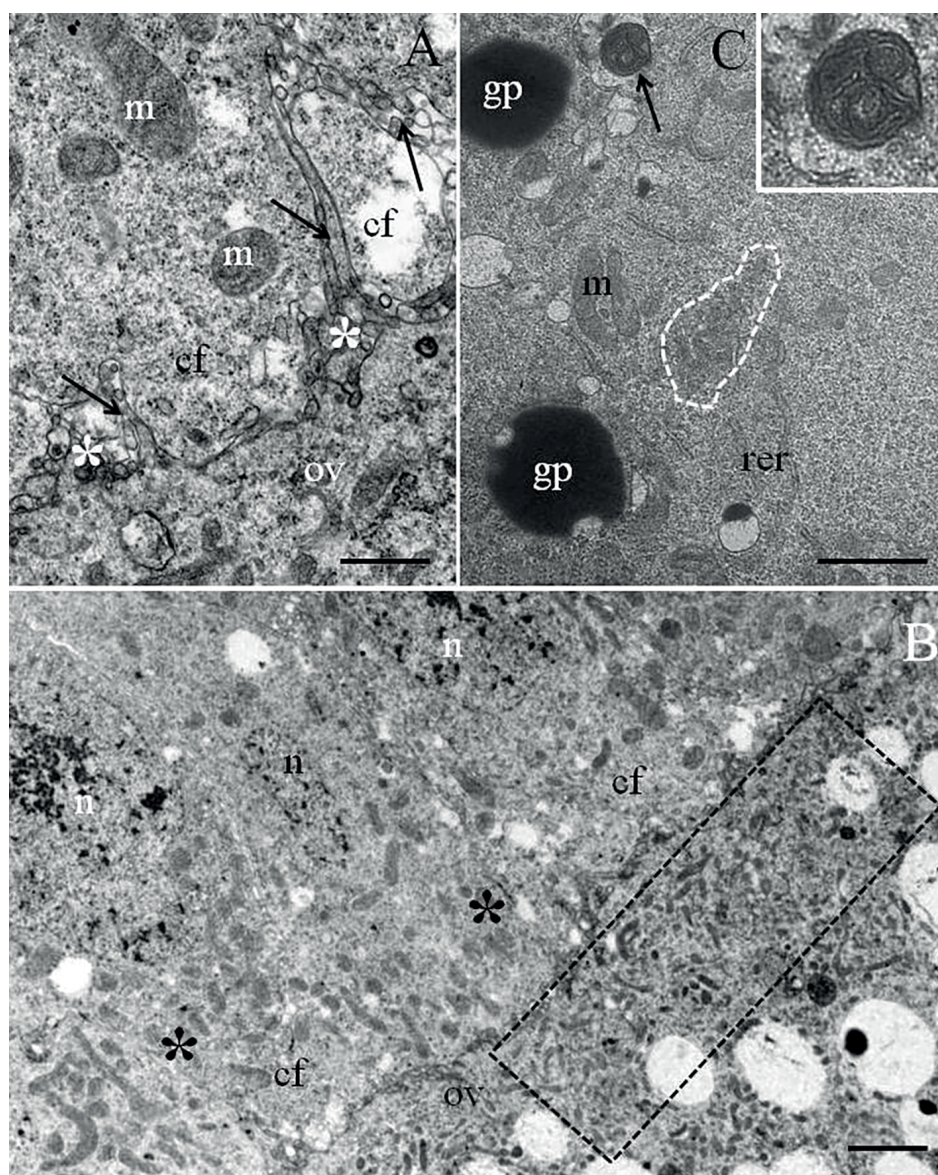


Figura 4. Micrografías electrónicas de transmisión de folículos ováricos de *D. coccus*. **A.** Folículo de hembra de siete días de edad, en el límite entre el ovocito (ov) y las células foliculares (cf), separados por un estrecho espacio periovocítico (asteriscos). Las microvellosidades del ovocito incluso pueden llegar a penetrar parcialmente los canales interfoliculares (flechas); mitocondrias (m). **B.** Folículo en el límite entre las células foliculares (cf) y el ovocito (ov) de una hembra de siete días de edad, donde se observan acúmulos de mitocondrias en la corteza del ovocito (rectángulo) y en la parte apical de las células foliculares (asteriscos); núcleos de las células foliculares (n). **C.** Ovocito de hembra de diez días de edad, donde se observan escasas cisternas simples de retículo endoplásmico rugoso (rer) además de un complejo de Golgi (delimitado por línea discontinua). Enormes cantidades de ribosomas y polirribosomas se aprecian como pequeñas granulaciones oscuras dispersas en todo el citoplasma. Es posible ver un cuerpo lamelar conformado de varias vesículas encerradas por una membrana (flecha); el cuerpo lamelar a mayor aumento se muestra en el inserto; gránulos de proteínas maduros (gp), mitocondrias (m). Escalas: **A**, 0.5 μm . **B** y **C**, 1 μm .

Figure 4. Transmission electron micrographs of ovarian follicles of *D. coccus*. **A.** Follicle from a seven-day-old female, at the boundary between the oocyte (ov) and the follicular cells (cf), separated by a narrow perioocytic space (asterisks). The microvilli of the oocyte

► may even partially penetrate the interfollicular channels (arrows); mitochondria (m). B. Follicle at the boundary between the follicular cells (cf) and the oocyte (ov) from a seven-day-old female, showing clusters of mitochondria in the oocyte cortex (rectangle) and in the apical region of the follicular cells (asterisks); follicular cell nuclei (n). C. Oocyte from a ten-day-old female, showing a few simple cisternae of rough endoplasmic reticulum (rer) as well as a Golgi complex (outlined by a dashed line). Huge quantities of ribosomes and polyribosomes appear as small, dark granules scattered throughout the cytoplasm. A lamellar body composed of several membrane-bound vesicles is visible (arrow); at higher magnification, the lamellar body is shown in the inset; mature protein granules (gp), mitochondria (m). Scale bars: A, 0.5 μm . B and C, 1 μm .

Además, en el cordón trófico de las ovariolas de las hembras de cinco días de edad, cerca de los límites entre el germario y el vitelario, también pudieron observarse grupos de bacterias simbiotes rodeadas de una membrana (Figura 3B).

En el presente estudio en *D. coccus*, los ovocitos de las hembras de cinco días de edad, tuvieron su núcleo en posición central (Figura 1C); en cambio, en los ovocitos de las hembras de siete y diez días de edad, los núcleos fueron ligeramente excéntricos (Figura 1A); en las hembras de cinco y siete días de edad se observaron uno o más nucléolos de tamaño variable (Figuras 1A y 1C), mientras que en las hembras de diez días ya no se observaban o fueron poco evidentes. Aunque existe una fuerte relación entre el tamaño de los nucléolos y la síntesis de RNA ribosómico (Kurata et al., 1978), se sabe, sin embargo, que en los ovarios telotróficos de los Hemiptera, los nucléolos son transcripcionalmente poco activos (Bogolyubov y Parfenov, 2008).

Ultraestructuralmente, la membrana citoplasmática del ovocito de *D. coccus* presentó gran cantidad de microvellosidades, algunas incluso llegaban a penetrar parcialmente los canales interfoliculares; el espacio intercelular entre el ovocito y las CFs (espacio periovocítico o perivitelino) fue relativamente estrecho (Figura 4A). Desde los cinco días de edad de las hembras, los ovocitos contuvieron abundantes mitocondrias, muchas de éstas concentradas en la corteza (Figura 4B); su localización cortical, refleja una intensa actividad metabólica en esa zona durante esta etapa vitelogénica. También se observaron enormes cantidades de ribosomas libres; en contraste, se apreció una cantidad relativamente escasa de retículo endoplásmico rugoso, conformado en su mayoría por cisternas simples, y fue más escaso aún el complejo de Golgi (Figuras 4C y 5A). La discreta presencia de retículo endoplásmico rugoso y de complejo de Golgi, sugiere una reducida síntesis de proteínas en el ovocito de *D. coccus* durante todo el periodo vitelogénico estudiado. Con relación a los tipos de RNA, en general los ovocitos de los insectos, además de almacenar grandes cantidades de RNA ribosómico, también almacenan enormes cantidades de RNA de transferencia así como RNA mensajero (Berry, 1985). En este sentido, Raccaud-Schoeller (1980) menciona que las grandes cantidades de ribosomas presentes en los ovocitos de los insectos, permiten la realización de una vitelogénesis y el posterior desarrollo embrionario rápidos.

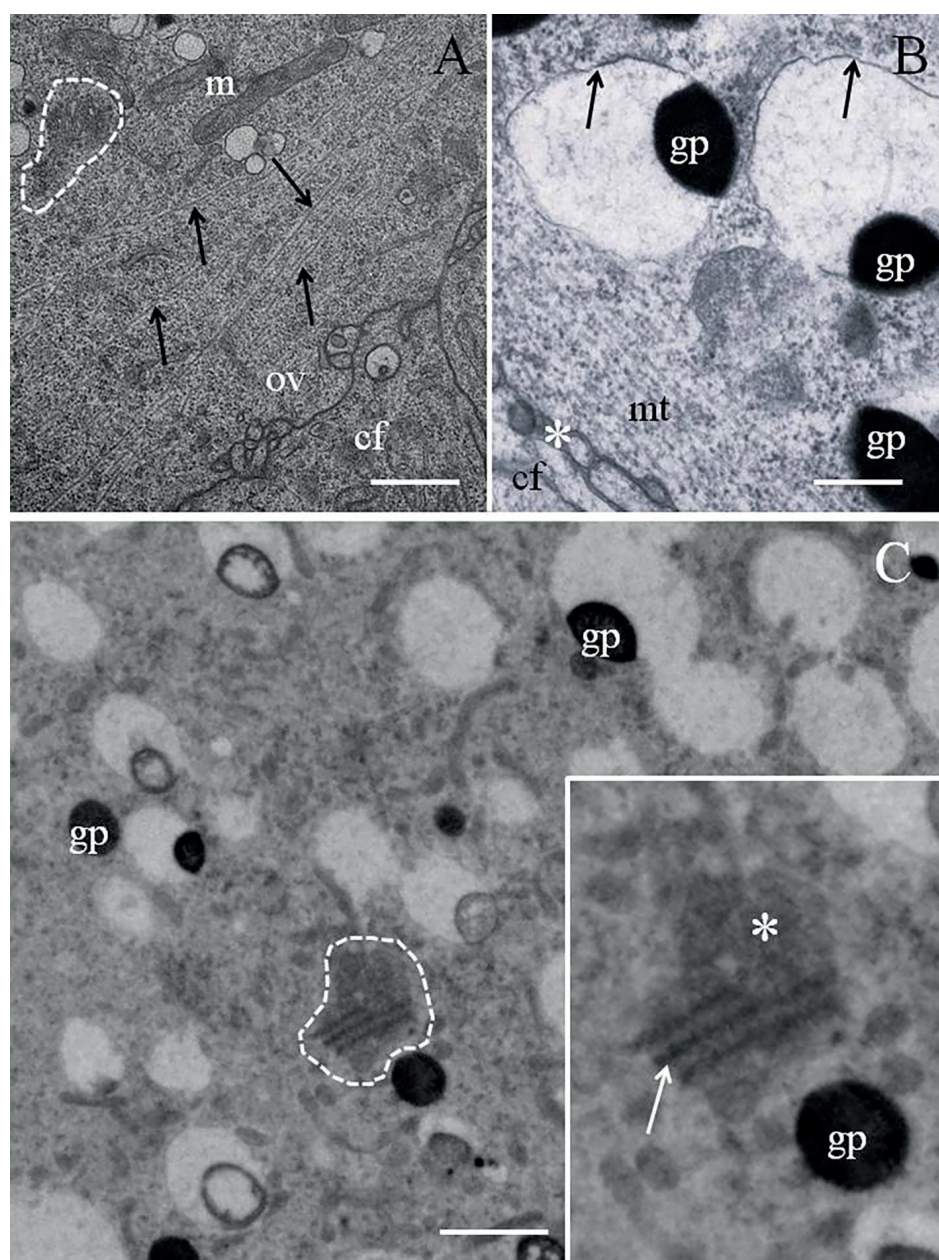


Figura 5. Micrografías electrónicas de transmisión de folículos ováricos de *D. coccus*. **A.** Folículo de hembra de cinco días de edad donde se observan los microtúbulos (flechas) en la corteza del ovocito (ov); tienen una disposición más o menos paralela a la superficie del ovocito pero muy espaciada. Un complejo de Golgi se observa resaltado por la línea discontinua; los ribosomas y polirribosomas se aprecian como pequeñas granulaciones dispersas en el citoplasma. Célula folicular (cf), mitocondrias (m). **B.** Ovocito de una hembra de siete días de edad a nivel de la zona cortical mostrando un paquete de microtúbulos (mt), ordenada y compactamente alineados de forma paralela a la superficie del ovocito; el asterisco señala las membranas citoplásmicas de éste y de una célula folicular (cf). Se ven además los gránulos proteínicos en formación (gp) dentro de sus respectivas membranas endocíticas (flechas). **C.** Zona cortical de un ovocito de una hembra de siete días de edad, donde se distinguen laminillas anulares asociadas a un cuerpo fibrogranular (línea discontinua). El inserto es una ampliación del cuerpo fibrogranular (asterisco) donde se observan en su interior tres laminillas anulares (flecha); gránulos de proteínas (gp). Escalas: **A**, 0.5 μm . **B**, 0.4 μm . **C**, 0.75 μm .

► **Figure 5.** Transmission electron micrographs of ovarian follicles of *D. coccus*. A. Follicle from a five-day-old female showing microtubules (arrows) in the oocyte cortex (ov); they are arranged more or less parallel to the oocyte surface but widely spaced. A Golgi complex is highlighted by the dashed line; ribosomes and polyribosomes appear as small granules scattered throughout the cytoplasm. Follicular cell (cf), mitochondria (m). B. Oocyte from a seven-day-old female at the cortical zone showing a bundle of microtubules (mt), orderly and compactly aligned parallel to the oocyte surface; the asterisk indicates the cytoplasmic membranes of the oocyte and of a follicular cell (cf). Protein granules in formation (gp) are also visible within their respective endocytic membranes (arrows). C. Cortical zone of an oocyte from a seven-day-old female, where annulate lamellae associated with a fibrogranular body are distinguished (dashed line). The inset is an enlargement of the fibrogranular body (asterisk), showing three annulate lamellae (arrow) within it; protein granules (gp). Scale bars: A, 0.5 μm . B, 0.4 μm . C, 0.75 μm .

En las tres edades consideradas en este estudio, ultraestructuralmente fueron visibles los microtúbulos; sin embargo, los de la porción cortical en las hembras de cinco días se observaron más dispersos en el citoplasma y con una disposición menos ordenada (Figura 5A), mientras que desde los siete días adquirieron una disposición más ordenada y compacta, orientándose paralelamente a la superficie del ovocito (Figura 5B). Aunque en este caso se desconoce la razón de este patrón, se podría sugerir que sirve para la distribución asimétrica de organelos, y crear así la asimetría clásica del ovocito, ya que se conoce que en los ovocitos de dípteros, hemípteros y lepidópteros (Kunkel, 1991), así como en otros grupos de insectos, los microtúbulos del ovoplasma cortical, participan en los movimientos físicos del resto del ovoplasma, tal como en el desplazamiento y localización específica de los diferentes tipos de RNA y de factores morfogenéticos (Kunkel, 1991; Bilinski et al, 2017).

En la región cortical de los ovocitos de *D. coccus*, en las hembras de siete días de edad, se observaron pequeñas laminillas anulares (LAs), asociadas a un cuerpo fibrogranular (Figura 5C); de esta forma, las LAs en los ovocitos de *D. coccus* se originarían al menos a partir de cuerpos fibrogranulares (CFGs), y sería el primer registro de ello en Dactylopiidae. Kessel (1981; 1985; 1992) indica que los CFGs están formados de ácidos ribonucleicos y proteínas, y que su origen es nucleolar. Además de los CFGs, otros organelos precursores de LAs son la membrana nuclear, el retículo endoplásmico rugoso, el retículo endoplásmico liso, entre otros (Kessel, 1989; 1992). Entre los insectos, las LAs formándose a partir de CFGs, se han documentado, por ejemplo, en ovocitos de las libélulas (Odonata) *Cordulia aenea* (Corduliidae) (Halkka y Halkka, 1977) y *Libellula pulchella* (Libellulidae) (Kessel, 1983); en embriones de los colémbolos (Collembola) *Schaefferia decemoculata* (Hypogastruridae) y *Anurida maritima* (Neonuridae) (Tamarelle, 1979) y en las espermátidas de *Drosophila melanogaster* (Kessel, 1981). Del mismo modo, en los ovocitos de *Rhodnius prolixus* (Hemiptera: Triatominae) (Huebner y Anderson, 1972), de *Xyleborus ferrugineus* (Coleoptera: Curculionidae) (Chu et al., 1982), de *Brachycentrus incanus* (Trichoptera: Brachycentridae) (Conn y Quinn, 1995), así como en las células nutricias

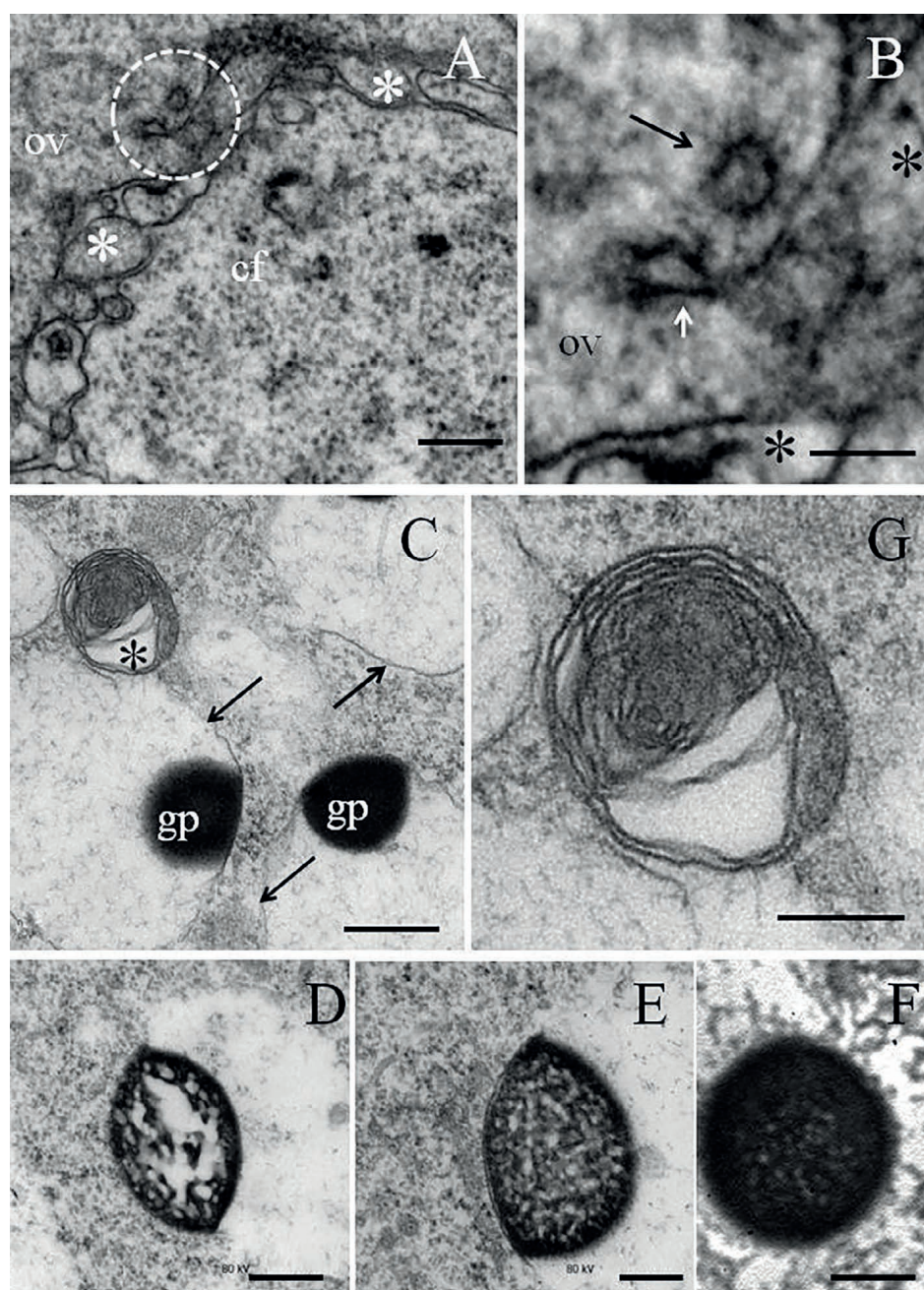


Figura 6. Micrografías electrónicas de transmisión de *D. coccus*. **A.** Folículo ovárico de hembra de siete días de edad en los límites del ovocito (ov) y una célula folicular (cf), donde se distinguen claramente una fosa recubierta y una vesícula recubierta (círculo discontinuo) y el espacio periovocítico (asteriscos). **B.** Imagen ampliada de la figura 6A donde se observan la fosa recubierta (flecha corta) y la vesícula recubierta (flecha larga); espacio periovocítico (asteriscos), ovocito (ov). **C.** Ovocito con gránulos de proteína en formación (gp) rodeados de sus respectivas vesículas endocíticas (flechas). Adyacente a una membrana endocítica se observa un cuerpo lamelar formado de varias laminillas concéntricas (asterisco). **D y E.** Gránulos de proteína en formación; ambos han perdido parcialmente su membrana endocítica. **F.** Gránulo de proteína maduro, completamente libre de su membrana endocítica. **G.** Imagen ampliada del cuerpo lamelar de la figura 6C. Escalas: **A, E y G,** 0.2 μm . **B,** 0.1 μm . **C y D,** 0.4 μm . **F,** 0.7 μm .

Figure 6. Transmission electron micrographs of *D. coccus*. **A.** Ovarian follicle from a seven-day-old female at the boundary between the oocyte (ov) and a follicular cell (cf), ➤

where a coated pit, a coated vesicle (dashed circle) and the perioocytic space (asterisks) are clearly visible. B. Magnified image from figure 6A showing the coated pit (short arrow) and the coated vesicle (long arrow); perioocytic space (asterisks), oocyte (ov). C. Oocyte with forming protein granules (gp) surrounded by their respective endocytic vesicles (arrows). Adjacent to an endocytic membrane, a lamellar body composed of several concentric lamellae is visible (asterisk). D and E. Forming protein granules; both have partially lost their endocytic membrane. F. Mature protein granule, completely free of its endocytic membrane. G. Magnified image of the lamellar body from figure 6C. Scale bars: A, E and G, 0.2 μm . B, 0.1 μm . C and D, 0.4 μm . F, 0.7 μm .

de *S. gorodetskia* (Koteja et al., 2003) y de *D. coccus* (Ramírez-Cruz, 2012), también se han reportado LAs, pero sin mencionarse el posible origen de ellas. En *S. gorodetskia* (Koteja et al., 2003) se reporta que las LAs llegan a encontrarse adyacentes a la membrana nuclear, asociándose con el retículo endoplásmico rugoso. Kessel (1989) menciona que la membrana nuclear es la fuente más frecuente de estas estructuras. Por otra parte, aunque las LAs, se han observado en los ovocitos de casi todos los animales, hay escasas evidencias que sugieran una función general de ellas (Kessel, 1989). En este sentido, Kessel (1983; 1992) y Merisko (1989) sugieren que podrían funcionar como reservorio de complejos de poros nucleares, participar en la biogénesis o en la degradación de otros organelos celulares, así como en la regulación de la expresión génica, entre otras actividades. Lau et al. (1984) consideran que en general en los ovocitos de los invertebrados, éstas participan en el almacenamiento y liberación de Ca^{2+} . Estudios recientes (Ren et al., 2019) empleando tres tipos celulares (HeLa, HEK293 y de *D. melanogaster*) revelan la participación de las LAs en el ensamble de la membrana nuclear durante la división celular. Aunque en el caso particular de *D. coccus*, las LAs vistas en su germario, se les ha relacionado con la reabsorción que sufre normalmente éste (Ramírez-Cruz, 2012), en el presente trabajo se desconoce la función que pudieran ejercer dichas laminillas en el ovocito de dicha especie.

Aunado al crecimiento del ovocito de *D. coccus*, se observó en éste una notable acumulación de vitelo en su citoplasma (Figura 1A), representado principalmente por reservas de lípidos en forma de glóbulos y por reservas proteínicas en forma de gránulos (Figura 2A); en los ovocitos de las hembras de cinco días de edad, se observó que el vitelo proteínico es el primero en incorporarse al ovocito (Figura 1C); esto último difiere de *M. matsumurae*, donde durante la vitelogénesis primero se incorporan los lípidos (Liu et al., 2014). Referente al vitelo de naturaleza proteínica en *D. coccus*, ultraestructuralmente, se observaron en la membrana citoplásmica de los ovocitos, las llamadas fosas recubiertas y vesículas recubiertas (Figuras 6A y 6B), mostrando que dicho vitelo se incorpora al ovocito mediante endocitosis, semejante a lo que ocurre en otros grupos de insectos (Snigirevskaya et al., 1997) y en otros Coccoomorpha (Szklarzewicz et al., 2005). Desde los cinco días de edad de las hembras, en el citoplasma de sus ovocitos, se observaron los gránulos de vitelo delimitados por sus

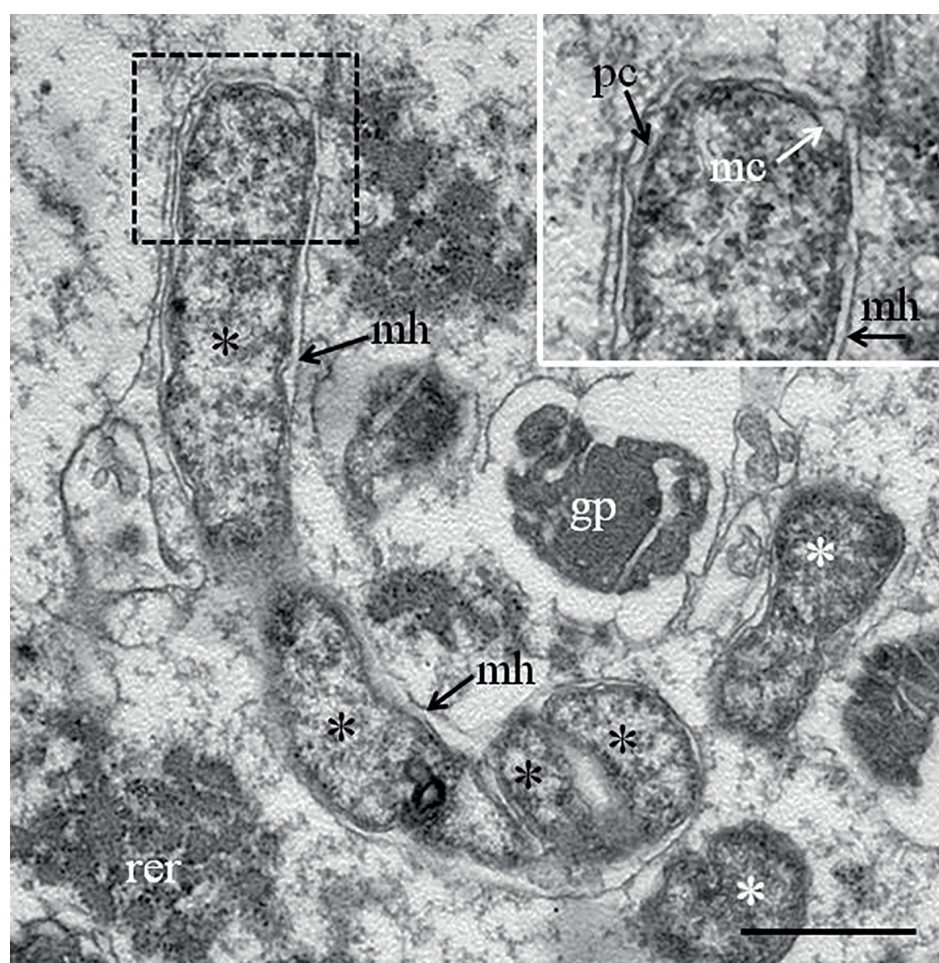


Figura 7. Micrografía electrónica de transmisión de un ovocito de una hembra de *D. coccus* de diez días de edad, con un grupo de bacterias simbiotas (asteriscos) en su citoplasma; algunas de ellas se observan en el proceso de división celular; éstas presentaban las características de las bacterias Gram negativas. Se observan la membrana celular (mc) y la pared celular (pc) y adicionalmente, las bacterias están rodeadas por una membrana más (mh), al parecer formada por el huésped. El inserto es una imagen ampliada del recuadro en línea discontinua de la figura 7; gránulo de proteína (gp), retículo endoplásmico rugoso (rer). Escala: 1 μ m.

Figure 7. Transmission electron micrograph of an oocyte from a ten-day-old *D. coccus* female, showing a cluster of symbiotic bacteria (asterisks) in its cytoplasm; some are observed undergoing cell division; these exhibited the characteristics of Gram-negative bacteria. The cell membrane (mc) and cell wall (pc) are visible; in addition, the bacteria are surrounded by an additional membrane (mh) that appears to be host-derived. The inset is an enlarged image of the dashed line in figure 7; protein granule (gp), rough endoplasmic reticulum (rer). Scale bar: 1 μ m.

membranas endocíticas (Figuras 5B y 6C), los cuales se van concentrando progresivamente originando gránulos cada vez más grandes y compactos, a la vez que las membranas que los rodean van desapareciendo gradualmente (Figuras 6D y 6E), hasta quedar los gránulos vitelínicos ya maduros libres en el citoplasma del ovocito (Figura 6F). Es de destacar, sin embargo, que en los ovocitos de las hembras de siete y diez días de edad, ya sea adyacentes a las membranas que rodean los gránulos de vitelo, o cercanas a éstos, se observaron agrupaciones de membranas llamadas cuerpos lamelares (CLs), que midieron alrededor de 0,5 micras de diámetro conformadas ya sea por membranas concéntricas (Figuras 6C y 6G) o por pequeñas vesículas rodeadas a su vez de una membrana (Figura 4C). Los CLs se han registrado en muchos tipos celulares de vertebrados e invertebrados; están formados principalmente de lípidos y proteínas y participan principalmente en el almacenamiento y secreción de lípidos celulares (Schmitz y Müller, 1991). En el caso de los insectos, Brac (1983) menciona que en las células del cuerpo graso de *Calpodes ethlius* (Lepidoptera: HesperIIDae), los CLs pueden formarse a partir de membranas que sufren endocitosis, participando con ello en el recambio de dichas membranas. Locke (2003) indica que en la epidermis, el cuerpo graso y posiblemente en otros tipos celulares de *C. ethlius* y *R. prolixus*, los CLs participan en procesos de recambio de membranas celulares. Jedrzejowska y Kubrakiewicz (2004) mostraron en *Raphidia* spp. (Raphidioptera: Raphidiidae) que durante la formación de sus ovarios, las células germinales (cistocitos) se fusionan y sus membranas citoplásmicas se desintegran gradualmente, junto con la aparición de CLs en los sincicios que se forman. Por todo lo anterior, en el presente trabajo se puede sugerir que los CLs presentes en los ovocitos *D. coccus*, se formarían de las membranas endocíticas que rodean los gránulos de vitelo, y de esta forma participarían (al menos en parte) como almacén temporal de estas membranas, para su posterior reciclaje y reutilización en otros procesos celulares. Se requieren, sin duda, estudios posteriores profundos para poder dar conclusiones precisas al respecto.

Por otra parte, como en muchos otros Coccoomorpha (Szklarzewicz et al., 2020) en el citoplasma de los ovocitos de *D. coccus*, se observaron grupos de bacterias simbiotes (algunas dividiéndose) que mostraban la clásica ultraestructura de las bacterias Gram negativas, presentando una doble membrana, y adicionalmente estaban rodeadas por otra membrana más, posiblemente formada por el huésped (Figura 7). En los ovarios de *D. coccus* se han registrado especies de bacterias simbiotes, con beneficios muy específicos para el huésped, entre ellos la fijación de nitrógeno, reciclaje del ácido úrico, proporcionar riboflavina y grupos hemo (Rosenblueth et al., 2018). Como ya se mencionó en este estudio, en las ovariolas de las hembras de cinco días de edad, las bacterias simbiotes se observaron también en el cordón trófico. De esta manera, el reporte previo de bacterias simbiotes en las células nutricias del germario de *D. coccus* (Ramírez-Cruz, 2012) junto con la observación de bacterias simbiotes en los ovocitos vitelogénicos de

esta especie en el presente trabajo, sugieren que se transmitirían transováricamente y que serían transportadas desde el germario hacia el ovocito mediante el cordón trófico, al menos desde el inicio de la vitelogénesis, e incluso posiblemente durante la etapa de la previtelogénesis. Tremblay (1997) indica que en Coccidae (Coccoomorpha), sus bacterias simbiotes permanecen en el cordón trófico, e invaden el ovocito cuando las células nutricias han degenerado. La infección de los ovocitos mediante el cordón trófico de las ovariolas, también se realiza por ejemplo en *Marchalina hellenica* (Coccoomorpha: Marchalinidae) (Szklarzewicz et al., 2013) y en otras especies más de Coccoomorpha (Michalik et al., 2019); sin embargo, en otros Hemiptera, los simbiotes ingresan a los ovocitos moviéndose desde el exterior de las ovariolas accediendo primero al espacio periovocítico (perivitelino), ya sea desplazándose entre las células foliculares como en *Adelges (Sacchiphantes) viridis* (Hemiptera: Adelgidae) (Michalik et al., 2013) o bien atravesándolas intracelularmente como en *P. fuscipennis* (Szklarzewicz et al., 2006). Del mismo modo, la etapa en que ocurre la infección del ovocito por los simbiotes en los Coccoomorpha es muy variable, pudiendo ocurrir durante la vitelogénesis, a finales de la coriogénesis o incluso durante la etapa ninfal infectando los cystocitos (células germinales) (Szklarzewicz et al., 2020).

Finalmente, existe un reporte en *D. coccus* donde se menciona la presencia de ciertas células a las que se les denominó como cromatocitos (Aquino Pérez et al., 2002); según los autores, estas células sintetizarían el ácido carmínico y se localizarían en el interior de las ovariolas, específicamente entre el germario y el vitelario. Los autores indican que dichos cromatocitos se observaron durante el máximo desarrollo del germario, aunque desafortunadamente, mencionan solo la posibilidad de que se trate de las células mencionadas. En este sentido, cabe resaltar que el presente estudio, junto con los trabajos de Ramírez-Cruz et al. (2008) y Ramírez-Cruz (2012), muestran que no hay evidencia de la existencia de dichos cromatocitos en las ovariolas de esta especie. Por otra parte, también existe evidencia citológica (Ramírez-Cruz y Llanderal-Cázares, 2010) que sugiere que desde etapas incipientes de su crecimiento, el mismo ovocito en *D. coccus* es capaz de sintetizar el ácido carmínico. Aun son necesarios más estudios para conocer el sitio y momento precisos de la síntesis de dicho colorante.

CONCLUSIONES

Aunque el vitelario de *D. coccus* en general presenta las mismas características microestructurales y ultraestructurales de otros Hemiptera, exhibe ciertas diferencias, como son la presencia de un solo folículo ovárico y una túnica propia como única cubierta externa limitante del vitelario. Así mismo, la actividad mitótica de las células foliculares durante la vitelogénesis y la ausencia de subpoblaciones morfológicamente diferenciadas de las mismas, son otro rasgo diferencial con otros Hemiptera.

Dentro de los Coccoomorpha, *D. coccus* también presenta algunas diferencias, como por ejemplo, presentar únicamente células foliculares mononucleadas. Desde los cinco hasta los diez días de la vitelogénesis en *D. coccus*, su vitelario realiza modificaciones morfológicas en el folículo ovárico para adaptarse al crecimiento rápido del ovocito, como son los cambios en la forma de las células foliculares. Ultraestructuralmente, otras modificaciones de gran relevancia corresponden a las variaciones tanto en la cantidad y localización, así como en la redistribución de diversos organelos, las cuales claramente evidencian cambios en la actividad celular tanto en las células foliculares como en el ovocito durante el periodo vitelogénico estudiado; ejemplo de ello son la marcada acumulación de mitocondrias en el ápice de las células foliculares y en la corteza de los ovocitos, el reacomodo de los microtúbulos corticales en éstos, así como la enorme acumulación de ribosomas en el folículo ovárico. Dichas adaptaciones en conjunto, le permitirán al ovocito completar adecuadamente su madurez celular, que culminará con la formación del corion y lo prepara además para el subsiguiente proceso que es el de la fecundación.

Se observó que las reservas vitelínicas acumuladas por el ovocito son principalmente de naturaleza proteínica y lipídica, siendo el vitelo proteínico el primero en incorporarse en dicha célula a partir de los cinco días de edad de las hembras. En *D. coccus*, las laminillas anulares en los ovocitos, se formarían a partir de cuerpos fibrogranulares, lo cual representa el primer registro de ello en los Dactylopiidae. La presencia de cuerpos lamelares próximos a las membranas endocíticas o a los gránulos de vitelo ya maduros, sugieren que dichos cuerpos participan en el reciclaje de dichas membranas. Los simbiontes observados en los ovocitos de *D. coccus*, se transmitirían transováricamente invadiendo dichas células a través del cordón trófico de las ovariolas, ello al menos desde los cinco días de edad de las hembras, es decir, desde inicios de la vitelogénesis, y tal vez incluso durante la previtelogénesis; en este sentido sería importante investigar la etapa precisa en que el ovocito es infectado en esta especie.

Finalmente, cabe señalar que el estudio de varias de las características microestructurales y ultraestructurales del vitelario, e incluso las del germario, son importantes para establecer relaciones filogenéticas entre los diferentes grupos de Coccoomorpha.

FINANCIAMIENTO

El presente trabajo no tuvo financiamiento.

PARTICIPACIÓN

El autor del presente trabajo participó en el total de las actividades.

CONFLICTOS DE INTERÉS

El autor del presente trabajo declara que no existen conflictos de intereses.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Celina Llanderal Cázares (fallecida en diciembre de 2025), del Colegio de Postgraduados, México, por haber proporcionado las hembras de *D. coccus* empleadas en este trabajo. Al personal de la Central de Microscopía de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, del Instituto Politécnico Nacional, México, por su apoyo en el procesamiento del material biológico y su asesoría en el manejo del microscopio electrónico de transmisión.

LITERATURA CITADA

- Aquino Pérez, G., Bárcenas Ortega, N. M., Valdez Carrasco, J. (2002). Avances en la citología de la cochinilla del nopal en condiciones *in vivo* e *in vitro* y su biología reproductiva. En L. Portillo y A. L. Viguera (Eds.). *Memoria del II Congreso Internacional de Grana Cochinilla y Colorantes Naturales y II Reunión Internacional del Grupo de Trabajo en Cochinilla, Cactusnet-FAO* (pp. 3-25). Universidad de Guadalajara.
- Berry, S. J. (1985). RNA synthesis and storage during insect oogenesis. In L. W. Browder (Ed.). *Developmental biology. A comprehensive synthesis. Oogenesis* (Vol. 1, pp. 351-384). Plenum Press. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6814-8>
- Bilinski, S. M., Jaglarz, M. K., Tworzydło, W. (2017). The pole (germ) plasm in insect oocytes. In M. Kloc (Ed.). *Oocytes. Maternal information and functions. Results and problems in cell differentiation* (Vol. 63, pp. 103-126). Springer International Publishing AG. https://doi.org/10.1007/978-3-319-60855-6_5
- Bogolyubov, D., Parfenov, V. (2008). Structure of the insect oocyte nucleus with special reference to interchromatin granule clusters and Cajal bodies. *International Review of Cell and Molecular Biology*, 269, 59-110. [https://doi.org/10.1016/S1937-6448\(08\)01002-2](https://doi.org/10.1016/S1937-6448(08)01002-2)

- Bozzola, J. J. y Russell, L. D. (1999). *Electron microscopy. Principles and techniques for biologist* (2nd ed.). Jones and Bartlett Publishers.
- Brac, T. (1983). Lamellar bodies are the intracellular site of membrane turnover in insect fat body. *Tissue and Cell*, 15(6), 873-884. [https://doi.org/10.1016/0040-8166\(83\)90055-1](https://doi.org/10.1016/0040-8166(83)90055-1)
- Büning, J. (1994). *The Insect Ovary: Ultrastructure, previtellogenic growth and evolution*. Chapman and Hall. <https://doi.org/10.1007/978-94-011-0741-9>
- Chapman, R. F. (2013). *The Insects: Structure and function* (5th ed.). S. J. Simpson and A. E. Douglas (Eds.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139035460>
- Chu, H. M., Norris, D. M., Rao, K. D. P. (1982). Sorbic acid-induced differences in the ultrastructural development of oocytes in the microbially ectosymbiotic female of *Xyleborus ferrugineus* (Fabr.) (Coleoptera, Scolytidae). *Journal of Morphology*, 173, 313- 324. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051730308>
- Conn, D. B., Quinn, C. M. (1995). Ultrastructure of the vitellogenic egg chambers of the caddisfly *Brachycentrus incanus* (Insecta: Trichoptera). *Invertebrate Biology*, 114(4), 334-343. <https://doi.org/10.2307/3226842>
- Flores-Alatorre, H. L., Abrego-Reyes, V., Reyes-Esparza, J. A., Ángeles, E., Alva-Hurtado, F. (2014). Variation in the concentration of carminic acid produced by *Dactylopius coccus* (Hemiptera: Dactylopiidae) at various maturation stages. *Journal of Economic Entomology*, 107(4), 1700-1705. <https://doi.org/10.1603/EC13475>
- Foldi, I. (1990). Gametogenesis. In D. Rosen (Ed.). *Armored scale insects. Their biology, natural enemies and control* (Vol. 4A, pp. 199-204). Elsevier Science.
- Foldi, I. (1997). Internal anatomy of the adult female. In Y. Ben-Dov and C. J. Hodgson (Eds.). *Soft scale insects. Their biology, natural enemies and control* (Vol. 7A, pp.73-90). Elsevier Science. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(97\)80045-0](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(97)80045-0)
- Gavrilov-Zimin, I. A. (2018). Ontogenesis, morphology and higher classification of archaeococcids (Homoptera: Coccinea: Orthezioidea). *Zoosystematica Rossica*, Suplementum 2, 1-260. <https://doi.org/10.31610/zsr/2018.supl.2.1>
- Halkka, L., Halkka, O. (1977). Accumulation of gene products in the oocytes of the dragonfly *Cordulia aenea*. II. Induction of annulate lamellae within dense masses during diapause. *Journal of Cell Science*, 26(1), 217-228. <https://doi.org/10.1242/jcs.26.1.217>
- Huebner, E., Anderson, E. (1972). A cytological study of the ovary of *Rhodnius prolixus*. II. Oocyte differentiation. *Journal of Morphology*, 137(4), 385-415. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051370402>
- Huebner, E. (1984). The ultrastructure and development of the telotrophic ovary. In R. C. King and H. Akai (Eds.). *Insect Ultrastructure* (Vol. 2, pp. 3-48). Plenum Press. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-2715-8_1

- Irles, P., Ramos, S., Piulachs, M.-D. (2017). SPARC preserves follicular epithelium integrity in insect ovaries. *Developmental Biology*, 422(2), 105-114. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2017.01.005>
- Jedrzejowska, I., Kubrakiewicz, J. (2004). Ovariole development in telotrophic ovaries of snake flies (Raphidioptera). *Folia Biologica (Kraków)*, 52(3-4), 175-184. <https://doi.org/10.3409/1734916044527467>
- Kessel, R. G. (1981). Origin, differentiation, distribution and possible functional role of annulate lamellae during spermatogenesis in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Ultrastructure Research*, 75, 72-96. [https://doi.org/10.1016/S0022-5320\(81\)80101-3](https://doi.org/10.1016/S0022-5320(81)80101-3)
- Kessel, R. G. (1983). Fibrogranular bodies, annulate lamellae, and polyribosomes in the dragonfly oocyte. *Journal of Morphology*, 176, 171-180. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051760206>
- Kessel, R. G. (1985). The relationships of annulate lamellae, fibrogranular bodies, nucleolus, and polyribosomes during spermatogenesis in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Ultrastructure Research*, 91, 183-191. [https://doi.org/10.1016/S0022-5320\(85\)80012-5](https://doi.org/10.1016/S0022-5320(85)80012-5)
- Kessel, R. G. (1989). The annulate lamellae-from obscurity to spotlight. *Electron Microscopy Reviews*, 2, 257-348. [https://doi.org/10.1016/0892-0354\(89\)90003-8](https://doi.org/10.1016/0892-0354(89)90003-8)
- Kessel, R. G. (1992). Annulate lamellae: A last frontier in cellular organelles. *International Review of Cytology*, 133, 43-120. [https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(08\)61858-6](https://doi.org/10.1016/S0074-7696(08)61858-6)
- King, R.C., Büning, J. (1985). The origin and functioning of insect oocytes and nurse cells. In G. A. Kerkut and L. I. Gilbert (Eds). *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology* (Vol. 1, pp. 37-82). Pergamon Press.
- Koteja, J., Pyka-Fościak, G., Vogelgesang, M., Szklarzewicz, T. (2003). Structure of the ovary in *Steingelia* (Sternorrhyncha: Coccinea), and its phylogenetic implications. *Arthropod Structure and Development*, 32, 247-256. [https://doi.org/10.1016/S1467-8039\(03\)00046-X](https://doi.org/10.1016/S1467-8039(03)00046-X)
- Kunkel, J. G. (1991). Models of pattern formation in insect oocytes. *In Vivo*, 5, 443-456.
- Kurata, S.i., Koga, K., Sakaguchi, B. (1978). Nucleolar size in parallel with ribosomal RNA synthesis at diapause termination in the eggs of *Bombyx mori*. *Chromosoma (Berl.)*, 68, 313-317. <https://doi.org/10.1007/BF00327166>
- Lau, Y. T., Reynhout, J. K., Horowitz, S. B. (1984). Regional water changes during oocyte meiotic maturation: Evidence of ooplasmic segregation. *Developmental Biology*, 104, 106-110. [https://doi.org/10.1016/0012-1606\(84\)90040-X](https://doi.org/10.1016/0012-1606(84)90040-X)
- Liu, W., Xie, Y., Dong, J., Xue, J., Tian, F., Wu, J. (2014). Ultra- and microstructure of the female reproductive system of *Matsucoccus matsumurae*. *Arthropod Structure and Development*, 43(3), 243-253. <http://doi.org/10.1016/j.asd.2014.02.001>

- Locke, M. (2003). Surface membranes, Golgi complexes, and vacuolar systems. *Annual Review of Entomology*, 48, 1-27. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.48.091801.112543>
- Ma, P. W. K., Baird, S., Ramaswamy, S. B. (2002). Morphology and formation of the eggshell in the tarnished plant bug, *Lygus lineolaris* (Palisot de Beauvois) (Hemiptera: Miridae). *Arthropod Structure and Development*, 31, 131-146.
- Mahowald, A. P. (1972). Oogenesis. In S. J. Counce and C. H. Waddington (Eds.). *Developmental System: Insects* (Vol. 1, pp. 1-47). Academic Press Inc.
- Méndez-Gallegos, S. de J., Panzavolta, T., Tiberi, R. (2003). Carmine cochineal *Dactylopius coccus* Costa (Rhynchota: Dactylopiidae): Significance, production and use. *Advances in Horticultural Science*, 17(3), 165-171. <https://doi.org/10.1400/14242>
- Merisko, E. M. (1989). Annulate lamellae: an organelle in search of a function. *Tissue and Cell*, 21(3), 343-354. [https://doi.org/10.1016/0040-8166\(89\)90049-9](https://doi.org/10.1016/0040-8166(89)90049-9)
- Michalik, A., Golas, A., Kot, M., Wieczorek, K., Szklarzewicz, T. (2013). Endosymbiotic microorganisms in *Adelges* (*Sacchiphantes*) *viridis* (Insecta, Hemiptera, Adelgoidea: Adelgidae): Molecular characterization, ultrastructure and transovarial transmission. *Arthropod Structure and Development*, 42, 531-538. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2013.09.004>
- Michalik, K., Szklarzewicz, T., Kalandyk-Kolodziejczyk, M., Michalik, A. (2019). Bacterial associates of *Orthezia urticae*, *Matsucoccus pini*, and *Steingelia gorodetskia*- scale insects of archaeocoid families Ortheziidae, Matsucoccidae, and Steingeliidae (Hemiptera, Coccoomorpha). *Protoplasma*, 256, 1205-1215. <https://doi.org/10.1007/s00709-019-01377-z>
- Ogorzalek, A. (2007). Structural and functional diversification of follicular epithelium in *Coreus marginatus* (Coreidae: Heteroptera). *Arthropod Structure and Development*, 36, 209-219. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2006.09.004>
- Raccaud-Schoeller, J. (1980). *Les Insectes. Physiologie, développement*. Masson.
- Raikhel, A. S., Dhadialla, T. S. (1992). Accumulation of yolk proteins in insect oocytes. *Annual Review of Entomology*, 37, 217-251. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.37.010192.001245>
- Ramírez-Cruz, A., Llanderal-Cázares, C., Racotta, R. (2008). Ovariole structure of the cochineal scale insect, *Dactylopius coccus*. *Journal of Insect Science*, 8(20), 1-5. <https://doi.org/10.1673/031.008.2001>
- Ramírez-Cruz, A., Llanderal-Cázares, C. (2010). Biología reproductiva de la hembra de *Dactylopius coccus*. En L. Portillo y A. L. Viguera (Eds.). *Conocimiento y aprovechamiento de la grana cochinilla* (pp. 13-16). Universidad de Guadalajara.

- Ramírez-Cruz, A. (2012). Ultraestructura del germario de *Dactylopius coccus* Costa, 1829 (Hemiptera: Coccoidea: Dactylopiidae). *Acta Zoológica Mexicana (n.s)*, 28(3), 586-593. <https://doi.org/10.21829/azm.2012.283860>
- Ramírez-Cruz, A. (2014). Maduración de la ovariola de la grana cochinilla *Dactylopius coccus* (Hemiptera: Coccoidea: Dactylopiidae). *Revista Colombiana de Entomología*, 40(2), 225-229.
- Ramírez-Cruz, A., Llanderal-Cázares, C. (2019). Effect of mating on ovary maturation in *Dactylopius coccus* (Hemiptera: Coccoidea: Dactylopiidae). *Revista Colombiana de Entomología*, 45(2), e7954. <https://doi.org/10.25100/socolen.v45i2.7954>
- Ren, H., Xin, G., Jia, M., Zhu, S., Lin, Q., Wang, X., Jiang, Q., Zhang, C. (2019). Postmitotic annulate lamellae assembly contributes to nuclear envelope reconstitution in daughter cells. *Journal of Biological Chemistry*, 294(27), 10383-10391. <https://doi.org/10.1074/jbc.ac119.008171>
- Rosenbluth, M., Martínez-Romero, J., Ramírez-Puebla, S. T., Vera-Ponce de León, A., Rosas-Pérez, T., Bustamante-Brito, R., Rincón-Rosales, R., Martínez-Romero, E. (2018). Endosymbiotic microorganisms of scale insects. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 21(1), 53-69. <https://doi.org/10.1016/j.recqb.2017.08.006>
- Schmitz, G., Müller, G. (1991). Structure and function of lamellar bodies, lipid-protein complexes involved in storage and secretion of cellular lipids. *Journal of Lipid Research*, 32, 1539-1570. [https://doi.org/10.1016/S0022-2275\(20\)41642-6](https://doi.org/10.1016/S0022-2275(20)41642-6)
- Snigirevskaya, E. S., Hays, A. R., Raikhel, A. S. (1997). Secretory and internalization pathways of mosquito yolk protein precursors. *Cell and Tissue Research*, 290, 129-142. <https://doi.org/10.1007/s004410050915>
- Stebbins, H., Lane, J. D., Talbot, N. J. (1995). mRNA translocation and microtubules: insect ovary models. *Trends in Cell Biology*, 5, 361-365. [https://doi.org/10.1016/S0962-8924\(00\)89070-4](https://doi.org/10.1016/S0962-8924(00)89070-4)
- Szklarzewicz, T., Kedra, K., Niznik, S. (2005). Ultrastructural studies of the ovary of *Palaeococcus fuscipennis* (Burmeister) (Insecta, Hemiptera, Coccinea: Monophlebidae). *Folia Biologica (Kraków)*, 53(1-2), 45-50. <https://doi.org/10.3409/1734916054663483>
- Szklarzewicz, T., Kedra, K., Niznik, S. (2006). Ultrastructure and transovarial transmission of endosymbiotic microorganism in *Palaeococcus fuscipennis* (Burmeister) (Insecta, Hemiptera, Coccinea: Monophlebidae). *Folia Biologica (Kraków)*, 54(1-2), 69-74. <http://doi.org/10.3409/173491606777919102>
- Szklarzewicz, T., Jankowska, W., Lukasiewicz, K., Szymanska, B. (2007). Structure of the ovaries and oogenesis in *Cixius nervosus* (Cixiidae), *Javesella pellucida* and *Conomelus anceps* (Delphacidae) (Insecta, Hemiptera, Fulgoromorpha). *Arthropod Structure and Development*, 36, 199-207. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2006.09.001>

- Szklarzewicz, T., Kalandyk-Kolodziejczyk, M., Kot, M., Michalik, A. (2013). Ovary structure and transovarial transmission of endosymbiotic microorganisms in *Marchalina hellenica* (Insecta, Hemiptera, Coccoomorpha: Marchalinidae). *Acta Zoologica (Stockholm)*, 94, 184-192. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.2011.00538.x>
- Szklarzewicz, T., Michalik, A., Kalandyk-Kolodziejczyk, M., Kobińska, M., Simon, E. (2014). Ovary of *Matsucoccus pini* (Insecta, Hemiptera, Coccinea: Matsucoccidae): Morphology, ultrastructure, and phylogenetic implications. *Microscopy Research and Technique*, 77, 327-334. <https://doi.org/10.1002/jemt.22347>
- Szklarzewicz, T., Michalik, A., Michalik, K. (2020). The diversity of symbiotic systems in scale insects. In M. Kloc (Ed.). *Symbiosis: Cellular, molecular, medical and evolutionary aspects. Results and problems in cell differentiation* (Vol. 69, pp. 469-495). Springer Nature Switzerland AG. https://doi.org/10.1007/978-3-030-51849-3_18
- Tamarelle, M. (1979). Recherches ultrastructurales sur la segregation et le developpement de la lignee germinale chez les embryons de quatre collembolles (Insecta: Apterygota). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 8(2), 95-111. [https://doi.org/10.1016/0020-7322\(79\)90009-6](https://doi.org/10.1016/0020-7322(79)90009-6)
- Tremblay, E. (1997). Endosymbiosis. In Y. Ben-Dov and C. J. Hodgson (Eds.). *Soft scale insects. Their biology, natural enemies and control* (Vol. 7A, pp. 261-267). Elsevier Science. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(97\)80056-5](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(97)80056-5)
- Williams, D. J., Hodgson, C. J. (2014). The case for using the infraorder Coccoomorpha above the superfamily Coccoidea for the scale insects (Hemiptera: Sternorrhyncha). *Zootaxa*, 3869 (3), 348-350. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3869.3.9>