

SUMÁRIO

1. Os insetos e seus modos	1
2. Anatomia, fisiologia e desenvolvimento dos insetos	5
3. Sistemática, classificação, nomenclatura e identificação	53
4. Comportamento e ecologia	63
5. Filo Arthropoda: Artrópodes	100
6. Hexapoda	153
7. Os Hexápodes Entognatos: Protura, Collembola e Diplura	170
8. Os insetos Apterigotos: Microcoryphia e Thysanura	178
9. Ordem Ephemeroptera: Efeméridas	182
10. Ordem Odonata: Libélulas e Donzelinhas	195
11. Ordem Orthoptera: Gafanhotos, Grilos e Esperanças	211
12. Ordem Phasmatodea: Bicho-pau e Bicho-folha	229
13. Ordem Grylloblattodea: Griloblatódeos	232
14. Ordem Mantophasmatodea	234
15. Ordem Dermaptera: Tesourinhas	236
16. Ordem Plecoptera: Moscas-da-pedra	241
17. Ordem Embiidina	249
18. Ordem Zoraptera: Zorápteros, Insetos-anjos	252
19. Ordem Isoptera: Cupins	254
20. Ordem Mantodea: Louva-a-deus	262
21. Ordem Blattodea: Baratas	265
22. Ordem Hemiptera: Percevejos verdadeiros, Cigarras, Cercopídeos, Psilídeos, Moscas-Branças, Pulgões e Cochonilhas	270

23. Ordem Thysanoptera: Trips	335
24. Ordem Psocoptera: Psocídeos	343
25. Ordem Phthiraptera: Piolhos	358
26. Ordem Coleoptera: Besouros	367
27. Ordem Neuroptera: Sialídeos, Crisopídeos, Ascalafídeos e Formigas-leão	470
28. Ordem Hymenoptera: Abelhas, Vespas parasitárias, Formigas, Vespas e Moscas-de-serra	483
29. Ordem Trichoptera	560
30. Ordem Lepidoptera: Borboletas e Mariposas	573
31. Ordem Siphonaptera: Pulgas	650
32. Ordem Mecoptera: Moscas-escorpião e Bitacídeos	664
33. Ordem Strepsiptera: Estrepsíteros	671
34. Ordem Diptera: Moscas	674
35. Coleção, preservação e estudo de insetos	748
Glossário	782
Abreviações	798
Tabelas de medidas	801
Créditos	802

1

OS INSETOS E SEUS MODOS

A ciência da taxonomia considera como seu ponto inicial arbitrário a publicação da 10ª edição do *Systema Naturae* de Linnaeus em 1758. Mais de dois séculos depois, quase um milhão de espécies de insetos foi descrito e nomeado. A biologia no século XXI transformou-se de inúmeros modos fundamentais, impulsionada, principalmente, pela revolução na biologia molecular. Ainda assim, o estudo da diversidade da vida na Terra não ficou abandonado no passado. Em vez disso, ele foi revigorado pelos avanços em outras ciências e na tecnologia. Continuamos a descobrir novas espécies com uma frequência cada vez maior, mesmo quando a destruição do *habitat* pelo crescimento da população humana traz ameaças de extinção. Em 2002, os entomologistas anunciaram a descoberta de uma nova ordem de insetos, a Mantophasmatodea, revelando que nossa compreensão mesmo dos principais grupos é imperfeita. Nossa meta ao escrever este livro é fornecer uma introdução à diversidade dos insetos e tudo o que se relaciona a eles, além de dispor um recurso para identificar a fauna de clima temperado na América do Norte. Assim, esperamos encorajar o estudo dessas fascinantes criaturas para que todos possamos compreender melhor o mundo em que vivemos.

Atualmente, os insetos constituem o grupo dominante de animais na Terra. De longe, seu número supera o de todos os outros animais terrestres e estão presentes em praticamente todos os locais. Várias centenas de milhares de diferentes tipos foram descritos – o triplo da quantidade que existe no resto do reino animal – e alguns especialistas acreditam que o número total de diferentes tipos pode se aproximar de 30 milhões. Mais de mil tipos podem habitar um quintal de tamanho razoável e suas populações frequentemente totalizam muitos milhões por acre.

Muitos insetos são extremamente valiosos para os humanos e, sem eles, a sociedade não poderia existir em sua forma

atual. Por suas atividades de polinização, tornam possível a produção de muitas lavouras na agricultura, incluindo diversas frutas de pomar, frutas secas, trevos, vegetais e algodão; eles, ainda, fornecem mel, cera de abelha, seda e outros produtos de valor comercial; servem como alimento para muitos pássaros, peixes e outros animais benéficos; realizam serviços valiosos atuando como removedores de detritos; ajudam a manter animais e plantas nocivos sob controle; são úteis na medicina e na pesquisa científica; e pessoas de todas as camadas sociais os veem como animais interessantes. Alguns insetos são nocivos a outros seres vivos e causam enormes prejuízos todos os anos nas lavouras e em produtos estocados, e alguns insetos transmitem doenças que afetam seriamente a saúde de humanos e outros animais.

Os insetos vivem na Terra há aproximadamente 350 milhões de anos, em comparação aos menos de 2 milhões para os humanos. Durante este tempo, evoluíram em muitas direções, adaptando-se à vida em quase todos os tipos de *habitat* (com a notável e intrigante exceção do mar), e desenvolveram diversas características incomuns, pitorescas e até mesmo impressionantes.

Em comparação aos humanos, os insetos são animais de estrutura corporal peculiar. Os humanos podem interpretá-los como seres virados ao avesso, uma vez que seu esqueleto está no exterior, ou de cabeça para baixo, porque seu cordão nervoso se estende na extremidade inferior do corpo e o coração fica acima do canal alimentar. Eles não têm pulmões, mas respiram por vários pequenos orifícios na parede corporal – todos atrás da cabeça – e o ar que entra nesses orifícios é distribuído pelo corpo e diretamente para os tecidos por vários pequenos tubos ramificados. O coração e o sangue não são importantes para transportar oxigênio aos tecidos. Os insetos sentem cheiros com suas antenas, alguns sentem gostos com

seus pés e outros escutam com órgãos especiais no abdômen, pernas frontais ou antenas.

Um animal cujo esqueleto está fora do corpo, em função de sua mecânica de suporte e crescimento, fica limitado a um tamanho relativamente pequeno. A maioria dos insetos é relativamente pequena: provavelmente três quartos ou mais têm menos de 6 mm de comprimento. Seu pequeno tamanho permite que vivam em lugares que não seriam possíveis para animais maiores.

Os insetos variam em tamanho de aproximadamente 0,25 a 330 mm de comprimento e de aproximadamente 0,5 a 300 mm de envergadura; uma libélula fossilizada tinha uma envergadura de mais de 760 mm! Alguns dos insetos mais longos são extremamente delgados (o inseto de 330 mm é um bicho-pau que existe em Bornéu), mas alguns besouros apresentam um corpo quase tão grande quanto o punho de uma pessoa. Os maiores insetos da América do Norte são algumas mariposas, com envergaduras de aproximadamente 150 mm, e o bicho-pau, com um comprimento corporal de aproximadamente 150 mm.

Os insetos são os únicos invertebrados com asas cuja origem evolutiva difere da dos vertebrados. As asas dos vertebrados voadores (aves, morcegos e outros) são modificações dos membros anteriores; as dos insetos são estruturas presentes *além dos* “membros” pareados e podem ser comparadas às asas do cavalo mítico Pégaso. Com as asas, os insetos podem deixar um *habitat* quando ele se torna inadequado; insetos aquáticos, por exemplo, adquirem asas quando adultos e, caso seu *habitat* seque, eles podem voar para outro. Em condições adversas semelhantes, peixes e outras formas aquáticas geralmente perecem.

As cores dos insetos variam desde as muito pardas até tons brilhantes; nenhum outro animal na Terra apresenta colorido mais radiante do que alguns insetos. Alguns deles, como o besouro japonês e a borboleta morfo, são brilhantes e iridescentes como joias vivas. Suas cores e formas inspiram artistas há milênios.

Alguns insetos apresentam estruturas que são impressionantes quando comparadas às dos vertebrados. As abelhas, vespas e algumas formigas têm um ovipositor, o órgão utilizado para depositar ovos, desenvolvido em um agulhão de veneno (ferrão) que serve como um excelente meio de ataque e defesa. Alguns ichneumonídeos possuem um ovipositor semelhante a um pelo de 100 mm de comprimento que pode penetrar madeira sólida. Alguns besouros-bicudos têm a parte frontal da cabeça protraída em uma estrutura delgada mais longa que o resto do corpo, com mandíbulas minúsculas na extremidade. Algumas moscas possuem olhos situados nas extremidades de hastes longas e delgadas que, em uma espécie sul-americana, são tão longas quanto as asas. Alguns besouros cabra-loura têm mandíbulas com comprimento equivalente à metade de seus corpos e ramificadas como as galhadas de

um veado. Alguns indivíduos entre as formigas-de-mel ficam ingurgitados com alimento e seus abdomens se distendem demasiadamente. Eles servem como depósitos vivos de alimentos, que regurgitam “quando necessário” para outras formigas da colônia.

Os insetos são criaturas de sangue frio. Quando a temperatura ambiental cai, sua temperatura corporal também cai e seus processos fisiológicos tornam-se mais lentos. Muitos insetos podem suportar períodos curtos de temperaturas congelantes, já outros podem suportar longos períodos de temperaturas congelantes ou subcongelantes. Outros insetos sobrevivem a essas baixas temperaturas armazenando etilenoglicol em seus tecidos, a mesma substância química utilizada nos radiadores de nossos automóveis para protegê-los do congelamento durante o inverno.

Os órgãos dos sentidos dos insetos muitas vezes parecem peculiares em comparação aos de humanos e outros vertebrados. Muitos insetos têm dois tipos de olhos – dois ou três olhos simples localizados na parte superior da face e um par de olhos compostos nas laterais da cabeça. Os olhos compostos frequentemente são muito grandes, ocupando a maior parte da cabeça, e consistem em milhares de “olhos” individuais. Alguns insetos ouvem por meio de tímpanos, enquanto outros escutam por meio de pelos muito sensíveis localizados nas antenas ou em outros locais do corpo. Um inseto que possua tímpanos pode apresentá-los nas laterais do corpo, na base do abdômen (gafanhotos), ou nas pernas frontais atrás dos “joelhos” (esperanças e grilos).

Em geral, os insetos apresentam grande capacidade reprodutora; a maioria das pessoas não percebe o quanto ela é eficiente. A capacidade de qualquer animal aumentar seu número pela reprodução depende de três fatores: o número de ovos férteis depositados por cada fêmea (que, em insetos, pode variar de um a muitos milhares), a duração de uma geração (que pode variar de alguns dias a vários anos) e a proporção correspondente de fêmeas em cada geração que produzirão a próxima geração (em alguns insetos não há machos).

Um exemplo que pode ser citado para ilustrar a capacidade reprodutora dos insetos é a *drosophila*, a mosca-da-fruta, que foi estudada por muitos geneticistas. Estas moscas se desenvolvem rapidamente e, em condições ideais, podem produzir 25 gerações em um ano. Cada fêmea deposita até 100 ovos, dos quais aproximadamente metade se desenvolve em machos e metade em fêmeas. Vamos supor que estejamos começando com um par dessas moscas, permitindo que elas aumentem seu número em condições ideais, sem controle sobre o aumento, durante um único ano – com a fêmea original e cada uma das outras depositando 100 ovos antes de morrer e cada ovo sendo chocado, desenvolvido até a maturidade e se reproduzindo novamente, em uma proporção sexual de 50:50. A partir de duas moscas na primeira geração, haveria 100 na segunda, 5 mil na terceira, e assim por diante,

com a 25ª geração consistindo em aproximadamente 1.192×10^{41} moscas. Se essa quantidade de moscas fosse embalada em um espaço pequeno, 1 mil em uma polegada cúbica formaria uma bola de moscas de 96.372.988 milhas de diâmetro – ou uma bola que se estenderia aproximadamente da Terra até o Sol!

Em todo o reino animal, um ovo geralmente produz um único indivíduo. Em humanos e alguns outros animais, um ovo ocasionalmente gera dois indivíduos (ou seja, gêmeos idênticos) ou, em raras ocasiões, três ou quatro. Alguns insetos são portadores desse fenômeno de poliembrionia (a formação de mais de um indivíduo a partir de um único zigoto) de modo mais avançado; algumas vespas platigastri-deas possuem até 18, algumas vespas drinídeas têm até 60 e algumas vespas encirtídeas geram mais de 1 mil jovens que se desenvolvem de um único ovo. Alguns insetos têm outro método de reprodução incomum, a pedogênese (reprodução por larvas). Isto ocorre no mosquito galhador do gênero *Miastor* e nos besouros dos gêneros *Micromalthus*, *Phengodes* e *Thylocladus*.

Na natureza de seu desenvolvimento e ciclo de vida, os insetos variam de muito simples a complexos e até mesmo impressionantes. Muitos insetos sofrem pouquíssimas alterações enquanto se desenvolvem, com jovens e adultos apresentando hábitos semelhantes e diferindo principalmente em tamanho. A maioria dos insetos, em contrapartida, sofre alterações notáveis em seu desenvolvimento, tanto em aspecto quanto nos hábitos. A maioria das pessoas está familiarizada com a metamorfose dos insetos e provavelmente a considere um fato comum, o que, de fato, é. Considere o desenvolvimento de uma borboleta: um ovo eclode em uma lagarta semelhante a um verme; esta lagarta come vorazmente e a cada uma ou duas semanas troca seu exoesqueleto; após um tempo, ela se transforma em uma pupa, pendurada em uma folha ou ramo de árvore; e finalmente surge uma bela borboleta com asas. A maioria dos insetos tem um ciclo de vida como o da borboleta; os ovos originam larvas vermiformes, que crescem trocando periodicamente seu exoesqueleto externo (juntamente com o revestimento do intestino anterior, intestino posterior e canais respiratórios), finalmente se transformando em um estágio pupal inativo a partir do qual um adulto com asas emerge. Uma mosca cresce a partir de um gusano; um besouro cresce a partir de um coró; e uma abelha, vespa ou formiga cresce a partir de um estágio larval semelhante a um gusano. Quando esses insetos se tornam adultos, deixam de crescer; uma pequena mosca (em seu estágio alado) não cresce até ficar maior.

Um inseto com este tipo de desenvolvimento (metamorfose completa) pode viver como larva em um local muito diferente daquele em que viverá quando adulto. Uma mosca-doméstica comum passa sua vida larval no lixo ou em outro local sujo; outra mosca muito semelhante pode passar sua vida larval comendo o interior de um coró ou de uma

lagarta. O besouro-de-maio, que voa contra as telas à noite, passa sua vida larval no chão e o besouro-chinês, visto nas flores, passa sua vida larval no tronco de uma árvore ou em uma tora de madeira.

Muitos insetos apresentam características incomuns de estrutura, fisiologia ou ciclo de vida, mas os fatos mais interessantes sobre os insetos estão provavelmente relacionados ao que eles fazem. Em muitos casos, o comportamento de um inseto parece superar em inteligência o comportamento dos humanos. Alguns insetos parecem ter uma capacidade de previsão impressionante, especialmente em relação à deposição dos ovos, considerando as necessidades futuras dos jovens. Os insetos têm hábitos alimentares muito variados, apresentam alguns meios de defesa interessantes, muitos têm o que poderia ser considerada uma força fantástica (em comparação à dos vertebrados) e muitos “inventaram” coisas que costumamos ver como realizações estritamente humanas. Alguns grupos de insetos desenvolveram comportamentos sociais complexos e fascinantes.

Os insetos se alimentam de fontes variadas e quase infinitas e o fazem de muitas maneiras diferentes. Milhares de espécies se alimentam de plantas e praticamente todos os tipos de plantas (na terra ou em água fresca) servem como alimento para algum tipo de inseto. Os que se alimentam de plantas podem consumir quase todas as partes; lagartas, vaquinhas e cigarrinhas se alimentam de folhas, pulgões se alimentam dos caules, coros-brancos se alimentam das raízes, algumas larvas de gorgulho e mariposas se alimentam de frutas, e assim por diante. Esses insetos podem se alimentar da parte externa da planta ou podem escavá-la. Milhares de insetos são carnívoros, alimentando-se de outros animais; alguns são predadores e alguns são parasitas. Muitos insetos que se alimentam de vertebrados são sugadores de sangue; alguns destes, como mosquitos, piolhos, pulgas e alguns percevejos, não apenas são pragas incômodas em função de suas picadas, mas também servem como vetores de doenças. Alguns insetos se alimentam de madeira morta, outros são nutridos por alimentos armazenados de todos os tipos, alguns se alimentam de tecidos e muitos se alimentam de materiais em decomposição.

As vespas cavadoras têm um método interessante para preservar o alimento colhido e armazená-lo para seus jovens. Elas cavam buracos no chão, suprimindo-os com algum tipo de presa (em geral, outros insetos ou aranhas) e então depositam seus ovos (em geral, no corpo da presa). Se as presas já estiverem mortas ao serem colocadas nas escavações, elas ressecariam e teriam pouco valor alimentício no momento em que os ovos da vespa eclodissem. Por isso, as presas não são mortas; elas são picadas e paralisadas e, desse modo, “preservadas” em boas condições para as vespas jovens após a eclosão dos ovos.

Muitas vezes, os insetos têm meios interessantes e eficazes de defesa contra intrusos e inimigos. Muitos “fingem-se de mortos”, seja caindo no chão e permanecendo imóveis ou

“congelando-se” em uma posição característica. Outros são mestres na arte da camuflagem, sendo tão coloridos que se misturam à imagem de fundo e passam despercebidos; alguns se parecem claramente com o ambiente – folhas mortas, galhos, espinhos ou até mesmo excrementos de aves. Alguns insetos se escondem cobrindo-se com resíduos. Outros, que não possuem qualquer mecanismo de defesa especial, são muito parecidos com outra espécie que os possua, e supostamente conseguem alguma proteção em razão da semelhança. Muitas mariposas têm asas traseiras (que, em repouso, geralmente ficam ocultas atrás das asas frontais) de cores brilhantes ou intensas – algumas vezes com manchas que lembram os olhos de um animal maior (por exemplo, as mariposas de bicho-da-seda gigantes; ver Figura 30-76) – e, quando perturbadas, exibem essas marcas nas asas traseiras; o efeito pode ser suficiente para assustar um possível intruso. Alguns insetos sonoros (por exemplo, cigarras, alguns besouros e outros) produzem um som característico quando atacados e esse som muitas vezes afugenta o agressor.

Muitos insetos utilizam um tipo de “guerra química” como defesa. Alguns secretam substâncias de odor desagradável quando perturbados; marias-fedidas, percevejos-alidídeos, crisopídeos e alguns besouros também podem ser chamados de gambás do mundo dos insetos porque possuem um odor muito desagradável. Alguns insetos que usam esses mecanismos de defesa podem ejetar a substância como um spray e, em alguns casos, até direcioná-la para o intruso. Alguns insetos, como as borboletas monarcas, joaninhas e os besouros da família *Lycidae*, aparentemente têm fluidos corporais de sabor desagradável ou levemente tóxicos, portanto, os predadores os evitam.

Já muitos insetos infligem uma picada dolorosa quando manipulados. A picada pode ser simplesmente um pinçamento severo por mandíbulas potentes, porém as picadas de mosquitos, pulgas, borrachudos, besouros assassinos e outros são muito semelhantes a injeções hipodérmicas; a irritação é causada pela saliva injetada no momento da picada.

Outros meios de defesa incluem os pelos de algumas lagartas, que causam ardência (por exemplo, a lagarta-tanque e a larva da mariposa io), fluidos corporais que são irritantes (por exemplo, as cantáridas), simulação de morte (alguns besouros e alguns insetos de outras ordens) e avisos de advertência, como manchas parecidas com olhos localizadas nas asas (muitas mariposas e louva-a-deus) ou ainda outras estruturas e padrões bizarros ou grotescos.

Um dos meios de defesa mais eficazes dos insetos é o ferrão, que é desenvolvido nas vespas, abelhas e algumas formigas. O ferrão é um órgão para postura de ovos modificado; conseqüentemente, apenas as fêmeas podem ferroar. Está

localizado na parte posterior do corpo, portanto, a extremidade de “útil” de um inseto picador é a parte traseira.

Com frequência, os insetos realizam feitos de força que parecem quase impossíveis em comparação aos dos seres humanos. Não é incomum que um inseto seja capaz de levantar 50 vezes ou mais seu próprio peso. Pesquisadores descobriram que alguns besouros, quando aparelhados com uma couraça especial, podem levantar mais de 800 vezes seu próprio peso. Se fosse tão forte quanto esses besouros, um humano poderia levantar cerca de 60 toneladas e um elefante poderia levantar um edifício de tamanho razoável! Em se tratando de saltos, diversos insetos deixariam nossos melhores atletas olímpicos envergonhados. Muitos gafanhotos podem pular facilmente uma distância de 1 metro, o que é comparável a um salto à distância de um campo de futebol para humanos, e uma pulga, que pula vários centímetros no ar, é comparável a um humano saltando sobre um edifício de 30 andares.

Muitos insetos fazem coisas que podemos considerar estritamente atividades de humanos civilizados ou produtos da nossa tecnologia moderna. As larvas da mosca d'água provavelmente foram os primeiros organismos a usar redes para a captura de organismos aquáticos. As ninfas de libélula, em sua ingestão e expulsão de água para aerar as guelras no reto, estão entre as primeiras a usar a propulsão a jato. As abelhas-de-mel usavam ar-condicionado em suas colmeias muito antes de os humanos sequer aparecerem na Terra. Os vespões foram os primeiros animais a produzir papel a partir da polpa. Muito antes de os humanos começarem a fazer abrigos primitivos, muitos insetos já construíam abrigos de argila, pedra ou “toras de madeira” (Figura 29-8), e alguns inclusive induzem as plantas a construir abrigos (galhas) para eles. Muito antes do aparecimento dos humanos na Terra, os insetos tinham “inventado” a luz fria e a guerra química e resolvido muitos problemas complexos de aerodinâmica e navegação celestial. Muitos insetos elaboraram sistemas de comunicação envolvendo substâncias químicas (para o sexo, alarme, seguimento de trilhas e outros feromônios), som (cigarras, muitos Orthoptera e outros), comportamento (por exemplo, a “linguagem” da dança das abelhas-de-mel), luz (vaga-lumes) e possivelmente outros mecanismos.

Estes são apenas alguns dos modos pelos quais os insetos se adaptaram à vida no mundo ao nosso redor. Algumas histórias detalhadas sobre esses animais são fantásticas e quase incríveis. Nos capítulos a seguir, apontaremos muitas características interessantes e frequentemente específicas da biologia dos insetos – métodos de reprodução, modos para obter alimentos, técnicas para deposição de ovos, métodos para criar os jovens e características da história de vida –, assim como as fases mais técnicas que lidam com a morfologia e a taxonomia.

2

ANATOMIA, FISILOGIA E DESENVOLVIMENTO DOS INSETOS

O conhecimento de anatomia e fisiologia é essencial para a compreensão dos insetos. Também é necessário dar nomes às estruturas para que possamos referenciá-las. A nomenclatura da anatomia dos insetos deve ser vista como uma linguagem, uma ferramenta que possibilita discussões precisas sobre os insetos, e não como uma barreira à compreensão. Na verdade, muitos dos termos (por exemplo, fêmur, trocânter, mandíbula) têm significados análogos no contexto da anatomia dos vertebrados. Os termos que apresentam significados especiais em ordens individuais são discutidos nos capítulos apropriados. Além disso, todos os termos usados são definidos no glossário no final deste livro. Nosso objetivo principal neste capítulo é fornecer ao estudante uma compre-

ensão básica acerca da anatomia dos insetos, que é necessária para a utilização do restante do livro.

Os insetos têm uma forma mais ou menos alongada e cilíndrica e são bilateralmente simétricos; ou seja, os lados direito e esquerdo do corpo são essencialmente iguais. O corpo é dividido em uma série de segmentos, os metâmeros, e estes são agrupados em três regiões distintas ou tagmata (*singular*, tagma): a cabeça, o tórax e o abdômen (Figura 2-1). As funções primárias da cabeça consistem na percepção sensorial, integração neural e coleta de alimentos. O tórax é um tagma locomotor e sustenta as pernas e as asas. O abdômen aloja a maior parte dos órgãos viscerais, incluindo componentes dos sistemas digestivo, excretor e reprodutor.

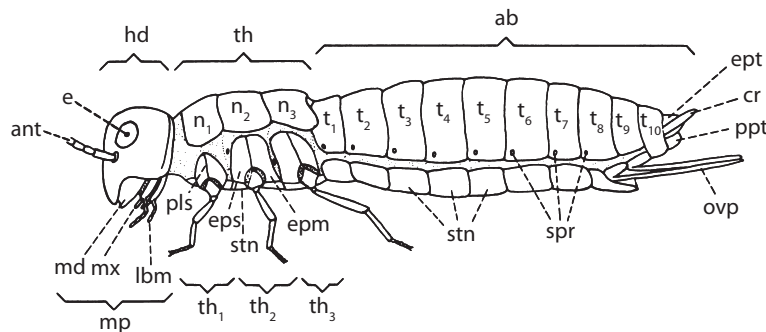


FIGURA 2-1 Estrutura geral de um inseto. *ab*, abdômen; *ant*, antena; *cr*, cercos; *e*, olho composto; *epm*, epímero; *eps*, episterno; *ept*, epiprocto; *hd*, cabeça; *lbm*, lábio; *md*, mandíbula; *mp*, peças bucais; *mx*, maxila; *n*, noto do tórax; *ovp*, ovipositor; *pls*, sutura pleural; *ppt*, paraprocto; *spr*, espiráculos; *t₁₋₁₀*, tergos; *th*, tórax; *th₁*, protórax; *th₂*, mesotórax; *th₃*, metatórax. (Ilustração extraída de Snodgrass, *Principles of Insect Morphology*, Cornell University Press, 1935.)

A PAREDE CORPORAL

O esqueleto de um animal suporta e protege o corpo e transfere as forças geradas pela contração dos músculos. Uma das características fundamentais dos artrópodes é o desenvolvimento de placas endurecidas, ou escleritos, e sua incorporação ao sistema esquelético do animal. Este geralmente é chamado de exoesqueleto, porque os escleritos fazem parte da parede corporal externa do artrópode. Na verdade, porém, os artrópodes também possuem um extenso endoesqueleto de suporte, com reforços e cristas para fixação dos músculos. As características da parede corporal também influenciam o modo pelo qual substâncias como água e oxigênio se movem para dentro e para fora do animal.

O tegumento de um inseto consiste em três camadas principais (Figura 2-2): uma camada celular, a epiderme; uma camada acelular delgada abaixo da epiderme (ou seja, em direção à região interna), a membrana basal (ou lâmina basal); e outra camada acelular, externa e secretada pelas células da epiderme, a cutícula.

A cutícula é uma camada quimicamente complexa, diferindo não apenas em estrutura de uma espécie para outra, mas em suas características, diferindo até mesmo de uma

região de um inseto para outra. Ela é composta por cadeias de um polissacarídeo, a quitina, embutidas em uma matriz proteica. A quitina consiste primariamente em monômeros do açúcar N-acetilglicosamina (Figura 2-3). Cadeias individuais de quitina são entrelaçadas para formar microfibrilas, as quais são frequentemente dispostas paralelamente em uma camada chamada de *lamina*.

A quitina em si é uma substância muito resistente, mas não torna a cutícula dura. A dureza é derivada de modificações da matriz proteica na qual as microfibrilas estão embutidas. A cutícula inicialmente secretada pela epiderme, chamada de *pró-cutícula*, é mole, maleável, de cor pálida e relativamente expansível. Mais tarde, há o processo de endurecimento e escurecimento ou esclerotização resultante da formação de ligações cruzadas entre as cadeias proteicas nas porções externas da pró-cutícula. A cutícula esclerotizada passa a ser chamada de *exocutícula* (Figura 2-2, *exo*). Abaixo da exocutícula pode haver uma cutícula não esclerotizada chamada *endocutícula* (Figura 2-2, *end*). A endocutícula, maleável, forma as “membranas” que conectam os escleritos e pode ser reabsorvida pelo organismo antes da muda.

Acima da endo e da exocutícula está uma camada acelular muito delgada, a epicutícula (Figura 2-2, *epi*). Esta também

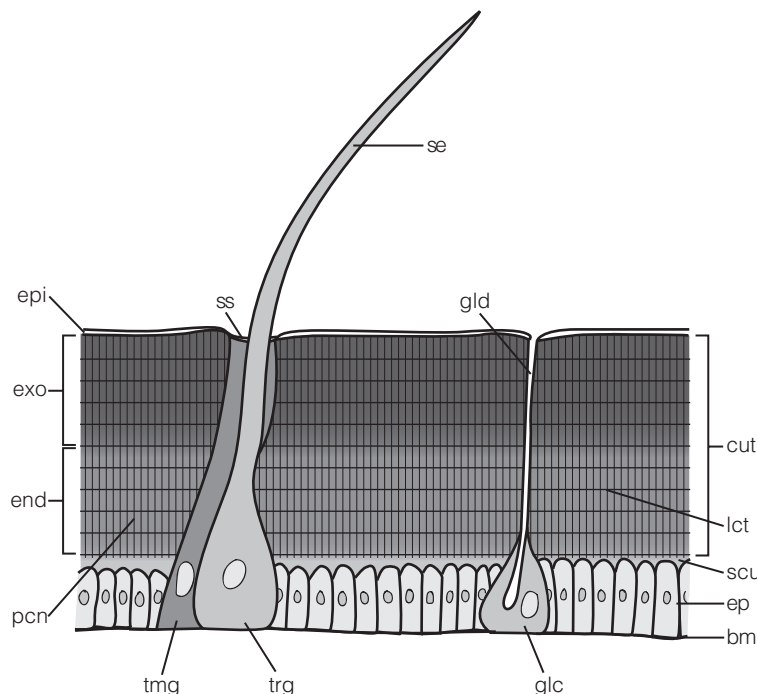


FIGURA 2-2 Estrutura da parede corporal (diagramática). *bm*, membrana basal; *cut*, cutícula; *end*, endocutícula; *ep*, epiderme; *epi*, epicutícula; *exo*, exocutícula; *gld*, célula glandular; *gld*, ducto da célula glandular; *lct*, camada da cutícula; *pcn*, canal do poro; *se*, seta; *ss*, soquete setal; *tmg*, célula tormógena (que forma o soquete setal); *trg*, célula tricógena (que forma a seta).

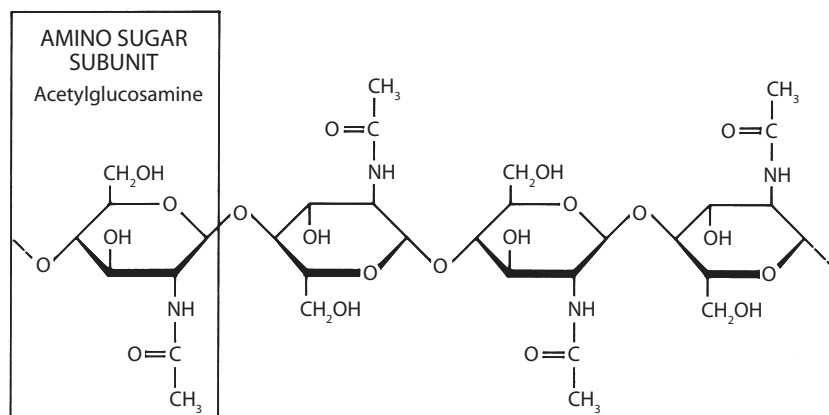


FIGURA 2-3 Estrutura química da quitina e seu componente monomérico primário, N-acetilglucosamina. (De Arms, Camp, 1987.)

consiste em camadas: as que geralmente estão presentes são a cutícula, uma camada de cera e uma camada de cimento.

A epicutícula não contém quitina. A camada de cera é muito importante para os insetos terrestres porque serve como mecanismo primário para limitar a perda de água através da parede corporal (tanto a exocutícula quanto a endocutícula são permeáveis à água). À medida que um corpo sólido diminui de tamanho (medido por volume, área superficial ou alguma dimensão linear), a proporção da área superficial em relação ao volume, ou seja, a quantidade relativa de área superficial aumenta. Portanto, a perda de água pela superfície corporal é relativamente muito mais importante para uma criatura pequena que para uma grande. Muitos animais terrestres pequenos, como lesmas e isópodes, não possuem esta camada de cera protetora, mas estas criaturas geralmente vivem apenas em regiões de umidade relativa elevada, o que diminui a taxa de perda de água de seu corpo. Acredita-se que a camada de cimento mais externa proteja da abrasão a camada de cera localizada abaixo.

Os escleritos da parede corporal frequentemente são subdivididos por estrias e cristas ou podem se projetar para dentro do corpo como suportes internos. Em geral, uma estria externa que marca uma dobra de cutícula na parede corporal externa é chamada de sulco (plural, sulcos) (Figura 2-4, *su*). O termo sutura, também amplamente utilizado, refere-se a uma linha de fusão entre dois escleritos previamente separados. A distinção é sutil e muitas vezes difícil ou impossível de ser feita simplesmente pelo exame da estrutura externa de um espécime. Portanto, neste livro, geralmente usamos estes termos mais ou menos como um sinônimo. As linhas de inflexão observadas externamente em geral correspondem a arestas internas ou costas (Figura 2-4, *cos*). As costas internas podem servir como braçadeiras de fortalecimento ou como locais de fixação muscular. Uma crista externa pode ser chamada de

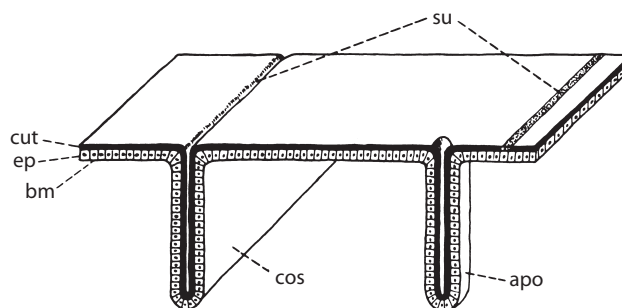


FIGURA 2-4 Diagrama das características externas e internas da parede corporal. *apo*, apófise; *bm*, membrana basal; *cos*, costa; *cut*, cutícula; *ep*, epiderme; *su*, sulco ou sutura.

costa ou carena (ou qualquer número de nomes comuns como quilha). As projeções internas da cutícula também são conhecidas como apódemas ou apófises (Figura 2-4, *apo*).

ABDÔMEN

Começaremos nossa discussão dos três tagmata de insetos pelo abdômen porque, em contraste com a cabeça e o tórax, ele possui uma estrutura relativamente simples. Os artrópodes, como os vertebrados, são construídos em um plano básico de segmentos corporais repetidos ou metâmeros. Estes são mais claramente visíveis no abdômen. Em geral, o abdômen de um inseto é constituído por um máximo de 11 metâmeros (Figura 2-1, *ab*). Cada metâmero, em geral, tem um esclerito dorsal, o tergo (plural, tergos; Figura 2-1, t_1 - t_{10} ; Figura 2-5A,

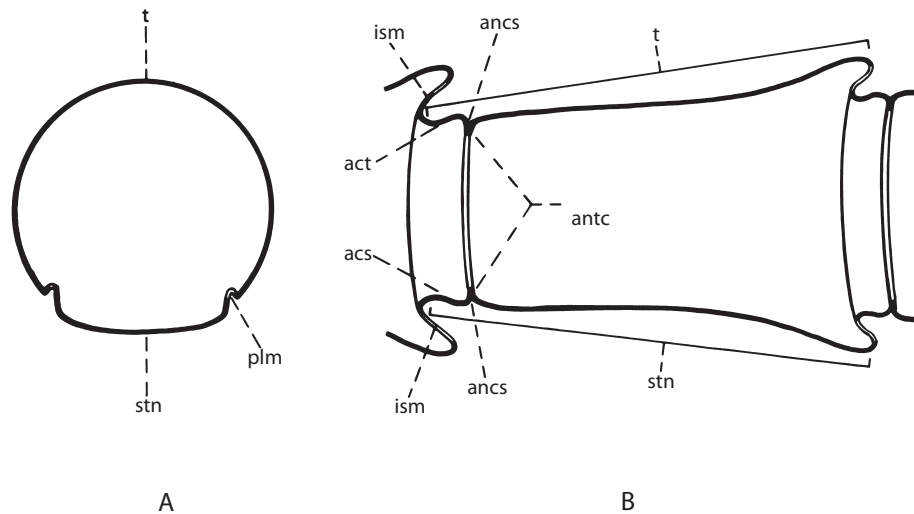


FIGURA 2-5 Estrutura de um segmento abdominal típico (diagramática). A, Corte transversal; B, Corte sagital. *acs*, acroesternito; *act*, acrotergito; *ancs*, sutura antecostal; *antc*, antecosta; *ism*, membrana intersegmentar; *plm*, membrana pleural; *stn*, esterno; *t*, tergo.

); um esclerito ventral, o esterno (plural, esternos; Figura 2-1, *stn*; Figura 2-5A, *stn*); e uma região lateral membranosa, a pleura (plural, pleuras; Figura 2-5A, *plm*). As aberturas para o sistema respiratório, os espiráculos (Figura 2-1, *spr*), estão localizadas na pleura. Tergos e esternos podem ser subdivididos; estas partes são conhecidas como tergitos e esternitos. Os escleritos da parede pleural são chamados de pleuritos.

A segmentação do abdômen difere daquela encontrada em outros protostomados não artrópodes como os anelídeos (Annelida). Nestes, os sulcos externamente visíveis da parede corporal que delimitam os metâmeros servem como pontos de fixação para os músculos longitudinais dorsais e ventrais. Em artrópodes, estes músculos são fixados às costas internas, as antecostas, que estão próximas, mas não nas margens anteriores, dos tergos e esternos (Figura 2-5B, *antc*). Externamente, a posição da antecosta é indicada por um sulco, a sutura antecostal (Figura 2-5B, *ancs*). A região do tergo localizada anteriormente ao sulco antecostal é o acrotergito (Figura 2-5B, *act*). A área correspondente do esterno é o acroesternito (Figura 2-5B, *acs*). Os principais músculos longitudinais dorsais se estendem entre a antecosta de segmentos sucessivos. A contração destes músculos resulta em telescopia, ou retração, dos segmentos abdominais. Este plano corporal, no qual a segmentação externamente visível não corresponde à fixação de músculos longitudinais, é conhecida como segmentação secundária.

A genitália dos insetos geralmente está localizada nos segmentos abdominais 8 e 9 ou próximo a eles. Estes segmentos têm várias especializações associadas à cópula e à oviposição; nossa discussão sobre eles, portanto, está incluída na seção

subsequente que aborda o sistema reprodutor. Os segmentos 1-7, anteriores à genitália, são os segmentos pré-genitais. Na maioria dos insetos alados adultos, estes segmentos não possuem apêndices. Nos insetos primitivamente ápteros¹ das ordens Microcoryphia e Thysanura, a porção ventral de um segmento pré-genital geralmente consiste em um esterno medial pequeno e duas grandes placas localizadas ao lado do esterno, os coxopoditos (Figura 8-1B, *cxp* e *stn*). Os coxopoditos são remanescentes das bases das pernas abdominais e apicalmente apresentam um estilo muscular (Figura 8-1A,B, *sty*). Os estilos provavelmente representam as porções apicais destas pernas (os telopoditos), mas não são articulados como as pernas torácicas. Os estilos geralmente funcionam como órgãos sensoriais e também sustentam o abdômen de um modo muito parecido com as lâminas de um trenó. Medialmente aos estilos estão um ou, às vezes, dois pares de vesículas eversíveis, que funcionam na absorção da água. Elas são evertidas por pressão hidrostática e retraídas por músculos específicos. Em muitos casos, os coxopoditos e o esterno estão fundidos em um único esclerito composto, o coxoesterno.

Os apêndices abdominais pré-genitais estão presentes nos insetos alados apenas em estágios imaturos (com exceção de machos de Odonata). Nos embriões, os apêndices do primeiro segmento abdominal, conhecidos como pleurópodos, estão presentes. São estruturas glandulares perdidas antes que o inseto saia do ovo. As larvas de alguns Neuroptera (Figura

¹ Como descreveremos no Capítulo 6, estamos fazendo uma diferenciação entre os termos *Hexapoda* e *Insecta*, restringindo o último a referências a Pterygota, Thysanura e Microcoryphia.

27-6A-C) e Coleoptera (Figuras 26-19A,B, 26-21A) possuem estruturas laterais semelhantes a estilos, que são interpretadas de modo variável como rudimentos das pernas, estilos ou brânquias secundariamente desenvolvidas.

As náíades de Ephemeroptera possuem uma série de brânquias achatadas ao longo das porções laterais superiores do corpo (Figura 9-2). Exatamente a partir de quais estruturas estas brânquias foram derivadas e quais poderiam ser seus homólogos seriais no tórax tem sido um ponto de considerável debate.

Os estágios imaturos de diversas ordens apresentam falsas-pernas nos segmentos pré-genitais. Estas, em geral, são compostas de apêndices carnosos e curtos que são importantes para andar ou rastejar (ver, por exemplo, Figuras 30-3, prl; 30-74, ventral, plg; e 28-37). Hinton (1955) concluiu que as falsas-pernas evoluíram independentemente várias vezes; outros, como Kukalová-Peck (1983), interpretam estas estruturas como pernas abdominais modificadas, tanto homólogas entre as ordens quanto serialmente homólogas às pernas torácicas articuladas.

Os segmentos pós-genitais são normalmente reduzidos nos insetos. Entre os hexápodes, os Protura são os únicos que apresentam 12 segmentos bem desenvolvidos no abdômen (representando 11 metâmeros e um telso não-metamérico apical). Em geral, as únicas indicações de um 11º segmento entre os insetos são o esclerito dorsal, o epiprocto, e os dois escleritos laterais, os paraproctos (Figura 2-1, ept, ppt). Entre estes estão inseridos os apêndices do segmento abdominal apical e os cercos (singular, *cercos*). Em geral, os cercos são órgãos sensoriais, mas em alguns casos são modificados como

órgãos de defesa (como as pinças de Dermaptera, Figuras 15-1 e 15-2) ou podem ser especializados como órgãos copuladores acessórios. Os segmentos abdominais apicais são, com muita frequência, extremamente reduzidos ou retraídos no interior do corpo.

TÓRAX

O tórax é o tagma locomotor do corpo e sustenta as pernas e as asas. Ele é composto por três segmentos, o protórax (anterior), o mesotórax (mediano) e o metatórax (posterior) (Figura 2-1, th₁-th₃). Entre os insetos, um máximo de dois pares de espiráculos se abre no tórax, um associado ao mesotórax, outro ao metatórax. O espiráculo mesotorácico serve não apenas a este segmento, mas também ao protórax e à cabeça. Os tergos do tórax são chamados notos (singular, *noto*). Na maioria dos insetos contemporâneos, as asas estão situadas nos segmentos mesotorácicos e metatorácicos; estes dois segmentos são coletivamente chamados de pterotórax para refletir este fato (*pteron*, grego para “asa”). Estes segmentos têm várias modificações associadas ao voo que não são compartilhadas com o protórax.

O protórax é conectado à cabeça por uma região membranosa semelhante a um pescoço, o cérvix (Figura 2-6, cvx). Os músculos longitudinais dorsais se estendem do mesotórax através do protórax e são inseridos na cabeça; o pronoto não tem antecosta. Os movimentos da cabeça são coordenados com o resto do corpo por um ou dois pares de escleritos

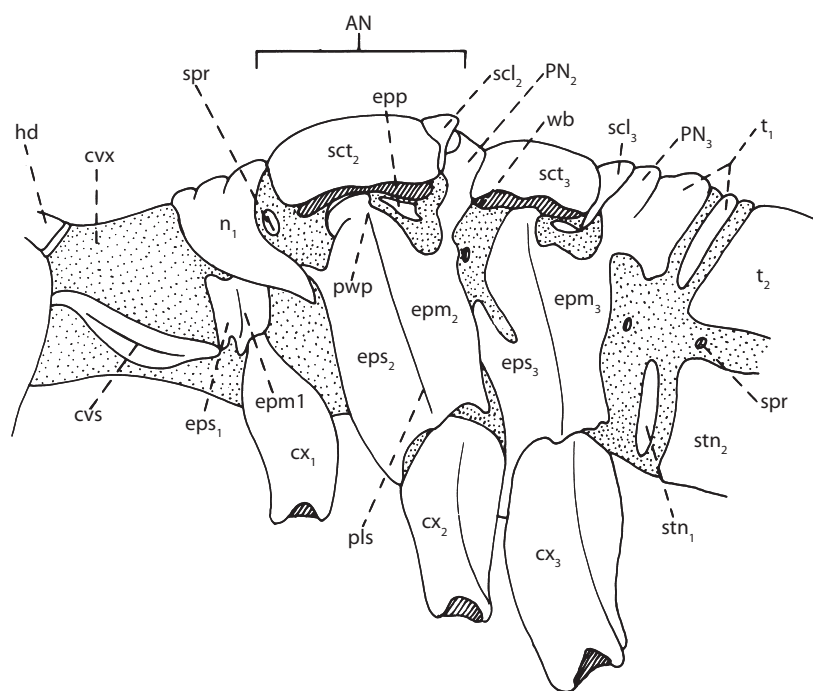


FIGURA 2-6 Tórax de *Panorpa*, vista lateral. AN, alínito; cvs, esclerito cervical; cvx, cérvix; cx, coxa; epm, epímero; epp, epipleurito; eps, epísterno; hd, cabeça; n₁, pronoto; pls, sutura pleural; PN, pós-noto; pwp, processo pleural alar; scl, escutelo; sct, escuto; spr, espiráculo; stn, esterno abdominal; t, tergo abdominal; wb, base da asa. (Ilustração extraída de Ferris e Rees, 1939.)

cervicais (Figura 2-6, cvs) que se articulam com o protórax posteriormente e com a cabeça anteriormente.

O sistema de segmentação secundária descrito há pouco em relação ao abdômen é modificado no pterotórax para acomodar a musculatura de voo. Os músculos longitudinais dorsais do meso e metatórax são bastante grandes e estão envolvidos no batimento das asas (Figura 2-7B, dlm). Como corolário, as antecostas do mesotórax, metatórax e dos primeiros segmentos abdominais – locais de inserção destes músculos – também são alargadas e se projetam para baixo no interior do tórax e na base do abdômen. Estas antecostas são chamadas de *primeiro*, *segundo* e *terceiro* fragmas, respectivamente (singular, *fragma*; Figura 2-7B, ph_1 - ph_3). Externamente, o mesonoto e o metanoto são divididos transversalmente por um sulco que fornece maior flexibilidade. O sulco ou sutura divide cada noto em um escuto anterior (Figura 2-6, sct_2 , sct_3) e um escutelo posterior (Figura 2-6, scl_2 , scl_3). Além disso, as porções do noto que contêm o segundo e o terceiro fragmas frequentemente estão separadas do escuto seguinte, do qual são derivadas, e deslocadas para frente, algumas vezes até mesmo totalmente fundidas com os escleritos anteriores a elas. Estes escleritos que contêm o segundo e terceiro fragmas são chamados de pós-noto (Figuras 2-6 e 2-7, PN_2 , PN_3).

A porção lateral do tórax em insetos alados é muito diferente do abdômen porque, em geral, é muito esclerotizada e relativamente rígida. A origem destes escleritos pleurais é motivo de considerável debate. Alguns pesquisadores argumentam que estes escleritos pleurais evoluíram sem precursores e não possuem homólogos em outras partes do corpo. Outros postulam que os escleritos pleurais representam a incorporação de um segmento basal das pernas, a subcoxa, na parede corporal. E, por fim, outros sugerem que, em essência, ambas as hipóteses estão corretas pelo fato de os pleuritos torácicos

terem origem composta. Em qualquer caso, a porção esclerotizada da pleura é dividida por uma sutura que se estende da base da perna até a base da asa; esta é a sutura pleural (Figura 2-6, pls). Esta sutura divide a pleura em um episterno anterior (Figura 2-6, eps_1 - eps_3) e um epímero posterior (Figura 2-6, epm_1 - epm_3). De acordo com a teoria subcoxal da origem dos escleritos pleurais, os pleuritos originalmente consistiam em um par de anéis incompletos, acima da base da perna: um anapleurito superior e um catapleurito inferior (sendo que este último também é chamado de catepleurito, catapleurito ou coxopleurito). Estes escleritos são visíveis nos hexápodes primitivamente ápteros e em alguns poucos pterigotos. O catepleurito articula-se com a perna. Portanto, a combinação da sutura pleural e dos dois anéis da subcoxa teoricamente pode definir quatro regiões da pleura: anepímero, anepisterno, catepímero e catepisterno (por exemplo, veja a terminologia de McAlpine et al. 1981 para o tórax de dípteros no Capítulo 33). Além de sua articulação dorsal com o catepleurito, as pernas articulam-se anteroventralmente com um esclerito estreito (muitas vezes, totalmente fundido ao episterno), o trocântim. A asa repousa sobre o processo pleural alar (Figura 2-6, pwp), que forma o ápice dorsal da sutura pleural. Anteriormente ao processo pleural alar está um pequeno esclerito, o basalar (Figura 2-12A,B, ba); posteriormente ao processo pleural alar está outro esclerito, o subalar (Figura 2-12A, sb; ocasionalmente dois pequenos escleritos são encontrados aqui ao invés de um). Estes escleritos (às vezes chamados coletivamente de *epipleuritos*) estão fixados na base da asa e servem como um meio de controle do movimento das asas ou podem estar diretamente envolvidos em seu movimento.

A sutura pleural externa corresponde a uma costa interna, a crista pleural. Esta crista estende-se internamente em cada lado como um par de apófises pleurais (ou braços pleurais;

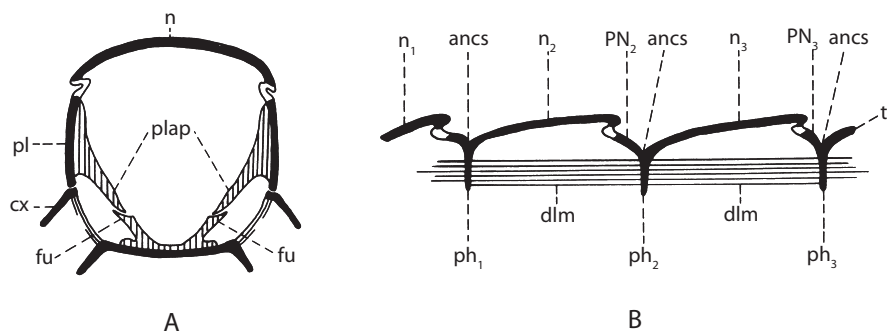


FIGURA 2-7 Endoesqueleto do tórax (diagramático). A, Corte transversal de um segmento torácico; B, Corte longitudinal do dorso torácico. *ancs*, sutura antecostal; *cx*, coxa; *dlm*, músculos longitudinais dorsais; *fu*, apófises esternais ou furca; *n*, noto; *n*₁, pronoto; *n*₂, mesonoto; *n*₃, metanoto; *ph*, fragmas; *pl*, pleura; *plap*, apófises pleurais; *PN*₂, mesoposnoto; *PN*₃, metaposnoto; *t*₁, primeiro tergo abdominal. (Ilustração extraída de Snodgrass, 1935, *Principles of Insect Morphology*, 1993, Cornell University Press.)

Figura 2-7A, *plap*). Estas apófises pleurais estão conectadas a um par correspondente de apófises originadas no esterno (Figura 2-7A, *fu*). As duas podem estar conectadas por um músculo ou tendão ou, em alguns casos, fundidas. Com frequência, as bases das apófises esternais estão fundidas, principalmente nas espécies cujas pernas são contíguas ventralmente. As apófises têm, então, a forma de um Y e a estrutura é chamada de furca.

Pernas

As pernas torácicas dos insetos são esclerotizadas e subdivididas em vários segmentos. Normalmente, existem seis segmentos (Figura 2-8): a coxa (*cx*), o segmento basal; o trocânter (*tr*), um pequeno segmento (ocasionalmente dois segmentos) após a coxa; o fêmur (*fm*), geralmente o primeiro segmento longo da perna; a tibia (*tb*), o segundo segmento longo; o tarso (*ts*), geralmente uma série de pequenas subdivisões além da tibia; e o pretarso (*ptar*), consistindo em garras e várias estruturas semelhantes a coxins (almofadas) ou a setas no ápice do tarso. Um segmento real de um apêndice (incluindo os seis já descritos) constitui uma subdivisão com a musculatura inserida em sua base. As subdivisões do tarso, embora comumente

chamadas de *segmentos tarsais* em inglês, não constituem segmentos reais neste sentido e, em português, são mais adequadamente chamadas de artículos ou *tarsômeros*. Em geral, o pretarso inclui uma ou mais estruturas semelhantes a coxins na base das garras ou entre elas. Um coxim ou lobo entre as garras geralmente é chamado arólio (Figura 2-8A,B, *aro*) e coxins localizados na base das garras geralmente são chamados pulvilos (Figura 2-8C, *pul*).

Os movimentos de uma perna dependem de sua musculatura e da natureza das junções entre seus segmentos. Estas junções da perna podem ser dicondílicas, com dois pontos de articulação, ou monocondílicas, com um único ponto de articulação (Figura 2-9). O movimento de uma articulação dicondílica é em grande parte limitado ao plano perpendicular em uma linha que conecta os dois pontos de articulação, enquanto uma articulação monocondílica (que é semelhante a uma articulação de tipo *ball-and-socket*) pode ser mais variada.

As articulações entre a coxa e o tórax podem ser monocondílicas. Se forem dicondílicas, o eixo de rotação geralmente será mais ou menos vertical e a perna se moverá para a frente e para trás (movimentos de promoção e remoção). As articulações coxotrocantérica, trocanterofemoral e femorotibial geralmente

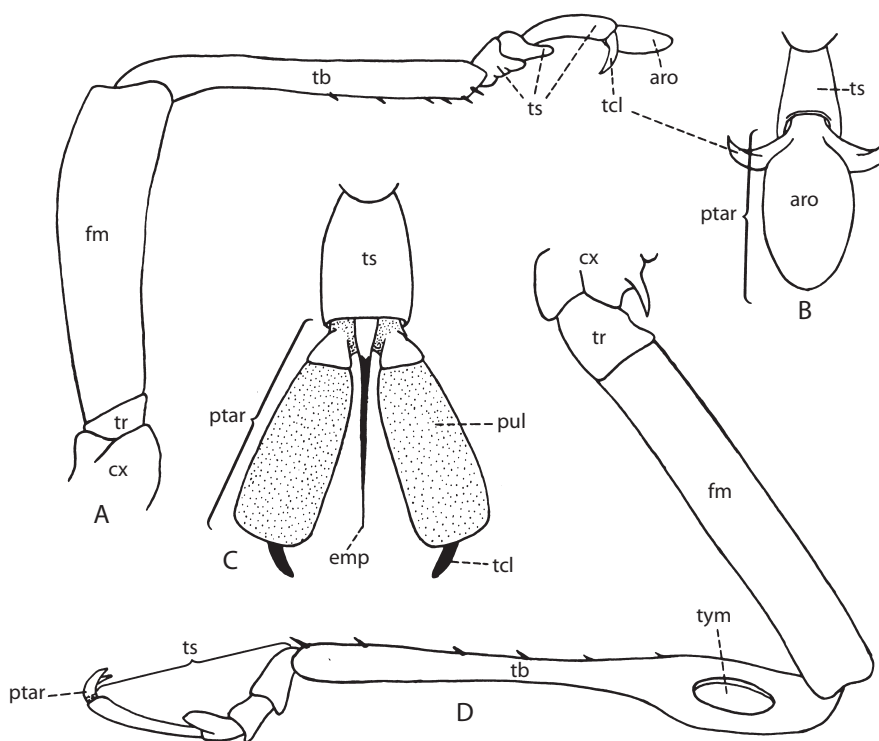


FIGURA 2-8 Estrutura da perna em insetos. A, Perna média de um gafanhoto (*Melanoplus*); B, Último artículo tarsal e pretarso de *Melanoplus*; C, Último artículo tarsal e pretarso de uma mosca-ladra; D, Perna anterior de uma esperança (*Scudderia*). *aro*, arólio; *cx*, coxa; *emp*, empódio; *fm*, fêmur; *ptar*, pretarso; *pul*, pulvilos; *tb*, tibia; *tcl*, garra tarsal; *tr*, trocânter; *ts*, tarso; *tym*, tímpano.

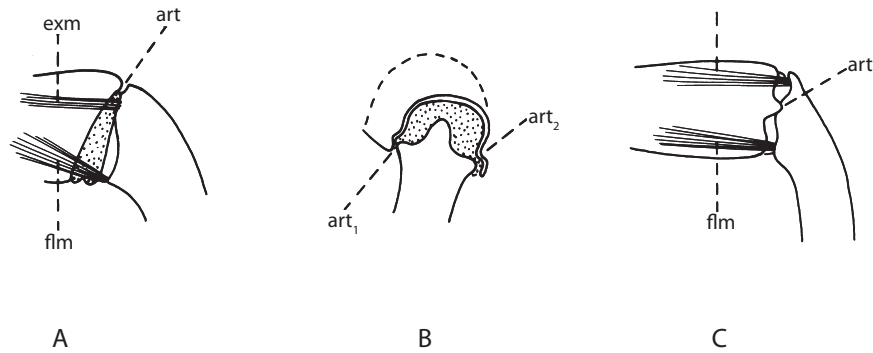


FIGURA 2-9 Mecanismos articulares das pernas dos insetos. A, Uma articulação monocondílica; B, C, Vista terminal e vista lateral de uma articulação dicondílica. *art*, pontos de articulação; *exm*, músculo extensor; *flm*, músculo flexor. (Ilustração extraída de Snodgrass, *Principles of Insect Morphology*, Cornell University Press, 1935.)

são dicondílicas. O movimento entre a coxa e o trocânter e entre o fêmur e a tíbia é dorsal e ventral (elevação e depressão da perna). A articulação tíbio-tarsal geralmente é monocondílica, permitindo, assim, movimentos mais variados.

Asas

As asas dos insetos são expansões da parede corporal, localizadas dorsolateralmente entre os notos e as pleuras. Surgem como crescimentos saculares, mas quando totalmente desenvolvidas são achatadas, lembrando uma aba, e reforçadas por uma série de veias esclerotizadas. Entre os insetos vivos, asas totalmente desenvolvidas e funcionais geralmente estão presentes apenas no estágio adulto. A única exceção é a presença de asas funcionais no penúltimo instar de Ephemeroptera (o subimago). Quase sempre, dois pares de asas são encontrados nos insetos vivos, um no segmento mesotorácico e um no metatorácico. A maioria dos músculos que movimentam as asas está fixada aos escleritos na parede torácica e não diretamente nas asas e os movimentos das asas são produzidos indiretamente por alterações na forma do tórax.

As veias da asa são estruturas tubulares que podem conter nervos, traqueias e hemolinfa (sangue). O padrão de venação varia consideravelmente entre os diferentes grupos de insetos. Pouco se sabe sobre o significado funcional destas diferenças, mas o padrão de venação alar é muito útil para a taxonomia como um meio de identificação. Foram propostas diversas terminologias com base na venação e a mais amplamente utilizada é o sistema de Comstock-Needham (Comstock e Needham 1898, 1899) (ver Figura 2-10). Este sistema basicamente reconhece uma série de seis veias alares longitudinais principais (com suas abreviações entre parênteses): costa (C) na margem principal da asa, seguida pela subcosta (Sc), rádio (R), média (M), cúbito (Cu) e veias anais (A).

Cada uma destas veias, com exceção da costa, pode ser ramificada. A subcosta pode se ramificar uma vez. Os ramos das veias longitudinais são numerados do sentido anterior para posterior ao redor da asa por meio de numerais subscritos: os dois ramos da subcosta são chamados de Sc_1 e Sc_2 . O rádio origina inicialmente um ramo posterior, o setor radial (Rs), geralmente próximo à base da asa; o ramo anterior do rádio é R_1 ; o setor radial pode se bifurcar duas vezes, com quatro ramos atingindo a margem da asa. A média pode se bifurcar duas vezes, com quatro ramos atingindo a margem da asa. O cúbito, de acordo com o sistema de Comstock-Needham, bifurca-se uma vez, com os dois ramos sendo Cu_1 e Cu_2 . De acordo com alguns outros especialistas, Cu_1 se bifurca distalmente mais uma vez, com os dois ramos sendo Cu_{1a} e Cu_{1b} . As veias anais não são ramificadas e, em geral, são chamadas do sentido anterior para o posterior de primeira veia anal (1A), segunda veia anal (2A) e assim por diante.

As veias transversais conectam as principais veias longitudinais e geralmente são nomeadas de um modo correspondente (por exemplo, veia transversal médio-cubital, m-cu). Algumas veias transversais têm nomes especiais: dois exemplos comuns são a veia transversal umeral (h) e a veia transversal setorial (s).

Os espaços na membrana alar entre as veias são chamados de células. As células podem ser abertas (estendendo-se até a margem da asa) ou fechadas (completamente cercadas por veias). As células são nomeadas de acordo com a veia longitudinal do lado anterior da célula; por exemplo, a célula aberta entre R_2 e R_3 é chamada de célula R_2 . Quando duas células separadas por uma veia transversal ordinariamente apresentam o mesmo nome, elas são designadas individualmente por números; por exemplo, a veia transversal medial conecta M_2 e M_3 e divide a célula M_2 em duas células, a basal é designada de primeira célula M_2 e a distal, de segunda célula M_2 . Quando uma célula é

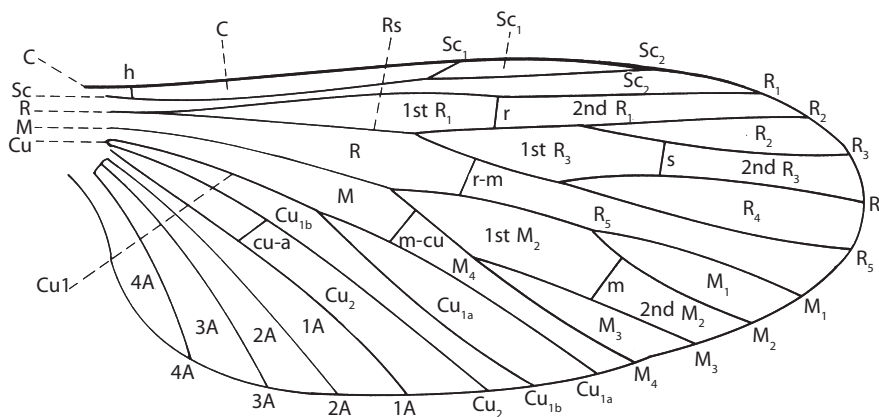


FIGURA 2-10 Venação alar generalizada, de acordo com Comstock; para uma legenda das letras, veja o texto. Em algumas ordens, a veia marcada aqui como Cu_1 é chamada de Cu no sistema de Comstock-Needham (e seus ramos, Cu_1 e Cu_2) e as veias remanescentes de veias anais.

limitada anteriormente por uma veia fusionada (por exemplo, R_{2+3}), ela é nomeada conforme o componente posterior da veia fusionada (célula R_3). Em determinados insetos, algumas células podem ter nomes especiais, por exemplo, os triângulos da asa de libélula e a célula discal de Lepidoptera.

As asas dos insetos estão fixadas ao tórax em três pontos (ver Figuras 2-11 e 2-12): ao noto nos processos notais anterior e posterior das asas (Figura 2-11, awp, pnwp) e ventralmente no processo pleural alar (Figura 2-12A, pwp). Além disso, pequenos escleritos, os escleritos axilares (ou pterália), na base da asa são importantes para converter os movimentos dos escleritos torácicos em movimentos alares. A maioria dos insetos vivos (Neoptera) possui três escleritos axilares (Figura 2-11, axs_1 - axs_3). Anteriormente, o primeiro esclerito axilar se articula com o processo notal anterior da asa, a veia subcostal

e o segundo esclerito axilar. O segundo esclerito axilar articula-se então com o primeiro, a veia radial, o processo pleural alar e o terceiro esclerito axilar. O terceiro esclerito axilar articula-se com o segundo, as veias anais e o processo notal posterior da asa. Nos Neoptera, um músculo (am) inserido no terceiro esclerito axilar o faz atuar em torno de um eixo sobre o processo notal posterior da asa e, conseqüentemente, dobrar as asas sobre as costas do inseto. (Alguns grupos de Neoptera, como as borboletas, perderam esta capacidade de flexionar as asas sobre a região dorsal.) Dois grupos de insetos alados, Ephemeroptera e Odonata, não desenvolveram este mecanismo de flexão da asa e seus escleritos axilares estão dispostos em um padrão diferente dos Neoptera. Alguns especialistas classificam estas duas ordens (juntamente com várias ordens extintas) como Paleoptera.

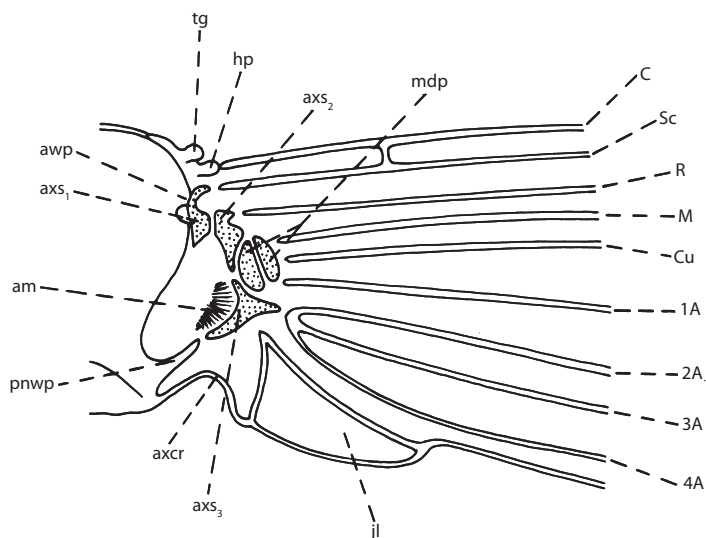


FIGURA 2-11 Diagrama mostrando a articulação da asa com o noto torácico. am, músculos axilares; awp, processo notal anterior da asa; axcr, corda axilar; axs, escleritos axilares 1-3; hp, placa umeral; jl, lobo jugal; mdp, placas medianas; n, noto; pnwp, processo notal posterior da asa; tg, tégula. As letras do lado direito da figura indicam as veias. (Ilustração extraída de Snodgrass, 1935, *Principles of Insect Morphology*, 1993, Cornell University Press.)

O sistema de Comstock-Needham envidou grandes esforços para reconhecer a homologia das veias das asas entre as ordens e para reduzir o número de nomes associados a elas. Kukalová-Peck (1978, 1983, 1985) e Riek e Kukalová-Peck (1984) propuseram uma reinterpretação da origem e da estrutura básica das asas dos insetos. Concluíram que as veias consistem em uma série de canais sanguíneos pareados que circulam a partir da base da asa até o ápice e retornam. Na circulação, a veia anterior sofre protrusão a partir da superfície dorsal (uma veia convexa) e a veia posterior na circulação sofre protrusão a partir de uma superfície ventral (uma veia côncava). A venação fundamental nesta interpretação consiste em oito sistemas de veias longitudinais principais: pré-costa, costa, subcosta, rádio, média, cúbito, veia anal e veia jugal. Portanto, a veia na margem costal dos insetos vivos é formada pela fusão da pré-costa, da costa e, algumas vezes, de porções da subcosta. Esta interpretação é aplicada às ordens Ephemeroptera e Odonata, casos nos quais peculiaridades na venação e na estrutura axilar levaram alguns estudiosos a postular que as asas em termos filogenéticos apareceram mais de uma vez dentro do grupo dos insetos (ver Capítulos 9 e 10).

Voo

A capacidade voo de muitos insetos é superior à dos demais animais voadores, uma vez que eles podem dirigir o voo com precisão e rapidamente, pairar e mover-se para os lados ou para trás. Apenas os beija-flores se igualam aos insetos em sua capacidade de manobrar as asas.

A maioria dos insetos possui dois pares de asas e as duas asas de cada lado podem ser sobrepostas na base ou enganchadas, de modo que possam se mover juntas ou executar movimentos independentes. Em muitos Odonata, as asas anteriores e posteriores movem-se independentemente e existe uma diferença de fase nos movimentos dos dois pares; ou seja, quando um par está se movendo para cima, o outro par está se movendo para baixo. Em outros Odonata e na maioria dos Orthoptera, a diferença de fase é menos evidente, com as asas anteriores movendo-se um pouco à frente das asas posteriores.

As forças necessárias para voar – elevação, impulso e controle de altitude – são geradas pelo movimento das asas no ar. Estes movimentos, por sua vez, são gerados pelos músculos torácicos que as tracionam diretamente na base da asa (mecanismo de voo direto) ou causam alterações na forma do tórax, o que por sua vez é convertido pelos escleritos axilares em movimentos alares (mecanismo de voo indireto). Na maioria dos insetos, os músculos primários de voo são indiretos: os músculos longitudinais dorsais (Figura 2-12A,B, dlm) fazem o noto ser arqueado, levantando assim os processos notais alares em relação ao processo pleural alar, deprimindo a asa. O movimento oposto é gerado pela contração do músculo

tergoesternal (dorsoventral ou tergoleural) (Figura 2-12B, tsm); estes puxam o noto para baixo, levando os processos notais alares para baixo em relação ao processo pleural alar e, conseqüentemente, elevando a asa. Além disso, os músculos inseridos no basalar (Figura 2-12, bms) e subalar (Figura 2-12A, sbm) podem estar envolvidos na depressão direta da asa (por meio de sua conexão com a margem da asa em x_1 e x_2) ou podem ser úteis para controlar o ângulo em que a asa se move pelo ar.

Entretanto, voar não é uma simples questão de se bater as asas para cima e para baixo. As asas podem ser levadas para frente (promoção) e para trás (remoção) e viradas, ou seja, a margem da asa que lidera o movimento (anterior) vira para baixo (pronação) ou a margem da asa que segue o movimento principal é virada para baixo (supinação). A maneira pela qual estes movimentos alares são produzidos envolve uma integração complexa dos detalhes anatômicos da fixação da asa ao tórax e da contração dos músculos. Os detalhes de todas as espécies não são completamente conhecidos, apenas os de algumas poucas podemos começar a dizer que compreendemos totalmente. Na verdade, está claro que insetos de diferentes tamanhos e formas voam de modos diferentes. Uma vespa parasitária minúscula de aproximadamente 1 mm de comprimento move suas asas de modo diferente e tem asas de um formato diferente de uma mosca doméstica, por exemplo, e a aerodinâmica de seu voo provavelmente também é bastante diversa.

CABEÇA

A cabeça dos insetos consiste em uma série de segmentos corporais metaméricos, especializados em conjunto para coleta e manipulação de alimentos, percepção sensorial e integração neural. A quantidade exata de segmentos existentes na cabeça é uma questão de debate entre os morfologistas. Os números propostos variam de 3 a 7. A cabeça comporta os olhos, as antenas e as peças bucais. Sua forma difere muito entre os grupos de insetos, mas alguns pontos característicos são consistentemente visíveis para permitir a identificação de suas partes componentes.

A cabeça é dividida por sulcos ou suturas em um número de escleritos mais ou menos distintos (Figura 2-13). Em geral, existe um sulco transverso que se estende pela parte inferior da face, imediatamente acima da base das peças bucais; a parte medial ou anterior a este sulco é o sulco epistomal (es), e as porções laterais acima das mandíbulas e das maxilas constituem os sulcos subgenais (sgs). A porção anterior da cápsula cefálica, acima do sulco epistomal e entre os grandes olhos compostos, é a frente (fr). A área anterior, abaixo do sulco epistomal, é o clipeo (clp). A área abaixo do olho, na parte