

Histología del tracto reproductor masculino del chinche depredador *Zelus longipes* (Heteroptera: Reduviidae)

Histology of the male reproductive tract of the assassin bug *Zelus longipes* (Heteroptera: Reduviidae)

Vinícius Albano Araújo ^{1*} | Tito Bacca ² | Lucimar Gomes Dias ³

- Recibido: 14/Abr/2020
- Aceptado: 07/Sep/2020
- Publicación en línea: 17/sep/2020

Citación: Araújo VA, Bacca T, Gomes Dias L. 2021. Histología del tracto reproductor masculino del chinche depredador *Zelus longipes* (Heteroptera: Reduviidae). *Caldasia* 43(1):39-48. doi: <https://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v43n1.85745>.

ABSTRACT

Reduviidae comprises the largest number of land predator species of the Order Hemiptera, including predators of potential pests in agroecosystem areas. Despite the large number of taxonomic and morphological studies of the group, its phylogeny and reproductive strategies have not been elucidated. This work presents the male reproductive system morphology and histology of the assassin bug *Zelus longipes* aiming to increase the character sources for reproductive biology studies of the group. For this, light microscopy techniques were used. The adult males were collected in a corn crop area in Rio Paranaíba, municipality of Minas Gerais, Brazil. The male reproductive system of *Z. longipes* comprises of a pair of testes, with seven follicles each and cysts at different stages of spermatogenesis, *vasa deferentia*, two seminal vesicles, pairs of paired and lobed accessory glands, and an ejaculatory duct. When the sperm are mature they leave the testes grouped into bundles and are stored in the seminal vesicles. The accessory glands produce different types of secretions that join the spermatozoa to form the semen. The deferent ducts flow into a single ejaculatory duct.

Keywords. Agroecosystems, Hemiptera, morphology, reproduction

^{1*} Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Instituto de Biodiversidade e Sustentabilidade (NUPEM), Macaé, Rio de Janeiro, Brasil. Av. São José Barreto, 764 - São José do Barreto, Macaé, Rio de Janeiro, CEP: 27965-045. vialbano@gmail.com

² Universidad del Tolima, Departamento de Producción y Sanidad Vegetal, Facultad de Ingeniería Agronómica, Ibagué, Tolima, Colombia. titobacca@ut.edu.co

³ Universidad de Caldas, Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Grupo de investigación BIONAT, Caldas, Colombia. Lucimar.dias@ucaldas.edu.co

* Autor para correspondencia



RESUMEN

Reduviidae incluye el mayor número de especies de depredadores terrestres del Orden Hemiptera, incluyendo depredadores de potenciales plagas en los agroecosistemas. A pesar de la gran cantidad de estudios sobre la taxonomía y morfología del grupo, su filogenia y estrategias reproductivas aún no han sido totalmente dilucidadas. En este trabajo, la histología del tracto reproductivo masculino de *Zelus longipes* fue descrita con el objetivo de incrementar las fuentes de caracteres para estudios de biología reproductiva del grupo. Para esto fueron utilizadas técnicas de microscopía de luz. Los machos adultos fueron recolectados directamente en un cultivo de maíz, en el municipio de Rio Paranaíba, Minas Gerais. El sistema reproductor está compuesto por dos testículos, cada uno con siete folículos con quistes en diferentes fases del espermatogénesis, vasos deferentes, vesículas seminales, glándulas accesorias pareadas y lobadas en un ducto eyaculatorio. Cuando los espermatozoides están maduros salen de los testículos agrupados en haces y quedan almacenados en las vesículas seminales. Las glándulas accesorias producen diferentes tipos de secreciones que se unen al esperma para formar el semen. Los conductos deferentes fluyen hacia un solo conducto eyaculador.

Palabras clave. Agroecosistemas, Hemiptera, morfología, reproducción

INTRODUCCIÓN

Hemiptera comprende el grupo más diverso de insectos hemimetábolos, se estiman más de 90 000 especies conocidas y distribuidas por todo el mundo (Zhang 2011, Weirauch y Schuh 2011). Este grupo se diferencia de otros insectos por poseer piezas bucales adaptadas a perforación o succión, alojadas en una trompa o pico (Schuh y Slater 1995). Actualmente, se consideran cuatro subórdenes en el grupo: Auchenorrhyncha, Coleorrhyncha, Sternorrhyncha y Heteroptera (Cryan y Urban 2012).

Los Heteroptera presentan estrategias de vida diversificadas y explotan una gran gama de recursos alimenticios (Schuh y Slater 1995, Grazia *et al.* 2012, Li *et al.* 2017). La mayoría de las especies son fitófagas, alimentándose de savia y otros líquidos producidos por las plantas, pero existen algunas especies hematófagas o que depredan otros insectos (Triplehorn y Johnson 2005, Grazia *et al.* 2012). Los insectos entomófagos ofrecen importantes servicios ecosistémicos en el equilibrio de redes alimenticias y han sido ampliamente utilizados como alternativa para

el control biológico en agroecosistemas y espacios forestales (DeBach y Rose 1991, Koul y Dhaliwal 2003, Brodeur y Boivin 2006, Bommarco *et al.* 2011, Li *et al.* 2018).

Reduviidae forma el segundo grupo más grande e importante de Hemiptera, con muchas especies de interés médico y económico (Grazia *et al.* 2012). La familia incluye el más alto número de especies depredadoras terrestres del Orden Hemiptera, incluyendo la depredación de potenciales especies plagas en agroecosistemas (Freitas 1995, Jahnke *et al.* 2002).

Un factor clave que determina el éxito de una especie como agente controlador biológico es su sincronía estacional y su relación con la presa (DeBach y Rose 1991, Berryman y Gutierrez 1999). De esta forma, se tornan fundamentales el estudio sobre la biología reproductiva y estrategia de vida de especies potenciales controladoras. Para la familia Reduviidae diversos trabajos describen aspectos morfológicos del trato reproductor (Barth 1956, 1958, Davey 1958, Gonçalves *et al.* 1987, Jahnke *et al.* 2006, Freitas *et al.* 2007a, b, 2008, 2010), la mayoría de estos son de la

subfamilia Triatominae, la cual posee muchas especies de relevante importancia médica.

En general, el sistema reproductor de los insectos está formado por un par de testículos con un número variable de folículos testiculares, un par de conductos deferentes, uno de vesículas seminales, glándulas accesorias y un ducto eyaculatorio. Cada testículo presentó siete folículos, con quistes en diferentes etapas del espermatogénesis (Fig. 1).

El género *Zelus* posee aproximadamente 30 especies descritas como chinches depredadores generalistas, que podrían ser viables para control biológico de plagas en cultivos (Symondson 2002, Cruz 2007). En este trabajo, describimos la histología del trato reproductor del chinche depredador *Zelus longipes* (Linnaeus, 1767), con el objetivo de ampliar el conocimiento sobre su biología reproductiva, generando informaciones para futuros trabajos sobre historia evolutiva o para facilitar las estrategias de producción masiva de estos insectos para su uso en el control biológico.

MATERIALES Y MÉTODOS

Insectos

Se recolectaron diez machos adultos de *Zelus longipes* en un cultivo de maíz, *Zea mays* L., en el municipio de Rio Paranaíba (19°12' Sur, 46°07' Oeste), Minas Gerais, Brasil. Los insectos se recolectaron con redes entomológicas y se mantuvieron vivos en jaulas de reproducción hasta 24 horas en el laboratorio.

Histología

Para el análisis histológico los insectos fueron crio-anestesiados a -5 °C durante 10 min y sus tractos reproductivos fueron disecados en solución tampón (cacodilato de sodio 0,1 M, pH 7,2) y transferidos a líquido Bouin por tres horas a 25 °C. En seguida, las muestras fueron lavadas en tampón cacodilato de sodio 0,1 M en pH 7,2, deshidratadas en serie etanólica creciente de concentración (50, 70, 90 y 95 %) y posteriormente fueron embebidas en historesina (Leica Historesin). En seguida se realizaron cortes semifinos (2 mm de grosor), con cuchilla de vidrio en un microtomo rotativo (Leica RM 2255), los cortes fueron teñidos con azul de toluidina-borato de sodio a 1 % y observados en un microscopio Olympus BX-50.

RESULTADOS

El sistema reproductor en machos adultos de *Z. longipes* está compuesto por un par de testículos, un par de vasos deferentes, un par de vesículas seminales, dos pares de glándulas accesorias y lobadas y un ducto eyaculatorio. Cada testículo presentó siete folículos, con quistes en diferentes etapas del espermatogénesis (Fig. 1).

En la zona de crecimiento, que es la región más distal del folículo en relación al ducto eferente, se observaron quistes con espermatogonias, que son células iniciales en el proceso de espermatogénesis (Figs. 2a-b). En la región mediana del folículo se observaron quistes con espermátidas, correspondientes a la zona de maduración (Fig. 2c). En la zona de diferenciación, los flagelos son alargados y las células diferenciadas en espermatozoides (Fig. 2d). De cada folículo testicular sale un ducto eferente y, estos se unen formando un ducto deferente (Figs. 3a-c). Cuando los espermatozoides están maduros salen agrupados de los testículos y quedan almacenados en las vesículas seminales (Figs. 2d y 3a, b). Las vesículas seminales son regiones diferenciadas de los ductos que almacenan los

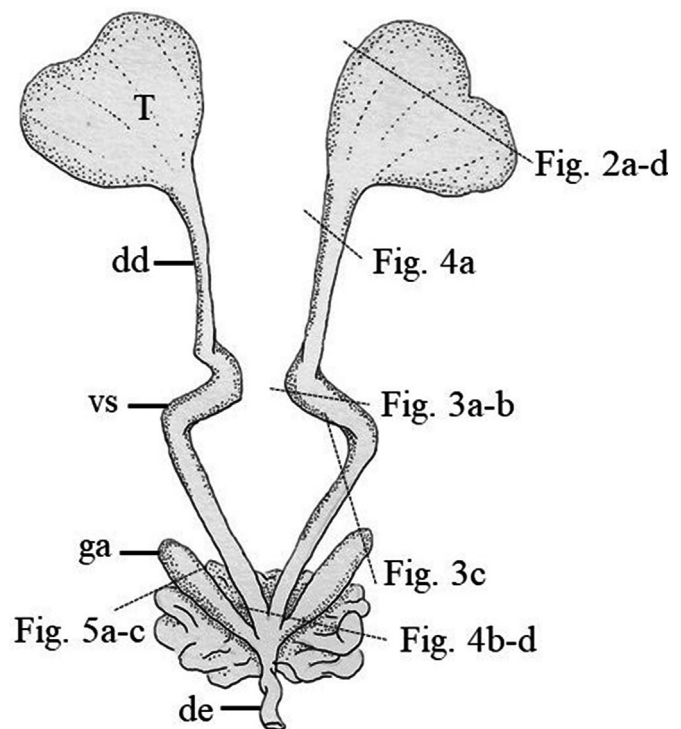


Figura 1. Dibujo esquemático del tracto reproductivo de *Zelus longipes* que muestra mediante la línea punteada la posición y dirección de las secciones histológicas en las Figuras 2-5. T = testículos; dd = ducto deferente; vs = vesícula seminal; ga = glándula accesoria; de = ducto eyaculatorio. Escala: 0,2 mm.

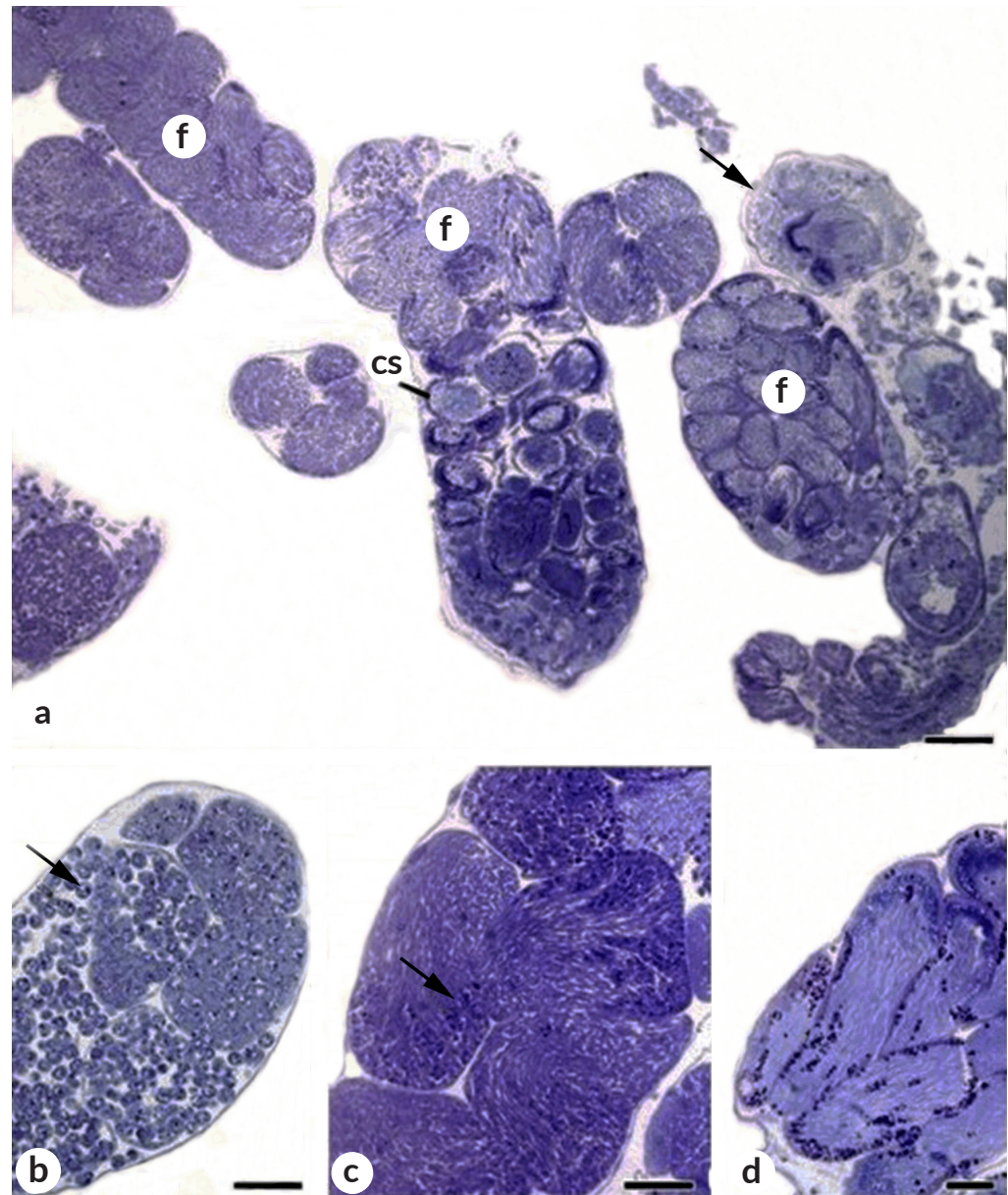


Figura 2. Histología de los testículos de *Zelus longipes*. **a.** Sección longitudinal de los testículos, mostrando los folículos repletos de quistes y la cápsula conjuntiva de revestimiento; **b-d.** Quistes en diferentes fases del espermatogénesis; **b.** fase inicial con espermatogonias; **c.** espermatidas y **d.** espermatozoides. f = folículos; cs = quistes. Escala: 20 μm.

espermatozoides. En *Z. longipes* las vesículas son alargadas y con un doblez (Figs. 3a, b). El epitelio de las vesículas seminales está formado por células prismáticas con núcleos esféricos y basales que están recubiertos por una fina capa muscular (Fig. 3b). Los ductos deferentes son largos y en la región posterior reciben las secreciones de las glándulas accesorias, las cuales son bastante desarrolladas, que participan de la formación del semen (Figs. 3c y 4a-c) y, en seguida a las glándulas accesorias desemboca el ducto eyaculatorio (Fig. 4b).

Las glándulas accesorias son pareadas, con un par de forma ovalada y mucho más grande y otros pares menores y esféricos (Figs. 3c y 4b, c). Las glándulas accesorias presentan diferencias en el epitelio, cuando el lumen está repleto de secreción, el epitelio es cúbico (Fig. 5a) y, cuando el lumen estaba vacío el epitelio es prismático con muchas vesículas de secreción en el ápice (Figs. 4a, b). Los núcleos de las células epiteliales de las glándulas accesorias son esféricas y centrales; encima de la lámina basal se observa una capa muscular (Figs. 4d y 5b, c). Se observaron diferentes tipos de secreción en el lumen de las glándulas

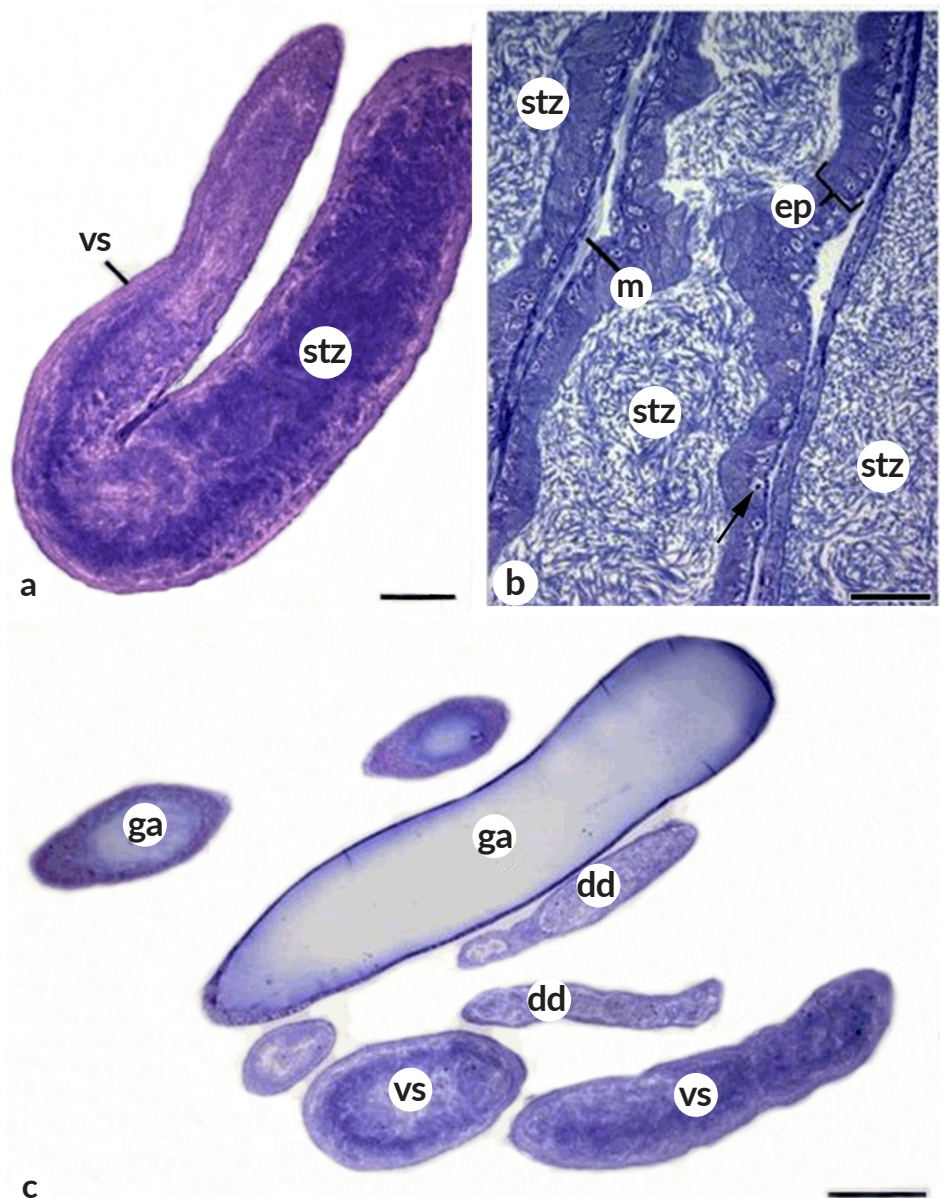


Figura 3. Histología del sistema reproductor masculino de *Zelus longipes*, con secciones de la vesícula seminal, ducto deferente y glándulas accesorias. **a** Sección longitudinal de la vesícula seminal, mostrando el lumen repleto de espermatozoides; **b** Vesícula seminal con epitelio cúbico, núcleos esféricos basales y camada muscular asociada; **c** Sección longitudinal mostrando el ducto deferente, vesícula seminal y los diferentes tipos de glándulas accesorias. vs = vesícula seminal; stz = espermatozoides; m = camada muscular; ep = epitelio; ga = glándula accesoria. Escala: 15 μ m.

accesorias; secreciones granulares y de aspecto homogéneo (Figs. 4c, d y Figs 5a, c); algunas glándulas aparentemente poseen secreción de tipo apócrina (Fig. 5b).

DISCUSIÓN

La morfología del tracto reproductivo en machos sexualmente maduros de *Z. longipes* es semejante a lo observado en otras especies de Reduviidae, las cuales también presentan un par de testículos, vasos deferentes, vesículas

seminales, glándulas accesorias pareadas y lobadas, un ducto eyaculatorio y ausencia de bulbo eyaculatorio (Pendergrast 1957, Barth 1956, 1958, Gonçalves et al. 1987, Jahnke et al. 2006, Freitas et al. 2007a, b, 2008, 2010, Kaur y Patial 2012). Sin embargo, algunas diferencias se observan frente a especies como *Cosmolopus nigroannulatus* (Stål, 1860) en donde no hay vesícula seminal (Jahnke et al. 2006) y en *Repipta taurus* (Fabricius, 1803) que tiene cinco lóbulos en cada par de glándulas accesorias (Kaur y Patial 2012). Tales diferen-

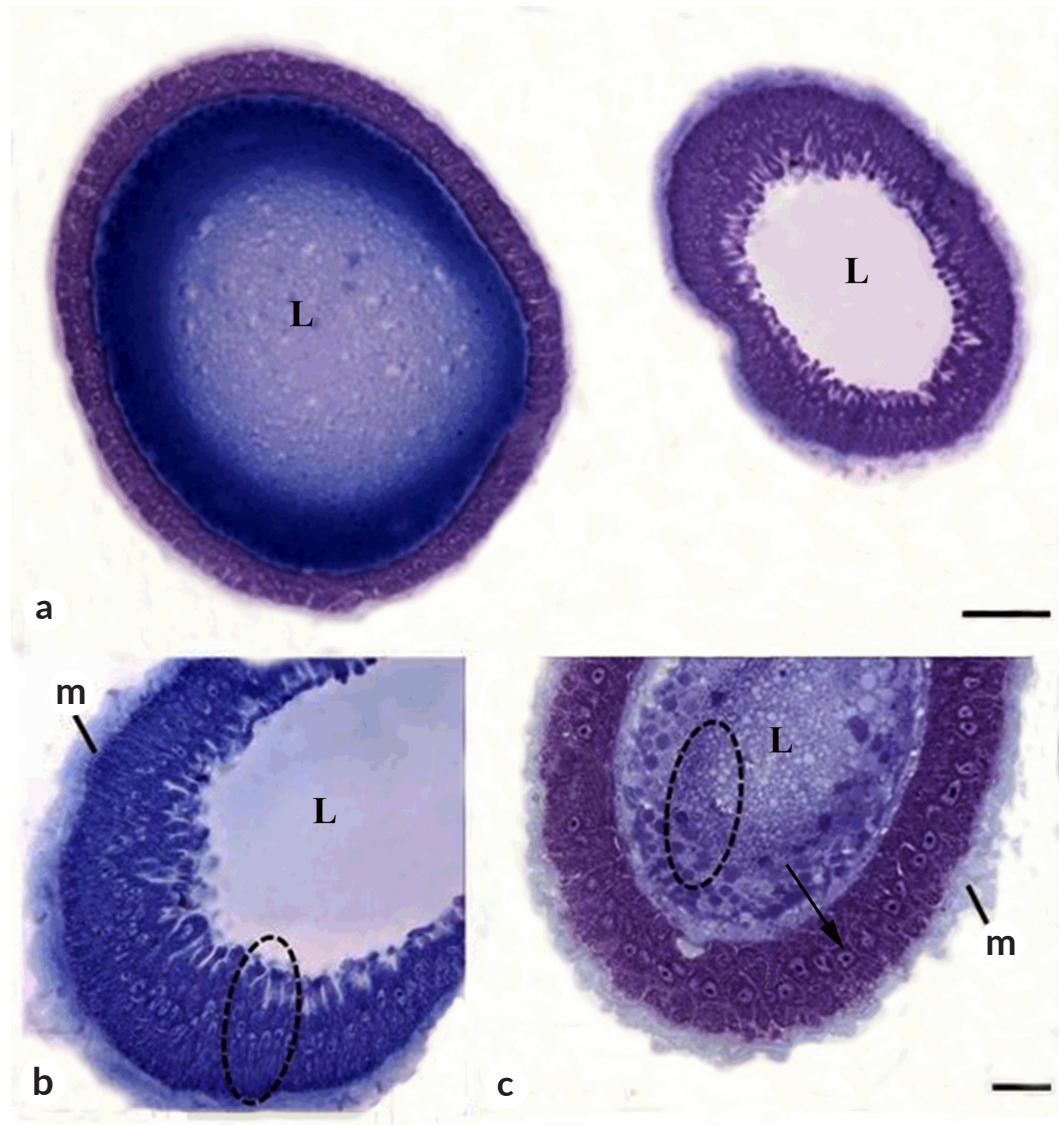


Figura 4. Histología del sistema reproductor masculino de *Zelus longipes*, con secciones de los ductos deferentes y glándulas accesorias. **A.** Sección longitudinal del ducto deferente mostrando epitelio cúbico con núcleos esféricos y liberación de secreción apócrina; **b.** Región de unión de los ductos deferentes y de las glándulas accesorias, desembocando en el ducto eyaculatorio; **c-d.** Sección transversal de las glándulas accesorias mostrando secreción tipo homogénea, epitelio cúbico con núcleos esféricos y medianos y capa muscular. dd = ducto deferente; ga = glándulas accesorias; de = ducto eyaculatorio; m = camada muscular; ep = epitelio. Escala: 20µm.

cias en el tracto reproductivo confieren caracteres que pueden auxiliar en la comprensión del comportamiento reproductivo y de la historia evolutiva de los Heteroptera (Araújo et al. 2020, Munhoz et al. 2020).

Z. longipes posee siete folículos, así como en el redúvido, *Sinea diadema* (Fabricius, 1776) (Pendergrast 1957). También se observaron testículos con siete folículos en otras familias del orden, como Coreidae (Kaur y Patial 2012, 2016), Largidae y Pyrrhocoridae (Kaur y Patial 2012), Lygidae (Pendergrast 1957), Miridae (Pires et al. 2007) y Notonectidae (Papacek y Soldan 1992). Entre los hemípte-

ros, el número de folículos testiculares varía ampliamente, incluso dentro de las familias, lo que dificulta el uso de este carácter en la filogenia del grupo.

En muchos Hemiptera adultos, se observan folículos testiculares con quistes en diferentes etapas de espermatogénesis, que muestran la producción de gametos después de la maduración sexual (Davis 1965, Jamieson et al. 1999, Pires et al. 2007, Kaur y Patial 2016, Candan et al. 2018) y el potencial de múltiples cópulas durante la edad adulta (Buschini 2007, Moreira et al. 2008). Además de esto, la presencia de un doblez en la

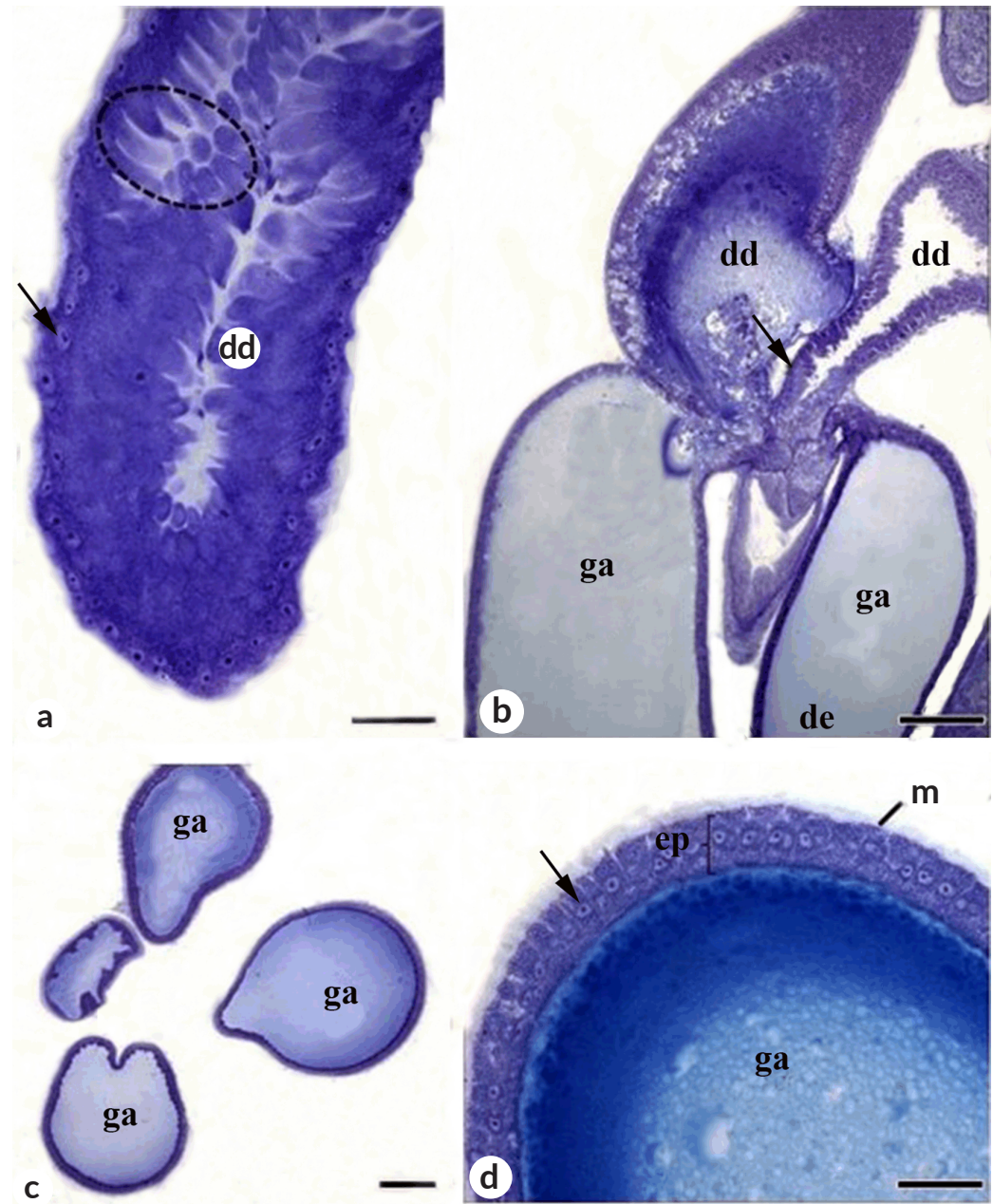


Figura 5. Histología de las glándulas accesorias de *Zelus longipes*. **a-c.** Secciones transversales de glándulas accesorias, mostrando diferencia entre los epitelios y el tipo de secreción. Se observa el lumen con secreción homogénea en **b.** y granulosa en **c.** L = lumen; m = camada muscular. Escala: 15 μ m.

vesícula seminal en *Z. longipes* sugiere la capacidad de regulación de la cantidad de semen usado durante la eyacuación (Moreira et al. 2008). En esta especie, los espermatozoides salen de los testículos agrupados y cuando alcanzan las vesículas seminales, las agrupaciones se deshacen, así como se ha registrado en muchos otros insectos (Quicke et al. 1992, Moreira et al. 2004, Lino-Neto et al. 2008).

Las secreciones de las glándulas accesorias están asociadas a la manutención y activación de los espermatozoides

y a la inducción y aceleración de la oviposición en las hembras (Chen 1984, Raina et al. 1994, Gillott 2003, Freitas et al. 2010). En *Z. longipes* estas glándulas están bien desarrolladas y se encuentran llenas de secreción. Tales secreciones pueden estar involucradas en estrategias reproductivas relacionadas con mecanismos que aseguran la fidelidad de la cópula y con el mantenimiento de sus espermatozoides viables en la espermateca de la hembra por un período más largo. En los Reduvidae las glándulas accesorias desembocan directamente en el ducto eyaculatorio (Pendergrast 1957, Jahnke et al. 2006). El epitelio

encontrado en los ductos espermáticos a lo largo del tracto es similar a lo descrito para otros insectos (Dallacqua y Cruz-Landim 2003, Araújo et al. 2009, 2010, 2011, 2012, Bushrow et al. 2006, Moreira et al. 2008). El ducto eyaculatorio único, mediano y con cutícula, evidencia su origen ectodérmico, así como en la mayoría de los insectos (Bushrow et al. 2006, Moreira et al. 2008).

En este trabajo describimos la morfología del tracto reproductor del chinche depredador *Z. longipes*, generando informaciones que pueden dilucidar el comportamiento reproductivo de este insecto para su potencial uso como controlador biológico.

LITERATURA CITADA

- Araújo VA, Moreira J, Lino-Neto J. 2009. Structure and ultrastructure of the spermatozoa of *Trypoxylon (Trypargilum) albitarse* Fabricius 1804 (Hymenoptera, Apoidea, Crabronidae). *Micron*. 40(7):719–723. doi: <https://doi.org/10.1016/j.micron.2009.05.003>
- Araújo VA, Bão SN, Moreira J, Neves CA, Lino-Neto J. 2010. Ultrastructural characterization of the spermatozoa of *Aethalion reticulatum* Linnaeus 1767 Hemiptera: Auchenorrhyncha: Aethalionidae). *Micron*. 41(4):306–311. doi: <https://doi.org/10.1016/j.micron.2009.12.001>
- Araújo VA, Lino-Neto J, Ramalho FS, Zanuncio JC, Serrão JE. 2011. Ultrastructure and heteromorphism of spermatozoa in five species of bugs (Pentatomidae: Heteroptera). *Micron*. 42(6):560–671. doi: <https://doi.org/10.1016/j.micron.2011.02.001>
- Araújo VA, Serrão JE, Moreira J, Bão SN, Lino-Neto J. 2012. Ultrastructure of spermatozoa in two solitary bee species with an emphasis on synapomorphic traits shared in the Family Apidae. *Microsc. Res. Techniq.* 75(1):74–80. doi: <https://doi.org/10.1002/jemt.21027>
- Araújo VA, Oliveira AS, Cortes ICH, Viteri-D J, Dias LG. 2020. Morphology of the male reproductive tract in two species of phytophagous bugs (Pentatomidae: Heteroptera). *J. Entomol. Zool. Stud.*, 8: 1608–1614.
- Barth R. 1956. Estudos anatômicos e histológicos sobre a subfamília Triatominae (Heteroptera, Reduviidae). VI parte: Estudo comparativo sobre a espermiocitogênese das espécies mais importantes. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. 54(3):599–616. doi: <https://doi.org/10.1590/S0074-02761956000300009>
- 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(1):209–238. doi: <https://doi.org/10.1590/S0074-02761958000100011>
- Berryman AA, Gutierrez AP. 1999. Dynamics of insect predator-prey interactions. En: Huffaker CB, Gutierrez AP, editors. *Ecological Entomology*. 2 ed. New York, USA: John Wiley & Sons. p. 389–417.
- Bommarco R, Miranda F, Bylund H, Björkman C. 2011. Insecticides suppress natural enemies and increase pest damage in cabbage. *J. Econ. Entomol.* 104(3):782–791. doi: <https://doi.org/10.1603/EC10444>
- Brodeur J, Boivin G. 2006. *Trophic and guild interactions in biological control*. Netherlands: Springer.
- Buschini MLT. 2007. Life-history and sex allocation in *Trypoxylon* (syn. *Trypargilum*) *lactitarse* (Hymenoptera; Crabronidae). *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 45(3):206–213. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2006.00405.x>
- Bushrow ES, Fuller CL, Cowan DP, Byrd CA. 2006. Anatomy of the male reproductive system and sperm morphology in the caterpillar-hunting wasp *Ancistrocerus antilope* (Hymenoptera, Vespidae). *Invert. Biol.* 125(4):354–362. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2006.00067.x>
- Candan S, Ozyurt Koçakoğlu N, Suludere Z. 2018. Morphological and histological structure of the male reproductive system of the water strider *Gerris lacustres* (Linnaeus 1758) (Gerridae, Heteroptera). *Microsc. Res. Tech.* 81(7):770–780. doi: <https://doi.org/10.1002/jemt.23035>
- Chen PS. 1984. The functional morphological and biochemistry of insect male accessory glands and their secretions. *Ann. Rev. Entomol.* 29:233–255. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.en.29.010184.001313>
- Cryan JR, Urban JM. 2012. Higher-level phylogeny of the insect order Hemiptera: is Auchenorrhyncha really paraphyletic? *Syst. Entomol.* 37(1):7–21. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2011.00611.x>

PARTICIPACIÓN DE AUTORES

VAA concepción, diseño, toma de datos, análisis, y escritura del documento; TB y LGD análisis, y escritura del documento.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses.

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto de Biodiversidade e Sustentabilidade (NUPEM), Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ) por la infraestructura facilitada para la fase de laboratorio. A la Universidad de Caldas, Universidad del Tolima y Grupo de investigación BIONAT por el apoyo logístico para la ejecución del trabajo.

- Cruz I. c2007. Controle biológico de pragas na cultura de milho para produção de conservas (minimilho), por Meio de Parasitóides e Predadores. Sete lagoas: EMBRAPA - CNPMS. 45 p. (EMBRAPA – CNPMS. Circular Técnica, 91). [Revisada em: 10 Mar 2020]. <https://www.embrapa.br/documents/1344498/2767891/controla-biologico-de-pragas-na-cultura-de-milho-para-producao-de-conservas-por-meio-de-parasitoides-e-predadores.pdf/bb67e9d1-38b0-4610-8400-bf1b97016054>
- Dallacqua RP, Cruz-Landim C. 2003. Ultrastructure of the ducts of the reproductive tract of males of *Melipona bicolor* Lepelletier (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). *Anat. Hist. Embryol.* 32(5):276–281. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1439-0264.2003.00484.x>
- Dallai R, Gottardo M, Beutel RG. 2016. Structure and evolution of insect sperm: New interpretations in the age of phylogenomics. *Annu. Rev. Entomol.* 61:1–23. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023555>
- Davey KG. 1958. The migration of spermatozoa in the female of *Rhodnius prolixus* Stal. *J. Exp. Biol.* 35:694–701.
- Davis NT. 1965. Studies of the reproductive physiology of Cimicidae (Hemiptera) - II. Artificial insemination and the function of the seminal fluid. *J. Insect Physiol.* 11(3):355–366. doi: [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(65\)90083-1](https://doi.org/10.1016/0022-1910(65)90083-1)
- DeBach P, Rose, D. 1991. Biological control by natural enemies. 2. ed. New York: Cambridge University Press.
- Freitas S. 1995. Capacidade de predação, sobrevivência e ciclo biológico do predador *Montina confusa* (Hem.: Reduviidae) alimentado com lagartas da broca da cana de açúcar. *An. Soc. Entom. Bras.* 24(2):195–199.
- Freitas SPC, Gonçalves TCM, Serrão JE, Santos-Mallet JR. 2007a. Fine structure of the male accessory glands of *Triatoma rubrofasciata* (De Geer, 1773) (Hemiptera, Triatominae). *Microc. Res. Tech.* 70(4):355–360. doi: <https://doi.org/10.1002/jemt.20419>
- Freitas SPC, Santos-Mallet JR, Serrão JE, Lorosa-E S, Gonçalves-T C M. 2007b. Morphometry of the testis follicles in *Triatoma rubrofasciata* (De Geer, 1773) (Hemiptera, Triatominae). *Anim. Biol.* 57(4):393–400. doi: <https://doi.org/10.1163/157075607782232125>
- Freitas SPC, Santos-Mallet JR, Costa J, Souza ALB, Serrão JE, Gonçalves TCM. 2008. A comparative study of testis follicles in species of *Triatoma* (Hemiptera, Triatominae). *Anim. Biol.* 58(2):227–233. doi: <https://doi.org/10.1163/157075608X328062>
- Freitas SPC, Gonçalves TCM, Serrão JE, Costa J, Santos-Mallet JR. 2010. Male reproductive system structure and accessory glands ultrastructure of two species of *Triatoma* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Micron* 41(5):518–525. doi: <https://doi.org/10.1016/j.micron.2010.01.008>
- Gillott C. 2003. Male accessory gland secretions: Modulators of female reproductive physiology and behavior. *Annu. Rev. Entomol.* 48:163–184. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.48.091801.112657>
- 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(4):543–550. doi: <https://doi.org/10.1590/S0074-02761987000400012>
- Grazia J, Cavicchioli RR, Wolff VRS, Fernandes JAM, Takiya DM. 2012. Hemiptera. En: Rafael, JA, Melo GAR, Carvalho CJB, Casari S, editores. Os insetos do Brasil: Diversidade e taxonomia. Ribeirão Preto: Editora Holos. p. 348–405.
- Jahnke SM, Redaelli LR, Diefenbach LMG. 2002. Population dynamics of *Cosmoclopius nigroannulatus* Stal (Hem.; Reduviidae) in tobacco culture. *Rev. Bras. Biol.* 62(4b):819–826. doi: <https://doi.org/10.1590/S1519-69842002000500011>
- Jahnke SM, Redaelli LR, Diefenbach LMG. 2006. Internal reproductive organs of *Cosmoclopius nigroannulatus* (Hemiptera: Reduviidae). *Braz. J. Biol.* 66(2a):509–512. doi: <https://doi.org/10.1590/S1519-69842006000300017>
- Jamieson BGM, Dallai R, Afzelius BA. 1999. Insects: Their spermatozoa and phylogeny. New Hampshire, USA: Enfield. NH: Science Publishers.
- Kaur H, Patial N. 2012. Internal male reproductive organs of ten species of Heteroptera (Insecta: Hemiptera). *Indian J. Fund. App. Life Sci.* 2(1):317–324.
- Kaur H, Patial N. 2016. Internal male reproductive organs in five species of Heteroptera (Insecta: Hemiptera). *Indian J. Fund. App. Life Sci.* 6(3):30–35.
- Koul O, Dhaliwal GS. 2003. Predators and parasitoids. London: Taylor & Francis.
- Li H, Leavengood JM, Chapman EG, Burkhardt D, Song F, Jiang P, Liu J, Zhou X, Cai W. 2017. Mitochondrial phylogenomics of Hemiptera reveals adaptive innovations driving the diversification of true bugs. *Proc. R. Soc.* 284:20171223. doi: <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1223>
- Li Y, Li Y, Liu Y, Cheng H. 2018. Stability analysis and control optimization of a prey-predator model with linear feedback control. *Discrete Dyn. Nat. Soc.* 2018:ID4945728. doi: <https://doi.org/10.1155/2018/4945728>
- Lino-Neto J, Dolder H, Mancini K, Mercati D, Dallai R. 2008. The short spermatodesm of *Arge pagana* (Hymenoptera: Symphyta). *Tissue Cell.* 40(3):185–193. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tice.2007.11.004>
- Moreira J, Zama U, Lino-Neto J. 2004. Release, behavior and phylogenetic significance of spermatozoa in bundles in the seminal vesicle during sexual maturation in Aculeata (Hymenoptera). *Braz. J. Morphol. Sci.* 21(4):185–189.
- Moreira PA, Araújo VA, Zama U, Lino-Neto J. 2008. Morphology of male reproductive system in three species of *Trypoxylon* (*Trypargilum*) Richards (Hymenoptera: Crabronidae). *Neotrop. Entomol.* 37(4):429–435. doi: <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2008000400012>
- Munhoz ILA, Serrão JE, Dias G, Lino-Neto J, Melo AL, Araújo VA. 2020. Anatomy and histology of the male reproductive tract in giant water bugs of the genus *Belostoma* Latreille, 1807 (Heteroptera, Belostomatidae). *Int. J. Trop. Insect. Sci.* 40(2):1608–1614. doi: <https://doi.org/10.1007/s42690-020-00207-7>

- Papacek M, Soldan T. 1992. Development of the male internal reproductive system in *Notonecta glauca* (Heteroptera, Notonectidae). En: Bennettová, B, Gelbic, I, Soldan, T, editores. *Advances in Regulation of Insect Reproduction*. Institute of Entomology. České Budějovice: Czech Academy of Science. p. 199–211.
- Pendergrast JG. 1957. Studies on the reproductive organs of the Heteroptera with a consideration of their bearing on classification. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.* 109(1):1–63. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1957.tb00133.x>.
- Pires EM, Ferreira PSF, Guedes RNC, Serrão JE. 2007. Morphology of the phytophagous bug *Platyscytus decempunctatus* (Carvalho) (Heteroptera: Miridae). *Neotrop. Entomol.* 36(4):510–513. doi: <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2007000400004>.
- Quicke DLJ, Ingram SN, Baillie HS, Gaitens PV. 1992. Sperm structure and ultrastructure in the Hymenoptera (Insecta). *Zool. Scr.* 21(4):381–402. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1992.tb00339.x>
- Raina AK, Kingan TG, Giebultowicz JM. 1994. Mating-induced loss of Sex pheromone and sexual receptivity in insects with emphasis on *Helicoverpa zea* and *Lymantra dispar*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 25(4):317–327. doi: <https://doi.org/10.1002/arch.940250407>
- Schuh RT, Slater JA. 1995. *The bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera)*. Classification and natural history. Ithaca, NY: Cornell University Press.
- Symondson WOC, Sunderland KD, Greenstone MH. 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Ann. Rev. Entomol.* 47:561–94. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145240>
- Triplehorn CA, Johnsons N. 2005. *Introduction to the Study of Insects*. Belmont, California: Thomson Brooks/Cole.
- Weirauch C, Schuh RT. 2011. Systematics and evolution of Heteroptera: 25 years of progress. *Annu. Rev. Entomol.* 56:487–510. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144833>
- Zhang Z. 2011. Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa.* 3148: 1–237.