

Más que óvulos y espermatozoos: Factores masculinos, femeninos, y ambientales que influyen en la reproducción de mosquitos de *Aedes* y *Anopheles*

More than sperm and egg: Male, female and environmental factors that influence reproduction of *Aedes* and *Anopheles* mosquitoes

 CATALINA ALFONSO-PARRA^{1,2}  JESSICA OSORIO²
 JULIANA AGUDELO^{1,2}  SEBASTIAN DIAZ²  LUIS FELIPE
RAMIREZ-SANCHEZ²  FRANK W. AVILA^{2*}

¹ Universidad CES, Instituto Colombiano de Medicina Tropical, Sabaneta, Colombia. catalfonso@gmail.com

² Universidad de Antioquia, Max Planck Tandem Group in Mosquito Reproductive Biology, Medellín, Colombia. jpaola.osorio@udea.edu.co, juliana.agudelo@udea.edu.co, sebasdiaz@gmail.com, luis.ramirez@udea.edu.co, grupotandem.mosquito@udea.edu.co

* Autor de correspondencia

Frank W. Avila, Universidad de Antioquia, Cl. 67 #53-108, Aranjuez, Medellín, Colombia grupotandem.mosquito@udea.edu.co

Citación sugerida

ALFONSO-PARRA C.; OSORIO J.; AGUDELO, J.; DIAZ, S.; RAMIREZ-SANCHEZ, F.; AVILA F. W. 2022. More than sperm and egg: Male, female and environmental factors that influence reproduction of *Aedes* and *Anopheles* mosquitoes. Revista Colombiana de Entomología 48 (2): e11405. <https://doi.org/10.25100/socolen.v48i2.11405>

Recibido: 25-Jun-2021

Aceptado: 11-Abr-2022

Publicado: 7-Jul-2022

Revista Colombiana de Entomología

ISSN (Print): 0120-0488

ISSN (On Line): 2665-4385

<https://revistacolombianaentomologia.univalle.edu.co>

Open access



BY-NC-SA 4.0
creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/

Publishers: Sociedad Colombiana de Entomología
SOCOLEN (Bogotá, D. C., Colombia)

<https://www.socolen.org.co>

Universidad del Valle (Cali, Colombia)

<https://www.univalle.edu.co>

© 2021 Sociedad Colombiana de Entomología -
SOCOLEN y Universidad del Valle - Univalle

Resumen: La reproducción sexual en animales es un proceso complejo que va más allá de la unión entre espermatozoide y óvulo. De hecho, la generación exitosa de la progenie depende, en gran medida, de una serie de conductas pre copulatorias específicas de la especie y el sexo, así como de interacciones físicas y moleculares que ocurren durante y después del apareamiento. Dichas señales e interacciones facilitan la localización, el reconocimiento y la atracción de la pareja, y aseguran la fertilización exitosa del huevo. Esta revisión se centró en los procesos comportamentales y fisiológicos necesarios para la reproducción en mosquitos vectores de enfermedades, *Aedes* y *Anopheles*. Se destacan trabajos recientes que han dilucidado los comportamientos pre-apareamiento de machos y hembras que conducen a una cópula exitosa y se describen los cambios fisiológicos y de comportamiento posteriores al apareamiento observados en las hembras, que facilitan, principalmente, la producción de progenie. Así mismo, se discute el papel de las moléculas específicas del sexo en la mediación de los cambios posteriores al apareamiento observados en las hembras apareadas de *Aedes* y *Anopheles*. Finalmente, se da una descripción general de cómo los factores ambientales (por ejemplo, la temperatura, el estado nutricional o la composición del microbioma) pueden influir en la fertilidad de los adultos.

Palabras clave: acústica de apareamiento, *Aedes*, *Anopheles*, biología reproductiva, fisiología de apareamiento.

Abstract: Sexual reproduction in animals is more than the union of sperm and eggs, as the successful generation of progeny requires a series of interactions, e.g., behavioral, physical, and molecular, between males and females to ensure that a spermatozoon will ultimately fertilize an egg. Thus, reproduction is a complex process in which species- and sex-specific behavioral cues are required for the localization, recognition, and attraction of a sexual partner, and post-insemination interactions between male and female molecules mediate physiological and behavioral changes in females necessary for optimal reproductive output. In this review, we have focused on the behavioral and physiological processes required for reproduction in *Aedes* and *Anopheles* vector mosquitoes. We highlight recent work that has elucidated the pre-mating behaviors of males and females that lead to a successful copulation, describe the post-mating behavioral and physiological changes observed in females, which primarily serve to facilitate the production of progeny, and discuss the role of sex-specific molecules in mediating the post-mating changes observed in mated *Aedes* and *Anopheles* females. Finally, we give an overview of how environmental factors (e.g., temperature, nutritional status, or the composition of the microbiome) can influence adult fertility.

Keywords: *Aedes*, *Anopheles*, mating acoustics, mating physiology, reproductive biology.

Introducción

A menudo se piensa en la reproducción en términos simplistas: los machos y las hembras se aparean, el macho transfiere los espermatozoides que fertilizan los óvulos y se produce progenie. Sin embargo, la reproducción requiere una serie de interacciones entre machos y hembras, comportamentales, físicas y moleculares,

que son integrales para la generación exitosa de la progenie. La interrupción de cualquiera de estas interacciones puede tener consecuencias importantes en la fertilidad de una pareja.

Antes de copular, los machos y las hembras necesitan encontrarse y reconocer que son del sexo opuesto y de la misma especie (Gibson *et al.* 2010; Baker *et al.* 2019). Esto se logra a través de señales específicas de la especie y del sexo (Yuval 2005; Gibson *et al.* 2010; Baker *et al.* 2019). Una vez que la pareja se encuentra, los machos deben cortejar con éxito a la hembra, lo cual varía ampliamente, a veces involucrando elaborados rituales de cortejo u otra interacción de comportamiento entre los dos sexos (Quigley y Fusani 2018; Baker *et al.* 2019).

Cuando una hembra acepta las insinuaciones de un macho, puede producirse la cópula. En los insectos, el apareamiento resulta en una serie de cambios fisiológicos y de comportamiento en las hembras conocidos como respuestas post-apareamiento, que sirven principalmente para facilitar la producción de progenie (Gillott 2003; Avila *et al.* 2011; Baldini *et al.* 2012; Gabrieli *et al.* 2014; Hopkins *et al.* 2018). Estos cambios en la hembra incluyen aumento en el desarrollo de los huevos, ovulación y oviposición, aumento en las actividades de alimentación y consumo, cambios en las tasas de digestión y/o preferencias alimentarias, alteración de la longevidad e inducción de una respuesta inmune (Gillott 2003; Avila *et al.* 2011; Baldini *et al.* 2012; Gabrieli *et al.* 2014; Hopkins *et al.* 2018; Villarreal *et al.* 2018; Reynolds *et al.* 2020).

Las proteínas y moléculas pequeñas, causantes de los cambios post-apareamiento en la hembra están presentes en el eyaculado masculino y se transfieren al tracto reproductivo femenino junto con los espermatozoides durante el apareamiento (Hopkins *et al.* 2017). Las proteínas del fluido seminal (SFPs por su siglas en inglés) desempeñan un papel importante en la mediación de la respuesta femenina posterior al apareamiento en varias especies y son necesarias para el almacenamiento y posterior función de espermatozoides en las hembras en insectos (Gillott 2003; Avila *et al.* 2011; Baldini *et al.* 2012; Hopkins *et al.* 2018). Aunque los componentes de la eyaculación masculina inducen la respuesta de las hembras después del apareamiento, las hembras no son jugadoras pasivas en la reproducción, ya que se cree que los genes específicos que las hembras expresan en los tejidos del tracto reproductivo (muchos de los cuales están regulados por el apareamiento) coordinan sus actividades con las SFPs para generar con éxito la progenie (Schnakenberg *et al.* 2011; Sun y Spradling 2013; Shaw *et al.* 2014).

Además de las moléculas específicas de machos y hembras esenciales para la fertilidad, los factores ambientales también pueden influir en la reproducción de los insectos (Reinhold *et al.* 2018; Meuti y Short 2019). Las condiciones de crianza, el estado nutricional y la variable climática influyen en la fertilidad (Reinhold *et al.* 2018; Yan *et al.* 2021). A su vez, la microbiota bacteriana residente en los insectos, a menudo adquirida durante las etapas larvarias, también puede influir en la fertilidad de una pareja (Coon *et al.* 2016a, b). Por lo tanto, la reproducción exitosa es una confluencia de numerosos factores, cada uno de los cuales juega un papel en la generación de la progenie.

En esta revisión, se discute el proceso reproductivo de dos géneros de mosquitos vectores de enfermedades, *Aedes* y *Anopheles*. En estos vectores, el estudio de la reproducción es importante ya que, (a) está asociada a la capacidad vectorial (Mitchell *et al.* 2015), (b) las características del proceso

reproductivo pueden ser usadas para desarrollar nuevos métodos de control o mejorar los existentes (Johnson y Ritchie 2016), y (c) las técnicas de control alternativas como la liberación de insectos adultos infectados con bacterias específicas (Hoffmann *et al.* 2011) o de mosquitos genéticamente modificados (Winskill *et al.* 2015; Qsim *et al.* 2017), dependen de la competencia reproductiva de los mosquitos desarrollados en laboratorio. Así pues, se discute cómo algunas especies de *Aedes* y *Anopheles* se reconocen y se localizan entre sí y se describen sus comportamientos copulatorios antes del apareamiento. Similar a hembras en otros organismos, los mosquitos también experimentan cambios posteriores al apareamiento. Se describen los componentes de la eyaculación que provocan estos cambios en especies de *Aedes* y *Anopheles*. Finalmente, se examina cómo los factores ambientales pueden influir en la fisiología de machos y hembras y que alteran su aptitud reproductiva.

Interacciones precopulatorias entre mosquitos, machos y hembras

El primer paso para una reproducción exitosa debe ser la localización y atracción de individuos del sexo opuesto de la misma especie (Gibson *et al.* 2010). Los mosquitos responden a diferentes estímulos cuya finalidad es un apareamiento exitoso (Yuval 2005). En general, *Aedes* y *Anopheles* tienen diferentes comportamientos de localización y atracción (Yuval 2005).

La mayoría de las especies de anofelinos caracterizadas han sido especies africanas que copulan en enjambres (Yuval 2006; Diabaté *et al.* 2011; Baeshen 2022). El enjambre es una agregación de individuos, en su mayoría machos, que vuelan en conjunto y cuya función es servir como arena para estimular la cópula (Clements 1999; Diabaté *et al.* 2011). Según la especie, los enjambres pueden ser formados por diferentes cantidades de individuos, de decenas a cientos, y encontrarse a diferentes alturas (Howell y Knols 2009; Manoukis *et al.* 2009; Assogba *et al.* 2010). Su formación depende de la luz, el ciclo circadiano de los individuos y de marcadores visuales en el piso o en el horizonte (Sawadogo *et al.* 2013; Poda *et al.* 2019; Wang *et al.* 2021). Para la mayoría de las especies de anofelinos estudiadas, los enjambres se forman al atardecer (Charlwood y Jones 1980; Diabaté *et al.* 2003). Sin embargo, poco es lo que se sabe de las especies anofelinas del Nuevo Mundo. Al inicio del enjambre, los machos se van uniendo, formando una agregación suelta, para posteriormente formar un grupo más rígido y denso de mosquitos (Howell y Knols 2009). Las hembras llegan al enjambre una vez formado, tiempo que también es dependiente de la especie. Los machos copulan con las hembras que entran al enjambre o se alejan del enjambre temporalmente para copular con hembras que vuelan cerca (Charlwood y Jones 1980; Charlwood *et al.* 2002; Diabaté *et al.* 2003; Howell y Knols 2009; Diabaté *et al.* 2011).

Por otro lado, los machos de *Aedes aegypti* forman agregaciones más pequeñas de máximo un par de docenas, cerca a los pies o piernas del huésped, esperando a que alguna hembra se acerque a alimentarse (Hartberg 1971; Yuval 2005; Cabrera *et al.* 2007; Cator *et al.* 2011), aunque también se han observado enjambres cerca a grandes árboles o sobre sitios de oviposición. Sin embargo, la formación de enjambre en *Ae. aegypti* no es un comportamiento obligatorio para copular ya que también se han observado machos volando en solitario para interceptar hembras, formando parejas únicas de mosquitos

(Oliva *et al.* 2014). Esta plasticidad permite que especies de *Aedes* copulen a diferentes horas del día, aunque se observan picos crepusculares (Hartberg 1971; Oliva *et al.* 2014).

La formación de enjambre y la atracción de las hembras se da posiblemente por una combinación de una variedad de señales olfativas, auditivas y visuales (Diabaté *et al.* 2011; Oliva *et al.* 2014; Vaničková *et al.* 2017; Mozūraitis *et al.* 2020; Cator *et al.* 2021; Baeshen 2022). Así, por ejemplo, en *Ae. aegypti*, los machos en enjambre producen una feromona “de agregación” que atrae a individuos de ambos sexos (Fawaz *et al.* 2014; Oliva *et al.* 2014). La interacción del macho con la hembra dentro del enjambre ocurre en el aire y puede terminar en apareamiento o en rechazo por parte de la hembra (Cator *et al.* 2021). Así mismo, estudios han demostrado que machos de *An. arabiensis* y *An. gambiae* producen y liberan feromonas de agregación que atraen a machos y a hembras y es importante para el éxito de cópula (Mozūraitis *et al.* 2020). Tanto en *Aedes* como en *Anopheles*, no hay una forma clara de cortejo; sin embargo existe evidencia que demuestra que los individuos se aparean con parejas que presentan características específicas, que incluyen tamaño, antecedentes genéticos y formas de crianza (Qureshi *et al.* 2019; Cator *et al.* 2021), aunque es poco lo que se sabe al respecto. Aun así, en algunas especies como *An. gambiae*, se cree que el proceso de cópula es tan rápido que no hay selección de la pareja (Diabaté *et al.* 2011).

Uno de los factores necesarios para que mosquitos del sexo opuesto de la misma especie se encuentren y se seleccionen unos a otros, son las señales auditivas. Se ha sabido por mucho tiempo que en *Ae. aegypti*, el macho es atraído por la frecuencia del batido de las alas que producen las hembras al volar (WBF, wing beat frequency por sus siglas en inglés) (Roth 1948) y que el sonido es un componente esencial en el comportamiento de apareamiento de la mayoría de los mosquitos (Belton 1994).

La caracterización de las interacciones acústicas entre machos y hembras se ha hecho principalmente con mosquitos inmovilizados que pueden mover libremente sus alas. Machos y hembras inmovilizados de algunas especies de *Anopheles* (Pennetier *et al.* 2010), *Culex* (Warren *et al.* 2009), y *Aedes* (Cator *et al.* 2009) interactúan acústicamente cuando se encuentran en cercanía, alterando la frecuencia del batido de sus alas para converger en los componentes armónicos de sus señales, proceso conocido como convergencia armónica. La convergencia armónica también se ha descrito en parejas de *Ae. aegypti* donde la hembra está inmovilizada y el macho vuela libremente; en este caso la convergencia se correlaciona más frecuentemente con cópulas exitosas (Aldersley y Cator 2019). No obstante, poca es la información que se tiene sobre este comportamiento acústico en mosquitos en vuelo libre. En un estudio de laboratorio usando *An. albimanus* en vuelo libre no se detectó convergencia armónica (Pantoja-Sánchez *et al.* 2019), y en un estudio en campo que analizó el comportamiento de *Ae. aegypti* se detectó en una pareja lo que parece ser convergencia armónica (Cator *et al.* 2011). Aun así, se cree que la convergencia armónica es un mecanismo usado por las hembras para evaluar y determinar si deben aparearse con un macho en particular.

Otro comportamiento acústico descrito es la modulación rápida de frecuencia (RFM por sus siglas en inglés). Este tipo de comportamiento precópula se ha reportado en parejas donde el macho tiene un comportamiento estereotípico, en el que presenta un aumento en el tono de vuelo seguido

por una modulación rápida de la frecuencia y es asociado al momento en el que el macho ha detectado, es atraído y se dirige hacia el tono producido por una hembra (Simões *et al.* 2016). La RFM representa una medida acústica de un intento de apareamiento por parte del macho (Simões *et al.* 2016). La identificación y caracterización de este comportamiento se ha realizado con machos de *Ae. aegypti* (Aldersley y Cator 2019), *An. gambiae* y *An. coluzzi* (Simões *et al.* 2017), *Cx. quinquefasciatus* (Simões *et al.* 2016) y *An. darlingi* (Montoya *et al.* 2021) en vuelo libre, que son atraídos ya sea hacia una hembra inmóvil o a un parlante reproduciendo el tono de la hembra. Adicionalmente, este comportamiento de RFM también se ha observado en *An. albimanus* (Pantoja-Sánchez *et al.* 2019), cuando los dos individuos vuelan libres. La RFM es un comportamiento independiente y diferente de las interacciones de convergencia armónica, y no está claro cómo se relacionan entre sí (Aldersley y Cator 2019).

Las interacciones acústicas entre machos también son importantes en la formación del enjambre. Dentro del enjambre, subgrupos de machos presentan vuelos paralelos y donde coincide la velocidad de cada individuo (Shishika *et al.* 2014). Estudios realizados con grupos de machos de *Ae. aegypti* inmovilizados, determinaron que cuando hay más de 6 individuos volando cerca se presenta cohesividad en los tonos acústicos de todos los machos (Aldersley *et al.* 2017). Adicionalmente, en grupos de machos de *An. albimanus* en vuelo libre la cohesividad de las frecuencias de los machos está asociada con vuelos en patrón, o similares a vuelos en enjambre (Pantoja-Sánchez *et al.* 2019). Esta cohesividad acústica de los machos que vuelan juntos puede ser útil para detectar cuando las hembras, con un tono diferente, entran al enjambre, facilitando así la cópula (Pantoja-Sánchez *et al.* 2019). Finalmente, estudios en *An. coluzzii* en vuelo libre, revelaron que los machos que vuelan en enjambre son más sensibles al sonido, lo que sugiere que los machos están más dispuestos a interactuar acústicamente con la hembra para copular, mientras que estudios en *An. gambiae* muestran que el aumento en la sensibilidad al sonido es el resultado de control circadiano (Feugère *et al.* 2022; Somers *et al.* 2022).

Moléculas del fluido seminal provocan cambios en las hembras después de aparearse

Durante el apareamiento, los machos transfieren fluido seminal al tracto reproductivo femenino. El fluido seminal es una mezcla compleja de espermatozoides y otras moléculas, incluidos lípidos, proteínas, carbohidratos, ácidos nucleicos y vitaminas (Hopkins *et al.* 2017). Se sabe desde hace algún tiempo, que el apareamiento induce cambios fisiológicos y de comportamiento en las hembras de diversos taxones; el conjunto de cambios es denominado respuesta post-apareamiento (PMR por sus siglas en inglés) de las hembras (Gillott 2003; Avila *et al.* 2011). Las PMRs de las hembras y los factores que las inducen se han estudiado ampliamente en el modelo de insecto *Drosophila melanogaster*, en la que las hembras exhiben numerosos cambios, que incluyen aumentos en las tasas de producción de huevos, ovulación, oviposición, actividad locomotora, y consumo de alimentos, y disminución de la tasa de digestión, esperanza de vida y receptividad sexual en las hembras apareadas (Gillott 2003; Avila *et al.* 2011; Hopkins *et al.* 2018). En *D. melanogaster*, el apareamiento también induce cambios transcripcionales en los tejidos del tracto reproductivo femenino y en los intestinos, induce una respuesta inmune, y causa cambios estructurales en estos

(Avila *et al.* 2011; Rubinstein y Wolfner 2013; Mattei *et al.* 2015; Hopkins *et al.* 2018; White *et al.* 2021). Las SFPs, y no los espermatozoides, son los efectores principales de los cambios en las hembras de esta especie (Xue y Noll 2000; Avila *et al.* 2011; Hopkins *et al.* 2018; White *et al.* 2021). Además, las SFPs son importantes y necesarias para la acumulación de espermatozoides en los órganos de almacenamiento del tracto reproductivo femenino, y su posterior liberación para permitir la fertilización (Avila *et al.* 2011; Hopkins *et al.* 2018).

La localización final de las SFPs en los tejidos de las hembras después de la transferencia puede sugerir la función de cada proteína (Ravi Ram *et al.* 2005). Dentro del tracto reproductivo femenino, un subconjunto de SFPs de *D. melanogaster* se localizan en la superficie de los espermatozoides, y en los diferentes tejidos del tracto (p.ej., los ovarios, los oviductos, y los órganos de almacenamiento de espermatozoides) (Neubaum y Wolfner 1999; Heifetz *et al.* 2000; Peng *et al.* 2005; Ravi Ram *et al.* 2005; Singh *et al.* 2018). Así, por ejemplo, las SFPs que se localizan en la superficie de los espermatozoides o entran a los órganos de almacenamiento de los espermatozoides a menudo se requieren para el almacenamiento, liberación y/o la función adecuada de los espermatozoides en esta especie (Avila *et al.* 2011, 2017; Hopkins *et al.* 2018). Algunas SFPs de *Drosophila* pueden salir del tracto reproductivo femenino y entrar en la hemolinfa, como la proteína sex peptide (también conocida como Acp70A) capaz de ingresar al sistema nervioso para mediar los comportamientos femeninos posteriores al apareamiento (Avila *et al.* 2011; Hopkins *et al.* 2018). Por lo tanto, los estudios en *Drosophila* han demostrado la importancia de las SFPs en la fertilidad y han llevado a los investigadores a identificar proteínas seminales u otros componentes del fluido seminal necesarias para la fertilidad de mosquitos vectores de enfermedades.

Los tractos reproductivos masculinos y femeninos de *Aedes aegypti* y *Anopheles gambiae*

En hembras de *Ae. aegypti*, el fluido seminal transferido por los machos entra a la bursa del tracto reproductivo femenino que se expande para acomodar el eyaculado (Figura 1A). Los espermatozoides localizados inicialmente en la bursa se orientan hacia las entradas de los órganos de almacenamiento, o espermatecas (Figura 1A) y comienzan a entrar ~ 30 segundos después de la inseminación (Degner y Harrington 2016a). En el tracto reproductivo masculino, las glándulas accesorias

(Figura 1B) son los sitios principales de síntesis de las SFPs en ésta especie (Alfonso-Parra *et al.* 2014). La producción de los espermatozoides ocurre en los testículos, y los espermatozoides maduros que serán transferidos en el eyaculado son almacenados en las vesículas seminales (Figura 1B) (Foster y Lea 1975; Ndiaye *et al.* 1997).

En *An. gambiae*, los machos transfieren el eyaculado (espermatozoides y otros componentes) como un tapón de apareamiento gelatinoso que se localiza en el atrio femenino (Giglioli y Mason 1966) (Figura 1B). El tapón de apareamiento se degrada lentamente dentro del tracto reproductivo femenino y los espermatozoides se almacenan en la espermateca (Rogers *et al.* 2009; Mitchell *et al.* 2015; Bascuñan *et al.* 2020). Las glándulas accesorias son los sitios principales de síntesis de las SFPs identificados en esta especie (Baldini *et al.* 2012), y producen la hormona esteroide 20-hidroxiecdisona (20E) (Pondeville *et al.* 2008); la transferencia sexual de 20E induce varias respuestas post-apareamiento en las hembras de esta especie (Gabrieli *et al.* 2014). Como en otros insectos, los espermatozoides maduros se almacenan en las vesículas seminales (Figura 1B) del tracto reproductivo masculino (Ndiaye *et al.* 1997).

Cambios fisiológicos y comportamentales en las hembras apareadas de *Aedes* y *Anopheles*

Las hembras de *Aedes* y *Anopheles* sufren cambios fisiológicos y comportamentales como resultado de la transferencia del fluido seminal del macho durante la cópula. Después de la inseminación, las hembras de *Ae. aegypti* experimentan varios cambios, que incluyen la producción de huevos (Meuti y Short 2019), aumento de la longevidad de las hembras (Helinski y Harrington 2011; Villarreal *et al.* 2018), la disminución en la incidencia de re-apareamiento (Degner y Harrington 2016b), y la disminución en la actividad de vuelo (Jones 1981). Además, el apareamiento inhibe la convergencia armónica de las hembras (League *et al.* 2019), un posible mecanismo para evitar un nuevo apareamiento. Al igual que en *D. melanogaster*, la copulación induce cambios en la expresión génica en los tejidos del tracto reproductivo femenino (Alfonso-Parra *et al.* 2016; Camargo *et al.* 2020; Pascini *et al.* 2020), y algunos de estos genes responden directamente a la recepción de las SFPs (Amaro *et al.* 2021). Estudios iniciales sugirieron que el apareamiento alteraba los comportamientos de búsqueda de huéspedes y el tamaño de la comida de

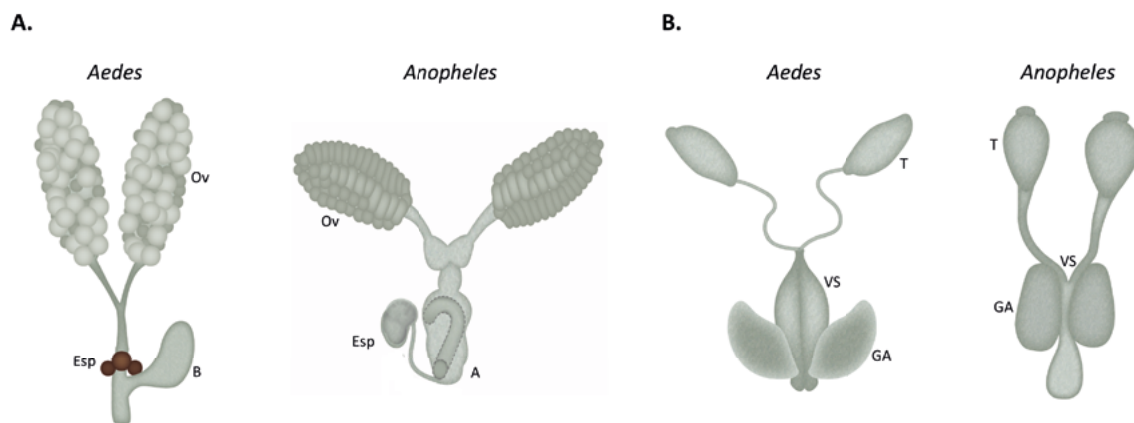


Figura 1. Tracto reproductivo femenino (A) y masculino (B) de especies de *Aedes* y *Anopheles*. Tracto reproductivo femenino: Ov = oviducto, Esp = espermateca, B = bursa, A = atrio; Tracto reproductivo masculino: T = testículo, VS = vesículas seminales, GA = glándula accesoria. Los tractos reproductivos femeninos representan hembras apareadas. En (A) (*Anopheles*), el bastón representa el tapón de apareamiento dentro del atrio.

sangre en las hembras de *Ae. aegypti* (Klowden 1995; Klowden 1999; Gillott 2003), sin embargo, un estudio reciente demostró que ni el apareamiento ni la recepción de SFP alteran la búsqueda de huéspedes, el tamaño de la ingesta de sangre o la tasa de digestión (League *et al.* 2021) en esta especie.

Las hembras de *Anopheles* también experimentan cambios posteriores al apareamiento similares a los observados en los mosquitos *Aedes*, ya que se suprime el reapareamiento (Baimai y Green 1987; Tripet *et al.* 2003), se aumenta la producción de huevos (Baldini *et al.* 2012), y reduce la actividad del vuelo (Jones y Gubbins 1978). Similar a lo observado en *D. melanogaster*, en *An. gambiae* no se requieren espermatozoides para producir una respuesta postcopulatoria, ya que machos sin espermatozoides pueden inducir cambios en sus parejas (Thailayil *et al.* 2011), implicando a otros componentes seminales en las PMRs femeninas. El apareamiento también causa cambios estructurales (Rogers *et al.* 2008) y cambios transcripcionales en los tejidos del tracto reproductivo femenino (Rogers *et al.* 2008; Gabrieli *et al.* 2014; Shaw *et al.* 2014).

Las proteínas del fluido seminal provocan cambios en las hembras de *Aedes*

Experimentos realizados en *Ae. aegypti*, demostraron que la implantación de las glándulas accesorias masculinas (Figura 1B) en las hembras induce varios PMRs en esta especie (Leahy y Craig 1965; Craig 1967; Yeh y Klowden 1990) y que los componentes de las glándulas accesorias responsables de estos efectos son proteínicos (Fuchs *et al.* 1968; Fuchs *et al.* 1969), sugiriendo que este órgano produce proteínas responsables de los cambios observados posteriores al apareamiento. Así mismo, la inyección de extractos de las glándulas accesorias masculinas en hembras vírgenes inhibe el apareamiento a largo plazo en las hembras de *Ae. aegypti* y *Ae. albopictus* (Helinski *et al.* 2012), inhibe la convergencia armónica en *Ae. aegypti* (League *et al.* 2019), disminuye la actividad locomotora en *Ae. albopictus* (Feitoza *et al.* 2020), induce la puesta de huevos en *Ae. aegypti* (Villarreal *et al.* 2018), y aumenta la esperanza de vida de las hembras en *Ae. aegypti* (Villarreal *et al.* 2018), lo que proporciona más pruebas de que las moléculas producidas en las glándulas accesorias masculinas son responsables de la inducción de PMRs femeninas en los mosquitos *Aedes*.

En la actualidad, sabemos que las glándulas accesorias masculinas son los principales sitios de síntesis de las SFPs en *Ae. aegypti* (Alfonso-Parra *et al.* 2014), lo que sugiere que las proteínas producidas allí son los efectores primarios de las PMRs en esta especie. Hasta la fecha, se han identificado 280 SFPs de *Ae. aegypti* (Degner *et al.* 2018) y 198 SFPs de *Ae. albopictus* (Boes *et al.* 2014) que son transferidas a las hembras durante el apareamiento. La composición de las SFPs de *Ae. aegypti* y *Ae. albopictus* son similares a los eyaculados de otros taxones, con categorías de proteínas similares en proporciones semejantes (Avila *et al.* 2011; Baldini *et al.* 2012; Hopkins *et al.* 2017; Wigby *et al.* 2020). Sin embargo, una dificultad importante en el estudio de la función de las SFPs es que los genes que codifican para estas proteínas son de los que evolucionan más rápidamente del genoma, y tienen una baja homología incluso entre especies estrechamente relacionadas (Chapman 2008; Hopkins *et al.* 2017), requiriendo el análisis funcional de las SFPs en cada especie.

Aunque las SFPs en conjunto efectúan en las hembras de *Aedes* los PMRs, solamente se ha dilucidado la función

de una proteína seminal: Head-Peptide I (HP-I). HP-I se expresa en las glándulas accesorias masculinas y se transfiere a las hembras durante el apareamiento (Naccarati *et al.* 2012), para provocar una inhibición transitoria del reapareamiento de las hembras en la primera hora después de la cópula (Duvall *et al.* 2017). Aunque las hembras *Ae. aegypti* se consideran monógamas, una pequeña proporción se aparean nuevamente en las primeras horas después del apareamiento inicial; el reapareamiento disminuye con el tiempo hasta que las hembras se vuelven completamente refractarias a las 24 horas (Degner y Harrington 2016b). Se cree que HP-I refuerza la monogamia a corto plazo, antes de que componentes adicionales de las glándulas accesorias masculinas eliminen el reapareamiento a largo plazo. Los machos de *Ae. aegypti* también transfieren la hormona juvenil III al tracto reproductivo femenino, y afectan el almacenamiento de lípidos en los ovarios, lo que mejora el desarrollo del foliculo ovárico después de una ingestión de sangre que conduce a un aumento de la oviposición (Clifton *et al.* 2014).

20-hidroxiecdisona causa cambios postcopulatorios en las hembras de *Anopheles gambiae*

A diferencia de *Ae. aegypti*, el papel de las secreciones de las glándulas accesorias en la inducción de PMR femenina en anofelinos no fue tan evidente, ya que experimentos de trasplante de las glándulas accesorias a las hembras e inyección de extractos de las glándulas accesorias dieron resultados mixtos (revisado en Baldini *et al.* 2012). Por ejemplo, al examinar la inhibición del apareamiento después de la inyección de extractos de glándulas accesorias masculinas, algunos investigadores no encontraron ningún efecto (Klowden 2001) mientras que otros sí (Shutt *et al.* 2010).

Experimentos más recientes identificaron SFPs producidas en las glándulas accesorias masculinas de *An. gambiae* que son necesarias para algunos procesos posteriores al apareamiento y requeridas para la fertilidad. Inicialmente, Dottorini *et al.* (2007) realizaron una comparación bioinformática de *D. melanogaster* y *An. gambiae* en la que identificaron 46 genes expresados en las glándulas accesorias de esta especie. Rogers *et al.* (2009) realizaron un análisis de espectrometría de masas para identificar las proteínas específicas de los machos transferidas en el tapón de apareamiento, identificaron 25 SFPs. Así por ejemplo, la formación del tapón de apareamiento se da mediante la reticulación de la SFP Plugin por una transglutaminasa específica producida en las glándulas accesorias masculinas (Rogers *et al.* 2009). La eliminación de Plugin por medio de RNAi da como resultado una disminución significativa en la cantidad de espermatozoides almacenados en la espermateca (Rogers *et al.* 2009). Tras el análisis de la expresión génica del genoma completo del *An. gambiae* (Baker *et al.* 2011), Baldini *et al.* (2012) identificaron 50 genes adicionales expresados en las glándulas accesorias. Sin embargo, se conoce la función solo de algunos de estos genes en la fertilidad de *An. gambiae*. Adicionalmente, Dottorini *et al.* (2013) identificaron un factor de choque térmico que regula la transcripción de algunas de las SFPs. El silenciamiento de este factor de choque térmico en los machos afecta la cantidad de progenie producida en sus parejas (Dottorini *et al.* 2013). Sin embargo, el tapón de acoplamiento no se forma con el silenciamiento de este factor de choque térmico (Dottorini *et al.* 2013). Por lo tanto, no se sabe si la fertilidad suprimida observada es un resultado directo del silenciamiento de los SFPs o si se debe a un defecto de almacenamiento de

esperma asociado con la formación incompleta del tapón de apareamiento (Rogers *et al.* 2009).

Posteriormente, se identificaría un componente no proteínico del líquido seminal que causa cambios en *An. gambiae* hembras después del apareamiento. A diferencia de *Aedes* y *Drosophila*, el efector principal de los PMRs femeninos en las hembras de *An. gambiae* no es una proteína seminal, sino la hormona esteroide 20-hidroxiecdisona (20E) (Gabrieli *et al.* 2014). 20E es un ecdiesterioide presente en insectos, que tiene una variedad de funciones, incluida la regulación de la muda en las etapas juveniles, y el aprendizaje, el sueño y las interacciones sociales en adultos (Ishimoto y Kitamoto 2011; Yamana *et al.* 2013). Machos de *An. gambiae* producen 20E en las glándulas accesorias masculinas y lo transfieren a las hembras durante el apareamiento (Pondeville *et al.* 2008; Mitchell *et al.* 2015). La inyección de 20E en hembras vírgenes es suficiente para inhibir el re-apareamiento (Gabrieli *et al.* 2014), inducir la ovogénesis y la oviposición (Baldini *et al.* 2013; Gabrieli *et al.* 2014), y efectuar cambios transcripcionales en el tracto reproductivo femenino de esta especie (Gabrieli *et al.* 2014), lo que muestra que esta hormona esteroidea es el principal efector de los cambios posteriores al apareamiento en esta especie. Sin embargo, no todos los vectores anofelinos de malaria utilizan 20E para inducir las PMRs. Por ejemplo, los machos de *An. albimanus* no producen 20E en sus glándulas accesorias (Mitchell *et al.* 2015), lo que sugiere que otras moléculas de los machos inducen las PMRs en las hembras de algunas especies de *Anopheles*.

Los genes expresados en el tracto reproductivo de la hembra son necesarios para la fertilidad en especies de *Aedes* y *Anopheles*

Aunque hasta el momento se ha hecho énfasis en las moléculas específicas de los machos necesarias para la fertilidad, las moléculas de las hembras son también un requisito para la producción de progenie. En *D. melanogaster*, el apareamiento causa una gran cantidad de cambios transcripcionales en los tejidos del tracto reproductivo femenino (Avila *et al.* 2011), incluyendo genes expresados en las células secretoras de las espermatecas que son esenciales para la fertilidad (Allen y Spradling 2008; Prokupek *et al.* 2009). En esta misma especie, la ablación genética de las células secretoras de las espermatecas antes del apareamiento resulta en la esterilidad de las hembras, mientras que la ablación después del apareamiento (cuando se almacenan los espermatozoides) afecta la motilidad de los espermatozoides, la ovulación y la oviposición (Schnakenberg *et al.* 2011; Sun y Spradling 2013). Como la expresión génica posterior al apareamiento se correlaciona con los cambios estructurales observados en el tracto reproductivo femenino en *An. gambiae* y *D. melanogaster* (Rogers *et al.* 2008; Rubinstein y Wolfner 2013; Mattei *et al.* 2015), los genes que responden al apareamiento potencialmente pueden coordinar sus actividades con las SFPs transferidas y/o participar en los procesos fisiológicos necesarios para la fertilidad.

El apareamiento y la recepción de las SFPs en *Ae. aegypti*, o la recepción de 20E en *An. gambiae* induce cambios transcripcionales en los tejidos del tracto reproductivo femenino (Rogers *et al.* 2008; Gabrieli *et al.* 2014; Shaw *et al.* 2014; Alfonso-Parra *et al.* 2016; Camargo *et al.* 2020; Pascini *et al.* 2020; Reynolds *et al.* 2020; Amaro *et al.* 2021). En *Ae. aegypti*, el apareamiento y la alimentación con sangre provocan cambios en la expresión génica de las espermatecas (Camargo *et al.* 2020). Así, por ejemplo, un gen expresado en la

espermateca y regulado por la alimentación con sangre, *intercambiador* Na^+/Ca^{2+} , es necesario para el desarrollo de los ovocitos (Camargo *et al.* 2020; Pascini *et al.* 2020). También es probable que el proceso de remoción de la capa exterior de los espermatozoides almacenados en las espermatecas, modificación que coincide con el momento en que los espermatozoides son capaces de fertilizar los óvulos (Noble *et al.* 2019), requiera factores femeninos que no han sido identificados. Incluso, solo un subconjunto de genes del tracto reproductivo femenino de *Ae. aegypti* regulados por el apareamiento, se expresan en las espermatecas (Alfonso-Parra *et al.* 2016; Camargo *et al.* 2020; Amaro *et al.* 2021), lo que sugiere que otros tejidos del sistema reproductor producen moléculas importantes en los procesos fisiológicos posteriores al apareamiento.

En *An. gambiae*, se han identificado numerosos genes en los tejidos del tracto reproductivo femenino que responden al apareamiento (Rogers *et al.* 2008; Gabrieli *et al.* 2014; Shaw *et al.* 2014). El gen *Mating-Induced Stimulator of Oogenesis* (*MISO*) expresado en el atrio, está directamente regulado por 20E y es necesario para el aumento en el desarrollo de los huevos inducido por el apareamiento (Baldini *et al.* 2013). Adicionalmente, la inducción de *MISO* en las hembras promueve la tolerancia a la infección por *Plasmodium* (Marce *et al.* 2020). Los genes que codifican para proteasas están altamente expresados en el atrio de la hembra en esta especie (Rogers *et al.* 2008; Mancini *et al.* 2011), y dos genes que codifican para serina-proteasas expresadas en el atrio, alteran su expresión después del apareamiento y regulan la liberación de 20E del tapón; el silenciamiento de una de estas proteasas, Mating Regulated Atrial Protease 1 (MatRAP1), resulta en un aumento en la incidencia de reapareamiento de las hembras (Bascuñán *et al.* 2020). La peroxidasa hemo HPX15, expresada en la espermateca y regulada por la transferencia de 20E, es necesaria para la fertilidad a largo plazo en esta especie (Shaw *et al.* 2014). Además, la recepción de 20E activa la vía de señalización quinasa c-Jun N-terminal (JNK) en la cabeza de la hembra de *An. gambiae*, activación requerida para lograr niveles óptimos de oviposición (Peirce *et al.* 2020). La alimentación con sangre también activa la expresión de trehelasa en los cuerpos grasos y en los ovarios de *An. stephensi*. La trehelasa metaboliza la trehalosa, y el silenciamiento de este gen afecta el desarrollo de los ovocitos después de la alimentación con sangre (Tevatiya *et al.* 2020), lo que indica que afecta el metabolismo energético en los ovocitos en desarrollo.

Factores ambientales que afectan la reproducción en mosquitos *Aedes* y *Anopheles*.

Características físicas como el tamaño corporal y las reservas energéticas son importantes en el desempeño reproductivo de los mosquitos, evaluado en componentes como la fecundidad y la fertilidad (p. ej. Ramírez-Sánchez *et al.* 2020). Estas características son directamente influenciadas por factores ambientales como 1. la temperatura (p. ej. Costa *et al.* 2010), 2. el estado nutricional (p. ej. Yan *et al.* 2021) y 3. la microbiota (incluyendo la infección con la bacteria *Wolbachia*) (p. ej. Coon *et al.* 2016a).

Temperatura. El desempeño reproductivo de los mosquitos puede variar en respuesta a factores ambientales del entorno en el que se desarrollan y habitan. Cambios en variables ambientales como la temperatura y la humedad en la que se encuentran las hembras de *Ae. aegypti*, causan disminución en la fecundidad y en los patrones de oviposición, teniendo como

temperaturas más óptimas aquellas entre 25°C a 30°C (Costa *et al.* 2010; Carrington *et al.* 2013). No obstante, se han observado resultados mixtos para *Ae. albopictus* con respecto a los efectos de la temperatura sobre la fecundidad. Delatte *et al.* (2009) no observaron ningún efecto de la temperatura en la que se desarrollan las larvas sobre la fecundidad o los ciclos gonotróficos. Mientras que Briegel y Timmermann (2001) reportaron que en las larvas criadas entre 17-32°C, hay una correlación inversa entre temperatura y tamaño de los adultos, que resulta en una fecundidad más alta en las hembras criadas en las temperaturas más bajas.

Estado nutricional. Una vez que emergen de los huevos, los mosquitos deben pasar cuatro estadios larvarios y uno de pupa antes de convertirse en adulto (Clements 1992). La alimentación recibida durante el proceso de desarrollo larval tiene un papel determinante tanto para la larva como para el adulto del mosquito, con un efecto directo sobre la fecundidad (Yan *et al.* 2021). La calidad, así como la cantidad de alimento, son decisivos para el tamaño del mosquito, las hembras de *Ae. aegypti* que crecen con dietas pobres durante su estadios larval tienen un tamaño corporal menor cuando son adultos y almacenan menos nutrientes comparados con mosquitos que tuvieron dietas más ricas (Tsunoda *et al.* 2010; Zeller y Koella 2016). Mas importante aún, el tamaño corporal tiene una correlación positiva con el número de huevos ovipositados por la hembra, las hembras de *Ae. aegypti* y *Ae. albopictus* de mayor tamaño, ponen más huevos (Briegel y Timmermann 2001; Ramírez-Sánchez *et al.* 2020). Resultados similares son observados en *An. gambiae*, *An. stephensi* (Takken *et al.* 2013), *An. arabiensis* (Gilles *et al.* 2011) y *An. coluzzi* (Vantaux *et al.* 2016; Epopa *et al.* 2018): las dietas pobres en nutrientes durante el desarrollo larval conducen a menores tamaños corporales y reservas nutricionales de los adultos, y afectan la capacidad reproductiva de las hembras. Además, machos de *Ae. aegypti* (Ponlawat y Harrington 2007) y *Ae. albopictus* (Hatala *et al.* 2018) de mayor tamaño corporal tienen un mayor número de espermatozoides comparados con insectos más pequeños. Inclusive, machos más grandes de *Ae. aegypti* transfieren más espermatozoides durante la copulación (Ponlawat y Harrington 2009), y pueden inseminar más hembras después de varias cópulas sucesivas comparado con individuos de menor tamaño (Helinski y Harrington 2011; Ramírez-Sánchez *et al.* 2020). Finalmente, el tamaño corporal de la hembra, en *Ae. aegypti* y *Ae. albopictus*, afecta su capacidad de almacenar espermatozoides (De Jesus y Reiskind 2016). En definitiva, el estatus nutricional es uno de los principales factores que afectan la producción de prole.

Microbiota. La microbiota asociada con mosquitos juega un papel importante en el desarrollo larval, en la competencia vectorial y en la respuesta inmune de sus hospederos (Strand 2018). La mayoría de la microbiota bacteriana de los mosquitos se adquiere del hábitat acuáticos de las larvas (Gimonneau *et al.* 2014; Coon *et al.* 2016b) o cuando los adultos se alimentan de néctar (Bassene *et al.* 2020), aunque algunas bacterias pueden transmitirse verticalmente, como *Wolbachia* (Kremer y Huigens 2011). El estudio del significado de la microbiota en parámetros reproductivos se ha hecho mediante experimentos de su manipulación utilizando diferentes estrategias. Así pues, la reducción, con antibiótico, de la microbiota en mosquitos adultos muestran diferentes resultados dependiendo de la especie, mientras para *Ae. aegypti* hay una reducción en

el número de huevos puestos respecto al control (Gaio *et al.* 2011); en *An. gambiae* el número de huevos es mayor en el grupo tratado (Gendrin *et al.* 2015). Sin embargo, en larvas de *Ae. aegypti* axénicas colonizadas con bacterias auxotróficas que se pierden una vez emergen como mosquitos adultos, la fertilidad es mayor en las hembras de microbiota reducida comparadas a las control (Romoli *et al.* 2021). Una estrategia adicional para el estudio de la importancia de la microbiota, es con el uso de mosquitos gnotobioticos, es decir con una microbiota determinada y controlada desde su colonización en larvas o adultos. Mosquitos gnotobioticos de *Ae. aegypti* no presentan diferencias en el número de huevos depositados entre distintos tratamientos; al contrario, en *Ae. atropalpus*, una especie autógena, que no necesita sangre para su primera puesta de huevos, se observa un número menor de huevos en los tratamientos comparado con el control (Coon *et al.* 2016a). Ya que la primera puesta de huevo en *Ae. atropalpus* depende de la nutrición obtenida como larva, este resultado muestra la conexión entre la nutrición larval, la microbiota residente y la fecundidad de los adultos (Coon *et al.* 2016a).

Wolbachia. Un caso especial de influencia de la microbiota sobre la biología reproductiva del mosquito hospedero, son las bacterias del género *Wolbachia*. Estas bacterias se encuentran presentes en cerca del 60% de las especies de artrópodos terrestres (Weinert *et al.* 2015). *Wolbachia* causa en sus hospederos diferentes fenotipos reproductivos que permiten su propagación a través de transmisión vertical por línea materna, específicamente, feminización, partenogénesis, asesinato de machos y el único descrito hasta ahora en mosquitos: incompatibilidad citoplasmática (IC), donde hembras sin infección no pueden tener descendencia viable cuando se aparean con machos infectados (Werren *et al.* 2008). En *Ae. albopictus*, *Wolbachia* se encuentra de forma natural e induce IC (Kambhampati *et al.* 1993). Recientemente, infecciones naturales por *Wolbachia* en poblaciones de *Anopheles* han sido identificadas (Ross y Hoffmann 2021), pero las implicaciones en la fertilidad requieren más investigación.

Los mosquitos de *Ae. aegypti* no se encuentran infectados naturalmente con *Wolbachia*, así que se ha propuesto la infección artificial como estrategia de control, ya que la infección no solo acorta la supervivencia de los adultos (McMeniman *et al.* 2009) sino que también disminuye la replicación de los virus del dengue, Zika, y chikungunya en su hospedero (Bian *et al.* 2010; Aliota *et al.* 2016a, b). Para que esta estrategia sea exitosa, los mosquitos de laboratorio infectados con *Wolbachia* liberados en el campo deben diseminar la infección a la población silvestre a través del proceso reproductivo. Estudios en semicampo donde se evaluó la competitividad de los machos infectados y no infectados por la bacteria (evaluada a través de la capacidad de inducir IC), no encontraron diferencias entre los dos grupos (Segoli *et al.* 2014), resultado similar se ha observado en *Ae. polynesiensis*, especie que también ha sido infectada artificialmente como estrategia de control (Chambers *et al.* 2011). Sin embargo, en poblaciones de laboratorio de *Ae. aegypti* también se ha observado retraso en la ovogénesis y disminución en la fecundidad y fertilidad, como resultado de un efecto sinérgico entre la infección con *Wolbachia* y la desecación de huevos almacenados (Lau *et al.* 2021). Incluso, en la infección con la cepa WA1bB de *Wolbachia*, se ha observado que las hembras que provienen de huevos almacenados por más de 11 semanas a temperaturas entre 22-30°C se vuelven infértiles (Lau *et al.* 2021).

Observaciones finales

La reproducción es un proceso esencial para el mantenimiento y expansión de las poblaciones de mosquitos, en el que se requiere completar numerosos pasos antes de que una hembra pueda poner un huevo fertilizado que se convertirá en un adulto sexualmente maduro y el proceso pueda comenzar de nuevo. En los mosquitos vectores, las hembras son responsables de la transmisión de enfermedades; las hembras infectadas transmiten patógenos cuando se alimentan de sangre de un huésped humano. En este proceso, la reproducción también juega un papel importante ya que el apareamiento provoca cambios en las hembras que pueden hacerlas más hábiles para transmitir patógenos, como el aumento de su esperanza de vida (Villarreal *et al.* 2018) y/o la alteración de su sistema inmunológico (Schwenke *et al.* 2016; Reynolds *et al.* 2020). Los cambios fisiológicos posteriores al apareamiento observados en los vectores *Aedes* y *Anopheles*, son comunes en muchos taxones de insectos (Avila *et al.* 2011; Baldini *et al.* 2012; Hopkins *et al.* 2018), lo que demuestra la importancia de la respuesta postcopulatoria para una producción de progeie exitosa.

Comprender los comportamientos y la fisiología antes y después del apareamiento y cómo machos y hembras coordinan sus comportamientos y moléculas para lograr una fertilidad óptima, es un área de investigación que tiene el potencial de identificar blancos que puedan explotarse para monitoreo o control de las poblaciones de insectos vectores. Estos hallazgos son de particular interés para países como Colombia, donde las enfermedades transmitidas por *Aedes*, *Anopheles* y otros insectos vectores son un problema importante de salud pública.

Agradecimientos

Agradecemos a Sara Villa Arias y Erik Mejia Uribe por la búsqueda inicial de artículos. Los autores agradecen a los revisores anónimos por sus revisiones y sugerencias que ayudaron a mejorar el manuscrito.

Literatura citada

- ALDERSLEY, A.; CHAMPNEYS, A.; HOMER, M.; BODE, N. W. F.; ROBERT, D. 2017. Emergent acoustic order in arrays of mosquitoes. *Current Biology* 27: R1208-R1210. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.09.055>
- ALDERSLEY, A.; CATOR, L. J. 2019. Female resistance and harmonic convergence influence male mating success in *Aedes aegypti*. *Scientific Reports* 9: 1-12. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-38599-3>
- ALFONSO-PARRA, C.; AVILA, F. W.; DEEWATTHANAWONG, P.; SIROT, L. K.; WOLFNER, M. F.; HARRINGTON, L. C. 2014. Synthesis, depletion and cell-type expression of a protein from the male accessory glands of the dengue vector mosquito *Aedes aegypti*. *Journal of Insect Physiology* 70: 117-124. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2014.07.004>
- ALFONSO-PARRA, C.; AHMED-BRAIMAH, Y. H.; DEGNER, E. C.; AVILA, F. W.; VILLARREAL, S. M.; PLEISS, J. A.; WOLFNER, M. F.; HARRINGTON, L. C. 2016. Mating-induced transcriptome changes in the reproductive tract of female *Aedes aegypti*. *PLoS Neglected tropical diseases* 10 (2): e0004451. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0004451>
- ALIOTA, M. T.; PEINADO, S. A.; VELEZ, I. D.; OSORIO, J. E. 2016a. The wMel strain of *Wolbachia* reduces transmission of Zika virus by *Aedes aegypti*. *Scientific Reports* 6: 28792. <https://doi.org/10.1038/srep28792>
- ALIOTA, M. T.; WALKER, E. C.; URIBE YEPES, A.; VELEZ, I. D.; CHRISTESSEN, B. M.; OSORIO, J. E. 2016b. The wMel Strain of *Wolbachia* reduces transmission of Chikungunya virus in *Aedes aegypti*. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 10 (4): e0004677. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0004677>
- ALLEN, A. K.; SPRADLING, A. C. 2008. The Sf1-related nuclear hormone receptor Hr39 regulates *Drosophila* female reproductive tract development and function. *Development* 135 (2): 311-321. <https://doi.org/10.1242/dev.015156>
- AMARO, I. A.; AHMED-BRAIMAH, Y. H.; LEAGUE, G.P.; PITCHER, S.A.; AVILA, F.W.; CRUZ, P.C.; HARRINGTON, L. C.; WOLFNER, M.F. 2021. Seminal fluid proteins induce transcriptome changes in the *Aedes aegypti* female lower reproductive tract. *BMC Genomics* 22: 896. <https://doi.org/10.1186/s12864-021-08201-0>
- ASSOGBA, B. S.; DJOGBENOU, L. S.; DABIRÉ, R. K.; DIABATÉ, A.; BALDET, T. 2010. Studies on the breeding swarms of *Anopheles gambiae* complex in malaria control perspective. *Malaria Journal* 9: O1. <https://doi.org/10.1186/1475-2875-9-S2-O1>
- AVILA, F. W.; SIROT, L. K.; LAFLAMME, B. A.; RUBINSTEIN, C. D.; WOLFNER, M. F. 2011. Insect seminal fluid proteins: identification and function. *Annual Review of Entomology* 56: 21-40. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144823>
- AVILA, F. W.; WOLFNER, M. F. 2017. Cleavage of the *Drosophila* seminal protein Acp36DE in mated females enhances its sperm storage activity. *Journal of Insect Physiology* 101: 66-72. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2017.06.015>
- BAESHEN, R. 2022. Swarming behavior in *Anopheles gambiae* (*sensu lato*): Current knowledge and future outlook. *Journal of Medical Entomology* 59 (1): 56-66. <https://doi.org/10.1093/jme/tjab157>
- BAIMAI, V.; GREEN, C. A. 1987. Monandry (monogamy) in natural populations of anopheline mosquitoes. *Journal of the American Mosquito Control Association* 3 (3): 481-484. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/3504933/>
- BAKER, C. A.; CLEMENS, J.; MURTHY, M. 2019. Acoustic pattern recognition and courtship songs: Insights from insects. *Annual Review of Neuroscience* 42: 129-147. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-080317-061839>
- BAKER, D.; NOLAN, T.; FISCHER, B.; PINDER, A.; CRISANTI, A.; RUSSEL, S. 2011. A comprehensive gene expression atlas of sex-and tissue-specificity in the malaria vector, *Anopheles gambiae*. *BMC Genomics* 12: 296. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-12-296>
- BALDINI, F.; GABRIELI, P.; ROGERS, D. W.; CATTERUCCIA, F. 2012. Function and composition of male accessory gland secretions in *Anopheles gambiae*: a comparison with other insect vectors of infectious diseases. *Pathogens and Global Health* 106 (2): 82-93. <https://doi.org/10.1179/2047773212Y.0000000016>
- BALDINI, F.; GABRIELI, P.; SOUTH, A.; VALIM, C.; MANCINI, F.; CATTERUCCIA, F. 2013. The interaction between a sexually transferred steroid hormone and a female protein regulates oogenesis in the malaria mosquito *Anopheles gambiae*. *PLoS Biology* 11 (10): e1001695. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001695>
- BASCUÑAN, P.; GABRIELI, P.; MAMELI, E.; CATTERUCCIA, F. 2020. Mating-regulated atrial proteases control reinsemination rates in *Anopheles gambiae* females. *Scientific Reports* 10: 21974. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-78967-y>
- BASSENE, H.; NIANG, E. H. A.; FENOLLAR, F.; DOUCOURE, S.; FAYE, O.; RAOULT, D.; SOKHNA, C.; MEDIANNIKOV, O. 2020. Role of plants in the transmission of *Asaia* sp., which potentially inhibit the *Plasmodium* sporogonic cycle in

- Anopheles* mosquitoes. Scientific Reports 10: 7144. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64163-5>
- BELTON, P. 1994. Attraction of male mosquitos to sound. Journal of the America Mosquito Control Association. 10 (2): 297-301. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/8965082/>
- BIAN, G.; XU, Y.; LU, P.; XIE, Y.; XI, Z. 2010. The endosymbiotic bacterium *Wolbachia* induces resistance to dengue virus in *Aedes aegypti*. PLoS Pathogens 6 (4): e1000833. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1000833>
- BOES, K. E.; RIBEIRO, J. M. C.; WONG, A.; HARRINGTON, L. C.; WOLFNER, M. F.; SIROT, L. K. 2014. Identification and characterization of seminal fluid proteins in the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus*. PLoS Neglected Tropical Diseases 8 (6): e2946. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0002946>
- BRIEGEL, H.; TIMMERMANN, S. E. 2001. *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae): physiological aspects of development and reproduction. Journal of Medical Entomology 38 (4): 566-571. <https://doi.org/10.1603/0022-2585-38.4.566>
- CABRERA, M.; JAFFE, K. 2007. An aggregation pheromone modulates lekking behavior in the vector mosquito *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). Journal of the American Mosquito Control Association 23 (1): 1-10. [https://doi.org/10.2987/8756-971X\(2007\)23\[1:AAPMLB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2987/8756-971X(2007)23[1:AAPMLB]2.0.CO;2)
- CAMARGO, C.; AHMED-BRAIMAH, Y. H.; AMARO, I. A.; HARRINGTON, L. C.; WOLFNER, M. F.; AVILA, F. W. 2020. Mating and blood-feeding induce transcriptome changes in the spermathecae of the yellow fever mosquito *Aedes aegypti*. Scientific Reports 10: 14899. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71904-z>
- CARRINGTON, L. B.; ARMIJOS, M. V.; LAMBRECHTS, L.; BARKER, C. M.; SCOTT, T. W. 2013. Effects of fluctuating daily temperatures at critical thermal extremes on *Aedes aegypti* life-history traits. PLoS One 8 (3): e58824. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058824>
- CATOR, L. J.; ARTHUR, B. J.; HARRINGTON, L. C.; HOY, R. R. 2009. Harmonic convergence in the love songs of the dengue vector mosquito. Science 323 (5917): 1077-1079. <https://doi.org/10.1126/science.1166541>
- CATOR, L. J.; ARTHUR, B. J.; PONLAWAT, A.; HARRINGTON, L. C. 2011. Behavioral observations and sound recordings of free-flight mating swarms of *Ae. aegypti* (Diptera: Culicidae) in Thailand. Journal of Medical Entomology 48 (4): 941-946. <https://doi.org/10.1603/me11019>
- CATOR, L. J.; WYER, C. A. S.; HARRINGTON, L. C. 2021. Mosquito sexual selection and reproductive control programs. Trends in Parasitology 37 (4): 330-339. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2020.11.009>
- CHAMBERS, E. W.; HAPAIRAI, L.; PEEL, B. A.; BOSSIN, H.; DOBSON, S. L. 2011. Male mating competitiveness of a *Wolbachia* -introgressed *Aedes polynesiensis* strain under semi-field conditions. PLoS Neglected Tropical Diseases 5 (8): e1271. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0001271>
- CHAPMAN, T. 2008. The soup in my fly: Evolution, form and function of seminal fluid proteins. PLoS Biology 6 (7): e179. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060179>
- CHARLWOOD, J. D.; JONES, M. D. R. 1980. Mating in the mosquito, *Anopheles gambiae* s.l. Physiological Entomology 5 (4): 315-320. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1980.tb00241.x>
- CHARLWOOD, J. D.; PINTO, J.; SOUSA, C. A.; FERREIRA C.; DO ROSARIO, V. E. 2002. Male size does not affect mating success (of *Anopheles gambiae* in Sao Tome). Medical Veterinary Entomology 16 (1): 109-111. <https://doi.org/10.1046/j.0269-283x.2002.00342.x>
- CLEMENTS, A. N. 1992. The Biology of Mosquitoes Vol. 1: Development, Nutrition and Reproduction. Chapman & Hall.
- CLEMENTS, A. N. 1999. The Biology of Mosquitoes Vol. 2: Sensory, Reception, and Behaviour. Chapman & Hall.
- CLIFTON, M. E.; CORREA, S.; RIVERA-PEREZ, C.; NOUZOVA, M.; NORIEGO, F. G. 2014. Male *Aedes aegypti* mosquitoes use JH III transferred during copulation to influence previtellogenic ovary physiology and affect the reproductive output of female mosquitoes. Journal of Insect Physiology 64: 40-47. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2014.03.006>
- COON, K. L.; BROWN, M. R.; STRAND, M. R. 2016a. Gut bacteria differentially affect egg production in the anautogenous mosquito *Aedes aegypti* and facultatively autogenous mosquito *Aedes atropalpus* (Diptera: Culicidae). Parasites & Vectors 9: 375. <https://doi.org/10.1186/s13071-016-1660-9>
- COON, K. L.; BROWN, M. R.; STRAND, M. R. 2016b. Mosquitoes host communities of bacteria that are essential for development but vary greatly between local habitats. Molecular Ecology 25 (22): 5806-5826. <https://doi.org/10.1111/mec.13877>
- COSTA, E. A. P. A.; SANTOS, E. M. M.; CORREIA, J. C.; ALBUQUERQUE, C. M. R. 2010. Impact of small variations in temperature and humidity on the reproductive activity and survival of *Aedes aegypti* (Diptera, Culicidae). Revista Brasileira de Entomologia 54 (3): 488-493. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262010000300021>
- CRAIG, G. B. 1967. Mosquitoes: Female Monogamy induced by male accessory gland substance. Science 156 (3781): 1499-1501. <https://doi.org/10.1126/science.156.3781.1499>
- DEGNER, E. C.; HARRINGTON, L. C. 2016a. A mosquito sperm's journey from male ejaculate to egg: Mechanisms, molecules, and methods for exploration. Molecular Reproduction and Development 83 (10): 897-911. <https://doi.org/10.1002/mrd.22653>
- DEGNER, E. C.; HARRINGTON, L. C. 2016b. Polyandry depends on postmating time interval in the dengue vector *Aedes aegypti*. American Journal of Tropical Medicine and Hygiene 94 (4): 780-785. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.15-0893>
- DEGNER, E. C.; AHMED-BRAIMAH, Y. H.; BORZIAK, K.; WOLFNER, M. F.; HARRINGTON, L. C.; DORUS, S. 2018. Proteins, Transcripts, and genetic architecture of seminal fluid and sperm in the mosquito *Aedes aegypti*. Molecular & Cellular Proteomics 18: S6-S22. <https://doi.org/10.1074/mcp.ra118.001067>
- DELATTE, H.; GIMONNEAU, G.; TRIBOIRE, A.; FONTENILLE, D. 2009. Influence of temperature on immature development, survival, longevity, fecundity, and gonotrophic cycles of *Aedes albopictus*, vector of chikungunya and dengue in the Indian ocean. Journal of Medical Entomology 46 (1): 33-41. <https://doi.org/10.1603/033.046.0105>
- DIABATÉ, A.; BALDET, T.; BRENGUES, C.; KENGNE, P.; DABIRE, K. R.; SIMARD, F.; CHANDRE, F.; HOUGARD, J. M.; HEMINGWAY, J.; OUEDRAOGO, J. B.; FONTENILLE, D. 2003. Natural swarming behaviour of the molecular M form of *Anopheles gambiae*. Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine & Hygiene 97 (6): 713-716. [https://doi.org/10.1016/s0035-9203\(03\)80110-4](https://doi.org/10.1016/s0035-9203(03)80110-4)
- DIABATÉ, A.; YARO, A. S.; DAO, A.; DIALLO, M.; HUESTIS, D. L.; LEHMANN, T. 2011. Spatial distribution and male mating success of *Anopheles gambiae* swarms. BMC Evolutionary Biology 11: 184. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-184>
- DOTTORINI, T.; NICOLAIDES, L.; RANSON, H.; ROGERS, D. W.; CRISANTI, A.; CATTERUCCIA, F. 2007. A genome-wide analysis in *Anopheles gambiae* mosquitoes reveals 46 male accessory gland genes, possible modulators of female behavior. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 104 (41): 16215-16220. <https://doi.org/10.1073/pnas.0703904104>
- DOTTORINI, T.; PERSAMPIERI, T.; PALLADINO, P.; BAKER, D. A.; SPACCAPELO, R.; SENNING, N.; CRISANTI, A. 2013. Regulation of *Anopheles gambiae* male accessory gland genes influences postmating response in female. The FASEB Journal 27 (1): 86-97. <https://doi.org/10.1096/fj.12-219444>
- DUVALL, L. B.; BASRUR, N. S.; MOLINA, H.; MCMENIMAN, C. J.; VOSSHALL, L. B. 2017. A peptide signaling system that rapidly enforces paternity in the *Aedes aegypti* mosquito.

- Current Biology 27 (3): P3734-3742.E5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.10.074>
- EPOPA, P. S.; MAIGA, H.; HIEN, D. F. S.; DABIRE, R. K.; LEES, R. S.; GILES, J.; TRIPET, F.; BALDET, T.; DAMIENS, D.; DIABATE, A. 2018. Assessment of the developmental success of *Anopheles coluzzii* larvae under different nutrient regimes: effects of diet quality, food amount and larval density. *Malaria Journal* 17: 377. <https://doi.org/10.1186/s12936-018-2530-z>
- FAWAZ, E. Y.; ALLAN, S. A.; BERNIER, U. R.; OBENAUER, P. J.; DICLARO, J. W. 2014. Swarming mechanisms in the yellow fever mosquito: aggregation pheromones are involved in the mating behavior of *Aedes aegypti*. *Journal of Vector Ecology* 39 (2): 347-354. <https://doi.org/10.1111/jvec.12110>
- FEITOZA, T. S.; FERREIRA-DE-LIMA, V. H.; CAMARA, D. C. P.; HONÓRIO, N. A.; LOUNIBOS, L. P.; LIMA-CAMARA, T. N. 2020. Interspecific mating effects on locomotor activity rhythms and refractoriness of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) Females. *Insects* 11: 874. <https://doi.org/10.3390/insects11120874>
- FEUGERE, L.; ROUX, O.; GIBSON, G. 2022. Behavioural analysis of swarming mosquitoes reveals high hearing sensitivity in *Anopheles coluzzii*. *Journal of Experimental Biology* 225 (5): jeb243535. <https://doi.org/10.1242/jeb.243535>
- FOSTER, W. A.; LEA, A. O. 1975. Renewable fecundity of male *Aedes aegypti* following replenishment of seminal vesicles and accessory glands. *Journal of Insect Physiology* 21 (5): 1085-1090. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(75\)90120-1](https://doi.org/10.1016/0022-1910(75)90120-1)
- FUCHS, M. S.; CRAIG, G. B.; HISS, E. A. 1968. The biochemical basis of female monogamy in mosquitoes. I. Extraction of the active principle from *Aedes aegypti*. *Life Sciences* 7: 835-839.
- FUCHS, M. S.; CRAIG, G. B.; DESPOMMIER, D. D. 1969. The protein nature of the substance inducing female monogamy in *Aedes aegypti*. *Journal of Insect Physiology* 15 (4): 701-709. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(69\)90265-0](https://doi.org/10.1016/0022-1910(69)90265-0)
- GABRIELI, P.; KAKANI, E. G.; MITCHELL, S. N.; MAMELI, E.; WANT, E. J.; ANTON, A. N.; SERRAO, A.; BALDINI, F.; CATTERUCCIA, F. 2014. Sexual transfer of the steroid hormone 20E induces the postmating switch in *Anopheles gambiae*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111: 16353-16358. <https://doi.org/10.1073/pnas.1410488111>
- GAIO, A. D. O.; GUSMAO, D. S.; SANTOS, A. V.; BERBERT-MOLINA, M. A.; PIMENTA, P. F. P.; LEMOS, S. J. A. 2011. Contribution of midgut bacteria to blood digestion and egg production in *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) (L.). *Parasites & Vectors* 4: 105. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-4-105>
- GENDRIN, M.; RODEGRS, F. H.; YERBANGA, R. S.; OUEDRAOGO, J. B.; BASÁÑEZ, M. G.; COHUET, A.; CHRISTOPHIDES, G. K. 2015. Antibiotics in ingested human blood affect the mosquito microbiota and capacity to transmit Malaria. *Nature Communications* 6: 5921. <https://doi.org/10.1038/ncomms6921>
- GIBSON, G.; WARREN, B.; RUSSELL, I. J. 2010. Humming in Tune: Sex and Species Recognition by MMosquitoes on the Wing. *Journal of the Association for Research in Otolaryngology* 11: 527-540. <https://doi.org/10.1007/s10162-010-0243-2>
- GIGLIOLI, M. E. C.; MASON G. F. 1966. The mating plug in anopheline mosquitoes. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London* 41(7-9): 123-129. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1966.tb00355.x>
- GILLES, J. R. L.; LEES, R. S.; SOLIBAN, S. M.; BENEDICT, M. Q. 2011. Density-dependent effects in experimental larval populations of *Anopheles arabiensis* (Diptera: Culicidae) can be negative, neutral, or overcompensatory depending on density and diet levels. *Journal of Medical Entomology* 48 (2): 296-304. <https://doi.org/10.1603/me09209>
- GILLOTT, C. 2003. Male accessory gland secretions: Modulators of female reproductive physiology and behavior. *Annual Review of Entomology* 48: 163-184. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.48.091801.112657>
- GIMONNEAU, G.; TCHIOFFO, M. T.; ABATE, L.; BOISSIÈRE, A.; AWONO-AMBÉNÉ, P. H.; NSANGO S. E.; CHRISTEN R.; MORLAIS I. 2014. Composition of *Anopheles coluzzii* and *Anopheles gambiae* microbiota from larval to adult stages. *Infection, Genetics and Evolution* 28: 715-724. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2014.09.029>
- HARTBERG, W. K. 1971. Observations on the mating behaviour of *Aedes aegypti* in nature. *Bulletin of the World Health Organization* 45: 847-850. <https://apps.who.int/iris/handle/10665/262744>
- HATALA, A. J.; HARRINGTON, L. C.; DEGNER, E. C. 2018. Age and body size influence sperm quantity in male *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) mosquitoes. *Journal of Medical Entomology* 55 (4): 1051-1054. <https://doi.org/10.1093/jme/tjy040>
- HEIFETZ, Y.; LUNG, O.; FRONGILLO, E. A.; WOLFNER, M. F. 2000. The *Drosophila* seminal fluid protein Acp26Aa stimulates release of oocytes by the ovary. *Current Biology* 10 (2): 99-102. [https://doi.org/10.1016/s0960-9822\(00\)00288-8](https://doi.org/10.1016/s0960-9822(00)00288-8)
- HELINSKI, M. E. H.; HARRINGTON, L. C. 2011. Male mating history and body size influence female fecundity and longevity of the dengue vector *Aedes aegypti*. *Journal of Medical Entomology* 48 (2): 202-211. <https://doi.org/10.1603/ME10071>
- HELINSKI, M. E. H.; DEEWATTHANAWONG, P.; SIROT, L. K.; WOLFNER, M. F.; HARRINGTON, L. C. 2012. Duration and dose-dependency of female sexual receptivity responses to seminal fluid proteins in *Aedes albopictus* and *Ae. aegypti* mosquitoes. *Journal of Insect Physiology* 58 (10): 1307-1313. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2012.07.003>
- HOFFMANN, A. A.; MONTGOMERY, B. L.; POPOVICI, J.; ITURBE-ORMAETXE, I.; JOHNSON, P. H.; MUZZI, F.; GREENFIELD, M.; DURKAN, M.; LEONG, Y. S.; DONG, Y.; COOK, H.; AXFORD, J.; CALLAHAN, A. G.; KENNY, N.; OMODEI, C.; MCGRAW, E. A.; RYAN, P. A.; RITCHIE, S. A. TURELLI, M.; O'NEILL, S. L. 2011. Successful establishment of *Wolbachia* in *Aedes* populations to suppress dengue transmission. *Nature* 476: 454-457. <https://doi.org/10.1038/nature10356>
- HOPKINS, B. R.; SEPIL, I.; WIGBY, S. 2017. Seminal fluid. *Current Biology* 27 (11): R404-R405. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.063>
- HOPKINS, B. R.; AVILA, F. W.; WOLFNER, M. F. 2018. Insect male reproductive glands and their products, pp. 137-144 in *Encyclopedia of Reproduction*, Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.20547-5>
- HOWELL, P. I.; KNOLS, B. G. J. 2009. Male mating biology. *Malaria Journal* 8 (Suppl 2): S8. <https://doi.org/10.1186/1475-2875-8-S2-S8>
- ISHIMOTO, H.; KITAMOTO, T. 2011. Beyond molting-roles of the steroid molting hormone ecdysone in the regulation of memory and sleep in adult *Drosophila*. *Fly* 5 (3): 215-220. <https://doi.org/10.4161/fly.5.3.15477>
- DE JESUS, C. E.; REISKIND, M. H. 2016. The importance of male body size on sperm uptake and usage, and female fecundity in *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*. *Parasites & Vectors* 9: 447. <https://doi.org/10.1186/s13071-016-1734-8>
- JOHNSON, B. J.; RITCHIE, S. A. 2016. The Siren's Song: Exploitation of female flight tones to passively capture male *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *Journal of Medical Entomology* 53 (1): 245-248. <https://doi.org/10.1093/jme/tjv165>
- JONES, M. D. R. 1981. The programming of circadian flight-activity in relation to mating and the gonotrophic cycle in the mosquito, *Aedes aegypti*. *Physiological Entomology* 6 (3): 307-313. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1981.tb00275.x>
- JONES, M. D. R.; GUBBINS, S. J. 1978. Changes in the circadian flight activity of the mosquito *Anopheles gambiae* in relation to insemination, feeding and oviposition. *Physiological Entomology* 3 (3): 213-220. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1978.tb00151.x>
- KAMBHAMPATI, S.; RAI, K. S.; BURGUN, S. J. 1993. Unidirectional cytoplasmic incompatibility in the mosquito,

- Aedes albopictus*. Evolution 47 (2): 673-677. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb02121.x>
- KLOWDEN, M. J. 1999. The check is in the male: Male mosquitoes affect female physiology and behavior. Journal of the American Mosquito Control Association 15 (2): 213-220. https://www.biodiversitylibrary.org/content/part/JAMCA/JAMCA_V15_N2_P213-220.pdf
- KLOWDEN, M. J. 1995. Blood, sex, and the mosquito: The mechanisms that control mosquito blood-feeding behavior. Bioscience 45 (5): 326-331. <https://doi.org/10.2307/1312493>
- KLOWDEN, M. J. 2001. Sexual receptivity in *Anopheles gambiae* mosquitoes: absence of control by male accessory gland substances. Journal of Insect Physiology 47 (7): 661-666. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(00\)00127-X](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(00)00127-X)
- KREMER, N.; HUIGENS, M. E. 2011. Vertical and horizontal transmission drive bacterial invasion. Molecular Ecology 20 (17): 3496-3498. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05194.x>
- LAU, M. J.; ROSS, P. A.; HOFFMANN, A. A. 2021. Infertility and fecundity loss of *Wolbachia* -infected *Aedes aegypti* hatched from quiescent eggs is expected to alter invasion dynamics. PLoS Neglected Tropical Diseases 15 (2): e0009179. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0009179>
- LEAGUE, G. P.; BAXTER, L. L.; WOLFNER, M. F.; HARRINGTON, L. C. 2019. Male accessory gland molecules inhibit harmonic convergence in the mosquito *Aedes aegypti*. Current Biology 29 (6): R196-R197. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.02.005>
- LEAGUE, G. P.; DEGNER, E. C.; PITCHER, S. A.; HAFEZI, Y.; TENNANT, E.; CRUZ, P. C.; KRISHNAN, R. S.; GARCIA CASTILLO, S. S.; ALFONSO-PARRA, C.; AVILA, F.; WOLFNER, M.F.; HARRINGTON, L. C. 2021. The impact of mating and sugar-feeding on blood-feeding physiology and behavior in the arbovirus vector mosquito *Aedes aegypti*. PLoS Neglected Tropical Diseases 15 (9): e0009815. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0009815>
- LEAHY, M. G.; CRAIG, G. B. 1965. Male accessory gland as a stimulant for oviposition in *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus*. Mosquito News 25 (4): 448-452. https://www.biodiversitylibrary.org/content/part/JAMCA/MN_V25_N4_P448-452.pdf
- MANCINI, E.; TAMARO, F.; BLADINI, F.; VIA, A.; RAIMONDO, D.; GEORGE, P.; AUDISIO, P.; SHARAKHOV, I. V.; TRAMONTANO, A.; CATTERUCCIA, F.; DELLA TORRE, A. 2011. Molecular evolution of a gene cluster of serine proteases expressed in the *Anopheles gambiae* female reproductive tract. BMC Evolutionary Biology 11: 72. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-72>
- MANOUKIS, N. C.; DIABATE, A.; ABDOULAYE, A.; DIALLO, M.; DAO, A.; YARO, A. S.; RIBEIRO, J. M. C.; LEHMANN, T. 2009. Structure and Dynamics of Male Swarms of *Anopheles gambiae*. Journal of Medical Entomology 46 (2): 227-235. <https://doi.org/10.1603/033.046.0207>
- MARCENAC, P.; SHAW, W. R.; KAKANI, E. G.; MITCHELL, S. N.; SOUTH, A.; WERLING, K.; MARROGI, E.; ABERNATHY, D. G.; YERBANGA, Y. S.; DABIRE, R. K.; DIABATE, A.; LEFEVRE, T.; CATTERUCCIA, F. 2020. A mating-induced reproductive gene promotes *Anopheles* tolerance to *Plasmodium falciparum* infection. PLoS Pathogens 16 (12): e1008908. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1008908>
- MATTEI, A. L.; RICCIO, M. L.; AVILA, F. W.; WOLFNER, M. F. 2015. Integrated 3D view of postmating responses by the *Drosophila melanogaster* female reproductive tract, obtained by micro-computed tomography scanning. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 112: 8475-8480. <https://doi.org/10.1073/pnas.1505797112>
- MCMENIMAN, C. J.; LANE, R. V.; CASS, B. N.; FONG, A. W. C.; SIDHU, M.; WONG, Y. F.; O'NEILL, S. L. 2009. Stable introduction of a life-shortening *Wolbachia* infection into the mosquito *Aedes aegypti*. Science 323 (5910): 141-144. <https://doi.org/10.1126/science.1165326>
- MEUTI, M.; SHORT, S. 2019. Physiological and environmental factors affecting the composition of the ejaculate in mosquitoes and other insects. Insects 10 (3): 74. <https://doi.org/10.3390/insects10030074>
- MITCHELL, S. N.; KAKANI, E. G.; SOUTH, A.; HOWELL, P. I.; WATERHOUSE, R. M.; CATTERUCCIA, F. 2015. Mosquito biology. Evolution of sexual traits influencing vectorial capacity in anopheline mosquitoes. Science 347 (6225): 985-988. <https://doi.org/10.1126/science.1259435>
- MONTOYA, J. P.; PANTOJA-SÁNCHEZ, H.; GOMEZ, S.; AVILA, F. W.; ALFONSO-PARRA, C. 2021. Flight tone characterisation of the South American malaria vector *Anopheles darlingi* (Diptera: Culicidae). Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 116: e200497. <https://doi.org/10.1590/0074-02760200497>
- MOZÛRAITIS, R.; HAJKAZEMIAN, M.; ZAWADA, J. W.; SZYMCZAK, J.; PALSSON, K.; SEKAR, V.; BIRYUKOVA, I.; FRIEDLANDER, M. R.; KOEKEMOER, L. L.; BAIRD, J. K.; BORG-KARLSON, A. K.; EMANI, S. N. 2020. Male swarming aggregation pheromones increase female attraction and mating success among multiple African malaria vector mosquito species. Nature Ecology & Evolution 4: 1395-1401. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1264-9>
- NACCARATI, C.; AUDSLEY, N.; KEEN, J. N.; KIM, J. H.; HOWELL, G. J.; KIM, Y. J.; ISAAC, R. E. 2012. The host-seeking inhibitory peptide, Aea-HP-1, is made in the male accessory gland and transferred to the female during copulation. Peptides 34 (1): 150-157. <https://doi.org/10.1016/j.peptides.2011.10.027>
- NDIAYE, M.; MATTEI, X.; THIAW, O. T. 1997. Maturation of mosquito spermatozoa during their transit throughout the male and female reproductive systems. Tissue and Cell 29 (6): 675-678. [https://doi.org/10.1016/s0040-8166\(97\)80043-2](https://doi.org/10.1016/s0040-8166(97)80043-2)
- NEUBAUM, D. M.; WOLFNER, M. F. 1999. Mated *Drosophila melanogaster* females require a seminal fluid protein, Acp36DE, to store sperm efficiently. Genetics 153 (2): 845-857. <https://doi.org/10.1093/genetics/153.2.845>
- NOBLE, J. M.; DEGNER, E. C.; HARRINGTON, L. C.; KOURKOUTIS, L. F. 2019. Cryo-electron microscopy reveals that sperm modification coincides with female fertility in the mosquito *Aedes aegypti*. Scientific Reports 9: 18537. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54920-6>
- OLIVA, C. F.; DAMIENS, D.; BENEDICT, M. Q. 2014. Male reproductive biology of *Aedes* mosquitoes. Acta Tropica 132 Suppl: S12-S19. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2013.11.021>
- PANTOJA-SÁNCHEZ, H.; GOMEZ, S.; VELEZ, V.; AVILA, F. W.; ALFONSO-PARRA, C. 2019. Precopulatory acoustic interactions of the New World malaria vector *Anopheles albimanus* (Diptera: Culicidae). Parasites & Vectors 12: 386. <https://doi.org/10.1186/s13071-019-3648-8>
- PASCINI, T. V.; RAMALHO-ORTIGAO, M.; RIBEIRO, J. M.; JACOBS-LORENA, M.; MARTINS, G. F. 2020. Transcriptional profiling and physiological roles of *Aedes aegypti* spermathecal-related genes. BMC Genomics 21: 143. <https://doi.org/10.1186/s12864-020-6543-y>
- PEIRCE, M. J.; MITCHELL, S. N.; KAKANI, E. G.; SCARPELLI, P.; SOUTH, A.; SHAW, W. R.; WERLING, K. L.; GABRIELI, P.; MARCENAC, P.; BORDONI, M.; TALESA, V.; CATTERUCCIA, F. 2020. JNK signaling regulates oviposition in the malaria vector *Anopheles gambiae*. Scientific Reports 10: 14344. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71291-5>
- PENG, J.; CHEN, S.; BÜSSER, S.; LIU, H.; HONEGGER, T.; KUBLI, E. 2005. Gradual release of sperm bound sex-peptide controls female postmating behavior in *Drosophila*. Current Biology 15 (3): 207-213. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.01.034>
- PENNETIER, C.; WARREN, B.; DABIRE, K. R.; RUSSELL, I. J.; GIBSON, G. 2010. "Singing on the wing" as a mechanism for species recognition in the malarial mosquito *Anopheles*

- gambiae*. *Current Biology* 20 (2): 131-136. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.11.040>
- PODA, S. B.; NIGNAN, C.; GNANKINÉ, O.; DABIRÉ, R. K.; DIABATÉ, A.; ROUX, O. 2019. Sex aggregation and species segregation cues in swarming mosquitoes: role of ground visual markers. *Parasites & Vectors* 12: 589. <https://doi.org/10.1186/s13071-019-3845-5>
- PONDEVILLE, E.; MARIA, A.; JACQUES, J. C.; BOURGOUIN, C.; DAUPHIN-VILLEMANT, C. 2008. *Anopheles gambiae* males produce and transfer the vitellogenic steroid hormone 20-hydroxyecdysone to females during mating. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105 (50): 19631-19636. <https://doi.org/10.1073/pnas.0809264105>
- PONLAWAT, A.; HARRINGTON, L. C. 2007. Age and body size influence male sperm capacity of the dengue vector *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *Journal of Medical Entomology* 44 (3): 422-426. <https://doi.org/10.1093/jmedent/44.3.422>
- PONLAWAT, A.; HARRINGTON, L. C. 2009. Factors associated with male mating success of the dengue vector mosquito, *Aedes aegypti*. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 80 (3): 395-400. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.2009.80.395>
- PROKUPEK, A. M.; KACHMAN, S. D.; LADUNGA, I.; HARSHMAN, L. G. 2009. Transcriptional profiling of the sperm storage organs of *Drosophila melanogaster*. *Insect Molecular Biology* 18 (4): 465-475. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2583.2009.00887.x>
- QURESHI, A.; ALDERSLEY, A.; HOLLIS, B.; PONLAWAT, A.; CATOR, L. J. 2019. Male competition and the evolution of mating and life-history traits in experimental populations of *Aedes aegypti*. *Proceedings of the Royal Society B* 286 (1904): 20190591. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0591>
- QSIM, M.; ASHFAQ, U. A.; YOUSAF, M. Z.; MASOUD, M. S.; RASUL, I.; NOOR, N.; HUSSAIN, A. 2017. Genetically modified *Aedes aegypti* to control dengue: A review. *Critical Reviews in Eukaryotic Gene Expression* 27 (4): 331-340. <https://doi.org/10.1615/CritRevEukaryotGeneExpr.2017019937>
- QUIGLEY, C.; FUSANI, L. 2018. Courtship and Mating, pp. 67-71 in *Encyclopedia of Reproduction*, Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.20640-7>
- RAMÍREZ-SÁNCHEZ, L. F.; CAMARGO, C.; AVILA, F. W. 2020. Male sexual history influences female fertility and re-mating incidence in the mosquito vector *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *Journal of Insect Physiology* 121: 104019. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2020.104019>
- RAVI RAM, K.; JI, S.; WOLFNER, M. F. 2005. Fates and targets of male accessory gland proteins in mated female *Drosophila melanogaster*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 35 (9): 1059-1071. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2005.05.001>
- REINHOLD, J.M.; LAZZARI, C.R.; LAHONDÈRE, C. 2018. Effects of environmental temperature on *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* mosquitoes: A review. *Insects* 9 (4): 158. <https://doi.org/10.3390/insects9040158>
- REYNOLDS, R. A.; KWON, H.; SMITH, R. C. 2020. 20-Hydroxyecdysone primes innate immune responses that limit bacterial and malarial parasite survival in *Anopheles gambiae*. *mSphere* 5 (2): e00983-19. <https://doi.org/10.1128/mSphere.00983-19>
- ROGERS, D. W.; WHITTEN, M. M. A.; THAILAYIL, J.; SOICHOT, J.; LEVASHINA, E. A.; CATTERUCCIA, F. 2008. Molecular and cellular components of the mating machinery in *Anopheles gambiae* females. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 19390-19395. <https://doi.org/10.1073/pnas.0809723105>
- ROGERS, D. W.; BALDINI, F.; BATTAGLIA, F.; PANICO, M.; DELL, A.; MORRIS, H. R.; CATTERUCCIA, F. 2009. Transglutaminase-mediated semen coagulation controls sperm storage in the malaria mosquito. *PLoS Biology* 7 (12): e1000272. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000272>
- ROMOLI, O.; SCHÖNBECK, J. C.; HAPFELMEIER, S.; GENDRIN, M. 2021. Production of germ-free mosquitoes via transient colonisation allows stage-specific investigation of host-microbiota interactions. *Nature Communications* 12: 942. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-21195-3>
- ROSS, P. A.; HOFFMANN, A. A. 2021. Vector control: Discovery of *Wolbachia* in malaria vectors. *Current Biology* 31 (11): R738-R740. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.04.038>
- ROTH, L. M. 1948. A Study of Mosquito Behavior. An experimental laboratory study of the sexual behavior of *Aedes aegypti* (Linnaeus). *The American Midland Naturalist* 40 (2): 265-352. <https://doi.org/10.2307/2421604>
- RUBINSTEIN, C. D.; WOLFNER, M. F. 2013. *Drosophila* seminal protein ovulin mediates ovulation through female octopamine neuronal signaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110: 17420-17425. <https://doi.org/10.1073/pnas.1220018110>
- SAWADOGO, S. P.; COSTANTINI, C.; PENNETIER, C.; DIABATÉ, A.; GIBSON, G.; DABIRÉ, R. K. 2013. Differences in timing of mating swarms in sympatric populations of *Anopheles coluzzii* and *Anopheles gambiae* s.s. (formerly *An. gambiae* M and S molecular forms) in Burkina Faso, West Africa. *Parasites & Vectors* 6: 275. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-6-275>
- SCHNAKENBERG, S. L.; MATIAS, W. R.; SIEGAL, M. L. 2011. Sperm-storage defects and live birth in *Drosophila* females lacking spermathecal secretory cells. *PLoS Biology* 9 (11): e1001192. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001192>
- SCHWENKE, R. A.; LAZZARO, B. P.; WOLFNER, M. F. 2016. Reproduction-immunity trade-offs in insects. *Annual Review of Entomology* 61 (1): 239-256. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023924>
- SEGOLI, M.; HOFFMANN, A. A.; LLOYD, J.; OMODEI, G. J.; RITCHIE, S. A. 2014. The effect of virus-blocking *Wolbachia* on male competitiveness of the dengue vector mosquito, *Aedes aegypti*. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 8 (12): e3294. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0003294>
- SHAW, W. R.; TEODORI, E.; MITCHELL, S. N.; BALDINI, F.; GABRIELI, P.; ROGERS, D. W.; CATTERUCCIA, F. 2014. Mating activates the heme peroxidase HPX15 in the sperm storage organ to ensure fertility in *Anopheles gambiae*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111: 5854-5859. <https://doi.org/10.1073/pnas.1401715111>
- SHISHIKA, A. D.; MANOUKIS, N. C.; BUTAIL, S.; PALEY, D. A. 2014. Male motion coordination in anopheline mating swarms. *Scientific Reports* 4: 6318. <https://doi.org/10.1038/srep06318>
- SHUTT, B.; STABLES, L.; ABOAGYE-ANTWI, F.; MORAN, J.; TRIPET, F. 2010. Male accessory gland proteins induce female monogamy in anopheline mosquitoes. *Medical and Veterinary Entomology* 24 (1): 91-94. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.2009.00849.x>
- SINGH, A.; BEUHNER, N. A.; LIN, H.; BARANOWSKI, K. J.; FINDLAY, G. D.; WOLFNER, M. F. 2018. Long-term interaction between *Drosophila* sperm and sex peptide is mediated by other seminal proteins that bind only transiently to sperm. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 102: 43-51. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2018.09.004>
- SIMÕES, P.; INGHAM, R.; GIBSON, G.; RUSSELL, I. 2016. A role for acoustic distortion in novel rapid frequency modulation behaviour in free-flying male mosquitoes. *The Journal of Experimental Biology* 219 (13): 2039-2047. <https://doi.org/10.1242/jeb.135293>
- SIMÕES, P. M. V.; GIBSON, G.; RUSSELL, I. J. 2017. Pre-copula acoustic behaviour of males in the malarial mosquitoes *Anopheles coluzzii* and *Anopheles gambiae* s.s. does not contribute to reproductive isolation. *The Journal of Experimental Biology* 220 (3): 379-385. <https://doi.org/10.1242/jeb.149757>
- SOMERS, J.; GEORGIADES, M.; SU, M. P.; BAGI, J.; ANDRES, M.; ALAMPOUNTI, A.; MILLS, G.; NTABALIBA, W.; MORRE, S. J.; SPACCAPELO, R.; ALBERT, J. T. 2022. Hitting the right note at the right time: Circadian control of audibility in *Anopheles* mosquito mating swarms is mediated by flight tones.

- Science Advances 8 (2): 1-10. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abl4844>
- STRAND, M. R. 2018. Composition and functional roles of the gut microbiota in mosquitoes. *Current Opinion in Insect Science* 28: 59-65. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.05.008>
- SUN, J.; SPRADLING, A. C. 2013. Ovation in *Drosophila* is controlled by secretory cells of the female reproductive tract. *eLife*. 2: e00415. <https://doi.org/10.7554/eLife.00415>
- TAKKEN, W.; SMALLEGAN, R. C.; VIGNEAU, A. J.; JOHNSTON, V.; BROWN, M.; MORDUE-LUNTZ, A. J.; BILLINGSLEY, P. F. 2013. Larval nutrition differentially affects adult fitness and *Plasmodium* development in the malaria vectors *Anopheles gambiae* and *Anopheles stephensi*. *Parasites & Vectors* 6: 345. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-6-345>
- TEVATIYA, S.; KUMARI, S.; SHARMA, P.; RANI, J.; CHAUHAN, C.; DAS DE, T.; PANDEY, K. C.; PANDE, V.; DIXIT, R. 2020. Molecular and functional characterization of trehalase in the mosquito *Anopheles stephensi*. *Frontiers in Physiology* 11: 575718. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.575718>
- THAILAYIL, J.; MAGNUSSON, K.; GODFRAY, H. C. J.; CRISANTI, A.; CATTERUCCIA, F. 2011. Spermless males elicit large-scale female responses to mating in the malaria mosquito *Anopheles gambiae*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 13677-13681. <https://doi.org/10.1073/pnas.1104738108>
- TRIPET, F.; TOURE, T. Y.; DOLO, G.; LANZARO, G. C. 2003. Frequency of multiple inseminations in field-collected *Anopheles gambiae* females revealed by DNA analysis of transferred sperm. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 68 (1): 1-5. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.2003.68.1.0680001>
- TSUNODA, T.; FUKUCHI, A.; NANBARA, S.; TAKAGI, M. 2010. Effect of body size and sugar meals on oviposition of the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). *Journal of Vector Ecology* 35 (1): 56-60. <https://doi.org/10.1111/j.1948-7134.2010.00058.x>
- VANÍČKOVÁ, L.; CANALE, A.; BENELLI, G. 2017. Sexual chemocology of mosquitoes (Diptera, Culicidae): Current knowledge and implications for vector control programs. *Parasitology International* 66 (2): 190-195. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2016.09.010>
- VANTAUX, A.; LEFÈVRE, T.; COHUET, A.; DABIRÉ, K. R.; ROCHE, B.; ROUX, O. 2016. Larval nutritional stress affects vector life history traits and human malaria transmission. *Scientific Reports* 6: 36778. <https://doi.org/10.1038/srep36778>
- VILLARREAL, S. M.; PITCHER, S.; HELINSKI, M. E. H.; JOHNSON, L.; WOLFNER, M. F.; HARRINGTON, L. C. 2018. Male contributions during mating increase female survival in the disease vector mosquito *Aedes aegypti*. *Journal of Insect Physiology* 108: 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2018.05.001>
- WANG, G.; VEGA-RODRÍGUEZ, J.; DIABATE, A.; LIU, J.; CUI, C.; NIGNAN, C.; DONG, L.; LI, F.; OUEDRAGO, C. O.; BANDAOGO, A. M.; SAWADOGO, P. S.; MAIGA, H.; ALVES E SILVA, T. L.; PASCINI, T. V.; WANG, S.; JACOBS-LORENA, M. 2021. Clock genes and environmental cues coordinate *Anopheles* pheromone synthesis, swarming, and mating. *Science* 371 (6527): 411-415. <https://doi.org/10.1126/science.abd4359>
- WARREN, B.; GIBSON, G.; RUSSELL, I. J. 2009. Sex Recognition through midflight mating duets in *Culex* mosquitoes is mediated by acoustic distortion. *Current Biology* 19 (6): 485-491. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.01.059>
- WEINERT, L. A.; ARAUJO-JNR, E. V.; AHMED, M. Z.; WELCH, J. J. 2015. The incidence of bacterial endosymbionts in terrestrial arthropods. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282 (1807): 20150249. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0249>
- WERREN, J. H.; BALDO, L.; CLARK, M. E. 2008. *Wolbachia*: master manipulators of invertebrate biology. *Nature Reviews Microbiology* 6: 741-751. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1969>
- WHITE, M. A.; BONFINI, A.; WOLFNER, M. F.; BUCHON, N. 2021. *Drosophila melanogaster* sex peptide regulates mated female midgut morphology and physiology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 118: e2018112118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2018112118>
- WIGBY, S.; BROWN, N. C.; ALLEN, S. E.; MISRA, S.; SITNIK, J. L.; SEPIL, I.; CLARK, A. G.; WOLFNER, M. F. 2020. The *Drosophila* seminal proteome and its role in postcopulatory sexual selection. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 375 (1813): 20200072. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0072>
- WINSKILL, P.; CARVALHO, D. O.; CAPURRO, M. L.; ALPHEY, L.; DONNELLY, C. A.; MCKEMEY, A. R. 2015. Dispersal of engineered male *Aedes aegypti* mosquitoes. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 9 (11): e0004156. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0004156>
- XUE, L.; NOLL, M. 2000. *Drosophila* female sexual behavior induced by sterile males showing copulation complementation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97: 3272-3275. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.7.3272>
- YAMANAKA, N.; REWITZ, K. F.; O'CONNOR, M. B. 2013. Ecdysone control of developmental transitions: lessons from *Drosophila* research. *Annual Review of Entomology* 58: 497-516. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120811-153608>
- YAN, J.; KIBECH, R.; STONE, C. M. 2021. Differential effects of larval and adult nutrition on female survival, fecundity, and size of the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti*. *Frontiers in Zoology* 18: 10. <https://doi.org/10.1186/s12983-021-00395-z>
- YEH, C.; KLOWDEN, M. J. 1990. Effects of male accessory gland substances on the pre-oviposition behaviour of *Aedes aegypti* mosquitoes. *Journal of Insect Physiology*. 36 (11): 799-803. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(90\)90165-C](https://doi.org/10.1016/0022-1910(90)90165-C)
- YUVAL, B. 2006. Mating systems of blood-feeding flies. *Annual Review of Entomology* 51 (1): 413-440. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151058>
- ZELLER, M.; KOELLA, J. C. 2016. Effects of food variability on growth and reproduction of *Aedes aegypti*. *Ecology and Evolution* 6 (2): 552-559. <https://doi.org/10.1002/ece3.1888>

Origen y financiación

Este trabajo está basado en el tema de investigación del Grupo Tandem Max Planck en Biología Reproductiva de Mosquitos. Nuestro objetivo fue destacar el trabajo realizado por numerosos investigadores a nivel mundial sobre procesos de reproducción que conducen a una fertilidad óptima en mosquitos vectores de la enfermedad Aedes y Anopheles. Todos los autores de este trabajo cuentan con el apoyo de la beca de cooperación Colciencias, Universidad de Antioquia y la Sociedad de Max Planck 566-1-2014 (a FWA).

Contribución de los autores

CAP y FWA desarrollaron el formato de la revisión, CAP, FWA, JO, JA, SD y LFRS, realizaron la revisión de la literatura, CAP, FWA, JO, JA, SD y las LFRS redactaron el manuscrito, todos los autores revisaron y aprobaron la versión final del manuscrito.

Conflictos de interés

Los autores que participaron en esta publicación hicieron contribuciones significativas al manuscrito; todos los autores están de acuerdo y expresan que no hay conflictos de intereses en este estudio.