

ACADEMIE ROYALE DES SCIENCES D'OUTRE-MER

**Les vecteurs de la maladie de Chagas**  
**Recherches taxonomiques, biologiques et génétiques**

par

**Jean-Pierre DUJARDIN, Christopher John SCHOFIELD & Francisco PANZERA**

KONINKLIJKE ACADEMIE VOOR OVERZEESE WETENSCHAPPEN

**2000**



ACADEMIE ROYALE DES SCIENCES D'OUTRE-MER  
Classe des Sciences naturelles et médicales  
Mémoire in-8°, Nouvelle Série, Tome 24, fasc. 5, Bruxelles, 2000

**Les vecteurs de la maladie de Chagas**  
**Recherches taxonomiques, biologiques et génétiques**

par

**Jean-Pierre DUJARDIN**

Directeur de Recherches

IRD La Paz

La Paz (Bolivie)

**Christopher John SCHOFIELD**

Lecturer

London School of Tropical Medicine & Hygiene

London (UK)

**Francisco PANZERA**

Department of Genetics, Facultad de Ciencias

Universidad de la República

Montevideo (Uruguay)

KONINKLIJKE ACADEMIE VOOR OVERZEESE WETENSCHAPPEN

Klasse voor Natuur- en Geneeskundige Wetenschappen

Verhandeling in-8°, Nieuwe Reeks, Boek 24, afl. 5, Brussel, 2000

---

Mémoire présenté à la séance de  
la Classe des Sciences naturelles et médicales  
tenue le 22 juin 1999

---

Texte définitif déposé le 9 juillet 1999

ACADEMIE ROYALE  
DES  
SCIENCES D'OUTRE-MER

KONINKLIJKE ACADEMIE  
VOOR  
OVERZEESE WETENSCHAPPEN

rue Defacqz 1 boîte 3  
B-1000 Bruxelles (Belgique)

Defacqzstraat 1 bus 3  
B-1000 Brussel (België)

 (02)538.02.11 & 538.47.72 - Fax (02)539.23.53  
E-mail: kaowarsom@skynet.be

ISBN 90-75652-19-4  
D/2000/0149/2

## TABLE DES MATIERES

Avant-propos .....	7
Résumé .....	9
<b>1. Introduction</b> .....	<b>11</b>
1.1. Triatominae et vecteurs de la maladie de Chagas .....	11
1.2. Morphologie des Triatominae .....	12
1.3. Insectes «domestiques» et «sylvestres», «domesticité» de l'insecte .....	12
1.4. Domicile et péri-domicile, insectes «domestiques» et «péri-domestiques» .....	12
<b>2. Parasites et histoire naturelle</b> .....	<b>15</b>
2.1. <i>Trypanosoma cruzi</i> .....	15
2.2. La trypanosomiase américaine ou maladie de Chagas .....	16
2.3. Les Triatominae, vecteurs de la maladie de Chagas .....	21
<b>3. Taxonomie des Triatominae</b> .....	<b>23</b>
3.1. Classification des Triatominae. ....	23
3.2. Morphologie externe des Triatominae adultes .....	26
3.3. Liste commentée des Triatominae .....	39
3.3.1. Tribu Alberproseniini .....	39
3.3.2. Tribu Bolboderini .....	39
3.3.3. Tribu Cavernicolini .....	40
3.3.4. Tribu Rhodniini .....	40
3.3.4.1. <i>Rhodnius</i> .....	40
3.3.4.1.1. Vecteurs de la maladie de Chagas .....	40
3.3.4.1.2. Espèces en voie d'adaptation à l'habitat humain ..	41
3.3.4.1.3. Espèces de <i>Rhodnius</i> complètement sylvestres ...	41
3.3.4.2. <i>Psammolestes</i> .....	42
3.3.5. Tribu Triatomini .....	43
3.3.5.1. <i>Dipetalogaster</i> .....	43
3.3.5.2. <i>Eratyrus</i> .....	43
3.3.5.3. <i>Hermanlenticia</i> .....	43
3.3.5.4. <i>Linshcosteus</i> .....	44
3.3.5.5. <i>Mepraia</i> .....	44
3.3.5.6. <i>Panstrongylus</i> .....	44
3.3.5.7. <i>Paratriatoma</i> .....	45
3.3.5.8. <i>Triatoma</i> .....	45
3.3.5.8.1 Groupe Protracta .....	46
3.3.5.8.1.1. Complexe protracta .....	46
3.3.5.8.1.2. Complexe lecticularia .....	46
3.3.5.8.2. Groupe Rubrofasciata .....	46

3.3.5.8.2.1. Sous-groupe infestans . . . . .	46
3.3.5.8.2.1.a) Complexe infestans . . . . .	46
3.3.5.8.2.1.b) Complexe circummaculata . . . . .	48
3.3.5.8.2.1.c) Complexe dispar . . . . .	49
3.3.5.8.2.2. Sous-groupe Rubrofasciata . . . . .	49
3.3.5.8.2.2.1. Complexe rubrofasciata . . . . .	49
3.3.5.8.2.2.2. Complexe <i>phyllosoma</i> . . . . .	49
3.3.5.8.2.2.3. Complexe <i>spinolai</i> . . . . .	50
3.3.5.8.2.2.4. Complexe <i>flavida</i> . . . . .	50
3.3.5.8.3. Espèces non classées . . . . .	50
3.3.6. Analyse morphométrique du genre <i>Triatoma</i> . . . . .	51
3.3.7. Analyse morphométrique du la tribu Triatomini . . . . .	53
3.3.8. Analyse morphométrique de la sous-famille Triatominae . . . . .	54
3.3.9. L'origine géographique des Triatominae . . . . .	56
3.4. Liste alphabétique des Triatominae . . . . .	58
<b>4. Biologie des Triatominae . . . . .</b>	<b>85</b>
4.1. Développement et métamorphoses . . . . .	85
4.2. Accouplement, oviposition . . . . .	86
4.3. Comportement général . . . . .	86
4.3.1. Hématophagie . . . . .	86
4.3.2. Habitat . . . . .	87
4.3.3. Dispersion . . . . .	87
4.3.3.1. Dispersion active . . . . .	87
4.3.3.2. Dispersion passive . . . . .	88
4.4. Dynamique des populations . . . . .	88
4.4.1. Introduction . . . . .	88
4.4.2. Densité des populations . . . . .	89
4.4.3. Reproduction . . . . .	89
4.4.4. Densito-dépendance des populations de Triatominae . . . . .	90
4.4.5. Stratégies démographiques. . . . .	92
<b>5. Capacité vectorielle . . . . .</b>	<b>99</b>
5.1. Adaptation au parasite . . . . .	99
5.2. Hématophagie . . . . .	99
5.3. Capacité vectorielle et stratégies de lutte . . . . .	100
5.4. Domesticité . . . . .	101
5.4.1. Intrusion . . . . .	101
5.4.2. Domiciliation . . . . .	102
5.4.3. Domestication . . . . .	102
5.5. Extension géographique, ou vecteurs «principaux» et «secondaires» . . . . .	103
<b>6. Génétique des Triatominae . . . . .</b>	<b>105</b>
6.1. Introduction . . . . .	105

6.2. Cytogénétique . . . . .	106
6.3. Electrophorèse des isoenzymes . . . . .	120
6.4. Isoenzymes, cytogénétique et systématique des Triatominae . . . .	124
6.5. Morphométrie traditionnelle . . . . .	127
6.6. Structure des populations et épidémiologie . . . . .	132
6.7. Les débuts de la biologie moléculaire . . . . .	139
Références . . . . .	143



## AVANT-PROPOS

En Amérique, la maladie de Chagas est de loin la parasitose la plus importante. Son impact socio-économique dépasse les effets combinés des autres maladies parasitaires telles que la malaria, la schistosomiase et les leishmanioses (World Bank 1993). Malgré de nombreuses recherches, cette maladie reste difficile à traiter, et l'espoir d'un vaccin reste lointain. Par contre, la biologie des insectes vecteurs — les Triatominae — en font des candidats exceptionnels pour réussir une lutte antivectorielle de grande envergure, et cela à l'aide de techniques déjà bien éprouvées. Des initiatives de lutte à grande échelle entreprises ces dernières années contre les Triatominae domestiques ont interrompu la transmission de la maladie sur de vastes régions des pays du Cône Sud en Amérique latine (SCHOFIELD & DIAS 1998), provoquant une diminution sensible des admissions hospitalières (AKHAVAN 1997) et une chute notable de la séroprévalence (de 16-18 millions d'infectés en 1991 à moins de 12 millions aujourd'hui) (SCHMUNIS 1999).

Carlos Chagas est le découvreur de cette maladie en 1909, du parasite qui en est responsable, *Trypanosoma cruzi*, et de l'insecte qui le transmet. Chagas avait perçu d'emblée l'importance cruciale des Triatominae. Il chargea deux entomologistes reconnus — Arthur Neiva et Herman Lent — de leur étude. Sur les 129 espèces de Triatominae reconnues aujourd'hui, ces deux entomologistes et leurs assistants en ont décrit 37. Chagas lui-même entreprit de promouvoir la lutte antivectorielle, mais ce n'est qu'une dizaine d'années après sa mort prématurée en 1934 que les premiers essais fructueux ont été menés au Brésil et en Argentine (DIAS & PELLEGRINO 1948, ROMANA & ABALOS 1948). Depuis lors, une grande variété d'approches ont été testées sur le terrain. Elles ont conduit au choix des pyréthroides modernes sur lesquels sont basées aujourd'hui toutes les initiatives de contrôle.

La biologie et la génétique des populations des Triatominae ont été déterminantes dans le choix des stratégies, non seulement pour savoir comment contrôler ces insectes, mais aussi pour organiser les phases opérationnelles de lutte. Elles n'ont pas été étrangères non plus à la mise en place des arguments économiques destinés à convaincre les agences gouvernementales d'investir dans des actions à grande échelle. Elles ont permis d'améliorer la surveillance épidémiologique et d'aider à l'évaluation des opérations de lutte. En particulier, on comprend mieux aujourd'hui les données entomologiques recueillies après l'élimination des principales espèces domestiques comme *Triatoma infestans* et *Rhodnius prolixus*. Ces deux espèces présentent une adaptation très poussée à l'habitat humain, et vivent en association étroite avec l'homme, surtout dans les régions rurales. Mais on recense d'autres espèces engagées dans la même adaptation. Elles sont susceptibles de provoquer des résurgences dans des régions aujourd'hui sous contrôle.

Les recherches sur les Triatominae ont donc pris un nouvel élan. Elles ne sont plus focalisées sur la façon de contrôler les populations vectorielles, puisque des techniques éprouvées existent, mais sur les raisons pour lesquelles ces espèces sont devenues un problème de santé publique. Quels sont les mécanismes impliqués dans l'adaptation à l'homme d'un Triatominae sylvestre? Comprendre les processus microévolutifs associés à cette adaptation est devenu le moteur des nouvelles recherches. L'idée à long terme est bien sûr de prévenir la naissance de nouvelles situations endémiques.

Contrairement à la plupart des vecteurs d'autres parasitoses humaines, les Triatominae sont des insectes de stratégie «K», c'est-à-dire adaptés à un environnement stable et prévisible, tel par exemple le milieu aménagé par l'homme, et leurs populations connaissent peu de fluctuations de taille. Ce sont donc des insectes très différents des insectes de stratégie «r», les moustiques par exemple, qui vivent dans des milieux instables, et dont les populations augmentent quand l'environnement est favorable, ou diminuent dans le cas inverse. Les moustiques sont plus exposés aux facteurs naturels de sélection que les Triatominae qui bénéficient de la protection artificielle de l'habitat humain. La dépendance des Triatominae vis-à-vis de l'hôte est telle qu'ils l'accompagnent dans ses migrations. Un Triatominae adapté à l'homme est susceptible d'envahir ainsi de vastes territoires hors de ses limites écologiques naturelles, et ses populations les plus extrêmes portent alors les stigmates des nombreux effets fondateurs de la dérive génétique et de l'appauvrissement des potentiels écologiques (DUJARDIN 1999). Mais dans l'habitat conquis, au fur et à mesure que la taille d'une population approche de sa capacité maximale, la compétition intraspécifique augmente. La sélection entre alors en scène, gardant les génotypes les plus adaptés (SCHOFIELD *et al.* 1999). Un des nouveaux sujets de recherche consiste à identifier dans ces mécanismes théoriques les causes conduisant à une observation récente très intrigante: des populations sylvestres aux populations domestiques d'une même espèce, la taille de l'ADN se réduit de façon considérable.

Certains chercheurs ont déjà qualifié les Triatominae de «nouvelles Drosophiles», indiquant par là que les Triatominae sont devenus un modèle pour l'étude de l'évolution. Ce modèle est encore dans l'enfance, mais il représente une synthèse entre la recherche fondamentale et les besoins opérationnels des programmes de lutte. En Amérique latine, l'interaction entre ces deux pôles des activités de recherche sur les Triatominae est valorisée par le dynamisme des collaborations internationales, offrant ainsi un exemple pour la lutte contre d'autres maladies à vecteurs.

Ce livre est le fruit d'une collaboration de ce genre, bénéficiant de l'expérience des programmes de lutte antivectorielle et de l'effort de nombreux chercheurs latino-américains. Il veut montrer les progrès en cours, servir de base pour les recherches à venir et stimuler la surveillance entomologique mise en place dans de nombreux pays latino-américains.

## RESUME

La maladie de Chagas, aussi appelée trypanosomiase américaine, est une parasitose incurable et parfois mortelle. Elle est limitée à l'Amérique latine, où plus de 90 millions de personnes représentent la population à risque. Elle est transmise à l'homme par de grosses punaises hématophages appelées Triatominae. Son extension géographique actuelle, et donc son poids de souffrance humaine et de pertes économiques, se doivent en grande partie à l'absence de mesures prises dans le passé contre l'adaptation des Triatominae aux conditions de vie domestique. Il faut en tirer les leçons.

Depuis quelques années, ces punaises vectrices sont la cible d'une action de lutte internationale au succès grandissant: les initiatives «Cône Sud», «Pacte Andin», et «Amérique Centrale». Parallèlement, sur l'ensemble du continent américain, un effort de recherche s'est développé pour mieux comprendre les populations naturelles des Triatominae, en particulier dans leur transition de l'habitat sylvestre à l'habitat humain.

Cette transition, réussie ou complète pour les vecteurs principaux (*Triatoma infestans* et *Rhodnius prolixus*), fait l'objet de nombreuses tentatives par d'autres espèces, dites «vecteurs secondaires» ou «candidats vecteurs». Aujourd'hui, et peut-être surtout demain, ces tentatives représentent un risque épidémiologique majeur et justifient une surveillance entomologique continue.

De notre point de vue, elles sont perçues comme une véritable tendance évolutive, ce que nous développons ici par l'exposé de quelques recherches portant sur la génétique et sur la dynamique des populations des Triatominae.

Après une très brève introduction sur les caractéristiques médicales de la maladie de Chagas et sur son agent causal, *Trypanosoma cruzi*, nous présentons la liste alphabétique, commentée et actualisée, de toutes les espèces de Triatominae, avec un essai de classification des tribus, des genres, ainsi que du genre le plus important: *Triatoma*. Nous examinons les lois qui régissent l'équilibre de leurs populations naturelles, en particulier domestiques, et les conséquences qu'on peut en tirer sur leur capacité vectorielle et sur les stratégies de lutte à adopter. Enfin, les connaissances actuelles sur la génétique des populations sont présentées, dérivées de la cytogénétique, l'électrophorèse des isoenzymes, la morphométrie, et la biologie moléculaire.

Cet ouvrage a donc pour but d'éveiller la curiosité des chercheurs sur ces aspects de la biologie des Triatominae qui ont été déterminants dans l'histoire naturelle de la maladie de Chagas, et de stimuler ainsi la vigilance entomologique sur le continent latino-américain.



## 1. Introduction

Selon l'OMS, la maladie de Chagas est entrée dans une phase d'extinction. Si les autorités mondiales de la santé osent ce pronostic, c'est grâce au succès rencontré sur le terrain par la lutte antivectorielle. La transmission à l'homme du parasite de la maladie de Chagas peut être interrompue par l'élimination physique de l'insecte vecteur. Cette réussite, confirmée sur de grandes étendues géographiques, a été possible grâce à l'accumulation des travaux sur l'ensemble des vecteurs de la maladie de Chagas. L'existence d'une base de connaissances solide sur les insectes vecteurs de cette maladie a permis de reconnaître les espèces dont le rôle était déterminant. Ensuite, les bénéfices économiques attendus de la lutte antivectorielle ont aidé à convaincre les autorités nationales et internationales d'investir leurs efforts dans cette approche. Nous osons espérer que l'exemple de la maladie de Chagas puisse servir de modèle dans d'autres affections transmises par des vecteurs.

Nous ne décrivons pas l'historique des nombreuses recherches qui ont conduit à l'existence de cette base de connaissances dont nous parlions plus haut. Nous nous limiterons à décrire certains aspects des dernières recherches concernant la génétique et la dynamique des populations des insectes vecteurs, en insistant sur leurs relations avec l'épidémiologie. Nous ne ferons qu'évoquer les connaissances, très nombreuses, concernant le parasite, *Trypanosoma cruzi*, et la pathologie dont il est responsable.

Il est nécessaire de clarifier d'emblée le vocabulaire, voire le jargon, souvent utilisé par les spécialistes, et qui peut choquer certains naturalistes par une précision très approximative.

### 1.1. TRIATOMINAE ET VECTEURS DE LA MALADIE DE CHAGAS

Cette revue concerne en priorité les vecteurs de la maladie de Chagas, et non l'ensemble de la sous-famille des Triatominae à laquelle ils appartiennent. Le plus souvent possible, nous parlerons cependant de cette sous-famille. Il est dit et répété en effet que la plupart des Triatominae sont des vecteurs «potentiels» de la maladie de Chagas sur le simple argument de la présence du parasite dans leur intestin. Plus de la moitié des espèces ont été rencontrées infectées naturellement par *T. cruzi*. Comme nous le verrons, cette infection ne fait pas automatiquement de l'insecte un vecteur pour l'homme: un processus préalable d'adaptation à l'environnement humain est nécessaire, et si l'insecte y parvient, d'autres critères interviennent pour en faire éventuellement un vecteur important, dont en particulier l'étendue géographique occupée par l'espèce. Nous parlerons des vecteurs potentiels ou occasionnels,

mais nous insisterons sur les vecteurs qui représentent actuellement un problème de santé publique. Ils sont eux-mêmes subdivisés en vecteurs «principaux» et «secondaires», en fonction de l'étendue géographique qu'ils occupent (voir 5.4. et 5.5.).

## 1.2. MORPHOLOGIE DES TRIATOMINAE

L'anatomie interne n'est pas abordée car sa connaissance n'est pas considérée directement utile au développement des moyens de lutte antivectorielle. La morphologie externe des adultes est décrite à grands traits pour expliquer les grands principes de la systématique des Triatominae, pour illustrer les points homologues utilisés en morphométrie, ainsi que les organes qui servent aux techniques génétiques d'étude des populations. De plus amples informations sur la systématique, ou sur les aspects techniques et théoriques relatifs à la biologie moléculaire, seront trouvées dans les ouvrages spécialisés mentionnés dans cette revue. Etant donné l'absence d'un ouvrage de référence sur les dernières évolutions de la morphométrie, une attention plus particulière sera dédiée à ses aspects théoriques.

## 1.3. INSECTES «DOMESTIQUES» ET «SYLVESTRES», «DOMESTICITE» DE L'INSECTE

C'est d'abord l'adaptation à l'habitat humain qui définit le Triatominae comme vecteur, ou comme cible prioritaire d'une campagne antivectorielle. Par exemple, deux espèces de Triatominae peuvent être adaptées à la souche locale du parasite et le transmettre; c'est cependant l'espèce la mieux adaptée à l'habitat humain qui deviendra le vecteur important.

En parlant de la «domesticité» de l'insecte, on fait référence à son adaptation aux structures construites par l'homme. Les auteurs séparent les Triatominae en insectes «domestiques» et insectes «sylvestres». Les deux termes sont critiquables. Plutôt que d'un insecte «domestique», il faudrait parler d'un insecte synanthropique. En effet, l'insecte n'est pas «élevé» par l'homme comme le serait un chat ou un chien, animaux domestiques par excellence. Et plutôt que de parler d'insectes «sylvestres», mot qui évoque la forêt, il serait plus juste de parler d'insectes enzootiques, c'est-à-dire associés à des animaux sauvages vivant en dehors de l'habitat humain.

Toutefois, ces habitudes de langage sont consacrées par des milliers de publications, et par souci de cohérence nous les utiliserons aussi dans les pages qui suivent. Nous verrons qu'il s'agit non seulement de notions utiles aux gens de terrain, confrontés à la lutte contre les Triatominae, mais aussi d'un chapitre important de leur biologie.

## 1.4. DOMICILE ET PERIDOMICILE, INSECTES «DOMESTIQUES» ET «PERIDOMESTIQUES»

L'habitat de l'homme auquel s'adaptent de nombreuses espèces de Triatominae est lui-même subdivisé en «domicile», lieu d'habitation de l'homme, et

«péridomicile», ensemble des structures élevées pour abriter les animaux domestiques (chiens, chèvres, cochons, poules, etc.). Cette distinction repose plus sur des bases opérationnelles (taux de réinfestation après traitement insecticide) que biologiques (attraction de l'insecte par les animaux domestiques), et ne recouvre pas toujours les mêmes réalités. Dans certaines régions rurales d'Amérique latine, domicile et péridomicile peuvent être éloignés l'un de l'autre de plus d'une centaine de mètres, tandis qu'ailleurs, dans certaines régions rurales de Bolivie, par exemple, ils ne sont parfois qu'une seule et même structure. Un *Triatominae* est dit «péridomestique» quand on le rencontre dans l'abri des animaux domestiques et non dans la maison de l'homme. On veut décrire ainsi un trait de comportement d'une espèce et, plus généralement, une étape dans la colonisation du domicile par le *Triatominae*: l'insecte s'en approche, mais n'est pas encore assez adapté à l'homme pour réussir à vivre dans son environnement immédiat. On verra que cette distinction ne semble pas être un caractère spécifique de l'insecte: il peut être «domestique» dans une région géographique, «péridomestique» dans une autre, et «sylvestre» ailleurs. Par ailleurs, elle recouvre parfois des cas de compétition entre espèces différentes vivant en sympatrie.



## 2. Parasites et histoire naturelle

### 2.1. *TRYPANOSOMA CRUZI*

#### 2.1.1. *Trypanosoma cruzi*, agent de la maladie de Chagas

*T. cruzi* est un flagellé de l'ordre des Kinetoplastidae, de la famille des Trypanosomatidae, caractérisé par la présence d'un flagelle, d'une membrane ondulatoire et d'une mitochondrie unique située dans le kinétoplaste, une organelle spécialisée contenant de l'ADN.

Morphologiquement, il est semblable à *T. rangeli*, un trypanosome non pathogène transmis par la piqûre de certains Triatominae comme *Rhodnius prolixus*.

Il présente trois stades morphologiquement différenciés: amastigote, épimastigote et trypomastigote.

Le stade amastigote (ou micromastigote), rond, sans flagelle apparent au microscope optique (micromastigote), est le seul stade qui soit intracellulaire. Il se multiplie dans les macrophages de l'organisme infecté. Il est responsable, directement et indirectement, de la pathologie de la maladie de Chagas.

Le stade épimastigote est extracellulaire, présent dans l'intestin moyen du vecteur. C'est aussi le stade observé en milieu de culture. Comme c'est encore un stade de multiplication, il permet d'amplifier la population du parasite à travers l'insecte vecteur, ou après hémoculture (voir 2.2.3.2. diagnostic parasitologique).

Enfin, le stade trypomastigote représente la forme parasitaire de transit, circulant dans le sang du patient pour envahir ses cellules musculaires, ou passant de l'intestin de l'insecte aux tissus sous-cutanés de l'hôte vertébré où il est capturé par des macrophages (formes trypomastigotes métacycliques). Il est extracellulaire et ne se multiplie pas.

#### 2.1.2. *Trypanosoma cruzi*, parasite complexe

*T. cruzi* n'est pas un parasite homogène (MILES *et al.* 1978, MILES & CIBULSKIS 1986, TIBAYRENC *et al.* 1986). Sa complexité antigénique est telle qu'aucune technique standard de diagnostic sérologique n'a pu être mise au point à ce jour (voir 2.2.3.2. diagnostic sérologique). Sa variabilité génétique est telle que certaines souches présentent entre elles autant, voire plus, de différences génétiques que celles qui sont rencontrées entre des espèces différentes de *Leishmania*.

Malgré les nombreux efforts développés pour comprendre l'importance médicale de cette complexité (LUQUETTI *et al.* 1986, APT *et al.* 1987), il n'a pas été possible jusqu'à présent de corréliser la variabilité du parasite et celle de la pathologie humaine qu'il entraîne (cardiaque, digestive, mixte, etc., cf. 2.2.2. symptômes de la maladie de Chagas). Il a toutefois été possible de démontrer chez

l'animal que cette pathologie semble en relation avec les caractéristiques génétiques de *T. cruzi*.

Une telle diversité au sein d'un taxon unique a suscité une discussion sur son homogénéité spécifique, et plus généralement sur la notion d'espèce chez les protozoaires. TIBAYRENC *et al.* (1986, 1988, 1991) et TIBAYRENC & AYALA (1991) ont contribué à clarifier le débat en décrivant chez *T. cruzi* (entre autres protozoaires) une structure clonale comparable à celle décrite chez les bactéries. La diversification asexuée du parasite produirait une constellation de clones individuels que seule l'approche phylogénétique permettrait d'ordonner. On reconnaît donc au bas de l'arbre des clades constitués de clones «frères» («clonets»). On propose aussi «DTU» (*Discrete Typing Units*) pour identifier des «clonets» d'importance particulière, reconnus par un ensemble de techniques biochimiques et génétiques.

Le concept biologique important dans tout cela est le suivant: ces entités («clones», «clonets», «DTU») seraient stables dans le temps et l'espace, et constitueraient ainsi les unités naturelles sur lesquelles les recherches médicales et épidémiologiques devraient être appliquées.

Une revue de l'histoire et des concepts liés à cette problématique peut être trouvée dans TIBAYRENC 1995.

### 2.1.3. Réservoir animal

*T. cruzi* a été signalé dans l'ensemble de la faune sud- et nord-américaine (150 espèces dans 7 ordres différents). Il est donc illusoire de tenter l'éradication du parasite à partir de son réservoir animal, même domestique.

Les amphibiens et les oiseaux semblent réfractaires au parasite.

## 2.2. LA TRYPANOSOMIASE AMERICAINE OU MALADIE DE CHAGAS

### 2.2.1. Bref historique

Découverte au début du siècle par le Dr Carlos Chagas, médecin brésilien, cette parasitose est un événement unique dans l'histoire de la médecine tropicale. En effet, dès le début du siècle, le Dr C. Chagas décrira non seulement la symptomatologie complète de cette nouvelle parasitose, mais aussi l'agent causal, inconnu à l'époque, *Trypanosoma cruzi* (alors appelé *Shizotrypanum cruzi*), et démontrera le rôle vecteur d'un réduve, *Panstrongylus megistus*. Bien que Chagas ait fait la prédiction d'une parasitose majeure en Amérique latine, une vingtaine de cas seulement seront décrits à sa mort en 1934.

Plusieurs événements vont précipiter l'état des connaissances sur cette maladie. C'est d'abord la description par Romana du signe ophtalmo-ganglionnaire permettant de détecter, au Brésil et en Argentine, des cas aigus d'infections (ROMANA 1935). C'est plus tard l'œuvre de quelques pionniers, comme Mazza

en Argentine décrivant des milliers de cas, ou Dias au Brésil, ou Talice en Uruguay. C'est ensuite l'application de la technique de fixation du complément, recommandée dès 1913 par Guerreiro et Machado, qui permettra de diagnostiquer les cas chroniques asymptomatiques de la maladie de Chagas, les plus nombreux. C'est enfin à notre avis, de façon plus occulte, l'avancée d'un vecteur performant, *Triatoma infestans*, qui contribuera à l'expansion épidémique de la maladie dans plusieurs pays d'Amérique latine.

### 2.2.2. *Symptômes de la maladie*

Le décours de la maladie est généralement imprévisible, et cela dès le début de l'infection. Tous les auteurs s'accordent cependant à décrire une phase aiguë et une phase chronique certains y ajoutant parfois une phase dite «indéterminée».

#### 2.2.2.1. Phase aiguë

La phase aiguë dure de un à deux mois. Elle est reconnaissable par la présence du parasite dans le sang. Cette dernière peut être mise en évidence de plusieurs façons: l'examen d'une goutte épaisse à frais, ou celui d'un frottis de sang coloré au Giemsa, et certaines techniques de concentration du parasite circulant. Après une phase de multiplication dans les cellules du système réticulo-endothélial (quelques jours), le parasite envahit en effet la circulation et pénètre dans les cellules de l'organisme, en particulier les cellules musculaires cardiaques et les cellules musculaires lisses (tube digestif).

Les symptômes sont le plus souvent discrets, évoquant une forme grippale. Cependant, des formes graves existent, provoquant une myocardite parasitaire mortelle, ou plus exceptionnellement des formes nerveuses. On peut rencontrer à des degrés très variables les signes cliniques suivants: signe de Romaña (œdème palpébral unilatéral), chagome d'inoculation (zone inflammatoire à l'endroit de la piqûre du triatome), œdème sous-cutané (sans signe de godet), ganglions lymphatiques, hépatomégalie, splénomégalie. L'électrocardiogramme peut montrer une tachycardie sinusale, voire des altérations de la repolarisation. Aux rayons X, on peut trouver, rarement cependant, un cœur élargi.

Il faut noter qu'un œdème palpébral unilatéral peut être provoqué aussi par la piqûre d'un triatome non infecté. Cet œdème diffère du signe de Romaña par sa durée beaucoup plus courte et l'absence d'adénopathies régionales.

#### 2.2.2.2. Phase indéterminée

Aucune pathologie n'est apparente pendant la phase dite «indéterminée». Il s'agit déjà de la phase chronique de la maladie de Chagas, mais sans symptômes particuliers, sans lésions détectées. Cette phase peut ne jamais déboucher sur une pathologie bruyante dans plus de la moitié des cas. Rappelons par exemple que Bérénice, le premier cas de maladie de Chagas diagnostiqué par Chagas lui-même, est morte de vieillesse à un âge avancé.

### 2.2.2.3. Phase chronique

Par définition, le parasite n'est plus détectable dans le sang en phase chronique; tout au moins il ne l'est plus par les techniques directes mentionnées ci-dessus. En fait, le parasite se trouve dans le sang, de façon permanente ou sporadique, mais à de très faibles concentrations (1 à 10 par ml), et ne peut être détecté que par des techniques très spécialisées: la mise en culture du sang du patient, l'usage du xénodiagnostic ou des techniques moléculaires basées sur la PCR (*polymerase chain reaction*). C'est sans doute une des raisons pour lesquelles l'ampleur de la maladie n'a pas été reconnue du vivant de Carlos Chagas.

La pathologie rencontrée concerne les organes musculaires creux, tels le cœur et l'intestin, qui présentent des déformations (cœur: anévrisme de la pointe, dilatation ventriculaire; intestin: mégacôlon) et les dysfonctionnements ou les complications qui peuvent en résulter (cœur: troubles du rythme, décompensation cardiaque, mort subite, etc.; intestins: constipation chronique, volvulus, etc.).

Le rôle direct du parasite, évident dans les cas aigus de la maladie, est contesté dans la phase chronique de la maladie, car les organes lésés sont généralement indemnes du parasite. Un dérèglement de la réponse immunitaire serait en cause. Néanmoins, il est concevable que les lésions cicatricielles post-inflammatoires de la phase aiguë puissent altérer progressivement l'oxygénation des tissus, en particulier au niveau cardiaque.

### 2.2.3. Diagnostic de la maladie de Chagas

#### 2.2.3.1. Diagnostic parasitologique en phase aiguë

Le parasite circule dans le sang pendant les quelque six à huit semaines que dure la phase aiguë. On peut donc l'observer directement dans une goutte épaisse à frais. Cet examen est rendu plus facile du fait de la mobilité du parasite. Pour le distinguer d'un autre trypanosome circulant, *Trypanosoma rangeli*, une coloration est nécessaire. Elle peut être insuffisante et des examens plus approfondis seront requis.

Pour augmenter les chances de détecter le parasite, des techniques de concentration sont utiles (centrifugations), comme la méthode de Strout par exemple (STROUT 1962).

#### 2.2.3.2. Diagnostic parasitologique en phase chronique

Le xénodiagnostic (BRUMPT 1914) est la technique la plus utilisée, bien qu'elle soit plutôt laborieuse et peu sensible (50%). Des stades larvaires non infectés d'un triatome comme *Triatoma infestans*, *Rhodnius prolixus* ou *Dipetalogaster maxima*, sont nourris sur le patient. L'insecte est alors examiné 30 ou/et 60 jours plus tard à la recherche de trypanosomes dans l'intestin (on examine les déjections). Si l'insecte a ingéré des trypanosomes circulants, ne fût-ce qu'un seul, ces derniers se multiplieront dans l'intestin moyen de l'insecte. Ils occuperont son intestin postérieur en grandes quantités quelques semaines plus tard, sous forme

métacyclique infectante. Le xénodiagnostic requiert donc l'élevage en laboratoire d'une espèce de Triatominae, de préférence le vecteur local, nourrie sur des oiseaux (pigeons, poules) pour éviter le risque d'infection accidentelle. Les oiseaux sont en effet réfractaires à *Trypanosoma cruzi*.

Encore une fois, le diagnostic différentiel de *T. rangeli* peut poser problème, en particulier dans les régions du nord de l'Amérique du Sud et en Amérique centrale.

L'hémoculture (milieu LIT, pour *Liver Infusion Tryptose*) peut être plus sensible que le xénodiagnostic, mais nécessite des conditions strictes d'asepsies qui rendent son application parfois difficile sur le terrain.

L'inoculation aux animaux de laboratoire est possible, mais elle n'est pas utilisée à des fins diagnostiques.

### 2.2.3.3. Diagnostic sérologique

Il n'y a pas de technique standard pour le diagnostic sérologique de la maladie de Chagas. Les raisons en sont principalement la complexité antigénique du parasite, sa diversité génétique (certains clones expriment des antigènes non détectés dans d'autres; il s'agit surtout de molécules de surface) et l'existence d'épitopes communs à *T. cruzi* et *Leishmania* ssp. Il existe donc une recherche toujours en cours sur la meilleure préparation antigénique possible de *T. cruzi*, étant admis qu'il s'agira probablement d'une préparation polyantigénique. Une autre source de problème est la difficulté de définir un seuil de positivité: cela peut conduire des laboratoires différents à produire des résultats contradictoires à l'aide de techniques identiques (CAMARGO 1992).

Néanmoins, la sérologie joue un rôle très important dans le diagnostic de cette parasitose, en particulier pendant la phase chronique de son développement (anticorps IgG, mais aussi IgA).

Les techniques utilisées sont nombreuses; on peut citer la réaction de fixation du complément, les tests d'immunoprécipitation (certains capables de résoudre le problème de réactions croisées avec *Leishmania*, cf. BRENIERE *et al.* 1987), les tests d'agglutination directe (beaucoup de faux positifs cependant), les tests d'hémagglutination indirecte (il en existe des kits commerciaux), les tests d'immunofluorescence (considérés comme tests de référence en phase chronique), les tests immunoenzymatiques parmi lesquels on compte aussi des tests très spécifiques (LEMESRE *et al.* 1986), certains utilisant des antigènes recombinants, voire des peptides synthétiques.

Toutes ces techniques ne sont pas applicables en routine pour le diagnostic de la phase chronique de la maladie de Chagas. Il faut d'ailleurs distinguer les objectifs précis d'une utilisation de la sérologie: diagnostiquer un cas pour décider d'un traitement, suivre un patient en traitement et confirmer sa guérison, surveiller une banque de sang, ou réaliser une enquête épidémiologique. En fonction de ces objectifs, on va privilégier la sensibilité ou la spécificité, on combinera ou non plusieurs techniques.

La décision d'entreprendre un traitement spécifique se base de préférence sur l'isolement ou la mise en évidence du parasite (xénodiagnostic, hémoculture) après la mise en évidence de tests sérologiques positifs. Il existe cependant des cas de xénodiagnostics positifs chez des patients sérologiquement négatifs (LEVIN *et al.* 1991).

#### 2.2.3.4. Diagnostic moléculaire

A côté des techniques détectant des anticorps dirigés contre des composants de *T. cruzi*, il faut citer aussi celles, complémentaires, qui cherchent à détecter directement des molécules du parasite dans le sérum ou dans l'urine des patients (antigènes solubles). Des techniques immunologiques telles que l'ELISA ont donné des résultats prometteurs, en particulier dans l'urine. Mais la détection d'une parasitémie par l'identification de fragments caractéristiques de l'ADN du parasite, rendue extrêmement sensible grâce au PCR (*Polymerase Chain Reaction*), semble bien représenter la voie du futur. La possibilité additionnelle qu'offre la biologie moléculaire d'une caractérisation fine du parasite la rend mieux adaptée pour prendre en compte sa complexité et ouvre d'autres horizons que le simple diagnostic.

Les techniques comme l'électrophorèse des isoenzymes ou celle des fragments de l'ADN kinétoplastique nécessitent une amplification du parasite en culture, ce qui risque de sélectionner artificiellement certains clones en cas d'infection mixte (DEANE *et al.* 1984). Elles ne sont pas utilisées à des fins diagnostiques.

La voie qui est suivie actuellement est basée sur l'amplification de l'ADN kinétoplastique (minicercles) du parasite par la technique du PCR. L'ADN est ensuite digéré par des enzymes de restriction et les fragments sont soumis à une électrophorèse. On peut de plus appliquer sur ce matériel amplifié des sondes spécifiques de tels ou tels clones de *T. cruzi* (VEAS *et al.* 1991).

Ces techniques ne sont pas encore appliquées en routine pour le diagnostic.

#### 2.2.4. Thérapeutique (RASSI & LUQUETTI 1992)

Les drogues ayant un effet antiparasitaire direct ont été identifiées à partir de 1960. Il s'agit essentiellement du Nifurtimox (Bayer) et du Benznidazole (Roche). Les premiers essais cliniques se sont développés à partir de 1970. Des variations géographiques dans l'efficacité de ces produits ont pu être observées.

Actuellement, seul le Benznidazole est disponible sur le marché (Rochagan). La posologie est de 5mg/kg/jour chez les adultes et 5-10 mg/ kg/jour chez les enfants, pendant deux mois.

Classiquement, l'effet thérapeutique est meilleur si le médicament est administré en phase aiguë, lorsque le parasite est accessible dans le sang. En phase chronique, lorsque le parasite est intracellulaire, le taux de réussite, vérifié par la sérologie et le xénodiagnostic, est presque nul.

La nouveauté dans ce schéma classique est apportée avec le recul par l'examen d'études longitudinales faisant état de résultats favorables chez les enfants en phase chronique ou indéterminée (SOSA *et al.* 1998). Cette découverte importante rend donc obligatoire le traitement des enfants en dessous de 14 ans, même en dehors de la phase aiguë.

### 2.3. LES TRIATOMINAE, VECTEURS DE LA MALADIE DE CHAGAS

On compte 129 espèces de Triatominae réparties dans cinq tribus et dix-sept genres différents (voir tableau 1). La majorité de ces espèces est limitée au continent américain, à l'exception de *Triatoma rubrofasciata* que l'on rencontre aussi dans les régions portuaires tropicales du Vieux Monde. L'association fréquente de *T. rubrofasciata* avec les rats suggère que cette espèce a pu être transportée du Nouveau Monde vers le Vieux Monde par les bateaux. Dans le Vieux Monde existe cependant un genre endémique, *Linshcosteus* (5 espèces).

Plus de la moitié des espèces du Nouveau Monde ont été rencontrées infectées par *T. cruzi* dans la nature. Comme nous le verrons, toutes ces espèces n'en sont pas pour autant des vecteurs avérés de la maladie de Chagas (voir chapitre 5).

Nous insisterons plus particulièrement sur les espèces les plus importantes du point de vue épidémiologique. Elles appartiennent à trois genres: *Triatoma*, *Rhodnius* et *Panstrongylus*, en incluant les «vecteurs secondaires», ainsi que les «candidats» vecteurs dont le rôle à ce jour reste encore anecdotique (voir chapitre 5).

Dans le genre *Triatoma*, où on trouve 72 espèces, le vecteur principal est *T. infestans*. Il est responsable de plus de la moitié des infections humaines par *T. cruzi* en Amérique latine, c'est-à-dire qu'il y a quelques années plus de 8 millions de personnes étaient infectées par *T. cruzi* à cause de *T. infestans*.

Le vecteur le plus important après *T. infestans* est rencontré dans le genre *Rhodnius*, où il n'y a que 13 espèces: il s'agit de *Rhodnius prolixus*. Cet insecte est responsable de la maladie de Chagas sévissant dans le nord de l'Amérique du Sud (Venezuela, Colombie) ainsi qu'en Amérique centrale.

Le troisième vecteur d'importance en Amérique latine est *Triatoma dimidiata*. Moins performant que *T. infestans* ou *R. prolixus*, ce vecteur est actif sur une zone géographique très étendue qui va du Mexique au Pérou tout au long de la côte pacifique.

Le genre *Panstrongylus* (13 espèces) comprend la première espèce décrite comme vecteur de *T. cruzi*: il s'agit de *P. megistus* identifié par le Dr Carlos Chagas. Cette espèce, limitée au Brésil, revêt aujourd'hui une importance historique plutôt qu'épidémiologique, puisqu'elle a été déplacée de son rôle vecteur avec l'arrivée de *T. infestans* sur son territoire. A ce jour, elle n'est pas revenue dans les habitations depuis l'élimination récente de *T. infestans*.

Nous ferons allusion aussi à d'autres espèces dont le territoire est plus restreint (vecteurs «secondaires»), comme *T. brasiliensis* au Brésil, *R. ecuadoriensis* en Equateur et au Pérou, *R. pallescens* au Panama.

Nous parlerons des «candidats» vecteurs, c'est-à-dire des espèces qui tentent actuellement de coloniser l'habitat de l'homme et représentent un danger futur, comme *R. stali*, *R. neglectus*, *T. sordida*, *T. guasayana*, *T. maculata*, *P. rufotuberculatus*, *P. geniculatus* et *P. herreri*.

Nous verrons aussi les espèces dont l'importance réside dans la proximité morphologique, parfois génétique, avec des vecteurs avérés, comme par exemple *R. robustus*, *R. neglectus* et *R. nasutus*, très proches morphologiquement de *R. prolixus*, ou encore *Triatoma melanosoma* et *T. infestans*.

Un Triatominae est un vecteur «potentiel». Nous passerons donc en revue tous les Triatominae.

### 3. Taxonomie des Triatominae

#### 3.1. CLASSIFICATION DES TRIATOMINAE

##### 3.1.1. Introduction

Sur la base des examens fossiles, les Hémiptères seraient apparus entre le Bas-Permien et le Bas-Triassique (260-220 MA) (EVANS 1963, HENNIG 1981, SHCHERKABOV 1992). Traditionnellement, les Hémiptères étaient subdivisés en deux sous-ordres: les Hétéroptères et les Homoptères. Cette classification est actuellement revue suite à la découverte de la paraphylie des Homoptères (CAMPBELL *et al.* 1995). Ainsi, à la classification traditionnelle des Hémiptères en deux sous ordres (Hétéroptères et Homoptères), se substitue progressivement une classification cladistique. Cette tendance ira en s'amplifiant et nul doute que bientôt la classification des Triatominae elle-même (tribus, genres) sera revue d'un point de vue cladistique.

Les Reduviidae constituent l'une des familles des Hétéroptères. Leur diversité et leur distribution mondiale soulignent le succès de cette famille qui, comme prédateur d'autres insectes, est probablement aussi ancienne que les autres groupes d'Hémiptères.

L'adaptation à l'hématophagie, qui marque l'apparition des Triatominae, est sans doute associée à la fréquentation des nids d'oiseaux et des terriers de petits mammifères, construits de matériaux végétaux dans lesquels pullulent phytophages et prédateurs. Cette adaptation se serait traduite par des modifications de l'appareil buccal en relation avec le changement d'hôte. Les Reduviidae prédateurs ont un proboscis courbé et de gros calibre, adapté à percer l'exosquelette dur des insectes. Les Triatominae ont un proboscis rectiligne, de calibre étroit, des mandibules adaptées à percer des tissus mous, une membrane articulaire entre le second et le troisième segment du rostre. Il s'agit là des caractéristiques morphologiques principales qui définissent la sous-famille des Triatominae.

LENT & WYGODZINSKY (1979) suggèrent que les Triatominae ont probablement évolué à partir des Physodérinae, une sous-famille morphologiquement proche de prédateurs. Cette sous-famille comprend douze genres, la plupart monotypiques, dont un genre néotropical (*Cryptophysoderes*) est rencontré au Panama et au Venezuela (WYGODZINSKY & CAPRILES 1972). Trouvés dans les débris végétaux, les *Cryptophysoderes* se nourrissent probablement de stades larvaires d'invertébrés aux tissus plus mous. Ils présentent en effet une trompe relativement droite et fine, comme celle des Triatominae, et sont d'ailleurs hématophages facultatifs. Ainsi, LENT & WYGODZINSKY (1979), mais aussi USINGER (1944), pensent que les Triatominae forment un groupe monophylétique: l'hématophagie serait apparue dans un groupe d'Hétéroptères, par

exemple les Physodérinae, et les espèces hématophages actuelles dériveraient de cet événement.

Cette hypothèse n'est pas acceptée par tous. Selon SCHOFIELD (1988), l'adaptation à l'hématophagie serait le fait de plusieurs formes prédatrices, ce qui impliquerait un polyphylétisme de la sous-famille. L'hypothèse d'une monophylie des Triatominae explique difficilement, en effet, leur vaste distribution géographique, leur association avec des hôtes animaux très divers (mammifères, oiseaux, reptiles) et leur adaptation à des habitats différents. Elle serait de plus incompatible avec l'hypothèse d'un *Triatoma rubrofasciata* originaire du Vieux Monde (RYCKMAN & ARCHBOLD 1981). Cette dernière hypothèse a d'ailleurs été contestée sur la base d'études morphométriques détaillées (GORLA *et al.* 1997).

Pour toutes ces raisons, les Triatominae pourraient donc être également considérés comme un assemblage polyphylétique. De façon succincte, on pourrait tracer une route évolutive partant des prédateurs libres, passant par des prédateurs hématophages facultatifs associés aux nids ou terriers d'animaux, pour arriver aux hématophages obligés engagés aujourd'hui dans des spécialisations de plus en plus poussées (SCHOFIELD 1988, SCHOFIELD & DOLLING 1993). Dans ce cas, leur groupement en une sous-famille serait basé sur des caractères morphologiques ayant connu une évolution convergente vers une meilleure adaptation à l'hématophagie. Ainsi, la classification actuelle des Triatominae en tribus, genres et espèces, pourrait recouvrir des origines prédatrices différentes.

A ce jour, 129 espèces de Triatominae sont reconnues. Elles sont groupées en 17 genres rassemblés en 5 tribus (LENT & WYGODZINSKY 1979) (tableau 1). Le genre le plus abondant, *Triatoma* (72 espèces), est subdivisé en groupes, sous-groupes, complexes et sous-complexes sur la base de correspondances morphologiques (tableau 2). Ces subdivisions correspondent en général à des régions géographiques discrètes, suggérant des radiations adaptatives à partir d'ancêtres communs.

En préparant cette classification, nous avons suivi celle de LENT & WYGODZINSKY (1979) avec des ajouts inspirés de travaux plus récents. A mesure que la phylogénie des Triatominae gagnera en clarté, nous espérons que cette classification sera modifiée pour mieux représenter leur histoire évolutive.

3.1.2. Tribus et Genres chez les Triatominae (Hemiptera: Reduviidae)

**Tableau 1**

Tribus et genres chez les Triatominae (Hemiptera: Reduviidae)

Tribus	Genres	Nombre d'espèces
ALBERPROSENIINI	<i>Alberprosenia</i>	2
BOLBODERINI	<i>Belminus</i>	6
	<i>Bolbodera</i>	1
	<i>Microtriatoma</i>	2
	<i>Parabelminus</i>	2
CAVERNICOLINI	<i>Cavernicola</i>	2
	<i>Torrealbaia</i>	1
RHODNIINI	<i>Psammolestes</i>	3
	<i>Rhodnius</i>	13
TRIATOMINI	<i>Dipetalogaster</i>	1
	<i>Eratyrus</i>	2
	<i>Hermanlenia</i>	1
	<i>Linshcosteus</i>	5
	<i>Mepraia</i>	2
	<i>Panstrongylus</i>	13
	<i>Paratriatoma</i>	1
	<i>Triatoma</i>	72
Total	15	129

3.1.3 Groupes d'espèces, sous-groupes et complexes dans le genre *Triatoma*

**Tableau 2**

Groupes d'espèces, sous-groupes et complexes dans le genre *Triatoma*  
(selon LENT & WYGODZINSKY 1979, avec des modifications)

Groupe <i>Protracta</i>
<b>Complexe lecticularia</b>
<i>indictiva, lecticularia, sanguisuga</i>
<b>Complexe protracta</b>
<i>barberi, incrassata, neotomae, nitida, peninsularis, protracta, sinaloensis</i>
Autres: <i>gerstaeckeri, rubida, recurva</i>
Groupe <i>Rubrofasciata</i>
<b>Sous-groupe Infestans</b>
<b>Complexe circummaculata</b>
<i>circummaculata, limai</i>
<b>Complexe dispar</b>
<i>carrioni, dispar, nigromaculata, venosa</i>

**Complexe infestans**

Sous-complexe brasiliensis

*arthurneivai, brasiliensis, melanocephala, petrochii, wygodzinskyi*

Sous-complexe guazu

*guazu, jurbergi, matogrossensis, oliveirai*

Sous-complexe infestans

*delpontei, infestans, melanosoma, platensis*

Sous-complexe maculata

*maculata, pseudomaculata*

Sous-complexe sordida

*garciabesi, guasayana, sordida, patagonica*

Sous-complexe rubrovaria

*carcavalloi, costalimai, rubrovaria*

Autres: *deanei, lenti, gomeznunezi, tibiamaculata, vitticeps, williami, wygodzinskyi*

**Sous-groupe Rubrofasciata**

**Complexe flavida**

*bruneri, flavida, obscura*

**Complexe phyllosoma**

*bassolsae, bolivari, brailovskyi, dimidiata, hegneri, longipennis, mazzottii, mexicana, pallidipennis, picturata, phyllosoma, ryckmani*

**Complexe rubrofasciata**

*amicitiae, bouvieri, cavernicola, leopoldi, migrans, pugasi, rubrofasciata, sinica*

**Complexe spinolai**

*breyeri, eratyrusiformis, Mepraia spinolai* \*, *M. gajardoi*.

\* *Triatoma spinolai* est actuellement proposé dans un nouveau genre, *Mepraia*, dans lequel une nouvelle espèce vient d'être décrite (*M. gajardoi*, FRIAS *et al.* 1998).

3.2. MORPHOLOGIE EXTERNE DES TRIATOMINAE ADULTES

La sous-famille des Triatominae appartient à la famille des Reduviidae dans l'ordre des Hémiptères (sous-ordre Hétéroptère).

3.2.1. Hémiptères. Homoptères, Hétéroptères

Traditionnellement, les Hémiptères sont subdivisés en deux sous-ordres: les Hétéroptères et les Homoptères (voir 3.1.1.).

Les caractéristiques morphologiques générales des Hémiptères sont: une paire d'ailes semi-membraneuses recouvrant une autre paire complètement membraneuse, des pièces buccales constituant une trompe robuste, et une taille généralement grande, de l'ordre du centimètre (il existe bien sûr des exceptions).

Les Héteroptères doivent leur nom à l'aspect hétérogène de leurs ailes antérieures. On aperçoit à simple vue que l'aile antérieure comporte une partie proximale sombre et chitinisée, de forme triangulaire, et une partie distale claire, semi-transparente. A l'examen optique à faible grossissement, on peut distinguer dans la partie sombre deux régions, le corium et le clavus.

### 3.2.2. *Reduviidae*

Les Triatominae appartiennent à la famille des Reduviidae. Les Reduviidae adultes peuvent être distingués des autres Hémiptères qui leur ressemblent (par exemple les Coreidae) par une combinaison de quelques caractères simples (LENT & WYGODZINSKY 1979):

- Un cou distinct;
- Un sillon stridulatoire sur la face inférieure du prosternum, à l'exception du seul genre complètement oriental chez les Triatominae, *Linshcosteus* (tribu Triatomini), et de *Cavernicola pilosa* (tribu Cavernicolini);
- Un hémélytre dont la partie membraneuse présente deux cellules allongées, simples.

### 3.2.3. *Triatominae*

Un critère simple permet de reconnaître un Triatominae adulte, hématophage, et de le distinguer des autres Reduviidae, phytophages ou prédateurs. Il suffit d'examiner de profil la trompe (aussi appelée rostre ou proboscis) de l'insecte: composée de trois segments, elle est relativement effilée et droite chez les Triatominae. Les prédateurs eux aussi présentent une trompe composée de trois segments, mais son calibre est plus épais, robuste, et sa forme est courbe ou anguleuse. Enfin, les phytophages présentent un rostre plus droit, mais composé de quatre segments au lieu de trois.

Plus formellement, les Triatominae se distinguent principalement des autres sous-familles des Reduviidae par les caractères suivants de la tête et du thorax:

#### 3.2.3.1. La tête (fig. 1)

- Une tête presque deux fois plus longue que large (entre les yeux) ou aussi longue.
- Un proboscis constitué de trois segments et qui, au repos, ne dépasse pas le prosternum. Le proboscis est cependant particulièrement court chez les *Linshcosteus* (Triatomini).
- Des antennes formées de quatre segments et latéralement insérées sur des «pédoncules antennifères».
- Des ocelles toujours présents, souvent montés sur une protubérance; ils sont obsolescents chez *Cavernicola pilosa* (Cavernicolini) et dans le genre *Belminus* (Bolboderini).
- Un segment III du rostre capable de se dresser quand le rostre est déployé. Ce dernier caractère est très important, puisqu'il permet l'hématophagie. Aucune autre sous-famille de Reduviidae ne présente ce trait.

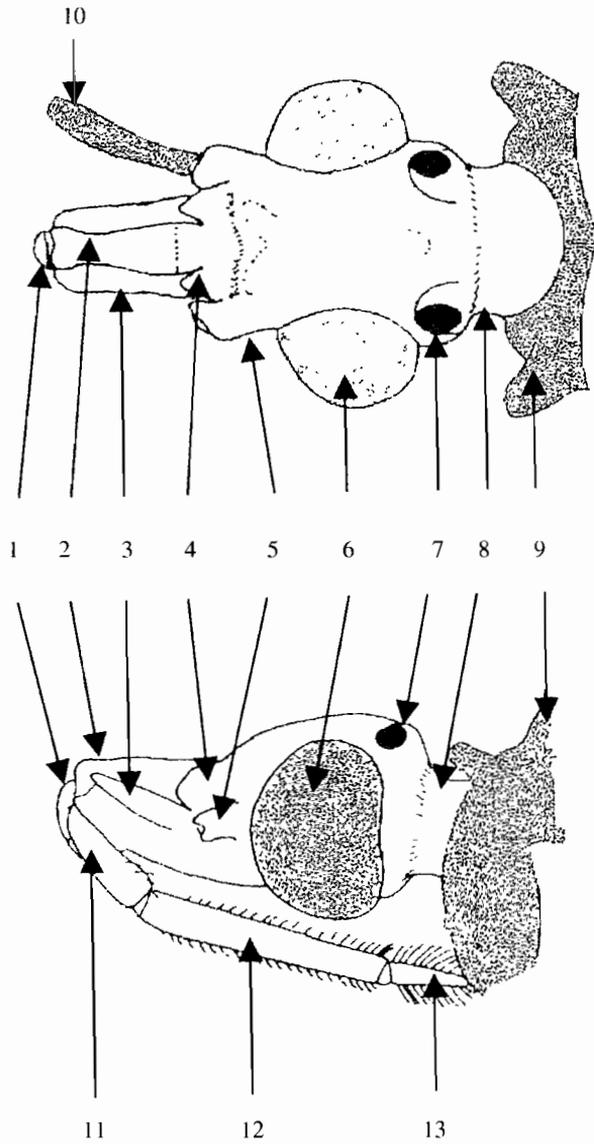
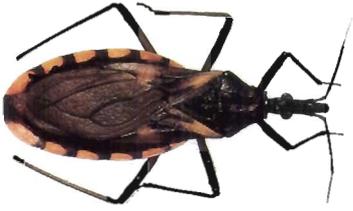
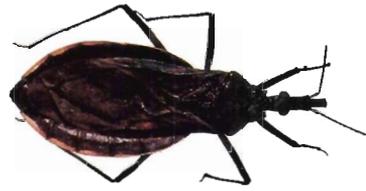


Fig. 1. — Tête d'un Triatominae en vue dorsale (en haut) et laterale (en bas). 1. anteclypeus; 2. clypeus; 3. genae; 4. joues; 5. tubercule antennifère; 6. œil; 7. ocelles; 8. cou; 9. thorax; 10, premier segment de l'antenne; 11, 12 et 13, premier, deuxième et troisième segments du rostre, respectivement.



*Triatoma rubrovaria*,  
collection Fiocruz, 1978.



*Triatoma costalimae*, Mambai (Brésil),  
1977, collection BRITISH MUSEUM  
1993-18CJS TC3.



*Triatoma brasiliensis*, mâle, Fiocruz,  
collection, BRITISH MUSEUM 1939-403



*Triatoma sordida*, femelle,  
Mambai (Brésil), 1977.



*Triatoma infestans*, femelle, Cochabamba  
(Bolivie), 1992. Le rostre est visible,  
redressé en position d'attaque.



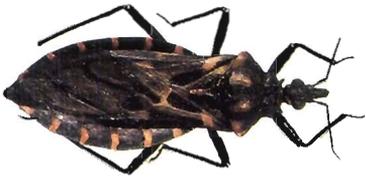
*Triatoma infestans*, mâle, Cochabamba  
(Bolivie), 1992.



*Eratyrys mucronatus*, Orénoque (Guyane  
Britannique), collection BRITISH  
MUSEUM 1938-319.



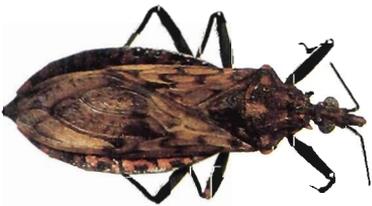
*Dipetalogaster maxima*, 1977.



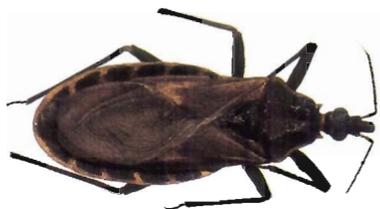
*Panstrongylus megistus*, Bahia (Brésil),  
1977.



*Panstrongylus geniculatus*, Barro Colorado  
(Panama), 1983, collection BRITISH  
MUSEUM 1983-478.



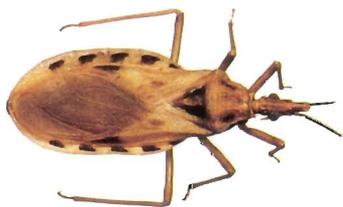
*Panstrongylus rufotuberculatus*, Paramba  
(Equateur), collection ROSENBERG 99-  
104.



*Triatoma rubrofasciata*, Penang (Malaya), 1957, collection BRITISH MUSEUM 1958-97.



*Triatoma migrans*, Melinau Gorge (Sarawak), 1978, collection BRITISH MUSEUM 1978-206.



*Triatoma cavernicola*, Kangar, Perlis (Malaysia), 1972, collection BRITISH MUSEUM 1977-189.



*Triatoma pallidipennis*, Mexique, collection BRITISH MUSEUM 1939-519



*Belminus rugulosus*, type *Conorhinus diminutus*, collection BRITISH MUSEUM (étiquette illisible).



*Psammolestes tertius*, Mambai (Brésil).  
1977, collection BRITISH MUSEUM 1993-  
18 CJS PT1.



*Rhodnius prolixus*, BRITISH MUSEUM  
1993-18



*Rhodnius n. sp.*, Tolima (Colombie), 1997,  
insectarium de Medellin (J. Moreno).



*Rhodnius pictipes*, Wanaina (Guyane  
Britannique), 1931, collection BRITISH  
MUSEUM 1931-263.

### 3.2.3.2. Le thorax

- Le segment antérieur du thorax (prothorax) présente sur sa face supérieure (pronotum) des sillons permettant de distinguer un lobe postérieur d'un lobe antérieur, ce dernier plus court.
- Des trois parties du thorax (pro-, méso- et méta-), le mésothorax est le plus informatif. Il est en effet prolongé d'un processus assez long, le scutellum, bien visible en vue dorsale. Ce dernier est en général de forme triangulaire et muni d'un processus postérieur simple, subconique ou subcylindrique. Dans le genre *Parabelminus* (tribu Bolboderini), ce processus terminal est absent et le scutellum est de forme trapézoïdale.
- Le métanotum est recouvert par le scutellum et les ailes mésothoraciques, de sorte qu'il ne peut pas être observé directement sur l'insecte au repos. Sur les marges dorsales du métathorax se trouvent les glandes de Brindley sécrétant de l'acide isobutyrique (GAMES *et al.* 1974, SCHOFIELD 1979). Les glandes métasternales répulsives sont paires (SCHOFIELD & UPTON 1978), en lieu et place du simple appareil central (avec deux canaux) de la plupart des autres Hémiptères.
- Les ailes et les pattes articulées au thorax n'offrent pas de caractéristiques propres aux Triatominae. Il faut noter cependant qu'au contraire des Hémiptères prédateurs, les pattes sont en général dépourvues d'épines. Ces organes de préhension utiles aux prédateurs auraient été progressivement perdus avec l'acquisition de l'hématophagie.

### 3.2.4. Examen des caractères morphologiques utilisés pour le diagnostic d'espèce chez les Triatominae adultes

Les œufs des Triatominae présentent une architecture intéressante vue à l'examen microscopique (microscope à balayage) et peuvent fournir des caractères taxinomiques utiles (BARATA 1981). Les stades larvaires sont difficiles à diagnostiquer et peuvent poser des problèmes dans certains cas, mais des clés existent (USINGER 1944, ABALOS & WYGODZINSKY 1951, LENT & WYGODZINSKY 1979). Les stades ne peuvent être reconnus entre eux que sur la base de la taille de la capsule céphalique et de l'épaisseur des pattes. Les primordium alaires apparaissent chez la larve III et IV, et sont bien développés chez la larve V, celle qui précède l'imago.

Les adultes sont de taille nettement plus grande. Ils présentent en général les caractères de la larve, auxquels s'ajoutent les ailes (antérieures et postérieures), les ocelles (tête) et les genitalia externes. Les genitalia, une fois disséqués, présentent des structures fort importantes d'un point de vue taxinomique. Ils ne seront pas décrits ici puisque le diagnostic d'espèce ne requiert pas la dissection des genitalia: la couleur, la taille, la forme du corps, en particulier de la tête, suffisent en général à reconnaître les stades adultes des espèces.

Pour plus d'information sur ce sujet, et pour trouver toutes les illustrations possibles sur la morphologie externe des Triatominae, le lecteur peut consulter

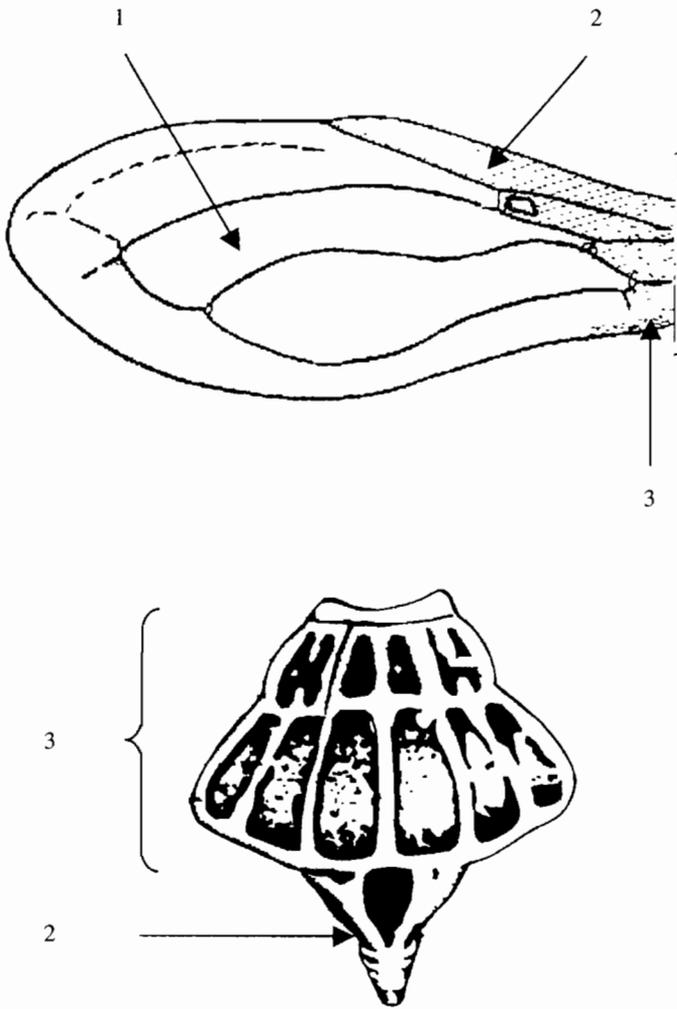


Fig. 2. — Aile (haut) et thorax (bas) de Triatominae. En haut: Aile. 1, partie membraneuse; 2, Corium; 3, Clavus. En bas: Thorax. 1, Pronotum; 2, Scutellum.

l'atlas récemment publié sur les vecteurs de la maladie de Chagas (CARCAVALLO *et al.* 1997).

#### 3.2.4.1. Les couleurs

Les couleurs le plus souvent rencontrées sont le noir, le brun, le jaune, l'orange et le rouge. Le vert est quasi inexistant; on ne le signale que sur une seule espèce: *Panstrongylus rufotuberculatus* (tribu Triatomini).

Le vecteur le plus important de la maladie de Chagas, *Triatoma infestans* (Triatomini), peut être identifié sur la base d'un critère simple: la couleur orangée ou jaune du trochanter et de la base du fémur sur les trois paires de pattes par ailleurs entièrement noires.

Bien que d'un usage pratique indiscutable dans l'identification d'espèce, la couleur n'est pas un critère suffisant pour créer une espèce nouvelle. Il faut savoir aussi que les couleurs naturelles sont susceptibles de se modifier sur les spécimens morts.

Le déterminisme génétique des couleurs chez les Triatominae a été peu étudié.

La couleur rouge des yeux chez *T. infestans* (tribu Triatomini), qui sont d'ordinaire d'un brun foncé, serait sous la dépendance d'un gène autosomique récessif (DUJARDIN & BERMEDEZ 1988d). On peut supposer que le même type de mutation explique aussi l'existence de certains spécimens aux yeux rouges dans le genre *Rhodnius* (tribu Rhodniini) ou *Psammolestes* (tribu Rhodniini).

La variabilité chromatique chez les Triatominae est la cause de nombreuses descriptions inopportunes d'espèces ou de sous-espèces. Ces descriptions ont cependant le mérite d'attirer l'attention des biologistes sur la signification évolutive éventuelle des variations géographiques («spéciation incipiens»?). Par exemple, *Triatoma melanosoma* a été décrite récemment sur la seule base de la coloration générale noire du corps (LENT *et al.* 1994b). Cette nouvelle espèce ne présente aucune différence métrique ou génétique significative avec *T. infestans* (MONTEIRO *et al.* 1999). Par ailleurs, des expériences de croisement entre *T. infestans* et *T. melanosoma* indiquent que le caractère mélanique est un caractère récessif, probablement polygénique (Flores *et al.*, données non publiées), et il n'est donc pas étonnant que *T. melanosoma* ne soit pas rencontrée en sympatrie avec *T. infestans*. Le statut d'espèce attribué à cette variété peut difficilement reposer sur des critères génétiques, mais il pourrait être défendu sur la base d'hypothèses particulières concernant la spéciation des Triatominae. Selon quelques auteurs, certaines espèces de Triatominae seraient des unités évolutives maintenues séparées par des barrières écologiques naturelles (USINGER *et al.* 1966, PEREIRA *et al.* 1996, DUJARDIN *et al.* 1999b). On peut concevoir en effet qu'un isolement écologique soit plus durable qu'un isolement géographique, et si la séparation entre *T. melanosoma* et *T. infestans* est de nature écologique, elle pourrait bien se maintenir un temps assez long pour que d'autres différences s'installent.

Une illustration de cette idée pourrait peut-être se trouver dans le genre *Rhodnius*, où *R. neivai* arbore aussi une coloration générale noire. Ses caractéristiques génétiques n'ont pas encore été étudiées, mais la morphométrie suggère une divergence évolutive réelle (DUJARDIN *et al.* 1999a). Si le caractère mélanique est également récessif dans le genre *Rhodnius*, on peut penser que l'isolement de *R. neivai* est plus ancien que celui de *T. melanosoma*, et a permis le développement de différences génétiques.

#### 3.2.4.2. Aspect de la cuticule

La cuticule est généralement rugueuse, granuleuse, voire recouverte de tubérosités distinctes comme sur le pronotum de l'espèce pantropicale *T. rubrofasciata* (tribu Triatomini). Par ailleurs, les huit espèces du complexe *rubrofasciata* (appartenant aux sous-groupe et groupe du même nom) se caractérisent par la microsculpture particulière, dite labyrinthe, de la face ventrale de l'abdomen (LENT & WYGODZINSKY 1979).

Des soies sont présentes sur les antennes, le rostre et les pattes. Ces structures peuvent intervenir dans le diagnostic d'espèce, comme par exemple entre *T. platenensis* et *T. delpontei*, deux espèces parmi les plus proches de la tribu Triatomini.

Encore une fois, des exceptions existent. Chez *Paratriatoma hirsuta* (Triatomini), des soies recouvrent d'autres parties du soma, et on retrouve à nouveau le cas de *Cavernicola pilosa* (Cavernicolini), chez lequel la cuticule est lisse, et les soies rencontrées sur tout le corps.

#### 3.2.4.3. La taille et la forme

Des variations de taille très importantes, de l'ordre de 1 à 8, sont rencontrées entre tribus ou entre genres. Mais entre espèces à l'intérieur d'un genre, ces variations sont plus modestes, et à l'intérieur d'une espèce elles peuvent être affectées par l'environnement (DUJARDIN *et al.* 1999c). La taille reste pourtant un critère commun de différenciation spécifique. Par exemple, *Rhodnius ecuadoriensis* (tribu Rhodniini) est une espèce très petite relativement aux 12 autres espèces du genre.

##### 3.2.4.3.1. La tête

La forme de la tête permet de reconnaître aisément la plupart des tribus et certains genres.

Vue latéralement, elle est très caractéristique par exemple dans le genre *Cavernicola* (tribu Cavernicolini) dont la partie postérieure de la tête est bombée.

En vue supérieure, elle est également très caractéristique chez *Alberprosenia* (tribu Alberproseniini), due à la taille démesurée des yeux, ou chez les Bolboderini du fait de la grande taille des genae. Toujours en vue dorsale, elle fournit des critères simples de reconnaissance des trois genres les plus importants dans la transmission de *T. cruzi* à l'homme. Il suffit d'observer où naissent les antennes: soit à mi-parcours entre les yeux et le bout de la tête chez *Triatoma*

(tribu Triatomini), soit juste devant les yeux chez *Panstrongylus* (tribu Triatomini) (fig. 1), soit enfin au bout de la tête chez *Rhodnius* (tribu Rhodniini). La tribu Rhodniini (soient les genres *Rhodnius* et *Psammolestes*) est reconnaissable entre autres grâce à la présence d'un amas de tubérosités derrière les yeux.

Entre espèces d'un même genre, de telles appréciations deviennent plus difficiles. Pourtant, la plupart des caractères spécifiques chez les Triatominae sont issus de la description de la tête. Cette dernière présente en effet des segments faciles à identifier, à décrire et à mesurer. Son aspect est dit «cylindrique», «subcylindrique», «conique», etc., témoignant d'une perception globale de formes différentes. Ces appréciations subjectives sont pleinement confirmées par les analyses morphométriques de la forme, même dans les cas où ces différences sont subtiles (DUJARDIN *et al.* 1999a).

Des variations individuelles de taille de la tête ont conduit les spécialistes à recommander l'usage de proportions, par exemple entre l'espace anté-oculaire (AO) et l'espace post-oculaire (PO), pour identifier les espèces par leur forme (LENT & WYGODZINSKY 1979). Sur la base d'une étude morphométrique dans le genre *Rhodnius* et *Psammolestes*, nous sommes amenés à déconseiller cette pratique (voir 6.5). En effet, le rapport AO/PO varie lui-même avec la taille de la tête (fig. 3).

Les structures articulées à la tête, comme les antennes ou le rostre, fournissent des critères intéressants dans la distinction de certaines espèces:

- Les antennes sont constituées de quatre segments, dont le premier est toujours très petit. Parmi les 13 espèces du genre *Rhodnius* (Rhodniini), seule *R. brethesi* montre un troisième segment plus long que le deuxième. La morphométrie des antennes pourrait certainement contribuer efficacement à la systématique des Triatominae, mais il s'agit de structures fragiles, souvent absentes ou incomplètes sur les spécimens morts. Il est conseillé de les disséquer et de les conserver en alcool pour les transporter sans dommage. Elles sont alors d'intéressantes structures pour l'examen des différents récepteurs sensoriels qui couvrent leurs surfaces. Catalá a mis au point l'étude de ces récepteurs en microscopie optique (Catalá & Schofield 1994; Catalá 1996, 1997, 1998; Gracó & Catalá 1999). Il est possible de différencier des genres, des espèces et même des populations géographiques ou écologiques particulières (Catal 1998). Chez *Panstrongylus megistus* et *Triatoma sordida*, les sexes peuvent être reconnus (Catal 1998).
- Le rostre est constitué de trois segments (le troisième souvent manquant sur les spécimens de collection) dont les dimensions sont également très utilisées en taxonomie. Le premier et le troisième segment sont en général beaucoup plus courts que le second. Dans le genre *Paratriatoma* (tribu Triatomini), le dernier segment est aussi long que le second, et chez *Belminus peruvianus* (tribu Bolboderini), le premier segment est aussi long que le second. La forme particulière du rostre, aplatie plutôt que cylindrique, définit un complexe dans le genre *Triatoma*, le complexe *circummaculata*. Le rostre de Triatominae possède aussi des récepteurs sensoriels intéressants, en

particulier les mécanorécepteurs. Leur distribution est typique des genres ou des espèces (Catalá 1996): ils apportent ainsi des nouveaux caractères taxonomiques.

### 3.2.4.3.2. Le reste du corps

Les pattes peuvent fournir des caractères taxinomiques à deux points de vue: la couleur et les appendices. CARCAVALLO *et al.* (1997) se basent sur la couleur du corps et des pattes pour distinguer des groupes d'espèces dans le genre *Rhodnius*.

Les ailes sont très peu utilisées dans le diagnostic d'espèce. Chez les Triatominae, elles sont toutes globalement semblables. Toutefois, la morphométrie des ailes peut apporter des critères utiles (DUJARDIN *et al.* 1999a).

L'abdomen présente des variations susceptibles d'aider au diagnostic spécifique, mais c'est une structure dépendante de l'état physiologique de l'insecte (alimenté ou non, gravide ou non). Il est caractéristique cependant par sa grande largeur dans les espèces du complexe phyllosoma (sous-groupe Rubrofasciata du genre *Triatoma*).

On utilise beaucoup l'aspect des couleurs observées sur le connexivum, et des formes qu'elles y dessinent. Des variations individuelles ou géographiques existent (SALVATELLA *et al.* 1992).

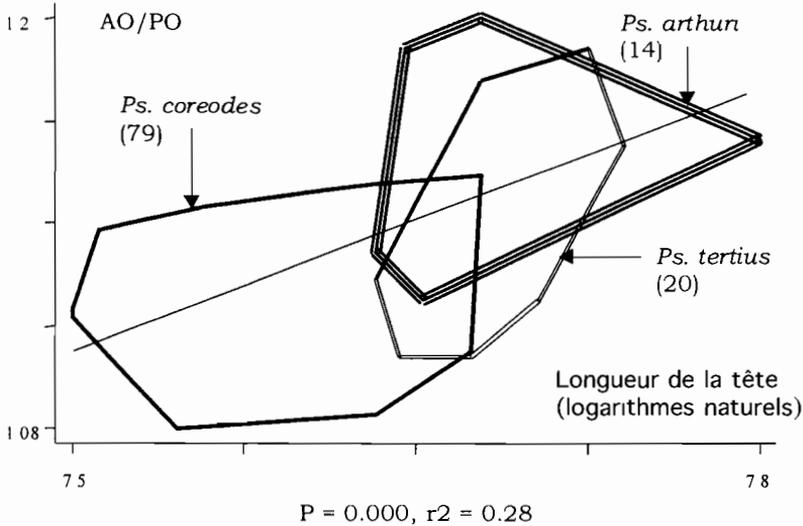


Fig. 3. — Rapport AO/PO et taille de la tête dans le genre *Psammolestes*. Le genre *Psammolestes* comprend trois espèces, *Ps. coreodes*, *Ps. tertius* et *Ps. arthuri*. Nous en avons étudié 79, 20 et 14 spécimens respectivement (mâles ou femelles). La longueur de la tête explique 28 % de la variation du rapport entre l'espace anté-oculaire (AO) et la région post-oculaire (PO). On voit que ce rapport ne permet pas de séparer *Ps. tertius* et *Ps. arthuri*, et que sur la base d'un tel caractère, ces deux espèces peuvent être confondues avec des spécimens de *Ps. coreodes* dont la tête est grande. P, signification de la régression de AO/PO sur la longueur de la tête. R2, coefficient de détermination. La même observation est valable pour le genre *Rhodnius* (non présenté ici).

### 3.3. LISTE COMMENTEE DES TRIATOMINAE

Les Triatominae Jeannel constituent l'une des 22 sous-familles de Reduviidae (Hemiptera). Ils sont rassemblés en 5 tribus (17 genres): Albertproseniini (1 genre), Bolboderini (4 genres), Cavernicoli (2 genres), Rhodniini (2 genres) et Triatomini (8 genres). Toutes ces tribus sont rencontrées dans le Nouveau Monde. Une seule, Triatomini, est également rencontrée en Asie.

La classification des Triatominae est basée sur des critères morphologiques. Nous proposons dans les derniers paragraphes de ce chapitre une étude de cette classification sur la base d'une analyse morphométrique de la tête adulte. Cette analyse est proposée pour le genre *Triatoma* (tribu Triatomini), qui est le genre le plus abondant des Triatominae (3.3.6.), pour la tribu des Triatomini (3.3.7.) et pour l'ensemble de la sous-famille (3.3.8.).

#### 3.3.1. Tribu *Alberproseniini* MARTINEZ & CARCAVALLO 1977 — 2 espèces

Cette tribu contient un genre, *Alberprosenia*, représenté par deux espèces sylvestres, l'une décrite au Venezuela: *A. goyovargasi* MARTINEZ & CARCAVALLO 1977, l'autre rencontrée au Brésil: *A. malheiroi* Serra, Atzingen & Serra 1980. *A. goyovargasi* présente une longueur totale d'environ 5 mm: c'est la plus petite des espèces de Triatominae. Le genre *Alberprosenia* n'a pas d'importance épidémiologique connue.

#### 3.3.2. Tribu *Bolboderini* USINGER 1944 — 11 espèces

Cette tribu contient également de très petites espèces (moins de 12 mm) généralement arboricoles, au corps plat, aux pattes courtes. Quatre genres sont distingués:

- *Belminus* (6 espèces distribuées entre le sud du Mexique et le nord du Pérou);
- *Bolboder* (1 espèce cubaine);
- *Microtriatoma* (2 espèces, l'une brésilienne, l'autre largement distribuée de l'Amérique centrale à l'Amérique du Sud);
- *Parabelminus* (2 espèces brésiliennes).

*Microtriatoma* et *Parabelminus* présentent des caractères morphologiques exceptionnels chez les Triatominae, comme par exemple la présence chez les larves (pas seulement chez l'adulte) de *spongy fossulae* (coussinets au bout des tarsi). A cela s'ajoute chez *Parabelminus* la forme trapézoïdale, et non triangulaire, du scutellum et l'absence de processus terminal. Enfin, les ocelles, dans la grande majorité des cas un caractère stable chez les Triatominae adultes, sont obsolètes chez *Belminus* (ils le sont aussi dans la tribu Cavernicola, voir ci-dessous). Par contre, il semble que la description chez *Microtriatoma* d'un tarse composé de deux segments au lieu de trois soit attribuable à des anomalies individuelles.

Les membres de Bolboderini sont des insectes sylvestres, donc *a priori* sans importance médicale. Toutefois, il faut signaler que *Belminus peruvianus* HERRER, LENT & WYGODZINSKY (1954) ainsi que *Microtriatoma trinidadensis* LENT 1951 ont été signalés en milieu péri-domestique (Matias *et al.*, en préparation), et deux autres espèces (*Microtriatoma borba* LENT & WYGODZINSKY 1979 et *Parabelminus carioca* LENT 1943) infectées par *T. cruzi*.

### 3.3.3. Tribu *Cavernicolini* USINGER 1944 — 3 espèces

Il s'agit encore d'une tribu composée d'espèces plutôt petites (moins de 13 mm). Leur corps cependant n'est pas aplati et, caractère particulier, la tête présente une convexité prononcée du bord supérieur. Elles sont cavernicoles, associées aux chauve-souris, mais aussi rencontrées dans des trous d'arbre. Il y a deux genres, *Cavernicola* BARBER 1937 et *Torrealbaia* CARCAVALLO *et al.* 1998. Le genre *Cavernicola* est composé de deux espèces, *Cavernicola pilosa* BARBER 1937 (Amérique centrale et Amérique du Sud) et *Cavernicola lenti* BARRETT & ARIAS 1985 (Brésil). *Cavernicola pilosa* se distingue par l'absence d'ocelles chez l'adulte, ainsi que par l'absence d'un sillon stridulatoire. Les deux espèces de *Cavernicola* n'ont pas d'importance médicale; toutefois, *Cavernicola lenti* peut être infectée par *Trypanosoma cruzi*. *Torrealbaia* est un genre vénézuélien, monospécifique.

### 3.3.4. Tribu *Rhodniini* PINTO 1926 — 16 espèces

Deux genres, tous deux arboricoles, constituent cette tribu: le genre *Rhodnius* STAL 1859, très important d'un point de vue épidémiologique, et le genre *Psammolestes* BERGROTH 1911, sans aucune importance épidémiologique.

#### 3.3.4.1. *Rhodnius* STAL 1859 — 13 espèces

Le genre *Rhodnius* contient 13 espèces morphologiquement peu différenciées, généralement rencontrées dans la couronne des palmiers. Une quatorzième espèce découverte par l'électrophorèse des isoenzymes (CHAVEZ *et al.* 1999) et la morphométrie (DUJARDIN *et al.* 1999a) est en cours de description. Ce genre est répandu dans toute l'Amérique du Sud, mais deux espèces au moins sont rencontrées également en Amérique centrale (*R. prolixus* STAL 1859, et *R. pallescens* BARBER 1932).

##### 3.3.4.1.1. Espèces de *Rhodnius* vecteurs de la maladie de Chagas

Trois espèces peuvent développer des colonies domestiques abondantes et constituent des vecteurs importants de *T. cruzi*: *R. prolixus* STAL 1859 au Venezuela, en Colombie et en Amérique centrale, *R. ecuadoriensis* LENT & LEON 1958 en Equateur (et au nord du Pérou), et *R. pallescens* BARBER 1932 au Panama.

— *R. prolixus* est considérée comme le deuxième vecteur le plus important de la maladie de Chagas après *Triatoma infestans*, et serait peut-être exclusivement domestique, du moins en Amérique centrale (DUJARDIN *et al.* 1998b) et en

Colombie (CHAVEZ *et al.* 1999). Le statut de *R. prolixus* «sylvestre» au Venezuela reste à démontrer. Dans certains pays où cette espèce avait été signalée, tels le Costa Rica, la Guyane française, le Guyana, le Surinam, et le Mexique (Chiapas, Oaxaca), l'espèce semble devenue introuvable aujourd'hui, ou très rare.

- *R. ecuadoriensis* est considérée comme l'un des vecteurs principaux (avec *Triatoma dimidiata*) de la maladie de Chagas en Equateur. Cette espèce est rencontrée dans les palmiers au sud de la Colombie et en Equateur, mais serait bien adaptée à l'habitat humain dans le sud de l'Equateur et le nord du Pérou. Elle se distingue des autres membres du genre *Rhodnius* par sa taille très petite, mais on signale pour ce caractère une variabilité géographique importante, en particulier entre écotopes sylvestres et domestiques (Romaña, comm. pers.)
- *R. pallescens* serait le vecteur principal au Panama. Son adaptation à l'habitat domestique est également mentionnée dans le nord de la Colombie, à la frontière avec le Panama. Cette adaptation n'a pas été confirmée ensuite, et pourrait représenter une domiciliation avortée, sans passage à une domestication vraie. Dans le restant du territoire colombien, *R. pallescens* est une espèce sylvestre trouvée dans les palmiers.

#### 3.3.4.1.2. Espèces de *Rhodnius* en voie d'adaptation à l'habitat humain, mais dont le rôle vecteur n'est pas bien établi

- *R. nasutus* STAL 1859 et *R. neglectus* LENT 1954 sont deux espèces exclusivement brésiliennes, et très proches l'une de l'autre. La première est rencontrée dans les nids d'oiseaux et les palmiers des régions arides du Ceara et de Piaui (RGN); la seconde est plus largement distribuée (Bahia, DF, Goias, Mato Grosso, Minas Gerais, Paraná, São Paulo) et, plus souvent que la première, signalée aussi dans l'habitat péri-domestique de certaines régions.
- *R. stali* LENT, JURBERG & GALVAO 1993 est une espèce rencontrée au Brésil (Mato Grosso) et en Bolivie, décrite à partir du réexamen des collections de musée de *R. pictipes* STAL 1872 (voir plus bas, espèces sylvestres de *Rhodnius*). En Bolivie, *R. stali*, infectée par *T. cruzi*, est systématiquement trouvée dans les maisons (Yungas, Alto Beni), où la présence de larves souligne son degré d'adaptation à l'habitat domestique (Matias *et al.*, données non publiées).

#### 3.3.4.1.3. Espèces de *Rhodnius* complètement sylvestres

- *R. pictipes* STAL 1872 est l'espèce la plus répandue. On la trouve dans les régions forestières de Bolivie, du Brésil, de la Colombie, du Venezuela, du Pérou, de l'Equateur, de la Guyane française, du Surinam et de Trinidad. Associée aux palmiers, elle est attirée par la lumière dans les maisons. Aussi trouvée dans des nids d'oiseaux ou de petits mammifères. Infectée par *T. cruzi* dans la nature.

- *R. robustus* LARROUSSE 1927, bien que décrite en Guyane française, n'est plus mentionnée dans ce pays ensuite (CHIPPAUX 1985) mais elle est fréquemment signalée au Venezuela et en Colombie. Elle a été mentionnée aussi au Brésil, en Bolivie, au Pérou et en Equateur. Tout porte à croire que certains rapports résultent d'une identification erronée, car morphologiquement l'espèce est presque identique à *R. prolixus*. Ce taxon est mis en doute par certains experts, mais son apparentement à *R. prolixus* n'est pas incompatible avec un isolement écologique vrai (*R. robustus* dans les palmiers, *R. prolixus* dans les maisons). *R. robustus* est signalée par exemple dans des régions du Venezuela où les maisons sont indemnes d'infestation malgré la proximité des palmiers infestés (Feliciangeli, comm. pers.)
- Au Brésil, en Colombie et au Venezuela, *R. brethesi* MATTÀ 1919 est associée à une espèce de palmier, *Leopoldina piassaba*, dont l'écorce est utilisée par certains habitants. *R. brethesi* est une espèce sylvestre mais agressive, adepte du vol et capable d'attaquer l'homme en plein jour (COURA *et al.* 1994).
- Malgré son nom, *R. domesticus* NEIVA & PINTO 1923 est exclusivement sylvestre, de taille plutôt petite, associée à des Broméliacées. Elle peut être rencontrée infectée par *T. cruzi*.
- *R. neivai* LENT 1953 est une espèce sylvestre très peu connue (Venezuela, Colombie) qui se distingue de tous les autres *Rhodnius* par une coloration générale noire.
- *R. dalessandroi* CARCAVALLO & BARRETO 1976 (Colombie) et *R. paraensis* SHERLOCK, GUITTON & MILES 1977 (Brésil) sont des espèces rares, qui n'ont plus été récoltées depuis leur description. *R. dalessandroi* est très proche morphologiquement de *R. brethesi*, et fut considérée de validité douteuse par LENT & WYGODZINSKY (1979). Son identité a été défendue par MARTINEZ (1984).
- Une nouvelle espèce collectée dans les palmiers de la région de Tolima (Colombie) vient d'être détectée par l'électrophorèse des isoenzymes (CHAVEZ *et al.* 1999) et la morphométrie (DUJARDIN *et al.* 1999a): elle est morphologiquement proche de *R. pallescens*, et génétiquement proche de *R. ecuadoriensis*.

#### 3.3.4.2. *Psammolestes* BERGROTH 1911 — 3 espèces

Trois espèces de taille modeste (entre 12 et 15 mm) constituent ce genre. La tête est courte et aplatie, tout au contraire de la tête allongée et cylindrique des espèces du genre *Rhodnius*, mais un caractère les rassemble: la présence de tubérosités juste à l'arrière des yeux. Ce genre présente quelques caractères exceptionnels dans la sous-famille des Triatominae, du point de vue morphologique, telle la forme des fémurs, latéralement aplatis, ou physiologique, telle la pose d'œufs en groupes ou la spécificité d'hôte. Le genre *Psammolestes* est en effet exclusivement associé aux nids des Furnerariidae et Psittacidae. On le rencontre au Venezuela (*Ps. arthuri* Pinto), en Bolivie, en Argentine, au Paraguay (*Ps. coreodes* Bergroth) et au Brésil (*Ps. tertius* Lent & Jurberg). Les espèces de

*Psammolestes* sont sans danger pour l'homme. Récemment, une quatrième espèce, de validité douteuse, a été décrite au Venezuela, *Ps. salazari* ALDANA *et al.* 1996, et mise en synonymie avec *Ps. arthuri* (LENT 1997).

### 3.3.5. Tribu Triatomini JEANNEL 1919 — 97 espèces

Alors que les quatre premières tribus semblent constituer des groupes simples, qui pourraient être monophylétiques, les Triatomini forment un groupe complexe, abondant et dispersé. On compte 8 genres :

- *Dipetalogaster* USINGER 1939 (1 espèce);
- *Eratyrus* STAL 1859 (2 espèces);
- *Hermanlenia* JURBERG & GALVAO 1997 (1 espèce);
- *Linshcosteus* DISTANT 1904 (5 espèces asiatiques);
- *Mepraia* MAZZA *et al.* 1940 (2 espèces);
- *Panstrongylus* BERG 1879 (13 espèces);
- *Paratriatoma* BARBER 1938 (1 espèce);
- *Triatoma* LAPORTE 1832 (72 espèces). Ce dernier est le genre le plus important; il contient des vecteurs de la maladie de Chagas.

Un essai de classification des genres de cette tribu, basé sur la morphométrie de la tête, est proposé plus loin.

#### 3.3.5.1. *Dipetalogaster* USINGER 1939 — 1 espèce

La seule espèce de ce genre, *D. maxima* (UHLER 1894), est fameuse par sa taille qui peut atteindre plus de quatre centimètres chez l'adulte. C'est la plus grande espèce de Triatominae. Au contraire, de la plupart des autres Triatominae, elle est capable de piquer en plein jour. Elle est rencontrée au Mexique et en Californie. Infectée par *T. cruzi*, elle occuperait le milieu domestique dans certaines régions du Mexique.

#### 3.3.5.2. *Eratyrus* STAL 1859 — 2 espèces

Les deux espèces de ce genre, *E. cuspidatus* STAL 1859 et *E. mucronatus* STAL 1859, ne se recouvrent pas géographiquement. La première est rencontrée en Amérique centrale et Amérique du Sud à l'ouest des Andes, la seconde en Amérique du Sud à l'est des Andes. Toutes deux ont été rencontrées infectées par *T. cruzi* dans la nature, mais sont généralement des espèces sylvestres. Elles sont attirées dans les habitations par la lumière. *E. mucronatus* a été collectée en milieu péri-domestique en Bolivie, où la présence de larves donne à penser qu'il s'agit d'une espèce capable de développer des colonies intradomiciliaires (NOIREAU *et al.* 1994).

#### 3.3.5.3. *Hermanlenia* JURBERG & GALVAO 1997 — 1 espèce

Précédemment classée dans le genre *Triatoma*, cette espèce particulière du Pérou a été récemment élevée au niveau d'un genre nouveau, monospécifique.

3.3.5.4. *Linshcosteus* DISTANT 1904 — 5 espèces

Les cinq espèces de ce genre vivent aux Indes où la maladie de Chagas n'existe pas. Elles sont sylvestres, parfois rencontrées sous les pierres. Elles sont dépourvues de sillon stridulatoire et présentent un rostre très court. De par leurs exceptions morphologiques, leurs particularités morphométriques (figs 5 et 6) et leur origine asiatique probable (voir 3.3.9.), elles pourraient constituer une tribu séparée des Triatomini.

3.3.5.5. *Mepraia* MAZZA *et al.* 1940 — 2 espèces

Le genre *Mepraia* a été revalidé par LENT *et al.* (1994) sur la base des caractéristiques du genitalia mâle. Il comprenait alors une seule espèce: *M. spinolai* (PORTER 1934). Cependant, LENT *et al.* 1994 n'ont pas considéré *T. breyeri*, ni *T. eratyrsiformis*, placés auparavant avec *T. spinolai* PORTER 1934 dans le «complexe spinolai» par LENT & WYGODZINSKY (1979). Il nous semble que *T. breyeri* et *T. eratyrsiformis* requièrent un réexamen avant de revalider pleinement le genre *Mepraia* (*cf.* aussi figs 5 et 6). Le genre *Mepraia* se caractérise en outre par des femelles toujours aptères (les mâles peuvent être ailés ou non). Une deuxième espèce vient d'être décrite dans ce genre sur la base de différences chromosomiques, morphologiques et d'isolement reproductif en laboratoire: *M. gajardoi* FRIAS *et al.* 1998.

3.3.5.6. *Panstrongylus* BERG 1879 — 13 espèces

*Panstrongylus* constitue, avec *Triatoma* (de la même tribu) et *Rhodnius* (tribu Rhodniini), l'un des genres épidémiologiquement les plus importants. Il comprend 13 espèces, dont l'une a été un vecteur important: *P. megistus* (BURMEISTER 1835), tandis que trois autres ont colonisé l'habitat de l'homme au moins dans certaines régions: *P. chinai* (DEL PONTE 1929), *P. herreri* WYGODZINSKY 1948 et *P. rufotuberculatus* (CHAMPION 1899).

- *P. megistus* (BURMEISTER 1835) est une espèce d'importance historique et épidémiologique. C'est en effet le premier vecteur décrit de la maladie de Chagas, par Chagas lui-même, dans la région centrale du Brésil. L'espèce semble avoir été déplacée de l'habitat domestique par l'arrivée ultérieure au Brésil de *T. infestans*. Elle est signalée au Brésil, en Argentine, au Paraguay et en Uruguay. Sa présence en Bolivie est probable (La Fuente, comm. pers.; Noireau, comm. pers.). Aujourd'hui, elle est encore rencontrée en milieu domestique à Bahia (Brésil).
- *P. chinai* (DEL PONTE 1929) est limitée au Pérou et à l'Equateur. Elle serait domestique dans certaines régions, et infectée par *T. cruzi*.
- *P. herreri* WYGODZINSKY 1948 est une espèce péruvienne, signalée en milieu domestique et infectée par *T. cruzi*.
- *P. rufotuberculatus* (CHAMPION 1899) est largement distribuée en Amérique du Sud, en Amérique centrale et au Mexique, souvent infectée par *T. cruzi*.

En Bolivie, cette espèce est domiciliée dans deux provinces du Département de La Paz (NOIREAU *et al.* 1994, DUJARDIN *et al.* 1998).

Parmi les espèces sylvestres occasionnellement signalées en milieu domestique, ou attirées par la lumière dans les maisons, citons:

- *P. geniculatus* (LATREILLE 1811), qui est également très répandue géographiquement (Amérique du Sud et centrale);
- *P. lutzi* (NEIVA & PINTO 1923), qui est limitée au Brésil;
- *P. howardi* (NEIVA 1911), une espèce rarement rencontrée en milieu domestique, limitée à l'Equateur;
- *P. guentheri* BERG 1879, rencontrée en Argentine, au Paraguay et dans le sud de la Bolivie;
- *P. humeralis* (USINGER 1939), située au Panama;
- *P. diasi* PINTO & LENT (1946) rencontrée au Brésil, signalée en Bolivie. Parfois attirée dans les maisons, son habitat naturel est complètement inconnu. Toutes ces espèces, sauf *P. lutzi* et *P. diasi*, ont été rencontrées infectées par *T. cruzi*.

Parmi les espèces qui semblent exclusivement sylvestres, mais sont infectées dans la nature par *T. cruzi*, signalons:

- *P. tupynambai* LENT 1942 vivant sous les pierres au Brésil et en Uruguay;
- *P. lignarius* (WALKER 1873), rencontrée au Brésil, en Guyane, au Surinam et au Venezuela.

Enfin, *P. lenti* GALVAO & PALMA 1968 est une espèce rare. Elle n'était connue que par un seul spécimen trouvé dans l'Etat de Goias (Brésil), rencontré dans les vêtements d'un voyageur en provenance de l'Etat voisin du Minas Gerais. Récemment, un spécimen mâle (allotype) a été capturé, attiré par la lumière (BARATA *et al.* 1997).

#### 3.3.5.7. *Paratriatoma* BARBER 1938 — 1 espèce

La seule espèce de ce genre, *P. hirsuta* BARBER 1938, vit en Amérique du Nord (Mexique et USA). Associée aux rats, elle fait partie des quelques espèces de Triatominae manifestant une préférence d'hôte.

#### 3.3.5.8. *Triatoma* LAPORTE 1832 — 72 espèces

C'est le genre le plus diversifié (72 espèces). Sans prétendre apporter une classification phylogénétique, LENT & WYGODZINSKY (1979) ont proposé une subdivision du genre en deux «groupes» principaux, le groupe Protracta et le groupe Rubrofasciata. Cette subdivision n'est basée cependant que sur un seul caractère de la larve du premier stade.

A son tour, le groupe Rubrofasciata, le plus abondant des deux (59 espèces), a été subdivisé en deux «sous-groupes», à nouveau sur la base d'un seul caractère, cette fois-ci un caractère de la larve du cinquième stade.

Malgré bien des incertitudes sur la validité biologique de cette classification, nous la suivrons ici, mais elle est légèrement modifiée par rapport à celle présentée par LENT & WYGODZINSKY (1979). Nous proposons 9 «complexes» et 6 «sous-complexes», qui correspondent en général à des régions géographiques distinctes (voir tableau 2). Nous proposons aussi une analyse morphométrique préliminaire des relations entre certains groupes du genre *Triatoma* (tableau 3): quelques mesures de la tête adulte reproduisent les subdivisions; quelques divergences de classification surgissent (fig. 4).

#### 3.3.5.8.1. Groupe Protracta (2 complexes, de 7 à 10 espèces)

##### 3.3.5.8.1.1. Complexe protracta, 7 espèces (groupe Protracta)

Situé au sud-ouest des Etats-Unis, au Mexique et en Amérique centrale, ce complexe comprend sept espèces au corps fusiforme et aux pattes courtes: *T. protracta*, *T. barberi*, *T. incassata* (Mexique et Etats-Unis), *T. neotomae*, *T. nitida*, *T. peninsularis* et *T. sinaloensis*. *T. barberi* joue un rôle vecteur au Mexique, dans la province d'Oaxaca. Ses foyers sylvestres sont à ce jour inconnus. *T. sinaloensis* RYCKMAN (1962) est très proche de *T. peninsularis* USINGER (1940), mais leur croisement produit des œufs stériles.

##### 3.3.5.8.1.2. Complexe lecticularia, 3 espèces (groupe Protracta)

Morphologiquement proche du complexe *protracta*, le complexe *lecticularia* est situé en Amérique du Nord (Mexico et USA). *T. indictiva* NEIVA (1912) serait exclusivement sylvestre, tandis que *T. lecticularia* (STAL 1859) et *T. sanguisuga* (LECONTE 1855) sont occasionnellement rencontrées en milieu péri-domestique ou domestique. Seule *T. sanguisuga* a été signalée infectée par *T. cruzi* (BEARD *et al.* 1988).

#### 3.3.5.8.2. Groupe Rubrofasciata (2 sous-groupes, 7 complexes, 6 sous-complexes, 59 espèces)

Le groupe Rubrofasciata est divisé en deux sous-groupes: le sous-groupe Infestans, le plus abondant (34 espèces), et le sous-groupe Rubrofasciata (24 espèces). Le premier est subdivisé en trois complexes (dont le complexe *infestans*), le second en quatre complexes (dont le complexe *rubrofasciata*).

##### 3.3.5.8.2.1. Sous-groupe Infestans (3 complexes, 6 sous-complexes, 34 espèces)

###### a) Complexe infestans, 21 espèces (sous-groupe Infestans, groupe Rubrofasciata)

Il s'agit du complexe le plus abondant, distribué dans la plus grande partie de l'Amérique latine au sud et au nord de l'Amazonie. On décrit 6 sous-complexes;

nous les commenterons par ordre d'importance épidémiologique: *infestans*, *brasiliensis*, *maculata*, *sordida*, *rubrovaria* et *guazu*.

- Sous-complexe *infestans* (*infestans*, *platensis*, *delpontei*, *melanosoma*) (complexe *infestans*, sous-groupe *Infestans*, groupe *Rubrofasciata*). En Amérique du Sud, dans les sept pays les plus au sud de ce continent qui constituent le «Cône Sud», se rencontre le sous-complexe *infestans*, qui comprend le vecteur le plus important de la maladie de Chagas: *T. infestans* (KLUG 1834). L'espèce est exclusivement domestique dans tous ces pays, à l'exception d'un foyer décrit dans les vallées centrales de Bolivie, près de la ville de Cochabamba (DUJARDIN *et al.* 1987). Une autre espèce assez répandue (Argentine, Bolivie, Paraguay et Uruguay) occupe presque exclusivement le nid des Furneriidae et des Psittacidae: *T. platensis* NEIVA 1913. Cette espèce n'a pas d'importance médicale, mais malgré son apparente spécificité d'hôte, elle peut fréquenter les poulaillers, où elle se croise alors avec *T. infestans* (PEREIRA *et al.* 1996). En Argentine, au Paraguay et en Uruguay on trouve aussi une espèce associée aux oiseaux: *T. delpontei* ROMANA & ABALOS 1947. Elle est capable de se croiser en laboratoire avec *T. platensis* (USINGER *et al.* 1966, PEREIRA *et al.* 1996), mais présente une préférence marquée pour son hôte naturel (*Myiopsitta monacha*). Située exclusivement en Argentine, *T. melanosoma* MARTINEZ *et al.* 1987 ressemble à *T. infestans*, dont elle ne diffère que par une coloration noire de la totalité de l'exosquelette. Elle est fertile avec *T. infestans*. Des croisements, il résulte que le caractère mélanique serait un caractère génétique récessif (Flores *et al.*, en préparation). Ce caractère chromatique est rencontré aussi, quoique de façon moins complète, dans des spécimens sylvestres vivant dans des trous d'arbre (Chaco, Bolivie) (NOIREAU *et al.* 1997).
- Sous-complexe *brasiliensis* (*brasiliensis*, *petrochii*, *melanocephala*) (complexe *infestans*, sous-groupe *Infestans*, groupe *Rubrofasciata*). *T. brasiliensis* NEIVA 1911 est un vecteur important de la maladie de Chagas dans le nord-est brésilien. Il présente une variation morphologique et chromatique importante, qui a conduit à décrire des sous-espèces, comme *T. b. brasiliensis* NEIVA (1911), *T. b. melanica* NEIVA & LENT (1941) et *T. b. macromelasoma* GALVAO (1956). Ces taxons ont été synonymisés par LENT & WYGODZINSKY (1979). Leur allopatrie et de récentes études basées sur l'électrophorèse des isoenzymes (COSTA *et al.* 1997) pourraient remettre en question cette décision. Les autres espèces de ce sous-complexe sont également brésiliennes, mais exclusivement sylvestres: *T. melanocephala* NEIVA & PINTO 1923, *T. arthurneivai* LENT & MARTINS 1940 et *T. petrochii* PINTO & BARRETO 1925. Récemment, *T. petrochii* et *T. brasiliensis*, qui sont proches morphologiquement, ont été confirmées sur la base de l'électrophorèse des isoenzymes (MONTEIRO *et al.* 1998).

- Sous-complexe *maculata* (*maculata*, *pseudomaculata*) (complexe infestans, sous-groupe Infestans, groupe Rubrofasciata). Dans les pays d'Amérique du Sud situés au nord de la forêt amazonienne, on trouve une espèce en voie d'adaptation à l'habitat humain: *T. maculata* (ERICHSON 1848). *T. pseudomaculata* CORREA & ESPINOLA (1964) est une espèce brésilienne fort proche morphologiquement de *T. maculata*.
- Sous-complexe *sordida* (*sordida*, *guasayana*, *patagonica*, *garciabesi*) (complexe infestans, sous-groupe Infestans, groupe Rubrofasciata). Après *T. infestans*, l'espèce la plus répandue en Amérique du Sud est sans doute *T. sordida* (STAL 1859), qui couvre l'Argentine, la Bolivie, le Brésil, le Paraguay et l'Uruguay. Elle occupe principalement des foyers sylvestres, mais elle colonise le milieu péri-domestique au Brésil ou en Argentine, et l'habitat de l'homme dans certaines régions du sud bolivien. Malgré son adaptation progressive à l'habitat humain, elle ne semble pas constituer pour le moment un vecteur efficace de la maladie de Chagas (NOIREAU *et al.* 1997b). Elle constituerait un complexe d'espèces cryptiques (PANZERA *et al.* 1997, NOIREAU *et al.* 1998). En Argentine, au Paraguay et en Bolivie, on trouve en milieu sylvestre et péri-domestique, *T. guasayana* WYGODZINSKY & ABALOS 1949, souvent associée à *T. sordida*. *T. patagonica* DEL PONTE 1929 est une espèce sylvestre proche morphologiquement de *T. guasayana* et de *T. sordida*; elle se rencontre exclusivement en Argentine. *T. garciabesi* CARCAVALLO *et al.* 1997, également une espèce argentine, a été longtemps confondue avec *T. sordida*.
- Sous-complexe *rubrovaria* (*rubrovaria*, *costalimai*, *carcavalloii*, *arthurneivai*) (complexe infestans, sous-groupe Infestans, groupe Rubrofasciata). *T. rubrovaria* (BLANCHARD & BRULLE 1843) (= *bruchi* MAZZA & JORG 1944) vit ordinairement sous les pierres, mais peut occuper le milieu péri-domestique, voire domestique en certains endroits (PEREIRA *et al.* 1996). *T. costalimai* VERANO & GALVAO 1958, malgré sa ressemblance morphologique avec *T. rubrovaria*, semble génétiquement très différente (GARCIA & POWELL 1998). *T. arthurneivai* LENT & MARTINS 1940 est une espèce sylvestre brésilienne.
- Sous-complexe *guazu* (*guazu*, *jurbergi*, *matogrossensis*, *oliveirai*) (complexe infestans, sous-groupe Infestans, groupe Rubrofasciata). En Argentine, au Brésil et en Uruguay, on trouve *T. guazu* LENT & WYGODZINSKY (1979) collectée en milieu domestique. Exclusivement au Brésil, on trouve *T. jurbergi* qui a été décrite à partir de collections domiciliaires (CARCAVALLO *et al.* 1998), et apparaît morphologiquement proche de *T. guazu* de la même région. Toujours au Brésil, on trouve *T. matogrossensis* LEITE & BARBOSA 1953, et *T. oliveirai* (NEIVA, PINTO & LENT 1939), deux espèces sylvestres.

b) Complexe *circummaculata*, 2 espèces (sous-groupe Infestans, groupe Rubrofasciata)

Ce complexe est caractérisé morphologiquement par un troisième segment du rostre particulièrement long, relativement au deuxième segment, et de forme

terminale aplatie plutôt que cylindrique. Cette caractéristique morphologique ne serait observée que chez l'adulte (LENT & WYGODZINSKY 1979). *T. circummaculata* (STAL 1859), rencontrée en Argentine, au Brésil et en Uruguay, et *T. limai* DEL PONTE 1929, limitée à l'Argentine, vivent sous les pierres. *T. circummaculata* a été rencontrée infectée par *T. cruzi*.

c) Complexe *dispar*, de 3 à 4 espèces (sous-groupe Infestans, groupe Rubrofasciata)

Ce complexe est étendu du Pérou (Amérique du Sud) au Costa Rica (Amérique centrale): il serait un vicariant du complexe infestans. *T. dispar* LENT 1950 est l'espèce la plus répandue, absente cependant du Pérou. *T. carrioni* Larrousse 1926 est rencontrée au Pérou et en Equateur, tandis que *T. venosa* (STAL 1872) est trouvée uniquement en Colombie entre 1 600 et 2 200 mètres d'altitude. L'infection naturelle par *T. cruzi* a été signalée pour *T. dispar* et *T. carrioni*. *T. nigromaculata* (STAL 1872), espèce vénézuélienne, ferait partie de ce complexe.

3.3.5.8.2.2. Sous-groupe Rubrofasciata (4 complexes, 27 espèces)

a) Complexe rubrofasciata, 8 espèces (sous-groupe Rubrofasciata, groupe Rubrofasciata)

Ce complexe est caractérisé morphologiquement par la microsculpture particulière, labyrinthique, de la partie ventrale de l'abdomen adulte. Il est constitué de ces quelques espèces dont la distribution géographique sort des limites du Nouveau Monde. Il comprend *T. rubrofasciata*, dans le nord-est du Brésil et dans les régions portuaires du monde pantropical, ainsi que sept espèces exclusivement asiatiques: *T. amicitae*, *T. bouvieri*, *T. cavernicola*, *T. leopoldi*, *T. migrans*, *T. pugasi* et *T. sinica*. Toutes ces espèces présentent des parentés morphologiques importantes. *T. rubrofasciata* se distingue par son association exclusive aux maisons, de sorte qu'elle est classée parmi les espèces dites «domestiques», mais elle se nourrit sur les rongeurs plutôt que sur l'homme. Ses foyers sylvestres sont inconnus.

b) Complexe *phyllosoma*, 12 espèces (sous-groupe Rubrofasciata, groupe Rubrofasciata)

Les membres appartenant classiquement à ce complexe (*T. phyllosoma*, *T. bassolsae*, *T. brailovskyi*, *T. dimidiata*, *T. hegneri*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. mexicana*, *T. pallidipennis* et *T. picturata*) sont rencontrés à l'ouest du Mexique. Ils ont un abdomen particulièrement large et présentent de nombreuses similarités entre eux. Certains sont interfertiles en laboratoire. Selon LENT & WYGODZINSKY (1979), il s'agit d'un groupe monophylétique. Selon d'autres auteurs, il s'agirait d'autant de sous-espèces de *T. phyllosoma* (Mazzotti & Ozorio 1942). On ajoute à ce complexe une espèce sylvestre rencontrée exclusivement au Mexique: *T. bolivari* CARCAVALLO, MARTINEZ & PELAEZ 1987, ainsi qu'une autre espèce sylvestre rencontrée, rarement, au Guatemala et au Honduras: *T. ryckmani* ZELEDON & PONCE 1972.

c) Complexe *spinolai*, 4 espèces (sous-groupe Rubrofasciata, groupe Rubrofasciata)

Il comprend classiquement trois espèces sylvestres des régions arides et semi-arides du sud de l'Amérique du Sud, susceptibles d'occuper le milieu péri-domestique: deux espèces en Argentine, *T. breyeri* DEL PONTE 1929 et *T. eratyruiformis* DEL PONTE 1929 et une au Chili, *T. spinolai*. PORTER 1934. Cette dernière est la seule espèce de Triatominae dont les mâles peuvent être aptères (en réalité microptères). Certaines particularités morphologiques, tels un dimorphisme sexuel de la structure connexivale, l'absence de plaque basale des genitalia mâles, etc., ont conduit certains taxinomistes à élever cette espèce au rang d'un nouveau genre, en fait un genre revalidé: *Mepraia* MAZZA *et al.* 1940. Cette classification, qui n'emporte pas encore l'adhésion de tous les spécialistes, devrait être complétée par l'examen des deux autres espèces associées: *T. breyeri* et *T. eratyruiformis*. Depuis la revalidation du genre *Mepraia*, une seconde espèce a été décrite, également chilienne: *M. gajardoi* FRIAS *et al.* 1998.

d) Complexe *flavida*, 3 espèces (sous-groupe Rubrofasciata, groupe Rubrofasciata)

Ce complexe est situé dans les îles Caraïbes. Il présente un important polymorphisme morphologique mais se distingue des autres complexes par deux projections situées sur le scutellum. Deux espèces sont rencontrées à Cuba, *T. bruneri* (USINGER 1944) et *T. flavida* NEIVA 1911, cette dernière signalée en milieu domestique. Une troisième espèce, exclusivement sylvestre, est située en Jamaïque: *T. obscura* (MALDONADO & FARR 1962).

### 3.3.5.8.3. Espèces non classées (genre *Triatoma*, 10 espèces)

Six espèces semblent appartenir au sous-groupe Infestans, mais sont difficilement attribuables à l'un des complexes ou sous-complexes dans ce sous-groupe. Ce sont des espèces limitées au territoire brésilien. *T. lenti* SHERLOCK & SERAFIM (1967) et *T. vitticeps* (STAL 1859) sont sylvestres, mais affichent une tendance à s'adapter au milieu péri-domestique, voire domestique. Les quatre autres espèces sont exclusivement sylvestres: *T. deanei* GALVAO, SOUZA & LIMA 1967, *T. tibiamaculata* (PINTO 1926), *T. williami* GALVAO, SOUZA & LIMA (1965) et *T. wygodzinskyi* LENT (1951). *T. williami* a été récemment capturée en Bolivie aussi, près du Brésil.

*T. gomeznunezi* MARTINEZ, CARCAVALLO & JURBERG (1994) est une espèce mexicaine connue seulement par son holotype.

En outre, trois espèces du Mexique et des Etats-Unis ne correspondent à aucun schéma de classification satisfaisant: *T. gerstaeckeri* (STAL 1859), *T. recurva* (STAL 1868), classées par LENT & WYGODZINSKY (1979) dans un complexe *recurva*, et *T. rubida* (UHLER 1894).

3.3.6. Analyse morphométrique du genre *Triatoma* Laporte, 1832

3.3.6.1. Echantillons utilisés

**Tableau 3**

Genre *Triatoma*. Espèces et taille des échantillons (entre parenthèses, N)

Groupe	Sous-groupes	Complexes	Sous-complexes	Espèces	N
Protracta (18)					
		protracta (5)		<i>T. barberi</i>	5
		lecticularia (13)		<i>T. sanguisuga</i>	13
Rubrofasciata (237)					
	Infestans (133)	dispar (11)		<i>T. carrioni</i>	1
				<i>T. dispar</i>	2
				<i>T. venosa</i>	8
		infestans (122)	brasiliensis (53)	<i>T. brasiliensis</i>	53
			infestans (36)	<i>T. infestans</i>	36
			rubrovaria (33)	<i>T. rubrovaria</i>	29
				<i>T. costalimai</i>	4
	Rubrofasciata(104)	flavida (20)		<i>T. flavida</i>	20
		phyllosoma (36)		<i>T. dimidiata</i>	36
		rubrofasciata (48)		<i>T. migrans</i>	18
				<i>T. rubrofasciata</i>	30

3.3.6.2. Analyse discriminante du genre *Triatoma* sur les mesures OE, AO, AT et R2 transformées en logarithme

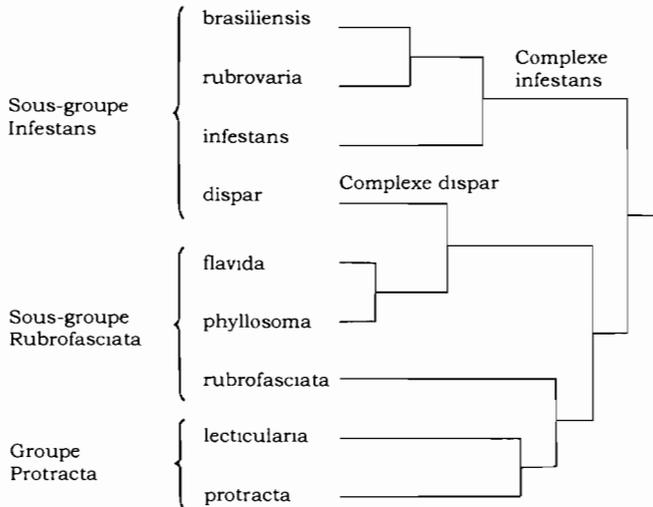


Fig. 4. — Genre *Triatoma*. Analyse discriminante sur les mesures OE, AO, AT et R2 transformées en logarithmes; arbre UPGMA sur les distances de Mahalanobis.

### 3.3.6.3. Commentaires sur l'étude morphométrique du genre *Triatoma*

L'analyse morphométrique porte sur un total de 7 complexes dans un genre qui en compte 9. Les deux groupes, Protracta et Rubrofasciata, et les deux sous-groupes, Infestans et Rubrofasciata, sont inclus (tableau 3). Seulement quatre mesures de la tête ont été examinées sur un total de 255 spécimens: l'espace externe entre les yeux (OE), l'espace anté-oculaire (AO), la longueur du tubercule antennifère (AT) et le deuxième segment du rostre (R2) (fig. 1).

Le classement obtenu sur la base des distances de Mahalanobis (fig. 4) subdivise le genre *Triatoma* en trois groupes: le premier comprend seulement le complexe infestans (sous-groupe Infestans), représenté ici par 3 sous-complexes (infestans, brasiliensis et rubrovaria), le second mélange les deux sous-groupes du groupe Rubrofasciata, à savoir les sous-groupes Infestans (dispar) et Rubrofasciata (flavida et phyllosoma), le troisième enfin mélange les deux grands groupes du genre *Triatoma*: Protracta (complexes lecticularia et protracta) et Rubrofasciata (complexe rubrofasciata).

Donc, le groupe Protracta est reconnu, composé ici de *T. barberi* et de *T. sanguisuga* (soit deux complexes différents), mais il est associé au complexe rubrofasciata (*T. rubrofasciata* et *T. migrans*) appartenant à l'autre groupe du genre *Triatoma*, suggérant peut-être une parenté entre les espèces asiatiques et les espèces d'Amérique du Nord. Cette proximité était déjà suggérée par une analyse chromosomique relevant l'absence de différences entre *T. barberi* et *T. rubrofasciata* (Panzera *et al.*, données non publiées).

Dans le groupe Rubrofasciata, l'ordonnement des deux sous-groupes (Infestans et Rubrofasciata) n'est pas non plus respecté: l'un des complexes du sous-groupe Infestans, le complexe dispar, s'associe avec le sous-groupe Rubrofasciata (les complexes phyllosoma et flavida). Une analyse plus détaillée (non présentée ici) montre que cette association se doit surtout à *T. dispar* qui diffère beaucoup du couple *T. carrioni* et *T. venosa*. Il est intéressant de constater en outre la proximité entre *T. flavida*, espèce cubaine, et *T. dimidiata*, espèce continentale de large distribution géographique, suggérant une première hypothèse sur l'origine des espèces insulaires des Caraïbes.

Les trois sous-complexes brasiliensis, rubrovaria et infestans sont confirmés dans leur appartenance à un seul complexe.

Cette analyse préliminaire montre tout l'intérêt que prendront les études phylogénétiques futures basées sur la biologie moléculaire pour comprendre l'histoire évolutive des membres du genre *Triatoma*.

3.3.7. Analyse morphométrique de la tribu Triatomini

3.3.7.1. Echantillons utilisés

**Tableau 4**

Tribu Triatomini. Espèces et taille des échantillons (N).

Genres	N	Espèces	N
<i>Triatoma</i>	255	Voir tableau 3	
<i>Dipetalogaster</i>	14	<i>maxima</i>	14
<i>Linshcosteus</i>	16	<i>kali</i>	1
		<i>carnifex</i>	1
		<i>chota</i>	1
		<i>confumus</i>	5
		<i>costalis</i>	8
<i>Mepraia</i>	11	<i>eratyrisiformis</i>	7
		<i>spinolai</i>	4
<i>Panstrongylus</i>	74	<i>geniculatus</i>	16
		<i>megistus</i>	9
		<i>rufotuberculatus</i>	49
<i>Paratriatoma</i>	10	<i>hirsuta</i>	10

3.3.7.2. Analyse de la tribu Triatomini sur les mesures OE, AO, AT, et R2 transformées en logarithmes

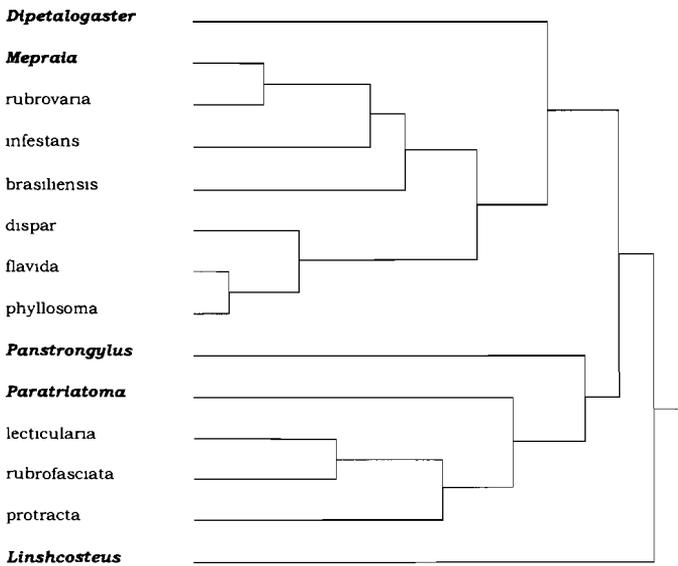


Fig. 5. — Tribu Triatomini. Analyse discriminante sur les mesures OE, AO, AT et R2 transformées en logarithmes; arbre UPGMA sur les distances de Mahalanobis.

### 3.3.7.3. Commentaires sur l'étude morphométrique de la tribu Triatomini

Les mesures utilisées ici sont les mêmes que celles qui nous ont permis d'étudier le genre *Triatoma*. La technique d'analyse est identique. Tous les genres sont présents à l'exception d'*Hermanlenticia* (fig. 5). Le genre *Triatoma* n'est pas groupé ici en une seule unité: il est représenté comme dans l'arbre du genre *Triatoma* (fig. 4): 7 complexes dont l'un représenté par trois sous-complexes (voir tableau 3).

*Linshcosteus* est le genre le plus externe. Son isolement concorde avec sa situation sur un autre continent, avec les exceptions morphologiques qu'il présente par rapport aux Triatominae en général, et pourrait suggérer un rang taxinomique plus élevé.

Le genre *Mepraia* ne se distingue pas du genre *Triatoma*. Ce dernier montre toujours les trois subdivisions déjà commentées sur l'arbre du genre *Triatoma* (3.3.6.3).

Conformément à sa situation géographique, le genre *Paratriatoma* est regroupé avec les membres mexicains et nord américains du genre *Triatoma* (groupe Protracta). Remarquons aussi que *P. hirsuta*, la seule espèce de ce genre, est inféodée aux rats tout comme de nombreux membres du groupe Protracta.

Les genres *Dipetalogaster* et *Panstrongylus* sont nettement séparés, relativement externes par rapport aux subdivisions principales du genre *Triatoma*.

### 3.3.8. Analyse morphométrique de la sous-famille Triatominae

#### 3.3.8.1. Echantillons utilisés

**Tableau 5**

Sous-famille Triatominae. Espèces et taille des échantillons (N).

Tribus	N	Genres	N	Espèces	N		
Alberproseniini	5	Alberprosenia	5	goyovargasi	1		
				malheiroi	4		
Bolboderini	6	Bolbodera	2	herrerii	1		
				laportei	1		
				Microtriatoma	4	trinidadensis	4
Cavernicolini	20	Cavernicola	20	lenti	12		
				pilosa	8		
Rhodniini	99	Psammolestes	54	coreodes	20		
				arthuri	16		
				tertius	18		
				Rhodnius	45	brethesi	12
				pallescens	12		
				prolixus	21		
Triatomini	380			Voir tableau 4	380		

3.3.8.2. Analyse discriminante sur les mesures OE, AO, PO, DE, AC, R1 et R2 transformées en logarithmes.

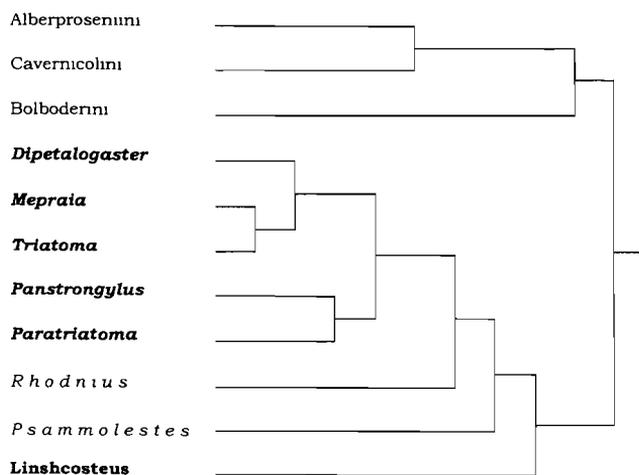


Fig. 6. — Sous-famille Triatominae. Analyse discriminante sur les mesures OE, AO, PO, DE, AC, R1 et R2 transformées en logarithmes; arbre UPGMA sur les distances de Mahalanobis.

3.3.8.3. Commentaires sur l'étude morphométrique de la sous-famille Triatominae

La technique d'analyse n'a pas changé, mais un plus grand nombre de mesures a été utilisé. On a utilisé l'espace externe entre les yeux (OE), l'espace anté-oculaire (AO), l'espace post-oculaire (PO), la dimension externe de l'oeil (DE), l'anticlypeus (AC), le premier (R1) et le deuxième segment du rostre (R2) (fig. 1).

Deux grandes subdivisions apparaissent (fig. 6), séparant d'un côté les espèces très petites de la sous-famille (tribus Alberproseniini, Bolboderini et Cavernicolini) des espèces plus grandes (Triatomini, Rhodniini). Il se peut donc que l'analyse soit trop influencée par les tailles. Cette subdivision apparaît cependant satisfaisante au vu des nombreuses particularités morphologiques qui singularisent les tribus Alberproseniini, Bolboderini et Cavernicolini.

La position externe de *Linshcosteus* est plus visible ici, puisqu'elle se présente comme une «autre tribu», séparée des Triatomini par les Rhodniini.

La tribu Rhodniini est composée des genres *Psammolestes* et *Rhodnius*. Les trois espèces de *Psammolestes* sont représentées ici. Pour le genre *Rhodnius*, nous avons choisi les espèces représentatives des trois groupes observés à l'électrophorèse des isoenzymes (CHAVEZ *et al.* 1999, DUJARDIN *et al.* 1999a). Malgré les arguments de plus en plus nombreux en faveur d'une monophylie de la tribu Rhodniini, les genres *Psammolestes* et *Rhodnius*, bien que proches sur l'arbre, ne constituent pas un groupe bien défini.

Observons à nouveau la proximité particulière du genre *Mepraia* avec le genre *Triatoma*.

Observons enfin que sur la base de la morphométrie de la tête, *Dipetalogaster* est plus proche du genre *Triatoma* que ne le sont *Panstrongylus* ou *Paratriatoma*, ces derniers curieusement regroupés ensemble malgré de grandes différences morphologiques.

### 3.3.9. L'origine géographique des Triatominae

Les arbres tracés par la variation métrique de quelques caractères de la tête peuvent nous aider à discuter de la question de l'origine géographique des Triatominae, elle-même liée à celle de leur caractère mono- ou polyphylétique. Sur les 129 espèces reconnues de Triatominae, 117 sont trouvées dans le Nouveau Monde, de la hauteur des Grands Lacs aux USA jusqu'en Patagonie (sud argentin).

Une seule espèce semble pantropicale, *Triatoma rubrofasciata*, invariablement associée aux rats en milieu domestique et signalée dans les régions portuaires. Sa distribution actuelle pourrait être expliquée par son association au rat, et celle du rat aux bateaux. Le transport maritime serait ainsi responsable de la dispersion passive de cette espèce depuis probablement le 17<sup>e</sup> siècle (SCHOFIELD 1988). Aux Indes, l'espèce peut être rencontrée loin des ports. La région asiatique a donc été désignée comme l'origine géographique possible de *T. rubrofasciata* (Ryckman & Archbold 1981). La région asiatique contient d'ailleurs d'autres espèces du genre *Triatoma*, et cinq espèces d'un genre endémique (*Linshcosteus*) confiné à un sous-continent indien. Mais *T. rubrofasciata* est également rencontrée à l'intérieur des terres au nord-est du Brésil, et une origine néotropicale est aussi défendable.

La distribution des Triatominae apparaît donc problématique. En effet, la grande majorité des espèces (> 90%) est néotropicale, et tandis qu'aucune espèce (excepté *T. rubrofasciata*) n'est rencontrée en Afrique, 12 espèces sont recensées en Asie. Comment expliquer cette distribution?

A l'évidence, l'origine géographique des Triatominae est le Nouveau Monde. Mais alors, les espèces d'Asie seraient-elles la conséquence d'une invasion à partir de représentants du Nouveau Monde, ou au contraire seraient-elles nées en Asie?

Si l'on admet que les Triatominae forment un groupe monophylétique (Ryckman 1944, LENT & WYGDZINSKY 1979), il faudrait choisir la première explication. Elle est cependant peu vraisemblable au regard des nombreuses différences morphologiques entre les *Linshcosteus* et le reste des Triatominae: absence de sillon stridulatoire, proboscis court, et corps très aplati. L'arbre de classification obtenu après une étude morphométrique simple souligne ces différences (fig. 6). Les *Linshcosteus* pourraient mieux s'expliquer comme un groupe endémique, dérivé d'un prédateur local.

SCHOFIELD (1988) propose donc de distinguer les deux genres dans cette discussion: les *Linshcosteus* seraient nés en Asie, tandis que les espèces de *Triatoma* proviendraient d'un ancêtre «débarqué» depuis le Nouveau Monde: *T. rubrofasciata*.

Mais la version d'une origine néotropicale des *Triatoma* asiatiques pose problème aussi, puisque *T. rubrofasciata* n'a probablement pas commencé ses migrations avant la période maritime du 17<sup>e</sup> siècle (SCHOFIELD 1988). Comment sept espèces ont-elles pu surgir en si peu de temps? Deux arguments peuvent tenter d'y répondre, l'un taxonomique, l'autre génétique:

- Argument taxonomique: les espèces asiatiques de *Triatoma* sont décrites sur la base de la morphologie d'un nombre en général réduit de spécimens, ce qui diminue la confiance que l'on peut attribuer à leur statut taxonomique, et toutes restent fort proches de *T. rubrofasciata*. *T. amicitae*, qui n'est connu que par un seul exemplaire du Sri Lanka, *T. pugasi*, une espèce rare de Java, *T. sinica* en Chine, *T. cavernicola* en Malaisie, *T. leopoldi* en Australie et en Indonésie, et *T. migrans*, l'espèce la plus répandue (Indes, Malaisie, Indonésie), sont classées par LENT & WYGODZINSKY (1979) dans le groupe *Rubrofasciata*. Une étude morphométrique confirme ce regroupement (GORLA *et al.* 1997).
- Argument génétique: il a été démontré sur la base de l'électrophorèse des isoenzymes que des espèces morphologiques, même bien différenciées comme *T. platensis* (arboricole) et *T. infestans* (saxicole), peuvent être génétiquement très proches (PEREIRA *et al.* 1996), proximité démontrée par ailleurs par l'examen des chromosomes (PANZERA *et al.* 1995) et par une parfaite interfertilité (USINGER *et al.* 1966). PEREIRA *et al.* (1996) concluent, comme USINGER *et al.* (1966) trente ans plus tôt, que la morphologie des *Triatominae* peut varier en réponse à des habitats différents avant même que des barrières génétiques ne s'installent. Cette plasticité morphologique pourrait expliquer l'existence de formes de *Triatoma* assez différentes pour qu'elles aient reçu des noms d'espèces distincts (DUJARDIN *et al.* 1999b), comme *T. infestans* et *T. melanosoma*. C'est peut-être le cas des espèces asiatiques de *Triatoma*.

Enfin, si *T. rubrofasciata* a ensemencé l'Asie en partant du Nouveau Monde, d'où est-elle partie? Sur la base de sa distribution géographique actuellement connue, on devrait désigner le Brésil comme origine. Mais au Brésil, *T. rubrofasciata* est une espèce domestique et ses foyers sylvestres restent inconnus. Bien sûr, c'est une espèce domestique particulière puisqu'elle s'alimente préférentiellement sur les rats, mais comme les autres espèces domestiques connues (*T. infestans*, *T. dimidiata*, *R. prolixus*), elle peut avoir une origine géographique sans rapport avec sa distribution actuelle (voir chapitre 5, paragraphe 5.4.3.). Ses origines véritables devraient être repensées au vu de ses parentés métriques (figs. 4 et 5) et chromosomiques (Panzera *et al.*, données non publiées) avec les espèces du groupe *Protracta* (Amérique du Nord).

3.4. LISTE ALPHABETIQUE DES TRIATOMINAE

Distribution et liste des Triatominae: synopsis.

- Tc – infection naturelle par *Trypanosoma cruzi* signalée
- S – populations sylvestres connues
- L – attraction par la lumière
- P – populations péridomestiques connues
- D – populations domestiques signalées

Tribu **ALBERPROSENIINI** MARTINEZ & CARCAVALLO 1977

Genre **ALBERPROSENIA** MARTINEZ & CARCAVALLO 1977

**A. goyovargasi** MARTINEZ & CARCAVALLO 1977

Type: Carcavallo collection, FIOCRUZ Rio de Janeiro  
Localité type: Municipalidad de Farias, Zulia, Venezuela  
Distribution: NE Venezuela  
Biologie: (S, forêt, trous d'arbre)

**A. malheiroi** SERRA, ATZINGEN & SERRA 1980

Type: Faculdade de Saúde Pública, São Paulo  
Localité type: Municipio de Jacundá (Rio Avancado da USP), Pará, Brésil  
Distribution: Brésil (Pará)  
Biologie: (S, forêt, palmiers, nids d'oiseaux)

Tribu **BOLBODERINI** USINGER 1944

Genre **BELMINUS** STAL 1859

Synonyme: *Marlianus* DISTANT 1902

**B. costaricensis** HERRER, LENT & WYGODZINSKY 1954

Type: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC  
Localité type: Esparta, Costa Rica (sur paresseux)  
Synonymes:

*Triatoma rugulosa* NEIVA 1913

*Belminus rugolusus* PICADO 1913

*Behminus rugulosus* USINGER 1944

Distribution: Costa Rica, Mexique (Veracruz)  
Biologie: (S, paresseux, nids d'abeilles, termitières)

**B. herreri** LENT & WYGODZINSKY 1979

Type: American Museum of Natural History, New York  
Localité type: Sasardí, Panama  
Distribution: Panama  
Biologie: (S, forêt tropicale, sous écorce d'arbre)

**B. laportei** LENT, JURBERG & CARCAVALLO 1995

Holotype M, allotype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Paratypes MF: Goeldi Museum, Belém, Brésil

Synonyme:

*B. herreri* (partie)

Localité type: Utinga, Belém, Pará, Brésil

Distribution: Brésil (Pará, Amazonas)

Biologie: (S, forêt tropicale, sous écorce d'arbre, palmiers)

**B. pittieri** OSUNA & AYALA 1993

Holotype F: Museo del Instituto de Zoología Agrícola (MIZA), Venezuela

Localité type: Rancho Grande, Aragua, Venezuela

Distribution: Venezuela

Biologie: (S)

**B. peruvianus** HERRER, LENT & WYGODZINSKY 1954

Type: Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentine

Paratype M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: upper Marañón Valley, Pérou

Distribution: Pérou

Biologie: (S, opossum, P, D (toits de chaume))

**B. rugulosus** STAL 1859. Colombie, Venezuela. (S)

Type: Zoologisches Museum, Berlin

Localité type: Colombie (détails non disponibles)

Synonymes:

*Conorhinus diminutus* WALKER 1873

*Marlianus diminutus* DISTANT 1902

(type: Natural History Museum, London)

Distribution: Colombie, Venezuela

Biologie: (S, forêt tropicale, paresseux)

Genre **BOLBODERA** VALDES 1910

**B. scabrosa** VALDES 1910

Type: Museo Gandlach, La Havane, Cuba

Localité type: Cuba (détails non disponibles)

Synonymes:

*Bolbadea leabrusa* VALDES 1910

*Callotriatoma cubana* USINGER 1939

(type: American Museum of Natural History, New York)

Distribution: Cuba

Biologie: (S, sous arbres morts, nids de rongeurs)

Genre **MICROTRIATOMA** PROSEN & MARTINEZ 1952

**M. borbai** LENT & WYGODZINSKY 1979

Holotype M, paratypes MM: FIOCRUZ, Rio de Janeiro  
Localité type: Curitiba, Paraná, Brésil  
Distribution: Brésil (Paraná)  
Biologie: (S. rongeurs, opossum, broéliacées) Tc

***M. trinidadensis*** (LENT 1951)

Holotype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro  
Localité type: Arina, Trinidad  
Synonymes:

*Bolbodera trinidadensis* LENT 1951

*Microtriatoma mansosotoi* PROSEN & MARTINEZ 1952

(type: Misión de Estudios de Patología Regional, Buenos Aires)

Distribution: Bolivie, Brésil (Mato Grosso, Pará, Amazonas), Colombie, Panama, Pérou, Surinam, Trinidad, Venezuela  
Biologie: (S, P, L)

(note: *M. pratai* SHERLOCK & GUITTON 1982, est un synonyme du rédève prédateur *Aradomorpha championi* LENT & WYGODZINSKY 1945)

Genre **PARABELMINUS** LENT 1943

***P. carioca*** LENT 1943

Holotype M, allotype F, paratypes MM: FIOCRUZ, Rio de Janeiro  
Localité type: Bairro de Santa Tereza, Rio de Janeiro, Brésil  
Distribution: Brésil (Rio de Janeiro)  
Biologie: (S, palmiers) Tc

***P. yurupucu*** LENT & WYGODZINSKY 1973

Holotype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro  
Localité type: Fazenda Velha, São Felipe, Bahia, Brésil  
Distribution: Brésil (Bahia)  
Biologie: (S, broméliacées)

Tribu **CAVERNICOLINI** USINGER 1944

Genre **CAVERNICOLA** BARBER 1937

***C. lenti*** BARRETT & ARIAS 1985

Holotype M, allotype F, paratype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro  
Localité type: Balbina dam (Rio Uatumá), Amazonas, Brésil  
Distribution: Brésil (Amazonas)  
Biologie: (S, forêt, trous d'arbres, chiroptères) Tc

***C. pilosus*** BARBER 1937

Type: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC

Localité type: Chilibrillo caves, Panama

Synonyme:

*C. pilosa* Barber

Distribution: Brésil (Bahia, Espírito Santo, Mato Grosso, Pará), Colombie, Equateur, Panama, Venezuela

Biologie: (S, chiroptères, rongeurs)

Genre **TORREALBAIA** CARCAVALLO *et al.* 1998b

**T. martinezi** CARCAVALLO *et al.* 1998b

Type: Carcavallo collection, FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Chabasquén, Municipalidad de Suero, Portuguesa, Venezuela

Distribution: Venezuela

Biologie: S

Tribu **RHODNIINI** PINTO 1926

Genre **PSAMMOLESTES** BERGROTH 1911

**P. arthuri** (PINTO 1926)

Holotype F, allotype M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Venezuela (détails non disponibles)

Synonymes:

*Eutriatoma arthuri* PINTO 1926

*Ps. salazari* ALDANA *et al.* 1996 (*cf.* LENT 1997)

Distribution: Colombie, Venezuela

Biologie: (S, Furnariidae, Dendrocolaptidae) Tc

**P. coreodes** BERGROTH 1911

Type: Universitats Zoologiska Museum, Helsinki

Localité type:

Distribution: Argentine (Catamarca, Chaco, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, La Rioja, Salta, Santa Fe, Santiago del Estero, Tucumán), Bolivie, Paraguay

Biologie: (S, Furnariidae, occasionnellement perroquets)

**P. tertius** LENT & JURBERG 1965

Holotype M, allotype F, paratypes: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Carmo de Rio Claro, Minas Gerais, Brésil

Synonyme:

*P. coreodes* COSTA LIMA 1934

Distribution: Brésil (Bahia, Ceará, Goias, Mato Grosso)

Biologie: (S, Furnariidae, opossum, palmiers) Tc

Genre **RHODNIUS** STAL 1859

**R. brethesi** MATTA 1919

Type: inconnu

Localité type: Amazonas, Brésil (from piassaba palm)  
Distribution: Brésil (Amazonas, Pará), Colombie, Venezuela  
Biologie: (S, palmier *Leopoldina piassaba*) Tc

**R. dalessandroi** CARCAVALLO & BARRETO 1976

Holotype M, allotype F, paratypes: FIOCRUZ, Rio de Janeiro  
Localité type: Hacienda Guarapito, Barbasal, El Meroy, San Martín, Prov. Meta, Colombie  
Distribution: Colombie  
Biologie: (S, palmiers)

**R. domesticus** NEIVA & PINTO 1923

Holotype F, paratypes MM: FIOCRUZ, Rio de Janeiro  
Localité type: Angra dos Reis, Rio de Janeiro, Brésil  
Distribution: Brésil (Bahia, Espirito Santo, Rio de Janeiro, Paraná, Santa Catarina, São Paulo)  
Biologie: (S, broméliacées) Tc

**R. ecuadoriensis** LENT & LEÓN 1958

Holotype M, allotype F, paratypes MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro  
Localité type: La Toma, Valle de Catamayo, Prov. de Loja, Equateur  
Synonyme: *R. pallescens* CORNEJO 1958 (non Barber)  
Distribution: S. Colombie, Equateur, N. Pérou  
Biologie: (S, palmiers, P, D) Tc

**R. nasutus** STAL 1859

Type: Zoologisches Museum, Berlin  
Localité type: Rio Grande do Norte, Brésil  
Synonyme:

*R. brumpti* PINTO 1925 (holotype M, paratypes MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

Distribution: Brésil (Ceará, Piauí, RGN)  
Biologie: (S, palmiers, nids d'oiseaux, P, D) Tc

**R. neglectus** LENT 1954

Holotype M, allotype F, paratypes MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro  
Localité type: Fazenda Aguas Limpas, Uberaba, Minas Gerais, Brésil  
Distribution: Brésil (Bahia, DF, Goiás, Mato Grosso, Minas Gerais, Paraná, São Paulo)  
Biologie: (S, palmiers, nids d'oiseaux, P, D) Tc

**R. neivai** LENT 1953

Holotype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro  
Localité type: Camacaro, C. Parajara, Est.Lara, Venezuela  
Distribution: Colombie, Venezuela  
Biologie: (S, occasionnellement P, D)

**R. pallescens** BARBER 1932

Type: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC

Localité type: Panama (La Chorrera, río Trinidad, Cabima)

Synonyme:

*R. dunnii* PINTO 1932 (holotype F, paratype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

Distribution: Colombie, Panama

Biologie: (S, palmiers, nids de petits mammifères, nids d'oiseaux, P, D) Tc

Vecteur principal au Panama

***R. paraensis*** SHERLOCK, GUITTON & MILES 1977

Holotype M, allotype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Utinga, Belém, Pará, Brésil

Synonyme:

*R. domesticus* Miles 1976 (non Neiva & Pinto)

Distribution: Brésil (Pará)

Biologie: (S, nid d'*Echimys* en canope) Tc

***R. pictipes*** STAL 1872

Type: Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm

Localité type: Amazonas, Brésil

Synonymes:

*Conorhinus limosus* WALKER 1873 (partie)

(type: Natural History Museum, London)

*Rhodnius amazonicus* ALMEIDA, SANTOS & SPOSINA 1973

(type: INPA, Manaus, Brésil)

Distribution: Bolivie, Brésil (Amazonas, Goias, Mato Grosso, Pará), Colombie, Equateur, Guyane française, Guyana, Pérou, Surinam, Trinidad, Venezuela.

Biologie: (S, palmiers, broméliacées, nids d'oiseaux et de petits mammifères, L) Tc

***R. prolixus*** STAL 1859

Type: Zoologisches Museum, Berlin

Localité type: La Guayra, Venezuela

Synonyme:

*Conorhinus limosus* WALKER 1873 (partie)

(type: Natural History Museum, London)

Distribution: Colombie, Mexique, Guatemala, Honduras, Nicaragua, El Salvador, Venezuela

Biologie: (S, P, D) Tc

***R. robustus*** LARROUSSE 1927

Type: Faculté de Médecine, Paris

Localité type: n'a pas été désignée dans la description originale. Deux spécimens sont documentés, l'un de Cayenne, l'autre de «Bouche de Téfé»

Distribution: Brésil (Amazonas, Pará), Colombie, Equateur, Guyane française, Pérou, Venezuela

Biologie: (S, palmiers, broméliacées) Tc

**R. stali** LENT, JURBERG & GALVAO 1993

Holotype M, allotype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Salobra, Mato Grosso, Brésil

Synonyme:

*R. pictipes* STAL 1872 (partie)

Distribution: Bolivie, Brésil (Mato Grosso)

Biologie: habitat sylvestre inconnu (P, D) Tc

Remarque: *R. jacundaensis* SERRA *et al.* 1980, est déclaré *nomen nudem* selon l'Article 9 de l'*International Code of Zoological Nomenclature* (cf. CARCAVALLO *et al.* 1998a)

Tribu **TRIATOMINI** JEANNEL 1919

Genre **DIPETALOGASTER** USINGER 1939

**D. maxima** (UHLER 1894)

Type: National Museum of National History, Smithsonian Institution, Washington DC

Localité type: Baja California, Mexico

Synonymes:

*Conorhinus maximus* UHLER 1894

*Triatoma maxima* NEIVA 1914

*Eutriatoma maxima* PINTO 1931

*Dipetalogaster maximus* USINGER 1939; LENT & WYGODZINSKY 1979

Distribution: Mexico (Baja California)

Biologie: (S, pierres, occasionnellement D) Tc

Genre **ERATYRUS** STAL 1859

**E. cuspidatus** STAL 1859

Type: Zoologisches Museum, Berlin

Localité type: Colombie

Distribution: Colombie, Equateur, Guatemala, Panama, Venezuela

Biologie: (S, L, occasionnellement rencontré dans les maisons) Tc

**E. mucronatus** STAL 1859

Type: Zoologisches Museum, Berlin

Localité type:

Distribution: Bolivie, Brésil (Amazonas, Mato Grosso, Pará), Colombie,

Guyane française, Guyana, Pérou, Surinam, Trinidad, Venezuela

Biologie: (S, L, occasionnellement rencontré dans les maisons) Tc

Genre **HERMANLENTIA** JURBERG & GALVAO 1997

**H. matsunoi** (FERNANDEZ-LOAYZA 1989)

Holotype M, allotype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Corralón, District Pias, Prov. Patatz, Dept. La Libertad, Pérou  
Distribution: Nord-Pérou  
Biologie: (S, terriers)

Genre *LINSHCOSTEUS* DISTANT 1904

*L. carnifex* DISTANT 1904

Type: NHM, London  
Localité type: Indes (détails non disponibles)  
Distribution: Indes  
Biologie: (S, sous les pierres)

*L. chota* LENT & WYGODZINSKY 1979

Type: NHM, London  
Localité type: Sud-Indes  
Distribution: Sud-Indes  
Biologie: (S, sous les pierres)

*L. confumus* GHAURI 1976

Type: NHM, London  
Localité type: Kodigehalli, Bangalore, Indes  
Distribution: Sud-Indes (Mysore)  
Biologie: (S, sous les pierres)

*L. costalis* GHAURI 1976

Type: NHM, London  
Paratypes MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro  
Localité type: Kodigehalli, Bangalore, Indes  
Distribution: Sud-Indes (Mysore)  
Biologie: (S, sous les pierres)

*L. kali* LENT & WYGODZINSKY 1979

Type: American Museum of Natural History, New York  
Paratype M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro  
Localité type: Coimbatore, Madras, Indes  
Distribution: Sud-Indes  
Biologie: (S, sous les pierres)

Genre *MEPRAIA* MAZZA *et al.* 1940 (LENT *et al.* 1994)

*M. gajardoi* FRIAS *et al.* 1998

Holotype F, paratypes MF: Instituto de Entomología, Universidad Metropolitana, Santiago de Chile.  
Localité type: Caleta Vitor, 65 km au sud de Arica, Région I, Chili  
Synonyme: *T. spinolai* PORTER 1934 (partie)  
Distribution: régions côtières du Chili, latitude Nord 26°  
Biologie: comme pour *M. spinolai*.

*M. spinolai* (PORTER 1934)

Holotype M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Oriente de Vicuña. Prov. Coquimbo, Région IV, Chili

Synonymes:

*T. spinolai* PORTER 1934

*Triatoma chilena* USINGER 1939 (type: dit se trouver à l'American Museum of Natural History, mais introuvable sur place)

*Triatomaptera porteri* NEIVA & LENT 1940 (holotype M, allotype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

*Mepraia spinolai* MAZZA *et al.* 1940

Distribution: Chili (Régions I à VI)

Biologie: (S, sous les pierres, P, occasionnellement D) Tc

Genre **PANSTRONGYLUS** BERG 1879

Synonymes:

*Conorhinus* LAPORTE 1833 (partie)

*Lamus* STAL 1859 (non *Lamus* STAL 1854 [Pentatomidae])

*Mestor* KIRKALDY 1904

***P. chinai*** (DEL PONTE 1929)

Holotype M: NHM, London

Localité type: Organos (nord de Lobitos) Pérou

Synonyme: *P. turpialis* VALDERRAMA *et al.* 1996 (*cf.* LENT 1997)

Distribution: Equateur, Pérou

Biologie: (S, L, D) Tc

***P. diasi*** PINTO & LENT 1946

Holotype F, allotype M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Itambacuri, Minas Gerais, Brésil

Distribution: Bolivie, Brésil (Bahia, Goias, Minas Gerais, São Paulo)

Biologie: (S, L)

***P. geniculatus*** (LATREILLE 1811)

Type: inconnu

Localité type: Guyane française

Synonymes:

*Reduvius geniculatus* LATREILLE 1811

*Conorhinus geniculatus* WALKER 1873

*Triatoma geniculata* CHAGAS 1912

*Conorhinus lutulentes* ERICHSON 1848 (type inconnu)

*Conorhinus corticalis* WALKER 1873 (type: NHM, London)

*Triatoma tenuis* NEIVA 1914 (holotype M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

*Triatoma fluminensis* NEIVA & PINTO 1922 (type: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

*Panstrongylus parageniculatus* ORTIZ 1971 (type inconnu)

Distribution: Argentine (Chaco, Corrientes, Formosa, Misiones, Santa Fe, Santiago del Estero), Bolivie, Brésil (Acre, Amapá, Amazonas, Bahia, DF, Ceará, Espirito Santo, Goias, Maranhão, Mato Grosso, Minas Gerais, Pará,

Paraná, Rio de Janeiro, Rondonia, São Paulo), Colombie, Costa Rica, Equateur, Guyane française, Guyana, Nicaragua, Surinam, Panama, Paraguay, Pérou, Trinidad, Uruguay, Venezuela

Biologie: (S, grande diversité d'écotopes différents, L, P et D dans le nord du Brésil et au sud du Venezuela) **Tc**

***P. guentheri* BERG 1879**

Type: Museo de La Plata, Argentine

Localité type: Buenos Aires, Argentine

Synonymes:

*Panstrongylus güntneri* BERG 1879

*Triatoma larroussei* PINTO 1925 (holotype M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

*Triatoma seai* Del Ponte 1926 (type: inconnu)

*Panstrongylus seai* PINTO 1931

Distribution: Argentine (Bs.As., Catamarca, Chaco, Chubut, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Jujuy, La Pampa, La Rioja, Mendoza, Neuquen, Río Negro, Salta, San Juan, San Luis, Santa Fe, Santiago del Estero, Tucumán), Bolivie, Paraguay

Biologie: (S, habitats très divers, L) **Tc**

***P. herreri* WYGODZINSKY 1948**

Type: Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentine

Paratype M, FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Pérou

Distribution: Pérou.

Biologie: (S, P) **Tc**

***P. howardi* (NEIVA 1911)**

Type: Zoologisches Museum, Berlin

Localité type: inconnue (à l'origine attribuée en Afrique)

Synonyme: *T. howardi* NEIVA 1911

Distribution: Equateur

Biologie: (habitats S inconnus, rare, collectée en milieu domestique ou péri-domestique dans les régions basses d'Equateur) **Tc**

***P. humeralis* (USINGER 1939)**

Holotype M: American Museum of Natural History, New York

Allotype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Barro Colorado Island, Panama

Distribution: Panama

Biologie: (S, L) **Tc**

***P. lenti* GALVÃO & PALMA 1968**

Holotype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Goiania, Brésil

Distribution: Brésil (Goiás and/or Minas Gerais)

Biologie: espèce rare, biologie inconnue.

***P. lignarius*** (WALKER 1873)

Holotype M: Natural History Museum, London

Localité type: Guyana

Synonyme: *T. lignarius* WALKER 1873

Distribution: Brésil (Amazonas, Pará), Guyana, Surinam, Venezuela

Biologie: (S, forêt, diversité des écotopes) **Tc**

***P. lutzi*** (NEIVA & PINTO 1923)

Cotypes MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Bahia, Brésil

Synonyme: *T. lutzi* NEIVA & PINTO 1923

Distribution: Brésil (Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí, RGN)

Biologie: (S, occasionnellement D) **Tc**

***P. megistus*** (BURMEISTER 1835)

Type: Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm

Localité type: Brésil

Synonymes:

*Conorhinus gigas* BURMEISTER 1861 (type: inconnu)

*Conorhinus porrigens* WALKER 1873 (type: Natural History Museum, London)

*Triatoma wernickei* DEL PONTE 1923 (type: Instituto Bacteriológico, Buenos Aires)

*Triatoma africana* NEIVA 1911 (type: Zoologisches Museum, Berlin — mais à présent reporté disparu)

*Panstrongylus africanus* PINTO 1931

*Panstrongylus megistus leucofasciatus* LUCENA 1959

Distribution: Argentine (Corrientes, Misiones). Brésil (Alagoas, Bahia, Ceará, Espírito Santo, Goiás, Maranhão, Mato Grosso, Minas Gerais, Pará, Paraíba, Paraná, Pernambuco, Piauí, Rio de Janeiro, RGN, RGS, Santa Catarina, São Paulo, Sergipe), Paraguay, Uruguay

Biologie: (S, L, P, D) **Tc**

***P. rufotuberculatus*** (CHAMPION 1899)

Holotype M: Natural History Museum, London

Localité type: Bugaba, Panama

Synonyme: *Triatoma coxo-rufa* CAMPOS 1932 (type: inconnu)

Distribution: Bolivie, Brésil (Amazonas, Pará, Mato Grosso), Colombie, Costa Rica, Equateur, Mexique (Campeche, Veracruz), Panama, Pérou, Venezuela

Biologie: (S, L, P, D) **Tc**

***P. tupynambai*** LENT 1942

Holotype F, allotype M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Município de Caçapava, Rio Grande do Sul, Brésil

Distribution: Brésil (RGS), Uruguay

Biologie: (S, sous les pierres) **Tc**

Genre **PARATRIATOMA** BARBER 1938

**P. hirsuta** BARBER 1938

Type: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC

Paratypes MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Phantom Ranch, Grand Canyon, Arizona, USA

Synonymes:

*Paratriatoma hirsuta hirsuta* RYCKMAN 1967

*Paratriatoma hirsuta kamiensis* RYCKMAN 1967

*Paratriatoma hirsuta papagoensis* RYCKMAN 1967

*Paratriatoma hirsuta pima* RYCKMAN 1967

*Paratriatoma hirsuta yumanensis* RYCKMAN 1967

Distribution: Mexico (Baja California, Sonora), USA (Arizona, California, Nevada)

Biologie: (S, nids de *Neotoma sp.*, régions arides)

Genre **TRIATOMA** LAPORTE 1832

Synonymes:

*Conorhinus* LAPORTE 1833 (partie)

*Meccus* STAL 1859

*Eutriatoma* PINTO 1926

*Neotriatoma* PINTO 1931

*Triatomaptera* NEIVA & LENT 1940

*Nesotriatoma* USINGER 1944

**T. amicitiae** LENT 1951

Holotype F: Natural History Museum, London

Localité type: Wirawala, Sri Lanka

Distribution: Sri Lanka

Biologie: (connue seulement par l'holotype)

**T. arthurneivai** LENT & MARTINS 1940

Holotype F, allotype M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Serra do Cipó, Minas Gerais, Brésil

Distribution: Brésil (Bahia, Minas Gerais, Paraná, São Paulo)

Biologie: (S, sous les pierres, L)

**T. bassolsae** AGUILAR *et al.* 1999

Holotype M, paratypes MF: Dept. Parasitología, ENCB-IPN, México DF

Localité type: San Jerónimo Xayacatlan, Mco. Acatlan, Edo Puebla, Mexico (1213 m)

Distribution: Mexico (Puebla)

Biologie: les types ont été capturés en milieu domestique **Tc**

**T. barberi** USINGER 1939

Type: California Academy of Sciences

Localité type: Cuernavaca, Mexique

Distribution: Mexique (Colima, DF, Guerrero. Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Tlaxcala)

Biologie: (S, P, D) **Tc** Vecteur principal dans le centre et le sud du Mexique.

***T. bolivari*** CARCAVALLO, MARTINEZ & PELAEZ 1987

Holotype M, paratypes M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: près d'un pont sur le Río San José, entre Monotitlán et Santiago, Colima, Mexique

Distribution: Mexique (Colima, Jalisco, Nayarit)

Biologie: (L, mâles seuls connus)

***T. bouvieri*** LARROUSSE 1924

Type: Museum National d'Histoire Naturelle. Paris

Localité type: Nha-Trang, Viêt-Nam

Distribution: Nicobar Is., Philippines, Viêt-Nam

Biologie: inconnue

***T. brailovskyi*** MARTINEZ, CARCAVALLO & PELAEZ 1984

Holotype M, paratypes M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: 15 km au sud de Compostela, Nayarit, Mexique

Distribution: Mexique (Colima, Jalisco, Nayarit)

Biologie: (L, mâles seuls connus)

***T. brasiliensis*** NEIVA 1911

Holotype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Rio Grande do Norte, Brésil

Synonymes:

*T. brasiliensis melanica* NEIVA & LENT 1941

*T. brasiliensis macromelanosoma* GALVAO 1956

Distribution: Brésil (Alagoas, Bahia, Ceará, Minas Gerais, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Sergipe, RGN)

Biologie: (S, sous les pierres, P, D) **Tc** Vecteur important au nord-est du Brésil.

***T. breyeri*** DEL PONTE 1929

Holotype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: La Rioja, Argentine

Synonyme: *T. breyeri dallasi* NEIVA & LENT 1941

Distribution: Argentine (Catamarca, La Rioja)

Biologie: (S, sous les pierres, L)

***T. bruneri*** (USINGER 1944) LENT & JURBERG 1981

Type: California Academy of Sciences

Localité type: Cuba

Synonyme: *T. flavida* (partie) NEIVA 1911

Distribution: Cuba

Biologie: (S)

***T. carcavalloii*** JURBERG *et al.* 1998

Type, paratypes FF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Rio Grande do Sul, Brésil

Distribution: Brésil (RGS)

Biologie: 4 femelles trouvées en milieu domestique (L) ensemble avec *T. rubrovaria*, espèce à laquelle *T. carcavalloi* ressemble très fort.

***T. carrioni*** LARROUSSE 1926

Type: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC

Paratype M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Loja, Equateur

Distribution: S. Equateur, N. Pérou

Biologie: (S, L, P) Tc

***T. cavernicola*** ELSE & CHEONG 1977

Type: Bishop Museum, Honolulu

Paratypes: NHM, London; FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Perlis, Nord-Malaisie

Distribution: Malaisie

Biologie: (S)

***T. circummaculata*** (STAL 1859)

Type: Zoologisches Museum, Berlin

Localité type: Buenos Aires, Argentine

Synonyme: *Neotriatoma limai* PROSEN & MARTINEZ 1951 (non Del Ponte)

Distribution: Argentine (Bs.As.), Brésil (RGS), Uruguay

Biologie: (S, sous les pierres, occasionnellement P) Tc

***T. costalimai*** VERANO & GALVAO 1958

Cotypes MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Taguatinga, Goias, Brésil

Distribution: Brésil (Bahia, Goias)

Biologie: (S, sous les pierres, L) Tc

***T. deanei*** GALVÃO, SOUZA & LIMA 1967

Type: Instituto Butantan, São Paulo

Localité type: Fazenda Antonio Buena Faria, Municipio de Piranhas, Goias, Bahia

Distribution: Brésil (Goias)

Biologie: inconnue; les spécimens originaux ont été collectés dans une maison.

***T. delpontei*** ROMANA & ABALOS 1947

Type: Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentine

Paratypes MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Santiago del Estero, Argentine

Distribution: Argentine (Catamarca, Chaco, Córdoba, Formosa, Jujuy, La Pampa, La Rioja, Salta, Santiago del Estero), Paraguay, Uruguay

Biologie: (S, nids de perroquets, P) Tc

***T. dimidiata*** (LATREILLE 1811)

Type: inconnu

Localité type: Pérou (Tumbes?)

Synonymes:

*Reduvius dimidiatus* LATREILLE 1811

*Conorhinus maculipennis* STAL 1859 (type: Zoologisches Museum, Berlin)

*Triatoma capitata* USINGER 1941 (type: California Academy of Sciences)

Distribution: Belize, Colombie, Costa Rica, Equateur, El Salvador, Guatemala, Honduras, Mexique (Campeche, Chiapas, Jalisco, Oaxaca, Puebla, Quintana Róo, San Luis Potosí, Tabasco, Veracruz, Yucatan), Nicaragua, N. Pérou, Venezuela

Biologie: (S, L, P, D) **Tc** L'un des trois grands vecteurs de la maladie de Chagas.

***T. dispar*** LENT 1950

Type: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC

Localité type: inconnue

Synonymes:

*Conorhinus venosus* CHAMPION 1899 (non Stal)

*Triatoma venosa* USINGER 1944 (non Stal)

Distribution: Colombie, Costa Rica, Equateur, Panama

Biologie: (S, forêt, L) **Tc**

***T. eratyrsiformis*** DEL PONTE 1929

Type: Museo Argentino de Ciencias Naturales

Localité type:

Synonymes:

*Triatoma eratyrsiforme* DEL PONTE 1929

*Triatoma niñoi* CARCAVALLO *et al.* 1964 (type: Carcavallo Collection, FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

*Eratyrus eratyrsiforme* PINTO 1931

Distribution: Argentine (Catamarca, Chubut, Córdoba, La Pampa, La Rioja, Mendoza, Neuquen, Río Negro, San Juan, San Luis, Salta, Tucumán)

Biologie: (S, L, P) **Tc**

***T. flavida*** NEIVA 1911

Type: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC

Paratype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Synonyme:

*Eutriatoma flavida* PINTO 1931

Localité type: Cuba (pas de détails disponibles); Ouest-Cuba (USINGER 1944)

Distribution: Cuba

Biologie: (S, D)

***T. garciabesi*** CARCAVALLO *et al.* 1967

Type, paratypes: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Synonyme: *Triatoma sordida* (STAL 1859) (partie)

Localité type: Pagancillo, La Rioja, Argentine

Distribution: Argentine (Córdoba, La Rioja, Salta, Santiago del Estero)

Biologie: (S) Tc

Remarque: cette espèce avait été mise en synonymie avec *T. sordida* par LENT & WYGODZINSKY (1979), elle a été revalidée par JURBERG *et al.* 1998

***T. gerstaeckeri*** (STAL 1859)

Type: Zoologisches Museum, Berlin

Localité type: Texas, USA

Distribution: Mexique (Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, San Luis Potosí, Tamaulipas), USA (Nouveau-Mexique, Texas)

Biologie: (S, P) Tc

***T. gomezuzei*** MARTINEZ, CARCAVALLO & JURBERG 1994

Holotype M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Candelaria Loxica, Portillo del Rayo, Oaxaca, Mexique

Distribution: Mexique (Oaxaca)

Biologie: (S, forêt tropicale, L)

***T. guasayana*** WYGODZINSKY & ABALOS 1949

Type:

Paratypes MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Santiago del Estero, Argentine

Distribution: Argentine (Bs. As., Catamarca, Chaco, Córdoba, Jujuy, La Pampa, La Rioja, Mendoza, Salta, San Juan, San Luis, Santiago del Estero, Santa Fe, Tucumán), Bolivie, Paraguay

Biologie: (S, P, occasionnellement D) Tc

***T. guazu*** LENT & WYGODZINSKY 1979

Holotype F: American Museum of Natural History, New York

Allotype M: FIOCRUZ Rio de Janeiro

Localité type: Villarica, Paraguay

Distribution: Brésil (Mato Grosso), Paraguay.

Biologie: inconnue (P, espèce rare)

***T. hegneri*** MAZZOTTI 1940

Type: Instituto de Salubridad y Enfermedades Tropicales, Mexico

Paratype M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Cozumel Island, Quintana Roo, Mexique

Distribution: Mexique (Quintana Roo)

Biologie: (P, rare L) Tc

***T. incrassata*** USINGER 1939

Type: California Academy of Sciences

Localité type: «Valley of Mexico», Mexique

Synonymes:

*T. incrassata incrassata* RYCKMAN 1962

*T. incrassata apachensis* RYCKMAN 1962

Distribution: Mexique (Sonora), USA (Arizona)

Biologie: (S, nids de rongeurs, *Neotoma* sp)

***T. indictiva*** NEIVA 1912

Type:

Paratypes MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type:

Synonymes:

*T. sanguisuga indictiva* USINGER 1944

*T. s. occidentalis* USINGER 1944

Distribution: Mexique (Chihuahua, Sinaloa), USA (Arizona, Nouveau-Mexique, Texas)

Biologie: (S, nids de rongeurs, *Neotoma* sp)

***T. infestans*** (Klug 1834)

Type: Zoologisches Museum, Berlin

Localité type: Argentine

Synonymes:

*Reduvius infestans* Klug in MEYEN 1834

*Conorhinus infestans* BERG 1879

*C. renggeri* HERRICH-SCHAEFER 1848

*C. sex-tuberculatus* Spinola in Gay 1852

*C. paulseni* PHILIPPI 1860

*C. octotuberculatus* PHILIPPI 1860

*C. gracilipes* PHILIPPI 1860

*C. gigas* BURMEISTER 1861 (non Fabricius)

*C. nigrovarius* BLANCHARD 1890

*T. sordelli* DIOS & ZUCCARINI 1926

*T. mazzae* JORG 1937

*T. oswaldoi* NEIVA & PINTO 1923 (holotype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

*Eutriatoma oswaldoi* Niño 1936

*T. infestans erythropthalmus* NOE & SILVA 1949

Distribution: Argentine (Bs.As., Catamarca, Chaco, Chubut, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, La Pampa, La Rioja, Mendoza, Misiones, Neuquen, Río Negro, Salta, San Juan, San Luis, Santa Fe, Santiago del Estero, Tucumán), Bolivie, Brésil (Alagoas, Ceará, Bahia, Goias, Maranhão, Mato Grosso, Minas Gerais, Paraná, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio de Janeiro, RGS, Santa Catarina, São Paulo), Chili, Paraguay, S. Pérou, Uruguay.

Biologie: (S en Bolivie, P, D) Tc Le vecteur le plus important de la maladie de Chagas.

***T. jurbergi*** CARCAVALLO *et al.* 1998

Holotype M, allotype F, paratypes MF: Collection Carcavallo, FIOCRUZ,

Rio de Janeiro

Localité type: Rondonópolis, Mato Grosso, Brésil

Distribution: Brésil (Mato Grosso)

Biologie: inconnue; espèce collectée dans une maison, fort proche de *T. guazu* capturée en milieu péridomestique dans la même région.

***T. lecticularia*** (STAL 1859)

Lectotype: Zoologisches Museum, Berlin

Localité type: South Carolina, USA

Synonymes:

*Conorhinus lecticularius* STAL 1859 (type inconnu)

*C. variegatus* STAL 1872 (partie)

*C. heidemanni* PATTON & CRAGG 1913

*T. heidemanni* NEIVA 1911 (type: US National Museum, Washington DC)

*T. occulta* NEIVA 1911 (type: US National Museum, Washington DC)

*T. sanguisuga* NEIVA 1914 (partie)

*T. lecticularius occulta* USINGER 1944 (paratypes MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

Distribution: Mexique (Nuevo León), USA (Arizona, Californie, Floride, Georgie, Illinois, Kansas, Louisiane, Maryland, Missouri, Nouveau-Mexique, N. Caroline, Oklahoma, Pennsylvanie, S. Caroline, Tennessee, Texas)

Biologie: (S, rongeurs occasionnellement P, D) Tc

***T. lenti*** SHERLOCK & SERAFIM 1967

Holotype M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Macaubas, Bahia, Brésil

Synonymes:

*T. bahiensis* SHERLOCK & SERAFIM 1967 (paratype M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

*T. pessoai* SHERLOCK & SERAFIM 1967 (paratypes MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

Distribution: Brésil (Bahia)

Biologie: (S, occasionnellement P, D) Tc

***T. leopoldi*** (SCHOUDETEN 1933)

Type: Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique

Localité type: Papouasie-Nouvelle-Guinée

Synonymes:

*Conorhinus leopoldi* SCHOUDETEN 1933

*T. novaeguineae* MILLER 1958 (type: Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden)

Distribution: Australie (N. Queensland), Indonésie (W. Irian, Sulawesi), Papouasie-Nouvelle-Guinée.

Biologie: inconnue (L)

***T. limai*** DEL PONTE 1929

Holotype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Córdoba, Argentine  
Synonyme: *T. circummaculata limai* CARCAVALLO & MARTINEZ 1968  
Distribution: Argentine (Córdoba)  
Biologie: (S, sous les pierres, L)

***T. longipennis*** USINGER 1939

Type: California Academy of Sciences  
Paratype M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro  
Localité type: Venedio, Mazatlan, Mexique  
Synonymes:

*T. phyllosoma intermedia* USINGER 1944

*T. p. longipennis* USINGER 1944

*T. p. usingeri* (partie) MAZZOTTI 1943

Distribution: Mexique (Aguascalientes, Chihuahua, Colima, Jalisco, Nayarit, Sinaloa, Zacatecas)

Biologie: (S, occasionnellement P ou D) Tc

***T. maculata*** (ERICHSON 1848)

Type: Zoologisches Museum, Berlin

Localité type: Guyane

Synonymes:

*Conorhinus immaculata* PATTON & CRAGG 1913

Distribution: Aruba, Bonaire, Brésil (Roraima), Colombie, Curacão, Guyana, Surinam, Venezuela

Biologie: (S, variété des écotopes P, occasionnellement D) Tc

***T. matogrossensis*** LEITE & BARBOSA 1953

Holotype M, allotype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Aquidauana, Mato Grosso, Brésil

Distribution: Brésil (Mato Grosso)

Biologie: habitat sylvestre inconnu (P, D) Tc

***T. mazzottii*** USINGER 1941

Type: California Academy of Sciences

Localité type: Costa Chica de Oaxaca, Mexique

Synonymes:

*Meccus phyllosoma* CHAMPION 1899 (non Burmeister)

*T. phyllosoma mazzottii* USINGER 1944

Distribution: Mexique (Durango, Guerrero, Michoacan, Nayarit, Oaxaca)

Biologie: (S, fréquemment P, occasionnellement D) Tc

***T. melanocephala*** NEIVA & PINTO 1923

Holotype F, paratype M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Bahia, Brésil

Distribution: Brésil (Bahia, Paraíba, Pernambuco)

Biologie: (S, broméliacées, occasionnellement D) Tc

***T. melanosoma*** MARTINEZ *et al.* 1987

Holotype M, allotype F: Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires

Paratypes MF: Museo de la Plata, Argentine; FIOCRUZ, Rio de Janeiro  
Localité type: Colonia Santa Rosa, Depto. San Ignacio, Misiones, Argentine  
Synonymes:

*T. infestans melanosoma* MARTINEZ *et al.* 1987 (*cf.* LENT *et al.* 1994)

*T. funerea* CARPINTERO & LEGUIZAMÓN 1994 (*cf.* LENT *et al.* 1995)

Distribution: Argentine (Misiones)

Biologie: (P, occasionnellement D)

***T. mexicana*** (HERRICH-SCHAEFFER 1848)

Type: inconnu

Localité type: Mexique

Distribution: Mexique (Hidalgo, Queretaro)

Biologie: (S, L, 3 spécimens connus)

Remarque: *T. mexicana* NEIVA 1912 est un synonyme de *T. rubida*.

***T. migrans*** BREDDIN 1903

Type: Deutsches Entomologisches Institut

Localité type: «South Java»

Synonyme:

*T. pallidula* MILLER 1941 (type: NHM, London)

Distribution: Indes (Sikkim), Indonésie (Bornéo, Java, Sumatra), Malaisie, Philippines, Sarawak, Thaïlande

Biologie: (S, trous d'arbres)

***T. neotomae*** NEIVA 1911

Type: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC

Cotype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Brownsville (Los Barregos), Texas, USA

Distribution: USA (Arizona, Californie, Nouveau-Mexique, Texas)

Biologie: (S, nids de rats, *Neotoma* sp) Tc

***T. nigromaculata*** (STAL 1872)

Type: inconnu

Localité type: La Guaira, Venezuela

Synonyme:

*Conorhinus variegatus* STAL 1859 (type: Zoologisches Museum, Berlin)

Distribution: Colombie, Venezuela

Biologie: (S, P, L) Tc

***T. nitida*** USINGER 1939

Type: AMNH, New York

Localité type: Sabranetas, La Roja, Guatemala

Distribution: Costa Rica, Guatemala, Honduras, Mexique (Yucatan)

Biologie: (S, occasionnellement P) Tc

***T. obscura*** (MALDONADO & FARR 1962)

Holotype M: Institute of Jamaica, Kingston

Localité type: Jamaïque

- Distribution: Jamaïque  
Biologie: (inconnue; occasionnellement collectée en milieu domestique)
- T. oliveirai*** (NEIVA, PINTO & LENT 1939)  
Holotype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro  
Localité type: Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brésil  
Synonyme:  
*Eutriatoma oliveirai* NEIVA *et al.* 1939  
Distribution: Brésil (RGS)  
Biologie: (S, rongeurs Cavidae)
- T. pallidipennis*** (STAL 1872)  
Type: Naturhistoriska Riksmuseet, Stokholm  
Localité type: Mexique (sans plus de détails)  
Synonymes:  
*Meccus pallidipennis* STAL 1872  
*Triatoma phyllosoma pallidipennis* USINGER 1944  
*T. p. usingeri* MAZZOTTI 1943 (partie)  
Distribution: Mexique (Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacan, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla)  
Biologie: (S, rongeurs, P, D) **Tc** Important vecteur dans les régions centrales et du sud du Mexique.
- T. patagonica*** DEL PONTE 1929  
Type: Museo Argentino de Historia Natural  
Localité type: Valle del Lago Blanco, San Luis, Argentina  
Synonyme:  
*T. gallardoi* CARPINTERO 1986 (*cf.* CARCAVALLO & MARTINEZ 1987)  
Distribution: Argentine (Chubut, Córdoba, La Pampa, Mendoza, Neuquen, Río Negro, San Juan, San Luis)  
Biologie: (S, P, L) **Tc**
- T. peninsularis*** USINGER 1940  
Holotype M: California Academy of Sciences  
Localité type: Baja California, Mexique  
Synonyme:  
*T. protracta peninsularis* USINGER 1944 (allotype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)  
Distribution: Mexique (Baja California)  
Biologie: (S, L) **Tc**
- T. petrochii*** PINTO & BARRETO 1925  
Holotype M, cotype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro  
Localité type: Brésil («Região Norte»)  
Distribution: Brésil (Bahia, Pernambuco, RGN)  
Biologie: (S, régions arides, rongeurs Cavidae)
- T. phyllosoma*** BURMEISTER 1835  
Holotype: inconnu

Paratype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro  
Localité type: Mexique (Isthme de Tehuantepec?)

Synonymes:

*Meccus phyllosoma* STAL 1859

Distribution: Mexique (Oaxaca)

Biologie: (S, P) Tc

***T. picturata*** USINGER 1939

Type: California Academy of Sciences

Localité type: Nayarit, Mexique

Synonyme:

*T. phyllosoma picturata* USINGER 1944

Distribution: Mexique (Colima, Jalisco, Nayarit, Oaxaca)

Biologie: (S,P) Tc

***T. platensis*** NEIVA 1913

Type: Museo Argentino de Ciencias Naturales

Paratype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Pampa Central, Argentine

Synonyme: *T. rosenbuschi* MAZZA 1936 (type: MEPR, Buenos Aires)

Distribution: Argentine (Bs.As., Catamarca, Chaco, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, La Pampa, La Rioja, Mendoza, Río Negro, San Juan, San Luis, Santa Fe, Santiago del Estero, Salta, Tucumán), S. Bolivie, Brésil (RGS), Paraguay, Uruguay

Biologie: (S, nids d'oiseaux, occasionnellement P) Tc

***T. protracta*** (UHLER 1894)

Type: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC

Localité type:

Synonymes:

*Conorhinus protractus* UHLER 1894

*T.p. nahuatlae* (type: California Academy of Sciences)

*T.p. navajoensis* (type: California Academy of Sciences)

*T.p. protracta* (type: California Academy of Sciences)

*T.p. woodi* USINGER 1939 (type: California Academy of Sciences; paratype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

*T.p. zacatecensis* (type: California Academy of Sciences)

Distribution: Mexique (Baja California, Coahuila, Chihuahua, Durango, Nuevo León, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas, Zacatecas), USA (Arizona, Californie, Colorado, Nevada, Nouveau-Mexique, Texas, Utah)

Biologie: (S, nids de rongeurs *Neotoma* sp., P, L) Tc

***T. pseudomaculata*** CORREA & ESPINOLA 1964

Holotype M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Municipio de Sobral, Ceará, Brésil

Distribution: Brésil (Alagoas, Bahia, DF, Ceará, Goias, Minas Gerais,

Paraíba, Pernambuco, Piauí, RGN, Sergipe)  
Biologie: (S, fréquemment P, souvent D) Tc

***T. pugasi*** LENT 1953

Type: NHM, London  
Paratypes MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro  
Localité type: Blawan, Java  
Distribution: Indonésie (Java)  
Biologie: (S, rare, trous d'arbres en forêt)

***T. recurva*** (STAL 1868)

Type: Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm  
Localité type: Patagonie, Arizona, USA  
Synonymes:

*Conorhinus recurvus* STAL 1868

*Triatoma longipes* BARBER 1937 (type: US National Museum of Natural History, Smithsonian Institution)

*T. longipes nigricollis* USINGER 1944 (type: US National Museum of Natural History, Smithsonian Institution)

*T. recurva nigricollis* RYCKMAN & RYCKMAN 1967 (type: Ryckman collection, Loma Linda University, Redlands, Californie)

Distribution: Mexique (Chihuahua, Nayarit, Sinaloa, Sonora), USA (Arizona)  
Biologie: (S, rongeurs et reptiles de régions arides) Tc

***T. rubida*** (UHLER 1894)

Type: US National Museum of Natural History, Smithsonian Institution  
Localité type: Cape San Lucas, Baja California, Mexique  
Synonymes:

*Conorhinus rubidus* UHLER 1894

*C. rubrofasciatus* CHAMPION 1899 (non De Geer, 1773)

*T. uhleri* NEIVA 1911 (type: US National Museum of Natural History, Smithsonian Institution; cotypes MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

*T. mexicana* NEIVA 1912 (non HERRICH-SCHAEFFER 1848) (type: NHM London)

*C. uhleri* PATTON & CRAGG 1913

*Eutriatoma uhleri* PINTO 1931

*Eutriatoma mexicana* PINTO 1931

*C. rubrofasciatus* var. *mexicana* PATTON & CRAGG 1913

*T. ocellata* NEIVA 1914 (type: US National Museum of Natural History, Smithsonian Institution)

*T. maxima* VAN DUZEE 1916 (non Neiva)

*T. sonoriانا* DEL PONTE 1930 (type: NHM, London)

*T. rubida sonorianna* USINGER 1944 (type: Ryckman collection, Loma Linda University, Californie)

*T. r. uhleri* USINGER 1944 (type: Ryckman collection, Loma Linda University, Californie)

*T. r. cochimiensis* RYCKMAN 1967 (type: Ryckman collection, Loma Linda University, Californie)

*T. r. jaegeri* RYCKMAN 1967 (type: Ryckman collection, Loma Linda University, Californie)

Distribution: Mexique (Baja California, Nayarit, Sinaloa, Sonora, Veracruz)  
Biologie: (S. rongeurs et chiroptères, P, zones périurbaines du nord du Mexique)

***T. rubrofasciata*** (DE GEER, 1773)

Type: Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm

Localité type: «aux Indes» (Indonesie?)

Synonymes:

*Cimex rubro-fasciatus* DE GEER 1773

*Cimex variegatus* DRURY 1773

*Cimex gigas* GMELIN 1788

*Cimex claviger* GMELIN 1788

*Cimex erythrozonias* GMELIN 1788

*Conorhinus rubrofasciatus* AMYOT & SERVILLE 1843

*Conorhinus variegatus* STAL 1872 (partie)

*Reduvius gigas* FABRICIUS 1775

*Reduvius variegatus* WESTWOOD 1837

*Triatoma variegata* NEIVA 1914

*Nabis gigas* LATREILLE 1804

*Triatoma gigas* LAPORTE 1832

*Conorhinus gigas* LAPORTE 1833

*Reduvius giganti* Klug in MEYEN 1834

*Conorhinus stalii* SIGNORET 1860

*Conorhinus limbatus* SCHOUDETEN 1907

*Triatoma evandroi* FIGUEIREDO 1938

Distribution: Andaman Is., Angola, Antigua, Argentine (Bs.As.), Açores, Bahamas, Brésil (Alagoas, Bahia, Maranhão, Pará, Paraíba, Pernambuco, Rio de Janeiro, RGN, São Paulo, Sergipe), Cambodge, île Caroline, Chine, Comores, Cuba, Rép. Dominicaine, Guyane française, Grenade, Guadeloupe, Haïti, Hong-Kong, Indie (Assam), Indonesie (Bornéo, Java, Sumatra), Jamaïque, Japon (Okinawa), Madagascar, Malaisie, Martinique, Maurice, Myanmar, Papouasie-Nouvelle-Guinée, Philippines, Réunion, île Rodriguez, Arabie Saoudite, Seychelles, Sierra Leone, Singapour, Afrique du Sud, Sri Lanka, St.Croix, St.Vincent, Taiwan, Tanzanie, Thailand, Trinidad, Venezuela, Viêt-Nam, îles Vierges, USA (Floride, Hawaii).

Biologie: (Habitat sylvestre inconnu, inféodé aux rats en milieu domestique)  
**Tc**

***T. rubrovaria*** (BLANCHARD 1843)

Type: inconnu; lectotype: Zoologisches Museum, Berlin

Localité type: Maldonado, Buenos Aires, Argentine

Synonymes:

*Conorhinus rubro-varius* BLANCHARD 1843

*C. phyllosoma* HERRICH-SCHAEFFER 1848 (non Burmeister)

*C. rubroniger* STAL 1859 (type: Zoologisches Museum, Berlin)

*Eutriatoma rubrovaria* PINTO 1931

*T. gomesi* NEIVA & PINTO 1923 (type: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

*E. gomesi* PINTO 1931

*T. bruchi* MAZZA & JORG 1944

Distribution: Argentine (Corrientes, Entre Ríos, Misiones), Brésil (Paraná, RGS), Uruguay

Biologie: typiquement dans des amoncellements de pierres utilisés comme clôtures («pedregales»): (S, occasionnellement P ou D) **Tc**

***T. ryckmani*** ZELEDON & PONCE 1972

Type: American Museum of Natural History, New York

Localité type: Honduras

Distribution: Guatemala, Honduras, Nicaragua

Biologie: (sylvestre, broméliacées, sous l'écorce d'arbres, parfois collectés en milieu domestique)

***T. sanguisuga*** (LECONTE 1855)

Type: inconnu

Localité type: Liberty County, Georgie, USA

Synonymes:

*C. lateralis* STAL 1859 (type: Zoologisches Museum, Berlin)

*C. variegatus* STAL 1872 (non Drury)

*T. sanguisuga ambigua* NEIVA 1911

*T. ambigua* DAVIS *et al.* 1943 (type: US National Museum of Natural History, Smithsonian Institute)

*T. pinto* LARROUSSE 1926 (type: inconnu; paratype F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

*T. sanguisuga texana* USINGER 1944 (type: California Academy of Sciences)

Distribution: USA (Alabama, Arizona, Arkansas, Floride, Georgie, Illinois, Indiana, Kansas, Kentucky, Louisiane, Maryland, Mississippi, Missouri, N. Caroline, Ohio, Oklahoma, Pennsylvanie, S. Caroline, Tennessee, Texas, Virginie).

Biologie: (S, nids de rongeurs et d'opossums, L, fréquemment P ou D) **Tc**

***T. sinaloensis*** RYCKMAN 1962

type: California Academy of Sciences

Localité type: Mexique

Distribution: Mexique (Sinaloa, Sonora)

Biologie: (S, rongeurs, Cactaceae) **Tc**

***T. sinica*** HSAIO 1965

Type: Nankai University Collection, Tientsin, Chine

Localité type: Nanking, Chine

Distribution: Chine (Nanking)

Biologie: inconnue

***T. sordida*** (STAL 1859)

Type: Zoologisches Museum, Berlin

Localité type: Brésil (sans plus de détail)

Synonymes:

*Conorhinus sordidus* Stal 1839

*Eutriatoma sordida* PINTO 1931

Distribution: Argentine (Bs.As., Chaco, Córdoba, Corrientes, Formosa, Jujuy, La Rioja, Misiones, Salta, Santa Fe, Santiago del Estero, Tucumán), Bolivie, Brésil (Bahia, Goiás, Mato Grosso, Minas Gerais, Paraná, Pernambuco, Piauí, RGS, Santa Catarina, São Paulo), Paraguay, Uruguay

Biologie: (S grande diversité d'habitats, P volontiers rencontré dans les poulaillers, D domestique dans certaines régions orientales de Bolivie)

**Tc**

***T. tibiamaculata*** (PINTO 1926)

Holotype M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Japuyba, Angra dos Reis, Rio de Janeiro, Brésil

Distribution: Brésil (Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Santa Catarina, São Paulo, Sergipe)

Biologie: (S, opossums, broméliacées) **Tc**

***T. venosa*** (STAL 1872)

Type: Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm

Localité type: «Nueva Grenada, Bogotá,» Colombie

Distribution: Colombie, Equateur, Panama

Biologie: (Habitat sylvestre inconnu; collectés seulement en milieu domestique, généralement en haute altitude (1 600-2 200 m)) **Tc**

***T. vitticeps*** (STAL 1859)

Type: Zoologisches Museum, Berlin

Localité type: Conceição de Macabú, Rio de Janeiro, Brésil

Synonymes:

*T. chagasi* BRUMPT & GOMES 1914 (type: Faculté de Médecine, Paris, mais non trouvé)

*T. holmbergi* DEL PONTE 1923 (type: inconnu)

*T. neivai* DEL PONTE 1923 (type: inconnu)

Distribution: Brésil (Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro)

Biologie: (S, opossums rongeurs, fréquemment P, occasionnellement D) **Tc**

***T. williami*** GALVAO, SOUZA & LIMA 1965

Type: Instituto Butantan, São Paulo

Paratype M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Município de Piranhas, Goiás, Brésil

Distribution: Brésil (Goiás, Mato Grosso)

Biologie: (Habitat sylvestre inconnu; collecté seulement en milieu domestique) **Tc**

***T. wygodzinskyi*** LENT 1951

Holotype F, allotype M, paratypes MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localité type: Santa Rita de Caldas, Minas Gerais, Brésil

Synonyme: *T. arthurneivai* PELLEGRINO 1950 (non Lent & Martins)

Distribution: Brésil (Minas Gerais)

Biologie: inconnue

INCERTAE CEDIS

***T. arenaria*** (WALKER 1873)

Type: NHM London, mais introuvable

Localité type: Pará, Brésil

Cette espèce n'a pas été considérée par LENT & WYGODZINSKY (1979), sans doute parce que le spécimen type est introuvable.

## 4. Biologie des Triatominae

Ce qu'on sait de la biologie et du comportement des Triatominae est issu des connaissances accumulées sur les espèces qui sont les vecteurs principaux de la maladie de Chagas, c'est-à-dire les espèces les plus domestiques. Ce qui est dit ci-dessous se rapporte surtout à ces espèces domestiques, et il faut se garder de généraliser l'ensemble de ces observations à tous les membres de la sous-famille. Une description synthétique mais assez complète des aspects physiologiques et comportementaux des Triatominae peut être trouvée dans SCHOFIELD (1994).

### 4.1. DEVELOPPEMENT ET METAMORPHOSES

Le cycle d'un Triatominae est exoptérygote hémimétabole. Il comprend l'œuf, cinq stades larvaires, et l'imago.

Les œufs sont operculés, blancs à la ponte, ils rosissent et s'obscurcissent à mesure que l'embryon mûrit. L'œuf éclot de 10 à 40 jours après la ponte.

Les larves à peine écloses sont d'une couleur rose qui va en s'obscurcissant avec le durcissement progressif de la chitine. Deux à trois jours plus tard, elles sont en mesure de prendre leur premier repas de sang. Une larve est capable de prendre une quantité de sang qui correspond à plusieurs fois (8-9 X) son poids, ce qui la transforme en «petite bille». Le repas de sang dure plusieurs minutes (20 minutes pour un adulte ou une larve V). Si la quantité de sang ingérée est suffisante, la mue peut être déclenchée, sans doute par voie réflexe pariétale (distension abdominale). Si le repas de sang est incomplet, parce que l'hôte réagit et fait fuir l'insecte, la mue est retardée.

Les espèces domestiques piquent en général l'homme ou l'animal endormi, ce qui diminue les chances d'interruption du repas. Même ainsi, quand l'homme ou l'animal est piqué par un grand nombre d'insectes, des réactions allergiques de la peau peuvent provoquer l'interruption du repas du rédève. La vitesse du cycle dépend donc surtout de la possibilité de prendre des repas complets à chaque stade. On comprend ainsi que la densité des insectes peut devenir un facteur de ralentissement de leur cycle: s'ils sont très nombreux à se disputer le sang du même hôte, beaucoup d'entre eux ne s'alimenteront pas complètement (voir point 4.4. dynamique des populations).

En moyenne, la durée du cycle va de quelques mois (*Rhodnius prolixus*) à 1 ou 2 ans (*Triatoma dimidiata*, *Panstrongylus megistus*, *Dipetalogaster maxima*). Comme on l'a montré chez *T. infestans*, la température externe peut aussi modifier la vitesse du cycle (GORLA & SCHOFIELD 1985).

La durée de vie d'un adulte peut excéder 2 ans.

#### 4.2. ACCOUPLEMENT, OVIPOSITION

La copulation (mâle en position dorso-latérale sur la femelle) dure entre 5 et 15 minutes, les œufs sont déposés quelque 10 à 30 jours plus tard. Ils sont déposés individuellement, de manière plus ou moins continue pendant la vie de la femelle, surtout pour les espèces de terriers et les espèces saxicoles. Dans la tribu Rhodniini, tribu arboricole, ils peuvent cependant être déposés «en série» (*Rhodnius*), voire en paquets (*Psammolestes arthuri*) et adhèrent au substrat. Une femelle pond une centaine, ou plusieurs centaines d'œufs dans sa vie.

On a montré que le nombre d'œufs pondus dépend surtout de la densité de la population: une femelle dans un bocal pond beaucoup plus que plusieurs femelles ensemble, pour autant que la source de sang soit la même. En fait, comme on le verra plus loin, la quantité de sang disponible et la fécondité sont étroitement liées.

#### 4.3. COMPORTEMENT GENERAL

##### 4.3.1. Hématophagie

En règle générale, tous les Triatominae sont hématophages stricts. Il n'existe pas d'autre insecte vecteur de parasitose humaine qui soit hématophage à tous les stades de développement ainsi que dans les deux sexes. Les Reduviidae prédateurs d'invertébrés peuvent être facultativement hématophages, en particulier ceux qui sont associés à des nids d'oiseaux ou de petits mammifères. On pourrait voir dans cette caractéristique la tendance évolutive qui a conduit à l'apparition d'espèces complètement hématophages.

L'hématophagie stricte se traduit morphologiquement par une trompe caractéristique, fine, capable de rectitude grâce à la présence d'une membrane articulaire entre le deuxième et le troisième segment (LENT & WYGODZINSKY 1979): ce caractère constitue probablement une convergence évolutive.

Quelques rares exceptions à l'hématophagie stricte semblent attester par ailleurs de l'origine probable des Triatominae à partir d'hémiptères prédateurs. Par exemple, les formes larvaires d'*Eratyrus mucronatus* (Triatomini) peuvent se nourrir éventuellement d'autres insectes, tandis que les *Triatoma circummaculata* (Triatomini) adultes peuvent s'alimenter parfois de blattes. On trouve aussi des anticorps anti-blattes dans le contenu intestinal de *T. rubrovaria* (Triatomini). Mis à part ces cas anecdotiques, les Triatominae s'alimentent exclusivement de sang de vertébrés.

Dans l'habitat domestique colonisé par le triatome, la fréquence des repas n'est pas quotidienne (une fois tous les 4 à 9 jours), et l'insecte peut résister au jeûne pendant des mois.

Dans la majorité des cas, il est notable d'observer dans ce comportement l'absence de spécificité d'hôte. Dans la nature, tous les animaux à sang chaud semblent

convenir. En laboratoire, on peut assurer l'élevage de la plupart des Triatominae en les alimentant sur des rongeurs (souris, cobayes), des oiseaux (pigeons, poules) ou d'autres sources, naturelles ou artificielles, de sang. Les petites larves peuvent éventuellement se nourrir sur les stades plus grands gorgés de sang (cannibalisme).

Il y a quelques exceptions apparentes à cette absence de spécificité. Une association assez stricte aux oiseaux est observée par exemple pour les espèces du genre *Psammolestes* (Rhodniini), pour *T. delpontei* et *T. platensis* (Triatomiini). Une association aux rongeurs est observée pour quelques espèces de la tribu Triatomiini: la plupart des espèces du groupe protracta, dans le genre *Triatoma*, et la seule espèce connue du genre *Paratriatoma*, *P. hirsuta*. *T. rubrofasciata* (groupe Rubrofasciata), malgré son caractère exclusivement domestique, est systématiquement associé aux rats: cette dépendance explique sans doute ses migrations hors du continent américain, par voie maritime. Une préférence d'hôte est également observée dans la tribu Cavernicolini (*Cavernicola pilosa*).

#### 4.3.2. Habitat

En règle générale, l'habitat des Triatominae offre des caractéristiques communes de stabilité, de protection climatique et d'accès aisé à la source de sang. Dans la plupart des cas, il s'agit de nids d'oiseaux, de terriers de petits mammifères, de trous d'arbres (chiroptères), de végétaux aux feuilles englobantes (broméliacées). L'habitat de l'homme offre deux avantages: la stabilité et l'abondance de la source de sang. On pourrait ajouter aussi les dimensions plus importantes des structures protectrices. Le milieu domestique représente donc un mieux pour les Triatominae, ce qui explique la tendance qu'ils affichent à envahir, coloniser et occuper l'habitat de l'homme.

Les Triatominae présentent la caractéristique de rechercher le contact du corps avec des éléments de son habitat (thygmotropisme). Par exemple, *T. infestans* se niche dans les plus profondes anfractuosités des murs, ou entre le mur et un cadre, entre les couvertures du lit, entre le matelas et le sommier, etc. Dans ces cachettes, il reste immobile pendant le jour (ataxie), et quitte sa cachette la nuit pour s'alimenter. Dans certains cas, il s'alimente même le jour à la faveur de l'ombre (sur un bébé endormi, obs. pers.).

#### 4.3.3. Dispersion

Chez les Triatominae, il est très important de distinguer deux modes de dispersion, l'un actif, par la marche et le vol, l'autre passif, qui fait usage des déplacements de l'hôte animal.

##### 4.3.3.1. Dispersion active

Quand il est dérangé dans son refuge, un Triatominae en général ne s'envole pas. Soit il s'enfuit, en marchant, à la recherche d'une autre cachette, soit il «fait

le mort». Cette dernière attitude est plus fréquente chez certaines espèces sylvestres, incapables de battre à la course les hémiptères prédateurs qui rôdent toujours aux alentours. Sauf exception, le Triatominae est en effet incapable de s'envoler en réaction à une situation de stress: le vol est l'aboutissement d'une certaine préparation physiologique, qui requiert le jeûne prolongé et un échauffement préalable. Le vol est plus fréquent en périodes chaudes.

L'orientation du vol semble complètement aléatoire, mais pendant le vol l'insecte peut être attiré par une source lumineuse, le conduisant par exemple à l'intérieur d'une maison. Des pièges lumineux tendus pour capturer d'autres insectes recueillent parfois des Triatominae.

La distance de vol connue n'est jamais importante, de l'ordre de quelques centaines de mètres à quelques kilomètres.

#### 4.3.3.2. Dispersion passive

La dispersion passive est peut-être le principal mode migratoire de nombreux Triatominae. Cela s'explique par leur dépendance de plus en plus étroite avec l'hôte. DUJARDIN (1998) a émis l'hypothèse que toute espèce domestique (*T. infestans*, *R. prolixus*, *T. dimidiata*, *T. rubrofasciata*) a connu une expansion migratoire avec l'homme sitôt après son adaptation complète à l'habitat humain. Les territoires très vastes occupés par ces espèces seraient donc conquis de façon récente, ce qui expliquerait leur difficulté à conquérir de nouveaux écotopes, leur vulnérabilité face aux campagnes insecticides (SCHOFIELD & DUJARDIN 1997) et leur manque (relatif) de variabilité génétique (DUJARDIN *et al.* 1998ab, HARRY *et al.* 1992).

Certains Triatominae augmentent les chances d'utiliser l'hôte dans ses déplacements en pondant des œufs gluants qui adhèrent au substrat. On peut imaginer alors que des œufs pondus sur un oiseau peuvent voyager aussi loin que l'oiseau, et fonder des populations sur son trajet de migration. C'est ainsi qu'on a émis l'hypothèse d'une invasion de l'Amérique centrale par *R. Prolixus*: l'insecte aurait voyagé sous forme d'œufs collés au plumage de *Mycteria americana* (GAMBOA 1962). Cette hypothèse séduisante n'explique pas pourquoi, en Amérique centrale, l'espèce semble exclusivement domestique, sans aucun foyer sylvestre connu. DUJARDIN *et al.* (1998c), s'appuyant sur une étude historique de ZELEDON (1996), défendent l'hypothèse d'une colonisation de l'Amérique centrale par le biais des activités humaines.

### 4.4. DYNAMIQUE DES POPULATIONS

#### 4.4.1. Introduction

De la même façon que des individus ont certains traits qui permettent de définir chacun d'entre eux, les populations ont des caractéristiques relatives à

l'abondance, la densité, la croissance, le lieu et le devenir de chacune d'entre elles. Ces caractéristiques sont nécessairement dynamiques, car les populations ne sont pas des entités figées. Quelle que soit la description utilisée pour décrire une population à un moment donné, cette description contiendra une notion implicite de changement.

Traits individuels

Morphologie (qui est-il?)  
Comportement (que fait-il?)  
Physiologie (comment fait-il?)

Traits de populations

Densité (combien d'individus y a-t-il?)  
Reproduction (combien seront-ils?)  
Distribution (où sont les individus?)  
Dispersion (où seront-ils?)

La description analytique d'une population devient particulièrement importante quand il s'agit d'une espèce qu'on veut contrôler. Après tout, un triatome n'est jamais qu'une curiosité académique, mais une population d'entre eux représente un sérieux problème auquel il faut faire face.

#### 4.4.2. Densité des populations

Par densité, on veut dire: combien d'individus dans une unité d'espace. L'analyse implique donc de compter les individus d'une population. D'ordinaire, c'est une tâche impossible, et il faut faire des estimations à partir d'échantillons. Pour les Triatominae, de nombreuses techniques d'échantillonnage ont été étudiées (SCHOFIELD 1978). Aucune d'entre elles n'est idéale, mais on peut obtenir une idée acceptable du nombre d'insectes dans un environnement donné. La technique la plus utilisée est celle dite de «la capture par unité d'effort»: les triatomes sont capturés dans une limite de temps définie, et leur nombre exprimé par exemple en «/homme /heure» (le nombre d'insectes capturés par homme et par heure). Dans les programmes de contrôle, qui ont pour objectif d'éliminer les populations domestiques de triatomes, la présence d'un seul individu dans une maison peut signifier une intervention. Pour s'adapter à cette situation, la technique peut être modifiée comme suit: les maisons sont examinées pendant une heure et l'examen s'arrête dès qu'un individu vivant, un seul, a été trouvé.

#### 4.4.3. Reproduction

Par reproduction, on comprend ici «combien d'individus y aura-t-il dans une population donnée après un laps de temps défini?». Comme ce temps est bien souvent la durée moyenne d'une génération de l'espèce considérée, la question peut devenir: «quelle sera le changement de densité de telle ou telle population de génération en génération?». La réponse numérique à cette dernière question reçoit le symbole  $R_0$ .

La reproduction d'une population est l'effet de deux processus: la naissance ( $b$ , pour *birth*) et la mort ( $d$ , pour *death*). La natalité et la mortalité. Si on nomme  $r$  le taux d'accroissement d'une population,

$$r = b - d$$

Puisque ces processus sont dépendants de chaque individu (chacun a une probabilité différente de mourir ou de donner naissance à un autre individu), le nombre d'individus est important à considérer pour mesurer la reproduction d'une population.

En moyenne, chaque individu donnera naissance à un nombre donné de nouveaux individus. Par exemple, si chaque femelle donne, disons, deux filles, que chacune des filles donne naissance à deux filles et ainsi de suite, la progression sera du type 1 - 2 - 4 - 8 -, etc. En d'autres mots, la croissance de la population sera de forme géométrique (exponentielle, 1 - 2<sup>1</sup> - 2<sup>2</sup> - 2<sup>3</sup> - etc., voir encadré 2).

Le changement du nombre d'individus (N) dans un laps de temps t, à savoir rN (voir r ci-dessus, le taux d'accroissement) peut être décrit simplement comme suit:

$$rN = dN / dt$$

Cependant, dans un monde fini, une population ne peut pas croître à l'infini. Dans toutes les populations naturelles, il y aura une limite à la croissance. Cette limite peut être assimilée à la capacité maximale de l'environnement pour cette population. Cette limite, cette capacité maximale, reçoit le symbole K.

Le modèle mathématique qui inclut rN et K doit donc pouvoir modifier rN à mesure que sa valeur s'approche de K. L'équation de la croissance d'une population devient alors:

$$dN / dt = rN [ (K - N)/K ]$$

A présent, le taux d'accroissement d'une population est dépendant de la densité des individus (relativement à K) plutôt que de leur nombre absolu. La croissance d'une population est un concept densito-dépendant.

La nature de la densito-dépendance chez les *Triatominae* est un domaine important des recherches puisque l'effet des traitements insecticides est de modifier la densité des populations, et par conséquent le taux d'accroissement des populations résiduelles.

#### 4.4.4. Densito-dépendance des populations de *Triatominae*

Des études sur des maisons infestées par *T. infestans* au Brésil entre 1976 et 1978 ont montré qu'en moyenne, il n'y avait pas de changement dans la densité des populations d'une année à l'autre (SCHOFIELD 1980a). Il y avait en fait oscillation de ces populations autour d'une moyenne constante: en janvier 1978, on pouvait trouver le même nombre de spécimens adultes, collectés dans une vingtaine de maisons, qu'au même mois de l'année précédente. Pourquoi ces populations n'allaient-elles pas en s'accroissant? Pourquoi puisque des expériences de laboratoire avaient déjà montré que les populations de *T. infestans* avaient la faculté de croître d'un facteur 25 d'une génération à l'autre (RABINOVICH 1972)?

La recherche d'un «facteur limitant» en conditions naturelles a donc été entreprise. Était-ce l'espace disponible dans les maisons qui limitait au Brésil les populations de *T. infestans*? Existait-il un effet modérateur de facteurs externes tels que la température, la présence de prédateurs, etc.? Était-ce la disponibilité en sang?

L'espace était déjà considéré comme facteur limitant par GOMEZ-NUNEZ (1965). En effet, il semble n'y avoir que peu d'endroits favorables dans une maison pour offrir des conditions idéales de croissance (près du lit par exemple). On peut imaginer qu'une fois occupés tous les refuges qu'offre une maison aux triatomes, ceux qui se retrouvent hors des refuges seront capturés par des prédateurs (les poules par exemple) et exposés à toutes sortes de risques mortels. Cette hypothèse a été testée par une expérimentation directe dans une maison où la densité de *T. infestans* avait été estimée auparavant. Pendant une année, des échantillonnages mensuels avaient permis de connaître la densité des triatomes. La moitié de la maison a ensuite été traitée en bouchant toutes les fissures des murs, et les échantillonnages de *T. infestans* se sont poursuivis pendant six mois encore. Si l'espace était un facteur limitant, on pouvait s'attendre à une baisse de la densité, et même prédire l'ampleur de la réduction (50 %). En fait, de mois en mois, aucune réduction notable n'a pu être mise en évidence. La maison fut ensuite entièrement traitée, et la densité baissa alors jusqu'à des seuils indécelables.

Cette expérience suggère que l'espace, sauf conditions extrêmes, n'est pas un facteur limitant. Les tables de mortalité (encadré 1) de *T. infestans* ont alors été examinées à la recherche de facteurs limitants «candidats», capables de réduire le taux d'accroissement de 25 (sa valeur possible en laboratoire) à 1 (sa valeur en conditions naturelles). Cette analyse a montré qu'un léger retard dans le passage d'un stade de développement à un autre, c'est-à-dire un léger allongement du temps de génération de l'œuf à l'adulte pouvait réduire considérablement le taux d'accroissement de la population, et que ce qui pouvait provoquer cet allongement n'était autre que la réduction d'approvisionnement en sang (SCHOFIELD 1980a). On observait aussi que la réduction d'apports en sang avait l'effet de diminuer le nombre d'œufs pondus par une femelle. L'hypothèse devint donc la suivante: la densité-régulation serait l'effet d'une compétition intraspécifique pour l'accès au sang, son entravement provoquant une baisse de la fécondité et retardant le taux de développement des stades préimaginaux (SCHOFIELD 1980b).

Les observations de terrain allaient en faveur de cette hypothèse: en général, la densité apparente des *T. infestans* dans les maisons est corrélée au nombre d'occupants humains et d'animaux domestiques présents dans la maison (PIESMAN *et al.* 1983). Parallèlement, des expériences de laboratoire étudiant des populations de densités différentes nourries sur souris (SCHOFIELD 1982) et des études de terrain utilisant des poulaillers expérimentaux (GORLA & SCHOFIELD 1985, 1989) confirmaient que le développement des populations de *T. infestans* dépendaient de la disponibilité d'hôtes. Un effet additionnel était alors observé:

la probabilité de dispersion par le vol était aussi corrélée à la disponibilité en sang. Moins de sang, plus de vols, plus de dispersion. Ainsi, un autre facteur de régulation de la densité d'une population, la dispersion des individus, dépendait aussi de l'apport nutritionnel.

Néanmoins, certains aspects restaient peu clairs. Après tout, chaque personne dans une maison contient plus de sang qu'il n'en faut pour nourrir une population de triatomes: pourquoi alors était-ce le nombre de personnes qui régulaient le nombre de *T. infestans*? Il fallait donc définir plus précisément le concept de disponibilité en sang. Ce sont des expériences de laboratoire qui fournirent la réponse, en montrant que l'irritabilité de l'hôte allait croissant avec le nombre de triatomes se nourrissant sur lui (WIER-LOPEZ 1982, SCHOFIELD *et al.* 1986). De plus, il était montré que la probabilité pour chaque insecte de se nourrir à satiété était une fonction de l'irritabilité de l'hôte.

Dans les travaux ultérieurs, la théorie générale de la régulation densito-dépendante des populations de *T. infestans* a été testée et vérifiée. Des corollaires commencent à faire l'objet de nouvelles recherches.

D'un point de vue finaliste, puisque l'irritation de l'hôte est une limitation sérieuse de l'accès au sang, il serait avantageux pour le triatome de provoquer le moins d'irritation possible. L'irritation de l'hôte dépend de deux facteurs: (1) la taille des parties buccales insérées dans les téguments lors de la prise de nourriture (une plus grande taille augmente la probabilité de contact avec des régions nerveuses), et (2) la composition plus ou moins irritante de la salive du triatome. En fait, les pièces buccales en action dans la prise de sang sont très fines, leur ouverture est de 10 microns, de quoi faire passer un seul globule rouge à la fois. Cela signifie qu'il faut des anticoagulants très puissants pour empêcher l'obturation d'un canal aussi fin, et néanmoins une salive peu apte à provoquer des réactions allergiques. Il semble bien aujourd'hui que tous les Triatominae ne soient pas égaux à cet égard. Tous ne sont pas capables d'éviter des réactions importantes de l'hôte, et ceux qui en sont capables sont en général les espèces capables de «déplacer» les autres en cas de compétition interspécifique. De sorte que la valeur de K, la densité maximum de triatomes supportée par les hôtes dans un environnement donné, dépend de l'espèce impliquée.

L'analyse de la composition salivaire dans différentes espèces et de ses effets sur différents hôtes est donc devenue un domaine important des recherches sur les Triatominae.

#### 4.4.5. Stratégies démographiques

De même que des caractéristiques morphologiques peuvent avoir un substrat génétique, les caractéristiques observées au niveau de la population, comme le taux d'accroissement par exemple, peuvent résulter en partie d'une composition génétique particulière. Certes, la dynamique des populations reflète des adaptations environnementales, mais on peut raisonner cette affirmation en termes de sélection: l'environnement sélectionne des traits de populations qui ont un substrat

génétique, et les populations de ce fait divergent génétiquement de celles qui sont sous la pression d'un autre environnement. Selon MARGALEF (1958), de telles divergences seraient particulièrement apparentes entre espèces exploitant les unes un milieu instable, temporaire, les autres un milieu stable, définitif. Ces idées ont été redéfinies et formalisées par MACARTHUR & WILSON (1967) qui ont inventé les termes de «r-sélection» pour les premières (espèces de milieu instable) et «K-sélection» pour les secondes (milieu stable). Ces concepts font à présent partie du vocabulaire courant (voir encadrés 3 et 4).

Dans un environnement donné, les stratégies «r» recherchent l'exploitation maximale des ressources disponibles (encadré 3), tandis que les stratégies «K» optimisent l'efficacité d'utilisation des ressources (encadré 4). En général, des stratégies «r» se caractérisent par une natalité élevée et un temps de génération court, tandis que c'est l'inverse pour des stratégies «K», qui présentent par ailleurs une moindre capacité de dispersion (PIANKA 1970, 1972). En ce qui concerne les arthropodes d'importance médicale, on comprend intuitivement qu'il est plus difficile de contrôler des moustiques adaptés à des conditions changeantes (stratégies «r») que des Triatominae domestiques adaptés à un milieu stable, c'est-à-dire peu adaptés à des changements brusques (stratégies «K»). Des moustiques tels qu'*Anopheles gambiae* ou *Culex quinquefasciatus* peuvent multiplier la taille de leurs populations par 60-70 en une seule génération (30-45 jours). Leurs populations sont donc capables de se restaurer rapidement même après une mortalité catastrophique orchestrée par exemple par un programme bien fait de désinsectisation. Par contre, les Triatominae tels que *T. infestans* nécessitent de 180 à 220 jours pour compléter une génération, pendant laquelle le nombre d'individus n'augmentera que de 10 à 30 fois dans les meilleures conditions. Un seul moustique femelle peut générer une famille d'un milliard d'individus après un an; dans le même temps, un *T. infestans* femelle ne produira probablement pas 1000 «petits-enfants».

Une des conséquences du formidable taux d'accroissement des stratégies «r» que sont les moustiques est de dépasser la capacité d'accueil de l'environnement (K). Dès que les ressources s'épuisent, la population chute de façon drastique. Dès que reviennent quelques ressources, la population se rétablit vite. De telles oscillations de taille d'une population sont nettement moins probables pour des stratégies «K» qui s'autorégulent selon la capacité offerte par l'environnement.

Cela retentit aussi sur l'évolution de tels organismes. Les stratégies «r» produisent de très nombreux descendants qui se dispersent et sont soumis à différentes pressions environnementales, ce qui augmente la probabilité de sélectionner certains nouveaux attributs. Les stratégies «K» tendent vers la fixation des génotypes les plus adaptés à l'environnement dans lequel ils se développent, et qu'ils n'ont pas tendance à quitter. RABINOVICH (1974) en conclut que les stratégies «r» sont à même de produire des populations capables de s'adapter, le cas échéant, à un environnement stable, tandis que l'inverse, des stratégies «K»

s'adaptant à des conditions changeantes, est moins probable. L'évolution démographique peut être envisagée comme le passage progressif d'une stratégie «r» à une stratégie «K», mais à mesure que la stratégie «K» se développe, cette évolution devient de plus en plus irréversible.

L'extinction serait donc le destin naturel des stratégies «K» si l'environnement est bouleversé. Mais il ne faut pas confondre cette fragilité avec une influence prépondérante de l'environnement sur les populations de Triatominae. On voit au contraire que, si la quantité de sang disponible ne change pas, des mortalités même catastrophiques dans une population (prédateurs, insecticides, etc.) n'altèrent pas sa stabilité. On peut éliminer en laboratoire la moitié des œufs, ou beaucoup plus: le nombre d'adultes sera restauré en une génération. En effet, la mortalité réduira la compétition interne pour la même quantité de sang: chaque larve s'alimentera mieux, les mues se feront plus rapidement, et chaque femelle éclore prenant plus de sang, pondra plus d'œufs. Tout se passe comme si, en cas d'alarme, la population s'empressait de produire des femelles plus fécondes.

Alors, que se passe-t-il si l'on réduit la quantité de sang? On observe chez *T. infestans* que la diminution de la quantité de sang réduit parallèlement la production d'œufs, mais il ne semble pas exister de seuil minimum décelable en dessous duquel la femelle ne pondrait pas. De façon imagée, chaque milligramme de sang correspond à un œuf, donc chaque milligramme est bon à prendre. La situation est toute différente chez les moustiques (*Aedes aegypti*, SCHOFIELD 1991). Ces derniers (femelles) nécessitent une certaine dose pour permettre la maturation des œufs, dose sous laquelle l'oviposition ne deviendra plus possible. Cela explique l'acharnement du moustique à venir et revenir sur l'hôte pour satisfaire cette nécessité, et la discrétion du triatome qui n'insiste pas si le repas a été interrompu.

## ENCADRE 1

### Tables de mortalité

Certaines caractéristiques d'une population d'insectes, comme la mortalité à chaque stade, ou le nombre de descendants produits par une femelle, etc. sont importantes à connaître pour comprendre comment l'insecte réagira à des changements de milieu. Ces caractéristiques, ou «statistiques vitales» d'un organisme, peuvent être résumées en un petit nombre de paramètres consignés dans des «tables de mortalité». Ces dernières représentent une manière simple de décrire l'histoire de la vie d'un organisme. Elles regroupent toute une série de données concernant la mortalité et la natalité, qui sont alors utilisées pour faire des prédictions sur les taux d'accroissement de la population, les causes de mortalité, l'espérance de vie, etc.

On distingue les tables «horizontales», constituées à partir d'une cohorte suivie jusqu'à la mort des individus, et les tables «verticales» qui décrivent la structure d'une population qui a été examinée une seule fois.

La description des individus peut se baser sur l'identification des stades, ou sur l'âge réel des individus. Pour les Triatominae, on utilise en général des tables basées sur l'identification des stades de développement. Si la mortalité est comptée à chaque stade, on peut estimer le nombre d'adultes qui seraient obtenus, par exemple, à partir de 1000 œufs. On peut alors estimer quelle sera la proportion de femelles, et le nombre d'œufs qu'on peut en attendre à la génération suivante. Ce nombre d'œufs (deuxième génération) divisé par 1000 (notre base d'estimation au départ) représente le taux net d'accroissement de la population (**R<sub>0</sub>**).

La constitution de tables de survie chez les triatomes est relativement aisée, puisque tous les stades de ces insectes sont faciles à élever en laboratoire. Par exemple, il est simple d'estimer la mortalité à chaque stade en comptant les morts et les exuvies, lesquelles représentent les individus de ce stade ayant mués, donc survivants.

ENCADRE 2

**Croissance exponentielle et croissance «logistique»**

Sur les paramètres d'une «table de mortalité», la moitié environ se réfère au taux d'accroissement de la population. C'est en effet le paramètre essentiel qui décrit la dynamique d'une population.

Le taux net d'accroissement de la population (**Ro**) est simple à estimer: c'est la fraction du nombre d'individus d'une génération donnée sur le nombre d'individus de la génération précédente. On l'estime en général sur le nombre d'œufs. Si **Ro** > 1, la population est en croissance, si **Ro** = 1, la population est dite stable, et si **Ro** est plus petit que 1, la population est en décroissance. En épidémiologie, **Ro** est le nombre de nouveaux cas à partir d'un premier cas: l'épidémie se répand à **Ro** > 1, l'épidémie se «stabilise» à **Ro** = 1, et décline à **Ro** < 1.

**Croissance exponentielle**

Si la population croît de manière exponentielle, le nombre d'individus (**N**) change avec le temps (**t**) selon la formule  $dN/dt = rN$

**Croissance «logistique»**

Si la croissance de la population est limitée par sa capacité (**K**) à peupler un environnement donné, de telle façon que cet environnement ne supportera pas plus de **K** individus, une approximation plus réaliste de la croissance de la population sera donnée par la formule  $dN/dt = rN [ (K - N) / K ]$  (voir texte).

C'est à partir de cette formule que les termes de stratégie «**r**» et stratégie «**K**» ont été forgés (MACARTHUR & WILSON 1967, voir texte).

### ENCADRE 3

#### Stratégie «r»

Il s'agit de la «stratégie» qui consiste à maximiser le taux d'accroissement. On peut penser aux bactéries, aux protozoaires, et, dans le monde des insectes, aux moustiques.

Les caractéristiques d'une espèce dotée d'une telle stratégie sont bien souvent les suivantes: organismes de petite taille (une même biomasse comprendra plus d'individus), temps de génération très courts, haute fécondité, haute mortalité, grande capacité de dispersion surtout en cas de fortes densités des populations.

Etant donné l'importance du taux d'accroissement de la population, différentes stratégies reproductives peuvent être adoptées (reproduction sexuée, parthénogenèse, hermaphrodisme, etc.).

L'espèce dotée d'une telle stratégie est plus apte à coloniser de nouveaux milieux, souvent temporaires d'ailleurs, et n'a donc pas tendance à s'établir dans un milieu préférentiel duquel elle ne sortirait pas ou le moins possible.

Chaque milieu colonisé est exploité le plus rapidement possible, avant que des espèces concurrentes ou des prédateurs ne viennent gêner son occupation. Les espèces à stratégie «r» sont en effet de mauvais compétiteurs et peuvent être rapidement déplacées d'un environnement par une espèce mieux adaptée. Par ailleurs, elles n'opposent aux prédateurs que des taux élevés de fécondités, un degré élevé de synchronisation des générations et une grande mobilité. D'une certaine façon, une partie de leur descendance est sacrifiée pour satisfaire les prédateurs, l'autre garde des possibilités de leur échapper, quitte à coloniser un nouveau milieu.

Dans de telles espèces, la colonisation de nouveaux milieux, mais aussi l'extinction de certaines populations, est fréquente.

## ENCADRE 4

### Stratégie «K»

Tout au contraire des espèces à stratégie «r» (voir encadré 3, voir aussi le texte), les espèces à stratégie «K» requièrent un milieu stable, dans lequel elles recherchent un équilibre au taux maximum d'occupation du milieu (K).

Des exemples chez les parasites: les schistosomes, chez les vertébrés: l'homme, l'éléphant, la baleine. Chez les insectes d'importance médicale: la mouche Tsé-Tsé dans une certaine mesure, surtout les Triatominae.

Le temps de génération est long et le taux d'accroissement ( $r$ ) généralement bas. Pour réduire leur taux de mortalité, ces espèces investissent dans de nombreux mécanismes de défense (épines, grande taille, production d'acides, etc.). Elles investissent aussi davantage d'énergie dans chaque descendant, plutôt que dans le nombre de descendants.

Ce sont des espèces capables de compétition interspécifique, laquelle sélectionnera souvent les individus de plus grande taille. En cas de perturbation du milieu, elles cherchent à retrouver le plus rapidement le nouvel équilibre pour restaurer leur compétitivité. Cette réaction passe généralement par une augmentation temporaire de la fécondité et une réduction des périodes de maturation des stades juvéniles.

Mais cette réaction peut être compromise si la perturbation a été trop importante, et, incapable de changer de milieu (en s'adaptant, ou en migrant), la population s'éteint.

## 5. Capacité vectorielle

En dehors de la possibilité de s'infecter par une transfusion de sang, par voie congénitale ou par accident (de laboratoire), le risque pour l'homme de contracter la maladie de Chagas dépend directement de la présence des Triatominae dans sa maison. L'un des meilleurs indices de ce risque est apporté par le dénombrement et l'examen de Triatominae présents dans la maison, et se rapporte au nombre d'habitants par maison (Catalá *et al.* 1997). Nous passerons ici en revue certains critères de la capacité vectorielle des Triatominae tels qu'ils apparaissent fréquemment dans la littérature, surtout pour en souligner la valeur très relative et pour rappeler une fois encore la condition sine qua non de la capacité vectorielle: la «domesticité» du triatome.

### 5.1. ADAPTATION AU PARASITE

Les travaux sur l'adaptation entre le parasite et l'insecte concluent tous à la meilleure adaptation entre souche locale du parasite et vecteur local correspondant. Toutefois, il s'agit de nuances (différences dans la concentration des trypanostigotes présents dans les déjections). L'adaptation entre le parasite et l'insecte est un sujet de recherche d'une grande importance biologique, mais ce n'est pas un critère crucial de la capacité vectorielle des Triatominae. Il suffit pour s'en convaincre de constater que le parasite qui est responsable de la maladie de Chagas sur tout un continent est transmis par des espèces différentes, des genres différents et des tribus différentes. Il peut même accomplir son cycle dans la mouche domestique (DIAZ-UNGRIA 1966).

### 5.2. HEMATOPHAGIE

L'hématophagie est un caractère indispensable pour faire d'un insecte un vecteur significatif. Chez les Triatominae, il ne faut pas comprendre par là que l'hématophagie est indispensable au mécanisme de transmission du parasite. *T. cruzi* n'est pas présent dans la trompe (rostre) ou les glandes salivaires (sauf cas exceptionnels), mais dans l'intestin de l'insecte. Ce n'est que si les déjections infectées de l'insecte entrent en contact avec la peau ou une muqueuse de l'hôte que le risque de transmission existe. Le parasite pénètre activement la muqueuse (la conjonctive de l'oeil par exemple) et peut pénétrer la peau également si une lésion lui facilite le passage (comme la lésion de la piqûre elle-même, ou les micro-lésions provoquées par le grattage).

L'hématophagie est cependant un caractère indispensable au rôle vectoriel parce qu'elle oblige à un contact fréquent et prolongé entre l'insecte et l'hôte («domestication»).

Par exemple, la mouche domestique peut permettre aussi le développement de *T. cruzi* dans son intestin (DIAZ-UNGRIA 1966), ou éventuellement transporter sur les aliments des matières souillées par le parasite (excréments de triatomes); elle ne joue cependant aucun rôle important dans la transmission. La raison en est simple: le parasite, éventuellement présent dans l'intestin de la mouche, n'entre pas en contact avec l'homme, car la mouche, qui ne s'alimente pas sur l'homme, dépose en général ses déjections ailleurs. Les punaises de lit sont hématophages, les tiques sont hématophages, et permettent éventuellement, les unes et les autres, le développement complet du parasite dans leur intestin. Ces arthropodes ne jouent pas un rôle significatif dans la transmission de *T. cruzi* pour les mêmes raisons: le parasite reste dans l'intestin ou n'entre pas en contact avec l'homme, car ces arthropodes ont quitté l'hôte avant de déposer leurs déjections.

L'hématophagie est donc un critère important parce qu'il signifie un contact entre l'insecte et l'homme, et donc la possibilité du contact entre les déjections de l'insecte et la peau, ou la muqueuse. On comprend alors que le délai entre la prise de sang et la défécation est un paramètre biologique important de la capacité vectorielle.

De nombreuses études ont montré que ce délai varie avec l'espèce, le sexe ou le stade larvaire de l'insecte (ZELEDON 1974). Parmi les espèces qui sont «performantes», c'est-à-dire pour lesquelles ce délai est très court, on observe qu'il s'agit d'un caractère densito-dépendant. En cas de fortes densités, il y a compétition entre les insectes pour s'alimenter sur le même hôte, et ce dernier, par son comportement (ou les réactions allergiques de la peau), fait fuir l'insecte (SCHOFIELD *et al.* 1986). De la sorte, tous les insectes n'achèvent pas la prise de sang. L'insecte quitte l'hôte et dépose ailleurs ses déjections, ou alors ne défèque pas (une quantité incomplète de sang dans l'intestin n'engendre pas le réflexe de défécation).

Dans les maisons très infestées on voit sur les murs des coulées de déjections de triatomes. Il s'agit de ceux des insectes dont le repas a été interrompu, qui ont quitté l'hôte et déposé leurs déjections sur le trajet qui les conduit à leurs refuges à l'intérieur des murs ou dans le plafond. Ces traînées de déjections séchées sont l'un des critères qui orientent les captures en milieu domestique.

### 5.3. CAPACITE VECTORIELLE ET STRATEGIES DE LUTTE

Cette densito-dépendance du délai entre la prise de sang et la défécation a une conséquence très importante dans le choix des stratégies de lutte les plus appropriées.

Elle justifie en effet l'objectif radical des campagnes de lutte contre les triatomes, qui est d'éliminer complètement la présence de l'insecte dans les

structures domestiques. Seul le traitement insecticide y parvient. L'amélioration de l'habitat, l'usage de prédateurs (lutte biologique) ou toute autre technique qui aurait pour effet une simple baisse de la densité, et non l'élimination complète des individus, pourrait avoir pour effet de rendre chaque insecte survivant un meilleur vecteur.

#### 5.4. DOMESTICITE

La «domesticité» de l'insecte, c'est-à-dire son degré d'adaptation à l'homme et à l'environnement domestique, est un critère extrinsèque, mais crucial, de la capacité vectorielle d'un Triatominae.

La grande majorité des espèces de Triatominae vient exclusivement dans des habitats «sylvestres», associés à différents animaux sauvages. Généralement, les espèces du genre *Rhodnius* sont arboricoles, associées aux oiseaux et aux petits mammifères et reptiles qui se réfugient dans les arbres, tandis que les espèces de *Panstrongylus* sont associées à des animaux de terrier (rongeurs, marsupiaux, tatous, etc.). Le genre *Triatoma*, beaucoup plus vaste, regroupe des espèces partageant différents types d'habitat.

Moins de 5% des espèces de Triatominae présentent une adaptation à l'habitat humain plus ou moins avancée. Dans ce processus d'adaptation, on reconnaît des étapes qui vont de l'invasion accidentelle d'un domicile par un spécimen adulte, généralement mâle d'ailleurs, jusqu'à la présence intradomiciliaire de colonies très abondantes. Au sommet de la réussite se trouvent les espèces qui se sont coupées de leurs foyers sylvestres originels, pour accompagner l'homme dans ses migrations. *T. infestans* est le modèle de l'espèce domestique sur tout son territoire, excepté un ou plusieurs foyers en Bolivie centrale (TORRICO 1946, DUJARDIN *et al.* 1987, Bermudez 1993), tandis que *R. prolixus* en est un autre exemple, en particulier en Amérique centrale et en Colombie où des foyers sylvestres semblent absents (DUJARDIN *et al.* 1998b, CHAVEZ *et al.* 1999).

Le fait que moins de 5% des Triatominae soient bien adaptés au milieu domestique indique qu'il ne s'agit pas d'un processus facile et que l'adaptation complète à l'habitat humain n'est pas un événement fréquent. Beaucoup de rapports font l'équation «présence de larves = domestication complète». Les étapes qui conduisent à une domestication complète sont certainement moins simples, on pourrait les présenter de la façon suivante:

##### 5.4.1. Intrusion

De nombreuses espèces sylvestres ont été signalées dans l'habitat de l'homme, attirées par la lumière ou entraînées par leur hôte animal, comme par exemple des marsupiaux s'approchant de l'habitat, voire constituant leur nid à proximité. Certaines espèces nouvelles ont été capturées uniquement en milieu

domestique, et leur biologie est encore complètement inconnue (cf. p.e. *T. jurbergi*).

Les vecteurs «potentiels» (cf. 1.1. et 5.5.) désignent ces espèces de Triatominae attirées par l'habitat.

#### 5.4.2. Domiciliation

Le critère principal d'une domiciliation est la présence d'adultes et de larves dans les maisons, ou dans les structures péri-domiciliaires, signifiant l'établissement et le développement du cycle complet de l'insecte en milieu domestique. Les colonies sont généralement peu abondantes et représentent une tentative d'adaptation au milieu domestique. Une domiciliation a été décrite pour certaines espèces comme *R. stali* dans l'Alto Beni bolivien, *R. pallescens* dans le nord de la Colombie, *T. sordida*, *E. mucronatus* et *P. rufotuberculatus* en Bolivie (Département de La Paz), etc. (NOIREAU *et al.* 1994, DUJARDIN *et al.* 1998). Ces tentatives ne signifient pas nécessairement une domestication réussie et permanente. Par exemple, la région du nord de la Colombie, où des populations domestiques de *R. pallescens* avaient été signalées il y a quelques années, se trouve aujourd'hui indemne de populations domestiques sans aucune intervention spécifique (Moreno, comm. pers.).

Les espèces qui se domicilient, sans être encore des espèces domestiques («vecteurs confirmés» pour la plupart), seraient à classer parmi les «candidats vecteurs» plutôt que parmi les «vecteurs secondaires» (voir point 5.5.).

#### 5.4.3. Domestication

Le critère d'une domestication est le même que celui d'une domiciliation, à savoir la présence du cycle complet de l'insecte dans les structures domestiques. Mais à ce critère s'ajoute la même observation faite dans plusieurs maisons de la même localité, dans plusieurs localités de la même région, et dans plusieurs régions. En d'autres mots, une domestication serait une domiciliation observée de proche en proche sur un territoire assez vaste, suggérant que l'insecte domestique a été transporté par l'homme.

Pour confirmer une domestication vraie, la distribution des foyers domiciliaires devrait pouvoir être expliquée par les déplacements de l'homme, parce qu'un transport passif dû aux activités humaines indique une association étroite et durable avec l'homme.

Dans très peu de cas, la domiciliation a pu aboutir à une domestication réussie, permanente (*T. infestans*, *R. prolixus*, *T. dimidiata*, *T. brasiliensis*, *T. barberi*, *T. rubrofasciata*, etc.). Elle s'est toujours accompagnée d'une dispersion géographique significative (DUJARDIN 1998).

Les vecteurs «principaux» et «secondaires» (voir ci-dessous), sauf *T. rubrofasciata* (voir 3.3.9.), appartiennent à cette catégorie.

Citons le cas particulier d'une espèce domestique, *Panstrongylus megistus*, qui a été déplacée de la maison par une autre espèce plus performante qu'elle en milieu domestique, *T. infestans*.

#### 5.5. EXTENSION GEOGRAPHIQUE, OU VECTEURS «PRINCIPAUX» ET «SECONDAIRES»

Nous avons vu dans l'avant-propos qu'il est d'usage de parler de vecteurs «potentiels» (la majorité, voire l'ensemble des Triatominae) et de «candidats» vecteurs (en général les espèces dites «péridomestiques», celles qui se «domicilient» dans le sens décrit ci-dessus) et de vecteurs «confirmés». Une autre terminologie fréquemment rencontrée parle de «vecteurs principaux» et «vecteurs secondaires». Dans les deux cas, il s'agit de vecteurs significatifs («confirmés»): ils sont très bien adaptés à l'homme et jouent un rôle actif dans la transmission. La différence réside seulement dans l'ampleur de leur extension territoriale. L'importance que l'on donne à un vecteur confirmé dépend donc de l'échelle géographique considérée.

Dans toute l'Amérique latine, les vecteurs «principaux» sont au nombre de trois:

- *Triatoma infestans*, qui occupe les sept pays au sud du bassin amazonien;
- *Rhodnius prolixus* ensuite, rencontré au Mexique (jusqu'à une date récente), en Amérique centrale (sauf Panama) et dans la plupart des pays au nord du bassin amazonien;
- *Triatoma dimidiata*, qui s'étend le long de la côte pacifique du Mexique au Nord-Pérou. Notons que dans les pays où *R. prolixus* et *T. dimidiata* coexistent, le vecteur le plus important est en général *R. prolixus*: il est plus abondant, forme des colonies intradomiciliaires plus denses, etc. Mais dans chaque pays d'Amérique latine, des situations particulières sont rencontrées, susceptible de changer encore en fonction des progrès de la lutte antivectorielle ou des laisser-aller de la vigilance entomologique.

*T. infestans*, de par son extension géographique sur tout le territoire du Cône Sud, excepté les régions amazoniennes, était le vecteur principal au Brésil il y a quelques années, tandis que *T. brasiliensis*, vecteur très actif et développant d'abondantes colonies intradomiciliaires, était considéré comme vecteur secondaire car limité au nord-est du Brésil. Aujourd'hui, après le succès de la campagne contre *T. infestans* au Brésil, *T. brasiliensis* est devenu, logiquement, le vecteur principal dans ce pays.

En Uruguay, en Argentine, au Chili, au Paraguay et en Bolivie, les espèces autres que *T. infestans* ne sont pas des vecteurs secondaires, mais plutôt des «candidats» vecteurs. Aucun d'entre eux ne joue, même localement, un rôle actif dans la transmission à l'homme, mais dans certaines zones limitées, ils sont engagés dans un processus d'adaptation à l'habitat de l'homme: il s'agit de *T. rubrovaria*

en Uruguay, *T. guasayana* en Argentine, *M. spinolai* au Chili, *T. sordida*, *P. rufotuberculatus* et *R. stali* en Bolivie.

Au Pérou, on rencontre une grande diversité d'espèces susceptibles de jouer un rôle dans la transmission du parasite. Au sud du pays règne *T. infestans*, encore lui, probablement importé depuis la Bolivie ou le Chili. C'est le foyer le plus important de la maladie de Chagas au Pérou. Dans le nord du pays, où les foyers de la maladie de Chagas sont décrits sur la base de quelques cas humains, plusieurs espèces sont incriminées. Elles sont à ranger actuellement parmi des «candidats» vecteurs, faute d'information: *R. ecuadoriensis*, *P. chinai*, *P. herreri*.

En Equateur, *T. dimidiata* est probablement le vecteur principal, en particulier dans les régions périurbaines, tandis que *R. ecuadoriensis*, espèce de palmier, est domiciliée dans le sud du pays où elle est peut-être déjà un vecteur secondaire.

Au nord de l'Equateur et du Brésil, on entre dans les territoires privilégiés de *R. prolixus*.

Au Venezuela, c'est le vecteur principal, mais des vecteurs secondaires sont reconnus, comme *T. maculata* par exemple. La capacité de cette dernière à former des colonies denses intradomiciliaires resterait cependant moins bonne que celle d'un *R. prolixus*.

En Colombie, le vecteur principal est également *R. prolixus* et, avec *T. dimidiata*, la seule espèce constituant peut-être un vecteur secondaire est limitée au nord du pays, à la frontière avec le Panama: il s'agit de *R. pallescens*. C'est une espèce de palmier rencontrée sur une grande partie du territoire de la Colombie. Elle est aussi signalée au Surinam et à Panama. Dans cette région du nord de la Colombie, qui déborde aussi sur le Panama, *R. pallescens* tendrait à s'adapter au domicile.

Au Panama, *R. pallescens* serait le seul vecteur de la maladie de Chagas.

Par ailleurs, les pays d'Amérique centrale sont occupés par *R. prolixus*, à l'exception curieuse du Panama. Dans toutes les situations, *R. prolixus* en Amérique centrale semble être exclusivement domestique, contrairement à ce qu'on en connaît au Venezuela. Dans ces régions, *T. dimidiata* représente toujours l'espèce secondaire.

Au Mexique, *R. prolixus* semble avoir disparu des régions où il avait été signalé auparavant. Il est toutefois encore rencontré dans certains foyers (Ramsey, comm. pers.). Plusieurs vecteurs se disputent le rôle de vecteur principal, dont *T. barberi*, *T. dimidiata* et *T. pallidipennis*. D'autres espèces souvent citées du complexe phyllosoma seraient plutôt à classer parmi les «candidats» vecteurs, de même que *Dipetalogaster maxima*.

## 6. Génétique des Triatominae

### 6.1. INTRODUCTION

La sous-famille des Triatominae, bien que de taille modeste, soulève de nombreuses questions.

Les prédateurs sont-ils les ancêtres des Triatominae? Cette sous-famille est-elle un groupe monophylétique dérivant d'un prédateur qui se serait adapté à l'hématophagie stricte? S'agit-il d'un assemblage polyphylétique basé sur des caractères morphologiques soumis à une convergence évolutive (l'hématophagie)?

Les espèces asiatiques sont-elles natives d'Orient, ou bien ont-elles été introduites à partir du Nouveau Monde?

L'adaptation complète d'un Triatominae au milieu domestique en fait presque toujours un vecteur de la maladie de Chagas (l'exception est *T. rubrofasciata*). Des tentatives de domiciliation sont décrites dans toutes les tribus des Triatominae, à l'exception des Alberproseniini et des Cavernicolini. Ce trait comportemental si important épidémiologiquement a-t-il un substrat génétique ou ne dépend-il que de facteurs environnementaux? Qu'en est-il des espèces asiatiques (*Linshcosteus*, et complexe *rubrofasciata*): affichent-elles la même tendance à envahir l'habitat?

Pourquoi certaines espèces morphologiquement bien différenciées ne présentent-elles pas de différences génétiques significatives? Pourquoi les espèces jumelles, fréquentes dans d'autres groupes, semblent-elles rares chez les Triatominae?

Quelle a été l'histoire évolutive des grands vecteurs actuels? *T. infestans*, *R. prolixus* et *T. dimidiata* (et *P. megistus*) sont-elles des espèces dispersées par l'homme hors de leurs limites écologiques initiales? Leur adaptation à l'homme est-elle un événement unique dans leur histoire évolutive ou s'est-elle reproduite plusieurs fois? Sont-elles complètement séparées de leurs écotopes sylvestres d'origine ou en voie de l'être?

Pourquoi ces grands vecteurs ne manifestent-ils aucune résistance aux insecticides? Quel serait sinon le mode de propagation de l'apparition éventuelle d'une résistance?

L'élimination des vecteurs principaux va-t-elle créer un vide écologique susceptible de recruter des espèces de remplacement? Et est-il possible de prédire, parmi les «candidats vecteurs» quelles sont les espèces qui présentent un réel danger pour l'homme? Existe-t-il des caractères phénétiques ou génétiques témoignant de l'adaptation à l'homme?

Ces quelques questions parmi d'autres soulignent l'intérêt d'aborder l'étude des Triatominae à l'aide de techniques biochimiques et génétiques, sans abandonner

cependant les approches traditionnelles, morphologiques, écologiques et épidémiologiques.

Nous présenterons dans ce chapitre quelques travaux relatifs à la génétique des populations des grands vecteurs, ou la génétique évolutive des Triatominae, une branche de la recherche qui ne fait que commencer.

## 6.2 CYTOGENETIQUE

### 6.2.1. Caractéristiques générales des chromosomes des Triatominae

Les insectes hémiptères, de même que les lépidoptères, certains arachnides et les nématodes, possèdent un type particulier de chromosomes appelés chromosomes holocentriques: il s'agit de chromosomes dont le centromère n'est pas localisé, mais diffus (WHITE 1973). Les chromosomes holocentriques des hémiptères présentent les caractéristiques suivantes:

- En accord avec la définition («holocentrique»), ils ne possèdent pas de centromère (ou *constriction primair*), structure morphologiquement différenciée présente sur les chromosomes monocentriques de la majorité des organismes.

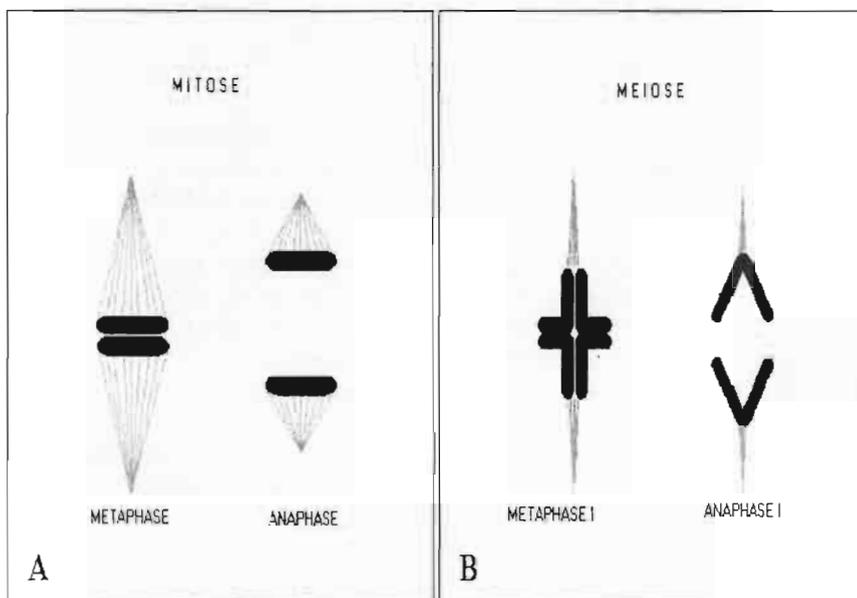


Fig. 7. — Orientation et ségrégation chromosomique chez les Triatominae. A (schéma de gauche). Durant la mitose, les chromatides se dirigent vers les pôles cellulaires en position parallèle au plan équatorial («mouvement holocinétique»). B (schéma de droite). En méiose, ce sont les extrêmes chromosomiques qui sont dotés d'activité cinétique, un extrême pendant la première division méiotique, l'autre extrême lors de la division suivante.

— Lors de fragmentations chromosomiques soit spontanées, soit expérimentales (rayons X), tous les fragments sont capables de s'intégrer à l'un des pôles cellulaires, en mitose comme en méiose (HUGHES-SCHRADER & SCHRADER 1961).

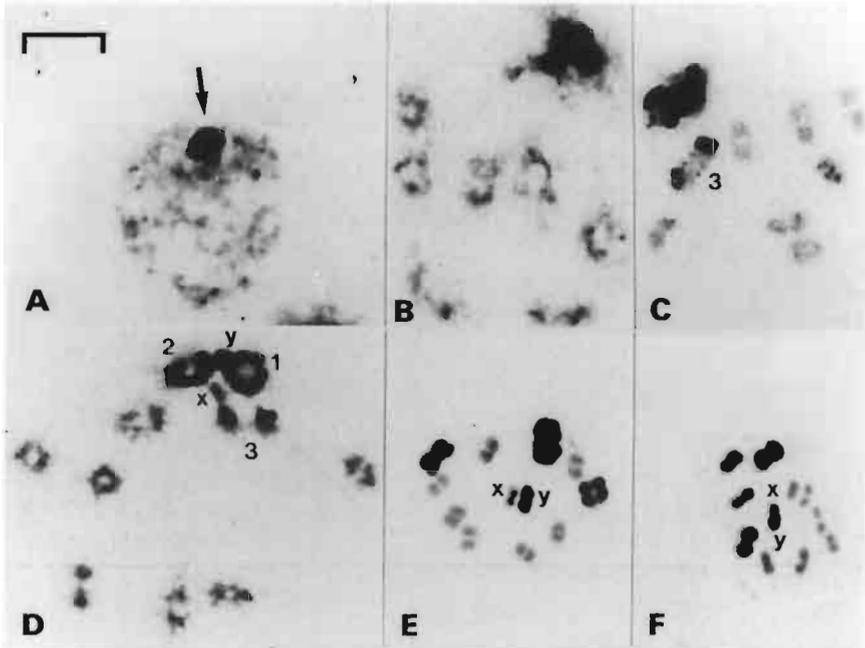


Fig. 8. — Deux comportements des chromosomes durant la méiose mâle chez *T. infestans* ( $2n = 22$  chromosomes, 20 autosomes et 2 chromosomes sexuels). Technique des bandes C. Reproduction autorisée par Chromosome Research (UK). La barre étalon vaut 10 microns.

A. Prophase méiotique I (état diffus). La flèche indique la présence d'un corpuscule hétérochromatique (chromocentre).

B. Diploène précoce. En plus du chromocentre, on observe 7 bivalents autosomiques libres, euchromatiques.

C. Diploène intermédiaire et D. (Diploène tardif). Le chromocentre commence à se dissocier. On voit d'abord un bivalent autosomique (marqué sur C par le numéro 3). On voit ensuite (sur D) tous les composants du chromocentre, c'est-à-dire 3 bivalents autosomiques et les chromosomes sexuels: X et Y.

E. Métaphase méiotique I. Les autosomes se disposent en cercle, au centre duquel se juxtaposent les chromosomes sexuels. L'hétérochromatine est visible sur les 3 bivalents autosomiques les plus grands et sur le chromosome sexuel Y. Le chromosome X en est dépourvu, de même que les 7 bivalents qui restent. Durant l'anaphase I (non montrée), les chromatides de chaque chromosome sexuel se séparent et migrent vers les pôles opposés (division équationnelle).

F. Métaphase méiotique II. Les chromatides des chromosomes sexuels se touchent (*touch-and-go pairing*) au centre d'un anneau autosomique. Durant l'anaphase II (non montrée), ils ségrèguent aux pôles opposés (division réductionnelle)

- Au cours de la mitose de ces insectes, le cinétochore (structure protéique à laquelle s'associent les microtubules du fuseau mitotique) occupe la majeure partie des chromatides, de sorte que les fibres du fuseau sont associées le long de la presque totalité du chromosome (BUCK 1967, COMINGS & OKADA 1972). Ainsi, durant l'anaphase mitotique, les chromatides se dirigent vers les pôles cellulaires en formation parallèle au plan équatorial, dans un «mouvement» appelé holocinétiq (fig. 7A).
- A la différence de ce qui se passe lors de la mitose, les chromosomes méiotiques n'ont pas de structures cinétochoriques: les microtubules du fuseau s'insèrent directement dans la chromatine (BUCK 1967, COMINGS & OKADA 1972, RUFAS & GIMENEZ-MARTIN 1986, PIMPINELLI & GODAY 1989).
- L'activité cinétique lors des deux divisions méiotiques est limitée aux extrémités chromosomiques (fig. 7B) (SCHRADER 1935, HUGHES-SCHRADER & SCHRADER 1961). Elle est réduite à une extrémité chromosomique durant la première division méiotique et à l'autre extrémité durant la seconde (NOKKALA 1985, PEREZ *et al.* 1997).
- La «terminalisation» de chiasmas, phénomène traditionnellement attribué aux organismes dotés de chromosomes holocentriques (JOHN 1990), n'a pas lieu chez les Triatominae, tout au moins pas chez *T. infestans* (SOLARI & AGOPIAN 1987, PEREZ *et al.* 1997).
- Les chromosomes sexuels subissent une ségrégation équationnelle durant la première division méiotique et réductrice lors de la seconde division (WHITE 1973, GONZALEZ-GARCIA *et al.* 1996) (fig. 8). C'est l'inverse chez les organismes aux chromosomes monocentriques.

### 6.2.2. Brève revue historique

La première description du nombre de chromosomes des Triatominae fut réalisée chez *Triatoma sanguisuga* (complexe *lecticularia*, groupe *protracta*) par PAYNE (1909). Postérieurement, il faut signaler les nombreux travaux du groupe de Giorgio Schreiber dans le Minas Gerais (Brésil), se succédant depuis 1950 (SCHREIBER & PELLEGRINO 1950) jusqu'au début des années 70 (SCHREIBER *et al.* 1974a). Leurs importantes contributions, résumées par les auteurs eux-mêmes (1974b), sont les suivantes:

- L'analyse du karyotype d'une quinzaine d'espèces (voir tableaux 7 et 8).
- La description du phénomène d'hétéropycnose pour certains autosomes, chez certaines espèces. A mesure que s'amplifie le nombre d'espèces étudiées s'impose l'évidence que la présence d'hétérochromatine C, responsable de l'hétéropycnose, est chaque fois plus fréquente chez les Triatominae.
- La signification évolutive de l'hétéropycnose en tant que possible mécanisme d'isolement reproductif, comme le suggère l'observation d'anomalies dans l'appariement chromosomique lors de la méiose chez les hybrides d'espèces avec et sans chromosomes hétéropycnotiques (SCHREIBER & PELLEGRINO 1950, SCHREIBER *et al.* 1972, 1974a). Néanmoins, l'appariement et la

- ségrégation méiotique normale observés entre individus de *T. infestans* ayant des quantités très différentes d'hétérochromatine C mettent en doute l'hypothèse formulée par l'équipe de Schreiber. Il est possible que les altérations décrites chez des hybrides interspécifiques se doivent à des différences dans l'euchromatine des chromosomes homologues des espèces parentales, plutôt qu'à des variations de quantité d'hétérochromatine (PANZERA *et al.* 1992, 1995, 1997).
- La quantification du contenu de l'ADN nucléaire de 7 espèces montre des variations notables, pouvant atteindre entre certaines espèces un rapport de 1 à 2 (SCHREIBER *et al.* 1972). Par exemple, *Rhodnius prolixus* possède un peu plus du tiers de la quantité d'ADN de *Triatoma infestans*[1], bien que l'un et l'autre aient le même nombre de chromosomes. Selon ces auteurs, ces variations peuvent être dues à des phénomènes de polinémie ou à l'existence d'ADN répété caractéristique de chaque espèce. Pour certaines espèces de *Triatoma*, on a montré que cette dernière hypothèse est correcte (PANZERA *et al.* 1995, 1997).
  - L'usage des tubules testiculaires comme caractère taxinomique permettant de différencier des tribus ou des genres de Triatominae: *Panstrongylus* (Triatomini) possède 7 tubules quasi égaux, le genre *Triatoma* (Triatomini) présente 3 tubules courts, 2 moyens et 2 longs (PENALVA DA SILVA & SCHREIBER 1969), tandis que *Rhodnius* et *Psammolestes* (Rhodniini) ont 5 tubules très courts et 2 longs.

Il faut signaler aussi les travaux de Barth, dès les années 50, sur l'histologie, la cytologie et l'anatomie des testicules de *T. infestans* (BARTH 1956b, 1958) et d'autres espèces (1956a). Postérieurement, UESHIMA (1966) décrira le caryotype d'une dizaine d'espèces soulignant l'importance du comportement chromosomique durant la méiose comme caractère différentiel.

### 6.2.3. Nombre chromosomique

En raison de la petite taille des chromosomes et de leur faible différenciation longitudinale, les études cytogénétiques chez les Triatominae ont été traditionnellement réduites au dénombrement des chromosomes dans chaque espèce. En 1979, on connaissait le nombre chromosomique de 29 d'entre elles (UESHIMA 1979). Actuellement, ce nombre est élevé à 54, toutes espèces appartenant seulement à deux des cinq tribus de la sous-famille: Rhodniini (tableau 7) et Triatomini (tableau 8). On manque donc d'informations sur les trois tribus restantes: Alberproseniini, Bolboderini et Cavernicolini.

Le nombre diploïde chez les mâles se trouve entre  $2n = 25$  et  $2n = 21$ , ce dernier nombre étant le plus fréquent (tableaux 7 et 8): il est relevé chez 32 espèces

---

[1] *Triatoma infestans* d'Uruguay présente une valeur haploïde de l'ADN de 1,03 pg par la cytophotométrie (PANZERA *et al.* 1995)

(59%). Deux types de chromosomes sont distingués: les autosomes et les chromosomes sexuels.

#### 6.2.4. Autosomes

Chez les Triatominae, le nombre d'autosomes (A) est très homogène. Seulement 3 des 54 espèces s'éloignent de la valeur commune, et probablement de signification ancestrale, de 20 autosomes (UESHIMA 1966): *Panstrongylus megistus* et *Triatoma nitida* ont 18 autosomes, et *Triatoma rubrofasciata* en a 22. Les phénomènes de fragmentation et de fusion chromosomique qui expliqueraient ces variations sont fréquents chez les hémiptères (SCHRADER & HUGHES-SCHRADER 1956, UESHIMA 1979).

#### 6.2.5. Chromosomes sexuels

Les chromosomes sexuels des Triatominae se caractérisent par l'absence de chiasmats. Un type spécial d'association existe, appelé «appariement à distance» durant la première division méiotique et *touch-and-go pairing* durant la deuxième division méiotique (fig. 8). Beaucoup d'espèces (30) présentent une paire de chromosomes sexuels, X et Y, chez le mâle. C'est le cas de tous les membres de la tribu Rhodniini étudiés jusqu'à présent (tableau 7). Néanmoins, dans la tribu Triatomini, et en particulier dans le genre *Triatoma*, une variation du nombre de chromosomes sexuels est observée (tableau 8), ce qui pourrait suggérer un polyphylétisme.

Chez les hétéroptères, les chromosomes sexuels multiples sont plus fréquents que dans les autres groupes d'insectes, probablement de par la nature holocentrique des chromosomes. Chez les Triatominae, en plus du système XY, le chromosome X peut être divisé en deux segments (système X1X2Y) ou en trois segments (système X1X2X3Y). Si on analyse les espèces du genre *Triatoma* en fonction de leur distribution géographique, on peut observer une bonne corrélation, bien qu'avec des exceptions, entre le nombre de chromosomes sexuels et la localisation géographique (fig. 9):

- Toutes les espèces étudiées de l'Amérique centrale et du Nord (15 espèces), excepté une (*T. lecticularia*), présentent un mécanisme X1X2Y chez les mâles;
- Des 18 espèces d'Amérique du Sud, 15 présentent un système sexuel XY, une possède un système X1X2Y (*T. tibiamaculata*) et deux présentent le système sexuel X1X2X3Y (*T. vitticeps* et *T. Eratyrusiformis*).

Il est généralement admis que les mécanismes sexuels multiples dérivent par fragmentation d'un système XY ancestral (SCHRADER 1947, WHITE 1973). UESHIMA (1966) suggère que le système sexuel X1X2Y des espèces d'Amérique du Nord dérive du système XY des espèces d'Amérique du Sud. Des études préliminaires indiquent cependant que les chromosomes sexuels multiples de chaque hémisphère possèdent des caractéristiques distinctes quand on les analyse sur la

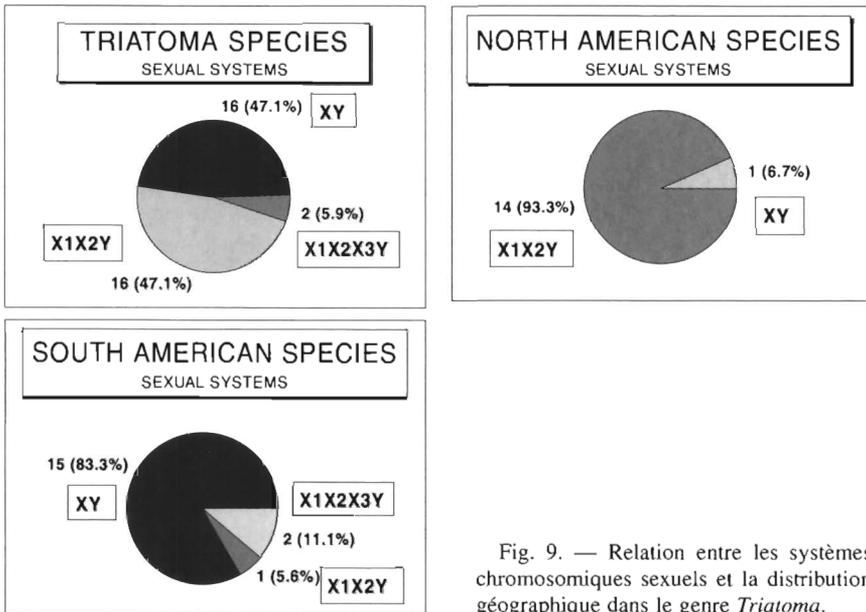


Fig. 9. — Relation entre les systèmes chromosomiques sexuels et la distribution géographique dans le genre *Triatoma*.

base des bandes C. On peut donc proposer deux hypothèses au sujet de l'origine des espèces de *Triatoma*: les espèces du Nord dérivent de celles du Sud, c'est l'hypothèse d'Ueshima, où chaque groupe d'espèces dérivent d'ancêtres distincts. Les données cytogénétiques seules ne permettent pas actuellement de trancher.

#### 6.2.6. Autres caractères cytogénétiques

Dans les dernières années, l'étude du comportement des chromosomes durant la méiose du mâle et l'application de techniques de *banding* chromosomique se sont révélées très utiles pour une analyse plus approfondie de cette sous-famille, caryologiquement très homogène. Le tableau 9 montre les caractéristiques cytogénétiques utilisées pour comparer les espèces de *Triatominae*. Des exemples concrets d'application sont mentionnés dans PEREZ et *al.* (1992) et PANZERA et *al.* (1995, 1997).

##### 6.2.6.1. Comportement chromosomique durant la méiose du mâle

Chez les *Triatominae*, comme pour les hétéroptères, le développement de la méiose varie significativement entre espèces. Cette variation est due aux différentes associations que présentent les chromosomes durant la prophase méiotique du mâle. Ces associations surviennent entre régions hétéropycnotiques positives (plus colorées) qui peuvent être présentes dans les autosomes et les chromosomes

sexuels. Chez toutes les espèces de Triatominae, les chromosomes sexuels se maintiennent associés, hétéropycnotiques positifs, en formant un unique chromocentre depuis la prophase précoce jusqu'à la diacinèse. Ensuite ils se séparent et deviennent isopycnotiques. Chez certaines espèces, en plus des chromosomes sexuels, il existe un nombre variable d'autosomes qui se révèlent aussi hétéropycnotiques, associés ou non entre eux et avec les chromosomes sexuels. En général, chaque espèce montre un nombre constant de chromosomes hétéropycnotiques et un mode spécifique d'association. Par exemple, *T. infestans* présente, durant la prophase précoce, un chromocentre constitué par l'association entre trois bivalents autosomiques et les deux chromosomes sexuels (SOLARI 1979, PANZERA *et al.* 1992) (fig. 8). *Triatoma delponteï* présente un unique chromocentre formé par les 10 bivalents et les deux chromosomes sexuels (PANZERA *et al.* 1995). *T. sordida* et *T. patagonica*, deux espèces qui possèdent un caryotype très semblable, présentent des associations tellement différentes et spécifiques qu'elles permettent de les différencier par la seule observation des noyaux méiotiques en prophase initiale (PANZERA *et al.* 1997). La spécificité du comportement chromosomique, joint à la simplicité de sa mise en évidence et au coût réduit de la technique, fait de la cytogénétique un complément très intéressant pour la taxonomie des Triatominae.

#### 6.2.6.2. Bandes C

En général, les régions hétéropycnotiques positives détectées durant la prophase méiotique peuvent mieux s'observer en utilisant une technique connue comme «bandes C» (SUMNER 1972). Les régions montrant des bandes C sont appelées hétérochromatiques et sont constituées principalement d'ADN hautement répété. Jusqu'à présent, toutes les espèces de Triatominae analysées possèdent de l'hétérochromatine sur le chromosome Y. Beaucoup d'espèces aussi présentent de l'hétérochromatine sur les autosomes (tableaux 7 et 8) et certaines espèces sur le chromosome X.

La présence d'hétérochromatine C autosomique est fréquente chez les espèces du genre *Triatoma*. Sa quantité peut varier entre 0 (par exemple *T. rubrovaria*) et 45% (*Triatoma delponteï*) du complément autosomique (PANZERA *et al.* 1995).

Chez certaines espèces pour lesquelles on a détecté de l'hétérochromatine C, des variations intraspécifiques ont été décrites. La première référence constatant le polymorphisme chromosomique chez les hétéroptères traite des variations géographiques de *T. infestans* en Uruguay (PANZERA *et al.* 1988, 1992). Ces différences entre les profils de bandes C, détectées sur un échantillon de 200 individus, concernent le nombre d'autosomes affectés, la localisation sur l'autosome (une extrémité, ou deux extrémités) ainsi que la taille des blocs C positifs (PANZERA *et al.* 1992, 1995, PEREZ 1996) (fig. 10).

#### 6.2.6.3. Bandes fluorescentes

Les fluorochromes sont des agents chimiques qui teignent les chromosomes de façon différentielle selon la composition nucléotidique de l'ADN et son interaction

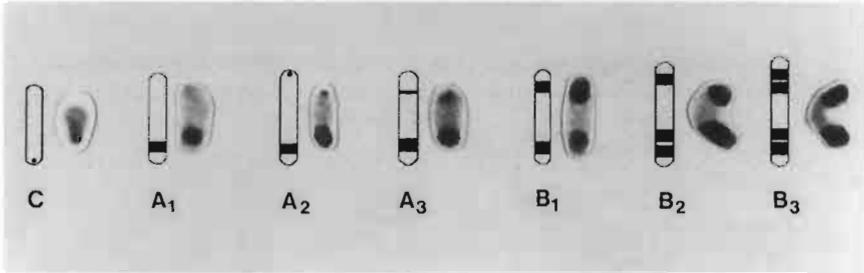


Fig. 10. — Variantes chromosomiques de l'hétérochromatine C des chromosomes méiotiques de *T. infestans*. L'aspect des autosomes est schématisé à côté de chaque photographie. Un bloc d'hétérochromatine peut avoir l'aspect d'une zone ponctuelle sur une extrémité chromosomique (C, A2 pôle supérieur), d'une fine bande transversale (A3 pôle supérieur) ou d'une bande large, simple (A1, A2, A3 pôle inférieur, B1 aux deux extrémités chromosomiques ou B2 au pôle supérieur) ou double (B2 pôle inférieur et B3 aux deux pôles). Ces variations paraissent causées par l'accumulation ou la délétion d'hétérochromatine constitutive. A ce jour, elles sont le caractère le plus apparent dans l'évolution caryotypique des populations de *T. infestans*.

avec les protéines chromosomiques. Bien que d'application fréquente chez d'autres insectes, son usage est resté limité chez les Triatominae. Des études non publiées, réalisées dans le cadre d'une thèse de maîtrise en Uruguay (PEREZ 1996), montrent que l'hétérochromatine C de *T. infestans* est subdivisée en 2 régions: une région télomérique positive à la DAPI (probablement riche en Adénine-Thymine), et une autre subtélomérique positive à la chromomicine A3 (probablement riche en Guanine-Cytosine). L'analyse de l'hétérochromatine C des espèces de *Triatoma* d'Amérique du Nord montre d'emblée une composition nucléotidique très distincte de celle observée chez *T. infestans*, ce qui souligne la diversité chromosomique du genre *Triatoma*.

**Tableau 6**

Classification taxinomique des espèces de Triatominae avec, entre parenthèses, le nombre d'espèces qui ont fait l'objet de travaux en cytogénétique.

Tribu Alberproseniini		
<i>Alberprosenia</i>	2 spp.	(0)
Tribu Bolboderini		(0)
<i>Belminus</i>	6 spp.	(0)
<i>Bolboderia</i>	1 sp.	(0)
<i>Microtriatoma</i>	2 spp.	(0)
<i>Parabelminus</i>	2 spp.	(0)
Tribu Cavernicolini		
<i>Cavernicola</i>	2 spp.	(0)
<i>Torrealbaia</i>	1 sp.	(0)
Tribu Rhodniini		
<i>Rhodnius</i>	13 spp.	(9)
<i>Psammolestes</i>	3 spp.	(2)
Tribu Triatomini		
<i>Dipetalogaster</i>	1 sp.	(1)
<i>Eratyrus</i>	2 spp.	(2)
<i>Hermanlenia</i>	1 sp.	(0)
<i>Linshcosteus</i>	5 spp.	(0)
<i>Mepraia</i>	2 spp.	(1)
<i>Panstrongylus</i>	13 spp.	(3)
<i>Paratriatoma</i>	1 sp.	(1)
<i>Triatoma</i>	72 spp.	(34)

**Tableau 7**

Liste des espèces de la tribu Rhodnini étudiées par la cytogénétique.

Espèces	Nombre chromosomique	Hétérochromatine autosomique	Références
<i>Psammolestes coreodes</i>	22m = 20A + XY	Inconnue	SCHREIBER & PELLEGRINO 1950
<i>Ps. tertius</i>	22m = 20A + XY	Non	PANZERA et al. 1998
	22f = 20A + XX	Non	PANZERA et al. 1998
<i>Rhodnius brethesi</i>	22m = 20A + XY	Non	PANZERA et al. 1998
	22f = 20A + XX	Non	PANZERA et al. 1998

<i>R. domesticus</i>		
22m = 20A + XY	Oui	Non publié
22f = 20A + XX	Oui	Non publié
<i>R. ecuadoriensis</i>		
22m = 20A + XY	Non	PANZERA <i>et al.</i> 1998
22f = 20A + XX	Non	PANZERA <i>et al.</i> 1998
<i>R. nasutus</i>		
22m = 20A + XY	Oui	PEREZ <i>et al.</i> 1992 PANZERA <i>et al.</i> 1998
22f = 20A + XX	Oui	PANZERA <i>et al.</i> 1998
<i>R. neglectus</i>		
22m = 20A + XY	Non	BARTH 1956a UESHIMA 1966 KOSHY 1979ab ARIAS <i>et al.</i> 1990
22f = 20A + XX	Non	KOSHY 1979ab ARIAS <i>et al.</i> 1990
<i>R. neivai</i>		
22m = 20A + XY	Inconnue	KOSHY 1979ab
22f = 20A + XX	Inconnue	KOSHY 1979ab
<i>R. pallescens</i>		
22m = 20A + XY	Oui	PANZERA <i>et al.</i> 1998
22f = 20A + XX	Oui	PANZERA <i>et al.</i> 1998
<i>R. pictipes</i>		
22m = 20A + XY	Non	KOSHY 1979a PEREZ <i>et al.</i> 1992 PANZERA <i>et al.</i> 1998
22f = 20A + XX	Non	KOSHY 1979a
<i>R. prolixus</i>		
22m = 20A + XY	Non	SCHREIBER & PELLEGRINO 1950 BARTH 1956a UESHIMA 1966 BUCK 1967 SCHREIBER <i>et al.</i> 1972 MAUDLIN 1976 KOSHY 1979a VAIO <i>et al.</i> 1985 PANZERA <i>et al.</i> 1998
22f = 20A + XX	Non	KOSHY 1979a
<i>R. robustus</i>		
22m = 20A + XY	Non	KOSHY 1979ab PEREZ <i>et al.</i> 1992 PANZERA <i>et al.</i> 1998
22f = 20A + XX	Non	KOSHY 1979ab

**Tableau 8**

Liste des espèces de la tribu Triatomini étudiées par la cytogénétique.

Espèces Nombre chromosomique	Hétérochromatine autosomique	Références
<i>Dipetalogaster maxima</i> 22m = 20A + XY	?	UESHIMA 1966
<i>Eratyrus cuspidatus</i> 23m = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	Non	Non publié
<i>E. mucronatus</i> 23f = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	Non	NICOLINI <i>et al.</i> 1996
<i>Mepraia spinolai</i> 23m = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	Oui	PANZERA <i>et al.</i> 1998 SCHOFIELD <i>et al.</i> 1998
24f = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>2</sub>	Oui	PANZERA <i>et al.</i> 1998 SCHOFIELD <i>et al.</i> 1998
<i>Panstrongylus herreri</i> 23m = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	?	UESHIMA 1966 SCHREIBER <i>et al.</i> 1972
<i>P. megistus</i> 21m = 18A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	Non	SCHREIBER & PELLEGRINO 1950, 1951 BARTH 1956a SCHREIBER <i>et al.</i> 1972 MELLO <i>et al.</i> 1986 PANZERA <i>et al.</i> 1998
<i>P. tupynambai</i> 23m = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	Non	PANZERA <i>et al.</i> 1998
24f = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>2</sub>	Non	PANZERA <i>et al.</i> 1998
<i>Paratriatoma hirsuta</i> 22m = 20A + XY	?	UESHIMA 1966
22f = 20A + XX	?	UESHIMA 1966
<i>Triatoma arthurneivai</i> 22m = 20A + XY	Non	Non publié
<i>T. barberi</i> 23m = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	Oui	UESHIMA 1966
24f = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>2</sub>	Oui	UESHIMA 1966
<i>T. brasiliensis</i> 22m = 20A + XY	Oui	SCHREIBER & PELLEGRINO 1950
22f = 20A + XX	Oui	SCHREIBER <i>et al.</i> 1967
<i>T. circummaculata</i> 22m = 20A + XY	Non	PANZERA <i>et al.</i> 1998
22f = 20A + XX	Non	PANZERA <i>et al.</i> 1998

<i>T. delpontei</i>			
22m = 20A + XY	Oui		UESHIMA 1966 PANZERA <i>et al.</i> 1995
22f = 20A + XX	Oui		PANZERA <i>et al.</i> 1995, 1998
<i>T. dimidiata*</i>			
22m = 20A + XY	Non		SCHREIBER & PELLEGRINO 1950
23m = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	Non		PANZERA <i>et al.</i> 1994
24f = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub> Y	Non		Non publié
<i>T. eratyrsiformis</i>			
24m = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub> Y	?		UESHIMA 1966
<i>T. gerstaeckeri</i>			
23m = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	?		UESHIMA 1966
<i>T. guasayana</i>			
22m = 20A + XY	Non		PANZERA <i>et al.</i> 1997
22f = 20A + XX	Non		PANZERA <i>et al.</i> 1997
<i>T. infestans</i>			
22m = 20A + XY	Oui		SCHREIBER & PELLEGRINO 1950, 1951 SCHREIBER <i>et al.</i> 1967, 1972, 1974a BARTH 1956b, 1958 UESHIMA 1966 MAUDLIN 1974 SOLARI 1979 VAIO <i>et al.</i> 1985 SOLARI & AGOPIAN 1987 MELLO & RECCO-PIMENTEL 1987 PANZERA <i>et al.</i> 1988, 1992, 1995, 1998 ARIAS <i>et al.</i> 1990 HIRAI <i>et al.</i> 1991 PEREZ 1996 PEREZ <i>et al.</i> 1997 SALVATELLA <i>et al.</i> 1992
22f = 20A + XX	Oui		SCHREIBER <i>et al.</i> 1967, 1974a PANZERA <i>et al.</i> 1988, 1992 1995, ARIAS <i>et al.</i> 1990 HIRAI <i>et al.</i> 1991 PEREZ 1996
<i>T. lecticularia</i>			
22m = 20A + XY	?		UESHIMA 1966
22f = 20A + XX	?		UESHIMA 1966
<i>T. longipennis</i>			
23m = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	Non		PANZERA <i>et al.</i> 1994
24f = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>2</sub>	Non		Non publié

<i>T. maculata</i>			
22m = 20A + XY	?		SCHREIBER & PELLEGRINO 1950 BARTH 1956a
22f = 20A + XX	?		SCHREIBER <i>et al.</i> 1967
<i>T. matogrossensis</i>			
22m = 20A + XY	Non		PEREZ <i>et al.</i> 1992
22f = 20A + XX	Non		Non publié
<i>T. mazottii</i>			
23m = 20A + X <sup>1</sup> X <sup>2</sup> Y	Non		PANZERA <i>et al.</i> 1994
24f = 20A + X <sup>1</sup> X <sup>1</sup> X <sup>2</sup> X <sup>2</sup>	Non		Non publié
<i>T. melanosoma</i>			
22m = 20A + XY	Oui		PEREZ 1996 PANZERA <i>et al.</i> 1996
22f = 20A + XX	Oui		PEREZ 1996 PANZERA <i>et al.</i> 1996
<i>T. nitida</i>			
21m = 18A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	Oui		SCHREIBER & PELLEGRINO 1950
22f = 18A + X <sub>1</sub> X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>2</sub>	Non		Non publié
<i>T. pallidipennis*</i>			
22m = 20A + XY	?		KOSHY 1979c
23m = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	?		UESHIMA 1966 PANZERA <i>et al.</i> 1994
24f = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>2</sub>	?		Non publié
<i>T. patagonica</i>			
22m = 20A + XY	Oui		UESHIMA 1966 PANZERA <i>et al.</i> 1997
22f = 20A + XX	Oui		PANZERA <i>et al.</i> 1997
<i>T. peninsularis</i>			
23m = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	?		UESHIMA 1966
24f = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>2</sub>	?		UESHIMA 1966
<i>T. petrocchiaie</i>			
22m = 20A + XY	Oui		Non publié
22f = 20A + XX	Oui		Non publié
<i>T. phyllosoma</i>			
23m = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	Non		Non publié
24f = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>2</sub>	Non		Non publié
<i>T. picturata</i>			
23m = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	Non		PANZERA <i>et al.</i> 1996
24f = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>2</sub>	Non		Non publié
<i>T. platensis</i>			
22m = 20A + XY	Oui		SCHREIBER & PELLEGRINO 1950 SCHREIBER <i>et al.</i> 1972 PANZERA <i>et al.</i> 1995, 1998
22f = 20A + XX	Oui		PANZERA <i>et al.</i> 1995, 1998

<i>T. protracta</i>			
23m = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	?		UESHIMA 1966
24f = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>2</sub>	?		UESHIMA 1966
<i>T. pseudomaculata</i>			
22m = 20A + XY	Oui		SCHREIBER <i>et al.</i> 1972, 1974a PEREZ <i>et al.</i> 1992 PANZERA <i>et al.</i> 1998
22f = 20A + XX	?		SCHREIBER <i>et al.</i> 1972, 1974a
<i>T. rubida</i>			
23m = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	?		UESHIMA 1966
24f = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>2</sub>	?		UESHIMA 1966
<i>T. rubrofasciata</i>			
25m = 22A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	Oui		MANNA 1950, 1951
<i>T. rubrovaria</i>			
22m = 20A + XY	Non		SCHREIBER & PELLEGRINO 1950 UESHIMA 1966 VAIO <i>et al.</i> 1985 PANZERA <i>et al.</i> 1998
22f = 20A + XX	Non		PANZERA <i>et al.</i> 1998
<i>T. sanguisuga</i>			
23m = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	?		PAYNE 1909
<i>T. sinaloensis</i>			
23m = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	?		UESHIMA 1966
24f = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>2</sub>	?		UESHIMA 1966
<i>T. sordida (Argentina)</i>			
22m = 20A + XY	Non		PANZERA <i>et al.</i> 1997
22f = 20A + XX	Non		PANZERA <i>et al.</i> 1997
<i>T. sordida (Brasil)</i>			
22m = 20A + XY	Oui		SCHREIBER & PELLEGRINO 1950, 1951 BARTH 1956a SCHREIBER <i>et al.</i> 1967 PANZERA <i>et al.</i> 1997
22f = 20A + XX	Oui		SCHREIBER <i>et al.</i> 1967 PANZERA <i>et al.</i> 1997
<i>T. tibiamaculata</i>			
23m = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	Oui		PANZERA <i>et al.</i> 1998
24f = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>2</sub>	Oui		PANZERA <i>et al.</i> 1998
<i>T. vitticeps</i>			
24m = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub> Y	Non		SCHREIBER & PELLEGRINO 1950 BARTH 1956a PANZERA <i>et al.</i> 1998
26f = 20A + X <sub>1</sub> X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub> X <sub>3</sub>	Non		SCHREIBER & PELLEGRINO 1950 PANZERA <i>et al.</i> 1998

A= autosomes.

\* Deux mécanismes sescruls different, décrits pour la même sepice.

**Tableau 9**

Caractères chromosomiques utilisés dans les études cytogénétiques appliquées aux Triatominae

Caractères chromosomiques	I	II	III	IV
Nombre d'autosomes	18	20	22	—
Mécanisme sexuel mâle	XY	X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub> Y	—
Taille relative des autosomes	Petite variation	Grande variation	—	—
Taille relative des chromosomes sexuels	Xs < Y	Xs > Y	Autres	—
Tailles relatives des autosomes et des chromosomes sexuels	Grandes	Moyennes	Négligeables	—
Constitution des chromocentres	Chromos. sexuels	Autosomes sexuels	Autres	—
Nombre de paires autosomiques avec Bandes C	0	1	3-4	10
Quantité d'hétérochromatine C autosomique	0 %	0 - 15 %	15 - 30 %	> 30 %
Contenu haploïde en DNA (pg)	< 0,50	0,50 - 1,00	1,0 - 1,5	1,5 - 2,0
Chromosomes avec Bandes C	Oui	Non	Variable	—

Commentaires: Dix caractères chromosomiques, chacun présentant au moins deux variantes, en général trois, sont disponibles pour classer les Triatominae sur la base d'analyses cytogénétiques. Cette organisation des caractères peut permettre l'édification de tables de classification numérique.

### 6.3. ELECTROPHORESE DES ISOENZYMES

#### 6.3.1. Introduction

L'électrophorèse des isoenzymes, initiée dès 1978 chez les Triatominae (SCHOFIELD & KILGOUR 1978), a permis de réaliser les premières études classiques de génétique des populations.

Cette discipline appliquée aux Triatominae s'est développée au début des années 1980 (TIBAYRENC 1980, ALMEIDA 1982) à l'initiative de l'IRD (Institut de Recherche pour le Développement – anciennement ORSTOM) et à la faveur

d'une technique qui avait fait ses preuves chez d'autres insectes d'importance médicale: l'électrophorèse des isoenzymes.

Il s'agit d'une approche d'un grand intérêt en taxonomie: elle permet de valider l'homogénéité spécifique de certains taxons, c'est-à-dire de repérer — le cas échéant — des espèces biologiques inséparables par la morphologie (espèces jumelles ou isomorphes), d'estimer les relations phylogénétiques entre espèces (RICHARDSON *et al.* 1986) ou d'apprécier les flux géniques entre populations locales d'une même espèce. Comparée aux méthodes utilisant directement l'ADN, elle présente l'avantage du faible coût, du grand nombre de gènes que l'on peut étudier en même temps, et de la simplicité de l'interprétation.

On trouve le commentaire suivant dans un travail de 1993 listant les techniques moléculaires: «Depuis plus de deux décades, l'électrophorèse des isoenzymes a été la technique standard pour analyser la variation géographique et la structure des populations. Nous estimons que cette technique n'a toujours pas de rival par sa capacité à générer des données pour de multiples loci et de grands échantillons, rapidement et à faibles coûts» (traduit, LESSA & APPLEBAUM 1993).

Son désavantage théorique cependant est d'être une technique indirecte de lecture de l'ADN: elle fournit une estimation partielle du nombre de mutations séparant des individus, groupes ou espèces. Elle est de plus peu indiquée dans l'étude phylogénétique d'espèces très éloignées. Son problème technique est la nécessité d'une chaîne de froid, de sorte que beaucoup de possibilités aujourd'hui disponibles en lectures directes de l'ADN lui échappent.

Comme toute la systématique des Triatominae repose sur la morphologie et que les expériences de croisement avaient montré la fréquence des hybridismes interspécifiques (USINGER *et al.* 1966), cette technique a été et reste appliquée pour comprendre les relations taxonomiques entre espèces pas trop éloignées.

L'électrophorèse des isoenzymes a été appliquée pour:

- Vérifier la validité génétique de certains groupes d'espèces (HARRY *et al.* 1992, GARCIA *et al.* 1995b, MONTEIRO *et al.* 1998);
- Dépister d'éventuelles espèces jumelles (DUJARDIN *et al.* 1987, PANZERA *et al.* 1997, COSTA *et al.* 1997, NOIREAU *et al.* 1998);
- Fournir des clés de diagnostic d'espèce dans des cas difficiles (SOLANO *et al.* 1996, SOARES *et al.* 1999);
- Comparer des populations géographiques à l'intérieur d'une espèce (DUJARDIN & TIBAYRENC 1985a, FRIAS & KATTAN 1989, DUJARDIN *et al.* 1987, 1988c, 1990, 1998; HARRY *et al.* 1992, LOPEZ & MORENO 1995, GARCIA *et al.* 1995a, BRENIERE *et al.* 1998, NOIREAU *et al.* 1999);
- Retracer l'histoire évolutive de *T. infestans* (DUJARDIN & TIBAYRENC 1985b, GARCIA *et al.* 1995a, DUJARDIN *et al.* 1998) ou de *R. prolixus* (DUJARDIN *et al.* 1998);
- Aider à la décision dans les problèmes de réinfestation après traitement insecticide (DUJARDIN *et al.* 1991, 1996).

Enfin, elle a été appliquée à l'élucidation des relations phylogénétiques entre membres de la tribu Rhodniini (CHAVEZ *et al.* 1999, DUJARDIN *et al.* 1999a) ou à l'intérieur du complexe infestans (PEREIRA *et al.* 1996).

### 6.3.2. Revue des travaux antérieurs

A ce jour, près d'une quarantaine de travaux ont été publiés sur l'électrophorèse des isoenzymes appliquée aux Triatominae, couvrant plus d'une vingtaine d'espèces.

#### Genre *Triatoma*

- *T. infestans* (TIBAYRENC 1980, ALMEIDA 1982, DUJARDIN & TIBAYRENC 1985ab, DUJARDIN *et al.* 1987, 1988abc, 1990, 1994, 1996, 1998, 1999d; FRIAS & KATTAN 1989, GARCIA *et al.* 1995a, PANZERA *et al.* 1988, PIRES *et al.* 1994, PEREIRA *et al.* 1996, BRENIERE *et al.* 1998);
- *T. rubrovaria* (PEREIRA *et al.* 1996);
- *T. platensis* (GARCIA *et al.* 1995b, PEREIRA *et al.* 1996);
- *T. delponteii* (PEREIRA *et al.* 1996);
- *T. sordida* (GARCIA *et al.* 1995b, PANZERA *et al.* 1997, NOIREAU *et al.* 1998, 1999)
- *T. guasayana* (GARCIA *et al.* 1995b, NOIREAU *et al.* 1995);
- *T. brasiliensis* (COSTA *et al.* 1998);
- *T. petrochii* (MONTEIRO *et al.* 1998);
- *T. melanosoma* (MONTEIRO *et al.* 1999 in press).

#### Genre *Mepraia*

- *M. spinolai* (FRIAS & KATTAN 1989).

#### Genre *Rhodnius*

- *R. prolixus* (RIBEIRO 1982; DUJARDIN *et al.* 1991, 1998, 1999a; HARRY *et al.* 1992ab, LOPEZ & MORENO 1995, SOLANO *et al.* 1996, CHAVEZ *et al.* 1999);
- *R. robustus* (HARRY *et al.* 1992, SOLANO *et al.* 1996, CHAVEZ *et al.* 1999)
- *R. pictipes* (DUJARDIN *et al.* 1988, 1999a; HARRY *et al.* 1992, CHAVEZ *et al.* 1999);
- *R. neglectus* (DUJARDIN *et al.* 1991, 1999a; HARRY 1992, SOLANO *et al.* 1996, SOARES *et al.* 1999, CHAVEZ *et al.* 1999);
- *R. pallescens* (DUJARDIN *et al.* 1999, LOPEZ & MORENO 1995, CHAVEZ *et al.* 1999);
- *R. ecuadoriensis* (SOLANO *et al.* 1996, CHAVEZ *et al.* 1999, DUJARDIN *et al.* 1999a);
- *R. brethesi* (CHAVEZ *et al.* 1999, DUJARDIN *et al.* 1999a);
- *R. n. sp.* (CHAVEZ *et al.* 1999, DUJARDIN *et al.* 1999a).

#### Genre *Panstrongylus*

- *P. megistus* (DOREA *et al.* 1982, Neto *et al.* 1983);
- *P. rufotuberculatus* (DUJARDIN *et al.*, non publié)

Genre *Psammolestes*

— *Ps. coreodes* (DUJARDIN *et al.* 1999a).

### 6.3.3. Variabilité isoenzymatique des Triatominae

L'ensemble de ces travaux permet de se faire une idée de la variabilité génétique des Triatominae. En général, on n'a pas trouvé de valeurs élevées de variabilité, en particulier pour les espèces domestiques telles que *R. prolixus* (HARRY *et al.* 1992) ou *T. infestans* (DUJARDIN *et al.* 1985b, 1998). En moyenne, ces espèces domestiques sont moins variables que les espèces sylvestres (tableau 10). Cette tendance a été attribuée à des effets fondateurs majeurs chez *T. infestans* (DUJARDIN & TIBAYRENC 1985ab, GARCIA *et al.* 1995a, DUJARDIN *et al.* 1998a), aux mécanismes et aux conséquences de la domestication (SCHOFIELD 1988), ou à la spécialisation de ces espèces (HARRY *et al.* 1992). Toutefois, elle peut être observée aussi chez certaines espèces sylvestres, en particulier celles qui manifestent une grande spécificité d'habitat, comme *T. delpontei* (PEREIRA *et al.* 1996).

Même si les estimations ont pu montrer des différences significatives selon les auteurs (GARCIA *et al.* 1995ab, DUJARDIN & TIBAYRENC 1985ab), on peut retenir que les espèces sylvestres tendent à montrer plus de variabilité que les espèces domestiques. On ne peut pas encore quantifier cette tendance, ni en expliquer clairement les raisons.

**Tableau 10**

Variabilité isoenzymatique des Triatominae

Genus	P	H	Loci	Espèces étudiées
<i>Triatoma</i>	0,329	0,103	18,9	7
<i>Rhodnius</i>	0,144	0,031	16,2	6
<i>Panstrongylus</i>	0,230	0,070	14,3	2
Espèces	P	H	Loci	Références
<i>T. infestans</i>	0,16	0,047	19	DUJARDIN & TIBAYRENC 1985ab
	0,16	0,049	19	DUJARDIN 1990
	0,15	0,175	18	FRIAS & KATTAN 1989
	0,13	0,050	24	PEREIRA <i>et al.</i> 1996
	0,53	0,073	17	GARCIA <i>et al.</i> 1995b
<i>T. platensis</i>	0,17	0,02	24	PEREIRA <i>et al.</i> 1996
	0,57	0,103	14	GARCIA <i>et al.</i> 1995b
<i>T. rubrovaria</i>	0,13	0,023	24	PEREIRA <i>et al.</i> 1996
<i>T. delpontei</i>	0,04	0,19	24	PEREIRA <i>et al.</i> 1996
<i>T. spinolai</i>	0,35	0,235	18	FRIAS & KATTAN 1989

<i>T. sordida</i>	0,30	/	20	NOIREAU <i>et al.</i> 1998
	0,57	0,062	14	GARCIA <i>et al.</i> 1995b
<i>T. guasayana</i>	0,40	/	20	NOIREAU <i>et al.</i> 1998
	0,58	0,156	12	GARCIA <i>et al.</i> 1995b
<i>R. prolixus</i>	0,12	0,025	19	HARRY <i>et al.</i> 1992a
	0,23	0,096	19	HARRY <i>et al.</i> 1992b
	0,23	0,044	19	HARRY <i>et al.</i> 1992b
	0,14	0,052	19	HARRY <i>et al.</i> 1992b
	0,10	/	10	DUJARDIN <i>et al.</i> 1988
	0,07	/	15	DUJARDIN <i>et al.</i> 1991
	0,12	0,026	17	SOLANO <i>et al.</i> 1996
	0,09	0,011	17	LOPEZ & MORENO 1995
domestique «sylvestre» *	0,73	0,035	17	LOPEZ & MORENO 1995
<i>R. robustus</i>	0,05	/	19	Dujardin, unpublished data
	0,16	0,042	19	HARRY 1992
	0,00	0,00	19	HARRY <i>et al.</i> 1992b
	0,13	0,066	19	HARRY <i>et al.</i> 1992a
	0,13	0,02	17	SOLANO <i>et al.</i> 1996
<i>R. neglectus</i>	0,07	/	15	DUJARDIN <i>et al.</i> 1991
	0,13	0,007	17	SOLANO <i>et al.</i> 1996
<i>R. pictipes</i>	0,10	/	10	DUJARDIN <i>et al.</i> 1988
	0,19	/	19	HARRY <i>et al.</i> 1992b
<i>R. ecuadoriensis</i>	0,06	0,03	17	SOLANO <i>et al.</i> 1996
<i>R. pallescens</i>	0,18	0,005	17	LOPEZ & MORENO 1995
<i>P. rufotuberculatus</i>	0,27	0,04	15	Dujardin <i>et al.</i> , unpubl. data
<i>P. megistus</i>	0,21	0,1	14	Dujardin <i>et al.</i> , unpubl. data
	0,21	/	14	DOREA <i>et al.</i> 1982

P = proportion de loci hétérozygotes; H = hétérozygotie.

\* Cette population sylvestre de *R. prolixus* s'est révélée en fait être une autre espèce, proche de *R. ecuadoriensis* et de *R. pallescens* (CHAVEZ *et al.* 1999).

#### 6.4. ISOENZYMES, CYTOGENETIQUE ET SYSTEMATIQUE DES TRIATOMINAE

##### 6.4.1. Electrophorèse des isoenzymes

###### 6.4.1.1. Populations sympatriques

L'électrophorèse des isoenzymes comme instrument taxonomique trouve son application idéale dans l'étude des populations sympatriques. Deux espèces biologiques sont alors reconnues si la population totale montre un important déficit d'hétérozygotes, ne fût-ce qu'à un seul locus (déséquilibre de Hardy-Weinberg). Un locus montre des allèles diagnostiques, dits «alternes», si à ce locus le déficit d'hétérozygotes en sympatrie est total. Un cas seulement a été décrit chez les Triatominae: le taxon *T. sordida* en Bolivie montre des populations sympatriques sexuellement isolées entre elles (NOIREAU *et al.* 1998). On vérifie que dans cette situation, les allèles diagnostiques sont en général liés à des allèles

d'autres locus (déséquilibre de liaison), et que les deux populations sexuellement isolées montrent des distances génétiques incompatibles avec des populations conspécifiques.

Des déséquilibres génétiques assez importants ont été montrés dans des populations apparemment sympatriques de *T. infestans* en Bolivie (BRENIERE *et al.* 1998). Il n'a pas été possible cependant de démontrer l'existence de distances génétiques appréciables entre les populations. Cette étude a montré plutôt que ces déséquilibres génétiques pouvaient s'expliquer par la microstructuration très importante de *T. infestans* (DUJARDIN *et al.* 1998).

#### 6.4.1.2. Populations allopatriques

Qu'entend-on par «distances génétiques appréciables», ou par «distances génétiques incompatibles avec des populations conspécifiques»? On veut dire par là que les distances génétiques observées sont plus grandes que celles que l'on connaît en général entre des populations locales chez les Triatominae (SOLANO *et al.* 1996).

A partir des travaux publiés, on peut proposer en effet quelques statistiques sur les distances génétiques rencontrées entre espèces différentes et sur celles observées entre les populations d'une même espèce. Le tableau 11 présente les distances standard de Nei rencontrées en moyenne (l'écart-standard de cette moyenne est entre parenthèses), ainsi que la même statistique sur le pourcentage de locus diagnostiques, pour un total de trente comparaisons interspécifiques et de 142 comparaisons intraspécifiques.

**Tableau 11**

Distances génétiques rencontrées en moyenne entre espèces et entre populations conspécifiques, dans les genres *Triatoma* et *Rhodnius*

	n	nb locus	Nei	écart	% diagnostic	écart
espèces	30	17,4	0,504	(0,341)	0,438	0,246
populations	142	17,0	0,013	(0,009)	0,000	0,000

n = nombre de comparaisons

nb locus = nombre moyen de locus

Nei = distance standard de NEI (1987)

% diagnostic = proportion de locus sans aucun allèles en commun, estimateur également appelé «distance de Richardson» (RICHARDSON *et al.* 1986)

Rappelons que ces comparaisons concernent seulement les genres *Triatoma* et *Rhodnius*. On peut constater que les valeurs, qui différencient des espèces ou des populations conspécifiques, sont très différentes et ne se recouvrent pas. En particulier, aucun locus diagnostique n'a jamais été mis en évidence entre populations

conspécifiques. Notons encore que cette statistique porte sur la distance standard de NEI (1987), la plus utilisée dans les travaux de ce genre. Pour cette simple raison, il est préférable de continuer à l'utiliser. Entre espèces proches, une «distance» très corrélée à la distance standard de Nei est la «distance de Richardson» (SOLANO *et al.* 1996), qui n'est autre que la proportion de locus sans aucun allèle en commun entre deux groupes (% diagnostic, tableau 11).

Ainsi, la mise en évidence de distances génétiques importantes avait permis de détecter l'hétérogénéité spécifique de *T. sordida* sur des populations allopatriques (PANZERA *et al.* 1997). Il est à remarquer que la suspicion existait déjà depuis 1964 sur la base d'une étude biochimique passée plutôt inaperçue (ACTIS *et al.* 1964). La même observation, celle de «grandes» différences génétiques à l'analyse électrophorétique, a été utilisée pour confirmer certains taxons douteux (MONTEIRO *et al.* 1998) et a permis d'identifier une espèce nouvelle de *Rhodnius* en Colombie (CHAVEZ *et al.* 1999, DUJARDIN *et al.* 1999).

Le raisonnement inverse est évidemment plus périlleux : deux populations qui ne montrent pas de distances génétiques appréciables ne sont pas nécessairement des populations conspécifiques. Par exemple, *R. robustus* et *R. prolixus* n'ont jamais montré de distances génétiques très éloignées de zéro. On peut certes émettre des doutes sur leur validité taxonomique (HARRY 1993), on ne peut pas cependant conclure qu'ils sont une seule et même espèce. De même, aucune différence génétique notable ne distingue *T. infestans* et *T. melanosoma* (MONTEIRO *et al.* 1999).

Nous touchons là au problème des mécanismes de spéciation chez les Triatominae. DUJARDIN *et al.* (1999) ont proposé une théorie de la spéciation des Triatominae dans laquelle polyphylétisme, adaptation écologique et plasticité morphologique provoquent des désaccords entre la génétique et la morphologie, sans nécessairement mettre en cause la validité taxonomique des entités comparées.

#### 6.4.2. Cytogénétique et systématique chez les Triatominae

La cytogénétique a permis de clarifier certains problèmes taxonomiques comme par exemple le cas de *T. patagonica* et celui de *T. sordida* (PANZERA *et al.* 1997). La présence d'hétérochromatine a permis la détection d'espèces jumelles dans le taxon *Triatoma sordida*, avec confirmation par l'électrophorèse des isoenzymes (PANZERA *et al.* 1997).

Cette discipline se penche actuellement sur certains problèmes taxonomiques déjà mentionnés dans cet ouvrage :

- Le groupe «*prolixus*» : *Rhodnius prolixus*, *R. nasutus*, *R. neglectus* et *R. robustus*.
- Le complexe *phyllosoma* au Mexique (*Triatoma phyllosoma*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis* et *T. picturata*, *T. mexicana* et *T. brailovskyi*, entre autres). Certains marqueurs chromosomiques différencient certains membres de ce complexe (PANZERA *et al.* 1994).

- Les variétés morphologiques et chromatiques de *Triatoma brasiliensis*, important vecteur de la maladie de Chagas dans le nord-est brésilien (COSTA *et al.* 1997).
- Les variétés morphologiques et chromatiques de *Triatoma dimidiata*, important vecteur de la maladie de Chagas au Mexique, en Amérique centrale et dans certains pays andins.
- Le complexe *protracta* d'Amérique du Nord.
- Les variétés morphologiques et chromatiques de *T. infestans*, certaines d'entre elles élevées au rang d'espèce (*Triatoma melanosoma*).

Il manque encore toujours au palmarès de la cytogénétique des Triatominae le caryotype des Alberproseniini, Bolboderini et Cavernicolini, soit trois tribus sur les cinq comptées dans cette sous-famille. Par ailleurs, les chromosomes des représentants asiatiques des Triatominae, en particulier des *Linshcosteus*, n'ont pas encore été décrits.

## 6.5. MORPHOMETRIE TRADITIONNELLE

### 6.5.1. Introduction

Beaucoup d'espèces de Triatominae diffèrent par la taille, de même que, à l'intérieur d'une espèce, des différences de taille sont volontiers mises en évidence entre populations géographiques ou entre écotopes.

D'une manière générale, des différences de taille ne pourraient traduire que des différences d'environnement, et les premières études morphométriques, dans le but de mettre en évidence des différences d'origine génétique, ont tenté de réduire l'influence de la taille en utilisant des rapports entre les mensurations (HARRY 1994). Cette approche intuitive n'est cependant pas suffisante. Bien sûr, un rapport exprime une forme plutôt qu'une taille, mais les rapports souffrent de deux anomalies au moins:

- Leur distribution statistique n'est pas en général une distribution normale, de sorte que de nombreux tests de comparaisons sont inapplicables, en particulier en analyse multivariée.
- Ils ne sont pas en général indépendants de la taille. Il suffit pour s'en convaincre de tester la corrélation entre ces rapports et un estimateur de la taille générale de l'insecte. On voit alors que la valeur des rapports varie en fonction de celle des dimensions absolues. En d'autres termes, la forme exprimée par les ratios est une conséquence passive d'un changement de taille (voir fig. 3), et non une forme indépendante de la taille.

Il existe aujourd'hui des techniques statistiques permettant de créer des variables exemptes de l'effet des variations de taille, nous en verrons une description sommaire plus bas.

L'approche morphométrique poursuit en général deux buts, l'un descriptif, l'autre biologique:

- L'élément descriptif de l'étude morphométrique ne se limite pas à la représentation des variations de taille et de forme, mais s'intéresse aussi à leurs changements dans le développement d'un individu (allométrie ontogénétique), entre individus du même âge (allométrie statique) ou entre populations (allométrie évolutive).
- L'objectif biologique dépend bien sûr de l'organisme et des problèmes qu'il pose. Chez les Triatominae, la morphométrie a été appliquée à des problèmes divers, tels que:
  - représenter des relations phylogénétiques entre espèces (DUJARDIN *et al.* 1999a);
  - Mettre en relation la variation métrique et les phénomènes de spéciation (DUJARDIN *et al.* 1997a, NOIREAU *et al.* 1997);
  - Représenter la structure des populations (DUJARDIN *et al.* 1999, SOAREZ *et al.* 1999);
  - Détecter les changements phénétiques et génétiques associés à la domestication (DUJARDIN *et al.* 1997, 1998a, 1999b);
  - Rechercher l'origine d'une réinfestation après traitement aux insecticides (DUJARDIN *et al.* 1997b, 1999c);
  - Etudier l'histoire des migrations d'une espèce (GORLA *et al.* 1997, DUJARDIN *et al.* 1998b).

De tels objectifs requièrent une très grande prudence et une méthode rigoureuse. Nous allons en expliquer sommairement les principes.

#### 6.5.2. Choix des caractères à mesurer

La préoccupation majeure dans toute étude morphométrique est la corrélation biologique qui sous-tend les caractères utilisés. Au moins deux parties différentes de l'insecte (capsule céphalique et appareil alaire) devraient être analysées pour réduire autant que possible la corrélation biologique entre certaines mesures. Nous n'avons pas pris cette précaution dans l'analyse morphométrique du genre *Triatoma*, de la tribu Triatomini ou de la sous-famille des Triatominae (voir chapitre 3.3.)

#### 6.5.3. Choix des techniques statistiques d'analyse

Dans le souci de contourner le problème de la corrélation statistique entre les caractères, l'analyse univariée n'est pas retenue, et on adopte des techniques d'analyse multivariée. En effet, ces dernières créent des combinaisons linéaires des variables initiales («composantes principales», ou «facteurs») qui, par construction mathématique, ne présentent plus entre elles de corrélation.

Deux analyses multivariées bien connues sont indispensables: l'analyse en composantes principales (ACP) et l'analyse discriminante (AD), encore appelée

analyse discriminante multivariée ou analyse canonique (*canonical variate analysis* dans le monde anglo-saxon).

#### 6.5.3.1. L'analyse en composantes principales, ou ACP

La première analyse, l'analyse en composantes principales (ACP), permet d'explorer la variation individuelle et de reconnaître éventuellement des groupements particuliers (des nuages sur la «carte factorielle»), correspondant ou non à leur classification morphologique. Les données qu'elle utilise sont les mesures individuelles sans notification des groupes auxquels appartiennent les individus.

L'ACP présente l'intérêt de fournir une «variable de taille», en général la première composante principale, qui sera utilisée ensuite pour retirer «l'effet taille» dans les comparaisons entre populations. On verra qu'à cette fin il est conseillé d'utiliser des ACP particulières.

La fonction de l'ACP est donc double. D'une part, elle permet de reconnaître une structuration particulière des individus, correspondant ou non à leur classification initiale. Elle est alors utilisée comme instrument de classification. D'autre part, elle permet d'examiner comment évolue une variable par rapport à une autre, ou par rapport à l'ensemble des variables. En d'autres termes, elle autorise une analyse de l'allométrie dans chaque groupe et permet de comparer les allométries entre les groupes. Cette application de l'ACP est cruciale, puisqu'elle aboutira à séparer l'influence de la taille de celle de la forme sur la structuration observée.

Pour réaliser ces deux objectifs de l'ACP, les données initiales sont d'abord transformées en logarithmes. Cette transformation présente de nombreux avantages statistiques (normalisation des distributions, égalisation des variances, etc.) et permet de comparer des différences relatives plutôt qu'absolues. Elle autorise l'interprétation de certains paramètres de l'ACP en termes d'allométrie multivariée (coefficient d'allométrie multivarié). Mais l'ACP est une analyse des individus d'un seul groupe. Dans le cas de plusieurs groupes (plusieurs espèces), des adaptations sont nécessaires.

Dans le cas d'un seul groupe, les composantes principales sont extraites de la matrice de variances-covariances. La première composante principale s'oriente dans l'axe le plus grand de cette matrice, de sorte qu'elle représente les différences de taille entre les individus. Il existe cependant des exceptions, où la première composante principale s'aligne sur un seul caractère particulièrement variable. La deuxième composante principale est orthogonale à la première: elle est donc indépendante (par construction mathématique) de l'axe des tailles et peut représenter la «forme». Dans cette acceptation, la «forme» signifie une dimension abstraite dont la seule qualité qui nous intéresse est son indépendance vis-à-vis de la taille. Cette approximation est en général assez bonne. Il se peut cependant que la seconde composante principale contienne encore des éléments de taille, et c'est alors la troisième composante, voire les toutes dernières, qui représentent la variation complètement indépendante des effets de taille.

Quand plusieurs groupes sont considérés, l'ACP sur la matrice totale de variances-covariances ne s'ajuste pas toujours très bien à l'axe principal de chaque groupe et confond les axes de variations intra-groupe et inter-groupe. Il est préférable alors d'utiliser une matrice consensus entre les matrices de chacun des groupes («pooled within-group matrix» en anglais, ou ACPMG pour ACP multi-groupes), ou mieux encore, de calculer une composante principale commune qui soit la plus parallèle possible avec les composantes principales de chaque groupe («*common principal component*» en anglais, ou ACPC pour ACP en composantes communes). Ces opérations complexes sont implémentées dans certains programmes statistiques, tels que le NTSYS (Applied Biostatistics Inc).

#### 6.5.3.2. L'analyse discriminante, ou AD

L'analyse discriminante suppose au moins deux groupes. Elle obtient la meilleure séparation possible entre les groupes comparés. Les données qu'elle utilise sont les mesures individuelles et l'indication des groupes auxquels appartiennent les individus. Elle prend en compte les variations entre les groupes et les variations à l'intérieur des groupes, et recherche le rapport le plus favorable à la séparation de ces derniers. Pour cette raison, l'analyse discriminante est plus exigeante sur les effectifs utilisés: le nombre d'individus par groupe doit permettre d'en estimer raisonnablement les variations possibles. Bien que considérée strictement comme technique de classification multivariée, elle présente aussi des vertus intéressantes pour réaliser des études phylogénétiques. Les raisons en sont expliquées dans SORENSEN (1992).

Nous avons vu que l'ACP peut nous permettre de séparer l'influence de la taille et fournir alors de nouvelles variables, indépendantes de la taille («forme»). La discrimination fournie par l'AD peut donc porter d'une part sur les variables initiales, celles qui combinent des effets de taille et de forme, et, d'autre part, sur de nouvelles variables indépendantes de l'influence de la taille. Cette dernière analyse est très recommandée lorsque l'on cherche à retirer le plus d'effets possible de l'environnement sur la structuration des groupes. Elle est moins justifiée quand on est assuré de comparer des espèces différentes, c'est-à-dire des groupes dont les changements de forme ne sont pas seulement la conséquence passive de variations de taille. C'est pourquoi nous n'avons pas retiré l'effet taille dans notre analyse des genres et complexes des *Triatominae* (voir chapitre 3.3.).

##### 6.5.3.2.1. Analyse discriminante incluant la taille

Les variables utilisées sont simplement les mesures initiales, transformées ou non en logarithmes. Dans ce cas, l'analyse discriminante opère à la fois sur les différences de taille et de forme, et on ne cherche pas à détecter l'existence de variations de formes indépendantes de la taille.

#### 6.5.3.2.2. Analyse discriminante excluant la taille

Les variables initiales auront été transformées en logarithmes, peu importe la base (naturelle ou décimale). La procédure statistique consiste alors à créer une «variable de taille» pour la soustraire ensuite des variations globales.

— *Taille isométrique.* Parmi les premières techniques proposées, on trouve par exemple le centrage des données (centrage double, par lignes et colonnes, ou simple, par lignes). Si les individus sont en lignes et les caractères en colonnes, la moyenne de chaque ligne représente la «variable de taille». La moyenne des valeurs de toutes les variables qui décrivent un individu est donc soustraite aux mesures initiales de cet individu, et l'opération est répétée pour tous les individus. On obtient alors ce qu'on appelle des variables de conformation (*shape* en anglais), c'est-à-dire ce qui reste quand on retire la taille isométrique. Ces variables, ou leurs composantes principales, sont utilisées ensuite pour l'analyse discriminante. Cette technique simple est parfois la seule praticable en raison, par exemple, de faibles effectifs dans certains groupes ou de variances trop différentes entre les groupes (hétéroscédasticité, mais elle ne correspond pas aux lois biologiques de croissance. Elle requiert impérativement la transformation des données initiales en logarithmes.

— *Taille allométrique.* Quand un organisme augmente de taille, ses dimensions ne sont pas multipliées par un même facteur: elles croissent à des «vitesses» différentes, il y a «allométrie». Il est donc plus réaliste de retirer l'effet de l'allométrie, plutôt que de chercher à retirer celui de l'isométrie. La technique de BURNABY (1966) réalise cet objectif: un axe allométrique commun (la «variable de taille») est d'abord créé, et les variations des individus sur cet axe sont ensuite retirées des différences. L'axe allométrique commun peut être la première composante principale extraite de la moyenne des différentes matrices de variances-covariances (les différents groupes comparés), ou la première composante principale «commune». On utilise alors soit les projections orthogonales des variables sur l'estimateur de taille (BURNABY 1966), soit toutes les composantes principales de l'ACP (*pooled within-group PCA* ou *common PCA*) en excluant la première (Klingenberg 1996). L'AD opère ainsi sur des variables débarrassées de l'influence de l'allométrie intra-groupe, donc sur la forme «pure».

En principe, une telle analyse fait ressortir des variations de nature évolutive plutôt qu'environnementale. Il faut toutefois être prudent dans l'interprétation des résultats et ne pas attribuer aux différences de forme «pure» une signification taxinomique rigide.

#### 6.5.4. Présentation graphique des résultats

Deux modes principaux de présentation graphique des résultats sont généralement utilisés: la «carte factorielle» ou l'arbre de classification.

L'arbre de classification peut être construit selon de très nombreux algorithmes. Le plus connu est le groupement par paires moyennes (UPGMA *unweighted pair group method*), qui a été utilisé au chapitre 3.3.

La «carte factorielle» n'est autre que la projection des individus sur les premiers axes discriminants (en général les deux premiers). Pour mettre en relief les groupes auxquels appartiennent les individus étudiés, on peut joindre par une ligne droite les individus externes de chaque groupe, ce qui dessine alors des polygones sur la carte factorielle. La figure ci-dessous représente la même analyse du genre *Triatoma* que celle du chapitre 3.3., mais sous forme de carte factorielle.

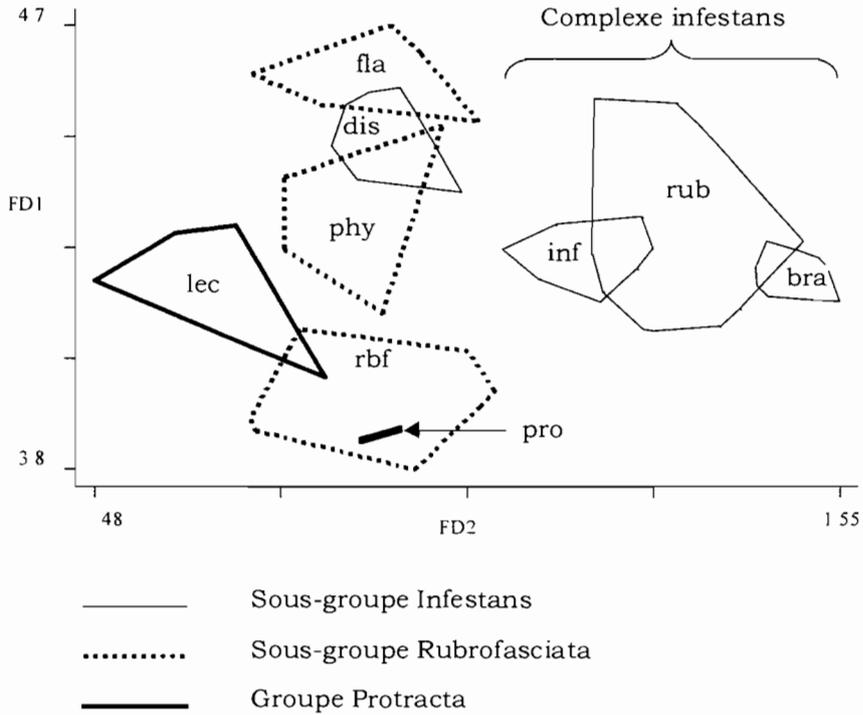


Fig. 9. – Carte factorielle du genre *Triatoma* (voir aussi fig. 2.). (lec, *lecticularia*; pro, *protracta*; rbf, *rubrofasciata*; phy, *phyllosoma*; fla, *flavida*; dis, *dispar*; rub, *rubrovaria*; inf, *infestans*; bra, *brasiliensis*; FD, fonctions discriminantes).

## 6.6. STRUCTURE DES POPULATIONS ET EPIDEMIOLOGIE

### 6.6.1. Questions posées

La structure des populations d'un organisme pose la question de savoir si dans le continuum apparent de sa distribution géographique il existe ou non des

populations isolées entre elles, c'est-à-dire une structuration. La structure des populations se réfère donc à la façon dont le territoire d'une espèce est occupé: en populations géographiques espacées, en populations contiguës, en populations ininterrompues, etc., et il s'agit alors de savoir si le flux génique parcourt indifféremment toutes ces populations ou s'il est géographiquement fragmenté. En résumé, le problème est souvent de savoir s'il y a correspondance entre subdivision géographique et différenciation génétique.

De façon rigoureuse, l'étude de la structure des populations est donc basée sur l'estimation des flux géniques entre ces populations. Des méthodes moléculaires sont requises car elles peuvent être analysées sur la base de modèles mathématiques particuliers, en général peu réalistes d'ailleurs. La structure des populations qui peut apparaître n'est pas nécessairement l'effet des échanges géniques actuels, et le problème peut devenir celui d'attribuer au temps présent ou à une époque passée les échanges apparents, ou leur absence, entre populations.

Par exemple, les populations domestiques et sylvestres de *T. infestans* en Bolivie ne montrent pas de différences à l'électrophorèse des isoenzymes, ce qui suggère des échanges entre ces deux écotopes (DUJARDIN *et al.* 1987). En fait, sachant que les populations domestiques seraient apparues il n'y a que quelques milliers d'années (SCHOFIELD 1988), il est possible qu'en si peu de temps, même en cas d'isolement actuel entre écotopes, des différences isoenzymatiques significatives ne se soient pas installées.

Les résultats d'une étude de la structure des populations dépendent du marqueur génétique utilisé. Certains sont dits «rapides» (RAPD, microsattellites), d'autres sont dits «lents» (isoenzymes). Ainsi, le RAPD (CARLIER *et al.* 1996) et la morphométrie (DUJARDIN *et al.* 1997) ont montré des différences significatives entre les écotopes de *T. infestans*, là où les isoenzymes restaient muettes (DUJARDIN *et al.* 1987). A cela s'ajoute qu'un marqueur «lent» peut quand même détecter des isolements récents si la taille effective des populations est très petite, ce qui est difficile à connaître en fait et peut changer d'un endroit à l'autre.

Enfin, pour permettre l'estimation non biaisée des flux géniques, un marqueur génétique doit être neutre, non influencé par l'environnement. Cette caractéristique n'est pas non plus facile à démontrer et reste une hypothèse dans la plupart des cas.

Disons qu'en général, les marqueurs moléculaires peuvent difficilement faire état du passé très récent des populations. Or c'est souvent celui qui importe.

### 6.6.2. Importance épidémiologique

En effet, d'un point de vue épidémiologique, la question n'est pas de savoir si des échanges ont eu lieu dans le passé, mais s'ils se produisent aujourd'hui. Pour répondre à cette question, une approche traditionnelle est possible grâce à l'utilisation de marqueurs externes. Toutefois, elle ne renseigne généralement que sur les stades de l'insecte qui ont pu être marqués, souvent en fait ceux se déplaçant

activement. Or, chez les Triatominae, le mode principal de dispersion semble bien être une dispersion passive des stades préimaginaux (œufs, petites larves).

Deux types d'information sont utiles à l'épidémiologie, l'une concerne l'importance des échanges actuels de l'insecte entre populations locales, l'autre concerne l'histoire de ses migrations antérieures.

- Si les populations de l'insecte ne connaissent entre elles que des échanges accidentels, ou rares, elles peuvent être dites isolées. Une campagne de lutte peut alors traiter ces populations de façon séquentielle, sans courir de grands risques de réinvasion de l'une par l'autre.
- Si l'histoire des migrations antérieures de l'insecte est connue, c'est-à-dire si son foyer originel de dispersion peut être raisonnablement identifié, on peut mettre en place dans cette région une vigilance accrue. On peut aussi identifier les régions d'invasion récente, qui sont celles où un programme de lutte a le plus de chance de réussir.

### 6.6.3. Approche choisie

Nous avons choisi d'étudier la structure des populations des vecteurs de la maladie de Chagas en combinant plusieurs marqueurs, les uns «lents», les autres «rapides», mais en adoptant une approche indirecte qui consiste à ne considérer que les résultats positifs, ceux qui révèlent des différences génétiques entre groupes.

En effet, l'information valable est celle de différences génétiques significatives puisqu'on sait qu'elles seraient vite abolies si des migrations se produisaient. Dans cette approche, on rejette l'hypothèse d'une sélection sur les marqueurs utilisés, et l'absence de différences génétiques ne conduit pas à dire qu'il y a échanges géniques, encore moins à les mesurer.

### 6.6.4. Techniques

Jusqu'à présent, la structure des populations des principaux vecteurs a été étudiée à l'aide de marqueurs très différents: l'électrophorèse des isoenzymes, la cytogénétique, la morphométrie et le RAPD. Dans les études qui ont été publiées, ces marqueurs n'ont pas toujours pu être combinés les uns avec les autres.

#### 6.6.4.1. Electrophorèse des isoenzymes

Le marqueur isoenzymatique est d'évolution lente, et beaucoup plus informatif entre espèces qu'entre populations locales. C'est un marqueur taxonomique plutôt qu'un marqueur de populations. Mais il s'est révélé utile dans les études de populations de *T. infestans* (DUJARDIN *et al.* 1998) et, plus récemment, celles de *T. sordida* (NOIREAU *et al.* 1999).

Pour *T. infestans*, un modèle d'isolement par la distance a pu être proposé (DUJARDIN *et al.* 1998). Ses populations affichent une structuration très marquée, au

point qu'il est rare de ne pas rencontrer de différences alléliques significatives entre villages voisins, et ces différences s'accroissent avec les distances géographiques. On s'aperçoit aussi que cette structuration n'a pas le même degré en fonction des régions étudiées (DUJARDIN *et al.* 1998). Dans la région de Bolivie la plus «structurée», les Yungas, BRENIÈRE *et al.* (1999) ont mis en évidence une substructuration à l'échelle du village.

En prenant l'exemple des écotopes sylvestres et domestiques de *T. infestans*, nous avons dit que si l'isolement est récent entre deux populations, ces dernières n'ont sans doute pas encore eu le temps de se différencier, et l'électrophorèse des isoenzymes peut se révéler muette. Il faut signaler en fait que la seule étude isoenzymatique comparant ces écotopes (DUJARDIN *et al.* 1997) s'est faite sur un petit échantillon et n'a pas été répétée. Nous avons cependant chez *R. prolixus* un autre exemple qui argumente cette idée. Les populations d'Amérique centrale de *R. prolixus* et celles du continent (Venezuela, Colombie) sont physiquement isolées, puisqu'il n'y a pas de *R. prolixus* au Panama. Selon ZELEDON (1996), les populations d'Amérique centrale seraient récentes, isolées des populations d'Amérique du Sud depuis seulement quelques décennies. En accord avec cette hypothèse, l'électrophorèse des isoenzymes n'a révélé en fait aucune différence, tandis que le RAPD et la morphométrie se sont révélés plus résolutifs (DUJARDIN *et al.* 1998b). Même au Venezuela, le berceau supposé de *R. prolixus*, HARRY *et al.* (1992) n'ont pas pu révéler de structuration. Cette situation étonnante pour un insecte de faible capacité de dispersion pourrait s'expliquer par l'inadéquation du marqueur utilisé, l'électrophorèse des isoenzymes. Il se pourrait par ailleurs que la dispersion domestique de *R. prolixus* soit plus récente que celle de *T. infestans*. Enfin, une autre hypothèse explicative pourrait résider dans la taille effective de *R. prolixus* (la taille de la population des reproducteurs effectifs), qui serait alors très grande chez *R. prolixus* (relativement à celle de *T. infestans*, par exemple).

Une étude isoenzymatique récente de la structure des populations de *T. sordida* en Bolivie met en évidence à peu près les mêmes caractéristiques, moins accusées cependant, que celles décrites chez *T. infestans* (NOIREAU *et al.* 1999).

#### 6.6.4.2. Cytogénétique

Les variations de position et de quantité des blocs d'hétérochromatine chez *T. infestans* sont transmises de façon mendélienne (Panzera *et al.*, données non publiées) et semblent fournir un marqueur sensible de la structure de ses populations. En Uruguay, les populations au nord du pays montrent une différenciation significative comparée à celles du Sud (PANZERA *et al.* 1992). On a émis l'hypothèse que ces deux régions, qui montrent par ailleurs des différences épidémiologiques notables, ont été envahies à des époques et selon des routes différentes.

Une observation en cours d'étude porte sur la réduction progressive chez *T. infestans* de la quantité d'hétérochromatine depuis la région d'origine supposée (Bolivie) vers les régions les plus périphériques de sa distribution. Elle se

traduirait par une réduction de la quantité d'ADN de l'ordre de 60% (Panzera *et al.*, données non publiées).

#### 6.6.4.3. Morphométrie

Le caractère métrique est bien entendu beaucoup plus influencé par l'environnement qu'un gène d'enzyme ou un bloc d'hétérochromatine. Toutefois, si l'on est à même de différencier autant que possible la variation métrique due à l'environnement de celle qui a probablement une origine génétique (même inconnue), la morphométrie peut être informative.

Cela peut se faire en étudiant la variation de forme indépendante de la taille (DUJARDIN *et al.* 1997, voir chapitre 6.5.) ou en étudiant des populations géographiques différentes élevées dans un même environnement (un insectarium), pour autant que la dérive génétique puisse être exclue (CASINI *et al.* 1995).

Ainsi, la différenciation Nord-Sud des populations de *T. infestans* en Uruguay a pu être reproduite par l'analyse morphométrique, autant sur les populations naturelles que sur des populations de laboratoire (CASINI *et al.* 1995), autant sur la taille que sur la forme (DUJARDIN & CASINI 1996), et les différences de forme pure entre les écotopes sylvestres et domestiques de *T. infestans* en Bolivie (DUJARDIN *et al.* 1997a) ont confirmé les résultats de l'analyse RAPD (CARLIER *et al.* 1996).

Des études morphométriques menées sur des populations de *T. infestans* et de *R. prolixus* ont révélé en outre des clones de taille correspondant aux routes supposées de migration de ces insectes: la taille va déclinant des régions d'origine aux régions de colonisation plus récente (DUJARDIN *et al.* 1998b). Cette caractéristique n'a pas d'explication biologique claire. Chez *T. infestans*, elle peut être mise en parallèle avec une réduction progressive de la quantité d'ADN (voir cidessus 6.6.4.2.).

#### 6.6.5. Un cas particulier: les études de réinfestation

Lors de la vigilance entomologique qui suit l'application d'insecticides, des spécimens vivants peuvent être rencontrés. Dans ce cas, une nouvelle application d'insecticides est décidée.

D'un point de vue opérationnel, on parle de «population résiduelle» si la présence d'individus vivants est détectée dans les premiers mois, on parle de «réinvasion» si elle n'est détectée qu'après trois ans. Dans le premier cas, on suppose que les individus vivants sont des rescapés ayant survécu à l'application d'insecticides. Dans le second cas, on pense plutôt à une invasion, passive ou active, à partir de foyers voisins non identifiés. La distinction est importante, puisque d'elle dépend l'ampleur de la nouvelle intervention sur le site: limitée au village, voire à un quartier du village, en cas de «population résiduelle», ou étendue aux villages voisins en cas de «réinvasion».

Nous avons montré que chez *T. infestans*, l'électrophorèse des isoenzymes ou la morphométrie pouvaient aider à faire la distinction entre les deux hypothèses. Il s'agit de comparaisons phénétiques entre les individus de réinfestation et

d'autres, ceux du même site (avant application de l'insecticide) ou d'ailleurs. Le résultat permet d'apporter aux responsables une aide à la décision.

La comparaison se fait soit entre les réinfestants et la population initiale, celle d'avant le traitement, soit entre les réinfestants et les populations voisines, voire entre tous ces groupes si c'est possible. Pour en comprendre le principe, nous définissons les groupes comparés de la manière suivante:

I = population initiale avant l'application d'insecticides

V = population(s) voisine(s)

R = population de réinfestation (de «réinvasion»)

Si  $I=R$  et  $R \neq V$ , on conclut à une population résiduelle;

Si  $I \neq R$  et  $R=V$ , on conclut à une réinvasion (à partir de V);

Si  $I \neq R$  et  $R \neq V$ , on conclut à une réinvasion d'origine inconnue;

Si  $I=R$  et  $R=V$ , on ne conclut pas.

D'un point de vue conceptuel, on pourrait imaginer une différence entre I et R alors que R serait une population résiduelle, différence due à la dérive génique à partir de quelques survivants. Mais la dérive génique demande en général plus d'une génération pour produire ses effets. Comme le cycle des Triatominae est long en général de plusieurs mois, et que les réinfestations sont détectées quelques mois après le traitement, les comparaisons se font généralement à l'intérieur d'une génération.

Cet exercice peut être réalisé sur base de la variabilité isoenzymatique ou métrique parce que *T. infestans*, on l'a vu, présente une structuration importante de ses populations, conduisant à des différences microgéographiques souvent significatives.

Une comparaison statistique entre deux groupes suppose généralement d'avoir une estimation valable de leurs variations internes (la variance). En général, les spécimens de réinfestation sont peu nombreux et l'estimation de leur variation peut en être biaisée. Mais l'objectif de l'étude est en fait de vérifier si ces spécimens (R) peuvent être issus d'une autre population (I ou V). Nous avons donc proposé d'ignorer la variance de la population de réinfestation et d'utiliser dans les comparaisons la variance de la population d'origine supposée (DUJARDIN *et al.* 1996).

Sur la base des fréquences alléliques, les comparaisons mesurent le risque d'erreur en rejetant une population candidate comme source de réinfestation. On peut donc assortir les conclusions d'un risque d'erreur. En morphométrie, on s'est contenté d'évaluer la similitude des populations comparées: un arbre de classification incluant les réinfestants (R) faisait alors ressortir leur apparentement à leur source (I ou V).

Trois études ont pu être menées, l'une basée sur les isoenzymes dans la région de Vallegrande (DUJARDIN *et al.* 1996), la seconde basée sur la morphométrie dans la région des foyers sylvestres de Bolivie (DUJARDIN *et al.* 1997b), et la troisième combinant isoenzymes et morphométrie dans la province de Cordillera (Bolivie) (DUJARDIN *et al.* 1999). Les deux premières études concluent à une population résiduelle, la troisième à une réinvasion à partir de foyers voisins.

Les résultats de la deuxième étude (DUJARDIN *et al.* 1997b) vont bien dans le sens d'un isolement entre les écotopes sylvestres et domestiques de *T. infestans* et relativisent l'importance épidémiologique exagérée qu'on a pu attribuer aux foyers sylvestres de *T. infestans*.

Dans la troisième étude, il est notable de constater la similitude des informations tirées de la morphométrie et de l'électrophorèse des isoenzymes (DUJARDIN *et al.* 1999). La figure ci-dessous montre les résultats de cette étude menée dans la province de la Cordillera en utilisant à la fois isoenzymes et morphométrie. La figure 12 présente la carte factorielle des facteurs discriminants (FD) de la variation de forme indépendante de la taille chez les femelles, avec la probabilité d'erreur en rejetant I ou V comme source de réinfestation. Cette probabilité est déduite des comparaisons de fréquences alléliques après électrophorèse des isoenzymes. Les populations femelles I, V et R sont représentées par un cercle de confiance (95%). Le même résultat est vérifié pour les mâles (non montré).

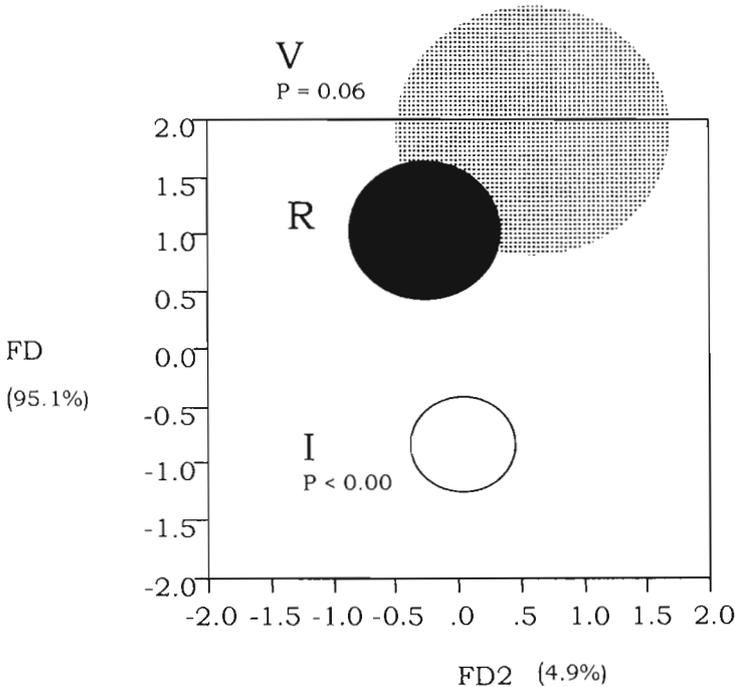


Fig. 12. – Etude isoenzymatique et morphométrique de la réinfestation par *T. infestans* dans la province de Cordillera (Bolivie). FD1 et FD2, première et seconde fonction discriminantes. Entre parenthèses, leur représentativité. I, population initiale avant l'application d'insecticide; V, population(s) voisine(s); R, population de réinfestation; P, risque d'erreur en rejetant I ou V comme source possible de réinfestation, estimé sur la base des différences de fréquences alléliques entre les populations (électrophorèse des isoenzymes). Etude en collaboration avec le CENETROP (Santa Cruz de la Sierra, Bolivie).

#### 6.6.6. Cytogénétique

La variabilité chromosomique de *T. infestans* semble pouvoir être mise à profit également pour discuter des phénomènes de réinfestation, qui ne représentent aujourd'hui que quelque 5% du territoire traité (le Brésil, l'Uruguay, le Chili, une partie de l'Argentine et du Paraguay).

En Uruguay (*Sexta Seccional de Tacuarembó*), entre 1992 et 1994, le profil chromosomique des réinfestants n'a jamais différé de celui qui caractérisait les populations traitées, alors que les populations immédiatement voisines avaient, elles, un profil différent. Ces données (Panzer, non publié) suggèrent fortement que les réinfestations surgissaient à partir de populations résiduelles, non atteintes par les traitements antérieurs.

### 6.7. LES DEBUTS DE LA BIOLOGIE MOLECULAIRE

Curieusement, malgré la grande taille des triatomes, l'extraction de l'ADN semble avoir posé de nombreux problèmes techniques, et très peu de travaux ont été publiés à ce jour sur la biologie moléculaire appliquée aux Triatominae. Nul doute que ces travaux seront très prochainement de plus en plus fréquents et qu'ils apporteront des informations cruciales sur la génétique des populations et sur la phylogénie des Triatominae.

Les quelques techniques qui ont été appliquées sont citées ici dans l'ordre à peu près chronologique: le RAPD, l'ADN mitochondrial, les microsatellites et le séquençage.

#### 6.7.1. Le RAPD

La première technique tentée a été le RAPD (*Random Amplified Polymorphic DNA*), polymorphisme de l'ADN exploré à l'aide de sondes aléatoires (CARLIER *et al.* 1996, GARCIA *et al.* 1998). Ces sondes sont habituellement des oligonucléotides d'une dizaine de bases (décamères). Du fait de leur taille réduite, elles trouvent au hasard de nombreux segments complémentaires dans le génome, que l'amplification et l'électrophorèse permettent ensuite de visualiser («amplicons») sur un gel. Les avantages de cette technique sont nombreux. Outre son faible coût et sa grande sensibilité, le RAPD ne nécessite pas de connaissance préalable du génome de l'organisme étudié. Il s'agit de plus d'une technique simple à mettre en œuvre. Il faut regretter toutefois son manque de reproductibilité, laquelle peut être affectée par la pureté de l'ADN cible, les conditions techniques, voire les réactifs utilisés.

Le RAPD a révélé des différences notables entre les foyers sylvestres et domestiques de *T. infestans* dans la région de Cochabamba. Sur un total de huit sondes aléatoires, les spécimens domestiques présentaient un nombre moyen de

bandes par sonde de 3,875, tandis que cette valeur était de 5,625 chez les spécimens sylvestres. Chez ces derniers, on pouvait dénombrer 14 bandes (sur un total de 45) non détectées dans la population domestique (CARLIER *et al.* 1996). Une classification des individus basée sur seulement huit sondes aléatoires a pu séparer les deux écotopes de façon presque parfaite (fig. 13).

Cette technique a permis de tester l'hypothèse d'une invasion récente de l'Amérique centrale par *R. prolixus*, mettant en évidence un nombre de bandes par primers nettement moins élevé, en moyenne, en Amérique centrale (DUJARDIN *et al.* 1998).

Par ailleurs, GARCIA *et al.* (1998) ont montré que cette technique était à même de révéler des divergences entre *R. prolixus* et *R. robustus*, deux taxons jusqu'à présent indifférenciés à l'électrophorèse des isoenzymes. Signalons qu'ils ont pu obtenir des images RAPD à partir de spécimens de musée vieux d'un siècle (M. Miles, comm. pers.).

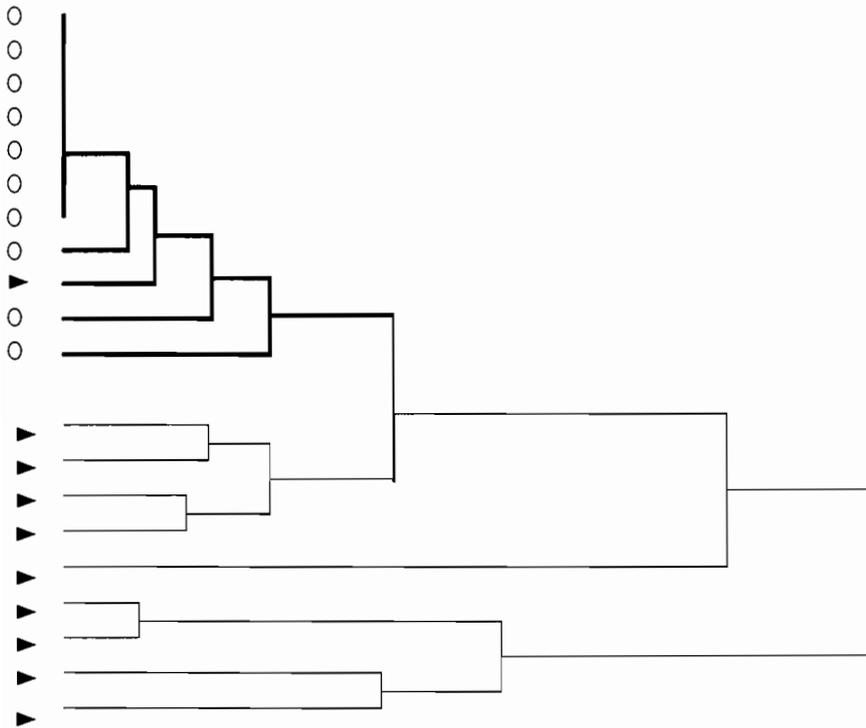


Fig. 13. – Arbre UPGMA dérivé des distances de Jaccard entre individus de *Triatoma infestans*. Les cercles représentent les spécimens domestiques (lignes grasses), les triangles les spécimens sylvestres. Un seul spécimen sylvestre est mal classé (1/10). Selon CARLIER *et al.* 1996.

### 6.7.2. ADN mitochondrial

De nombreuses applications aux insectes dérivent de l'étude de la variabilité de l'ADN mitochondrial, tant au niveau intraspécifique qu'interspécifique. Les caractéristiques de cet ADN sont l'abondance (de nombreuses copies dans une cellule), l'absence de recombinaison, la présence de régions hautement variables, la présence aussi de régions hautement conservées, et son mode particulier, exclusivement maternel, de propagation. On peut l'étudier par l'électrophorèse des fragments obtenus après digestion enzymatique. On peut aussi l'étudier après séquençage de certains composants (voir plus bas). Des sondes universelles existent pour isoler certaines régions. Cette approche a été utilisée chez les Triatominae (STOTHARD *et al.* 1998, GARCIA & POWELL 1998, LYMAN *et al.* 1999).

STOTHARD *et al.* ont utilisé le 16S de diverses espèces de *Rhodnius*, *Triatoma* et *Panstrongylus*, sans inclure de groupe externe. Leurs résultats concordent globalement avec la morphologie et la morphométrie: ils montrent que les espèces se regroupent effectivement en fonction de leurs tribus ou leurs genres, et qu'il existe une plus grande proximité entre *Panstrongylus* et *Triatoma*. Dans le genre *Rhodnius*, ils observent les mêmes subdivisions que celles qui apparaissent aux isoenzymes (SOLANO *et al.* 1996, CHAVEZ *et al.* 1999) ou sur base de la morphométrie (DUJARDIN *et al.* 1999).

GARCIA & POWELL (1998) ont comparé les séquences de fragments des gènes 12S, 16S et cytochrome oxydase I (COI) entre le complexe infestans, représenté par 7 espèces, et le complexe circummaculata, représenté par une espèce (*T. circummaculata*). Ils constatent que *T. circummaculata* est incluse dans le complexe infestans, proche de *T. rubrovaria*, et mettent en doute la classification morphologique actuelle. En fait, selon la classification en sous-complexes présentée au chapitre 3.1.3., leur matériel comprenait, en plus du complexe circummaculata, les sous-complexes infestans, brasiliensis, sordida et rubrovaria. On peut voir dans leur arbre que d'autres anomalies existent, comme par exemple l'inclusion dans le sous-complexe sordida à la fois du complexe circummaculata et du sous-complexe rubrovaria. Par contre, en accord avec la classification morphologique, les sous-complexes brasiliensis et infestans sont bien individualisés, tandis que *T. vitticeps*, espèce non classée par la morphologie, se trouve en effet isolée des autres groupes. Par ailleurs, le sous-complexe brasiliensis est plus proche du sous-complexe rubrovaria qu'il ne l'est du sous-complexe infestans: c'est ce qui apparaît également dans notre classification morphométrique du genre *Triatoma* (Fig. 4).

LYMAN *et al.* 1999 ont séquencé d'autres fragments du génome mitochondrial et comparé 17 espèces représentant les deux tribus les plus importantes, Triatomiini et Rhodniini. Leur approche phylogénétique rigoureuse a inclus un Reduviidae prédateur (*Arilus cristatus*) comme groupe frère. Leurs arbres phylogénétiques confirment la séparation des deux tribus déjà proposée sur des bases

morphologiques. Dans la tribu Rhodniini cependant, la séparation des deux genres, *Psammolestes* et *Rhodnius*, n'est pas validée: le genre *Psammolestes* est inclus dans le genre *Rhodnius* et se joint aux espèces du groupe prolixus. Cette relation surprenante n'est pas reproduite dans notre analyse morphométrique des tribus (voir 3.3.8.2); elle n'apparaît pas non plus dans une étude basée sur les isoenzymes (DUJARDIN *et al.* 1999). Trois groupes distincts sont apparents dans le genre *Rhodnius*, ce qui concorde pleinement avec les études isoenzymatiques (CHAVEZ *et al.* 1999) et morphométriques (DUJARDIN *et al.* 1999). Les sous-complexes sordida et infestans (sous-groupe Infestans) sont toujours groupés et séparés du sous-groupe Rubrofasciata ainsi que du groupe Protracta, alors que ces deux derniers se séparent mal: ces caractéristiques apparaissent aussi, avec d'autres espèces, dans notre analyse morphométrique de la tribu Triatomini (fig. 5).

#### 6.7.3. ADN microsatellite

Il s'agit de séquences très courtes répétées dans le génome (par exemple, GTGTGTGTGT), généralement situées dans les parties non codantes des gènes. Le polymorphisme réside dans le changement, avec le temps, du nombre de répétitions. Les microsatellites peuvent être amplifiés (PCR) en utilisant des sondes spécifiques.

Les images électrophorétiques sont simples et peuvent être interprétées comme pour l'électrophorèse des isoenzymes. Les premiers microsatellites de Triatominae mis en évidence l'ont été par HARRY *et al.* (1998) sur *R. pallescens*, *R. ecuadoriensis* et *R. prolixus*. Une population de spécimens de *R. pallescens* provenant de 36 palmiers (*Attalea butyraceae*) de la région de San Onofre au nord de la Colombie a été examinée pour une dizaine de locus. Quatre d'entre eux ont révélé un déséquilibre de Hardy-Weinberg. Les sondes utilisées pour *R. pallescens* ont permis de mettre en évidence des microsatellites également chez *R. ecuadoriensis* et chez *R. prolixus*. Il n'a pas été possible de les amplifier chez *T. infestans*.

#### 6.7.4. ADN nucléaire

Pour la phylogénie des groupes distants, comme le sont les tribus des Triatominae, on privilégie aujourd'hui le séquençage du gène de l'ARN ribosomal. Une telle étude est entreprise par l'Université de Valencia (Faculté de Pharmacie; Département de Parasitologie, Prof. S. Mas Coma) qui utilise la séquence complète du 18S de l'ADN ribosomal. Les premiers résultats (Bargues *et al.*, données non publiées) confirment également les deux tribus Rhodniini et Triatomini, en utilisant *Lygus hesperus* comme groupe externe et en incluant de nombreuses espèces d'hémiptères dans l'arbre. Comme on peut l'attendre d'un marqueur évolutif aussi lent, une absence totale de différences nucléotidiques est observée entre les membres du complexe phyllosoma, à l'exception toutefois de *T. dimidiata* qui présente un nucléotide différent. L'examen d'un segment plus variable de l'ADN ribosomal, à savoir l'ITS2, montre plus de différences entre populations géographiques de *T. dimidiata* qu'entre les autres espèces du complexe.

## REFERENCES

- ABALOS, J.W. & WYGODZINSKY, P. 1951. Las Triatominae Argentinas (Reduviidae-Hemiptera). — Universidad Nacional de Tucumán, Instituto de Medicina Regional Pública, 601, Monog. 2, 178 pp.
- ACTIS, A.S., TRAVERSA, O.C. & CARCAVALLO, R.U. 1964. Estudios taxonómicos sobre el género *Triatoma* Laporte mediante la electrophoresis de la linfa. — *An. Esc. Nac. Ciencias Biol.*, **13** (1-4): 97-106.
- AGUILAR, R.A., TORRES, B.N., JIMENEZ, M.C., JURBERG, J., GALVAO, C. & CARCAVALLO, R.U. 1999. *Triatoma bassolsae* sp.n. do México, com uma chave para as espécies do complexo «phyllosoma» (Hemiptera, Reduviidae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **94**: 353-359.
- ALDANA, E., LIZANO, E., RAMON, F. & VALDERRAMA, A. 1996. Nueva especie de *Psammolestes* Bergroth de la Región Sur-Occidental de Venezuela (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). — *Caribbean Journal of Science*, **32**: 145-150.
- ALMEIDA, F.B., SANTOS, E.I. & SPOSINA, G. 1973. Triatomíneos da Amazonia III. — *Acta Amazônica*, **3**: 43-66.
- ALMEIDA, J.R. de 1982. Estudo explorativo de proteínas da hemolinfa de triatomíneos (Hemiptera: Reduviidae) vectores da doença de Chagas. I. *Triatoma* spp. — *Rev. Bras. Malar.*, **34**: 101-107.
- AMYOT, C.J.B. & SERVILLE, A. 1843. Histoire Naturelle des Insectes. Hémiptères. — Librairie Encyclopédique de Roret, Fain et Thunot, Paris, 675 pp.
- APT, W., AGUILERA, X., ARRIBADA, A., GOMEZ, L., MILES, M. & WIDMER, G. 1987. Epidemiology of Chagas' Disease in Northern Chile: Isozyme Profiles of *Trypanosoma Cruzi* from Domestic and Sylvatic Transmission Cycles and their Association with Cardiopathy. — *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, **37**(2): 302-307.
- ARIAS, A.R. de, HIRAI, H. & ASCURRA, M. 1990. Karyotype variation in the Triatominae subfamily. A study on *Rhodnius neglectus* (Lent 1954) and *Triatoma infestans* (Klug 1834). — In: KAWABATA, M. & SAKAMOTO, M., Asunción, Paraguay. *Ann. Rep. Research Institute of Health Science*, **14**: 113-127.
- BARATA, J.M.S. 1981. Aspectos morfológicos de ovos de Triatominae. II. Características macroscópicas e exocoriais de dez espécies do género *Rhodnius* Stal, 1859 (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista de Saúde Pública*, **15**: 490 - 542.
- BARATA, J.M.S., CARCAVALLO, R.U., NAVES, H.A.M., CARVALHO, M.E.S.D. & SOUZA, J.M. 1997. El alótipo macho de *Panstrongylus lenti* Galvão & Palma, 1968 (Hemiptera, Reduviidae). — *Entomologia y Vectores*, **4**: 135-140.
- BARBER, H.G. 1932. A new species of *Rhodnius* from Panama (Hemiptera: Reduviidae). — *Journal of the Washington Academy of Science*, **22**: 514-517.
- BARBER, H.G. 1937a. A new bat-cave bug from Panama (Hemiptera-Heteroptera, Reduviidae). — *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **39**: 60-63.
- BARBER, H.G. 1937b. A new species of *Triatoma* from Arizona (Hemiptera-Heteroptera, Reduviidae). — *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **39**: 86-87.
- BARBER, H.G. 1938. A new genus and species of the subfamily Triatominae (Reduviidae: HEMIPTERA). — *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **40**: 104-105.
- BARRETT, T.V. & ARIAS, J.R. 1985. A new triatomine host of *Trypanosoma cruzi* from the Central Amazon of Brasil: *Cavernicola lenti* n.sp. (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **80**: 91-96.

- BARTH, R. 1956a. Estudos anatômicos e histológicos sobre a subfamília Triatominae (Heteroptera, Reduviidae). VI parte: Estudo comparativo sobre a espermiocitogênese das espécies mais importantes. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **54** (3): 599-616.
- BARTH, R. 1956b. Estudos anatômicos e histológicos sobre a subfamília Triatominae (Heteroptera, Reduviidae). V parte: Anatomia do testículo e espermiocitogênese do *Triatoma infestans*. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **54**: 135229.
- BARTH, R. 1958. Estudos anatômicos e histológicos sobre a subfamília Triatominae (Heteroptera, Reduviidae). X parte: Espermiocitogênese do *Triatoma infestans*. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **56**: 577599.
- BEARD, C.B., YOUNG, D.G., BUTLER, J.F. & EVANS, D.A. 1988. First Isolation of *Trypanosoma cruzi* from a wild-caught *Triatoma sanguisuga* (Le Conte) (Hemiptera: Triatominae) in Florida, USA — *J. Parasit.*, **74**(2): 343-344.
- BERG, C. 1879. *Hemiptera Argentina enumeravit speciesque novas*. — P.E. Coni, Buenos Aires, 316 pp.
- BERGROTH, E. 1911. A new genus of Reduviidae. — *Psyche*, **18**: 144-145.
- BLANCHARD, E. & BRULLE, A. 1843. Insectes de l'Amérique méridionale. — *In*: Voyage dans l'Amérique Méridionale par Alcide d'Orbigny, vol. 6, P. Bertrand, Paris, 222 pp.
- BLANCHARD, R. 1890. *Traité de Zoologie médicale*. — Ballière et Fils, Paris, vol. 2, 883 pp.
- BREDDIN, G. 1903. Neue Paläotropische Reduviinen. — *Gesellschaft Naturforschender Freunde*, **3**: 111-129
- BRENIERE, F.S., CARLIER, Y., CARRASCO, R., MOLLINEDO, S., LEMESRE, J.L., DESJEUX, P. & AFCHAIN, D. 1987. Specific immunodiagnosis of Chagas disease: Immunodiffusion test using a specific serum anti-*Trypanosoma cruzi* component. — *J. Trop. Geograph. Med.*: 281- 286.
- BRENIERE, F.S., BOSSENSO, M.F., VARGAS, F., YAKSIC, N., NOIREAU, F., NOEL, S., DUJARDIN, J.-P. & TIBAYRENC, M. 1998. Smallness of the panmictic unit of *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae). — *Journal of Medical Entomology*, **35** (6): 911-917.
- BRUMPT, E. 1914. O xenodiagnóstico. Aplicação ao diagnóstico de algumas infecções parasitárias e, em particular, à tripanosomose de Chagas. — *An. Paul Med. Cirurg.*, **3**: 97-102.
- BRUMPT, W. & GOMES, J.F. 1914. Descrição de uma nova espécie de *Triatoma* (*T. chagasi*) hospedeiro primitivo do *Trypanosoma cruzi* Chagas. — *Anais Paulistas de Medicina e Cirurgia*, **3**: 73-77.
- BUCK, R.C. 1967. Mitosis and meiosis in *Rhodnius prolixus*. The fine structure of the spindle and diffuse kinetochore. — *J. Ultrastruc. Res.*, **18**: 489.
- BURMEISTER, H. 1835. *Handbuch der Entomologie*. Tome 2, part 1. — T. Enslin, Berlin, 400 pp.
- BURMEISTER, H. 1861. *Reise durch die La Plata-Stäaten*. — Halle, Berlin, 502 pp.
- BURNABY, T.P. 1966. Growth-invariant discriminant functions and generalized distances — *Biometrics*, **22**: 96-110.
- CAMARGO, M.E. 1992. Serological diagnosis. An appraisal of Chagas disease serodiagnosis. — *In*: WENDEL, S., BRENER, Z., CAMARGO, M.E. & RASSI, A. (eds.), Chagas disease (American Trypanosomiasis): its impact on transfusion and clinical medicine, ISBT Brazil'92, São Paulo, Brazil.
- CAMPBELL, B.C., STEFFEN-CAMPBELL, J.D., SORENSEN, J.T. & GILL, R.J. 1995. Paraphyly of Homoptera and Auchenorrhyncha inferred from 18S rDNA nucleotide sequences. — *Systematic Entomology*, **20**: 175-194.
- CAMPOS, F.R. 1932. Una nueva especie del género *Triatoma* (Hemíptero Heteróptero de la fam. Reduviidae, subfam. Acanthaspidinae). — *Revista del Colegio Nacional Vicente Rocafuerte*, Guayaquil, **14**: 3-6.

- CARBAJAL NETO, J.B., ALMEIDA, J.R. de & ALMEIDA, S.B. de. 1983. Exploratory Study of Isoenzymes in the Hemolymph of Triatomines, Vectors of Chagas. II- *Panstrongylus megistus* (Burmeister, 1835). — *An. Soc. Entomol. Brasil*, **12**(1).
- CARCAVALLO, R.U., MARTINEZ, A., PROSEN, A.F. & CICHERO, J.A. 1964. Una nueva especie de Triatominae de la República Argentina. — *Anales del Instituto de Medicina Regional*, Tucumán, **6** (suppl.): 151-157.
- CARCAVALLO, R.U. & MARTINEZ, A. 1968. Entomo-epidemiología de la República Argentina. — *Jornal de Investigaciones Científicas de las Fuerzas Armadas*, **13**: 1-144.
- CARCAVALLO, R.U., CICHERO, J.A., MARTINEZ, A., PROSEN, A.F. & RONDEROS, R. 1967. Una nueva especie del género *Triatoma* Laporte (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Segundas Jornadas Entomo-epidemiológicas Argentinas*, vol. 2, pp. 43-48.
- CARCAVALLO, R.U. 1976. Aspects of the epidemiology of Chagas disease in Venezuela and Argentina. — *In: American Trypanosomiasis Research*, PAHO Scientific Publication, **318**: 347-358.
- CARCAVALLO, R.U. & BARRETO, P. 1976. Una nueva especie de *Rhodnius* Stal (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) de Colombia. — *Boletín de la Dirección de Malariología y Saneamiento Ambiental*, **16**: 176-183.
- CARCAVALLO, R.U. & MARTINEZ, A. 1987. Comentarios sobre *Triatoma gallardo* Carpintero, 1986. — *Chagas*, **4**: 2.
- CARCAVALLO, R.U., MARTINEZ, A. & PELAEZ, D. 1987. Una nueva especie de *Triatoma* Laporte, de México. — *Chagas*, **4**: 4-5.
- CARCAVALLO, R.U., GALINDEZ GIRON, I., JURBERG, J. & LENT, H. 1997. Bibliographic checklist of the American Triatominae (Hemiptera: Reduviidae). — *In: Atlas of Chagas Disease Vectors in the Americas*, vol. 1, Editora FIOCRUZ, Rio de Janeiro. pp. 15-52.
- CARCAVALLO, R.U., JURBERG, J. & LENT, H. 1998a. *Torrealbaia martinezi*, gen. nov. sp.n., da tribo Cavernicolini (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae): uma abordagem filogenética. — *Entomologia y Vectores*, **5**: 143-150.
- CARCAVALLO, R.U., GALVAO, C. & LENT, H. 1998b. *Triatoma jurbergi* sp.n. do norte do estado do Mato Grosso, Brasil (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) com uma atualização das sinónimias e outros táxons. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **93**: 459-464.
- CARLIER, L., MUNOZ, M. & DUJARDIN, J.-P. 1996. RAPD Protocol for Triatominae, pp 81-83. — *In: SCHOFIELD, C.J., DUJARDIN, J.-P. & JURBERG, J. (eds.), Proceedings of the International Workshop on Population Genetics and Control of Triatominae*, Santo Domingo de los Colorados, Ecuador. INDRE, Mexico City, 116 pp.
- CARPINTERO, D.J. 1986. Aporte al conocimiento de los triatominos en la Argentina. — *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernard Rivadavia*, **4**: 113-127.
- CARPINTERO, D.J. & LEGUIZAMON, M.N.; 1994. *Triatoma funerea*, nueva especie de Triatominae. — *CM Publicación Médica*, **7**: 111-121.
- CASINI, C.E., DUJARDIN, J.-P., MARTINEZ, M., PEREIRA, A.B. & SALVATELLA, R. 1995. Morphometric differentiation evidenced between two geographic populations of *Triatoma infestans* in Uruguay. — *Research and Reviews in Parasitology*, **55** (1): 25-30.
- CHAGAS, C. 1912. Sobre um tripanossoma do tatú, *Tatusia novemcincta*, transmitido pela *Triatoma geniculata* Latr. (1811). Possibilidade de ser o tatú um depositário do *Trypanosoma cruzi* no mundo exterior (Nota previa). — *Brasil-Médico*, **26**: 305-306.
- CHAMPION, G.C. 1899. Insecta Rhynchota. Hemiptera-Heteróptera. — *In: Biología Centrali-Americana*, London, vol. II, 416 pp.
- CHAVEZ, T., MORENO, J. & DUJARDIN, J.-P. 1999. Isoenzyme electrophoresis of *Rhodnius* species: a phenetic approach to relationships within the genus. — *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, in press.

- COMINGS, D.E. & OKADA, T.A. 1972. Holocentric chromosomes in *Oncopeltus*: kinetochore plates are present in Mitosis but absent in Meiosis. — *Chromosoma*, **37**: 177-192.
- CORNEJO, D.A. 1958. Investigaciones sobre patología tropical en el Departamento de Madre de Dios. 1. Enfermedad de Chagas. — *Anales de la Facultad de Medicina de Lima*, **41**: 409-427.
- CORREA, R.R. & ESPINOLA, H.N. 1964. Descrição de *Triatoma pseudomaculata*, nova espécie de triatomíneo de Sobral, Ceará (Hemiptera, Reduviidae). — *Arquivos de Higiene e Saúde Pública*, **29**: 115-127.
- COSTA, J., ROSA FREITAS-SIBAJEV, M.G., MARCHON-SILVA, V., QUINHONES PIRES, M. & PACHECO, R.S. 1997. Isoenzymes detect variation in populations of *Triatoma brasiliensis* (Hemiptera-Reduviidae: Triatominae). — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **92**: 459-464.
- COSTA LIMA, A. da. 1934. Sur l'existence, au Brésil, du *Psammolestes coreodes* Bergr. (Hemiptera-Reduviidae). — *Comptes rendus, Société de Biologie, Paris* 116. pp. 1155-1156.
- COURA, J.R., BARRETT, T. & NARANJO, M.A. 1994. Ataque de populações humanas por triatomíneos silvestres no amazonas: uma nova forma de transmissão da infecção chagásica. — *Rev. Soc. Bras. Med. Trop.*, **27**: 251-253.
- DAVIS, D.J., MCGREGOR, T. & DE SHAZO, T. 1943. *Triatoma sanguisuga* (Le Conte) and *Triatoma ambigua* Neiva as natural carriers of *Trypanosoma cruzi* in Texas. — *US Public Health Service Reports*, **58**: 353-354.
- DE GEER, C. 1773. Mémoires pour servir à l'histoire des insectes. Tome III. — Pierr Hesselberg, Stockholm, 696 pp.
- DEANE, M.P., SOUZA, M.A., PEREIRA, N.M., GONCALVES, A.M., MOMEN, H. & MOREL, C.M. 1984. *Trypanosoma cruzi*: inoculation schedules and re-isolation methods select individual strains from double infected mice, as demonstrated by schizodeme and zymodeme analysis. — *J. Protozool.*, **3**: 276-280.
- DEL PONTE, E. 1923. Nota adicional sobre el género *Triatoma* Laporte (con la descripción de tres especies nuevas). — *Revista del Instituto Bacteriológico del Departamento Nacional de Higiene*, Buenos Aires, **4**: 23-34.
- DEL PONTE, E. 1929. Algunas especies nuevas del género *Triatoma* Lap. — *Boletín de la Sociedad Entomológica Argentina*, **1**: 3-8.
- DEL PONTE, E. 1930. Catálogo descriptivo de los géneros *Triatoma* Lap., *Rhodnius* Stal. y *Eratyrus* Stal. — *Revista del Instituto Bacteriológico del Departamento Nacional de Higiene*, Buenos Aires, **5**: 855-937.
- DIAZ-UNGRÍA 1966. Transmission du *Trypanosoma cruzi* chez les Mammifères. — *Annales de Parasitologie* (Paris), **41** (6): 549-571.
- DIOS, R.L. & ZUCCARINI, J.A. 1926. Sobre la existencia del *Triatoma oswaldoi* Neiva y Pinto en la República Argentina. — *Revista de la Sociedad Argentina de Biología*, **2**: 179-180.
- DISTANT, W.L. 1902. Rhynchotal notes: XIV. Heteroptera: families Hydrometridae, Hemicoccephalidae, and Reduviidae (part). — *Annual Magazine of Natural History*, London series 7, **10**: 173-194.
- DISTANT, W.L. 1904. The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. *Rhynchota*. Vol. 2. — Taylor & Francis, London, 503 pp
- DOREA, R.C.C., MILES, M.A., POVOA, M.M. & SOUZA, A.A.A. 1982. An electrophoretic Approach to the Taxonomy of Chagas' Disease Vectors (Triatominae). Recent Developments in the Genetics of Insect Disease Vectors, Stipes Publishing Company, Champagn. IL. pp. 643-648.
- DOREA, R.C.C., POVOA, M.M., MILES, M.A., DE SOUZA, A.A.A. & BARATA, J.M. 1982. Electroforese de Enzimas para estudos de Triatomíneos com referencia especial a subpopulações de *Panstrongylus megistus*. — *Rev. Brasil Biol.*, **42**(3): 521-526.

- DRURY, D. 1773. Illustrations of Natural History. Vol. I. — London, 130 pp.
- DUJARDIN, J.-P. 1998. Population genetics and the natural history of domestication in Triatominae. — XXV Reunião Anual de Pesquisa Básica em Doença de Chagas, 11 a 13 de novembro, Caxambu, MG. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **93** (suppl. II): 34-36.
- DUJARDIN, J.-P. & TIBAYRENC, M. 1985a. Etude de 11 enzymes et données de génétique formelle pour 19 loci enzymatiques chez *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae). — *Annales de la Société belge de Médecine tropicale*, **65**: 271-280.
- DUJARDIN, J.-P. & TIBAYRENC, M. 1985b. Etudes isoenzymatiques du vecteur principal de la Maladie de Chagas: *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae). — *Ann. Soc. belge Méd. Trop.*, **65** (Suppl 1): 165-169.
- DUJARDIN, J.-P., TIBAYRENC, M., VENEGAS, E., MALDONADO, L., DESJEUX, P. & AYALA, F.J. 1987. Isozyme evidence of lack of speciation between wild and domestic *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) in Bolivia. — *J. Med. Entomol.*, **24**(1): 40-45.
- DUJARDIN, J.-P., LE PONT, F., GARCIA-ZAPATA, M.T., CARDOZO, L., BERMUDEZ, H., TIBAYRENC, M. & SCHOFIELD, C.J. 1988a. *Rhodnius prolixus*, *R. neglectus*, *R. pictipes* and *Triatoma infestans*: an electrophoretic comparison. — V Reunião sobre Pesquisa aplicada em doença de Chagas, Araxá, 03 a 05/11/88, p. 83.
- DUJARDIN, J.-P., TIBAYRENC, M., MARCONDEZ, C.B., CARDOZO, L., JORDAN, S.F. & BERMUDEZ, H. 1988b. Genetic variability of alpha-glycerophosphate dehydrogenase in *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae). — V Reunião sobre Pesquisa aplicada em doença de Chagas, Araxá, 03 a 05/11/88, p. 82.
- DUJARDIN, J.-P., LA FUENTE, C., CARDOZO, L. & TIBAYRENC, M. 1988c. Dispersing behaviour of *T. infestans*: evidence from a genetical study of field populations in Bolivia. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **83** (suppl. I).
- DUJARDIN, J.-P. & BERMUDEZ, H. 1988d. Transmisión hereditaria del fenótipo «ojos rojos» en *Triatoma infestans*. — *Boletín científico del CENETROP*. Vol XV, No único.
- DUJARDIN, J.-P., PEREIRA, J., SOLANO, P. & TIBAYRENC, M. 1990. Les réponses de la génétique des populations aux problèmes soulevés par la lutte contre les vecteurs de la maladie de Chagas. «Pour une épidémiologie totale». — *Compte-rendus du Colloque et des Ateliers «Hommes, Santé, Tropiques»*, p. 221. Ed. J.L. Jacquemin, pp. 121-125 SIPAP.
- DUJARDIN, J.-P., GARCIA-ZAPATA, M.T., JURBERG, J., ROELANTS, P., CARDOZO, L., PANZERA, F., DIAS, J.C.P. & SCHOFIELD, C.J. 1991. Which species of *Rhodnius* is invading houses in Brazil? — *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, **85**: 679-680.
- DUJARDIN, J.-P., CARDOZO, L. & SCHOFIELD, C. 1996a. Genetic analysis of *Triatoma infestans* following insecticidal control interventions in central Bolivia. — *Acta Tropica*, **61**: 263-266.
- DUJARDIN, J.-P. & CASINI, C. 1996b. Morphometry of *Triatoma infestans*, pp. 53-54. — In: SCHOFIELD, C.J., DUJARDIN, J.-P. & JURBERG, J. (eds.), *Proceedings of the International Workshop on Population Genetics and Control of Triatominae*, Santo Domingo de los Colorados, Ecuador. INDRE, Mexico City, 116 pp.
- DUJARDIN, J.-P., BERMUDEZ, H., CASINI, C., SCHOFIELD, C.J. & TIBAYRENC, M. 1997a. Metric differences between silvatic and domestic *Triatoma infestans* (Hemiptera, Reduviidae) in Bolivia. — *Journal of Medical Entomology*, **34** (5): 544-552.
- DUJARDIN, J.-P., BERMUDEZ, H. & SCHOFIELD, C.J. 1997b. The use of morphometrics in entomological surveillance of sylvatic foci of *Triatoma infestans* in Bolivia. — *Acta Tropica*, **66**: 145-153.
- DUJARDIN, J.-P., SCHOFIELD, C.J. & TIBAYRENC, M. 1998a. Population structure of Andean *Triatoma infestans*: allozyme frequencies and their epidemiological relevance. — *Medical and Veterinary Entomology*, **12**: 20-29.

- HARRY, M. 1993. Isozymic data question the specific status of some blood-sucking bugs of the genus *Rhodnius*, vectors of Chagas disease. — *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, **87**: 492.
- HARRY, M. 1994. Morphometric variability in the Chagas disease vector *Rhodnius prolixus*. — *Jpn. J. Genet.*, **69**: 233-250.
- HARRY, M., MORENO, G. & GOYFFON, M. 1992a. Genetic variability in populations of *Rhodnius prolixus*, vector of Chagas disease in Venezuela. — *Evolución Biológica*, **6**: 175-194.
- HARRY, M., GALINDEZ, I. & CARIU, M.L. 1992b. Isozyme variability and differentiation between *Rhodnius prolixus*, *R. robustus*, and *R. pictipes*, vectors of Chagas disease in Venezuela. — *Med. Vet. Entomol.*, **6**: 37-43.
- HARRY, M., POYET, G., ROMANA, C.A. & SOLIGNAC 1998. Isolation and characterization of microsatellite markers in the bloodsucking bug *Rhodnius pallescens* (Heteroptera, Reduviidae). — *Molecular Ecology*, **7**.
- HENNIG, W. 1981. Insect Phylogeny (ed. and translated by AC Pont). — Wiley & Sons, New York.
- HERRER, A., LENT, H. & WYGODZINSKY, P. 1954. Contribución al conocimiento del género *Belminus* Stal, 1859 (Triatominae, Reduviidae, Hemiptera). — *Anales del Instituto de Medicina Regional, Tucumán*, **4**: 85-105.
- HERRICH-SCHAEFFER, G.H.W. 1848. *Die Wanzenartigen Insekten*. — C.H. Zehschen Buchhandlung, Nurnberg, vol. 8, 130 pp.
- HIRAI, H., SHONO, Y., ROJAS DE ARIAS, G.A. & TADA, I. 1991. Constitutive heterochromatin polymorphism of a *Triatoma infestans* strain, a main vector insect of Chagas' disease. — *Jpn. J. Sanit. Zool.*, **42**: 301-313.
- HSAIO, T.Y. 1965. A new species of *Triatoma* Laporte (Hemiptera, Reduviidae). — *Acta Zootaxonomia Sinica*, **2**: 197-200.
- HUBBY, J.L. & LEWONTIN, R.C. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*. — *Genetics*, **54**: 557-594.
- HUGHES-SCHRADER, S. & SCHRADER, F. 1961. The kinetochore of the Hemiptera. — *Chromosoma*, **12**: 327-350.
- JEANNEL, R. 1919. Insectes Hémiptères, iii. Henicocephalidae et Reduviidae. — In: Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique orientale (1911-1912), pp. 131-314.
- JOHN, B. 1990. Meiosis. — In: BARLOW, P.W., BRAY, D., BREEN, P.B. & SLACK, J.M.W. (eds.), Cambridge University Press, 396 pp.
- JOHNSON, C. & LEDIG, R. 1918. Tentative list of Hemiptera from Claremont-Laguna region. — *Journal of Entomology and Zoology*, **10**: 3-8.
- JORG, M.E. 1937. *Triatoma mazzae* nova species, de Triatomidae (Hemiptera-Heteroptera, Reduvidae) de Argentina. — *MEPRA Publicación*, **37**: 33-47.
- JURBERG, J. & GALVAO, C. 1997. *Hermanlentia* n. gen. da tribo Triatomini. com um rol de espécies de Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **92**: 181-185.
- JURBERG, J., SILVA ROCHA, D. da, LOROSA, E.S., VINHAES, M. & LENT, H. 1998a. Uma nova espécie de *Triatoma* do estado do Rio Grande do Sul, Brasil (Hemiptera, Reduviidae). — *Entomologia y Vectores*, **5**: 295-310.
- JURBERG, J., GALVAO, C., LENT, H., MONTEIRO, F., LOPES, C.M., PANZERA, F. & PEREZ, R. 1998b. Revalidação de *Triatoma garciabesi* Carcavallo, Cichero, Martinez, Prosen & Ronderos, 1967 (Hemiptera-Reduviidae). — *Entomologia y Vectores*, **5**: 107-22.
- KIRCALDY, G.W. 1904. Bibliographical and nomenclatural notes on the Hemiptera. No.3. — *The Entomologist*, **37**: 279-283.
- KOSHY, T.K. 1979a. Chromosomes of Triatominae I. Haploid karyotypes of three species in the genus *Rhodnius* (Hemiptera-Reduviidae). — *Acta Cient. Venezolana*, **30**: 183-190.

- KOSHY, T.K. 1979b. Chromosomes of Triatominae II. Karyotypes studies of five species in the genus *Rhodnius* (Hemiptera-Reduviidae). — *Acta Cient. Venezuelana*, **30**: 191-195.
- KOSHY, T.K. 1979c. Chromosomes of Triatominae III. Karyotypes studies of *Triatoma pallidipennis* (Hemiptera-Reduviidae). — *Acta Cient. Venezuelana*, **30**: 196-198.
- LAPORTE, F.L. de 1832/3. Essai d'une classification systématique de l'ordre des Hémiptères (Hémiptères, Hétéroptères, Latr.). — *Magazine de Zoologie*, **1** (suppl.): 1-88.
- LARROUSSE, F. 1924. Triatomes d'Asie: description d'une nouvelle espèce *Triatoma bouvieri* n.sp. — *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, **2**: 62-70.
- LARROUSSE, F. 1926. Description de deux espèces nouvelles du genre *Triatoma*: *T. carriani* n.sp. et *T. pintoï* n.sp. — *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, **4**: 136-139.
- LARROUSSE, F. 1927. Etude biologique et systématique du genre *Rhodnius* Stal (Hémiptères, Reduviidae). — *Annales de Parasitologie*, **5**: 63-88.
- LATREILLE, P.A. 1804. Histoire Naturelle générale et particulière des Crustacés et des Insectes. — F. Schoell, Paris, vol. 12, pp. 255-257.
- LATREILLE, P.A. 1811. Insectes de l'Amérique recueillis pendant le voyage de MM. de Humboldt et Bonpland. — In: HUMBOLDT, A. & BONPLAND, A., Voyage aux régions équinoxiales du nouveau continent. Vol. 1, pp. 197-397, Paris.
- LECONTE, J.L. 1855. Remarks on two species of American *Cimex*. — Proceedings of the Academy of Natural Science, Philadelphia, 7, p. 404.
- LEITE, I.C. & BARBOSA, A. 1953. *Triatoma (Eutriatoma) matogrossensis* n. sp. — *Boletim do Instituto Oswaldo Cruz*, **2**: 1-3 (simultaneously published in: *Revista Brasileira de Malariologia e Doenças Tropicais*, **6**: 123-126).
- LEMESRE, J.L., AFCHAIN, D., OROZCO, O., LOYENS, M., BRENIERE, F.S. et al. 1986. Specific and sensitive immunological diagnosis of Chagas disease by competitive antibody enzyme immunoassay using a *Trypanosoma cruzi*-specific monoclonal antibody. — *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, **35**: 86-93.
- LENT, H. 1942. Estudos sobre os triatomídeos do Estado do Rio Grande do Sul, com descrição de uma espécie nova. — *Revista Brasileira da Biologia*, **2**: 219-231.
- LENT, H. 1943. Novo transmissor da doença de Chagas na cidade de Rio de Janeiro, D.F. Estudo dos gêneros *Belminus* Stal, 1859, *Bolboderia* Valdés, 1910 e descrição de *Parabelminus carioca* n.g., n.sp. (Hemiptera, Triatomidae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **38**: 497-516.
- LENT, H. 1950. Nova espécie de *Triatoma* Laporte, 1833 (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **10**: 437-440.
- LENT, H. 1951a. Segunda espécie do gênero *Bolboderia* Valdés, 1910 (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **11**: 153-156.
- LENT, H. 1951b. Triatominae das Regiões Oriental, Australiana, Etiópica e Paleártica, com descrição de uma nova espécie (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **11**: 425-429.
- LENT, H. 1951c. Novo *Triatoma* do Estado de Minas Gerais (Brasil) (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista Entomológica*, **22**: 349-352.
- LENT, H. 1953a. Um novo hemíptero hematófago da Venezuela (Reduviidae, Triatominae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **13**: 169-172.
- LENT, H. 1953b. Nova espécie de *Triatoma* da Região Oriental (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **13**: 315-319.
- LENT, H. 1954. Comentários sobre o gênero *Rhodnius* Stal com descrição de uma nova espécie do Brasil (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **14**: 237-247.
- LENT, H. 1997. Novos sinónimos de duas espécies de Triatominae da Venezuela (Hemiptera, Reduviidae). — *Entomologia y Vectores*, **4**: 67-70.

- LENT, H. & JURBERG, J. 1965. O género *Psammolestes* Bergroth, 1911, com um estudo sobre a genitália das espécies (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **25**: 349-376.
- LENT, H. & JURBERG, J. 1981. As espécies insulares de Cuba do género *Triatoma* Laporte (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **41**: 431-439.
- LENT, H., JURBERG, J. & GALVAO, C. 1993. *Rhodnius stali* n.sp., afim de *Rhodnius pictipes* Stal, 1872. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **88**: 605-614.
- LENT, H., JURBERG, J. & GALVAO, C. 1994a. Revalidação do género *Mepraia* Mazza, Gajardo & Jorg, 1940 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **89**: 347-352.
- LENT, H., JURBERG, J., GALVAO, C. & CARCAVALLO, R.U. 1994b. *Triatoma melanosoma*, novo status para *Triatoma infestans melanosoma* Martínez, Olmedo & Carcavallo, 1987 (Hemiptera: Reduviidae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **89**: 353-358.
- LENT, H., JURBERG, J. & CARCAVALLO, R.U. 1995a. *Belminus laportei* sp.n. da região Amazônica (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **90**: 33-39.
- LENT, H., JURBERG, J. & GALVAO, C. 1995b. Un sinónimo para *Triatoma melanosoma* Martínez, Olmedo & Carcavallo, 1987 (Hemiptera, Reduviidae). — *Entomologia y Vectores*, **2**: 81-82.
- LENT, H. & LEON, L.A. 1958. Um novo *Rhodnius* Stal do Ecuador (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **18**: 181-185.
- LENT, H. & MARTINS, A.V. 1940. Estudos sobre os Triatomídeos do Estado de Minas Gerais, com descrição de uma espécie nova. — *Revista de Entomologia*, Rio de Janeiro, **11**: 877-886.
- LENT, H. & WYGODZINSKY, P. 1945. Nova espécie do género *Aradomorpha* Champion, 1899 (Hemiptera, Reduvidae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **4**: 475-481.
- LENT, H. & WYGODZINSKY, P. 1979. Revision of the Triatominae (Hemiptera, Reduviidae), and their significance as vectors of Chagas disease. — *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **163**: 123-520.
- LESSA, E.P. & APPLEBAUM, G. 1993. Screening techniques for detecting allelic variation in DNA sequences. — *Molecular Ecology*, **2**: 11 pp.
- LEVIN, M.J., FRABCO DA SILVEIRA, J., FRASH, A.C.C., CAMARGO, M.E., LAFON, S., DEGRAVE, W.M. & RANGEL-ALDAO, R. 1991. Recombinant *Trypanosoma cruzi* antigens and Chagas disease diagnosis: analysis of a workshop. — *Fems. Microbiol. Immunol.*, **89**: 11-19.
- LOPEZ, G. & MORENO, J. 1995. Genetic variability and differentiation between populations of *Rhodnius prolixus* and *R. pallenscens*, vectors of Chagas disease in Colombia. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **90** (3): 353-357.
- LUCENA, D.T. 1959. *Panstrongylus megistus leucofasciatus* n. ssp. do Nordeste do Brasil. — *Revista Brasileira de Medicina*, **16**: 470-473.
- LUQUETTI, A.O., MILES, M.A., RASSI, A., DE REZENDE, M.J., DE SOUSA, A.A., POVOA, M.M. & RODRIGUES, I. 1986. *Trypanosoma cruzi*: zymodemes associated with acute and chronic Chagas' disease in central Brazil. — *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, **80**: 462-470.
- LYMAN, D.F., MONTEIRO, F.A., ESCALANTE, A.A., CORDON-ROSALES, C., WESSON, D.M., DUJARDIN, J.-P. & BEARD, C.B. 1999. Mitochondrial DNA sequence variation among triatomine vectors of Chagas disease. — *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, **60** (3): 377-386.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1967. The Theory of Island Biogeography. — Princeton University Press, Princeton, USA, 203 pp.

- MALDONADO, J. & FARR, T.H. 1962. On some Jamaican Triatominae and Emesinae. — *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **64**: 187-194.
- MANNA, G.K. 1950. Multiple sex chromosome mechanism in a reduviid bug *Conorhinus rubrofasciata* (De Geer). — *Proc. Zool. Soc. Bengal.*, **3**: 155-161.
- MANNA, G.K. 1951. A study of the chromosome during meiosis in forty-three species of Indian Heteropteran. — *Proc. Zool. Soc. Bengal.*, **4**: 1-116.
- MARGALEF, R. 1958. Mode of evolution of species in relation to their places in ecological succession. — XIII International Congress of Zoology, London. Section X, paper 17.
- MARTINEZ, A. 1984. Caracterización taxonómica de *Rhodnius dalessandroi* Carcavallo & Barreto, 1979 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Chagas*, **1**: 29-31.
- MARTINEZ, A. & CARCAVALLO, R.U. 1977. Un nuevo Triatominae neotropical (Hemiptera: Reduviidae). — *Folia Entomológica Mexicana*, **38**: 109-118.
- MARTINEZ, A., CARCAVALLO, R.U. & JURBERG, J. 1994. *Triatoma gomeznunezi*, a new species of Triatomini from Mexico (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Entomología y Vectores*, **1**: 15-19.
- MARTINEZ, A., CARCAVALLO, R.U. & PELAEZ, D. 1984. *Triatoma brailovskyi*, nueva especie Triatominae de México. — *Chagas*, **1**: 39-42.
- MARTINEZ, A., OLMEDO, R.A. & CARCAVALLO, R.U. 1987. Una nueva subespecie argentina de *Triatoma infestans*. — *Chagas*, **4**: 7-8.
- MATTA, A. 1919. Um novo Reduvido do Amazonas, *Rhodnius brethesi* n.sp. — *Amazonas Médico*, **2**: 93-94.
- MAUDLIN, I. 1974. Giemsa banding of metaphase chromosomes in triatomine bugs. — *Nature*, **252**: 392-393.
- MAUDLIN, I. 1976. The inheritance of radiation induced semi-sterility in *Rhodnius prolixus*. — *Chromosoma*, **58**: 285-306.
- MAZZA, S. 1936. Infestación de *Triatoma* por *Schizotrypanum cruzi* y hallazgo de animales domésticos portadores del mismo en el sur de la República (Río Negro y provincia de Buenos Aires). Nueva especie de *Triatoma* determinada en Río Negro. — *MEPRA Publicación*, **26**: 1-19.
- MAZZA, S., GAJARDO TOBAR, R. & JORG, M.E. 1940. *Mepraia* novum genus de Triatomidae. *Mepraia spinolai* (Porter) 1933, nov. comb., redescrípción del macho y descripción de la hembra. — *MEPRA Publicación*, **44**: 3-30.
- MAZZA, S. & JORG, M.E. 1944. *Triatoma bruchi*, nova species argentina de Triatominae (Hemiptera-Reduviidae). — *MEPRA Publicación*, **67**: 3-11.
- MAZZOTTI, L. 1940. Una nueva especie de *Triatoma* en México. — *Ciencia*, México, **1**: 22-23.
- MAZZOTTI, L. 1943. *Triatoma phyllosoma usingeri*, a new subspecies of *Triatoma* from Mexico. — *Pan-Pacific Entomologist*, **19**: 81-85.
- MELLO, M.L.S., FRANDI, M.A., GIORGIO, S., FERRAZ-FILHO, A.N., RODRIGUES, V.C.C., ROCHA-SILVA, E.O. & CORDEIRO, J.O. 1986. Number of chromosomes, Feulgen-DNA content, and nuclear phenotypes in domestic and wild specimens of *Panstrongylus megistus*. — *Ann. Trop. Med. & Parasit.*, **80**: 641-648.
- MELLO, M.L.S. & RECCO-PIMENTEL, S.M. 1987. Response to banding and Hoechst 33258 treatment in chromocentres of the malpighian tubule cells of *Triatoma infestans*. — *Cytobios*, **52**: 175-184.
- MEYEN, F.J.F. 1834. Reise um die Erde, in den Jahren 1830, 1831, und 1832, ausgeführt von F.J.F. Meyen. — C.W. Eichhoff, Berlin.
- MILES, M.A. & CIBULSKIS, R.E. 1986. The Heterogeneity of *Trypanosoma cruzi*. — *Parasitology Today*, **2** (4).
- MILES, M.A., SOUZA, A., POVOA, M., SHAW, J.J., LAINSON, R. & TOYE, P.J. 1978. Isozymic heterogeneity of *Trypanosoma cruzi* in the first autochthonous patients with Chagas' disease in Amazonian Brazil. — *Nature*, **272**: 819-821.

- MILLER, N.C.E. 1941. New genera and species of Malaysian Reduviidae, supplementary records. — *Journal of the Federated Malay States Museums*, **18**: 774-804.
- MILLER, N.C.E. 1958. On the Reduviidae of New Guinea and adjacent islands (Hemiptera-Heteroptera). Part I. — *Results of the Archbold Expeditions, Nova Guinea*, **9**: 33-143.
- MONTEIRO, F.A., COSTA, J. & SOLÉ-CAVA, A.M. 1998. Genetic confirmation of the specific status of *Triatoma petrochii* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). — *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, **92** (8): 897-900.
- MONTEIRO, F.A. *et al.* 1999. (...). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* (special volume) (in press).
- NEI, M. 1987. Molecular evolutionary genetics. — Columbia University Press, New York Guildford, Surrey, 512 pp.
- NEIVA, A. 1911a. Zwei neue Afrikanische Arten des Genus *Triatoma* (oder *Conorhinus*). — *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **13**: 239-240.
- NEIVA, A. 1911b. Contribuição para o estudo dos hematófagos brasileiros e descrição de uma nova espécie de *Triatoma*. — *Brasil-Médico*, **25**: 461-462.
- NEIVA, A. 1911c. Notas de entomologia médica. Três novas espécies de reduvidas norte-americanas. — *Brasil-Médico*, **25**: 441.
- NEIVA, A. 1911d. Notas de entomologia médica. Duas novas espécies norte-americanas de hemípteros hematófagos. — *Brasil-Médico*, **25**: 421-422.
- NEIVA, A. 1912. Notas de entomologia médica e descrição de duas novas espécies de Triatomas norte-americanas. — *Brasil-Médico*, **26**: 21-22.
- NEIVA, A. 1913. Algunos datos sobre hemípteros hematófagos de la América del Sur, con la descripción de una nueva especie. — *Anales del Museo Nacional de Historia Natural*, Buenos Aires, **24**: 195-198.
- NEIVA, A. 1914. *Revisão do género Triatoma Lap.* — Thesis, Faculdade de Medicina, Rio de Janeiro, 80 pp.
- NEIVA, A. & LENT, H. 1940. Sobre um novo triatomídeo chileno: *Triatomaptera porteri*. Nota prévia. — *Brasil-Médico*, **54**: 265-267.
- NEIVA, A. & LENT, H. 1941. Sinopse dos Triatomídeos. — *Revista de Entomologia*, Rio de Janeiro, **12**: 61-92.
- NEIVA, A. & PINTO, C. 1922. De um novo hemíptero hematófago brasileiro (*Triatoma fluminensis* nov.sp.). — *Brasil-Médico*, **36**: 402-403.
- NEIVA, A. & PINTO, C. 1923a. Estado actual dos conhecimentos sobre o género *Rhodnius* Stal, com a descrição de uma nova espécie. — *Brasil-Médico*, **37**: 20-24.
- NEIVA, A. & PINTO, C. 1923b. Dos hemípteros hematófagos do Norte do Brasil, com a descrição de duas novas especies. — *Brasil-Médico*, **37**: 73-76.
- NEIVA, A. & PINTO, C. 1923c. Dos reduvídeos hematófagos encontrados no Distrito Federal e Estado do Rio de Janeiro, com a descrição de uma espécie nova. — *Brasil-Médico*, **37**: 45-47.
- NEIVA, A. & PINTO, C. 1923d. Representantes dos géneros *Triatoma* Lap. e *Rhodnius* Stal, encontrados no Brasil Central e Sul; observações biológicas e descrição de uma nova espécie. — *Brasil-Médico*, **37**: 84-86.
- NEIVA, A., PINTO, C. & LENT, H. 1939. Notas sobre triatomídeos do Rio Grande do sul e descrição de uma nova espécie. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **34**: 607-610.
- NICOLINI, P., DELGADO, V., CESTAU, R., PEREZ, R. & PANZERA, F. 1996. Cytotaxonomy of five species of Triatominae. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **91**: 124.
- NOE, J. & SILVA, R. 1949. Una nueva variedad de *Triatoma infestans* Klug, 1834. — *Boletín de Informaciones Parasitológicas Chilenas*, **4**: 4-5.
- NOIREAU, F., BOSSENO, M.F., VARGAS, F. & BRENIERE, S.F. 1994. Apparent trend to domesticity observed in *Panstrongylus rufotuberculatus* Champion, 1899 (Hemiptera: Reduviidae) in Bolivia. — *Research and Reviews in Parasitology*, **54**: 263-264.

- NOIREAU, F., FLORES, R., GUTIERREZ, T. & DUJARDIN, J.-P. 1997a. Detection of silvatic dark morphs of *Triatoma infestans* in the Bolivian Chaco. — *Mem. Osw. Cruz*, **92**: 583-584.
- NOIREAU, F., BRENIERE, F., ORDONEZ, J., CARDOZO, L., MOROCHI, W., GUTIERREZ, T., BOSSENO, M.F., GARCIA, S., VARGAS, F., YAKSIC, N., DUJARDIN, J.-P., PEREDO, C. & WISNIVESKY-COLLI, C. 1997b. Low probability of transmission of *Trypanosoma cruzi* to humans by domiciliary *Triatoma sordida* in Bolivia. — *Transactions of The Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, **91**: 653-656.
- NOIREAU, F., GUTIERREZ, T., ZEGARRA, M., FLORES, R., BRENIERE, F. & DUJARDIN, J.-P. 1998. Cryptic speciation in *Triatoma sordida* (Hemiptera: Reduviidae) from the Bolivian Chaco. — *Tropical Medicine and International Health*, **3**: 364-372.
- NOIREAU, F., ZEGARRA, M., ORDONEZ, J., GUTIERREZ, T. & DUJARDIN, J.-P. 1999. Genetic structure of *Triatoma sordida* (Hemiptera: Reduviidae) domestic populations from Bolivia: application on control interventions. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **94** (3): 347- 351.
- NOKKALA, S. 1985. Restriction of kinetic activity of holokinetic chromosomes in meiotic cells and its structural basis. — *Heredity*, **102**: 85-88.
- ORTIZ, I. 1971. Sobre algunos arreglos taxonómicos en el orden de los Hemiptera (Insecta) con referencia especial a la identificación de la familia Triatomidae Pinto, 1931. Revisión del género *Panstrongylus* Berg, 1875 y descripción de una nueva especie (*Panstrongylus parageniculatus* n.sp.). — *Revista del Instituto de Higiene, Caracas*, **4**: 49-87.
- OSUNA, E. & AYALA, J.M. 1993. *Belminus pittieri*, nueva especie de Bolboderini (Triatominae: Reduviidae: Heteroptera). — *Boletín Entomología Venezolano*, **8**: 147-150.
- PANZERA, F. 1996. Estudios cromosómicos en Triatomíneos pp. 78-80. Capítulo del libro: Proceedings International Workshop on Population Genetics and Control of Triatominae. — In: SCHOFIELD, C.J., DUJARDIN, J.-P. & JURBERG, J. (eds.), published by INDRE (Instituto Nacional de Diagnóstico y Referencia Epidemiológica), México, 116 pp.
- PANZERA, F., PEREIRA, J., PEREIRA, A., ALVAREZ, F., DUTOUR, R., PEREZ, R., SALVATELLA, R. & SCVORTZOFF, E. 1988. Genetic polymorphism in triatomine species from Uruguay. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* (Suppl.), **83**: 191.
- PANZERA, F., ALVAREZ, F., SANCHEZ-RUFAS, J., PEREZ, R., SUJA, J.A., SCVORTZOFF, E., DUJARDIN, J.-P., ESTRAMIL, E. & SALVATELLA, R. 1992. C-heterochromatin polymorphism in holocentric chromosomes of *Triatoma infestans* (Hemiptera-Reduviidae). — *Genome*, **35**: 1068-1074.
- PANZERA, F., HORNOS, S., CESTAU, R., PANZERA, Y. & PEREZ, R. 1994. Comparative analysis of four Mexican species of triatomines (Hemiptera-Reduviidae). — Abstract XI Congr. Latin. Genética, México, p. 330.
- PANZERA, F., PEREZ, R., PANZERA, Y., ALVAREZ, F., SCVORTZOFF, E. & SALVATELLA, R. 1995. Karyotype evolution in holocentric chromosomes of three related species of triatomines (Hemiptera-Reduviidae). — *Chromosome Res.*, **3**: 143-150.
- PANZERA, F., PEREZ, R., HORNOS, S., CESTAU, R., PANZERA, Y., DELGADO, V. & NICOLINI, P. 1996. Chromosome Numbers in the Triatominae (Hemiptera-Reduviidae): a Review. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **91**: 515-518.
- PANZERA, F., HORNOS, S., PEREIRA, J., CESTAU, R., CANALE, D., DIOTAIUTI, L., DUJARDIN, J.-P. & PEREZ, R. 1997. Genetic variability and geographic differentiation among three species of triatomine bugs (Hemiptera-Reduviidae). — *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, **6**: 732-739.
- PANZERA, F., SCVORTZOFF, E., PEREZ, R., PANZERA, Y., HORNOS, S., CESTAU, R., NICOLINI, P., DELGADO, V., ALVAREZ, F., MAZZELLA, M., COSSIO, G., MARTINEZ, M. & SALVATELLA, R. 1998. «Citogenética de Triatominos». Capítulo 15 del libro: Atlas de Tri-

- atominos de América. — *In*: CARCAVALLO, R. (ed.), *Fundación Oswaldo Cruz* (Río de Janeiro, Brasil) (sous presse).
- PATTON, W.S. & CRAGG, F.W. 1913. *A Textbook of Medical Entomology*. — Christian Literature Society, London, 764 pp.
- PAYNE, F. 1909. Some new types of chromosome distribution and their relation to sex. — *Biol. Bull.*, **16**: 119-166.
- PELLEGRINO, J. 1950. Novos dados sobre a distribuição de triatomídeos e sua infecção pelo *Schizotrypanum cruzi* no Estado de Minas Gerais (Brasil). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **48**: 639-667.
- PENALVA DA SILVA, F. & SCHREIBER, G. 1969. Morphology of spermatogenic tubes as taxonomic character in Triatominae (Reduviidae, Hemiptera). — *Rev. Bras. Biol.*, **29**: 97-102.
- PEREIRA, J., DUJARDIN, J.-P., SALVATELLA, R. & TIBAYRENC, M. 1996. Enzymatic variability and phylogenetic relatedness among *Triatoma infestans*, *T. platensis*, *T. delponteii* and *T. rubrovaria*. — *Heredity*, **77**: 47-54.
- PEREZ, R. 1996. Análisis cariológico de especies del género *Triatoma* (Hemiptera-Reduviidae), con énfasis en *Triatoma infestans*, principal vector de la Enfermedad de Chagas en el Uruguay. — Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Univ. de Uruguay, 130 pp.
- PEREZ, R. 1998. Análisis de la orientación y segregación meiótica en los cromosomas holocéntricos de los triatomíneos ((Hemiptera-Reduviidae). — Tesis de Doctorado PEDECIBA, Facultad de Ciencias, Univ. de Uruguay, 123 pp.
- PEREZ, R., PANZERA, F., PAGE, J., SUJA, J. & RUFAS, J. 1997. Meiotic behaviour of holocentric chromosomes: orientation and segregation of autosomes in *Triatoma infestans* (Heteroptera). — *Chromosome Res.*, **5**: 47-56.
- PEREZ, R., PANZERA, F., SCVORTZOFF, E., HORNOS, S., BELLIZZI, S., SCAFIEZZO, S. & SALVATELLA, R. 1991. Variaciones de heterocromatina C en *Triatoma infestans* procedentes de Argentina y Chile. — Abstract X Cong. Latinoam. Parasit., Mont., p. 143.
- PEREZ, R., PANZERA, F., SCAFIEZZO, S., MAZZELLA, M.C., PANZERA, F., DUJARDIN, J.-P. & SCVORTZOFF, E. 1992. Cytogenetics as a tool for triatomine species distinction (Hemiptera-Reduviidae). — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **87**: 353-361.
- PHILIPPI, R.A. 1860. *Viaje al Desierto de Atacama*. — Librería Anton, Sajonia, 236 pp.
- PIANKA, E.R. 1970. On r- and K-selection. — *American Naturalist*, **106**: 592-597.
- PIANKA, E.R. 1972. r and K selection or b and d selection? — *American Naturalist*, **106**: 581-588.
- PICADO, C. 1913. Les broméliacées épiphytes considérées comme milieu biologique. — *Bulletin Scientifique France-Belgique*, série 7, **47**: 215-360.
- PIESMAN, J., SHERLOCK, I.A. & CHRISTENSEN, H.A. 1983. Host availability limits population density of *Panstrongylus megistus*. — *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, **32**: 1445-1450.
- PIMPINELLI, S. & GODAY, C. 1989. Unusual kinetochores and chromatin diminution in *Parascaris*. — *Tig*, **5**: 310-315.
- PINTO, C. 1925a. Ensaio monográfico dos Reduvidos hematófagos ou «barbeiros». — Tesis, Faculdade de Medicina, Rio de Janeiro, 118 pp.
- PINTO, C. 1925b. Uma nova espécie de «barbeiro» da Argentina, *Triatoma larroussei*. — *Ciência Médica*, **3**: 454-456.
- PINTO, C. 1926a. Triatomídeos da Venezuela, com a descrição de uma nova espécie do género *Eutriatoma*. — *Anais da Faculdade de Medicina de São Paulo*, **1**: 85-87.
- PINTO, C. 1926b. *Eutriatoma tibiamaculata*, novo género e nova espécie. forma intermediária entre *Rhodnius* e *Triatoma*. — *Ciência Médica*, Rio de Janeiro, **3**: 133-136.
- PINTO, C. 1931. Valor do rosto e antenas na caracterização dos géneros de Triatomídeos. Hemiptera, Reduvidae. — *Boletim Biológico de São Paulo*, **19**: 45-136.

- PINTO, C. 1932. *Rhodnius dunni*, n.sp. do Panama. — *Revista de Medicina Cirúrgica do Brasil*, **40**: 324.
- PINTO, C. & BARRETO, J.B. 1925. Uma nova espécie de «barbeiro» do Brasil (*Triatoma petrochii* n.sp.). — *Ciência Médica*, **3**: 769.
- PINTO, C. & LENT, H. 1946. Novo hemíptero hematófago do género *Panstrongylus* Berg, 1879. — *Revista Brasileira da Biologia*, **6**: 459-465.
- PIRES, H.H.R., SILVA, J.A., TOLEDO, V., PEREIRA, A.S., DIOTAIUTI, L. & SIQUEIRA, A.M. 1994. Comparative studies of distinct Populations of *Triatoma infestans*. 3- Isoenzyme eletrophoresis. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **89** (Suppl. I): 201.
- PORTER, C.E. 1934. Una *Triatoma* nueva chilena. — *Revista Chilena de Historia Natural*, **37**: 192-193.
- PROSEN, A.F. & MARTINEZ, A. 1951. Algunas notas sobre Triatomidos (Hemiptera, Reduviidae). — *MEPRA Publicación*, **22**: 59-66.
- PROSEN, A.F. & MARTINEZ, A. 1952. Un nuevo género y especie de Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). — *MEPRA Publicación*, **23**, 5-12.
- RABINOVICH, J.E. 1972. Vital statistics of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) under laboratory conditions. I. *Triatoma infestans* Klug. — *Journal of Medical Entomology*, **9**: 351-370.
- RABINOVICH, J.E. 1974. Demographic strategies in animal populations: a regression analysis. — In: GOLLOY, F.B. & MEDINA, E. (eds.), *Tropical Ecological Systems*, Springer Verlag, New York, pp. 19-40.
- RASSI, A. & LUQUETTI, A.O. 1992. Therapy of Chagas disease. — In: WENDEL, S., BRENNER, Z., CAMARGO, M.E. & RASSI, A. (eds.), *Chagas disease (American Trypanosomiasis): its impact on transfusion and clinical medicine*, ISBT Brazil'92, São Paulo, Brazil, pp. 237-247.
- REBLAGLIATI, P., PAPESHI, A.G., MOLA, L.M., PIETROKOVSKY, S., GAJATE, BOTTAZZI, V. & WISNIVESKY-COLLI, C. 1998. Comparative meiotic studies in *Triatoma sordida* (Stal) and *T. guasayana* Wygodzinsky & Abalos (Reduviidae, Heteroptera). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **93**: 309-315.
- RIBEIRO, A.J. 1982. Polymorphism of an alpha-esterase of *Rhodnius prolixus* hemolymph (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Revista Brasileira de Parasitologia*, **42**: 653-654.
- RICHARDSON, B.J., BAVERSTOCK, P.R. & ADAMS, S.M. 1986. Allozyme electrophoresis: a Handbook for Animal Systematics and Population Studies. — Academic Press Australia, Orlando, Florida 32887, 409 pp.
- ROMANA, C. & ABALOS, J. 1947. *Triatoma delpontei* n.sp. (Hemiptera, Reduviidae). — *Anales del Instituto de Medicina Regional, Tucumán*, **2**: 79-93.
- ROMANA, C. & ABALOS, J.W. 1948. Acción del «Gammexane» sobre los triatomídeos. «Control» domiciliario. — *Anales del Instituto de Medicina Regional, Tucumán*, **2**: 95-106.
- RUFAS, J.S. & GIMENEZ-MARTIN, G. 1986. Ultrastructure of the kinetochore in *Graphosoma italicum* (Hemiptera-Heteroptera). — *Protoplasma*, **132**: 142-148.
- RYCKMAN, R.E. 1962. Biosystematics and hosts of the *Triatoma protracta* complex in North America (Hemiptera: Reduviidae) (Rodentia: Cricetidae). — *University of California Publications in Entomology*, **27**: 93-240.
- RYCKMAN, R.E. 1967. Six new populations of Triatominae from Western North America (Hemiptera: Reduviidae). — *Bulletin of the Pan-American Research Institute*, **1**: 1-3.
- RYCKMAN, R.E. & RYCKMAN, J.V. 1967. Epizootiology of *Trypanosoma cruzi* in southwestern North America. Part XII: Does Gause's rule apply to the ectoparasitic

- Triatominae? (Hemiptera: Reduviidae) (Kinetoplastida: Trypanosomidae) (Rodentia: Cricetidae). — *Journal of Medical Entomology*, **4**: 379-386.
- SALVATELLA, R., CASINI, C., PANZERA, F., PEREIRA, J., MAZZELLA, M.C., PEREIRA, A., BASMADJIAN, Y., MARTINEZ, M. & SCVORTZOFF, E. 1992. Description of a new chromatomorph of *Triatoma infestans* (Klug) and its genetic characteristics. — *Parasitología al día*, **16**: 35-39.
- SCHOFIELD, C.J. 1978. A comparison of sampling techniques for domestic populations of Triatominae. — *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, **72**: 449-455.
- SCHOFIELD, C.J. 1979. Demonstration of isobutyric acid in some triatomine bugs. — *Acta Tropica*, **36**: 103-105.
- SCHOFIELD, C.J. 1980a. Density regulation of domestic populations of *Triatoma infestans* in Brazil. — *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, **74**: 761-769.
- SCHOFIELD, C.J. 1980b. Nutritional status of domestic populations of *Triatoma infestans*. — *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, **74**: 770-778.
- SCHOFIELD, C.J. 1982. The role of blood intake in density regulation of populations of *Triatoma infestans* (Klug) (Hemiptera: Reduviidae). — *Bulletin of Entomological Research*, **72**: 617-629.
- SCHOFIELD, C.J. 1988. Biosystematics of the Triatominae. En: Biosystematic of Haematophagous Insects. — In: SERVICE, M.W. (ed.), *Systematics Assoc.*, Special Vol., **37**: 284-312, Clarendon Press, Oxford.
- SCHOFIELD, C.J. 1991. Vector population responses to control interventions. — *Ann. Soc. belge Med. Trop.*, **71** (suppl. 1): 201-217.
- SCHOFIELD, C.J. 1994. Triatominae. Biología y Control. — Eurocommunica, 80 pp.
- SCHOFIELD, C.J. & DOLLING, W.R. 1993. Bedbugs and kissing-bugs (bloodsucking Hemiptera). — In: LANE, R.P. & CROSSKEY, R.W. (eds.), *Medical Insects and Arachnids*, Chapman & Hall, London, UK, pp. 483-516.
- SCHOFIELD, C.J. & DUJARDIN, J.-P. 1997. Chagas disease vector control in Central America. — *Parasitology Today*, **13**: 141-144.
- SCHOFIELD, C.J. & KILGOUR, V. 1978. Isoenzyme characterization of triatomine bug flight muscle. — *Revista do Instituto da medicina Tropical*, São Paulo, **20**: 254-255.
- SCHOFIELD, C.J. & UPTON, C.P. 1978. Brindleys scent glands and the metasternal scent glands of *Panstrongylus megistus* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **38**: 665-678.
- SCHOFIELD, C.J., WILLIAMS, N.G. & MARSHALL, C. 1986. Density-dependent perception of triatominae bug bites. — *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, **80** (3): 351-358.
- SCHOFIELD, C.J., APT, W., SAGUA, H., PANZERA, F. & DUJARDIN, J.-P. 1998. Alary polymorphism in *Triatoma spinolai* and its possible relationship with demographic strategy. — *Med. & Vet. Entomol.*, **12**: 30-38.
- SCHOUDETEN, H. 1907. Note sur quelques hémiptères de l'Ile Maurice. — *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, **51**: 285-288.
- SCHOUDETEN, H. 1933. Résultats scientifiques du voyage de LL. AA. RR. le Prince et la Princesse de Belgique. Hemiptera-Heteroptera. — *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, **4**: 43-70.
- SCHRADER, F. 1935. Notes on mitotic behaviour of long chromosomes. — *Cytologia*, **6**: 422.
- SCHRADER, F. 1947. The role of the kinetochore in the chromosomal evolution of the Heteroptera and Homoptera. — *Evolution*, **1**: 134-42.
- SCHRADER, F. & HUGHES-SCHRADER, S. 1956. Polyploidy and fragmentation in the chromosomal evolution of various species of *Thyanta* (Hemiptera). — *Chromosoma*, **7**: 469-496.

- SCHREIBER, G. & PELLEGRINO, J. 1950. Eteropicosi di autosomi come possibile meccanismo di speciazione (Ricerche citologiche su alcuni Emitteri neotropici). — *Sci. Genet.*, **3**: 215-226.
- SCHREIBER, G. & PELLEGRINO, J. 1951. Análise citológica e cariométrica da acção da colchicina sobre a espermatogênese dos hemípteros. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **49**: 513-542.
- SCHREIBER, G., CARVALHO, H.C. & ESPINOLA, H.N. 1967. Genetics of *Triatoma* and other vector species. — In: WRIGHT, J.W. & PAL, R. (eds.), *Genetics of Insect Vectors of Disease*. Elsevier, Amsterdam, Chapter 14, pp. 441-456.
- SCHREIBER, G., BOGLIOLO, A.R. & COELHO DE PINHO, A. 1972. Cytogenetics of Triatominae: Caryotype, DNA content, nuclear size and heteropyknosis of autosomes. — *Rev. Brasil. Biol.*, **32** (2): 255-263.
- SCHREIBER, G., COELHO DE PINHO, A., PARENTONI, R., DE ABREU SALGADO, A. & LETTE DE GODOY, Jr. T. 1974a. Cytogenetics of Triatominae: II. Spermatogenesis in hybrid between *Triatoma infestans* and *Triatoma pseudomaculata* (Hemiptera-Reduviidae). — *Rev. Brasil. Genética*, **34**: 1-10.
- SCHREIBER, G., ALENCAR, L.G., BOGLIOLO, A.R., CARVALHO, C.H., CAVENAGHI, C.M.T., ESPINOLA, N.H., GODOY, T.L., PARENTONI, M.R., PELLEGRINO, J., PINHO, C.A., REZENDE, E.S., SALGADO, A.A. & SILVA, P.F. 1974b. Vinte e cinco anos de citogenética dos Triatominae. — *Rev. Soc. Bras. Med. Trop.*, **8** (2): 123-127.
- SERRA, O.P., SERRA, R.G. & ATZINGEN, N.C.B. von 1980. Nova espécie do género *Rhodnius* da Amazonia, Estado do Pará, Brasil. — *Anais do V Congresso Brasileiro de Parasitologia*, Rio de Janeiro, p. 120
- SERRA, R.G., ATZINGEN, N.C.B. & SERRA, O.P. 1987. Nueva especie del género *Alberprosenia* Martínez & Carcavallo, 1977, del Estado de Pará, Brasil. — *Chagas*, **4**: 3.
- SERRES, E. & ROUX, M. 1986. Pratique de la classification automatique. L'exemple des *Leishmania*. — IMEEE, Montpellier, pp. 27-40.
- SHCHERBAKOV, D.E. 1988. Origin and evolution of Auchenorrhyncha (Homoptera) based upon fossil evidence. Abstract and authors index. P8. — Proceedings of the Twenty-Eighth International Congress of Entomology 1988, Vancouver, BC, Canada.
- SHERLOCK, I.A. & SERAFIM, E.M. 1967. *Triatoma lenti* sp.n., *Triatoma pessoai* sp.n. e *Triatoma bahiensis* sp.n. do estado da Bahia, Brasil (Hemiptera, Reduviidae). — *Gazeta Médica da Bahia*, **67**: 75-92.
- SHERLOCK, I.A. & GUITTON, N. 1982. Fauna Triatomina do Estado da Bahia, Brasil, *Microtriatoma pratai* sp.nov. (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **77**: 131-137.
- SHERLOCK, I.A., GUITTON, N. & MILES, M. 1977. *Rhodnius paraensis* espécie nova do Estado do Pará, Brasil (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Acta Amazonica*, **7**: 71-74.
- SIGNORET, A.V. 1860. Faune des Hémiptères de Madagascar, 2<sup>e</sup> partie: Hétéroptères. — *Annales de la Société Entomologique de France*, **8**: 917-972.
- SILVEIRA, A.C., DIOTAIUTI, L., NEIVA, E., MATOS, C.A.S. & ELIAS, M. 1983. Domiciliação de *Rhodnius neglectus* Lent, 1954, no estado de Goiás, Brasil. — X Reunião Anual de Pesquisa Básica em Doença de Chagas, Caxambu MG, pp. 5-8.
- SOARES, R.P.P., SANTOS, A.R.G., BARBOSA, S.E., DUJARDIN, J.-P., SCHOFIELD, C.J., SIQUEIRA, A.M. & DIOTAIUTI, L. 1999. Characterization of *Rhodnius neglectus* from Two Regions of Brazil Using Isoenzymes, Genitalia Morphology and Morphometry. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **94**(2): 161-166.
- SOLANO, P., DUJARDIN, J.-P., SCHOFIELD, C., ROMANA, C. & TIBAYRENC, M. 1996. Isoenzymes as a tool for *Rhodnius* species identification. — *Research & Reviews in Parasitology*, **56** (1): 41-47.

- SOLARI, A.J. 1979. Autosomal synaptonemal complexes and sex chromosomes without axes in *Triatoma infestans* (Reduviidae, Hemiptera). — *Chromosoma*, **72**: 225-240.
- SOLARI, A.J. & AGOPIAN, S. 1987. Recombination nodules, synaptonemal complexes and heterochromatin in the hemipteran *Triatoma infestans*. — *Microsc. Electr. Biol. Cell.*, **11**: 179-189.
- SORENSEN, J.T. 1992. The use of discriminant function analysis for estimation of phylogeny: partitioning, perspective and problems. — In: FOOTIT, R.G. & SORENSEN, J.T. (eds.), *Ordination in the study of morphology, evolution and systematics of insects: applications and quantitative genetic rationales*, Elsevier, New York, pp. 65-93.
- SPINOLA, M. 1852. Hemipteros. — *Historia Física y Política de Chile*, **7**: 113-320.
- STAL, C. 1854. Nya Hemiptera. Ofversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens — *Forhandlingar*, **12**: 181-192.
- STAL, C. 1859. Monographie der Gattung *Conorhinus* und Verwandten. — *Berliner Entomologische Zeitschrift*, **3**: 99-117.
- STAL, C. 1868. Hemiptera Fabriciana. Pars 1. Heteroptera. — *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, **7**: 1-148.
- STAL, C. 1872. Enumeratio Hemipterorum. Pars 2. — *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, **10**: 1-159.
- STEINER, W.W.M. & JOSLYN, D.J. 1979. Electrophoretic techniques for the genetic study of mosquitoes. — *Mosq. News*, **39**: 35-54.
- STOTHARD, J.R., YAMAMOTO, Y., CHERCHI, A., GARCIA, A.L., VALENTE, S.A.S., SCHOFIELD, C.J. & MILES, M.A. 1998. A preliminary survey of mitochondrial sequence variation in Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) using polymerase chain reaction-based single strand conformational polymorphism (SSCP) analysis and direct sequencing. — *Bulletin of Entomological Research*, **88**: 553-560.
- STROUT, R.G. 1962. A method for concentrating hemoflagellates. — *J. Parasitol.*, **48**: 100.
- SUMNER, A.T. 1972. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. — *Exp. Cell Res.*, **75**: 304-306.
- TIBAYRENC, M. 1980. Note préliminaire sur les isoenzymes de *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae), vecteur majeur de la maladie de Chagas en Amérique latine. — *Cahiers ORSTOM, série Entomologie médicale et Parasitologie*, **18**: 71-73.
- TIBAYRENC, M. 1995. Population genetics of parasitic protozoa and other micro-organisms. — *Advances in Parasitology*, **36**: 48-115.
- TIBAYRENC, M. & AYALA, F.J. 1988. Isozyme variability in *Trypanosoma cruzi*, the agent of Chagas' disease: genetical, taxonomical, and epidemiological significance. — *Evolution*, **42** (2): 277-292.
- TIBAYRENC, M. & AYALA, F.J. 1991. Towards a population genetics of micro-organisms: the clonal theory of parasitic protozoa. — *Parasitology Today*, **7**(9): 228-259.
- TIBAYRENC, M., KJELLBERG, F. & AYALA, F.J. 1991. The Clonal Theory of Parasitic Protozoa. — *Bio Science*, **41**(11): 767-774.
- TIBAYRENC, M., WARD, P., MOYA, A. & AYALA, F.J. 1986. Natural populations of *Trypanosoma cruzi*, the agent of Chagas disease, have a complex multiclonal structure. — *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, **83**: 115-119.
- TORRICO, R.A. 1946. Hallazgo de *Eratyrus mucronatus*, infestación natural de «vinchucas» de cerro y *Eutriatoma sordida* en Cochabamba. — *Ann. Lab. Central Cochabamba*, **1**: 19-23.
- TORRICO, R.A. 1958. Reconocimiento de nuevas áreas de distribución de triatominos en Bolivia. — *Anales del Laboratorio Central*, **4**: 11-14.
- UESHIMA, N. 1966. Cytotaxonomy of the Triatominae (Reduviidae: Hemiptera). — *Chromosoma*, **18**: 97-122.

- UESHIMA, N. 1979. Insecta 6. Hemiptera II: Heteróptera. — *In*: JOHN, B. (ed.), *Animal Cytogenetics*, Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
- UHLER, P.R. 1894. Observations upon the Heteropterous Hemiptera of Lower California, with description of new species. — *Proceedings of the California Academy of Science* (series 2), **4**: 223-295.
- USINGER, R.L. 1939. Descriptions of new Triatominae with a key to genera (Hemiptera, Reduviidae). — *University of California Publications in Entomology*, **7**: 33-56.
- USINGER, R.L. 1940. A new *Triatoma* from Lower California (Hemiptera, Reduviidae). — *Pan-Pacific Entomologist*, **16**: 73-74.
- USINGER, R.L. 1941. Notes and descriptions of neotropical Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). — *Pan-Pacific Entomologist*, **17**: 49-57.
- USINGER, R.L. 1944. The Triatominae of North and Central America and the West Indies and their public health significance. — *US Public Health Bulletin*, **288**, 83 pp.
- USINGER, R.L., WYGODZINSKY, P. & RYCKMAN, R.E. 1966. The Biosystematics of Triatominae. — *Annual Review of Entomology*, **11**: 3089-3309.
- VAIO, E.S. de, GRUCCI, B., CASTAGNINO, A.M., FRANCA, M.E. & MARTINEZ, M.E. 1985. Meiotic differences between three triatomine species (Hemiptera, Reduviidae). — *Genética*, **67**: 185-191.
- VALDERRAMA, A., LIZANO, E., CABELLO, D. & VALERA, M. 1996. *Panstrongylus turpiali* n.sp. (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) from Venezuela. — *Caribbean Journal of Science*, **32**: 142-144.
- VALDES, P.R. 1910. Clasificación Gundlach de Hemípteros Cubanos, conforme a los ejemplares que existen en el Museo del Instituto de 2a enseñanza de La Habana. — *Anales de la Academia de Ciencia Médica y Fisiología Natural, La Habana, Revista Científica*, **46**: 425-446.
- Van DUZEE, E.P. 1916. Check-list of the Hemiptera (excepting the Aphididae, Aleurodidae and Coccidae) of America, north of Mexico. — *New York Entomological Society*, 111 pp.
- VEAS, F., BRENIERE, S.F., CUNY, G., BRENGUES, C., SOLARI, A. & TIBAYRENC, M. 1991. General procedure to construct highly specific kDNA probes for clones of *Trypanosoma cruzi* for sensitive detection by polymerase chain reaction. — *Cell Molec. Biol.*, **37**(1): 73-84.
- VERANO, O.T. & GALVAO, A.B. 1958. *Triatoma costalimai* n.sp. — *Revista Brasileira de Malariologia e Doenças Tropicais*, **10**: 199-205.
- WALKER, F. 1873. Catalogue of the specimens of Hemiptera Heteroptera in the collection of the British Museum. — BM(NH) London. Part 7, 213 pp. Part 8, 220 pp.
- WESTWOOD, J.O. 1837. Illustrations of Natural History. (Revised edition of Drury, 1773). — London.
- WHITE, M.J.D. 1973. *Animal cytology and evolution*. (3rd ed.). — University Press, Cambridge.
- WHO 1990. Chagas disease. Frequency and geographical distribution. — *Weekly Epidemiem. Res., Relevé Epidémiologique hebdomadaire*, **65**: 257-264.
- WIER-LOPEZ, E.H. 1982. Estado alimentario y regulación poblacional en *Rhodnius prolixus* (Hemiptera: Reduviidae). — Tesis, Universidad Simón Bolívar, Venezuela, 285 pp.
- WYGODZINSKY, P. 1948. Sobre *Panstrongylus* del Perú, con la descripción de una nueva especie (Triatominae, Reduviidae, Hemiptera). — *Anales del Instituto de Medicina Regional, Tucumán*, **2**: 197-208.
- WYGODZINSKY, P. & ABALOS, J.W. 1949. *Triatoma guasayana* sp.n. (Triatominae, Reduviidae, Hemiptera) (Nota previa). — *Semana Médica*, Buenos Aires, **56**: 2.

- ZELEDON, R. 1974. Epidemiology, modes of transmission and reservoir hosts of Chagas disease. — *In: Trypanosomiasis and Leishmaniasis*. Ciba Foundation Symposium 20. Elsevier, North Holland, pp. 51-85
- ZELEDON, R. 1996. Enfermedad de Chagas en Centroamérica. — *In: SCHOFIELD, C.J., JURBERG, J. & DUJARDIN, J.-P. (eds.), Proceedings of the International Workshop on Population Genetics and Control of Triatominae*. Santo Domingo de los Colorados, Ecuador), INDRE, Mexico City, p. 40
- ZELEDON, R. & PONCE, C. 1972. Descripción de una nueva especie de *Triatoma* de Honduras, América Central (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista de Biología Tropical*, **20**: 275-279.