

Biologia e morfologia interna

Rotraut A. G. B. Consoli
Ricardo Lourenço de Oliveira

SciELO Books / SciELO Livros / SciELO Libros

CONSOLI, RAGB., and OLIVEIRA, RL. *Principais mosquitos de importância sanitária no Brasil* [online]. Rio de Janeiro: Editora FIOCRUZ, 1994. 228 p. ISBN 85-85676-03-5. Available from SciELO Books <<http://books.scielo.org>>.



All the contents of this chapter, except where otherwise noted, is licensed under a Creative Commons Attribution-Non Commercial-ShareAlike 3.0 Unported.

Todo o conteúdo deste capítulo, exceto quando houver ressalva, é publicado sob a licença Creative Commons Atribuição - Uso Não Comercial - Partilha nos Mesmos Termos 3.0 Não adaptada.

Todo el contenido de este capítulo, excepto donde se indique lo contrario, está bajo licencia de la licencia Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-CompartirIgual 3.0 Unported.

BIOLOGIA E MORFOLOGIA INTERNA

ADULTOS

Alimentação e nutrição

O metabolismo energético da grande maioria dos mosquitos, machos e fêmeas, depende da ingestão de carboidratos, usualmente provenientes de seivas, flores e frutos. O acúmulo de glicogênio e triglicérides, que é determinante para o potencial de atividade e longevidade, depende diretamente desses carboidratos (Nayar & Sauerman, 1973). O repasto sanguíneo das fêmeas está relacionado primordialmente ao desenvolvimento de ovos. Entretanto, existem mosquitos, como aqueles pertencentes ao gênero *Toxorhynchites*, que não sendo hematófagos, dependem exclusivamente da alimentação com carboidratos. Em algumas espécies hematófagas podem ocorrer raças capazes de produzir uma ou mais desovas iniciais não precedidas por ingestão de sangue, chamando-se esse fenômeno de autogeria. Por sua vez, o repasto sanguíneo pode também contribuir para aumentar a longevidade das fêmeas (Clements, 1963; Nayar & Sauerman, 1975; Consoli, 1982). Edman et al. (1992) assinalam a ocorrência de múltiplos repastos sanguíneos em *Ae. aegypti* na Tailândia, em substituição à alimentação açucarada.

APARELHO DIGESTIVO

A região anterior do canal alimentar contém dois êmbolos de sucção que servem para a ingestão do alimento: bomba cibarial, situada sob o clipeo e provida em sua porção final de uma crista formada por espículos esclerotizados — os dentes do cibário, bem como a bomba faringiana, musculosa, responsável pela pressão negativa gerada para a ingestão de alimentos (Fig. 12). O esôfago consiste em um tubo estreito que termina no esfíncter "cardíaco". Logo após o esfíncter existem dois pequenos divertículos dorsais e um grande divertículo ventral (papo), todos revestidos por uma fina cutícula que os torna impermeáveis. Anexas ao intestino anterior acham-se as glândulas salivares, que estão organizadas em dois grupos de três ácinos com aspecto de sacos digitiformes, sendo o ácino mediano menor do que os laterais. A saliva de cada ácino é drenada por seu ducto próprio; estes, por sua vez, se unem em um ducto salivar comum

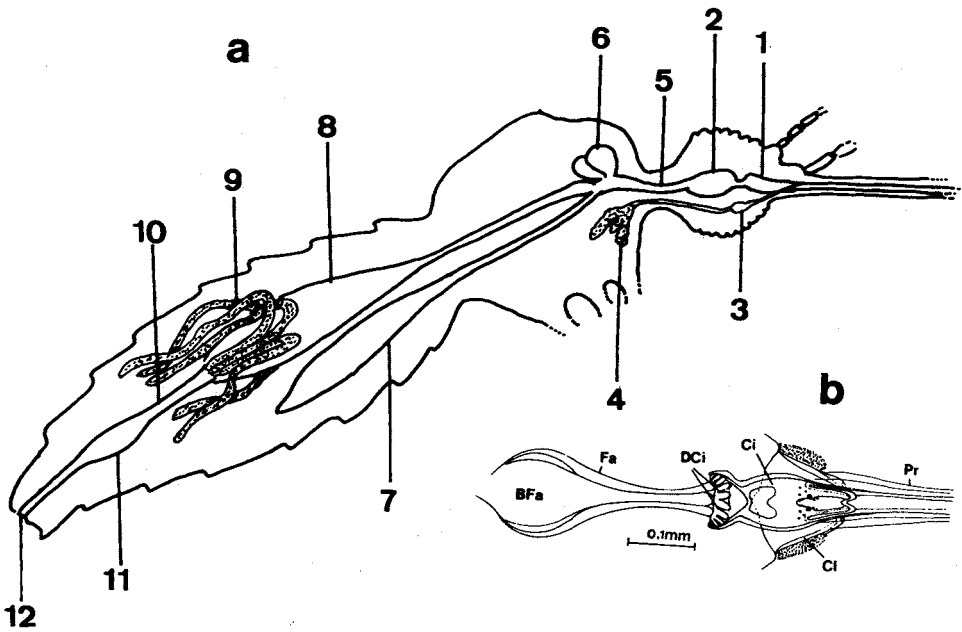


FIG. 12: Morfologia interna: a: Sistema digestivo de adulto. 1: bomba cibarial (Ci); 2: bomba faringeana (BFa); 3: bomba salivar; 4: glândula salivar; 5: esôfago; 6: divertículos dorsais; 7: divertículo ventral; 8: estômago ou intestino médio; 9: tubos de Malpighi; 10: íleo/cólon; 11: reto; 12: ânus. b: Cibário e faringe - vista dorsal. Ci: cíleo; DCi: dentes do cibário; Fa: faringe; Pr: probóscide.

que conduz a saliva até a bomba salivar, em forma de bulbo, a qual se abre na base da hipofaringe. O estômago ou intestino médio é altamente elástico e revestido internamente por um epitélio colunar de borda estriada, adaptado à secreção e absorção. Na parte posterior do estômago existe um poderoso esfíncter, a válvula pilórica, após a qual ligam-se os tubos de Malpighi, cuja estrutura e tamanho se mantêm praticamente intactos desde o último estágio larval, envolvidos na excreção e reabsorção de água. Nas fêmeas, o processo de excreção é ativo, principalmente após o repasto sanguíneo. Segue-se o intestino posterior, composto do íleo, do reto distendido ou ampola retal, onde se encontram as papilas retais (geralmente em número de quatro) e o ânus.

ALIMENTAÇÃO COM CARBOIDRATOS

Quando ingerem gotículas de carboidratos, os mosquitos mergulham a ponta da labela no líquido, sugando-os sem retraindo o lábio. Os açúcares assim ingeridos são armazenados no divertículo ventral (Fig. 12), de onde passam lentamente para o estômago, sendo aí gradualmente digeridos. Esse mecanismo per-

mite à fêmea manter vazio o estômago, pronto para receber o repasto sanguíneo. Numerosos carboidratos naturais podem participar da nutrição de mosquitos, estando aparentemente a glicose, sacarose, maltose e frutose entre os mais eficientes (Galum & Fraenkel, 1957; Magnarelli, 1980; Consoli, 1982).

ALIMENTAÇÃO SANGUÍNEA

Somente as fêmeas dos mosquitos são hematófagas. Após pousarem sobre o hospedeiro em geral, selecionam cuidadosamente o local da picada com os órgãos sensoriais situados na labela (Christophers, 1960). O conjunto de estiletos bucais é então introduzido na pele do hospedeiro, ficando o lábio dobrado (Fig. 3). A saliva, concomitantemente inoculada, pode conter anticoagulantes, aglutininas e substâncias eventualmente alergênicas, mas não há evidências de que contenha enzimas digestivas (Clements, 1963). Na maioria das vezes ocorre sucção diretamente de um capilar e então o processo se completa em aproximadamente três minutos. Ocasionalmente o sangue pode ser sugado também a partir de uma hemorragia subcutânea produzida pelas peças bucais ("pool feeding") podendo, neste caso, durar mais do que dez minutos (Griffiths & Gordon, 1952; O'Rourke, 1956; Consoli & Williams, 1981). O sangue é sugado pela ação coordenada das bombas cibarial e faringeana (Fig. 12). O volume de sangue ingerido varia conforme a espécie: de 1,5 a 4,2 mm³, tem sido assinalados em *Ae. aegypti* e até 10,2 mm³ em *Cx. quinquefasciatus* (*Cx. pipiens fatigans*) (Christophers, 1960; Freitas & Guedes, 1961; Clements, 1963; Knaus et al., 1993).

DIGESTÃO SANGUÍNEA

A digestão sanguínea ocorre de maneira bastante rápida. Pouco após a ingestão, forma-se uma camada de material quitinoso, secretado pelas células do estômago, que separa a sua superfície interna do sangue ingerido e que constitui a membrana peritrófica. Essa membrana não se forma quando substâncias açucaradas passam para o estômago e são digeridas. Inicialmente grossa e viscosa, a membrana peritrófica solidifica-se rapidamente em uma camada fina e não elástica. Se um segundo repasto sanguíneo ocorre antes que o primeiro tenha sido totalmente digerido, forma-se uma segunda membrana peritrófica circundando a primeira e o novo sangue ingerido. A membrana peritrófica é permeável às enzimas proteolíticas secretadas pelas células estomacais e também aos produtos da digestão que são aí absorvidos. Quando a digestão se aproxima do seu final, a membrana torna-se novamente macia. Billingsley & Rudin (1992) assinalam algumas diferenças na formação da membrana peritrófica entre *Anopheles* e *Aedes*, relacionando-as a diferenças na susceptibilidade desses mosquitos a *Plasmodium beghei* e *Plasmodium gallinaceum*, respectivamente.

NECESSIDADES NUTRICIONAIS

Muitos trabalhos confirmam a necessidade de proteínas para a produção de ovos nos mosquitos (Clements, 1963). Estudos indicam a necessidade de pelo menos dez aminoácidos essenciais na dieta para que ocorra a produção normal

de ovos: arginina, isoleucina, leucina, lisina, fenilalanina, treonina, triptofano, valina, histidina e metionina. A produção de ovos aparentemente não aumenta quando são adicionados à dieta vitaminas e ácidos nucleicos, mas isso pode ocorrer em alguns casos em que são acrescentados sais de sódio e potássio (Diamond, Lea & De Long, 1958). Há indícios de que em algumas espécies de mosquitos o tipo de sangue ingerido pode influenciar o tamanho da desova (Clements, 1963; Consoli et al., 1981).

EXCREÇÃO

Durante as primeiras duas horas após o repasto sanguíneo, o fluido aquoso que pode ser eliminado pelo ânus corresponde à descarga do excesso de líquido. Em alguns mosquitos, após pelo menos 12 horas do início da digestão sanguínea ocorre a eliminação de massas semi-sólidas de ácido úrico, concomitantemente com a reabsorção de líquidos ao nível do reto. O corpo gorduroso pode funcionar também como órgão acumulador de ácido úrico.

Reprodução

ACASALAMENTO

Em relação ao acasalamento, os mosquitos podem ser divididos em dois grandes grupos: espécies estenógamas ou estenogâmicas, que são capazes de se acasalar em pequenos espaços, durante o vôo ou pousados sobre uma superfície, e espécies eurígamas ou eurigâmicas, cuja cópula depende da formação de enxames, os quais por sua vez necessitam de numerosas condições físicas e biológicas (Cambournac & Hill, 1940, in Bates, 1949). Algumas espécies foram assinaladas como eurígamas facultativas e espécies estenógamas como *Ae. aegypti* e *Cx. quinquefasciatus* já foram detectadas participando de enxames na natureza. Mosquitos verdadeiramente eurígamos, entretanto, raramente se acasalam em espaços restritos.

Os enxames podem ser formados por uma ou mais espécies e muitos fatores podem influenciar a sua formação: o estado fisiológico dos mosquitos, a intensidade luminosa, presença de pontos referenciais (objetos como postes, arbustos etc.), presença de correntes de ar e outros (Bates, 1949). Embora as cópulas intraespecíficas sejam a regra, cruzamentos interespecíficos podem ocorrer entre algumas espécies, como *Ae. albopictus* e *Ae. aegypti* (Nasci et al., 1989). O acasalamento pode se dar antes ou após a ingestão do primeiro repasto sanguíneo, mas é freqüentemente anterior a este.

FECUNDAÇÃO

Após a cópula, os espermatozóides são armazenados nas espermatecas (Fig. 13) e serão utilizados pouco a pouco para fecundar os ovos durante o processo de postura. Os espermatozóides podem manter-se viáveis por muito tem-

po (Clements, 1963; Andreadis & Hall, 1980). Em *Ae. fluviatilis* foram assinaladas até 15 desovas fertilizadas por espermatozóides armazenados anteriormente à primeira desova (Consoli et al., 1983).

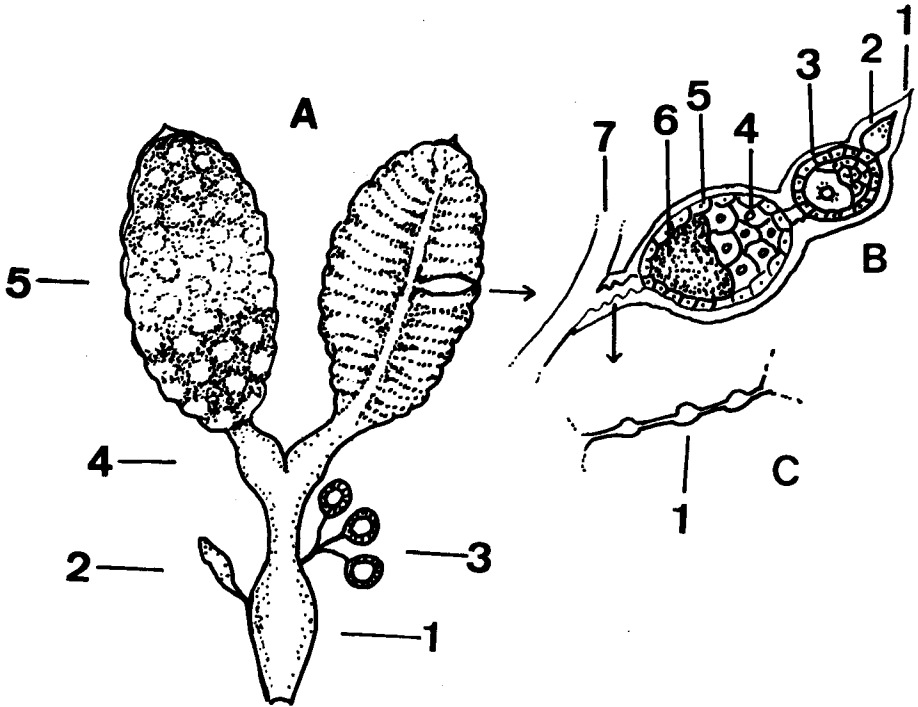


FIG. 13: A: Aparelho reprodutor feminino. 1: vagina; 2: glândula acessória; 3: espermatecas; 4: oviduto lateral; 5: ovário. B: Ovaríolo. 1: membrana ovaríolar; 2: germário ou primeiro folículo; 3: segundo folículo; 4: trofócitos do terceiro folículo; 5: epitélio folicular; 6: oócito repleto de vitelo; 7: oviduto interno. C: Pedículo ovaríolar. 1: dilatação.

CONCORDÂNCIA E DISCORDÂNCIA GONOTRÓFICA

Existe concordância gonotrófica quando cada oviposição é precedida por um repasto sanguíneo. Em algumas espécies ou populações, mais do que um repasto sanguíneo pode ser necessário para produzir a primeira desova, como por exemplo em algumas linhagens africanas de *An. gambiae* (WHO, 1961); embora prevaleça a concordância gonotrófica nas desovas seguintes, em linhagens autogênicas, a produção de ovos pode iniciar-se às expensas de reservas acumuladas durante a fase larvária, como ocorre em *Culex pipiens* var. *molestus* (Clements,

1963). Em muitas espécies de mosquitos pode ocorrer, com frequência variável, mais do que um repasto antecedendo a uma desova ou mais do que uma postura após somente um repasto (Andreadis & Hall, 1980; Klowden & Lea, 1980; Consoli et al., 1983).

APARELHO REPRODUTOR MASCULINO

Consiste de um par de testículos alongados situados dorsiventralmente na altura dos segmentos abdominais V e VI, cada qual consistindo de um folículo simples envolvido por uma membrana, no qual podem ser observadas as diversas etapas de desenvolvimento dos espermatozóides (Fig. 14). Cada testículo abre-se em um vaso eferente que por sua vez termina em um ducto deferente musculoso. Ambas as vesículas seminais encontram-se fundidas ao vaso deferente e ladeadas por um par de glândulas acessórias. Estas podem apresentar-se, por sua vez, fundidas às vesículas seminais, em alguns *Anopheles*. No primeiro dia após a emergência processa-se uma rotação de 180 graus em toda a extremidade abdominal a partir do segmento VIII e incluindo a genitália (Christophers, 1960; Forattini, 1962).

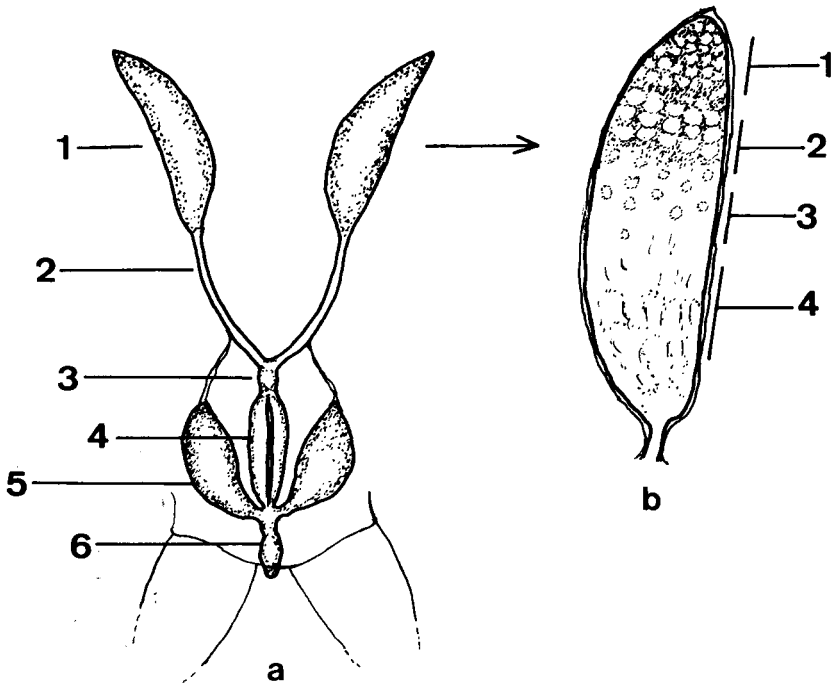


FIG. 14: a: Aparelho reprodutor masculino. 1: testículo; 2: vaso eferente; 3: vaso deferente; 4: vesículas seminais; 5: glândula acessória; 6: ducto ejaculador. b: Testículo. 1: espermátogônias; 2: espermátocitos; 3: região da meiose; 4: espermátides.

APARELHO REPRODUTOR FEMININO

Consiste de um par de ovários dorsilaterais, situados na porção posterior do abdome, conectados por ovidutos laterais a um oviduto comum que se abre na câmara genital ou vagina (Fig. 13.a). Os ovaríolos desembocam na porção superior dos ovidutos laterais e são em número variável. Em *Ae. aegypti* foram estimados entre 50 e 150 (Colless & Chellapah, 1960), podendo ocorrer mais do que 400 em *Culex pipiens pipiens* e acima de 500 em alguns Anophelinae. Numerosas traquéias, abundantemente ramificadas, servem os ovários. As espermatecas quitinizadas, providas de ductos finos, fundidos ou não, abrem-se na vagina. Em Anophelinae ocorre uma só espermateca, mas em Culicinae podem ocorrer 1, 2 ou 3, de tamanhos iguais ou diferentes. Uma glândula acessória e uma "bursa copulatrix" podem estar presentes e desembocar na vagina (Christophers, 1960; Clements, 1963; Forattini, 1962).

Ovaríolo

Cada ovaríolo consiste de um germário anterior seguido de um vitelário, envolvidos pela membrana ovaríolar e pela membrana ovariana (Fig. 13.b). O germário contém células ainda pouco diferenciadas. O vitelário possui 2 ou 3 folículos, sendo cada qual formado por um oócito, 7 trofócitos e um epitélio foliular circundante.

Desenvolvimento do folículo ovariano

Esse desenvolvimento foi sistematizado por diversos autores, sob formas ligeiramente diferentes. Adotaremos a seqüência descrita por Detinova (1962):

- N - folículo consiste de 8 células indiferenciadas, apresentando-se esférico.
- I - o oócito pode ser claramente diferenciado dos 7 trofócitos, situados acima do mesmo.
- II - 1 grânulos de vitelo aparecem em volta do núcleo do oócito. O folículo assume forma oval.
- II - 2 aumentam consideravelmente as granulações de vitelo no citoplasma do oócito, que cresce e fica muito maior do que os trofócitos.
- III - o oócito ocupa 3/4 do folículo que se alonga. O vitelo encobre totalmente o núcleo do oócito.
- IV - folículo muito alongado, com os trofócitos ocupando apenas sua extremidade superior. A oogônia ocupa 9/10 do folículo.
- V - o cório recobre o ovo, aparecendo as características específicas da superfície do ovo, ficando os restos dos trofócitos restritos à extremidade proximal do folículo.

Na ausência de repasto sanguíneo, geralmente ocorre uma parada no desenvolvimento dos ovários — diápausa ovariana — após o estágio II - I de desenvolvimento, sendo o crescimento retomado após o repasto sanguíneo, que funciona como fator estimulante.

IDADE CRONOLÓGICA E IDADE FISIOLÓGICA

Define-se a idade cronológica pelo intervalo de tempo, medido em dias, vivido pelo inseto. Vários métodos, tais como a medida de desgaste das asas ou da escamação do corpo têm sido descritos para a avaliação da sobrevida na natureza, mas a grande variedade de circunstâncias às quais os insetos podem estar expostos, limita naturalmente a exatidão dessas medidas.

A idade fisiológica das fêmeas consiste no número de ciclos reprodutivos pelos quais estas passaram. É possível avaliar a paridade das fêmeas de mosquitos pela observação das características das traquéias ovarianas e dos ovários (veja item "Dissecção de ovários e ovários", p.(173)). Quando existe concordância gonotrófica e um intervalo de tempo razoavelmente constante entre os repastos sanguíneos e as posturas, pode-se calcular a idade cronológica aproximada a partir da idade fisiológica (Birley & Boorman,1982).

OVULAÇÃO, FERTILIZAÇÃO E OVIPOSIÇÃO

O epitélio folicular desaparece quando o ovo atinge a maturidade, ficando assim diretamente em contato com o oviduto. As contrações do oviduto são responsáveis pela ovulação. A oviposição segue-se imediatamente, ocorrendo a fertilização na passagem do ovo pelo oviduto comum, quando alguns espermatozóides liberados da espermateca penetram pela micrópila, sendo que um destes fertilizará o óvulo. Na falta de condições adequadas para a oviposição, ou mesmo espontaneamente, mosquitos podem reter seus ovos por muitos dias (Clements, 1963; Consoli et al., 1983). Em *Ae. aegypti*, a fertilidade de ovos retidos por mais de 15 dias declina rapidamente (Christophers, 1960). Em muitas espécies, choques físicos diversos, decaptação, arrancamento de uma asa ou envenenamento por éter ou inseticidas podem levar à oviposição, mesmo em ausência de água (Curtin & Jones, 1961).

COMPORTAMENTO DE OVIPOSIÇÃO

A seleção do local de oviposição por parte das fêmeas é o principal fator responsável pela distribuição dos mosquitos nos criadouros e é da maior relevância para a distribuição das espécies na natureza. Fatores físicos, químicos e biológicos podem influenciar nessa seleção: intensidade luminosa ou ausência de luz (Jobling, 1935; Snow, 1971); o comprimento de onda da luz refletida, ou seja, as características de coloração apresentadas pelo criadouro em potencial (Miura & Takahashi, 1973; Hilburn et al., 1983; Consoli et al., 1988); diferentes temperaturas (Dobrotworsky, 1959); grau de salinidade (Wallis, 1954; Clements, 1963; Consoli, 1980); presença de vegetais ou dos seus produtos (Judd Borden, 1980; Hobbs & Molina, 1983; Consoli et al., 1989; Chadee et al., 1993); microorga-

nismos ou os seus produtos (Ikeshoji et al., 1975) e substâncias relacionadas às formas imaturas de mosquitos (Kalpage & Brust, 1973; Andreadis, 1977; Consoli & Teixeira, 1988) e outros.

Órgãos dos sentidos

VISÃO

Os mosquitos possuem dois grandes olhos compostos que cobrem a cabeça em ângulo de aproximadamente 225 graus. Os olhos compostos são formados por unidades de visão chamados omatídeos, cujo número varia conforme a espécie: em *Ae. aegypti* podem ocorrer entre 421 e 492 (Christophers, 1960). Não há ocelos em culicídeos. Diversos trabalhos têm sido feitos sobre a acuidade visual e percepção de comprimentos de onda em mosquitos (Browne & Bennett, 1981; Strichman, 1982). Snow (1971) assinala em *Ae. aegypti* duas áreas espectrais de maior sensibilidade luminosa: a primeira, na região verde-amarela (420 a 620 my) e a segunda na região ultravioleta (340 a 370 my), o que concorda com os achados correspondentes à maioria dos demais insetos.

AUDIÇÃO

Diversos autores comprovaram a relação entre o sentido da audição e as antenas — tanto o flagelo, que captaria vibrações, quanto o "órgão de Johnston", situado no toro e que atuaria principalmente na amplificação sonora.

A fisiologia da audição em mosquitos é detalhadamente descrita por Clements (1963). Os machos desses insetos são atraídos pela frequência vibratória do batimento das asas das fêmeas da mesma espécie.

QUIMIORRECEPTORES

Quimiorreceptores de contato têm sido descritos em mosquitos, principalmente nas labelas da probóscide, bem como nos tarsos, do 2º ao 5º segmento, tanto em machos quanto em fêmeas (Evans & Mellon, 1962).

Existem pêlos quimiorreceptores na ponta das labelas e tarsos, capazes de distinguir soluções açucaradas e salgadas. Também a superfície interna da bomba cibarial, em machos e fêmeas de *Ae. aegypti*, contém numerosas células de função supostamente quimiorreceptora (Clements, 1963). Aparentemente, as fêmeas utilizam os quimiorreceptores dos tarsos para avaliar as características dos possíveis locais para a oviposição. Frings & Hamrum (1950) não encontraram quimiorreceptores sensíveis a soluções açucaradas nos palpos de *Ae. aegypti*.

OUTROS ÓRGÃOS DOS SENTIDOS

Como em outros Diptera, os halteres podem estar envolvidos na função de equilíbrio. Foram descritas cerdas profundas, possivelmente com função tátil nos tarsos de machos e fêmeas de diversas espécies de mosquitos (Christophers, 1960).

Longevidade

A longevidade dos adultos depende de fatores intrínsecos e extrínsecos. Como fatores intrínsecos podemos citar as características específicas, a nutrição larval, o metabolismo do adulto e sua idade fisiológica. Os fatores extrínsecos mais determinantes são a temperatura, a umidade e a disponibilidade de carboidratos adequados para a nutrição. A luz também pode ter influência: Lanciani (1993) demonstrou que adultos de *An. crucians* sobrevivem significativamente mais tempo quando submetidos a fotoperíodos curtos. Em condições naturais, a incidência de parasitas e predadores também é importante. Usualmente, as fêmeas sobrevivem por tempo sensivelmente mais longo do que os machos (Christophers, 1960; Clements, 1963; Consoli, 1982).

OVOS

Os ovos de mosquitos (Fig. 7) têm aspecto alongado, simetria bilateral e são envolvidos por uma casca composta de 3 camadas: a fina membrana vitelina interna, que envolve o núcleo, o citoplasma e o vitelo, o endocório endurecido e grosso e o exocório fino e transparente que constitui o envoltório externo. O embrião depende da estrutura e das propriedades da casca para a sua proteção mecânica, passagem de gases respiratórios e resistência à perda de água. O ovo recentemente posto apresenta-se cheio de grânulos de vitelo, separados por uma fina rede citoplasmática. O periplasma, junto à casca, apresenta-se livre de vitelo e alargado anterior e posteriormente.

Após a fertilização, todos os culicíneos apresentam um número diplóide de cromossomas (geralmente $2n = 6$). Heterocromossomas sexuais foram descritos no gênero *Anopheles*, mas não foram assinalados em outros gêneros. Durante o desenvolvimento larval pode ocorrer poliploidia em vários tecidos e grandes cromossomas politênicos podem ser encontrados em glândulas salivares e tubos de Malpighi (Bates, 1949; Christophers, 1960; Clements, 1963).

Desenvolvimento embrionário

Processa-se usualmente logo após a oviposição, sendo influenciado principalmente pela temperatura e umidade. As características biológicas de cada espécie também são relevantes nesse processo, que em geral dura poucos dias. Indris (1960) descreveu detalhadamente o desenvolvimento embrionário de *Cx. pipiens*.

Eclosão e diapausa

Em geral, os ovos que são postos diretamente na superfície da água eclodem assim que completam o seu desenvolvimento embrionário. Nesse caso estão, por exemplo, os ovos de *Anopheles*, *Culex*, *Mansonia*, *Uranotaenia*, *Orthopodomyia* e alguns *Aedes*. Entretanto, quando deixados fora da água os ovos de algu-

mas dessas mesmas espécies podem apresentar diapausa facultativa e sobreviver por períodos variáveis, tais como *An. gambiae* por cerca de 10 dias (Deane & Causey, 1943), *An. punctimaculata* por quatro semanas (Stone & Reynolds, 1939) e *Ae. fluviatilis* por 30 dias (Consoli & Williams, 1978). A diapausa na fase de ovo, caracterizada por uma suspensão temporária da eclosão após o término do desenvolvimento embrionário, ocorre naturalmente nos mosquitos que depositam seus ovos fora da água. É esse o caso de muitas espécies de *Aedes*, *Haemagogus* e *Psorophora*. Após um período de maturação inicial em ambiente úmido (30 a 40 horas para *Ae. aegypti*), que corresponde ao desenvolvimento embrionário, a resistência em ambiente seco nestes casos pode ser muito prolongada: em *Ae. aegypti* pode corresponder a mais do que um ano. Vários fatores extrínsecos, como fotoperiodicidade, temperatura e nutrição, durante a fase larvária da fêmea que ovipõe, têm sido relacionados com a incidência da diapausa (Pumpini et al., 1992). Para interromper a diapausa, vários estímulos podem ser necessários. O principal parece ser o contato com a água ou a submersão nela; outros estímulos, como variações de temperatura, agitação da água e presença de microorganismos têm sido igualmente descritos. A eclosão larvária é auxiliada pelo atrito de um "dente" quitinoso situado dorsalmente na cabeça da larva de 1º estágio contra a casca do ovo, e ainda o engurgitamento da larva juntamente com os seus movimentos pulsáteis (Bates, 1949; Christophers, 1960; Clements, 1963; Forattini, 1962).

LARVAS

Respiração

Embora aquáticas, as larvas de mosquitos respiram sempre o oxigênio do ar, necessitando para isso chegar à superfície da água ou ligar-se através de um sifão respiratório adaptado ao aerênquima de plantas aquáticas, como no caso de *Mansonia* (Fig. 24.c). As larvas desprovidas de sifão respiratório (Anophelinae) dispõem-se horizontalmente na superfície da água para respirar, auxiliadas por cerdas especialmente adaptadas, enquanto que aquelas providas de sifão respiratório situam-se quase perpendiculares (Figs. 8-10). Essa característica permite distinguir rápida e macroscopicamente as larvas de Anophelinae daquelas de outros mosquitos, na natureza. O sistema traqueal larvário consiste de dois grandes troncos longitudinais, conectados entre si e ramificados por todo o corpo. Quando a larva mergulha, os espiráculos se fecham para impedir a entrada de água no sistema. O peritrema espiracular estende-se em 5 lóbulos que se dobram para dentro por ocasião do mergulho e abrem-se quando a larva vem à superfície. O tempo que as larvas suportam longe da superfície varia com a espécie, idade e estado fisiológico. A capacidade de respiração cutânea parece variar muito nas diversas espécies: quando mantidas em água corrente, *Ae. aegypti* mostra-se capaz de sobreviver por 53 dias sem vir à superfície, mas *Cx. quinquefasciatus* não foi capaz de fazê-lo por um dia. Sacos aéreos foram descritos em *Mansonia* e *Orthopodomyia* (Clements, 1963).

Alimentação e nutrição

A maioria das larvas de mosquitos alimenta-se indistintamente do microplâncton presente em seus habitats, constituído de algas, rotíferos, bactérias, esporos de fungos, ou quaisquer partículas de matéria orgânica. Soluções de substâncias nutritivas parecem insatisfatórias para a nutrição larvária e existe controvérsia quanto à eficácia de suspensões coloidais (Christophers, 1960; Clements, 1963). A ingestão não seletiva de partículas por parte das larvas facilita a utilização de larvicidas por ação digestiva (Forattini, 1962).

Sistema digestivo

O sistema digestivo de larvas de mosquitos (Fig. 15) foi detalhadamente descrito por Christophers (1960), Jones (1960) e Clements (1963) e resumido, aqui, no item "Larvas", p.(29). A cavidade pré-oral é limitada dorsalmente pela superfície epifaringeal, anteriormente pelas escovas orais e lateral/lateroventralmente pelas mandíbulas e maxilas. Devido ao encurtamento do lábio e hipofaringe, a cavidade oral é mais aberta ventralmente. As mandíbulas são denteadas e as maxilas contém um pente capaz de limpar as escovas do lábio. Durante a ingestão de alimento as peças bucais movem-se juntas, produzindo de 180 a 240 batimentos por minuto. O movimento das escovas orais faz com que a água flua em direção à cabeça, trazendo as partículas de alimento. Partículas grandes demais para serem diretamente ingeridas podem ser trituradas com o auxílio das mandíbulas. Embora possam raspar superfícies com as suas peças bucais, a filtração constitui a forma mais comum de alimentação. Uma larva pode filtrar até 2 litros de água por dia (White, 1928 in Forattini, 1962). A faringe possui 2 pares de finos pentes na sua superfície interna e uma musculatura complexa adaptada à função de deglutição. Segue-se o esôfago, fino e muscular, que possui a extremidade distal dilatada e se liga ao intestino médio. Faringe e esôfago constituem o estomódeo, ou intestino anterior. O esfíncter cardíaco, existente no início do intestino médio tem por função evitar o regurgitamento e impulsionar o alimento para frente. Seguem-se o estômago e 8 cecos gástricos. As células que revestem o estômago são altas e possuem os bordos estriados, estando adaptadas à secreção e absorção. No revestimento dos cecos gástricos existem grandes células de citoplasma granular, provavelmente adaptadas à secreção. Usualmente não se encontram partículas em processo de digestão nos cecos gástricos, mas freqüentemente um fluido marron, algumas vezes contendo cristais. A membrana peritrófica, quitinosa, moldada na região da cárdia, estende-se por todo o estômago, que consiste em um tubo reto. Após o estômago abrem-se 5 tubos de Malpighi, compostos de grandes células achatadas com grandes núcleos. O intestino posterior consiste na câmara pilórica, um íleo (ou intestino delgado), o reto (ou colon) e um ducto anal. A câmara pilórica possui forma de funil e liga-se ao íleo fino e recoberto de cutícula, que por sua vez desemboca no reto alargado. As glândulas salivares, cujo aspecto é variável nas diversas espécies, abrem-se junto ao lábio e hipofaringe, e são constituídas de grandes células, cujos núcleos podem conter cromossomas politênicos.

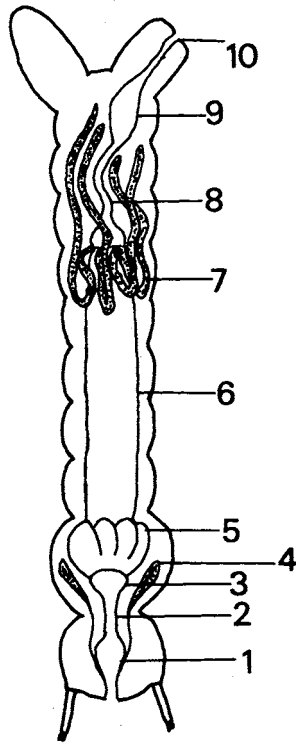


FIG. 15: Sistema digestivo da larva. 1: faringe; 2: esôfago; 3: proventrículo; 4: glândula salivar; 5: cecos gástricos; 6: estômago ou intestino médio; 7: tubos de Malpighi; 8: ileo/cólon; 9: reto; 10: ânus.

Necessidades nutricionais

Muitos trabalhos abordam as necessidades nutricionais de larvas de mosquitos: vários autores descrevem como essenciais cerca de 10 aminoácidos para as larvas de diversas espécies: arginina, histidina, isoleucina, leucina, lisina, metionina, fenilalanina, treonina, triptofano e valina. Sem lípidos na dieta, as larvas não ultrapassam o 3º estágio, sendo o colesterol, a cefalina e a lecitina especialmente importantes. Quanto às necessidades nutricionais relativas a carboidratos, os relatos são controversos, mas concordam em que a ausência destes pelo menos retarda o desenvolvimento larvário. Dentre as vitaminas, parecem essenciais a biotina, colina, ácido nicotínico, ácido pantotênico, riboflavina, piridoxina e tiamina. O ácido fólico parece importante no processo de pupação (Lea & De-long, 1958; Singh & Brown, 1957; Clements, 1963).

Reservas nutricionais

O principal órgão de armazenamento é o corpo gorduroso, que se localiza sob a epiderme nas regiões torácica e abdominal. As reservas consistem principalmente em proteínas e glicogênio e são de primordial importância para o desenvolvimento dos estágios ulteriores de pupa e adulto.

Excreção e desintoxicação

Os fluidos passam da hemolinfa aos tubos de Malpighi e daí para o reto, onde algumas substâncias são reabsorvidas e o restante é eliminado. O ácido úrico pode ser eliminado através dos tubos de Malpighi ou ser acumulado no corpo gorduroso. A capacidade de desintoxicação, ou seja, a transformação de substâncias tóxicas em não tóxicas, relatada em várias espécies, constitui um importante mecanismo de resistência a inseticidas. A transformação de DDT em DDE não tóxico, foi encontrada em muitas espécies de *Anopheles*, *Aedes* e *Culex* (Brown, 1960). A eliminação de inseticidas através da extrusão da membrana peritrófica pelo ânus (Abedi & Brown, 1961) ou a absorção lenta de substâncias tóxicas, como mecanismos de resistência foram assinalados em *Ae. aegypti* resistentes ao Malation (Matsumura & Brown, 1961).

Mecanismos de regulação

Os mecanismos de regulação foram estudados principalmente em *Ae. aegypti* (Ramsay, 1950; Clements, 1963). Os fluidos derivados da hemocele passam através dos tubos de Malpighi, acumulam-se na câmara pilórica e devido ao peristaltismo no intestino posterior vão para o reto, onde uma parcela será reabsorvida e outra eliminada. Movimentos antiperistálticos levam também líquidos ao estômago, onde vão situar-se entre a membrana peritrófica, o epitélio intestinal e cecos gástricos, podendo ser aí reabsorvidos. É possível que os cecos gástricos sejam o principal local de reabsorção de água no intestino médio.

Há dados que mostram que o potássio circula na mesma seqüência, embora a pressão osmótica seja variável em cada órgão. As 4 papilas anais que circundam o ânus têm grande importância na adaptação das larvas às condições de salinidade do ambiente. Essas papilas consistem de expansões da superfície do corpo, possuindo lúmen contínuo com a hemocele. Mosquitos de água salobra usualmente possuem papilas anais muito reduzidas. Essa redução pode ser induzida também em outras espécies, habituando-as a concentrações progressivamente mais elevadas de salinidade (Wigglesworth, 1933).

Larvas predadoras

Embora do ponto de vista microscópico todas as larvas de mosquitos possam ser consideradas predadoras, pois podem ingerir inúmeros organismos através de seus mecanismos habituais de ingestão, somente as larvas que atacam ativamente outros organismos vivos são costumeiramente consideradas

predadoras. Esses ataques podem por vezes incluir indivíduos da mesma espécie. Espécies predadoras são comuns nos gêneros *Toxorhynchites*, *Trichoprosopon*, *Sabethes*, *Psorophora* e *Culex (Lutzia)* (Lane, 1953b; Bates, 1949; Forattini, 1962).

Desenvolvimento larvário

Todas as larvas de mosquitos passam por 4 estágios evolutivos, sendo o último destes o mais longo. Os machos têm, em média, um desenvolvimento larvário mais rápido do que as fêmeas.

Logo após a eclosão, as partes destinadas a uma quitinização mais forte, como a cápsula cefálica e o sifão respiratório, crescem aceleradamente até o endurecimento da quitina, enquanto as partes moles crescem mais lenta e continuamente. O tecido nervoso e o corpo gorduroso crescem por aumento do número de células, enquanto os tecidos das papilas anais, tubos de Malpighi e glândulas salivares geralmente não sofrem divisões celulares, mas crescem devido ao aumento de tamanho de suas células. As gônadas, destinadas aos adultos, começam a se desenvolver lentamente nas primeiras fases larvárias, acelerando suas mitoses no 4º estágio larval (Clements, 1963).

Principais fatores ambientais que interferem no desenvolvimento larvário:

TEMPERATURA

Entende-se por temperatura ótima aquela na qual o desenvolvimento ocorre com o mínimo de mortalidade e perda de fertilidade nos adultos resultantes. Essa não será necessariamente a temperatura de desenvolvimento mais rápido.

Constantes flutuações de temperatura são prejudiciais ao desenvolvimento larvário.

A temperatura ótima para o desenvolvimento varia para cada espécie, encontrando-se entre 24 e 28°C (temperatura ambiente do ar) para a maioria dos mosquitos tropicais.

LUZ

Algumas espécies de mosquitos não alcançam a maturidade em ausência de luz (Trenz, 1934; Frost et al., 1936), entretanto a maioria das espécies estudadas pode desenvolver-se em completa escuridão. Esse fato pode ter relevância no caso de vetores urbanos como *Ae. aegypti* e *Cx. quinquefasciatus*, que desta forma podem desenvolver-se em galerias de água ou esgoto, onde haja pouca ou nenhuma luz.

Existem espécies umbrófilas, que preferem criadouros sombreados (Ex: *An. oswaldoi*) ou heliófilas, que preferem os ensolarados (Ex: *Ae. fluviatilis*). As

larvas podem apresentar maior atividade na luz (fotocinese) ou procurar espontaneamente as áreas mais sombreadas dos criadouros (fototeletaxia) (Bates, 1949).

SALINIDADE

A tolerância de larvas de mosquitos à salinidade varia conforme a espécie e por vezes difere em populações da mesma espécie. Raras são as espécies encontradas na natureza criando-se em elevadas concentrações salinas, como *Ae. natronius*, mosquito africano que se cria naturalmente em concentrações de até 3,9% de cloreto de sódio (Beadle, 1939). Muitos experimentos laboratoriais comprovam a capacidade de adaptação ou tolerância de larvas a diversas concentrações salinas (Bates, 1949; Christopher, 1960; Consoli, 1980). Na natureza, entretanto, parecem predominar as concentrações salinas muito baixas em criadouros de mosquitos (Milward de Andrade, 1959 a, b; Bates, 1949).

POLUENTES ORGÂNICOS E INORGÂNICOS

A tolerância a poluentes varia muito, sendo em geral mais elevada nas espécies domésticas e peridomésticas. Os mosquitos do gênero *Anopheles* da região neotropical, em geral são muito sensíveis a produtos nitrogenados e por isso dificilmente encontrados em águas poluídas. *Cx. quinquefasciatus*, por sua vez, mostrou-se capaz de pupar em até 1,5% de sulfato de amônia (Bates, 1949). A presença de substâncias oleosas na água é prejudicial às larvas por dificultar ou impedir mecanicamente a sua respiração. Vários tipos de óleos minerais e vegetais (óleo de coco) combinados ou não com detergentes foram utilizados na primeira metade do século, para o controle de larvas de mosquitos (Shannon & Frobisher, 1931; Christophers, 1960).

MOVIMENTO DA ÁGUA

As larvas de mosquitos não são realmente adaptadas a viver em água em movimento; mesmo as espécies encontradas em rios, riachos, córregos etc. — na verdade vivem em microclimas de água quase parada. Algumas espécies, principalmente de *Anopheles*, possuem forte tigmotropismo, isto é, tendência de aderirem a pedras e outros objetos, facilitando dessa forma a sua resistência a eventuais correntes (Bates, 1949).

RELAÇÕES COM A VEGETAÇÃO NÃO AQUÁTICA

Várias espécies de mosquitos podem utilizar-se de água acumulada em buracos de árvores, internódios de bambu, bromeliáceas, cascas de frutos ou folhas caídas, para criadouros. É notável a adaptação de *Anopheles* do subgênero *Kerteszia* aos criadouros em bromeliáceas, principalmente no sul do Brasil. Plantas que sombreiam criadouros podem favorecer as espécies que buscam criadouros sombreados ou prejudicar aquelas que necessitam de criadouros ensolarados (Bates, 1949; Zulueta, 1950).

RELAÇÕES COM A VEGETAÇÃO AQUÁTICA

As plantas aquáticas podem interferir negativamente nos criadouros de mosquitos, quando cobrem a superfície limitando a área para a respiração e a oviposição, como aquelas pertencentes aos gêneros *Lemna*, *Azolla*, *Trapa* etc., ou positivamente, oferecendo-lhes proteção, como acontece com *An. darlingi* nas raízes de *Pistia* e *Eichornia*. Mosquitos do gênero *Mansonia* possuem um sifão respiratório especialmente adaptado para utilizar o ar contido no aerênquima de plantas aquáticas (Fig 24c). Algas microscópicas podem constituir alimento para as larvas e *Utricularia*, por sua vez, pode preda larvas de mosquitos (Bates, 1949; Forattini, 1962; Furlow & Hays, 1972; Hobbs & Molina, 1983).

PRODUTOS QUÍMICOS DERIVADOS DE PLANTAS

Recentemente, têm sido feitos trabalhos sobre a influência de diversos derivados de vegetais na sobrevivência de larvas de mosquitos e na seleção dos criadouros por parte das fêmeas, por ocasião da oviposição. Vários vegetais ou seus extratos podem possuir atividade larvicida, associada ou não a efeito atrativo ou repulsivo sobre as fêmeas que buscam um local para desovar. Armadilhas de oviposição têm sido propostas com base nesses efeitos (Angerilli, 1980; Judd & Borden, 1980; Consoli et al., 1988a).

RELAÇÕES COM ANIMAIS

Além dos microorganismos que podem servir de alimento para as larvas, outros animais podem ser parasitas ou predadores de larvas de mosquitos. Os principais serão abordados no capítulo referente ao controle biológico.

Criadouros

Existem diversas classificações para os criadouros de mosquitos. Adotaremos aquela descrita por Forattini, 1962.

