Diferenças cromossômicas entre espécies e populações de **Anopheles** (*)

Wanderli Pedro Tadei (**)

Resumo

São discutidos dados relativos à constituição cromossômica de espécies e populações de **Anopheles** e também alguns aspectos relacionados a caracteres morfológicos, ecológicos e comportamentais. Especial atenção foi dada às diferenças cromossômicas entre espécies e entre populações, resultantes de rearranjos por inversões paracêntricas, detectadas pela análise do padrão de bandas dos cromossomos politênicos. Foram brevemente revisados dados relativos a espécies do complexo **Anopheles maculipennis**, complexo **Anopheles gambiae** e três espécies do subgênero **Nyssorhynchus — Anopheles darlingi**, **Anopheles nuneztovari** e **Anopheles albitarsis**.

A malária constitui, ainda hoje, um sério problema de saúde pública mundial, provocando a morte de mais de um milhão de pessoas anualmente. Cerca de 343 milhões de pessoas vivem em áreas endêmicas, onde não existem programas de erradicação da malária (Wernsdorfer, 1976). Em algumas regiões, a transmissão da malária é tão intensa que, até o presente, todos os métodos de controle do vetor e de tratamento da doença mostraram-se inadequados.

O uso do DDT e outros inseticidas, nos programas de erradicação da malária, permitiu controlar o vetor com sucesso em diferentes partes do mundo. Entretanto, em alguns lugares da Ásia e da América Latina, onde a malária esteve próxima da erradicação, têm sido registradas evidências de seu ressurgimento. A contínua aplicação dos inseticidas em larga escala, nos programas de erradicação, levou as espécies de *Anopheles* a desenvolverem resistência aos diferentes inseticidas, em diversas localidades do mundo. De *um* caso de resistência registrado em 1951 *(Anopheles sacharovi)* passou-se para *18* em 1958 (WHO, 1959) e, mais recentemente, Agarwal (1978) relacionou *73* espécies nas mesmas condições. Destas últimas, 43 são resistentes ao BHC e Dieldrin; 24 ao BHC, Dieldrin e DDT; e 6 aos compostos organoclorados, organofosfatos e carbonatos. As espécies resistentes estão distribuídas em diversas áreas do mundo, sendo muitas delas os principais vetores da malária.

Do total, estimado em um bilhão de pessoas, que habitam áreas de transmissão da malária, aproximadamente um terço vive em regiões onde os vetores são resistentes aos inseticidas (Agarwal, 1978).

As espécies de *Anopheles,* por estarem diretamente relacionadas com a transmissão da malária, têm sido estudadas sob diversos aspectos. Uma vasta literatura foi acumulada sobre sistemática, fisiologia, ecologia, genética e comportamento. Os estudos em genética, nos últimos anos, foram intensificados, particularmente os relacionados com a análise de espécies crípticas, controle por agentes químicos e genéticos, resistência aos inseticidas e citogenética; esta última, provavelmente, em decorrência de sua aplicação na citodeterminação de espécies crípticas, permitindo separar espécies vetoras de não vetoras. Amplas revisões, abordando os aspectos mencionados, podem ser encontradas em: Bates (1949); Kitzmiller (1953, 1959, 1963, 1967, 1976, 1977); Kitzmiller *et al.* (1967); Mattingly (1969); Georghiou (1969); Brown & Pal (1971); Coluzzi & Kitzmiller (1975) e White *et al.* (1975).

Em *Anopheles,* como em outros mosquitos *(Aedes* e *Culex),* foram descritos complexos de espécies crípticas (Rozeboom & Kitzmiller, 1958; Kitzmiller, 1959) e o reconheci-

---

(*) — Trabalho apresentado na 31.ª Reunião Anual da Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência (SBPC) à Mesa Redonda sobre "Genética e Ecologia", promovida pela Sociedade Brasileira de Genética. Fortaleza, julho de 1979.

Este trabalho é o primeiro de uma série, cujas pesquisas foram financiadas pelo CNPq e pela FAPESP.

(**) — Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas — UNESP, São José do Rio Preto, SP.

mento dos membros desses complexos se reveste de grande importância na epidemiologia, pois permite conhecer o papel de cada espécie na transmissão da malária. Um exemplo desse fato é o que ocorre com as espécies do complexo *Anopheles maculipennis.* O reconhecimento dos membros desse complexo permitiu explicar porque a malária era endêmica em alguns países da Europa e ausente em outros onde o "vetor" *Anopheles maculipennis,* normalmente ocorria.

Neste trabalho, são discutidos, sumariamente, dados relativos a diferenças cromossômicas, resultantes de inversões paracêntricas, existentes entre espécies e entre populações de *Anopheles,* e também alguns aspectos morfológicos, ecológicos e comportamentais. São incluídos o complexo *A. maculipennis* do subgênero *Cellia* e três espécies do subgênero *Nyssorhynchus (Anopheles darlingi, A. nuneztovari* e *A. albitarsis).* Os dois primeiros, foram aqui incluídos por se tratarem de dois grupos extensivamente analisados do ponto de vista cromossômico e quanto aos aspectos acima mencionados. Além disso, os primeiros estudos cromossômicos em *Anopheles* foram realizados em espécies do complexo *maculipennis* e, ainda, segundo Coluzzi & Kitzmiller (1975), a genética de anofelinos iniciou-se com a descoberta das espécies crípticas neste último complexo. As três espécies do subgênero *Nyssorhynchus* foram incluídas por serem importantes vetores da malária na América do Sul e conhecidas cromossomicamente.

Complexo **Anopheles maculipennis**

Os estudos em espécies paleárticas do complexo *maculipennis* evidenciaram que o "vetor" *Anopheles maculipennis* compreende, na realidade, um grupo de espécies crípticas: *Anopheles labranchiae labranchiae, A. 1. atroparvus, A. messeae, A. sacharovi, A. maculipennis, A. melanoon melanoon* e *A. m. subalpinus* (Kitzmiller, 1959; Kitzmiller *et al.,* 1967).

Antes de serem identificados como espécies, os sete componentes do complexo *maculipennis* foram classificados como raças ecológicas, diferenciáveis quanto à cor dos ovos e flutuadores (Falleroni, 1926) e quanto à característica ecológica (Missiroli, 1939; Bates, 1940). Cruzamento entre as sete "raças" mostraram diferentes graus na capacidade de cruzarem-se, fluxo gênico entre elas reduzido ou ausente.

Embora diferenças ecológicas, morfológicas e no grau de isolamento reprodutivo existissem entre as diferentes "raças", as fêmeas e machos adultos e larvas não eram identifidos morfologicamente. Conclui-se então, que *Anopheles maculipennis* — o mosquito transmissor da malária na Europa — constituía um complexo de espécies crípticas, das quais algumas eram vetores da malária e outras não (Kitzmiller *et al.,* 1967).

Os trabalhos de Frizzi (1947, 1949, 1951, 1952, 1953) mostraram, pela análise dos cromossomos das glândulas salivares, inversões no cromossomo X e no cromossomo três que permitem o reconhecimento de espécies do grupo. O autor considerou *Anopheles atroparvus* como arranjo padrão e realizou um estudo comparativo com os arranjos apresentados pelos demais componentes do complexo. Os resultados podem ser assim resumidos: *labranchiae* apresenta o arranjo padrão encontrado em *atroparvus* para todos os cromossomos; *maculipennis* e *subalpinus* mostraram o arranjo padrão para o cromossomo X e 2, e podem ser diferenciadas de *atroparvus* por uma inversão no cromossomo 3R (regiões 29-33). Esta mesma inversão ocorre no 3R de *messeae* que mostra também uma longa inversão localizada no X, a qual permite diferenciá-lo do X de *atroparvus.* Em *sacharovi,* também, ocorre uma inversão no cromossomo 3, porém no braço 3L, e uma no cromossomo X, que é menor em relação à de *messeae.*

Assim, quanto ao cromossomo X, *atroparvus, labranchiae, maculipennis* e *subalpinus* apresentam o arranjo padrão; *sacharovi* pode ser diferenciada das demais por uma pequena inversão e *messeae* por uma longa inversão. Em relação ao cromossomo 3, *labranchiae* e *atroparvus* apresentam o arranjo padrão; *maculipennis; subalpinus* e *messeae* são diferenciadas de *atroparvus* por uma inversão no cromossomo 3R e *sacharovi* por uma inversão no

3L (Kitzmiller, 1959; Kitzmiller *et al.*, 1967). Mais recentemente, *Anopheles messeae* foi estudada por Kabanova *et al.* (1972, 1973) que descreveram inversões também nos cromossomos 2R e 3L.

Os estudos em espécies norte-americanas, do complexo *maculipennis*, também mostraram diferenças cromossômicas entre as mesmas. As formas neárticas desse complexo apresentam diferenciação morfológica maior do que as espécies paleárticas. A distribuição geográfica de membros do complexo é bem marcada, assim como as preferências ecológicas (Kitzmiller, 1959, 1966; Kitzmiller *et al.*, 1967). Kitzmiller (1959) admitiu que, provavelmente, o isolamento geográfico tenha sido o mais importante fator no processo evolutivo das espécies deste complexo.

Com base em características morfológicas, quatro espécies norte-americanas são consideradas no complexo *maculipennis: Anopheles occidentalis, A. freeborni, A. earlei* e *A. aztecus* (Kitzmiller, 1976, 1977). Estas espécies são geralmente alopátricas e diferenças ecológicas e fisiológicas podem ser observadas entre elas. A análise da constituição cromossômica mostrou que cada espécie apresenta o cromossomo X com seqüência específica, em decorrência de rearranjos. Rearranjos também foram observados nos autossomos, existindo, porém, regiões homólogas. Estas regiões se localizam nas extremidades proximais e distais dos quatro braços autossômicos e os rearranjos nos segmentos intermediários dos mesmos.

Kitzmiller (1976, 1977) considerou ainda como integrantes do complexo *maculipennis* as espécies norte-americanas: *Anopheles crucians, A. bradleyi, A. punctipennis, A. perplexens, A. atropos, A. quadrimaculatus* e *A. walkeri*. Nessas espécies também ocorreram rearranjos, tanto no cromossomo X quanto nos autossomos, sendo que, no cromossomo X, a seqüência é exclusiva de cada espécie. Diferenças entre as espécies podem ser verificadas pela associação dos diferentes arranjos (Kitzmiller, 1976, 1977).

A comparação da constituição cromossômica das espécies do complexo *maculipennis* neárticas e paleárticas mostram que os rearranjos nos autossomos ocorrem, principalmente, no cromossomo 3 nas primeiras e, nas paleárticas, as inversões são mais freqüentes no cromossomo 2. Também existem diferenças no grau e extensão do polimorfismo cromossômico. As espécies neárticas mostram um alto grau de polimorfismo, especialmente *Anopheles punctipennis*, na qual muitas inversões são encontradas em diferentes populações.

Complexo **Anopheles gambiae**

No complexo *Anopheles gambiae* as diferenças cromossômicas observadas entre as populações foram fundamentais para a identificação das espécies que o compõem. Neste complexo, as diferenças morfológicas entre as espécies são mínimas ou inexistentes e o reconhecimento das mesmas é feito com base no arranjo dos cromossomos politênicos (Coluzzi, 1966; Coluzzi & Sabatini, 1967, 1968a, b, 1969a, b; Davidson & Chalkley, 1970; Davidson & Hunt, 1973). Para Kitzmiller (1976, 1977), esta forma de reconhecimento das espécies se constitui no avanço mais significativo da genética de mosquitos, na última década. A citodeterminação das espécies desse complexo permitiu, em associação com dados ecológicos, fisiológicos e comportamentais, estabelecer a distribuição geográfica das mesmas e conhecer suas relações com a transmissão da malária, em diferentes regiões da África onde ela é endêmica.

Atualmente, o complexo *Anopheles gambiae* está constituído de seis espécies crípticas, sendo que duas se desenvolvem em água salgada, *A. melas* e *A. merus*, e quatro que se desenvolvem em água doce, denominadas *Anopheles gambiae*, espécies *A, B, C* e *D* (Davidson *et al.*, 1967; White *et al.*, 1975).

Em relação à distribuição geográfica do complexo na África, as duas espécies de água salgada são alopátricas, sendo *A. melas* encontrada no oeste e *A. merus* no leste do continente africano. A primeira, desde o Senegal ao Congo e, a segunda, da Somália a Natal e ilhas Maurício. Quanto às espécies de água doce, *A* e *B* têm ampla distribuição geográfica, ocorrendo na maior parte do continente

africano e suas ilhas e no sudoeste da península Arábica. A espécie *C* tem uma distribuição menor em relação às espécies *A* e *B*, ocorrendo apenas no sudeste da África, na Etiópia, Pemba, Rodésia, Suazilândia, Moçambique, Zâmbia e Zanzibar (Davidson *et al.*, 1967; Service, 1970). A espécie *D* foi registrada em Uganda (White *et al.*, 1975).

Anteriormente aos estudos de Davidson sobre hibridação em *Anopheles gambiae*, os quais permitiram verificar que esta espécie constitui, efetivamente, um complexo de espécies crípticas, *A. gambiae*, como *A. maculipennis*, era considerada uma espécie problema. Ela estava associada à transmissão da malária em determinadas regiões da África, com evidentes diferenças ecológicas e de comportamento. Foi necessário, então, diferenciar as formas transmissoras das não transmissoras e respectivas distribuições geográficas Inicialmente, a identificação era realizada por meio de cruzamentos com formas conhecidas, mantidas em laboratório, e pela análise posterior da geração F_1. Um método trabalhoso, que dispendia muito tempo (30 a 40 dias) e que só podia ser realizado em laboratórios que mantinham as formas já conhecidas.

Entretanto, após os trabalhos de Coluzzi (1966), Coluzzi & Sabatini (1967, 1968a, b, 1969a, b), Davidson & White (1972), Hunt (1972), Davidson & Hunt (1973), as espécies do complexo puderam ser reconhecidas pela análise do padrão de bandas dos cromossomos salivares de larvas e pela análise do padrão dos cromossomos politênicos das células nutritivas de ovários de fêmeas adultas. A verificação deste último proporcionou um método direto e relativamente rápido para identificação dos adultos. Conseqüentemente, foi estabelecida a distribuição geográfica das espécies do complexo, nas diferentes regiões da África, pela combinação de dados cromossômicos, ecológicos, morfológicos, fisiológicos e de hibridação. Também pôde ser analisado o papel de cada espécie na transmissão da malária.

A análise de caracteres morfológicos dos membros do complexo *Anopheles gambiae* revelou que as espécies de água salgada, *Anopheles melas* e *A. merus*, que podem ser separadas das de água doce por teste de salinidade (Muirhead-Thomson, 1951) e também por teste de hibridação, apresentam caracteres morfológicos que permitem identificá-las (Coluzzi, 1964; Davidson *et al.*, 1967). As espécies de água doce, no entanto, não são diferenciadas morfologicamente. Os testes de hibridação, realizados por Davidson (1962, 1964) e Davidson & Jackson (1962) demonstraram tratar-se de, pelo menos, três espécies crípticas, reprodutivamente isoladas e designadas: espécies *A*, *B* e *C*. Um grande número de caracteres biométricos dessas espécies foi analisado e somente algumas características, de aplicação prática restrita, permitem distinguir populações e identificar uma proporção muito pequena de indivíduos nos limites extremos de variação (Coluzzi, 1964; Davidson *et al.*, 1967; Ismail & Hammoud, 1968; Chauvet *et al.* 1969; Zahar *et al.*, 1970).

As espécies *A*, *B* e *C* foram reconhecidas pelo arranjo das bandas do cromossomo X (Coluzzi, 1966; Coluzzi & Sabatini, 1967, 1968a, 1969a). O braço longo desse cromossomo apresenta diferentes padrões nas três espécies, em decorrência de inversões que se fixaram no mesmo. O cromossomo X da espécie *C*, tomado como arranjo padrão e comparado com o da espécie *B*, mostra que ocorreram rearranjos entre essas duas espécies, envolvendo as zonas centrais 2, 3 e 4, enquanto as zonas 1 e 5 permaneceram praticamente inalteradas. Pelo menos, três inversões diferenciam as espécies *C* e *B* sendo duas superpostas e outra incluída. Os limites dessas inversões, de acordo com o mapa da espécie *B*, abrangem as secções 2C - 3A, 2B - 2A e 4B - 3B nas zonas referidas. As diferenças entre as espécies *A* e *C* envolvem, essencialmente, uma longa inversão que, de acordo com o mapa da espécie C, abrange as secções 1C - 4B. Entre as espécies *A* e *B*, as diferenciações são resultantes de rearranjos múltiplos que ocorreram entre os cromossomos X de ambas. Os cromossomos X das espécies de água salgada também apresentam rearranjos que permitem diferenciá-los, sendo que o padrão de *A. merus* assemelha-se mais ao da espécie *A* e o de *A. melas*, ao da espécie *C*.

A diferenciação entre *A. merus, A. melas* e as espécies *A, B* e *C,* é realizada por meio de inversões localizadas no autossomo 2R. Neste cromossomo, em *A. merus,* são encontradas duas inversões superpostas que permitem diferenciá-la das espécies *A* e *C.* No mesmo cromossomo, em *A. melas,* são encontradas três inversões que permitem diferenciá-la da espécie *B,* sendo, duas comuns às espécies *A* e *C* e a terceira exclusiva de *A. melas. Anopheles merus* e *A. melas* podem ser diferenciadas uma da outra, por arranjos no cromossomo 3L. Na primeira, aparentemente foi fixado, neste cromossomo, o arranjo padrão das espécies *A* e *B* e na segunda, uma inversão que também ocorre na espécie *C.*

Finalmente, *A. melas* pode ser diferenciada dos demais membros do complexo *gambiae* por uma inversão exclusiva no cromossomo 3R e por rearranjos da parte heterocromática do cromossomo X (Coluzzi & Sabatini, 1968b, 1969b).

O sexto membro do complexo *gambiae* — espécie *D* — foi identificado posteriormente (McCrae *et al.,* 1970; Davidson & White, 1972; Hunt, 1972; Davidson & Hunt, 1973), pela análise dos cromossomos politênicos de células nutritivas de ovários. Esta espécie tem o cromossomo X semelhante ao padrão da espécie *C* e isto permite diferenciá-la das espécies *A* e *B.* Também os autossomos apresentam rearranjos que a separa de outros membros do grupo. Testes de hibridação mostraram incompatibilidade reprodutiva em relação aos cinco membros do complexo.

Os dados acima mencionados evidenciam que no processo evolutivo das espécies do complexo *Anopheles gambiae* ocorreram alterações cromossômicas, as quais permitem diferenciá-las. Também ocorreram mudanças morfológicas, ecológicas e comportamentais, mais evidentes nas espécies de água salgada — *A. merus* e *A. melas;* nas espécies de água doce *A, B* e *C* essas diferenças são menos acentuadas. Assim, a espécie *C* é marcadamente zoofílica e exofílica, tendo pouca ou nenhuma importância como vetor da malária no homem. Em contrapartida, as espécies *A* e B, que freqüentemente são encontradas em associações simpátricas, são consideradas os vetores primários da malária no homem (White, 1971). Também existem evidências de que a espécie *A* teria capacidade vetorial maior do que a espécie *B* (Coz & Hamon, 1964; Chauvet, 1969; Coz, 1973). Na Rodésia, a espécie *C* prevalece em áreas que parecem ser marginais às espécies *A* e *B,* indicando possivelmente, importante divergência no ecótipo. Embora as espécies *A* e *B* sejam simpátricas em grande parte da África, a espécie *A* é mais abundante em florestas úmidas e a espécie *B* em zonas sub-desérticas (Carnevale, 1972). A morfologia da espermateca das espécies *A* e *B* foi estudada por Clarke (1970), o qual ressaltou que, provavelmente, constitua o melhor caráter para distinção das duas espécies.

SUBGÊNERO **Nyssorhynchus**

Os estudos em espécies do subgênero *Nyssorhynchus* do continente sul-americano mostraram que diferentes populações dessas espécies apresentam diferenciação cromossômica. Kreutzer *et al.* (1972) analisaram o polimorfismo cromossômico de *Anopheles darlingi,* importante vetor da malária na América do Sul. Foram estudadas: uma população do norte (Manaus-AM) e outra do Sul (Araraquara-SP) e descritas nove inversões, sendo uma no cromossomo X, três no 2R, uma no 2L e duas em cada um dos cromossomos 3R e 3L. A população do norte é altamente polimórfica quando comparada com a população do sul e cerca de 90% dos indivíduos analisados da população do norte eram heterozigotos para uma ou mais inversões. A inversão no cromossomo 2L constitui um arranjo complexo, possivelmente resultante de duas inversões superpostas, que pode, aparentemente, ser utilizada para separar as populações do norte e do sul. Também, determinados arranjos dos demais autossomos e do cromossomo X são mais freqüentes na população do norte e outros são mais freqüentes na população do sul. *Anopheles darlingi* é um vetor muito eficiente da malária na América do Sul. Admite-se que o alto grau de polimorfismo cromossômico dessa espécie constitua o fator que, provavelmente,

permite sua ampla distribuição geográfica, sua versatilidade ecológica e sua capacidade vetorial sob diferentes condições.

Anopheles nuneztovari apresenta ampla distribuição geográfica na América do Sul, ocorrendo no Brasil (bacia amazônica), Guiana, Guiana Francesa, Suriname, Venezuela, Colômbia, Equador, Peru e Bolívia. Os estudos em populações de *A. nuneztovari* de diferentes localidades mostraram que esta espécie apresenta diferentes capacidades em tornar-se vetor da malária, ao longo da sua área de distribuição geográfica. *Anopheles nuneztovari* é considerada vetor em determinadas áreas do oeste da Venezuela e norte da Colômbia e não vetor nas demais localidades (Gabaldon & Guerrero, 1959; Elliott, 1968, 1972). Além disso, ocorre variação considerável no comportamento exofílico e endofílico, conforme mostram os dados de Deane *et al.* (1948). Gabaldon & Guerrero (1959), Elliott (1968, 1972), Gabaldon (1969), Rey & Renjifo (1974) e Palacios Fraire (1975). Elliott (1968, 1972), com base em evidências epidemiológicas e nos padrões de comportamento, sugeriu que *A. nuneztovari* seja constituída de, pelo menos, duas espécies crípticas, com características próprias. A primeira, ocorrendo no Brasil, Suriname, Equador, Bolívia e Peru, pica preferencialmente animais ao por do sol e geralmente fora das casas; a segunda, considerada vetor da malária no homem, ocorre em determinadas áreas do oeste da Venezuela e norte da Colômbia e pica principalmente, dentro das casas, tarde da noite. As duas populações — vetoras e não vetoras, aparentemente, podem ser simpátricas em determinadas áreas das duas localidades de transmissão da malária.

Kitzmiller *et al.* (1973) estudaram a constituição cromossômica de populações de *Anopheles nuneztovari* procedentes de três localidades do Brasil, duas da Venezuela e uma da Colômbia. Verificaram que as populações da Venezuela e Colômbia, transmissoras da malária, podem ser distinguidas da população do Brasil, não transmissora, por um arranjo no cromossomo X. Este cromossomo da população Venezuelana-Colombiana apresenta uma inversão no estado homozigoto (secções 1C — 2C), quando comparado com o cromossomo X da população brasileira, considerado padrão. As diferenças existentes nos autossomos não são suficientes para distinguir as populações. O arranjo do cromossomo X proporciona, até o momento, o único meio seguro para distinguir as populações vetoras das não vetoras. Amostras de ambas as áreas são indistinguíveis morfologicamente e o comportamento apresenta acentuada variação. Os estudos de hibridação entre as duas populações não têm mostrado resultados positivos (Kitzmiller, 1977).

Nos estudos cromossômicos em *Anopheles albitarsis*, foram analisadas amostras provenientes do Brasil, Venezuela e Colômbia (Kreutzer *et al.*, 1976). Identificaram três populações que podem ser reconhecidas cromossomicamente, mas que não apresentam diferenças morfológicas. Duas dessas populações ocorrem no Brasil — B_1 e B_2, a partir de Manaus, para o leste e atingindo o Rio de Janeiro, no sul, e a terceira-C, na Venezuela e Colômbia. Cada população apresenta o cromossomo X com seqüência gênica específica e a identificação das populações, apenas pelo arranjo desse cromossomo, pode ser realizada com uma probabilidade de acerto de 98%. A população B_1, em relação à seqüência padrão para a espécie, apresenta três inversões, sendo uma no cromossomo X (Xa) e duas nos autossomos 2R e 3R (2Rf e 3Ra). A população B_2 pode ser diferenciada da população B_1 por duas inversões no cromossomo X (Xb e Xc) e por dez nos autossomos, sendo quatro no 2R (2Ra, c, e, g) e duas em cada um dos cromossomos 2L (2La, c), 3R (3Rb, e) e 3L (3La, b). A população C apresenta no cromossomo X a inversão Xa, que também é encontrada em B_1, porém, em C, esta inversão parece ter-se fixado enquanto que em B_1 o arranjo padrão é o mais freqüente. Nos autossomos, a população C apresenta três inversões no cromossomo dois (2Rb, 2Rd, 2Lb) e três no cromossomo 3, a saber, 3Rd, 3Re, 3Lf, que permitem diferenciá-la da população B_1, com a qual apresenta maior proximidade. Foi admitido que o fluxo gênico entre essas populações é muito baixo, pois apenas duas inversões das 21 verificadas ocorrem em duas populações (B_1 e C). Foi admitida também a inexistência de hibri-

dação entre as populações B_1 e B_2, que são simpátricas, pois nenhuma inversão foi comum às duas.

Além das espécies aqui citadas, outras espécies de *Anopheles* foram objeto de extensivos estudos cromossômicos e os resultados estão sumarizados em duas excelentes revisões de Kitzmiller (uma ampla de 1976 e outra de 1977).

Finalmente, o polimorfismo cromossômico é muito freqüente em espécies de *Anopheles* e sua análise é de grande interesse, pois, além de possibilitar o reconhecimento de espécies crípticas, permite entender os mecanismos evolutivos que operam em populações naturais. Além disso, o seu estudo, em espécies transmissoras da malária, podem fornecer elementos que permitam correlacionar a presença dos rearranjos cromossômicos com a capacidade vetorial da espécie.

Agradecimentos

Somos gratos à Dra. Hermione Elly Melara de Campos Bicudo pela leitura do manuscrito, críticas e sugestões e ao Dr. Carlos Daghlian pela revisão do summary.

Summary

This is a discussion of data related to the chromosome constitution of species and populations of **Anopheles** and also of some aspects related to morphological, ecological and behavioral characters. Special attention was given to the chromosome differences both among species and populations resulting from rearrangements by paracentric inversions, detected by the analysis of band pattern of polytene chromosomes. Data related to species of the complexes **Anopheles maculipennis** and **Anopheles gambiae**, and three species of the subgenus **Nyssorhynchus** — **Anopheles darlingi**, **Anopheles nuneztovari** and **Anopheles albitarsis** were briefly reviewed.

Bibliografia

Agarwal, A.
1978 — Malaria makes a comeback. **New Scientist**, 77(1088) : 274-277.

Bates, M.
1940 — The nomenclature and taxonomic status of the mosquitoes of the **Anopheles maculipennis** complex. **Ann. Ent. Soc. Amer.**, 33 : 343-356.
1949 — **The natural history of mosquitoes**. New York, Macmillan.

Brown, A.W.A. & Pal, R.
1971 — Insecticide resistance in arthropods. **World Health Organization, Monagr. Ser. n.º 38**, 491 pp.

Carnevale, P.
1972 — Epidémiologie du paludisme humain en République Populaire du Congo. I. Le complexe **Anopheles gambiae** dans la région brazzavilloise. **Cah. ORSTOM, Sér. Ent. Méd. Parasit.**, 10 : 281-286.

Chauvet, G.
1969 — Répartition et écologie du complexe **Anopheles gambiae** à Madagascar. **Cah. ORSTOM, Sér. Ent. Méd. Parasit.**, 7 : 235-275.

Chauvet, G.; Davidson, G. & Dejardin, J.
1969 — Valideté d'une méthode chétotaxique de distinction des larves des espèces A et B du complexe **Anopheles gambiae** Giles à Madagascar. **Cah. ORSTOM, Sér. Ent. Méd. Parasit.**, 7 : 51.

Clarke, J.L.
1970 — The potential use of the spermatheca in the separation of species A and B females of the **Anopheles gambiae** complex in northen Nigeria. **WHO/Mal/70.726**.

Coluzzi, M.
1964 — Morphological divergences in the **Anopheles gambiae** complex. **Riv. Malar.**, 43 : 197-232.
1966 — Osservazioni comparative sul cromossoma X nelle specie A e B del complesso **Anopheles gambiae. Atti Accad. Naz. Lincei, Cl. Sci. Fis. Mat. Natur. Rend.**, 40 : 671-678

Coluzzi, M. & Kitzmiller, J.B.
1975 — Anopheleline mosquitoes. In: **Handbook of Genetics** (R.C. King. ed.) Vol. 3, Chapter 12, pp. 289-309. New York, Plenum.

Coluzzi, M. & Sabatini, A.
1967 — Cytogenetic observations on species A and B of the **Anopheles gambiae** complex. **Parassitologia**, 9 : 73-88.
1968a — Cytogenetic observations on species C of the **Anopheles gambiae** complex. **Parassitologia**, 10 : 155-165.
1968b — Cytogenetic observations on species C, **A. merus** and **A. melas** of the **Anopheles gambiae** complex. **WHO/MAL**/68.674 — **WHO/VBC**/68.111.
1969a — Osservazioni citogenetiche sul complesso **Anopheles gambiae. Parassitologia**, 11 : 111.
1969b — Cytogenetic observations on the salt water species, **Anopheles merus** and **Anopheles melas** of the gambiae complex. **Parassitology**, 11 : 177-187.

Coz, J.

1973 — Contribution à l'étude du complexe **Anopheles gambiae.** Répartition géographique et saisonière en Afrique de l'Ouest. **Cah. ORSTOM, Sér. Ent. Méd. Parasit.,** 11 : 3-31.

Coz, J. & Hamon, J.

1964 — Le complexe **Anopheles gambiae** en Afrique occidentale. **Riv. Malariol.,** 43 : 233-244.

Davidson, G.

1962 — Anopheles gambiae complex. **Nature** 196 : 907.

1964 — The five mating-types in the **Anopheles gambiae** complex. **Riv. Malar.,** 43 : 167-183.

Davidson, G. & Chalkley, J.

1970 — Cytotaxonomy. **Trans. Roy Soc. Trop. Med. Hyg.** 64 : 26-27.

Davidson, G. & Hunt, R.H.

1973 — The crossing and chromosome characteristics of a new sixth species in the **Anopheles gambiae** complex. **Parassitologia,** 15 : 121-128.

Davidson, G. & Jackson, C.E.

1962 — Incipient speciation in **Anopheles gambiae** Giles. **Bull. Wld. Hlth. Org.,** 27 : 303-305.

Davidson, G.; Patterson, H.E.; Coluzzi, M.; Mason, G.F. & Micks, D.W.

1967 — The **Anopheles gambiae** complex. In: **Genetics of Insect Vectors of Disease** (J.W. Wright and R. Pal, eds.), pp. 211-250. Elsevier, Amsterdam.

Davidson, G. & White, G.B.

1972 — The crossing characteristics of a new sixth species in the **Anopheles gambiae** complex. **Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.** 66 : 531-532.

Deane, L.M.; Causey, O.R. & Deane, M.P.

1948 — Notas sobre a distribuição e a biologia dos Anofelinos das regiões Nordestinas e Amazônica do Brasil. **Rev. Serv. Esp. Saúde Pub.,** 1 : 827-965.

Elliott, R.

1968 — Studies on man-vector contact in some malarious areas in Colombia. **Bull. Wld. Hlth. Org.,** 38 : 239-253.

1972 — The influence of Vector Behaviour on Malaria Transmissor. **Am. J. Trop. Med. Hyg.,** 21 : 755-763.

Falleroni, D.

1926 — Fauna anofelica italiana e suo "habitat". **Rev. Malariol.,** 5 : 553-593.

Frizzi, G.

1947 — Cromosomi salivari in **Anopheles maculipennis. Sci. genet. (Torino),** 3 : 67.

1949 — Genetica di popolazione in **Anopheles maculipennis,** Studi preliminari sui riordinamenti cromosomico del gruppo. **Ricerca Scient.,** 19 : 544.

1951 — Dimorfismo cromosomico in **Anopheles maculipennis messeae. Sci. Gent. (Torino),** 4 : 79.

1952 — Nuovi contributi e prospettive di ricerca nel gruppo **Anopheles maculipennis** in base allo studio del dimorfismo cromosomico (ordinamento ad x invertito e tipico) nel **messeae. Symp. genet.,** 3 : 231.

1953 — Étude cytogénétique **d'Anopheles maculipennis** en Italie. **Bull. Wld. Hlth. Org.,** 9 : 335.

Gabaldon, A.

1969 — Global malaria erradication: changes of strategy and future outlook. **Am. J. Trop. Med. Hyg.,** 18 : 641-656.

Gabaldon, A. & Guerrero, L.

1959 — An attempt to eradicate by the weekly administration of pyrimethamine in areas of out-of-doors transmission in Venezuela. **Am. J. Trop. Med. Hyg..** 8 : 433-439.

Georghiou, G.P.

1969 — Genetics of resistance to insecticides in houseflies and mosquitoes. **Exp. Parasitol.,** 26 : 224-225.

Hunt, R.H.

1972 — Cytological studies on a new member of the **Anopheles gambiae** complex. **Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.,** 66 : 532.

Ismail, I.A.H. & Hammound, E.I.

1968 — The use of coeloconic sensillae on the female antenna in differentiating the members of the **Anopheles gambiae** Giles complex. **Bull. Wld. Hlth. Org.,** 38 : 114.

Kabanova, V.M.; Kartashova, N.N. & Stegniy, V.N.

1972 — Karyological investigation of natural populations of malarial mosquitoes in the middle Ob river. II. The chromosome polymorphism of **Anopheles maculipennis messeae. Tsitologiya,** 14 : 1027-1033.

Kabanova, V.M.; Stegniy, V.N. & Luzhkova, A.G.

1973 — Seasonal dynamics of inversion polymorphism in a natural population of the malaria mosquito **Anopheles messeae** (Diptera: Culicidae). **Genetika,** 9 : 78-82.

Kitzmiller, J.B.

1953 — Mosquito Genetics and Cytogenetics. **Rev. Bras. Malariol. e Doenças Tropicais,** 5 : 285-359.

1959 — Race formation and speciation in mosquitoes. **Cold. Spr. Harb. Symp. quant. Biol.,** 24 : 161-165.

1963 — Mosquito cytogenetics. **Bull. Wld. Hlth. Org.**, 29 : 345.

1966 — Chromosomal relationships in North American anopheline mosquitoes. **Symp. Genet. Biol. Ital.**, 13 : 473-484.

1967 — Mosquito cytogenetics. **In: Gentics of Insect Vectors of Disease** (J.W. Wright and R. Pal, eds.), pp. 133-150. Elsevier, Amsterdam.

1976 — Genetics, cytogenetics and evolution of mosquitoes. **Advances in Genetics**. 18 : 315-433.

1977 — Chromosomal differences among species of **Anopheles** mosquitoes. **Mosquito Systematics**, 9 : 112-122.

KITZMILLER, J.B.; FRIZZI, G. & BAKER, R.H.

1967 — Evolution and speciation within the **maculipennis** complex of the genus **Anopheles**. In: **Genetics of Insect Vectors of Disease** (J.W. Wright and R. Pal. eds.), pp. 151-210. Elsevier, Amsterdam.

KITZMILLER, J.B.; KREUTZER, R.D. & TALLAFERRO, E.

1973 — Chromosomal differences in populations of **Anopheles nuneztovari. Bull. Wld. Hlth. Org.**, 48 : 435-455.

KREUTZER, R.D.; KITZMILLER, J.B. & FERREIRA, E.

1972 — Inversion polymorphism in the salivary gland chromosomes of **Anopheles darlingi** Root. **Mosquito News**, 32 : 555-565.

KREUTZER, R.D.; KITZMILLER, J.B. & RABBANI, M.G.

1976 — Cytogenetically distinguishable sympatric and allopatric populations of the mosquito **Anopheles albitarsis. Acta Amazonica**, 6(4) : 473-481.

MATTINGLY, P.F.

1969 — **The Biology of mosquito-Borne Disease.** London, Allen & Unwin.

MACCRAE, A.W.R.; SSENKUBUGE, Y.; KITAMA, A. & SSAKU, C.

1970 — Studies on the **Anopheles gambiae** species complex. In: **East African Virus Institute Report for 1969**, Nairobi, East African Communyty Printer.

MISSIROLI, A.

1939 — The varietes of **Anopheles maculipennis** and the malaria problem in Italy. **Verh. VII Int. Kongr. Estomol. 1938.** 3 : 1619-1640.

MUIRHEAD-THOMSON, R.C.

1951 — Studies on salt-water and fresh-water **Anopheles gambiae** on the East African coast. **Bull. Ent. Res.**, 41 : 487-502.

PALACIOS FRAIRE, S.

1975 — Analysis of the principal problems impeding normal development malaria eradication programs. **PAHO Bull.**, 9 : 283-294.

REY, H. & RENJIFO, S.

1974 — **Anopheles (N) nuneztovari** infectado en la naturaleza con **Plasmodium** sp. **Cespedesia**, 3 : 255-268.

ROZEBOOM, L.E. & KITZMILLER, J.B.

1958 — Hybridization and speciation in mosquitoes. **Ann. Rev. Ent.**, 3 : 231-248.

SERVICE, M.W.

1970 — Ecological notes on species A and B of the **Anopheles gambiae** complex in the Kisumu area of Kenya. **Bull. Ent. Res.**, 60 : 105-108.

WERNSDORFER, W.H.

1976 — Malaria. **World Health Organization, TDR/WP**/76.6.

WHITE, G.B.

1971 — Chromosomal evidence for natural interspecific hybridization by mosquitoes of the **Anopheles gambiae** complex. **Nature**, 231 : 184-185.

WHITE, G.B.; COLUZZI, M. & ZAHAR, A.R.

1975 — Review of cytogenetic studies on anopheline vectors of malaria. **WHO/MAL**/75.849 — **WHO/VBC**/75.538.

WHORLD HEALTH ORGANIZATION

1959 — **WHO/MAL**/224 — **WHO/Insecticides**/95.

ZAHAR, A.R.; HILLS, M. & DAVIDSON, G.

1970 — An attempt to group freshwater species of the **Anopheles gambiae** complex by some morphological larval and adult characters. **Parassitologia**, 12 : 31.

(Aceito para publicação em 28/02/80).