



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA – UNB
FACULDADE DE CIÊNCIAS DA SAÚDE – FS
ESPECIALIZAÇÃO EM ENTOMOLOGIA MÉDICA

SISTEMÁTICA, ECOLOGIA E IMPORTÂNCIA EPIDEMIOLÓGICA DE
Triatoma costalimai*, VETOR NEGLIGENCIADO DE *Trypanosoma cruzi

VINÍCIUS LIMA DE MIRANDA

BRASÍLIA-DF

2022

VINÍCIUS LIMA DE MIRANDA

**SISTEMÁTICA, ECOLOGIA E IMPORTÂNCIA EPIDEMIOLÓGICA DE
Triatoma costalimai, VETOR NEGLIGENCIADO DE *Trypanosoma cruzi***

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Curso de Especialização
em Entomologia Médica da Faculdade
de Ciências da Saúde, Universidade de
Brasília, como requisito final para
obtenção do título de Especialista em
Entomologia Médica.

Orientador: Dr. Fernando Abad-Franch

BRASÍLIA-DF

2022

Sumário

1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS	5
Objetivo geral	5
Objetivos específicos	5
3. MÉTODOS	5
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	7
4.1. Busca e seleção de documentos	7
4.2. Sistemática e evolução de <i>Triatoma costalimai</i>	7
4.2.1. Morfologia	8
4.2.2. Genética	12
4.2.2.1. Citogenética	12
4.2.2.2. Análises filogenéticas moleculares	12
4.3. Ecologia de <i>Triatoma costalimai</i>	15
4.3.1. Macroescala: biogeografia	15
4.3.2. Mesoescala: paisagens	17
4.3.3. Microescala: ecótopos e hospedeiros	19
4.3.3.1. Populações silvestres	19
4.3.3.2. Populações sinantrópicas	21
4.4. Importância epidemiológica de <i>Triatoma costalimai</i>	22
4.4.1. Distribuição geográfica	22
4.4.2. Sinantropismo	23
4.4.3. Bionomia	25
4.4.3.1. Infecção por <i>Trypanosoma cruzi</i>	25
4.4.3.2. Ciclo de vida, alimentação e potencial reprodutivo	26
5. CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS	27
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	30

Lista de figuras

Figura 1. <i>Triatoma costalimai</i> macho adulto	2
Figura 2. Resultados do procedimento de busca e seleção de documentos com informações sobre <i>Triatoma costalimai</i>	7
Figura 3. Distribuição de <i>Triatoma costalimai</i> no bioma Cerrado (forma amarela clara). Círculo amarelo: localidade tipo (Taguatinga, Tocantins [TO]); círculos vermelhos: outras populações a leste da calha do rio Tocantins: sudeste do TO, nordeste de Goiás (GO), oeste da Bahia (BA) e Minas Gerais (MG); círculos verdes: populações a oeste da calha do rio Tocantins: GO central. O círculo cinza corresponde ao único registro (pelo que sabemos, não confirmado) da espécie a oeste do rio Araguaia (Dom Aquino, Mato Grosso [MT]; cf. Ceccarelli, 2018; Ceccarelli et al., 2018). Neste mapa ilustrativo, a extensão do Cerrado e a localização de acidentes geográficos e localidades são aproximadas. Modificado e atualizado de Brito et al. (2017a)	16
Figura 4. A fitofisionomia do ‘Cerrado rupestre’. Parte superior: diagrama de perfil (de Ribeiro & Walter, 2008); parte inferior: exemplos de paisagens ocupadas por populações silvestres de <i>Triatoma costalimai</i> (de Machiner, 2012 e Vendrami, 2017).	18
Figura 5. Exemplos de ambientes peridomésticos ocupados por <i>Triatoma costalimai</i> . À esquerda, remanescente de ‘Cerrado rupestre’ nas proximidades de uma residência no sudeste do Tocantins; <i>T. costalimai</i> infectados por <i>Trypanosoma cruzi</i> foram coletados em afloramentos de rochas nesse remanescente (de Teves et al., 2019). À direita, rochas calcárias peridomésticas no nordeste de Goiás; colônias de <i>T.</i> <i>costalimai</i> são comuns nesse tipo de ambiente (de Machiner, 2012; ver também Machiner et al., 2012).	22

Lista de tabelas

Tabela 1. Perguntas de pesquisa e hipóteses associadas.....	3
Tabela 2. Principais hipóteses sobre a posição sistemática de <i>Triatoma costalimai</i>	8
Tabela 3. Padrões de identificação correta e confusão de <i>Triatoma costalimai</i>	10

RESUMO

A doença de Chagas é causada pelo protozoário *Trypanosoma cruzi*, que infecta 6–7 milhões de pessoas e é transmitido principalmente por insetos conhecidos como triatomíneos. Existem mais de 150 espécies de triatomíneos e todas podem transmitir *T. cruzi*. No entanto, os esforços de pesquisa e vigilância têm se concentrado nas poucas espécies mais fortemente associadas à transmissão “doméstica” do parasito; as (muitas) espécies consideradas “silvestres” têm sido, nesse sentido, negligenciadas. Este trabalho teve como objetivo realizar uma síntese do conhecimento sobre a sistemática, ecologia e importância epidemiológica de um desses ‘vetores negligenciados’ – *Triatoma costalimai*. Realizamos, usando argumentos de busca e critérios de inclusão/exclusão predefinidos, uma revisão compreensiva da literatura, incluindo 69 documentos com informações sobre *T. costalimai* e 47 documentos complementares. A evidência disponível sugere que *T. costalimai* e *T. jatai* formam um complexo independente (o ‘complexo costalimai’) dentro do ‘grupo pseudomaculata’ na ‘linhagem sul-americana’ de *Triatoma*. *Triatoma costalimai* é provavelmente endêmica do ‘Cerrado rupestre’ da bacia do alto Tocantins – incluindo a Serra Geral de Goiás e o Planalto Divisor Araguaia-Tocantins-Paraná. A espécie, verdadeiramente rupícola, ocupa afloramentos rochosos (de calcário e/ou arenito) em associação com roedores e lagartos. Os eventos de invasão e colonização de casas e anexos peridomésticos por *T. costalimai* são cada vez mais frequentes. A infecção natural por *T. cruzi* é comum, especialmente nos adultos, e o potencial reprodutivo da espécie é alto. Em conjunto, os dados disponíveis sugerem que *T. costalimai* pode transmitir a doença de Chagas humana no alto Tocantins. Os sistemas de vigilância devem considerar a espécie como um vetor potencialmente importante na escala local; a comunidade acadêmica deve ajudar a esclarecer (i) a bionomia e capacidade vetorial da espécie e (ii) as dinâmicas, ainda mal compreendidas, de invasão, infestação e reinfestação de casas e anexos por *T. costalimai*.

Palavras chave: Sistemática; Biogeografia; Ecologia; Cerrado; Triatominae; Doença de Chagas.

1. INTRODUÇÃO

A doença de Chagas é causada por *Trypanosoma cruzi*, um parasito unicelular flagelado transmitido primariamente por insetos conhecidos como triatomíneos (WHO, 2021). A doença tem duas fases: (1) aguda inicial, caracterizada pela presença de parasitos circulantes no sangue; embora os sintomas sejam frequentemente leves, a letalidade é de aproximadamente 1% (Bruneto et al., 2021); e (2) crônica, com formas assintomáticas (~70% dos pacientes) e sintomáticas cardíacas, digestivas ou mistas que causam mais de 9 mil mortes anuais (GBD, 2019; Rassi et al., 2010). Estimativas recentes sugerem que 6–7 milhões de pessoas são portadoras de *T. cruzi*, com uma taxa de incidência de mais de 150.000 novas infecções por ano (GBD, 2019). A Organização Mundial da Saúde (OMS) estima que 75–80% dos eventos de transmissão de *T. cruzi* para humanos são mediados por vetores (WHO, 2015).

A transmissão vetorial ‘clássica’ ocorre quando um triatomíneo infectado por *T. cruzi* defeca sobre a pele do hospedeiro e as formas infectantes do parasito, presentes nas fezes e urina do vetor, penetram pelo orifício da picada, por outras feridas ou através das mucosas (Rassi et al., 2010). A contaminação de alimentos por vetores infectados é o principal mecanismo envolvido na transmissão oral (Shikanai-Yasuda & Carvalho, 2012); eventos de transmissão congênita, acidental ou por transfusão sanguínea ou transplante de órgãos são menos comuns (Angheben et al., 2015; Rassi et al., 2010; WHO, 2015).

As mais de 150 espécies de triatomíneos conhecidas podem transmitir *T. cruzi* (Barrett, 1991; Monteiro et al., 2018). Apesar disso, a atenção da maioria dos estudos está voltada para as poucas espécies mais fortemente associadas à transmissão “doméstica” do parasito – *Triatoma infestans*, *Rhodnius prolixus*, *T. dimidiata* e, no Brasil, *Panstrongylus megistus*, *T. brasiliensis*, *T. sordida* ou *T. pseudomaculata* (WHO, 2002). Assim, podemos dizer que muitas espécies de triatomíneos são “vetores negligenciados” da doença de Chagas humana – que é, por sua vez, uma “doença negligenciada” (WHO, 2010).

Triatoma costalimai (ver Figura 1) é um exemplo típico de vetor negligenciado – uma espécie que pode transmitir *T. cruzi* em ambientes domésticos e peridomésticos, mas sobre a qual temos um conhecimento

limitado. Por exemplo, as relações sistemáticas/filogenéticas de *T. costalimai* não estão bem estabelecidas, e existem dúvidas sobre a sua distribuição – a imensa maioria dos registros de ocorrência provém do Cerrado, mas existem alguns sugerindo que poderia se estender até a Bolívia (Justi et al., 2014; Monteiro et al., 2018). No Cerrado, *T. costalimai* ocupa afloramentos rochosos, mas existe a possibilidade de que, como muitas outras espécies de *Triatoma*, utilize habitats alternativos (Abad-Franch & Gurgel-Gonçalves, 2021). Embora existam registros de infestação de casas e estruturas peridomésticas, os ecótopos e hospedeiros das populações sinantrópicas da espécie permanecem mal caracterizados, e a frequência de infecção por *T. cruzi* parece ser muito variável (Brito et al., 2017a). Estas incertezas sobre a sistemática/evolução, distribuição geográfica, ecologia, capacidade de infestação de casas e anexos peridomésticos e infecção por *T. cruzi* de *T. costalimai* dificultam a avaliação da importância epidemiológica da espécie.



Figura 1. *Triatoma costalimai* macho adulto.

Para contribuir a resolver as incertezas brevemente delineadas acima, neste trabalho avaliamos de forma crítica e sintetizamos a evidência disponível sobre a sistemática, evolução, ecologia e importância epidemiológica de *T. costalimai* (Tabela 1).

Tabela 1. Perguntas de pesquisa e hipóteses associadas.

Área	Pergunta	Hipóteses
Sistemática (ver também Tabela 2)	Qual é a posição sistemática e quais são as relações filogenéticas de <i>Triatoma costalimai</i> dentro do gênero <i>Triatoma</i> ?	1. <i>T. costalimai</i> pertence ao ‘complexo infestans’ 2. <i>T. costalimai</i> pertence ao ‘subcomplexo matogrossensis’ 3. <i>T. costalimai</i> pertence ao ‘grupo pseudomaculata’ e, dentro dele, ao ‘complexo pseudomaculata’ ou a um complexo próprio (junto com <i>T. jatai</i>)
Ecologia	Quais são as principais características ecológicas de <i>Triatoma costalimai</i> ?	<u>Macroescala</u> (regiões biogeográficas) 1. <i>T. costalimai</i> é um endemismo local da bacia do alto Tocantins dentro do Cerrado 2. <i>T. costalimai</i> tem distribuição ampla no Cerrado e pode até ultrapassar os limites ocidentais desse bioma <u>Mesoescala</u> (paisagens) 1. <i>T. costalimai</i> ocorre especificamente em áreas de Cerrado com afloramentos rochosos (o chamado ‘Cerrado rupestre’) 2. <i>T. costalimai</i> ocorre também em áreas sem afloramentos rochosos, onde pode usar ecótopos alternativos – como, por exemplo, árvores ou palmeiras <u>Microescala</u> (ecótopos e hospedeiros) 1. <i>T. costalimai</i> é uma espécie rupícola que ocorre em ecótopos minerais (rochas, pedras, tijolos etc.), mas não em ecótopos vegetais (árvores, madeiras etc.) 2. <i>T. costalimai</i> seleciona ecótopos ocupados por roedores e/ou lagartos (seus hospedeiros naturais), independentemente da estrutura física desses ecótopos 3. Nos espaços domésticos e peridomésticos, as ações de controle químico são o determinante principal da ocorrência e abundância de <i>T. costalimai</i>

(Continua na página seguinte)

Tabela 1 (cont.). Perguntas de pesquisa e hipóteses associadas.

Área	Pergunta	Hipóteses
Importância epidemiológica	Qual é a importância epidemiológica de <i>Triatoma costalimai</i> ?	1. <i>T. costalimai</i> tem pouca importância epidemiológica i. Distribuição: <i>T. costalimai</i> é uma espécie de distribuição geográfica muito restrita ii. Sinantropismo: <i>T. costalimai</i> raramente invade e/ou coloniza ambientes domésticos e/ou peridomésticos iii. Bionomia: <i>T. costalimai</i> raramente está infectada com <i>T. cruzi</i>; tem um potencial reprodutivo baixo; se alimenta frequentemente em animais silvestres (e não de humanos); tem um tempo de alimentação-defecação longo; e tem uma baixa capacidade de produzir tripomastigotas metacíclicos 2. <i>T. costalimai</i> é um vetor potencialmente importante na escala local i. Distribuição: <i>T. costalimai</i> tem uma distribuição ampla dentro da bacia do alto Tocantins ii. Sinantropismo: <i>T. costalimai</i> invade e/ou coloniza ambientes domésticos e/ou peridomésticos com frequência iii. Bionomia: <i>T. costalimai</i> está frequentemente infectada com <i>T. cruzi</i>; tem um alto potencial reprodutivo; se alimenta frequentemente em humanos; tem um tempo de alimentação-defecação curto; e tem uma alta capacidade de produzir tripomastigotas metacíclicos

2. OBJETIVOS

Objetivo geral

- Avaliar e sintetizar o conhecimento atual sobre *Triatoma costalimai*.

Objetivos específicos

- Avaliar o suporte das evidências disponíveis para cada uma das hipóteses delineadas na Tabela 1 sobre:
 - A sistemática de *T. costalimai* (ver também Tabela 2);
 - A ecologia de *T. costalimai* nas escalas macro, meso e micro;
 - A importância epidemiológica de *T. costalimai*.

3. MÉTODOS

Realizamos uma revisão abrangente da literatura, incluindo artigos publicados em revistas científicas indexadas e “literatura cinza”. A estratégia de busca e seleção de documentos pode ser resumida assim:

- a) Bases bibliográficas: PubMed/MEDLINE, ProQuest, Europe PMC, Web of Knowledge, Scopus, Google Scholar, LILACS, SciELO, Biblioteca Virtual de Salud, Microsoft Academic, DOAJ, Embase, BibTri e repositórios de teses e dissertações.
- b) Argumentos de busca: recuperamos inicialmente os documentos que continham a expressão “*Triatoma costalimai*” em qualquer lugar do texto.
- c) Documentos adicionais: consideramos também (1) as referências bibliográficas dos documentos revisados, (2) os documentos que citaram cada um dos documentos revisados e (3) outras publicações conhecidas pelos revisores com informação sobre *T. costalimai*.
- d) CrITÉrios de inclusão/exclusão: consideramos documentos (revisados por pares ou não) publicados até fevereiro de 2022 em Português, Inglês, Espanhol ou FrancÊs. Incluímos todos os documentos (1) com a expressão “*Triatoma costalimai*” no título, resumo ou lista de palavras-chave ou (2) com alguma informação sobre a evolução, sistemática, ecologia ou importância epidemiológica da espécie *T. costalimai*. Documentos que não cumpriram estes critérios foram excluídos.

e) Procedimentos:

- i. Eliminação de documentos duplicados
- ii. Leitura sequencial de títulos, resumos e textos completos: em cada etapa, aplicação dos critérios de inclusão/exclusão e exclusão dos documentos claramente não relevantes
- iii. Leitura crítica dos documentos incluídos na lista final; para cada um deles, extração da informação disponível sobre:
 - a. Sistemática de *T. costalimai*
 1. Posição sistemática: clados, grupos, complexos, etc.
 2. Filogenia: relações evolutivas com outras espécies
 - b. Ecologia de *T. costalimai*
 1. Macroescala: distribuição e biogeografia
 2. Mesoescala: tipos de paisagens
 3. Microescala: ecótopos/microhabitats – características gerais, estrutura, hospedeiros etc.; no caso das populações domésticas/peridomésticas, efeitos das intervenções de controle
 - c. Importância epidemiológica de *T. costalimai*
 1. Distribuição geográfica
 2. Sinantropismo: invasão e infestação (casas e peridomicílios), densidade das colônias, etc.
 3. Preferências alimentares
 4. Bionomia (infecção por *T. cruzi*, ciclo de vida e potencial reprodutivo, metaciclogênese, tempo alimentação-defecação etc.)

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Busca e seleção de documentos

A Figura 2 resume os resultados do procedimento de busca e seleção de documentos. Um total de 69 documentos com informação sobre *T. costalimai* foi incluído na revisão final – para a qual consideramos também 47 documentos complementares sobre, por exemplo, a geologia, solos, flora, fauna, ecologia geral ou alterações ambientais antrópicas do Cerrado.

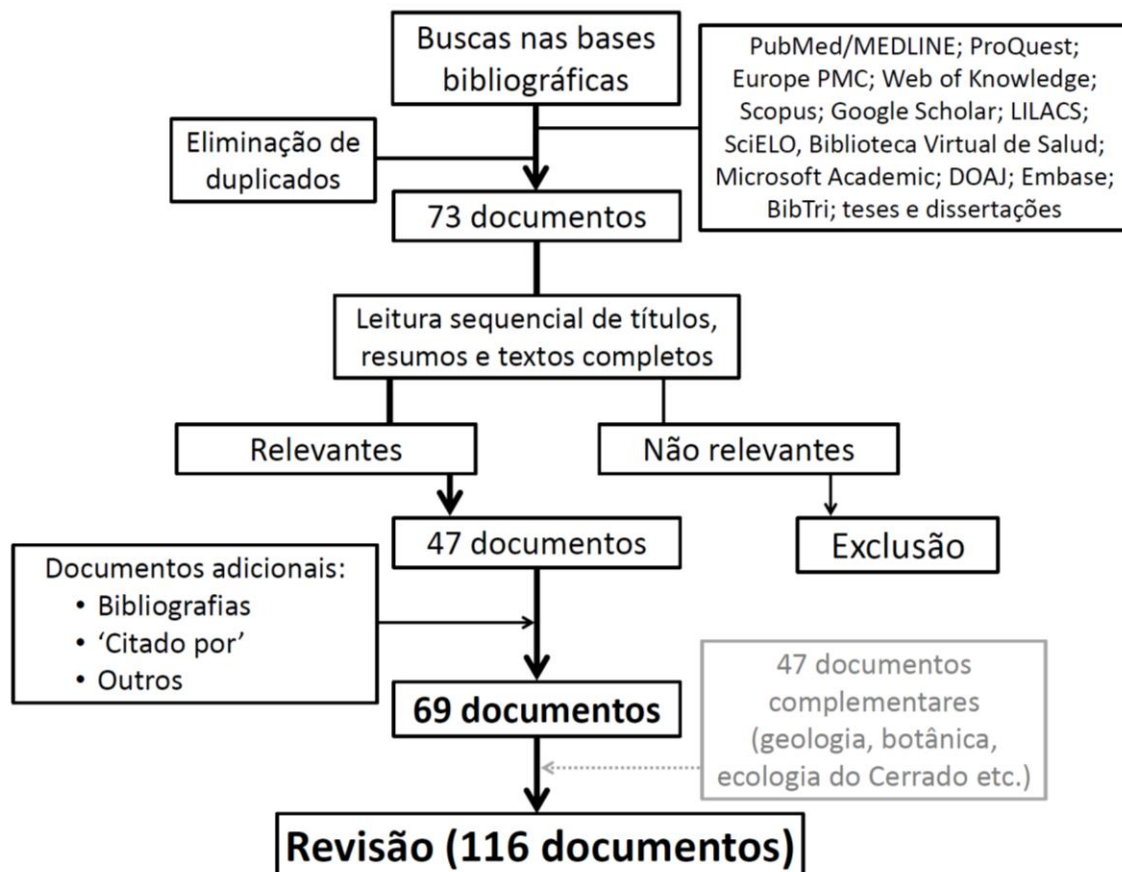


Figura 2. Resultados do procedimento de busca e seleção de documentos com informações sobre *Triatoma costalimai*.

4.2. Sistemática e evolução de *Triatoma costalimai*

Usando como guia as perguntas e hipóteses descritas nas Tabelas 1 e 2, nas seguintes seções apresentaremos e discutiremos as evidências disponíveis sobre a posição sistemática e as relações evolutivas de *T. costalimai* dentro do gênero *Triatoma*. Destacamos que *T. costalimai* não foi incluída em nenhum dos 10 'complexos específicos' de *Triatoma* propostos na revisão de Carcavallo et al. (2000).

Tabela 2. Principais hipóteses sobre a posição sistemática de *Triatoma costalimai*.

Autores (ano)	Classificação hierárquica	Espécies no último nível hierárquico
Lent & Wygodzinsky (1979)	• ‘Grupo rubrofasciata’ ▫ ‘Subgrupo infestans’ - ‘Complexo infestans’	<i>T. infestans</i> , <i>T. arthurneivai</i> , <i>T. brasiliensis</i> , <i>T. costalimai</i> , <i>T. delpontei</i> , <i>T. guasayana</i> , <i>T. lenti</i> , <i>T. maculata</i> , <i>T. matogrossensis</i> , <i>T. melanocephala</i> , <i>T. patagonica</i> , <i>T. petrocchiai</i> , <i>T. platensis</i> , <i>T. pseudomaculata</i> , <i>T. rubrovaria</i> , <i>T. sordida</i> , <i>T. tibiamaculata</i> , <i>T. vitticeps</i> , <i>T. williami</i> , <i>T. wygodzinskyi</i>
Schofield & Galvão (2009)	• ‘Grupo infestans’ ▫ ‘Complexo infestans’ - ‘Subcomplexo matogrossensis’	<i>T. matogrossensis</i> , <i>T. baratai</i> , <i>T. costalimai</i> , <i>T. deaneorum</i> , <i>T. guazu</i> , <i>T. jurbergi</i> , <i>T. vandae</i> , <i>T. williami</i>
Monteiro et al. (2018)	• ‘Linhagem sul-americana’ ▫ ‘Clado sordida’ • ‘Grupo pseudomaculata’ - ‘Complexo pseudomaculata’ - ‘Complexo costalimai’?	<i>T. pseudomaculata</i> , <i>T. baratai</i> , <i>T. arthurneivai</i> , <i>T. deaneorum</i> , <i>T. guazu</i> , <i>T. williami</i> , <i>T. wygodzinskyi</i> <i>T. costalimai</i> , <i>T. jatai</i>

4.2.1. Morfologia

Triatoma costalimai foi descrita por Verano & Galvão em 1959; os adultos são insetos de coloração geral muito escura (marrom-preto), apenas com pequenas marcas alaranjadas ou avermelhadas no pescoço, no cório e nas bordas externas do conexivo (Figura 1). Embora exista evidência de variação intraespecífica (Vendrami, 2017; Vendrami et al., 2021), as características cromáticas gerais diferenciam *T. costalimai* da sua espécie irmã, *T. jatai*, e de outras espécies consideradas próximas (Gonçalves et al., 2013; Lent & Wygodzinsky, 1979). Lent & Wygodzinsky (1979) sugeriram, com cautela, que *T. costalimai* possivelmente pertencesse ao ‘complexo infestans’ de espécies sul-americanas (Tabela 2). Este agrupamento foi realizado com base na “coesão biogeográfica” (as espécies do ‘complexo infestans’ só ocorrem na América do Sul) e nas semelhanças de alguns caracteres morfológicos e cromáticos. Por exemplo, as suturas intersegmentares do conexivo são escuras nos adultos de todas as espécies do complexo (Lent & Wygodzinsky, 1979); essa, contudo, parece ser uma característica comum às espécies (incluindo algumas filogeneticamente muito distantes) da ‘linhagem sul-americana’ de Monteiro et al. (2018).

Aos critérios de semelhança morfológica e “coesão biogeográfica”, Schofield & Galvão (2009) adicionaram comparações genéticas (ver mais abaixo) para sugerir que *T. costalimai* pertence a um ‘subcomplexo matogrossensis’ formado por 8 espécies (Tabela 2). Contudo, esse agrupamento parece contradizer os resultados de estudos moleculares (discutidos por Schofield & Galvão, 2009) que sugerem, p.ex., que *T. sordida* é mais próxima de *T. jurbergi* ou *T. matogrossensis* do que *T. costalimai* é de qualquer uma dessas duas espécies (Hypsa et al., 2002; ver abaixo). De fato, Schofield & Galvão (2009) apresentam (na Figura 2 do artigo; p. 95) uma reanálise dos dados de Hypsa et al. (2002) que reforça a ideia de que *T. costalimai* não pertence ao ‘subcomplexo matogrossensis’. Indiretamente, portanto, estes resultados mostram como as considerações genéricas sobre “semelhança morfológica” ou “coesão biogeográfica” podem confundir a avaliação das relações sistemáticas de *T. costalimai* – e provavelmente, em geral, dos Triatominae (Monteiro et al., 2018).

Quatro estudos recentes avaliaram as probabilidades de identificação correta, usando diferentes métodos, de diversas espécies de Triatominae incluindo *T. costalimai* (Gurgel-Gonçalves et al., 2017, 2021; Khalighifar et al., 2019; Abdelghani et al., 2021). Os resultados sugerem que, em geral, *T. costalimai* não é uma espécie nem particularmente difícil nem particularmente fácil de identificar – quase 90% de mais de 290 identificações foram corretas, enquanto que as probabilidades médias (para as espécies incluídas em cada estudo) oscilaram entre ~80% e ~90–96% (Gurgel-Gonçalves et al., 2017, 2021; Khalighifar et al., 2019; Abdelghani et al., 2021). A Tabela 3 mostra os padrões de identificação e confusão de *T. costalimai* reportados até o momento – incluindo identificações incorretas de *T. costalimai* como outra espécie e identificações incorretas de outras espécies como *T. costalimai* (Gurgel-Gonçalves et al., 2017, 2021; Khalighifar et al., 2019). Estes dados, embora limitados, mostram que *T. costalimai* foi confundida com espécies de diversos ‘complexos’, ‘grupos’ e linhagens; contudo, as confusões foram mais comuns em relação com as espécies do ‘grupo pseudomaculata’ (*T. jatai*, *T. guazu*, *T. williamsi* e *T. arthurneivai*) do que com espécies de outros ‘complexos’, como o ‘complexo sordida’ (incluindo *T. matogrossensis*) ou o ‘complexo rubrovaria’ (ver Tabelas 2 e 3 e Monteiro et al., 2018).

Tabela 3. Padrões de identificação correta e confusão de *Triatoma costalimai*.

Método	Expertise	Espécie verdadeira	Identificação*														
			Tcos	Tjat	Tgua	Twil	Tmat	Tvan	Trub	Tcar	Tlen	Tpal	Trec	Tpro	Tpug	Dmax	Rnas
Chave impressa ¹	Alta	<i>Triatoma costalimai</i>	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Baixa	<i>T. costalimai</i>	2	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-
TRIATODEX ¹	Alta	<i>T. costalimai</i>	11	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-
	Baixa	<i>T. costalimai</i>	8	2	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	-	-
Redes neurais artificiais ²	NA	<i>T. costalimai</i>	58	-	2	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1
		<i>T. guazu</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		<i>T. sordida</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		<i>T. rubrovaria</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		<i>T. carcavalloei</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Redes neurais profundas ³	NA	<i>T. costalimai</i>	57	-	1	1	2	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-
		<i>T. guazu</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		<i>T. williami</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		<i>T. arthurneivai</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		<i>T. matogrossensis</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		<i>T. lenti</i>	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		<i>T. tibiamaculata</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

*Número de espécimes identificados como: branco, espécies do possível 'complexo costalimai' (Tcos, *Triatoma costalimai*; Tjat, *T. jatai*); azul, espécies do 'complexo pseudomaculata' (Tgua, *T. guazu*; Twil, *T. williami*); laranja, espécies do 'complexo sordida' (Tmat, *T. matogrossensis*; Tvan, *T. vandae*); verde, espécies do 'complexo rubrovaria' (Trub, *T. rubrovaria*; Tcar, *T. carcavalloei*); rosa, espécie do 'complexo brasiliensis' (Tlen, *T. lenti*); cinza, outras espécies filogeneticamente mais distantes (Tpal, *T. pallidipennis*; Trec, *T. recurva*; Tpro, *T. protracta*; Tpug, *T. pugasi*; Dmax, *Dipetalogaster maxima*; Rnas, *Rhodnius nasutus*); 'complexos' específicos segundo Monteiro et al. (2018) (ver Tabela 2)

¹Dados de Gurgel-Gonçalves et al. (2021): voluntários com e sem expertise na identificação de triatomíneos usaram a chave impressa de Galvão & Dale (2015) e o aplicativo TRIATODEX; ²dados de Gurgel-Gonçalves et al. (2017), que usaram redes neurais artificiais (*artificial neural networks*); ³dados de Khalighifar et al. (2019), que usaram redes neurais profundas (*deep neural networks*)

NA, não se aplica

Alguns trabalhos avaliaram de forma mais detalhada a morfologia de *T. costalimai* e outras espécies do gênero *Triatoma*. Por exemplo, Lent & Juberg (1980) mostraram algumas semelhanças entre a genitália masculina de *T. costalimai* e *T. arthurneivai*, mas também de *T. costalimai* e *T. matogrossensis*; Gonçalves et al. (2013) identificaram algumas diferenças na genitália masculina de *T. jatai* e *T. costalimai*, mas não realizaram comparações com outras espécies. Um estudo recente mostrou que algumas estruturas da genitália externa feminina permitem diferenciar *T. costalimai*, *T. jatai* e *T. williami* – mas, de novo, os achados não foram colocados em um contexto sistemático mais amplo (Teves et al., 2020). Obara et al. (2007a) estudaram a estrutura do escutelo e reportaram semelhanças entre *T. costalimai*, *T. matogrossensis* e *T. vandae*, mas também entre *T. costalimai*, *T. delpontei* e *T. sherlocki*. Portanto, o estudo das estruturas da genitália externa e do escutelo não tem produzido, até o momento, evidências consistentes que ajudem a determinar a posição sistemática de *T. costalimai*. Raigorodski et al. (2011) descreveram detalhadamente a morfologia das ninfas de *T. costalimai*, e Santos (2019) realizou uma análise comparativa preliminar com *T. jatai*. Até o momento, contudo, os resultados de estudos descritivos como estes (Rosseto et al., 2021 apresentam uma lista atualizada) não foram colocados na perspectiva evolutiva/filogenética que seria necessária para avaliar as relações sistemáticas entre *T. costalimai* e as outras espécies do gênero *Triatoma*.

A morfologia dos ovos de *T. costalimai* foi estudada por Obara et al. (2007b), Raigorodski et al. (2011) e Müller (2013). Os ovos de *T. costalimai* têm o padrão morfológico geral descrito para as demais espécies do gênero *Triatoma*, incluindo *T. tibiamaculata* (filogeneticamente próxima do gênero *Panstrongylus*), *T. breyeri* (filogeneticamente próxima de *Mepraia*), *T. sherlocki* ('complexo brasiliensis'), *T. matogrossensis* ('complexo sordida'), *T. williami* ('complexo pseudomaculata') e *T. jatai* (espécie irmã de *T. costalimai*) (Obara et al., 2007b; Müller, 2013). De fato, os ovos de *T. costalimai* têm 'células' exocoriais geralmente hexagonais e sem ornamentações complexas – duas características compartilhadas pelas espécies filogeneticamente mais distantes incluídas nas comparações (*T. tibiamaculata* e *T. breyeri*) e por diversas espécies de *Panstrongylus* (Obara et al., 2007b). É interessante notar que Raigorodski et al. (2011) descrevem as 'células' do exocorio de *T. costalimai*

como “pentagonais na sua maioria”, sugerindo que existe variação intraespecífica nesse caractere morfológico; segundo Müller (2013), ~60% das ‘células’ exocoriais dos ovos de *T. costalimai* são hexagonais, ~30% pentagonais e ~10% quadrangulares ou heptagonais. Müller (2013) também descreveu diferenças na ornamentação das ‘células’ exocoriais de *T. costalimai* e *T. jatai*, e concluiu que, considerando somente esse caractere morfológico, os ovos de *T. jatai* são mais parecidos com os de *T. matogrossensis* do que com os de *T. costalimai*. A evidência disponível nestes estudos, portanto, não permite realizar inferências firmes sobre a posição sistemática de *T. costalimai*.

4.2.2. Genética

4.2.2.1. *Citogenética*. O complemento cromossômico diploide de *T. costalimai* (20 autossomas + 2 cromossomos sexuais) é o mais comum entre as espécies da ‘linhagem sul-americana’ de *Triatoma*; o mesmo complemento ($2n = 20A + XX/XY$) ocorre em táxons filogeneticamente distantes, incluindo os Rhodniini e espécies de *Triatoma*, *Paratriatoma*, *Dipetalogaster* e *Panstrongylus* nas linhagens ‘dispar’ e ‘norte-americana’ (Alevi et al., 2015; Panzera et al., 2021). O complemento cromossômico, portanto, não fornece informação sobre a sistemática de *T. costalimai*. A localização dos agrupamentos de DNA ribossômico (rDNA) nos cromossomos é mais informativa – embora seja a mesma na maioria de espécies sul-americanas de *Triatoma* (e em espécies de outros grupos, como *Paratriatoma*; ver de Paiva et al., 2021 e Panzera et al., 2021), a localização do rDNA em um par autossômico sugere fortemente que *T. costalimai* e *T. jatai* são mais próximas de *T. pseudomaculata* e espécies afins (*T. arthurneivai*, *T. wygodzinskyi*, *T. baratai*, *T. deaneorum*, *T. guazu* e *T. williami*) do que de *T. matogrossensis* e espécies afins (*T. sordida*, *T. rosai*, *T. garciabesi*, *T. jurbergi* e *T. vanda*), cujo rDNA se localiza nos cromossomos sexuais (Panzera et al., 2021; Pita et al., 2016).

4.2.2.2. *Análises filogenéticas moleculares*. Os resultados dos trabalhos discutidos nas seções anteriores ilustram as limitações dos caracteres morfológicos e citogenéticos nas tentativas de definir a posição sistemática e as relações evolutivas de *T. costalimai*. Esse tipo de dificuldades foi encontrado no estudo de outros grupos de Triatominae; desde o final da década de 1990, a disponibilidade de ferramentas moleculares com resolução cada vez maior tem aberto novos caminhos para o estudo da sistemática e evolução destes vetores

(Abad-Franch & Monteiro, 2005). Nesta seção discutiremos a evidência molecular disponível até o momento sobre a posição filogenética de *T. costalimai* e sua possível inclusão em algum 'complexo específico'.

Hypsa et al. (2002) foram os primeiros a incluir *T. costalimai* (1 espécime de origem não especificada) em uma análise filogenética molecular. Usando ~500 pares de bases da fração 16S do DNA ribossômico (rDNA) mitocondrial e análises de máxima parcimônia (MP) e distância genética, Hypsa et al. (2002) sugerem que *T. costalimai* provavelmente é basal aos clados ((*T. guazu*, *T. williami*), (*T. arthurneivai*, *T. pseudomaculata*), (*T. jubergi*, (*T. garciabesi*, *T. matogrossensis*, *T. sordida*))) – mas, também provavelmente, não *pertence* a nenhum deles (Hypsa et al., 2002). Estes resultados preliminares têm recebido, em geral, suporte da maioria de estudos posteriores, incluindo os que usaram DNA mitocondrial e nuclear e os que adicionaram sequências de diferentes genes e espécimes; ainda existem, contudo, incertezas importantes – relacionadas com a disponibilidade de sequências de poucos *loci*, com as abordagens analíticas utilizadas e, em alguns casos, como veremos, com a origem e identidade taxonômica de alguns espécimes.

Sainz et al. (2004), por exemplo, usaram espécimes de uma colônia fundada com material de Goiás e sequências de 12S + 16S rDNA; *T. costalimai* foi recuperada como provavelmente basal, embora com suporte relativamente fraco, aos clados ((*T. guazu*, *T. williami*), ((*T. garciabesi*, *T. matogrossensis*), *T. sordida*)). de Paula et al. (2005) incluíram a sequência de 16S rDNA de *T. costalimai* determinada por Hypsa et al. (2002) em suas análises de MP e recuperaram, de novo com suporte baixo, o clado (*T. costalimai*, (*T. arthurneivai*, *T. pseudomaculata*)), com claras diferenças entre *T. costalimai* e *T. matogrossensis* e espécies afins (de Paula et al., 2005). A reanálise (usando máxima verossimilhança, ML) dos mesmos dados (Hypsa et al., 2002) apresentada por Schofield & Galvão (2009), contudo, não parece oferecer suporte para a hipótese de uma relação particularmente estreita entre *T. costalimai* e o par *T. arthurneivai*-*T. pseudomaculata*.

As análises Bayesianas de Gardim et al. (2013) incluíram espécimes de *T. costalimai* do Tocantins e sequências de dois genes mitocondriais codificadores de proteínas (*cytb* e *COI*); embora os resultados não sejam muito informativos, com árvores de resolução baixa (e suporte fraco para muitos

nodos), *T. costalimai* tende a aparecer como um táxon relativamente isolado – e tão próximo de *T. matogrossensis* e espécies afins quanto de espécies filogeneticamente distantes como, por exemplo, *T. infestans*, *T. brasiliensis* ou *T. juazeirensis* (Gardim et al., 2013). Uns anos mais tarde, o mesmo grupo publicou um estudo (Teves et al., 2016) baseado em sequências de 16S e COI (incluindo *T. costalimai* do Tocantins e, pela primeira vez, *T. jatai*) e análises Bayesianas; neste caso, a árvore filogenética tem melhor resolução, e recupera um clado (com bom suporte) (*T. costalimai*, *T. jatai*) em uma politomia com mais 3 clados, cada um deles bem suportado (Teves et al., 2016):

- (*T. wiliami*, *T. guazu*)
- ((*T. matogrossensis*, *T. vandae*), (*T. sordida*, *T. guasayana*))
- (*T. circummaculata*, (*T. rubrovaria*, *T. carcavalloï*))

Justi et al. (2014; 2016) ampliaram a amostragem taxonômica (sem incluir *T. jatai*) e integraram dados de genes mitocondriais e nucleares em uma série de análises filogenéticas Bayesianas; infelizmente, um exame detalhado (i) dos metadados associados com os espécimes de *T. costalimai* e (ii) da posição desses espécimes nas árvores filogenéticas deixa dúvidas sobre como interpretar os resultados. Primeiro, um espécime identificado como “*T. costalimai*” é descrito como coletado em “Chiquitania, Cochabamba, Bolívia” (Tabela 1 de Justi et al., 2014); além do fato de que a região boliviana da Chiquitania não inclui território do Departamento de Cochabamba, este espécime (com a etiqueta “T_costalimai_42”) é geneticamente muito diferente de outro, descrito como coletado em “Posse, GO, Brazil” e etiquetado “T_costalimai_35” (Justi et al., 2014, 2016). Uma análise posterior sugere, de fato, que a distância entre as sequências de 16S rDNA de “T_costalimai_42” e *T. costalimai* coletados em Goiás, Tocantins e Bahia e cuidadosamente identificados e etiquetados é maior do que a distância entre esses espécimes de *T. costalimai* e sua espécie irmã, *T. jatai* (Vendrami, 2017; Vendrami et al., 2021). Para confundir ainda mais a situação, a Figura 1 de Justi et al. (2016) mostra um espécime etiquetado como “*Triatoma costalimai*” na posição que, na Figura 1 de Justi et al. (2014) e nas figuras suplementares de Justi et al. (2014, 2016), ocupa um espécime etiquetado como “*Triatoma_sp_50*” – a posição basal ao clado que inclui *T. rubrovaria*, *T. circummaculata* e *T. carcavalloï*. É difícil, portanto, avaliar estas evidências com confiança.

Mais recentemente, Kieran et al. (2021) combinaram sequências de “T_costalimai_35” (16S, acesso GenBank KC248997.1; 18S, GenBank KC249101.1) e “T_costalimai_42” (28S, GenBank KC249149.1), além de sequências de *T. jatai*, nas suas análises (ML/Bayes), e recuperaram um clado (*T. costalimai*, *T. jatai*) relativamente bem suportado e basal a um clado com pouca resolução interna contendo espécies como *T. pseudomaculata* e *T. matogrossensis* (Kieran et al., 2021). Como uma nota de cautela, registramos que este último clado inclui, também, um membro conhecido do ‘complexo brasiliensis’, *T. petrocchiai* (Monteiro et al., 2018).

Em um trabalho recente, Monteiro et al. (2018) sugeriram que *T. costalimai* e *T. jatai* formam um grupo coeso e diferenciado que provavelmente compartilha um ancestral comum mais recente com *T. pseudomaculata*, *T. arthurneivai*, *T. wygodzinskyi*, *T. deaneorum*, *T. williami*, *T. baratai* e *T. guazu*, que formam o ‘grupo pseudomaculata’ dentro do ‘clado sordida’ de espécies da ‘linhagem sul-americana’ de Triatomini (Tabela 2). A nossa revisão da evidência disponível (morfológica, citogenética e molecular) aponta, de fato, na direção de que *T. costalimai* e *T. jatai* podem ser consideradas como um complexo específico independente dentro do ‘grupo pseudomaculata’.

4.3. Ecologia de *Triatoma costalimai*

4.3.1. Macroescala: biogeografia

Triatoma costalimai foi descrita a partir de material coletado no município de Taguatinga, no sudeste do estado do Tocantins (Verano & Galvão, 1958). Desde então, os registros confirmados se concentram na bacia do alto Tocantins a leste do Araguaia, nos estados de Tocantins, Goiás e Bahia; o único registro (pelo que sabemos, não confirmado) a oeste do Araguaia parece corresponder à localidade de Dom Aquino, no Mato Grosso (ver Gurgel-Gonçalves et al., 2012a, b; Leite, 2013; Brito et al., 2017a; Ceccarelli, 2018; Ceccarelli et al., 2018). Souza et al. (2014) e Vendrami (2017) estenderam os registros de *T. costalimai* para Cerrado do norte de Minas Gerais, na encosta oriental das serras que separam as bacias do Tocantins (a oeste) e do São Francisco (a leste) (Figura 3) (ver também Brito et al., 2021). Como discutido acima, um espécime identificado como “*T. costalimai*” foi aparentemente coletado na Bolívia, centenas de quilômetros a oeste do Araguaia e fora dos limites do Cerrado, mas existem importantes dúvidas sobre a sua identidade

taxonômica – e também sobre o local exato de coleta (ver acima e Justi et al., 2014, 2016; Vendrami, 2017; Vendrami et al., 2021).

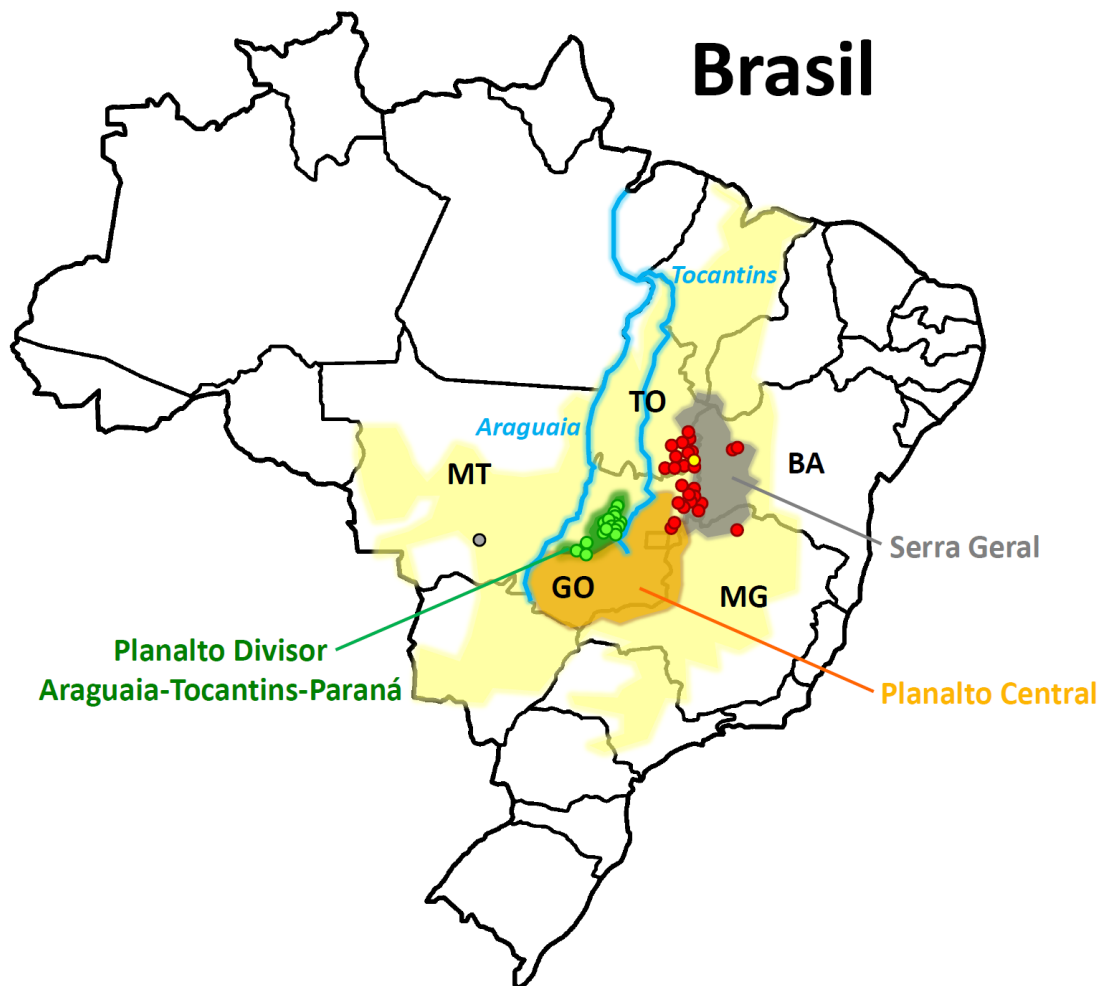


Figura 3. Distribuição de *Triatoma costalimai* no bioma Cerrado (forma amarela clara). Círculo amarelo: localidade tipo (Taguatinga, Tocantins [TO]); círculos vermelhos: outras populações a leste da calha do rio Tocantins: sudeste do TO, nordeste de Goiás (GO), oeste da Bahia (BA) e Minas Gerais (MG); círculos verdes: populações a oeste da calha do rio Tocantins: GO central. O círculo cinza corresponde ao único registro (pelo que sabemos, não confirmado) da espécie a oeste do rio Araguaia (Dom Aquino, Mato Grosso [MT]; cf. Ceccarelli, 2018; Ceccarelli et al., 2018). Neste mapa ilustrativo, a extensão do Cerrado e a localização de acidentes geográficos e localidades são aproximadas. Modificado e atualizado de Brito et al. (2017a).

O padrão de diferenças fenotípicas e genéticas entre espécimes coletados a oeste (Goiás central) e leste da calha do Tocantins (nordeste de Goiás e oeste da Bahia; Figura 3) também sugere a necessidade de avaliar cuidadosamente o status taxonômico de algumas populações geográficas de *T. costalimai* dentro da área central de distribuição da espécie no Cerrado

(Vendrami, 2017; Vendrami et al., 2021). De fato, as observações (muito preliminares) de Vendrami (2017) indicam que os espécimes de Minas Gerais poderiam ser mais próximos, em termos de fenótipo e genótipo, dos espécimes da região central de Goiás do que dos espécimes do nordeste de Goiás e do oeste da Bahia (ver Figura 3).

Apesar destas (muitas) incertezas, a evidência disponível sugere, quando avaliada em conjunto, que *T. costalimai* é muito provavelmente uma espécie endêmica do Cerrado que cobre a bacia do alto Tocantins (a leste do Araguaia) e as serras e planaltos que delimitam essa bacia (a Serra Geral de Goiás e os Planaltos Central e Divisor Araguaia-Tocantins-Paraná) (Figura 3). Os fatores que limitam a distribuição da espécie em direção norte não parecem tão evidentes (Figura 3) e não foram ainda investigados; nas seções seguintes sugeriremos e discutiremos algumas possibilidades. *Triatoma costalimai* é, portanto, uma espécie com uma distribuição relativamente restrita dentro do bioma Cerrado (Gurgel-Gonçalves et al., 2012a, b; Leite, 2013; Pereira et al., 2013; Souza et al., 2014; Brito et al., 2017a, 2021; Vendrami, 2017; Ceccarelli, 2018; Ceccarelli et al., 2018; Monteiro et al., 2018; Vendrami et al., 2021).

4.3.2. Mesoescala: paisagens

Todos os registros confirmados de *T. costalimai* aparentemente correspondem a áreas de Cerrado dominadas por paisagens com afloramentos rochosos de calcário e/ou arenito (o chamado 'Cerrado rupestre'; Ribeiro & Walter, 2008; ver Figura 4) na sub-região do alto Tocantins descrita acima (Figura 3). Souza et al. (2014) e Vendrami (2017) registraram o encontro de espécimes adultos em uma área da bacia do São Francisco (Januária, Minas Gerais) com paisagens semelhantes (Figura 4) (ver também Brito et al., 2021). Os registros no estado da Bahia correspondem a uma região (São Desidério/Catolândia, ~150–160 km a leste da localidade tipo; Figura 3) onde as paisagens naturais têm características parecidas – com vegetação de Cerrado e diversos tipos de afloramentos rochosos (cf. Lobo et al., 2013; Dantas, 2017). Finalmente, os registros do centro de Goiás correspondem a municípios localizados na região do Planalto Divisor Araguaia-Tocantins-Paraná (Figura 3), onde os afloramentos de arenito são também comuns (cf. Lacerda Filho et al., 1999; Vendrami, 2017).

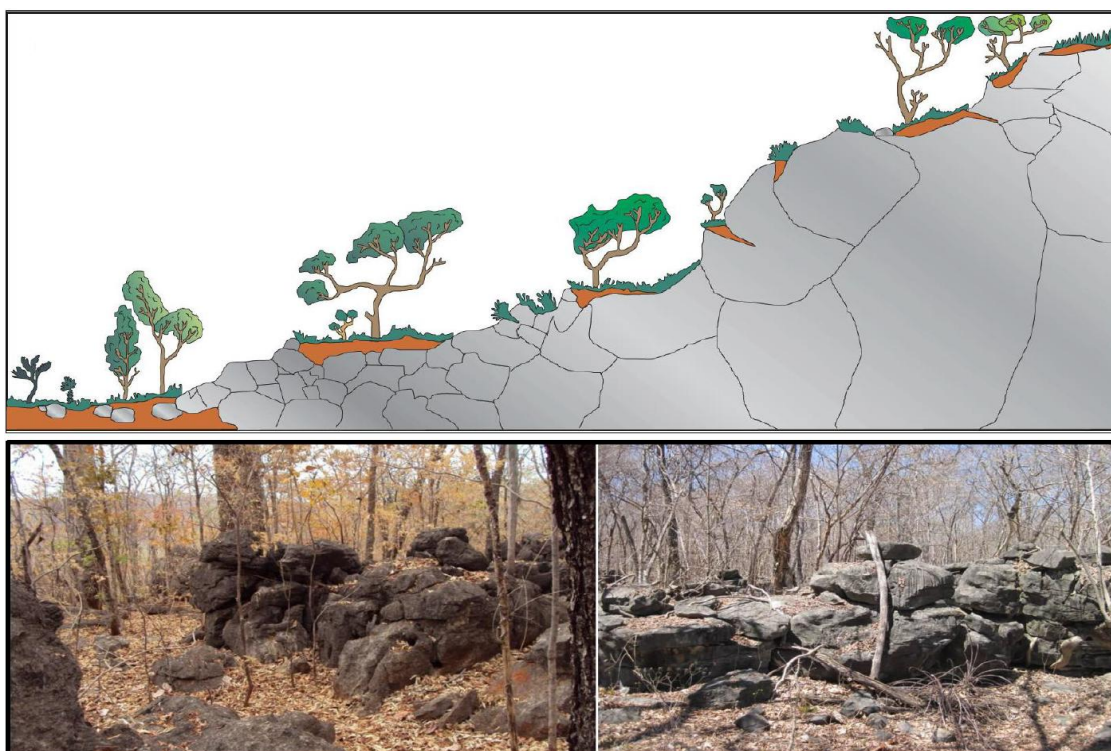


Figura 4. A fitofisionomia do 'Cerrado rupestre'. Parte superior: diagrama de perfil (de Ribeiro & Walter, 2008); parte inferior: exemplos de paisagens ocupadas por populações silvestres de *Triatoma costalimai* (de Machiner, 2012 e Vendrami, 2017).

É importante destacar que a ausência de registros de *T. costalimai* em outras localidades de Tocantins, Goiás, Bahia ou Minas Gerais (ou Mato Grosso e o Distrito Federal) não se deve à ausência de dados – existem milhares de registros (derivados da vigilância entomológica e de projetos de pesquisa) de *outras* espécies de triatomíneos nos territórios dessas Unidades da Federação (p.ex., Sherlock & Serafim, 1972; Lustosa et al., 1984; Silveira et al., 1984; Silva et al., 1991, 1995; Diotaiuti et al., 1995; Oliveira & Silva, 2007; Gurgel-Gonçalves et al., 2012a, b, c; Maeda et al., 2012; Leite, 2013; Pereira et al., 2013; Souza et al., 2014; Vinhaes et al., 2014; Galvão, 2015; Brito et al., 2017b, 2021; Browne et al., 2017; Minuzzi-Souza et al., 2017; Ceccarelli, 2018; Ceccarelli et al., 2018; Ribeiro Jr et al., 2019, 2021). Da mesma forma, é importante notar que não há registros de *T. costalimai* (mas sim de outras espécies) em muitas áreas onde o 'Cerrado rupestre' é uma fitofisionomia comum (como no sul e sudeste de Goiás; ver Lima, 2008). Isto sugere que fatores ainda não identificados determinam a ausência da espécie em locais com paisagens semelhantes às dos locais onde ela ocorre; barreiras

geográficas (como talvez o rio Araguaia e suas planícies sedimentares) e espécies competidoras (como talvez *T. williami*) são exemplos de fatores candidatos.

A preferência de *T. costalimai* por paisagens de ‘Cerrado rupestre’ pode ter também consequências sobre a resposta da espécie às mudanças ambientais antrópicas. No contexto atual de destruição extensiva do Cerrado pelo agronegócio (Françoso et al., 2017; Song et al., 2021; Potapov et al., 2022), os afloramentos rochosos podem atuar como ‘ilhas’ de habitat adequado (Aquino & Miranda, 2008), incluindo o próprio substrato mineral e a vegetação e fauna associadas (Bonvicino et al., 2002; Ribeiro & Walter, 2008; dos Santos et al., 2012; Ribeiro, 2015; Mews et al., 2016), para populações silvestres de *T. costalimai* (Schofield et al., 1980; Brito et al., 2017a). Assim, *T. costalimai* poderia ser menos prejudicada pelo desmatamento que outros triatomíneos do Cerrado que ocupam primariamente habitats arbóreos – como, por exemplo, *T. sordida* ou *T. pseudomaculata*.

4.3.3. Microescala: ecótopos e hospedeiros

4.3.3.1. *Populações silvestres.* As populações silvestres de *T. costalimai* estão associadas às rochas dos afloramentos de arenito e/ou calcário no ‘Cerrado rupestre’ do alto Tocantins (Verano & Galvão, 1959; Lent & Wygodzinsky, 1979; Schofield et al., 1980; Mello, 1982; Barrett, 1991; Machiner et al., 2012; Vendrami, 2017; Teves et al., 2019; Abad-Franch & Gurgel-Gonçalves, 2021). Schofield et al. (1980) descreveram a presença “bastante comum” de ninfas de *T. costalimai* em afloramentos calcários do nordeste de Goiás, e notaram que as ninfas, de cor preta, ocupam frestas secas, sem matéria vegetal acumulada, e se camuflam cobrindo o próprio corpo com partículas de pó de calcário (Schofield et al., 1980). As ninfas de diversas espécies de Triatomini têm este hábito de usar partículas de pó ou terra como camuflagem (Zeledón et al., 1973; Weirauch, 2006). Como mencionado acima, Schofield et al. (1980) indicaram que a presença de rochas no solo dificulta o corte da vegetação (árvores, cactos e plantas suculentas) associada aos afloramentos. Mello (1982) também reportou a associação de *T. costalimai* com afloramentos de rochas calcárias no nordeste de Goiás; é importante destacar que Mello (1981, 1982) nunca encontrou *T. costalimai* em nenhum *outro* tipo de ecótopo silvestre das mesmas localidades – incluindo 100 árvores (algumas delas infestadas por

T. sordida e/ou *T. pseudomaculata*), 96 palmeiras (algumas com *R. neglectus* e *T. sordida*), 102 ninhos (alguns infestados por *Psammolestes tertius*) ou 29 tocas de tatu (sem infestação detectada). Gurgel-Gonçalves et al. (2012c) tampouco detectaram *T. costalimai* nas 118 palmeiras investigadas em 10 localidades dentro da área de distribuição da espécie – e em 50 das quais foi encontrado *R. neglectus*. Por outro lado, os estudos de campo realizados até agora não reportaram a ocorrência de nenhuma *outra* espécie de triatomíneo, com a exceção de *T. jatai*, nos afloramentos rochosos ocupados por *T. costalimai* (Schofield et al., 1980; Mello 1981, 1982; Machiner et al., 2012; Teves, 2012, 2018; Gonçalves et al. 2013; Vendrami, 2017; Teves et al., 2019).

Estes resultados e observações sugerem que *T. costalimai* é uma espécie verdadeiramente rupícola, especializada em explorar os microhabitats associados com os afloramentos rochosos do ‘Cerrado rupestre’ do alto Tocantins – onde outras espécies, como *T. sordida*, *T. pseudomaculata*, *R. neglectus* ou *Ps. tertius*, ocupam árvores, palmeiras ou ninhos de vertebrados (Lent & Wygodzinsky, 1979; Barrett, 1991; Abad-Franch & Gurgel-Gonçalves, 2021). As relações ecológicas entre *T. costalimai* e espécies potencialmente competidoras – ou seja, espécies simpátricas e rupícolas do gênero *Triatoma*, como *T. jatai* e *T. williami* – ainda não foram investigadas.

Observações de campo e estudos de identificação de fontes alimentares sugerem que *T. costalimai* se associa principalmente com roedores, répteis e marsupiais (Abad-Franch & Gurgel-Gonçalves, 2021). Em particular, roedores do gênero *Kerodon* (mocós) e lagartos do gênero *Tropidurus* (calangos) são comuns nos afloramentos rochosos ocupados por *T. costalimai*, e marsupiais como *Didelphis albiventris* (gambá) e *Monodelphis* spp. (cuíca) também usam com frequência esse tipo de habitat; outros hospedeiros silvestres, provavelmente menos importantes, são roedores (*Thrichomys* e *Calomys*), tatus, primatas e aves (Schofield et al., 1980; Mello, 1982; Lorosa et al., 1999a, b; Rabinovich et al., 2011; Georgieva et al., 2017; Teves, 2018). Os resultados dos estudos sobre fontes alimentares, contudo, devem ser interpretados com muita cautela – os testes imunológicos (como os de precipitinas) podem produzir falsos positivos, e nenhum dos trabalhos disponíveis descreve o uso de controles (positivos ou negativos) nas baterias de reações (Schofield et al.,

1980; Lorosa et al., 1999a, b; Teves, 2018; ver também Barrett, 1991; Rabinovich et al., 2011; Georgieva et al., 2017).

4.3.3.2. *Populações sinantrópicas.* *Triatoma costalimai* também ocorre em ambientes humanos (Figura 5). A invasão de casas por espécimes adultos é comum no sudeste do Tocantins, e colônias de tamanhos diversos (desde ninfas individuais até, em uma ocasião, 255 espécimes) têm sido descritas tanto no interior de algumas residências quanto, mais frequentemente, em ambientes peridomésticos – em rochas associadas a galinheiros, chiqueiros e currais, em galinheiros ou ninhos de galinha e em depósitos de utensílios agrícolas (Garcia-Zapata et al., 1985; Marsden et al., 1994; Silveira et al., 2001; Oliveira & Silva, 2007; Rossi et al., 2015; Brito et al., 2017a; Teves et al., 2019). Investigando a presença de triatomíneos em casas rurais do sudeste do Tocantins, Teves (2012) coletou *T. costalimai* em rochas peridomésticas, mas não em amontoados de madeiras; Rossi et al. (2015) coletaram duas ninfas de *T. costalimai* (uma em um galinheiro e outra em um depósito) em uma área rural do nordeste de Goiás onde *T. sordida* (mais de 1000 espécimes coletados) era a espécie claramente predominante nos peridomicílios – principalmente em galinheiros, paióis e outras estruturas construídas com madeira. Os poucos dados disponíveis indicam que roedores, aves e talvez humanos, cães, bovinos e equinos possam ser fontes de alimento para *T. costalimai* nos peridomicílios (Lorosa et al., 1999a, b; Rabinovich et al., 2011; Georgieva et al., 2017); como mencionado acima, a interpretação dos resultados deste tipo de estudos exige muita cautela (ver Barrett, 1991).

Embora estas observações possam sugerir que as populações sinantrópicas de *T. costalimai* usam preferentemente estruturas minerais semelhantes (ou, no caso de afloramentos rochosos peridomésticos, iguais; Figura 5) aos seus ecótopos naturais (Figura 4), as possíveis associações entre material do substrato, disponibilidade de hospedeiros e probabilidade de infestação por esta espécie nunca foram avaliadas formalmente (ver, por exemplo, Valença-Barbosa et al., 2014).



Figura 5. Exemplos de ambientes peridomésticos ocupados por populações de *Triatoma costalimai*. À esquerda, remanescente de ‘Cerrado rupestre’ nas proximidades de uma residência no sudeste do Tocantins; *T. costalimai* infectados por *Trypanosoma cruzi* foram coletados em afloramentos de rochas nesse remanescente (de Teves et al., 2019). À direita, rochas calcárias peridomésticas no nordeste de Goiás; colônias de *T. costalimai* são comuns nesse tipo de ambiente (de Machiner, 2012; ver também Machiner et al., 2012).

4.4. Importância epidemiológica de *Triatoma costalimai*

De forma geral, a importância epidemiológica dos triatomíneos depende de três conjuntos de fatores espécie-específicos (ver Tabela 1): (i) a *distribuição* geográfica (mais ou menos ampla), (ii) o grau de *sinantropismo* (a capacidade de invadir e/ou colonizar ambientes humanos) e (iii) a *bionomia* (as características da espécie que governam a probabilidade de transmissão do patógeno a um hospedeiro humano) (Lent & Wygodzinsky, 1979; WHO, 2002).

4.4.1. Distribuição geográfica

Como discutido acima, as evidências disponíveis sugerem que *T. costalimai* é um endemismo local do ‘Cerrado rupestre’ da bacia do alto Tocantins e das serras e planaltos que delimitam essa bacia (Serra Geral de Goiás, Planalto Divisor Araguaia-Tocantins-Paraná e Planalto Central; ver Figura 3). Desde uma perspectiva ‘global’, portanto, *T. costalimai* é uma espécie com distribuição restrita; em comparação com espécies de distribuição muito mais ampla (como *T. dimidiata*, *T. infestans*, *R. prolixus* ou, no Cerrado, *T. sordida*, *T. pseudomaculata* ou *R. neglectus*), a importância epidemiológica de *T. costalimai* seria relativamente limitada. Desde uma perspectiva ‘local’, contudo, a espécie parece ser comum nos afloramentos rochosos do ‘Cerrado rupestre’,

onde as populações silvestres poderiam estar menos expostas aos efeitos das mudanças ambientais antrópicas que as de espécies primariamente associadas com habitats arbóreos – como *T. sordida* ou *T. pseudomaculata*. Assim, os dados sobre distribuição da espécie sugerem que *T. costalimai* é um vetor potencialmente importante da doença de Chagas na escala 'local' da sua área de ocorrência – uma região de 12,4 milhões de hectares com mais de 1 milhão de habitantes (Ferreira & Tokarski, 2007). Dentro dessa área, fatores relacionados com o sinantropismo e a bionomia de *T. costalimai* determinariam a relevância epidemiológica da espécie.

4.4.2. Sinantropismo

Os dados mais recentes mostram que *T. costalimai* invade com frequência, e coloniza esporadicamente, casas e estruturas peridomésticas do sudeste do Tocantins e nordeste e centro de Goiás (Oliveira & Silva, 2007; Machiner et al., 2012; Rossi et al., 2015; Brito et al., 2017a). Em Goiás, Machiner et al. (2012) reportaram maior frequência de infestação, maior sucesso de captura (proporção de armadilhas positivas) e maior número de espécimes capturados (com esforços de coleta comparáveis) em ecótopos rochosos peridomésticos do que em ecótopos rochosos silvestres, sugerindo que as populações de *T. costalimai* eram provavelmente mais densas nos peridomicílios – e especialmente em rochas próximas de galinheiros e chiqueiros. Entre 2000 e 2003, o sistema de vigilância entomológica de Goiás registrou populações sinantrópicas de *T. costalimai* em 25 municípios do estado (Oliveira & Silva, 2007). No sudeste do Tocantins, a invasão de casas por *T. costalimai* adultos (sobretudo fêmeas) parece ocorrer principalmente na estação seca (Brito et al., 2017a). Dos mais de 400 eventos de infestação intradomiciliar registrados em 2005–2014, menos de 10% envolveu ninfas; a detecção de *T. costalimai* foi menos frequente nas áreas peridomésticas (53 focos), mas a presença de ninfas foi relativamente mais comum (43% dos focos) – incluindo uma colônia com mais de 250 ninfas associada a um galinheiro (Brito et al., 2017a). Estes dados mostram que *T. costalimai* tem a capacidade de invadir, ocupar e eventualmente colonizar ambientes artificiais, reforçando a ideia de que a espécie é um vetor local potencialmente importante da doença de Chagas (Rojas de Arias et al., 2021).

No entanto, existe uma contradição entre esta afirmação (e os dados que a sustentam) e a conclusão, explícita ou implícita, dos trabalhos sobre triatomíneos e doença de Chagas no Brasil central publicados no século XX – a conclusão de que *T. costalimai* provavelmente *não* é um vetor relevante da doença de Chagas humana (p.ex., Schofield et al., 1980; Mello, 1982; Silveira et al., 1984; Garcia-Zapata et al., 1985; Silva et al., 1991, 1995; Garcia-Zapata & Marsden, 1992; Marsden et al., 1994). Esta contradição aparente deriva, pelo menos em parte, do fato de que os registros de *T. costalimai* em ambientes artificiais eram muito raros nas bases de dados avaliadas nesses estudos. Por exemplo, nenhum dos 60.225 triatomíneos domésticos/peridomésticos coletados (no contexto do controle-vigilância de vetores) em Goiás/Tocantins em 1976–1980 (Lustosa et al., 1984) ou Tocantins em 1984–1988 (Silva et al., 1991) foi identificado como *T. costalimai*. Estudos de menor extensão realizados na área de distribuição de *T. costalimai* também sugeriram que o encontro da espécie em ambientes humanos era muito incomum (e.g., Mello, 1981; Garcia-Zapata et al., 1985; Garcia-Zapata & Marsden, 1992; Marsden et al., 1994; Silveira et al., 2001). Em 1998, Lorosa et al. (1999b) coletaram 155 espécimes de *T. costalimai* em um número não reportado de ecótopos silvestres, domésticos e peridomésticos no nordeste de Goiás, e destacaram a “alta incidência” da espécie “no ambiente peri- e intra-domicílio [sic]” (p. 411); este parece ser o primeiro reporte sugerindo que a infestação de ambientes humanos por *T. costalimai* pode ser localmente comum. Como vimos acima, esta sugestão foi confirmada por dados coletados desde 2000 em Goiás (Oliveira & Silva, 2007; Machiner et al., 2012) e Tocantins (Brito et al., 2017a).

Embora os fatores determinantes deste aparente aumento na frequência das infestações domésticas e peridomésticas por *T. costalimai* não tenham sido investigados, Brito et al. (2017a) propuseram uma possível relação com as mudanças ambientais associadas à expansão do agronegócio no Cerrado. Por outro lado, *T. costalimai* ocorre em uma região na qual as populações domésticas-peridomésticas de *T. infestans* eram comuns até a década de 1990; a eliminação dessas populações pelas ações de controle químico deixou um ‘nicho vazio’ suscetível de ser ocupado por espécies nativas. Contudo, os dados indicam que no alto Tocantins esse nicho foi ocupado, principalmente, por *T. sordida* (ver, p.ex., Lustosa et al., 1984; Silveira et al., 1984; Silva et al.,

1991, 1995; Oliveira & Silva, 2007; Marsden et al., 1994; Silveira et al., 2001; Brito et al., 2017a, b). Um aspecto relacionado, e praticamente desconhecido, do processo de ocupação de ambientes humanos por *T. costalimai* é a resposta das populações sinantrópicas da espécie ao controle com inseticidas; o aumento de registros nos tempos recentes sugere, no entanto, que as ações de controle químico seletivo não suprimem completamente a pressão de infestação-reinfestação por *T. costalimai* no sudeste do Tocantins e nordeste e centro de Goiás (Oliveira & Silva, 2007; Machiner et al., 2012; Brito et al., 2017a, b).

Em conjunto, portanto, a evidência disponível sugere que *T. costalimai* é uma espécie capaz de invadir e colonizar casas e estruturas peridomésticas – e que a realização desse potencial sinantrópico tem se tornado mais frequente desde o início do século. É possível argumentar que qualquer espécie de triatomíneo capaz de infestar estruturas artificiais deve ser considerada um vetor potencial da doença de Chagas humana; contudo, algumas características de cada espécie, frequentemente agregadas sob o rótulo “bionomia”, modulam a sua capacidade de transmitir *T. cruzi* às pessoas – e, portanto, a sua importância epidemiológica.

4.4.3. Bionomia

4.4.3.1. *Infecção por Trypanosoma cruzi*. Schofield et al. (1980) mostraram, usando técnicas de xenodiagnóstico, que *T. costalimai* é suscetível à infecção por *T. cruzi*, e Mello & Borges (1981) demonstraram infecção natural em um espécime silvestre (ver também Mello, 1982). Desde a publicação destes trabalhos pioneiros, diversos estudos têm avaliado a frequência de infecção natural pelo parasito em espécimes coletados em campo. Os resultados mostram que a infecção de *T. costalimai* por *T. cruzi* é relativamente comum – o parasito foi detectado em aproximadamente 13% de mais de 1330 espécimes avaliados por microscopia óptica (Elias et al., 1994; Lorosa et al., 1999b; Silveira et al., 2001; Oliveira & Silva, 2007; Brito et al., 2017a; Minuzzi et al., 2017; Teves et al., 2019). Nos dois estudos que reportaram separadamente os resultados, a infecção foi mais comum nos adultos (23%) do que nas ninfas (10%) (Brito et al., 2017a; Teves et al., 2019). O parasito não foi detectado nos insetos examinados em três estudos, mas somente um deles (Oliveira & Silva, 2007) avaliou mais de 9 espécimes (n = 267). Por outro lado, Teves et al.

(2019) detectaram a infecção em 64% de 53 espécimes coletados num afloramento rochoso periurbano; os 21 isolados derivados desses espécimes e genotipados pertenciam à linhagem TcI. Mello (1982) detectou *T. cruzi* em roedores (*Thrichomys apereoides*) e marsupiais (*D. albiventris*) capturados em afloramentos rochosos infestados por *T. costalimai* e nos quais não foi encontrada nenhuma outra espécie de triatomíneo. Estas observações sugerem que *T. costalimai* participa como vetor nos ciclos silvestres de *T. cruzi* (Mello, 1982; Mello & Borges, 1981) – e que, em alguns casos, a transmissão de TcI nesses ciclos pode ser muito intensa (Teves et al., 2019).

Finalmente, é importante notar que a microscopia óptica é pouco sensível (20–50%) na detecção de *T. cruzi* nos seus vetores (Minuzzi-Souza et al., 2018); portanto, os índices de infecção natural discutidos acima são, muito provavelmente, subestimativas grosseiras da frequência real de infecção por *T. cruzi* em *T. costalimai*. Outros aspectos da interação vetor-parasito (como, por exemplo, a manutenção de infecções por diferentes linhagens de *T. cruzi*, a produção de formas infectantes no intestino posterior do inseto ou o tempo alimentação-defecação) não parecem ter sido estudados até o momento em *T. costalimai*.

4.4.3.2. Ciclo de vida, alimentação e potencial reprodutivo. Schofield et al. (1980) notaram que o desenvolvimento de *T. costalimai* em condições de laboratório é “muito lento” (p. 295): ninfas alimentadas a cada 15 dias em galinhas somente atingiram o estágio V após 20 meses, sugerindo que a espécie tem um potencial reprodutivo muito baixo. Assim, Schofield et al. (1980) concluíram que é improvável que *T. costalimai* possa constituir uma ameaça para a saúde humana. Vinte anos depois, no entanto, Isac et al. (2000) registraram um desenvolvimento muito mais rápido (4–5 meses em média) quando as ninfas se alimentaram em camundongos; estes valores são parecidos aos reportados para, por exemplo, *T. infestans*, *T. brasiliensis* ou *T. sordida* (Guarneri et al., 2000). É interessante notar que o período de incubação dos ovos foi semelhante (21–22 dias) nos estudos de Schofield et al. (1980) e Isac et al. (2000), sugerindo que as diferenças no ritmo de desenvolvimento se deveram às diferenças na alimentação das ninfas – e sugerindo também, indiretamente, que as aves não são hospedeiros primários de *T. costalimai* na natureza (Abad-Franch & Gurgel-Gonçalves, 2021).

Isac et al. (2000) também avaliaram a fecundidade e fertilidade das fêmeas de *T. costalimai*; os resultados (~20 ovos/fêmea por semana, com ~90% dos ovos sendo férteis) não diferem de forma óbvia dos reportados para fêmeas (alimentadas em camundongos) de *T. brasiliensis* ou *T. sordida*; a fecundidade média semanal de *T. costalimai*, contudo, foi maior que a de *T. pseudomaculata* ou *T. infestans* (Guarneri et al., 2000; Isac et al., 2000). Finalmente, Isac et al. (2000) mostraram que as ninfas de *T. costalimai* podem sobreviver entre ~1 mês (estádio I) e mais de 4,5 meses (estádio V) sem se alimentar. Os resultados destes estudos de laboratório sugerem, tomados em conjunto, que *T. costalimai* está bem (pré-)adaptada à sobrevivência e reprodução em ambientes artificiais – pelo menos, tão bem quanto algumas das espécies mais sinantrópicas do gênero *Triatoma*.

Em resumo, o conhecimento atual sobre a distribuição geográfica, o sinantropismo e a bionomia de *T. costalimai*, embora fragmentário, é em geral mais compatível com a hipótese de que a espécie é um vetor potencial da doença de Chagas humana na escala local (cf. Rojas de Arias et al., 2021) do que com a hipótese alternativa de que é uma espécie sem importância epidemiológica.

5. CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS

Neste trabalho, avaliamos de forma crítica o conhecimento disponível sobre *Triatoma costalimai*; para guiar a nossa revisão da literatura, delineamos uma série de perguntas e hipóteses sobre as relações sistemáticas/evolutivas, a ecologia e a importância epidemiológica da espécie (Tabelas 1 e 2). Nossa avaliação permite concluir que:

- *Triatoma costalimai* compartilha um ancestral comum mais recente com *T. jatai*; as espécies provavelmente mais próximas deste par são as que compõem o ‘grupo pseudomaculata’ de Monteiro et al. (2018), e não as do ‘subcomplexo matogrossensis’ de Schofield & Galvão (2009) – que não parece ser um grupo monofilético. A localização cromossômica do rDNA é uma evidência particularmente sugestiva neste sentido. Contudo, as diferenças morfológicas-cromáticas e moleculares descritas até agora sugerem que o par *T. costalimai*-*T. jatai* não pertence ao ‘complexo pseudomaculata’. O arranjo sistemático que melhor reflete a evidência

disponível coloca *T. costalimai* e *T. jatai* em um complexo próprio no ‘grupo pseudomaculata’ – que, portanto, incluiria o ‘complexo pseudomaculata’ e o ‘complexo costalimai’ (ver Tabela 2 e Monteiro et al., 2018).

- Existem indícios de diferenciação genética e fenotípica entre populações geográficas identificadas como *T. costalimai*; marcadores fenotípicos e moleculares de alta resolução (morfometria geométrica ou genotipagem por microssatélites, RADseq e/ou DNA mitocondrial) poderiam ajudar a definir o status taxonômico dessas populações e os níveis de conectividade e estruturação interpopulacional (p.ex., Kamimura et al., 2020; Abad-Franch et al., 2021; Hernandez-Castro et al., 2022).
- *Triatoma costalimai* é muito provavelmente uma espécie endêmica do ‘Cerrado rupestre’ da bacia do alto Tocantins, incluindo a Serra Geral de Goiás e o Planalto Divisor Araguaia-Tocantins-Paraná; a distribuição de *T. costalimai* é, portanto, relativamente restrita (Figura 3).
- *Triatoma costalimai* é provavelmente uma espécie verdadeiramente rupícola adaptada à vida nos afloramentos rochosos, onde lagartos e pequenos mamíferos (especialmente roedores e marsupiais) são seus hospedeiros primários; contudo, os dados sobre seleção de hospedeiros por *T. costalimai* derivam de estudos metodologicamente pouco rigorosos.
- A associação com ambientes rupestres poderia modular as respostas de *T. costalimai* ao desmatamento; esta hipótese poderia ser avaliada estudando populações naturais da espécie em áreas com diferentes graus de preservação/degradação ambiental (ver, p.ex., Santos et al., 2021).
- As populações sinantrópicas de *T. costalimai* também parecem ocupar preferentemente estruturas minerais (de rocha, pedra ou tijolo); contudo, os determinantes da seleção de microhabitats por essas populações (ver, p.ex., Valença-Barbosa et al., 2014) não foram ainda elucidados.
- Na sua área de distribuição, *T. costalimai* invade, infesta e reinfesta casas e anexos peridomésticos com frequência crescente. A infecção por *T. cruzi* é relativamente comum, e os dados disponíveis sugerem que, quando as condições são favoráveis, a espécie tem um elevado potencial reprodutivo. Outros aspectos importantes da bionomia de *T. costalimai* (como o tempo

alimentação-defecação, a infecção por diferentes linhagens de *T. cruzi* ou a metaciclogênese) não foram investigados até o momento.

- Estas informações, embora incompletas, sugerem que *T. costalimai* é um vetor potencial da doença de Chagas humana na escala local (Rojas de Arias et al., 2021). Em termos da classificação operacional dos vetores da doença de Chagas proposta por Abad-Franch (2016), os gestores de saúde dos municípios localizados dentro da área de distribuição de *T. costalimai* (Figura 3) deveriam considerar que:
 - *Triatoma costalimai* é uma espécie nativa, com populações silvestres, que não pode ser eliminada;
 - Os registros de populações não silvestres de *T. costalimai* são comuns e parecem estar aumentando em frequência;
 - Essas populações não silvestres de *T. costalimai* podem ocupar os ambientes humanos formando focos de infestação tanto peridomésticos quanto (com menos frequência) domésticos;
 - A maioria desses focos de infestação por *T. costalimai* parece não estar associada com colônias reprodutivas, e sim com eventos de invasão por indivíduos isolados, geralmente adultos; contudo, (i) os adultos estão frequentemente infectados por *T. cruzi* e (ii) as colônias não são excepcionais – e podem ser difíceis de detectar (ver Abad-Franch et al., 2014).

Estas considerações finais sugerem que os gestores municipais (e também estaduais e federais) responsáveis pela prevenção da doença de Chagas deveriam (i) identificar explicitamente a *T. costalimai* como um alvo específico das ações de vigilância e controle (incluindo ações de educação/comunicação em saúde e mobilização comunitária) na área de distribuição da espécie; e (ii) manter programas de vigilância-controle de longo prazo para, por um lado, detectar e eliminar os focos de infestação doméstica e/ou peridoméstica por *T. costalimai* (ou outros triatomíneos) e, por outro, oferecer meios diagnósticos eficazes e, quando necessário, cuidados médicos adequados às pessoas expostas ao contato com *T. costalimai* (ou outros triatomíneos) (Abad-Franch, 2016; Rojas de Arias et al., 2021). Cabe à comunidade acadêmica: (a) elucidar alguns aspectos-chave da bionomia e capacidade vetorial de *T. costalimai*, como o tempo alimentação-defecação ou

a interação com *T. cruzi* de diferentes linhagens; e (b) em colaboração com gestores e comunidades, ajudar a entender as dinâmicas de invasão, infestação e reinfestação de casas por *T. costalimai* – incluindo (i) as respostas da espécie à destruição do Cerrado, (ii) os determinantes da seleção de microhabitats pelas populações sinantrópicas e (iii) os efeitos das ações de controle sobre essas populações.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abad-Franch F (2016). A simple, biologically sound, and potentially useful working classification of Chagas disease vectors. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 111: 649-651.

Abad-Franch F, Gurgel-Gonçalves R (2021). The ecology and natural history of wild Triatominae in the Americas, p. 387–445 in Guarneri AA, Lorenzo MG (Eds.) *Entomology in focus vol. 5. Triatominae: the biology of Chagas disease vectors*. Cham: Springer.

Abad-Franch F, Monteiro FA (2005). Molecular research and the control of Chagas disease vectors. *An Acad Bras Cienc* 77: 437–454.

Abad-Franch F, Monteiro FA, Pavan MG, Patterson JS, Bargues MD, Zuriaga MA, Aguilar M, Beard CB, Mas-Coma S, Miles MA (2021). Under pressure: phenotypic divergence and convergence associated with microhabitat adaptations in Triatominae. *Parasit Vectors* 14: 195.

Abad-Franch F, Valença-Barbosa C, Sarquis O, Lima MM (2014). All that glitters is not gold: sampling-process uncertainty in disease-vector surveys with false-negative and false-positive detections. *PLoS Negl Trop Dis* 8: e3187.

Abdelghani BA, Banitaan S, Maleki M, Mazen A (2021). Kissing bugs identification using convolutional neural network. *IEEEAccess* 9: 140539–140548.

Alevi KCC, Oliveira J, Moreira FFF, Juberg J, Rocha JA, Azeredo-Oliveira MTT (2015). Chromosomal characteristics and distribution of constitutive heterochromatin in the *Matogrossensis* and *Rubrovaria* subcomplexes. *Infect Genet Evol* 33: 158–162.

Angheben A, Boix L, Buonfrate D, Gobbi F, Bisoffi Z, Pupella S, Gandini G, Aprili G (2015). Chagas disease and transfusion medicine: a perspective from non-endemic countries. *Blood Transfus* 13: 540–550.

Aquino FG, Miranda GHB (2008). Consequências ambientais da fragmentação de habitats no Cerrado, p. 383–398 in Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (Eds.) *Cerrado. Ecologia e flora*. Brasília: Embrapa.

Barrett TV (1991). Advances in triatomine bug ecology in relation to Chagas disease, p. 143–176 in Harris KH (Org.) *Advances in disease vector research vol. 8*. New York: Springer-Verlag.

- Bonvicino CR, Lindbergh SM, Maroja LS (2002). Small non-flying mammals from conserved and altered areas of Atlantic forest and Cerrado: comments on their potential use for monitoring environment. *Braz J Biol* 62: 765–774.
- Brito RN, Diotaiuti L, Souza RCM, Abad-Franch F (2017a). *Triatoma costalimai* (Hemiptera: Reduviidae) in and around houses of Tocantins state, Brazil, 2005–2014. *J Med Entomol* 54: 1771–1774.
- Brito RN, Gorla DE, Diotaiuti L, Gomes ACF, Souza RCM, Abad-Franch F (2017b). Drivers of house invasion by sylvatic Chagas disease vectors in the Amazon-Cerrado transition: a multi-year, state-wide assessment of municipality-aggregated surveillance data. *PLoS Negl Trop Dis* 11: e0006035.
- Brito RN, Souza RCM, Diotaiuti L, Lima VS, Ferreira RA (2021). Coleção de Vetores de Tripanosomatídeos (Fiocruz/COLVET) held at the institution Fiocruz Minas in Brazil: diversity of Triatominae (Hemiptera, Reduviidae) and relevance for research, education, and entomological surveillance. *ZooKeys* 1074: 17–42.
- Browne AJ, Guerra CA, Alves RV, Costa VM, Wilson AL, Pigott DM, Hay SI, Lindsay SW, Golding N, Moyes CL (2017). The contemporary distribution of *Trypanosoma cruzi* infection in humans, alternative hosts and vectors. *Sci Data* 4: 170050.
- Bruneto EG, Fernandes-Silva MM, Toledo-Cornell C, Martins S, Ferreira JMB, Corrêa VR, da Costa JM, Pinto AYN, de Souza, DSM, Pinto MCG, Neto JAF, Ramos AN, Maguire JH, Silvestre OM (2021). Case-fatality from orally-transmitted acute Chagas disease: a systematic review and meta-analysis. *Clin Infect Dis* 72: 1084–1092.
- Carcavallo RU, Jurberg J, Lent H, Noireau F, Galvão C (2000). Phylogeny of the Triatominae (Hemiptera: Reduviidae). Proposals for taxonomic arrangements. *Entomol Vectores* 7: 1–99.
- Ceccarelli S (2018). Eco-epidemiología de la enfermedad de Chagas: evaluación de las variables que inciden en su transmisión por triatomíneos y su expresión mediante mapas de riesgo. Tese de doutorado, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Ceccarelli S, Balsalobre A, Medone P, Cano ME, Gonçalves RG, Feliciangeli D, Vezzani D, Wisnivesky-Colli C (2018). Data Descriptor: DataTri, a database of American triatomine species occurrence. *Sci Data* 5: 180071.
- Dantas RB (2017). Análise geomorfológica do carste da área de proteção ambiental de São Desidério – BA. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Tocantins, Porto Nacional, Brasil.
- de Paiva VF, de Oliveira J, Galvão C, Justi SA, Landa JMA, Rosa JA (2021). Formal assignation of the kissing bug *Triatoma lecticularia* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) to the genus *Paratriatoma*. *Insects* 12: 538.

- de Paula AS, Diotaiuti LG, Rego R (2005). Testing the sister-group relationship of the Rhodniini and Triatomini (Insecta: Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Mol Phylogenet Evol* 35: 712–718.
- Diotaiuti L, de Paula OR, Falção PL, Dias JCP (1995). Avaliação do programa de controle vetorial da doença de Chagas em Minas Gerais, Brasil, com referência especial ao *Triatoma sordida*. *Bol Oficina Sanit Panam* 118: 211–219.
- dos Santos TRR, Pinto JRR, Lenza E, Mews HA (2012). The tree-shrub vegetation in rocky outcrop Cerrado areas in Goiás State, Brazil. *Braz J Bot* 35: 281–294.
- Elias CN, da Silva IG, Camargo MF, Alves RBN (1994). Índice de infecção de triatomíneos pelo *Trypanosoma cruzi*, capturados no ambiente domiciliar no estado de Goiás em 1993. *Rev Pat Trop* 23: 169–174.
- Ferreira EAB, Tokarski DJ (2007). Bacia hidrográfica do alto Tocantins: retrato e reflexões. Brasília: Embrapa Cerrados.
- Françoso RD, Brandão R, Nogueira CC, Salmons YB, Machado RB, Colli GR (2015). Habitat loss and the effectiveness of protected areas in the Cerrado Biodiversity Hotspot. *Nat Conserv* 13: 35–40.
- Galvão C (Org.) (2015). Vetores da doença de Chagas no Brasil. Curitiba: Sociedade Brasileira de Zoologia.
- Galvão C, Dale C (2015). Chaves de identificação para adultos, p. 171–208 in Galvão C (Org.) Vetores da doença de Chagas no Brasil. Curitiba: Sociedade Brasileira de Zoologia.
- Garcia-Zapata MT, Marsden PD (1992). Control of the transmission of Chagas' disease in Mambai, Goiás, Brazil. *Am J Trop Med Hyg* 46: 440–443.
- Garcia-Zapata MT, Virgens D, Soares VA, Bosworth A, Marsden PD (1985). House invasion by secondary triatomine species in Mambai, Goiás-Brazil. *Rev Soc Bras Med Trop* 18: 199–201.
- Gardim S, Rocha CS, Almeida CE, Takiya DM, Silva MT, Ambrósio DL, Cicarelli RM, Rosa JA (2013). Evolutionary relationships of the *Triatoma matogrossensis* subcomplex, the endemic *Triatoma* in central-western Brazil, based on mitochondrial DNA sequences. *Am J Trop Med Hyg* 89: 766–774.
- GBD – Global Burden of Disease Collaborative Network (2019). Global Burden of Disease Study 2019 (GBD 2019) results. Seattle: Institute for Health Metrics and Evaluation. Disponível em: <http://ghdx.healthdata.org/gbd-results-tool>.
- Georgieva AY, Gordon ERL, Weirauch C (2017). Sylvatic host associations of Triatominae and implications for Chagas disease reservoirs: a review and new host records based on archival specimens. *PeerJ* 5:e3826.
- Gonçalves TCM, Teves-Neves SC, Santos-Mallet JR, Carbajal-de-la-Fuente AL, Lopes CM (2013). *Triatoma jatai* sp. nov. in the state of Tocantins, Brazil (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 108: 429–437.

- Guarneri AA, Pereira MH, Diotaiuti L (2000). Influence of the blood meal source on the development of *Triatoma infestans*, *Triatoma brasiliensis*, *Triatoma sordida*, and *Triatoma pseudomaculata* (Heteroptera, Reduviidae). J Med Entomol 37: 373–379.
- Gurgel-Gonçalves R, Abad-Franch F, Almeida MR, Obara MT, Souza RCM, Batista JAS, Rocha DA (2021). TRIATODEX, an electronic identification key to the Triatominae (Hemiptera: Reduviidae), vectors of Chagas disease: development, description, and performance. PLoS ONE 16: e0248628.
- Gurgel-Gonçalves R, Cura C, Schijman AG, Cuba CAC (2012c). Infestation of *Mauritia flexuosa* palms by triatomines (Hemiptera: Reduviidae), vectors of *Trypanosoma cruzi* and *Trypanosoma rangeli* in the Brazilian savanna. Acta Trop 121: 105–111.
- Gurgel-Gonçalves R, Galvão C, Costa J, Peterson AT (2012a). Geographic distribution of Chagas disease vectors in Brazil based on ecological niche modeling. J Trop Med 2012: 705326.
- Gurgel-Gonçalves R, Galvão C, Mendonça J, Costa Neto EM (2012b). Guia de triatomíneos da Bahia. Feira de Santana: UEFS Editora.
- Gurgel-Gonçalves R, Komp E, Campbell LP, Khalighifar A, Mellenbruch J, Mendonça VJ, Owens HL, de la Cruz Felix K, Peterson AT, Ramsey JM (2017). Automated identification of insect vectors of Chagas disease in Brazil and Mexico: the Virtual Vector Lab. PeerJ 5: e3040.
- Hernandez-Castro LE, Villacís AG, Jacobs A, Cheaib B, Day CC, Ocaña-Mayorga S, Yumiseva CA, Bacigalupo A, Andersson B, Matthews L, landguth EL, Costales JA, Llewellyn MS, Grijalva MJ (2022). Population genomics and geographic dispersal in Chagas disease vectors: landscape drivers and evidence of possible adaptation to the domestic setting. PLoS Genet 18: e1010019.
- Hypsa V, Tietz DF, Zrzavy J, Rego ROM, Galvão C, Jurberg J (2002). Phylogeny and biogeography of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae): molecular evidence of a New World origin of the Asiatic clade. Mol Phylogenet Evol 23: 447–457.
- Isac E, Alves RBN, Rocha AP, Júnior OOC, Santos AH (2000). Biologia do *Triatoma costalimai* (Verano & Galvão, 1959) (Hemiptera, Reduviidae). Rev Pat Trop 29: 233–240.
- Justi SA, Russo CAM, Mallet JRDS, Obara MT, Galvão C (2014). Molecular phylogeny of Triatomini (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). Parasit Vectors 7: 149.
- Justi SA, Galvão C, Schrago CG (2016). Geological changes of the Americas and their influence on the diversification of the Neotropical kissing bugs (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). PLoS Negl Trop Dis 10: e0004527.
- Kamimura EH, Viana MC, Lilióso M, Fontes FHM, Pires-Silva D, Valença-Barbosa C, Carbajal-de-la-Fuente AL, Folly-Ramos E, Solferin VN, Thyssen PJ, Costa J, Almeida CE (2020). Drivers of molecular and morphometric variation in *Triatoma brasiliensis* (Hemiptera: Triatominae): the resolution of geometric morphometrics for populational structuring on a microgeographical scale. Parasit Vectors 13: 455.

- Khalighifar A, Komp E, Ramsey JM, Gurgel-Gonçalves R, Peterson AT (2019). Deep learning algorithms improve automated identification of Chagas disease vectors. *J Med Entomol* 56: 1404–1410.
- Kieran TJ, Gordon ERL, Zaldívar-Riverón A, Ibarra-Cerdeña CN, Glenn TC, Weirauch C (2021). Ultraconserved elements reconstruct the evolution of Chagas disease-vectoring kissing bugs (Reduviidae: Triatominae). *Syst Entomol* 46: 725–740.
- Lacerda-Filho JV, Rezende A, Silva A (Orgs.) (1999). Geologia e recursos minerais do estado de Goiás e Distrito Federal. Goiânia: CPRM – Serviço Geológico do Brasil.
- Leite GR (2013). Biogeografia do gênero *Triatoma* Laporte, 1832 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae): distribuição, padrões de riqueza, endemismo e diversificação. Tese de doutorado, Universidade Federal do Espírito Santo, Vitória, Brasil.
- Lent H, Jurgens J (1980). Comentários sobre a genitália masculina de *Triatoma* Laporte, 1832 (Hemiptera, Reduviidae). *Rev Bras Biol* 40: 611–627.
- Lent H, Wygodzinsky P (1979). Revision of the Triatominae (Hemiptera, Reduviidae), and their significance as vectors of Chagas' disease. *Bull Am Mus Nat Hist* 163: 123–520.
- Lima CA (2008). O Cerrado rupestre no estado de Goiás com base em imagens Landsat ETM+. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.
- Lobo HAS, de Araújo-Pereira RGF, de Sá LP (2013). Carste da região de São Desidério (Bahia, Brasil): proteção ambiental e gestão territorial. Barreiras: Anais do 32º Congresso Brasileiro de Espeleologia.
- Lorosa ES, Andrade RE, Santos SM, Pereira CA, Vinhaes MC (1999a). Estudo do comportamento alimentar de algumas espécies de triatomíneos com auxílio da técnica de precipitina. *Entomol Vectores* 6: 112–125.
- Lorosa ES, Andrade RE, Santos SM, Pereira CA, Vinhaes MC, Jurgens J (1999b). Estudo da infecção natural e fontes alimentares de *Triatoma costalimai* Verano & Galvão, 1959, *Rhodnius neglectus* Lent, 1954 e *Psammolestes tertius* Lent & Jurgens, 1965 do Estado de Goiás, Brasil, através da técnica de precipitina. *Entomol Vectores* 6: 405–414.
- Lustosa ES, Naves HAM, Carvalho MESD, Calil F, Matos CAS (1984). Determinação dos índices de infecção natural por *Trypanosoma cruzi* em triatomíneos de 16 micro-regiões do estado de Goiás. *Rev Goiana Med* 30: 153–165.
- Machiner F (2012). Percepção de moradores sobre doença de Chagas e ocorrência de *Triatoma costalimai* (Hemiptera: Reduviidae) em áreas de Cerrado, Goiás, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.
- Machiner F, Cardoso RM, Castro C, Gurgel-Gonçalves R (2012). Occurrence of *Triatoma costalimai* (Hemiptera: Reduviidae) in different environments and climatic

- seasons: a field study in the Brazilian savanna. *Rev Soc Bras Med Trop* 45: 567–571.
- Maeda MH, Knox MB, Gurgel-Gonçalves R (2012). Occurrence of synanthropic triatomines (Hemiptera: Reduviidae) in the Federal District of Brazil. *Rev Soc Bras Med Trop* 45: 71-76.
- Marsden P, García-Zapata MT, Castillo EAS, Prata AR, Macedo VO (1994). Los 13 primeros años del control de la enfermedad de Chagas en Mambáí, Goiás, Brasil, 1980-1992. *Bol Oficina Sanit Panam* 116: 111–117.
- Mello DA (1981). Aspectos do ciclo silvestre do *Trypanosoma cruzi* em regiões de Cerrado (município de Formosa, estado de Goiás). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 76: 227–246.
- Mello DA (1982). Roedores, marsupiais e triatomíneos silvestres capturados no município de Mambáí-Goiás. Infecção natural pelo *Trypanosoma cruzi*. *Rev Saude Publica* 16: 282–291.
- Mello DA, Borges MM (1981). Primeiro encontro do *Triatoma costalimai* naturalmente infectado pelo *Trypanosoma cruzi*: estudo de aspectos biológicos da amostra isolada. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 76: 61–69.
- Mews HA, Pinto JRR, Eisenlohr PV, Lenza E (2016). No evidence of intrinsic spatial processes driving Neotropical savanna vegetation on different substrates. *Biotropica* 48: 433–442.
- Minuzzi-Souza TTC, Nitz N, Cuba CAC, Hagström L, Hecht MM, Santana C, Ribeiro M, Vital TE, Santalucia M, Knox M, Obara MT, Abad-Franch F, Gurgel-Gonçalves R (2018). Surveillance of vector-borne pathogens under imperfect detection: lessons from Chagas disease risk (mis)measurement. *Sci Rep* 8: 151.
- Minuzzi-Souza TTC, Nitz N, Cuba CAC, Santalucia M, Knox M, Hagström L, Furtado CB, Vital TE, Obara MT, Hecht MM, Gurgel-Gonçalves R (2017). Synanthropic triatomines as potential vectors of *Trypanosoma cruzi* in Central Brazil. *Rev Soc Bras Med Trop* 50: 824–828.
- Monteiro FA, Weirauch C, Felix M, Lazoski C, Abad-Franch F (2018). Evolution, systematics, and biogeography of the Triatominae, vectors of Chagas disease. *Adv Parasitol* 99: 265–344.
- Müller JN (2013). Morfologia de ovos de *Triatoma costalimai* Verano e Galvão, 1958 e *Triatoma jatai* Gonçalves, Teves-Neves, Santos-Mallet, Carbajal-de-la-Fuente e Lopes, 2013 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). Monografia de Especialização, Instituto Oswaldo Cruz – Fiocruz, Rio de Janeiro, Brasil.
- Obara MT, Rosa JA, Silva NN, Ceretti JW, Urbinatti PR, Barata JMS, Jurberg J, Galvão C (2007b). Estudo morfológico e histológico dos ovos de seis espécies do gênero *Triatoma* (Hemiptera: Reduviidae). *Neotrop Entomol* 36: 798–806.
- Obara MT, da Rosa JA, Ceretti W, Urbinatti PR, Quintero LO, Barata JMS, Galvão C, Jurberg J (2007a). A study of the scutellum in eight Chagas disease vector species

- from genus *Triatoma* (Hemiptera, Reduviidae) using optical and scanning electron microscopy. Mem Inst Oswaldo Cruz 102: 463–468.
- Oliveira AWS, Silva IG (2007). Distribuição geográfica e indicadores entomológicos de triatomíneos sinantrópicos capturados no Estado de Goiás. Rev Soc Bras Med Trop 40: 204–208.
- Panzer F, Pita S, Lorite P (2021). Chromosome structure and evolution of Triatominae: a review, p. 65–99 in Guarneri AA, Lorenzo MG (Eds.) Entomology in focus vol. 5. Triatominae: the biology of Chagas disease vectors. Cham: Springer.
- Pereira JM, Almeida PS, Sousa AV, Paula AM, Machado RB, Gurgel-Gonçalves R (2013). Climatic factors influencing triatomine occurrence in central-west Brazil. Mem Inst Oswaldo Cruz 108: 335–341.
- Pita S, Lorite P, Nattero J, Galvão C, Alevi KCC, Teves SC, Azeredo-Oliveira MTV, Panzer F (2016). New arrangements on several species subcomplexes of *Triatoma* genus based on the chromosomal position of ribosomal genes (Hemiptera - Triatominae). Infect Genet Evol 43: 225–231.
- Potapov P, Turubanova S, Hansen MC, Tyukavina A, Zalles V, Khan A, Song X-P, Pickens A, Shen Q, Cortez J (2022). Global maps of cropland extent and change show accelerated cropland expansion in the twenty-first century. Nat Food 3: 19–28.
- Rabinovich JE, Kitron UD, Obed Y, Yoshioka M, Gottdenker N, Chaves LF (2011). Ecological patterns of blood-feeding by kissing-bugs (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). Mem Inst Oswaldo Cruz 106: 479–494.
- Raigorodski RS, Rocha DS, Jurberg J, Galvão C (2011). Description and ontogenetic morphometrics of eggs and instars of *Triatoma costalimai* Verano & Galvão, 1959 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). Zootaxa 3062: 13–24.
- Rassi Jr A, Rassi A, Marin-Neto JA (2010). Chagas disease. Lancet 375: 1388–1402.
- Ribeiro JF (2015). Uso de hábitat em diferentes escalas, distribuição da diversidade e nicho isotópico de comunidades de pequenos mamíferos do Cerrado central. Tese de Doutorado, Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.
- Ribeiro JF, Walter BMT (2008). As principais fitofisionomias do bioma Cerrado, p. 151–212 in Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF (Eds.) Cerrado. Ecologia e flora. Brasília: Embrapa.
- Ribeiro Jr G, dos Santos CGS, Lanza F, Reis J, Vaccarezza F, Diniz C, Miranda DLP, de Araújo RF, Cunha GM, de Carvalho CMM, Fonseca EOL, dos Santos RF, de Sousa OMF, Reis RB, de Araújo WN, Gurgel-Gonçalves R, dos Reis MG. Wide distribution of *Trypanosoma cruzi*-infected triatomines in the State of Bahia, Brazil. Parasit Vectors 12: 604.
- Ribeiro Jr G, Abad-Franch F, de Sousa OMF, dos Santos CGS, Fonseca EOL, dos Santos RF, Cunha GM, de Carvalho CMM, Reis RB, Gurgel-Gonçalves R, Reis

- MG (2021). TriatoScore: an entomological-risk score for Chagas disease vector control-surveillance. *Parasit Vectors* 14: 492.
- Rojas de Arias A, Monroy C, Guhl F, Sosa-Estani S, Santos WS, Abad-Franch F (2021). Chagas disease control-surveillance in the Americas: the multinational initiatives and the practical impossibility of interrupting vector-borne *Trypanosoma cruzi* transmission. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 116: e210130.
- Rosseto LA, de Paiva VF, Belintani T, de Oliveira J, Mendonça VJ, Rosa JA (2021). Checklist and phenetics studies of nymphs of two species of triatomines: *Triatoma lenti* Sherlock & Serafim, 1967 and *Triatoma sherlocki* Papa, Jurberg, Carcavallo, Cerqueira, Barata, 2002 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Rev Soc Bras Med Trop* 54: e0394-2021.
- Rossi JC, Duarte EC, Gurgel-Gonçalves R (2015). Factors associated with the occurrence of *Triatoma sordida* (Hemiptera: Reduviidae) in rural localities of central-west Brazil. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 110: 192–200.
- Sainz AC, Mauro LV, Moriyama EN, Garcia BA (2004). Phylogeny of triatomine vectors of *Trypanosoma cruzi* suggested by mitochondrial DNA sequences. *Genetica* 121: 229–240.
- Santos LC (2019). Ninfas são mesmo todas iguais? Estudo morfométrico das estruturas externas de *Triatoma jatai* e *Triatoma costalimai* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). Monografia de Especialização, Instituto Oswaldo Cruz – Fiocruz, Rio de Janeiro, Brasil.
- Santos WS, Gurgel-Gonçalves R, Garcez LM, Abad-Franch F (2021). Deforestation effects on *Attalea* palms and their resident *Rhodnius*, vectors of Chagas disease, in eastern Amazonia. *PLoS ONE* 16: e0252071.
- Schofield CJ, Galvão C (2009). Classification, evolution, and species groups within the Triatominae. *Acta Trop* 110: 88–100.
- Schofield CJ, Marsden PD, Virgens DD (1980). Notes on the biology of *Triatoma costalimai* Verano & Galvão, 1958 (Hemiptera: Reduviidae; Triatominae). *An Soc Entomol Bras* 9: 295–301.
- Sherlock IA, Serafim EM (1972). Fauna Triatominae do estado da Bahia, Brasil. I - As espécies e distribuição geográfica. *Rev Soc Bras Med Trop* 6: 265–276.
- Shikanai-Yasuda MA, Carvalho NB (2012). Oral transmission of Chagas disease. *Clin Infect Dis* 54: 845–852.
- Silva IG, Silva HHG, Veras VL, Silva JL, Camargo MF, Nakano H, Sahla LA, Elias M (1991). Distribuição dos vetores da tripanosomíase americana capturados no ambiente domiciliar, no estado do Tocantins, no período de 1984/88. *Rev Pat Trop* 20: 165–171.
- Silva IG, Silva JL, Camargo MF, Elias CN, Santos AH, Silva HHG, Isac E, Alves RBN (1995). Infestação de vetores da tripanosomíase americana no ambiente domiciliar, no estado de Goiás. *Rev Pat Trop* 24: 41–47.

- Silveira AC, Feitosa VR, Borges R (1984). Distribuição de triatomíneos capturados no ambiente domiciliar, no período 1975/83, Brasil. *Rev Bras Malariol Doencas Trop* 36: 15–312.
- Silveira AC, Peñaranda-Carrillo R, Lorosa ES, Leite J, Vinhaes MC, Castro C, Prata A, Macedo V (2001). Evaluation of the impact of chemical control measures and entomological surveillance on Chagas' disease in the counties of Mambai and Buritinópolis, Goiás State, Brazil. *Rev Soc Bras Med Trop* 34: 549–557.
- Song X-P, Hansen MC, Potapov P, Adusei B, Pickering J, Adami M, Lima A, Zalles V, Stehman SV, di Bella CM, Conde MC, Copati EJ, Fernandes LB, Hernandez-Serna A, Jantz SM, Pickens AH, Turubanova S, Tyukavina A (2021). Massive soybean expansion in South America since 2000 and implications for conservation. *Nat Sustain* 4: 784–792.
- Souza RCM, Brito RN, Barbosa AB, Diotaiuti L (2014). Species of the subfamily Triatominae Jeannel, 1919 (Hemiptera: Reduviidae) present in the Collection of Chagas Disease Vectors (FIOCRUZ-COLVEC), State of Minas Gerais. *Rev Soc Bras Med Trop* 47: 728–738.
- Teves SC (2012). Análises morfológicas, morfométricas e moleculares revelam uma nova espécie do gênero *Triatoma* do Estado do Tocantins, Brasil. Dissertação de Mestrado, Instituto Oswaldo Cruz – Fiocruz, Rio de Janeiro, Brasil.
- Teves SC (2018). Aspectos biológicos, morfológicos e moleculares de *Triatoma jatai* Gonçalves, Teves-Neves, Santos-Mallet, Carbajal-de-la-Fuente e Lopes, 2013 e *Triatoma costalimai* Verano e Galvão, 1959 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). Tese de Doutorado, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, Brasil.
- Teves SC, Gardim S, Fuente ALC, Lopes CM, Gonçalves TCM, Mallet JRS, Rosa JA, Almeida CE (2016). Mitochondrial genes reveal *Triatoma jatai* as a sister species to *Triatoma costalimai* (Reduviidae: Triatominae). *Am J Trop Med Hyg* 94: 686–688.
- Teves SC, Toma HK, Lopes CM, de Oliveira BLN, Carbajal-de-la-Fuente AL, de Souza DM, de Oliveira IAS, Santos-Mallet JR, Gonçalves TCM (2019). *Triatoma costalimai* naturally infected by *Trypanosoma cruzi*: a public health concern. *Am J Trop Med Hyg* 100: 90–92.
- Teves SC, Gonçalves TCM, de Freitas SPC, Lopes CM, Carbajal-de-la-Fuente AL, Santos-Mallet JR (2020). External female genitalia of *Triatoma jatai*, *Triatoma costalimai* and *Triatoma williamsi* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Parasit Vectors* 13: 538.
- Valença-Barbosa C, Lima MM, Sarquis O, Bezerra CM, Abad-Franch F (2014). Modeling disease vector occurrence when detection is imperfect II: drivers of site-occupancy by synanthropic *Triatoma brasiliensis* in the Brazilian northeast. *PLoS Negl Trop Dis* 8: e2861.

- Vendrami DP (2017). Estudos populacionais de *Triatoma sordida* e *Triatoma costalimai* (Hemiptera: Reduviidae) baseados em marcadores mitocondriais e morfometria geométrica. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Vendrami DP, Ceretti-Junior W, Obara MT, Mendonça VJ, Fonseca EOL, Medeiros-Sousa AR, Marrelli MT, Gurgel-Gonçalves R (2021). Phenotypic and genetic variation of *Triatoma costalimai* (Hemiptera: Reduviidae). Rev Soc Bras Med Trop 54: e00282020.
- Verano O, Galvão A (1959). *Triatoma costalimai* sp. n. Rev Bras Malariol Doencas Trop 10: 199–205.
- Vinhaes MC, de Oliveira SV, Reis PO, de Lacerda Sousa AC, Silva RA, Obara MT, Bezerra CM, da Costa VM, Alves RV, Gurgel-Gonçalves R (2014). Assessing the vulnerability of Brazilian municipalities to the vectorial transmission of *Trypanosoma cruzi* using multi-criteria decision analysis. Acta Trop 137: 105–110.
- Weirauch C (2006). Anatomy of disguise: camouflaging structures in nymphs of some Reduviidae (Heteroptera). Am Mus Novit 3542: 1–18.
- WHO – World Health Organization (2002). Control of Chagas disease: second report of the WHO Expert Committee. WHO Tech Rep Ser 905: 1–109.
- WHO – World Health Organization (2010). First WHO report on neglected tropical diseases: working to overcome the global impact of neglected tropical diseases. Geneva: World Health Organization.
- WHO – World Health Organization (2015). Chagas disease in Latin America: an epidemiological update based on 2010 estimates. WER 90: 33–43.
- WHO – World Health Organization (2021). Chagas disease (American trypanosomiasis). Disponível em: https://www.who.int/health-topics/chagas-disease#tab=tab_1
- Zeledón R, Valerio CE, Valerio JE (1973). The camouflage phenomenon in several species of Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). J Med Entomol 10: 209–211.