

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor, o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 22/02/2021.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”

Marcelo Roman Jurado Castro

Dinâmica evolutiva de elementos de transposição nas espécies
irmãs *Rhodnius robustus* e *R. prolixus*

São José do Rio Preto
2019

Marcelo Roman Jurado Castro

Dinâmica evolutiva de elementos de transposição nas espécies
irmãs *Rhodnius robustus* e *R. prolixus*

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biociências, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biociências, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de São José do Rio Preto.

Financiadora: OEA/GCUB nº 001/2016

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Claudia Marcia
Aparecida Carareto

São José do Rio Preto
2019

C355d Castro, Marcelo Roman Jurado

Dinâmica evolutiva de elementos de transposição nas espécies irmãs *Rhodnius robustus* e *R. prolixus* / Marcelo Roman Jurado Castro. -- São José do Rio Preto, 2019

58 f. : il., tabs.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto

Orientadora: Claudia Marcia Aparecida Carareto

1. Genética molecular. 2. Evolução molecular. 3. *Rhodnius robustus*. 4. *Rhodnius prolixus*. 5. Elementos de transposição. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

Marcelo Roman Jurado Castro

Dinâmica evolutiva de elementos de transposição nas
espécies irmãs *Rhodnius robustus* e *R. prolixus*

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biociências, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biociências, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de São José do Rio Preto.

Financiadora: OEA/GCUB n° 001/2016

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Claudia Marcia Aparecida Carareto

Comissão Examinadora

Prof.^a Dr.^a Claudia Marcia Aparecida Carareto
UNESP – Câmpus de São José do Rio Preto
Orientadora

Prof.^a Dr.^a Rita Daniela Fernandez Medina
Fundação Getúlio Vargas – Rio de Janeiro

Prof. Dr. Marcos Túlio de Oliveira
UNESP – Câmpus de Rio Claro

São José do Rio Preto
22 de fevereiro de 2019

*“Dedico este trabalho a minha mãe,
mulher guerreira e perseverante”*

Agradecimentos

À minha orientadora, Prof^a Dr^a Claudia Marcia Aparecida Carareto, que me conduziu nesta trajetória para a realização deste trabalho, muito obrigado pela oportunidade, ensinamento e acima de tudo paciência.

Ao, Dr Clément Goubert da Universidade Cornell, pela colaboração nos análises, que foram de enorme importância para a execução deste trabalho.

Aos colaboradores, Dra. Cristina Vieira da Universidade de Lyon e ao Dr. Fernando A Monteiro do Instituto Oswaldo Cruz, Fiocruz, que fazem parte no desenvolvimento do presente trabalho.

Aos meus amigos de laboratório Cecília, Izabella, Camila, Joice, Luis Gustavo, Edoardo, Rubens, Lucas e William um excelente equipe.

À UNESP e o Programa de Pós-Graduação em Biociências por ter me acolhido como aluno do curso de mestrado.

À Organização dos Estados Americanos (OEA) junto ao Grupo Coimbra de Universidades Brasileiras (GCUB) pela concessão da bolsa de mestrado, sob o edital OEA/GCUB nº 001/2016.

Aos meus amigos-parceiros, irmãos em Cristo: Edmur, Alison, Kairo, Iuri, Caio e Diogo obrigado por sua companhia e atenção, por serem minha família enquanto estive longe.

Aos meus queridos irmãos Jhoselin e Brandon por todo o apoio, carinho e compreensão. Vocês foram parte da minha inspiração.

Aos meus queridos pais, Flora e Roman por terem me proporcionado o que eu necessitava para a vida: amor, educação e caráter. Vocês são os grandes responsáveis pela conclusão desta etapa, sou-lhes eternamente grato.

Acima de tudo a Deus o único que sempre permanece....

RESUMO

Os elementos de transposição (TEs) são sequências repetitivas amplamente distribuídas nos genomas que representam importantes fontes geradoras de variabilidade genética. As características genômicas derivadas de sua capacidade de transposição e de aumento do número de cópias são específicas para cada linhagem. Um fenômeno derivado dessa habilidade é o incremento repentino do número de cópias, denominado explosões de transposição, descrito em várias espécies para diversas famílias de TEs, dentre elas, a família *Mariner* (Transposon de DNA, Classe II) em *Rhodnius prolixus*. Foi sugerido que explosões de transposição da família *Mariner* contribuíram para o processo de especiação de *R. prolixus*. Esta peculiaridade motivou o estudo da composição do mobiloma em *R. robustus*, espécie irmã de *R. prolixus*, juntamente a reanotação dos TEs de *R. prolixus*, para comparação do mobiloma das duas espécies. Para isso, foram realizados sequenciamentos NGS (Next Generation Sequencing) dos genomas de dois tipos genéticos de *R. robustus* (II e III), montagem e anotação dos TEs utilizando a ferramenta *dnaPipeTE*. Da mesma forma, foram anotados os TEs de *R. prolixus* a partir das *reads* brutas do seu genoma montado. Os resultados mostraram alta semelhança na frequência de TEs nos três genomas (*R. prolixus*: 19%, *R. robustus* II: 23,5%, *R. robustus* III: 21,5%), constituídos principalmente de TEs de Classe II (~13,5%) da superfamília *Tc1-Mariner* (~5,6%) e de da Ordem LINE, da Classe I (~5,1%). A comparação dos três mobilomas revelou três características importantes para se entender a dinâmica evolutiva destes TEs: (i) compartilhamento de famílias que ocorrem tanto em alta como em baixa proporção entre genomas; (ii) compartilhamento de famílias que ocorrem em proporções dissimilares entre genomas, alta em um e baixa no outro, e (iii) não compartilhamento de determinadas famílias entre genomas. Identificou-se ainda sinais de explosões de transposição recentes da família *Mariner* em *R. robustus* II e III, indicando que esse fenômeno não foi exclusivo de *R. prolixus*, estando, portanto, não associado diretamente à especiação das duas espécies irmãs.

Palavras-chave: Elementos de transposição. Explosões de transposição. Elementos *Mariner*. Especiação. *Rhodnius robustus*. *Rhodnius prolixus*

ABSTRACT

Transposable elements (TEs) are widely distributed repetitive sequences in the genomes that represent important sources of genetic variability. The genomic characteristics derived from their capacity of transposition and increasing in copy number are specific to each lineage. A phenomenon derived from this ability is the sudden increase of one or several families of TEs, called bursts of transposition, described in several species for several families of TEs, among them the *Mariner* family (DNA Transposons, Class II) in *Rhodnius prolixus*. It has been suggested that transposition bursts of the *Mariner* family contributed to the speciation process of *R. prolixus*. This peculiarity motivated the study of the mobilome composition of *R. robustus*, together with its reannotation in *R. prolixus*, for comparison of the mobilome of the two species. In order to do this, we performed NGS (Next Generation Sequencing) sequencing of the genomes of two genetic types of *R. robustus* (II and III) and the assembly and annotation of the TEs using the pipeline *dnaPipeTE*. Likewise, the TEs of *R. prolixus* were annotated from the raw reads of its assembled genome. The results showed high similarity in the frequency of TEs in the three genomes (*R. prolixus*: 19%, *R. robustus* II: 23.5%, *R. robustus* III: 21.5%), consisting mainly of TEs from Class II (~13.5%) of the superfamily Tc1-Mariner (~5.6%) and of the LINE Order, Class I (~5.1%). The comparison of the three mobilomes revealed three important characteristics to understand the evolutionary dynamics of these TEs: (i) sharing of families that occur both in high and low proportion between genomes; (ii) sharing of families occurring in dissimilar proportions between genomes, high in one and low in the other, and (iii) non-sharing of a family between genomes. There are also signs of recent burst of transposition of the *Mariner* family in *R. robustus* II and III, indicating that this phenomenon was not exclusive to *R. prolixus*, therefore not directly associated with the speciation of the two sister species.

Keywords: *Transposable elements. Burst of transposition. Mariner elements. Speciation. Rhodnius robustus. Rhodnius prolixus.*

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	9
1.1 Classificação dos Elementos de Transposição	11
1.2. Elementos de transposição em insetos.....	13
1.3 Complexo <i>Rhodnius prolixus</i> - <i>R. robustus</i> : origem, diversificação e elementos de transposição	14
2. OBJETIVOS.....	18
2.1.Objetivos Específicos	19
3. MATERIAL E MÉTODOS	20
3.1. Sequenciamento dos genomas	21
3.2. Método <i>dnaPipeTE</i>	21
3.3. Pré-processamento das <i>reads</i> de <i>R. robustus</i>	23
3.4. Análises genômicas de <i>R. robustus</i> II, <i>R. robustus</i> III e das <i>reads</i> brutas de <i>R. prolixus</i>	23
3.5. Recuperação e quantificação das superfamílias e famílias de TEs.....	24
3.6. Comparação do mobiloma de <i>R. prolixus</i> , <i>R. robustus</i> II e <i>R. robustus</i> III.....	26
3.7. Investigação dos TEs no genoma montado de <i>R. prolixus</i> utilizando <i>dnaPipeTE</i>	26
4. RESULTADOS	27
4.1. Conteúdo repetitivo em <i>R. prolixus</i> , <i>R. robustus</i> II e <i>R. robustus</i> III	28
4.2. Comparação da proporção e dinâmica dos TEs entre <i>R. prolixus</i> e <i>R. robustus</i> ...	29
4.3. Comparação das proporções relativas de famílias TE compartilhadas entre <i>R. prolixus</i> e <i>R. robustus</i>	32
5. DISCUSSÃO	35
6. CONCLUSÕES	42
7. REFERÊNCIAS	44
8. ANEXOS	53
8.1. Tabelas Suplementares	54
8.2. Figuras Suplementares	57

1. INTRODUÇÃO

Os elementos de transposição (TEs) são sequências de DNA medianamente repetitivas capazes de se movimentarem de um local para outro no genoma. A porção do genoma composta por TEs, denominada mobiloma após Kooning et al. (2008), é bastante variável em eucariotos, podendo ser bastante alto, como em plantas, por exemplo, entre 60-85% nas gramíneas (PATERSON et al., 2009; SCHNABLE et al., 2009), embora menos abundantes que em plantas compõem entre 3-20% do genoma dos fungos (DABOUSSY; CAPY, 2003) e entre 3-45% do genoma dos metazoários (HUA VAN et al., 2005). A habilidade dos TEs se replicarem mais rapidamente do que o genoma hospedeiro e causarem efeitos deletérios quando se inserem em regiões codificantes, interrompem a fase de leitura aberta ou alteram os níveis de expressão gênica, justifica serem considerados como parasitas genômicos (BROOKFIELD 2005; GOODIER; KAZAZIAN, 2008; KIDWELL; LISCH 2001; FESCHOTTE; PRITHAM 2007). As inserções de TEs podem comprometer a integridade genômica também em regiões não codificantes, atuando como centro para a recombinação homóloga desigual, resultando em duplicações, deleções e translocações de segmentos genômicos, codificantes ou não (BATZER; DEININGER, 2002).

Apesar dos efeitos deletérios que acarretam em nível genômico e organizmico, os TEs exercem um papel fundamental na evolução dos seres vivos. Sua prevalência e mobilidade pode ocasionar alterações estruturais, como translocações, duplicações segmentais e deleções capazes de induzir profundas alterações genômicas, levando à sua contração ou expansão, além do estabelecimento de novas relações de ligação entre genes (KIDWELL; LISCH, 2001). Tem-se reportado, também, que os TEs desempenham papel importante na regulação de diversos processos celulares, na diversificação das famílias gênicas, sendo capazes de promover a transdução e amplificação de fragmentos de genes do genoma hospedeiro (VAN DE LAGEMAAT et al., 2003), bem como, de influenciar na expressão e função gênica, ampliando a variabilidade do repertório transcricional e proteico (CARARETO et al., 2013; LOPES et al., 2013). Devido à essas habilidades, os TEs são considerados poderosos agentes evolutivos. Assim, o controle da expressão e transposição dos TEs é fundamental para estabelecer um equilíbrio entre efeitos positivos e negativos, garantindo a viabilidade das funções do genoma nos organismos hospedeiros.

A regulação da atividade dos TEs ocorre por meio de mecanismos do silenciamento pós-transcricional, utilizando RNAs de interferência, e silenciamento transcricional, por meio

da metilação do DNA e modificação de histonas (GRANZOTTO; CRUZ, 2015). Tem-se observado que o estresse fisiológico, induzido por alterações climáticas ou a invasão de novos habitats, como também por agentes biológicos (parasitas) interrompe essa regulação.

A abundância dos TEs e suas características tais como distribuição genômica e rearranjos cromossômicos que podem acarretar, são frequentemente linhagem-específicas, e essa especificidade sugere que estes contribuíram para o processo de especiação, seja como causa ou efeito (BOHNE et al., 2008; MARINO-RAMIREZ et al., 2005). Um fenômeno relacionado com a multiplicação ou incremento repentino de um ou vários TEs, que pode provocar uma reconstrução genômica radical é o chamado “*burst of transposition*” (explosões de transposição). Esse fenômeno, que acontece em períodos curtos no ciclo evolutivo dos TEs, rompendo a estase populacional (HORNS; PETIT; HOOD, 2017), tem sido associado por alguns autores a grandes eventos evolutivos e gênese de novos grupos filogenéticos (DE BOER et al., 2007; PACE; FESCHOTTE, 2007; PRITHAM; FESCHOTTE, 2007; RAY et al., 2008; VOLFF et al., 2001; VOLFF; KORTING; SCHARTL, 2000). Diversos estudos mostram que as explosões de transposição representam uma reação habitual do genoma a mudanças rápidas em ambientes externos; contudo, estresse genômico, tais como a domesticação, a poliploidia, a hibridização interespecífica e intergenérica, ou mesmo mudanças nos sistemas de acasalamento são também associados às explosões de transposição (revisão em BELYAYEV, 2014).

Nas populações naturais sob a influência de uma ecologia incomum, as explosões de transposição são de especial interesse porque este fenômeno pode estar subjacente a eventos micro e macro - evolutivos que levam, em última instância, à geração de diversidade biológica. Uma questão importante, então, a ser respondida é se existem relações causais entre explosões de transposição e especiação. Uma das formas de se responder a tal questão consiste em anotar os elementos de transposição em pares de espécies que passaram recentemente por tais eventos. Neste trabalho, nos propomos a investigar o mobiloma (conjunto de TEs do genoma) de duas espécies irmãs - *Rhodinus prolixus* e *R. robustus* - que atendem a essas condições, pois resultam de um processo de especiação relativamente recente (1,4 milhões de anos, segundo Monteiro et al. 2003) e que atualmente têm uma ecologia bastante distinta.

1.1. Classificação dos elementos de transposição

A anotação do mobiloma de uma espécie requer utilizar um sistema de classificação destas sequências móveis. Dentre os diferentes sistemas de classificação já propostos, desde

Finnegan (1988), a proposta mais aceita, e adotada atualmente é a de Wicker et al. (2007), que utiliza um sistema hierárquico que inclui os níveis classe, subclasse, ordem, superfamília, família e subfamília. O primeiro nível divide os TEs em duas classes, como na classificação original de Finnegan, de acordo com o mecanismo de transposição utilizado, com (*Classe I*) ou sem (*Classe II*) a participação de uma molécula de RNA intermediária no processo de transposição, enquanto que o nível subclasse é usado para distinguir apenas elementos da *Classe II*, com base no tipo de clivagem do TE a partir de sua posição original, com clivagem da cadeia dupla (*Sub - Classe I*) ou não (*Sub - Classe II*). O nível ordem classifica os TEs pelo mecanismo de inserção, organização geral e enzimologia. As superfamílias dentro de uma ordem compartilham estratégias de replicação, mas são distinguidas pela estrutura dos domínios proteicos ou não codificantes; as famílias são definidas pela conservação de suas sequências e as subfamílias por agrupamento filogenético das sequências de uma família (WICKER et al., 2007). O sistema de classificação de Wicker et al. (2007) é descrito a seguir e também ilustrado na Figura 1.

Os elementos de *Classe I* (Retrotransposons) se replicam usando um transcrito de RNA como intermediário para transposição, utilizando a enzima transcriptase reversa. Nesta classe incluem-se cinco ordens, dentre elas uma ordem é denominada de Retrotransposons com *LTRs*, pois apresentam Repetições Terminais Longas (*LTR*: do Inglês, *Long Terminal Repeat*) e quatro incluem os retrotransposons sem *LTRs* (do Inglês: *non-LTRs*), denominadas como *LINE* (*Long Interspersed Nuclear Elements*), *SINE* (*Short Interspersed Nuclear Elements*), *PLE* (*Penelope-like*) e *DIRS* (*Dictyostelium intermediate repeat sequence*). Essas ordens incluem um número total de 17 superfamílias (***LTR***: *Copia*, *Gypsy*, *Bel-Pao*, *Retrovírus*, *ERV*; ***LINE***: *R2*, *RTE*, *Jockey*, *L1*, *I*; ***SINE***: *tRNA*, *7SL* e *5S*; ***PLE***: *Penelope*; ***DIRS***: *DIRS*, *Ngaro*, *VIPER*).

Os elementos da *Classe II* (Transposons de DNA) não requerem o passo da transcrição reversa para se integrarem ao genoma, e são divididos em duas subclasses: *Subclasse I* que realiza a transposição via mecanismo corta-e-cola, e *subclasse II* que realiza a transposição pelo mecanismo cópia-e-cola. Os elementos da *Subclasse I* codificam para uma enzima transposase que excisa o TE de seu sítio hospedeiro e o integra em um novo local no genoma, e os da *Subclasse II* realizam processo de transposição sem clivagem de cadeia dupla, envolvendo o deslocamento de apenas uma fita de DNA. A *Subclasse I* é composta pelas ordens *TIR* e *Crypton* e a *subclasse II* é constituída pelas ordens *Helitron* e *Maverick*. Essas subclasses incluem 12

superfamílias (**TIR**: *Tc1-Mariner*, *hAT*, *Mutator*, *Merlin*, *Transib*, *P*, *PiggyBac*, *PIF-Harbinger*, *CACTA*; **Crypton**: *Crypton*; **Helitron**: *Helitron* e **Maverick**: *Maverick*).

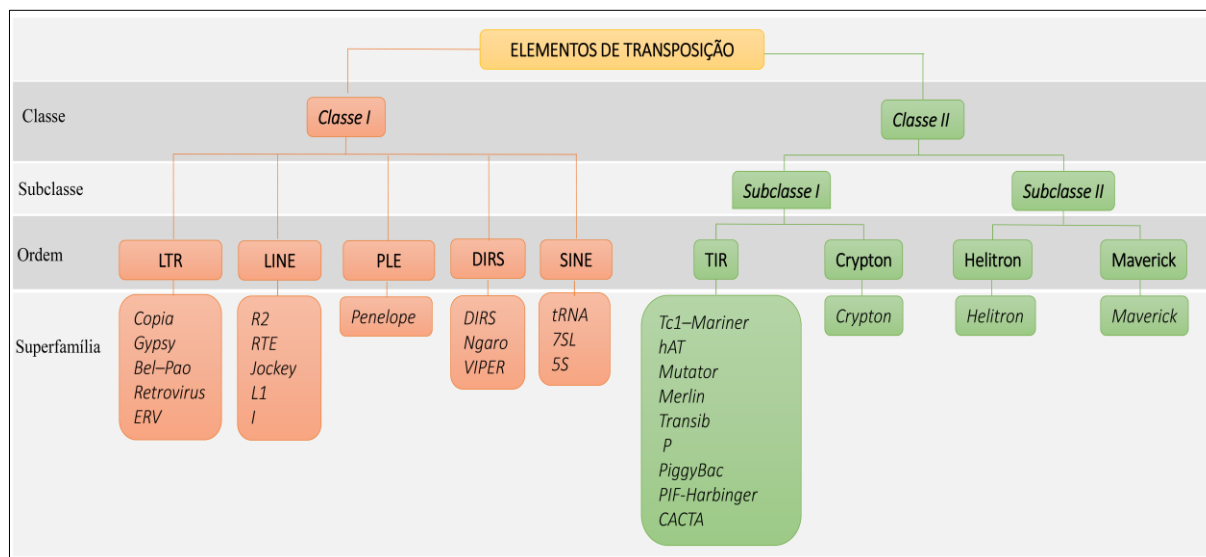


Figura 1. Sistema proposto por Wicker et al. (2007) para classificação dos elementos de transposição. LINE: long interspersed nuclear element; LTR: long terminal repeat; PLE: Penelope-like element; SINE: short interspersed nuclear element; TIR: terminal inverted repeat.

Os TEs podem ainda ser classificados em autônomos e não-autônomos. Aqueles que podem sintetizar as proteínas necessárias para sua mobilização são chamados de elementos autônomos, e aqueles elementos que não tem suas sequências codificadoras de proteínas necessárias para a transposição íntegras são chamados de não-autônomos, como os *SINEs* e *MITEs*. Embora sem os domínios codificadores de proteínas funcionais, esses elementos podem se mobilizar no genoma se as proteínas necessárias para a sua transposição forem fornecidas por outros elementos do genoma a eles relacionados (FESCHOTTE; JIANG; WESSLER, 2002).

1.2. Elementos de transposição em insetos

Existe uma ampla variação do conteúdo de TEs nos genomas de insetos, desde apenas 1% no mosquito não voador *Belgica antarctica* (KELLEY et al., 2014) a 65% no gafanhoto *Locusta migratoria* (WANG et al., 2014). De modo semelhante, a abundância das famílias dos TEs nos genomas também é amplamente variável. Os elementos de *Classe I* parecem ser os mais abundantes, embora haja variações na presença de cada ordem de TEs em diferentes

insetos. Por exemplo, os principais componentes do mobiloma de *Drosophila melanogaster* pertence à ordem *LTR*, seguindo-se os *LINEs* e em menor fração os transposons de DNA (SESSEGOLO et al., 2016). Em *Anopheles gambiae*, a ordem *LTR* é a mais prevalente, seguida dos *SINEs* e os *MITEs* (HOLT et al., 2002) (revisão em MAUMUS et al., 2015). No entanto, transposons *DNA* e *LINEs* são os elementos mais abundantes no pulgão-da-ervilha (*Acyrtosiphon pisum*) e da lagarta-do-cartucho (*Spodoptera frugiperda*) (revisão em MAUMUS et al., 2015). A abundância e distribuição dos TEs nos genomas de insetos sugere que estes são atores-chave na evolução de tais espécies. Portanto, sua descoberta é um passo crucial para uma compreensão mais profunda na biologia de insetos (MAUMUS et al., 2015).

A única espécie de triatomíneo com genoma sequenciado e mobiloma anotado é *R. prolixus* (MESQUITA et al., 2015). A análise genômica dessa espécie propiciou aumentar a compreensão sobre a genômica funcional, expressão gênica e também a identificação dos mecanismos de adaptação que podem envolver variações estruturais, incluindo a duplicação de genes ou a composição do mobiloma nessa espécie. O mobiloma de *R. prolixus* é constituído por aproximadamente 1.400 famílias de TEs, que correspondem uma pequena fração (5,6 %) do genoma de 702 Mb do inseto (MESQUITA et al., 2015). Esta porcentagem é muito menor em relação àsquelas identificadas em outros insetos hematófagos, como *Aedes aegypti* (~ 50%) ou *Anopheles gambiae* (~ 20%), por exemplo, mas semelhante a outros anofelinos (2-11%) (NEAFSEY et al., 2015).

1.3. Complexo *Rhodnius prolixus* - *R. robustus*: origem, diversificação e elementos de transposição

A doença de Chagas, uma das doenças parasitárias relevantes na América Latina, é uma zoonose causada pelo protozoário *Trypanosoma cruzi*. Estima-se que entre seis a oito milhões de pessoas estejam infectadas em todo o mundo, pelo menos um milhão de pessoas no Brasil, sendo assim a doença de Chagas considerada uma das zoonoses mais desatendidas no mundo (https://www.paho.org/hq/index.php?option=com_topics&view=article&id=10&Itemid=40743&lang=en). Essa doença é transmitida por insetos vetores hematófagos em associação a seus diferentes ecótopos: silvestres (palmeiras, ninhos de aves, tocas de mamíferos), peridomicílio e no interior de casas (LENT; WYGODZINSKY, 1979). Os gêneros de maior prevalência epidemiológica pertencem a *Triatoma* e *Rhodnius* (subfamília Triatominae, família Reduviidae),

sendo este último o principal gênero transmissor da doença de Chagas na região amazônica (PAVAN et al., 2013; PAVAN; MONTEIRO, 2007).

O gênero *Rhodnius*, provavelmente surgiu nas florestas pan-amazônicas (região amazônica e região do Rio Orinoco) em associação com palmeiras e com a fauna habitante deste ecótopo (PATTERSON; GAUNT, 2010), está dividido em três complexos de espécies (DUJARDIN et al., 1998): (i) complexo de *R. pallescens* (*R. pallescens* e *R. ecuadoriensis*), (ii) complexo de *R. pictipes* (*R. pictipes*, *R. stali* e *R. brethesi*) e (iii) complexo de *R. robustus* (*R. prolixus*, *R. robustus*, *R. neglectus*, *R. nasutus*, *R. domesticus* e *R. neivai*). Foi proposto que o complexo *R. robustus* evoluiu por radiação adaptativa de um ancestral comum na região do Orinoco-Amazonas, representado atualmente por *R. pictipes* (SCHOFIELD, CJ e DUJARDIN J., 1999). Esse complexo diferenciou-se em duas regiões: ao sul, entre os cerrados do Brasil, originando as espécies *R. neglectus* e *R. nasutus*, e ao norte, nas planícies da Venezuela, a partir de um ancestral comum de *R. robustus* dando origem a *R. prolixus* que, posteriormente, adaptou-se a *habitat* doméstico. Essas duas espécies, *R. robustus* e *R. prolixus*, são estreitamente relacionadas, membros de um complexo de “espécies crípticas”, cuja validade taxonômica foi largamente questionada, em função de sua semelhança morfológica e isoenzimática (HARRY, 1993;1994). Diversos estudos revalidaram o *status* taxonômico de ambas espécies em face de diferenças quanto à adaptações ecológicas, marcadores genéticos (ABAD-FRANCH et al., 2013; MONTEIRO et al., 2003; PAVAN et al., 2013), morfometria tradicional e geométrica (VILLEGAS; FELICIANGELI; DUJARDIN, 2002) e padrões de atividade locomotora (PAVAN et al., 2016).

Um estudo de Monteiro e colaboradores (2003), utilizando uma sequência do gene mitocondrial citocromo b (*cyt b*), mostrou que não apenas *R. robustus* é bastante divergente em relação à *R. prolixus*, como apresenta uma notável heterogeneidade genética dentro da espécie, com alta divergência entre as populações geográficas representando um complexo parafilético de quatro linhagens crípticas (*R. robustus* I, II, III e IV), o que também foi confirmado por Pavan e Monteiro (2007) e Pavan et al. (2013). *Rhodnius robustus* I apresenta distribuição geográfica restrita em ecótopos silvestres, sendo encontrado apenas na bacia do Rio Orinoco, na Venezuela (PAVAN et al. 2013), em simpatria com *R. prolixus*. Interessantemente *R. robustus* I, está filogeneticamente mais proximamente relacionado a *R. prolixus* do que com as linhagens amazônicas (*R. robustus* II, III e IV), o que caracteriza a parafilia da espécie. Os tipos genéticos II, III e IV de *R. robustus* compreendem um grupo monofilético de linhagens

alopátricas distribuídas na região amazônica. *Rhodnius robustus* II é encontrado ao norte do estado de Rondônia e sul do estado do Amazonas (Brasil), norte do Equador e nordeste da Bolívia; *R. robustus* III se encontra no nordeste do Amazonas, norte do estado de Tocantins e este do estado do Pará (Brasil); e *R. robustus* IV é encontrado ao norte do Pará, norte do Amazonas, estado de Roraima (Brasil), norte da Venezuela (em simpatria com *R. prolixus*) e na Guiana Francesa (PAVAN et al. 2013). Embora *R. prolixus* esteja bem adaptado a domicílios humanos em muitos países de América Latina, populações selvagens dessa espécie estão presentes apenas na Venezuela e Colômbia.

O mobiloma de *R. prolixus*, embora relativamente pequeno comparado ao de outros insetos (5,6%, c.f. MESQUITA et al. 2015), apresenta uma característica interessante. Dentre os TEs de *Classe I*, na ordem *LTR*, que representam a menor fração do mobiloma (<1% no genoma) encontram-se apenas alguns representantes de três superfamílias (*Gypsy*, *Copia*, *BEL-Pao*). Ao contrário, os elementos sem *LTRs* são bastante diversos, consistindo de 10 superfamílias diferentes (*Jockey*, *Rose*, *LoA*, *Felyant*, *Totopi*, *CR-1*, *RTE*, *I*, *R1* e *Ingi*), compreendendo 1,4% no genoma. Mas, a característica notável do genoma dessa espécie, comparada aos outros insetos, é a preponderância dos elementos de *Classe II*, representando 75% de todos os TEs identificados, principalmente representada pelas superfamílias *Tc1-Mariner* e *MITEs* (aproximadamente 3% do conteúdo total no genoma). Muitas dessas sequências *Mariner* são *full-length* (sequências completas), com a sequência codificadora da transposase completa, sugerindo que estão ou estiveram ativas até recentemente.

Fernandez-Medina et al. (2016), que também participaram da anotação do mobiloma de *R. prolixus*, exploraram os membros da superfamília *Tc1-Mariner* e mostraram que a maior parte das sequências da família *Mariner* correspondem às sete subfamílias bem estabelecidas em insetos (*Irritans/Himar*, *Mellifera*, *Cecropia*, *Mauritiana*, *Vertumnana* e *Rosa*); contudo, descreveram duas subfamílias, que denominaram como *Prolixus1* e *Prolixus2*, que exibiam um elevado número de cópias. Em *Prolixus1*, os autores identificaram três clados: *Clado1* (com mais de 8.000 cópias) relacionado à subfamília *Irritans/Himar*, e *Clados II* e *III*, com 846 e 550 cópias genômicas, respectivamente. Os autores mostraram que esses clados sofreram expansões genômicas intensas, características de explosões de transposição. Os tempos relacionados a essas expansões foram datados: para o *Clado I*, a sequência ancestral comum mais recente (MRCA) foi datada em aproximadamente 1,32 milhões de anos (maa) e para os *Clados II* e *III* em aproximadamente 0,67 maa. O período mais antigo coincide àquele proposto para a

divergência entre *R. prolixus* e sua espécie irmã *R. robustus* (~ 1,4 maa) quando o antepassado comum *prolixus/robustus* vivia em diferentes habitats nas florestas do Rio Orinoco (MONTEIRO et al., 2003).

Diversas características de *R. prolixus*, tais como baixa diversidade genética (DUJARDIN et al., 1998; HARRY; GALINDEZ; CARIOU, 1992; LOPEZ; MORENO, 1995; MONTEIRO et al., 2003), possível resultado de gargalo da garrafa, somada à explosão de transposição observada em elementos *Mariner* (FERNANDEZ-MEDINA et al., 2016), são concordantes com um cenário de especiação fundamentado na “teoria dos refúgios” (MONTEIRO et al., 2003) e levaram a Fernandez-Medina et al. (2016) a formularem a hipótese de que as explosões de transposição identificadas nas subfamílias *Prolixus I* e *Prolixus II* poderiam ter se iniciado em decorrência de características ecológicas e populacionais da espécie durante sua origem. Os autores sugeriram ainda que a continuidade da expansão desses TEs poderia estar associada à crescente adoção de habitats domésticos, mais recentemente pela espécie, com a colonização das Américas pelo homem (MONTEIRO et al., 2003).

Contudo, uma hipótese alternativa à acima formulada seria que a explosões de transposição, teriam ocorrido antes da divergência *R. prolixus/R. robustus* e seriam compartilhadas pelas duas espécies. Para investigar essa hipótese propusemos o presente estudo, realizando a anotação do mobiloma de dois dos quatro tipos genéticos *R. robustus* (*R. robustus II* e *R. robustus III*), cujas amostras de DNA foram disponibilizadas para análises, buscando evidências da ocorrência ou não das explosões de transposição da família *Mariner*, na espécie *R. robustus*.

5. CONCLUSÕES

1. O método *dnaPipeTE* é eficiente para caracterizar e comparar a composição e dinâmica genômica dos TEs, permitindo uma análise rápida e completa de genomas não montados sequenciados pela metodologia NGS;
2. Estimou-se uma abundante quantidade de TEs (19 %) no genoma de *R. prolixus*, mais do que o dobro da proporção previamente reportada (~5,6%) por Mesquita et al (2015);
3. A distribuição genômica dos TEs similar nos mobilomas de *R. prolixus* e de *R. robustus*, predominantemente constituídos por elementos de *Classe II* (~ 65%), é característica do complexo de espécies complexo *R. robustus*;
4. Baixa divergência das *reads* da família *Mariner* em relação aos *contigs* caracterizam explosões de transposição nesta família em *R. robustus* II e III, indicando que esse fenômeno não é exclusivo de *R. prolixus*, não estando portanto este evento associado diretamente à especiação desta espécie;
5. A comparação dos mobilomas das duas espécies *Rhodnius* apresenta características importantes para compreensão da dinâmica evolutiva dos TEs, como o (i) compartilhamento de famílias que ocorrem tanto em alta como em baixa proporção entre genomas; (ii) compartilhamento de famílias que ocorrem em proporções dissimilares entre genomas, alta em um e baixa no outro, e (iii) não compartilhamento de determinadas famílias entre genomas.

Os resultados obtidos neste trabalho proporcionam uma ampla visão sobre a dinâmica evolutiva dos TEs nos genomas *R. prolixus* e *R. robustus* fornecendo subsídios para compreendermos a evolução e adaptação destas espécies.

6. REFERÊNCIAS

- ALTSCHUL, S.F.; GISH, W.; MILLER, W.; MYERS, E.W.; LIPMAN, D.J. Basic local alignment search tool. **J Mol Biol**, v. 215, p. 403–410, 1990.
- ABAD-FRANCH, F.; PAVAN, M. G.; JARAMILLO, O. N.; PALOMEQUE, F. S.; DALE, C.; CHAVERRA, D.; MONTEIRO, F. A. *Rhodnius barretti*, a new species of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) from western Amazonia. **Mem Inst Oswaldo Cruz**, v. 108 Suppl 1, p. 92-9, 2013.
- BATZER, M. A.; DEININGER, P. L. Alu repeats and human genomic diversity. *Nat Rev Genet*, v. 3, n. 5, p. 370-9, May 2002.
- BELYAYEV, A. Bursts of transposable elements as an evolutionary driving force. **J Evol Biol**, v. 27, n. 12, p. 2573-84, Dec 2014.
- BOHNE, A.; BRUNET, F.; GALIANA-ARNOUX, D.; SCHULTHEIS, C.; VOLFF, J. N. Transposable elements as drivers of genomic and biological diversity in vertebrates. **Chromosome Res**, v. 16, n. 1, p. 203-15, 2008.
- BROOKFIELD, J.F. The ecology of the genome - mobile DNA elements and their hosts. **Nat Rev Genet**. v. 6, p. 128-36, 2005.
- CARARETO, C.M.A.; HERNANDEZ, E.H.; VIEIRA, C. Genomic regions harboring insecticide resistance-associated Cyp genes are enriched by transposable element fragments carrying putative transcription factor binding sites in two sibling *Drosophila* species. **Gene**, v. 537, p. 93-99, 2013.
- CLARK, A. G.; EISEN, M. B.; SMITH, D. R.; BERGMAN, C. M.; OLIVER, B.; MARKOW, T. A.; KAUFMAN, T. C.; KELLIS, M.; GELBART, W.; IYER, V. N.; POLLARD, D. A.; SACKTON, T. B.; LARRACUENTE, A. M.; SINGH, N. D. Evolution of genes and genomes on the *Drosophila* phylogeny. **Nature**, v. 450, n. 7167, p. 203-18, Nov 08 2007.
- DABOUSSI, M. J.; CAPY, P. Transposable elements in filamentous fungi. **Annu Rev Microbiol**, v. 57, p. 275-99, 2003.
- DA SILVA, A. F.; DEZORDI, F. Z.; LORETO, E. L. S.; WALLAU, G. L. *Drosophila* parasitoid wasps bears a distinct DNA transposon profile. **Mob DNA**, v. 9, p. 23, 2018.
- DE BOER, J. G.; YAZAWA, R.; DAVIDSON, W. S.; KOOP, B. F. Bursts and horizontal evolution of DNA transposons in the speciation of pseudotetraploid salmonids. *BMC Genomics*, v. 8, p. 422, Nov 16 2007.
- DIERCKXSENS, N.; MARDULYN, P.; SMITS, G. NOVOPlasty: de novo assembly of organelle genomes from whole genome data. **Nucleic Acids Res**, v. 45, n. 4, p. e18, Feb 28 2017.
- DOTTO, B. R.; CARVALHO, E. L.; SILVA, A. F.; DUARTE SILVA, L. F.; PINTO, P. M.; ORTIZ, M. F.; WALLAU, G. L. HTT-DB: horizontally transferred transposable elements database. **Bioinformatics**, v. 31, n. 17, p. 2915-7, Sep 1 2015.

- DUJARDIN, J. P.; MUNOZ, M.; CHAVEZ, T.; PONCE, C.; MORENO, J.; SCHOFIELD, C. J. The origin of *Rhodnius prolixus* in Central America. **Med Vet Entomol**, v. 12, n. 1, p. 113-5, Jan 1998.
- FERNANDEZ-MEDINA, R. D.; GRANZOTTO, A.; RIBEIRO, J. M.; CARARETO, C. M. Transposition burst of Mariner-like elements in the sequenced genome of *Rhodnius prolixus*. **Insect Biochem Mol Biol**, v. 69, p. 14-24, Feb 2016.
- FESCHOTTE, C.; JIANG, N.; WESSLER, S. R. Plant transposable elements: where genetics meets genomics. **Nat Rev Genet**, v. 3, n. 5, p. 329-41, May 2002.
- FESCHOTTE, C.; SWAMY, L.; WESSLER, S. R. Genome-wide analysis of mariner-like transposable elements in rice reveals complex relationships with stowaway miniature inverted repeat transposable elements (MITEs). *Genetics*, v. 163, n. 2, p. 747-58, Feb 2003.
- FESCHOTTE, C.; PRITHAM, E. J. DNA transposons and the evolution of eukaryotic genomes. **Annu Rev Genet**, v. 41, p. 331-68, 2007.
- FINNEGAN, D. J. Eukaryotic transposable elements and genome evolution. **Trends Genet**, v. 5, n. 4, p. 103-7, Apr 1989.
- FILÉE, J.; ROUAULT, J. D.; HARRY, M.; HUA-VAN, A. Mariner transposons are sailing in the genome of the blood-sucking bug *Rhodnius prolixus*. **BMC Genomics**, v. 16, p. 1061, Dec 15 2015.
- GOODIER, J. L.; KAZAZIAN, H. H.; JR. Retrotransposons revisited: the restraint and rehabilitation of parasites. **Cell**, v. 135, n. 1, p. 23-35, Oct 03 2008.
- GOUBERT, C.; MODOLO, L.; VIEIRA, C.; VALIENTEMORO, C.; MAVINGUI, P.; BOULESTEIX, M. De novo assembly and annotation of the Asian tiger mosquito (*Aedes albopictus*) repeatome with dnaPipeTE from raw genomic reads and comparative analysis with the yellow fever mosquito (*Aedes aegypti*). **Genome Biol Evol**, v. 7, n. 4, p. 1192-205, Mar 11 2015.
- GRABHERR, M. G.; HAAS, B. J.; YASSOUR, M.; LEVIN, J. Z.; THOMPSON, D. A.; AMIT, I.; ADICONIS, X.; FAN, L.; RAYCHOWDHURY, R.; ZENG, Q.; CHEN, Z.; MAUCELI, E.; HACHOEN, N.; GNIRKE, A.; RHIND, N.; DI PALMA, F.; BIRREN, B. W.; NUSBAUM, C.; LINDBLAD-TOH, K.; FRIEDMAN, N.; REGEV, A. Full-length transcriptome assembly from RNA-Seq data without a reference genome. **Nat Biotechnol**, v. 29, n. 7, p. 644-52, May 15 2011.
- GRANZOTTO, A.; CRUZ, G. M. Q. Regulação de Elementos de Transposição: Mecanismos Epigenéticos de Silenciamento, Autorregulação e Ativação por Estresse em: CARARETO, C. M. A.; MONTEIRO-VITORELLO, C. B.; SLUYS, M. V. Elementos de Transposição Diversidade, evolução, aplicações e impacto os genomas dos seres vivos. Cap. 4, **Ed. Fiocruz**, 2015.
- GREEN, P. Whole-genome disassembly. **Proc Natl Acad Sci U S A**, v. 99, n. 7, p. 4143-4, Apr 2 2002.
- 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). **Ann Trop Med Parasitol**, v. 87, n. 3, p. 277-82, Jun 1993.

- HARRY M. Morphometric variability in the Chagas' disease vector *Rhodnius prolixus*. **Jpn J Genet**, v. 69, n. 3, p. 233-50, Jun 1994.
- HARRY, M.; GALINDEZ, I.; CARIOU, M. L. Isozyme variability and differentiation between *Rhodnius prolixus*, *R. robustus* and *R. pictipes*, vectors of Chagas disease in Venezuela. **Med Vet Entomol**, v. 6, n. 1, p. 37-43, Jan 1992.
- HOLT, R. A.; SUBRAMANIAN, G. M.; HALPERN, A.; SUTTON, G. G.; CHARLAB, R.; NUSSKERN, D. R.; WINCKER, P.; CLARK, A. G.; RIBEIRO, J. M.; WIDES, R.; SALZBERG, S. L.; LOFTUS, B.; YANDELL, M.; MAJOROS, W. H.; RUSCH, D. B.; LAI, Z.; KRAFT, C. L.; ABRIL, J. F.; ANTHOUARD, V.; ARENSBURGER, P.; ATKINSON, P. W.; BADEN, H.; DE BERARDINIS, V.; BALDWIN, D.; BENES, V.; BIEDLER, J.; BLASS, C.; BOLANOS, R.; BOSCH, D.; BARNSTEAD, M.; CAI, S.; CENTER, A.; CHATURVERDI, K.; CHRISTOPHIDES, G. K.; CHRYSTAL, M. A.; CLAMP, M.; CRAVCHIK, A.; CURWEN, V.; DANA, A.; DELCHER, A.; DEW, I.; EVANS, C. A.; FLANIGAN, M.; GRUNDSCHOBBER-FREIMOSER, A.; FRIEDLI, L.; GU, Z.; GUAN, P.; GUIGO, R.; HILLENMEYER, M. E.; HLADUN, S. L.; HOGAN, J. R.; HONG, Y. S.; HOOVER, J.; JAILLON, O.; KE, Z.; KODIRA, C.; KOKOZA, E.; KOUTSOS, A.; LETUNIC, I.; LEVITSKY, A.; LIANG, Y.; LIN, J. J.; LOBO, N. F.; LOPEZ, J. R.; MALEK, J. A.; MCINTOSH, T. C.; MEISTER, S.; MILLER, J.; MOBARRY, C.; MONGIN, E.; MURPHY, S. D.; O'BROCHTA, D. A.; PFANNKUCH, C.; QI, R.; REGIER, M. A.; REMINGTON, K.; SHAO, H.; SHARAKHOVA, M. V.; SITTER, C. D.; SHETTY, J.; SMITH, T. J.; STRONG, R.; SUN, J.; THOMASOVA, D.; TON, L. Q.; TOPALIS, P.; TU, Z.; UNGER, M. F.; WALENZ, B.; WANG, A.; WANG, J.; WANG, M.; WANG, X.; WOODFORD, K. J.; WORTMAN, J. R.; WU, M.; YAO, A.; ZDOBNOV, E. M.; ZHANG, H.; ZHAO, Q.; ZHAO, S.; ZHU, S. C.; ZHIMULEV, I.; COLUZZI, M.; DELLA TORRE, A.; ROTH, C. W.; LOUIS, C.; KALUSH, F.; MURAL, R. J.; MYERS, E. W.; ADAMS, M. D.; SMITH, H. O.; BRODER, S.; GARDNER, M. J.; FRASER, C. M.; BIRNEY, E.; BORK, P.; BREY, P. T.; VENTER, J. C.; WEISSENBAUGH, J.; KAFATOS, F. C.; COLLINS, F. H.; HOFFMAN, S. L. The genome sequence of the malaria mosquito *Anopheles gambiae*. **Science**, v. 298, n. 5591, p. 129-49, Oct 4 2002.
- HORNS, F.; PETIT, E.; HOOD, M. E. Massive Expansion of Gypsy-Like Retrotransposons in *Microbotryum Fungi*. **Genome Biol Evol**, v. 9, n. 2, p. 363-371, Feb 1 2017.
- HUANG, W.; LI, L.; MYERS, J. R.; MARTIN, G. T. ART: a next-generation sequencing read simulator. **Bioinformatics**, v. 28, n. 4, p. 593-4, Feb 15 2012.
- HUA-VAN, A.; LE ROUZIC, A.; MAISONHAUTE, C.; CAPY, P. Abundance, distribution and dynamics of retrotransposable elements and transposons: similarities and differences. **Cytogenet Genome Res**, v. 110, n. 1-4, p. 426-40, 2005.
- KELLEY, J. L.; PEYTON, J. T.; FISTON-LAVIER, A. S.; TEETS, N. M.; YEE, M. C.; JOHNSTON, J. S.; BUSTAMANTE, C. D.; LEE, R. E.; DENLINGER, D. L. Compact genome of the Antarctic midge is likely an adaptation to an extreme environment. **Nat Commun**, v. 5, p. 4611, Aug 12 2014.
- KIDWELL, M. G.; LISCH, D. R. Perspective: transposable elements, parasitic DNA, and genome evolution. **Evolution**, v. 55, n. 1, p. 1-24, Jan 2001.

- KOONIN, E. V.; WOLF, Y. I. Genomics of bacteria and archaea: the emerging dynamic view of the prokaryotic world. **Nucleic Acids Res**, v. 36, n. 21, p. 6688-719, Dec 2008.
- LANGMEAD, B.; SALZBERG, S. L. Fast gapped-read alignment with Bowtie 2. **Nat Methods**, v. 9, n. 4, p. 357-9, Mar 4 2012.
- LI, W.; GODZIK, A. Cd-hit: a fast program for clustering and comparing large sets of protein or nucleotide sequences. **Bioinformatics**; 22:1658–1659, 2006.
- LENT, H.; WYGODZINSKY, P. Revision of the Triatominae (Hemiptera, Reduviidae), and their significance as vectors of Chagas' disease. **Bull Am Mus Nat Hist**, v. 163, p. 123-520, 1979.
- LERAT, E.; BURLET, N.; BIEMONT, C.; VIEIRA, C. Comparative analysis of transposable elements in the melanogaster subgroup sequenced genomes. **Gene**, v. 473, n. 2, p. 100-9, Mar 1 2011.
- LOPEZ, G.; MORENO, J. Genetic variability and differentiation between populations of *Rhodnius prolixus* and *R. pallescens*, vectors of Chagas' disease in Colombia. **Mem Inst Oswaldo Cruz**, v. 90, n. 3, p. 353-7, May-Jun 1995.
- LOPES, F. R.; JJINGO, D.; SILVA, C. R. Transcriptional Activity, Chromosomal Distribution and Expression Effects of Transposable Elements in Coffea Genomes. **Plos One**, v. 8, n. 11, p. e78931, 2013
- MAUMUS, F.; FISTON-LAVIER, ANNA-SOPHIE.; QUESNEVILLE, H. Impact of transposable elements on insect genomes and biology. **Current Opinion in Insect Science**, v.10, p. 35. 2015
- MARINO-RAMIREZ, L.; LEWIS, K. C.; LANDSMAN, D.; JORDAN, I. K. Transposable elements donate lineage-specific regulatory sequences to host genomes. **Cytogenet Genome Res**, v. 110, n. 1-4, p. 333-41, 2005.
- MENZEL, P.; NG, K. L.; KROGH, A. Fast and sensitive taxonomic classification for metagenomics with Kaiju. **Nat Commun**, v. 7, p. 11257, Apr 13 2016.
- MESQUITA, R. D.; VIONETTE-AMARAL, R. J.; LOWENBERGER, C.; RIVERA-POMAR, R.; MONTEIRO, F. A.; MINX, P.; SPIETH, J.; CARVALHO, A. B.; PANZERA, F.; LAWSON, D.; TORRES, A. Q.; RIBEIRO, J. M.; SORGINE, M. H.; WATERHOUSE, R. M.; MONTAGUE, M. J.; ABAD-FRANCH, F.; ALVES-BEZERRA, M.; AMARAL, L. R.; ARAUJO, H. M.; ARAUJO, R. N.; ARAVIND, L.; ATELLA, G. C.; AZAMBUJA, P.; BERNI, M.; BITTENCOURT-CUNHA, P. R.; BRAZ, G. R.; CALDERON-FERNANDEZ, G.; CARARETO, C. M.; CHRISTENSEN, M. B.; COSTA, I. R.; COSTA, S. G.; DANSA, M.; DAUMAS-FILHO, C. R.; DE-PAULA, I. F.; DIAS, F. A.; DIMOPOULOS, G.; EMRICH, S. J.; ESPONDA-BEHRENS, N.; FAMPA, P.; FERNANDEZ-MEDINA, R. D.; DA FONSECA, R. N.; FONTENELE, M.; FRONICK, C.; FULTON, L. A.; GANDARA, A. C.; GARCIA, E. S.; GENTA, F. A.; GIRALDO-CALDERON, G. I.; GOMES, B.; GONDIM, K. C.; GRANZOTTO, A.; GUARNERI, A. A.; GUIGO, R.; HARRY, M.; HUGHES, D. S.; JABLONKA, W.; JACQUIN-JOLY, E.; JUAREZ, M. P.; KOERICH, L. B.; LANGE, A. B.; LATORRE-ESTIVALIS, J. M.; LAVORE, A.; LAWRENCE, G. G.; LAZOSKI, C.; LAZZARI, C. R.; LOPES, R. R.; LORENZO, M. G.; LUGON, M. D.; MAJEROWICZ, D.; MARCET, P. L.; MARIOTTI, M.;

- MASUDA, H.; MEGY, K.; MELO, A. C.; MISSIRLIS, F.; MOTA, T.; NORIEGA, F. G.; NOUZOVA, M.; NUNES, R. D.; OLIVEIRA, R. L.; OLIVEIRA-SILVEIRA, G.; ONS, S.; ORCHARD, I.; PAGOLA, L.; PAIVA-SILVA, G. O.; PASCUAL, A.; PAVAN, M. G.; PEDRINI, N.; PEIXOTO, A. A.; PEREIRA, M. H.; PIKE, A.; POLYCARPO, C.; PROSDOCIMI, F.; RIBEIRO-RODRIGUES, R.; ROBERTSON, H. M.; SALERNO, A. P.; SALMON, D.; SANTESMASSES, D.; SCHAMA, R.; SEABRA-JUNIOR, E. S.; SILVA-CARDOSO, L.; SILVA-NETO, M. A.; SOUZA-GOMES, M.; STERKEL, M.; TARACENA, M. L.; TOJO, M.; TU, Z. J.; TUBIO, J. M.; URSIC-BEDOYA, R.; VENANCIO, T. M.; WALTER-NUNO, A. B.; WILSON, D.; WARREN, W. C.; WILSON, R. K.; HUEBNER, E.; DOTSON, E. M.; OLIVEIRA, P. L. Genome of *Rhodnius prolixus*, an insect vector of Chagas disease, reveals unique adaptations to hematophagy and parasite infection. **Proc Natl Acad Sci USA**, v. 112, n. 48, p. 14936-41, Dec 01 2015.
- MODOLO, L.; LERAT, E. UrQt: an efficient software for the Unsupervised Quality trimming of NGS data. **BMC Bioinformatics**, v. 16, p. 137, Apr 29 2015.
- MONTEIRO, F. A.; BARRETT, T. V.; FITZPATRICK, S.; CORDON-ROSALES, C.; FELICIANGELI, D.; BEARD, C. B. Molecular phylogeography of the Amazonian Chagas disease vectors *Rhodnius prolixus* and *R. robustus*. **Mol Ecol**, v. 12, n. 4, p. 997-1006, Apr 2003.
- NEAFSEY, D. E.; WATERHOUSE, R. M.; ABAL, M. R.; AGANEZOV, S. S.; ALEKSEYEV, M. A.; ALLEN, J. E.; AMON, J.; ARCA, B.; ARENSBURGER, P.; ARTEMOV, G.; ASSOUR, L. A.; BASSERI, H.; BERLIN, A.; BIRREN, B. W.; BLANDIN, S. A.; BROCKMAN, A. I.; BURKOT, T. R.; BURT, A.; CHAN, C. S.; CHAUVE, C.; CHIU, J. C.; CHRISTENSEN, M.; COSTANTINI, C.; DAVIDSON, V. L.; DELIGIANNI, E.; DOTTORINI, T.; DRITSOU, V.; GABRIEL, S. B.; GUELBEOGO, W. M.; HALL, A. B.; HAN, M. V.; HLAING, T.; HUGHES, D. S.; JENKINS, A. M.; JIANG, X.; JUNGREIS, I.; KAKANI, E. G.; KAMALI, M.; KEMPPAINEN, P.; KENNEDY, R. C.; KIRMITZOGLOU, I. K.; KOEKEMOER, L. L.; LABAN, N.; LANGRIDGE, N.; LAWNICZAK, M. K.; LIRAKIS, M.; LOBO, N. F.; LOWY, E.; MACCALLUM, R. M.; MAO, C.; MASLEN, G.; MBOGO, C.; MCCARTHY, J.; MICHEL, K.; MITCHELL, S. N.; MOORE, W.; MURPHY, K. A.; NAUMENKO, A. N.; NOLAN, T.; NOVOA, E. M.; O'LOUGHLIN, S.; ORINGANJE, C.; OSHAGHI, M. A.; PAKPOUR, N.; PAPATHANOS, P. A.; PEERY, A. N.; POVELONES, M.; PRAKASH, A.; PRICE, D. P.; RAJARAMAN, A.; REIMER, L. J.; RINKER, D. C.; ROKAS, A.; RUSSELL, T. L.; SAGNON, N.; SHARAKHOVA, M. V.; SHEA, T.; SIMAO, F. A.; SIMARD, F.; SLOTMAN, M. A.; SOMBOON, P.; STEGNIY, V.; STRUCHINER, C. J.; THOMAS, G. W.; TOJO, M.; TOPALIS, P.; TUBIO, J. M.; UNGER, M. F.; VONTAS, J.; WALTON, C.; WILDING, C. S.; WILLIS, J. H.; WU, Y. C.; YAN, G.; ZDOBNOV, E. M.; ZHOU, X.; CATTERUCCIA, F.; CHRISTOPHIDES, G. K.; COLLINS, F. H.; CORNMAN, R. S.; CRISANTI, A.; DONNELLY, M. J.; EMRICH, S. J.; FONTAINE, M. C.; GELBART, W.; HAHN, M. W.; HANSEN, I. A.; HOWELL, P. I.; KAFATOS, F. C.; KELLIS, M.; LAWSON, D.; LOUIS, C.; LUCKHART, S.; MUSKAVITCH, M. A.; RIBEIRO, J. M.; RIEHLE, M. A.; SHARAKHOV, I. V.; TU, Z.; ZWIEBEL, L. J.; BESANSKY, N. J. Mosquito genomics. Highly evolvable malaria vectors: the genomes of 16 *Anopheles* mosquitoes. *Science*, v. 347, n. 6217, p. 1258522, Jan 2 2015.

- NOVAK, P.; NEUMANN, P.; PECH, J.; STEINHAISL, J.; MACAS, J. RepeatExplorer: a Galaxy-based web server for genome-wide characterization of eukaryotic repetitive elements from next-generation sequence reads. **Bioinformatics**, v. 29, n. 6, p. 792-3, Mar 15 2013.
- NEUMANN, P.; KOBLIZKOVA, A.; NAVRATILOVA, A.; MACAS, J. Significant expansion of *Vicia pannonica* genome size mediated by amplification of a single type of giant retroelement. **Genetics** 173:1047–1056, mar 2006.
- PACE, J. K., 2ND; FESCHOTTE, C. The evolutionary history of human DNA transposons: evidence for intense activity in the primate lineage. **Genome Res**, v. 17, n. 4, p. 422-32, Apr 2007.
- PATERSON, A. H.; BOWERS, J. E.; BRUGGMANN, R.; DUBCHAK, I.; GRIMWOOD, J.; GUNDLACH, H.; HABERER, G.; HELLSTEN, U.; MITROS, T.; POLIAKOV, A.; SCHMUTZ, J.; SPANNAGL, M.; TANG, H.; WANG, X.; WICKER, T.; BHARTI, A. K.; CHAPMAN, J.; FELTUS, F. A.; GOWIK, U.; GRIGORIEV, I. V.; LYONS, E.; MAHER, C. A.; MARTIS, M.; NARECHANIA, A.; OTILLAR, R. P.; PENNING, B. W.; SALAMOV, A. A.; WANG, Y.; ZHANG, L.; CARPITA, N. C.; FREELING, M.; GINGLE, A. R.; HASH, C. T.; KELLER, B.; KLEIN, P.; KRESOVICH, S.; MCCANN, M. C.; MING, R.; PETERSON, D. G.; MEHBOOB UR, R.; WARE, D.; WESTHOFF, P.; MAYER, K. F.; MESSING, J.; ROKHSAR, D. S. The Sorghum bicolor genome and the diversification of grasses. **Nature**, v. 457, n. 7229, p. 551-6, Jan 29 2009.
- PATTERSON, J. S.; GAUNT, M. W. Phylogenetic multi-locus codon models and molecular clocks reveal the monophyly of haematophagous reduviid bugs and their evolution at the formation of South America. **Mol Phylogenet Evol**, v. 56, n. 2, p. 608-21, Aug 2010.
- PAVAN, M. G.; CORREA-ANTONIO, J.; PEIXOTO, A. A.; MONTEIRO, F. A.; RIVAS, G. B. *Rhodnius prolixus* and *R. robustus* (Hemiptera: Reduviidae) nymphs show different locomotor patterns on an automated recording system. **Parasit Vectors**, v. 9, p. 239, Apr 27 2016.
- PAVAN, M. G.; MESQUITA, R. D.; LAWRENCE, G. G.; LAZOSKI, C.; DOTSON, E. M.; ABUBUCKER, S.; MITREVA, M.; RANDALL-MAHER, J.; MONTEIRO, F. A. A nuclear single-nucleotide polymorphism (SNP) potentially useful for the separation of *Rhodnius prolixus* from members of the *Rhodnius robustus* cryptic species complex (Hemiptera: Reduviidae). **Infect Genet Evol**, v. 14, p. 426-33, Mar 2013.
- PAVAN, M. G.; MONTEIRO, F. A. A multiplex PCR assay that separates *Rhodnius prolixus* from members of the *Rhodnius robustus* cryptic species complex (Hemiptera: Reduviidae). **Trop Med Int Health**, v. 12, n. 6, p. 751-8, Jun 2007.
- PINSKER, W.; HARING, E.; HAGEMANN, S.; MILLER, W. J. The evolutionary life history of P transposons: from horizontal invaders to domesticated neogenes. **Chromosoma**, v. 110, n. 3, p. 148-58, Jul 2001.
- PRITHAM, E. J.; FESCHOTTE, C. Massive amplification of rolling-circle transposons in the lineage of the bat *Myotis lucifugus*. **Proc Natl Acad Sci USA**, v. 104, n. 6, p. 1895-900, Feb 6 2007.

- RAY, D. A.; FESCHOTTE, C.; PAGAN, H. J.; SMITH, J. D.; PRITHAM, E. J.; ARENSBURGER, P.; ATKINSON, P. W.; CRAIG, N. L. Multiple waves of recent DNA transposon activity in the bat, *Myotis lucifugus*. **Genome Res**, v. 18, n. 5, p. 717-28, May 2008.
- RIUS, N.; GUILLEN, Y.; DELPRAT, A.; KAPUSTA, A.; FESCHOTTE, C.; RUIZ, A. Exploration of the *Drosophila buzzatii* transposable element content suggests underestimation of repeats in *Drosophila* genomes. **BMC Genomics**, v. 17, p. 344, May 10 2016.
- SCHNABLE, P. S.; WARE, D.; FULTON, R. S.; STEIN, J. C.; WEI, F.; PASTERNAK, S.; LIANG, C.; ZHANG, J.; FULTON, L.; GRAVES, T. A.; MINX, P.; REILY, A. D.; COURTNEY, L.; KRUCHOWSKI, S. S.; TOMLINSON, C.; STRONG, C.; DELEHAUNTY, K.; FRONICK, C.; COURTNEY, B.; ROCK, S. M.; BELTER, E.; DU, F.; KIM, K.; ABBOTT, R. M.; COTTON, M.; LEVY, A.; MARCHETTO, P.; OCHOA, K.; JACKSON, S. M.; GILLAM, B.; CHEN, W.; YAN, L.; HIGGINBOTHAM, J.; CARDENAS, M.; WALIGORSKI, J.; APPLEBAUM, E.; PHELPS, L.; FALCONE, J.; KANCHI, K.; THANE, T.; SCIMONE, A.; THANE, N.; HENKE, J.; WANG, T.; RUPPERT, J.; SHAH, N.; ROTTER, K.; HODGES, J.; INGENTHON, E.; CORDES, M.; KOHLBERG, S.; SGRO, J.; DELGADO, B.; MEAD, K.; CHINWALLA, A.; LEONARD, S.; CROUSE, K.; COLLURA, K.; KUDRNA, D.; CURRIE, J.; HE, R.; ANGELOVA, A.; RAJASEKAR, S.; MUELLER, T.; LOMELI, R.; SCARA, G.; KO, A.; DELANEY, K.; WISSOTSKI, M.; LOPEZ, G.; CAMPOS, D.; BRAIDOTTI, M.; ASHLEY, E.; GOLSER, W.; KIM, H.; LEE, S.; LIN, J.; DUJMIC, Z.; KIM, W.; TALAG, J.; ZUCCOLO, A.; FAN, C.; SEBASTIAN, A.; KRAMER, M.; SPIEGEL, L.; NASCIMENTO, L.; ZUTAVERN, T.; MILLER, B.; AMBROISE, C.; MULLER, S.; SPOONER, W.; NARECHANIA, A.; REN, L.; WEI, S.; KUMARI, S.; FAGA, B.; LEVY, M. J.; MCMAHAN, L.; VAN BUREN, P.; VAUGHN, M. W.; YING, K.; YEH, C. T.; EMRICH, S. J.; JIA, Y.; KALYANARAMAN, A.; HSIA, A. P.; BARBAZUK, W. B.; BAUCOM, R. S.; BRUTNELL, T. P.; CARPITA, N. C.; CHAPARRO, C.; CHIA, J. M.; DERAGON, J. M.; ESTILL, J. C.; FU, Y.; JEDDELOH, J. A.; HAN, Y.; LEE, H.; LI, P.; LISCH, D. R.; LIU, S.; LIU, Z.; NAGEL, D. H.; MCCANN, M. C.; SANMIGUEL, P.; MYERS, A. M.; NETTLETON, D.; NGUYEN, J.; PENNING, B. W.; PONNALA, L.; SCHNEIDER, K. L.; SCHWARTZ, D. C.; SHARMA, A.; SODERLUND, C.; SPRINGER, N. M.; SUN, Q.; WANG, H.; WATERMAN, M.; WESTERMAN, R.; WOLFGRUBER, T. K.; YANG, L.; YU, Y.; ZHANG, L.; ZHOU, S.; ZHU, Q.; BENNETZEN, J. L.; DAWE, R. K.; JIANG, J.; JIANG, N.; PRESTING, G. G.; WESSLER, S. R.; ALURU, S.; MARTIENSSEN, R. A.; CLIFTON, S. W.; MCCOMBIE, W. R.; WING, R. A.; WILSON, R. K. The B73 maize genome: complexity, diversity, and dynamics. **Science**, v. 326, n. 5956, p. 1112-5, Nov 20 2009.
- SESSEGOLO, C.; BURLET, N.; HAUDRY, A. Strong phylogenetic inertia on genome size and transposable element content among 26 species of flies. **Biol Lett**, v. 12, n. 8, Aug 2016.
- STATON, S. E.; BAKKEN, B. H.; BLACKMAN, B. K.; CHAPMAN, M. A.; KANE, N. C.; TANG, S.; UNGERER, M. C.; KNAPP, S. J.; RIESEBERG, L. H.; BURKE, J. M. The sunflower (*Helianthus annuus* L.) genome reflects a recent history of biased accumulation of transposable elements. **Plant J**, v. 72, n. 1, p. 142-53, Oct 2012.

- SCHOFIELD, C.J. and DUJARDIN, J. Theories on the evolution of *Rhodnius*. **Biol** v. 71 p. 183-197, Oct 1999.
- THOMAS-BULLE, C.; PIEDNOËL, M.; DONNART, T.; FILÉE, J.; JOLLIVET, D.; BONNIVARD, É. Mollusc genomes reveal variability in patterns of LTR-retrotransposons dynamics. **BMC Genomics**, v. 19, n. 1, p. 821, 2018/11/15 2018.
- VAN DE LAGEMAAT, L. N. et al. Transposable elements in mammals promote regulatory variation and diversification of genes with specialized functions. **Trends Genet**, v. 19, n. 10, p. 530–536, 2003.
- VILLEGAS, J.; FELICIANGLI, M. D.; DUJARDIN, J. P. Wing shape divergence between *Rhodnius prolixus* from Cojedes (Venezuela) and *Rhodnius robustus* from Merida (Venezuela). **Infect Genet Evol**, v. 2, n. 2, p. 121-8, Dec 2002.
- VOLFF, J. N.; KORTING, C.; MEYER, A.; SCHARTL, M. Evolution and discontinuous distribution of Rex3 retrotransposons in fish. **Mol Biol Evol**, v. 18, n. 3, p. 427-31, Mar 2001.
- VOLFF, J. N.; KORTING, C.; SCHARTL, M. Multiple lineages of the non-LTR retrotransposon Rex1 with varying success in invading fish genomes. **Mol Biol Evol**, v. 17, n. 11, p. 1673-84, Nov 2000.
- WANG, S.; LORENZEN, M. D.; BEEMAN, R. W.; BROWN, S. J. Analysis of repetitive DNA distribution patterns in the *Tribolium castaneum* genome. **Genome Biol**, v. 9, n. 3, p. R61, 2008.
- WANG, X.; FANG, X.; YANG, P.; JIANG, X.; JIANG, F.; ZHAO, D.; LI, B.; CUI, F.; WEI, J.; MA, C.; WANG, Y.; HE, J.; LUO, Y.; WANG, Z.; GUO, X.; GUO, W.; WANG, X.; ZHANG, Y.; YANG, M.; HAO, S.; CHEN, B.; MA, Z.; YU, D.; XIONG, Z.; ZHU, Y.; FAN, D.; HAN, L.; WANG, B.; CHEN, Y.; WANG, J.; YANG, L.; ZHAO, W.; FENG, Y.; CHEN, G.; LIAN, J.; LI, Q.; HUANG, Z.; YAO, X.; LV, N.; ZHANG, G.; LI, Y.; WANG, J.; WANG, J.; ZHU, B.; KANG, L. The locust genome provides insight into swarm formation and long-distance flight. **Nature Communications**, v. 5, p. 2957, 01/14/online 2014.
- WALLAU, G. L.; CAPY, P.; LORETO, E.; HUA-VAN, A. Genomic landscape and evolutionary dynamics of Mariner transposable elements within the *Drosophila* genus. **BMC Genomics**, v. 15, p. 727, Aug 27 2014.
- WALLAU, G. L.; CAPY, P.; LORETO, E.; LE ROUZIC, A.; HUA-VAN, A. VHICA, a New Method to Discriminate between Vertical and Horizontal Transposon Transfer: Application to the Mariner Family within *Drosophila*. **Mol Biol Evol**, v. 33, n. 4, p. 1094-109, Apr 2016.
- WICKER, T.; SABOT, F.; HUA-VAN, A.; BENNETZEN, J. L.; CAPY, P.; CHALHOUB, B.; FLAVELL, A.; LEROY, P.; MORGANTE, M.; PANAUD, O.; PAUX, E.; SANMIGUEL, P.; SCHULMAN, A. H. A unified classification system for eukaryotic transposable elements. **Nat Rev Genet**, v. 8, n. 12, p. 973-82, Dec 2007.
- ZHANG, H. H.; XU, H. E.; SHEN, Y. H.; HAN, M. J.; ZHANG, Z. The origin and evolution of six miniature inverted-repeat transposable elements in *Bombyx mori* and *Rhodnius prolixus*. **Genome Biol Evol**, v. 5, n. 11, p. 2020-31, 2013.