



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"  
Campus de Botucatu

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA "JÚLIO DE MESQUITA FILHO" INSTITUTO DE  
BIOCIÊNCIAS – CÂMPUS DE BOTUCATU (IBB/UNESP)  
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA)

Natália Regina Cesaretto

**Análise do *status* genérico e específico de *Meccus* Stål, 1859  
(Hemiptera, Triatominae)**

Botucatu

2023

Natália Regina Cesaretto

**Análise do *status* genérico e específico de *Meccus* Stål, 1859  
(Hemiptera, Triatominae)**

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia) junto ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de Botucatu.

Orientador: Prof. Dr. Kaio Cesar Chaboli Alevi

Coorientador: Dr. Jader de Oliveira

Botucatu

2023

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.  
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP  
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: MARIA CAROLINA ANDRADE CRUZ E SANTOS-CRB 8/10188

Cesaretto, Natália Regina.

Análise do status genérico e específico de *Meccus* Stål, 1859 (Hemiptera, Triatominae) / Natália Regina Cesaretto. - Botucatu, 2023

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu  
Orientador: Kaio Cesar Chaboli Alevi  
Coorientador: Jader de Oliveira  
Capes: 20405006

1. Cruzamento (Genética). 2. Chagas, Doenças de  
3. Barbeiros (Inseto). 4. Zoologia - Classificação.

Palavras-chave: Cruzamentos experimentais; Doença de Chagas;  
Gênero *Meccus*; Triatomíneos.

Natália Regina Cesaretto

**Análise do *status* genérico e específico de *Meccus* Stål, 1859  
(Hemiptera, Triatominae)**

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia) junto ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de Botucatu.

Comissão examinadora

Prof. Dr. Kaio Cesar Chaboli Alevi  
IOC/FIOCRUZ  
Orientador

Prof. Dr. Cleber Galvão  
IOC/FIOCRUZ

Prof. Dr. Luis Lenin Vicente Pereira  
UNIJALES

Profa. Dra. Maria Tercília Vilela de Azeredo Oliveira  
IBILCE/UNESP

Profa. Dra. Elaine Folly-Ramos  
UFPB

Botucatu

2023

## **DEDICATÓRIA**

Dedico esta conquista a Santíssima Trindade e aos meus pais Orides Maria Cristal Cesaretto e Mario Cesaretto, que nunca deixaram de acreditar em mim.

Dedico todo este trabalho ao meu amigo, irmão e orientador Kaio Cesar Chaboli Alevi, sem ele este sonho não seria possível.

Dedico a toda minha família, em especial ao meu noivo Gustavo Henrique Soccheta que foi quem sempre me incentivou e me apoio para não desistir dos meus sonhos.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, por toda bondade e amor comigo, foi por meio do Espírito Santo, que pude concluir o meu Doutorado e vencer todos os desafios impostos. Sem deixar de lembrar Dela, a mãe de Jesus, Nossa Senhora, pela fidelidade de suas promessas.

Ao meu amigo, irmão e orientador Prof. Dr. Kaio Cesar Chaboli Alevi. Mil vidas seriam necessárias para retribuir toda gratidão que sinto por você. Agradeço por nunca ter desistido de mim, por me ensinar que nada é impossível e ser luz no meu caminho quando achei que não mais poderia. Sem você, meu amigo, eu nada seria! Infinitamente, muito obrigada!

Agradeço a Universidade Estadual Paulista (UNESP) de Jaboticabal, Botucatu e Araraquara por onde passei desde a Graduação até o Doutorado.

Agradeço ao meu Coorientador Dr. Jader de Oliveira e toda equipe de pesquisa voltada à doença de Chagas que direta ou indiretamente estiveram envolvidos no meu trabalho. Gratidão!

Ao longo da minha trajetória aprendi que devemos sempre caminhar pelo caminho do bem, caminho árduo e sinuoso, cheio de obstáculos e dificuldades, e nunca deixar nada e nem ninguém fazer com que desistamos dos nossos sonhos. Pois o caminho mais fácil nem sempre é o melhor, mas o caminho do bem nos glorifica. Esse aprendizado devo ao meu Pai e minha Mãe, que me criaram da melhor forma possível e só cheguei até aqui, porque me ensinaram a ser forte. Não podendo deixar de citar aqui quem foi minha segunda mãe, Sandra Cristina Cesaretto Cristal, muito do que sou hoje devo a você também e sempre irei reconhecer tudo o que fez por mim, para que eu fosse alguém na vida.

Ao meu irmão Márcio Antônio Cesaretto (*in memoriam*) que faz muita falta para mim e que mesmo não estando aqui presente, eu sempre sinto você perto de nós. A minha irmã

Lúcia Helena Cesaretto Silveira, aos meus cunhados, aos meus sobrinhos e amores da minha vida Heloisa, Daniel, Laura, Heitor, Alice e Juninho. Na mesma importância, agradeço ao meu sogro e sogra Irineu e Leila, por todo carinho que sempre tiveram comigo.

Agradeço a minha mãezinha Maria Aparecida Oliveira Christal, que não mede esforços em suas orações para sempre nos direcionar no caminho do bem e da misericórdia de Deus.

Aos meus primos irmãos, Danilo Cristal e Dandrea Mirela Duran, que compartilham comigo uma vida feliz e alegre.

Aos meus animais e companheiros: Mel (*in memorian*), meu AMOR, minha companheirinha de vida, de estudo e trabalho. Tica (*in memorian*), Branco (*in memorian*), Lessie, Belinha, Valente, Neguinho, Sabrina, Sonora, Soberana, Nina, Nino e Nego.

E ao meu braço direito, Gustavo Henrique Soccheta, agradeço por me escolher para dividir a vida e me ensinar sempre o valor de um amor sincero. Agradeço pelo seu apoio incondicional em cada segundo da minha vida e pelo seu carinho e doação. Sem você nada disso teria o sentido que tem hoje. A você, o meu muito obrigada! Deixo eternizado aqui Gu, que por mais difícil que as coisas sempre foram para nós, Deus tem um propósito para tudo isso. Ele conhece o coração de cada ser humano e conhece sua doação para com o próximo, sem certeza de nada, eu deixo aqui registrado pela eternidade que nosso Deus, é o Deus do impossível e nenhum fardo nessa vida que tivermos para carregar será maior que os planos de Deus em nossas vidas, somos guerreiros de Cristo. É para Ele que trabalhamos!

AMO VOCÊS ESPECIALMENTE DO JEITO QUE SÃO.

*"Aquele que habita no esconderijo do Altíssimo, à sombra do Onipotente descansará.*

*Direi do Senhor: Ele é o meu Deus, o meu refúgio, a minha fortaleza e*

*Nele confiarei".*

Salmos 91:2



## Resumo

O gênero *Meccus* é composto por seis espécies que apresentam distribuição restrita ao México, onde são responsáveis por 67% das transmissões vetoriais de *Trypanosoma cruzi* para humanos. A taxonomia de *Meccus* é bastante complexa, uma vez que o gênero já foi alterado diversas vezes: em 1859 foi descrito como *Meccus*; no entanto, em 1979, as espécies desse gênero foram agrupadas em *Triatoma*. Em 2000, o gênero *Meccus* foi revalidado pela estreita relação morfológica, bem como sinapomorfias das espécies agrupadas nesse gênero (dados confirmados por análises moleculares). Além disso, o gênero *Meccus* é um grupo parafilético, uma vez que *M. longipennis* é mais próximo filogeneticamente de *Triatoma* do que dos outros *Meccus*. Existem diversas propostas de reorganização taxonômicas para os grupos pertencentes à tribo Triatomini. Entre elas, sugere-se que *Meccus*, *Mepraia* e *Nesotriatoma* sejam gêneros ou complexos de espécies pertencentes ao gênero *Triatoma*. Cruzamentos experimentais entre espécies agrupadas em gêneros diferentes, em geral, não resultam em híbridos, ou seja, existem barreiras reprodutivas pré-zigóticas instaladas. Assim, o presente estudo teve como objetivo realizar cruzamentos experimentais entre *M. longipennis* e *T. mopan*, com o intuito de avaliar o *status* genérico de *Meccus*. Além disso, revisitamos questões genéticas, taxonômicas e evolutivas relacionadas com o *status* específico das seis espécies que compõem o gênero *Meccus*. Híbridos foram obtidos para o cruzamento entre ♀ *T. mopan* x *T. longipennis* ♂, demonstrando que não existe barreira reprodutiva pré-zigótica instalada entre *Meccus* e *Triatoma*. Além disso, informações genéticas, taxonômicas e evolutivas revisitadas confirmaram o *status* específico das espécies inicialmente agrupadas no gênero *Meccus*. Nossos resultados demonstram que *Meccus* não é um gênero válido (o que resultou na sua sinonimização com *Triatoma*) e ressaltam que *T. bassolsae*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis*, *T. phyllosoma* e *T. picturata* são espécies válidas.

**Palavras-chave:** triatomíneos; cruzamentos experimentais; taxonomia; genética; doença de Chagas

## Abstract

The genus *Meccus* is composed of six species whose distribution is restricted to Mexico, where they are responsible for 67% of vector transmissions of *Trypanosoma cruzi* to humans. The taxonomy of *Meccus* is quite complex, since the genus has already been changed several times: in 1859 it was described as *Meccus*; however, in 1979, the species of this genus were grouped in *Triatoma*. In 2000, the genus *Meccus* was revalidated due to the close morphological relationship, as well as the synapomorphies of the species grouped in this genus (data confirmed by molecular analyses). Furthermore, the genus *Meccus* is a paraphyletic group, since *M. longipennis* is phylogenetically closer to *Triatoma* than to the other *Meccus*. There are several taxonomic reorganization proposals for the groups belonging to the Triatomini tribe. Among them, it is suggested that *Meccus*, *Mepraia* and *Nesotriatoma* are genera or species complexes belonging to the genus *Triatoma*. Experimental crossings between species grouped in different genera, in general, do not result in hybrids, that is, there are installed pre-zygotic reproductive barriers. Thus, the present study aimed to carry out experimental crosses between *M. longipennis* and *T. mopan*, with the aim of evaluating the generic status of *Meccus*. Furthermore, we revisit genetic, taxonomic and evolutionary issues related to the specific status of the six species that make up the *Meccus* genus. Hybrids were obtained for crossing ♀ *T. mopan* x *T. longipennis* ♂, demonstrating that there is no prezygotic reproductive barrier installed between *Meccus* and *Triatoma*. Furthermore, revisited genetic, taxonomic and evolutionary information confirmed the specific status of the species initially grouped in the genus *Meccus*. Our results demonstrate that *Meccus* is not a valid genus (which resulted in its synonymization with *Triatoma*) and highlight that *T. bassolsae*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis*, *T. phyllosoma* and *T. picturata* are valid species.

**Keywords:** triatomines; experimental crosses; taxonomy; genetics; Chagas diseases

## Sumário

<b>Resumo.....</b>	<b>09</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>10</b>
<b>1. INTRODUÇÃO.....</b>	<b>12</b>
<b>2. OBJETIVOS.....</b>	<b>28</b>
<b>2.1 Objetivos gerais.....</b>	<b>28</b>
<b>2.2 Objetivos específicos.....</b>	<b>28</b>
<b>3. RESULTADOS e DISCUSSÃO.....</b>	<b>28</b>
<b>3.1 Artigo científico 1.....</b>	<b>29</b>
<b>3.2 Artigo científico 2.....</b>	<b>35</b>
<b>3.1 Capítulo de livro.....</b>	<b>45</b>
<b>4. CONCLUSÕES GERAIS.....</b>	<b>59</b>
<b>5. REFERÊNCIAS.....</b>	<b>59</b>

## 1. INTRODUÇÃO

Os triatomíneos são insetos hematófagos agrupados na ordem Hemiptera, subordem Heteroptera, família Reduviidae e subfamília Triatominae que apresentam grande importância epidemiológica, pois atuam como vetores do protozoário *Trypanosoma cruzi* (Chagas, 1909) (Kinetoplastida, Trypanosomatidae), agente etiológico da doença de Chagas (DC) (WHO, 2022) – enfermidade negligenciada que atinge cerca de sete milhões de pessoas e coloca em risco de infecção, aproximadamente, outras 25 milhões (WHO, 2022). A principal forma de mitigar a incidência de novos casos de DC se fundamenta no controle das populações de vetores (WHO, 2022), sendo os estudos relacionados com esses insetos de extrema importância para a saúde pública, uma vez que podem gerar subsídios para auxiliar nas atividades dos programas de controle de vetores.

Atualmente, existem 157 espécies descritas na subfamília Triatominae (sendo 154 espécies vivas e três espécies fósseis), agrupadas em 19 gêneros e cinco tribos (Tabela 1) (ALEVI et al., 2021; GIL-SANTANA et al., 2022; OLIVEIRA CORREIRA et al., 2022). O gênero *Meccus* Stål, 1859 é composto por seis espécies (Tabela 1, Figura 1) que apresentam distribuição restrita ao México (GALVÃO et al., 2003). As espécies desse gênero já foram notificadas em diversos estados mexicanos (Tabela 2) (CRUZ-REYES; PICKERING-LÓPEZ, 2006), sendo responsáveis por 67% das transmissões vetoriais de *T. cruzi* para humanos (Figura 2) (ZÁRATE e ZÁRATE, 1985).

**Tabela 1.** Tribos, gêneros e espécies de triatomíneos.

Tribo	Gênero	Espécies
Alberproseniini Martínez & Carcavallo, 1977	<i>Alberprosenia</i> Martínez & Carcavallo, 1977	<i>A. goyovargasi</i> Martínez & Carcavallo, 1977 <i>A. malheiroi</i> Serra, Atzingen & Serra, 1980
Tribe Bolboderini Usinger, 1944	<i>Belminus</i> Stål, 1859	<i>B. corredori</i> Galvão & Angulo, 2006 <i>B. costaricensis</i> Herrer, Lent & Wygodzinsky, 1954 <i>B. ferroae</i> Sandoval et al., 2007 <i>B. herreri</i> Lent & Wygodzinsky, 1979 <i>B. laportei</i> Lent, Jurberg & Carcavallo, 1995 <i>B. peruvianus</i> Herrer, Lent & Wygodzinsky, 1954 <i>B. pittieri</i> Osuna & Ayala, 1993 <i>B. rugulosus</i> Stål, 1859 <i>B. santosmalletae</i> Dale, Justi & Galvão, 2021
	<i>Bolbodera</i> Valdés, 1910	<i>B. scabrosa</i> Valdés, 1910

	<i>Microtriatoma</i> Prosen & Martínez, 1952	<i>M. borbai</i> Lent & Wygodzinsky, 1979 <i>M. trinidadensis</i> (Lent, 1951)
	<i>Parabelminus</i> Lent, 1943	<i>P. carioca</i> Lent, 1943 <i>P. yurupucu</i> Lent & Wygodzinsky, 1979
Tribe Cavernicolini Usinger, 1944	<i>Cavernicola</i> Barber, 1937	<i>C. lenti</i> Barrett & Arias, 1985 <i>C. pilosa</i> Barber, 1937
Tribe Rhodniini Pinto, 1926	<i>Psammolestes</i> Bergroth, 1911	<i>P. arthuri</i> (Pinto, 1926) <i>P. coreodes</i> Bergroth, 1911 <i>P. tertius</i> Lent & Jurberg, 1965
	<i>Rhodnius</i> Stål, 1859	<i>R. amazonicus</i> Almeida, Santos & Sposina, 1973 <i>R. barretti</i> Abad-Franch et al., 2013 <i>R. brethesi</i> Matta, 1919

*R. colombiensis* Mejia, Galvão & Jurberg, 1999

*R. dalessandroi* Carcavallo & Barreto, 1976

*R. domesticus* Neiva & Pinto, 1923

*R. ecuadoriensis* Lent & León, 1958

*R. marabaensis* Souza et al., 2016

*R. milesi* Carcavallo et al., 2001

*R. micki* Zhao, Galvão & Cai, 2021

*R. montenegrensis* Rosa et al., 2012

*R. nasutus* Stål, 1859

*R. neglectus* Lent, 1954

*R. neivai* Lent, 1953

*R. pallescens* Barber, 1932

*R. paraensis* Sherlock, Guitton & Miles, 1977

*R. pictipes* Stål, 1872

*R. prolixus* Stål, 1859

*R. robustus* Larrousse, 1927

*R. stali* Lent, Jurberg & Galvão, 1993

*R. zeledoni* Jurberg et al., 2009

*D. maxima* (Uhler, 1894)

*E. cuspidatus* Stål, 1859

*E. mucronatus* Stål, 1859

*H. matsunoi* (Fernández-Loayza, 1989)

*L. carnifex* Distant, 1904

*L. chota* Lent & Wygodzinsky, 1979

*L. confumus* Ghauri, 1976

*L. costalis* Ghauri, 1976

*L. kali* Lent & Wygodzinsky, 1979

*L. karupus* Galvão et al., 2002

*M. bassolsae* (Aguilar et al., 1999)

Tribe Triatomini Jeannel, 1919

*Dipetalogaster* Usinger, 1939

*Eratyrus* Stål, 1859

*Hermanlenticia* Jurberg & Galvão, 1997

*Linshcosteus* Distant, 1904

*Meccus* Stål, 1859



	<i>M. longipennis</i> (Usinger, 1939)
	<i>M. mazzottii</i> (Usinger, 1941)
	<i>M. pallidipennis</i> (Stål, 1872)
	<i>M. phyllosomus</i> (Burmeister, 1835)
	<i>M. picturatus</i> (Usinger, 1939)
<i>Mepraia</i> Mazza, Gajardo & Jörg, 1940	<i>M. gajardo</i> Frias, Henry & Gonzalez, 1998
	<i>M. parapatrica</i> Frías-Lasserre, 2010
	<i>M. spinolai</i> (Porter, 1934)
<i>Nesotriatoma</i> Usinger, 1944	<i>N. confusa</i> Oliveira et al., 2018
	<i>N. flavida</i> (Neiva, 1911)
	<i>N. obscura</i> Maldonado & Farr, 1962
<i>Paleotriatoma</i> Poinar, 2019	<i>P. metaxytaxa</i> Poinar, 2019
<i>Panstrongylus</i> Berg, 1879	<i>P. chinai</i> (Del Ponte, 1929)

*P. diasi* Pinto & Lent, 1946

*P. geniculatus* (Latreille, 1811)

*P. guentheri* Berg, 1879

*P. hispaniolae* Poinar, 2013

*P. howardi* (Neiva, 1911)

*P. humeralis* (Usinger, 1939)

*P. lenti* Galvão & Palma, 1968

*P. lignarius* (Walker, 1873)

*P. luzzi* (Neiva & Pinto, 1923)

*P. martinezorum* Ayala, 2009

*P. megistus* (Burmeister, 1835)

*P. mitarakaensis* Bérenger & Blanchet, 2007

*P. noireau* Gil-Santana et al., 2002

*P. rufotuberculatus* (Champion, 1899)

*P. tibiamaculatus* (Pinto, 1926)

*P. tupynambai* Lent, 1942

*Paratriatoma* Barber, 1938

*P. lecticularia* (Stål, 1859)

*P. hirsuta* Barber, 1938

*Triatoma* Laporte, 1832

*T. amicittiae* Lent, 1951

*T. arthurneivai* Lent & Martins, 1940

*T. bahiensis* Sherlock and Serafim, 1967

*T. baratai* Carcavallo & Jurberg, 2000

*T. barberi* Usinger, 1939

*T. bolivari* Carcavallo, Martínez & Pelaez, 1987

*T. boliviana* Martínez Avendaño et al., 2007

*T. bouvieri* Larrousse, 1924

*T. brailovskyi* Martínez, Carcavallo & Pelaez, 1984

*T. brasiliensis* Neiva, 1911

*T. breyeri* Del Ponte, 1929

*T. carcavalloi* Jurberg, Rocha & Lent, 1998

*T. carrioni* Larrousse, 1926

*T. cavernicola* Else & Cheong, 1977

- T. circummaculata* (Stål, 1859)
- T. costalimai* Verano & Galvão, 1958
- T. deaneorum* Galvão, Souza & Lima, 1967
- T. delpontei* Romaña & Abalos, 1947
- T. dimidiata* (Latreille, 1811)
- T. dispar* Lent, 1950
- T. dominicana* Poinar, 2005
- T. eratyrusiformis* Del Ponte, 1929
- T. garciabesi* Carcavallo et al., 1967
- T. gerstaeckeri* (Stål, 1859)
- T. gomeznunezi* Martínez, Carcavallo & Jurberg, 1994
- T. guasayana* Wygodzinsky & Abalos, 1949
- T. hegneri* Mazzotti, 1940
- T. huehuetenanguensis* Lima-Cordón et al., 2019
- T. incrassata* Usinger, 1939
- T. indictiva* Neiva, 1912
- T. infestans* (Klug, 1834)

*T. jatai* Gonçalves et al., 2013  
*T. juazeirensis* Costa & Félix, 2007  
*T. jurbergi* Carcavallo, Galvão & Lent, 1998  
*T. klugi* Carcavallo et al., 2001  
*T. lenti* Sherlock & Serafim, 1967  
*T. leopoldi* (Schoudeten, 1933)  
*T. limai* Del Ponte, 1929  
*T. maculata* (Erichson, 1848)  
*T. matogrossensis* Leite & Barbosa, 1953  
*T. melanica* Neiva & Lent, 1941  
*T. melanocephala* Neiva & Pinto, 1923  
*T. mexicana* (Herrich-Schaeffer, 1848)  
*T. migrans* Breddin, 1903  
*T. mopan* Dorn et al., 2018  
*T. neotomae* Neiva, 1911  
*T. nigromaculata* (Stål, 1872)  
*T. nitida* Usinger, 1939

*T. oliveirai* (Neiva, Pinto & Lent, 1939)

*T. patagonica* Del Ponte, 1929

*T. peninsularis* Usinger, 1940

*T. petrocchiaie* Pinto & Barreto, 1925

*T. pintodiasi* Jurberg et al., 2013

*T. platensis* Neiva, 1913

*T. protracta* (Uhler, 1894)

*T. pseudomaculata* Corrêa & Espínola, 1964

*T. pugasi* Lent, 1953

*T. recurva* (Stål, 1868)

*T. rosai* Alevi et al., 2020

*T. rubida* (Uhler, 1894)

*T. rubrofasciata* (De Geer, 1773)

*T. rubrovaria* (Blanchard, 1843)

*T. ryckmani* Zeledón & Ponce, 1972

*T. sanguisuga* (Leconte, 1855)

*T. sherlocki* Papa et al., 2002

*T. sinaloensis* Ryckman, 1962

*T. sinica* Hsiao, 1965

*T. sordida* (Stål, 1859)

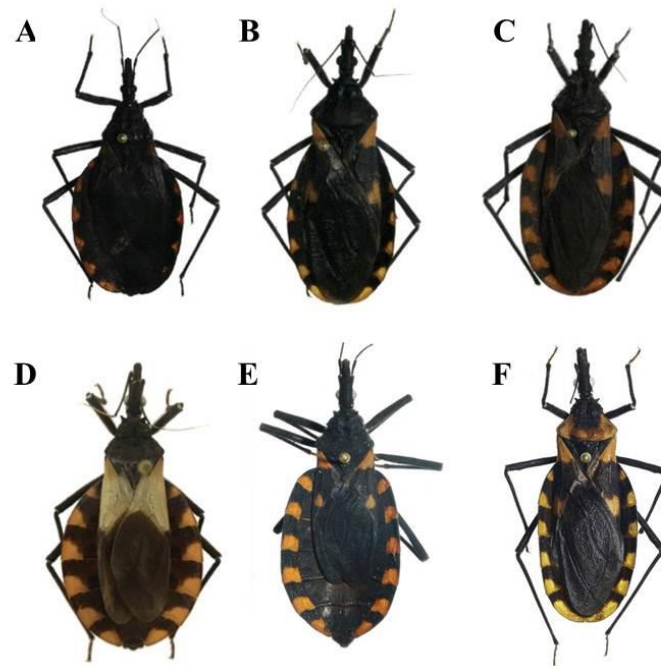
*T. vanda*e Carcavallo et al., 2002

*T. venosa* (Stål, 1872)

*T. vitticeps* (Stål, 1859)

*T. williami* Galvão, Souza & Lima, 1965

*T. wygodzinskyi* Lent 1951

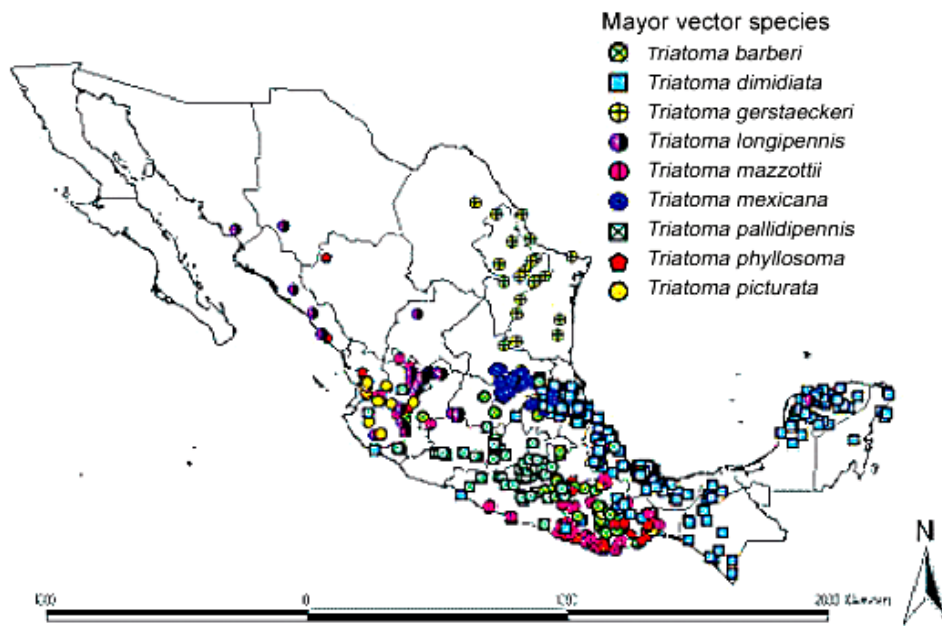


**Figura 1.** *Meccus* spp. A: *M. bassolsae*, B: *M. longipennis*, C: *M. mazzottii*, D: *M. pallidipennis*, E: *M. phyllosomus* e G: *M. picturatus*. Adaptado de Renfigo-Correa et al. (2021).

**Tabela 2.** Distribuição das espécies de *Meccus* nos estados do México. Em negrito, os estados com exemplares infectados com o *T. cruzi* (CRUZ-REYES e PICKERING-LÓPEZ, 2006).

<b>Espécies</b>	<b>Estados do México</b>
<i>M. bassolsae</i>	Puebla
<i>M. longipennis</i>	<b>Aguascalientes</b> , Colima, <b>Chiapas</b> , Chihuahua, Guanajuato, <b>Jalisco</b> , <b>Nayarit</b> , <b>Oaxaca</b> , Sinaloa, <b>Sonora</b> , Yucatan e <b>Zacatecas</b>
<i>M. mazzottii</i>	<b>Jalisco</b> , <b>Michoacan</b> , <b>Nayarit</b> e <b>Oaxaca</b>
<i>M. pallidipennis</i>	<b>Colima</b> , Distrito Federal, <b>Estado De Mexico</b> , Guanajuato, <b>Guerrero</b> , <b>Jalisco</b> , <b>Michoacan</b> , <b>Morelos</b> , <b>Oaxaca</b> , <b>Puebla</b> , <b>San Luis Potosi</b> , Veracruz e Zacatecas
<i>M. phyllosomus</i>	<b>Aguascalientes</b> , Durango, <b>Guerrero</b> , <b>Jalisco</b> , <b>Nayarit</b> , <b>Oaxaca</b> , Sinaloa e <b>Zacatecas</b>
<i>M. picturatus</i>	Colima, <b>Jalisco</b> , <b>Nayarit</b> e <b>Oaxaca</b>





**Figura 2.** Espécies de triatomíneos notificadas como principais vetores no México. Adaptada de Cruz-Reyes e Pickering-López (2006).

A taxonomia de *Meccus* é bastante complexa, uma vez que o gênero já foi alterado diversas vezes: em 1859 foi descrito como *Meccus* (STÅL, 1859); no entanto, em 1979, as espécies desse gênero foram agrupadas em *Triatoma*, mais especificamente no complexo *T. phyllosoma* [composto pelas espécies *T. dimidiata*, *T. hegneri*, *T. brailovskyi*, *T. mopan*, *T. huehuetenanguensis* e *T. gomeznunezi* (pertencentes ao subcomplexo *T. dimidiata*) e pelas espécies *M. bassolsae*, *T. bolivari*, *M. longipennis*, *M. mazzottii*, *T. mexicana*, *M. pallidipennis*, *M. phyllosoma*, *M. picturata*, *T. ryckmani* (pertencentes ao subcomplexo *T. phyllosoma*)] (LENT e WYGODZINSKY, 1979; SCHOFIELD e GALVÃO, 2009). Em 2000, o gênero *Meccus* foi revalidado por Carcavallo et al. (2000) pela estreita relação morfológica, bem como sinapomorfias das espécies agrupadas nesse gênero [dados confirmados por análises moleculares (HYPSA et al., 2002)]. Além disso, vale destacar que ocorreu sinonímia de diversas espécies descritas (Tabela 3) (GALVÃO et al., 2003).

**Tabela 3.** Sinonímias realizadas no gênero *Meccus*.

<b>Espécie</b>	<b>Sinonímia</b>
<i>Triatoma bassolsae</i> Aguilar et al. (1999)	<i>Meccus bassolsae</i> Carcavallo et al. (2000)
<i>Meccus flavidus</i> Fracker & Bruner (1924)	<i>Triatoma flavida</i> Neiva (1911)
<i>Triatoma phyllosoma intermedia</i> Usinger, 1944	<i>Meccus longipennis</i> (Usinger, 1939)
<i>Triatoma phyllosoma longipennis</i> Usinger, 1944	<i>Meccus longipennis</i> (Usinger, 1939)
<i>Triatoma mazzottii</i> (Usinger, 1941)	<i>Meccus mazzottii</i> (Usinger, 1941)
<i>Meccus mexicanus</i> Stål, 1859	<i>Triatoma mexicana</i> (Herrich-Schaeffer, 1848)
<i>Triatoma phyllosoma pallidipennis</i> Usinger, 1944	<i>Meccus pallidipennis</i> (Stål, 1872)
<i>Conorhinus phyllosoma</i> Burmeister, 1835	<i>Meccus phyllosomus</i> (Burmeister, 1835)
<i>Triatoma phyllosoma</i> (Burmeister, 1835)	<i>Meccus phyllosomus</i> (Burmeister, 1835)
<i>Triatoma p.mazzottii</i> Usinger, 1944	<i>Meccus mazzottii</i> (Usinger, 1941)
<i>Triatoma p. usingeri</i> Mazzotti, 1943	<i>Meccus pallidipennis</i> (Stål, 1872)
<i>Triatoma p.pictura</i> Usinger, 1944	<i>Meccus picturatus</i> (Usinger, 1939)
<i>Triatoma picturata</i> Usinger, 1939	<i>Meccus picturatus</i> (Usinger, 1939)
<i>Triatoma phyllosoma usingeri</i> Mazzotti, 1943	<i>Meccus longipennis</i> (Usinger, 1939)

Hypsa et al. (2002) realizaram a primeira análise filogenética robusta de Triatominae e observaram relação direta entre *T. dimidiata* e *Meccus* spp., o que levou os autores a sugerirem a mudança de *T. dimidiata* para o gênero *Meccus* (ambas pertencentes ao complexo *T. phyllosoma*). O gênero *Meccus* é um grupo parafilético, uma vez que *M. longipennis* é mais próximo filogeneticamente de um *Triatoma* (*T. recurva*) do que dos outros *Meccus* (JUSTI et al., 2014). Existem diversas propostas de reorganização taxonômicas para os grupos pertencentes à tribo Triatomini (HYPSA et al., 2002; JUSTI et al., 2014). Entre elas, sugere-se que *Meccus*, *Mepraia* e *Nesotriatoma* sejam complexos de espécies pertencentes ao gênero *Triatoma* (LENT e WYGODZINSKY, 1979; GALVÃO et al., 2003; SCHOFIELD e GALVÃO, 2009).

Cruzamentos experimentais entre espécies agrupadas em gêneros diferentes, em geral, não resultam em híbridos, ou seja, existem barreiras reprodutivas pré-zigóticas intergenéricas instaladas (como observado para os cruzamentos entre *T. brasiliensis* x *P. tibiamaculatus*, *T. infestans* x *R. neglectus*, *T. infestans* x *R. prolixus*, *T. sordida* x *R. prolixus*, *T. sordida* x *R. neglectus*, *N. confusa* x *P. tibiamaculatus*, *N. confusa* x *P. lignarius*, *P. tertius* x *R. neglectus* e *P. coreodes* x *R. neglectus*) (PERLOWAGORA-SZUMLEWICS e CORREIA, 1972; NEVES et al., 2020; RAVAZI et al., 2022; REIS et al., 2022). Por outro lado, cruzamentos entre *T. recurva* e *T. mexicana* com *Meccus* spp. resultaram em híbridos (demonstrando ausência de barreira reprodutiva pré-zigótica) (MARTÍNEZ-IBARRA et al., 2011, 2015), o que levanta o questionamento se *Meccus* é realmente um gênero válido, pois *Meccus* spp. cruzadas com algumas espécies de *Triatoma* apresentam compatibilidade reprodutiva (MARTÍNEZ-IBARRA et al., 2011, 2015), enquanto cruzamentos entre espécies do gênero *Triatoma* apresentam barreira pré-zigótica (PERLOWAGORA-SZUMLEWICS e CORREIA, 1972; NEVES et al., 2020), reforçando a necessidade de revisão genérica da tribo Triatomini, conforme proposto anteriormente (JUSTI et al., 2014).

Assim, considerando que os estudos dos cruzamentos experimentais e dos híbridos resultantes podem auxiliar na taxonomia e sistemática das espécies (PÉREZ et al., 2005), o presente estudo teve como objetivo realizar cruzamentos experimentais entre *M. longipennis* e *T. mopan* (Figura 3) espécies agrupadas no complexo *T. phyllosoma*), com o intuito de avaliar o *status* genérico de *Meccus*. Além disso, revisitamos questões genéticas, taxonômicas e evolutivas relacionadas com o *status* específico das seis espécies que compõem o gênero *Meccus*.



**Figura 3.** Cópula interespecífica entre ♀ *T. mopan* e ♂ *M. longipennis*.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1 Objetivo geral**

Avaliar o *status* genérico de *Meccus*, por meio de cruzamentos entre *Meccus* e *Triatoma*, e avaliar o *status* específico das seis espécies do gênero *Meccus*, a partir de dados genéticos, taxonômicos e evolutivos.

### **2.2 Objetivos específicos**

- a) Avaliar a dinâmica dos cruzamentos entre *M. longipennis* e *T. mopan*, por meio da análise da cópula interespecífica, da oviposição e da taxa de eclosão dos ovos;
- b) Revisitar dados genéticos das seis espécies do gênero *Meccus*;
- c) Revisitar dados taxonômicos das seis espécies do gênero *Meccus*;
- d) Revisitar dados evolutivos das seis espécies do gênero *Meccus*;
- e) Com base nos dados revistados, avaliar o *status* genérico de *Meccus* e o *status* específico de *M. bassolsae*, *M. longipennis*, *M. mazzottii*, *M. pallidipennis*, *M. phyllosomus* e *M. picturatus*.

## **3. RESULTADOS e DISCUSSÃO (apresentados na forma de capítulo de livro e artigos científicos)**

### 3.1 Artigo publicado na revista internacional *Parasites & Vectors* (FI 4,04)


CESARETTO, N.R.; OLIVEIRA, J.; RAVAZI, A.; MADEIRA, F.F.; REIS, Y.V.; OLIVEIRA, A.B.B.; VICENTE, R.D.; CRISTAL, D.C.; GALVÃO, C.; AZEREDO-OLIVEIRA, M.T.V.; ROSA, J.A.; ALEVI, K.C.C. Trends in taxonomy of Triatomini (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae): reproductive compatibility reinforces the synonymization of *Meccus* Stål, 1859 with *Triatoma* Laporte, 1832. *Parasites & Vectors*, v. 14, p. 340, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1186/s13071-021-04847-7>

SHORT REPORT

Open Access



# Trends in taxonomy of Triatomini (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae): reproductive compatibility reinforces the synonymization of *Meccus* Stål, 1859 with *Triatoma* Laporte, 1832

Natália Regina Cesaretto<sup>1†</sup>, Jader de Oliveira<sup>2,3†</sup>, Amanda Ravazi<sup>1</sup>, Fernanda Fernandez Madeira<sup>4</sup>, Yago Visinho dos Reis<sup>1</sup>, Ana Beatriz Bortolozo de Oliveira<sup>4</sup>, Roberto Dezan Vicente<sup>1</sup>, Daniel Cesaretto Cristal<sup>3</sup>, Cleber Galvão<sup>5\*</sup> , Maria Tercília Vilela de Azeredo-Oliveira<sup>4</sup>, João Aristeu da Rosa<sup>3</sup> and Kaio Cesar Chaboli Alevi<sup>1,3</sup>

## Abstract

**Background:** *Meccus*' taxonomy has been quite complex since the first species of this genus was described by Burmeister in 1835 as *Conorhinus phyllosoma*. In 1859 the species was transferred to the genus *Meccus* and in 1930 to *Triatoma*. However, in the twentieth century, the *Meccus* genus was revalidated (alteration corroborated by molecular studies) and, in the twenty-first century, through a comprehensive study including more sophisticated phylogenetic reconstruction methods, *Meccus* was again synonymous with *Triatoma*. Events of natural hybridization with production of fertile offspring have already been reported among sympatric species of the *T. phyllosoma* subcomplex, and experimental crosses demonstrated reproductive viability among practically all species of the *T. phyllosoma* subcomplex that were considered as belonging to the genus *Meccus*, as well as between these species and species of *Triatoma*. Based on the above, we carried out experimental crosses between *T. longipennis* (considered *M. longipennis* in some literature) and *T. mopan* (always considered as belonging to *Triatoma*) to evaluate the reproductive compatibility between species of the *T. phyllosoma* complex. In addition, we have grouped our results with information from the literature regarding crosses between species that were grouped in the genus *Meccus* with *Triatoma*, in order to discuss the importance of experimental crosses to confirm the generic reorganization of species.

**Results:** The crosses between *T. mopan* female and *T. longipennis* male resulted in viable offspring. The hatching of hybrids, even if only in one direction and/or at low frequency, demonstrates reproductive compatibility and homeology between the genomes of the parents.

\*Correspondence: clebergalvao@gmail.com

†Natália Regina Cesaretto and Jader de Oliveira contributed equally as first authors

<sup>5</sup> Laboratório Nacional e Internacional de Referência em Taxonomia de Triatomíneos, Instituto Oswaldo Cruz (FIOCRUZ), Av. Brasil 4365, Pavilhão Rocha Lima, sala 505, Rio de Janeiro, RJ 21040-360, Brazil

Full list of author information is available at the end of the article



**Conclusion:** Considering that intergeneric crosses usually do not result in viable offspring in Triatominae, the reproductive compatibility observed between the *T. phyllosoma* subcomplex species considered in the *Meccus* genus with species of the *Triatoma* genus shows that there is “intergeneric” genomic compatibility, which corroborates the generic reorganization of *Meccus* in *Triatoma*.

**Keywords:** Chagas disease vector, Triatomines, *T. longipennis*, *T. mopan*, Experimental crosses

## Background

Triatomines are hematophagous insects of great importance for public health, since they are considered the main form of transmission of the protozoan *Trypanosoma cruzi* (Chagas, 1909) (Kinetoplastida, Trypanosomatidae), the etiological agent of Chagas disease [1]. Currently, there are 8 million infected people worldwide and around 25 million living in an area at risk of infection [1], the control of vector populations being the main measure for the reduction of new chagasic patients [1].

Triatomines are part of the Hemiptera order, Heteroptera suborder, Reduviidae family and Triatominae subfamily [2]. There are 156 species in this subfamily, distributed in 18 genera and five tribes [3–6]. The Triatomini tribe is composed of nine genera, namely, *Dipetalogaster* Usinger, 1939, *Eratyrus* Stål, 1859, *Hermanlenticia* Jurberg & Galvão, 1997, *Linshcosteus* Distant, 1904, *Mepraia* Mazza, Gajardo & Jörg, 1940, *Nesotriatoma* Usinger, 1944, *Panstrongylus* Berg, 1879, *Paratriatoma* Barber, 1938, and *Triatoma* Laporte, 1832 [3, 4]. However, during the taxonomic history within this tribe, several genera have already been considered valid: *Eutriatoma* Pinto, 1926, *Conorhinus* Laporte, 1833, *Callotriatoma* Usinger, 1939, *Cenaesus* Pinto, 1925, *Neotriatoma* Pinto, 1931, *Lamus* Stål, 1859, *Mestor* Kirkaldy, 1904, *Triatomaptera* Neiva & Lent, 1940, and *Meccus* Stål, 1859 [7, 8]. *Eutriatoma*, *Conorhinus*, *Neotriatoma* and *Meccus* were the genera synonymous with *Triatoma* [7, 8].

*Meccus*' taxonomy has been quite complex, since the first species of this genus was described by Burmeister [9] as *Conorhinus phyllosoma* Burmeister, 1835; in 1859 the species was transferred to the genus *Meccus* [10] and in 1930 to *Triatoma* [11]. However, in the twentieth century, Carcavallo et al. [12] proposed the revalidation of the *Meccus* genus based on morphological data (alteration corroborated by Hypsa et al. [13] through molecular studies). Finally, in the twenty-first century, Justi et al. [8], through a comprehensive study including more sophisticated phylogenetic reconstruction methods, again synonymized *Meccus* with *Triatoma*.

The six species initially considered as *Meccus* [*T. basolsae* Aguilar, Torres, Jiménez, Jurberg, Galvão & Carcavallo, 1999, *T. longipennis* Usinger, 1939, *T. mazzottii* Usinger, 1941, *T. pallidipennis* Stål, 1872, *T. phyllosomus* (Burmeister, 1835), and *T. picturatus* Usinger,

1939], together with *T. bolivari* Carcavallo, Martínez & Pelaez, 1987, *T. mexicana* (Herrich-Schaeffer, 1848) and *T. ryckmani* Zeledón & Ponce, 1972, form the *T. phyllosoma* subcomplex [3]. This subcomplex, together with the *T. dimidiata* subcomplex [*T. dimidiata* (Latreille, 1811), *T. hegneri* Mazzotti, 1940, *T. huehuetenanguensis* Lima-Cordón et al., 2019, *T. mopan* Dorn et al., 2018, *T. brailovskyi* Martínez, Carcavallo & Pelaez, 1984, and *T. gomeznunezi* Martínez, Carcavallo & Jurberg, 1994], form the *T. phyllosoma* complex [3, 14, 15].

Events of natural hybridization with production of fertile offspring have already been reported among sympatric species of the *T. phyllosoma* subcomplex [16]. Experimental crosses demonstrated reproductive viability among practically all species of the *T. phyllosoma* subcomplex that were considered as belonging to genus *Meccus* in some literature [17, 18]. In addition, experimental crosses between these species and species of *Triatoma* from the *T. phyllosoma* subcomplex (*T. mexicana*) and the *T. lecticularia* complex [*T. recurva* (Stål, 1868)] also resulted in the production of hybrids [19, 20].

The study of reproductive barriers by experimental crossings was used in taxonomy (with emphasis on description, revalidation, and synonymization of species [5, 21, 22]) and systematics (with emphasis on the evolutionary relationship between species [23]) of Triatominae. Based on the above, we carried out experimental crosses between *Triatoma* species of the *T. phyllosoma* (*T. longipennis*) and *T. dimidiata* (*T. mopan*) subcomplexes, to evaluate the reproductive compatibility between species of the *T. phyllosoma* complex. In addition, we have grouped our results with information from the literature regarding crosses between species that were initially grouped in the genus *Meccus* with *Triatoma*, in order to discuss the importance of experimental crosses to confirm the generic reorganization of species.

## Methods

Reciprocal experimental crosses were conducted between *T. longipennis* and *T. mopan*. These two species were chosen because both belong to the *T. phyllosoma* complex [3, 14, 15], and *T. mopan* has never been considered as belonging to *Meccus*, unlike *T. longipennis*. The insects used in the experiment came from colonies kept in the Triatominae insectary of the School

of Pharmaceutical Sciences, São Paulo State University (UNESP), Araraquara, São Paulo, Brazil. The experimental crosses were conducted in the Triatominae insectary, according to the experiments of Correia et al. [24] and Mendonça et al. [25]: the insects were sexed as fifth instar nymphs, and males and females were kept separately until they reached the adult stage to guarantee the virginity of the insects used in the crosses. For the experimental crosses, three couples from each set were placed in plastic jars (diameter 5 cm × height 10 cm) and kept at room temperature.

**Results and discussion**

As observed for the crosses between *T. recurva* and *T. phyllosoma* (as *M. phyllosomus*) [20] and between *T. mexicana* and *T. longipennis* [19], only the direction between *T. mopan* female and *T. longipennis* male resulted in viable offspring (Table 1). The hatching of hybrids, even if only in one direction and/or at low frequency (Table 1), demonstrates reproductive compatibility and homeology between the genomes of the parents.

Intergeneric crosses usually do not result in viable offspring in Triatominae (possibly due to pre-zygotic barriers, such as genomic incompatibility), as noted for the crossings between *Panstrongylus* and *Triatoma*, *Panstrongylus* and *Nesotriatoma*, *Rhodnius* Stål, 1859 and *Psammolestes* Bergroth, 1911 (KCCA, personal communication) and *Rhodnius* and *Triatoma* [26]. The

reproductive compatibility observed between the *T. phyllosoma* subcomplex species considered in the *Meccus* genus with species of the *Triatoma* genus (Table 1) shows that there is “intergeneric” genomic compatibility, which corroborates the regrouping of species in the same genus carried out by Justi et al. [8].

The genus *Triatoma* is a paraphyletic group comprising 82 species [3, 5, 8]. There are species of *Triatoma* related phylogenetically to the genera *Panstrongylus*, *Paratriatoma*, *Linshcosteus* and *Hermanlenia* [8], which justifies the paraphyly of the genus. The inclusion of the species of the genus *Meccus* in *Triatoma* rescues a discussion about the application of the morphological characteristics used for a long time as diagnoses for the genera of the subfamily Triatominae (as recently highlighted by Monteiro et al. [27]).

Taxonomy is a fundamental science for the entomopidemiology of Chagas disease, because correctly classifying triatomines can assist in the activity of vector control programs [28]. Even though since 2014 the generic status of the species grouped in *Meccus* has been changed to *Triatoma*, several authors continued publishing articles using the *Meccus* nomenclature as valid [20, 29–46] and, quite mistakenly, as *Triatoma* (*Meccus*) *pallidipennis* [47–49]—since *Meccus* after the genus *Triatoma* (between parentheses) represents a subgenus and, so far, there are no valid subgenera in the subfamily Triatominae.

**Table 1** Experimental crosses performed between *Triatoma* spp. and *Meccus* spp.

Crossing experiments				Number of eggs	Egg fertility	
♀	<i>T. mopan</i>	×	<i>T. longipennis</i>	♂	161	98 (61%)
♀	<i>T. mazzottii</i>	×	<i>T. mexicana</i>	♂	18 <sup>a</sup>	12 <sup>a</sup> (67%)
♀	<i>T. mexicana</i>	×	<i>T. mazzottii</i>	♂	14 <sup>a</sup>	09 <sup>a</sup> (64%)
♀	<i>T. picturatus</i>	×	<i>T. mexicana</i>	♂	25 <sup>a</sup>	19 <sup>a</sup> (76%)
♀	<i>T. mexicana</i>	×	<i>T. picturatus</i>	♂	32 <sup>a</sup>	23 <sup>a</sup> (72%)
♀	<i>T. mexicana</i>	×	<i>T. longipennis</i>	♂	14 <sup>a</sup>	9 <sup>a</sup> (64%)
♀	<i>T. phyllosomus</i>	×	<i>T. mexicana</i>	♂	208 <sup>a</sup>	156 <sup>a</sup> (75%)
♀	<i>T. mexicana</i>	×	<i>T. phyllosomus</i>	♂	392 <sup>a</sup>	295 (75%)
♀	<i>T. recurva</i>	×	<i>T. longipennis</i>	♂	71.0 ± 78.3 <sup>b</sup>	6.0 ± 0 <sup>b</sup> (8.4%)
♀	<i>T. longipennis</i>	×	<i>T. recurva</i>	♂	74.8 ± 44.6 <sup>b</sup>	6.0 ± 0 <sup>b</sup> (8%)
♀	<i>T. recurva</i>	×	<i>T. picturatus</i>	♂	94.8 ± 39.6 <sup>b</sup>	5.7 ± 6.4 <sup>b</sup> (6%)
♀	<i>T. picturatus</i>	×	<i>T. recurva</i>	♂	136.0 ± 68.9 <sup>b</sup>	12.3 ± 15.4 <sup>b</sup> (8.8%)
♀	<i>T. recurva</i>	×	<i>T. pallidipennis</i>	♂	91.2 ± 77.3 <sup>b</sup>	5.0 ± 0 <sup>b</sup> (5.5%)
♀	<i>T. pallidipennis</i>	×	<i>T. recurva</i>	♂	54.0 ± 59.9 <sup>b</sup>	14.5 ± 13.4 <sup>b</sup> (26.8%)
♀	<i>T. recurva</i>	×	<i>T. mazzottii</i>	♂	92.7 ± 56.5 <sup>b</sup>	3.0 ± 1.3 <sup>b</sup> (3.2%)
♀	<i>T. mazzottii</i>	×	<i>T. recurva</i>	♂	119.8 ± 38.3 <sup>b</sup>	5.3 ± 0.6 <sup>b</sup> (4.4%)
♀	<i>T. recurva</i>	×	<i>T. phyllosomus</i>	♂	127.8 ± 88.1 <sup>b</sup>	26.0 ± 26.7 <sup>b</sup> (20%)

<sup>a</sup> Martinez-Ibarra et al. [19]; <sup>b</sup> Martinez-Ibarra et al. [20]



## Conclusion

Thus, through reproductive compatibility, we confirm the generic reorganization of *Meccus* in *Triatoma* proposed by Justi et al. [8]. In addition, we highlight the importance of the correct classification of the species of the *T. phyllosoma* subcomplex into this genus to avoid future misunderstandings by the scientific community and vector control programs.

## Acknowledgements

We appreciate the the à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, Brazil), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, Brazil) – Finance Code 001, and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Brazil) for financial support.

## Authors' contributions

NRC: conceptualization, methodology, investigation, writing—original draft preparation and writing—review & editing. JO: conceptualization, methodology, investigation, data curation, and writing—review & editing. AR: methodology, investigation, and data curation. FFM: methodology, investigation, and data curation. YVR: methodology, investigation, and data curation. ABBO: methodology, investigation, and data curation. RDV: methodology, investigation, and data curation. DCC: methodology, investigation, and data curation. CG: conceptualization, writing—review & editing, and funding acquisition. MTVAO: conceptualization, funding acquisition, and writing—review & editing. JAR: conceptualization, resources, and writing—review & editing. KCCA: conceptualization, methodology, investigation, writing—original draft preparation, writing—review & editing, supervision, project administration, and funding acquisition. All authors read and approved the final manuscript.

## Funding

The study was supported by Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, Brazil), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, Brazil) – Finance Code 001, and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Brazil). JAR: CNPq, PQ-2, process 307 398/2018–8.

## Availability of data and materials

The data supporting the conclusions of this article are included within the article.

## Declarations

### Ethics approval and consent to participate

Not applicable.

### Consent for publication

Not applicable.

### Competing interests

The authors declare that they have no competing interests.

### Author details

<sup>1</sup>Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Instituto de Biociências, Rua Dr. Antônio Celso Wagner Zanin, 250, Distrito de Rubião Júnior, Botucatu, SP 18618-689, Brazil. <sup>2</sup>Laboratório de Entomologia em Saúde Pública, Departamento de Epidemiologia, Faculdade de Saúde Pública, Universidade de São Paulo, Av. Dr. Arnaldo 715, São Paulo, SP, Brazil. <sup>3</sup>Laboratório de Parasitologia, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Faculdade de Ciências Farmacêuticas, Rodovia Araraquara-Jaú km 1, Araraquara, SP 14801-902, Brazil. <sup>4</sup>Laboratório de Biologia Celular, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Rua Cristóvão Colombo 2265, São José Do Rio Preto, SP 15054-000, Brazil. <sup>5</sup>Laboratório Nacional e Internacional de Referência em Taxonomia de Triatomíneos, Instituto Oswaldo Cruz (FIOCRUZ), Av. Brasil 4365, Pavilhão Rocha Lima, sala 505, Rio de Janeiro, RJ 21040-360, Brazil.

Received: 22 April 2021 Accepted: 11 June 2021

Published online: 26 June 2021

## References

- World Health Organization. Chagas disease (American trypanosomiasis). [http://www.who.int/news-room/fact-sheets/detail/chagas-disease-\(american-trypanosomiasis\)](http://www.who.int/news-room/fact-sheets/detail/chagas-disease-(american-trypanosomiasis)). Accessed 12 Mar 2021.
- Galvão C. Vetores da doença de Chagas no Brasil. 1ª ed. Curitiba: Sociedade Brasileira de Zoologia; 2014.
- Justi SA, Galvão C. The evolutionary origin of diversity in Chagas disease vectors. *Trends Parasitol.* 2017;33:42–52.
- Galvão C. Taxonomia dos Vetores da Doença de Chagas da Forma à Molécula, quase três séculos de história. In: Oliveira J, Alevi KCC, Camargo LMA, Meneguetti DUO, editores. *Atualidades em Medicina Tropical no Brasil: Vetores*. São Paulo: Strictu Sensus Editora; 2020. p. 9–37.
- Alevi KCC, Oliveira J, Garcia ACC, Cristal DC, Delgado LMG, Bittinelli IF, et al. *Triatoma rosai* sp. nov. (Hemiptera, Triatominae): a new species of argentinian chagas disease vector described based on integrative taxonomy. *Insects.* 2020;11:830.
- Zhao Y, Galvão C, Cai W. *Rhodnius micki*, a new species of Triatominae (Hemiptera, Reduviidae) from Bolivia. *ZooKeys.* 2021;1012:71–93.
- Galvão C, Carcavallo R, Rocha DS, Jurberg J. A checklist of the current valid species of the subfamily Triatominae Jeannel, 1919 (Hemiptera, Reduviidae) and their geographical distribution, with nomenclatural and taxonomic notes. *Zootaxa.* 2003;202:1–36.
- Justi SA, Russo CAM, dos Mallet JR, Obara MT, Galvão C. Molecular phylogeny of Triatomini (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Parasit Vect.* 2014;7:149.
- Burmeister H. *Handbuch der Entomologie*. Berlin: Enslin; 1835.
- Stål C. Monographie der Gattung *Conorhinus* und Verwandten. *Berl Entomol Zeitsch.* 1859;3:99–117.
- Del Ponte E. Catálogo descriptivo de los géneros *Triatoma* Lap., *Rhodnius* Stål, e *Eratyrus* Stål. *Rev. Instituto Bacteriol. Dep. Nac. Hig.* 1930; 5: 855–937.
- Carcavallo RU, Jurberg J, Lent H, Noireau F, Galvão C. Phylogeny of the Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). Proposals for taxonomic arrangements *Entom Vect.* 2000;7:1–99.
- Hypsa V, Tietz D, Zrzavy J, Rego RO, Galvão C, Jurberg J. Phylogeny and biogeography of Triatominae (Hemiptera, Reduviidae): molecular evidence of a New World origin of the Asiatic clade. *Mol Phylog Evol.* 2012;23:447–57.
- Dorn PL, Justi AS, Dale C, Stevens L, Galvão C, Cordon RL, Monroy C. Description of *Triatoma mopan* sp. n. (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) from a cave in Belize. *Zookeys.* 2018;775:69–95.
- Lima-Cordón RA, Monroy MC, Stevens L, Rodas A, Rodas GA, Dorni PL, Justi AS. Description of *Triatoma huehuetenanguensis* sp. n., a potential Chagas disease vector (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Zookeys.* 2019;820:51–70.
- Martínez-Hernández F, Martínez-Ibarra JA, Catalá S, Villalobos G, de la Torre P, Lacleste J, Alejandro-Aguilar R, Espinoza B. Natural crossbreeding between sympatric species of the *Phyllosoma* complex (Insecta: Hemiptera: Reduviidae) indicate the existence of only one species with morphologic and genetic variations. *Am J Trop Med Hyg.* 2010;82:74–82.
- Martínez-Ibarra JA, Ventura-Rodríguez LV, Meillón-Isáis K, Barajas-Martínez HM, Alejandro-Aguilar P, Lupercio-Coronel R, Rocha-Chávez G, Nogueada-Torres B. Biological and genetic aspects of crosses between species of the *Phyllosoma* complex (Hemiptera: Reduviidae Triatominae). *Mem Inst Oswaldo Cruz.* 2008;103:236–43.
- Martínez-Ibarra JA, Grant-Guillén Y, Ventura-Rodríguez LV, Osorio-Pelayo PD, Macías-Amezcuca MD, Meillón-Isáis K, Alejandro-Aguilar R, Rodríguez-Bataz E, Nogueada-Torres B. Biological and genetic aspects of crosses between species of the genus *Meccus* (Hemiptera: Reduviidae Triatominae). *Mem Inst Oswaldo Cruz.* 2011;106:293–300.
- Martínez-Ibarra JA, Grant-Guillén Y, Delgadillo-Aceves IN, Zumaya-Estrada FA, Rocha-Chávez G, Salazarschettino PM, Alejandro-Aguilar R, Villalobos G, Nogueada-Torres B. Biological and genetic aspects of crosses between phylogenetically close species of Mexican Triatomines (Hemiptera: Reduviidae). *J Med Entomol.* 2011;48:705–7.

20. Martínez-Ibarra JA, Nogueada-Torres B, Licón-Trillo Á, Alejandre-Aguilar R, Salazar-Schettino PM, Vences-Blanco MO. Biological aspects of crosses between *Triatoma recurva* (Stål), 1868 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) and other members of the *Phyllosoma* complex. *J Vec Ecol*. 2015;40:117–22.
21. Mendonça VJ, Alevi KCC, Pinotti H, Gurgel-Gonçalves R, Pita S, Guerra AL, Panzera F, Araújo RF, Azeredo-Oliveira MTV, Rosa JA. Revalidation of *Triatoma bahiensis* Sherlock & Serafim, 1967 (Hemiptera: Reduviidae) and phylogeny of the *T. brasiliensis* species complex. *Zootaxa*. 2016;4107:239–54.
22. Nascimento JD, Ravazi A, Alevi KCC, Pardo-Díaz C, Salgado-Roa FC, da Rosa JA, de Azeredo Oliveira MTV, de Oliveira J, Hernández C, Salazar C, Ramírez JD. Taxonomical over splitting in the *Rhodnius prolixus* (Insecta: Hemiptera: Reduviidae) clade: are *R. taquarussuensis* (da Rosa et al., 2017) and *R. neglectus* (Lent, 1954) the same species? *PLoS ONE*. 2019;14:e0211285.
23. Neves SJM, Sousa PS, Oliveira J, Ravazi A, Madeira FF, Reis YV, et al. Prezygotic isolation confirms the exclusion of *Triatoma melanocephala*, *T. vitticeps* and *T. tibiamaculata* of the *T. brasiliensis* subcomplex (Hemiptera, Triatominae). *Infect Genet Evol*. 2020;79:104149.
24. Correia N, Almeida CE, Lima-Neiva V, Gumiel M, Lima MM, Medeiros LMO, Mendonça VJ, Rosa JA, Costa J. Crossing experiments confirm *Triatoma sherlocki* as a member of the *Triatoma brasiliensis* species complex. *Acta Trop*. 2013;128:162–7.
25. Mendonça VJ, Alevi KCC, Medeiros LM, Nascimento JD, Azeredo-Oliveira MTV, Rosa JA. Cytogenetic and morphologic approaches of hybrids from experimental crosses between *Triatoma lenti* Sherlock & Serafim, 1967 and *T. sherlocki* Papa et al. 2002 (Hemiptera: Reduviidae). *Infect Genet Evol*. 2014;26:123–31.
26. Perlowagora-Szumlewska A, Correia MV. Induction of male sterility manipulation of genetic mechanisms present in vector species of Chagas disease (remarks on integrating sterile-male release with insecticidal control measures against vectors of Chagas disease). *Rev Inst Med Trop São Paulo*. 1972;14:360–71.
27. Monteiro FA, Weirauch C, Felix F, Lazoski C, Abad-Franch F. Evolution, Systematics, and Biogeography of the Triatominae Vectors of Chagas Disease. *Adv Parasitol*. 2018;99:265–344.
28. Dujardin JP, Costa J, Bustamante D, Jaramillo N, Catala S. Deciphering morphology in Triatominae: the evolutionary signals. *Acta Trop*. 2009;110:101–11.
29. Martínez-Ibarra JA, Nogueada-Torres B, Vargas-Llamas V, García-Benavides G, Bustos-Saldaña R, Villagrán ME, de Diego-Cabrera JA, Tapia-González JM. Biological characteristics of geographically isolated populations of *Meccus mazzottii* (Hemiptera: Reduviidae) in southern Mexico. *J Ins Sc*. 2014;14:1–5.
30. Martínez-Ibarra JA, Nogueada-Torres B, la Cruz MÁ, Villagrán ME, Diego-Cabrera JA, Bustos-Saldaña R. Biological parameters of interbreeding subspecies of *Meccus phyllosomus* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) in western Mexico. *Bull Entomol Res*. 2015;105:763–70.
31. Martínez-Ibarra JA, Nogueada-Torres B, del Toro-González AK, Ventura-Anacleto LÁ, Montañez-Valdez OD. Geographic variation on biological parameters of *Meccus picturatus* (Usinger), 1939 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) under laboratory conditions. *J Vec Ecol*. 2015;40:66–70.
32. Martínez-Ibarra JA, Nogueada-Torres B, Salazar-Schettino PM, Cabrera-Bravo M, Vences-Blanco MO, Rocha-Chavez G. Transmission Capacity of *Trypanosoma cruzi* (Trypanosomatida: Trypanosomatidae) by Three Subspecies of *Meccus phyllosomus* (Heteroptera: Reduviidae) and Their Hybrids. *Med Veter Entom*. 2016;53:928–34.
33. Martínez-Ibarra JA, Nogueada-Torres B, García-Lin JC, Arroyo-Reys D, Salazar-Montaño LF, Hernández-Navarro JA, Díaz-Snches CG, Toro-Arreola ES, Rocha-Chávez G. Importance of Hybrids of *Meccus phyllosomus mazzottii*, and *M. p. pallidipennis*, and *M. p. phyllosomus* to the Transmission of *Trypanosoma cruzi* in Mexico. *Jap J Infect Dis*. 2016;69:202–6.
34. Martínez-Ibarra JA, Nogueada-Torres B, Salazar-Montaño LF, García-Lino JC, Arroyo-Reyes D, Hernández-Navarro JA. Comparison of biological fitness in crosses between subspecies of *Meccus phyllosomus* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) in southern Mexico. *Ins Sc*. 2017;24:114–21.
35. Valenzuela-Campos R, González-Rangel N, Nogueada-Torres B, Goicochea-Del Rosal G, Martínez-Ibarra JA. Biological characteristics of *Meccus phyllosomus pallidipennis* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) fed on two different hosts. *Rev Soc Bras Med Trop*. 2019;52:e20190020.
36. Rivas N, Sánchez-Cordero V, Camacho AD, Alejandre-Aguilar R. External female genitalia of six species of the genus *Meccus* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *J Vector Ecol*. 2017;42:271–8.
37. Díaz L, Covarrubias K, Licón A, Astorga M, Moreno Y, Martínez JA. Parámetros biológicos de *Meccus phyllosomus phyllosomus* (Burmeister) 1835, de *Triatoma recurva* (Stål) 1868 (Hemiptera, Reduviidae) y de sus híbridos de laboratorio. *Biomedica*. 2017;37:77–82.
38. Favila-Ruiz G, Jiménez-Cortés JG, Córdoba-Aguilar A, Salazar-Schettino PM, Gutiérrez-Cabrera AE, Pérez-Torres A, De Fuentes-Vicente JA, Vences-Blanco MO, Bucio-Torres MI, Flores-Villegas AL, Cabrera-Bravo M. Effects of *Trypanosoma cruzi* on the phenoloxidase and prophenoloxidase activity in the vector *Meccus pallidipennis* (Hemiptera:Reduviidae). *Parasit Vectors*. 2018;11:434.
39. Flores-Villegas AL, Cabrera-Bravo M, Toriello C, Bucio-Torres MI, Salazar-Schettino PM, Córdoba-Aguilar A. Survival and immune response of the Chagas vector *Meccus pallidipennis* (Hemiptera: Reduviidae) against two entomopathogenic fungi, *Metarhizium anisopliae* and *Isaria fumosorosea*. *Parasit Vectors*. 2016;9:176.
40. Flores-Villegas AL, Cabrera-Bravo M, Pérez-Torres A, Córdoba-Aguilar A, Salazar-Schettino PM, Hernández-Velázquez VM, Toriello C. Effects on *Meccus pallidipennis* (Hemiptera: Reduviidae) eggs exposed to entomopathogenic fungi: exploring alternatives to control Chagas disease. *J Med Entomol*. 2018;56:284–90.
41. Flores-Villegas AL, Cabrera-Bravo M, Fuentes-Vicente JA, Jiménez-Cortés JG, Salazar-Schettino M, Bucio-Torres MI, Córdoba-Aguilar A. Coinfection by *Trypanosoma cruzi* and a fungal pathogen increases survival of Chagasic bugs: advice against a fungal control strategy. *B Entomol Res*. 2020;110:363–9.
42. López-Vias FI, Vázquez-Chagoyán JC, Acosta-Dibarrat JP, Medina-Torres I, Díaz-Albiter M, Fernández-Rosas P, Oca-Jiménez RM. Molecular Characterization of *Trypanosoma cruzi* in Infected *Meccus pallidipennis* in the Southern Region of the State of Mexico. *Mexico Vector-Borne and Zoonotic Dis*. 2018;18:683–9.
43. Murillo-Alonso KT, Hernández-Velázquez VM, Salazar-Schettino PM, Cabrera-Bravo M, Toriello C. Effects of *Metarhizium anisopliae* on *Meccus pallidipennis* (Hemiptera: Reduviidae) over different types of wall surfaces. *Biocontrol Sci Technol*. 2019;29:466–77.
44. Madeira FF, Lima ACC, Rosa JA, Azeredo-Oliveira MTV, Alevi KCC. Nucleolar persistence phenomenon during spermatogenesis in genus *Meccus* (Hemiptera, Triatominae). *Genet Mol Res*. 2016: gmr.15017427.
45. Madeira FF, Borsatto KC, Lima ACC, Ravazi A, Oliveira J, Rosa JA, Azeredo-Oliveira MTV, Alevi KCC. Nucleolar persistence: peculiar characteristic of spermatogenesis of the vectors of chagas disease (Hemiptera, Triatominae). *Am J Trop Med Hyg*. 2016;95:1118–20.
46. Alevi KCC, Oliveira J, Rosa JA, Azeredo-Oliveira MTV. Coloration of the testicular peritoneal sheath as a synapomorphy of triatomines (Hemiptera, Reduviidae). *Biota Neotrop*. 2014;14:1–3.
47. Díaz-Garrido P, Sepulveda-Robles O, Martinez-Martinez I, Espinoza B. Variability of defensin genes from a Mexican endemic Triatominae: *Triatoma (Meccus) pallidipennis* (Hemiptera: Reduviidae). *Biosci Rep*. 2018;38:1–11.
48. Gutiérrez-Cabrera AE, Alejandre-Aguilar R, Hernández-Martínez S, Espinoza B. Development and glycoprotein composition of the perimicrovillar membrane in *Triatoma (Meccus) pallidipennis* (Hemiptera: Reduviidae). *Arthropod Struct Dev*. 2014;43:571–8.
49. Gutiérrez-Cabrera AE, Zandberg WF, Zenteno E, Rodríguez MH, Espinoza B, Lowenberger C. Glycosylation on proteins of the intestine and perimicrovillar membrane of *Triatoma (Meccus) pallidipennis*, under different feeding conditions. *Insect Sci*. 2019;26:796–808.

**Publisher’s Note**

Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

### 3.2 Artigo publicado na revista internacional *Diversity* (FI 3,03)

CESARETTO NR, REIS YV, OLIVEIRA J, GALVÃO C, ALEVI KCC. Revisiting the Genetic, Taxonomic and Evolutionary Aspects of Chagas Disease Vectors of the *Triatoma phyllosoma* Subcomplex (Hemiptera, Triatominae). *Diversity*, v. 14, p. 978, 2022. DOI: <https://doi.org/10.3390/d14110978>

## Article

# Revisiting the Genetic, Taxonomic and Evolutionary Aspects of Chagas Disease Vectors of the *Triatoma phyllosoma* Subcomplex (Hemiptera, Triatominae)

Natália Regina Cesaretto <sup>1,†</sup>, Yago Visinho dos Reis <sup>1,†</sup> , Jader de Oliveira <sup>2</sup> , Cleber Galvão <sup>3,\*</sup>   
and Kaio Cesar Chaboli Alevi <sup>1,2,3</sup> 

<sup>1</sup> Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Rua Dr. Antônio Celso Wagner Zanin, 250, Distrito de Rubião Junior, Botucatu 18618-689, SP, Brazil

<sup>2</sup> Laboratório de Entomologia em Saúde Pública, Faculdade de Saúde Pública, Universidade de São Paulo (USP), Av. Dr. Arnaldo 715, São Paulo 01246-904, SP, Brazil

<sup>3</sup> Laboratório Nacional e Internacional de Referência em Taxonomia de Triatomíneos, Instituto Oswaldo Cruz (FIOCRUZ), Av. Brasil 4365, Pavilhão Rocha Lima, Sala 505, Rio de Janeiro 21040-360, RJ, Brazil

\* Correspondence: clebergalvao@gmail.com

† These authors contributed equally to this work.

**Abstract:** *Triatoma bassolsae*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis*, *T. phyllosoma* and *T. picturata* are species that have great epidemiological importance in the transmission of Chagas disease in Mexico. However, there is no consensus regarding the specific status of these species, since they appear in various articles as species, subspecies and even subgenera. Thus, we revisited genetic, taxonomic and evolutionary data that allowed us to assess and discuss the specific status of these six species of the *T. phyllosoma* subcomplex. Phylogenetic studies were performed with nuclear (*18S*, *28S*, *ITS-2*) and mitochondrial (*16S*, *cytb*, *COI*, *COII*, *12S*) markers deposited in GenBank. In addition, data from experimental crosses were pooled and the genetic distance to the *cytb* gene was calculated. The phylogenetic reconstruction enabled us to rescue the six species as independent lineages. Post-zygotic reproductive isolation barriers (sterility and/or hybrid collapse) were observed for some experimental crosses. Although the other experimental crosses did not allow us to characterize reproductive barriers, these species showed high genetic distances in relation to the *cytb* gene (ranging from 4.6% to 14.9%). Thus, based on the revisited literature data, we confirmed the specific status of these six species of the *T. phyllosoma* subcomplex based on the phylogenetic and biological concepts of the species.

**Keywords:** kissing bugs; triatomines; phylogenetic systematics; experimental crosses



**Citation:** Cesaretto, N.R.; dos Reis, Y.V.; de Oliveira, J.; Galvão, C.; Alevi, K.C.C. Revisiting the Genetic, Taxonomic and Evolutionary Aspects of Chagas Disease Vectors of the *Triatoma phyllosoma* Subcomplex (Hemiptera, Triatominae). *Diversity* **2022**, *14*, 978. <https://doi.org/10.3390/d14110978>

Academic Editor: Simone Fattorini

Received: 29 September 2022

Accepted: 3 November 2022

Published: 14 November 2022

**Publisher's Note:** MDPI stays neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



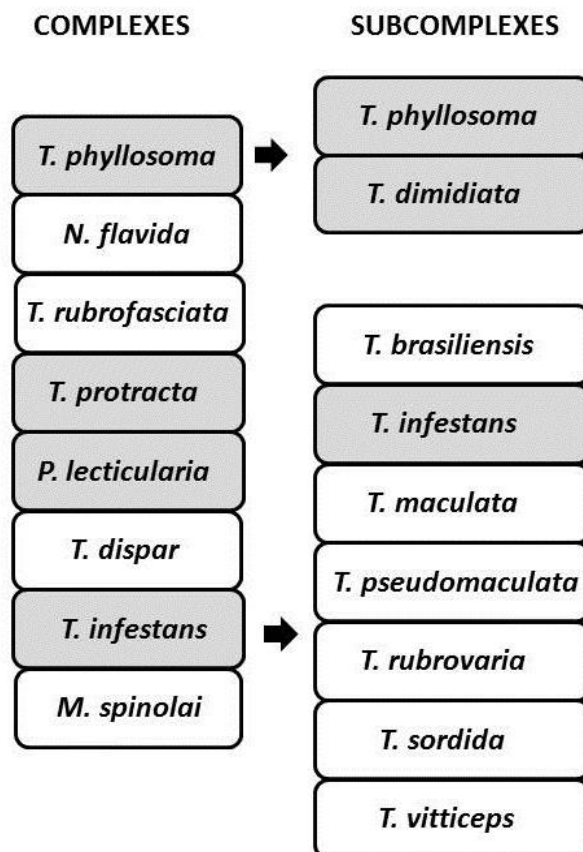
**Copyright:** © 2022 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

## 1. Introduction

The Chagas disease vectors of the Triatomini tribe (Hemiptera, Triatominae) have been grouped into eight complexes and nine subcomplexes (Figure 1) [1–5]. Although these groupings are not recognized by the International Code of Zoological Nomenclature [6], it has been suggested that they should represent natural groups (monophyletic) [7]. The *Triatoma phyllosoma* subcomplex is composed of the species *T. bassolsae* Alejandro Aguilar et al., 1999; *T. bolivari* Carcavallo, Martínez and Pelaez, 1987; *T. longipennis* (Usinger, 1939); *T. mazzottii* (Usinger, 1941); *T. mexicana* (Herrich-Schaeffer, 1848); *T. pallidipennis* (Stål, 1872); *T. phyllosoma* (Burmeister, 1835); *T. picturata* (Usinger, 1939) and *T. ryckmani* Zeledón and Ponce, 1972 [1]. With the exception of *T. ryckmani*, all the species of the *T. phyllosoma* subcomplex are endemic to Mexico [8].

*Triatoma bassolsae*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis*, *T. phyllosoma* and *T. picturata* are species that have great epidemiological importance in the transmission of Chagas disease in Mexico, representing more than 60% of vectorial transmissions of *Trypanosoma*

*cruzi* (Chagas, 1909) (Kinetoplastida, Trypanosomatidae) to humans [9]. In addition to their epidemiological importance, these insects have a complex taxonomy, since they were once considered a single species with genetic and morphological polymorphism and/or subspecies of *T. phyllosoma* [10].



**Figure 1.** Complexes and subcomplexes that are used to group the species of the Triatomini tribe. The shaded groupings represent species that have already been reported in Mexico.

*Triatoma bassolsae* was described in 1999 as a species of the genus *Triatoma* Laporte, 1832 [11]. In 2000, Carcavallo et al. [12] suggested the reclassification of the species to the genus *Meccus* Stål, 1859, and recently Justi et al. [7] and Cesaretto et al. [13] demonstrated that it is a species of *Triatoma*. *Triatoma longipennis* was described 1939 as a species of the genus *Triatoma* [14]. In 1944, it was considered as a subspecies: *T. p. longipennis* [15]. In 2000, Carcavallo et al. [12] suggested that the subspecies was a species and grouped it into the genus *Meccus*. Recently it was demonstrated that this species belongs to the genus *Triatoma* [7,13]. *Triatoma mazzottii* was described 1941 as a species of the genus *Triatoma* [16]. In 1943/1944, it was considered a subspecies (*T. p. mazzottii*) [15,17]. Later, it came to be considered as a species and was classified in the genus *Meccus* [12] and recently it has been regrouped into the genus *Triatoma* [7,13].

*Triatoma pallidipennis* was described in 1872 as a species of the genus *Triatoma* [18]. In 1943/1944, it was considered a subspecies (*T. p. pallidipennis*) [15,17]. In 2000, it started to be considered a species and was placed in the genus *Meccus* [12]. Recently Justi et al. [7] and Cesaretto et al. [13] demonstrated that it is a species of *Triatoma*. *Triatoma phyllosoma* was described in 1835 as a species of the genus *Conorhinus* [19]. In 1930, it came to be considered a species of the genus *Triatoma* [20]. In 2000, it was classified in the genus *Meccus* [12] and recently it has been regrouped into the genus *Triatoma* [7,13]. Finally, *T. picturata* was described in 1939 as a species of the genus *Triatoma* [14]. In 1943/1944, it was considered a subspecies (*T. p. picturata*) [15,17]. In 2000, Carcavallo et al. [12] suggested

that the subspecies was a species and grouped it into the genus *Meccus*. Recently it was demonstrated that this species belongs to the genus *Triatoma* [7,13].

As demonstrated above, the generic status of the *T. phyllosoma* subcomplex species has also been widely discussed. The first species of this genus was described as *Conorhinus phyllosoma* Burmeister, 1835 [19]; in 1859 the species was transferred to the genus *Meccus* [20]; in 1930 it was transferred to the genus *Triatoma* [21]; in 2000 the genus *Meccus* was revalidated based on morphological data [12] (alteration corroborated by Hypsa et al. [22] through molecular studies); and in 2014 the genus *Meccus* was synonymized with *Triatoma* using more sophisticated phylogenetic reconstruction methods [7] (generic alteration recently confirmed by experimental crosses [13]).

Recently, Rengifo-Correa et al. [23] proposed an identification key for the *T. phyllosoma* species group (involving species of the *T. phyllosoma* and *T. dimidiata* subcomplexes) and suggested that *T. bassolsae*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis*, *T. phyllosoma* and *T. picturata* should be considered species. However, there is no consensus among researchers between the specific status of these species, since they appear in articles as species [23], subspecies [24,25] and even subgenera [26,27]. Thus, we revisited genetic, taxonomic and evolutionary data that allowed us to assess and discuss the specific status of these six species of the *T. phyllosoma* subcomplex.

## 2. Materials and Methods

Sequences of eight molecular markers obtained in GenBank (mitochondrial markers: *16S*, *cytb*, *COI*, *COII* and *12S*; nuclear markers: *18S*, *28S* and *ITS-2*) (Table 1) were used for the *T. phyllosoma* subcomplex species (*T. bassolsae*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis*, *T. phyllosoma* and *T. picturata*) and for two *Triatoma* species (*T. brasiliensis* Neiva, 1911 and *T. vitticeps* (Stål, 1859)), which were designated as an outgroup (Table 1). The sequences were submitted to the MEGA X program [28] and aligned using the muscle method [29]. The alignments of each marker were concatenated by name using the Seaview4 program [30] and converted with the Mesquite program [31], resulting in an alignment with eight taxa and 5556 nucleotides.

**Table 1.** GenBank access codes of sequences used in the molecular analysis of the *T. phyllosoma* subcomplex species and respective nucleotide substitution models. - represents genes that have not been sequenced.

Species	Molecular Markers (Substitution Models)							
	<i>16S</i> (GTR + I + G)	<i>18S</i> (HKY +I)	<i>28S</i> (HKY)	<i>Cytb</i> (HKY + G)	<i>COI</i> (GTR + I)	<i>COII</i> (HKY)	<i>ITS-2</i> (HKY)	<i>12S</i> (GTR)
<b><i>T. phyllosoma</i> subcomplex</b>								
<i>T. pallidipennis</i>	KC249045	AJ243330	-	DQ198814	-	-	AJ286882	AF394522
<i>T. longipennis</i>	KC249031	-	KC249177	KC249267	KC249357	KC249452	KC698909	-
<i>T. mazzottii</i>	AY035446	AJ243333	-	DQ198816	DQ198805	-	KC698911	-
<i>T. picturata</i>	AY035447	AJ243332	-	DQ198817	-	-	KC698910	-
<i>T. phyllosoma</i>	-	AJ243329	-	DQ198818	DQ198806	-	KC698912	-
<i>T. bassolsae</i>	-	-	-	MK317878	-	-	MK248256	-
<b>Outgroup</b>								
<i>T. brasiliensis</i>	KC248985	AJ421957	KC249145	KC249239	KC249318	KC249413	-	AF021187
<i>T. vitticeps</i>	KC249087	KC249132	KC249220	KC249303	KC249396	KC249491	-	AF021217

The concatenated alignment was partitioned for each marker and the best nucleotide substitution model (lowest Akaike information criterion value) was individually determined in the jModelTest 2 program [32] (Table 1). Data were submitted to MrBayes 3.2 [33] for phylogenetic reconstruction using a Bayesian approach, with a total of 100 million generations. Trees were sampled every 1000 generations in two independent runs, with

burn-in adjusted to 25%. The Tracer v. 1.7 program [34] was used to verify the stabilization (ESS values above 200) of the sampled trees and the generated phylogenetic tree was viewed and edited in the FigTree v.1.4.4 program [35], being rooted at the midpoint. A concatenated sequence tree was produced based on the mitochondrial and nuclear genes once the concatenation approach had yielded more accurate trees, even when the concatenated sequences had evolved with very different substitution patterns [36]. The genetic distance matrix between the *T. phyllosoma* subcomplex species was obtained in the MEGA X program 21 based on the *cytb* sequences (Table 2) using the Kimura 2-parameter distance model [37]. The use of only one specimen of each species in the matrix was justified because the objective of this genetic distance analysis was to assess the taxonomic status of each of the six taxa of this subcomplex (interspecific) and not to carry out population studies (intraspecific).

**Table 2.** Genetic distance matrix for the cytochrome b gene.

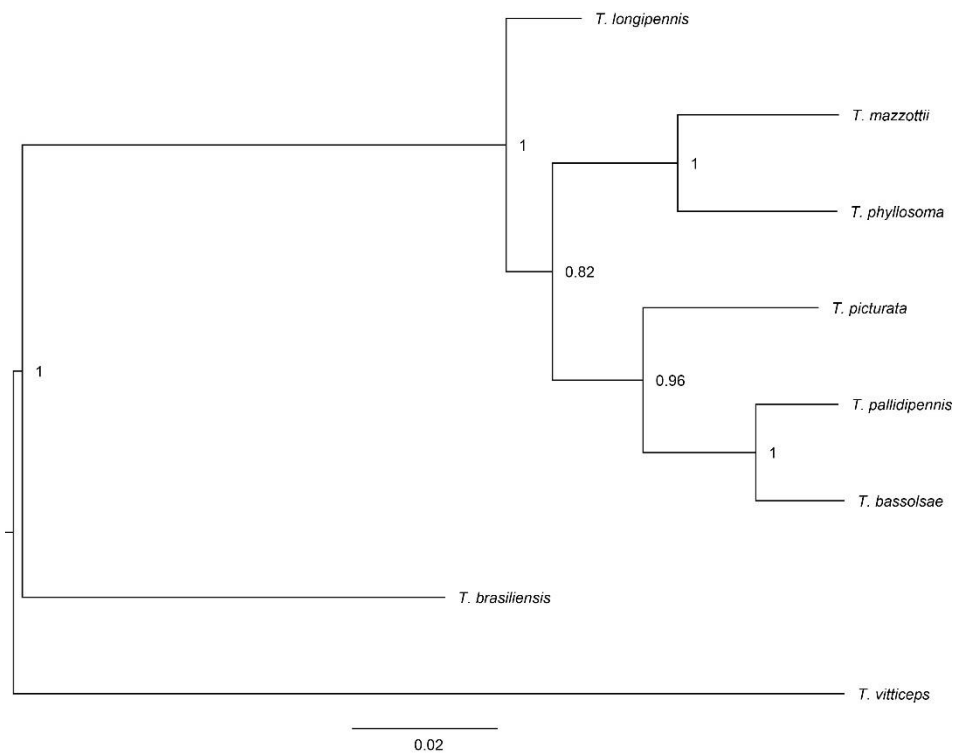
Species	1	2	3	4	5	6	7	8
1 <i>T. pallidipennis</i>								
2 <i>T. longipennis</i>	0.104							
3 <i>T. mazzottii</i>	0.136	0.102						
4 <i>T. picturata</i>	0.090	0.106	0.148					
5 <i>T. phyllosoma</i>	0.124	0.091	0.122	0.147				
6 <i>T. bassolsae</i>	0.046	0.099	0.149	0.084	0.132			
7 <i>T. brasiliensis</i>	0.315	0.296	0.326	0.360	0.276	0.336		
8 <i>T. vitticeps</i>	0.295	0.267	0.295	0.265	0.267	0.256	0.302	

### 3. Results and Discussion

The phylogenetic reconstruction, obtained by combining different mitochondrial and nuclear markers, could be used to rescue the six species of the *T. phyllosoma* subcomplex as independent lineages with strong bootstrap values (values  $\geq 70\%$ ) [38] (with support values ranging from 0.82 to 1) (Figure 2). In addition, these species showed high genetic distances from the *cytb* gene, ranging from 4.6% to 14.9% (Table 2).

Phylogenetic studies performed by Martínez-Ibarra et al. [10] and Martínez et al. [39] led those authors to propose changing the specific status of species *T. bassolsae*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis*, *T. phyllosoma* and *T. picturata* to subspecies of *T. phyllosoma* (*T. p. bassolsae*, *T. p. longipennis*, *T. p. mazzottii*, *T. p. pallidipennis*, *T. p. phyllosoma* and *T. p. picturata*). However, the phylogenetic reconstruction obtained by combining different mitochondrial and nuclear markers enabled us to rescue the six species of the *T. phyllosoma* subcomplex as independent lineages (Figure 2), confirming the specific status of these vectors based on the phylogenetic concept of species (“... the smallest diagnosable cluster of individual organisms forming a monophyletic group within which there is a parental pattern of ancestry and descent” [40]).

Post-zygotic reproductive isolation barriers (sterility and/or hybrid collapse) that make the hybrids resulting from the crosses between *T. mazzotti* and most other species of the *T. phyllosoma* subcomplex unfeasible, as well as those between *T. phyllosoma* and *T. pallidipennis* and between *T. phyllosoma* and *T. bassolsae*, were described by Martínez-Ibarra [41–43] (Table 3). The characterization of these barriers under laboratory conditions confirmed the specific status of the parent species based on the biological species concept (“... groups of actually or potentially interbreeding natural populations, which are reproductively isolated from other such groups” [44,45]). Although the other experimental crosses did not allow the characterization of interspecific reproductive barriers (Table 3), these species showed high genetic distances from the *cytb* gene (the choice of the *cytb* gene to calculate the genetic distance was based on the minimum interspecific distance established by Monteiro et al. [46]), ranging from 4.6% to 14.9% (Table 2), which confirmed the specific status of all taxa, since these were greater than the minimum value established to separate species using the *cytb* gene (2%) [46].



**Figure 2.** Bayesian phylogenetic tree. The posterior probability is indicated in the nodes.

**Table 3.** Experimental crosses carried out between species of the *phyllosoma* subcomplex.

Experimental Crosses	Pre-Zygotic Barriers	Post-Zygotic Barriers	References
♀ <i>T. mazzottii</i> × ♂ <i>T. longipennis</i>	Absent	Hybrid Collapse	Martínez-Ibarra et al. [41]
♂ <i>T. mazzottii</i> × ♀ <i>T. longipennis</i>	Absent	Hybrid Collapse	Martínez-Ibarra et al. [41]
♀ <i>T. mazzottii</i> × ♂ <i>T. picturata</i>	Absent	Hybrid sterility	Martínez-Ibarra et al. [41]
♂ <i>T. mazzottii</i> × ♀ <i>T. picturata</i>	Absent	Hybrid sterility	Martínez-Ibarra et al. [41]
♀ <i>T. mazzottii</i> × ♂ <i>T. pallidipennis</i>	Absent	Hybrid sterility	Martínez-Ibarra et al. [41]
♂ <i>T. mazzottii</i> × ♀ <i>T. pallidipennis</i>	Absent	Hybrid sterility	Martínez-Ibarra et al. [41]
♀ <i>T. mazzottii</i> × ♂ <i>T. bassolsae</i>	Absent	Hybrid sterility	Martínez-Ibarra et al. [41]
♀ <i>T. phyllosoma</i> × ♂ <i>T. pallidipennis</i>	Absent	Hybrid sterility	Martínez-Ibarra et al. [42]
♀ <i>T. pallidipennis</i> × ♂ <i>T. phyllosoma</i>	Absent	Hybrid sterility	Martínez-Ibarra et al. [42]
♀ <i>T. phyllosoma</i> × ♂ <i>T. bassolsae</i>	Absent	Hybrid sterility	Martínez-Ibarra et al. [42]
♀ <i>T. bassolsae</i> × ♂ <i>T. phyllosoma</i>	Absent	Hybrid sterility	Martínez-Ibarra et al. [42]
♀ <i>T. longipennis</i> × ♂ <i>T. picturata</i>	Absent	Absent	Martínez-Ibarra et al. [41]
♂ <i>T. longipennis</i> × ♀ <i>T. picturata</i>	Absent	Absent	Martínez-Ibarra et al. [41]
♀ <i>T. phyllosoma</i> × ♂ <i>T. longipennis</i>	Absent	Absent	Martínez-Ibarra et al. [42]
♀ <i>T. longipennis</i> × ♂ <i>T. phyllosoma</i>	Absent	Absent	Martínez-Ibarra et al. [42]
♀ <i>T. phyllosoma</i> × ♂ <i>T. picturata</i>	Absent	Absent	Martínez-Ibarra et al. [42]
♀ <i>T. picturata</i> × ♂ <i>T. phyllosoma</i>	Absent	Absent	Martínez-Ibarra et al. [42]
♀ <i>T. phyllosoma</i> × ♂ <i>T. mazzottii</i>	Absent	Absent	Martínez-Ibarra et al. [42]



Table 3. Cont.

Experimental Crosses	Pre-Zygotic Barriers	Post-Zygotic Barriers	References
♀ <i>T. mazzottii</i> × ♂ <i>T. phyllosoma</i>	Absent	Absent	Martínez-Ibarra et al. [42]
♀ <i>T. bassolsae</i> × ♂ <i>T. pallidipennis</i>	Absent	Absent	Martínez-Ibarra et al. [42]
♀ <i>T. pallidipennis</i> × ♂ <i>T. bassolsae</i>	Absent	Absent	Martínez-Ibarra et al. [42]
♀ <i>T. bassolsae</i> × ♂ <i>T. longipennis</i>	Absent	Absent	Martínez-Ibarra et al. [42]
♀ <i>T. longipennis</i> × ♂ <i>T. bassolsae</i>	Absent	Absent	Martínez-Ibarra et al. [42]
♀ <i>T. bassolsae</i> × ♂ <i>T. picturata</i>	Absent	Absent	Martínez-Ibarra et al. [42]
♀ <i>T. picturata</i> × ♂ <i>T. bassolsae</i>	Absent	Absent	Martínez-Ibarra et al. [42]
♀ <i>T. longipennis</i> × ♂ <i>T. pallidipennis</i>	Absent	Absent	Martínez-Ibarra et al. [43]
♀ <i>T. pallidipennis</i> × ♂ <i>T. longipennis</i>	Absent	Absent	Martínez-Ibarra et al. [43]
♀ <i>T. pallidipennis</i> × ♂ <i>T. picturata</i>	Absent	Absent	Martínez-Ibarra et al. [43]
♀ <i>T. picturata</i> × ♂ <i>T. pallidipennis</i>	Absent	Absent	Martínez-Ibarra et al. [43]

Usinger [15] was the first researcher to question the specific status of *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis*, *T. phyllosoma* and *T. picturata*, suggesting the shifting of *T. phyllosoma* from a species to subspecies (considering this species as polytypic). Lent and Wygodinsky [47], based on morphological data, elevated its status to a species. On the other hand, Marcilla et al. [48], Martínez et al. [39], Martínez-Ibarra et al. [10] and Bargues et al. [49] performed molecular studies and observed very low interspecific variations, suggesting that classifying the species as subspecies would be more appropriate. However, Renfigo-Correa et al. [23,50], based on the phenetics and cohesion species concept considered *T. bassolsae*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis*, *T. phyllosoma* and *T. picturata* as valid species. These concepts suggest, respectively, that "a species is a set of organisms that are phenotypically similar and that look different from other sets of organisms [51]" and "a species is an evolutionary lineage that serves as the arena of action of basic micro-evolutionary forces, such as gene flow—when applicable—genetic drift and natural selection [52]".

As mentioned above, although *T. longipennis*, *T. pallidipennis* and *T. picturata* live in sympatry and produce natural hybrids [10], there is some evolutionary factor that makes these hybrids unfeasible under natural conditions [which was not visualized under artificial conditions (Table 3)], since these taxa have a high interspecific genetic distance (Table 2), which demonstrates the genetic integrity of the three species, possibly resulting from reproductive isolation due to a post-zygotic barrier (a barrier that possibly inhibits the backcrossing and gene introgression between *T. longipennis*, *T. pallidipennis* and *T. picturata* under natural conditions).

Chagas disease is one of the most important yet neglected parasitic diseases in Mexico and is transmitted by Triatominae [53]. Nineteen of the 31 Mexican triatomine species are considered important species from an epidemiological point of view (including the six species studied here), as they invade human houses and all have been found to be naturally infected with *T. cruzi* [53]. The precise classification of *T. bassolsae*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis*, *T. phyllosoma* and *T. picturata* species has epidemiological implications, as it allows vector control programs to direct monitoring and control activities directly to the species with the greatest vector importance.

These six species have interspecific morphological divergences that allow the species to be differentiated (also allowing the organization of dichotomous keys) [23,47]. Furthermore, the study of their external female genitalia [54] and the eggs [55] by means of scanning electron microscopy showed significant interspecific differences that allowed for the confirmation of the specific status of the species.

#### 4. Conclusions

Thus, based on the literature data that were revisited and discussed here (morphological, genetic and evolutionary data), we confirmed the specific status of *T. bassolsae*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis*, *T. phyllosoma* and *T. picturata* based on the phylogenetic, phenetic, cohesion and biological concepts of the species. Finally, we consider it important to carry out further studies to evaluate the presence/absence of interspecific gene flow (such as microsatellite markers and next-generation sequencing) between *T. phyllosoma* subcomplex species under natural conditions.

**Author Contributions:** Conceptualization, N.R.C., Y.V.d.R., J.d.O., C.G. and K.C.C.A.; methodology, N.R.C., Y.V.d.R., J.d.O., C.G. and K.C.C.A.; formal analysis, N.R.C., Y.V.d.R. and K.C.C.A.; investigation, N.R.C., Y.V.d.R. and K.C.C.A.; resources, J.d.O., C.G. and K.C.C.A.; writing—original draft preparation, N.R.C., Y.V.d.R. and K.C.C.A.; writing—review and editing, N.R.C., Y.V.d.R., J.d.O., C.G. and K.C.C.A.; supervision, J.d.O. and K.C.C.A.; project administration, N.R.C., J.d.O. and K.C.C.A.; funding acquisition, C.G. and K.C.C.A. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

**Funding:** This research was funded by Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel, Brazil (CAPES)—Finance Code 001, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) and Carlos Chagas Filho Research Foundation of the State of Rio de Janeiro (FAPERJ).

**Institutional Review Board Statement:** Not applicable.

**Data Availability Statement:** All relevant data are contained within the manuscript.

**Conflicts of Interest:** The authors declare no conflict of interest.

#### References

- Schofield, C.J.; Galvão, C. Classification, evolution, and species groups within the Triatominae. *Acta Trop.* **2009**, *110*, 88–100. [CrossRef] [PubMed]
- Pita, S.; Lorite, P.; Nattero, J.; Galvão, C.; Alevi, K.C.C.; Teves, S.C.; Azeredo-Oliveira, M.T.; Panzera, F. New arrangements on several species subcomplexes of *Triatoma* genus based on the chromosomal position of ribosomal genes (Hemiptera-Triatominae). *Infect. Genet. Evol.* **2016**, *43*, 225–231. [CrossRef] [PubMed]
- Justi, S.A.; Galvão, C. The evolutionary origin of diversity in Chagas disease vectors. *Trends Parasitol.* **2017**, *33*, 42–52. [CrossRef] [PubMed]
- Alevi, K.C.C.; Oliveira, J.; Azeredo-Oliveira, M.T.V.; Rosa, J.A. *Triatoma vitticeps* subcomplex (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae): A new grouping of Chagas disease vectors from South America. *Parasit. Vectors* **2017**, *10*, 180. [CrossRef] [PubMed]
- Alevi, K.C.C.; de Oliveira, J.; Rocha, D.S.; Galvão, C. Trends in Taxonomy of Chagas Disease Vectors (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae): From Linnaean to Integrative Taxonomy. *Pathogens* **2021**, *10*, 1627. [CrossRef]
- ICNZ. The International Code of Zoological Nomenclature. 1999. Available online: <https://www.iczn.org/> (accessed on 7 December 2021).
- Justi, S.A.; Russo, C.A.M.; Mallet, J.R.d.S.; Obara, M.T.; Galvão, C. Molecular phylogeny of Triatomini (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Parasit. Vectors* **2014**, *7*, 149. [CrossRef]
- Galvão, C.; Carcavallo, R.U.; Rocha, D.S.; Jurberg, J. A checklist of the current valid species of the subfamily Triatominae Jeannel, 1919 (Hemiptera, Reduviidae) and their geographical distribution, with nomenclatural and taxonomic notes. *Zootaxa* **2003**, *202*, 1–36. [CrossRef]
- Zárate, L.G.; Zárate, R.J.; Morales-López, G.; Espinoza-Medinilla, E.; Cabre ra-Ozuna, M.; García-Santiago, G. *Estudio Epidemiológico de la Enfermedad de Chagas en el Sureste de México*; Informe de Investigación of the Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste: San Cristóbal de Las Casas, México, 1985.
- Martínez-Fernández, F.; Martínez-Ibarra, J.A.; Catalá, S.; Villalobos, G.; de La Torre, P.; Lacleite, J. Natural crossbreeding between sympatric species of the *Phyllosoma* complex (Insecta: Hemiptera: Reduviidae) indicate the existence of only one species with morphologic and genetic variations. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* **2010**, *82*, 74–82. [CrossRef]
- Aguilar, R.A.; Torres, B.N.; Jiménez, M.C.; Jurberg, J.; Galvão, C.; Carcavallo, R. *Triatoma bassolsae* sp. n. do México, com uma chave para as espécies do complexo “*phyllosoma*” (Hemiptera, Reduviidae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* **1999**, *94*, 353–359. [CrossRef]
- Carcavallo, R.U.; Jurberg, J.; Lent, H.; Noireau, F.; Galvão, C. Phylogeny of the Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). *Proposals for taxonomic arrangements Entom. Vect.* **2000**, *7*, 1–99.
- Cesaretto, N.R.; Oliveira, J.; Ravazi, A.; Madeira, F.F.; Reis, Y.V.; Oliveira, A.B.B.; Vicente, R.D.; Cristal, D.C.; Galvão, C.; de Azeredo-Oliveira, M.T.V.; et al. Trends in taxonomy of Triatomini (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae): Reproductive

- compatibility reinforces the synonymization of *Meccus* Stål, 1859 with *Triatoma* Laporte, 1832. *Parasit. Vect.* **2021**, *14*, 340. [CrossRef] [PubMed]
14. Usinger, R.L. Descriptions of new Triatominae with a key to genera (Hemiptera, Reduviidae). *Univ. Calif. Publ. Entomol.* **1939**, *7*, 33–56.
  15. Usinger, R.L. The Triatominae of North and Central America and the West Indies and their public health significance. *Pub. Health Bull.* **1944**, *288*, 1–83.
  16. Usinger, R.L. Notes and descriptions of neotropical Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). *Pan Pac. Ent.* **1941**, *17*, 49–57.
  17. Mazzotti, L. *Triatoma phyllosoma usingeri*, a new subspecies of *Triatoma* from Mexico. *Pan. Pac. Entomol.* **1943**, *19*, 80–85.
  18. Stål, C. *Enumeratio Hemipterorum*; Pars 2; Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens: Stockholm, Sweden, 1872; pp. 1–159.
  19. Burmeister, H. *Handbuch der Entomologie*; Enslin: Berlin, Germany, 1835.
  20. Stal, C. Monographie der Gattung *Conorhinus* und Verwandten. *Berl. Entomol. Zeitsch.* **1859**, *3*, 99–117. [CrossRef]
  21. Del Ponte, E. Catalogo descriptivo de los generos *Triatoma* Lap., *Rhodnius* Stal, e *Eratyrys* Stal. *Rev. Inst. Bacteriol. Dep. Nac. Hig.* **1930**, *5*, 855–937.
  22. Hypsa, V.; Tietz, D.; Zrzavy, J.; Rego, R.O.; Galvão, C.; Jurberg, J. Phylogeny and biogeography of Triatominae (Hemiptera, Reduviidae): Molecular evidence of a New World origin of the Asiatic clade. *Mol. Phylog. Evol.* **2012**, *23*, 447–457. [CrossRef]
  23. Renfigo-Correa, L.; Téllez-Rendón, J.L.; Esteban, L.; Huerta, H.; Morrone, J.J. The *Triatoma phyllosoma* species group (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae), vectors of Chagas disease: Diagnoses and a key to the species. *Zootaxa* **2021**, *5023*, 335–365. [CrossRef]
  24. Martínez-Ibarra, J.A.; Noguera-Torres, B.; la Cruz, M.A.; Villagran, M.E.; Diego-Cabrera, J.A.; Bustos-Saldana, R. Biological parameters of interbreeding subspecies of *Meccus phyllosomus* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) in western Mexico. *Bull. Entomol. Res.* **2015**, *105*, 763–770. [CrossRef]
  25. Martínez-Ibarra, J.A.; Noguera-Torres, B.; Salazar-Schettino, P.M.; Cabrera-Bravo, M.; Vences-Blanco, M.O.; Rocha-Chavez, G. Transmission Capacity of *Trypanosoma cruzi* (Trypanosomatida: Trypanosomatidae) by Three Subspecies of *Meccus phyllosomus* (Heteroptera: Reduviidae) and Their Hybrids. *Med. Veter. Entom.* **2016**, *53*, 928–934. [CrossRef] [PubMed]
  26. Gutierrez-Cabrera, A.E.; Zandberg, W.F.; Zenteno, E.; Rodriguez, M.H.; Espinoza, B.; Lowenberger, C. Glycosylation on proteins of the intestine and perimicrovillar membrane of *Triatoma (Meccus) pallidipennis*, under different feeding conditions. *Insect. Sci.* **2019**, *26*, 796–808. [CrossRef] [PubMed]
  27. Diaz-Garrido, P.; Sepulveda-Robles, O.; Martinez-Martinez, I.; Espinoza, B. Variability of defensin genes from a Mexican endemic Triatominae: *Triatoma (Meccus) pallidipennis* (Hemiptera: Reduviidae). *Biosci. Rep.* **2018**, *38*, 1–11. [CrossRef] [PubMed]
  28. Kumar, S.; Stecher, G.; Li, M.; Knyaz, C.; Tamura, K. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Mol. Biol. Evol.* **2018**, *35*, 1547–1549. [CrossRef] [PubMed]
  29. Edgar, R.C. MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucl. Ac. Res.* **2014**, *32*, 1792–1797. [CrossRef]
  30. Gouy, M.; Guindon, S.; Gascuel, O. SeaView Version 4: A Multiplatform Graphical User Interface for Sequence Alignment and Phylogenetic Tree Building. *Mol. Biol. Evol.* **2010**, *27*, 221–224. [CrossRef]
  31. Maddison, W.P.; Maddison, D.R. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis—Version 3.2. 2017. Available online: <http://www.mesquiteproject.org> (accessed on 7 December 2021).
  32. Darriba, D.; Taboada, G.L.; Doallo, R.; Posada, D. jModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. *Nat. Methods* **2012**, *9*, 772. [CrossRef]
  33. Ronquist, F.; Teslenko, M.; Van der Mark, P.; Ayres, D.L.; Darling, A.; Höhna, S.; Larget, B.; Liu, L.; Suchard, M.A.; Huelsenbeck, J.P. MRBAYES 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model selection across a large model space. *Syst. Biol.* **2012**, *61*, 539–542. [CrossRef]
  34. Rambaut, A.; Drummond, A.J.; Xie, D.; Baele, G.; Suchard, M.A. Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Syst. Biol.* **2018**, *67*, 901–904. [CrossRef]
  35. Rambaut, A. FigTree—Tree Figure Drawing Tool Version v.1.4.4. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh: Edinburgh. 2018. Available online: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/> (accessed on 7 December 2021).
  36. Gadagkar, S.R.; Rosenberg, M.S.; Kumar, S. Inferring species phylogenies from multiple genes: Concatenated sequence tree versus consensus gene tree. *J. Exp. Zool. B. Mol. Dev. Evol.* **2005**, *15*, 64–74. [CrossRef]
  37. Kimura, M. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.* **1980**, *16*, 111–120. [CrossRef] [PubMed]
  38. Felsenstein, J. *Inferring phylogenies*; Sinauer Associates: Sunderland, MA, USA, 2004.
  39. Martínez, F.H.; Villalobos, G.C.; Cevallos, A.M.; Torre, P.D.; Lactette, J.P.; Alejandro-Aguilar, R.; Espinoza, B. Taxonomic study of the *phyllosoma* complex and other triatomineo (Insecta: Hemiptera: Reduviidae) species of epidemiological importance in the transmission of Chagas disease: Using ITS-2 and mtCytB sequences. *Mol. Phylogen. Evol.* **2006**, *41*, 279–287. [CrossRef] [PubMed]
  40. Cracraft, J. Species Concepts and Speciation Analysis. *Curr. Ornithol.* **1983**, *1*, 159–187.
  41. Martínez-Ibarra, J.A.; Ventura-Rodríguez, L.V.; Meillon-Isais, K.; Barajas-Martínez, H.; Alejandro-Aguilar, R.; Luperciocoronel, P. Biological and genetic aspects of experimental hybrids from species of the *Phyllosoma* complex (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* **2008**, *103*, 236–243. [CrossRef]

42. Martínez-Ibarra, J.A.; Grant-Guillén, Y.; Ventura-Rodríguez, L.V.; Osorio-Pelayo, P.D.; Macías-Amezcuca, M.D.; Meillón-Isáis, K. Biological and genetic aspects of crosses between species of the genus *Meccus* (Hemiptera: Reduviidae Triatominae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* **2011**, *106*, 293–300. [[CrossRef](#)]
43. Martínez-Ibarra, J.A.; Salazar-Schettino, P.M.; Nogueira-Torres, B.; Vences, M.O.; Tapia-González, J.M.; Espinoza-Gutiérrez, B. Occurrence of hybrids and laboratory evidence of fertility among three species of the *Phyllosoma* complex (Hemiptera: Reduviidae) in Mexico. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* **2009**, *104*, 1125–1131. [[CrossRef](#)]
44. Mayr, E. *Populações, Espécies e Evolução*, 1st ed.; Editora Nacional: São Paulo, Brazil, 1963.
45. Mayr, E. *Populations, Species, and Evolution*; Harvard University Press: Cambridge, MA, USA, 1970.
46. Monteiro, F.A.; Donnelly, M.J.; Beard, C.B.; Costa, J. Nested clade and phylogeographic analyses of the Chagas disease vector *Triatoma brasiliensis* in Northeast Brazil. *Mol. Phylogenet. Evol.* **2004**, *32*, 46–56. [[CrossRef](#)]
47. Lent, H.; Wygodzinsky, P. Revision of the Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) and their significance as vectors of Chagas disease. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **1979**, *163*, 123–520.
48. Marcilla, A.; Bargues, M.D.; Ramsey, J.M.; Magallón-Gastelum, E.; Salazar-Schettino, P.M.; Abad-Franch, F.; Dujardin, J.-P.; Schofield, C.J.; Mas-Coma, S. The ITS-2 of the nuclear rDNA as a molecular marker for populations, species, and phylogenetic relationships in Triatominae (Hemiptera: Reduviidae), vectors of Chagas disease. *Mol. Phylog. Evol.* **2001**, *18*, 136–142. [[CrossRef](#)]
49. Bargues, M.D.; Klisiowicz, D.R.; González-Candelas, F.; Ramsey, J.M.; Monroy, C.; Ponce, C.; Salazar-Schettino, P.M.; Panzera, F.; Abad-Franch, F.; Sousa, O.E.; et al. Phylogeography and genetic variation of *Triatoma dimidiata*, the main Chagas disease vector in Central America and its position within the genus *Triatoma*. *PLoS Negl. Trop. Dis.* **2008**, *2*, e233. [[CrossRef](#)]
50. Renfigo-Correa, L.; Abad-Franch, F.; Martínez-Hernández, F.; Salazar-Schettino, P.M.; Tellez-Rendon, J.L.; Villalobos, G. A biogeographic–ecological approach to disentangle reticulate evolution in the *Triatoma phyllosoma* species group (Heteroptera: Triatominae), vectors of Chagas disease. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* **2021**, *59*, 94–110. [[CrossRef](#)]
51. Ridley, M. Evolution. *J. Evol. Biol.* **1993**, *6*, 615–617.
52. Templeton, A.R. In and out of breeding problems. *Conserv. Biol.* **1994**, *8*, 608–610. [[CrossRef](#)]
53. Ramsey, J.M.; Peterson, A.T.; Carmona-Castro, O.; Moo-Llanes, D.A.; Nakazawa, Y.; Butrick, M.; Tun-Ku, E.; de la Cruz-Félix, K.; Ibarra-Cerdeña, C.N. Atlas of Mexican *Triatominae* (Reduviidae: Hemiptera) and vector transmission of Chagas disease. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* **2015**, *110*, 339–352. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
54. Rivas, N.; Sánchez-Cordero, V.; Camacho, A.D.; Alejandro-Aguilar, R. External female genitalia of six species of the genus *Meccus* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *J. Vect. Ecol.* **2017**, *42*, 271–278. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
55. Obara, M.T.; Barata, J.M.; da Silva, N.N.; Ceretti, W., Jr.; Urbinatti, P.R.; da Rosa, J.A.; Jurberg, J.; Galvão, C. Morphologic, morphometrical, and histological aspects of the eggs of four species of the genera *Meccus* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* **2007**, *102*, 13–19. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]

### 3.3 Capítulo publicado no livro “Atualidades em Medicina Tropical no Brasil: Vetores”

CESARETTO NR, RAVAZI A, ALEVI KCC, Resgatando dados sobre hibridação entre os vetores da doença de Chagas do subcomplexo *phyllosoma*. OLIVEIRA J, ALEVI KCC, CAMARGO LMA, MENEGUETTI DUO, eds. Atualidades em Medicina Tropical no Brasil: Vetores. Rio Branco, Brazil: Stricto Sensus Editora, p. 38–48, 2021. DOI: <https://doi.org/10.35170/ss.ed.9786586283587.06>

**Stricto  
ensu**  
Editora

**ATUALIDADES EM MEDICINA TROPICAL  
NA AMÉRICA DO SUL:**

# **VETORES**



ISBN: 978-65-86283-58-7

**Organizadores:**

**Jader de Oliveira**

**Kaio Cesar Chaboli Alevi**

**Luís Marcelo Aranha Camargo**

**Dionatas Ulises de Oliveira Meneguetti**

**2021**

## Ficha Catalográfica

### Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

A886

Atualidades em medicina tropical na América do Sul : vetores / Jader de Oliveira ... [et al] (org.). – Rio Branco : Stricto Sensus, 2021.  
345 p. : il.

ISBN: 978-65-86283-58-7

DOI: 10.35170/ss.ed.9786586283587

1. Medicina. 2. Tropical. 3. Vetores. I. Oliveira, Jader de. II. Alevi, Kaio Cesar Chaboli. III. Camargo, Luís Marcelo Aranha. IV. Meneguetti, Dionatas Ulises de Oliveira. V. Título.

CDD 22. ed. 616.9918

**Bibliotecária Responsável:** Tábata Nunes Tavares Bonin / CRB 11-935

O conteúdo dos capítulos do presente livro, correções e confiabilidade são de responsabilidade exclusiva dos autores.

É permitido o download deste livro e o compartilhamento do mesmo, desde que sejam atribuídos créditos aos autores e a editora, não sendo permitido à alteração em nenhuma forma ou utilizá-la para fins comerciais.

[www.sseditora.com.br](http://www.sseditora.com.br)

## RESGATANDO DADOS SOBRE HIBRIDAÇÃO ENTRE OS VETORES DA DOENÇA DE CHAGAS DO SUBCOMPLEXO *PHYLLOSOMA*

Natália Regina Cesaretto<sup>1</sup>, Amanda Ravazi<sup>1</sup> e Kaio Cesar Chaboli Alevi<sup>1,2</sup>

1. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Instituto de Biociências, Botucatu, SP, Brasil;
2. Laboratório de Parasitologia, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Faculdade de Ciências Farmacêuticas, Araraquara, São Paulo, Brasil.

### RESUMO

O subcomplexo *Phyllosoma* é composto pelas espécies *Triatoma bassolsae*, *T. bolivari*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. mexicana*, *T. pallidipennis*, *T. phyllosoma*, *T. picturata* e *T. ryckmani*. Com exceção de *T. ryckmani* que nunca foi notificada no México, todas as espécies do subcomplexo *Phyllosoma* são endêmicas do México. Desde 1942, estudos de hibridação vêm sendo realizados entre esses triatomíneos, o que resultou em diversas propostas taxonômicas, como, por exemplo, que parte das espécies do subcomplexo *Phyllosoma* representava uma única espécie com polimorfismo genético e morfológico ou, até mesmo, que esses insetos deveriam ser considerados como subespécies. Além disso, estudos epidemiológicos foram realizados para avaliar a competência vetorial dos híbridos. Considerando que os estudos dos híbridos podem ajudar a compreender a sistemática e taxonomia dos triatomíneos, podem ser usados para analisar os mecanismos de isolamento que limitam o fluxo gênico entre as diferentes espécies, assim como podem ser empregados para o estabelecimento do papel da hibridação natural na geração de novas variantes, apresentamos uma revisão sobre os estudos de hibridação entre os vetores da doença de Chagas do México agrupados no subcomplexo *Phyllosoma*.

**Palavras-chave:** Triatomíneos, Subcomplexo *Phyllosoma* e Cruzamentos experimentais.

### ABSTRACT

The *Phyllosoma* subcomplex is composed of the species *Triatoma bassolsae*, *T. bolivari*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. mexicana*, *T. pallidipennis*, *T. phyllosoma*, *T. picturata* and *T. ryckmani*. With the exception of *T. ryckmani* which was never reported in Mexico, all species of the *Phyllosoma* subcomplex are endemic to Mexico. Since 1942, hybridization studies have been carried out among these triatomines, which resulted in several taxonomic proposals, such as, for example, that part of the species in the *Phyllosoma* subcomplex represented a single species with genetic and morphological polymorphism, or even that these insects should be considered as subspecies. In addition, epidemiological studies were carried out to evaluate the vectorial competence of hybrids. Whereas hybrid studies can help to understand the systematics and taxonomy of triatomines, can be used to analyze the isolation mechanisms that limit gene flow between different species, as well as can be used to establish the role of natural hybridization in the generation of new variants, we present a



review of hybridization studies among Chagas disease vectors in Mexico grouped in the *Phyllosoma* subcomplex.

**Keywords:** Triatomines, *Phyllosoma* subcomplex and Experimental crosses.

## 1. INTRODUÇÃO

Os triatomíneos são insetos hematófagos de grande importância para a saúde pública, pois são considerados como a principal forma de transmissão do protozoário *Trypanosoma cruzi* (Chagas, 1909) (Kinetoplastida, Trypanosomatidae), agente etiológico da doença de Chagas (WHO, 2021). Existem 157 espécies na subfamília Triatominae, que são agrupadas em cinco tribos: Alberproseniini, Bolboderini, Cavernicolini, Rhodniini e Triatomini (ALEVI et al., 2021; DALE; JUSTI; GALVÃO, 2021; ZHAO; GALVÃO; CAI W, 2021).

Os vetores da tribo Triatomini são agrupados em oito complexos e nove subcomplexos, a saber, complexos *Phyllosoma*, *Flavida*, *Rubrofasciata*, *Protracta*, *Lecticularia*, *Dispar*, *Infestans* e *Spinolai* e subcomplexos *Dimidiata*, *Phyllosoma*, *Brasiliensis*, *Infestans*, *Maculata*, *Pseudomaculata*, *Rubrovaria*, *Sordida* e *Vitticeps* (SCHOFIELD; GALVÃO, 2009; PITA et al., 2016; JUSTI; GALVÃO, 2017; ALEVI et al., 2017). Embora esses agrupamentos não sejam reconhecidos pelo Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, sugere-se que eles devam representar grupos naturais (JUSTI et al., 2014).

O subcomplexo *Phyllosoma* é composto pelas espécies *Triatoma bassolsae* Alejandro Aguilar et al., 1999, *T. bolivari* Carcavallo, Martínez & Pelaez, 1987, *T. longipennis* (Usinger, 1939), *T. mazzottii* (Usinger, 1941), *T. mexicana* (Herrich-Schaeffer, 1848), *T. pallidipennis* (Stål, 1872), *T. phyllosoma* (Burmeister, 1835), *T. picturata* (Usinger, 1939) e *T. ryckmani* Zeledón & Ponce, 1972 (SCHOFIELD; GALVÃO, 2009). Com exceção de *T. ryckmani* que nunca foi notificada no México, todas as espécies do subcomplexo *Phyllosoma* são endêmicas do México (GALVÃO et al., 2003). Além dessas espécies, *Belminus costaricensis* Herrer, Lent & Wygodzinsky, 1954, *Rhodnius prolixus* Stål, 1859, *Dipetalogaster maxima* (Uhler, 1894), *Eratyrus cuspidatus* Stål, 1859, *Paratriatoma hirsuta* Barber, 1938, *Panstrongylus geniculatus* (Latreille, 1811), *P. rufotuberculatus* (Champion, 1899), *T. barberi* Usinger, 1939, *T. bouvieri* Larrousse, 1924, *T. brailovskyi* Martínez, Carcavallo & Pelaez, 1984, *T. dimidiata* (Latreille, 1811), *T. gerstaeckeri* (Stål, 1859), *T. gomeznunezi* Martínez, Carcavallo & Jurberg, 1994, *T. hegneri* Mazzotti, 1940, *T. incrassata* Usinger, 1939, *T. indictiva* Neiva, 1912, *T. infestans* (Klug, 1834), *Paratriatoma lecticularia* (Stål, 1859), *T.*

*neotomae* Neiva, 1911, *T. nitida* Usinger, 1939, *T. peninsularis* Usinger, 1940, *T. protracta* (Uhler, 1894), *T. recurva* (Stål, 1868), *T. rubida* (Uhler, 1894), *T. sanguisuga* (Leconte, 1855) e *T. sinaloensis* Ryckman, 1962 já foram notificadas no país (GALVÃO et al., 2003; RAMSEY et al., 2015).

Desde 1942, estudos de hibridação vêm sendo realizados entre triatomíneos do México (MAZZOTI; OSORIO, 1942), o que resultou em diversas propostas taxonômicas, como, por exemplo, que parte das espécies do subcomplexo *Phyllosoma* representava uma única espécie com polimorfismo genético e morfológico (MARTINEZ-IBARRA et al., 2010) ou, até mesmo, que esses insetos deveriam ser considerados como subespécies (MAZZOTI; OSORIO, 1942; MAZZOTI, 1943). Além disso, estudos epidemiológicos foram realizados para avaliar a capacidade e competência vetorial dos híbridos (MARTINEZ-IBARRA et al., 2016a,b).

Considerando que os estudos dos híbridos podem ajudar a compreender a sistemática e taxonomia dos triatomíneos (PÉREZ et al., 2005; ALEVI e tal., 2017; NASCIMENTO et al., 2019; NEVES et al., 2020), podem ser usados para analisar os mecanismos de isolamento que limitam o fluxo gênico entre as diferentes espécies, assim como podem ser empregados para o estabelecimento do papel da hibridação natural na geração de novas variantes (PÉREZ et al., 2005), apresentamos uma revisão sobre os estudos de hibridação entre os vetores da doença de Chagas do México agrupados no subcomplexo *Phyllosoma*.

## 2. REVISÃO DA LITERATURA

### 2.1. CRUZAMENTOS ENTRE ESPÉCIES DO SUBCOMPLEXO *PHYLLOSOMA*

Como mencionado acima, Mazzotti e Osorio (1942) e Mazzotti (1943) avaliaram, por meio de cruzamentos experimentais, o grau de isolamento reprodutivo entre espécies do subcomplexo *Phyllosoma* e propuseram o *status* de subespécie para *T. pallidipennis*, *T. picturata* e *T. mazzottii*, uma vez que baixo grau de isolamento foi observado. No entanto, Martinez-Ibarra et al. (2008) destacaram que os autores utilizaram um pequeno número de cruzamentos experimentais para chegar a essa conclusão e, ao realizarem diversos cruzamentos interespecíficos entre espécies do subcomplexo *Phyllosoma* (Tabela 1), concluíram que *T. mazzottii* deve ser considerada como espécie e sugeriram que *T.*

*longipennis* e *T. picturata* sejam subespécies [uma vez que nenhuma barreira reprodutiva foi observada para o cruzamento entre essas espécies que vivem em simpatria no oeste do México (MARTINEZ-IBARRA et al., 2008)].

Além de *T. longipennis* e *T. picturata*, outras espécies do subcomplexo *Phyllosoma*, quando cruzadas experimentalmente, não apresentaram barreiras reprodutivas pré e pós-zigóticas (Tabela 1). Cruzamentos entre *T. pallidipennis* e *T. longipennis* e entre *T. pallidipennis* e *T. picturata*, por exemplo, demonstraram interfertilidade total (ou seja, ausência de barreiras reprodutivas) (Tabela 1). Esse fato, associado à ocorrência de híbridos naturais férteis (MARTÍNEZ-IBARRA et al., 2005), sugerem que essas espécies também devem ser consideradas como subespécies (MARTÍNEZ-IBARRA et al., 2008). Além disso, Martinez-Ibarra et al. (2008) também sugeriram que *T. picturata* e *T. longipennis* podem ser consideradas subespécies de *T. phyllosoma* [uma vez que barreiras reprodutivas também não foram observadas entre elas (Tabela 1)].

Barreira reprodutiva pós-zigótica do tipo esterilidade do híbrido foi inicialmente relatada por Zárate et al. (1985) ao cruzar *T. mazzottii* e *T. longipennis*. Contudo, Martinez-Ibarra et al. (2008) ao cruzar novamente essas espécies, observaram que a infertilidade do híbrido se instalava a partir da segunda geração (F2), caracterizando o fenômeno evolutivo de desmoronamento do híbrido (Tabela 2). Essa barreira reprodutiva pós-zigótica proposto por Dobzhansky (1970) está relacionada com a baixa viabilidade ou fertilidade dos híbridos, a partir da F2 [possivelmente associada com uma desregulação genética proveniente do *crossing over* que ocorre nos cromossomos hemeólogos dos híbridos em primeira geração (F1) (MENDONÇA et al., 2014)].

Embora híbridos F1 tenham sido obtidos para todas as combinações de cruzamentos realizadas entre as espécies do subcomplexo *Phyllosoma* (Tabela 1), a presença de híbridos estéreis permite confirmar o *status* específico de algumas espécies desse subcomplexo, como, por exemplo, *T. mazzotti*. A grande compatibilidade reprodutiva interespecífica entre as espécies do subcomplexo *Phyllosoma* [que resulta na ausência de barreiras reprodutivas (Tabela 1)], associada com dados moleculares (BARGUES et al., 2008), levaram a sugestão de que todas as espécies desse subcomplexo representassem subespécies de uma única espécie, a saber, *T. phyllosoma* (BARGUES et al., 2008; MARTÍNEZ et al., 2010; MARTÍNEZ et al., 2011a). No entanto, eventos de esterilidade e desmoronamento do híbrido (Tabela 1) demonstram que existe mais de um táxon envolvido com esse subcomplexo, com base no conceito biológico de espécies (MAYR, 1963; DOBZHANSKY, 1970).

Cruzamentos interespecíficos entre *T. mexicana* e as outras espécies do subcomplexo *Phyllosoma* confirmaram o *status* específico de *T. mexicana*, uma vez que barreiras pré e pós-zigóticas foram observadas (Tabela 1). Diferente do observado, até o momento, para os cruzamentos entre as espécies desse subcomplexo (Tabela 1), o evento pós-zigótico que cessa o fluxo gênico interespecífico entre *T. mexicana* e os outros táxons é a inviabilidade do híbrido (Tabela 1). Martinez-Ibarra et al. (2011b) observaram que todos híbridos em fase ninfal apresentavam teratologias, o que influenciava diretamente no processo de hematofagia e, conseqüentemente, acarretava na mortalidade desses insetos antes mesmo de atingirem a fase adulta (eventos decorrentes da inviabilidade do híbrido).

*Triatoma bassolsae* apresenta compatibilidade reprodutiva com diversas outras espécies do subcomplexo *Phyllosoma*, o que levou a Martinez-Ibarra et al. (2011a) a sugerirem que esse táxon seja uma subespécie. Como mencionado acima, considerar esses táxons como espécies, subespécies ou morfotipos apresenta grande implicação epidemiológica (MARTINEZ-HERNANDEZ et al. 2010), sendo necessário que o *status* das espécies do subcomplexo *Phyllosoma* seja definido. Davila-Barbosa et al. (2020) ressaltaram que o evento evolutivo de introgressão ocorre entre as espécies desses subcomplexo, uma vez que baixa divergência genética é observada entre esses insetos (e, conseqüentemente, seus híbridos).

Martinez-Ibarra et al. (2016) analisaram a competência vetorial de híbridos do subcomplexo *Phyllosoma* e observaram que esses organismos têm maior capacidade para se infectar e transmitir o *T. cruzi* do que os parentais. Levando em consideração que híbridos naturais já foram notificados no México (MARTÍNEZ-IBARRA et al., 2005), esses resultados podem indicar maior risco de transmissão do agente etiológico da doença de Chagas no país.

**Tabela 1.** Cruzamentos experimentais realizados entre as espécies do subcomplexo *Phyllosoma*.

Cruzamentos Experimentais	Barreiras pré-zigóticas	Barreiras pós-zigóticas	Referências
♀ <i>T. pallidipennis</i> x ♂ <i>T. mexicana</i>	Presente	-	Martínez-Ibarra et al. (2011b)
♀ <i>T. mexicana</i> x ♂ <i>T. pallidipennis</i>	Presente	-	Martínez-Ibarra et al. (2011b)
♀ <i>T. bassolsae</i> x ♂ <i>T. mexicana</i>	Presente	-	Martínez-Ibarra et al. (2011b)
♀ <i>T. mexicana</i> x ♂ <i>T. bassolsae</i>	Presente	-	Martínez-Ibarra et al. (2011b)
♀ <i>T. longipennis</i> x ♂ <i>T. mexicana</i>	Presente	-	Martínez-Ibarra et al. (2011b)
♀ <i>T. mazzottii</i> x ♂ <i>T. longipennis</i>	Ausente	Desmoronamento do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2008)

♂ <i>T. mazzottii</i> x ♀ <i>T. longipennis</i>	Ausente	Desmoroamento do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2008)
♀ <i>T. mazzottii</i> x ♂ <i>T. picturata</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2008)
♂ <i>T. mazzottii</i> x ♀ <i>T. picturata</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2008)
♀ <i>T. mazzottii</i> x ♂ <i>T. pallidipennis</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2008)
♂ <i>T. mazzottii</i> x ♀ <i>T. pallidipennis</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2008)
♀ <i>T. mazzottii</i> x ♂ <i>T. bassolsae</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2008)
♂ <i>T. mazzottii</i> x ♀ <i>T. bassolsae</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2008)
♀ <i>T. phyllosoma</i> x ♂ <i>T. pallidipennis</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2011a)
♀ <i>T. pallidipennis</i> x ♂ <i>T. phyllosoma</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2011a)
♀ <i>T. phyllosoma</i> x ♂ <i>T. bassolsae</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2011a)
♀ <i>T. bassolsae</i> x ♂ <i>T. phyllosoma</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2011a)
♀ <i>T. mazzottii</i> x ♂ <i>T. mexicana</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2011b)
♀ <i>T. mexicana</i> x ♂ <i>T. mazzottii</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2011b)
♀ <i>T. picturata</i> x ♂ <i>T. mexicana</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2011b)
♀ <i>T. mexicana</i> x ♂ <i>T. picturata</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2011b)
♀ <i>T. mexicana</i> x ♂ <i>T. longipennis</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2011b)
♀ <i>T. phyllosoma</i> x ♂ <i>T. mexicana</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2011b)
♀ <i>T. mexicana</i> x ♂ <i>T. phyllosoma</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2011b)
♀ <i>T. longipennis</i> x ♂ <i>T. picturata</i>	Ausente	Ausente	Martínez-Ibarra et al. (2008)
♂ <i>T. longipennis</i> x ♀ <i>T. picturata</i>	Ausente	Ausente	Martínez-Ibarra et al. (2008)
♀ <i>T. phyllosoma</i> x ♂ <i>T. longipennis</i>	Ausente	Ausente	Martínez-Ibarra et al. (2011a)
♀ <i>T. longipennis</i> x ♂ <i>T. phyllosoma</i>	Ausente	Ausente	Martínez-Ibarra et al. (2011a)
♀ <i>T. phyllosoma</i> x ♂ <i>T. picturata</i>	Ausente	Ausente	Martínez-Ibarra et al. (2011a)
♀ <i>T. picturata</i> x ♂ <i>T. phyllosoma</i>	Ausente	Ausente	Martínez-Ibarra et al. (2011a)
♀ <i>T. phyllosoma</i> x ♂ <i>T. mazzottii</i>	Ausente	Ausente	Martínez-Ibarra et al. (2011a)
♀ <i>T. mazzottii</i> x ♂ <i>T. phyllosoma</i>	Ausente	Ausente	Martínez-Ibarra et al. (2011a)
♀ <i>T. bassolsae</i> x ♂ <i>T. pallidipennis</i>	Ausente	Ausente	Martínez-Ibarra et al. (2011a)
♀ <i>T. pallidipennis</i> x ♂ <i>T. bassolsae</i>	Ausente	Ausente	Martínez-Ibarra et al. (2011a)
♀ <i>T. bassolsae</i> x ♂ <i>T. longipennis</i>	Ausente	Ausente	Martínez-Ibarra et al. (2011a)
♀ <i>T. longipennis</i> x ♂ <i>T. bassolsae</i>	Ausente	Ausente	Martínez-Ibarra et al. (2011a)
♀ <i>T. bassolsae</i> x ♂ <i>T. picturata</i>	Ausente	Ausente	Martínez-Ibarra et al. (2011a)
♀ <i>T. picturata</i> x ♂ <i>T. bassolsae</i>	Ausente	Ausente	Martínez-Ibarra et al. (2011a)
♀ <i>T. longipennis</i> x ♂ <i>T. pallidipennis</i>	Ausente	Ausente	Martínez-Ibarra et al. (2009)
♀ <i>T. pallidipennis</i> x ♂ <i>T. longipennis</i>	Ausente	Ausente	Martínez-Ibarra et al. (2009)
♀ <i>T. pallidipennis</i> x ♂ <i>T. picturata</i>	Ausente	Ausente	Martínez-Ibarra et al. (2009)
♀ <i>T. picturata</i> x ♂ <i>T. pallidipennis</i>	Ausente	Ausente	Martínez-Ibarra et al. (2009)

## 2.2 CRUZAMENTOS ENTRE ESPÉCIES DO SUBCOMPLEXO *PHYLLOSOMA* E OUTROS SUBCOMPLEXOS

Além dos cruzamentos realizados entre as espécies do subcomplexo *Phyllosoma* (Tabela 1), os triatomíneos desse subcomplexo foram cruzados com espécies de outros complexos [como *Lecticularia* (MARTINEZ-IBARRA et al., 2015)] e subcomplexos [como *Dimidiata* (CESARETTO et al., 2021)] (Tabela 2).

Híbridos foram obtidos para alguns cruzamentos entre *T. recurva* e as espécies do subcomplexo *Phyllosoma* (Tabela 2). Essa compatibilidade genética pode estar associada com a relação de proximidade filogenética demonstrada recentemente para essas espécies (que foram agrupadas no grupo *Phyllosoma*) (JUSTI; GALVÃO; SCHRAGO, 2016; RENGIFO-CORREA et al., 2021). No entanto, barreiras reprodutivas pré e pós-zigóticas confirmaram o *status* específico de *T. recurva* (Tabela 2).

Por muitos anos, *T. bassolsae*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis*, *T. phyllosoma* e *T. picturata* foram agrupados no gênero *Meccus* Stål, 1859 (GALVÃO et al., 2003). Martinez-Ibarra et al. (2015), a partir dos cruzamentos experimentais, sugeriram que a tribo Triatomini precisava de uma revisão genérica, uma vez que espécies de diferentes gêneros apresentavam algum grau de compatibilidade reprodutiva (como *Meccus* spp. e *T. mexicana* e *T. recurva*). Cesaretto et al. (2021), a partir dessas informações e da compatibilidade reprodutiva observada entre *T. phyllosoma* e *T. mopan* (Tabela 2) destacaram que a presença de compatibilidade genômica entre esses organismos corrobora uma reorganização genérica das espécies do gênero *Meccus* para o gênero *Triatoma* Laporte, 1832 (atualmente *Meccus* é sinônimo de *Triatoma*).

**Tabela 2.** Cruzamentos experimentais realizados entre espécies do subcomplexo *Phyllosoma* com espécies de outros agrupamentos (complexo *Lecticularia* e subcomplexo *Dimidiata*).

Cruzamentos Experimentais	Barreiras pré-zigóticas	Barreiras pós-zigóticas	Referências
♀ <i>T. phyllosoma</i> x ♂ <i>T. recurva</i>	Presente	-	Martínez-Ibarra et al. (2015)
♀ <i>T. recurva</i> x ♂ <i>T. bassolsae</i>	Presente	-	Martínez-Ibarra et al. (2015)
♀ <i>T. bassolsae</i> x ♂ <i>T. recurva</i>	Presente	-	Martínez-Ibarra et al. (2015)
♀ <i>T. recurva</i> x ♂ <i>T. mexicana</i>	Presente	-	Martínez-Ibarra et al. (2015)
♀ <i>T. mexicana</i> x ♂ <i>T. recurva</i>	Presente	-	Martínez-Ibarra et al. (2015)
♀ <i>T. longipennis</i> x ♂ <i>T. mopan</i>	Presente	-	Cesaretto et al. (2021)

♀ <i>T. recurva</i> x ♂ <i>T. longipennis</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2015)
♀ <i>T. longipennis</i> x ♂ <i>T. recurva</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2015)
♀ <i>T. recurva</i> x ♂ <i>T. picturata</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2015)
♀ <i>T. picturata</i> x ♂ <i>T. recurva</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2015)
♀ <i>T. recurva</i> x ♂ <i>T. pallidipennis</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2015)
♀ <i>T. pallidipennis</i> x ♂ <i>T. recurva</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2015)
♀ <i>T. recurva</i> x ♂ <i>T. mazzottii</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2015)
♀ <i>T. mazzottii</i> x ♂ <i>T. recurva</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Martínez-Ibarra et al. (2015)
♀ <i>T. mopan</i> x ♂ <i>T. longipennis</i>	Ausente	Esterilidade do híbrido	Cesaretto et al. (2021)
♀ <i>T. recurva</i> x ♂ <i>T. phyllosoma</i>	Ausente	Ausente	Martínez-Ibarra et al. (2015)

### 3. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Como demonstrado nesse capítulo, os triatomíneos do México são um dos grupos que apresentam estudos sobre hibridação. Esses resultados contribuíram para o conhecimento taxonômico, sistemático, genético, biológico e epidemiológico do subcomplexo *Phyllosoma* e da tribo Triatomini. Com base na dificuldade de se definir se *T. bassolsae*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis*, *T. phyllosoma* e *T. picturata* são espécies, subespécies ou morfotipos, é necessário que um amplo estudo de taxonomia integrativa seja realizado nesses vetores para esclarecer essa importante questão que tem implicação, sobretudo, epidemiológica.

### 4. REFERÊNCIAS

ALEVI, K.C.C.; OLIVEIRA, J.; AZEREDO-OLIVEIRA, M.T.V.; ROSA, J.A. *Triatoma vitticeps* subcomplex (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae): a new grouping of Chagas disease vectors from South America. **Parasit Vectors**, v. 10, p. 180, 2017.

ALEVI, K.C.C.; OLIVEIRA, J.; GARCIA, A.C.C.; CRISTAL, D.C.; DELGADO, L.M.G.; BITTINELLI, I.F.; et al. *Triatoma rosai* sp. nov. (Hemiptera, Triatominae): A new species of Argentinian Chagas disease vector described based on integrative taxonomy. **Insects**, v. 11, p. 830, 2021.

ALEVI, K.C.C.; PINOTTI, H.; ARAÚJO, R.F.; AZEREDO-OLIVEIRA, M.T.V.; ROSA, J.A.; MENDONÇA, V.J. Hybrid collapse confirm the specific status of *Triatoma bahiensis* Sherlock and Serafim, 1967 (Hemiptera, Triatominae). **Am J Trop Med Hyg**, v. 98, p. 475-477, 2018.

CESARETTO, N.R.; OLIVEIRA, J.; RAVAZI, A.; MADEIRA, F.F. ; REIS, Y.V.; OLIVEIRA, A.B.B.; et al. Trends in taxonomy of Triatomini (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae): reproductive compatibility reinforces the synonymization of *Meccus* Stål, 1859 with *Triatoma* Laporte, 1832. **Parasit Vect**, v. 14, p. 340, 2021.

DALE, C.; JUSTI, S.A.; GALVÃO, C. *Belminus santosmalletae* (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae): New Species from Panama, with an Updated Key for *Belminus* Stål, 1859 Species. **Insects**, v. 12, p. 686, 2021.

DAVILA-BARBOZA, J.A.; SAUCEDO-MONTALVO, M.C.; FAVELA-LARA, S.; PONCE-GARCIA, G.; FERNANDEZ-SALAS, I.; QUIROZ-MARTINEZ, H.; et al. Morphological and Genetic Relation in Hybrids of Triatomines (Hemiptera: Reduviidae) of the *Phyllosoma* Complex from Mexico, **Ann Entomol Soc Am**, v. 113, p. 398-406, 2020.

DOBZHANSKY, T. **Genetics of the Evolutionary Process**. Columbia University Press; 1970.

GALVÃO, C.; CARCAVALLO, R.; ROCHA, D.S.; JURBERG, J. A checklist of the current valid species of the subfamily Triatominae Jeannel, 1919 (Hemiptera, Reduviidae) and their geographical distribution, with nomenclatural and taxonomic notes. **Zootaxa**, v. 202, p. 1-36, 2003.

JUSTI, S.A.; GALVÃO, C. The Evolutionary Origin of Diversity in Chagas Disease Vectors. **Trends Parasit**. v. 33, p. 42-52, 2017.

JUSTI, S.A.; GALVÃO, C.; SCHRAGO, C.G. Geological Changes of the Americas and their Influence on the Diversification of the Neotropical Kissing Bugs (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). **PLoS Negl Trop Dis**, v. 10, p. e0004527, 2016.

JUSTI, S.A.; RUSSO, C.A.M.; SANTOS-MALLET, J.R.; OBARA, M.T.; GALVÃO, C. Molecular phylogeny of Triatomini (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). **Parasit Vectors**, v. 7, p. 149, 2014.

MARTÍNEZ-FERNANDEZ, F., MARTÍNEZ-IBARRA, J.A., CATALÁ, S., VILLALOBOS, G., DE LA TORRE, P., LACLETTE, J. et al. Natural crossbreeding between sympatric species of the *Phyllosoma* complex (Insecta: Hemiptera: Reduviidae) indicate the existence of only one species with morphologic and genetic variations. **Am J Trop Med Hyg**, v. 82, p. 74-82, 2010.

MARTÍNEZ-IBARRA, J.A.; GRANT-GUILLÉN, Y.; DELGADILLO-ACEVES, I.N.; ZUMAYA-ESTRADA, F.A. ROCHA-CHÁVEZ, G.; SALAZARSCETTINO, P.M.; et al. Biological and genetic aspects of crosses between phylogenetically close species of Mexican Triatomines (Hemiptera: Reduviidae). **J Med Entomol**, v. 48, p. 705-707, 2011.

MARTÍNEZ-IBARRA, J.A.; GRANT-GUILLÉN, Y.; VENTURA-RODRÍGUEZ, L.V.; OSORIO-PELAYO, P.D.; MACÍAS-AMEZCUA, M.D.; MEILLÓN-ISÁIS, K.; et al. Biological and genetic aspects of crosses between species of the genus *Meccus* (Hemiptera: Reduviidae Triatominae). **Mem Inst Oswaldo Cruz**, v. 106, p. 293-300, 2011a.

MARTÍNEZ-IBARRA, J.A.; MORALES-CORONA, Z.Y.; MORENO-RUIZ, M.G.; DEL RIEGO-RUIZ, R.; MUNDO-BARAJAS, M.A. Híbridos naturales y fértiles entre especies del complejo *Meccus phyllosomus* (Hemiptera: Reduviidae) en Jalisco, México. **Entomol Soci Mex**, v. 4, p. 734-738, 2005.



MARTÍNEZ-IBARRA, J.A.; NOGUEDA-TORRES, B.; GARCÍA-LIN, J.C.; ARROYO-REYS, D.; SALAZAR- MONTAÑO, L.F.; et al. Importance of hybrids of *Meccus phyllosomus mazzottii*, and *M. p. pallidipennis*, and *M. p. phyllosomus* to the transmission of *Trypanosoma cruzi* in Mexico. **Jpn J Infect Dis**, v. 69, p. 202-206, 2016b.

MARTINEZ-IBARRA, J.A.; NOGUEDA-TORRES, B.; LICON-TRILLO, A.; ALEJANDRE-AGUILAR, R.; SALAZAR-SCHETTINO, P.M.; VENCES-BLANCO, M.O. Biological aspects of crosses between *Triatoma recurva* (Stal), 1868 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) and other members of the *Phyllosoma* complex. **J Vec Ecol**, v. 40, p. 117–122, 2015.

MARTÍNEZ-IBARRA, J.A.; NOGUEDA-TORRES, B.; MONTAÑEZ-VALDEZ, O.D.; MICHEL-PARRA, J.G.; VALENZUELA-CAMPOS, R. Biological Parameters of Two *Triatoma rubida* Subspecies (Hemiptera: Reduviidae) and Their Laboratory Hybrids. **J Med Entomol**, v. 57, p. 1390-1398, 2020.

MARTÍNEZ-IBARRA, J.A.; NOGUEDA-TORRES, B.; SALAZAR-SCHETTINO P.M.; CABRERA-BRAVO M.; VENCES-BLANCO M.O.; ROCHA-CHAVEZ G. Transmission capacity of *Trypanosoma cruzi* (Trypanosomatida: Trypanosomatidae) by three subspecies of *Meccus phyllosomus* (Heteroptera: Reduviidae) and their hybrids. **Med Vet Entomol**, v. 53, p. 928-934, 2016.

MARTÍNEZ-IBARRA, J.A.; SALAZAR-SCHETTINO, P.M.; NOGUEDA-TORRES, B.; VENCES, M.O.; TAPIA-GONZÁLEZ, J.M.; ESPINOZA-GUTIÉRREZ, B. Occurrence of hybrids and laboratory evidence of fertility among three species of the *Phyllosoma* complex (Hemiptera: Reduviidae) in Mexico. **Mem Inst Oswaldo Cruz**, v. 104, p. 1125-1131, 2009.

MARTÍNEZ-IBARRA, J.A.; VENTURA-RODRÍGUEZ, L.V.; MEILLON-ISAIS, K.; BARAJAS-MARTÍNEZ, H.; ALEJANDRE-AGUILAR, R.; LUPERCIOCORONEL, P.; et al.. Biological and genetic aspects of experimental hybrids from species of the *Phyllosoma* complex (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). **Mem Inst Oswaldo Cruz**, v. 103, p. 236-243, 2008.

MAYR, E. **Populações, Espécies e Evolução**. Editora Nacional, 1963.

MAZZOTTI, L. *Triatoma phyllosoma usingeri*, a new subspecies of *Triatoma* from Mexico. **Pan Pac Entomol**, v. 19, p. 80-85, 1943.

MAZZOTTI, L.; OSORIO, M.T. Cruzamientos experimentales entre varias especies de triatomas. **Rev Mex Med**, v. 22, p. 215-222, 1942.

MENDONÇA, V.J.; ALEVI, K.C.C.; MEDEIROS, L.M.; NASCIMENTO, J.D.; AZEREDO-OLIVEIRA, M.T.V.; et al. Cytogenetic and morphologic approaches of hybrids from experimental crosses between *Triatoma lenti* Sherlock & Serafim, 1967 and *T. sherlocki* Papa et al., 2002 (Hemiptera: Reduviidae). **Infect Genet Evol**, v. 26, p.123-131, 2014.

NASCIMENTO, J.D.; RAVAZI, A.; ALEVI, K.C.C.; PARDO-DIAZ, C.; SALGADO-ROA, F.C.; ROSA, J.A.; et al. Taxonomical over splitting in the *Rhodnius prolixus* (Insecta: Hemiptera: Reduviidae) clade: are *R. taquarussuensis* (da Rosa et al., 2017) and *R. neglectus* (Lent, 1954) the same species? **PLoS One**, v. 14, p. e0211285, 2019.

NEVES, S.J.M.; SOUSA, P.S.; OLIVEIRA, J.; RAVAZI, A.; MADEIRA, F.F.; REIS, Y.V.; et al. Prezygotic isolation confirms the exclusion of *Triatoma melanocephala*, *T. vitticeps* and *T. tibiamaculata* of the *T. brasiliensis* subcomplex (Hemiptera, Triatominae). **Infect Genet Evol**, v. 79, p. 104149, 2020.

- PÉREZ, R.; HERNÁNDEZ, M.; QUINTERO, O.; SCOVORTZOFF, E.; CANALE, D.; MÉNDEZ, L.; et al. Cytogenetic analysis of experimental hybrids in species of Triatominae (Hemiptera - Reduviidae). **Genetica**, v. 125, p. 261-270, 2005.
- PITA, S.; LORITE, P.; NATTERO, J.; GALVÃO, C.; ALEVI, K.C.C.; TEVES, S.C.; et al. New arrangements on several species subcomplexes of *Triatoma* genus based on the chromosomal position of ribosomal genes (Hemiptera - Triatominae). **Infect Genet Evol**, v. 43, p. 225-231, 2016.
- RAMSEY, J.M.; PETERSON, A.T.; CARMONA-CASTRO, O.; MOO-LLANES, D.A.; NAKAZAWA, Y.; BUTRICK, M.; et al. Atlas of Mexican Triatominae (Reduviidae: Hemiptera) and vector transmission of Chagas disease. **Mem Inst Oswaldo Cruz**, v. 110, p. 339-352, 2015.
- RENJIFO-CORREA, L.; ABAD-FRANCH, F.; MARTINEZ-HERNANDEZ, F.; SALAZAR-SCHETTINO, P.M.; TELLEZ-RENDON, J.L.; et al. A biogeographic–ecological approach to disentangle reticulate evolution in the *Triatoma phyllosoma* species group (Heteroptera: Triatominae), vectors of Chagas disease. **J Zool Syst Evol Res**, v. 59, p. 94-110, 2021.
- SCHOFIELD, C.J.; GALVÃO, C. Classification, evolution, and species groups within the Triatominae. **Acta Trop**, v. 110, p. 88-100, 2009.
- WHO. **Chagas disease**. Disponível em: <[https://www.who.int/news-room/fact-sheets/detail/chagas-disease-\(american-trypanosomiasis\)](https://www.who.int/news-room/fact-sheets/detail/chagas-disease-(american-trypanosomiasis))>. Acesso em 17/08/2021.
- ZÁRATE, L.G.; ZÁRATE, R.J.; MORALES-LÓPEZ, G.; ESPINOZA-MEDINILLA, E.; CABRE-RA-OZUNA, M.; GARCÍA-SANTIAGO, G; et al. **Estudio epidemiológico de la enfermedad de Chagas en el sureste de México**, Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste, 1985.
- ZHAO, Y.; GALVÃO, C.; CAI, W. *Rhodnius micki*, a new species of Triatominae (Hemiptera, Reduviidae) from Bolivia. **ZooKeys**, v. 1012, p. 71-93, 2021.

#### 4. CONCLUSÕES GERAIS

Nossos resultados demonstram que *Meccus* não é um gênero válido (o que resultou na sua sinonimização com *Triatoma*) e ressaltam que *T. bassolsae*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis*, *T. phyllosoma* e *T. picturata* são espécies válidas.

#### 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALEVI KCC, OLIVEIRA J, ROCHA DS, GALVÃO C. Trends in taxonomy of Chagas disease vectors (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae): From Linnaean to integrative taxonomy. *Pathogens*, v. 10, p, 1627, 2021.

CARCAVALLO RU, JURBERG J, LENT H, NOIREAU F, GALVÃO C. Phylogeny of the Triatominae (Hemiptera: Reduviidae). Proposals for taxonomic arrangements. *Entomología y Vectores*, v. 7, p. 1–99, 2000.

CRUZ-REYES A, PICKERING-LÓPEZ JM. Chagas Disease in Mexico: An Analysis of Geographical Distribution during the Past 76 Years—A Review. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, v. 101, p. 345-354, 2006.

GALVÃO C, CARCAVALLO R, ROCHA DS, JURBERG J. A checklist of the current valid species of the subfamily Triatominae Jeannel, 1919 (Hemiptera, Reduviidae) and their geographical distribution, with nomenclatural and taxonomic notes. *Zootaxa*, v. 202, p. 1-36, 2003.

GIL-SANTANA HR, CHAVEZ T, PITA S, PANZERA F, GALVÃO C. *Panstrongylus noireau*, a remarkable new species of Triatominae (Hemiptera, Reduviidae) from Bolivia. *ZooKeys*, v. 1104, p. 203–225, 2022.

HYPSA V, TIETZ D, ZRZAVY J, REGO RO, GALVÃO C, JURBERG J. Phylogeny and biogeography of Triatominae (Hemiptera, Reduviidae): molecular evidence of a New World origin of the asiatic clade. *Molecular Phylogenetic Evolution*, v. 23, p. 447-457, 2002.

JUSTI SA, RUSSO CAM, DOS SANTOS-MALLET JR, OBARA MT, GALVÃO C. Molecular phylogeny of Triatomini (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Parasites & Vectors*, v. 7, p. 149, 2014.

LENT H, WYGODZINSKY P. Revision of the Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) and their significance as vectors of Chagas disease. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v. 163, p. 123–520, 1979.

MARTINEZ-IBARRA JA, NOQUEDA-TORRES B, LICÓN-TRILLO A, ALEJANDRE-AGUILAR R, SALAZAR-SCHETTINO PM, VENCES-BLANCO MO. Biological aspects of crosses between *Triatoma recurva* (Stål), 1868 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) and other members of the *Phyllosoma* complex. *Journal of Vector Ecology*, v. 40, p. 117–22, 2015.

MARTÍNEZ-IBARRA JA, Y GRANT-GUILLÉN, IN DELGADILLO-ACEVES, FA ZUMAYA-ESTRADA, G ROCHA-CHÁVEZ, PM SALAZARSCHETTINO, R ALEJANDRE-AGUILAR, G VILLALOBOS, B NOGUEDA-TORRES. Biological and genetic aspects of crosses between phylogenetically close species of Mexican Triatomines (Hemiptera: Reduviidae). *Journal of Medical Entomology*, v. 48, p. 705-707, 2011.

NEVES SJM, SOUSA PS, OLIVEIRA J, RAVAZI A, MADEIRA FF, REIS YV. Prezygotic isolation confirms the exclusion of *Triatoma melanocephala*, *T. vitticeps* and *T. tibiamaculata* of

the *T. brasiliensis* subcomplex (Hemiptera, Triatominae). *Infection, Genetics and Evolution*, v. 79, p. 104149, 2020.

OLIVEIRA CORREIA JPSO, GIL-SANTANA HR, DALE C, GALVÃO C. *Triatoma guazu* Lent and Wygodzinsky is a junior synonym of *Triatoma williami* Galvão, Souza and Lima. *Insects*, v. 13, p. 591, 2022.

PÉREZ R, HÉRNANDEZ M, QUINTERO O, SCVORTZOFF E, CANALE D, MÉNDEZ L, COHANOFF C, MARTINO M, PANZERA F. Cytogenetic analysis of experimental hybrids in species of Triatominae (Hemiptera-Reduviidae). *Genetica*, v. 125, p. 261-270, 2005.

PERLOWAGORA-SZUMLEWICS A, CORREIA MV. Induction of male sterility manipulation of genetic mechanisms present in vector species of Chagas disease (remarks on integrating sterile-male release with insecticidal control measures against vectors of Chagas disease). *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, v. 14, p. 360–371, 1972.

RAVAZI A, OLIVEIRA J, MADEIRA FF, REIS YV, OLIVEIRA ABB, GALVÃO C, AZEREDO-OLIVEIRA MTV, ROSA JA, ALEVI KCC. Trends in taxonomy of the Rhodniini tribe (Hemiptera, Triatominae): Reproductive incompatibility between *Rhodnius neglectus* Lent, 1954 and *Psammolestes* spp. confirms the generic status of *Psammolestes* Bergroth, 1911. *Diversity*, v. 14, p. 761, 2022.

REIS YV, OLIVEIRA J, MADEIRA FF, RAVAZI A, OLIVEIRA ABB, MELLO DV, CAMPOS FF, AZEREDO-OLIVEIRA MTV, ROSA JA, GALVÃO C, ALEVI KCC. Trends in evolution of the Triatomini tribe (Hemiptera, Triatominae): reproductive incompatibility between four species of *geniculatus* clade. *Parasites & Vectors*, v. 15, p. 403, 2022.

RENFIGO-CORREA L, TÉLLEZ-RENDÓN JL, ESTEBAN L, HUERTA H, MORRONE JJ. The *Triatoma phyllosoma* species group (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae), vectors of Chagas disease: Diagnoses and a key to the species. *Zootaxa*, v. 5023, p. 335-365, 2021.

SCHOFIELD CJ, GALVÃO C. Classification, evolution, and species groups within the Triatominae. *Acta Tropica*, v. 110, p. 88–100, 2009.

STÅL, C. Monographie der Gattung *Conorhinus* und Verwandten. *Berliner Entomologische Zeitschrift*, v. 3, p. 99-117, 1859.

WHO, 2022. Chagas disease (American trypanosomiasis). World Health Organization. Disponível em: [https://www.who.int/news-room/fact-sheets/detail/chagas-disease-\(american-trypanosomiasis\)](https://www.who.int/news-room/fact-sheets/detail/chagas-disease-(american-trypanosomiasis))>. Acesso em 22 de novembro de 2022.

ZÁRATE LG, ZÁRATE RJ. A checklist of the Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) of Mexico. *International Journal of Entomology*, v. 27, p. 102-127, 1985.