



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Campus de Botucatu

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

Luiza Maria Grzyb Delgado

**Hibridação em *Rhodniini* (Hemiptera, Triatominae): análise das barreiras
reprodutivas e da preferência sexual intraespecífica e interespecífica no
gênero *Rhodnius* Stål, 1859**

Botucatu

2026

Luiza Maria Grzyb Delgado

Hibridação em Rhodniini (Hemiptera, Triatominae): análise das barreiras reprodutivas e da preferência sexual intraespecífica e interespecífica no gênero *Rhodnius* Stål, 1859

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora 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

Botucatu

2026

D352h

Delgado, Luiza Maria Grzyb

Hibridação em Rhodniini (Hemiptera, Triatominae): : análise das barreiras reprodutivas e da preferência sexual intraespecífica e interespecífica no gênero Rhodnius Stål, 1859 / Luiza Maria Grzyb Delgado. -- Botucatu, 2026

54 p. : tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Botucatu

Orientador: Kaio Cesar Chaboli Alevi

1. triatomíneos. 2. doença de Chagas. 3. tribo Rhodniini. 4. comportamento sexual. 5. preferência sexual. I. Título.

Luiza Maria Grzyb Delgado

Hibridação em *Rhodnius* (Hemiptera, Triatominae): análise das barreiras reprodutivas e da preferência sexual intraespecífica e interespecífica no gênero *Rhodnius* Stål, 1859

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora 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.

Data da defesa: 27/02/2026

Comissão examinadora

Prof. Dr. Kaio Cesar Chaboli Alevi
FIOCRUZ
Orientador

Profa. Dra. Elaine Folly-Ramos
UFPB

Prof. Dr. Luis Lenin Vicente Pereira
UNIFEF

Prof. Dr. Jader de Oliveira
FCFAR/UNESP

Profa. Dra. Amanda Ravazi Lois
IOC/FIOCRUZ

Dedico este trabalho à minha mãe e a todos que entendem e acreditam que a pesquisa de base é o alicerce do avanço da ciência.

AGRADECIMENTOS

Agradeço, acima de tudo, à minha mãe, que foi e sempre será a minha âncora e meu anjo da guarda. Para além de me dar a vida, abdicou de muito da sua própria para me proporcionar o melhor que lhe foi possível, mesmo diante de todas as adversidades. Agradeço também à minha irmã, à minha avó e ao meu pai, *in memoriam*; vocês são partes essenciais de quem eu sou.

Ao meu companheiro de vida, Rodrigo Barbarotti, que esteve ao meu lado ao longo de toda a minha jornada acadêmica, auxiliando-me ativamente em cada etapa do meu doutorado e sendo peça fundamental para o desenvolvimento deste projeto.

Às minhas amigas Carol, Bianca, Isadora e Juliana, pela amizade, pelo amor e pelo apoio emocional. Obrigada por caminharem ao meu lado, oferecendo acolhimento, força e leveza em todas as circunstâncias e momentos desta jornada.

Aos meus filhos pets, Bethânia, Chico e Joey, que, sem palavras, foram abrigo, presença e amor nos momentos em que tudo parecia pesado demais.

Ao Prof. Dr. Kaio Cesar Chaboli Alevi, ao Dr. Jader de Oliveira e ao Prof. Dr. Luiz Henrique Florindo, pelo acolhimento, apoio e amparo sempre que precisei. Sou extremamente grata a cada um de vocês. Agradeço também ao Laboratório de Biologia Celular e Laboratório de Zoofisiologia Comparativa dos Vertebrados do IBILCE/UNESP e ao Insetário de Triatomíneos da FCFAR/UNESP, que possibilitaram o desenvolvimento deste trabalho.

E, por fim, a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) (nº processo: 88887.669522/2022-00) pelo concedimento da bolsa de doutorado junto ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do IBB/UNESP.

RESUMO

A doença de Chagas (DC) é uma enfermidade negligenciada, causada pelo protozoário *Trypanosoma cruzi* e transmitida, principalmente, por insetos hematófagos da subfamília Triatominae, que acomete mais de sete milhões de pessoas em todo o mundo. Eventos antropogênicos, como o desmatamento, as alterações climáticas e ambientais, e o processo de globalização têm contribuído significativamente para o aumento de casos de DC em escala global. Entre eles, as alterações climáticas podem ocasionar sobreposição de espécies de triatomíneos, e, conseqüentemente, aumentar a possibilidade de formação de híbridos. O conhecimento do comportamento reprodutivo no gênero *Rhodnius* é restrito para as espécies *R. neglectus* e *R. prolixus*. *Rhodnius nasutus* e *R. neglectus* são espécies que já foram coletadas ocupando o mesmo ecótopo na Bahia e no Piauí, além de apresentarem potencial para viver em simpatria em outros estados brasileiros. À luz do exposto, analisamos as barreiras reprodutivas e o comportamento sexual intra e interespecífico entre *R. neglectus* e *R. nasutus*, a fim de avaliar a preferência sexual desses insetos diante da possibilidade de aumento na frequência de encontros em condição natural. Foram observadas barreiras pré-zigóticas (isolamento etológico) e pós-zigóticas (esterilidade do híbrido) que comprometem a formação e a manutenção de híbridos entre *R. nasutus* e *R. neglectus*, sugerindo limitação do fluxo gênico entre essas espécies. Além disso, observou-se que a presença de um macho adicional (independente da espécie) aumentou, significativamente, a probabilidade de sucesso da cópula. Essas informações contribuem para o conhecimento específico desses vetores, demonstrando que as populações simpátricas de *R. nasutus* e *R. neglectus* dificilmente vão formar híbridos naturais e, caso formem, eles serão estéreis. Além do mais, também contribuem para o conhecimento dos aspectos reprodutivos de Triatominae, demonstrando as possíveis vantagens relacionadas com a reprodução desses vetores ao formarem colônias relativamente grandes em ambientes silvestres, bem como em peri e intradomicílio.

Palavras-chave: triatomíneos; doença de Chagas; comportamento sexual; tribo Rhodniini; preferência sexual.

ABSTRACT

Chagas disease is a neglected tropical illness caused by the protozoan *Trypanosoma cruzi* and transmitted mainly by hematophagous insects of the subfamily Triatominae. It affects more than seven million people worldwide. Anthropogenic events such as deforestation, climate and environmental changes, and globalization have significantly contributed to the increase in cases on a global scale. Among these factors, climate change may lead to species overlap and, consequently, increase the likelihood of hybrid formation. Knowledge of reproductive behavior in the genus *Rhodnius* is limited to the species *R. neglectus* and *R. prolixus*. *Rhodnius nasutus* and *R. neglectus* have been collected sharing the same ecotope in the Brazilian states of Bahia and Piauí and show potential to coexist sympatrically in other regions of Brazil. In light of this, we analyzed reproductive barriers and intra- and interspecific sexual behavior between *R. neglectus* and *R. nasutus* in order to assess the sexual preference of these insects given the potential increase in encounters between the two species. Prezygotic (ethological isolation) and postzygotic (hybrid sterility) barriers were observed, compromising the formation and maintenance of hybrids between *R. nasutus* and *R. neglectus*, suggesting limited gene flow between these species. Furthermore, the presence of an additional male (regardless of species) significantly increased the probability of copulation success. These findings contribute to the specific knowledge of these vectors, demonstrating that sympatric populations of *R. nasutus* and *R. neglectus* are unlikely to produce natural hybrids, and, should hybrids occur, they would be sterile. Moreover, these results enhance our understanding of the reproductive aspects of Triatominae, revealing possible advantages related to the reproduction of these vectors when forming relatively large colonies in wild environments, as well as in peri- and intradomestic habitats.

Keywords: triatomines; Chagas disease; sexual behavior; Rhodniini tribe; sexual preference.

SUMÁRIO

RESUMO	6
ABSTRACT	7
1 INTRODUÇÃO	9
2 OBJETIVOS	14
2.1 Objetivo geral	14
2.2 Objetivos específicos	14
3 METODOLOGIA	15
3.1 Delineamento do estudo	15
3.2 Análises comportamentais	15
3.2.1 Acasalamento intra e interespecífico	18
3.2.2 Acasalamentos com múltipla-escolha pela fêmea (MEF)	18
3.3 Cruzamentos experimentais	18
3.4 Análise citogenética dos híbridos	19
3.5 Análises estatísticas	20
4 RESULTADOS E DISCUSSÕES	22
4.1 Análises comportamentais	23
4.1.1 Comportamento sexual intraespecífico	23
4.1.2 Tempo de cópula intraespecífica	25
4.1.3 Preferência sexual	28
4.1.4 Sucesso de cópula na presença de mais de um macho	30
4.1.5 Efeito da presença de outro macho no tempo de associação e de cópula	32
4.1.6 Tipos de recusa pelas fêmeas	36
4.1.7 Tentativa de cópula entre machos	41
4.2 Cruzamentos experimentais	41
4.3 Análises citogenéticas	43
5 CONCLUSÃO	45
6 LIMITAÇÕES DO ESTUDO	46
7 PERSPECTIVAS	46
REFERÊNCIAS	47

1 INTRODUÇÃO

As doenças tropicais negligenciadas (DTNs) são aquelas cuja predominância se encontra em populações com alta vulnerabilidade socioeconômica, resultando em baixo investimento governamental e, sobretudo, baixo interesse pela indústria farmacêutica em desenvolver medidas eficazes de tratamento e profilaxia. A isto, soma-se o fato de algumas dessas doenças serem consideradas zoonoses, fator este limitante para seu controle em ambientes urbanos (WHO, 2021).

A doença de Chagas (DC), considerada endêmica em 21 países da América Latina, faz parte das antropozoonoses parasitárias que constituem as DTNs. Esta enfermidade, cujo agente etiológico é o parasito *Trypanosoma cruzi* (Chagas, 1909) (Kinetoplastida, Trypanosomatidae), atinge mais de sete milhões de pessoas ao redor do mundo, e coloca em risco de infecção, aproximadamente, outras 100 milhões. Atualmente existem dois fármacos para o tratamento da DC, a saber, benznidazol e nifurtimox. Porém, além de poderem causar diversos efeitos colaterais, só apresentam expressiva eficácia quando a DC é detectada ainda na fase aguda (NEVES, 2016; WHO, 2021, 2025).

A forma clássica de transmissão da DC ocorre por meio das fezes/urina de percevejos hematófagos infectados, conhecidos popularmente como “barbeiros”, liberadas durante ou logo após o repasto sanguíneo (WHO, 2025). Estes insetos fazem parte da subfamília Triatominae, composta por 19 gêneros, cinco tribos e 159 espécies (CAMPOS *et al.*, 2024; BARBOSA-SILVA *et al.*, 2025; DE PAIVA *et al.*, 2025) com potencial vetorial, independente do sexo e/ou estágio de desenvolvimento, uma vez que são hemimetábolos e os cinco estágios ninfais, além da fase adulta, apresentam hematofagia obrigatória (GALVÃO, 2014). As espécies de maior importância epidemiológica em relação à DC estão presentes nos gêneros

Triatoma Laporte, 1832 (Hemiptera, Triatominae), *Rhodnius* Stål, 1859 e *Panstrongylus* Berg, 1879 (GALVÃO, 2014).

Durante o estudo epidemiológico da DC, o desmatamento, as alterações climáticas e ambientais, e o processo de globalização têm apresentado protagonismo no aumento de casos positivos para Chagas em escala global (BRICEÑO-LEÓN, 2007; COURA, 2007). Este fato está intrinsecamente relacionado à perda de grande porcentagem de habitats naturais dos triatomíneos, e surgimentos de ambientes artificiais propícios para o desenvolvimento dos insetos (MARTÍNEZ-IBARRA *et al.*, 2015), cujos resultados podem se expressar através de registros de espécies distintas habitando ecótopos próximos às habitações rurais e urbanas, e até mesmo em ambientes intradomiciliares (FORATTINI *et al.*, 1978; ALMEIDA *et al.*, 2002; GURGEL-GONÇALVES *et al.*, 2004; ALMEIDA *et al.*, 2009; RODRÍGUEZ-PLANES *et al.*, 2020). Há, inclusive, estudos indicando aumento na dispersão, conservação e/ou expansão geográfica de espécies em possíveis cenários de mudanças climáticas, ocasionando maiores riscos de transmissão vetorial da DC (COSTA *et al.*, 2014; GARZA *et al.*, 2014; GARRIDO *et al.*, 2019).

De acordo com Sánchez-Guillén *et al.* (2015), alterações climáticas podem ocasionar a sobreposição de espécies geneticamente próximas, e, conseqüentemente, aumentar a possibilidade de formação de híbridos. Os autores deste trabalho de revisão evidenciaram resultados congruentes em diversos estudos sobre análise das taxas de hibridação entre diferentes espécies alopátricas em relação àquelas que vivem em simpatria, demonstrando haver perda ou redução de barreiras pré-zigóticas (mais especificamente pré-copulatórias) entre espécies que vivem em alopatria em relação às simpátricas, aumentando a possibilidade de acasalamento interespecífico, e, conseqüentemente, de geração de híbridos. Essas informações destacam a relevância de investigar a capacidade de hibridação entre espécies da subfamília Triatominae, considerando que esses insetos costumam viver agrupados em

refúgios (LAZZARI; LORENZO, 2009). Além disso, há registro da presença de híbridos em ambientes naturais [como exemplo, entre *T. infestans* (Klug, 1834) e *T. platensis* Neiva, 1913 (ABALOS, 1948 *apud* CARCAVALLO *et al.*, 1998), *T. infestans* e *T. rubrovaria* (Blanchard, 1843) (SALVATELLA *et al.*, 1990 *apud* CARCAVALLO *et al.*, 1998), *T. picturata* Usinger, 1939 e *T. pallidipennis* Pinto, 1927 (MARTÍNEZ-IBARRA *et al.*, 2008)].

Pesquisas envolvendo espécies de mosquito do gênero *Culex* Linnaeus, 1758 (Diptera, Culicidae) demonstraram a importância epidemiológica de híbridos com representativa capacidade vetorial (SANOGO *et al.*, 2008; FONSECA *et al.*, 2009; FARAJOLLAHI *et al.*, 2011 *apud* ALMEIDA *et al.*, 2012). Tais apontamentos foram observados, também, para Triatominae: híbridos de *Triatoma* do México (que apresentaram maior aptidão sexual e alimentar, bem como reduzido tempo de desenvolvimento quando comparado com seus parentais) (MARTÍNEZ-IBARRA *et al.*, 2015), e híbridos de *T. sherlocki* Jurberg, Carcavallo & Lent, 2001 e *T. juazeirensis* Costa & Felix, 2007 (que herdaram características parentais relevantes para um maior sucesso em sua locomoção, ou seja, pernas alongadas oriundas de *T. sherlocki*, e capacidade de voo proveniente de *T. juazeirensis*, com um consequente aumento na aptidão da busca de alimento, o que pode resultar em maior capacidade vetorial) (ALMEIDA *et al.*, 2012). Por fim, Herrera-Aguilar *et al.* (2009) observaram que os “híbridos” naturais de espécies pertencentes a *T. dimidiata sensu lato* estavam infectados por *T. cruzi* em uma proporção três vezes maior em relação aos parentais coletados nas mesmas áreas. É de extrema relevância, portanto, pesquisas envolvendo híbridos de Triatominae, com ênfase na capacidade de hematofagia, dispersão e transmissão do *T. cruzi*. Além disso, estudos das barreiras reprodutivas mostram-se de grande importância, uma vez que permitem avaliar a capacidade de produção de híbridos entre espécies parapátricas, simpátricas e alopátricas.

Entre as barreiras reprodutivas pré-zigóticas, existe o isolamento etológico, ou seja, diferenças comportamentais que impedem a cópula interespecífica e, consequentemente, a

formação de híbridos (MAYR, 1963; DOBZHANSKY, 1970). O conhecimento do comportamento sexual de triatomíneos, na maioria das vezes, envolve apenas estudos intraespecíficos, com foco principal na compreensão das fases e dos períodos de duração da cópula entre machos e fêmeas (LIMA *et al.*, 1986a; SORDILLO; ALMEIDA, 1987; ROJAS *et al.*, 1990; MANRIQUE; LAZZARI, 1994; GARCÍA-PÉREZ; BLANCO-PIÑÓN; NAVARRO-FERNÁNDEZ, 1997; PIRES *et al.*, 2004; VITTA; LORENZO, 2009).

Em 1992, Rojas e Cruz-Lopez (1992) realizaram análises comportamentais de cópula entre casais interespecíficos de *T. phyllosoma* (Burmeister, 1835) e *T. pallidipennis* (Stål, 1872), em condições sem oportunidade de escolha entre os indivíduos analisados. Apenas em 2020, Antunes *et al.* (2020) avaliaram a preferência sexual interespecífica com escolha envolvendo espécies simpátricas e alopátricas do subcomplexo *T. brasiliensis* com capacidade de gerar híbridos.

Antunes *et al.* (2020) investigaram o comportamento de escolha sexual em machos de *T. b. brasiliensis* Neiva, 1911, *T. sherlocki* e *T. infestans*, utilizando fêmeas tanto intra quanto interespecíficas, incluindo *T. juazeirensis*. Os resultados indicaram a ocorrência de cópulas intra e interespecíficas, evidenciando a ausência de uma preferência sexual marcante. Tais autores ressaltam que o padrão observado pode levar a possibilidade de fluxo gênico entre as espécies analisadas, o que pode contribuir para um aumento da diversidade genética e uma potencial formação de híbridos em áreas de simpatria.

O conhecimento do comportamento reprodutivo no gênero *Rhodnius* é restrito para às espécies *R. neglectus* Lent, 1954 (PEREIRA-LOURENÇO; SANTOS-MALLET; FREITAS, 2013) e *R. prolixus* (POMPILIO *et al.*, 2016). Até o momento, os estudos evolutivos relacionados às barreiras reprodutivas interespecíficas em *Rhodnius* têm se concentrado, principalmente, na caracterização de barreiras reprodutivas pós-zigóticas, como inviabilidade,

esterilidade e/ou desmoronamento do híbrido (Alevi, 2025). No entanto, há espécies desse gênero que apresentam registros de co-ocorrência em escala local e ecológica, o que potencialmente aumenta as oportunidades de contato e de cópulas interespecíficas. Entre elas, destacam-se *Rhodnius nasutus* Stål, 1859 e *Rhodnius neglectus*, que já foram coletadas associadas ao mesmo tipo de ecótopo em áreas da Bahia e do Piauí, além de apresentarem áreas potenciais de sobreposição geográfica em outros estados brasileiros, como Maranhão, Ceará, Pernambuco e Paraíba (Bento *et al.*, 1992; Abad-Franch *et al.*, 2009; Batista & Gurgel-Gonçalves, 2009).

À luz do exposto, este trabalho objetivou analisar as barreiras reprodutivas e o comportamento sexual intra e interespecífico entre *R. neglectus* e *R. nasutus*, a fim de avaliar a preferência sexual desses insetos diante da possibilidade de aumento na frequência de encontros entre tais espécies em diversos estados brasileiros, ocasionados, principalmente, pelas alterações climáticas e ambientais.

REFERÊNCIAS

- ABAD-FRANCH F, et al. 2009. Ecology, evolution and the long-term surveillance of vector-borne Chagas disease: A multi-scale appraisal of the tribe Rhodniini (Triatominae). **Acta Trop** 112: 159-177.
- ALAVEZ-ROSAS D *et al.* Chemical ecology of triatomines: current knowledge and implications for Chagas disease vector management. **Journal of Pest Science**, v. 97, n. 2, p. 507-520, 2024.
- ALEVI KCC, *et al.* 2012. Karyotype of *Triatoma melanocephala* Neiva and Pinto (1923). Does this species fit in the Brasiliensis subcomplex? **Infection, Genetics and Evolution** 12: 1652-1653.
- ALEVI KCC. Estudo das barreiras reprodutivas como ferramenta para a taxonomia integrativa do gênero *Rhodnius* Stål, 1859 (Hemiptera, Triatominae). Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Saúde Pública, **Faculdade de Saúde Pública FSP/USP**, 2025.
<https://doi.org/10.11606/T.6.2025.tde-18062025-135832>
- ALEVI KCC, DE OLIVEIRA J, DA SILVA ROCHA D, GALVÃO C. Trends in Taxonomy of Chagas Disease Vectors (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae): From Linnaean to Integrative Taxonomy. **Pathogens**, v. 10, p. 1627, 2021.
- ALEVI KCC, *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, 2020.
- ALMEIDA CE, *et al.* Dispersion capacity of *Triatoma sherlocki*, *Triatoma juazeirensis* and laboratory-bred hybrids. **Acta Tropica**, v.122, p.71-79, 2012.
- ALMEIDA CE, *et al.* *Triatoma rubrovaria* (Blanchard, 1843) (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) II: trophic resources and ecological observations of five populations collected in the State of Rio Grande do Sul, Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**. v. 97, n. 8, 2002.
- ALMEIDA, CE, *et al.* Phylogenetic and phenotypic relationships among *Triatoma caracavallo* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) and related species collected in domiciles in Rio Grande do Sul State, Brazil. **Journal of Vector Ecology**, v.34, n.2, p.164-173, 2009.
- ANTUNES C, *et al.* Sexual Choice in Males of the *Triatoma brasiliensis* Complex: A Matter of Maintenance of the Species or Genetic Variability?. **The Open Parasitological Journal**, v. 8, p. 1-9, Npv; 2020.
- BATISTA TA, GURGEL-GONÇALVES R. Ecological niche modelling and differentiation between *Rhodnius neglectus* Lent, 1954 and *Rhodnius nasutus* Stål, 1859 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) in Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 104, p. 1165-1170, 2009.

- BELISÁRIO CJ, D'ÁVILA PESSOA GC, DIOTAIUTI L. Biological aspects of crosses between *Triatoma maculata* (Erichson, 1848) and *Triatoma pseudomaculata* Corrêa & Espínola, 1964 (Hemiptera: Reduviidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 102, p. 517-521, 2007.
- BENTO DNC, *et al.* 1992. Epidemiologia da doença de Chagas na zona rural do município de Teresina Piauí, Brasil. **Rev Soc Bras Med Trop** 25: 51-58.
- BRICEÑO-LEÓN R, MÉNDEZ GALVÁN J. The social determinants of Chagas disease and the transformations of Latin America. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**. v. 102,1, 109-11, 2007.
- CAMPOS FF, *et al.* One Genome, Multiple Phenotypes: Would *Rhodnius milesi* Carcavallo, Rocha, Galvão & Jurberg, 2001 (Hemiptera, Triatominae) Be a Valid Species or a Phenotypic Polymorphism of *R. neglectus* Lent, 1954? *Diversity*. 16, 472 (2024).
- CAMPOS-SOTO R, *et al.* Experimental crosses between *Mepraia gajardoi* and *M. spinolai* and hybrid chromosome analyses reveal the occurrence of several isolation mechanisms. **Infection, Genetics and Evolution**, v. 45, p. 205-212, 2016.
- CARCAVALLO RU, *et al.* **Mutations, hybrids, and teratologies = Mutações, híbridos e teratologias**. 1998.
- CARVALHEIRO J, BARRETTO MP. Wild reservoirs and vectors of cruzi. LX. Attempts to cross *Rhodnius prolixus* Stal, 1859 and *Rhodnius neglectus* Lent, 1954 (Hemiptera, Reduviidae). **Revista do Instituto de Medicina Tropical de Sao Paulo**, v. 18, n. 1, p. 17-23, 1976.
- CHUNCO AJ. Hybridization in a warmer world. **Ecology and evolution**, v. 4, n. 10, p. 2019-2031, 2014.
- COSTA J, *et al.* Distributional potential of the *Triatoma brasiliensis* species complex at present and under scenarios of future climate conditions. **Parasites Vectors**, 7, 238, 2014.
- COURA, JR. Origem, determinantes e morbidade da doença de Chagas. **Rev Fac Cien Salud**, v. 11, n. 1, p. 62-66, 2007.
- CRESPO JG, MANRIQUE G. Mating behavior of the hematophagous bug *Triatoma infestans*: Role of Brindley's and metasternal glands. **Journal of Insect Physiology**, v. 53, n. 7, p. 708-714, 2007.
- DE PAIVA VF. *et al.* Hospesneotomae n. gen. of the Triatomini tribe presents a turnaround in the taxonomy of the *Triatoma protracta* species complex. **Sci. Rep.** 15, 8143 (2025).

- DE SIMONE GA, MANRIQUE G, POMPILIO L. Females' sequential mating decisions depend on both the quality of the courting male and the quality of the potential mates in a blood-sucking bug. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 72, n. 145, 2018.
- DE SIMONE GA, POMPILIO L, MANRIQUE G. The effects of a male audience on male and female mating behaviour in the blood-sucking bug *Rhodnius prolixus*. **Neotropical Entomology**, v. 51, n. 2, p. 212-220, 2022.
- DE VAIO ES, *et al.* 1985. Meiotic differences between three triatomine species (Hemiptera: Reduviidae). **Genetica** 67:185-191.
- DIAZ S, *et al.* Genetic, cytogenetic and morphological trends in the evolution of the *Rhodnius* (Triatominae: Rhodniini) trans-Andean group. **PLoS One**, v. 9, n. 2, p. e87493, 2014.
- DOBZHANSKY T. Genetics of the Evolutionary Process (eds. Dobzhansky, T.) 505 (**Columbia University Press**, 1970).
- FARAJOLLAHI A, FONSECA DM, KRAMER LD, MARM KILPATRICK A. "Bird biting" mosquitoes and human disease: a review of the role of *Culex pipiens* complex mosquitoes in epidemiology. **Infect Genet Evol.** 11(7):1577-1585, 2011.
- FONSECA DM, SMITH JL, KIM HC, MOGI M. Population genetics of the mosquito *Culex pipiens pallens* reveals sex-linked asymmetric introgression by *Culex quinquefasciatus*. **Infect Genet Evol.** 9(6):1197-1203, 2009.
- FORATTINI OP, FERREIRA DA, SILVA E, RABELLO EX. Aspectos ecológicos da Tripanossomíase americana: XII - Variação regional da tendência de *Panstrongylus megistus* à domiciliação. **Rev Saude Publica**, 12:209-233, 1978.
- GALVÃO C. **Taxonomia dos Vetores da Doença de Chagas da Forma à Molécula, quase três séculos de história.** In: Atualidades em Medicina Tropical no Brasil: Vetores (1º ed.) (OLIVEIRA, J., ALEVI, K.C.C., CAMARGO, L.M.A., MENEGUETTI, D.U.O., ed.). pp 9-37, Stricto Sensu Editora, 2020.
- GARCÍA-PÉREZ J, PÍÑÓN AB, FERNÁNDEZ EN. COMPORTAMIENTO SEXUAL DE *Triatoma gerstaeckeri* STAL (HEMIPTERA: REDUVILLDAE). **ACTA ZOOLÓGICA MEXICANA (N.S.)**, (70), 55-63, 1997.
- GARRIDO R, *et al.* Potential impact of climate change on the geographical distribution of two wild vectors of Chagas disease in Chile: *Mepraia spinolai* and *Mepraia gajardoi*. **Parasites Vectors**. 12, 478, 2019.

- GARROWAY CJ, *et al.* Climate change induced hybridization in flying squirrels. **Global Change Biology**, v. 16, n. 1, p. 113-121, 2010.
- GARZA M, *et al.* Projected Future Distributions of Vectors of *Trypanosoma cruzi* in North America under Climate Change Scenarios. **PLoS Negl Trop Dis**, 8(5): e2818. 2014.
- GURGEL-GOLÇALVES R, *et al.* Is *Rhodnius prolixus* (Triatominae) invading houses in central Brazil?. **Acta Trop**. 107(2):90-98, 2008.
- GURGEL-GONÇALVES R, *et al.* Distribuição espacial de populações de triatomíneos (Hemiptera: Reduviidae) em palmeiras da espécie *Mauritia flexuosa* no Distrito Federal, Brasil. **Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical**, v. 37, n. 3, pp. 241-247, 2004.
- HARRY, M. Use of the median process of the pygophore in the identification of *Rhodnius nasutus*, *R. neglectus*, *R. prolixus* and *R. robustus* (Hemiptera: Reduviidae). **Annals of Tropical Medicine & Parasitology**, v. 87, n. 3, p. 277-282, 1993.
- HERRERA-AGUILAR M, *et al.* Identification of a large hybrid zone between sympatric sibling species of *Triatoma dimidiata* in the Yucatan peninsula, Mexico, and its epidemiological importance. **Infection, Genetics and Evolution**, 9, 1345–1351, 2009.
- JENNINGS JH, *et al.* Sexual and postmating reproductive isolation between allopatric *Drosophila montana* populations suggest speciation potential. **BMC Evol Biol** 11, 68, 2011.
- LAZZARI CR, LORENZO MG. Exploiting triatomine behaviour: alternative perspectives for their control. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 104, supl. 1, p. 65-70, jul. 2009. DOI:10.1590/S0074-02762009000900011. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/mioc/a/hnTFZMqqb5RDwnJmXbKcTpr/?format=pdf&lang=en>. Acesso em: 08 de outubro de 2025.
- LILIOSO M, *et al.* *Triatoma petrocchiae* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae): A Chagas disease vector of *T. brasiliensis* species complex associated to reptiles. **Infect Genet Evol**. 82:104307, 2020.
- LIMA MM, JUBERG P, ALMEIDA JR. Behavior of triatomines (Hemiptera: Reduviidae) vectors of Chagas disease. I. Courtship and copulation of *Panstrongylus megistus* in laboratory conditions. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz**, v. 8, p. 271-274, 1986a.
- LIMA MM, JURBERG P, ALMEIDA JR. Behavior of triatomines (Hemiptera, Reduviidae) vectors of Chagas' disease. II. Influence of feeding, lighting and time of day on the number of mating, mating speed and duration of copulation of *Panstrongylus megistus* (Burm, 1835) under laboratory conditions. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 81, n. 4, p. 381-388, 1986b.

- MALO EA, *et al.* Life cycle and influence of age and feeding on the first mating of *Triatoma mazzottii* (Hemiptera: Reduviidae). **Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 88(2), p. 203–206, 1993.
- MANRIQUE G, *et al.* Highlights, challenges, and perspectives in basic and applied chemical ecology of triatomines. **Current Opinion in Insect Science**, v. 59, p. 101101, 2023.
- MANRIQUE G, LAZZARI CR. Sexual behaviour and stridulation during mating in *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae). **Mem. Inst. Oswaldo Cruz**, v. 89(4), p. 629-633, 1994.
- MANRIQUE G, LAZZARI CR. Existence of a sex pheromone in *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae): I. Behavioural evidence. **Mem. Inst. Oswaldo Cruz**, v. 90, p. 645-648, 1995.
- MANRIQUE G, LORENZO M. The Sexual Behaviour of Chagas' Disease Vectors: Chemical Signals Mediating Communication between Male and Female Triatomine Bugs. *Psyche: A Journal of Entomology*; vol. 2012, Article ID 862891, 8 pages.
- MANRIQUE G, SCHILMAN PE. Stridulatory signals in triatomine communication and defence. In: **Sensory ecology of disease vectors**. Wageningen Academic, 2022. p. 709-729.
- MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ F, *et al.* *Trypanosoma cruzi*, beyond the dogma of non-infection in birds. **Infect Genet Evol.** 99:105239, 2022.
- MARTÍNEZ-IBARRA JA *et al.* Occurrence of hybrids and laboratory evidence of fertility among three species of the Phyllosoma complex (Hemiptera: Reduviidae) in Mexico. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**. v. 104, n. 8, 2009.
- MARTÍNEZ-IBARRA JA, *et al.* Biological and Genetic Aspects of Crosses Between Phylogenetically Close Species of Mexican Triatomines (Hemiptera: Reduviidae). **Journal of Medical Entomology**, v. 48(3), p. 705–707, 2011.
- MARTÍNEZ-IBARRA JA, *et al.* Importance of Species of Triatominae (Heteroptera: Reduviidae) in Risk of Transmission of *Trypanosoma cruzi* in Western Mexico, **Journal of Medical Entomology**, Volume 45, Issue 3, Pages 476–482, 2008.
- MARTÍNEZ-IBARRA JA, *et al.* Comparison of biological fitness in crosses between subspecies of *Meccus phyllosomus* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) in southern Mexico. **Insect Sci.** 24(1):114-121, 2017.
- MAS-COMA S, BARGUES MD. Populations, hybrids and the systematic concepts of species and subspecies in Chagas disease triatomine vectors inferred from nuclear ribosomal and mitochondrial DNA. **Acta Trop.** 110(2-3):112-136, 2009.

- MAY-CONCHA I, *et al.* Volatile compounds emitted by *Triatoma dimidiata*, a vector of Chagas disease: chemical analysis and behavioural evaluation. **Medical and Veterinary Entomology**, v. 27, n. 2, p. 165-174, 2013.
- MAYR E. Animal Species and Evolution (eds. Mayr, E.) 797 (**Harvard University Press**, 1963).
- MENDONÇA VJ, *et al.* 2014. Cytogenetic and morphologic approaches of hybrids from experimental crosses between *Triatoma lenti* Sherlock & Serafim, 1967 and *T. sherlocki* Papa *et al.*, 2002 (Hemiptera: Reduviidae). Infection, **Genetics and Evolution** 26: 123-131.
- NEVES, D. P. Parasitologia humana. 13. ed. São Paulo: **Editora Atheneu**, 2016.
- OLIVEIRA MLR. **Compatibilidade reprodutiva e caracterização morfológica dos espermatozoides em espécies do gênero *Triatoma* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae)**. 76 f. Tese (Doutorado em Biologia Animal) - Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, 2019.
- PEREIRA-LOURENÇO AS, SANTOS-MALLET JR, FREITAS SPC. Anatomy of the Spermatophore in Triatomines (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) and Its Applications to the Study of Chagas Disease Vector Biology. **Am. J. Trop. Med. Hyg.**, v.89, n.4, p. 775–780, 2013.
- PÉREZ R, HERNÁNDEZ M, QUINTERO O, SCVORTZOFF E, CANALE D, MÉNDEZ L, PANZERA F. Cytogenetic Analysis of Experimental Hybrids in Species of Triatominae (Hemiptera-Reduviidae). **Genetica**, 125(2-3), 261–270, 2005.
- PIRES HHR, *et al.* The sexual behaviour of *Panstrongylus megistus* (Hemiptera: Reduviidae): an experimental study. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**. v. 99, n. 3, pp. 295-300, 2004.
- POMPILIO L, *et al.* Female choosiness and mating opportunities in the blood-sucking bug *Rhodnius prolixus*. **Behaviour**, v. 153, n. 15, p. 1863-1878, 2016.
- PONTES GB, *et al.* Metasternal gland volatiles and sexual communication in the triatomine bug, *Rhodnius prolixus*. **Journal of chemical ecology**, v. 34, n. 4, p. 450-457, 2008.
- RAVAZI A, *et al.* Trends in evolution of the Rhodniini tribe (Hemiptera, Triatominae): experimental crosses between *Psammolestes tertius* Lent & Jurberg, 1965 and *P. coreodes* Bergroth, 1911 and analysis of the reproductive isolating mechanisms. **Parasites & Vectors**, v. 14, n. 1, p. 1-8, 2021.

- REGIS L, GOME YM, FURTADO AF. Factors Influencing Male Accessory Gland Activity and First Mating in *Triatoma Infestans* and *Panstrongylus Megistus* (Hemiptera: Reduviidae). **Int J Trop Insect Sci**, v. 6, p. 579–583, 1985.
- RODRÍGUEZ-PLANES LI, *et al.* Impacts of residual insecticide spraying on the abundance and habitat occupancy of *Triatoma sordida* and co-occurrence with *Triatoma infestans*: a three-year follow-up in northeastern Argentina, **Acta Tropica**, 2020.
- ROJAS JC, CRUZ-LOPEZ L. Sexual behavior in two species of *Triatoma phyllosoma* complex (Hemiptera: Reduviidae) under laboratory conditions. **Journal of medical entomology**, v. 29, n. 1, p. 13-18, 1992.
- ROJAS JC, *et al.* Mating Behavior of *Triatoma mazzottii* Usinger (Hemiptera: Reduviidae) Under Laboratory Conditions, **Annals of the Entomological Society of America**, v. 83(3), p. 598–602, 1990.
- SÁNCHEZ-GUILLÉN RA, *et al.* Evolutionary consequences of climate-induced range shifts in insects. **Biol Rev Camb Philos Soc**. 91(4):1050-1064, 2016.
- SANOGO OY, *et al.* Identification of Male Specimens of the *Culex pipiens* Complex (Diptera: Culicidae) in the Hybrid Zone Using Morphology and Molecular Techniques, **Journal of Medical Entomology**, Volume 45, Issue 2, 1 March 2008, Pages 203–209, 2008.
- SORDILLO CMO, ALMEIDA JR. Comportamento de corte e cópula de *Triatoma pseudomaculata* Corrêa & Spinola, 1964 (Hemiptera, Reduviidae) sob condições de laboratório. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**. 17, 1, 47-69, 1988.
- VITTA ACR, LORENZO MG. Copulation and mate guarding behavior in *Triatoma brasiliensis* (Hemiptera: Reduviidae). **J Med Entomol**. v. 46(4), p. 789-795, 2009.
- WARD JP, FINLAYSON LH. Behavioural responses of the haematophagous bug *Triatoma infestans* (Klug) (Hemiptera: Reduviidae) to visual stimuli. **Bulletin of Entomological Research**, v. 72, n. 3, p. 357-366, 1982.
- WELLENREUTHER M, TYNKKYNNEN K, SVENSSON EI. Simulating range expansion: male species recognition and loss of premating isolation in damselflies. Evolution: **International Journal of Organic Evolution**, v. 64, n. 1, p. 242-252, 2010.
- WORLD HEALTH ORGANIZATION. **Chagas disease (also known as American trypanosomiasis)**. World Health Organization. 2021. 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 18 de maio de 2022.

WORLD HEALTH ORGANIZATION. **Chagas disease (also known as American trypanosomiasis)**. Fact sheet. Organização Mundial da Saúde, 2 abr. 2025. 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: 10 de outubro de 2025.

ZACHARIAS CA *et al.* Flight initiation by male *Rhodnius prolixus* is promoted by female odors. **Journal of Chemical Ecology**, v. 36, n. 4, p. 449-451, 2010.

ZHAO Y *et al.* *Rhodnius micki*, a new species of Triatominae (Hemiptera, Reduviidae) from Bolivia. **ZooKeys**, n. 1012, p. 71-93, 2021.