

Introdução ao estudo de feromônios*

1 — CLASSIFICAÇÃO FUNCIONAL DOS SISTEMAS DE COMUNICAÇÃO QUÍMICA

Edmon Nimer

1.1 — Conceitos

O termo feromônio foi dado por Karlson e Butenand (1969, citado por Jacobson *et al.* 1972) para designar substâncias secretadas por um animal para influenciar o comportamento de outro animal da mesma espécie. Derivado do grego *pherein* (carregar, trazer) e *horman* (excitar, estimular), durante muitos anos esse termo foi empregado exclusivamente para designar as substâncias químicas de origem animal

com o objetivo acima referido. Hoje, alguns especialistas, dentre os quais Wilson (1971), costumam usá-lo para designar também as substâncias químicas elaboradas pelos vegetais com a mesma finalidade, como é o caso da acrazina nos fungos, substâncias de agregação sexual do bolor do limo. Seja como for, trata-se de substâncias secretadas pelos organismos e empregadas nos sistemas de comunicação química intra-específicos.

* Ensaio realizado no Curso de Pós-Graduação em Ecologia, do Departamento de Ecologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro, referente à disciplina Ecologia Química, sob a orientação do Dr. W. Benson, da Universidade de Washington. A publicação deste artigo tem como propósito divulgar um problema de natureza biológica de grande importância em questões diretamente ligadas ao estudo do meio ambiente. Destinado a fins didáticos, procura resumir, tanto quanto possível, conhecimentos e idéias contidos em trabalhos de diversos pesquisadores estrangeiros, vários deles inexistentes em nossas bibliotecas. Tendo em vista tal propósito, fizemos acompanhar este trabalho de vasta referência bibliográfica, a parte da qual não tivemos acesso direto, mas sim através de outros autores.

Os progressos nos estudos sobre a evolução, juntamente com os resultados dos estudos sobre comportamento animal e química dos produtos naturais, têm levado à conclusão de que a comunicação química tem certas vantagens sobre outras formas de comunicação em muitos grupos animais. No princípio da evolução do comportamento animal, os *releasers* químicos, ou feromônios como são hoje chamados, foram, provavelmente, um dos primeiros sinais utilizados pelos animais. A comunicação entre as células dos protozoários deve ter precedido a origem dos metazoários, e esta forma primitiva de dar sinal era certamente quase unicamente química. Portanto, é possível considerar que os feromônios constituem, num sentido especial, os ancestrais lineares dos *hormônios*, substâncias de "comunicação interna de um organismo" (Wilson, 1971). No estado atual do conhecimento humano, é até razoável especular, como Haldane (1955) o fez, que como os metazoários foram organizados a partir da soma de protozoários através da evolução, os hormônios surgiram simplesmente como equivalentes intercelulares dos feromônios, como substâncias cujo mecanismo de respostas é de caráter mediato, ao contrário dos feromônios, cujo mecanismo de respostas é geralmente de caráter imediato.

Seja qual for, porém, a posição evolucionária, a verdade é que os sistemas de comunicação química têm sido descobertos na maioria dos filos animais, e continuam a ser regularmente revelados nos mais diferentes grupos de espécies, desde que as pesquisas sejam deliberadamente realizadas com esse objetivo. Portanto, a comunicação química deve ser considerada como um fenômeno biológico muito geral. Conseqüentemente, podemos dizer que ela, por si só, envolvendo células, ou organismos, ou ambos,

é um dos atributos mais importantes da vida.

Wilson (1971) define comunicação biológica como uma "ação por parte de um organismo (ou célula) que altera o padrão de probabilidade de comportamento de um outro organismo (ou célula) em um tipo adaptativo". Por adaptativo se entende que tanto o ato de dar sinal como o de dar respostas, ou ambos, têm sido geneticamente considerados, de certa forma, como um fenômeno de seleção natural. Se os sinais de comunicação envolvem emissão de substâncias químicas para respostas de indivíduos da mesma espécie, referimos à matéria de emissão como sendo um *feromônio*. Entretanto, se o sinal ou a resposta, ou ambos induzem interações interespecíficas, envolvendo sinais químicos ou respostas, ou ambos, para lutar ou afugentar outras espécies, as substâncias envolvidas devem ser referidas como sendo *alomônios* (Brown, 1968).

1.2 — Classificação

As pesquisas em torno dessa matéria evidenciam que em determinadas espécies a emissão de um único feromônio encerra mais de um sinal ou mensagem, como acontece com as espécies sociais, quando o feromônio de uma única glândula da rainha da abelha, constituído por diversos compostos, induz diferentes respostas, conforme o *status* social e a função de cada grupo de membros da colméia. Além disso, sob diferentes circunstâncias, o mesmo feromônio assume significados diferentes, como acontece com a substância secretada pela glândula Dufour da formiga de fogo ou lava-pés (*Solenopsis saevissima*, Forel) que funciona como feromônio de atração sexual em determinada circunstância (Wilson, 1962) e como feromônio de recrutamento de ope-

rárias para novas fontes de alimento, e de emigração da colônia em outras circunstâncias. Seu significado também pode variar dependendo de sua concentração molecular e duração de atividade, como acontece entre as formigas operárias da espécie *Pogonomyrmex badius* (Wilson, 1968). Varia ainda de significado quando emitido em combinações pelas abelhas operárias (Morse e Gary, 1961).

Por tudo isso, compreende-se que uma classificação funcional de feromônios, tendo em vista um significado particular para cada substância, é impraticável, porém bastante razoável se levarmos em conta unicamente as respostas comportamentais dos organismos receptores, seja qual for a substância liberada pelos organismos emissores. Assim sendo, podemos reconhecer as seguintes classes de feromônios.

a) *Feromônios sexuais*, cuja função específica é estimular e atrair à distância um membro da mesma espécie e do sexo oposto para copular. Portanto, tanto a sua liberação quanto a resposta envolvem tão-somente animais adultos.

b) *Feromônios de agregação ou recrutamento*, cujo efeito inicial consiste em atrair a população para um determinado lugar a fim de cumprir alguma função biológica. Dependendo da espécie, a agregação pode ser para defesa da colônia, do abrigo ou do território, como pode também objetivar uma resposta comportamental de deslocamento para a fonte de alimento etc. Se se trata de uma agregação para defesa em comum, a substância secretada e liberada pelos organismos emissores é denominada feromônio de alarme.

c) *Feromônio de alarme*, que induz os receptores a defenderem juntos seu próprio grupo contra o ataque de predadores, como vimos

acima. Pode também conduzir a uma dispersão dos membros do mesmo grupo a fim de fugir do possível ataque de inimigos.

d) *Feromônio de trilha*, que visa à marcação de caminhos através dos quais os outros membros se dirigem à procura de alimento, da habitação etc.

e) *Feromônio de territorialidade e de castas*, constituem os sistemas de comunicação química menos conhecidos. Sua existência é bastante discutida, em virtude de não ser detectado em muitas espécies. Entretanto, a ocorrência de ambos parece ser melhor caracterizada entre mamíferos sociais; o de territorialidade constitui mensagem dos emissores aos receptores da mesma espécie, porém de outro grupo social, estando associado ao domínio sobre determinado território; o de casta está associado ao *status* dominante dentre os membros do mesmo grupo.

1.3 — Formas de ação

Quanto à forma pela qual os feromônios agem no organismo do animal receptor, Wilson (1960, 1971) e Wilson e Bossert (1963) os classificam em dois tipos: *releaser* e *primer*. O feromônio *releaser* invoca uma resposta comportamental brusca e imediata. O feromônio *primer* induz uma resposta mais sutil. As substâncias *primers* ativam os quimiossensores de tal forma que conduzem a alterações fisiológicas no organismo de quem as recebe. Tais alterações são efetuadas, provavelmente, através da medição do sistema endócrino, induzindo o animal receptor a exibir um padrão de respostas não muito imediatas. Este repertório comportamental, por sua vez, será desfechado pelo estímulo adicional que pode ou não ser feromonal. Os efeitos *releasers* preponderam em insetos (Wilson, 1960), enquanto os efeitos *primers* têm sido mais

documentados em alguns mamíferos, especialmente roedores (Bruce, 1966; Whitten, 1966; Bros-son, 1969).

De acordo com as ciências médicas, os diferentes tipos de mudança fisiológica derivada dos efeitos *primers* recebem o nome de seus descobridores. Daremos a seguir uma sucinta descrição dos mais bem conhecidos.

a) *Efeito Bruce* — Um camundongo fêmea, recentemente fecundada, quando exposta a um macho com odor suficientemente diferente do odor do macho de seu grupo social, resulta em falência da implantação do feto e no rápido retorno ao cio. Bros-son (1969) não vê como essa resposta da fêmea pode envolver vantagens adaptativas no que diz respeito à seleção natural.

b) *Efeito Lee-Boot* — Quando cerca de quatro ou mais camundongos fêmeas são agrupadas juntas na ausência de um macho, o cio é suprimido e se desenvolve uma pseudogravidez em cerca de 61% dos indivíduos. O significado adaptativo deste feromônio é obscuro, porém é evidente que se trata de mais um ardil responsável pelo conhecido fenômeno de redução do crescimento populacional sob condições de alta densidade (Wilson, 1971).

c) *Efeito Ropartz* — O odor de um camundongo solteiro faz com que a glândula adrenal de cada indivíduo funcione mais vagarosamente e, conseqüentemente, há um aumento de produção de corticosteróides, resultando num decréscimo da capacidade reprodutiva do animal (Ropartz, 1966, 1968). Wilson (1971) vê neste fenômeno uma explicação parcial da bem conhecida *stress syndrome*. Alguns ecólogos têm invocado a síndrome para explicar a flutuação da população, incluindo o ocasional *crash* de população excessivamente densa.

d) *Efeito Witten* — Um odorante encontrado na urina do camundongo macho induz e acelera o ciclo de cio da fêmea. Esse efeito é mais prontamente observado em fêmeas cujos ciclos estiverem suprimidos por agrupamento (isto é, por efeito Lee-Boot). A introdução de um macho faz iniciar seus ciclos mais ou menos simultaneamente com cio de 3 ou 4 dias.

A elucidação dos feromônios *primers* nos roedores tem importantes implicações para a ecologia. Proporciona efeitos de *feedback* em população de crescimento positivo, como no caso do efeito Whitten, e negativo em outros casos. Efeitos *primers* similares têm sido encontrados em diversas espécies de inseto.

Tanto o efeito *releaser* quanto o efeito *primer* pode ser produzido por um único feromônio, como foi demonstrado por Butler (1964) a respeito do ácido 9-cetodecenóico, substância secretada pela rainha da abelha melífera. Este feromônio atrai machos durante o vôo nupcial e inibe a construção de célula real pelas operárias no ninho, além de inibir o desenvolvimento ovariano nas operárias.

Cresce rapidamente a lista de espécies, principalmente de insetos, cujos efeitos *releasers* são estudados (Jacobson, 1965; Butler, 1967; Wilson, 1968; Bronson, 1969; Jacobson *et al.* 1970). Sabemos hoje que são usados feromônios na assembléia de agregações elementares; na marcação de território e de abrigo; para repelir e dispersar indivíduos para lugares menos povoados, quando a população cresce em densidade excessiva, para reconhecimento de grupo e de castas; na organização de agregação social; e como alarme para recrutamento em outras agregações sociais. Portanto, a comunicação química é hoje considerada tão versátil quanto a comunicação acústica e visual.

2 — ANÁLISE DOS SISTEMAS DE COMUNICAÇÃO QUÍMICA

2.1 — O espaço ativo

Os feromônios de animais terrestres são, de modo geral, liberados através da superfície da pele ou de uma glândula exócrina. Assim sendo, passam para o ar como um sopro gasoso ou como um contínuo fluxo gasoso. Em qualquer caso a difusão resulta em um gradiente de concentração decrescente a partir do ponto de emissão. Há uma zona em torno da qual as moléculas do feromônio estão em concentração inferior à concentração mínima requerida para efetivar uma resposta comportamental (ou, no caso de efeitos *primers*, para uma resposta fisiológica). Esta zona é denominada por Bossert e Wilson (1963) *espaço ativo* do sinal. Esse espaço tem forma variável: esférica, quando o feromônio é liberado de certo ponto de uma árvore, a partir de uma folha ou um rebento; elipsóide, quando liberado do ar; hemisférica, quando liberado de um ponto da superfície lisa do chão para o ar; e semi-elipsóide, quando liberado da superfície lisa do chão para o vento.

Bossert e Wilson (1963) e Wilson (1971), construíram modelos matemáticos do espaço ativo semi-elipsóide, cada um com dimensões e vento interior de velocidades variáveis: modelo 1 (comprimento 1.820 m, largura 97 m, altura 48,5 m e velocidade do vento 500 cm/seg); modelo 2 (comprimento 2.420 m, largura 125 m, altura 62,5 m e velocidade do vento 300 cm/seg) e modelo 3 (comprimento 4.560 m, largura 215 m, altura 108 m e velocidade do vento 100 cm/seg). Nesses modelos introduziram diversas espécies de insetos, e os resultados foram surpre-

endentes. A quantidade de feromônio sexual liberado para atrair machos foi calculada como sendo inferior a 1g/seg. Isto demonstra o alto grau de sensibilidade do macho para as moléculas de feromônio sexual. No caso da mariposa do bicho-da-seda, *Bombyx mori* L., a reação do macho começa a se processar quando a densidade molecular está próxima de 100 moléculas/cm³ de ar.

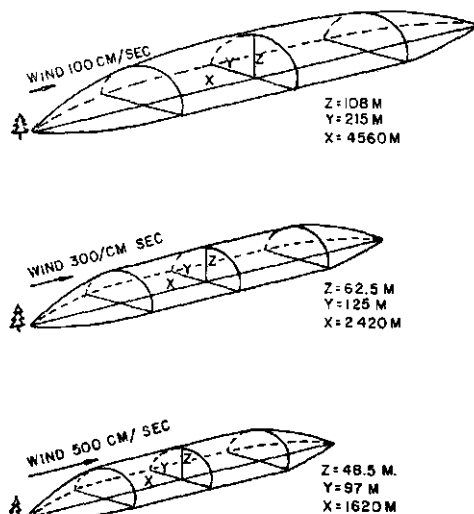


Fig. 1 — Espaço ativo criado por uma mariposa fêmea liberando feromônio de atração sexual a partir de um local sob ação de vento, em caso onde o atraente sexual é tão potente quanto o de *Bombyx* e *Porthetria*. Enquanto a fêmea continua a liberar a substância, o espaço persistirá como um semi-elipsóide de dimensões aproximadamente iguais. Os machos que voam no espaço ativo dirigem-se no sentido oposto à direção do vento e eventualmente localizam a fêmea no limite do espaço ativo, de onde sopra o vento, no caso representado pelo pinheiro. Se a velocidade do vento é aumentada, o espaço ativo retrai (Bossert e Wilson, 1963).

As implicações ecológicas deste fato são muito consideráveis, pois sabemos que num dado ecossistema, grande parte dos animais, especialmente insetos, são guiados, em parte, por sinais químicos que quase sempre escapam à observação do homem. Além disso, qualquer comunidade de animais terrestres contém centenas ou milhares de espécies vegetais produzindo,

cada uma, seus odores característicos. Assim sendo, cada animal precisa selecionar alguns poucos sinais que podem conduzi-lo à planta-alimento ou a uma espécie hospedeira, à presa ou à espécie hospedeira, para acasalar-se ou juntar-se à sua companheira, para fugir de suas espécies predadoras ou ainda para comunicar-se com indivíduos da mesma espécie. Na maioria dos insetos que têm sido estudados, os quimiorreceptores são capazes de selecionar estímulos a alguma distância. Os quimiorreceptores são mais sensíveis em relação a alguns estímulos e menos em relação a outros. Para Wilson (1971) isto significa que a evolução do equipamento sensorial aumenta a amplitude do espaço ativo para os odores mais importantes e diminui para os menos importantes do ponto de vista da seleção natural. Em alguns casos, principalmente entre vertebrados, o mesmo efeito tem sido adquirido, por formas mais sutis, dentro do sistema nervoso central: os bulbos olfativos recebem um amplo *spectrum* de sinais que são básicos para suas experiências aprendidas.

2.2 — Análise

A análise dos sistemas de comunicação química é muito importante para o futuro da ecologia química de animais. Wilson (1971) considera que a relação da fisiologia quimiosensora com a ecologia somente poderá ser completamente elucidada através de análises do espaço ativo, o que, por sua vez, somente será possível com o desenvolvimento metodológico, e para tal é indispensável o aperfeiçoamento de técnicas de mensuração do espaço ativo. Wilson (1971) considera que para medir o espaço ativo se requer, em particular, a determinação dos seguintes parâmetros dos sinais químicos dos animais: 1) a quantidade de feromônio liberado; 2) a evaporação

e difusão das propriedades do feromônio; e 3) a eficiência olfativa do animal receptor.

Com essas considerações em mente, Regnier e Wilson (1968) propuseram-se a definir o sistema de comunicação do feromônio de alarme da formiga *Acanthomyops clavier*. Estes especialistas já estavam cientes de que, quando uma operária desta espécie é perturbada na vizinhança de seu ninho, expele uma mistura de substâncias voláteis que se difunde através do ar, sensibilizando a olfação das outras operárias. Alertadas desta maneira, as companheiras exibem respostas características e completas: abrem as mandíbulas ao mesmo tempo que se levantam; simultaneamente distendem e movem lateralmente as antenas no ar, numa atitude de averiguação; logo após, começam a correr em direção à fonte de odor. A medida que se aproximam dessa fonte se tornam cada vez mais excitadas. Deste modo aumenta o número de operárias atraídas para o ponto de perturbação. Se o estímulo é mantido, aumenta a quantidade de alarme químico descarregado, e toda a colônia pode ser assim eventualmente mobilizada.

O primeiro passo na análise deste sistema de comunicação foi identificar a substância volátil de alarme e sua fonte glandular nas formigas operárias. Por isso, foi feita análise cromatográfica do gás de todas as formigas, a separação dos componentes por técnica semelhante e a identificação dos componentes com auxílio da espectrometria de massa. Foram dissecadas as glândulas exócrinas e feitas análises cromatográficas da fonte glandular de cada componente. Finalmente obtiveram as informações das substâncias químicas voláteis das glândulas exócrinas.

Outra questão muito importante na análise da comunicação

química consiste em saber qual é a concentração mínima de cada substância necessária para induzir uma resposta comportamental. Naturalmente, não é fácil proceder a esta mensuração, uma vez que a concentração molecular dos gases, quando estes se difundem, fica sujeita a uma complexa variação, afetada por muitas variáveis: temperatura, umidade e mobilidade do ar. Mesmo assim, algumas tentativas têm sido levadas a cabo por diversos pesquisadores, entre os quais Wilson, Bossert e Regnier (1969). Esses cientistas conseguiram determinar a concentração molecular mínima para três sistemas naturais de comunicação química, em que Q representa o número de moléculas emitidas por segundo, e K a concentração molecular mínima por cm^3 capaz de induzir o receptor a uma resposta comportamental. Os sistemas de comunicação química foram: do feromônio de alarme da formiga formicina, *Acanthomyops clavier*, e de feromônio de atração sexual da mariposa do bicho-da-seda, *Bombyx mori* L. Resultou, ainda, deste trabalho que quanto mais alta era a taxa Q/K mais distante chegava o sinal que induzia o receptor a uma resposta comportamental, e mais vagarosa a morte do sinal, devido a maior difusão molecular.

2.3 — Métodos e técnicas de análise

Observamos acima quanto é importante para a ecologia a análise dos sistemas de comunicação química de animais. Vimos também, através de um exemplo oferecido por Regnier e Wilson, como é árdua e delicada esta tarefa. Contudo, tendo em vista o objetivo deste trabalho, ou seja, o de fornecer uma visão geral a respeito de feromônio, faremos, a seguir, ligeiro sumário acerca dos métodos e técnicas necessários e usualmen-

te empregados na análise dessas substâncias de comunicação química, extraído de Jacobson (1972). Este autor descreve as diversas etapas, desde a coleta do feromônio até sua identificação química, referente a feromônios de atração sexual de insetos, mas que, em linhas gerais, podem ser aplicadas a qualquer substância de comunicação química de vertebrados, inclusive de mamíferos.

2.3.1 — Etapas de análise de feromônio sexual de insetos

1.a) *Coleta* — Nesta etapa o feromônio sexual de insetos pode ser coletado através de 2 métodos principais: *volatilização e extração com uso de solventes*.

A — *Volatilização* — consiste na passagem de uma corrente de ar através de um recipiente com insetos vivos. Neste caso o feromônio pode ser coletado após ter sido:

— condensado sob baixa temperatura;

— condensado e absorvido em gordura.

A volatilização costuma ainda ser precedida por *destilação* de insetos mortos em um solvente orgânico.

B — *Extração com uso de solventes* — Este método pode conduzir a duas atitudes distintas:

a) *Extração de todo organismo dos insetos*.

Neste caso os insetos são:

— combinados ou misturados por esmagamento se forem em pequeno número;

— combinados por misturadores elétricos se forem em grande quantidade.

Após um destes procedimentos faz-se a *lavagem* ou subida com emprego de um solvente e, posteriormente, a *extração* do feromônio por extratores Soxhlet.

b) *Extração de insetos por produtos*, nos quais se encontra o feromônio (fezes, urinas, órgãos).

Os solventes preferidos para a extração são cloreto de metileno, hexano e éter etílico, desde que sejam suficientemente voláteis para remover sem expor o extrato do feromônio a altas temperaturas. O cloreto de metileno tem a vantagem de não ser inflamável.

2.a) *Isolação* — A isolação de um feromônio sexual, a partir de um extrato ou da solução de um condensado, envolvendo, usualmente, combinação de técnicas cromatográficas:

a) *evaporação do solvente sob reduzida pressão* (15 mm);

b) *precipitação dos componentes* em acetona ou metanol com temperatura de -20°C a -70°C em 24 horas;

c) *emprego da coluna cromatográfica sobre:*

— florisil

— ácido sílico

— nitrato de prata impregnado de sílica (para separar os componentes saturados dos não saturados);

d) *cromatografia em camada fina;*

e) *cromatografia de gás;*

— preparativo (coleção de frações);

— determinação de pureza;

— agrupamento polar e não polar.

3.a) *Identificação* — A identificação de um fenômeno puro envolve uma combinação de métodos químicos e físicos.

A — Métodos químicos:

a) *teste de radiação* para determinar os grupos funcionais na molécula;

b) *hidrogenação* de uma molécula não saturada, incluindo, se

possível, a medida do total de hidrogênio absorvido;

c) *ozonização ou oxidação* das moléculas não saturadas.

B — Métodos físicos:

a) *emprego de espectroscópio com raios ultra-violeta e infra-vermelho* para determinar os grupos funcionais e a não saturação;

b) *emprego de espectroscópio de ressonância magnética nuclear* para determinar o número de prótons e seus agrupamentos;

c) *emprego de espectrometria de massa* para determinar a fórmula e fragmentação molecular;

d) *emprego de rotação ótica* para determinar se a molécula é óticamente ativa.

2.4 — Diferenças entre feromônios de vertebrados e de insetos

Os estágios de conhecimento da composição e estrutura das substâncias de comunicação química entre os grupos de invertebrados e vertebrados não seguem paralelos. Enquanto nos grupos de invertebrados, particularmente entre insetos, já são razoavelmente conhecidas as formas pelas quais funcionam os diversos sistemas de comunicação intra-específicos, bem como a composição e estrutura das substâncias que os envolvem, nos grupos de vertebrados, além dos sistemas serem menos conhecidos, a composição e, principalmente, a estrutura química das substâncias envolvidas permanecem ignoradas. Só recentemente, como veremos na seção IV, foram identificadas as estruturas químicas de feromônios de alguns mamíferos.

Não obstante, o estado atual do conhecimento dos sistemas de comunicação desses dois grandes grupos de animais permite-nos reconhecer algumas diferenças entre os feromônios de um e de outro.

A maioria dos estudos recentes sobre feromônios em vertebrados

demonstram que essas substâncias ocorrem sob a forma de misturas complexas. Ao contrário, em insetos, os feromônios tendem, cada qual, a constituir um único componente ou uma simples mistura (Wilson, 1971).

O comportamento social que envolve feromônios da maioria das espécies de vertebrados é "pessoal". Esta afirmação está baseada no fato de que há nos vertebrados um reconhecimento dos indivíduos ligado à manutenção da dominância hierárquica na liderança, na defesa do território, no relacionamento com sua prole (grupos de peixes e répteis constituem exceções). Em muitas formas de comportamento social de vertebrados em que a olfação é envolvida existe suficiente evidência para indicar que os animais são capazes de reconhecer os feromônios não apenas de sua própria espécie como também de cada membro de sua própria espécie (Leyhausen, 1960; Schutzwesstrum, 1965 b; Klopfer *et al.*, 1964; Told *et al.*, 1967). Muller-Schwarze (em recente comunicação, citada por Wilson, 1971) sugeriu que a maneira mais simples de fazer variar o odor reside em produzir uma mistura exócrina constituída por muitos componentes, cuja proporção pode ser variada. Ao contrário, o comportamento social de insetos é quase sempre "impessoal". Até mesmo os tão vangloriados insetos sociais, como as abelhas, as vespas, as formigas e as térmitas, cuja organização se fundamenta na divisão de trabalho entre castas e grupos de indivíduos, organizam inicialmente suas colônias nesta forma de comunicação "impessoal" (Wilson, 1971).

2.5 — Diferenças entre feromônios difundidos no ar e os difundidos na água

O tamanho das moléculas de feromônio que são transmitidas através do ar deve ter certo papel.

Devem possuir, geralmente, entre 5 e 20 números de carbono, e um peso molecular entre 80 e 300 (Wilson e Bossert, 1963). Os argumentos *a priori* que conduzem a essas predições são numerosos, por exemplo: abaixo deste limite inferior, apenas um pequeno número de tipos de moléculas pode ser manufaturado e acumulado nos tecidos glandulares. Acima deste limite a diversidade das moléculas aumenta muito rapidamente, na razão direta do aumento da eficiência olfatória. A diversidade molecular muito grande leva a aumentar o tamanho das moléculas, e isto confere vantagens neste sentido.

Semelhante consideração pode ser feita para o aumento da eficiência do estímulo. Energeticamente é mais dispendioso fabricar e transportar grandes moléculas; além disso, as grandes moléculas tendem a ser menos voláteis. Por outro lado, as diferenças no coeficiente de difusão pela variação moderada do peso molecular não permitem muita mudança nas proximidades do espaço ativo. Wilson e Bossert acreditam que o tamanho molecular dos feromônios sexuais, que geralmente requerem maior grau de especificidade, bem como sua eficiência estimulativa, poderiam provar melhor essa idéia do que qualquer outra classe de feromônio, até mesmo as substâncias de alarme. De fato, a regra empírica exibida pelos insetos é que a maioria dos feromônios sexuais tem peso molecular entre 200 e 300, enquanto a maioria das substâncias de alarme situa-se entre 100 e 200.

Quando, entretanto, observamos os feromônios transmitidos através da água, encontramos situações bem diferentes. As regras concernentes à diversidade molecular são evidentemente semelhantes, porém o coeficiente de difusão é drasticamente alterado (Wilson, 1971). Nos últimos anos, diversas caracterizações químicas destes feromônios

foram realizadas, o que permite algumas generalizações. Quanto ao tamanho molecular, as substâncias são agrupadas em duas classes: de um lado estão os feromônios de fungos e peixes barrigudinhos do gênero *Lebistes* Fil., através da acrasina, substância de agregação do bolor do limo. Essas substâncias são, em tamanho, comparáveis ao feromônio sexual gasoso dos animais terrestres (Wilson, 1971, Amouriq, 1965 a e b). O coeficiente de difusão da maioria das substâncias solúveis na água, nessa classe de peso molecular, está na ordem de 10^{-5} na água e entre 10^{-1} e 10^{-2} no ar. Um decréscimo de mil vezes ou mais no grau de difusão cria grandes diferenças nas propriedades do espaço ativo: o máximo raio do espaço ativo é igual na água e no ar, porém o tempo necessário para atingir o máximo raio de difusão, isto é, o intervalo de tempo entre o momento em que o feromônio é liberado e o seu desaparecimento do espaço ativo, (isto é, seu *fade-out-time*) é, aproximadamente, 10.000 mil vezes maior na água do que no ar.

Como podem então os organismos aquáticos usar moléculas de tamanho tão pequeno? Como pode um organismo transmitir feromônios através de um raio tão longo dentro d'água? Para Bossert e Wilson (1963) existem duas maneiras pelas quais a mesma substância pode ser eficientemente empregada na água e no ar: (1) pelo ajustamento aproximado da proporção Q/K e (2) expelindo feromônio mais rapidamente em correntes naturais ou criando correntes artificiais.

Estendendo a teoria da difusão de Bossert e Wilson (1963), Wilson (1971) tem examinado as possibilidades de ajustamento da proporção Q/K nos sistemas aquáticos com os seguintes resultados: para que os intervalos de tempo entre a liberação do feromônio e o raio

máximo do espaço ativo e o *fade-out* fossem iguais na água e no ar, seria necessário que a proporção Q/K fosse cerca de um milhão de vezes maior na água. Em outras palavras, para que as espécies aquáticas obtivessem o mesmo intervalo de tempo obtido pelas espécies terrestres entre a liberação do feromônio e o *fade-out* com igual raio máximo do espaço ativo, usando os mesmos feromônios, as espécies aquáticas teriam que liberar uma quantidade mínima de feromônio um milhão de vezes maior do que as espécies terrestres. Este ajustamento resultaria num aumento do raio máximo do espaço ativo em um milhão de vezes. Este vasto incremento da relação Q/K não é difícil de ser atingido como a primeira vista poderia supor. O parâmetro mais promissor é a taxa Q . Quando um feromônio é liberado no ar, a taxa desta emissão está, evidentemente, em função da pressão do vapor. De modo geral, a pressão do vapor decai bruscamente com o aumento do peso molecular. Proteínas e outras macromoléculas tornam a pressão do vapor igual a zero, e não pode ser, por isso, transmitida para o ar, a menos que de algum modo elas sejam absorvidas em bolhas ou partículas de pó, ou adsorvidas numa névoa de gotas. Entretanto, na água seu transporte é fácil. A solubilidade das moléculas polares é moderadamente alta e pode oferecer o necessário aumento de Q na água.

Ora, a proteína constitui uma das substâncias mais encontradas nos feromônios de difusão na água. Neste grupo estão os feromônios das cracas *Balanus balanoides* L. e moluscos da espécie *Eumenis modestus*. No caso desses animais não há nenhum problema a se levantar, uma vez que a comunicação é feita ou pela quimiorrecepção de contacto ou através de curtas distâncias; porém, no caso das substâncias de alarme do caramujo, essas

espécies fazem uso do comportamento social altruístico em que os indivíduos que dão o sinal de alarme são sacrificados, uma vez que eles liberam grande quantidade de seu próprio sangue e proteínas dos tecidos para a água turbulenta, involuntariamente é claro. A possibilidade das proteínas liberadas de difundir-se é limitada, porém o suficiente para generalizar-se por um amplo espaço ativo. O coeficiente de difusão de proteínas na água a 20°C é de $0,34 \times 10^{-7}$ a $1,6 \times 10^{-8}$ (Edall, 1953). A longa duração do sinal estaria em acordo com a resposta comportamental do caramujo, o qual se oculta ou sai inteiramente da água.

Embora a taxa de transmissão de uma determinada distância possa ser aumentada pela ampliação da proporção Q/K , o ajustamento também aumentará o tempo para atingir o *fade-out*. Conseqüentemente, nos casos em que o tempo para atingir o *fade-out* é relativamente curto, podemos esperar inventos adicionais, tais como a instabilidade da estrutura molecular ou desativação enzimática que cancelam os sinais. Esses inventos seriam mais desenvolvidos nos sistemas de difusão de feromônios no ar.

3 — FEROMÔNIOS EM INSETOS

Durante a década passada as investigações interdisciplinares de biólogos e químicos estabeleceram a importância e complexidade das comunicações quimiossensoriais de muitas espécies de animais marinhos e terrestres (Evans e Green, 1973). Entretanto, é o mundo dos insetos que tem sido objeto da maioria dos estudos intensivos, e muitas facetas do comportamento de insetos têm sido atribuídas como reguladas por estímulos químicos. Tais estímulos constituem os feromônios.

Um feromônio de inseto pode ser definido como um composto ou mistura de compostos secretados por um organismo emissor, os quais estimulam uma resposta comportamental de outro indivíduo receptor. Trata-se, pois, de uma definição de feromônios válida para qualquer grupo de animais. A fonte de atração, fonte emissora de estímulos, e a resposta comportamental de um ou mais animais receptores, constituem um sistema de comunicação química intra-específico. Esta definição é uma simplificação necessária de um processo biológico incompletamente conhecido, no qual outros fatores podem desempenhar um importante papel na resposta comportamental produzida por tais estímulos.

Embora o feromônio represente um sinal estimulante que induz respostas determinadas de seus receptores, tais respostas podem encerrar vários comportamentos segundo o *status* ou o papel que cada animal receptor desempenha no seu grupo social, como acontece nos animais sociais, conforme observamos na seção 1, e que teremos ainda oportunidade de rever ao longo deste trabalho. Por isso, a comunicação química entre insetos sociais deve ser interpretada em termos de sinais generalizados pelos sistemas de multicomponentes, os constituintes individuais que podem afetar o conteúdo informacional da mensagem (Blum e Brand, 1972).

Os insetos secretam feromônios que produzem respostas para agregação, para descansar, para fugir, para atacar, para seguir trilha, para chegar à fonte de alimento, para acasalar, etc. A maioria dessas mensagens é recebida e decifrada pelo mecanismo de olfação. Aliás, através deste mecanismo, os insetos não apenas respondem aos sinais químicos (feromônios) secretados pelas glândulas exócrinas dos indivíduos de sua espécie mas também

aos odores dos constituintes voláteis de plantas hospedeiras ou de animais hospedeiros utilizados pelos insetos como fonte de alimento e local de ovoposição. A consideração dos estímulos desta última classe está fora deste artigo, uma vez que não se trata de feromônios.

3.1 — Mecanismo de olfação

Os conhecimentos correntes sobre a olfação de insetos são limitados, e apenas os fatores salientes são discutidos neste artigo. Os aspectos aqui relatados são do artigo de Schneider (1969).

As células receptoras do olfato são classificadas como "especialistas" ou "generalistas". As células receptoras especialistas respondem a um único estímulo, como é o caso dos receptores de feromônio sexual de mariposas machos; tais células não existem nas fêmeas. As células receptoras generalistas respondem a uma ampla variedade de estímulos, como é o caso das células receptoras de odor de alimento da maioria dos insetos.

Há também uma relação entre o tipo de composto e o tipo de receptores especialistas. Nos casos em que a atração é exercida por um único composto, como ocorre com a maioria das mariposas jovens, a resposta comportamental é engatilhada por um único receptor especialista; nos casos em que dois compostos de estruturas bem diferentes são necessários para exercer atração, como é o caso das mariposas *Tortricidae* e dos besouros de cortiça, é comum que o engatilhamento que induz a resposta comportamental seja feito por diferentes tipos de receptores especialistas.

A formação qualitativa e quantitativa das respostas elétricas produzidas pelas células receptoras, diante de estímulos produzidos por diferentes compostos, pode ser medida pela inserção de microeletrodos na base e na extremidade da

antena, como acontece no método eletroantenograma (Schneider, 1957). Este método demonstra que o impacto de uma única molécula na antena de machos de algumas espécies de mariposas é suficiente para engatilhar uma resposta. A comunicação a longa distância por feromônios sexuais de mariposas tem sido calculada por este método até mais de 100 metros (Sower, *et al.*, 1971).

Diversas teorias têm sido propostas para racionalizar as relações entre a estrutura e a atividade das substâncias de atração. A teoria Dyson-Wribht sugere uma inter-relação entre as respostas do olfato (Wright, 1963 e 1972) e a vibração molecular dentro da região de $50\text{-}500\text{ cm}^{-1}$ do *spectrum* infra-vermelho de ondas longas; entretanto, testes experimentais têm demonstrado que esta hipótese é falha (Doolittle *et al.*, 1965). Outra teoria é a de *induced fit*, proposta por Roelofs e Comeau (1971). Esta teoria defende uma relação entre a enzima e o substrato do receptor, onde a molécula do feromônio se liga à proteína do receptor.

3.2 — Feromônios de atração sexual

Vimos na seção 1 que um feromônio de atração sexual é secretado por uma glândula exócrina de um indivíduo adulto e liberado para estimular e atrair a distância um membro da mesma espécie e do sexo oposto para copular. Isto também é válido em relação aos insetos, cuja pequena emissão de feromônio sexual induz um membro do sexo oposto a essa resposta comportamental. Este meio de comunicação intra-específico a longa distância deve ser vital para as espécies de população de baixa densidade, e que não são sociais como é o caso das mariposas e borboletas.

O feromônio de atração sexual de insetos pode conter um ou mais componentes, e em muitos casos é secretado logo após sua emergência da pupa. Entre as espécies cujo descanso se verifica apenas uma vez, a produção de feromônio sexual cessa após a cópula.

Embora em algumas espécies de insetos encontremos produção de feromônio sexual pelos machos, a verdade é que entre a grande maioria das espécies estudadas cabe à fêmea esta específica atividade metabólica. Entre os lepidópteros, por exemplo, as mariposas e borboletas, que constituem dois dos grupos mais intensivamente estudados, a produção de feromônio sexual, na maioria das espécies estudadas, verifica-se na fêmea. A secreção de feromônio sexual pelos machos de alguns lepidópteros durante a fase de corte tem sido reportada hoje como feromônios "afrodisíacos" para ajudar no estímulo e para prender fêmeas (Birch, *et al.*, 1970). Tais afrodisíacos são efetivos apenas em curta distância, como é o caso da mariposa traça das colméias, *Galleria mellonella* L., cujo feromônio tem sido reportado como tendo dupla função, de atração de fêmeas e provisão de estímulos durante o curto período da copulação (Roller *et al.*, 1968).

Myers (1972) estudou intensivamente o comportamento de corte entre as borboletas, e o resultado desse trabalho pode ser assim resumido: a corte de borboletas começa com uma atração geral do macho para os objetos que se movem. Se o objeto de atração é uma fêmea receptiva, sua resposta será um comportamento de corte no qual ele dissemina "feromônio de corte" durante a fase de corte aérea e após a fêmea ter pousado.

Embora em alguns grupos de borboleta a fêmea possua glândulas específicas de secreção de feromônio de corte, geralmente a secreção de tais feromônios se dá na do macho. Embora as secreções de feromônio de corte tenham odores que não são distinguíveis para o homem, seu comportamento ativo específico despertou imediata resposta dos receptores das antenas de todas as borboletas testadas nessa pesquisa.

O estudo de feromônio sexual em lepidópteros teve como pioneiro Butenandt e outros, citados por Evans e Green (1973) que identificaram o feromônio da mariposa fêmea do bicho-da-seda, *Bombyx mori* como trans-10, cis 12 hexadecadieno-1 ol em 1961, após cerca de 20 anos de pesquisa, usando apenas 12mg de feromônio extraído de cerca de um milhão e meio de fêmeas virgens, sem ajuda dos sofisticados instrumentos modernos, tais como o estudo eletrofisiológico das respostas das antenas dos insetos pela técnica do eletroanteno-grama.

Para a maioria das espécies de lepidópteros, cuja estrutura do feromônio tem sido identificada, apenas um composto é necessário para atrair machos. Somente em algumas espécies tem sido reconhecida a necessidade de dois compostos, por exemplo, a mariposa microlepidóptero tortricídeo (*Adoxophyes* sp) e a mariposa da lagarta militar (*prodenia eridania* Cramer) (Evans e Green, 1973)¹. No caso da lagarta militar a atração do feromônio sintético no campo tem sido reconhecida como sendo relativamente fraca, porém, é possível que isto seja o resultado de um problema de formulação, uma vez que há muita evidência de que os compostos sintéticos são fa-

¹ Na opinião do orientador deste artigo (W. Benson), trata-se de um erro sistemático, uma vez que é mais fácil identificar uma substância simples do que um complexo, ou então os estudos sobre misturas não renderem resultados publicáveis.

lhos na função de exercer atração no campo.

Em comparação aos lepidópteros, tem sido bem menor a lista de feromônios sexuais identificados em outras ordens. Dentre os dípteros, a mosca doméstica, *Musca domestica*, dentre os himenópteros, a abelha-de-mel, *Apis mellifera* L., cujo sistema de comunicação é extremamente complexo, principalmente quando emitido pela rainha, conforme tivemos oportunidade de reportar. O mesmo podemos dizer em relação a algumas espécies de térmitas. Os feromônios sexuais dos besouros (coleoptera) são estruturalmente diversos e podem ser produzidos pelo macho ou pela fêmea; as fêmeas dos dermestídeos *Trogoderma latreille* e *Attagenus atreille*, pragas de produtos armazenados, utilizam alcoóis gordurosos ou ácidos, além de um feromônio não identificado que se suspeita estar envolvido no sistema de atração sexual. O atraente sexual da larva de *Limonijs californicus* é considerado um ácido valérico, e é secretado em abundância pela fêmea. O feromônio de atração sexual do besouro *Costelytrja zealandica*, cujas larvas alimentam-se de gramíneas, é fenol, o qual se acredita seja produzido pela ação de bactéria simbiótica, possivelmente próxima da tirosina, no interior da glândula colateral da fêmea. O aleno ou uma estrutura próxima a ele é sugerido como um componente de feromônio sexual secretado pelo macho do besouro *Acanthos celides obtectus*.

3.3 — Mudança na atividade

É perfeitamente esperado que a atividade de feromônio sexual de insetos decline no organismo adulto à medida que ele envelhece. Porém, tem sido observado que o ritmo de atividade desses feromônios varia conforme as horas do dia. Nagata *et al.*, (1972) acompanharam este fenômeno usando ex-

trato de feromônio sexual de fêmeas da mariposa microlepidóptero do chá, o tortricídio *Adoxophyes fasciata*, durante o estágio adulto, e obtiveram os seguintes resultados: nenhuma atividade de secreção de feromônio foi detectada em pupas, porém a quantidade aumenta a partir de meia noite após a emergência até o descanso do dia seguinte. Fêmeas virgens tinham seu máximo de atividade de feromônio durante 10 dias, porém após o descanso havia um decréscimo de 120 vezes. Entretanto, apresentava dois máximos por 24 horas, o primeiro pela manhã no fim da escotofase (4:00 horas) e o segundo máximo na parte da tarde, após 16 horas de fotofase. O primeiro máximo coincide com as horas de acasalamento, porém o segundo não tinha relação com comportamento

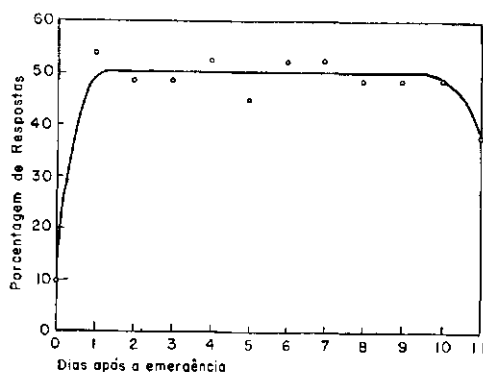


Fig. 2 — Efeito da idade das fêmeas virgens do menor tortricídio do chá (*Adoxophyes fasciata*) sobre a quantidade de feromônio. (Nagata *et alii*, 1972).

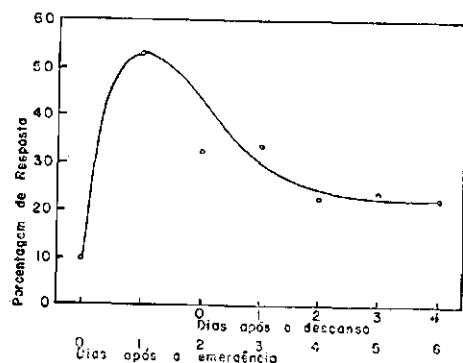


Fig. 3 — Efeito do período após o descanso sobre a quantidade de feromônio de fêmeas do menor tortricídio do chá. (Nagata *et alii*, 1972).

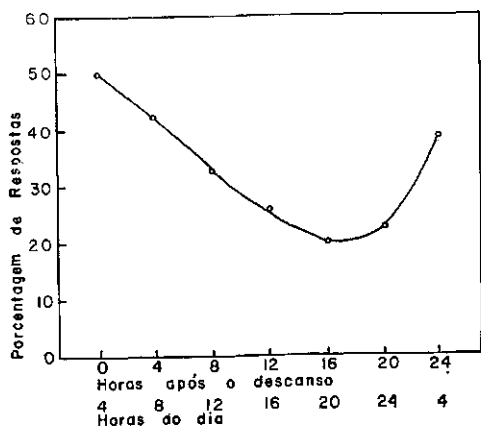


Fig. 4 — Variação na quantidade de feromônio em fêmeas descansadas durante as primeiras 24 horas após o descanso. Esta figura mostra que a quantidade de feromônio declina em fêmeas descansadas e durante as primeiras 24 horas, porém volta a subir após este tempo. A quantidade de feromônio demonstra um decréscimo de cerca de 100 vezes a partir da hora de descanso (04:00 h) até o início da escotofase (20:00 h), e um acréscimo, a partir desta hora, de cerca de 16 vezes até às 04:00 horas do dia seguinte. (Nagata et alii, 1972).

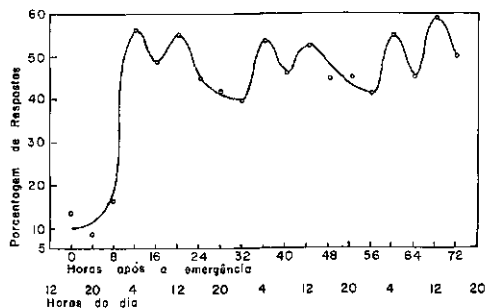


Fig. 5 — Efeito das horas do dia sobre a quantidade de feromônio em fêmeas virgens de *Adokophyes fasciata*.

Esta figura mostra que a quantidade de feromônio da mariposa fêmea foi relativamente constante entre a hora da emergência (16:00 h) e meia-noite (24:00 h), subindo abruptamente por volta das 34:00 horas da manhã seguinte, quando inicia o período de fotofase (Nagata et alii, 1972).

de acasalar, e seu significado biológico não foi determinado.

3.4 — Especificidade do feromônio sexual

Os mais intensivos estudos neste campo têm sido com lepidoptera, porém as conclusões são provavelmente de ampla aplicação. Dois aspectos devem ser considerados separadamente em relação ao feromônio de atração sexual: especificidade estrutural e especificidade das espécies.

a) *Especificidade estrutural*. Estudos sobre efeitos da modificação estrutural do feromônio sexual de diversas espécies demonstram que uma simples mudança em sua estrutura química resulta em drástica redução ou até mesmo em completa perda de atividade.

Extratos do feromônio da mariposa-do-repolho, família dos geometrídeos, conhecida como lagarta-mede-palmo (Berger e Canerday, 1968, et al), da mariposa cigana *Lymantria dispar* L. (Adler et al., 1972) e da mariposa *Argyrotaenia velutinana*, enroladora de folha, que possui faixas vermelhas no corpo (Roelofs e Comeau, 1971) tem sido cuidadosamente estudados com este propósito. Em relação à *Argyrotaenia velutinana*, por exemplo, conforme foi reportado por Roelofs e Comeau, (1971), os resultados estão sumarizados na fig. 6. Tal relação estrutura-atividade tem sido usada para provar o alto grau de especificidade do mecanismo de olfação.

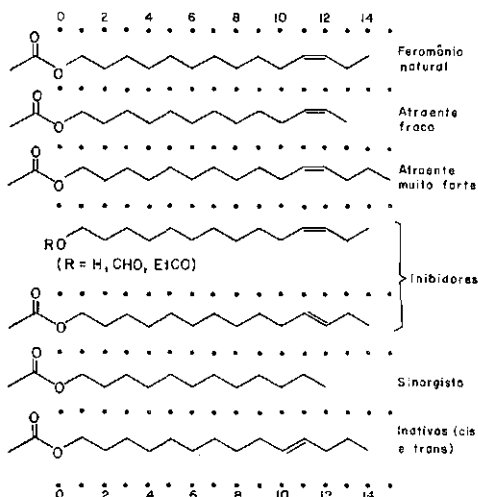


Fig. 6 — Efeitos da modificação estrutural sobre a atração do red-banded leaf roller (*Argyrotaenia velutinana*) (Roelofs e Comeau, 1971).

b) *Especificidade das espécies*. A evitação de *crossmating* (isto é, a manutenção do isolamento repro-

duativo das espécies) depende de diversos fatores, tais como diferenças sazonais, distribuição geográfica, diferenças genéticas ou incompatibilidade fisiológica. Entretanto, quando ocorre similaridade nestes fatores biológicos e geográficos, a evolução da especificidade das espécies, quanto ao feromônio sexual, tem oferecido um mecanismo adicional no sentido do isolamento reprodutivo.

Muitas espécies, especialmente aquelas mais relacionadas entre si, utilizam o mesmo composto. Entretanto, tem sido demonstrado que em alguns de tais casos pode ser observada íntima relação entre a resposta de atração comportamental e a fonte de atração. Acredita-se que algumas espécies têm desenvolvido, secundariamente, feromônios que, embora inativo sozinho, tem a função de aumentar a potência de feromônio natural e modificar o curto período de atração, quando suas concentrações são relativamente altas. Embora não tenha ainda havido identificação conclusiva de feromônios secundários, a verdade é que são bastante numerosas as evidências nesse sentido. Por exemplo, as mariposas enroladoras de folhas, da família tortricídeos, gênero *Argyrotaenia*, têm como feromônio sexual natural a mesma substância, acetato de tetradecacis-11-enila, porém a adição de acetato decenil como um sinergista (substância secundária) aumenta drasticamente o poder de atração do feromônio da primeira, porém reduz grandemente a atração do feromônio da segunda (Roelofs e Comeau 1969 a). A ocorrência de feromônio secundário é, provavelmente, mais freqüente do que tem sido reportado pelas bioanálises de laboratórios, particularmente nos casos em que o simples álcool gorduroso ou acetato de feromônios são envolvidos (Evans e Green, 1973).

Ao contrário, entre as espécies em que apenas um composto é requerido para exercer atração, diversos casos são conhecidos em que um duplo sistema de feromônio é usado, e ambos componentes são essenciais para exercer atração. Tal feromônio foi encontrado em duas espécies de microlepidópteros tortricídeos (*Adoxophyes orana* e *A. fasciata*). Experiências no campo têm também revelado casos em que a mistura de um álcool gorduroso não saturado e o correspondente acetato derivativo é exigida para exercer atração. Por outro lado, tem sido observado no campo que, em casos onde o feromônio natural é um simples sistema de componentes de acetato, seu correspondente álcool causa inibição do processo atrativo, como é o caso da *Clepsis melaleucana* (Röller *et al.*, 1968).

Significativamente, existem diversas referências em que espécies, até mesmo morfologicamente similares, previamente classificadas como sendo idênticas, respondem a atrativos sexuais estruturalmente diferentes, uma ao *cis-isomer*, e outra ao *trans-isomer* do feromônio sexual. Por exemplo, o macho da broca-do-caule-do-milho, *Ostrinia nubilalis*, em Iowa, é atraído pelo acetato de tetradeca-cis-11-enila, enquanto em New York ele é atraído pelo *trans-isomer* (Röller *et al.*, 1968; Roelofs e Comeau, 1969 a; Klun *et al.*, 1970).

Pesquisas levadas a cabo por Roelofs e Feng (1967) com esse propósito, ou seja, observar a magnitude da especificidade do feromônio sexual levaram a resultados surpreendentes. Tal trabalho pode ser assim sumariado: testes de campo e de laboratório foram conduzidos com extrato de feromônio sexual de fêmeas de 11 espécies de microlepidópteros da família *Tortricidae*. Uma fraca resposta dos machos aos extratos do feromônio

de fêmeas de outras espécies sugeriram feromônios similares, porém de estruturas diferentes da estrutura de suas respectivas fêmeas. Testes de campo confirmaram a especificidade em todas as espécies, com exceção de alguma atração dos machos *Archips mortuanus* para extratos de fêmeas *Argyrotaenia velutinana*. Foi também registrado um estímulo negativo dos machos, no campo e no laboratório, diante do odor do extrato de fêmeas *Ancylis fragariae*. Estudos histológicos da glândula produtora de feromônio revelaram um significativo desenvolvimento do epitélio glandular em todas as espécies, exceto na *Ancylis fragariae*. Esse fato poderia explicar parcialmente o porque da resposta negativa dos machos diante do extrato de feromônio sexual da *A. fragariae*. A atrofia ou subdesenvolvimento da glândula nessa espécie decorre, provavelmente, de sua seleção para plantas de baixo crescimento.

Portanto, a especificidade do feromônio sexual é um dos diversos caminhos pelos quais as espécies de insetos podem alcançar um isolamento reprodutivo sob condições naturais (Marley e Hamilton, 1966; *et al.*) Esta opinião tem sido reportada por diversos entomologistas. Roelofs e Comeau (1969 a) chegaram à mesma conclusão ao reportarem os resultados de suas pesquisas sobre duas espécies de microlepidópteros tortricidae, *Archips mortuanus* e *Archips argyrospilus*, e duas espécies de gelechiidae, *Bronotopha similis* e *Argyrotaenia velutinana*. As espécies gelechiidae, embora possuam cores diferentes, são morfologicamente similares e exibem idêntico padrão de vôo. Porém, o feromônio sexual da fêmea de uma espécie não exerce atração ao macho da outra espécie. A estrutura do feromônio da *B. similis* é acetato cis-9-tetradecetil, e de *A. velutinana* é acetato trans-9-tetradecenila.

Assim sendo concluímos com as palavras de Roelofs e Comeau (1969 a): “em casos onde os feromônios não são aparentemente específicos, outros fatores, tais como as diferenças comportamentais segundo os ritmos diurnos, segundo os ciclos sazonais, segundo a seleção de plantas hospedeiras, e ainda a distribuição geográfica podem atuar no sentido do isolamento reprodutivo. Porém, se diversas populações de insetos parecem similares quanto às considerações biológicas e morfológicas, a especificidade do feromônio sexual constitui um importante suporte para o isolamento reprodutivo destas populações”.

3.5 — Atraentes de população

A — Relação entre os constituintes da planta-alimento e feromônios

a) Em relação ao feromônio sexual

Como vimos, o feromônio sexual constitui uma substância de comunicação química que atrai um ou mais indivíduos para a fonte de odor, isto é, atrai um ou mais receptores de sexo oposto para a fonte emissora do feromônio que, geralmente, é uma fêmea adulta. Existem, entretanto, feromônios de atração de toda ou quase toda população, isto é, indivíduos da mesma espécie de ambos os sexos, para um determinado lugar onde a população deverá repousar e, subsequentemente, fazer a ovoposição. Tais feromônios são mais bem caracterizados em invertebrados, particularmente em insetos sociais. Neste caso, entre muitas espécies, o feromônio de atração está estreitamente ligado à substância da planta ou animal-hospedeiro, sendo necessário falar-se nestes para falar-se em feromônio.

Mais uma vez a olfação é o meio através do qual muitos insetos localizam as fontes de alimentos, constituídas por plantas e animais-hospedeiros.

De fato, existe um relacionamento muito próximo entre a atração do hospedeiro-alimento e o comportamento reprodutivo de insetos, particularmente em relação à postura (V. G. Dethier, 1970, ref. Evans e Green, 1973). Já fizemos referência a alguns aspectos dessas relações com respeito à assembléia de populações de besouros de cortiça. Diversos insetos que apresam as larvas de besouro de cortiça são reportados como sendo atraídos pelo feromônio de agregação dos besouros adultos (F. B. Camors e T. L. Paine, 1972, ref. Evans e Green, 1973). Muitas espécies de mariposas não se alimentam das plantas-hospedeiras quando adultas, porém as fêmeas são atraídas para elas pelos seus constituintes voláteis, utilizando-as como locais adequados de ovoposição que servirão mais tarde como fonte de alimento para as larvas.

Geralmente a seqüência de comportamento para a fonte de alimento e subsequente ovoposição é iniciada por um sexo (um ou mais indivíduos) atraídos por constituintes voláteis de uma adequada planta-hospedeira, como tem sido amplamente conhecido entre besouros. Os insetos pioneiros, após encontrar a planta-alimento, alimentam-se; logo após retornam ao local da colônia e liberam feromônios de agregação o que atrai grande número de indivíduos de ambos os sexos para esta mesma fonte de alimento (Evans e Gren, 1973).

Inúmeros casos reportados mostram evidência de estreito relacionamento entre os constituintes voláteis das plantas-hospedeiras e os feromônios do inseto hóspede. De fato, algumas plantas exercem uma atração sexual específica que sugere que o atraente volátil do ve-

getal vítima parece ser o feromônio do inseto (Fletcher, 1968). O éter dimetil eugenol da flor da chuva de ouro, *Cassia fistula*, atrai os machos da mosca-das-frutas (oriental), *Dacus dorsalis*. As moscas-do-lixo, *Chrysopa sp.*, são atraídas para se alimentar da planta japonesa *Actinidia polygama*, e dentre seus constituintes de atração mais ativos estão o neomatabiol e o iridodiol (T. Saka *et al.*, 1970, ref. Evans e Green, 1973). Neste contexto é digno de nota que as formigas-açucareiras do gênero *Iridomyrmex* empregam tais compostos no mais alto grau de oxidação (isto é, iridodial) como substância de defesa. Uma interessante relação tem sido observada entre o comportamento de descansar das mariposas da espécie *Antheraea polyphemus* e o carvalho vermelho *Quercus rubra*. O constituinte volátil da folha, hex-trans-2-enal, é intimamente relacionado com o feromônio sexual da fêmea (Rid-diford, 1967).

b) *Em relação ao feromônio trilhas*

Dentre os complexos sistemas de comunicação quimiossensores envolvidos pelos insetos sociais, seguir trilhas é uma das respostas engatilhadas por feromônios mais altamente desenvolvidas. A marcação de trilha é comumente feita para recrutar e guiar outros membros do mesmo grupo social para a fonte de alimento e para retornar ao abrigo. Acredita-se que ela envolva também o controle de migração de colônias, como no caso das abelhas-de-mel e das formigas (Evans e Green, 1973).

Os feromônios de trilha da maioria dos insetos sociais parecem consistir em um complexo sistema de multicomponentes, e no presente existem poucas informações químicas nesta área. A origem, porém, de alguns feromônios de trilha parece estar mais ligada à

utilização direta dos constituintes de plantas do que na biossíntese de órgãos especialistas. Por exemplo, o citrol que é empregado pelas abelhas-de-mel é quase todo, certamente, de origem fitoquímica, e o álcool gorduroso do feromônio de trilha das térmitas subterrâneas do sul dos Estados Unidos está na sua dieta de fungos de madeira (F. L. Carter *et al.*, ref. Evans e Green, 1973; Blum e Bohart, 1972).

Os isoprenóides extraídos do óleo de madeira da *Santalum spicatum* possuem alguns graus de atividade de marcação de trilhas para diversas espécies de cupins ou térmitas do gênero *Nasutitermas* (Birch *et al.*, 1970). Entretanto, o feromônio natural de trilha dessas espécies de térmitas é consideravelmente mais potente, e seu estudo estrutural indica que é um diterpeno monocíclico (Evans e Green, 1973).

Os poucos feromônios de trilhas estudados promovem algum grau de respostas interespecíficas e os análogos estruturais dos feromônios naturais possuem algum grau de atividade (Evans e Green, 1973).

B — Feromônios de alarme

Outra substância de comunicação química secretada pelos insetos que, certamente, constitui uma forma de adaptação, refere-se ao feromônio de alarme. Trata-se também de substâncias voláteis secretadas por glândulas exócrinas. A liberação de tais substâncias por parte de um ou mais indivíduos constitui sinais que, recebidos pelas células receptoras especializadas dos outros membros da mesma espécie, leva toda ou quase toda a colônia a atacar suas espécies predadoras, ou a fugir do local quando a espécie não é agressiva.

Dentre os feromônios de alarme mais bem conhecidos figuram os das formigas, principalmente de três subfamílias (relatamos nesta

seção, na parte relativa à análise, como as formigas *Acanthomyops clavier* se comportam diante do sinal de alarme). Os gêneros da subfamília *myrmecinae* enfatizam como *releaser* de alarme 3-alcanonas, enquanto os metil-cetonas, primeiramente de origem terpenóide, são amplamente utilizados como feromônios de alarme na subfamília *dolichoderinae*. As espécies *formicinae* costumam empregar como feromônio de alarme a adição dos compostos produzidos nas glândulas mandibular e Dufour. Os feromônios da glândula mandibular são principalmente aldeído monoterpênico acíclico (citronelal), que são compostos de baixa ebulição; a glândula Dufour produz n-alcanonas que são de alta ebulição e podem servir como *releaser* mais persistente no comportamento de alarme (Blum e Brand, 1972).

Os feromônios de alarme tão bem quanto os feromônios de castas das abelhas machos e formigas servem, provavelmente, como substâncias de defesa. Em muitos casos eles foram originalmente utilizados como compostos de defesa, e sua função comunicativa é produto de um desenvolvimento secundário (Blum e Brand, 1972).

4 — FEROMÔNIOS EM MAMÍFEROS

A literatura sobre feromônio em invertebrados, particularmente em insetos, é relativamente vasta. Como vimos na *Seção II* deste trabalho, nas espécies deste grupo os sistemas de comunicação química intra-específicos estudados reportam, muitas vezes, não apenas a fonte de origem dos estímulos e suas respostas comportamentais mas também a composição e estrutura química de algumas de tais substâncias. Ao contrário, o conhecimento dos sistemas de comunicação que envolvem mamíferos, além de ser relativamente reduzido, sua

abordagem, até agora, refere-se exclusivamente à fonte de origem e às respostas comportamentais; a determinação e reportagem de suas estruturas químicas constituem recentes e raríssimas exceções.

Feitas essas observações, passamos a descrever um ligeiro, porém quase completo acervo do que até hoje foi pesquisado a respeito dos sistemas de comunicação com feromônios entre o grupo de mamíferos.

4.1 — Mecanismos de deposição de sinais

A maioria dos mamíferos tem o sentido do olfato altamente desenvolvido. Este sentido eles empregam em comunicação "pessoal" usando sistemas químicos originários de urinas, fezes, ou cheiro de glândulas subcutâneas (Schaffer, 1940 e Gabe, 1967). Para tal, muitos mamíferos empregam padrões motores especializados em depositar sinais químicos sobre objetos de seu ambiente ou sobre outros animais da mesma espécie. Tais comportamentos são referidos por *scent marking* ou *marking* (Ewer, 1968), e podem ser traduzidos por marcação de cheiro ou marcação, ou ainda por cheiro marcante ou marcante, dependendo da situação ou do objeto referido.

Sobre a natureza química destes sinais, como já afirmamos, muito pouco é conhecido, embora a composição de algumas secreções glandulares de cheiro tenha sido analisada por químicos de perfume (Lederer, 1950). Um dos mais importantes componentes químicos da secreção da glândula tarsal do veado de cauda negra, *Odocoileus hemionus columbianus*, constitui a primeira identificação reportada (Brownlee, 1969 e D. Müller — Schwarze, 1969). Bossert e Wilson (1963) reportam as substâncias: civetona, secretada pela glândula para-anal do carnívoro viverrídeo

Viverra zibetha, que tem a função de defesa e, possivelmente, de atração sexual e marcação de território; muscona, secretada pelas glândulas prepuciais do veado almiscarado, *Moschus moschiferus*, cujas funções prováveis são de atração sexual e de marcação de território. Ambas substâncias tiveram suas estruturas químicas perfeitamente identificadas. A mais recente identificação de estrutura de feromônio de mamíferos referida por Müller—Schwarze *et al.* (1974), é do antílope americano conhecido como "*pronghorn*", *Antilocapra americana*. O macho desta espécie marca a vegetação esfregando-a com suas glândulas subauriculares. Os machos respondem ao cheiro dessas marcas fungando, lambendo, batendo com seus chifres e marcando igualmente, as fêmeas respondem fungando, lambendo e batendo com sua testa e pequenos chifres. Seus compostos básicos são o ácido isovalérico e o ácido 2-metilbutírico.

Embora a marcação tenha sido reconhecida desde muito tempo como importante forma de comunicação entre mamíferos, os significados das mensagens comunicadas pelas marcas têm, em nossa compreensão, permanecido vagos, devido à falta de informações acerca das situações de estímulos que induzem a marcação por uns animais e as reações de outros diante da marcação (Ralls, 1971).

Diversas espécies gerais de marcação de cheiros podem ser reconhecidas como bases da função que as marcas parecem servir. Por exemplo, marcas ou cheiros podem ser empregados com a finalidade de criar trilhas, como entre os primatas lemurianos da espécie *Nycticebus coucang*, conhecidos como lêmure-preguiçoso (Seitz, 1969); para transmitir sinais de alarma, como entre camundongos e veados (Bowers e Alexander, 1967; Müller-Schwarze, 1967); para reconheci-

mento de espécies e subespécies, como entre ratos e camundongos (Godfrey, 1958 *et al.*); para atração sexual, como em fêmeas de muitas espécies de mamíferos (Michael e Keverne, 1968; *et al.*); e como feromônios iniciadores dos processos reprodutivos, como em camundongos (Whitten, 1966; *et al.*).

Hediger (1949) refere-se a um "territorial marking" que serve para fixar determinada área da terra que o *marking* ou cheiro individual defenderá contra os rivais da mesma espécie. Esta interpretação é sem dúvida correta para algumas espécies, porém para outras não deve necessariamente significar que se trata de um cheiro ou marcação territorial (Ralls, 1971).

Dentre os exemplos de Hediger sobre "territorial marking" figura o ritual para urinar e defecar do rinoceronte negro, *Docyros bicornis* (Hediger, 1951), e a marcação com a glândula retrocarnal apresentada pelo antílope *Rupicapra rupicapra* (Hediger, 1949). Nos últimos 10 anos essas duas espécies têm sido estudadas no campo. Schenkel (1966) e Schenkel e Hulliger (1969) afirmam que o rinoceronte negro não é territorial; Kramer (1969) acha que a marcação do antílope não está associada à posse de território. Em ambos os casos algum outro fator, e não a posse do território, deve ser o estímulo à marca (Ralls, 1971).

Diversos estudos experimentais levados a cabo nos últimos anos sobre comportamentos envolvendo marcação com cheiro têm fornecido informações sobre situações de estímulos que despertam marcação (Ralls, 1971). As espécies que têm sido estudadas experimentalmente tendem a marcar, freqüentemente, em qualquer situação que elas não toleram ou nas quais elas são dominantes em relação a outros membros da mesma espécie. Em outras

palavras, o indivíduo marca comumente quando está para atacar um outro membro da mesma espécie ou ainda quando pressente que pode ser atacado. Neste caso, tal comportamento ocorre em defesa do território e não pelo significado restrito de situações territoriais (Ralls, 1971).

4.2 — Relação entre a marcação e a dominância

Sem dúvida alguma, há estreita relação entre a alta taxa de marcação e o elevado *status* social ou dominância. A dominância é expressa de várias maneiras, dependendo do tipo de sistema social que caracteriza cada espécie. Um animal que exerce dominância individual em um certo grupo, marca freqüentemente; o mesmo comportamento é observado no animal que exerce dominância individual numa certa área ou território. Nos dois casos, o indivíduo dominante marca somente se ele está próximo de outros animais, por exemplo, um macho próximo de fêmeas (Esparmark, 1964), ou quando, mesmo sem a companhia de outros animais de seu grupo, necessita defender ou conquistar agonisticamente um território contra indivíduos da mesma espécie (Ralls, 1971).

Um dos primeiros trabalhos relacionando a alta taxa de marcação com a dominância foi realizada com o marsupial-voador, *Petaurus breviceps*, por Schultze-Westrum (1970). Este pequeno marsupial vive em grupo social que consiste de mais de seis adultos e seus jovens. Cada grupo tem um território. O macho produz odores utilizando substâncias secretadas pelas glândulas frontal, esternal e da região cloacal. Com a glândula frontal eles marcam os membros do mesmo grupo; esfregando as regiões esternal, anal e flancos sobre os objetos, bem como pelos

movimentos estereotipados de massagem e de esfregar os pés. As fêmeas não possuem as glândulas especializadas dos machos, por isso raramente marcam. O importante é que um ou mais dominantes marcam quase todos os membros do grupo social de seu território.

Tem sido também observado relação entre a mais alta taxa de marcação e dominância em grupo de coelhos (Mukytowycz, 1965 e 1968). Os coelhos vivem em pequenos grupos sociais, cada qual ocupando certo território. Em cada grupo há uma hierarquia entre os membros e uma hierarquia entre as fêmeas, separadamente. Há também um par dominante em cada território. Os coelhos possuem duas glândulas de produzir odores, as quais estão associadas à dominância social e territorial: glândula submandibular e glândula anal. Com a secreção da glândula submandibular eles marcam os membros de seu grupo esfregando o queixo em qualquer parte do corpo dos coelhos subordinadamente inferiores, numa atitude denominada *chinning*. O queixo do macho dominante marca mais freqüentemente do que o dos machos subordinados. Da mesma forma, o queixo das fêmeas dominantes marca mais do que o das fêmeas subordinadas. A secreção da glândula anal, através das fezes, é usada para marcar seu território. É difícil determinar a freqüência dessa marcação porque nem todas as fezes de um indivíduo possuem secreção glandular. Não obstante, parece que os animais dominantes depositam maior quantidade da secreção glandular, ou suas secreções são mais potentes. Os coelhos espalham suas fezes não marcadas e empilham as marcadas na locação de seus territórios. As fezes do macho e da fêmea dominantes, que são marcadas com a secreção glandular, possuem cheiro mais forte para o homem do que as

fezes não marcadas (Hesterman e Mykytowycs, 1968). Mykytowycs tem também demonstrado que tanto a glândula do queixo como a glândula anal são maiores nos machos dominantes do que nos machos subordinados. Os machos dominantes tendem a ser mais pesados do que os machos subordinados, porém o tamanho de suas glândulas é bem maior do que seria esperado, tomando por base, simplesmente, o peso de seus corpos.

Johnston (1970) relacionou também os *status* sociais entre hamsters dourados e sua capacidade de marcar com uma glândula esfregando os flancos de seu corpo. O comportamento geral deste animal em ambientes naturais é pouco conhecido, porém tem sido pesquisado com machos e fêmeas em laboratório, o que, para o objetivo em vista, embora não tenha o mesmo valor que teria se fosse feita no ambiente natural, ficou evidente que o macho dominante marca mais do que o macho subordinado. O mesmo podemos dizer quanto ao comportamento de marcação observado por Thiessen *et al.*, (1968), relativo ao gerbo mongólico. A resultados semelhantes chegaram Epplé (1967) e Epplé e Lorenz (1967) com o sagüi *Calithrix jacchus*, em estado cativo; Ralls (1971) com o *Cephalo maxwelli*, pequeno antílope de 32 centímetros, no Bronx Zoological Park; Pages (1968) com pangolins; Krämer (1969) com camurças.

Portanto, a relação entre uma alta taxa de marcação e a dominância se expressa de várias formas, dependendo dos diferentes sistemas sociais. Parece, pois, um fenômeno muito desenvolvido entre os mamíferos.

4.3 — Relação entre marcação e intolerância coespecífica

Em muitas espécies os indivíduos marcam mais freqüentemente do

que o usual após encontrar-se com indivíduos aos quais não estão normalmente associados. Os odores dos indivíduos estranhos (isto é, não pertencentes ao seu grupo social) devem ser semelhantes aos de seu grupo, porém com alguma particularidade distinta, uma vez que a frequência excepcional de marcação não se verifica quando há encontros entre indivíduos do seu grupo, isto é, de seus próprios odores. Nesses casos, ou seja, encontro entre indivíduos de grupos diferentes, a frequência da marcação varia de acordo com o sexo do indivíduo estranho: muitas espécies marcam mais frequentemente após o encontro com membros do seu próprio sexo do que fazem após encontrar-se com membros do sexo oposto. Um macho dominante marsupial-voador marca frequentemente após farejar o odor de um macho pertencente a um outro grupo social; o odor da secreção das glândulas esternal, frontal e anal do macho estranho são igualmente efetivos (Schultz-Westrum, 1965a). Quando se trata de um macho do mesmo grupo, o macho dominante não marca mais do que o usual. O macho nunca marca em resposta ao cheiro da fêmea.

Os coelhos marcam com a glândula submandibular e produzem bolo fecal marcado com a secreção da glândula anal quando um coelho estranho ou um tecido impregnado do cheiro de um coelho estranho é colocado dentro de sua gaiola (Hesterman e Mykytowycz, 1968). Ainda não foi reportado se os coelhos marcam mais frequentemente em respostas a um estranho ou ao seu cheiro introduzido em sua gaiola (Johnston, 1970). O número de vezes que o macho marca numa gaiola pertencente a uma fêmea varia de acordo com o dia de seu ciclo de cio: ele marca muito pouco nos dias em que a fêmea está em seu cio e no dia após o cio. A redução da frequência

de marcação apresentada pelo macho na gaiola de uma fêmea no cio pode ser causada pela secreção especial da vagina; em outra experiência, adicionando esta secreção na gaiola, foi suficiente para reduzir a marcação do macho. O hamster fêmea marca muito mais quando colocada em uma gaiola pertencente a outras fêmeas do que quando em gaiolas pertencentes a machos.

Um sagüi macho dominante aumenta drasticamente a frequência de sua marcação após ter sido apresentado a ele um macho de outro grupo. Se o estranho indivíduo é uma fêmea, o ritmo de sua marcação é bastante reduzido (Epple, 1970). Machos juvenis também intensificam o ritmo de sua marcação após encontrar-se com um macho estranho. A fêmea dominante aumenta a frequência de sua marcação muito mais após estar presente uma fêmea estranha do que um macho estranho.

Similarmente, um *Cephalo maxwelli* marca mais frequentemente quando outro macho estranho é colocado em seu grupo, porém não apresenta aumento no ritmo de marcação se o indivíduo estranho é do sexo oposto (Ralls, 1971). Uma fêmea tipo A, fêmea 1, marcou mais frequentemente após ter-lhe sido apresentada uma fêmea extra, do que o fez quando lhe foi apresentado um macho extra. A fêmea 2, tipo A, comportou-se da mesma maneira. Todavia, a fêmea 3, tipo A, não marcou. Na ocasião do experimento as condições físicas da fêmea 3 foram declinando e logo perdeu sua posição A para outra fêmea de seu grupo. Uma fêmea tipo B não marcou mais frequentemente após um macho extra ou uma fêmea extra ter estado presente. Portanto, uma fêmea tipo B não aumenta seu ritmo de frequência de marcação, entretanto, quando seu grupo é colocado em um vasto cercado ao ar livre

ela é capaz de escapar da proximidade de outros *Cephalo maxwelli*.

4.4 — Efeitos da marcação

Tem sido sugerido que a marcação pode capacitar um animal a atingir ou a manter a dominância, bem como a posse de um território, porém, experimentalmente, nem sempre há esta evidência (Ralls, 1971). Epple (1970) acredita que a substância de marcação circun-genital e esternal do sagüi atua neste sentido. Em outros casos, a marcação por um indivíduo pode manter outros indivíduos do grupo em condições fisiológicas subdesenvolvidas pelo efeito *primer* do feromônio. Para Scultze—Westrum (1965 a 1970) a marcação do macho dominante entre os *Petaurus breviceps* tem este efeito sobre os machos do mesmo grupo. Se o macho dominante é removido de seu grupo, os machos subordinados aumentam o ritmo de sua marcação. Contudo, a freqüente marcação do macho dominante não deve significar, necessariamente, que este seu comportamento vise à manutenção de seu *status*. A agressividade dos animais dominantes tenderia manter-lhes em sua posição dominante, marcando ou não freqüentemente. Para Ralls (1971), nas espécies de *Petaurus breviceps*, a dominância não pode ser mantida pela agressão, uma vez que, sob condições normais, não ocorre dentro do grupo comportamento agonístico. Segundo Haltmeyr (1969), a freqüente copulação dos machos dominantes pode também desempenhar importante papel na condução e manutenção do *status* de dominância. A freqüente copulação leva a um significativo aumento no plasma testosterona nos coelhos machos, o qual, por sua vez, tenderia a manter suas dominâncias.

4.5 — Marcação com mais de uma fonte de cheiro

Algumas espécies de mamíferos respondem a certos estímulos marcando através de mais de uma fonte de cheiro. O *Petaurus breviceps*, por exemplo, responde ao cheiro de um macho estranho, marcando simultaneamente de diferentes formas, quer esfregando seus pés e flancos, quer mastigando. Independentemente do estímulo, todas essas formas de marcar em resposta ao cheiro tomado de qualquer parte do corpo do estranho, bem como a proporção freqüencial de cada forma, permanece constante (Ralls, 1971). Por causa disso, algumas pessoas concluíram que o macho marca desta forma porque é incapaz de distinguir entre o cheiro de diferentes partes do corpo de um outro macho. Esta conclusão, entretanto, não é correta (Ralls, 1971). Um macho funga por um período curto em resposta ao cheiro de determinada parte do corpo de outro macho, após ter sido repetidamente apresentado a ele, porém funga por um período mais longo quando lhe é apresentada uma parte diferente do corpo do mesmo macho.

O coelho quando cheira um coelho estranho marca tanto com o queixo quanto com a glândula anal. Conforme Mykytowycz (1968), um coelho usa as duas glândulas (submaxilar e anal) tão bem quanto a urina para marcar seu território.

Os gerbos machos marcam, algumas vezes, com a glândula ventral, porém não temos maiores informações nesse particular (Thiessen e Yahr, 1969). Um sagüi macho dominante marca com a glândula esternal nas mesmas situações em que marca com suas glândulas circungenitais, principalmente quando um outro macho ou seu cheiro lhe é apresentado. A urina também costuma ser usada como fonte de

cheiro entre os sagüis (Epple, 1970).

Neste ponto uma questão deve ser colocada: quando um animal marca simultaneamente com mais de uma fonte de cheiro está enviando várias mensagens ou enviando a mesma mensagem por diferentes formas? Para Ralls (1971), no estágio atual do nosso conhecimento a respeito de feromônios em mamíferos, não podemos responder a esta questão. Se apenas uma mensagem é transmitida, por que um animal deveria enviar a mesma mensagem empregando, simultaneamente, dois sinais diferentes? Talvez tal método de transmissão sob determinadas condições ambientais aumentaria a possibilidade da mensagem ser recebida. Cada sinal pode ser efetivo sob condições ambientais específicas. Por exemplo, um cheiro pode mais comumente servir sob condições de forte umidade atmosférica, enquanto outro cheiro pode mais comumente servir sob condições ambientais de pouca umidade. É igualmente possível que as mensagens sejam diferentes, porém não estamos ainda capacitados a discernir as diferenças.

5 — MANEIRAS DE AUMENTAR A INFORMAÇÃO E SEUS LIMITES SUPERIORES

Wilson e Bossert (1963) e Wilson (1965 e 1968) descreveram as maneiras pelas quais as espécies animais se desdobram para aumentar a quantidade e a taxa de informações transmitidas nos sinais químicos. Os textos desses trabalhos podem ser assim resumidos:

5.1 — Encurtamento do tempo de atividade do feromônio (*Adjustment of fading time*)

O tempo de atividade do feromônio, isto é, o tempo entre a sua liberação e seu desaparecimento do espaço ativo, pode ser encurtado pela diminuição da proporção Q/K ; esta diminuição, por sua vez, pode ser efetivada através da redução da taxa de emissão Q ou pelo aumento da concentração K . Deste modo, o sinal químico pode ser mais forte no espaço e no tempo, resultando daí num aumento de informação por sinal, e de oportunidades para transmitir sinais discretos. Estas têm sido as principais características na evolução dos sistemas de alarma e de trilhas entre insetos.

Uma outra maneira de encurtar o tempo de vida do sinal é desativar o feromônio, como o fazem as abelhas operárias, com desativação enzimática por ingestão do ácido 9-cetodecenóico, através, principalmente, da redução do feromônio ácido 9-hidroxidecanóico e do ácido 9-hidróxico-2 decenóico (Johnston *et al.*, 1965).

5.2 — Expansão do espaço ativo

A informação pode ser aumentada não apenas reduzindo a duração de vida de um sinal, como foi descrito, mas também pela ampliação do espaço ativo. A soma de informações transmitidas aumenta com o logaritmo do volume do espaço ativo. Já vimos que o espaço ativo é ampliado com o aumento da relação Q/K , porém o total da soma de informações por sinal é aumentado desde que muitos pequenos alvos são apontados dentro de espaços muito amplos.

5.3 — Uso de muitas glândulas exócrinas

Em muitos insetos e mamíferos existem múltiplas glândulas exó-

crinas. Cada qual produz feromônios com diferentes funções ou significados. O máximo desenvolvimento desses inventos é encontrado nos insetos sociais, especialmente em formigas e abelhas-de-mel, onde cinco ou mais glândulas são empregadas por cada indivíduo para secretar e liberar feromônios.

5.4 — Mistura de feromônios numa única glândula

Quanto mais complexas forem as misturas de feromônios numa única glândula maior será o número de diferentes respostas que estes feromônios podem induzir. Na cabeça da rainha da abelha-de-mel, por exemplo, são encontrados, no mínimo, 32 compostos, incluindo metil-9-cetodecanoato, metil-9-ceto-2-decenoato, ácido monanóico, ácido 9-cetodecanóico, ácido 9-ceto-2-decenóico (Callow *et al.*, 1964). A maioria ou todos esses compostos estão presentes na secreção da glândula mandibular. A significância biológica da maioria dessas substâncias é ainda desconhecida. Alguns desses compostos são, indubitavelmente, precursores de feromônios, porém, no mínimo, são conhecidos dois feromônios com efeitos contrastantes: o ácido 9-cetodecenóico constitui a “substância da rainha”, já mencionado, que atrai machos durante o vôo nupcial e inibe o desenvolvimento ovariano nas operárias, e o ácido 9-hidroxidecenóico que causa aglutinação e estabilização na revoadas (Butler *et al.*, 1964).

5.5 — Mudança de significado através de mudança de contexto

O ácido 9-ceto-2-decenóico da rainha da abelha-de-mel serve como feromônio inibidor de casta no interior do abrigo e como atração sexual durante o vôo nupcial, como mencionamos acima. A secreção da glândula Dufour da formi-

ga-de-fogo, *Solenopsis saevissima*, é um feromônio de atração sexual efetivo para os membros de todas as castas durante a vida adulta. Sob diferentes circunstâncias esse mesmo feromônio tem outros significados: serve para recrutar as operárias para novas fontes de alimento; para organizar migração de colônias; e junto com uma secreção volátil, serve para dar um sentido orientado ao compartimento de alarme (Wilson, 1962).

5.6 — Novos significados provenientes de combinações

Há exemplos, embora pouco numerosos, de feromônios que, quando apresentados em combinação, adquirem significados diferentes. Quando as glândulas de secreção cefálica e Dufour das operárias formigas-de-fogo liberam feromônios quase ao mesmo tempo, tais secreções causam comportamento de alarme e de atração, respectivamente. Quando expelidas simultaneamente por uma só operária altamente excitada causam um comportamento de alarme orientado. As operárias da abelha-de-mel confinadas bem próximas da rainha durante horas adquirem os odores da rainha, os quais, em combinação com seus próprios odores, fazem com que elas sejam atacadas pelas companheiras da rainha (Morse e Gray, 1961).

5.7 — Modulação temporal de um único feromônio

A frequência e amplitude da modulação de um único feromônio têm sido quase que inteiramente negligenciadas pelos especialistas. Recentemente, Bossert (1968) pesquisando sobre essa matéria, chegou a resultados surpreendentes. Verificou que, sob a maioria das condições concebíveis, o significado da comunicação da modulação do feromônio não é praticável. Adquire, porém, significado sob duas

circunstâncias especiais: quando a transmissão ocorre no ar a uma distância da ordem de 1 cm mais ou menos, em condições constantes de ventos moderados. Nessas circunstâncias a modulação não apenas é praticável como também eficiente. Sob condições favoráveis, um sistema perfeitamente projetado poderia transmitir cerca de 10.000 bits de informação por segundo, o que é espantoso levando-se em conta que apenas uma substância é envolvida. Sob circunstâncias mais realísticas, isto é, com ventos a 400 cm/seg e uma distância de 10 metros, a taxa mínima do potencial de informação chega mais ou menos a 100 bits/segundo, ou seja, o bastante para transmitir o equivalente a 20 palavras em texto inglês por segundo, na razão de 5,5 bits por palavra. Para qualquer feromônio liberado com igual soma de capacidade poderia ser adicionada a capacidade do canal de emissão do espaço ativo. Para Wilson (1971), não podemos esperar que qualquer espécie animal alcance mais do que uma fração de minuto da capacidade teórica calculada por Bossert; para mais do que esta fração seria necessária uma evolução da linguagem simbólica e sintética, isto é, alguma coisa em qualquer modalidade sensora, o que, evidentemente, as espécies animais não têm feito. Porém, acrescenta Wilson, é concebível que em algum lugar da comunicação por feromônio seja adicionada a modulação com objetivo de aumentar a especificidade do sinal.

6 — USO ECONÔMICO DE FEROMÔNIOS

6.1 — O cultivo e os pesticidas como fatores de desequilíbrio

A história da ação do homem sobre a natureza traduz-se pela história das modificações nos equi-

lírios ecológicos. O cultivo agrícola se, por um lado, conduziu à rarefação ou mesmo à extinção total de grande número de espécies animais e vegetais, por outro lado, favoreceu outras, muitas das quais se tornaram devastadoras ou pragas das culturas. A introdução, voluntária ou não, de espécies transportadas de outras partes do globo provocou também graves rupturas de equilíbrio: os parasitos, animais e vegetais, mais nocivos para as culturas são, frequentemente, alóctones que, retirados do seu meio natural onde suas populações são limitadas por competidores e predadores, puderam proliferar quase ilimitadamente nos territórios onde foram imprudentemente introduzidos.

As “pragas”, especialmente os insetos, não são, de modo algum, calamidades acidentais ou imprevisíveis. Pelo contrário, devem ser consideradas como consequências fundamentais e inevitáveis nas práticas agrícolas e nas transformações efetuadas pelo homem nos *habitats* naturais (Kuenen, 1960). A multiplicação das plantas cultivadas põe subitamente à disposição de certos animais enorme quantidade de alimentos; eles se aproveitam da abundância e seu número cresce rapidamente, segundo leis biológicas elementares: a *capacidade de suporte do ambiente* torna-se quase ilimitada de modo que a *curva logística* do crescimento de tais populações cresce também de modo quase ilimitado, em outras palavras, a *resistência ambiental* torna-se tão reduzida que a *curva logística* cresce quase que paralela à teórica *curva exponencial* determinada unicamente pelo *potencial biótico* daquelas espécies. Para estabelecer o equilíbrio e controlar os animais, os agrônomos, apoiados por economistas e administradores, passaram a utilizar vasta gama de produtos que a química põe à sua

disposição. Essa batalha tem sido dirigida principalmente contra os insetos, que são os mais perigosos devido à sua extraordinária fecundidade e ao seu poder de destruição. Além disso, alguns insetos desempenham um papel essencial como vetores de doenças graves que afetam o homem e os animais domésticos e, por vezes, aos vegetais cultivados. Até épocas relativamente recentes tais substâncias pertenciam todas, ou quase todas, ao domínio da química orgânica. Rapidamente, no entanto, graças aos progressos realizados neste campo, o homem tem podido dispor de uma infinidade de produtos sintéticos consideravelmente mais eficazes. O diclorodifeniltricloroetano, conhecido pela abreviatura DDT, elaborado e lançado em 1942, foi, a bem dizer, um precursor num campo em que as novas descobertas sempre foram e continuam sendo bastante rápidas. O DDT foi a primeira de uma longa série de substâncias cujo número se multiplica em velocidade acelerada desde o fim da segunda guerra mundial. Só nos Estados Unidos da América do Norte registraram oficialmente em 1966-1967, 58.831 marcas comerciais de *pesticidas* diferentes — nome geral que designam as substâncias químicas empregadas na luta contra as “pragas” animais e vegetais que causam prejuízo ao homem e às culturas — e todos os anos surgem novos produtos (Dorst, 1971).

O homem descobriu igualmente que a luta química lhe permitia eliminar os vegetais indesejáveis. Foram assim elaborados inúmeros *herbicidas* para controlar as plantas nocivas, inclusive os fungos que devastam as culturas (*fungicidas*). O uso abusivo de *herbicidas* e *fungicidas* em comunidades vegetais leva a uma destruição maciça de herbívoros, notadamente insetos. Os pássaros (insetívoros) ou comem os insetos envenenados

e morrem, ou abandonam esses ambientes à procura de outros. Deriva daí que o ambiente infestado de pesticidas torna-se carente de insetos e pássaros sem os quais inúmeras espécies de plantas não são polinizadas e não podem, por isso, formar sementes. O número dessas espécies vegetais também decresce e pode até acabar. Assim, o homem, ao interferir nos níveis trópicos da teia alimentar, produz efeitos que, muitas vezes, não prevê e não deseja.

Sem dúvida, a humanidade deve muito aos pesticidas, sobretudo aos inseticidas. Essas substâncias permitiram o controle de perigosos parasitos das culturas, diminuindo consideravelmente os seus danos em todo o mundo, o que tem sido muito importante, considerando-se a penúria alimentar que nos aflige atualmente. Tais produtos permitiram também eliminar ou limitar consideravelmente certas doenças, como a malária no Brasil, na Índia, em Bengala, nas Filipinas. Seu uso, portanto, deve, sob certos aspectos, ser considerado como um progresso na defesa da humanidade e de seus meios de subsistência. O princípio dessa luta permanece válido, não obstante a utilização dessas substâncias vir ocasionando abusos deploráveis. O homem pensou que podia espalhar esses produtos em grandes quantidades na natureza e eliminar definitivamente, sem riscos, todos os predadores. Trata-se, no entanto, de venenos violentos, suscetíveis de provocar graves desequilíbrios, eliminando cegamente todos os animais, uma vez que quase todos inseticidas conhecidos atualmente não são seletivos, matando indiscriminadamente todos os insetos, tanto os nocivos quanto os úteis ou os indiferentes. Além do mais, sua ação vai além da classe dos insetos; a maioria dos inseticidas é igualmente prejudicial aos outros animais, particular-

mente aos vertebrados de sangue frio, aos mamíferos e às aves. São também tóxicos para o homem e, embora tenha havido poucos casos de acidentes fatais, pouco sabemos quanto à sua ação a longo prazo.

Os inseticidas são, portanto, um meio de destruição extremamente poderoso, dispondo o homem de uma arma química suscetível de devastar a natureza selvagem ou não. As repercussões dessas substâncias tóxicas são manifestadas em toda a natureza, desde o solo (micro e mesofauna) até o homem. Seu abuso conduz a um verdadeiro envenenamento das bioce-noses, cujas conseqüências começam a ser avaliadas. Contudo, apesar de seu indiscriminado alto poder de destruição, surge um fato novo para minimizar os benefícios propostos pelo homem na luta contra os "parasitos" do homem e de suas culturas; constatou-se, em inúmeros países, que os insetos vão se tornando pouco a pouco insensíveis aos efeitos tóxicos de tais substâncias. Essa invulnerabilidade é crescente, uma vez que repousa num mecanismo de *seleção natural* de mutantes resistentes, preexistentes e pré-adaptados. Algumas linhagens são naturalmente imunes a um determinado produto tóxico e são seus descendentes que pouco a pouco vão substituindo a população inicial. Esse fenômeno, aliás, invocado pelos geneticistas como prova da eficácia da seleção natural está intimamente relacionado com a extraordinária fecundidade dos insetos e com a rapidez com que suas gerações se sucedem. As experiências demonstram que cada população possui várias "soluções" ou possibilidades genéticas para se adaptar aos inseticidas; e essa resistência fisiológica é, por outro lado, completada por uma transformação comportamental: os insetos que pertencem às linhagens recém-selecionadas têm costumes

que os protegem mais eficientemente contra os *pesticidas*.

O aparecimento de linhagens resistentes apresentou inúmeros problemas aos que se preocupam com a luta contra os insetos nocivos, especialmente às autoridades sanitárias. Porém tornou-se igualmente inquietante para os que se alarmam com os progressos do envenenamento dos *habitats* pelos produtos químicos que neles são aspergidos, pois a resistência dos insetos provocou um aumento das doses utilizadas num ritmo cada vez mais rápido, bem como a substituição dos inseticidas clássicos por substâncias mais tóxicas relativamente a outros animais. As experiências demonstram, porém, que as resistências desenvolver-se-ão à medida que surgirem novos produtos. Essa circunstância poderá levar o homem a utilizar substância de toxidez crescente de modo abusivo, aumentando, assim, os riscos de envenenamento do planeta.

6.2 — Uso racional dos meios de luta contra insetos

O alarme contra o uso abusivo de armas químicas foi dado inicialmente por biólogos; foram considerados como ternos sonhadores preocupados com a proteção de vegetais e de animais, que se pensava não terem importância para a humanidade. Porém, ante a extensão do perigo, abalou-se a opinião pública, seguida pelos poderes públicos. A partir daí uma série de métodos tem sido preconizada no sentido de substituir, pelo menos parcialmente, a *luta química* pela *luta biológica*.

Para lutar contra os insetos introduzidos artificialmente e que se transformaram em praga (relembramos que uma grande proporção de insetos nocivos para as culturas tem uma origem exógena), o homem pode introduzir, em seguida,

insetos e aves predadores para, de certo modo, *restabelecer o equilíbrio presa-predador do ambiente original*.

A *introdução de doenças de insetos* pode igualmente dar bons resultados. Vários microorganismos, vírus, bactérias, fungos, ou mesmo nematóides, são capazes de determinar doenças nos insetos. Os vírus e as bactérias têm a vantagem de ser cultivados sem grandes despesas, com técnicas recentemente desenvolvidas.

O homem poderá conseguir o controle de certos insetos *através de uma forma de auto-extinção* de seus efetivos. Esse processo de luta consiste em introduzir machos esterilizados que entram em competição com os machos normais, reduzindo, assim, o número de fêmeas que produzem ovos férteis. Esse método pode ser aperfeiçoado pela esterilização dos machos na natureza, sem que seja necessário capturá-los (produtos químicos esterilizantes misturados com iscas). Os compostos, até hoje conhecidos, que têm essa função são, infelizmente, dotados de propriedades cancerígenas.

Todos esses métodos preconizados têm sido experimentados na Europa e nos Estados Unidos, e seus resultados têm sido bem encorajadores. Evidentemente que o êxito deste ou daquele método deve depender de um prévio conhecimento das adaptações fisiológicas e etológicas (comportamentais) da espécie que se pretende controlar ou eliminar. A preconização e aplicação de tais métodos de *luta biológica* contra as pestes provocadas por insetos considerados nocivos à agricultura, e aos vetores de doenças que afetam os animais domésticos e ao homem adquiriram importância à medida que os males causados pelos pesticidas se tornaram muito evidentes, e os princípios gerais que regem o equilíbrio

dos ecossistemas tornaram-se do conhecimento público.

Ainda nessa classe de métodos de luta contra os insetos nocivos figura o *emprego de substâncias químicas elaboradas por organismos vivos que exercem atração sobre animais*. Dentre essas substâncias atraentes figuram os *constituintes de origem vegetal* que atraem como fonte de alimento e de ovoposição, e os compostos de origem animal secretados e liberados por glândulas exócrinas no sentido de transmitir uma ou mais mensagens, ou sinais, aos indivíduos da mesma espécie, os quais, reagem com uma ou mais respostas comportamentais. Tais substâncias, denominadas *feromônios*, dependendo de sua função, induzem receptores individuais à dispersão ou à aglutinação em torno do estímulo atraente. Dentre os estímulos atraentes figuram, como já vimos, os feromônios de trilha para a fonte de alimento, para retornar ao abrigo ou para defesa do abrigo ou território, ou ainda para a migração de colônias; bem como o fenômeno de atração sexual.

Tais feromônios de atração podem constituir não apenas um dos mais eficazes métodos de *luta biológica* como o mais condizente com as medidas de conservação do equilíbrio do meio-ambiente natural. De fato, o potencial econômico e a importância do controle biológico de pestes têm passado, frequentemente, por novas avaliações experimentais (Roelofs e Comeau, 1969 b). O sucesso do uso desses atraentes naturais de insetos e suas substâncias homólogas, sintetizadas, tem sido citado por diversos especialistas (Jacobson, 1972; Beroza, 1972 e Evans e Green, 1973). Feromônios de atração têm sido usados com objetivo de reduzir os efeitos de pestes provocadas por população de insetos, empregando técnicas de captura dos mesmos

por meio de iscas de feromônios, natural e sintético, dentro de armadilhas especiais. Outras vezes, para sua atração e subsequente aniquilamento, é combinada uma série de técnicas, por exemplo, atraindo os insetos para um local estratégico onde se encontra a substância isca (vegetal ou feromônio de atração para a fonte de alimento) e durante o comportamento de descanso peculiar aos insetos após a refeição, eles são abatidos pela difusão de inseticidas na atmosfera (Muirhead-Thonson, 1968). Esse procedimento, além de ser muito econômico pela diminuta quantidade de inseticida usada, evita a disseminação generalizada dessas substâncias tóxicas nos *habitats*, como acontece com os métodos de uso generalizados que caracterizam a *luta química* empregada isoladamente.

Esses métodos de controle de pestes por feromônios, além de

terem consideráveis vantagens sobre o uso convencional de inseticidas, a quantidade necessária, relativamente pequena de atraentes sintéticos minimiza a possibilidade de poluição ambiental. Ainda mais, a alta especificidade de muitos atraentes naturais, principalmente dos feromônios sexuais, reduz quase que a 100% os riscos de destruir os insetos benéficos, tais como os predadores, parasitos e polinizadores. Outra vantagem desse método reside no fato de que seu emprego torna muito improvável a evolução de linhagens de populações de pestes resistentes aos atraentes naturais (Evans e Green, 1973). Assim sendo, a aplicação de pesticidas químicos na luta contra os insetos nocivos deve ser recomendável apenas em áreas cuja infestação torna-se intolerável, mas mesmo assim seu uso deve ser limitado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADLER, V. E., M. BEROZA, B. A. BIERL and R. SARMIENTO (1972). *J. Econ. Entomol.*, 65, 665-679.
- AMOURIQ, L. (1965 a). L'activité et le phénomène social chez *Lebistes reticulatus* (Poeciliidae, Cyprinodontiformes). *Ann. Sci. Nat. Zoo. Biol. Animale* 7, 151-172.
- AMOURIQ, L. (1965 b) Origine de la substance dynamogène émise par *Lebistes reticulatus* femelle (Poisson Poeciliidae, Cyprinodontiformes), *Compt. Rend.* 260, 2.334-2.335.
- BERGER, R. S. and T. D. CANERDAY (1968). *J. Econ. Entomol.* 61, 452; M. JACOBSON, H. N. TOBA, J. DEBOULT, and A. N. KISHABA, *ibid.* 1968, 61-84.
- BEROZA, M. (1972). In Pest Control: Strategies for the Future, *Nat. cad. Sci. Publication* 1945, p. 226.
- BIRCH, M. (1970). *Animal Behavior*; 18, 310; J. MEINWALD, W. R. THOMPSON and T. EISNER (1971). *Tetrahedron Letters*, 34-85.
- BIRCH, A. J., K. B. CHAMBERLAIN, B. P. MOORE, and V. H. POWELL (1970). *Austral. J. Chem.*, 23, 2.337.
- BLUM, M. S. and G. E. BOHART (1972). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 65, 274
- BLUM, M. S. and JOHN M. BRAND (1972). Social Insect Pheromones: Their Chemistry and Function, *Am. Zoologist*, 12, 553-576.
- BOSSERT, W. H. (1968). Temporal patternig in olfactory communication. *J. Theoret. Biol.* 18, 157-170.
- BOSSERT, W. H. and E. O. WILSON (1963). The analysis of olfactory communication among animals. *J. Theoret. Biol.* 5, 443-469.
- BOWERS, J. and B. ALEXANDRE (1967). *Science* 158, 1.208.
- BRONSON, F. H. (1969). Pheromonal influences in mammalian reproduction. In "Perspectives in Reproduction and Sexual Behavior" (M. Diamond, ed.), *Indiana Uni. Press. Bloomington; Indiana*.
- JOHNSTON, N. C., J. H. LAW and N. WEAVER (1965). Metabolism of 9-Ketodec-2 enoic acid by worker honeybees (*Apis mellifera* L.). *Biochemistry* 4, 1615-1621.
- JONES, W. A. M. JACOBSON and D. F. MARTIN (1966). Sex attractant of the pink bollworm moth: isolation, identification, and synthesis. *Science* 152, 1516-1517.
- KASTON, B. J. (1936). The sence involved in the courstship of some vagabond spiders. *Entomol. Am. (N. S.)* 16, 97-107.
- KISHABA, A. N., H. H. TOBA, W. W. WOLF and P. A. VAIL (1970) *J. Econ. Entomol.*, 63, 178.
- KLOPPER, P. H., D. K. ADAMS and M. S. KLOPPER (1964). Maternal "imprinting" in gots. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.* 52, 911-914.
- KLUN, J. A. and A. BRINDLEY (1970). *J. Econ. Entomol.* 63, 779; J. A. KLUN and J. F. ROBINSON (1970). *ibid.* 63, 1281.
- KONIJN, T. M., J. G. C. van de MEENE, J. T. BONNER and D. S. Barkley (1967). The acrasin activity of adenosine-3, 5-cyclic phosphate. *Proc. Natl. Academic Sci. U. S.* 58, 1152-1154.
- KRAMER, A. (1969). *Z. Tierpsychol.* 26, 889.
- KUENEN, D. J. (1960). The ecological effects of chemical and biological control of undesirable plants and insets. General introduction. U. I. C. N., *Relatório, 8.ª Reunião Técnica, Varsóvia Cracóvia*.
- LEDERER, E. (1950). *Progr. Chem. Org. Nat. Products*, 6, 87.

- LEYHAUSEN, P. (1960). Verhaltensstudien an Katzen, *Z. Tierpsychol.*, Beiheft 2, 1-120.
- MACHLIS, L., W. H. NUTTING, M. W. WILLIAMS and H. RAPOPORT (1966). Production, isolation and characterization of sirenin, *Biochemistry* 5, 2147-2159.
- MACHLIS, L., W. H. NUTTING and H. RAPOPORT (1968). The structure of sirenin. *J. Am. Chem. Soc.* 90, 1674-1675.
- MARLER, P. and W. J. HAMILTON (1966). Mechanisms of Animal Behavior (Wiley, New York), p. 302; H. B. D. KETTLEWELL, *Entomol. Rec.* 54-62 (1942). A. W. EWING and A. MANNING (1967). *Annu. Rev. Entomol.* 12, 471; H. H. SHOREY, L. K. GASTON, J. S. ROBERTS (1965). *Annu. Entomol. Soc. Amer.* 58, 600.
- BROWN, W. L. (1968). An hypothesis concerning the function of the metapleural glands in ants. *Am. Naturalist* 102, 188-191.
- BROWNLEE, R., R. SILVERSTEIN, D. MÜLLER-SCHWARZE, A. SINGER (1969). *Nature* 221, 284; D. MÜLLER-SCHWARZE, *ibid.* (1969) 223, 256.
- BRUCE, H. M. (1966). Smell as an exteroceptive factor. *J. Animal Sci.* 25, Suppl., 83-89.
- BUTLER, C. G. (1964). Pheromones in sexual processes in insects. *Symp. Roy. Entomol. Soc. London* 2, 66-77.
- BUTLER, C. G., R. K. CALLOW and J. R. CHAPMAN (1964). 9-Hydroxydectrans-2-enoic acid, a pheromone stabilizing honeybee swarms. *Nature* 201, 733.
- CALLOW, R. K., J. R. CHAPMAN and P. N. PATON (1964). Pheromones of the honeybee: chemical studies of mandibular gland secretion of the queen. *J. Apicult. Res.* 3, 77-89.
- MYERS, J. (1972). Pheromones and Courtship Behavior in Butterflies *Am. Zoologist* 12 : 545-551.
- DOOLITTLE, R. E., M. BEROZA, I. KEISER and E. L. SCHNEIDER (1968). *J. Insect Physiol.* 14, 1967.
- DORST, J. (1973). Flagelos e Remédios Perniciosos, In *Antes que a Natureza Morra*, pp. 202-219, Trad. R. BUONGERMINO, Ed. Univ. S. Paulo.
- EDALL, J. T. (1953). The size, shape and hydration of protein molecules. In *The Proteins. Chemistry, Biological Activity, and Methods*. (H. Neurath and K. Bailey, eds.), vol. 1 B, pp. 549-726. Academic Press, New York.
- EITER, K., E. TRUSCHIT and M. BONESS (1967). Synthesen von D, L-10-Acetoxy-Hexadecen — (7-cis) — 01 — (1), 12-Acetoxy-octadecen — (9-cis) — 01 — (1), ("Gyplure") and 1-Acetoxy-10-propyl-tridecadien — 5-trans. 9). *Ann. Chem.* 709, 29-45.
- EPPLE, G. (1967). *Folia Primatol.* 7, 37.
- EPPLE, G. and R. LORENZ (1967). *Folia Primatol.* 7, 98.
- EPPLE, G. (1970). *Folia Primatol.* 13, 48.
- ESPMARK, Y. (1964). *Anim. Behavior*, 12, 159.
- EVANS, D. A. and C. L. GREEN (1973). Insect Attractants of Natural Origin, *Chem. Soc. Review*, 2, (1) : 75-97.
- EWER, R. F. (1968). *Ethology of Mammals* (Plenum, New York), pp. 104-133.
- FLETCHER, B. S. (1968). *Nature*, 219, 631.
- GILBERT, J. J. (1963). Contact chemoreception, mating behavior, and sexual isolation in the rotifer genus *Brachionus*. *J. Exptl. Biol.* 40, 525-641.
- GODFREY, J. (1953). *Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh*, 27, 47; K. RAUSCHERT (1963). *Biol. Zentralbl.* 82, 653; R. MOORE (1965). *Amer. Midl. Natur.* 73, 85.
- HALDANE, J. B. S. (1955). Animal Communication and the origin of human language. *Sci. Progr.* (London) 43 (171), 385-401.

- HALTMEYER, G. and K. EIK-NES (1969). *J. Reprod. Fert.* 19, 273.
- HEDIGER, H. (1949). *Bijdr. Tot. Dierkunde*, 28, 172.
- HEDIGER, H. (1951). Explorations des parcs nationaux du Congo Belge (*Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge*) Brussels.
- HESTERMAN, E. and R. MYKYTOWYCZ (1958). *CSTRO WILDI*. Res. 13, 71.
- JACOBSON, M. (1965). "Insect Sex Attractants", *Hiley (Interscience)*, New York.
- JACOBSON, M. (1969). Sex pheromone of the pink bollworm moth: biological masking by its geometrical isomer. *Science* 163, 180-191.
- JACOBSON, M. (1972). Sex Pheromone in Insect Control, pp. 277-292, in *Insect Sex Pheromones* Academic Press, N. Y. and London.
- JACOBSON, M., M. BEROZA and W. A. JONES (1960). Isolation, identification and synthesis of the sex attractant of gypsy moth. *Science* 132, 1011-1012.
- JACOBSON, M., N. GREEN, D. WARTHEN, C. HARDIN and H. HAROLD TOBA (1972). Sex pheromones of the Lepidoptera recent progress and structure — Activity Relationship, 2-20; in *Chemicals Controlling Insect Behavior*, ed. M. BEROZA, Academic Press, New York, pp. 169.
- JOHNSTON, R. (1970). *thesis*, Rockefeller University.
- RESSLER, R. H., R. B. CIALDINI, M. L. GHOCA and S. M. KLEIST (1968). Alarm pheromone in the earthworm *Lumbricus terrestris*. *Science* 161 : 597-599.
- RIDDIFORD, L. (1967). *Science*, 158, 139.
- ROELOFS, W. L. and Kuo-Ching FENG (1967). Sex Pheromone Specificity Tests in the Tortricidae — An Introductory Report. *Annales of the Entomological Society of America*, Vol. 61, n.° 2 : 312-316.
- ROELOFS, W. L. and A. COMEAU (1971). *J. Insect Physiol.*, 17, 435 1969.
- ROELOFS, W. L. and A. COMEAU (1969 a). *Science*, 165, 398.
- ROELOFS, W. L. and A. COMEAU (1969 b). *Nature*, 220, 600.
- RÖLLER, H. K. BIEMANN, J. S. BJERKE, D. W. NORGARD and W. H. McSHAN (1968). *Acta Ent. Bohemoslov.*, 65, 208.
- ROPARTZ, P. (1966). Contribution à l'étude de déterminisme d'un effet de group chez les souris. *Compt. Rend.* 262, 2070-2072.
- ROPARTZ, P. (1968). Role des communications olfactives dans le comportement social souris males. *Collog. Intern. Centre Natl. Rech. Sci. (Paris)* 173, 323-339.
- RYAN, E. P. (1966). Pheromone: evidence in a decapod crustacean. *Science*, 151, 340-341.
- SCHAFER, J. (1940). Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere (Urban Schewarzenberg, Berlin); M. GABE (1967). in *Traité de Zoologie*, P. P. Grassé, Ed. Masson, Paris, Vol. 16.
- SCHENKEL, R. (1966). 2. Tierpsychol, 23, 593.
- SCHENKEL, R. and L. SCHENKEL-HULLIGER (1969). *Ecology and Behavior of the Black Rhinoceros (Parey, Hamburg)* pp. 96-97.
- SCHNEIDER, D. (1957). *Z. Vergl. Physiol.* 40, 8.
- SCHNEIDER, D. (1969). *Science*, 163, 1031.
- SCHULTZE-WESTRUM, T. (1965 a). *Z. Vergl. Physiol.* 50, 151.
- SCHULTZE-WESTRUM, T. (1965 b). Innerartliche Verständigung durch Düfte beim Gleitbentler *Petaurus breviceps papuanus*. Thomas (Marsupialia, Phalangeridae). *Z. Vergleich. Physiol.* 50, 151-220.

- MICHAEL, R. P. and E. B. KEVERNE (1968). *Nature*, 218-476. D. PFAFF and C. PFAFFMANN (1970). In *Olfaction and Taste*, C. Pfaffmann Ed. Rockefeller Univ. Press, New York.
- MICHAEL, R. P. and E. B. KEVERNE (1968). Pheromones in the communication of sexual status in primates. *Nature* 218, 746-749.
- MORSE, R. A. and N. E. GARY (1961). Colony response to worker bees confined with queens (*Apis mellifera* L.). *Bee World* 42, 197-199.
- MUIRHEAD-THONSON, R. C. (1968). Anopheline Mosquito vectors of Malaria, in "Ecology of Insect Vector Populations". *Academic Press*, pp. 31-50.
- MÜLLER-SCHWARZE, D. (1967). *Amer Zool.* 7, 430.
- MÜLLER-SCHWARZE, D., C. MÜLLER-SCHWARZE, A. G. SINGER and R. M. SILVERSTEIN (1974). Mammalian pheromone: Identification of active component in the male pronghorn. *Science*. Vol. 183, N.º 4127 : 860-862.
- MÜLLER-VELTEN, H. (1966). *Z. Vergl. Physiol.* 52, 401.
- MYKYTOWYCZ, R. (1962). Territorial function of chin gland secretion in the rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.). *Nature* 193, 797.
- MYKYTOWYCZ, R. (1964). Territorially in rabbit populations. *Australian Nat.* 14, 326-329.
- MYKYTOWYCZ, R. (1965). *Anim. Behavior*; 13, 400.
- MYKYTOWYCZ, R. (1968). *Science Amer.* 218, 116.
- NAGATA, K., Y. TMAKI, H. NOGUCHI and T. YUSHIMA (1972) Changes in sex pheromone activity in adult females of the smaller tea tortrix moth, *Adoxophyes fasciata*. *J. Insect Physiol.* Vol. 18 : 339-346.
- MORRIS, M. J. (1968). Some group effects on reproduction in locusts. *Collog. Intern. Center Natl. Reach. Sci.* (Paris) 173 : 147-159.
- PAGÈS, E. (1968). *Biol. Gabon*, 4, 359.
- RALLS, K. (1971). Mammalian Scent Marking. *Science*, Vol. 171 : 443-449.
- REGNIER, F. E. and E. O. WILSON (1968). The alarm-defence system of the ant *Acanthomyces clavier*. *J. Insect Physiol.* 14, 955-970.
- SCHULTZE-WESTRUM, T. (1970). in *Olfaction and Taste*, C. Pfaffmann, Ed. (Rockefeller, Univ. Press, New York).
- SEITZ, E. (1969). *Z. Tierpsychol.* 26, 73.
- SNYDER, N. (1967). An alarm reaction of aquatic gastropods to intraspecific extract. *Cornell Univ. Agr. Expt. Sta. Mem.* 403, 1-122.
- SOO HOO, C. F. and R. J. ROBERTS (1965). *Nature*, 205, 724; M. L. BOBB (1964), *J. Econ. Entomol.* 57, 829.
- SOWER, L. L., L. K. GASTON and H. H. SHOREY (1971). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 64, 1448.
- THIESSEN, D., H. C. FRIEND, and G. LINDZEY (1968). Androgen control of territorial marking in the Mongolian Gerbil, *Science*, O. G. MITCHELL (1968), *J. Morphol.* 125, 3037.
- THIESSEN, D. (1968). *Behav. Res. Methodol. Instr.* 1, 70.
- THIESSEN, D. and P. YAHR (1969). *Amer. Zool.* 9, 1069.
- TODD, J. H., J. ATEMA and J. E. BARDACH (1967). Chemical communication in social behavior of a fish the yellow bullhead (*Ictalurus natalis*). *Science* 158, 672-673.
- WHITTEN, W. K. (1966). Pheromones and mammalian reproduction. *Advan. Reprod. Physiol.* 1, 155-177; F. H. BRONSON, in *Reproduction and Sexual Behavior*, M. Diamand, Ed. (Indiana Univ. Press, Blomington, 1968).

- WILSON, E. O. (1958). A chemical releaser of alarm and behavior in the ant. *Pogonomyrmex badius* (Latreille). *Psyche* 65, 41-51.
- WILSON, E. O. (1960). *Science*, 149, 1064.
- WILSON, E. O. (1962). Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). *Animal Behavior* 10, 134-164.
- WILSON, E. O. (1963). The social biology ants. *Ann. Rev. Entomol.* 8, 345-368.
- WILSON, E. O. (1965). Chemical communication in the social insects. *Science* 149, 1064-1071.
- WILSON, E. O. (1968). Chemical Systems. In *Animal Communication* (T. Sebeck, ed.) Indiana Univ. Press, Bloomington, Indiana.
- WILSON, E. O. (1971). Chemical communication within animal species, in *Chemical Ecology*, Ed. Ernest Sondheimer and J. B. Simoone, Publ. by Academic Press, Inc. (London) LTD. Second Printing, pp. 133-155.
- WILSON, E. O. and W. H. BOSSERT (1963). Chemical communication among animals. *Recent Progr. Hormone Res.* 19, 673-716.
- WILSON, E. O. and W. H. BOSSERT and F. E. REGNIER (1969). A general method for measuring the threshold concentrations of odorant molecules. *J. Insect Physiol.* 15, 597-610.
- WRIGHT, R. H. (1963). *Nature* 198, 455; e (1972) *Nature* 239, 226.

SUMMARY

Pheromones are substances which are secreted by animals and which are used as chemical signs in intra-specific communication systems. Taking into consideration only the behavioral answers, the pheromones can be divided into several classes: of sex, of aggregation, of alarm, of trace, of territoriality, and of caste. Concerning the form by which they act in the organism of the receiver animal, two kinds of pheromones can be found: the *releasers* — which incite brusque and immediate answers, and the *primers* — which activate the chemosensors in order to produce physiological alterations in the receiver organism. There is a region around the emitter in whose external limit the concentration of the molecules of pheromones is inferior to that required to produce behavioral answers; this region is called *active space*.

These systems of chemical communication, which involve a highly developed olfaction mechanism, are undoubtedly of great importance to ecology, as they are used by invertebrate as well as by vertebrate animal, either in terrestrial or aquatic ecosystems, even though by different communication systems.

Although the present stage of knowledge concerning communication systems which use pheromones is much more developed in invertebrate (insects, in particular) than in vertebrate animals (chiefly the mammalia), there are two characteristics of great ecological importance: their structural specificity (a change in their chemical structure results in a drastic reduction or even in a complete loss of activity), and their specificity in relation to the different animal species. These characteristics — which are better known in insects — often assure the reproductive isolation of the species, even when the seasonal climatic conditions, the geographical distribution, the genetic and/or physiologic characters don't contribute to it.

The communication system which use pheromones in the mammalia begins with a mechanism of deposition of signs, through excrements and urine. This behavior is called *scent marking* or *marking*. The rate of these markings is in close relation with the social dominance or with the high social status, and with the co-specific intolerance.

Based chiefly on the communication systems in insects, there are several ways to increase the information of the chemical communication, as well as its superior limits: by shortening the period of activity of the pheromone; by enlarging the active space; by using more than one secretory gland each time; by mixing the pheromones in just one gland; by changing the meaning by means of

RÉSUMÉ

Les phéromones sont de substances sécrétées et utilisées comme "signaux" chimiques par des animaux dans le système de communication intraspécifique. Si l'on tient compte uniquement des réponses du comportement, on peut reconnaître les classes de phéromones suivantes: sexuelle, d'agrégation, d'alarme, de piste, de marquage de territoires et de castes. Deux types peuvent être reconnus par rapport à la forme dont elles agissent dans l'organisme de l'animal récepteur: *releasers* (ce sont des provocateurs de réponses brusques) et *primers* (activateurs de censeurs chimiques). Il existe autour de l'organisme émetteur une zone qui possède une limite extérieure où se trouvent les molécules des phéromones en concentration inférieure à celle demandée pour effectuer une réponse de comportement. Cette zone est nommée *espace actif*.

Ce genre de systèmes de communication chimique dont fait partie un mécanisme d'olfaction très développé, sont sûrement d'une énorme importance dans le domaine de l'écologie, puisqu'ils sont utilisés par les invertébrés et les vertébrés, et aussi bien aux écosystèmes terrestres comme aux écosystèmes aquatiques, quoique plusieurs aspects des systèmes de communication soient différents les uns des autres.

Ce qu'on connaît à propos des systèmes de communication par les phéromones est plus développé par rapport aux invertébrés (surtout chez les insectes) qu'aux vertébrés (surtout chez les mammifères). Malgré cela, on peut mettre en évidence deux caractéristiques très importantes pour l'écologie: la spécificité structurale (un changement quelconque dans la structure chimique aboutit à une très grande réduction, voire même une perte totale de l'activité) et la spécificité par rapport aux différentes espèces animales. Ces caractéristiques, plus connues chez les insectes, assurent souvent l'isolement reproductif des espèces, même quand on ne tient pas compte des conditions climatiques saisonnières, de la distribution géographique, des caractères génétiques et/ou physiologiques.

Le système de communication à travers l'usage de phéromones chez les mammifères commence par le mécanisme de l'action de déposer des signaux au moyen des matières fécales et urines. Ce genre de comportement est nommé *scent marking* ou *marking*. Le taux de ces marquages est intimement lié à la domination ou à un très haut standing social et aussi à l'intolérance conspécifique.

Plusieurs moyens de faire amplifier l'information de la communication chimique et ses limites supérieures sont connus, si l'on est fondé principalement sur les systèmes de communication chez les insectes: le raccourcissement de la période d'activité du phéromone; l'accroissement de l'espace actif; l'utilisation de plus d'une glande sécrétrice à la fois; le mélange de phéromones dans une

the change of context; by varying the concentrations and durations; by modulating temporally a single pheromone.

Nowadays, the malefactions caused by the use of pesticides and insecticides in the fight against "plagues", especially insects, in crops, became evident, causing serious ecological unbalance, ruining the health of man and contributing to increase the risks of poisoning the planet. Consequently, the substitution of the *biological fight* for the *chemical fight* is more and more preconized. Among the methods of *biological fight*, the use of pheromones of populational, as well as of sexual attraction, may be not only one of the most efficient in the fight against the insects responsible for "plagues", but also the most coherent with the measures for preserving the environment balance.

seule glande; la changement du signifié moyennant le changement du contexte; la variation des concentrations et des durées; l'action de modules le temps d'un seul phéromone.

Actuellement les méfaits de l'emploi des pesticides et des insecticides utilisées aux cultures pour détruire surtout les insectes sont devenus trop évidents, la cause de graves déséquilibres écologiques, la ruine de la santé de l'homme et une menace qui augmente les risques d'empoisonnement du planète. C'est pourquoi la *lutte chimique* est remplacée de plus en plus par la *lutte biologique*. Parmi les méthodes de lutte biologique, l'emploi des phéromones d'attraction de population, ainsi que ceux d'attraction sexuelle peut devenir l'un des plus efficaces dans le combat aux insectes qui occasionnent les épidémies et encore le moyen le plus cohérent de conservation de l'équilibre écologique.