

*Discussão geral*

---

#### 4. DISCUSSÃO GERAL

Fatores ecológicos podem ter contribuído para a especiação em Triatominae, assim como barreiras geográficas, genéticas e reprodutivas para suas diferenciações morfológicas (Usinger et al., 1966; Pereira et al., 1996). Embora alguns autores considerem a origem de *T. rubrofasciata* no Velho Mundo (Lent & Wygoszinsky, 1979; Ryckman & Archbold, 1981), Gorla et al. (1997) estabeleceram que as afinidades morfológicas do grupo, sua distribuição geográfica e diversidade de habitat, sugerem a origem desta espécie no Novo Mundo. Os autores consideraram ainda que espécies de *Triatoma* no Velho Mundo podem ter surgido de populações isoladas de *T. rubrofasciata* originadas do Novo Mundo, sendo então esta espécie o elo entre as espécies de *Triatoma* do Velho e Novo Mundo. Patterson et al. (2001) suportam a hipótese de ancestral comum no Novo Mundo, mas consideram a origem de *T. rubrofasciata* na América do Norte, devido a relação morfométrica entre esta e outras espécies da América do Norte e Central.

Quanto ao aspecto morfológico, o comprimento dos folículos testiculares em espécies de *Triatoma* estudados por Schreiber et al. (1968), Silva e Schreiber (1971) e Gonçalves et al. (1987), apresentou três categorias. Das espécies de *Triatoma* estudadas no presente trabalho, somente *T. rubrofasciata* apresentou quatro categorias de comprimento de folículos, diferente das demais espécies. Na árvore filogenética proposta por Hypsa et al. (2002), as espécies de *Triatoma* da América do Sul formam um clado, onde *T. rubrofasciata* aparece como grupo irmão de *Linshcosteus*, sendo ambos taxa irmãos dos demais Triatomini. Considerando que *T. rubrofasciata* tem origem no Novo Mundo, provavelmente na América do Norte, podemos propor que a existência de três categorias de comprimento de folículos testiculares seria um caráter apomórfico dentro dos *Triatoma* da América do Sul.

Espécimes individuais de *T. brasiliensis* variam consideravelmente em cor, um fato que levou a descrição de duas formas melânicas como subespécie:

*T. brasiliensis melanica* Neiva e Lent, 1941 e *T. brasiliensis macromelasoma* Galvão, 1956 (Neiva e Lent, 1941; Galvão, 1956). No entanto, Lent e Wygodzinsky (1979) consideraram estas subespécies como sinonímia de *T. brasiliensis*, afirmando que formas integradas entre elas são freqüentes no ambiente natural. Vários estudos foram feitos para esclarecer se estas formas de *T. brasiliensis* representam variações fenotípicas diferentes da mesma espécie ou são unidades evolutivas diferentes (Costa, 1997; 1997a; 1997b; 1998; 2002; 2003; Costa e Marchon-Silva, 1998; Monteiro et al., 2004). Os resultados obtidos permitiram afirmar que *T. brasiliensis melanica* é de fato uma unidade evolutiva independente e a forma mais diferenciada do complexo *T. brasiliensis*, com uma composição genética incompatível e híbridos inviáveis com os demais membros do complexo (Costa et al., 2003). Em adição, uma larga distância genética entre *T. melanica* e os outros membros do complexo foi revelada, sendo então proposto que as formas *juazeiro*, *melanica* e *brasiliensis+macromelasoma* sejam consideradas três espécies separadas (Monteiro et al., 2004).

Os resultados da morfometria dos folículos testiculares das diferentes formas do complexo, obtidos no presente trabalho, corroboram todos os estudos realizados anteriormente. Entretanto, o teste estatístico realizado mostrou uma diferença significativa separando as espécies *T. brasiliensis* e *T. melanica*, e agrupando *T. juazeirensis+T. brasiliensis macromelasoma*. Diferente dos resultados obtidos por Monteiro et al. (2004), seria possível considerar, baseado em nossas observações, as formas *juazeiro* e *macromelasoma* como subespécies de *T. brasiliensis*. No entanto, uma vez que Costa et al. (2006) consideraram *T. brasiliensis melanica* como status de espécie (*T. melanica*) e a forma *juazeiro* como nova espécie de *Triatoma* (*T. juazeirensis*) (Costa e Félix, 2007), podemos sugerir *macromelasoma* como subespécie de *T. juazeirensis*, uma vez que dados morfométricos não separaram *macromelasoma* desta espécie, antes considerada forma distinta do complexo “*brasiliensis*”.

Nos insetos em geral as glândulas acessórias masculinas estão relacionadas com a produção de secreção para proteção, estocagem e ativação do esperma, além de

influenciar a receptividade, fecundidade, ovulação e oviposição da fêmea (Leopold, 1976; Chen, 1984; Gillot, 2003).

O comportamento de cópula em Triatominae tem sido estudado possibilitando descrever a seqüência do processo que ocorre no macho. Após o encontro de dois indivíduos de diferentes sexos, o pareamento e inseminação por meio do espermatóforo ocorrem normalmente. Uma vez dentro do trato reprodutivo da fêmea, os espermatozóides migram para espermateca onde ficam depositados para fertilizar os ovos (Lima et al., 1986a, b; Rojas et al., 1990; Rojas e Cruz-López, 1992; Manrique e Lazzari, 1994). O espermatóforo é formado pela secreção das glândulas acessórias masculinas, dentro da cápsula genital do macho, numa estrutura denominada saco do espermatóforo (Davey, 1959). Após o início da cópula, o saco do espermatóforo dentro do edeago se estende e insere o espermatóforo na bolsa copulatória da fêmea (Davey, 1959). Este varia consideravelmente de tamanho de acordo com a secreção produzida pelas glândulas acessórias masculinas ficando, portanto, a vagina ocupada por dois ou três espermatóforos de acordo com o grau de agrupamento (Khalifa, 1950).

Em *R. prolixus* as glândulas acessórias masculinas, até o quinto dia de vida adulta, com ou sem alimentação, apresentam um aumento no volume, indicando uma atividade secretora regular. A partir do oitavo dia, o macho é capaz de produzir o primeiro espermatóforo (Khalifa, 1950). Em *P. megistus* o estoque da secreção nas glândulas pode ser visto no segundo dia de vida adulta, independente da alimentação e, semelhante a *R. prolixus*, machos alimentados ou não, formam o primeiro espermatóforo cerca de oito dias após a muda imaginal (Regis et al., 1985; 1987). Esses dados são semelhantes ao que se vê em *T. rubrofasciata*, *T. brasiliensis* e *T. melanica*, porém a presença de grânulos secretores distribuídos no epitélio glandular e sendo eliminados no lúmen, sugere que, nestas espécies de *Triatoma*, o macho pode produzir secreção para a cópula em menos de cinco dias de vida adulta, independente da alimentação sangüínea. O mesmo não pode ser considerado para *T. infestans*, onde a atividade secretora glandular depende do estado nutricional do inseto, uma vez que o estoque de secreção

nas glândulas acessórias masculinas começa somente no sexto dia de vida adulta, em insetos alimentados (Regis et al., 1985).

O tipo de secreção observado nas glândulas acessórias das espécies de *Triatoma* aqui estudadas é apócrina, onde o produto de secreção é eliminado juntamente com pequena parte do citoplasma apical, e merócrina, onde são eliminados somente os produtos da secreção. Todavia, esses dois tipos de secreção ocorrem individualmente nas glândulas de *T. brasiliensis* e ao mesmo tempo nas de *T. rubrofasciata* e *T. melanica*, o que pode indicar a secreção de diferentes substâncias pelas glândulas nestas espécies.

A presença de carboidratos e proteínas nas secreções das glândulas acessórias masculinas de insetos tem sido estudada em diversos grupos (Braswell et al., 2006; Frenk e Happ, 1976; Thibout, 1971; Cruz-Landim e Dallacqua, 2005; Federer e Chen, 1982; Marchini et al., 2003). As glândulas acessórias de *T. melanica* iniciam a produção de secreção destas substâncias a partir do primeiro dia de vida adulta, enquanto que em *T. brasiliensis* a produção de carboidratos e proteínas não é vista de forma sincrônica pelo epitélio glandular, como se vê em *T. melanica*. Esta última, porém, mostra uma produção secretora menos intensa que *T. brasiliensis*. Os dados sugerem que a atividade fisiológica dos machos pode influenciar na produção da secreção das glândulas acessórias, onde machos alimentados podem apresentar uma maior atividade secretora glandular, e esta atividade pode ser diferente entre as espécies, uma vez que *T. brasiliensis*, independente da alimentação, apresenta uma atividade secretora intensa a partir do terceiro dia de vida adulta.

Em Triatominae o espermatóforo é formado no macho e inserido no trato reprodutivo da fêmea durante a cópula (Davey 1959), conforme observado em outros insetos (Pickford et al. 1969, Gregory 1965). Dessa forma, sugere-se que a presença de muitos grânulos negativos para carboidratos e proteínas, presentes no interior do epitélio glandular, e sendo eliminados no lúmen das glândulas acessórias de *T. brasiliensis* e *T. melanica*, podem conter substâncias para estimular a oviposição da fêmea, e

possivelmente lubrificar as partes do aparelho reprodutor do macho, conforme citado por Gregory (1965) para *Locusta migratoria*

O comportamento reprodutivo nas espécies aqui estudadas é pouco conhecido. Embora *T. rubrofasciata*, *T. brasiliensis* e *T. melanica* apresentem atividade secretora glandular intensa, a partir do terceiro dia de vida adulta, estudos sobre a fisiologia reprodutiva podem contribuir para esclarecer a idade, e em que condições, o macho está apto a produzir o primeiro espermátóforo, uma vez que em *T. brasiliensis* e *T. melanica* as glândulas acessórias iniciam a produção de carboidratos e proteínas nos primeiros dias de vida adulta, sem alimentação sanguínea.

*Conclusões*



## 5. CONCLUSÕES

A presença de sete folículos testiculares é uma condição plesiomórfica dentro dos Heteroptera;

*Triatoma rubrofasciata* apresenta quatro categorias de folículos testiculares, classificados como um longo, dois médios, dois curtos e dois muito curtos, enquanto que *Triatoma brasiliensis*, *Triatoma melanica*, *Triatoma juazeirensis* e *Triatoma brasiliensis macromelasoma* apresentam três categorias de folículos, dois longos, dois médios e três curtos;

A ocorrência dos folículos testiculares em quatro diferentes comprimentos pode ser considerada uma condição plesiomórfica dentro dos Triatomini, devido *T. rubrofasciata* estar na posição filogenética basal nesse grupo de insetos;

Os dados morfométricos dos folículos testiculares podem ser incluídos em análises taxonômicas de Triatominae;

O estudo morfológico do epitélio glandular, das glândulas acessórias masculinas de *T. rubrofasciata*, *T. brasiliensis* e *T. melanica* mostra maior atividade a partir do terceiro dia de vida adulta, nos insetos em jejum alimentar;

As glândulas acessórias masculinas em *Triatoma* apresentam secreção apócrina e merócrina, liberando substâncias de cada glândula individualmente, simultaneamente;

A produção de carboidratos e proteínas, possivelmente para formação do espermatóforo, pode ser dependente do estado fisiológico alimentar dos machos.

## *Bibliografia*

---

## 6. BIBLIOGRAFIA

- Adams TS. 2001. Morphology of the internal reproductive system of the male and female two-spotted stink bug, *Perillus bioculatus* (F.) (Heteroptera, Pentatomidae) and the transfer of products during mating. *Invert Reprod Develop* 39: 45-53.
- Adiyodi RG, Adiyodi KG. 1974. Ultrastructure of the utriculi majores in the mushroom-shaped male accessory gland of *Periplaneta americana* (L.). *Z Zellforsch* 147: 433-440.
- Bahadur J. 1975. Histology of the male reproductive organs of a bug, *Halys dentata* F. (Hemiptera, Pentatomidae). *Zool Pooloniae* 24: 311-318.
- Bairati A. 1968. Structure and ultrastructure of the male reproductive system in *Drosophila melanogaster*. II. The genital duct and accessory glands. *Monitore Zool Ital* 2: 105-182.
- Barth R. 1956. Estudos anatômicos e histológicos sobre a subfamília triatominae (Hemiptera, Reduviidae). V: Anatomia do testículo e espermiocitogênese do *Triatoma infestans*. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 54: 135-229.
- Barth R. 1958. Estudos anatômicos e histológicos sobre a subfamília triatominae (Hemiptera, Reduviidae). IX: Vaso deferente e mesadênias de *Triatoma infestans*. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 56: 209-238.
- Bérenger J, Blanchet D. 2007. A new species of the genus *Panstrongylus* from French Guiana (Heteroptera, Reduviidae, Triatominae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 102: 733-736.
- Blaine WD, Dixon SE. 1973. The effect of juvenile hormone on the function of the accessory gland of the adult male cockroach *Periplaneta americana* (Orthoptera, Blattidae). *Can Ent* 105: 1275-1280.
- Blum MS, Glowska Z, Taber S. 1962. Chemistry of the drone honey bee reproductive system. II: carboidratos in the reproductive organs and semen. *Ann Entomol Soc Am* 55: 135-139.
- Braga MV, Lima MM. 1999. Feeding and defecation patterns of nymphs of *Triatoma rubrofasciata*, and its potential role as a vector for *Trypanosoma cruzi*. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 94: 127-129.

- Braswell WE, Andrés JA, Maroja LS, Harrinson RG, Howard DJ, Swanson WJ. 2006. Identification and comparative analysis of accessory gland proteins in Orthoptera. *Genome* 49: 1069-1080.
- Butterworth FM. 1969. Lipids of *Drosophila*: a newly detected lipid in the male. *Science* 163: 1356-1357.
- Carayon J. 1944. Sur les génitaux males des réduviidés. *Bull Soc Zool France* 69: 219 - 224.
- Chapman RF. 1998. *The Insects. Structure and functions*. 4<sup>th</sup> Edition. Cambridge. Cambridge University Press. p. 268-294.
- Chen PS. 1984. The functional morphology and biochemistry of insect male accessory glands and their secretions. *Annu Rev Entomol* 29: 233-255.
- Costa J. 1997. *Triatoma brasiliensis* Neiva, 1911 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae): Estudos morfológicos, biológicos e izoenzimáticos sobre diferentes padrões cromáticos. Tese de doutorado. Instituto Oswaldo Cruz, Fio cruz, Rio de Janeiro. 100p.
- Costa J, Almeida JR de, Britto C, Duarte R, Marchon-Silva V, Pacheco R da S. 1998. Ecotopes, natural infection and trophic resources of *Triatoma brasiliensis* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 93: 7-13.
- Costa J, Almeida CE, Dotson EM, Lins A, Vinhaes M, Silveira AC, Beard CB. 2003a. The epidemiologic importance of *Triatoma brasiliensis* as a Chagas disease vector in Brazil: a revision of domiciliary captures during 1993-1999. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 98: 443-449.
- Costa J, Almeida CE, Dujardin JP, Beard CB. 2003b. Crossing experiments detect genetic incompatibility among populations of *Triatoma brasiliensis* Neiva, 1911 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 98: 637-639.
- Costa J, Argolo AM, Felix M. 2006. Redescription of *Triatoma melanica* Neiva & Lent, 1941, new status (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Zootaxa* 1385: 47-52.
- Costa J, Barth OM, Marchon-Silva V, Almeida CE, Freitas-Sibajev M.R, Panzera F. 1997a. Morphological studies on the *Triatoma brasiliensis* Neiva, 1911 (Hemiptera,

- Reduviidae, Triatominae) genital structure and eggs of different chromatic formas. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 92: 493-498.
- Costa J, Felix M. 2007. *Triatoma juazeirensis* sp. Nov. from the state of Bahia, Northeastern Brazil (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 102: 87-90.
- Costa J, Freitas-Sibajev MG, Marchon-Silva V, Pires MQ, Pacheco RS. 1997b. Isoenzymes detect variation in population of *Triatoma brasiliensis* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 92: 459-464.
- Costa J, Marchon-Silva V. 1998. Período de intermuda e resistência ao jejum de diferentes populações de *Triatoma brasiliensis* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Entomologia y Vectores* 5: 23-34.
- Costa J, Peterson AT, Beard CB. 2002. Ecological niche modeling and differentiation of populations of *Triatoma brasiliensis* Neiva, 1911 the most important Chagas disease vector in Northeastern Brazil. *Am J Trop Med Hygiene* 67: 516-520.
- Cruz-Landim C. 2001. Organization of the cysts in bees (Hymenoptera, Apidae) testis: number of spermatozoa per cyst. *Iheringia Ser. Zool* 91: 183-189.
- Cruz-Landim C, Dallacqua RP. 2005. Morphology and protein patterns of honey bee drone accessory glands. *Genet Mol Res* 4: 473-481.
- Dapples CC, Foster WA, Lea AO. 1974. Ultrastructure of the accessory gland of the mosquito *Aedes aegypti* (Diptera, Culicidae). *Int J Insect Morphol Embryol* 3: 279-291.
- Davey KG. 1958. The migration of spermatozoa in the female of *Rhodnius prolixus* Stal. *J Exp Biol* 35: 694-701.
- Davey KG. 1959. Spermatozoa production in *Rhodnius prolixus*. *Quart J Microsc Sci* 100: 221-230.
- Dias E, Neves O. 1943. Determinação da infecção natural por *Schizotrypanum* em *Triatoma rubrofasciata* no Estado de Pernambuco. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 39: 331-334.

- Federer H, Chen PS. 1982. Ultrastructure and nature of secretory proteins in the male accessory gland of *Drosophila funebris*. *J Insect Physiol* 28: 743-751.
- Ferreira A, Abdalla FC, Kerr WE, Cruz-Landim C. 2004. Comparative study of the male reproductive internal organs of 51 species of bees. *Neo Entomol* 33: 569-576.
- Forbes J, Do-Van-Quy D. 1965. The anatomy and histology of the male reproductive system of the legionary ant, *Neivamyrmex harrisi* (Haldeman) (Hymenoptera, Formicidae). *New York Entomol Society* 73: 95-111.
- Frenk E, Happ GM. 1976. Spermatophore of the mealworm beetle: Immunochemical characteristics suggest affinities with male accessory gland. *J Insect Physiol* 22: 891-895.
- Friedel T, Gillot C. 1977. Contribution of male-produced proteins to vitellogenesis in *Melanoplus sanguinipes*. *J Insect Physiol* 23: 145-151.
- Friend WG, Smith JJB. 1985. Factores biológicos y ecologicos en la enfermedad de Chagas. In: Carcavallo RU, Rabinovich JE, Tonn RJ. *Epidemiologia*. Argentina, Centro Panamericano de Ecologia Humana y Salud. OPS, OMS, 55-72pp.
- Fuchs MS, Craig Jr GB, Despommier DD. 1969. The protein nature of the substance inducing female monogamy in *Aedes aegypti*. *J Insect Physiol* 15: 701-709.
- Fuchs MS, Hiss EA. 1970. The partial purification and separation of the protein components of matrone from *Aedes aegypti*. *J Insect Physiol* 16: 931-939.
- Gadzama NM, Happ GM. 1974. The structure and evacuation of the spermatophore of *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Tissue Cell* 6: 211-221.
- Gadzama NM, Happ CM, Happ GM. 1977. Cytodifferentiation in the accessory glands of *Tenebrio molitor*. I: Ultrastructure of the tubular gland in the post-ecdysial adult male. *J Exp Zool* 200: 211-222.
- Galvão AB. 1956. *Triatoma brasiliensis macromelasoma* n. subsp. (Reduviidae, Hemiptera). *Rev Bras Mal D Trop* 7: 455-457.
- Galvão C, Angulo VM. *Belminus corredori*, a new species of Bolboderini (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) from Santander, Colombia. 2006. *Zootaxa* 1241: 61-68.

- Galvão C, Carvalho R, Rocha DS, Jurberg J. 2003. 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* 202: 1-36.
- Gillot C. 1988. Arthropoda-Insecta. In: Adiyodi KG, Adiyodi RG. *Reproductive biology of invertebrate*. Vol. III. Accessory sex glands. New York, ed.Wiley. p. 319-471.
- Gillot C. 2003. Male accessory gland secretions: modulators of female reproductive physiology and behavior. *Annu Rev Entomol* 48: 163-184.
- Gillot C, Friedel T. 1977. Fecundity-enhancing and receptivity-inhibiting substances produced by male insects: a review. *Adv Invertebr Reprod* 1: 199-218.
- Gonçalves TCM, Lent H, Almeida JR. 1987. Estudo anatômico e morfométrico dos folículos testiculares de algumas espécies de Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 82: 543 - 550.
- Gorla DE, Dujardin JP, Schofield CJ. 1997. Biosystematics of Old World Triatominae. *Acta Trop* 63: 127-140.
- Gregory GE. 1965. On the initiation of spermatophore formation in the African migratory locust, *Locusta migratoria migratooides*. *J Exp Biol* 42: 423-435.
- Happ GM, Yuncker C, Huffmire SA. 1977. Cytodifferentiation in the accessory glands of *Tenebrio molitor*. II: Patterns of leucine incorporation in tubular glands of post-ecdysial adult males. *J Exp Zool* 200: 223-236.
- Hinton HE. 1974. Accessory function of seminal fluid. *J Med Entomol* 11: 19-25.
- Hypsa V, Tietz DF, Zrzavy J, Rego RM, Galvão C, Jurberg J. 2002. Phylogeny and biogeography of Triatominae (Hemiptera, Reduviidae); molecular evidence of a New World origin of the Asiatic clade. *Mol Phylog Evol* 23: 447-457.
- Jurberg J, Campos P. 1995. Morfologia de huevos y ninfas de *Triatoma vitticeps* (Stal, 1859) (Hemiptera, Reduviidae). *Entomologia y Vectores* 2: 9 - 22.
- Khalifa A. 1949. Spermatophore production in Trichoptera and some other insects. *Trans R Entomol Soc London* 100: 449-479.

- Khalifa A. 1950. Spermatophore production and egg-laying behaviour in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera, Reduviidae). *Parasitology* 40: 283-289.
- Kubli E. 2003. Sex-peptides: seminal peptides of the *Drosophila* male. *Cell Mol Life Sci* 60: 1689-1704.
- Lemos WP, Serrão JE, Ramalho FS, Zanuncio JC, Lacerda MC. 2005. Effect of diet on male reproductive tract of *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera, Pentatomidae). *Braz J Biol* 65: 91-96.
- Lent H, Jurberg J, Galvão C. 1994. Revalidação do gênero *Mepraia* Mazza, Garjado & Jorg, 1940. (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 89: 347-352.
- Lent H, Wygodzinsky P. 1979. Revision of Triatominae (Hemiptera, Reduviidae) and their significance as vectors of Chagas disease. *Bull Amer Mus Nat History* 163: 123-520.
- Leopold RA. 1976. The role of male accessory glands in Insect reproduction. *Ann Rev Entomol* 21: 199-221.
- Lima MM, Jurberg P, Almeida JR. 1986a. Behaviour of triatomines (Hemiptera: Reduviidae) vectors of Chagas' disease. I - Courtship and copulation of *Panstrongylus megistus* (Burm., 1835) in the laboratory. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 81: 1-5.
- Lima MM, Jurberg P, Almeida JR. 1986b. Behaviour of triatomines (Hemiptera: reduviidae) vectors of Chagas' disease. II – Influence of feeding, lighting and time of day on the number of matings, mating speed and duration of copulation of *Panstrongylus megistus* (Burm. 1835) under laboratory conditions. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 81: 381-388.
- Louis D, Kumar R. 1973. Morphology of the alimentary and reproductive organs in Reduviidae (Hemiptera, Heteroptera) with comments on interrelationships within the family. *An Entomol Soc Am* 66: 635-639.
- Lucena D. 1940. Infecção natural do *Triatoma rubrofasciata* (De Geer, 1773) pelo *Trypanosoma cruzi* Chagas (1909). *O Hospital* 18: 129-131.

- Lung O, Wolfner MF. 1999. *Drosophila* seminal fluid proteins enter the circulatory system of the mated female fly by crossing the posterior vaginal wall. *Insect Biochem Mol Biol* 29: 1043-1052.
- Macario-Rebelo RJM, Alves GA, Lorosa ES, Pereira YNO, Silva FS, Lopes de Barros VL. 1999. Distribuição das espécies do gênero *Triatoma* Laporte, 1833 (Reduviidae, Triatominae) no estado do Maranhão, Brasil. *Entomol y Vectores* 6: 91-109.
- Manrique G, Lazzari CR. 1994. Sexual behaviour and stridulation during mating in *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 89: 629-633.
- Marchini D, Del Bene G, Cappeli L, Dallai R. 2003. Ultrastructure of the male reproductive accessory glands in the medfly *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae) and preliminary characterization of their secretions. *Arthropod Struct Develop* 31: 313-327.
- Mazza S, Jörg ME, Gajardo R. 1941. Debatida posición sistemática de um triatomídeo chileno. *Miss Estud Patol Reg Arg Publ* 50: 34pp.
- Mikheyev AS. 2004. Male accessory gland size and the evolutionary transition from single to multiple mating in the fungus-gardening ants. *J Ins Sci* 4: 1-5.
- Monteiro FA, Donnelly MJ, Beard CB, Costa J. 2004. Nested clade and phylogeographic analyses of the Chagas disease vector *Triatoma brasiliensis* in Northeast Brazil. *Mol Phylog & Evolution* 32: 46-56.
- Neiva A, Lent H. 1941. Sinopse dos Triatomídeos. *Rev Entomol* 12: 61-92.
- Paemen L, Schoofs L, De Loof A. 1990. Presence of myotropic peptides in the male accessory reproductive glands of *Locusta migratoria*. *J Insect Physiol* 36: 861-867.
- Patterson JS, Schofield CJ, Dujardin JP, Miles MA. 2001. Population morphometric analysis of the tropicopolitan bug *Triatoma rubrofasciata* and relationships with Old World species of *Triatoma*: evidence of New World ancestry. *Med Vet Entomol* 15: 443-451.
- Pereira J, Dujardin JP, Salvatella R, Tibayrenc M. 1996. Enzymatic variability and phylogenetic relatedness among *Triatoma infestans*, *T. platensis*, *T. delpontei*, and *T. rubrovaria*. *Heredity* 77: 47-54.

- Pickford R, Ewen AB, Gillott C. 1969. Male accessory gland substance: an egg-laying stimulant in *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera, Acrididae). *Can J Zool* 47: 1199-1203.
- Ramalingam S, Craig Jr GB. 1977. Fine structure of the male accessory gland in *Aedes triseriatus*. *J Insect Physiol* 24: 251-259.
- Regis L, Furtado AF, Gomes Y de M, Coutinho VB, Shuetz MJC, Cavalcante VS, Brito ME, Coutinho HB. 1987. Secretory activity and ensocrine regulation of male accessory glands in the blood-sucking bug *Panstrongylus megistus* (Hemiptera, Reduviidae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 82: 75-78.
- Regis L, Gomes Y de M, Furtado AF. 1985. Factors influencing male accessory gland activity and first mating in *Triatoma infestans* and *Panstrongylus megistus* (Hemiptera, Reduviidae). *Insect Sci Applic* 6: 579-583.
- Rojas JC, Cruz-López L. 1992. Sexual behaviour in two species of *Triatoma ptylosoma* complex (Hemiptera; Reduviidae) under laboratory conditions. *J Med Entomol* 29: 13-18.
- Rojas JC, Malo EA, Gutierrez-Martinez A, Ondarza RA. 1990. Mating behaviour of *Triatoma mazzottii* Usinger (Hemiptera: Reduviidae) under laboratory conditions. *Ann Entomol Soc Am* 83: 598-602.
- Ryckman RE, Archbold EF. 1981. The Triatominae and Triatominae-borne trypanosomes of Asia, Africa, Austrália and East Indies. *Bull Soc Vector Ecologists* 6: 143-166.
- Sandoval CM, Pábon E, Jurberg J, Galvão C. 2007. *Belminus ferroae* n.sp. from the Colombian north-east, with a key to the species of the genus (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Zootaxa* 1443: 55-64.
- Schreiber G, Penalva F, Carvalho HC. 1968. Morfologia comparada dos folículos testiculares e sistemática dos triatominae (Hemiptera, Reduviidae). *Ciência e cultura* 20: 640-641.
- Sherlok IA. 2000. Vetores. In Z Brener, ZA Andrade, M Barral-Neto. *Trypanosoma cruzi e doença de chagas*. 2ª ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, p. 21-40.

- Shinbo H, Yaginuma T, Happ GM. 1987. Purification and characterization of a proline-rich secretory protein that is a precursor to a structural protein of an insect spermatophore. *J Biol Chem* 262: 4794-4799.
- Silva FP, Schreiber G. 1971. Morfologia comparada nos canálculos testiculares da subfamília triatominae como caráter taxonômico. *Arq Mus Nac* 58: 275-276.
- Snodgrass RE. 1993. *Principles of Insect Morphology*. Cornell. Cornell University Press. p. 567-573.
- Thibout E. 1971. Description de l'appareil génital mâle et formation du spermatophore chez *Acrolepia assectella*. *CR Acad Sci Paris* 273: 2546-2549.
- Usinger RL, Wygodzinsky P, Ryckman R. 1966. The biosystematics of Triatominae. *Ann Rev Entomol* 11: 309-330.
- Wheeler DE, Krutzsch PH. 1992. Internal reproductive system in adult males of the genus *Camponotus* (Hymenoptera, Formicidae, Formicinae). *J Morphol* 211: 307-317.
- Woodward TE. 1950. Ovariole and testis follicles numbers in the heteroptera. *Entomol Mon Mag* 86: 82-84.
- Yi SX, Gillott C. 2000. Effects of tissues extracts on oviduct contraction in the migratory grasshopper *Melanoplus sanguinipes*. *J Insect Physiol* 46: 519-525.