

Estructura histológica del sistema reproductor masculino de la cigarrita *Aethalium reticulatum* (Hemiptera: Aethalionidae)

Vinicius Albano Araújo¹, Tito Bacca² & Lucimar Gomes Dias³


Resumen

Objetivos. Para ampliar el conocimiento sobre la biología reproductiva del grupo de los hemípteros Auchenorrhyncha, en este trabajo se describe la histología del sistema reproductor masculino de *Aethalium reticulatum*. **Alcance.** Las cigarritas de la familia Aethalionidae son insectos terrestres y predominantemente fitófagos, que se configuran como plagas agrícolas cuando se encuentran en altas densidades de población. El conocimiento de la biología reproductiva de estos insectos genera caracteres que pueden proporcionar información clave para futuros trabajos relacionados con la evolución, el comportamiento y las estrategias de control de plagas. **Metodología.** Las muestras de los insectos se recolectaron del arbusto *Trema micrantha* y para estudiar la anatomía reproductiva de *A. reticulatum* se utilizaron técnicas de microscopía óptica. **Principales resultados.** La anatomía del sistema reproductivo interno en los machos está compuesta por un par de testículos, cada uno de los cuales contiene cuatro folículos, vesículas seminales, conductos deferentes, glándulas accesorias y un conducto eyaculador. Los folículos testiculares tienen células en diferentes etapas de desarrollo. Los espermatozoides salen de los testículos en paquetes y se deshacen cuando alcanzan las vesículas seminales. En cada quiste en promedio se encontraron 649 espermatozoides. Las glándulas accesorias secretan diferentes tipos de gránulos de secreción. El conducto eyaculador tiene una cutícula que muestra su origen ectodérmico. **Conclusión.** Se describe por primera vez la histología del sistema reproductivo de la familia Aethalionidae, generando información que aumenta el conocimiento sobre su biología y que se puede utilizar en el sistema Auchenorrhyncha y en futuras estrategias de control para esta importante plaga agrícola.


Palabras clave: biología reproductiva, hemípteros, morfología tracto reproductivo.

* FR: 2-VII-2020. FA: 27-VIII-2020.


¹ Profesor adjunto, Instituto de Biodiversidade e Sustentabilidade (NUPEM), Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Macaé, Rio de Janeiro, Brasil. vialbano@nupem.ufrj.br

 orcid.org/0000-0001-9387-7378 **Google Scholar**

² Profesor titular, Facultad de Ingeniería Agronómica, Universidad del Tolima. Ibagué, Colombia. titobacca@ut.edu.co

 orcid.org/0000-0002-2960-5527 **Google Scholar**

³ Profesora asociada. Grupo de investigación Bionat, Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Caldas, Caldas, Colombia. lucimar.dias@ucaldas.edu.co

 orcid.org/0000-0001-6480-7688 **Google Scholar**



CÓMO CITAR:

ARAUJO, V.A., BACCA, T. & GOMES, L., 2020.- Estructura histológica del sistema reproductor masculino de la cigarrita *Aethalium reticulatum* (Hemiptera: Aethalionidae). *Bol. Cient. MusHist. Nat. U. de Caldas*, 24 (2): 127-137. <https://doi.org/10.17151/bccm.2020.24.2.9>



Histological structure of the treehopper male reproductive system *Aethalium reticulatum* (Hemiptera: Aethalionidae)

Abstract

Objectives. To expand knowledge about the reproductive biology of the Auchenorrhyncha hemiptera group, this paper describes the histology of the male reproductive system of *Aethalium reticulatum*. **Scope.** The treehoppers of the Aethalionidae family are terrestrial insects and predominantly phytophagous, which are configured as agricultural pests when they are in high population densities. Knowledge of the reproductive biology of these insects generates characters that can provide key information for future work related to evolution, behavior and pest control strategies. **Methodology.** Insect samples were collected from the *Trema micrantha* bush and optical microscopy techniques were used to study the reproductive anatomy of *A. reticulatum*. **Main results.** The anatomy of the internal reproductive system in males is composed of a pair of testicles, each of which contains four follicles, seminal vesicles, vas deferens, accessory glands and an ejaculatory duct. Testicular follicles have cells at different stages of development. The sperm leave the testicles in packages and break down when they reach the seminal vesicles. On each cyst on average 649 sperm were found. The accessory glands secrete different types of secretion granules. The ejaculatory duct has a cuticle that shows its ectodermal origin. **Conclusion.** The histology of the reproductive system of the Aethalionidae family is described for the first time, generating information that increases knowledge about its biology and that can be used in the Auchenorrhyncha system and in future control strategies for this important agricultural pest.

Key words: reproductive biology, Hemiptera, reproductive tract morphology.

Introducción

El orden Hemiptera está ampliamente distribuido en todo el mundo y se estiman 97.000 – 103.590 de especies conocidas, lo que representa alrededor del 7% de la diversidad de metazoarios (Zhang, 2011; Weirauchi y Schuh, 2011; Li et al., 2017). Este orden de insectos se divide en cuatro subórdenes: Auchenorrhyncha, Coleorrhyncha, Heteroptera y Sternorrhyncha (Cryan y Urban, 2012; Grazia et al., 2012). Sin embargo, las relaciones filogenéticas entre los grupos siguen siendo controvertidas y se ha cuestionado la monofilia de Auchenorrhyncha (Cryan & Urban, 2012; Song et al., 2012; Friedemann et al., 2014).

Los representantes de las 31 familias de Auchenorrhyncha (Urban & Cryan, 2007; Cryan y Urban 2012; Klimes et al., 2018) son terrestres y predominantemente fitófagos (Schuh & Slater, 1995). Las asociaciones ecológicas cercanas entre Auchenorrhyncha y sus hospedadores los convierten en indicadores ambientales, además de ser especialmente importantes como vectores de patógenos de plantas (Bartlett et al., 2018).

La familia Aethalionidae tiene solo tres especies con distribución en las regiones tropicales del mundo. Entre ellos, *Aethalion reticulatum* está ampliamente distribuido, y ocurre desde América Central hasta América del Sur (Marques, 1928; Barônio et al., 2012). Estos insectos son conocidos como cigarritas de árboles frutales, huertos o pedúnculos, *A. reticulatum* se alimenta de savia, lo que perjudica el desarrollo del fruto y el crecimiento de las plantas. Por lo tanto, las altas infestaciones de esta plaga pueden promover el retraso en el desarrollo y la caída de las frutas, por la succión continua de la savia, lo que puede causar grandes pérdidas agrícolas (Gallo et al., 2002; Santana et al., 2005; Henry, 2009; Oto et al., 2009; Rando & Lima, 2010; Camilo et al., 2013).

La morfología reproductiva genera caracteres que pueden, además de ayudar en la sistemática, contribuir al conocimiento del comportamiento reproductivo (Araújo et al., 2009, 2010, 2011, 2020; Ozurt et al., 2013; Dallai, 2014; Candan et al., 2018; Jiang et al., 2019; Munhoz et al., 2020) y en consecuencia para entender las explosiones demográficas y explorar técnicas de control (Parra, 2014).

En la mayoría de los estudios de morfología reproductiva de los Auchenorrhyncha se describen la ultraestructura del esperma (Folliot y Maillet, 1970; Cruz-Landim y Kitajima, 1972; Dai et al., 1996; Kubo-Irie et al., 2003; Chawanji et al., 2005, 2006; Dallai, 2014; SU et al., 2014; Dallai et al., 2016; Gottardo et al., 2016; Hudgson et al., 2016; Jiang y Qin, 2018; Jiang et al., 2019), destacando el estudio de la especie *A. reticulatum* (Araújo et al., 2010). Sin embargo, los estudios que describen la histología del tracto reproductivo en el suborden siguen siendo escasos (Robertson y Gibbs, 1937; Folliot y Maillet, 1970; Tian et al., 2006). Para contribuir al conocimiento de la familia Aethalionidae, se describe la morfología del sistema reproductivo de la *A. reticulatum*, teniendo como objetivo generar caracteres que puedan tenerse en cuenta en la sistemática del grupo, además de ampliar el conocimiento sobre la biología reproductiva de esta importante plaga agrícola.

Materiales y métodos

Los insectos. Se colectaron quince adultos machos de *Aethalium reticulatum* (Linnaeus, 1767) (L.) Blume (1856), de las ramas del arbusto *Trema micrantha*, en el Instituto de Biodiversidad y Sustentabilidad, (22 ° 37'17 "S y 41 ° 78'57" W) de la Universidad Federal de Río de Janeiro, Macaé, Río de Janeiro, Brasil.

Microscopía de luz. Para el análisis histológico de los insectos, se crioanestesiaron y sus tractos reproductivos se diseccionaron en solución tampón de cacodilato de sodio 0,1 M, pH 7,2 y se transfirieron a un líquido Bouin durante tres horas a temperatura ambiente. Luego, las muestras se lavaron en tampón de cacodilato de sodio 0,1 M a pH 7,2, se deshidrataron en una serie cada vez mayor de concentraciones etanólicas (50, 70, 90 y 95%) y se sumergieron en historesina (Leica Historesin). Se obtuvieron secciones semifinas (2 μm de espesor) con una cuchilla de vidrio en un micrótopo de rotación (Leica RM 2255), posteriormente se coloreó con azul toluidina borato de sodio al 1% y se observó en un microscopio Olympus BX-50.

Resultados

El sistema reproductivo de los machos sexualmente maduros en *A. reticulatum* comprende un par de testículos, cada uno con cuatro folículos (Figura 1A), vesículas seminales, conductos deferentes, glándulas accesorias y un conducto eyaculador. En los testículos, cada folículo testicular se comunica en un conducto eferente y estos se fusionan para formar un conducto deferente (Figura 1A).

En cada folículo testicular, la espermatogénesis ocurre en diferentes zonas de desarrollo: zona de crecimiento (espermatogonias, donde ocurre la mitosis y se diferencia en espermatocitos, que se desarrollan sincrónicamente en quistes, formando haces o paquetes), zona de maduración (corresponde a dos divisiones meióticas que dan lugar a las espermatidas) y la zona de diferenciación (las espermatidas se alargan el flagelo y forman los espermatozoides) (Figura 1B). Los espermatozoides salen de los testículos en haces (Figura 1B). Dentro de cada folículo, los espermatozoides se desarrollan sincrónicamente en quistes mantenidos por la célula quística. En promedio en cada quiste se encontraron 649 espermatozoides (Figura 1C), en donde se muestran diez ciclos mitóticos durante la espermatogénesis.

Los conductos deferentes prevesiculares tienen un epitelio simple, formado por células cúbicas de núcleos esféricos y basales (Figura 1D). Los haces de los espermatozoides se deshacen cuando alcanzan las vesículas seminales (Figura 2A). La vesícula seminal es una región especializada que consiste en un engrosamiento en la región anterior del conducto deferente, en el cual los espermatozoides se almacenan hasta la cópula (Figuras 2A-B). La vesícula seminal presenta una forma ovalada (Figura 2A) y un epitelio simple formado por células cúbicas con núcleos esféricos (Figuras 2B-C). Una membrana basal separa las células epiteliales de una túnica formada por haces de células musculares (Figuras 2B-D). Los conductos deferentes postvesiculares tienen un epitelio simple formado por células cúbicas de núcleos esféricos y basales (Figura 2D). Las glándulas accesorias tienen una forma alargada (Figura 3A) y un epitelio formado por células prismáticas con núcleos ovales y muchos gránulos de secreción en todo el citoplasma y en el lumen de las glándulas (Figuras 3B-F).

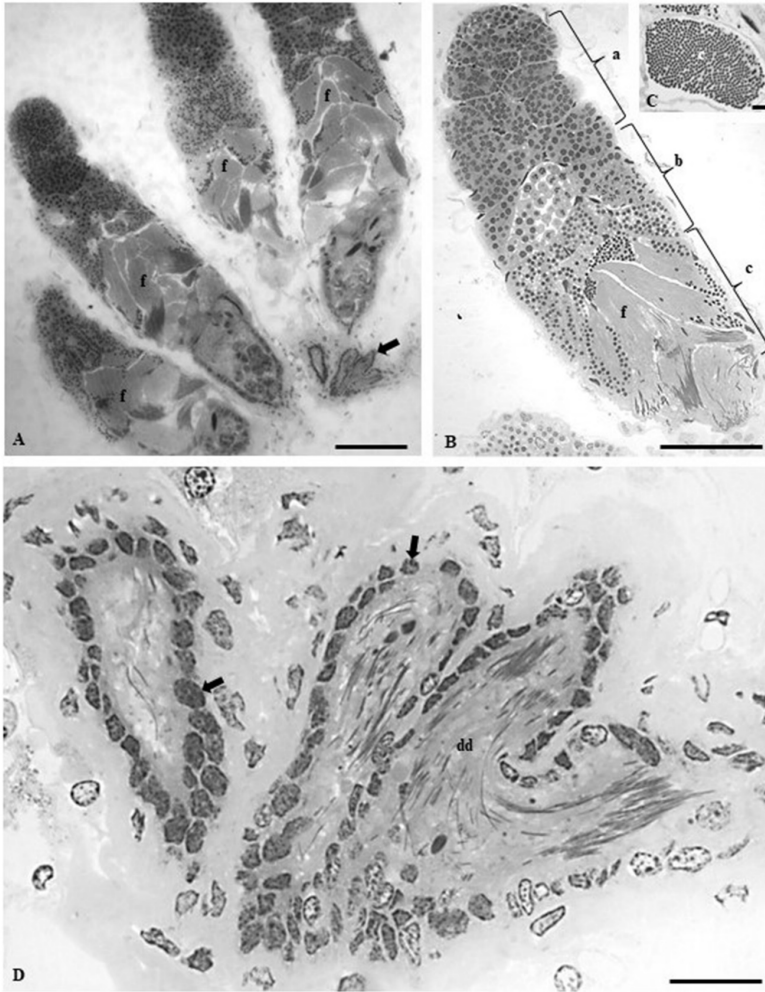


Figura 1. Histología del sistema reproductivo de *Aethalium reticulatum*. A- Sección longitudinal del testículo que muestra los cuatro folículos testiculares (f). La flecha indica la región de unión de los conductos eferentes, que se unen para formar el conducto deferente. B- Folículo (f) que muestra las tres zonas de espermatogénesis: a = zona de crecimiento, b = zona de maduración, y c = zona de diferenciación. C- Quiste que contiene aproximadamente 649 espermatozoides. D- Conducto deferente pre-vesicular en la unión de los conductos eferentes. La flecha indica los núcleos de las células cúbicas. Barras = 200 μ m.

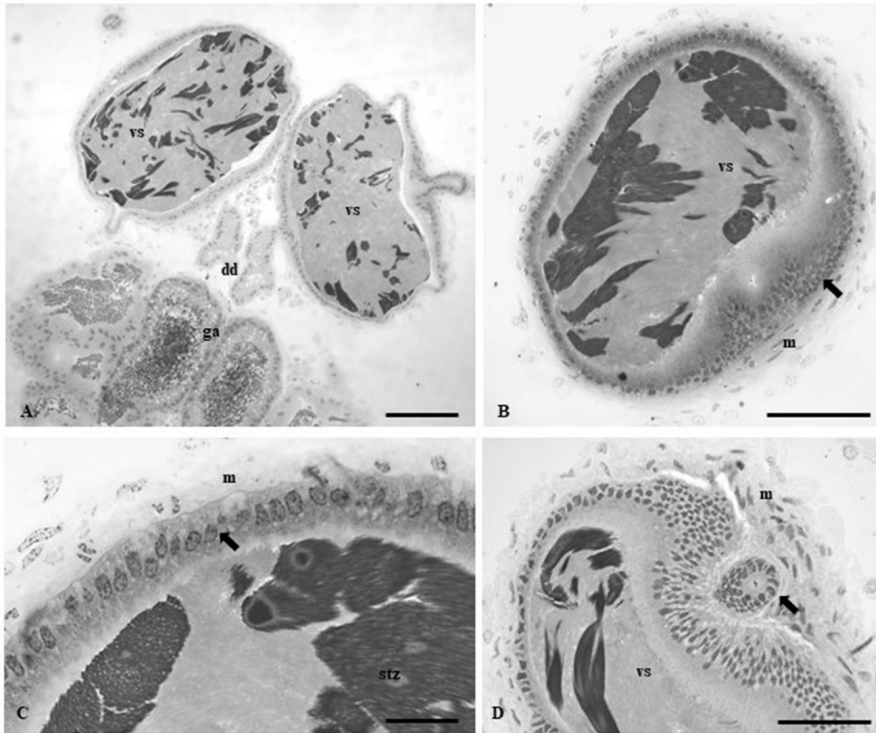


Figura 2. Histología del sistema reproductivo de *Aethalium reticulatum*. A- Sección longitudinal de la vesícula seminal (vs), conducto deferente (dd) y glándula accesoria (ga). B-C- Sección transversal de la vesícula seminal (vs), la flecha indica el epitelio cúbico con núcleos medianos, rodeado por una capa muscular (m). D- Vesícula seminal (vs) y región fr los conductos deferentes post vesiculares (flecha). Barras = 180 μ m.

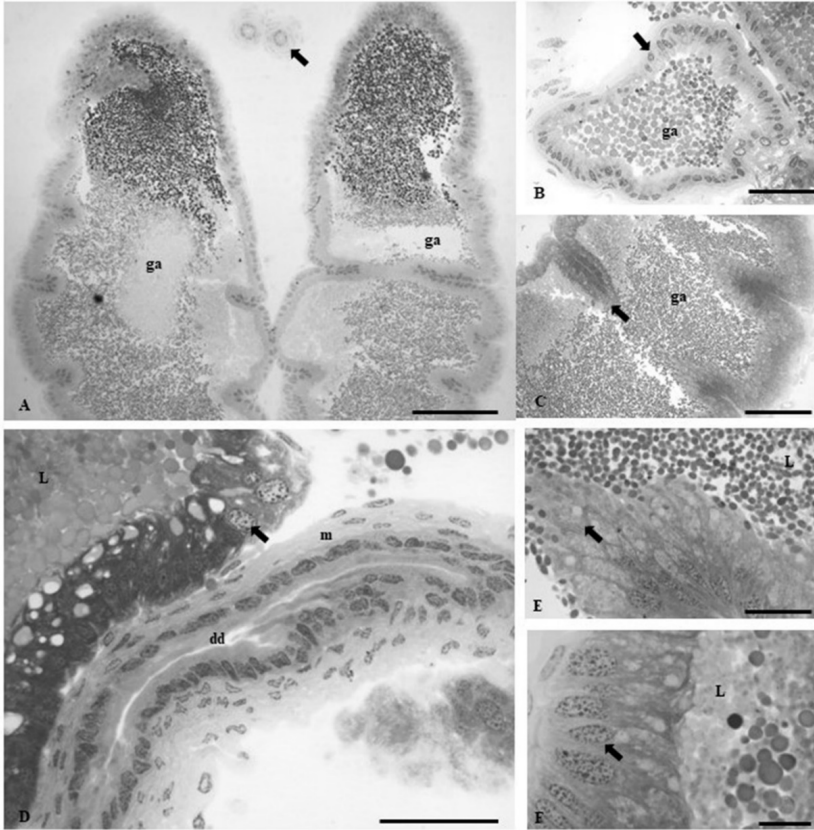


Figura 3. Histología del sistema reproductivo de *Aethalium reticulatum*. A- Sección longitudinal de las glándulas accesorias (ga). Las flechas indican la región de las glándulas accesorias (ga), con el lumen lleno de secreción. La flecha indica el epitelio. D-E: Se observa el detalle del epitelio de la glándula (flecha), que indica un epitelio prismático con núcleos apicales y el lumen lleno de secreción granular (vs) y región de los conductos deferentes postvesiculares (flecha). F- Región final de los conductos deferentes que conducen a la región de las glándulas. Las flechas indican núcleos basales en el epitelio de las glándulas, con varios gránulos de secreción en el citoplasma. Una capa muscular cubre todo el epitelio de los conductos deferentes. Barras = 150 μ m.

Discusión

La morfología del sistema reproductor masculino de *A. reticulatum* sigue un patrón general de los insectos; con un par de testículos, conductos deferentes, vesículas seminales, glándulas accesorias y un conducto eyaculador, pero difiere de la mayoría de los Heteroptera (Adams, 2001; Lemos et al., 2005; Rodrigues et al., 2008; Freitas et al., 2010; Karakaya et al., 2012; Özurt et al., 2013, 2014, 2015) por no tener un bulbo eyaculador.

En Hemiptera, en forma general se ha reportado que existe una gran variación en el número de folículos testiculares, que van desde dos en especies de Gerridae (Castanhole et al., 2008, 2010; Candan et al., 2018) y Miridae (Uceli et al., 2011) a siete folículos en varias familias de Heteroptera (Pendergrast, 1957; Kumar, 1965; Karakaya, 2012; Gomes et al., 2013; Kaur y Patia, 2012, 2016; Freitas et al., 2007, 2010; Özurt et al., 2014; 2015). En *A. reticulatum* se observaron cuatro folículos, sin embargo, no es posible establecer una comparación dentro del suborden Auchenorrhyncha debido al bajo número de taxones previamente estudiados.

Los folículos en diferentes zonas de desarrollo en machos maduros demuestran que estos insectos continúan produciendo espermatozoides durante la edad adulta. La producción continua de espermatozoides es común en especies que tienen una larga vida adulta y copulan a lo largo de esta fase (Buschini, 2007; Moreira et al., 2008) y este patrón espermatogénico se describe para muchas otras especies de Heteroptera (Jamieson et al., 1999; Pires et al., 2007; Rodrigues et al., 2008).

La formación de haces de espermatozoides en los testículos y su desenlace ocurre cuando alcanzan las vesículas seminales, esto también se encontró en otros insectos (Quicke et al., 1992; Moreira et al., 2004; Lino-Neto et al., 2008). El número de espermatozoides en los haces o paquetes representan el número final de células que se desarrollaron en sincronización dentro de los quistes, a partir de una única espermatogonia (Lino-Neto et al., 2008). *A. reticulatum* muestra 10 ciclos mitóticos, en himenópteros, el número de ciclos mitóticos ha sido una característica señalada para su uso en análisis sistemáticos (Araújo et al., 2010; 2012), sin embargo, para Hemiptera en general, aún no es posible agregar este carácter en las inferencias filogenéticas.

El epitelio que se encuentra en los conductos espermáticos a lo largo del tracto reproductivo es similar al descrito para otros insectos como Heteroptera (Karakaya, 2012; Gomes et al., 2013; Kaur y Patia, 2012, 2016; Freitas et al., 2007, 2010; Özurt et al., 2014; 2015), en abejas sociales (Dallacqua & Cruz-Ladim, 2003; Araújo et al., 2005; Lima et al., 2006; Brito et al., 2010), hormigas (Ball y Vison, 1984; Wheeler y Krutzsch, 1992) y avispas (Dirks y Sternburg, 1972; Bushrow et al., 2006; Moreira et al., 2008). Sin embargo, se pueden ver algunas diferencias en los epitelios de las

glándulas accesorias y sus diferentes tipos de secreción. Las secreciones de las glándulas accesorias están asociadas con el mantenimiento y la activación de los espermatozoides y la inducción y aceleración de la oviposición en las hembras (Chen, 1984; Raina et al., 1994; Gillot, 2003). En *A. reticulatum* estas glándulas están bien desarrolladas y en los machos sexualmente maduros están llenas de secreción. Es posible que tales secreciones estén involucradas en las estrategias reproductivas del macho, relacionadas con mecanismos que pueden garantizar la fidelidad de la cópula y mantener sus espermatozoides viables en la spermateca de la hembra durante un período más largo.

El conducto eyaculatorio, como en la mayoría de los insectos, es único, mediano y tiene una cutícula que muestra su origen ectodérmico (Bushrow et al., 2006; Moreira et al., 2008). Los espermatozoides de *A. reticulatum* ya han sido descritos por Araújo et al., (2010), generando caracteres importantes para futuras inferencias en el sistema Auchenorrhyncha.

En este trabajo describimos la histología del sistema reproductivo de *A. reticulatum*, ampliando el conocimiento sobre la estrategia reproductiva de este insecto, que puede usarse para generar mecanismos para controlar esta plaga agrícola.

Referencias

- Adams, T.S. (2000). 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. *Invertebrate Reprod.Dev.*, 39: 45-53.
- Araújo, V.A., Zama, U., Naves, C.A., Dolder, H. y Lino-Neto, J. (2005). Ultrastructural, histological and histochemical characteristics of the epithelial wall of the seminal vesicle of mature *Scaptotrigona xanthotricha* Moure males (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). *Braz. J.Morphol.Sci.*, 22: 129-137.
- Araújo, V.A., Moreira, J. y Lino-Neto, J. (2009). Structure and ultrastructure of the spermatozoa of *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *albitarse* Fabricius 1804 (Hymenoptera, Apoidea, Crabronidae). *Micron.*, 40: 719-723.
- Araújo, V.A., Bão, S.N., Moreira, J., Neves, C.A. y Lino-Neto, J. (2010). Ultrastructural characterization of the spermatozoa of *Aethalium reticulatum* Linnaeus 1767 (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Aethalionidae). *Micron.*, 41: 306-311.
- Araújo, V.A., Lino-Neto, J., Ramalho, E.S., Zanuncio, J.C. y Serrão, J.E. (2011). Ultrastructure and heteromorphism of spermatozoa in five species of bugs (Pentatomidae: Heteroptera). *Micron.*, 42: 560-671.
- Araújo, V.A., Serrão, J.E., Moreira, J., Bão, S.N. y 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.Tech.*, 75: 74-80.
- Araújo, V.A., Oliveira, A.S., Cortes, I.C.H., Viteri-D, J. y Dias, L.G., (2020). Morphology of the male reproductive tract in two species of phytophagous bugs (Pentatomidae: Heteroptera). *J. Entomol. Zool. Stud.*, 8: 1608-1614.
- Ball, D.E. y Vinson, S.B. (1984). Anatomy and histology of the male reproductive system of the fire ant, *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera: Formicidae). *Int. J.Morphol.Embriol.*, 13(4): 283-294.
- Bartlett, C.R., Deitz, L.L., Dimitriac, D.A., Saborn, A.F., Perkins, A.S. y Wallace, M.S. (2018). The Diversity of the True Hoppers (Hemiptera: Auchenorrhyncha). In: Footitt, R. G., Adler, P. H. *Insect Biodiversity: Science and Society*, II. John Wiley y Sons.
- Barônio, G.J., Pires, A.C.V. y Aoki, C. (2012). *Trigona branneri* (Hymenoptera: Apidae) as a collector of honeydew from *Aethalium reticulatum* (Hemiptera: Aethalionidae) on *Bauhinia forficata* (Fabaceae: Caesalpinioideae) in a Brazilian savanna. *Sociobiology*, 59: 407-414.
- Brito, B., Zama, U., Dolder, H. y Lino-Neto, J. (2010). New characteristics of the male reproductive system in the Meliponini bee, *Friesella chrotyki* (Hymenoptera: Apidae): histological and physiological development during sexual maturation. *Apidologie.*, 41(2): 203-214.
- Buschini, M.L.T. (2007). Life-history and sex allocation in *Trypoxylon* (syn. *Trypargilum*) *lactitarse* (Hymenoptera; Crabronidae). *J. Zool. Syst.Evol. Res.*, 45: 206-213.
- Bushrow, E.S., Fuller, C.L., Cowan, D.P. y Byrd, C.A. (2006). Anatomy of the male reproductive system and sperm morphology in the caterpillar-hunting wasp *Ancistrocerus antilope* (Hymenoptera, Vespidae). *Invertebr. Biol.*, 125(4): 354-362.
- Camilo, S.S., Soares, M.A., Assis-Júnior, S.L. y Pereira, E.S. (2013). Infestação de *Aethalium reticulatum* (L., 1767) (Hemiptera: Aethalionidae) em plantas de *Dictyoloma vandellia* num Adr. Juss. (Rutaceae). *MG. Biota.*, 5: 4-12.
- Candan, S., Ozyurt, N. y Suludere, Z. (2018). Morphological and histological structure of the male reproductive system of the water strider *Gerris lacustris* (Linnaeus 1758) (Gerridae, Heteroptera). *Microsc. Res. Tech.*, 1-11.

- Castanhole, M.M.U., Pereira, L.L.V., Souza, H.V., Bicuda, H.E.M.C., Costa, L.A.A. y Itoyama, M.M. (2008). Heteropicnotic chromatin and nucleolar activity in meiosis and spermiogenesis of *Limnognonus aduncus* (Heteroptera, Gerridae): a stained nucleolar organizing region that can serve as a model for studying chromosome behavior. *Genet. Mol. Res.*, 7(4), 1398-1407.
- Castanhole, M.M.U., Pereira, L.L.V., Souza, H.V. y Itoyama, M.M. (2010). Spermatogenesis and karyotypes of three species of water striders (Gerridae, Heteroptera). *Genet. Mol. Res.* 9(3):1343-1356.
- Chawanji, A.S., Hodgson, A.N. y Villet, M.H. (2005). Sperm morphology in four species of African platypleurine cicadas (Hemiptera: Cicadomorpha: Cicadidae). *Tissue Cell*, 37: 257-267.
- Chawanji, A.S., Hodgson, A.N. y Villet, M.H. (2006). Sperm morphology in five species of cicadettine cicadas (Hemiptera: Cicadomorpha: Cicadidae). *Tissue Cell*, 38: 373-388.
- Chen, P.S. (1984). The functional morphological and biochemistry of insect male accessory glands and their secretions. *Annu. Rev. Entomol.*, 29: 233-255.
- Cruz-Landim, C. y Kitajima, E.W. (1972). Ultrastructure of mature spermatozoa of corn leafhopper *Dalbulus maidis* Del. and W. (Homoptera, Cicadellidae). *J. Submicrosc. Cytol.*, 4: 75-82.
- Cryan, J.R. y Urban, J.M. (2012). Higher-level phylogeny of the insect order Hemiptera: is Auchenorrhyncha really paraphyletic? *Syst. Entomol.*, 37, 7-21.
- Dallacqua, R.P. y Cruz-Landim, C. (2003). Ultrastructure of the ducts of the reproductive tract of males of *Melipona bicolor bicolor* lepeletier (Hymenoptera, Apinae, Meliponini). *J. Vet. Med. Series C.*, 32: 276-281.
- Dallai, R. (2014). Overview on spermatogenesis and sperm structure of Hexapoda. *Arthropod Struct. Dev.*, 43: 257-290.
- Dallai, R., Gottardo, M. y Beutel, R.G. (2016). Structure and evolution of insect sperm: New interpretations in the age of phylogenomics. *Annu. Rev. Entomol.*, 61: 1-23.
- Dirks, T.F. y Sternburg, J.G. (1972). Male Reproductive system of three species *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 1(4): 315-320.
- Folliot, R. y Maillat, P. L. (1970). Ultrastructure de la spermiogenèse et du spermatozoïde de divers insectes Homoptères: 289-300 (en) BACCETTI, B., (ed.), *Comparative Spermatology*. Academic Press, New York.
- Freitas, S.P.C., Santos-Mallet, J.R., Serrão, J.E., Loroza, E.S. y Gonçalves, T.C.M. (2007). Morphometry of the testis follicles in *Triatoma rubrofasciata* (De Geer, 1773) (Hemiptera, Triatominae). *Anim Biol.* 57: 393-400.
- Freitas, S.P.C., Gonçalves, T.C.M., Serrão, J.E.; Costa, J. y Santos-Mallet, J.R. (2010). Male reproductive system structure and accessory glands ultrastructure of two species of *Triatoma* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Micron.*, 41(5): 518-525.
- Friedemann, K., Spangenberg, R., Yoshizawa, K. y Beutel, R.G. (2014). Evolution of attachment structures in the highly diverse Acercaria (Hexapoda). *Cladistics.*, 30: 170-201.
- Gallo, D., Nakano, O., Silveira-Neto, R.P.L., Carvalho, G.C., Batista, E., Berti-Filho, J.R.P., Parra, R.A., Zucchi, S.B., Alves, J.D., Vendramim, L.C., Marchini, J.R.S. y Omoto, C. (2002). *Entomologia Agrícola*. Piracicaba: FEALQ, 920p.
- Gillot, C. (2003). Male accessory gland secretions: Modulators of female reproductive physiology and behavior. *Annu. Rev. Entomol.*, 48: 163-184.
- Gomes, M.O., Castanhole, M.M.U., Souza, H.V., Murakami, A.S., Firmino, T.S.S., Saran, P.S., Banho, C.A., Monteiro, L.S., Silva, J. C.P. y Itoyama, M.M. (2013). Morphological aspects of the testes of 18 species of terrestrial of Heteroptera from Northwestern São Paulo (Brazil). *Biota. Neotrop.* 13, 132-135.
- Gottardo, M., Dallai, R.; Mercati, D., Horschemeyer, T. y Beutel, R.G. (2016). The evolution of insect sperm - an unusual character system in a megadiverse group. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 54: 237-256.
- Grazia, J., Cavicchioli, R.R., Wolff, V.R.S., Fernandes, J.A.M. y Takiya, D.M., (2012). Hemiptera, pp. 348-405 (en) Rafael, J.A., Melo, G.A.R., Carvalho, C.J.B. y Casari, S. (Eds.), *Os insetos do Brasil: Diversidade e taxonomia*. Editora Holos, Ribeirão Preto.
- Henry, T.J. (2009). *Biodiversity of Heteroptera*, pp. 223-268 (En) *Insect biodiversity: Science and Society* (Eds) Footitt, R. y Alder, P., John Wiley and Sons Oxford, UK.
- Hodgson, A.N., Ridgeway, J.A. y Villet, M.H. (2016). Sperm ultrastructure and spermatodesm morphology of the spittle bug *Loctris transversa* (Thunberg, 1822) (Hemiptera, Cercopidae). *Invertebr. Reprod. Dev.*, 60: 87-94.
- Jamieson, B.G.M., Dallai, R. y Afzelius, B.A. (1999). *Insects: Their spermatozoa and phylogeny*. 555 pp. Enfield, NH: Science Publishers, New Hampshire, USA.
- Jiang, Z. y Qin, D.Z. (2018). Sperm ultrastructure of *Euricania clara* Kato (Hemiptera: Fulgoroidea: Ricaniidae). *Acta Entomol. Sin.*, 61(2): 246-254.
- Jiang, Z., Liu, J. y Qin, D. (2019). Sperm ultrastructure of *Pochazia shantungensis* (Chou y Lu) and *Ricania speculum* (Walker) (Hemiptera, Ricaniidae) with phylogenetic implications. *ZooKeys.*, 880, 43-59.
- Karakaya, G., Özyurt, N., Candan, S. y Suludere, Z. (2012). Structure of the male reproductive system in *Coreus marginatus* (L.) (Hemiptera: Coreidae). *Türk. J. Entomol.*, 36(2): 193-204.
- Kaur, H. y 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. y Patial, N. (2016). Internal male reproductive organs in five species of Heteroptera (Insecta: Hemiptera). *Indian J. Fund. App. Life Sci.*, 6(3): 30-35.
- Klimes, P., Borovanska, M., Płowman, N.S. y Leponce, M. (2018). How common is trophobiosis with hoppers (Hemiptera: Auchenorrhyncha) inside ant nests (Hymenoptera: Formicidae)? Novel interactions from New Guinea and a worldwide overview. *Myrmecol. News.*, 26: 31-45.
- Kubo-Irie, M., Nakazawa, M. y Mohri, H. (2003). Ultrastructure and function of long and short sperm in Cicadidae (Hemiptera). *J. Insect Physiol.*, 49: 983-991.
- Kumar, R. (1965). Aspects of the morphology of Coreoidea and their value in its higher classification. *Proc. R. Soc. Queensland.*, 76: 27-91.
- Lemos, W.P., Serrão, J.E., Ramalho, F.S., Zanuncio, J.C. y Lacerda, M.C. (2005). Effect of diet on male reproductive tract of *Podisus nigripinus* (Dallasi) (Heteroptera: Pentatomidae). *Braz. J. Biol.*, 65(1): 91-96.

- Li, H., Leavengood, J.M., Chapman, E.G., Burkhardt, D., Song, F., Jiang, P., Liu, J., Zhou, X. y Cai, W. (2017). Mitochondrial Phylogenomics of Hemiptera reveals adaptive innovations driving the diversification of true bugs. *Proc. R. Soc.*, 284: 2017-1223.
- Lima, M.A.P., Lino-Neto, J. y Campos, L.A.O. (2006). Sexual maturation in *Melipona mondury* males (Apidae: Meliponini). *Braz. J.Morphol. Sci.*, 23(3-4): 369-375.
- Lino-Neto, J., Dolder, H., Mancini K., Mercati, D. y Dallai, R. (2008). The short spermatodesm of *Arge pagana* (Hymenoptera: Symphyta). *Tissue Cell*, 40: 185-193.
- Marques, L.A. (1928). Cigarrinha nociva a várias espécies vegetais: biologia do membracídeo *Aethalium reticulatum* (L.). Instituto Biológico de Defesa Agrícola e Animal, Boletim., 6: 27p.
- Moreira, J., Zama, U. y 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, P.A., Araújo, V.A., Zama, U. y Lino-Neto, J. (2008). Morphology of male reproductive system in three species of Trypoxylon (Trypargilum) Richards (Hymenoptera: Crabronidae). *Neotrop.Entomol.*, 37(4): 429-435.
- Munhoz, I.L.A., Serrão, J.E.; Dias, G., Lino-Neto, J., Melo, A.L. y Araújo, V.A., 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.
- Oto, M.M., Sakakibara, A.M., Santana, M.J.S., Carvalho, A.J.A. y Coutinho, M.L. (2009). Espécies de Membracoidea (Insecta: Hemiptera) associadas a erva-de-passarinho *Struthantus marginatus* (Desr.) Blume (Loranthaceae) em Cruz das Almas, Bahia. *Magistra.*, 21: 219-221.
- Özyurt, N., Candan, S. y Suludere, Z. (2013). The morphology and histology of the male reproductive system in *Dolycoris baccarum* Linnaeus 1758 (Heteroptera: Pentatomidae) - Light and scanning electron microscope studies. *Micron.*, 44(1): 101-106.
- Özyurt, N., Candan, S. y Suludere, Z. (2014). Structure of male reproductive system and spermatogenesis of *Codophila varia* (Fabricius, 1787) (Heteroptera: Pentatomidae) by light and scanning electron microscopy. *J.Entomol. Res. Soc.*, 16: 101-110.
- ÖZYURT, N.; CANDAN, S. y SULUDERE, Z., 2015.- Ultrastructure of male reproductive system of *Eurydema ventrale* Kolenati 1846 (Heteroptera: Pentatomidae). *Microsc. Res. Techq.*, 78: 643-653.
- Parra, J.R.P. (2014). Biological Control in Brazil: An overview. *Sci.Agr.*, 71(5): 420-428.
- Pendergrast, J.G. (1957). Studies on the reproductive organs of the Heteroptera with a consideration of their bearing on classification. *Trans. Ent. Soc.Lond.*, 109: 1-63.
- Pires, E.M., Ferreira, P.S.F., Guedes, N.C. y Serrão, J.E. (2007). Morphology of the phytophagous bug *Platyscytus decempunctatus* (Carvalho) (Heteroptera: Miridae). *Neotrop. Entomol.*, 36(4): 510-513.
- Quicke, D.L.J., Ingram, S.N., Baillie, H.S. y Gaitens, P.V. (1992). Sperm structure and ultrastructure in the Hymenoptera (Insecta). *Zool. Scr.*, 21: 381-402.
- Raina, A.B.K., Kingam, T.B.G. y Giebultowicz, J.M. (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: 317-327.
- Rando, J.S.S. y Lima, C.B. (2010). Detecção de *Aethalium reticulatum* (L., 1717) (Hemiptera: Aethalionidae) em alfavaca-cravo (*Ocimum gratissimum* L.) e observações sobre sua ocorrência. *Rev. Bras.Plantas Med.*, 12: 239-242.
- Robertson, A. y Gibbs, A.J. (1937). Spermatogenesis and fertilization in *Philaenus spumarius* Fallen. *J.Trop. Med. Hyg.*, 40: 257-262.
- Santana, D.L.Q., Ferreira, C.A., Martins, E.G. y Silva, H.D. (2005). Ocorrência de *Aethalium reticulatum* (Linnaeus, 1767) (Hemiptera: Aethalionidae) em *Grevillea robusta*. *Boletim de Pesquisa Florestal.*, 50: 109-115.
- Schuh, R.T. y Slater, J.A. (1995). The bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera). Classification and natural history. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.
- Song, N., Liang, A.P. y Bu, C.P. (2012). A molecular phylogeny of Hemiptera inferred from mitochondrial genome sequences. *Plos One.*, 7: 48-77.
- Su, M., Dietrich, C.H., Zhang, Y.L. y Dai, W. (2014). Ultrastructure of the spermatozoa of *Psammotettix striatus* (Linnaeus) and *Exitianus nanus* (Distant) (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Cicadellidae, Deltocephalinae). *Arthropod Struct. Dev.*, 43: 559-570.
- Tian, R.G., Yuan, F. y Zhang, Y.L. (2006). Male reproductive system and spermatogenesis in Homoptera (Insecta, Hemiptera). *Entomotaxonomia.*, 28(4): 241-253.
- Uceli, L.F., Pirovani, V.D., Vicente, N.M.F., Pikart, T.G., Ferreira, P.S.F. y Serrão, J.E. (2011). Morphology of the reproductive and digestive tracts of *Adparapropa gabrieli* (Heteroptera: Miridae). *Int. J. Trop. Insect Sc.*, 31(4): 219-224.
- Urban, J.M. y Cryan, J.R. (2007). Evolution of the planthoppers (Insecta, Hemiptera, Fulgoroidea). *Mol.Phylogenet.Evol.*, 42: 556-572.
- Weirauch, C. y Schuh, R.T. (2011). Systematics and evolution of Heteroptera: 25 years of progress. *Annu. Rev. Entomol.*, 56: 487-510.
- Wheeler, D.E. y Krutzsch, P.H. (1992). Internal reproductive system in adult males of the genus *Camponotus* (Hymenoptera: Formicidae). *J.Morphol.*, 211: 307-317.
- Zhang, Z. (2011).- Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa.*, 3148: 1-237.