

CHAPITRE 23

Triatominae (Hemiptera : Reduviidae)

Jean-Pierre Dujardin

TRYPANOSOMOSE AMÉRICAINNE OU MALADIE DE CHAGAS

Découverte au début du XX^e siècle, la trypanosomose américaine représente un cas d'histoire de la médecine tropicale centré sur un homme : le docteur Carlos Chagas. En effet Carlos Chagas, alors assistant du professeur Oswaldo Cruz, va décrire non seulement une nouvelle entité nosologique, la maladie qui porte son nom, mais aussi l'agent causal, inconnu à l'époque, *Trypanosoma cruzi* (d'abord nommé *Schizotrypanum cruzi*), et il va démontrer le rôle vecteur d'une punaise hématophage, *Panstrongylus megistus*. Carlos Chagas fait la prédiction que cette parasitose sera la plus importante d'Amérique latine. Cela lui vaudra, de son vivant, quelques sarcasmes. À sa mort, en 1934, seuls vingt cas avaient été décrits, probablement en lien avec le fait que *Triatoma infestans*, un vecteur beaucoup plus performant que *P. megistus*, n'était pas encore présent au Brésil (DUJARDIN *et al.*, 2002).

Certains événements vont ensuite contribuer à faire redécouvrir l'importance de cette maladie, démontrant que la prédiction de Chagas devait être prise au sérieux. Il s'agit principalement de la description par ROMANA (1935) d'une association entre l'infection récente par *T. cruzi* et l'existence d'un complexe ophtalmo-ganglionnaire. Il s'agit aussi de la mise au point du test de fixation du complément (MACHADO et GUERREIRO, 1913),

dont l'application a permis la reconnaissance des cas d'infection chroniques et asymptomatiques de la maladie de Chagas.

En ce début du XX^e siècle, des hommes tels que Mazza en Argentine, Dias au Brésil, Talice en Uruguay et Faustino en Bolivie apporteront par leurs travaux des informations nouvelles sur l'étendue et l'épidémiologie de cette parasitose (DUJARDIN *et al.*, 2002).

Dans cette période, c'est aussi, à notre avis, le transport passif de deux vecteurs, *T. infestans* et *Rhodnius prolixus*, qui va contribuer à la propagation de l'épidémie de la maladie dans de nombreux pays d'Amérique latine.

Ainsi, avant le début des grands programmes régionaux de lutte contre les vecteurs de cette parasitose, il y avait environ 20 millions de personnes infectées, et 90 millions de personnes à risque. En termes de jours de travail perdus, la maladie de Chagas était dans le monde la troisième maladie parasitaire après le paludisme et les schistosomiasis, et, en Amérique latine, la quatrième maladie sur l'ensemble des maladies, incluant donc les maladies non infectieuses (les trois premières étant les infections respiratoires, les diarrhées et le Sida).

Les interventions à large échelle menées dès la fin du XX^e siècle contre les deux grands vecteurs en Amérique latine, *T. infestans* et *R. prolixus*, et basées seulement sur des pulvérisations intra- et

péridomiciliaires d'insecticides, ont fait chuter les prévalences de 20 à 7 millions d'infectés (GORLA *et al.*, 2010). Grâce à ce succès, et même s'il reste des foyers de transmission vectorielle dus à ces vecteurs et à quelques autres, dont, en particulier, *T. dimidiata*, les grandes priorités en matière de lutte contre la transmission de la maladie de Chagas ont basculé aujourd'hui de l'intervention directe à la phase de surveillance épidémiologique. Le défi n'en est pas moins considérable : à peu près toutes les espèces de Triatominae sont des vecteurs potentiels, occasionnels ou avérés, du parasite, et beaucoup parmi ces espèces s'essaient à la colonisation des structures domestiques.

L'ensemble des quelque 149 Triatominae est donc important à connaître.

LES TRIATOMINAE

La sous-famille

La sous-famille des Triatominae (Jeannel) est l'une des 25 sous-familles d'un groupe mondialement réparti, la famille des Reduviidae (Hemiptera : Heteroptera). Cette famille est composée essentiellement d'insectes prédateurs (en anglais, *assassin bugs*), à l'exception justement des Triatominae, caractérisés par leur hémato-phagie stricte (mais voir plus bas) et quelques caractères morphologiques associés.

L'anatomie externe de la sous-famille des Triatominae est celle d'un hétéroptère présentant un cou distinct, des antennes latéralement implantées et comprenant quatre segments (fig. 23.1), un proboscis (trompe) à trois segments, relativement fin et rectiligne (fig. 23.2). À première vue, les antennes ne montrent que trois segments car le premier est très petit, peu visible, et cette apparence est à l'origine des mots Triatominae et *Triatoma*.

Avec l'hémato-phagie et ces quelques caractères morphologiques typiques, c'est aussi par la distribution géographique que les Triatominae se distinguent. En effet, ils semblent s'être diversifiés presque exclusivement sur le continent américain.

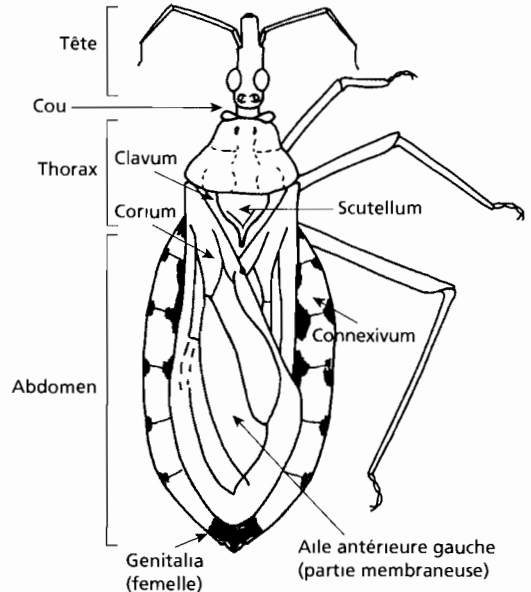


Figure 23.1 – Schéma d'un Triatominae, ici *Triatoma guasayana*.

La tête est séparée du thorax par le cou, elle présente deux yeux, deux ocelles et des antennes à quatre segments.

Le thorax se termine par une structure postérieure, le scutellum.

Les ailes antérieures, ou hémélytres, sont constituées du clavum, du corium et de la membrane.

Elles sont superposées en ciseaux sur l'abdomen, lequel est bordé par le connexivum.

Les ailes postérieures, repliées sous les hémélytres (cf. fig. 23.7), ne sont pas visibles.

Dessin J Tellería

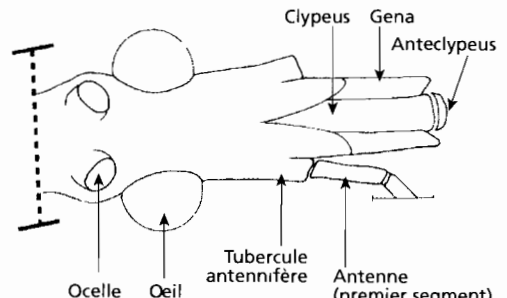


Figure 23.2 – Tête d'un Triatominae en vue dorsale.

Elle permet de reconnaître certains genres importants et les proportions respectives de ses constituants distinguent de nombreuses espèces.

Dessin J Tellería

À y regarder de plus près, la distinction entre les Triatominae et les autres sous-familles de Reduviidae n'est pas si nette. Par exemple, l'hématophagie n'est pas stricte, et un comportement prédateur, facultatif, est observé dans plusieurs genres (*Eratyrys*, *Triatoma* ou *Belminus*). D'un autre côté, une hématophagie facultative est décrite dans certaines sous-familles de Reduviidae (Emesiinae, Harpactorinae, Peiratinae, et Reduviinae). Les caractères morphologiques distinctifs de la sous-famille ne sont pas exclusifs non plus. Les traits le plus souvent cités pour les distinguer des autres sous-familles de Reduviidae, tels que le rostrum rectiligne (fig. 23.3), ou la capacité d'extension vers le haut du troisième segment rostral, se rencontrent ailleurs. En particulier, un rostrum droit et fin s'observe aussi dans d'autres sous-familles de Reduviidae (Apiomerinae, Harpactorinae, Physoderinae, Reduviinae). Ces similitudes morphologiques entre Reduviidae suceurs de sang et Reduviidae prédateurs ont pu conduire à certaines confusions : des taxons de Reduviinae et Harpactorinae ont été à tort décrits comme espèces de Triatominae – par exemple *Microtriatoma pratai*/*Aradomorpha championi* (Lent 1982), et *Torrealbaia martinezi*/*Amphibole venator* (Forrero *et al.*, 2004) (SCHOFIELD et GALVÃO, 2009).

Une origine ancestrale des Triatominae parmi les Reduviidae prédateurs est donc très probable, mais la controverse, car controversé il y a eu, a porté sur le nombre d'ancêtres.

L'hypothèse de la monophylie, qui voyait dans la sous-famille un groupe d'insectes dérivés d'une seule espèce de prédateur, se basait sur la morphologie et la biogéographie des Triatominae. Elle a été l'hypothèse la plus consensuelle, et jusqu'il y a peu, la mieux démontrée. L'hypothèse de la polyphylie a été défendue cependant par une minorité d'auteurs qui voyaient dans la morphologie des Triatominae, en particulier celle du rostre (fig. 23.3), une probable convergence morphologique due à l'hématophagie (SCHOFIELD, 1988 ; PAULA *et al.*, 2005 ; SCHOFIELD et GALVÃO, 2009).

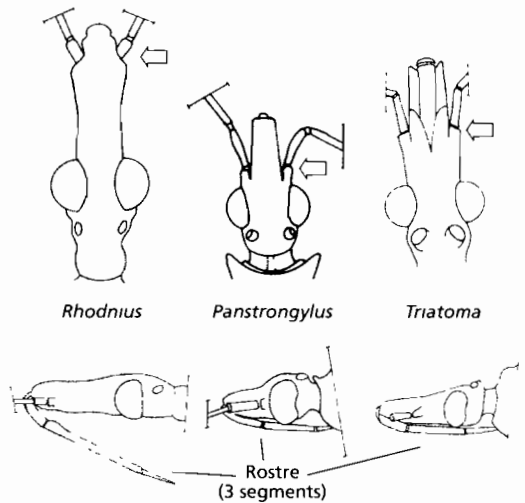


Figure 23.3 – Haut : têtes, vue dorsale.

Bas : têtes, vue latérale.

La naissance des antennes (voir les flèches en vue dorsale) est un caractère taxonomique permettant de séparer les trois genres épidémiologiquement les plus importants : l'antenne naît au bout de la tête chez *Rhodnius* (gauche), juste après les yeux chez *Panstrongylus* (au milieu) et dans une position intermédiaire chez *Triatoma* (à droite).

Le rostre est la trompe de l'insecte (vues latérales), il a une valeur taxonomique moindre.

Il renferme les pièces buccales et se trouve rabattu sous la tête au repos, et donc plus visible de profil. Il se redresse dans l'acte de piquer.

Il est constitué de trois segments et atteint la face inférieure du thorax (à l'exception des espèces du genre asiatique *Linshcosteus*).

Dessins J Telleria

Les premières études moléculaires impliquant des Triatominae et des représentants d'autres sous-familles, c'est-à-dire des prédateurs, ont soutenu l'hypothèse de la monophylie (HYPSA *et al.*, 2002 ; WEIRAUCH et MUNRO, 2009 ; PATTERSON et GAUNT, 2010). Mais une étude récente incluant 18 sous-familles (sur 25) et 8 outgroups (178 taxa) apporte des arguments décisifs contre l'hypothèse de la monophylie (HWANG et WEIRAUCH, 2012) : elle révèle que le clade des Triatominae est partagé avec *Opisthacidius pertinax* (Reduviinae). Certes, la polyphylie n'est pas démontrée, il s'agit d'une paraphylie, mais la monophylie est rejetée. Il

est intéressant de noter que, dans une étude antérieure basée sur la géométrie de l'aile, l'arbre de classification incluait précisément ce genre, *Opisthacidius*, parmi les Triatominae (SCHOFIELD et GALVÃO, 2009).

Distribution géographique

Les Triatominae se rencontrent dans tous les pays d'Amérique du Sud, d'Amérique centrale, et en Amérique du Nord (au Mexique et aux États-Unis).

Bien que la plupart des espèces de Triatominae se rencontrent exclusivement dans le Nouveau Monde, quelques espèces sont recensées dans l'Ancien Monde. Ces dernières appartiennent à deux genres, *Linshcosteus* et *Triatoma*. Les six espèces du genre *Linshcosteus* sont rencontrées exclusivement en Inde, habituellement sous les pierres, associées à de petits rongeurs ou aux chauves-souris. Les *Triatoma* de l'Ancien Monde, principalement de l'Asie orientale, représentent un petit groupe de 8 espèces (rassemblées dans un complexe dit « rubrofasciata »), dont la biologie est très mal connue. L'une d'elles, *T. rubrofasciata*, ne se rencontre pas seulement en Asie, elle est signalée dans les régions côtières tropicales ou subtropicales de tous les continents (sauf l'Australie).

LISTE COMMENTÉE DES TRIATOMINAE

Les Triatominae (Jeannel) sont regroupés en 5 tribus et 17 genres : Alberproseniini (1 genre), Bolboderini (4 genres), Cavernicolini (2 genres), Rhodniini (2 genres) et Triatomini (8 genres). Les trois genres épidémiologiquement les plus importants se reconnaissent aisément par l'anatomie de la tête (cf. fig. 23.3).

Les subdivisions taxonomiques de cette sous-famille se basent sur le travail incontournable de LENT et WYGODZINSKY (1979). Depuis cette description, basée parfois sur seulement 5 spécimens, une plus grande variété de couleurs et de tailles a conduit certains taxonomistes à de nouvelles descriptions. Ainsi, de nouvelles

espèces sont apparues, certains auteurs ont créé ou réhabilité de nouveaux genres, comme *Nesotriatoma* et *Meccus*, pouvant porter à 19 le nombre total de genres. Une nouvelle tribu (*Linshcosteini*), non retenue ici, a même été proposée.

Avertissement : la liste des espèces (tabl. 23.1) est présentée dans le souci d'informer le lecteur sur les dernières publications parues, mais elle ne correspond pas pleinement à la vision de l'auteur sur la systématique des Triatominae (DUJARDIN *et al.*, 1999). En effet, les Triatominae présentent une morphologie instable (faible canalisation de la forme) (DUJARDIN *et al.*, 2009). Leur profil de couleurs ainsi que leurs dimensions peuvent répondre rapidement aux changements environnementaux, et cela avant que ne s'installent d'éventuelles barrières reproductives (BARGUES *et al.*, 2010). La classification de LENT et WYGODZINSKY (1979) avait créé des espèces là où il y avait plutôt des variations locales, par exemple *P. herreri* et *P. lignarius* (MARCILLA *et al.*, 2002 ; DOS SANTOS *et al.*, 2003), ou probablement aussi *P. chinai* et *P. howardi*. Aujourd'hui, l'analyse moléculaire révèle aussi l'identité entre genres pourtant morphologiquement distincts tels *Rhodnius* et *Psammolestes* (MONTEIRO *et al.*, 2000), ou *Linshcosteus* et *Triatoma* (HYPSA *et al.*, 2002) – du moins certains *Triatoma*, ce genre étant probablement polyphylétique (HWANG et WEIRAUCH, 2012).

La classification des Triatominae est donc basée sur des critères morphologiques, avec les restrictions que cela impose. Elle est contestée par un certain nombre d'études génétiques et morphométriques (BARGUES *et al.*, 2010), mais elle reste utilisée pour des raisons pratiques d'opérations de contrôle ou de surveillance.

Nous passons ici en revue et commentons les différentes tribus. Notre classement en termes de capacité vectorielle, quand il est mentionné, se réfère à l'importance de l'adaptation de l'insecte aux structures domestiques, étant entendu que seuls les vecteurs dits « domestiques » sont les vecteurs « importants », c'est-à-dire significatifs du point de vue de la santé publique. Les autres

Tableau 23.1 – Classification taxonomique des Triatominae, basée sur la morphologie.

Tribus	Genres	n	Espèces	
Alberproseniini	<i>Alberprosenia</i>	2	<i>goyovargasi</i> , <i>malheiroi</i> (*)	
Bolboderini	<i>Belminus</i>	8	<i>corredori</i> (*), <i>costaricensis</i> , <i>ferroae</i> (*), <i>herreri</i> , <i>laportei</i> (*), <i>peruvianus</i> , <i>pitteri</i> (*), <i>rugulosus</i>	
	<i>Bolbodera</i>	1	<i>scabrosa</i>	
	<i>Microtriatoma</i>	2	<i>borbai</i> , <i>trinidadensis</i>	
Cavernicolini	<i>Parabelminus</i>	2	<i>carioca</i> , <i>yurupucu</i>	
	<i>Cavernicola</i>	2	<i>lenti</i> (*), <i>pilosa</i>	
	<i>Torrealba</i>	1	<i>martmezi</i>	
Rhodniini	<i>Psammolestes</i>	3	<i>arthuri</i> , <i>coreodes</i> , <i>tertius</i>	
	<i>Rhodnius</i>	12	<i>brethesi</i> , <i>dalessandroi</i> , <i>domesticus</i> , <i>ecuadoriensis</i> , <i>nasutus</i> , <i>neglectus</i> , <i>neivai</i> , <i>pallescens</i> , <i>paraensis</i> , <i>pictipes</i> , <i>prolixus</i> , <i>robustus</i>	
		7(*)	<i>amazonicus</i> (a), <i>barretti</i> , <i>milesi</i> , <i>colombiensis</i> , <i>montenegrensis</i> , <i>stali</i> , <i>zeledoni</i> (b)	
Triatomini	<i>Dipetalogaster</i>	1	<i>maxima</i>	
	<i>Eratyrus</i>	2	<i>cuspidatus</i> , <i>mucronatus</i>	
	<i>Hermanlenticia</i>	1	<i>matsunoi</i> (*)	
	<i>Linshcosteus</i>	6	<i>carnifex</i> , <i>chota</i> , <i>confumus</i> , <i>costalis</i> , <i>kali</i> , <i>karupus</i>	
	<i>Mepraia</i> (c)	3	<i>gajardoi</i> , <i>parapatrica</i> , <i>spinolai</i>	
	<i>Panstrongylus</i>		12	<i>chinai</i> , <i>diast</i> , <i>geniculatus</i> , <i>guentheri</i> , <i>howardi</i> , <i>humeralis</i> , <i>lenti</i> , <i>lignarius</i> , <i>lutzi</i> , <i>megistus</i> , <i>rufotuberculatus</i> , <i>tupynambai</i>
			3	<i>hispaniolae</i> , <i>martinezorum</i> , <i>mitarakaensis</i> (a)
	<i>Paratriatoma</i>	1	<i>hirsuta</i>	
<i>Triatoma</i>		56	<i>amicitiae</i> , <i>arthurneivai</i> , <i>barberi</i> , <i>bouvieri</i> , <i>brasiliensis</i> , <i>breyeri</i> , <i>carrioni</i> , <i>cavernicola</i> , <i>circummaculata</i> , <i>costalimai</i> , <i>deanei</i> , <i>delponte</i> , <i>dimidiata</i> , <i>dispar</i> , <i>eratyrisiformis</i> , <i>gerstaeckeri</i> , <i>guasayana</i> , <i>guazu</i> , <i>hegneri</i> , <i>incrassata</i> , <i>indictiva</i> , <i>infestans</i> , <i>lecticularia</i> , <i>lenti</i> , <i>leopoldi</i> , <i>limai</i> , <i>maculata</i> , <i>matogrossensis</i> , <i>melanocephala</i> , <i>mexicana</i> , <i>migrans</i> , <i>neotomae</i> , <i>nigromaculata</i> , <i>nitida</i> , <i>oliveirai</i> , <i>patagonica</i> , <i>peninsularis</i> , <i>petrochiae</i> , <i>platensis</i> , <i>protracta</i> , <i>pseudomaculata</i> , <i>pugasi</i> , <i>recurva</i> , <i>rubida</i> , <i>rubrofasciata</i> , <i>rubrovaria</i> , <i>ryckmani</i> , <i>sanguisuga</i> , <i>smaloensis</i> , <i>sinica</i> , <i>sordida</i> , <i>tibiamaculata</i> , <i>venosa</i> , <i>vitticeps</i> , <i>williami</i> , <i>wygodzinskyi</i>	
		16 (*)	<i>baratai</i> , <i>bolivari</i> , <i>boliviana</i> , <i>brailovskyi</i> , <i>carcavalloi</i> , <i>dominicana</i> , <i>garciabesi</i> , <i>gomezunezi</i> , <i>jatai</i> , <i>juazeirensis</i> , <i>jurbergi</i> , <i>klugi</i> , <i>melanic</i> , <i>pintodiasi</i> , <i>sherlocki</i> , <i>vandae</i>	
		6 (d)	<i>bassolsae</i> (*), <i>longipennis</i> , <i>mazzottii</i> , <i>pallidipennis</i> , <i>phyllosoma</i> , <i>picturatus</i>	
		3 (e)	<i>bruneri</i> , <i>flavida</i> , <i>obscura</i>	

(*) espèces décrites après Lent & Wygodzinsky (1979)

(a) espèce décrite sur deux spécimens

(b) espèce décrite sur un spécimen mâle mort

(c) le genre *Mepraia* constituait auparavant le complexe spinolai du genre *Triatoma*, incluant aussi *T. breyeri* et *T. eratyrisiformis*(d) six espèces de *Triatoma* proposées aussi sous le nom de genre *Meccus*(e) trois espèces de *Triatoma* proposées aussi sous le nom de genre *Nesotriatoma*

sont dits « candidats » ou « potentiels » selon leur degré d'adaptation au domicile de l'Homme et des animaux domestiques (cf. *infra* « Insectes sylvestres, domestiques et péridomestiques »). Bien entendu, la capacité vectorielle d'un insecte adapté aux structures domestiques dépend encore d'autres critères tels que le degré d'hématophagie, la spécificité d'hôte, ou le délai entre la prise de sang et la défécation. Par exemple, certaines punaises trouvées en abondance dans le milieu péridomestique ou domestique se nourrissent plutôt de blattes (comme *Triatoma boliviana* Martinez *et al.* 2007) ou de rats (comme *T. rubrofasciata*), ou sont des vecteurs peu efficaces du fait d'un délai parfois important entre la prise de sang et la défécation (cf. *infra*).

Tribu Alberproseniini Martinez et Carcavallo 1977

(1 genre, 2 espèces)

Cette tribu comprend un seul genre, *Alberprosenia* Martinez et Carcavallo 1977, représenté par deux espèces sauvages, l'une endémique du Venezuela, l'autre du Brésil. La tête est très courte. Le genre *Alberprosenia* contient l'espèce la plus petite (5 mm) parmi les Triatominae. Sans importance épidémiologique connue, ce genre est associé à des reptiles (lézards, serpents), mais il accepte de se nourrir sur l'homme en laboratoire (BARRETT, 1991).

Tribu Bolboderini Usinger 1944

(4 genres, 13 espèces)

Cette tribu contient également de petites espèces (moins de 12 mm). Ce sont des espèces arboricoles au corps plat et aux pattes courtes. Elles s'insinuent entre les feuilles d'arbres, sous l'écorce des troncs ou à la base de broméliacées. Certaines d'entre elles présentent des singularités morphologiques, comme l'atrophie des ocelles, ou encore la fusion de segments de tarse. Les œufs adhèrent au substrat, ce qui implique la possibilité de transport passif. Les représentants de cette tribu sont généralement endémiques, localisés dans un pays d'Amérique centrale ou du nord de l'Amérique du Sud, à l'exception de

M. trinidadensis, dispersé en Amérique centrale et en Amérique du Sud. On distingue quatre genres :

- *Belminus* Stal 1859 (8 espèces) ;
- *Bolboderia* Valdes 1910 (1 espèce, cubaine) ;
- *Microtriatoma* Prosen et Martinez 1952 (2 espèces) ;
- *Parabelminus* Lent 1943 (2 espèces, brésiliennes).

Comme dans d'autres groupes, les habitudes alimentaires paraissent opportunistes, entre la prédation (d'autres insectes) et l'hématophagie. Plusieurs espèces, *Belminus peruvianus* Herrero, Lent et Wygodzinsky 1954, *B. ferroae* Sandoval, Pabon, Jurberg et Galvao 2007 et *Microtriatoma trinidadensis* (Lent 1951), ont été décrites en milieu péridomestique, associées aux animaux domestiques (DE LA RIVA *et al.*, 2001). *Belminus ferroae* s'alimente surtout sur les blattes (SANDOVAL *et al.*, 2010). Deux autres espèces (*Microtriatoma borbai* Lent et Wygodzinsky 1979 et *Parabelminus carioca* Lent 1943) ont été trouvées infectées par *T. cruzi* (DUJARDIN et SCHOFIELD, 2004).

Tribu Cavernicolini Usinger 1944

(2 genres, 3 espèces)

Il s'agit d'une tribu composée de deux genres : *Cavernicola* Barber 1937 (2 espèces) et *Torrealbaia* Carcavallo *et al.* 1948 (1 espèce). Les individus sont plutôt petits (moins de 13 mm), ont un corps aplati, une tête avec un bord supérieur convexe. Le genre *Cavernicola*, distribué au Brésil, au Venezuela et en Colombie, se distingue par l'absence d'ocelles chez l'adulte ainsi que par l'absence de sillon stridulatoire. Le genre *Torrealbaia* est monospécifique. Cette tribu n'a pas d'importance épidémiologique connue.

Tribu Rhodniini Pinto 1926

(2 genres)

Deux genres, tous deux arboricoles, constituent cette tribu : le genre *Rhodnius* Stål 1859, très important du point de vue épidémiologique, et le genre *Psammolestes* Bergroth 1911, sans

importance épidémiologique. Morphologiquement, cette tribu se distingue par la présence de tubercules juste derrière les yeux.

Rhodnius Stal 1859

(19 espèces décrites)

Le genre héberge *T. cruzi* en conditions naturelles, occupant habituellement la couronne et le tronc des palmiers. Ce genre est distribué en Amérique du Sud, bien que deux espèces (*R. prolixus* et *R. pallescens*) aient colonisé l'Amérique centrale (DUJARDIN *et al.*, 1998 ; ABAD-FRANCH *et al.*, 2009).

Vecteurs importants

Deux espèces peuvent développer des colonies domestiques abondantes en étroite association avec l'Homme, et sont de ce fait d'importants vecteurs de *T. cruzi* : *R. prolixus* Stal 1859 au Venezuela, en Colombie et en Amérique centrale, et *R. ecuadoriensis* Lent et León 1958 en Équateur et dans le nord du Pérou.

Rhodnius prolixus est considéré comme le deuxième vecteur le plus important de la maladie de Chagas après *T. infestans*. Il serait exclusivement domestique, du moins en Amérique centrale (DUJARDIN *et al.*, 1998 a), mais il est également sylvestre dans la région frontière du Venezuela et de la Colombie (FELICIANGELI *et al.*, 2007).

Rhodnius ecuadoriensis est considéré comme l'un des principaux vecteurs de la maladie de Chagas en Équateur. Cette espèce est plutôt sylvestre dans le sud de la Colombie et le nord de l'Équateur, associée au palmier *Phytelephas aequatorialis*, mais elle s'adapte bien à l'habitat humain dans le sud de l'Équateur (Province de Loja) et le nord du Pérou. Dans ces régions, elle se distingue par sa petite taille, même si on sait aujourd'hui qu'un spectaculaire cline de taille croissante existe du sud vers le nord.

Candidats vecteurs

Rhodnius stali Lent, Jurberg et Galvão 1993 est une espèce trouvée dans le Mato Grosso du Brésil et en Bolivie, décrite à partir d'un réexamen des collections de *R. pictipes*. En Bolivie, dans les Yungas et l'Alto Beni, *R. stali* est signalé dans les maisons (MATIAS *et al.*, 2002).

Rhodnius pallescens Barber 1932, rencontré au Belize, au Costa Rica, à Panama et en Colombie, est considéré comme le principal vecteur de *T. cruzi* au Panama, où il occupe les palmiers (*Attalea butyracea*) de l'environnement périodestique. Cette espèce peut former des colonies intradomestiques passagères, en particulier au Panama et en Colombie (DUJARDIN *et al.*, 2002).

Rhodnius nasutus Stål 1859 et *R. neglectus* Lent 1954 sont deux espèces brésiliennes allopatriques. La première, de couleur claire, se trouve dans les nids d'oiseaux des palmiers de régions arides comme Ceara, Piaui et du Rio Grande do Norte ; la seconde, de couleur plus foncée, également ornithophile, est plus largement distribuée (Bay City, Goias, Mato Grosso, Minas Gerais, Parana, Sao Paulo). Les deux espèces peuvent coloniser le milieu périodestique (ABAD-FRANCH *et al.*, 2009).

Enfin *R. robustus* Larrousse 1927 joue un rôle local au Venezuela, et visite les maisons en Guyane française. C'est une espèce de la forêt amazonienne difficile à distinguer de *R. prolixus*, qui est une espèce domestique. La recherche génétique suggère que *R. robustus* serait en fait un complexe d'espèces (MONTEIRO *et al.*, 2003).

Vecteurs potentiels

Rhodnius colombiensis Mejia, Galvão et Jurberg 1999, de la région de Tolima (Colombie), est morphologiquement et génétiquement très proche de *R. pallescens*. Comme cette dernière, l'espèce est également associée aux palmiers *A. butyracea*, mais elle est moins attirée par les lumières des maisons. Par contre, *R. pictipes* Stål 1872, l'espèce du genre la plus répandue géographiquement, visite volontiers les maisons. Elle est associée aux palmiers, mais aussi trouvée dans des nids d'oiseaux et de petits mammifères.

Les autres espèces de *Rhodnius* sont des espèces sylvestres peu connues. Malgré son nom, *R. domesticus* Neiva et Pinto 1923 est exclusivement sylvestre, associée à des broméliacées dans la forêt atlantique du Brésil. Au Brésil, mais aussi en Colombie et au Venezuela, *R. brethesi* Matta 1919 est associée à une espèce de palmier, une seule, *Leopoldina piassaba*, dont l'écorce est

utilisée par l'Homme. C'est une espèce agressive pour l'Homme, mais elle se nourrit préférentiellement sur les lézards. En Colombie et au Venezuela, *R. neivai* Lent 1953 est une espèce qui se distingue par une coloration générale noire. Enfin, *R. dalessandroi* Carcavallo et Barreto 1976 en Colombie, *R. paraensis* Sherlock, Guitton et Miles 1977 au Brésil et en Guyane Française sont des espèces rares. Décrites sur un petit nombre d'individus, *R. amazonicus* Almeida, Santos et Sposina 1973 en Guyane française, *R. barretti* Abad-Franch, Palomeque et Monteiro 2013, *R. milesi* Carcavallo, Rocha, Galvao et Gurberg 2001, *R. montenegrensis* Rosa et al. 2012 et *R. zeledoni* Jurberg, Rocha et Galvao 2009 sont peu connus.

Psammolestes Bergroth 1911

(3 espèces)

Ce genre comprend trois espèces de taille moyenne (12-15 mm). Morphologiquement, il se distingue du genre *Rhodnius* par un fémur aplati latéralement et une tête courte et plate, à l'opposé de la tête longue et cylindrique des *Rhodnius*. Du point de vue physiologique, ce genre se distingue aussi du genre *Rhodnius* par la stratégie de reproduction : les œufs sont pondus par paquets et non individuellement comme chez *Rhodnius*. Les deux genres de la tribu sont arboricoles. On observe une association stricte du genre *Psammolestes* avec les nids de Furnariidae et Psittacidae, contrairement au comportement plus opportuniste du genre *Rhodnius*.

Malgré les caractéristiques morphologiques et biologiques qui ont conduit à leur classement dans un genre distinct, les espèces de *Psammolestes* constituent une branche de la diversification évolutive du genre *Rhodnius*, un point de vue qui pourrait conduire alors à considérer la tribu comme un genre.

Tribu Triatomini Jeannel 1919

(99 espèces)

Alors que les quatre tribus précédentes semblent être de simples groupes, dont certains pourraient être monophylétiques, les Triatomini forment

un ensemble complexe. On distingue 8 genres :

- *Dipetalogaster* Usinger 1939 (1 espèce) ;
- *Eratyrus* Stål 1859 (2 espèces) ;
- *Hermanlenticia* Jurberg et Galvão 1997 (1 espèce) ;
- *Linshcosteus* Lointain 1904 (6 espèces asiatiques) ;
- *Mepraia* Mazza et al. 1940 (3 espèces) ;
- *Paratriatoma* Barber 1938 (1 espèce) ;
- *Panstrongylus* Berg 1879 (> 13 espèces) ;
- *Triatoma* Laporte 1832 (> 72 espèces).

Tous, sauf *Linshcosteus* (et les *Triatoma* d'Asie), ont été trouvés infectés par *T. cruzi* dans la nature, mais seuls les deux derniers genres, *Panstrongylus* et *Triatoma*, contiennent des vecteurs majeurs de *T. cruzi*.

Dipetalogaster Usinger 1939

(1 espèce)

La seule espèce, *D. maxima* (Uhler 1894), vit au Mexique (Basse Californie). Elle est célèbre pour sa taille qui peut dépasser 4 cm chez les adultes : c'est de fait la plus grande espèce de Triatominae. Contrairement à la plupart des autres Triatominae, elle s'alimente en plein jour, préférentiellement sur des lézards. Mais elle peut coloniser le milieu péri-domestique.

Eratyrus Stål 1859

(2 espèces)

Les deux espèces de ce genre, *E. cuspidatus* Stål 1859 et *E. mucronatus* Stål 1859, sont sylvestres, situées de part et d'autre de la Cordillère des Andes, et peuvent héberger *T. cruzi*. La première est rencontrée en Amérique centrale, puis, plus au sud, à l'ouest de la Cordillère des Andes. La seconde est rencontrée à l'est de cette chaîne de montagnes. Toutes deux présentent des spicules défensifs sur le corps. Le genre *Eratyrus* est hématophage, mais les nymphes peuvent avoir un comportement prédateur (BARRETT, 1991). L'infection par *T. cruzi* est signalée, mais *E. mucronatus* peut être trouvée également parasitée par des grégariens au Brésil (BARRETT, 1991), de même qu'en Bolivie (T. Chavez, comm. pers.). Comme la plupart des Triatominae

sylvestres, ces espèces sont attirées par la lumière et peuvent ainsi s'introduire dans les structures domestiques. *E. mucronatus* a même été capturée dans un environnement péri-domestique, en Bolivie, où la présence de larves suggère que cette espèce est capable de développer des colonies intradomiciliaires (NOIREAU *et al.*, 1995).

Hermanlenticia Jurberg et Galvão 1997

(1 espèce)

Auparavant classée dans le genre *Triatoma*, la seule espèce connue, *H. matsunoi* Jurberg et Galvão 1997, une espèce endémique du Pérou, a été ensuite élevée au rang de nouveau genre, monospécifique.

Linshcosteus Distant 1904

(6 espèces)

Les six espèces de ce genre vivent en Inde, sous les pierres. Leur biologie est peu connue. Elles hébergent *Trypanosoma conorhini*, un parasite également transmis par l'espèce pantropicale *T. rubrofasciata*, mais jamais décrit chez l'Homme. La distribution géographique des *Linshcosteus* et leurs particularités morphologiques exceptionnelles (rostrum anormalement court, absence de sillon stridulatoire, abdomen très large) ont conduit certains auteurs à suggérer un statut tribal indépendant pour ce genre. Toutefois, malgré le caractère spectaculaire de sa morphologie et la localisation géographique excentrée du genre, les séquences ADN explorées l'incluent dans le genre *Triatoma* et le rapprochent de l'espèce pantropicale *T. rubrofasciata*, suggérant un dérivé local, très spécial certes, des espèces asiatiques de *Triatoma* (HYPSA *et al.*, 2002).

Mepraia Mazza *et al.* 1940

(3 espèces)

Mepraia est un genre revalidé par LENT *et al.* (1994) en se basant sur les caractéristiques des organes génitaux mâles. L'espèce *Mepraia spinolai* (Porter 1934) se démarque des autres Triatominae car toutes les femelles sont aptères. Les mâles peuvent ou non avoir des ailes. Une seconde espèce, *M. gajardoi* Frias *et al.* 1998,

proche de *M. spinolai*, a été décrite sur la base de l'examen des chromosomes, de la morphologie et de l'isolement reproductif en laboratoire. Plus récemment, une troisième espèce a été décrite : *M. parapatrica* Frias-Laserre 2010. Dans ce genre, il faudrait peut-être associer deux autres espèces auparavant classées dans le « groupe spinolai », même si elles n'en partagent pas les caractéristiques alaires : *T. breyeri* Del Ponte 1929 et *T. eratyrisiformis* Del Ponte 1929.

Paratriatoma Barber 1938

(1 espèce)

Ce genre monospécifique vit dans une région qui couvre le nord-ouest du Mexique et le sud-ouest des États-Unis. Il fait partie des quelques Triatominae manifestant une nette préférence d'hôte (en l'occurrence les rats du genre *Neotoma*). Sa piqûre peut provoquer des réactions d'hypersensibilité.

Panstrongylus 1879

(> 13 espèces)

Ce genre, sauf deux espèces sylvestres – *P. lutzi* (Neiva et Pinto 1923) et *P. diasi* Pinto et Lent 1946 –, héberge *T. cruzi* en conditions naturelles. Il comprend 14 espèces, dont l'une, *P. megistus* (Burmeister 1835), est le vecteur identifié par C. Chagas lui-même.

Vecteurs importants

Panstrongylus megistus présente une importance historique autant qu'épidémiologique. C'était un vecteur abondant dans le centre du Brésil avant d'être « déplacé » hors des maisons par *T. infestans*, mais il est encore rencontré dans un environnement domestique dans le nord du Brésil. Trois autres espèces colonisent l'habitat humain, au moins dans certaines régions, et peuvent donc jouer un rôle significatif dans la transmission du parasite à l'Homme : *P. chinai* (Del Ponte 1929), *P. herreri* Wygodzinsky 1948 et *P. rufotuberculatus* (Champion 1899).

Panstrongylus chinai est limitée au Pérou et en Équateur, elle serait la forme « domestique » de *P. howardi* (Neiva 1911), une espèce plus péri-domestique localisée plus au nord, dans la province de Manabi (Équateur).

Panstrongylus herreri est une espèce péruvienne qui colonise l'environnement domestique : il s'agirait, quant à elle, de la forme « domestique » d'une espèce sylvestre répandue, *P. lignarius* (Walker 1873).

Candidats vecteurs

Panstrongylus howardi, localisée dans la province de Manabi (Équateur), peut être citée ici ; quoique *P. chinai*, citée parmi les vecteurs importants, pourrait en représenter une population géographique.

Panstrongylus rufotuberculatus (Champion 1899), largement distribuée en Amérique du Sud, en Amérique centrale et au Mexique, a conquis le milieu péri-domestique dans certaines régions de Bolivie et d'Équateur.

Une autre espèce également largement répandue en Amérique du Sud et en Amérique centrale, *P. geniculatus* (Latreille 1811), s'adapte à l'habitat humain, en particulier au Venezuela. C'est une espèce amazonienne très attirée par les lumières des maisons, même au centre de grandes villes comme Cayenne ou Saint-Laurent-du-Maroni (Guyane française).

Vecteurs potentiels

Nous avons déjà cité *P. lignarius*. Parmi les espèces sylvestres plus rarement attirées par les lumières, ou simplement plus rares, on compte *P. guentheri* Berg 1879 en Argentine, au Paraguay et en Bolivie, *P. humeralis* (Usinger 1939), située au Panama, *P. tupynambai* (Lent 1942) au Brésil et en Uruguay et *P. lenti* Galvão et Palma 1968 au Brésil. Une nouvelle espèce a été récemment décrite en Guyane française à la frontière du Surinam, *P. mitarakaensis* Bérenger et Blanchet 2007. De très récentes descriptions d'espèces demandent encore confirmation, comme *P. martinezorum* Ayala 2009. Citons aussi une espèce décrite dans un morceau d'ambre : *P. hispaniolae* Poinar 2013.

Triatoma Laporte 1832

(> 72 espèces)

C'est le genre le plus diversifié (72 - 81 espèces). LENT et WYGODZINSKY (1979) ont proposé une division du genre en deux principaux

« groupes », Protracta et Rubrofasciata. Cette subdivision, sans prétention phylogénétique, est basée principalement sur un caractère de la larve du premier stade. Le groupe Protracta est limité aux espèces du nord de l'Amérique, il comprend une dizaine d'espèces réparties en deux complexes (lecticularia et protracta). Le groupe Rubrofasciata est très abondant, il contient toutes les autres espèces d'Amérique du Sud, d'Amérique centrale et d'Asie. Il est lui-même subdivisé en deux grands « sous-groupes » (Infestans et Rubrofasciata) sur la base, cette fois-ci, d'un caractère de la larve du cinquième stade. Sans entrer dans les nombreuses subdivisions taxonomiques faites dans cette classification, nous allons garder plutôt l'idée de la séparation du genre *Triatoma* selon les sous-continentaux américains. En effet, la subdivision entre les espèces d'Amérique du Nord et d'Amérique du Sud recouvre une réalité phylogénétique plusieurs fois confirmée par des études moléculaires. À l'intérieur de cette classification biogéographique, nous présenterons les espèces en fonction de leur adaptation à l'habitat domestique, donc de leur importance vectorielle (voir plus bas).

Les espèces américaines de *Triatoma*

Amérique du Nord

Il s'agit ici de la région du sud-ouest des États-Unis. Beaucoup de *Triatoma* de cette région sont étroitement associés à des rongeurs, en particulier du genre *Neotoma* (en anglais *packrats*), d'autres se nourrissent aussi de marsupiaux comme *Didelphis marsupialis*, de petits mammifères comme le tatou, ou de chauves-souris. Ils peuvent héberger *T. cruzi*, et certaines espèces peuvent coloniser le domicile, ou le péri-domicile.

Les espèces associées spécifiquement aux rats ont une salive très irritante, comme *Paratriatoma hirsuta*, capable de provoquer des réactions graves d'hypersensibilité (RYCKMAN, 1962). Ce caractère irritant de la salive varie, et certaines espèces s'adaptent ainsi aux animaux domestiques et, moins efficacement cependant, à l'Homme. Toutes représentent un danger de transmission du parasite, ne fût-ce que parce qu'elles peuvent voler jusqu'à l'intérieur des maisons.

Amérique du Nord - vecteurs reconnus : *Triatoma barberi* joue un rôle vecteur au Mexique dans la province de Oaxaca. C'est une espèce connue par ses foyers domestiques uniquement, quoiqu'on lui suppose une association avec *Neotoma mexicana*.

Amérique du Nord - candidats vecteurs : *Triatoma sanguisuga* (Leconte 1855), *T. gers-taeckeri* (Stål 1859) *T. lecticularia* (Stål 1859) et *T. recurva* (Stål 1868).

Amérique du Nord - vecteurs potentiels : *Triatoma indictiva* Neiva 1912, *T. incrassata* Usinger 1939, *T. neotomae* Neiva 1911, *T. peninsularis* Usinger 1940, *T. sinaloensis* Ryckman 1962 et *T. protracta* (Uhler 1894) ; également *T. rubida* (Uhler 1894).

À noter que certains de ces taxons pourraient constituer des complexes d'espèces, ils sont actuellement subdivisés en sous-espèces. En particulier, *T. protracta* est volontiers subdivisée en cinq sous-espèces (*T. p. protracta*, *T. p. navajoensis*, *T. p. woodi*, *T. p. zacatecensis* et *T. p. nahuatlai*) (RYCKMAN, 1962). De même, *T. rubida* est subdivisée en cinq sous-espèces : *T. r. rubida*, *T. r. sonoriana*, *T. r. cochimiensis*, *T. r. jaegeri* et *T. r. uhleri* (IBARRA-CERDEÑA *et al.*, 2009).

Mexique et Amérique centrale

Le Mexique et l'Amérique centrale, du fait de leur contiguïté, partagent sur leur territoire quelques espèces de Triatominae, dont certains *Triatoma*. Cette région héberge des vecteurs avérés (IBARRA-CERDEÑA *et al.*, 2009), dont l'un géographiquement très étendu : *T. dimidiata* (Latreille 1811). L'adaptation à l'Homme de *T. dimidiata* est telle que certaines de ses populations ont été exportées vers l'Amérique du Sud, en Colombie et en Équateur, où elles transmettent *T. cruzi* à l'Homme (Équateur). On lui attribue 21 % des cas de transmission vectorielle au Mexique, tandis que plus de 73 % seraient attribuables à un ensemble d'espèces rassemblées dans le complexe phyllosoma (IBARRA-CERDEÑA *et al.*, 2009), pour lequel le genre *Meccus* est proposé par certains auteurs. *Triatoma dimidiata* figurait classiquement dans ce complexe, mais serait devenu lui-même un complexe séparé,

constitué d'espèces jumelles. Les espèces du complexe phyllosoma présentent de nombreuses similarités morphologiques et sont interfertiles en laboratoire. Il s'agit de *T. longipennis* Usinger 1939, *T. mazzottii* Usinger 1941, *T. pallidipennis* (Stål 1872), *T. phyllosoma* Burmeister 1835, *T. bassolsae* Aguilar *et al.* 1999, *T. brailovskiyi* Martinez, Carcavallo et Pelaez 1984, *T. hegneri* Mazzotti 1940, *T. mexicana* (Herrich-Schaeffer 1848), *T. picturata* Usinger 1939, *T. bolivari* Martinez, Carcavallo et Pelaez 1987, *T. ryckmani* Zeledon et Ponce 1972. Citons également en Amérique centrale *T. nitida* Usinger 1939, qui peut être trouvée dans les maisons avec *T. dimidiata* (obs. pers.). Enfin, *T. gomeznunezi* Martinez, Carcavallo et Jurberg 1994 est une espèce mexicaine connue seulement par son holotype.

Sur les îles des Caraïbes, signalons trois espèces sylvestres : deux à Cuba, *T. bruneri* (Usinger 1944) et *T. flavida* Neiva 1911, et une troisième en Jamaïque, *T. obscura* (Maldonado et Farr 1962). Ces espèces, dont on ignore si elles peuvent héberger *T. cruzi*, présentent une caractéristique morphologique commune et exclusive : deux saillies sur le scutellum. Pour elles, un nouveau genre a également été proposé (*Nesotriatoma*) par certains auteurs.

Amérique du Sud

De grandes barrières géographiques comme la Cordillère des Andes ou la forêt amazonienne ont probablement contribué à la diversification évolutive du genre *Triatoma* dans cette région. La forêt amazonienne elle-même n'est pas l'habitat natif des *Triatoma* (alors qu'elle l'est sans doute des *Rhodnius*). Par ailleurs, pour certains vecteurs adaptés à l'Homme et transportés passivement par lui, la biogéographie a perdu son caractère informatif.

À l'ouest ou sur les hauteurs des Andes : quelques espèces de *Triatoma* sont distribuées à l'ouest ou sur les hauteurs de la Cordillère des Andes, entre 1 600 et 2 200 mètres ; elles constituent le complexe dispar, vicariant géographique et écologique des autres espèces d'Amérique du Sud (LENT et WYGODZINSKY, 1979). Citons *T. dispar*

Lent 1950, *T. venosa* Stål 1872, *T. carrioni* Larrousse 1926 et récemment *T. boliviana* Martinez *et al.* 2007. Cet ensemble d'espèces s'étend du Pérou (Amérique du Sud) au Costa Rica (Amérique centrale) et présente un aspect morphologique général assez typique. On retrouve aussi cet aspect caractéristique chez une espèce située au nord des chaînes montagneuses du Venezuela, *T. nigromaculata* (Stål 1872). *Triatoma carrioni* joue un rôle vecteur en Équateur.

Au nord de la forêt amazonienne : outre l'espèce *T. nigromaculata*, citée plus haut, on n'y trouverait qu'une seule autre espèce du genre *Triatoma*, *T. maculata* (Erichson 1848). C'est une espèce importante de par son extension territoriale : Colombie, Venezuela, Guyana, Surinam, Guyane française et Brésil. Importante aussi car visitant les habitations, voire occupant le milieu péri-domestique, elle joue sans doute un rôle vectoriel dans certaines localités.

Signalons qu'il existe ici aussi une proximité morphologique importante avec une espèce située au sud de la forêt amazonienne (voir paragraphe suivant) : *T. pseudomaculata* (Brésil, Bolivie).

Enfin, remarquons qu'une troisième espèce de *Triatoma* a été identifiée dans une localité portuaire (Venezuela) au nord de la forêt amazonienne sans toutefois être confirmée : *T. rubrofasciata* De Geer 1874. Elle a aussi été mentionnée il y a quelques dizaines d'années en Guyane française, dans le centre de Cayenne (FLOCH et ABONNENC, 1942), sans être retrouvée ensuite (BÉRENGER *et al.*, 2009).

Au sud de la forêt amazonienne : la plupart des espèces de *Triatoma* d'Amérique du Sud occupent un ou plusieurs des cinq pays suivant : le Brésil, la Bolivie, le Paraguay, l'Uruguay et l'Argentine.

La distribution géographique de *T. infestans* (Klug 1834), le vecteur majeur de *T. cruzi*, couvre tous ces pays avec en plus le Chili et le sud du Pérou. Dans le cas de ce vecteur majeur, probablement natif de la Bolivie (DUJARDIN *et al.*, 1987 ; 1998 b), cette distribution géographique serait

l'effet du transport passif de l'insecte par l'Homme lors des transhumances qui ont accompagné le développement économique du sous-continent, au XIX^e siècle (SCHOFIELD, 1988).

Vecteurs importants

Dans les sept pays qui constituent ce qu'on appelle, au sens large, le « Cône Sud », et si on y inclut le Pérou, on trouve donc *T. infestans*, le vecteur le plus important de *T. cruzi*. Cette espèce est exclusivement domestique dans ces pays, à l'exception de quelques foyers décrits en Bolivie, au Chili ou dans le Chaco argentin (CEBALLOS *et al.*, 2011). C'est aussi dans cette région aride du Chaco, sur des terres couvrant la Bolivie, le Paraguay et l'Argentine, que l'on trouve des variants mélaniques de *T. infestans* au comportement sylvestre (NOIREAU *et al.*, 1997) et dont une espèce, synonymisée depuis, s'appelait justement *T. melanosoma* (GUMIEL *et al.*, 2003).

Triatoma brasiliensis Neiva 1911 est un autre vecteur important, mais beaucoup plus localisé, dans le Nord-Est brésilien. On lui décrit des sous-espèces (donc des populations allopatriques) comme *T. b. brasiliensis* Neiva 1911, *T. b. macromelanosoma* Galvão (1956), dont des formes plus sylvestres comme *T. b. melanica* Neiva & Lent (1941) (COSTA *et al.*, 2003 ; 2009).

Candidats vecteurs

Après *T. infestans*, l'espèce la plus répandue en Amérique du Sud est sans aucun doute *T. sordida* (Stål 1859). Elle occupe principalement des foyers sauvages mais colonise avec succès l'environnement péri-domestique au Brésil et en Argentine, et même l'habitat de l'Homme dans certaines régions de l'est de la Bolivie (NOIREAU *et al.*, 1997). En dépit de son adaptation à l'habitat humain, incomplète il est vrai car l'espèce est plus péri-domestique que domestique, *T. sordida* n'est pas encore considérée comme un vecteur efficace de la maladie de Chagas. Par ailleurs, elle recèle des espèces cryptiques (NOIREAU *et al.*, 1998).

Triatoma guasayana Wygodzinsky & Abalos 1949 est souvent associée à *T. sordida* en Argentine,

au Paraguay et en Bolivie, et s'étend géographiquement beaucoup plus au sud dans le territoire argentin.

En Uruguay, en Argentine et dans le sud du Brésil, *T. rubrovaria* (Blanchard & Brulle 1843) est une espèce sylvestre vivant sous les rochers, mais, en maints endroits, elle présente des tendances à la colonisation du milieu péridomestique.

Au Brésil, on peut mentionner ici une espèce déjà signalée plus haut : *T. pseudomaculata* Correa & Espinola 1964, qui s'adapte au milieu péridomestique dans certaines localités, de même que *T. lenti* Sherlock et Serafim 1967 et *T. vitticeps* (Stål 1859).

Vecteurs potentiels

Exclusivement au Brésil, mais sans importance épidémiologique connue, on peut citer *T. b. melanica*, l'une des sous-espèces de *T. brasiliensis* qui mériterait le statut d'espèce, ainsi que *T. melanocephala* Neiva & Pinto 1923, *T. arthur-neivai* Lent & Martínez 1940 et *T. petrochii* Pinto & Barreto 1925, *T. costalimai* (Verano & Galvão 1958), *T. carvalhoi* Jurberg et al. 1998, *T. wygodzinskyi* Lent 1951, *T. jurbergi* Carcavallo, Galvão & Lent 1998, *T. oliveirai* (Neiva, Pinto & Lent 1939), *T. tibiamaculata* (Pinto 1926), *T. williamsi* Galvão Souza & Lima 1965, *T. deanei* Galvão, Souza & Lima 1967.

Triatoma matogrossensis Leite & Barbosa 1953, longtemps considérée comme une espèce brésilienne, se trouve aussi en Bolivie.

Exclusivement en Argentine, il y a *T. limai* Del Ponte 1929, *T. patagonica* Del Ponte 1929, morphologiquement très proche de *T. sordida* et *T. guasayana*, et *T. garciabesi* Carcavallo et al. 1997, longtemps confondue avec *T. sordida*.

Situées au Brésil, en Uruguay et en Argentine, signalons encore deux autres espèces sylvestres : *T. guazu* Lent et Wygodzinsky 1979, décrite néanmoins à partir de captures domestiques, et *T. circummaculata* (Stål 1859). Cette dernière espèce, dont la biologie sylvestre est connue – au contraire de *T. guazu* –, se nourrit parfois d'autres insectes (blattes) et ressemble à l'espèce exclusivement argentine *T. limai*.

En Uruguay, en Argentine, au Paraguay et en Bolivie, on trouve encore *T. platensis* Neiva 1913 (nids de Furnerariidae et de Psittacidae) et *T. delponte* Romana & Abalos 1947 (nids de *Myiopsitta monacha*), deux espèces ornithophiles dont la proximité génétique avec *T. infestans* reste encore énigmatique.

Les espèces asiatiques de *Triatoma*

Ce groupe contient huit espèces, dont sept se rencontrent exclusivement en Asie. La huitième espèce, *T. rubrofasciata*, est pantropicale. Morphologiquement, les espèces asiatiques de *Triatoma* sont caractérisées par quelques traits considérés comme des synapomorphies (Lent & Wygodzinsky, 1979). Dans une région où *T. cruzi* n'est pas recensé, ni chez les triatomes ni chez l'animal ni chez l'homme (sauf chez les immigrants latino-américains), on ne peut pas prétendre faire une subdivision en vecteurs principaux, candidats ou potentiels, mais on peut établir une classification sur la base de l'adaptation à l'homme.

Espèces péridomestiques

Une seule de ces espèces est péridomestique : *T. rubrofasciata*. Son association au rat domestique (*Rattus rattus* L.) expliquerait qu'elle ait été transportée par bateau d'un continent à l'autre, d'où sa présence dans les régions portuaires depuis plusieurs siècles. Mais des populations se sont développées aussi plus profondément dans les terres, en particulier au Brésil, en Inde et au Vietnam (TRUONG XUAN et DUJARDIN, 2013). Dans ce dernier pays, *T. rubrofasciata* occupe le milieu péridomestique dans les campagnes et dans les villes ; l'insecte se nourrit sur le rat, mais aussi sur la poule et sporadiquement sur l'Homme à l'intérieur des maisons. Il présente également ce comportement dans certains villages des Philippines et dans le nord du Brésil (Maranhao). En Amérique latine, *T. rubrofasciata* est un vecteur compétent de *T. cruzi*, quoique peu efficace du fait de sa salive très irritante.

Espèces sylvestres

Les sept espèces suivantes sont exclusivement asiatiques : *T. amicitiae* Lent 1951, *T. bouvieri*

Larousse 1924, *T. cavernicola* Else & Cheong 1977, *T. leopoldi* (Schouteden 1933), *T. migrans*, *T. pugasi* Lent 1953 et *T. sinica* Hsaio 1965. Toutes ces espèces, morphologiquement proches de *T. rubrofasciata*, sont rarement signalées et peu connues. La morphométrie détaillée de la tête les rapproche des *Triatoma* typiques d'Amérique du Nord (DUJARDIN *et al.*, 2002).

BIOLOGIE DES TRIATOMINAE

Les vecteurs principaux de l'agent de la maladie de Chagas, à savoir les espèces de Triatominae dites « domestiques », ont fait l'objet de nombreux travaux. Ce qui suit concerne donc surtout les espèces domestiques et péri-domestiques les mieux étudiées. Les espèces sylvestres, les plus abondantes, sont peu connues et, du fait de leur attraction pour l'habitat humain, méritent plus d'attention de la part des biologistes.

Développement et métamorphose

Le cycle des Triatominae est hémimétabole et exoptérogote. Il comprend l'œuf, cinq stades larvaires et l'imago. Les œufs sont operculés, blancs au moment de la ponte, pour devenir d'un rose foncé à mesure que se développe l'embryon. L'éclosion a lieu en moyenne 10 à 40 jours après la ponte. Deux à trois jours plus tard, les larves



Figure 23.4 – *Triatoma infestans*, le vecteur le plus important de la maladie de Chagas. Extension abdominale d'une larve de dernier stade après le repas, possible grâce au connexivum. Le volume de sang peut approcher un demi-millilitre. L'extension pariétale déclenche la mue.

© M. Gumiel

de premier stade sont capables de prendre leur premier repas de sang, jusqu'à 8-9 fois leur propre poids, ce qui les transforme en « petite boules » (fig. 23.4). La prise de nourriture (sang) peut durer jusqu'à 20 minutes pour un adulte ou une larve de dernier stade. Si la quantité de sang est suffisante, la mue est déclenchée (réflexe pariétal) ; si la quantité de sang est insuffisante, la mue est retardée. On comprend ainsi qu'une population domestique peut ralentir sa croissance quand l'accès au sang est réduit. Par ailleurs, si la quantité de sang est insuffisante, la défécation peut ne pas avoir lieu sur la peau de l'hôte. De fait, la difficulté d'accès au sang se traduit par une perte d'efficacité vectorielle. On verra que la croissance des populations et la capacité vectorielle dépendent en effet de la densité des populations domestiques, car cette dernière détermine la disponibilité en sang.

En moyenne, la durée d'un cycle de l'œuf à l'adulte peut aller de quelques mois (*R. prolixus*) à une ou deux années (*T. dimidiata*, *P. megistus*, *D. maxima*). Bien entendu, des paramètres extérieurs – comme la température – influencent aussi la durée du cycle. La durée de vie d'un adulte peut excéder 2 ans.

Accouplement, ponte

La copulation chez les punaises américaines n'est pas une copulation traumatique. Elle se fait en position dorso-latérale du mâle sur la femelle, et dure 5 à 15 minutes. Les œufs sont pondus individuellement 10-30 jours plus tard, de manière plus ou moins continue durant toute la vie de la femelle, en particulier dans les espèces rencontrées dans les terriers ou sous les pierres. Dans la tribu Rhodniini, tribu arboricole, les œufs peuvent être placés en série (*Rhodnius*) ou en paquets (*Psammolestes arthuri*) et, propriété importante pour la dispersion passive, ils adhèrent au substrat. En fonction de la densité de la population, une femelle de *T. infestans* dépose une centaine ou plusieurs centaines d'œufs dans sa vie. En effet, la fertilité des triatomines est densité-dépendante : une seule femelle dans un récipient fait beaucoup plus d'œufs que plusieurs femelles ensemble, à apport

de sang constant. En fait, comme nous le verrons plus loin, la quantité de sang disponible et la fertilité sont directement liées.

Hématophagie

C'est souvent l'hématophagie stricte qui est avancée comme caractère distinctif des Triatominae parmi les Reduviidae. Chez la plupart des espèces, tous les stades et les deux sexes se nourrissent de sang de vertébrés. Certaines espèces cependant, et cela dans différents genres (*Belminus*, *Eratyrus*, ou *Triatoma*), montrent moins de dépendance à cette source de nourriture et peuvent se nourrir de l'hémolymphe d'autres insectes (blattes). Ces comportements rappellent l'origine probable des Triatominae parmi les Reduviidae prédateurs. Parmi les Reduviidae, les Triatominae ne sont pas les seuls attirés par le sang des vertébrés. On trouve des espèces capables d'hématophagie aussi parmi les Emesinae, les Harpactorinae, les Peiratinae et les Reduviinae. Des formes intermédiaires d'hématophagie existent, comme la cleptoématophagie (comportement des petites larves qui piquent l'abdomen de leurs congénères adultes pour s'alimenter du sang qu'il contient), qui rappelle encore l'origine évolutive supposée des Triatominae puisqu'il s'agit d'un comportement à la limite de la prédation.

Néanmoins, l'hématophagie des Triatominae, si elle n'est pas tout à fait stricte, ni tout à fait exclusive parmi les Reduviidae, est un caractère majeur de leur biologie, et le moteur de leur comportement. Dans la nature (BRENÈRE *et al.*, 2004) ou en laboratoire, tous les animaux à sang chaud semblent appropriés, mais, en insectarium, le sang d'oiseau (pigeon et poule) est préférable puisque les oiseaux sont réfractaires au trypanosome. Il y a peu ou pas du tout de spécificité d'hôte. Les quelques exceptions sont observées chez les espèces du genre *Psammolestes* (Rhodniini), chez *T. platensis* et *T. delpontei*, toutes associées à certaines espèces d'oiseaux. La spécificité d'hôte est aussi observée en association avec des rongeurs dans le genre *Paratriatoma*, chez certains *Triatoma* de l'Amérique du Nord ou d'Asie. Une préférence d'hôte est encore observée dans la tribu Cavernicolini (*Cavernicola pilosa*). Enfin,

l'espèce pantropicale *T. rubrofasciata* est presque systématiquement associée aux rats domestiques. Des observations citent cependant son association aux poules et, dans certaines régions (Brésil, Vietnam, Philippines, Inde), son intérêt pour l'Homme.

Habitat

En général, l'habitat d'un Triatominae présente les caractéristiques suivantes : une certaine stabilité dans le temps, une certaine protection vis-à-vis du climat extérieur (et vis-à-vis des prédateurs) et un accès facile à l'approvisionnement en sang. Dans la plupart des cas, pour les espèces arboricoles, il s'agit de nids d'oiseaux, de troncs d'arbres creux (chauves-souris), de plantes aux feuilles engainantes (broméliacées), etc., alors que, pour d'autres espèces il s'agit de terriers de petits mammifères, d'abris sous les pierres ou les rochers, etc. Là non plus, la spécificité n'est pas très stricte. Ce qui semble le plus important, c'est la disponibilité de sang, donc la permanence de l'hôte. À ce titre, l'habitat de l'Homme est idéal : il offre : 1) la stabilité, 2) la protection vis-à-vis des prédateurs et 3) l'abondance et la permanence de l'approvisionnement en sang. Chaque être humain adulte possède 5 litres de sang et occupe sa maison souvent pendant des années.

À l'intérieur de la maison, le triatome recherche un contact étroit avec un support (thygmotropisme) : il se réfugie ainsi dans les anfractuosités les plus profondes des murs, ou entre les couvertures du lit, entre le sommier et le matelas, etc. Dans son antre, l'insecte ne bouge pas au cours de la journée (ataxie). Il se déplace la nuit pour se nourrir. Dans certains cas, il se nourrit quand même le jour, mais dans un endroit obscur de la maison (obs. pers.).

Insectes sylvestres, domestiques et péri-domestiques

La plupart des Triatominae peuvent héberger la totalité de la phase extrinsèque du parasite (*T. cruzi*) dans la lumière intestinale. Tous peuvent donc être des vecteurs. Le facteur qui

donne à cette capacité une importance en santé publique, c'est l'adaptation de l'insecte à l'Homme et à son habitat. Deux espèces de Triatominae peuvent être également adaptées à la souche locale du parasite, c'est l'espèce développant les colonies intradomiciliaires les plus abondantes qui sera le vecteur le plus important, donc la cible à abattre. Il s'agira souvent, mais pas toujours (cf. *T. rubrofasciata*), de l'espèce dont la salive est la moins irritante pour l'Homme. Ainsi, on a coutume de séparer les Triatominae en espèces « sylvestres » et « domestiques ». Au lieu de parler d'insectes « sylvestres », mot qui rappelle les bois, la forêt, il serait plus juste de parler d'insectes enzootiques, ou exophiles, associés à des animaux sauvages qui vivent à l'extérieur de l'habitat humain (fig. 23.5). L'usage du mot « domestique » est critiquable lui aussi. En effet, un insecte n'est pas « élevé » par l'Homme comme ce dernier le ferait d'un chien ou d'un chat. Là encore, on pourrait préférer le mot « synanthropique ». Ces habitudes de langage ont été consacrées par des milliers de publications et, par souci de cohérence, nous les utilisons ici. L'habitat de l'Homme est lui-même divisé en habitat « domestique », où l'Homme vit, et « péri-domestique », qui comprend les structures construites pour les animaux domestiques : chiens, chèvres, porcs, poules, etc. (fig. 23.6).



Figure 23.5 – Type d'habitat péri-domestique.

© IRD/L. Empeaire

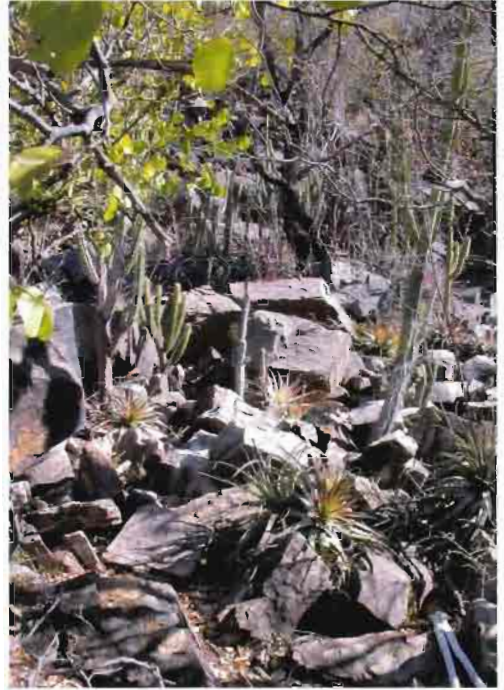


Figure 23.6 – Type d'habitat de triatomines exophiles.

© IRD/L. Empeaire

Comme c'est la domesticité qui peut faire d'un triatome un vecteur important pour l'Homme, cette distinction est pertinente. Elle dérive aussi d'impératifs opérationnels liés à la lutte ou à la surveillance épidémiologique (taux de réinfestation après traitement insecticide). Toutefois, elle ne reflète pas nécessairement une réalité biologique. Une espèce « domestique » ici peut être « péri-domestique » là-bas. Et une espèce ordinairement sylvestre peut avoir un comportement domestique ou péri-domestique dans certaines zones de sa répartition géographique.

S'agissant d'un caractère crucial pour évaluer l'importance de la capacité vectorielle des Triatominae, nous allons préciser encore la notion de domesticité. En effet, beaucoup de rapports ou de publications semblent adopter l'équation *présence de larves dans la maison = domestication*. Les étapes menant à la domestication sont moins simples. On pourrait les présenter comme suit : intrusion, domiciliation, domestication.

Intrusion (« vecteurs potentiels »)

De nombreuses espèces sauvages de Triatominae sont rencontrées dans l'habitat de l'Homme, attirées par la lumière ou transportées par un animal domestique, comme le rat domestique, ou sylvestre, comme le marsupial (*D. marsupialis*), qui se rapproche volontiers de l'habitat. De nouvelles espèces, de biologie complètement inconnue, ont ainsi été découvertes la première fois dans l'environnement de la maison (par exemple, récemment, *T. jurbergi*). Ces espèces, dans la mesure où à peu près toutes sont infectées par *T. cruzi*, sont des vecteurs potentiels. Certaines espèces sylvestres se montrent particulièrement enclines à des visites domiciliaires, citons par exemple en Guyane française *P. geniculatus*, *R. pictipes*, *R. robustus* ou encore *P. rufotuberculatus* (AZNAR *et al.*, 2004).

Domiciliation (« candidats vecteurs »)

L'intrusion est le fait de spécimens adultes, exclusivement. Le principal critère d'une « domiciliation » – ce qui la distingue d'une « intrusion » –, c'est la présence, dans les maisons ou dans les structures domestiques, non seulement d'adultes, mais aussi d'œufs, de larves et d'exuvies. Ces observations prouvent alors l'existence d'un cycle complet de l'insecte dans l'environnement domestique. Mais dans le cas de la domiciliation, les colonies formées sont généralement peu abondantes et ne sont pas nécessairement pérennes. Une domiciliation est décrite pour de nombreuses espèces telles que *R. stali* en Bolivie, *R. pallescens* dans le nord de la Colombie, *T. sordida*, *E. mucronatus* ou *P. rufotuberculatus* en Bolivie. Ces situations représentent des tentatives d'installation d'une population de l'espèce dans l'habitat de l'Homme, mais ne signifient pas encore une domestication permanente. Par exemple, dans la région du nord de la Colombie, on ne trouve plus de colonies intradomiciliaires de *R. pallescens* là où elles avaient été signalées quelques années auparavant, et cela sans aucune intervention de lutte contre les triatomes (J. Moreno, comm. pers.).

Les populations qui sont domiciliées sans être pour autant des espèces domestiques représentent

certainement des « candidats vecteurs ». Leur dangerosité réelle peut être mieux appréciée par l'étude de leur taux d'infection et l'identification des repas de sang (BRENIÈRE *et al.*, 2004 ; BUITRAGO *et al.*, 2013).

Domestication (vecteurs « importants »)

Le critère de la domestication ajoute à ceux de la domiciliation une considération particulière concernant l'expansion géographique des populations domiciliées. En effet, il s'agit toujours d'espèces largement répandues (*T. infestans*, *R. prolixus*, *T. dimidiata*), présentant des « poches » externes, excentrées (*R. prolixus*, *T. dimidiata*) ou dont la distribution géographique suit l'histoire connue des transhumances (*T. infestans*, *R. prolixus*, *T. rubrofasciata*, et, dans une certaine mesure, *P. chinai*, *R. ecuadoriensis*, *T. brasiliensis*).

Une espèce domestique a au moins une population domiciliée qui, de par sa dépendance avec l'Homme, l'a accompagné dans ses pérégrinations. Il s'ensuit une sorte d'exode au-delà des frontières écologiques naturelles de l'espèce. Cette extension territoriale, parfois sur un vaste territoire géographique, atteste du caractère « domestique » de l'insecte. Dans son exode lié à l'Homme, une espèce domestique peut en rencontrer une autre et entrer en compétition avec elle. Ainsi *T. infestans*, une fois arrivée dans le centre du Brésil, est entrée en compétition avec l'espèce domiciliée locale, *P. megistus* ; cette dernière a été déplacée et s'en est retournée à ses habitats sylvestres.

Dispersion

Chez les Triatominae, il est important de distinguer deux modes de dispersion, l'un actif (marche, vol) et l'autre passif (se laissant porter par l'hôte).

La dispersion active

Un triatome surpris sous une pierre ne s'envole pas comme une mouche ou un moustique, il tente de s'enfuir en marchant, à la recherche d'une autre cache, ou, dans certains cas, il fait le mort (obs. pers.). La dernière attitude est plus commune pour certaines espèces sylvestres,

incapables de rivaliser par la course avec les prédateurs à l'affût. Une population domestique, qui se trouve donc dans un milieu à peu près dépourvu de prédateurs, ne présente plus ce comportement : une fois surpris dans son antre, l'insecte se déplace immédiatement, presque tranquillement, vers une autre cache (obs. pers.). À l'exception de quelques espèces (comme *Parabelminus yurupucu* ou *Microtriatoma trinidadensis*), les triatomes semblent donc incapables de prendre leur envol en réponse immédiate à une situation de stress : le vol est le résultat d'une préparation physiologique, souvent une réponse aux difficultés d'alimentation quand la densité de population est trop grande par rapport au nombre d'hôtes.

L'orientation du vol serait complètement aléatoire à son début, mais il semble qu'ensuite l'insecte en vol puisse s'orienter et être ainsi attiré par une source de lumière ou par la chaleur résiduelle des matériaux (CATALÁ, 2011). Les lumières des habitations le soir semblent bien attirer certaines espèces, et le vol semble plus fréquent au cours de la nuit, en particulier dans les périodes chaudes,



Figure 23.7 – *Triatoma infestans* : complexité de l'appareil alaire de l'insecte, et déploiement du rostre dans l'acte de piquer. Dans les vieilles colonies de laboratoire, les ailes peuvent être présentes alors que les muscles alaires ont à peu près disparu.

© M. Guzmán

en dehors des pluies. L'insecte est stimulé par la recherche de nourriture. Des captures réalisées au piège lumineux en Guyane française ont obtenu en une dizaine d'années deux fois plus de mâles que de femelles, suggérant une aptitude au vol supérieure chez les mâles ou, peut-être aussi, un stimulus sexuel chez les mâles (recherche du partenaire ?) (Peneau, comm. pers.).

La distance de vol, au moins pour *T. infestans* (fig. 23.7), est de l'ordre de quelques centaines de mètres à quelques kilomètres (LEHANE et SCHOFIELD, 1981 ; 1982).

La dispersion passive

La dispersion passive semble être l'explication des grandes conquêtes territoriales de certaines espèces, conquêtes qui ont pu être suivies par les entomologistes de différents pays au fur et à mesure de leur progression. Il semble que toutes les espèces dites « domestiques » (*T. infestans*, *R. prolixus*, *T. dimidiata*, *T. rubrofasciata*) ont connu (ou connaissent encore) une expansion territoriale passive avec l'Homme. C'est la conséquence logique de leur excellente adaptation à l'Homme (DUJARDIN, 1998). Il s'ensuit que les territoires les plus périphériques de l'espèce sont occupés par des populations incapables ou difficilement capables de s'adapter à un autre environnement que domestique. L'espèce présente une faible hétérogénéité génétique et ses populations répondent de façon homogène aux mêmes mesures de lutte, en particulier aux mêmes insecticides. Ainsi, il a été observé que les populations de *R. prolixus* en Amérique centrale étaient moins variables génétiquement, et de taille plus petite qu'en Amérique du Sud (DUJARDIN *et al.*, 1998 a). L'hypothèse de l'invasion de l'Amérique centrale par *R. prolixus*, une espèce domestique, a d'abord été attribuée à un oiseau, *Mycteria americana*, dans le plumage duquel les œufs gluants de *R. prolixus* avaient été observés (au Venezuela). Cette hypothèse séduisante n'expliquait pas pourquoi en Amérique centrale *R. prolixus*, qui aurait été ainsi transporté par un oiseau sauvage, était une espèce exclusivement domestique sans foyer sylvestre connu. L'hypothèse d'un transport passif par l'Homme

a été plus convaincante car soutenue aussi par des arguments historiques (ZELEDON, 1996 ; DUJARDIN *et al.*, 1998 a). La dispersion passive est aussi décrite chez les espèces sylvestres, en particulier celles dont les œufs adhèrent au substrat.

La dynamique des populations

Les expériences de laboratoire ont montré que les populations de *T. infestans* avaient le pouvoir de croître d'un facteur 25 d'une génération à l'autre. Pourtant, dans les conditions extérieures, les populations naturelles de ce vecteur ont une taille à peu près constante. Des études menées au Brésil entre 1976 et 1978 sur des maisons infestées ont montré que, en moyenne, il n'y avait pas de changement de la densité des populations d'une année à l'autre, même si on intervenait pour améliorer l'état des murs ou des plafonds dans la moitié de la maison. En fait, de très nombreuses études de laboratoire et de terrain ont montré qu'une espèce domestique comme *T. infestans* maintenait ses populations de façon stable dans le temps. Mise en équation, la croissance de la population s'approchait ainsi du type « K », plutôt que « r », terminologie née des symboles utilisés dans l'équation de croissance (DUJARDIN *et al.*, 2002 ; DUJARDIN et SCHOFIELD, 2004).

Dans un environnement donné, tandis que les stratégies « r » recherchent une exploitation maximale des ressources disponibles, les stratégies « K » en recherchent l'exploitation optimale, celle qui permet l'utilisation durable des ressources. Par définition, les stratégies « r » se caractérisent par un taux de natalité élevé et un temps de génération court, tandis que c'est l'inverse pour les stratégies « K », qui par ailleurs ont une capacité de dispersion moindre. Des stratégies « r » typiques sont par exemple les moustiques. *Anopheles gambiae* ou *Culex quinquefasciatus* peuvent multiplier la taille de leurs populations par 60 ou 70 en une seule génération (de 30 à 45 jours). Leurs populations sont donc en mesure de se restaurer rapidement, même après une mortalité catastrophique causée par un événement naturel ou par un programme

de démoustication. En revanche, les Triatominae comme *T. infestans* ont besoin de 180 à 220 jours pour compléter une génération, au cours de laquelle le nombre d'individus n'augmentera que de 10 à 30 fois dans le meilleur des cas. Une moustique femelle peut théoriquement générer une famille d'un milliard d'individus en un an, tandis que, dans le même temps, une femelle *T. infestans* ne produira pas 1 000 descendants.

En général, les stratégies « r » sont plutôt petits, car une même biomasse comprendra plus d'individus. Mauvais compétiteurs, ils peuvent être rapidement déplacés par une espèce mieux adaptée. Face aux prédateurs, ils n'opposent que des taux élevés de fécondité, un degré élevé de synchronisation et une grande mobilité. En revanche, les stratégies « K » investissent dans de nombreux mécanismes de défense (grande taille, épines, spicules, vibrations, production d'acide, etc.). En cas de perturbation du milieu, lors de campagnes de lutte par exemple, les stratégies « K » augmentent temporairement leur fécondité et réduisent le temps de maturation des stades juvéniles.

Il a été démontré de diverses façons que le facteur principal limitant la taille des populations (un niveau « K ») est la quantité de sang disponible. Les populations naturelles sont régulées par la disponibilité en sang. La température externe, ou d'autres facteurs climatiques, l'activité de prédateur ou l'existence de parasites jouent un rôle secondaire. Même la dispersion active, un facteur évident de régulation des populations, est déterminée par l'accès au sang. En effet, ce sont les insectes n'ayant pas pu se nourrir qui finiront par s'exiler du milieu devenu pour eux inhospitalier. Les triatomes capturés en vol par les pièges lumineux sont des insectes à jeun (NOIREAU et DUJARDIN, 2001). Ainsi, un autre facteur de régulation de la densité de la population, la dispersion, dépend également de facteurs nutritionnels.

L'accès au sang n'est pas gagné simplement parce que le triatome introduit ses pièces buccales dans l'épiderme. Chaque prise de sang signifie en effet que l'insecte injecte de sa salive dans l'épiderme.

Il a été montré que des réactions allergiques locales de la peau avaient pour effet de repousser l'insecte avant qu'il ne puisse s'alimenter. L'irritation de l'hôte dépend de deux facteurs : 1) la taille des pièces buccales (une plus grande taille augmente la probabilité de contact avec des terminaisons nerveuses) ; 2) la composition de la salive. En fait, les pièces buccales en action dans la prise de sang sont très fines, leur ouverture est de 10 microns, ce qui autorise le passage d'un seul globule rouge à la fois. Cela implique que, en l'absence d'anticoagulants puissants, ce canal serait vite bloqué. Il faut des anticoagulants puissants, et aussi peu allergènes que possible (DUJARDIN *et al.*, 2002). Tous les Triatominae ne sont pas égaux à cet égard. Ainsi, la densité maximum de triatomes supportés par un hôte dans un environnement donné (la valeur de « K ») dépend de l'espèce de triatome impliquée.

LES PARASITES TRANSMIS

Les Triatominae transmettent divers parasites à l'animal et à l'Homme. Le plus important, *Trypanosoma cruzi*, l'agent causal de la maladie de Chagas, est transmis non pas par la piqûre de l'insecte, mais par ses déjections en contact avec la peau de l'hôte. Il s'agit d'un stercoraria, par opposition au salivaria comme *T. rangeli* (cf. *infra*).

Trypanosoma cruzi a été rapporté dans l'ensemble des mammifères d'Amérique du Nord et du Sud, mais pas chez les amphibiens et les oiseaux. Ces derniers sont réfractaires à ce parasite mais peuvent être des hôtes nourriciers de triatomes. Les espèces qui servent de réservoir au parasite sont très nombreuses (150 espèces dans 7 ordres différents de mammifères), mais d'autres espèces animales ne constituent pas un réservoir : à l'instar de l'Homme, elles sont victimes de *T. cruzi* et peuvent en mourir de façon brutale. Il est difficile cependant d'établir des règles dans le cas d'une parasitose dont l'agent causal présente une très grande variabilité génétique (TIBAYRENC *et al.*, 1986). Le chien, par exemple, paie un lourd tribut à la maladie de Chagas au Venezuela et en Guyane française (C. Aznar, comm. pers.),

mais se comporte plutôt comme un réservoir en Argentine (GURTNER *et al.*, 1991).

Beaucoup moins important, *T. rangeli*, un trypanosome infectant lui aussi une large gamme de mammifères en Amérique centrale et du Sud, est transmis par la salive de l'insecte. Non pathogène pour l'Homme, le parasite est fréquent dans le genre *Rhodnius*.

Jamais signalé chez l'Homme, *T. conorhini* est fréquemment identifié dans les populations asiatiques de *T. rubrofasciata*. D'autres parasites de Triatominae sont parfois observés, qui sont des parasites d'insectes tels que des *Blastocritidia* et des grégaires.

Mécanisme de transmission de *T. cruzi*

Ce trypanosome est dit postérograde (le mot latin « stercoraria » est utilisé par les anglophones) : le vecteur transmet le parasite dans ses déjections. En effet, *T. cruzi* se développe dans la lumière intestinale de l'insecte. Le repas de sang d'un triatome refoule le contenu intestinal vers le rectum et stimule la défécation. Comme ce repas dure de longues minutes, la défécation survient alors que le triatome est encore dans l'acte de piquer, et les déjections tombent sur la peau de l'hôte. Le parasite présent dans ces déjections pénètre alors activement la peau de l'hôte, à la faveur d'abrasions dues au grattage, ou de lésions, dont celle de la piqûre. Il traverse cependant facilement les muqueuses (bouche, conjonctive, etc.).

Ce mécanisme de transmission semble peu efficace, mais il est compensé par un taux d'infection souvent élevé. Chez *T. infestans*, le taux d'infection par *T. cruzi* dépasse volontiers les 40 % dans de nombreuses populations.

Parasitose humaine

Après quelques jours de reproduction dans les cellules du système réticulo-endothélial du derme, le parasite détruit les macrophages qui l'emprisonnent, passe dans la circulation sanguine (trypomastigotes) et envahit les cellules de l'organisme, en particulier les cellules du

muscle cardiaque et les cellules musculaires lisses du tractus digestif.

Les lésions typiques de la maladie de Chagas touchent principalement ces organes. Leur aspect est celui de dilatations (dilatation ventriculaire), de mégaorganes (mégaœsophage, mégacôlon), d'anévrismes (anévrisme de la pointe du cœur), avec les dysfonctionnements qu'on peut aisément imaginer tels que la décompensation cardiaque, les arythmies cardiaques, la mort subite par fibrillation ventriculaire, l'occlusion intestinale, la constipation chronique, le volvulus, etc. Ce sont des lésions qui se développent progressivement en dix à vingt ans.

On a montré que le tropisme du parasite vers les tissus musculaires d'organes creux perturbe l'activité autonome de ces organes, car il conduit à la destruction des ganglions nerveux intrapariétaux ; ainsi, la maladie de Chagas a pu être assimilée à une neuropathie. Mais il est généralement admis aussi que la réponse immunitaire du patient joue un rôle important. Une troisième cause, plus mécanique, à l'origine possible de certaines lésions pourrait être la formation de tissu cicatriciel post-inflammatoire susceptible de modifier progressivement l'oxygénation des tissus musculaires.

Traitement de la maladie de Chagas

Les médicaments antiparasitaires ayant des effets directs sur les formes sanguines de *T. cruzi* ont été identifiés depuis 1960. Parmi eux on citera le nifurtimox (Bayer) et le benznidazole (Roche). Les premiers essais cliniques ont été développés après 1970. Classiquement, l'effet thérapeutique est meilleur si le médicament est administré dans la phase aiguë, c'est-à-dire approximativement dans le mois qui suit l'infection, parce que le parasite est alors libre dans le sang. Dans la phase chronique, c'est-à-dire pendant toute la vie de la personne infectée, le taux de réussite, tel que vérifié par le xénodiagnostic et la sérologie, est presque nul parce que le parasite est intracellulaire. Actuellement, seulement le benznidazole est disponible sous le nom de Rochagan. La posologie est de

5 mg/kg/jour chez les adultes et 5-10 mg/kg/jour pour les enfants âgés de plus de deux mois. La nouveauté de ce schéma est venue d'études longitudinales montrant des résultats favorables chez l'enfant en phase chronique ou indéterminée (SOSA *et al.*, 1998). Cette découverte importante permet d'accompagner les mesures de lutte antivectorielle par le traitement médicamenteux des enfants de moins de 14 ans (DUJARDIN *et al.*, 2002).

LUTTE ANTIVECTORIELLE

En l'absence de traitement de masse efficace, de vaccin ou de prophylaxie médicamenteuse, la lutte contre la maladie de Chagas est centrée sur l'interruption de la transmission à l'Homme du parasite soit par la transfusion de sang (surveillance des banques de sang), soit par transmission vectorielle. Cette dernière étant responsable de plus de 80 % des cas humains, la lutte contre la maladie de Chagas est assimilée le plus souvent à la lutte contre les vecteurs de *T. cruzi*. Des modes de transmission moins fréquents existent cependant, comme la transmission congénitale, la transmission orale (accidentelle) ou, plus rarement, l'accident de laboratoire. La prise en compte de ces mécanismes de transmission ne rentre pas dans le cadre de la lutte antivectorielle proprement dite.

L'amélioration de l'habitat est une option coûteuse mais souvent citée pour lutter contre la présence de colonies intradomiciliaires de triatomes. Elle a fait l'objet d'essais, parfois à grande échelle (Venezuela). Elle n'est plus retenue comme justificatif d'une lutte contre les vecteurs de *T. cruzi*, en partie pour des raisons liées à la biologie de ces vecteurs, comme nous l'expliquons plus bas. Par ailleurs, étant donné l'abondance du réservoir animal de *T. cruzi*, l'option théorique d'une stérilisation du réservoir n'est pas envisagée.

Dans la mesure où la résistance aux insecticides n'a jamais été qu'anecdotique, quoique observée ces dernières années en Bolivie (LARDEUX *et al.*, 2010 ; GOMEZ *et al.*, 2014), le schéma d'intervention contre les vecteurs principaux (*R. prolixus*

et *T. infestans*) est d'une grande simplicité. Il est basé sur une seule phase d'attaque (pulvérisation d'insecticides intra- et péridomestiques, le plus souvent des pyréthriinoïdes comme la deltaméthrine), suivie d'une phase de consolidation (dans les quelques cas de réinfestations), puis de surveillance entomologique.

La biologie des Triatominae a servi de base à ce schéma, ce qui mérite ici quelques explications. En effet, la disponibilité et la quantité de sang non seulement régissent la régulation des populations domestiques de triatomines, mais elles interviennent directement aussi dans le choix des stratégies de lutte. On a vu que le facteur déterminant de la capacité vectorielle d'un triatome est son adaptation à l'habitat, et toute stratégie de lutte doit d'abord combattre cette adaptation. Cela signifie, d'une part, l'élimination des populations colonisant les structures humaines, dans les villages comme dans les villes, et, d'autre part, une surveillance entomologique permanente face à la tendance domestique affichée par de très nombreuses espèces de la sous-famille. Mais il y a un autre aspect de la biologie de ces grandes punaises hématophages qui a été mis en avant dans les options stratégiques, et qui explique le choix d'un mot particulier à l'initiation des grandes campagnes internationales de lutte : le mot « éradication ». Il faut bien entendu comprendre qu'il s'agit d'élimination complète des seules populations domestiques, car il est illusoire de prétendre à l'éradication d'une espèce profitant de l'environnement humain.

Cet objectif, « éradication » plutôt que « réduction » des populations domestiques, est dû au caractère densité-dépendant du temps mesuré entre la prise de sang et la défécation. Ce délai a souvent été présenté comme le facteur le plus important de la capacité vectorielle. On comprend en effet que si l'insecte dépose ses déjections après avoir quitté son hôte pour rejoindre ses refuges, le risque de transmission est nul. Un repas de sang complet peut durer une vingtaine de minutes, et l'excrétion peut en effet démarrer très vite, ou plus tard, ou « trop » tard. Ainsi, les

espèces ont été examinées sur ce point dans le but de comparer leur dangerosité, en montrant par exemple que les espèces nord-américaines étaient les moins dangereuses. Toutefois, ces comparaisons ont perdu de leur valeur quand on s'est aperçu que ce délai dépend aussi, et surtout, de la densité des populations, et, comme nous venons de le voir, cette densité dépend de la quantité de sang disponible.

Quand la densité de la population domestique est faible, chaque insecte peut prendre le temps de se nourrir complètement, et donc de déposer ses déjections sur la peau de l'hôte. Quand cette densité augmente, non seulement les insectes entrent en compétition pour la surface de peau disponible, mais aussi l'hôte commence à réagir du fait de la quantité accrue de salive dans son épiderme. Il en résulte que des insectes ne se sont pas nourris complètement, et n'ont donc probablement pas déféqué, que d'autres sont restés à jeun, de sorte que la probabilité de transmission a diminué. Ainsi, dans les conditions de fortes densités, les bons vecteurs deviennent de mauvais vecteurs. Dans les villages de Bolivie les plus infestés, là où les maisons recelaient d'abondantes colonies de triatomines, pourtant infectés pour la plupart, la moitié des habitants pouvait être indemne de l'infection (obs. pers.). Inversement, on peut craindre que, dans des conditions de très faible densité, un mauvais vecteur devienne un bon vecteur. Ainsi, le risque de transmission du fait d'un seul spécimen sylvestre qui pénètre une maison, attiré par ses lumières, est élevé. Comme on l'a dit, l'insecte qui vole est à jeun, affamé, il prendra du sang dès que possible, et sans compétition aucune, puisqu'il est seul, il prendra le temps d'un repas complet, le temps de déposer ses déjections avant de quitter l'hôte. Par conséquent, une lutte antivectorielle qui diminuerait l'abondance des triatomines domestiques pourrait avoir pour effet d'augmenter le risque de transmission à chaque prise de sang. Pour cette raison, la seule amélioration de l'habitat, même si elle est toujours souhaitable, n'est pas une mesure suffisante ; elle est par ailleurs trop coûteuse pour de grands programmes internationaux (GORLA *et al.*, 2010). L'objectif de

la lutte antivectorielle dirigée contre les vecteurs de l'agent de la maladie de Chagas n'est pas de réduire la présence de vecteurs dans les maisons, l'objectif est de les éliminer (« éradiquer ») des habitations.

Les grandes campagnes de lutte antivectorielle ont suivi ce principe. Du fait des bénéfices économiques attendus, elles ont été financées par les pays de la région d'endémie, unis dans un même effort ; elles ont eu pour nom « L'initiative Cône Sud », contre *T. infestans* (SCHOFIELD et DIAS, 1998), puis « L'initiative andine », contre *R. prolixus*, et enfin « L'initiative Amérique centrale » (financée aussi par la coopération japonaise), également contre *R. prolixus*. Elles ont été efficaces, réduisant la prévalence de la maladie de deux tiers sur tout le continent américain, et sont relayées aujourd'hui par la mise en place de réseaux de surveillance entomologique (GORLA *et al.*, 2010).

Cependant, des campagnes plus localisées restent nécessaires. Il faut penser en effet à développer des stratégies plus adaptées au cas des espèces (ou populations) domiciliées qui gardent localement un contact permanent avec leurs foyers sylvestres. *Triatoma dimidiata* en Amérique centrale, *P. megistus* ou *T. brasiliensis* au Brésil en sont de bons exemples. Il faut enfin prendre en considération de nouveaux scénarios épidémiologiques de la transmission vectorielle dans les régions nouvellement colonisées par l'Homme. Par exemple, dans la région amazonienne, des espèces sylvestres natives visitent sporadiquement les structures domestiques qui se construisent. Si ces espèces sont infectées, elles peuvent transmettre le parasite soit lors d'un repas de sang, soit en souillant de leurs déjections la nourriture ou les boissons. Il s'agit principalement de *R. pictipes*, *R. robustus* ou *Panstrongylus geniculatus* (AZNAR *et al.*, 2004 ; GORLA *et al.*, 2010).

Aujourd'hui, dans toutes les régions tropicales et subtropicales du monde, et non seulement dans le Nouveau Monde, le danger existe d'une introduction de la trypanosomose américaine. Il existe à deux niveaux, celui de la transfusion

sanguine et celui de la transmission vectorielle. Le risque représenté par la transfusion sanguine fait l'objet de réglementations concernant l'immigration en provenance de régions d'endémie chagasiques (surveillance des donneurs de sang, etc.). La possibilité d'une transmission vectorielle en dehors du Nouveau Monde est peu probable, mais elle est théoriquement envisageable si l'on imagine un transport passif, intercontinental, d'un vecteur adapté à l'Homme. Cette éventualité est prise en compte depuis peu à la suite de la découverte en Asie d'une domiciliation de *T. rubrofasciata* sur de grands territoires, dans les zones urbaines et dans les campagnes (TRUONG XUAN et DUJARDIN, 2013).

RÉFÉRENCES

- Abad-Franch, F., Monteiro, F.A., Jaramillo-O, N., Gurgel-Gonçalves, R., Dias, F.B., Diotaiuti, L., 2009. Ecology, evolution, and the long-term surveillance of vector-borne Chagas disease: a multi-scale appraisal of the tribe Rhodniini (Triatominae). *Acta Tropica*, 110 (2-3) : 159-177.
- Aznar, C., La Ruche, G., Laventure, S., Carme, B., Liegeard, P., Hontebeyrie, 2004. Seroprevalence of *Trypanosoma cruzi* Infection in French Guiana. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro, Vol. 99 (8) : 805-808.
- Bargues, M.D., Schofield, C., Dujardin, J.P., 2010. The phylogeny and classification of the Triatominae. In Telleria, J., Tibayrenc, M., Eds : *American Trypanosomiasis: Chagas disease. One hundred years of research* : 117-148.
- Barrett, T.V., 1991. Advances in triatomine bug ecology in relation to Chagas disease. *Advances in Disease Vector Research*, 8 (6) : 142-176.
- Bérenger, J.M., Pluot-Sigwalt, D., Pagès, F., Blanchet, D., Aznar, C., 2009. The triatominae species of French Guiana (Heteroptera: Reduviidae). *Memorias of Institute Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro, 104 (8) : 1111-1116.
- Brenière, S.F., Pietrokovsky, S., Magallon Gastelum, E., Bosseno, M.F., Soto, M.M., Ouaiissi, A., Lozano Kasten, F., Wisnivesky-Colli, C., 2004. Feeding patterns of *Triatoma longipennis* Usinger (Hemiptera, Reduviidae) in peridomestic habitats of a rural community in Jalisco State, Mexico. *Journal of Medical Entomology*, 41 (6) : 1015-1020.

- Buitrago, N.L.R., Bosseno, M.F., Waleckx, E., Brémond, P., Vidaurre, P., Faustine Zoveda, F., Brenière, S.F., 2013. Risk of transmission of *Trypanosoma cruzi* by wild *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) in Bolivia supported by the detection of human blood meals. *Infection, Genetics and Evolution*, 19 : 141-144.
- Catalá, S., 2011. The infra-red (IR) landscape of *Triatoma infestans*. An hypothesis about the role of IR radiation as a cue for Triatominae dispersal. *Infection, Genetics and Evolution*, 11 : 1891-1898.
- Ceballos, L.A., Piccinali, R.V., Marcet, P.L., Vazquez-Prokopec, G.M., Cardinal, M.V., Schachter-Broide, J., Dujardin, J.P., Dotson, E.M., Kitron, U., Gürtler, R.E., 2011. Hidden sylvatic foci of the main vector of Chagas disease *Triatoma infestans*: threats to the vector elimination campaign? *PLoS Negl. Trop. Dis.*, 5 (10) : e1365.
- Costa, J., Almeida, C.E., Dujardin, J.P., Beard, C.B., 2003. Crossing experiments detect genetic incompatibility among populations of *Triatoma brasiliensis* Neiva, 1911 (Heteroptera, Reduviidae, Triatominae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 98 (5) : 637-639.
- Costa, J., Peterson, A.T., Dujardin, J.P., 2009. Indirect evidence suggests homoploid hybridization as a possible mode of speciation in Triatominae (Hemiptera, Heteroptera, Reduviidae). *Infection, Genetics and Evolution*, 9 (2) : 263-270.
- Dos Santos, C. M., Jurberg, J., Galvão, C., Silva Rocha, D., Rodríguez Fernández, J.I., 2003. Estudio morfométrico do género *Panstrongylus* Berg, 1879 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 98 (7) : 939-944.
- De la Riva, J., Matias, A., Torrez, M., Martínez, E., Dujardin, J.P., 2001. Adult and nymphs of *Microtriatoma trinidadensis* (Lent, 1951) (Hemiptera: Reduviidae) caught from peridomestic environment in Bolivia. (Dyar). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96 (7) : 889-894.
- Dujardin, J.P., 1998. Population genetics and the natural history of domestication in Triatominae. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 93 : 34-36.
- Dujardin, J.P., Schofield, C.J., 2004. Triatominae : systematics, morphology and population biology. *In* I. Maudlin, P. H. Holmes and M. Miles Eds : *Trypanosomases*, CAB International, Oxfordshire (UK) : 181-201
- 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* (Heteroptera: Reduviidae) in Bolivia. *Journal of Medical Entomology*, 24 (1) : 40-45.
- Dujardin, J.P., Muñoz, M., Chavez, T., Ponce, C., Moreno, J., Schofield, C.J., 1998 a. The origin of *Rhodnius prolixus* in Central America. *Medical and Veterinary Entomology*, 12 : 113-115.
- Dujardin, J.P., Schofield, C.J., Tibayrenc, M. 1998 b. Population structure of Andean *Triatoma infestans*: allozyme frequencies and their epidemiological relevance. *Medical and Veterinary Entomology*, 12 : 20-29.
- Dujardin, J.P., Panzera, P., Schofield, C.J., 1999. Triatominae as a model of morphological plasticity under ecological pressure. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 94 : 223-228.
- Dujardin, J.P., Schofield, C.J., Panzera, F., 2002. Los vectores de la enfermedad de Chagas. Investigaciones taxonómicas, biológicas y genéticas. *Académie Royale des Sciences d'Outre-Mer, Classe des Sciences naturelles et médicales, traduction espagnole.*
- Dujardin, J.P., Costa, J., Bustamante, D., Jaramillo, N., Catalá, S., 2009. Deciphering morphology in Triatominae : The evolutionary signals. *Acta Tropica*, 110 : 101-111.
- Feliciangeli, M.D., Sanchez-Martin, M., Marrero, R., Davies, C., Dujardin, J.P., 2007. Morphometric evidence for a possible role of *Rhodnius prolixus* from palm trees in house re-infestation in the State of Barinas (Venezuela). *Acta Tropica*, 101 : 169-177.
- Floch, H., Abonnenc, E., 1942. Note sur l'élevage des Triatomides à l'Institut Pasteur de la Guyane. *Institut Pasteur de la Guyane et du territoire de l'Inini, Publication numéro 23* : 1-11.
- Gomez, M., D Avila, G., Orellana, A., Cortez, M., Rosa, A., Noireau, F., Diotaiuti, L., 2014. Susceptibility to deltamethrin of wild and domestic populations of *Triatoma infestans* of the Gran Chaco and the Inter-Andean Valleys of Bolivia. *Parasites and Vectors*, 7 (1) : 497.
- Gorla, D., Ponce, C., Dujardin, J.P., Schofield, C.J., 2010. Control strategies against Triatominae. *In* Telleria, J., Tibayrenc, M., Eds : *American Trypanosomiasis Chagas Disease. One Hundred Years of Research*, Elsevier, chap. 10 : 233-245.

- Gumiel, M., Catalá, S., Noireau, F., Rojas de Arias, A., García, A., Dujardin, J.P., 2003. Wing geometry in *Triatoma infestans* and *T. melanostoma*. *Systematic Entomology*, 28 : 1-7.
- Gürtler, R.E., Cecere, M.C., Rubel, D.N., Petersen, R.M., Schweigmann, N.J., Lauricella, M.A., Bujas, M.A., Segura, E.L., Wisniveski-Colli, C., 1991. Chagas disease in north-west Argentina: infected dogs as a risk factor for the domestic transmission of *Trypanosoma cruzi*. *Transaction of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 85 : 741-745.
- Hwang, W.S., Weirauch, C., 2012. Evolutionary history of assassin bugs (Insecta: Hemiptera: Reduviidae): Insights from divergence dating and ancestral state reconstruction. *PLoS One*, 7 (9) : e45523.
- Hypsa, V., Tietz, D.F., Zrzavy, J., Rego, R.O.M., Galvao, C.E.A., 2002. Phylogeny and biogeography of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae): molecular evidence of a New World origin of the Asiatic clade. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 23 : 447-457.
- Ibarra-Cerdeña, C.N., Sánchez-Cordero, V., Townsend Peterson, A.T., Ramsey, J.M., 2009. Ecology of North American Triatominae. *Acta Tropica*, 110 (2-3) : 178-186.
- Lardeux, F., Depickère, S., Duchon, S., Chavez, T., 2010. Insecticide resistance of *Triatoma infestans* (Hemiptera, Reduviidae) vector of Chagas disease in Bolivia. *Tropical Medicine & International Health*, 15 (9) : 1037-1048.
- Lehane, M.J., Schofield, C.J., 1981. Field experiments of dispersive flight by *Triatoma infestans*. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 75 : 399-400.
- Lehane, M.J., Schofield, C.J., 1982. Flight initiation in *Triatoma infestans* (Klug) (Hemiptera: Reduviidae). *Bulletin of Entomological Research*, 72 : 497-510.
- 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.
- Machado, A., Guerreiro, C., 1913. Da reação de Bordet e Gengou na moléstia de Carlos Chagas como elemento diagnóstico. *Brasil Med.*, 27 : 225-226.
- Marcilla, A., Barges, M.D., Abad-Franch, F., Panzera, F., Carcavallo, R.U., Noireau, F., Galvão, C., Jurberg, J., Miles, M.A., Dujardin, J.P., Mas-Coma, S., 2002. Nuclear rDNA ITS-2 sequences reveal polyphyly of *Panstrongylus* species (Hemiptera Reduviidae: Triatominae), vectors of *Trypanosoma cruzi*. *Infection, Genetics and Evolution*, 26 : 1-11.
- Matias, A., De la Riva, J.X., Martinez, E., Dujardin, J.P., 2002. Domiciliation process of *Rhodnius stali* (Hemiptera: Reduviidae) in the Alto Beni (La Paz, Bolivia). *Tropical Medicine and International Health*, 8 : 264-268.
- Monteiro, F.A., Wesson, D.M., Dotson, E.M., Schofield, C.J., Beard, C.B., 2000. Phylogeny and molecular taxonomy of the Rhodniini derived from mitochondrial and nuclear DNA sequences. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 62 (4) : 460-465.
- Monteiro, F., Barrett, T., Fitzpatrick, S., Cordon-Rosales, C., Felciangeli, D., Beard, B., 2003. Molecular phylogeography of the Amazonian Chagas disease vectors *Rhodnius prolixus* and *R. robustus*. *Molecular Ecology*, 12 : 997-1006.
- Noireau, F., Dujardin, J.P., 2001. Flight and nutritional status of sylvatic *Triatoma sordida* and *Triatoma guasayana*. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96 (3) : 385-389.
- Noireau, F., Bosseno, M.F., Carrasco, R., Tellera, J., Vargas, F., Camacho, C., Yaksic, N., Breniere, S.F., 1995. Sylvatic triatomines (Hemiptera : Reduviidae) in Bolivia: trends toward domesticity and possible infection with *Trypanosoma cruzi* (Kinetoplastida: Trypanosomatidae). *Journal of Medical Entomology*, 32 (5) : 594-598.
- Noireau, F., Flores, R., Gutierrez, T., Dujardin J. P., 1997 a. Detection of sylvatic dark morphs of *Triatoma infestans* in the Bolivian Chaco. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 92 : 583-584.
- Noireau, F., Brenière, F., Ordoñez, J., Cardozo, L., Morochi, W., Gutierrez, T., Bosseno, M.F., Garcia, S., Vargas, F., Yaksic, N., Dujardin, J.P., Peredo, C., Wisnivesky-Colli, C., 1997 b. 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., Brenière, F., Dujardin, J.P., 1998. Cryptic speciation in *Triatoma sordida* (Hemiptera: Reduviidae) from the Bolivian Chaco. *Tropical Medicine and International Health*, 3 : 364-372.
- Patterson, J.S., Gaunt, M.W., 2010. Phylogenetic multi-locus codon models and molecular clocks reveal the monophyly of haematophagous reduviid bugs and their evolution at the formation of South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56 (2) : 608-621.

- Paula, A.S., Diotaiuti, L., Schofield, C.J., 2005. Testing the sister-group relationship of the Rhodnini and Triatomini (Insecta: Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35 : 712-718.
- Romaña, C., 1935. Acerca de un síntoma inicial de valor para el diagnóstico de forma aguda de la enfermedad de Chagas. La conjuntivitis esquizotripanica unilateral (hipótesis sobre puerta de entrada conjuntival de la enfermedad). *Publ. MEPRA*, 22 : 16-28.
- Ryckman, R. E., 1962. *Biosystematics and hosts of the Triatoma protracta complex in North America (Hemiptera: Reduviidae) (Rodentia: Cricetidae)*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles : 103-186.
- Sandoval, C.M., Ortiz, N., Jaimes, D., Lorosa, E., Galvao, C., Rodriguez, O., Scorza J.V., Gutierrez, R., 2010. Feeding Behaviour of *Belminus ferroae* (Hemiptera:Reduviidae), a Predaceous Triatominae Colonizing Rural Houses in Norte de Santander, Colombia. *Medical and Veterinary Entomology*, 24 : 124-131.
- Schofield, C.J., 1988. Biosystematics of the Triatominae. In Service, M.W. (Ed.), *Biosystematic of Haematophagous Insects*, Special vol. 37., Oxford Clarendon Press, Systematics Assoc : 284-312.
- Schofield, C.J., Dias, J.C.P., 1998. The Southern cone initiative against Chagas disease. *Advances in Parasitology*, 42 : 1-27.
- Schofield, C.J., Galvão, C., 2009. Classification, evolution, and species groups within the Triatominae. *Acta Tropica*, 110 : 88-100.
- Sosa, E.S., Segura, E.L, Ruiz, A.M., Velazquez, E., Porcel, B.M., Yampotis, C., 1998. Efficacy of chemotherapy with benznidazole in children in the indeterminate phase of Chagas disease. *American Journal of Tropical Medicine & Hygiene*, 59 : 526-529.
- 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. *Proceedings National Academy of Sciences USA*, 83 : 115-119.
- Truong Xuan, L., Dujardin, J.P., 2013. *Epidemiological status of blood sucking bugs Triatoma rubrofasciata (Triatominae: Reduviidae) and risk of parasitosis in Hanoi, Vietnam*. Sciences and Techniques Publishing House, NAFOSTED (Vietnam): 28-35.
- Weirauch, C., Munro, J.B., 2009. Molecular phylogeny of the assassin bugs (Hemiptera: Reduviidae), based on mitochondrial and nuclear ribosomal genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53 (1) : 287-299.
- Zeledon, R., 1996. *Enfermedad de Chagas en Centroamérica*. Proceedings of the International Workshop OJI Population Genetics and Control of Triatominae, Santo Domingo de los Colorados, Ecuador (ed. by Schofield, C.J., Jurberg, J., Dujardin, J.P.), INDRE, Mexico City, 40 p.

Dujardin Jean-Pierre (2017)

Triatominae (Hemiptera : Reduviidae)

In : Duvallet G. (ed.), Fontenille Didier (ed.), Robert Vincent (ed.). *Entomologie médicale et vétérinaire*

Marseille (FRA) ; Versailles : IRD ; Quae, p. 497-522

ISBN 978-2-7592-2676-4