

O Papel dos Feromônios na Comunicação Química de Moscas de Interesse na Saúde Animal



ISSN 1982-5390
Dezembro, 2011

*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Pecuária Sul
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*

Documentos 117

O Papel dos Feromônios na Comunicação Química de Moscas de Interesse na Saúde Animal

Claudia Cristina Gulias Gomes

Embrapa Pecuária Sul
Bagé, RS
2011

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Pecuária Sul

BR 153, km 603, Caixa Postal 242

96.401-970 - Bagé - RS

Fone/Fax: 55 53 3240-4650

<http://www.cppsul.embrapa.br>

cppsul.sac@embrapa.br

Comitê Local de Publicações

Presidente: Renata Wolf Suñé

Secretária-Executiva: Graciela Olivella Oliveira

Membros: Cláudia Cristina Gulias Gomes, Daniel Portella Montardo, Estefanía Damboriarena, Graciela Olivella Oliveira, Jorge Luiz Sant'Anna dos Santos, Naylor Bastiani Perez, Renata Wolf Suñé, Roberto Cimirro Alves, Viviane de Bem e Canto.

Supervisor editorial: Comitê Local de Publicações

Revisor de texto: Comitê Local de Publicações

Normalização bibliográfica: Graciela Olivella Oliveira

Tratamento de ilustrações: Roberto Cimirro Alves

Editoração eletrônica: Roberto Cimirro Alves

Foto da capa: Cláudia Cristina Gulias Gomes

1ª edição online

Todos os direitos reservados.

A reprodução não-autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

Dados internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Embrapa Pecuária Sul

Gulias Gomes, Cláudia Cristina

O papel dos feromônios na comunicação química de moscas de interesse na saúde animal [recurso eletrônico] / Cláudia Cristina Gulias Gomes. – Dados eletrônicos. – Bagé : Embrapa Pecuária Sul, 2011.

(Documentos / Embrapa Pecuária Sul, ISSN 1982-5390 ; 117)

Sistema requerido: Adobe Acrobat Reader

Modo de acesso: <<http://cppsul.embrapa.br/unidade/publicacoes:list/266>>

Título da página Web (acesso em 30 dez. 2011)

1. Feromônio. 2. Inseto. 3. Controle biológico. I. Título. II. Série.

CDD 595.77

Autores

Claudia Cristina Gulias Gomes

Médica Veterinária, Doutora (D.Sc.) em
Parasitologia Animal,
Pesquisadora da Embrapa Pecuária Sul,
Caixa Postal 242, BR 153 Km 603,
CEP 96401-970 - Bagé, RS – Brasil
claudia.gulias@embrapa.br

Apresentação

Há muito sabemos que pesquisa e desenvolvimento (P&D) são fundamentais para o avanço socioeconômico e a independência de uma nação. Além da obtenção de produtos e tecnologias através da pesquisa científica propriamente dita, a disseminação dos conhecimentos gerados possibilita que os resultados desta atividade cheguem mais rapidamente aos beneficiários do processo, ou seja, produtores, técnicos, estudantes e população no geral interessada nas novas tecnologias agropecuárias.

Em se tratando de uma empresa pública, como a Embrapa, a transferência das tecnologias geradas em P&D faz parte da própria essência desta instituição. Dessa forma, a Embrapa Pecuária Sul utiliza as publicações da Série Embrapa como uma das ferramentas estratégicas formais de transferências das tecnologias, direcionadas às cadeias produtivas da carne bovina e ovina, do leite e da lã para a região sul do Brasil.

A presente publicação é mais um exemplo deste esforço institucional. Nesta obra é revisado o conhecimento sobre a atuação de feromônios na comunicação química de dípteros muscomorpha (moscas) de importância na produção animal, especialmente em bovinos. Este documento descreve os fundamentos de uma das linhas inovadoras de pesquisa científica em sanidade animal da Embrapa Pecuária Sul, na busca da aplicação destes feromônios no desenvolvimento de formas alternativas de controle à aplicação de inseticidas, mais seletivas e menos agressivas ao ambiente, manipulando o comportamento químico dos organismos envolvidos.

Assim, mais do que cumprir com nossa missão institucional, a Embrapa está trabalhando para a efetiva disponibilização de tecnologias e recomendações que possam contribuir para uma pecuária mais sustentável e diferenciada nos campos sul-brasileiros. Esperamos que esta obra seja bem apreciada pelos leitores e que possa colaborar com a evolução da ciência e da tecnologia aplicada na agropecuária do sul do Brasil.

Alexandre Costa Varella
Chefe-Geral

Sumário

Introdução	06
Tipos de Feromônios e Ensaios de Comportamento Usados em Ecologia Química	09
Isolamento e Identificação dos Feromônios	10
Feromônios em Dípteros Muscóides de Importância na Saúde Animal	11
Fatores que Regulam a Dinâmica de Ação dos Feromônios em Moscas	25
Influência de Fatores Endógenos.....	26
Maturidade Sexual.....	26
Ritmo Biológico.....	27
Substâncias Inibidoras do Comportamento de Cópula.....	27
Presença ou Ausência de Co-específicos.....	28
Influência de Fatores Exógenos.....	29
Temperatura e Umidade Relativa.....	29
Fatores Externos Concorrentes.....	29
Referências	31

O Papel dos Feromônios na Comunicação Química de Moscas de Interesse na Saúde Animal

Claudia Cristina Gulias Gomes

Introdução

Os dípteros formam o segundo maior grupo taxonômico entre os insetos, com 125.000 espécies já descritas (YEATES; WIEGMANN, 1999). Algumas destas espécies, classificadas em sua maioria na Infraordem Muscomorpha (McALPINE; WOOD, 1989), apresentam alto grau de adaptação às criações animais, o que as tornam relevantes sob o ponto de vista sanitário e econômico em sistemas de produção. A alta concentração de dejetos e resíduos alimentares, assim como a aglomeração de animais favorece o descontrole populacional de espécies parasitas. Dípteros com comportamento generalista na escolha de alimentos e sítios de oviposição elevam o risco de transmissão de bactérias, fungos, vírus, protozoários e helmintos (NEVES, 2005), contribuindo para a dispersão de doenças infecciosas que afetam tanto a saúde animal quanto a humana. A espécie *Musca domestica* Linnaeus (Diptera: Muscidae), encontrada tanto no ambiente urbano quanto no rural, é um exemplo. No campo, a mosca-doméstica está associada principalmente às criações de bovinos, suínos e aves, devido ao acúmulo de dejetos e armazenamento de alimentos (Figura 1). Nos centros urbanos pode ser encontrada em residências, hospitais, frigoríficos, restaurantes, depósitos de lixo ou qualquer lugar onde haja a

disponibilidade de resíduos orgânicos. A sua presença, portanto, além de causar estresse aos animais e pessoas, torna o ambiente insalubre, o que justifica a necessidade da aplicação de medidas de controle. As injúrias provocadas por moscas não se restringem à veiculação de patógenos. Espécies hematófagas, como *Haematobia irritans* (Linnaeus) (Diptera: Muscidae), *Stomoxys calcitrans* (Linnaeus) (Diptera: Muscidae) e *Glossina* sp (Diptera: Glossinidae), também estão associadas à redução da produção animal em consequência à espoliação sanguínea e estresse causado pelo parasitismo. Espécies que se alimentam de tecido vivo ou morto, causando as chamadas miíases (bicheiras), como *Dermatobia hominis* (Linnaeus) (Diptera: Oestridae), *Cochliomyia hominivorax* (Coquerel) (Diptera: Calliphoridae), *Oestrus ovis* (Linnaeus) (Diptera: Oestridae), *Chrysomya* sp (Diptera: Calliphoridae), *Lucilia* sp (Diptera: Calliphoridae) e outras, propiciam a desvalorização do couro, risco de infecções secundárias e redução da produção animal.



Foto: Claudia Cristina Gullias Gomes

Figura 1. Criação de suínos com infestação por *Musca domestica*.

A preferência alimentar determina em grande parte onde e como as diferentes espécies vivem, explicando a diversidade de comportamentos. O controle químico tem sido o método de eleição para a redução populacional destes ectoparasitas. Mas, assim como em outros campos da saúde animal, o uso intensivo de fármacos tem acarretado o desenvolvimento de processos de resistência, contaminação do ambiente com resíduos tóxicos e redução populacional de parasitas e predadores benéficos. Estas desvantagens têm incentivado a procura por métodos

alternativos de controle. Por outro lado, as mudanças climáticas globais têm favorecido o aumento populacional e dispersão de insetos vetores de patógenos (PICKETT et al., 2010), o que aumenta a responsabilidade de profissionais da área para o atendimento a demandas crescentes por produção de alimentos e segurança alimentar. Neste contexto, a ecologia química veterinária é uma área que oferece potencial para o desenvolvimento de novas ferramentas estratégicas de controle e monitoramento de parasitos.

O estímulo químico (odor), assim como o estímulo visual, acústico e tátil está associado ao desencadeamento de comportamentos e/ou alterações fisiológicas em diversas atividades da vida de um inseto, como a reprodução, processo de localização do alimento/hospedeiro, localização de sítios de oviposição etc. A Ecologia Química procura elucidar os processos de comunicação química entre os organismos vivos. Didaticamente, os sinais químicos, ou semioquímicos, podem ser classificados em grupos conforme a identidade do emissor e receptor do sinal no processo de comunicação (VILELA; DELLA-LUCIA, 2001). Os feromônios, assunto deste documento, pertencem ao grupo dos semioquímicos com ação intraespecífica, ou seja, substância produzida por um organismo (emissor) que incita um comportamento ou resposta fisiológica em indivíduos da mesma espécie (receptor). Conhecendo o papel das substâncias químicas nas relações intra e interespecíficas é possível desenvolver formas de controle seletivas e menos agressivas ao ambiente, manipulando o comportamento dos organismos envolvidos.

Este documento revisa todo o conhecimento gerado até o momento sobre a atuação de feromônios na comunicação química de dípteros muscomorpha de importância na produção animal. Os tópicos abordados foram desenvolvidos em um ordem lógica de estudo, partindo da classificação geral destes químicos, descrição dos bioensaios usados para o isolamento, identificação e caracterização das funções de seus componentes, histórico dos trabalhos desenvolvidos na área até o momento e informações adicionais de fatores que regulam a ação destas substâncias e que devem ser consideradas no desenvolvimento de pesquisas na área. Este trabalho tem por objetivo despertar o interesse

da pesquisa na área, mostrando, ao revisar o assunto, as lacunas a serem exploradas neste campo da ciência.

Tipos de Feromônios e Ensaios de Comportamento Usados em Ecologia Química

Segundo a ação que estimulam, os feromônios podem receber nomes específicos como: feromônio sexual, de agregação, de dispersão, de alarme, de territorialidade, de marcação de trilha, de oviposição, entre outros (HOWSE et al., 1998). A maioria dos feromônios é formada por uma mistura de compostos. A estrutura química de cada componente, assim como a composição exata da mistura são pontos críticos para incitação da resposta comportamental específica. Cada componente, ou subgrupos destes, pode controlar etapas definidas da sequência comportamental, como os feromônios de mariposas que estimulam o voo, seguido do estímulo ao pouso e à cópula (HARTLIEB; ANDERSON, 1999).

Os feromônios responsáveis pela interação entre um par sexual no processo de cópula são denominados especificamente de feromônios sexuais. De acordo com as subclasses funcionais, estes podem ser classificados ainda como atraente sexual, arrestante (induzem à permanência do receptor do estímulo no local), fator de reconhecimento sexual ou fator de reconhecimento da espécie, estimulante sexual e deterrente (inibidor da cópula) (EIRAS, 2001; FLETCHER, 1977; HOWARD; BLOMQUIST, 1982). A maioria dos feromônios identificados em moscas de interesse veterinário está incluída neste grupo. O estudo da produção de feromônios em insetos requer, antes da etapa de identificação e síntese, o desenvolvimento de ensaios biológicos que forneçam indícios da atuação do semioquímico. Basicamente, os bioensaios comportamentais podem ser classificados em ensaios com e sem fluxo de ar. A olfatométria e o túnel de vento são equipamentos utilizados em ensaios discriminantes da função dos estímulos olfativos onde há resposta anemotática, ou seja, dependente de fluxo de ar para

a orientação do inseto quanto à fonte de odor. Ensaio não dependentes da presença do fluxo de ar avaliam a atividade de componentes químicos de baixa volatilidade ou de ação por contato. No primeiro caso, os insetos são orientados pelo gradiente de concentração do estímulo que se forma por difusão (EIRAS; MAFRA-NETO, 2001). Nestes bioensaios, fatores exógenos interferentes, como temperatura, umidade e luminosidade, podem ser controlados, reduzindo-se a influência destes estímulos (SANT'ANA; STEIN, 2001). Além dos bioensaios de comportamento, é possível utilizar-se a eletrofisiologia como ferramenta discriminante para detecção de compostos bioativos. Em estudos de identificação de feromônios, as técnicas de eletroantenografia (EAG) e cromatografia acoplada a eletroantenografia (CG-EAD) são as mais usadas. O processo da técnica de EAG consiste na exposição de estímulos químicos aos receptores olfativos do corpo do inseto, localizados principalmente nas antenas. O reconhecimento do estímulo pelo organismo gera um potencial elétrico que é amplificado e registrado na unidade de milivolts (SCHNEIDER, 1957). Quanto acoplado a um cromatógrafo gasoso, o aparelho de eletroantenografia permite que se faça a seleção de compostos bioativos, como etapa prévia aos bioensaios de comportamento, reduzindo o tempo investido na seleção de componentes de interesse em misturas complexas.

Isolamento e Identificação de Feromônios

Os processos de isolamento e identificação dos feromônios em artrópodes requerem técnicas e procedimentos que permitam a obtenção do composto em sua forma mais pura, tendo em vista a pequena quantidade de material biologicamente ativo liberado pelo organismo. Entre os métodos de coleta de feromônios de moscas, destacam-se a técnica de aeração e a extração por solvente. A técnica de aeração consiste na coleta dos compostos voláteis emitidos pelos insetos por meio de um fluxo de ar purificado e constante que carrega as moléculas liberadas até um polímero de adsorção (ex.: porapak, tenax, carvão ativado). A posterior dessorção é realizada por meio da lavagem do

polímero com solventes de alto grau de pureza (ex: hexano, pentano, acetona, metanol, diclorometano). A extração por solvente consiste na lavagem do corpo do inseto ou parte deste com solventes de alto grau de pureza por determinado período de tempo. Este processo acarreta a coleta de maior quantidade de impurezas, já que serão extraídos em conjunto componentes cuticulares biologicamente inativos. Apesar deste inconveniente, este tem sido o método mais utilizado na coleta de feromônios em moscas, devido à maior praticidade e capacidade de extração de moléculas tanto voláteis quanto não-voláteis, ou de pouca volatilidade (ZARBIN, 2001).

A solubilidade de uma substância está diretamente relacionada à polaridade desta e do solvente utilizado. Substâncias polares tendem a dissolver-se em solventes polares e substâncias apolares tendem a dissolver-se em solventes apolares. A propriedade de polaridade de um solvente pode ser utilizada em processos de eluição de compostos, utilizando-se diferentes graus de polaridade para se extrair diferentes frações. As substâncias feromonais são, geralmente, moléculas apolares e, portanto, solúveis em solventes apolares (SANT'ANA; STEIN, 2001). Processos de pré-concentração de extratos podem acarretar reações de degradação dos componentes. Temperaturas elevadas favorecem essas reações, portanto, solventes com ponto de ebulição mais baixo são mais apropriados. Quanto maior a diferença entre os pontos de ebulição, menor a perda de substâncias ativas durante os processos de concentração.

Na maioria dos trabalhos sobre identificação de feromônios em moscas as substâncias ativas são isoladas por fracionamento do extrato total e identificadas através de técnicas de cromatografia de adsorção, de camada delgada e/ou gasosa, associadas à espectrometria de massa. Entre os solventes utilizados destacam-se o hexano e o éter de petróleo.

Feromônios em Dípteros Muscóides de Importância na Saúde Animal

A grande maioria dos feromônios de dípteros muscomorpha isolados até o momento é formada por hidrocarbonetos, sejam estes saturados ou

insaturados, cujas moléculas fazem parte do complexo dos lipídeos cuticulares (HOWARD; BLOMQUIST, 1982; WICKER-THOMAS, 2007). A necessidade de seleção dos compostos ativos entre os diversos componentes químicos do extrato cuticular e a indisponibilidade comercial de determinadas substâncias, gerando a necessidade de síntese, dificulta os trabalhos de identificação de feromônios em dípteros. Grande parte das pesquisas tem focado na comprovação da existência e identificação de feromônios sexuais produzidos pelas fêmeas. No entanto, ainda há muito para se desvendar no processo de comunicação química intraespecífica de dípteros, como poderá ser visto no decorrer do texto.

Os primeiros estudos sobre a produção de feromônio em moscas de interesse na saúde animal iniciaram-se na década de 60, com o trabalho de Rogoff et al. (1964) com *M. domestica*. Além dos bioensaios de olfatométrie, os autores desenvolveram a técnica de pseudo-moscas, que consiste na utilização de objetos de tamanho e formato semelhantes ao de uma mosca adulta, como o nó de um cadarço, como modelos em ensaios comportamentais. A partir deste ensaio, os autores demonstraram dois tipos de respostas dos machos frente à exposição ao extrato de fêmeas: atração ao local de liberação e comportamento de excitação para cópula. Murvosh et al. (1965) realizaram novos testes de olfatométrie, em que confirmaram a atratividade de machos por fêmeas de *M. domestica*, embora esta tenha sido pequena, chamando a atenção para a relação do grau de atratividade com a idade da fêmea. Assim como Murvosh et al. (1965), Mayer e Theggard (1966) também observaram baixa atratividade de machos por fêmeas, representando somente 6% a mais do valor dos controles. Segundo os autores o componente atrativo para machos devia tratar-se de alguma substância presente nas fezes das moscas e não um feromônio. Posteriormente, a fração ativa foi detectada como a porção não polar dos lipídeos fecais (MAYER; JAMES, 1971).

Da década de 70 até meados da década de 80 mais de dez espécies de moscas tiveram seus feromônios sexuais identificados e sintetizados

(Tabela 1). Com exceção do feromônio sexual produzido pelos machos da espécie *Sarcophaga bullata* (Parker) (Diptera: Sarcophagidae), com efeito atrativo para fêmeas a longas distâncias (GIRARD et al., 1979), todos os demais compostos químicos identificados tiveram efeito atrativo ou de estímulo à cópula a curtas distâncias.

Trabalhos iniciais, de fracionamento e identificação de extratos ativos, evidenciaram que a substância atrativa para machos da mosca-doméstica pertencia à fração dos hidrocarbonetos insaturados com cadeia de 23 carbonos e era produzida por ambos os sexos (SILHACEK et al., 1972a, 1972b; VOADEN et al., 1972). Paralelamente a estes trabalhos, o componente Z-9-tricoseno, denominado comercialmente de muscalure, foi isolado da cutícula e das fezes de fêmeas de *M. domestica* em idade reprodutiva (CARLSON et al., 1971). A resposta ao hidrocarboneto sintético foi equivalente à resposta ao extrato, porém ambos atraíram apenas 30% dos machos. Este e demais resultados de olfatomетria encontrados em trabalhos prévios (MAYER; JAMES, 1971; MAYER; THAGGARD, 1966; MURVOSH et al., 1965) colocaram em dúvida a função atrativa do feromônio de *M. domestica*.

Quando Z-9-tricoseno foi testado a campo, incitou a coleta de adultos em proporção semelhantes de machos e fêmeas. Concluindo-se, então, que Z-9-tricoseno poderia exercer concomitantemente as funções de atraente sexual e feromônio de agregação (CARLSON; BEROZA, 1973; MORGAN et al., 1974). De fato, estudos recentes demonstraram que o tricosano e o Z-9-tricoseno estão presentes nos ovários das fêmeas e estimulam o comportamento de agregação de fêmeas grávidas, em ensaios de oviposição (JIANG et al., 2002). Richter et al. (1976) pesquisaram a ação de diversos alcenos, inclusive o Z-9-tricoseno, na interação do estímulo olfativo e visual de *M. domestica*. Os autores concluíram que o estímulo visual para agregação, assim como para orientação foi potencializado na presença de altas doses destes compostos. Eles foram, então, associados por estes autores a um efeito psicodélico, ou seja, um efeito de potencialização do estímulo visual.

Tabela 1. Feromônios em dípteros muscóides de interesse na saúde humana e animal.

Referências	Compostos Ativos	Função biológica/observações	Bioensaios
<i>Musca domestica</i>			
Carlson et al. (1971)	Z-9-tricoseno	Isolado de cutícula e fezes de fêmeas. Nome vulgar: muscalure. Ação: atraente sexual.	Olfatômetro (90 x45 x54 cm). Atraente: insetos vivos.
Uebel et al. (1976)	11 e 13-metil-heptacosano 11 e 13-metil-nonacosano 4,8-dimetil-heptacosano	Estimulantes sexuais. Isoladamente pouca atividade sexual. Combinação com Z-9-tricoseno aumenta atividade.	10 machos confinados em vidro de 946 ml. Estímulos: modelos de moscas + extrato de fêmeas ou substâncias sintéticas.
Richter et al. (1976)	Z-9-heneicoseno Z-9-docoseno Z-9-tricoseno	Efeito psicodélico (potencializou estímulo da visão). Substâncias isoladas em trabalhos prévios: Carlson et al. (1974) e Mansingh et al. (1972).	Modelo de mosca em placa de petri com dois machos. Dois modelos de mosca com um macho. Modelo de mosca em armadilhas de cola (flypaper).
Adams (1986)	Z-9-tetracoseno	Z-9-tricoseno: atraente e excitante.	
Adams e Holt (1987)	Metil-alcanos Fração éter: Z-9,10-etoxi-tricoseno Z-14-tricosen-10-ona	Fração éter: reconhecimento sexual. Fração éter (UEBEL et al., 1978a) e metilalcanos (UEBEL et al., 1976): afrodisíacos. Metilalcanos: efeito arreastante.	Olfatômetro (9,5 cm ø e seis cm altura, dividido em quatro seções). Estímulo: machos ou fêmeas recém-emergidos ou nó de barbante.
Adams et al. (1985)	2-metil-triacontano 10, 14- dimetil-triacontano	Feromônio de contato com efeito afrodisíaco e arreastante.	Olfatômetro: idem Adams e Holt (1987). Estímulo: modelos de moscas (nó de cadarço ou tachinhas de 1 cm de diâmetro), machos mortos.
Uebel et al. (1975a)	Compostos + ativos (em ordem de atividade): Z-14-nonacoseno Z-13-nonacoseno Z-13-heptacoseno	Estimulantes sexuais. Efeito reduzido quando comparado à fêmea viva.	Metodologia semelhante à de Uebel et al. (1976), porém utilizou-se como modelos machos mortos.
Uebel et al. (1975b)	Z-9-pentacoseno (<i>F. canicularis</i>)	<i>Fannia sp.</i> Estimulante de cópula para machos e fator de reconhecimento sexual.	Metodologia semelhante à de Uebel et al. (1976), porém utilizou-se como modelos macho mortos.

Tabela 1. Continuação...

Referências	Compostos Ativos	Função biológica/observações	Bioensaios
Uebel et al. (1978a) (<i>F. pusio</i>)	Z-11-hentriaconteno Z-13-hentriaconteno Z-13-tritriaconteno	Estimulantes sexuais. Z-11 -hentriaconteno: composto mais ativo.	Metodologia semelhante à de Uebel et al. (1976).
Uebel et al. (1978b) (<i>F. femoralis</i>)	Z-11-hentriaconteno	Estimulante sexual. Houve sinergismo com alcanos.	Metodologia semelhante a de Uebel et al. (1976).
<i>Haematobia irritans</i>			
Bolton et al. (1980)	Z-5-tricoseno Z-9-pentacoseno Z-9-heptacoseno	Estimulantes sexuais. Maior atividade quando testados em conjunto.	Bioensaios realizados com machos mortos, com abdome colado em cabeça de alfinete, tratado com extrato e exposto a machos testes.
<i>Stomoxys calcitrans</i>			
Uebel et al. (1975c)	Frações mais ativas: Hidrocarbonetos saturados: mono e dimetil-hentria e tritriacontanos. Hidrocarbonetos insaturados: Z-9-hentriaconteno, Z-9- tritriaconteno e hentria e tritriacontenos com radical metil. 11,15-dimetil-hentriacontano 15-metil-tritriacontano 15,19-dimetil-tritriacontano	Estimulantes sexuais.	Metodologia semelhante à de Uebel et al. (1976) Estímulo: fêmeas virgens, machos tratados com os extratos.
Sonnet et al. (1977)	13-metil-1-hentriaconteno 13-metil-1-tritriaconteno Z-9-hentriaconteno Z-9-tritriaconteno	Estimulantes sexuais Maior atividade na associação: 13-metil-1-hentriaconteno + 11-metil- hentriacontano	Idem Uebel et al. (1975c).
Sonnet et al. (1979)	13-metil-1-hentriaconteno 13-metil-1-tritriaconteno Z-9-hentriaconteno Z-9-tritriaconteno	Estimulantes sexuais Maior atividade na associação: 13-metil-1-hentriaconteno + 11-metil- hentriacontano	Idem Uebel et al. (1975c).

Tabela 1. Continuação...

Referências	Compostos Ativos	Função biológica/observações	Bioensaios
Girard et al. (1979)	Hexanal	<i>Sarcophaga bullata</i> Produzido pelos machos para atrair as fêmeas a distância.	Bioensaios conduzidos em olfatômetro em Y (GIRARD; BURDES, 1975).
Pomomis et al. (1993)	5-,6-,7-,11-,13- e 15-acetoxynonacosanos 3-acetoxy-23-metil-nonacosano 5-acetoxy-23-metil-nonacosano 5-acetoxy-19-metil-nonacosano 6-acetoxy-19-metil-nonacosano 7-acetoxy-19-metil-nonacosano 8-acetoxy-19-metil-nonacosano 7-acetoxy-15-metil-nonacosano 16-hentriacontanona 21-metil-7-hentriacontanona Triacontanal	Compostos identificados na fração mais ativa.	Bioensaio comportamental consistiu em medir a presença ou ausência de tentativas de cópulas por machos testes pareados em tubos de vidro (15 x 150 mm) por 1 min. Estímulo: machos lavados com hexano e presos em rolhas de cortiça.
Carlson et al. (2007)	6-acetoxy-19-metil-nonacosano 7-acetoxy-15-metil-nonacosano	Estimulantes sexuais	Bioensaio em tubo de polietileno (5x5x2 cm). Estímulos: fêmea anestesiada (controle positivo), fêmeas lavadas com hexano e machos não lavados (controles negativos) e compostos sintéticos adicionados a machos lavados previamente com hexano.
Stoffolano et al. (1997)	n°, monometil e dimetilalcanos saturados de 23 a 33 carbonos	<i>Phormia regina</i> Hidrocarbonetos cuticulares com função de estimulante de cópula e fator de reconhecimento de espécie. Compostos envolvidos ainda não determinados. Ausência de fator de reconhecimento de sexo.	Bioensaios realizados com fêmeas vivas, modelo de fêmeas lavadas com hexano e machos não lavados (7,5 mm Ø) expostos a machos em tubo de vidro (2,5 x 7 cm).

Tabela 1. Continuação...

Referências	Compostos Ativos	Função biológica/observações	Bioensaios
<i>Glossina</i> sp.			
Carlson et al. (1978) (<i>G. morsitans</i>)	Ordem decrescente de atividade: 15,19,23-trimetil-heptatriacantano 17,21-dimetil-heptatriacantano 15,19-dimetil-heptatriacantano	Estimulantes sexuais.	Bioensaios realizados com fêmeas vivas, modelo de moscas (nó de cadaço) e bolinhas de vidros (6,5-7,5 mm ø) expostos a machos em tubo de vidro (2,5 x 7 cm).
Huyton et al. (1980b) (<i>G. austeni</i>)	15,19-dimetil-tritriacantano	Estimulante sexual.	Idem Carlson et al. (1978, 1984).
Carlson et al. (1984) (<i>G. pallidipes</i>)	13,23-dimetil-pentatriacantano	Estimulante sexual.	Bioensaios realizados com fêmeas de <i>G. pallidipes</i> e <i>G. morsitans</i> ou prismas de cortiça, presos em cortiça, expostos a machos em tubo de vidro (2,5 x 7 cm).
Carlson e Schlein (1991)	19,23-dimetil-1-tritriacantano	Atividade anti-afrodisíaca (ou deterrente) em fêmeas de <i>G. m. morsitans</i> . Produzido pelos machos.	Bioensaios em tubo de vidro (2,5 x 7 cm). Estímulo: fêmeas mortas sem pernas e asas, lavadas com n-hexano e banhadas com 15,19,23-trimetil-heptatriacantano + material teste.
Saini et al. (1996)	<i>G. m. morsitans</i> : n-pentadecano <i>G. m. centralis</i> : n-docecano	Feromônio de larviposição	Bioensaios com caixa de areia com exudato de larvas, voláteis e exsudato impregnados em papel de filtro
Carlson et al. (1998) (<i>G. tachinoides</i>)	Maior atividade: 11-23-isômero Menor atividade: 13,25-dimetil-heptatriacantano	Estimulantes sexuais	Bioensaios realizados em tubo plástico (2 x 6 cm). Estímulos: cortiça tratada com extrato, fêmeas mortas e vivas, machos lavados com solvente e sem asas.
Gulias-Gomes et al. (2008)	<i>Dermatobia hominis</i> n°, monometil e dimetilalcanos saturados de 23 a 33 carbonos em ambos os sexos e alcanos nos extratos de fêmeas	Hidrocarbonetos cuticulares com função de estimulante de cópula e fator de reconhecimento de sexo. Compostos envolvidos ainda não determinados.	Bioensaios realizados em tubo de vidro (40 x 5 cm) com fêmeas e machos anestesiados e modelo de moscas (nó de barbante) acrescido de extratos cuticulares como estímulo, olfatômetro com fluxo de ar e eletroantenografia.

O feromônio Z-9-tricoseno foi avaliado ainda em ensaio desenvolvido em placa de Petri com pseudo-moscas, em que se avaliou a frequência do comportamento de “ataque” de machos sobre modelos tratados com o extrato de fêmeas em comparação ao tratamento com diferentes quantidades do material sintético (ROGOFF et al., 1973). Nos dois casos, o número de tentativas de cópula foi significativamente diferente do grupo controle, em que se utilizou somente o solvente hexano. Richter (1974), ao contrário, não observou aumento do número de cópulas em modelos de bolas de algodão pretas, suspensas e em movimento quando tratadas com Z-9-tricoseno. Apesar dos dados sobre o efeito atrativo reduzido de Z-9-tricoseno em laboratório, mais testes foram realizados utilizando-se armadilhas iscadas com este componente em laboratório e a campo. Os resultados destes trabalhos também são conflitantes, pois em alguns deles não houve aumento da eficiência de captura das armadilhas ao adicionar-se o atraente sintético (CARLSON; LEIBOLD, 1981; CHAPMAN et al., 1998a, 1998b, 1999; LEARNOUNT et al., 1996; LEMKE et al., 1990).

As dúvidas geradas quanto ao poder atrativo de Z-9-tricoseno estimularam novas análises com o extrato de fêmeas de *M. domestica*. Uebel et al. (1976) isolaram cinco novos compostos da fração de hidrocarbonetos saturados, entre eles o 11- e 13-metil-heptacosano, 11- e 13-metil-nonacosano e o 4,8-dimetil-heptacosano. Separadamente, os compostos estimularam pouca atividade sexual, mas em combinação com Z-9-tricoseno houve um incremento da atividade com maior resposta para 13-metil-nonacosano e 4,8-dimetil-heptacosano. Outros componentes foram subsequentemente identificados como parte integrante do feromônio sexual desta espécie. Entre eles incluiu-se o Z-9,10-etoxi-tricosano e Z-14-tricoseno-10-ona (UEBEL et al., 1978a). Posteriormente, o papel dos componentes do feromônio foi avaliado a níveis fisiológicos, o que permitiu concluir-se que o comportamento de “ataque” é influenciado somente por Z-9-tricoseno a uma distância máxima de 75 cm; Z-9,10-etoxi-tricoseno e Z-14-tricoseno-10-ona atuam como fator de reconhecimento sexual com alcance efetivo de 5 cm; os metil-alcanos e a fração de não-hidrocarbonetos atuam como

estimulantes de cópula e os metil-alcanos possuem ainda efeito arrestante (ADAMS, 1986; ADAMS; HOLT, 1987). Os componentes da fração de metil-alcanos com efeito afrodisíaco e arrestante sobre contato foram posteriormente identificados como sendo os compostos 10,14-dimetil-triacontano e 2-metil-triacontano (ADAMS et al., 1995). O feromônio sexual de *M. domestica* trata-se, portanto, de uma mistura de 15 ou mais compostos, com funções diversas no processo de cópula. O componente Z-9-tricoseno, registrado na Agência de Proteção Ambiental dos Estados Unidos em 1975, tem sido, desde então, mundialmente utilizado no comércio de iscas atrativas para o controle de *M. domestica* (WICKER-THOMAS, 2007).

O segundo muscídeo a ser investigado quanto à produção de feromônio foi *Musca autumnalis* De Geer (Diptera: Muscidae). O primeiro trabalho demonstrou a presença do feromônio na fração dos hidrocarbonetos insaturados de fêmeas com cinco dias de idade, indicando a função de atraente e estimulante sexual (CHAUDHURY et al., 1972). Chaudhury e Ball (1974) determinaram posteriormente que fêmeas desta espécie são mais atrativas com idade entre cinco a seis dias, enquanto machos respondem melhor com quatro a oito dias de idade. Os compostos ativos foram isolados e sintetizados por Uebel et al. (1975c) e pertencem à fração dos hidrocarbonetos insaturados. Os componentes mais ativos, em ordem crescente de atividade, foram: Z-13-heptacoseno, Z-13-nonacoseno e Z-14-nonacoseno. A atividade destes sintéticos foi menor do que a de uma fêmea viva. Estes compostos são secretados pelos machos em proporções similares a de uma fêmea, no entanto, a razão de hidrocarbonetos insaturados para saturados em fêmeas aumenta durante a maturação, enquanto nos machos permanece constante.

Uma sequência de trabalhos de Uebel e colaboradores (1975a, 1977, 1978b, 1978c) revelaram o feromônio sexual de três espécies de *Fannia* sp. (Diptera: Muscidae). Nos três casos os compostos pertenciam à fração de hidrocarbonetos insaturados. O feromônio de *Fannia canicularis* (Linnaeus) foi identificado como Z-9-pentacoseno, que constitui 65% do total de alcenos presentes nos lipídeos cuticulares

desta espécie. A substância apresentou a função de estimulante sexual, sexo e espécie específico (UEBEL et al., 1975a, 1977). A composição do feromônio sexual de *Fannia pusio* (Wiedemann) e *Fannia femoralis* (Stein) apresentou a substância Z-11-hentriaconteno como o componente mais ativo. Em *F. femoralis*, no entanto, observou-se um acréscimo na atividade de estímulo à cópula quando o Z-11-hentriaconteno foi acrescido de alcanos (tricosano e/ou pentacosano) (UEBEL et al., 1978b, 1978c).

Os trabalhos de identificação dos feromônios sexuais do muscídeo hematófago *S. calcitrans* (MUHAMMED et al., 1975; SONNET et al., 1977, 1979; UEBEL et al., 1975b) ocorreram em paralelo aos trabalhos de *Fannia* sp. Inicialmente, Uebel et al. (1975b) detectaram como componentes ativos compostos da fração de hidrocarbonetos saturados (cadeias mono e dimetil-hentria e tritriacontanos) e insaturados (Z-9-hentriaconteno, Z-9-tritriaconteno e cadeias metil-hentria e tritriacontenos). Muhammed et al. (1975) concluíram que tanto o componente com função de estimulante sexual quanto o componente com função atrativa residiam na fração dos alcenos. Estes autores observaram ainda que a atividade sexual envolvia o estímulo químico e visual, enquanto a atração envolvia somente o estímulo químico. Uebel et al. (1975b) continuaram os testes de identificação e síntese dos compostos pertencentes às frações ativas detectadas de início. Entre os alcanos, as substâncias 15-metil e 15,19-dimetil-tritriacontano foram as que demonstraram maior atividade de estímulo à cópula, enquanto nos alcenos destacaram-se os componentes Z-9-hentriaconteno, Z-9-tritriaconteno, 13-metil-1-hentriaconteno e 13-metil-1-tritriaconteno. A combinação destes compostos demonstrou maior atividade do que os componentes individuais (SONNET et al., 1977, 1979). Recentemente, foi demonstrado que adultos da mosca dos estábulos, principalmente as fêmeas, são atraídos pelas próprias fezes (CARLSON et al., 2000). Nos bioensaios comportamentais, mais de mais de 50 % das fêmeas foram atraídas, no entanto a atividade das amostras foi perdida com o passar do tempo, indicando uma substância volátil.

A produção de feromônio na espécie *H. irritans*, conhecida vulgarmente como mosca-do-chifre, foi investigada primeiramente por Mackley (1977), por meio de ensaios de olfatométrie. O autor observou pequeno percentual de atração dos machos pela fração de hidrocarbonetos extraídos dos lipídeos cuticulares de fêmeas. Foram identificados e sintetizados quatro alcenos majoritários: Z-9-tricoseno, Z-5-tricoseno, Z-9-pentacoseno e Z-9-heptacoseno. Os machos continham uma maior quantidade de Z-9-tricoseno, enquanto nas fêmeas predominaram as outras três substâncias. A atividade dos componentes sintéticos, no entanto, não foi esclarecida. Posteriormente, Bolton et al. (1980) retomaram os estudos iniciados por Mackley (1977) e constataram que os machos eram estimulados à cópula pelas frações de hidrocarbonetos saturados e insaturados, quando testados isoladamente. Os componentes Z-5-tricoseno, Z-9-pentacoseno e Z-9-heptacoseno foram ativos isoladamente, embora uma maior atividade tenha sido observada quando analisados em conjunto. Mayer et al. (1972) observaram atração cruzada entre espécies de muscídeos. Os hidrocarbonetos cuticulares de *H. irritans* e de *M. autumnalis* atraíram machos de *M. domestica*. Os autores sugeriram que Z-9-tricoseno ou um isômero próximo pudesse ser produzido por estas duas espécies.

Os estudos sobre a produção de feromônio sexual na mosca-das-bicheiras, *C. Hominivorax*, iniciaram-se na década de 60, com o trabalho de Fletcher et al. (1966) em que se investigou a produção de substâncias atrativas por machos da espécie. Os ensaios de atratividade foram conduzidos com extrato de voláteis liberados por 77.000 machos, coletado por meio de um sistema de aeração. Somente fêmeas em idade reprodutiva (acima de 48 h de idade) responderam ao estímulo; fêmeas jovens, machos virgens ou fêmeas copuladas não foram atraídos. Nenhuma tentativa de isolamento e síntese desta substância química foi realizada. Posteriormente, os estudos com *C. hominivorax* foram retomados por Mackley e Broce (1981) e Hammack (1986). Estes autores comprovaram, através de bioensaios biológicos, a atuação de um estimulante sexual em fêmeas desta espécie. Os resultados demonstraram que a lavagem de fêmeas em hexano reduz a sua

atratividade, no entanto esta pode ser reconstituída ao banharem-se as fêmeas com o extrato cuticular. Observou-se, ainda, que machos criados em contato com fêmeas tornam-se atrativos a outros machos, ao contrário de machos criados isolados. Alguns anos depois, Pomonis e colaboradores (1993) reportaram o isolamento e caracterização dos químicos da fração biologicamente ativa do extrato de fêmeas, sem, no entanto, testá-los isoladamente. Ao contrário da maioria dos feromônios sexuais em moscas, as substâncias isoladas não eram hidrocarbonetos, encontrando-se o aldeído triacontanal entre elas. Em 2002, seis destes compostos foram sintetizados (FURUKAWA et al., 2002) e posteriormente avaliados em bioensaio sem fluxo de ar, tendo sido atribuído a função de estimulante de cópula ao 6-acetoxi-19-metilnonacosane e 7-acetoxi-15-metilnonacosane (CARLSON et al., 2007). O aldeído triacontanal não foi avaliado e, por se tratar de um composto com alta volatilidade, pode estar associado à função de atraente à longa distância, como demonstrado para *S. bullata* (GIRARD et al., 1979).

A produção de feromônio sexual foi demonstrada em uma segunda espécie de califorídeo, *Phormia regina* (Meigen) (Diptera: Calliphoridae), em trabalho de identificação dos hidrocarbonetos cuticulares da espécie (STOFFOLANO et al., 1997). Os hidrocarbonetos cuticulares de *P. regina* consistem em uma mistura de n-, monometil e dimetilalcanos de 23 a 33 carbonos, todos com cadeias saturadas, ou seja, não foram encontrados alcenos na composição, ao contrário do que se observa em outras espécies.

Nos estudos com a espécie *Glossina* sp. (Diptera: Glossinidae), além do feromônio sexual, que vem sendo discutido até então nos outros gêneros, inclui-se a identificação de feromônios de larviposição e uma substância classificada como deterrente. Inicialmente, Langley et al. (1975) perceberam que machos da espécie *Glossina morsitans* Westwood respondiam a outros alvos em movimento que não a fêmea da espécie e, após contato, o comportamento sexual cessava. Esta observação estimulou os autores a investigar a existência de algum fator

de reconhecimento sexual nas fêmeas. Os estudos comportamentais comprovaram a presença de um estimulante de cópula na fração não-polar dos extratos de fêmeas. Segundo os autores, a capacidade de extração do solvente não polar, que é menos volátil, e a persistência da atividade do extrato nos modelos de moscas indicou que o feromônio provavelmente tratava-se de um estimulante de contato de baixa volatilidade. O feromônio foi identificado posteriormente, isolando-se três componentes ativos: 15,19-dimetil-heptatriacontano, 17,21-dimetil-heptatriacontano e 15,19,23-trimetil-heptatriacontano (CARLSON et al., 1978). O terceiro composto, porém, foi quatro vezes mais ativo que o segundo e 14 vezes mais ativo que o primeiro. Huyton e colaboradores (1980a) descobriram, mais tarde, que o componente mais ativo apresenta-se na superfície de fêmeas dois dias antes da emergência. Observaram, ainda, que modelos de nó de cadarço tratados com 15,19,23-trimetil-heptatriacontano permaneceram atrativos por mais de um ano, o que confirma a qualidade de um feromônio de contato, devido à baixa volatilidade. Este último dado corrobora com teste realizado a campo onde se testaram armadilhas iscadas com o feromônio sem se obter sucesso no aumento de capturas (HALL, 1987). Um segundo teste a campo observou o comportamento de machos marcados em armadilhas contendo modelos iscados. De acordo com os autores, mais de 60% das moscas que tiveram contato com os modelos o fizeram mais de uma vez, o que poderia aumentar as chances do acúmulo de quimioesterelizantes (HALL; LANGLEY, 1989). Posteriormente, Carlson e Schlein (1991) identificaram a substância 19,23-dimetil-1-tritriacontano como um anti-afrodisíaco desta espécie. O componente é transferido parcialmente para as fêmeas durante o processo de cópula, causando 80% da perda de estímulo com 2 e 4 microgramas e extinção da resposta de cópula com 10 microgramas.

A especificidade do feromônio de contato entre várias espécies de *Glossina* sp. foi demonstrada por Huyton et al. (1980b) quando verificou que o feromônio sexual produzido por *G. morsitans* não é utilizado por outras seis espécies. Oportunamente, estes autores isolaram o componente ativo 15,19-dimetil-tritriacontano de fêmeas de *G. austeni* Newstead, como feromônio sexual desta espécie. Ainda duas outras

espécies de *Glossina* sp. tiveram seus feromônios sexuais identificados: *Glossina pallidipes* Austen com o componente 13,23-dimetil-pentatriacontano (CARLSON et al., 1981) e *G. tachinoides* (Westwood) com os compostos 11,23-isômero e 13,25-dimetil-heptatriacontano (CARLSON et al., 1998).

Ensaio realizado em laboratório com as espécies *G. m. morsitans* e *Glossina m. centralis* Machado revelaram a presença de feromônios no exsudato anal das larvas que funciona como atraente para fêmeas adultas. Os compostos foram identificados como n-pentadecano e n-dodecano, respectivamente (LEONARD; SAINI, 1993; NASH et al., 1976; SAINI et al., 1996). O feromônio de oviposição é comum em alguns nematóceras como *Culex* sp. e *Aedes* sp. Na espécie *Culex tarsalis* Coquillet (Diptera: Culicidae) atuam dois tipos distintos de feromônio de oviposição: o primeiro é um composto volátil que atrai as fêmeas sem induzi-las à oviposição, já o segundo é uma substância não volátil que sob contato funciona como um estimulante de oviposição (HUDSON; MCLINTOCK, 1967 citado por FLETCHER, 1977). No caso das espécies *G. m. morsitans* e *G. m. centralis*, apesar do exsudato larval ter funcionado como atraente e como estimulante de larviposição, não houve uma preocupação dos autores em testar as duas funções isoladamente com os compostos sintéticos. Os autores lembram que todos os feromônios conhecidos do gênero *Glossina* são hidrocarbonetos saturados o que sugere um padrão geral para a seleção desta classe de compostos como sinal na comunicação intra-específica por tsé-tsé.

A comunicação química no processo de cópula foi demonstrado ainda em bioensaios com *D. hominis* (GULIAS-GOMES et al., 2008), tendo sido o único relato de produção de feromônio sexual na família Oestridae. Componentes químicos incluídos no extrato cuticular de fêmeas apresentaram função de estimulante sexual, tendo sido demonstrado também atratividade à curta distância entre machos e fêmeas e entre fêmeas. Os autores sugerem que este tipo de resposta possa estar associado à produção de um feromônio social de agregação, como descrito para diversas espécies de *Drosophila*. A ausência de atração e tentativas de cópula entre machos sugere ainda a ação de um

fator de reconhecimento sexual no extrato de machos de *D. hominis*. O trabalho descreve a composição química dos extratos cuticulares, constituído por uma mistura de n-, monometil e dimetilalcanos em diferentes concentrações relativas para machos e fêmeas e presença de alcenos somente nas fêmeas. Apesar do trabalho não especificar quais hidrocarbonetos constituem o feromônio sexual produzido pelas fêmeas, os autores destacam a citação de alcenos como moléculas bioativas para diversas espécies, sendo portanto os compostos 7-tricoseno e 7-pentacoseno em *D. hominis* possíveis candidatos à função de estimulantes de cópula e atração a curtas distâncias.

Fatores que Regulam a Dinâmica de Ação dos Feromônios em Moscas

A produção e liberação dos compostos feromonais, assim como a resposta do organismo receptor a estes compostos químicos, são moduladas por fatores endógenos e exógenos. Os fatores endógenos referem-se à regulação interna do organismo emissor ou receptor da mensagem química, enquanto os fatores exógenos referem-se à influência do meio externo.

Entre os fatores endógenos, pode-se incluir a maturidade sexual do inseto, a atividade circadiana do comportamento biológico, a funcionalidade dos receptores químicos, concorrência de substâncias inibidoras do comportamento e influência de co-específicos. Entre os fatores exógenos destacam-se os fatores ambientais (como a temperatura, luminosidade e umidade), a estrutura das plumas de odor e estímulos externos concorrentes (estímulo visual e acústico) (LIMA; DELLA LUCIA, 2001).

O conhecimento da influência destes fatores é essencial para a compreensão da dinâmica de ação dos feromônios no processo de comunicação intra-específica. A seguir serão citados alguns estudos desenvolvidos nesta área, envolvendo a biologia de moscas de interesse na saúde animal.

Influência de Fatores Endógenos

Maturidade Sexual: A maturidade sexual de moscas na fase adulta é o fator endógeno mais estudado até o momento, devido a sua importância nos trabalhos de isolamento e identificação das moléculas de feromônio sexual. A maturidade sexual de uma espécie é definida pela idade fisiológica em que ocorre o início da atividade sexual, ou seja, a idade em que o aparelho reprodutor dos insetos encontra-se completamente desenvolvido. Geralmente, a idade de maior atividade sexual corresponde ao momento de maior produção do feromônio. A idade fisiológica de espécies anautógenas, no entanto, varia conforme a disponibilidade da dieta protéica (CHAPMAN et al., 1998b). Um exemplo claro da relação entre maturidade sexual, idade fisiológica e dieta protéica é demonstrado pelos estudos realizados com *M. domestica*. Nesta espécie foi demonstrado que a produção do feromônio sexual nas fêmeas ocorre de forma sincronizada com o desenvolvimento ovariano. O pico de atividade do estimulante sexual coincide com os estágios finais da vitelogênese (DILLWITH et al., 1983). Estes dados foram ratificados através da implantação de ovários em machos, o que acarretou a produção dos principais componentes do feromônio sexual das fêmeas (BLOMQUIST et al., 1984). Como *M. domestica* é uma espécie anautógena, fêmeas alimentadas com dieta à base de açúcar não desenvolvem seus ovários além do estágio quatro da vitelogênese e, portanto, demonstraram queda na frequência de cópula. A atividade, no entanto, permanece a mesma, assim como a quantidade de Z-9-tricoseno na cutícula externa destas fêmeas. Internamente, porém, observa-se uma quantidade nove vezes inferior desta substância (ADAMS; NELSON, 1990).

A fisiologia de *M. autumnalis* e *S. calcitrans* parece funcionar de forma semelhante à de *M. domestica*. A maturação sexual ocorre dentro de dois a cinco dias após a emergência e dietas sem fonte protéica acarretam o decréscimo da atividade sexual. Como fêmeas de *M. autumnalis* ovariectomizadas permaneceram ativas sexualmente, os autores sugeriram que a falta de proteína poderia afetar a produção do feromônio sexual da espécie. Ideias semelhantes foram defendidas para *S. calcitrans* (CHAUDHURY; BALL, 1973; MEOLA et al., 1977).

A atividade sexual de fêmeas de *G. pallidipes* parece ser um caso à parte, pois apesar da quantidade de feromônio sexual aumentar com a idade, fêmeas recém-emergidas são capazes de incitar resposta copulatória nos machos (CARLSON et al., 1984). A espécie *Phormia regina* Meigen também difere das demais, pois embora a dieta protéica seja importante no amadurecimento sexual de machos e fêmeas (STOFFOLANO et al., 1995), não há interferência deste fator ou da idade na constituição dos hidrocarbonetos cuticulares (STOFFOLANO et al., 1997).

Ritmo Biológico: Ao contrário da maturidade sexual, o ritmo diário da produção dos feromônios sexuais em moscas não tem sido tema de estudos. Chaudhury e Ball (1974) observaram, porém, que a atratividade, assim como a inseminação de fêmeas de *M. autumnalis* obedecem a um padrão rítmico durante o dia, alcançando um pico em torno das 12 h.

Substâncias Inibidoras do Comportamento de Cópula: Alcenos de diferentes tamanhos de cadeias de carbono foram estudados em machos de oito espécies de *Glossina* sp. Os compostos apresentaram-se em pequenas quantidades em fêmeas virgens da espécie correlata, aumentando a quantidade pós-cópula. Os autores não puderam definir se houve uma transferência no momento da cópula ou se as fêmeas aumentam a produção destas substâncias após o acasalamento (CARLSON; LANGLEY, 1986). Posteriormente, isolou-se o alceno 19,23-dimetil-1-tritriaconteno de machos de *Glossina m. morsitans*, que é parcialmente transferido para as fêmeas no processo de cópula. Bioensaios comportamentais demonstraram que este componente é um deterrente (CARLSON; SCHLEIN, 1991). A produção e transferência de compostos químicos de machos para fêmeas no processo de cópula têm sido reportadas em outras espécies de moscas. Em *S. calcitrans*, por exemplo, este composto foi identificado como (Z,Z)-1,7,13-pentacosatrieno, no entanto sua atividade permanece desconhecida (CARLSON; MACKLEY, 1986).

A perda de receptividade sexual em *M. domestica* foi ocasionada inoculando-se extratos do abdome e ducto copulatório de machos em fêmeas virgens (ADAMS; NELSON, 1967; RIEMANN et al., 1967). Apesar das fêmeas rejeitarem a cópula, parece não haver interferência na produção do feromônio sexual já que fêmeas acasaladas são tão atrativas quanto fêmeas virgens (COLWELL; SHOREY, 1977; SILHACEK et al., 1972b).

Presença ou Ausência de Co-específicos: Benziane e Campan (1993) observaram os efeitos do isolamento de moscas sobre o desenvolvimento gonadotrófico, produção de hidrocarbonetos cuticulares e comportamento sexual de *Calliphora vomitoria* (Errard) (Diptera: Calliphoridae). Os resultados demonstram que insetos criados isoladamente têm seu desenvolvimento retardado e o volume de órgãos do aparelho reprodutivo reduzido. Fêmeas apresentaram um leve aumento na concentração dos hidrocarbonetos cuticulares e pareceram mais receptivas na cópula, com menor frequência e duração do acasalamento. Os machos apresentaram um retardamento do comportamento sexual com redução da frequência e duração das fases da cópula. Ainda não há uma explicação fisiológica para estas observações.

Trabalhos realizados com a espécie *C. hominivorax*, por outro lado, analisaram a atuação do estimulante químico entre diferentes populações desta espécie, assim como a influência do tempo de colonização (HAMMACK, 1987, 1991, 1992). A questão considerada é de grande importância em programas de erradicação de insetos através da liberação de machos estéreis, pois o sucesso do programa depende da habilidade das populações criadas em laboratório em competir com machos de populações selvagens. Foi constatada uma redução da produção de feromônio em fêmeas colonizadas por longos períodos, já que machos de criações mais recentes foram menos atraídos por estas fêmeas. No entanto, os machos da população mais antiga pareceram acompanhar as mudanças processadas nas fêmeas, pois responderam melhor a estas do que as fêmeas colonizadas mais recentemente. Segundo o autor, esta adaptação pode envolver modificações do limiar de resposta e dose-

dependência, sendo relevante na aplicação da técnica de esterilização e liberação em massa. No entanto, a longa colonização não afetou a habilidade dos machos em discriminar fêmeas de espécies próximas, como *Cochliomyia macellaria* (F.) (Diptera: Calliphoridae).

Influência de Fatores Exógenos

Temperatura e Umidade Relativa: Noorman e Den Otter (2002)

demonstraram que a temperatura e umidade relativa do ar interferem na produção de hidrocarbonetos cuticulares de *M. domestica*. Insetos mantidos em condições de alta umidade relativa (90%), comparados com insetos mantidos em umidade igual ou inferior a 50%, sofrem um atraso de aproximadamente três dias na produção dos hidrocarbonetos cuticulares, enquanto insetos mantidos em temperaturas mais altas (35 °C) produzem mais hidrocarbonetos. Como a maioria dos componentes do feromônio sexual das fêmeas desta espécie são hidrocarbonetos cuticulares, a produção destas moléculas pode ser afetada, conforme as condições ambientais. No entanto, ainda não foi demonstrada a interferência na receptividade sexual das fêmeas.

Leonard e Saini (1993) ao estudarem o feromônio de larviposição produzido por larvas das espécies *G. m. morsitans* e *G. m. centralis* observaram que a diferença entre a umidade relativa do ar e a umidade do solo, onde as larvas foram acondicionadas, interferiu na atratividade do componente feromonal. Aparentemente, a umidade relativa do ar alta (em torno de 80%) inibiu a capacidade das fêmeas grávidas de detectar o solo que continha o feromônio.

Fatores Externos Concorrentes: Na tentativa de comprovar a existência de um estimulante sexual, diversas variáveis que poderiam interferir no reconhecimento entre sexos foram pesquisadas. Colwell e Shorey (1977), por exemplo, investigaram, em *M. domestica*, o tamanho das fêmeas, formato dos olhos (holópticos e dicópticos), diferença na posição das asas na hora da cópula, posição das pernas no momento da monta e importância das antenas. Os resultados mostraram que nenhuma destas variáveis foi significativa para a distinção do sexo pelos

machos. Trabalho semelhante foi realizado com a espécie *G. m. orientalis* (DEAN et al., 1968). Os autores verificaram a influência de fatores como a visão e som produzido pelas asas. Em um ensaio onde os olhos das moscas foram pintados de preto, demonstrou-se que os machos necessitam da visão para a localização das fêmeas, sendo este um estímulo essencial ao acasalamento desta espécie. Esta informação está de acordo com o relato de Carlson et al. (1978) que justificaram o uso de bioensaios com contato induzido nesta espécie, alegando que os machos não respondem a objetos parados. A influência do som produzido pelas asas e balancins também foi observada nesta espécie retirando-se estas estruturas. Constatou-se que esta variável não foi essencial no processo de cópula, embora tenha aumentado o tempo entre o pareamento do casal e o acasalamento.

Referências

ADAMS, T. S. Effect of different female produced pheromone components on male courtship behavior in the house fly, *Musca domestica*. **Advances in Invertebrate Reproduction**, Amsterdam, v. 4, p. 297-304, 1986.

ADAMS, T. S.; HOLT, G. G. Effect of pheromone components when applied to different models on male sexual behavior in the housefly, *Musca domestica*. **Journal of Insect Physiology**, Amsterdam, v. 33, n. 1, p. 9-18, 1987.

ADAMS, T. S.; NELSON, D. R. Bioassay of crude extracts for the factor that prevents second matings in female *Musca domestica*. **Annals of the Entomological Society of America**, College Park, v. 61, n. 1, p. 112-116, Jan. 1967.

ADAMS, T. S.; NELSON, D. R.; FATLAND, C. L. Effects of methylalkanes on male house fly, *Musca domestica*, sexual behavior. **Journal of Insect Physiology**, Fargo, v. 41, n. 5, p. 443-449, May 1995.

ADAMS, T. S.; NELSON, D. R. The influence of diet on ovarian maturation, mating and pheromone production in the housefly, *Musca domestica*. **Invertebrate Reproduction and Development**, Fargo, v. 17, n. 3, p. 193-201, June 1990.

BENZIANE, T.; CAMPAN, M. Effets d'un élevage en isolement sur le développement gonadotrope, la production d'hydrocarbures cuticulaires et le comportement sexuel de *Calliphora vomitoria* (Diptères, Calliphoridae). **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 71, n. 6, p. 1175-1181, June 1993.

BLOMQUIST, G. J.; ADAMS, T. S.; DILLWITH, J. W. Induction of female sex pheromone production in male houseflies by ovary implants or 20-hydroxyecdysone. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 30, n. 4, p. 295-302, 1984.

BOLTON, H. T.; BUTLER, J. F.; CARLSON, D. A. A mating stimulant pheromone of the horn fly, *Haematobia irritans* (L.): demonstration of biological activity in separated cuticular components. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 6, n. 5, p. 951-964, Sept. 1980.

- CARLSON, D. A.; ALZOGARAY, R. A.; HOGSETTE, J. A. Behavioral response of *Stomoxys calcitrans* (Diptera: Muscidae) to conspecific feces and feces extracts. **Journal of Medical Entomology**, Lanham, v. 37, n. 6, p. 957-961, Nov. 2000.
- CARLSON, D. A.; BERKEBILE, D. R.; SLODA, S. R.; MORI, K.; MIHOK, S. Candidate sex pheromones of the New World screwworm *Cochliomyia hominivorax*. **Medical and Veterinary Entomology**, Oxon, v. 21, n. 1, p. 93-96, Mar. 2007.
- CARLSON, D. A.; BEROZA, M. Field evaluations of (Z)-9-tricosene, a sex attractant pheromone of the housefly. **Environmental Entomology**, College Park, v. 2, n. 3, p. 555-559, Aug. 1973.
- CARLSON, D. A.; LANGLEY, P. A.; COATES, T. W. Sex pheromones of *Glossina pallidipes*: isolation, identification and synthesis. In: INTERNATIONAL SCIENTIFIC COUNCIL FOR TRYPANOSOMIASIS RESEARCH AND CONTROL MEETING, 17., 1981, Arusha. **Proceedings...** Nairobi: Organization of African Unity, 1981. 1 CD-ROM.
- CARLSON, D. A.; LANGLEY, P. A.; HUYTON, P. Sex pheromone of the tsetse fly: isolation, identification and synthesis of contact aphrodisiacs. **Science**, Washington, v. 201, p. 750-753, Aug. 1978.
- CARLSON, D. A.; LANGLEY, P. A. Tsetse alkenes: appearance of novel sex-specific compounds as an effect of mating. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 32, n. 9, p. 781-790, 1986.
- CARLSON, D. A.; LEIBOLD, C. M. Field trials of pheromone-toxicant devices containing muscalure for house flies (Diptera: Muscidae). **Journal of Medical Entomology**, Lanham, v. 18, n. 1, p. 73-77, Jan. 1981.
- CARLSON, D. A.; MACKLEY, J. W. Polyunsaturated hydrocarbons in the stable fly. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 11, n. 11, p. 1485-1496, 1986.
- CARLSON, D. A.; MAYER, M. S.; SILHACEK, D. L.; JAMES, J. D.; BEROLA, M.; BIERL, B. A. Sex attractant pheromone of the house fly: isolation, identification and synthesis. **Science**, Washington, v. 174, p. 76-78, Oct. 1971.
- CARLSON, D. A.; NELSON, D. R.; LANGLEY, P. A.; COATES, T. W.; DAVIS, T. L.; LEEGWATER-VAN DER LINDEN, M. E. Contact Sex pheromone in the tsetse fly *Glossina pallidipes* (Austen): identification and synthesis. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 10, n. 3, p. 429-450, Oct. 1984.
- CARLSON, D. A.; OFFOR, I. I.; EL MESSOUSSI, S.; MATSUYAMA, K.; MORI, K.; JALLOON, J. M. Sex pheromone of *Glossina tachinoides*: isolation, identification and synthesis. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 24, n. 9, p. 1563-1574, Sept. 1998.
- CARLSON, D. A.; SCHLEIN, Y. Unusual polymethyl alkenes in tsetse flies acting as abstinon in *Glossina morsitans*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 17, n. 2, p. 267-284, Feb. 1991.

CHAPMAN, J. W.; HOWSE, P. E.; KNAPP, J.; GOULSON, D. Evaluation of three (Z)-9-tricosene formulations for control of *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) in caged-layer poultry units. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 91, n. 4, p. 915-922, Aug. 1998a.

CHAPMAN, J. W.; KNAPP, J. J.; GOULSON, D. Visual responses of *Musca domestica* to pheromone impregnated targets in poultry units. **Medical and Veterinary Entomology**, Oxon, v. 13, n. 2, p. 132-138, May 1999.

CHAPMAN, J. W.; KNAPP, J. J.; HOWSE, P. E.; GOULSON, D. An evaluation of (Z)-9-tricosene and food odours for attracting house flies, *Musca domestica*, to baited targets in deep-pit poultry units. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 89, n. 2, p. 183-192, Nov. 1998b.

CHAUDHURY, M. F. B.; BALL, H. J. Effect of age and time of day on sex attraction and mating of the face fly *Musca autumnalis*. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 20, n. 10, p. 2079-2085, Oct. 1974.

CHAUDHURY, M. F. B.; BALL, H. J. The effect of age, nutritional factor and gonadas development on the mating behavior of the face fly, *Musca autumnalis*. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 19, n. 1, p. 57-64, Jan. 1973.

CHAUDHURY, M. F. B.; BALL, H. J.; JONES, C. M. A sex pheromone of the female face fly, *Musca autumnalis*, and its role in sexual behavior. **Annals of the Entomological Society of America**, College Park, v. 65, n. 3, p. 607-612, May 1972.

COLWELL, A. E.; SHOREY, H. H. Female-produced stimuli influencing courtship of male house flies (*Musca domestica*). **Annals of the Entomological Society of America**, College Park, v. 70, n. 3, p. 303-308, May 1977.

DEAN, G. J. W.; CLEMENTS, S. A.; PAGET, J. Observations on sex attraction and mating behavior of the tsetse fly *Glossina morsitans orientalis* Vanderplank. **Bulletin of Entomological Research**, Oxon, v. 59, n. 2, p. 355-365, 1969.

DILLWITH, J. W.; ADANS, T. S.; BLOMQUIST, G. J. Correlation of housefly sex pheromone production with ovarian development. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 29, n. 5, p. 377-386, 1983.

EIRAS, A. E.; MAFRA-NETO, A. Olfatometria aplicada ao estudo do comportamento de insetos. In: VILELA, E. F.; DELLA LUCIA, T. M. C. **Feromônios de insetos: biologia, química e emprego no manejo de pragas**. 2. ed. Ribeirão Preto: Holos, 2001. p. 27-39.

EIRAS, A. E. Mediadores químicos entre hospedeiros e insetos vetores de doenças médico-veterinárias. In: VILELA, E. F.; DELLA LUCIA, T. M. C. **Feromônios de insetos: biologia, química e emprego no manejo de pragas**. 2. ed. Ribeirão Preto: Holos, 2001. p. 99-112.

FLETCHER, B. S. Behavioral responses of diptera to pheromones, allomones, and kairomones. In: SHOREY, H. H.; McKELVEY JUNIOR, J. J. **Chemical control of insect behavior**. New York: Wiley, 1977. p. 129-229.

- FLETCHER, L. W.; O'GRADY JUNIOR, J. J.; CLABORN, H. V.; GRAHAM, O. H. A pheromone from male screw-worm flies. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 59, n. 1, p. 142-143, 1966.
- FURUKAWA, A.; SHIBATA, C.; MORI, K. Synthesis of four methyl-branched secondary acetates and a methyl-branched ketone as possible candidates for the female pheromone of the screwworm fly, *Cochliomyia hominivorax*. **Bioscience, Biotechnology and Biochemistry**, Toquio, v. 66, n. 5, p.1164-1169, May 2002.
- GIRARD, J. E.; GERMINO, F. J.; BUDRIS, J. P.; VITA, R. A.; GARRITY, M. P. Pheromone of the male flesh fly, *Sarcophaga bullata*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 5, n. 1, p. 125-130, 1979.
- GULIAS-GOMES, C. C.; TRIGO, J. R.; EIRAS, A. E. Sex pheromone of the American Warble Fly, *Dermatobia hominis*: the role of cuticular hydrocarbons. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 34, n. 5, p. 636-646, May 2008.
- HALL, M. J. R.; LANGLEY, P. A. The responses of individual males in an isolated population of *Glossina morsitans morsitans* Westwood (Diptera: Glossinidae) to pheromone-baited decoy "females". **Bulletin of Entomological Research**, Oxon, v. 79, n. 2, p. 319-334, June 1989.
- HALL, M. J. R. The orientation of males of *Glossina morsitans morsitans* Westwood (Diptera: Glossinidae) to pheromone-baited decoy "females" in the field. **Bulletin of Entomological Research**, Oxon, v. 77, n. 3, p. 487-495, Sept. 1987.
- HAMMACK, L. Chemical basis for asymmetric mating isolation between strains of screwworm fly, *Cochliomyia hominivorax*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 13, n. 6, p. 1419-1430, June 1987.
- HAMMACK, L. Intraspecific and interspecific sex pheromone responses of screwworm and secondary screwworm flies. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 18, n. 8, p. 1327-1336, Aug. 1992.
- HAMMACK, L. Pheromone mediated copulatory responses of the screwworm fly, *Cochliomyia hominivorax*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 12, n. 7, p. 1623-1631, July 1986.
- HAMMACK, L. Sex pheromone communication in the screwworm, *Cochliomyia hominivorax*: ontogenetic and strain effects. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 17, n. 11, p. 2143-2154, Nov. 1991.
- HARTLIEB, E.; ANDERSON, P. Olfactory-released behaviours. In: HANSSON, B. S. **Insect olfaction**. Berlin: Springer, 1999. p. 315-349.
- HOWARD, R. W.; BLOMQUIST, G. J. Chemical ecology and biochemistry of insect hydrocarbons. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 27, p. 149-172, Jan. 1982.
- HOWSE, P.; STEVENS, I.; JONES, O. **Insect pheromones and their use in pest management**. London: Chapman & Hall, 1998. 369 p.

HUYTON, P. M.; LANGLEY, P. A.; CARLSON, D. A.; COATES, T. W. The role of sex pheromones in initiation of copulatory behavior by male tsetse flies, *Glossina morsitans morsitans*. **Physiological Entomology**, Oxford, v. 5, n. 3, p. 243-252, 1980a.

HUYTON, P. M.; LANGLEY, P. A.; CARLSON, D. A.; SCHWARZ, M. Specificity of contact sex pheromones in tsetse flies, *Glossina* spp. **Physiological Entomology**, Oxford, v. 5, n. 3, p. 253-264, 1980b.

JIANG, Y.; LEI, C.; NIU, C.; FANG, Y.; XIAO, C.; ZHANG, Z. Semiochemicals from ovaries of gravid females attract ovipositing female houseflies, *Musca domestica*. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 48, n. 10, p. 945-950, Oct. 2002.

LANGLEY, P. A.; PIMLEY, R. W.; CARLSON, D. A. Sex recognition pheromone in tsetse fly *Glossina morsitans*. **Nature**, London, v. 254, n. 5495, p. 51-53, 1975.

LEARNOUNT, J.; CHAPMAN, P. A.; MORRIS, A. W.; PINNIGER, D. B. Response of strains of housefly, *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) to commercial bait formulations in the laboratory. **Bulletin of Entomological Research**, Wallingford, v. 86, n. 5, p. 541-546, Oct. 1996.

LEMKE, L. A.; KOEHLER, P. G.; PATTERSON, R. S. Laboratory method for measuring the attractiveness of pheromones to adult *Musca domestica* (Diptera: Muscidae). **Journal of Medical Entomology**, Lanham, v. 27, n. 6, p. 1062-1064, Nov. 1990.

LEONARD, D. E.; SAINI, R. K. Semiochemical from anal exudate of larvae of tsetse flies *Glossina morsitans morsitans* Westwood and *G. morsitans centralis* Machado attract gravid females. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 19, n. 9, p. 2039-2046, Sept. 1993.

LIMA, E. R.; DELLA LUCIA, T. M. C. Biotinâmica dos feromônios. In: VILELA, E. F.; DELLA LUCIA, T. M. C. **Feromônios de insetos**: biologia, química e emprego no manejo de pragas. 2. ed. Ribeirão Preto: Holos, 2001. p. 13-25.

MACKLEY, J. W. **Attractants and body hydrocarbon constituents of the horn fly, *Haematobia irritans* (L.)**. 1977. 129 f. Thesis (Ph. D. on Entomology and Nematology) - University of Florida, Florida.

MACKLEY, J. W.; BROCE, A. B. Evidence of a female sex recognition pheromone in the screwworm fly. **Environmental Entomology**, Lanham, v. 10, n. 3, p. 406-408, 1981.

MAYER, M. S.; JAMES, J. D. Response of male *Musca domestica* to a specific olfactory attractant and its initial chemical purification. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 17, n. 5, p. 833-842, 1971.

MAYER, M. S.; SILHACEK, D. L.; CARLSON, D. A.; JAMES, J. D. Attraction of male house fly to cuticular hydrocarbons and feces of several other dipteran species. **Experientia**, Basel, v. 28, n. 9, p. 1111-1112, 1972.

MAYER, M. S.; THAGGARD, C. W. Investigations of an olfactory attractant specific for males of housefly, *Musca domestica*. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 12, n. 8, p. 891-897, 1966.

- McALPINE, J. F.; WOOD, D. M. **Manual of Nearctic Diptera**. Quebec: Canadian Government Publ. Centre, 1989. v. 3, 1580 p. (Monograph. Agriculture Canada, Research Branch, 32).
- MEOLA, R. W.; HARRIS, R. L.; MEOLA, S. M.; OEHLER, D. D. Dietary-induced secretion of sex pheromone and development of sexual behavior in stable fly. **Environmental Entomology**, Lanham, v. 6, n. 6, p. 895-897, 1977.
- MORGAN, P. B.; GILBERT, I. H.; FYE, R. L. Evaluation of (Z)-9-tricosene for attractancy for *Musca domestica* in the field. **Florida Entomologist**, Gainesville, v. 57, n. 2, p. 136-140, June 1974.
- MUHAMMED, S.; BUTLER, J. F.; CARLSON, D. A. Stable fly sex attractant and mating pheromones found in female body hydrocarbons. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 1, n. 3, p. 387-398, Sept. 1975.
- MURVOSH, C. M.; LABRECQUE, G. C.; SMITH, C. N. Sex attraction in the house fly, *Musca domestica* L. **Ohio Journal of Science**, Columbus, v. 65, n. 2, p. 68, 1965.
- NASH, T. A. M.; TREWERN, M. A.; MOLOO, S. K. Observations on the free larval stage of *Glossina morsitans morsitans* Westw. (Diptera: Glossinidae): the possibility of a larval pheromone. **Bulletin of Entomological Research**, Farnham Royal, v. 66, n. 1, p. 17-24, 1976.
- NEVES, D. P. Muscomorpha. In: NEVES, D. P.; MELO, A. L. de; LINARDI, P. M.; VITOR, R. W. A. Parasitologia humana. 11. ed. Belo Horizonte: Atheneu, 2005. p. 343-349.
- NOORMAN, N.; DEN OTTER, C. J. Effects of relative humidity, temperature, and population density on production of cuticular hydrocarbons in housefly *Musca domestica* L. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 28, n. 9, p. 1819-1829, Sept. 2002.
- PICKETT, J. A.; BIRKETT, M. A.; DEWHIRST, S. Y.; LOGAN, J. G.; OMOLO, M. O.; TORTO, B.; PELLETIER, J.; SYED, Z.; LEAL, W. S. Chemical ecology of animal and human pathogen vectors in a changing global climate. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 36, n. 1, p. 113-121, Jan. 2010.
- POMONIS, J. G.; HAMMACK, L.; HAKK, H. Identification of compounds in na HPLC fraction from female from female extracts that elicit mating responses in male screwworm flies, *Cochiomylia hominivorax*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 19, n. 5, p. 985-1008, May 1993.
- RICHTER, I. Sex attraction of the house fly by moving dummies is not increased by pheromones. **Naturwissenschaften**, New York, v. 61, n. 8, p. 365, 1974.
- RICHTER, I.; KRAIN, H.; MANGOLD, H. K. Long-chain (Z)-9-alkenes are "psychedelics" to houseflies with regard to visually stimulated sex attraction and aggregation. **Experientia**, Basel, v. 32, n. 2, p. 186-188, 1976.
- RIEMANN, J. G.; MOEN, D. J.; THORS, B. J. Female monogamy and its control in houseflies. **Insect Physiology**, Oxford, v. 13, n. 3, p. 407-418, 1967.

ROGOFF, W. M.; BELTZ, A. D.; JOHNSEN, J. O.; PLAPP, F. W. A sex pheromone in the, *Musca domestica* L. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 10, n. 2, p. 239-246, 1964.

ROGOFF, W. M.; GORDON, H. G.; JACOBSON, M.; BEROZA, M. Confirmation of (Z)-9-tricosene as a sex pheromone of the house fly. **Annals of the Entomological Society of America**, College Park, v. 66, n. 4, p. 739-741, July 1973.

SAINI, R. K.; HASSANALI, A.; ANDOKE, J.; AHUYA, P.; OUMA, W. P. Identification of major components of larviposition pheromone from larvae of tsetse flies *Glossina morsitans morsitans* Westwood and *Glossina morsitans centralis* Machado. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 22, n. 7, p. 1211-1220, July 1996.

SANT'ANA, J.; STEIN, K. Extração e identificação de substâncias bioativas de insetos. In: FERREIRA, J. T. B.; CORRÊA, A. G.; VIEIRA, P. C. **Produtos naturais no controle de insetos**. São Carlos: UFScar, 2001. p. 47-74.

SILHACEK, D. L.; CARLSON, D. A.; MAYER, M. S.; JAMES, J. D. Composition and sex attractancy of cuticular hydrocarbons from houseflies: effects of age, sex and mating. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 18, n. 2, p. 347-354, 1972b.

SILHACEK, D. L.; MAYER, M. S.; CARLSON, D. A.; JAMES, J. D. Chemical classification of a male housefly attractant. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 18, n. 1, p. 43-51, 1972a.

SONNET, P. E.; UEBEL, E. C.; HARRIS, R. L.; MILLER, R. W. Sex pheromone of the stable fly: evaluation of methyl and 1,5-dimethylalkanes as mating stimulants. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 3, n. 3, p. 245-249, 1977.

SONNET, P. E.; UEBEL, E. C.; LUSBY, W. R.; SCHWARZ, M.; MILLER, R. W. Sex pheromone of the stable fly: identification, synthesis and evaluation of alkenes from female stable flies. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 5, n. 3, p. 353-361, May 1979.

STOFFOLANO, J. G.; EDWARD, J. R.; TOBIN JUNIOR, E. N.; WILSON, J. Diet affects insemination and sexual activity in male *Phormia regina* (Diptera: Calliphoridae). **Annals of Entomological Society of America**, College Park, v. 88, n. 2, p. 240-246, 1995.

STOFFOLANO, J. G.; SCHAUBER, E.; YIN, C. M.; TILLMAN, J. A.; BLOMQUIST, G. J. Cuticular hydrocarbons and their role in copulatory behavior in *Phormia regina* (Meigen). **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 43, n. 11, p. 1065-1076, Nov. 1997.

UEBEL, E. C.; MENZER, R. E.; SONNET, P. E.; MILLER, R. W. Identification of the copulatorysex pheromone of the little house fly, *Fannia canicularis* (L.) (Diptera: Muscidae). **Journal of the New York Entomological Society**, Lawrence, v. 83, n. 4, p. 258-259, Dec. 1975a.

UEBEL, E. C.; SCHWARZ, M.; LUSBY, W. R.; MILLER, R. W.; SONNET, P. E. Cuticular non-hydrocarbons of the female housefly and their evaluations as mating stimulants. **Lloydia**, Cincinnati, v. 41, n. 1, p. 63-67, 1978a.

- UEBEL, E. C.; SCHWARZ, M.; MENZER, R. E.; MILLER, R. W. Mating-stimulant pheromone and cuticular lipid constituents of *Fannia pusio* (L.). **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 4, n. 1, p. 73-81, Jan. 1978b.
- UEBEL, E. C.; SCHWARZ, M.; MILLER, R. W.; MENZER, R. E. Mating-stimulant pheromone and cuticular lipid constituents of *Fannia femoralis* (Stein)(Diptera: Muscidae). **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 4, n. 1, p. 83-93, Jan. 1978c.
- UEBEL, E. C.; SONNET, P. E.; BIERL, B. A.; MILLER, R. W. Sex pheromone of the stable fly: isolation and preliminary identification of compounds that induce mating strike behavior. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 1, n. 3, p. 377-385, Sept. 1975b.
- UEBEL, E. C.; SONNET, P. E.; MENZER, R. E.; MILLER, R. W. Mating-stimulant pheromone and cuticular lipid constituents of the little house fly, *Fannia canicularis* (L.). **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 3, n. 3, p. 269-278, May 1977.
- UEBEL, E. C.; SONNET, P. E.; MILLER, R. W.; BEROZA, M. Sex pheromone of the face fly, *Musca autumnalis* De Geer (Diptera: Muscidae). **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 1, n. 2, p. 195-202, June 1975c.
- UEBEL, E. C.; SONNET, P. E.; MILLER, R. W. House fly sex pheromone: enhancement of mating strike activity by combination of (Z)-9-tricosene with branched saturated hydrocarbons. **Environmental Entomology**, Lanham, v. 5, n. 5, p. 905-908, Oct. 1976.
- VILELA, E.; DELLA LUCIA, T. M. C. Introdução aos semioquímicos e terminologia. In: VILELA, E.; DELLA LUCIA, T. M. C. **Feromônios de insetos**: biologia, química e emprego no manejo de pragas. 2. ed. Ribeirão Preto: Holos, 2001. p. 9-12.
- VOADEN, D. J.; JACOBSON, M.; ROGOFF, W. M.; GRETZ, G. H. Chemical investigation of the sex pheromone of the house fly. **Journal of Economic Entomology**, v. 65, n. 2, p. 358-359, Apr. 1972.
- WICKER-THOMAS, C. Pheromonal communication involved in courtship behavior in Diptera. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 53, n. 11, p. 1089-1100, Nov. 2007.
- YEATES, D. K.; WIEGMANN, B. M. Congruence and controversy: toward a higher-level phylogeny of Diptera. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 44, p. 397-428, Jan. 1999.
- ZARBIN, P. H. G. Extração, isolamento e identificação de substâncias voláteis de insetos. In: VILELA, E. F.; DELLA LUCIA, T. M. C. **Feromônios de insetos**: biologia, química e emprego no manejo de pragas. 2. ed. Ribeirão Preto: Holos, 2001. p. 45-56.

Embrapa

Pecuária Sul

CGPE 9792

Ministério da
Agricultura, Pecuária
e Abastecimento

