

ASPECTOS ETOLÓGICOS NA SOBREVIVÊNCIA
DOS CARAMUJOS VETORES DA XISTOSOMOSE
AO TRATAMENTO COM MOLUSCICIDAS

OTÁVIO S. PIERI
PEDRO JURBERG

Um levantamento dos fatores comportamentais considerados de importância para a sobrevivência dos caramujos vetores da xistosomose aos moluscicidas permitiu caracterizar como tendo função presumivelmente protetora: retração na concha, afastamento de locais dessecados, saída da água, enterramento e afastamento de agentes tóxicos. A partir da constatação de que as evidências disponíveis até agora pouco esclarecimento dão sobre a natureza dos mecanismos deflagadores de tais comportamentos e seu valor adaptativo em si, enfatizou-se a necessidade de um enfoque etológico para a descrição e análise dos aspectos pertinentes.

Nas recomendações dos órgãos internacionais de saúde pública sobre o controle dos moluscos vetores da xistosomose através da aplicação de produtos tóxicos nos criadouros, os aspectos comportamentais têm recebido atenção particular (World Health Organization, 1965; Ritchie, 1973). Ênfase especial é dada à possibilidade de os caramujos escaparem aos moluscicidas graças a comportamentos de proteção, quais sejam, aqueles capazes de contribuir para a sobrevivência, quer diminuindo a probabilidade de ser o indivíduo atingido quando da aplicação do produto, quer proporcionando uma redução dos efeitos tóxicos no indivíduo já atingido. A importância epidemiológica de tais padrões de comportamento estaria no fato de que uns poucos sobreviventes às aplicações de moluscicidas bastariam para promover o repovoamento dos criadouros, com retorno das condições propícias (Paraense, 1972).

O presente trabalho visa a levantar as principais evidências obtidas até agora sobre a natureza e o papel das variáveis comportamentais envolvidas e enfatizar a necessidade de uma abordagem etológica para o esclarecimento das relações pertinentes.

Trabalho realizado com auxílio do CNPq a O.S.P. (Proc. nº 30.0070/79)

Este trabalho é uma adaptação de parte da tese de mestrado apresentada por um dos autores (O.S.P.) à PUC/RJ e foi realizado no Laboratório de Comportamento Animal do Instituto Oswaldo Cruz – Caixa Postal 926 – 20000 – Rio de Janeiro – e no Laboratório de Comportamento Animal do Instituto de Psicologia e Comunicação Social da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Recebido para publicação em 15 de julho de 1980.

Dentre os padrões de comportamento aos quais é atribuída uma função protetora em relação aos moluscidas, destacam-se: retração na concha, afastamento de locais dessecados, saída da água, enterramento e afastamento de agentes tóxicos.

1. *Retração na concha*

A retração da massa cefalopodal na concha constitui uma resposta reflexa generalizada nos gastrópodos, diante de alterações bruscas e intensas no ambiente (Pelseneer, 1935). Em *Biomphalaria glabrata*, isso pode ocorrer na presença de substâncias tóxicas, dependendo de sua natureza e concentração (Harry & Aldrich, 1963; Cheng & Sullivan, 1973). Há óbvias razões para atribuir a esse comportamento certo valor de proteção, principalmente tendo-se em conta que um moluscida largamente empregado como o sulfato de cobre exerce sua ação letal através do epitélio do molusco (Sullivan & Cheng, 1976). O indivíduo retraído na concha, portanto, ofereceria menor superfície de exposição ao produto, diminuindo seus efeitos.

Outra situação em que ocorre retração na concha é quando o ambiente seca. Olivier & Barbosa (1956) observaram, em *B. glabrata* e *B. straminea*, que indivíduos submetido à dessecação cessavam a atividade locomotora e retraíam-se na concha com o esgotamento da água no solo; esses caramujos eram capazes de permanecer em estado de dormência por vários meses, retornando à atividade quando colocados de volta à água. Embora ocorra certa redução no metabolismo dos caramujos quando submetidos a essa condição (Von Brand, McMahon & Nolan, 1957), indicação segura de maior economia no consumo das reservas acumuladas, há dúvidas de que esse fator sozinho seja responsável pela longa sobrevivência dos animais. Heeg (1977) argumenta que o principal fator determinante da resistência à dessecação é o conteúdo aquoso. Nesse caso, a retração prolongada na concha reveste-se de especial importância para a sobrevivência do indivíduo, por reduzir ao mínimo a perda de água para o meio externo.

A sobrevivência dos caramujos durante os períodos de seca tem sido apontada como uma das principais causas da ineficácia dos tratamentos com moluscidas. Sabe-se, de longa data (Barlow, 1935), que o repovoamento de criadouros temporários, como valas e canais de irrigação, pode ocorrer, com o retorno da água, a partir de indivíduos que se conservam sobre a lama, em vida latente. Rey (1956), analisando as razões do fracasso dos métodos de combate, considerou a importância desse fator, ao lado de outros, como a elevada capacidade de reprodução, a ação efêmera dos produtos tóxicos até então disponíveis e a dispersão dos caramujos transportados passivamente pelas correntezas, ou em decorrência de transbordamentos e inundações. Wright, Dobrovlny & Berry (1958) constataram que o tratamento com pentaclorofenato de sódio e sulfato de cobre, em doses inferiores a 100g/m², era ineficaz em relação a *B. straminea* durante a estação seca no Nordeste, quando os caramujos se encontravam retraídos na concha sob uma densa camada de vegetação rasteira. Recentemente, Toledo et al. (1976), trabalhando com formulações modernas, atribuíram o malogro na erradicação de *B. tenagophila* em áreas urbanas do Rio de Janeiro, em grande parte, ao contínuo repovoamento a partir de criadouros vizinhos que escapavam ao tratamento por estarem secos.

2. *Afastamento de locais dessecados*

A retração na concha em resposta à dessecação do meio parece não ser um comportamento suficiente para a sobrevivência dos caramujos nessas condições. Barbosa (1970), descrevendo a dinâmica populacional de *B. glabrata* e *B. straminea* em Pernambuco, assinalou que, com a estação seca, os indivíduos expostos à luz solar direta morriam, sobrevivendo apenas os que ficavam protegidos sob folhas, troncos de árvores ou na vegetação rasteira. Deve-se levar em conta, portanto, a possibilidade de os moluscos vetores exibirem comportamentos de orientação em relação a estímulos que lhes permitam atingir locais com microclima mais favorável, antes de se retraírem na concha.

Não há evidências experimentais de que esses moluscos sejam capazes de se orientar, direcionalmente (por taxia) ou não (por cinesia), segundo um gradiente de luminosidade, temperatura ou umidade, quando do esgotamento da água nos criadouros naturais. Em laboratório, com respeito à estimulação luminosa, verificou-se, em *B. glabrata*, que, apagando-se uma fonte de baixa intensidade, os caramujos respondiam com uma pausa temporária na atividade locomotora (Sodeman, 1973); além disso, constatou-se, nessa espécie, uma relativa preferência por áreas de sombra (Sodeman & Dowda, 1974). Em relação à estimulação térmica, demonstrou-se em *B. glabrata* que os caramujos tendiam a se concentrar em zonas distantes dos extremos de um gradiente de 12°C a 38°C (Chernin, 1967).

Com respeito às reações de *B. glabrata* ao abaixamento da água propriamente dito, Pimentel & White (1959) verificaram que 92% dos indivíduos eram capazes de acompanhar uma queda no nível da água de 0,32 cm em cada 15 min; no entanto, a uma razão 15 vezes maior, apenas 29% o faziam, o que foi interpretado como consequência da inabilidade de os animais detectarem e reagirem rapidamente a essas mudanças. Esses mesmos autores observaram também uma tendência dos caramujos para movimentarem-se, à noite, sobre lama ainda úmida, mas sem uma direção definida, parecendo alcançar os locais com água apenas por acaso. Jurberg, Pieri & Raymundo (1980) verificaram, no comportamento de *B. glabrata* em dias subseqüentes à retirada de água de uma poça com lama, um aumento significativo da atividade locomotora e uma tendência à penetração em buracos.

Apesar de esses resultados sugerirem mais a existência de um mecanismo cinésico de orientação, através do qual o efeito imediato da estimulação ambiental seria alterar apenas a magnitude da resposta locomotora, e não sua direção, ainda não há dados que desautorizem uma explicação em termos de taxias. De qualquer forma, a simples habilidade de os animais aumentarem a taxa de locomoção ao atingirem zonas mais secas, mais quentes ou mais intensamente iluminadas e, por outro lado, movimentarem-se menos nas áreas mais úmidas, mais frias ou menos ensolaradas bastaria para explicar probabilisticamente sua permanência nos locais mais protegidos do habitat (Fraenkel & Gunn, 1940).

3. Saída da água

A ida para fora da água em resposta a condições desfavoráveis do meio, como superpopulação, falta de alimento, temperaturas elevadas ou apodrecimento da água, é considerada um fenômeno comum nos planorbídeos (Paraense, 1957), embora haja evidências de que, se os indivíduos não estão pré-adaptados à sobrevivência fora da água, acabam morrendo no primeiro dia (Richards, 1967). A ocorrência desse comportamento também foi assinalada como reação à presença de certos agentes químicos testados como moluscicidas, notadamente os compostos fenólicos (Nolan, Bond & Mann, 1953), sendo que uma das restrições ao uso de pentaclorofenato de sódio em campanhas está na sua ação "irritativa" sobre os caramujos vetores, fazendo-os abandonar a água quando aplicado em altas doses (Rey, 1973).

Paraense (1957) verificou, em população de *B. glabrata*, que os indivíduos jovens sofriam modificações na estrutura da concha (lamelas), exibindo uma marcada tendência para saírem da água, retraírem-se na concha e passarem longos períodos em estado de dormência (diapausa); observou também que esse comportamento ocorria independentemente de fatores desfavoráveis do meio. O mesmo autor verificou, ainda, que, nessa condição, os indivíduos geralmente abandonavam a água quando colocados de volta e que, quando ocorria de um caramujo permanecer na água, seu crescimento era acelerado. Richards (1967) fez constatações semelhantes em populações de *B. glabrata* de Porto Rico.

Há evidências de que essa predisposição para a diapausa seja determinada por herança multifatorial (Richards, 1968), ocorrendo mais acentuadamente em populações submetidas a severas modificações climáticas no ciclo sazonal. As observações acima referidas

de Paraense (1957), realizadas num período correspondente à estação seca no Nordeste, revelaram a ocorrência maciça de saídas da água seguidas de diapausa nas amostras provenientes daquela região; os espécimes de Minas Gerais, por outro lado, raramente exibiam esse padrão.

Além do valor adaptativo que esse comportamento possa representar nas regiões sujeitas a secas prolongadas, seu papel na sobrevivência dos indivíduos aos moluscicidas, mesmo em habitats permanentes, não pode ser minimizado. Etges & Gilbertson (1966) comentaram, a respeito de uma linhagem de *B. glabrata* do Suriname, que a tendência de os indivíduos permanecerem emersos por longos períodos, durante os quais estariam virtualmente fora do alcance de produtos tóxicos dissolvidos na água, tornaria improvável ser toda a população atingida.

4. Enterramento

Outro comportamento tido como de proteção é o enterramento, mas, a esse respeito, as evidências são controvertidas. Veloze (1954) verificou em Caratinga, MG, a tendência de *B. glabrata* a enterrar-se na lama dos brejos e desenvolveu um método de aplicação de sulfato de cobre a altas pressões, de modo a revolver o solo submerso e agitar a vegetação aquática marginal. Paraense, Pereira & Pinto (1955) coletaram em Tarumirim, MG, exemplares vivos de *B. glabrata* enterrados até 40 cm de profundidade na lama, dentro e fora do ambiente aquático. Camargo (1977) encontrou, na localidade de Lagoa de Dentro, PB, exemplares vivos de *B. glabrata* enterrados até 10 cm dentro da lama. Cridland (1967) testou a resistência de *B. pfeifferi* à dessecação e constatou a sobrevivência por até 90 dias de exemplares enterrados a alguns centímetros de profundidade na lama. Pieri, Raymundo & Jurberg (1980), submetendo exemplares de *B. glabrata* a 20 dias de dessecação, verificaram ser significativamente mais rápida a recuperação dos que penetravam alguns centímetros no solo arenoso, em comparação com os que permaneciam com a abertura da concha exposta. Jurberg, Pieri & Raymundo (1980) constataram, em *B. glabrata*, que, dentre os indivíduos previamente retirados da água, submetidos à dessecação gradual sobre o solo por 29 dias, e, em seguida, mantidos enterrados em argila seca por 6 meses, houve 5% de sobreviventes.

Por outro lado, Perlowagora-Szumlewicz & Dias (1955), trabalhando com *B. tenagophila* do Rio de Janeiro, constataram que os caramujos cobertos com uma camada de lama não sobreviviam enterrados mais do que 18 horas, independentemente da aplicação dos moluscicidas sulfato de cobre e pentaclorofenato de sódio. Aqueles autores também não verificaram um só caso de penetração na lama em resposta à presença de tais produtos na água. Olivier & Barbosa (1956) submeteram exemplares de *B. glabrata* e *B. straminea*, coletados em Pernambuco, à dessecação gradual na lama e observaram que, embora sobrevivessem por várias semanas, os caramujos não penetravam no solo em resposta às condições adversas; quando o faziam, era de forma parcial e apenas uma consequência circunstancial da atividade locomotora, como o afundamento em lama macia. Pimentel & White (1959) realizaram experimentos com *B. glabrata* de Porto Rico para verificar se os caramujos eram capazes de se enterrar na lama, seguindo o nível da água durante a evaporação, ou em resposta à exposição solar; os resultados indicaram que, em nenhum dos casos, houve enterramento ativo por parte dos indivíduos.

Provavelmente, as razões dessa controvérsia devem-se tanto ao aspecto metodológico das pesquisas realizadas, quanto à própria natureza dos mecanismos envolvidos (Pieri, Raymundo & Jurberg, 1980). Em primeiro lugar, o comportamento de enterramento pode não pertencer ao repertório de todas as espécies de *Biomphalaria*, e ser restrito a apenas algumas linhagens de uma mesma espécie. Além disso, como sugeriram Paraense, Pereira & Pinto (1955), esse padrão pode depender de estímulos específicos do ambiente (disponibilidade de alimento, variações de temperatura, pH, nível da água) para sua ocorrência. Também o estado interno dos organismos (maturação, periodismo) pode ser um fator importante na determinação desse comportamento.

Seja como for, o potencial epidemiológico que o enterramento no solo representa não pode ser subestimado. Para Etges (1963), mesmo uma pequena habilidade de cobrir-se no substrato por pouco tempo seria de valor considerável para a sobrevivência dos caramujos a aplicações breves e esporádicas de moluscidas.

5. *Afastamento de agentes tóxicos*

Além da possibilidade de os caramujos vetores reagirem à presença de um moluscida saindo da água, outro aspecto comportamental relevante é a capacidade de os indivíduos escaparem à ação letal de certos produtos evitando zonas de maior concentração. Etges (1963) e Etges & Gilbertson (1966) constataram em *Bulinus truncatus* e *Biomphalaria glabrata* a habilidade de detectarem concentrações extremamente baixas de sulfato de cobre e pentaclorofenato de sódio, mesmo em preparações contendo iscas de germe de trigo: os caramujos não progrediam além de certo nível de concentração, permanecendo imóveis naquele ponto, ou movimentando-se ativamente mas sem chegar mais perto da fonte; em nenhum desses casos os animais apresentaram sinais de distúrbio.

Esses dados, que sugerem um mecanismo quimiocinético de orientação, tem especial importância na investigação dos fatores responsáveis pelo malogro das campanhas de combate químico aos caramujos vetores. Como não é possível garantir que, nos criadouros naturais, todas as áreas sejam atingidas por concentrações letais, um moluscida com tal efeito de "repelência" poderia não funcionar, mesmo que se mostre eficaz sob outros aspectos, como o de estabilidade química.

.....

Fica patente, portanto, à luz das evidências aqui levantadas, que na elaboração de programas de controle da xistosomose através do controle químico do vetor, tanto os critérios para a escolha dos moluscidas mais eficientes quanto as estratégias para a sua aplicação devem levar em conta os comportamentos de proteção dos caramujos. Para uma análise adequada desses aspectos faz-se necessário um tratamento global das variáveis envolvidas, através de um enfoque que não exclua a dinâmica das relações entre o indivíduo e seu ambiente natural (Thomas, 1973). Nesse contexto, os modelos de investigação proporcionados pela moderna Etologia podem abrir amplas perspectivas.

De fato, uma das características da abordagem etológica é a ênfase na observação e descrição do comportamento como pré-requisito para a análise das relações de causa-e-efeito. Partindo da observação do animal nas condições mais naturais possíveis, o etólogo procede, em primeiro lugar, à identificação de categorias comportamentais e à sua definição em termos descritivos (Ades, 1976). A categorização do comportamento é levada a efeito objetivamente, distinguindo-se os fenômenos por sua forma ou por seus resultados e identificando-se posturas, movimentos e estados (Cunha, 1975). Toma-se o cuidado de evitar implicações de causa ou função até o estabelecimento de evidências experimentais (Slater, 1978).

A análise etológica das relações de causa-e-efeito processa-se através da identificação dos aspectos particulares do ambiente externo envolvidos na deflagração do comportamento e das condições ou estados internos a ele relacionados (Cunha, 1975). No caso de se verificar a ocorrência de modificações comportamentais sistematicamente correlacionadas com os aspectos imediatamente precedentes, estes são referidos como causas imediatas; no caso de se constatarem alterações no comportamento em decorrência do desenvolvimento do organismo, as causas são referidas como ontogenéticas; no caso de diferenças comportamentais estabelecidas filogeneticamente, as causas são ditas evolutivas (Hinde, 1970).

O estudo causal do comportamento geralmente revela uma rede de múltiplas circunstâncias implicadas em sua determinação, não havendo sentido em limitar-se à investi-

gação de fatores isolados ou à consideração de apenas um nível de causação. No que diz respeito às respostas de saída da água em *B. glabrata*, por exemplo, as evidências disponíveis apontam causas de diferentes naturezas para sua ocorrência (Paraense, 1957): certos aspectos no meio externo, como a inadequação de alimento (causas imediatas), ou modificações internas verificadas em certa fase do desenvolvimento (causas ontogenéticas) ou mesmo diferenças entre raças geográficas (causas evolutivas).

A investigação das relações entre o comportamento e suas conseqüências em termos de adaptação biológica da espécie representa um outro nível de análise, cujo objetivo não é propriamente elucidar os mecanismos responsáveis pela ocorrência de dado evento comportamental, mas avaliar seu papel no processo de seleção natural. Nesse caso, o etólogo fala em "análise funcional do comportamento" e procura identificar os aspectos em que ele contribui para a sobrevivência da espécie.

Tinbergen (1965) aponta dois procedimentos básicos através dos quais essa análise pode ser levada a efeito: (1) isolar uma pressão ambiental específica (dessecação do meio, por exemplo) e investigar como o animal a enfrenta comportamentalmente, e (2) partindo de um caráter comportamental cuja função seja desconhecida, examinar em que aspectos ele contribui para a sobrevivência, a que imposições do ambiente ele atende e como o faz.

Uma das implicações dessa abordagem é a exigência de se considerarem as vantagens adaptativas presumíveis como meras hipóteses, até a obtenção de evidências experimentais que as confirmem. Por exemplo, o fato de a retração na concha em *B. glabrata* oferecer menor superfície relativa de contato com produtos tóxicos não significa necessariamente que esse comportamento tenha, em si, um valor de sobrevivência; a menos que se realizem experimentos específicos em que, por exemplo, seja constatada maior taxa de mortalidade entre os indivíduos que não exibam o comportamento, essa vantagem adaptativa deve ser considerada apenas suposição.

Além disso, a análise funcional do comportamento, quando posta em prática, pode revelar aspectos não evidentes num estudo puramente causal. Tinbergen (1965) enfatizou que as investigações funcionais permitem esclarecer não somente a questão de se um determinado comportamento é adaptativo ou não: em primeiro lugar, podem fornecer provas inequívocas sobre *como* o comportamento contribui para sobrevivência; podem também demonstrar experimentalmente as pressões de seleção que impedem a espécie de se desviar da atual norma comportamental; em terceiro lugar, podem sugerir as pressões de seleção que modelaram a espécie no passado.

.....

Embora o estado atual do conhecimento sobre os mecanismos de proteção dos caramujos vetores da xistosomose ainda esteja longe de permitir o estabelecimento de estratégias seguras de combate, o número de pesquisas sistemáticas a respeito dos aspectos etológicos da questão é surpreendentemente limitado. Pimentel-Souza (1977) assinalou que, nos moluscos em geral, há poucos dados disponíveis sobre o comportamento, em contraste com a volumosa literatura existente com referência à estrutura e à fisiologia dos órgãos sensoriais e do sistema nervoso. Em nosso país, são poucos os trabalhos que dão ênfase à observação direta e mensuração acurada das variáveis comportamentais nos caramujos vetores (Pimentel-Souza et al. 1976 a, b; Schall et al. 1979; Pieri, 1979; Pieri, Jurberg & Raymundo, 1980; Pieri, Raymundo e Jurberg, 1980). Além disso, com raras exceções (Thomas & Assefa, 1979), os estudos sobre a ação de fatores químicos no comportamento dos caramujos vetores tendem a desconsiderar o conjunto das relações ecológicas implicadas.

Em suma, a ocorrência de comportamentos cujas conseqüências permitem evitar doses letais dos moluscidas parece plenamente possível no repertório dos vetores da xis-

tosomose, mesmo quando não constituem uma reação aos efeitos tóxicos do produto. Não obstante a preocupação das entidades internacionais de saúde pública, os estudos existentes sobre o assunto pouco esclarecimento trazem a respeito da natureza específica dos mecanismos subjacentes e seu papel efetivo na sobrevivência dos indivíduos. Nesse contexto, uma abordagem etológica do problema, através da observação sistemática e categorização dos comportamentos relevantes, seguida da análise das relações causais e funcionais envolvidas, seria capaz de oferecer bases metodológicas seguras para a elucidação das questões pertinentes.

SUMMARY

The role of behavioural data on the survival of schistosomiasis vector snails under molluscicide treatment was reviewed. It was seen that those modes of behaviour such as retracting into shell, avoiding dry places, crawling out of water, burrowing and avoiding toxic agents have been considered to be of protective value, but the evidence available has not provided much information about the nature of the mechanisms involved and their survival significance. The necessity of an ethological approach for a proper description and analysis of the relevant aspects was stressed.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADES, C., 1976. A observação do comportamento em situações experimentais. *Ci e Cult.*, 28 (1) :25-34.
- BARBOSA, F.S., 1970. In PRATA, A. & ABOIM, E., ed. *II Simpósio sobre Esquistossomose*. Ministério da Marinha, Diretoria de Saúde e Universidade Federal da Bahia, Clínica de Doenças Tropicais e Infecciosas p. 351.
- BARLOW, C.H., 1935. Further studies of the revival, after drying, of the snail hosts of the human schistosomes of Egypt. *Am J. Hyg.*, 22 (2) :376-391.
- CAMARGO, S., 1977. Controle da densidade de planorbídeos. In ALMEIDA-MACHADO, P., org. *VI Conferência Nacional de Saúde – Painel Programa Especial de Controle de Esquistossomose*. Ministério da Saúde :20-38.
- CHENG, T.C. & SULLIVAN, J.T., 1973. The effect of copper on the heart-rate of *Biomphalaria glabrata* (Mollusca: Pulmonata). *Comp. Gen. Pharmacol.*, 4 :37-41.
- CHERNIN, E., 1967. Behavior of *Biomphalaria glabrata* and other snails in a thermal gradient. *J. Parasitol.*, 53 (6) :1233-1240.
- CRIDLAND, C.C., 1967. Resistance of *Bulinus (Physopsis) globosus*, *Bulinus (Ph) africanus*, *Biomphalaria pfeifferi* and *Lymnaea natalensis* to experimental desiccation. *Bull. W.H.O.*, 36 (3) :507-513.
- CUNHA, W.H.A., 1975. O estudo etológico do comportamento animal. *Ci. e Cult.*, 27 (3) :262-268.
- ETGES, F.J., 1963. Effects of some molluscicidal chemicals on chemokinesis on *Australorbis glabratus*. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 12 (4) :701-704.
- ETGES, F.S. & GILBERTSON, D.E., 1966. Repellent action of some chemical molluscicides on schistosome vector snails. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 15 (4) :618-624.

- FRAENKEL, G.S. & GUNN, D.L., 1940. *The Orientation of Animals*. Clarendon Press, Oxford. vi + 352 pp.
- HARRY, H.W. & ALDRICH, D.V., 1963. The distress syndrome in *Taphius glabratus* (Say), as a reaction to toxic concentrations of inorganic ions. *Malacologia*, 1 (2) :283-389.
- HEEG, J., 1977. Oxygen consumption and the use of metabolic reserves during starvation and aestivation in *Bulinus (Physopsis) africanus* (Pulmonata: Planorbidae). *Malacologia*, 16 (2) :549-560.
- HINDE, R.A., 1970. *Animal Behaviour, a Synthesis of Ethology and Comparative Psychology*. McGraw-Hill, New York. xvi + 876 pp.
- JURBERG, P.; PIERI, O.S. & RAYMUNDO, J.S., 1980. Comportamento de penetração em buracos e sobrevivência sob o solo como meio de proteção de *Biomphalaria glabrata* (Say, 1818). Suplemento de *Ci. e Cult.*, 31 (7) :799.
- NOLAN, M.O.; BOND, H.W. & MANN, E.R., 1953. Results of laboratory screening tests of chemical compounds for molluscicidal activity: I. Phenols and related compounds. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 2 (4) :716-752.
- OLIVIER, L. & BARBOSA, F.S., 1956. Observations on vectors of chistosomiasis mansonii kept out of water in the laboratory. II. *J. Parasitol.*, 42 (3) :277-286.
- PARAENSE, W.L., 1957. Apertural lamellae in *Australorbis glabratus*. *Proc. Malacol. Soc. London*, 32 (4) :175-179.
- PARAENSE, W.L., 1972. Fauna planorbídica do Brasil. In LACAZ, C.S. et al., ed. *Introdução à Geografia Médica do Brasil*. Eds. Blucher e Universidade de São Paulo, São Paulo. p. 213-239.
- PARAENSE, W.L.; PEREIRA, O. & PINTO, D.B., 1955. Um aspecto da ecologia do *Australorbis glabratus* que favorece a reinfestação dos criadouros. *Rev. Ser. Esp. Saúde Públ.* 7 (2) :573-581.
- PELSENEER, P., 1935. *Essai d'éthologie zoologique d'après l'étude des mollusques*. Palais des Académies, Bruxelles. 662 pp.
- PERLOWAGORA-SZUMLEWICZ, A. & DIAS, G., 1955. Experiências de laboratório sobre a possibilidade de os planorbídeos viverem dentro da lama ou nela se enterrarem na ocasião do tratamento com planorbicidas. *Rev. Bras. Malariol. D. Trop.*, 7 (3) :375-383.
- PIERI, O.S., 1979. *Comportamento de Biomphalaria glabrata (Say, 1818), Caramujo Vetor da Xistosomose, em Relação aos Moluscicidas*. Tese de mestrado. PUC/RIO, Rio de Janeiro. xv + 103 pp.
- PIERI, O.S.; JURBERG, P. & RAYMUNDO, J.S., 1980. Estudos sobre o comportamento dos planorbídeos: I. Uma técnica de observação e registro comportamental por cinematografia. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 75 (1-2) :57-63.
- PIERI, O.S.; RAYMUNDO, J.S. & JURBERG, P., 1980. Estudos sobre o comportamento dos planorbídeos: II. Enterramento de *Biomphalaria glabrata* (Say, 1818) como meio de proteção contra a dessecação. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 75 (1-2) :83-88.
- PIMENTEL, D. & WHITE, P.C., 1959. Biological environment and habits of *Australorbis glabratus*. *Ecology*, 40 (4) :541-550.
- PIMENTEL-SOUZA, F., 1977. *Alguns aspectos do comportamento elementar do caramujo Biomphalaria glabrata (Say)*. Tese de mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte. ix + 79 pp.
- PIMENTEL-SOUZA, F.; FERNANDES-SOUZA, N.; SCHALL, V.T. & COELHO, P.M.Z., 1976a. Comportamento elementar do caramujo *Biomphalaria glabrata*. I) Disposição espacial da concha. *Rev. Bras. Pesq. Méd. Biol.*, 9(2-3) :117-122.

- PIMENTEL-SOUZA, F.; SHALL, V.T.; FERNANDES-SOUZA, N. & COELHO, P.M.Z., 1976b. Comportamento elementar do caramujo *Biomphalaria glabrata*. II) Localização e tamanho da massa cefalopodal exposta. *Rev. Bras. Pesq. Méd. Biol.*, 9 (2-3) :123-127.
- REY, L., 1956. Contribuição para o conhecimento da morfologia, biologia e ecologia dos planorbídeos brasileiros transmissores da esquistossomose. Serviço Nacional de Educação Sanitária, Rio de Janeiro. xiii + 217 pp.
- REY, L., 1973. *Parasitologia*. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. vii + 695 pp.
- RICHARDS, C.S., 1967. Estivation of *Biomphalaria glabrata* (Basommatophora: Planorbidae). *Am J. Trop. Med. Hyg.* 16 (6) :797-802.
- RICHARDS, C.S., 1968. Aestivation of *Biomphalaria glabrata* (Basommatophora: Planorbidae) – genetic studies. *Malacologia*, 7 (1) :109-116.
- RITCHIE, L.S., 1973. Chemical control of snails. In ANSARI, N., ed. *Epidemiology and Control of Schistosomiasis (Bilharziasis)*. S. Karger, Basel. p. 458-532.
- SCHALL, V.T.; BARBOSA, N.D.C.; SCHETTINO-SOUZA, M.; LAUTNER-JÚNIOR, R.; PAIVA, E.G. & PIMENTEL-SOUZA, F., 1979. Influência do esquema de iluminação sobre o comportamento do caramujo *Biomphalaria glabrata*. Suplemento de *Ci. e Cult.*, 31 (7) :753.
- SLATER, P.J.B., 1978. Data collection. In COLGAN, P.W., ed. *Quantitative Ethology*. John Wiley & Sons, Nova Iorque. p. 7-24.
- SODEMAN JR., W.A., 1973. The influence of light on *Biomphalaria glabrata*. *Nautilus*, 87 (4) :103-106.
- SODEMAN JR., W.A., & DOWDA, M., 1974. Behavioral responses of *Biomphalaria glabrata*. *Physiol. Zool.*, 47 (3) :198-206.
- SULLIVAN, J.T. & CHENG, T.C., 1976. Comparative mortality studies on *Biomphalaria glabrata* (Mollusca: Pulmonata) exposed to copper internally and externally. *J. Invert. Pathol.*, 28 (2) :255-257.
- THOMAS, J.D., 1973. Schistosomiasis and the control of molluscan host of human schistosomes with particular reference to possible self-regulatory mechanisms. *Advances in Parasitology*, 11 :307-394.
- TINBERGEN, N., 1965. Behaviour and natural selection. In MOORE, J.A., ed. *Ideas in Modern Biology*. Nat. Hist. Press, New York. p. 521-542.
- THOMAS, J.S. & ASSEFA, B., 1979. Behavioural responses to amino acids by juvenile *Biomphalaria glabrata*, a snail host of *Schistosoma mansoni*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 63 C (3) :99-108.
- TOLEDO, J.V.; SILVA, C.S.M.; BULHÕES, M.S.; LEME, L.A.P.; SILVA NETO, J.A. & GILBERT, B., 1976. Snail control in urban sites in Brazil with slow-release hexabutyl-distannoxane and pentachlorophenol. *Bull. W.H.O.*, 54 (4) :421-425.
- VELLOZO, H.A., 1954. Novo método de aplicação de moluscicida no controle da esquistossomíase. *Rev. Assoc. Méd. Brasil.*, 1 (2) :151-155.
- VON BRAND, T.; McMAHON, P. & NOLAN, M.O., 1957. Physiological observations on starvation and desiccation of the snail *Australorbis glabratus*. *Biol. Bull.*, 113 (1) :89-102.
- WORLD HEALTH ORGANIZATION, 1965. Molluscicide screening and evaluation. *Bull. W.H.O.*, 33 (4) :567-581.
- WRIGHT, W.H.; DOBROVOLNY, C.G. & BERRY, E.G., 1958. Field trials of various molluscicides (chiefly sodium pentachlorophenate) for the control of aquatic intermediate hosts of human bilharziasis. *Bull. W.H.O.*, 18 (5-6) :963-974.