

ACADEMIE ROYALE DES SCIENCES D'OUTRE-MER

Los Vectores de la Enfermedad de Chagas

por

Jean-Pierre DUJARDIN, Christopher John SCHOFIELD & Francisco PANZERA

KONINKLIJKE ACADEMIE VOOR OVERZEESE WETENSCHAPPEN

2002

ACADEMIE ROYALE DES SCIENCES D'OUTRE-MER
Classe des Sciences naturelles et médicales
Mémoire in-8°, Nouvelle Série, Tome 25, fasc. 3, Bruxelles, 2002

Los Vectores de la Enfermedad de Chagas

por

Jean-Pierre DUJARDIN

Directeur de Recherches
IRD - Institut de Recherches pour le Développement
IRD, UR 062 - UMR IRD-CNRS 9926
Montpellier (France)

Christopher John SCHOFIELD

Lecturer
London School of Tropical Medicine & Hygiene
London (UK)

Francisco PANZERA

Department of Genetics, Facultad de Ciencias
Universidad de la República
Montevideo (Uruguay)

KONINKLIJKE ACADEMIE VOOR OVERZEESE WETENSCHAPPEN

Klasse voor Natuur- en Geneeskundige Wetenschappen
Verhandeling in-8°, Nieuwe Reeks, Boek 25, afl. 3, Brussel, 2002

Título original: *Les vecteurs de la maladie de Chagas.*
Recherches taxonomiques, biologiques et génétiques
Académie Royale des Sciences d'Outre-Mer, 2000.

Traducción española (versión ampliada y actualizada):
Dr Abraham MATIAS
(Ministerio de Salud y Desarrollo Humano, La Paz, Bolivia)

Dra. Jascemine DE LA RIVA
(Instituto Nacional de Laboratorios de Salud, La Paz, Bolivia)

ACADEMIE ROYALE
DES
SCIENCES D'OUTRE-MER

KONINKLIJKE ACADEMIE
VOOR
OVERZEESE WETENSCHAPPEN

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

Defacqzstraat 1 bus 3
B-1000 Brussel (België)

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

ISBN 90-75652-27-5
D/2002/0149/2

INDICE

| | |
|--|-----------|
| Agradecimientos | 9 |
| Resumen | 11 |
| 1. Introducción | 13 |
| 1.1. Triatominae y vectores de la enfermedad de Chagas | 13 |
| 1.2. Morfología de los Triatominae | 14 |
| 1.3. Insectos «domésticos» y «silvestres», «domesticidad» del insecto | 14 |
| 1.4. Domicilio y peridomicilio, insectos «domésticos» y «peridomésticos» | 15 |
| 2. Parásitos e historia natural | 17 |
| 2.1. <i>Trypanosoma cruzi</i> | 17 |
| 2.1.1. <i>Trypanosoma cruzi</i> , agente de la enfermedad de Chagas | 17 |
| 2.1.2. <i>Trypanosoma cruzi</i> , un complejo parasitario | 17 |
| 2.1.3. Reservorio animal | 18 |
| 2.2. La tripanosomiasis americana o enfermedad de Chagas | 18 |
| 2.2.1. Breve historia | 18 |
| 2.2.2. Síntomas de la enfermedad | 19 |
| 2.2.2.1. Fase aguda | 19 |
| 2.2.2.2. Fase indeterminada | 20 |
| 2.2.2.3. Fase crónica | 20 |
| 2.2.3. Diagnóstico de la enfermedad de Chagas | 20 |
| 2.2.3.1. Diagnóstico parasitológico en la fase aguda | 20 |
| 2.2.3.2. Diagnóstico parasitológico en la fase crónica | 21 |
| 2.2.3.3. Diagnóstico serológico | 21 |
| 2.2.3.4. Diagnóstico molecular | 22 |
| 2.2.4. Terapéutica | 23 |
| 2.3. Los Triatominae, vectores de la enfermedad de Chagas | 23 |
| 3. Taxonomía de los Triatominae | 25 |
| 3.1. Clasificación | 25 |
| 3.1.1. Introducción | 25 |
| 3.1.2. Tribus y géneros en los Triatominae (<i>Hemiptera: Reduviidae</i>) | 27 |
| 3.1.3. Grupos de especies, subgrupos y complejos dentro del género <i>Triatoma</i> | 27 |

| | |
|--|----|
| 3.2. Morfología externa | 28 |
| 3.2.1. Hemípteros, Homópteros, Heterópteros | 28 |
| 3.2.2. <i>Reduviidae</i> | 29 |
| 3.2.3. <i>Triatominae</i> | 29 |
| 3.2.3.1. La cabeza | 29 |
| 3.2.3.2. El tórax | 35 |
| 3.2.4. Examen de los caracteres morfológicos usados para el diagnóstico de especie en los <i>Triatominae</i> adultos | 35 |
| 3.2.4.1. Los colores | 37 |
| 3.2.4.2. Aspecto de la cutícula | 38 |
| 3.2.4.3. El tamaño y la forma | 38 |
| 3.2.4.3.1. La cabeza | 38 |
| 3.2.4.3.2. El resto del cuerpo | 41 |
| 3.3. Lista comentada | 41 |
| 3.3.1. Tribu Alberproseniini | 41 |
| 3.3.2. Tribu Bolboderini | 42 |
| 3.3.3. Tribu Cavernicolini | 42 |
| 3.3.4. Tribu Rhodniini | 43 |
| 3.3.4.1. Género <i>Rhodnius</i> | 43 |
| 3.3.4.1.1. Especies de <i>Rhodnius</i> vectores de la enfermedad de Chagas | 43 |
| 3.3.4.1.2. Especies de <i>Rhodnius</i> en vías de adaptación al hábitat humano | 44 |
| 3.3.4.1.3. Especies de <i>Rhodnius</i> completamente silvestres | 45 |
| 3.3.4.2. Género <i>Psammolestes</i> | 46 |
| 3.3.5. Tribu Triatomini | 46 |
| 3.3.5.1. <i>Dipetalogaster</i> | 47 |
| 3.3.5.2. <i>Eratyrus</i> | 47 |
| 3.3.5.3. <i>Hermanlenticia</i> | 47 |
| 3.3.5.4. <i>Linshcosteus</i> | 47 |
| 3.3.5.5. <i>Mepraia</i> | 48 |
| 3.3.5.6. <i>Panstrongylus</i> | 48 |
| 3.3.5.7. <i>Paratriatoma</i> | 50 |
| 3.3.5.8. <i>Triatoma</i> | 50 |
| 3.3.5.8.1. Grupo Protracta | 50 |
| 3.3.5.8.1.1. Complejo protracta | 50 |
| 3.3.5.8.1.2. Complejo lecticularia | 51 |
| 3.3.5.8.2. Grupo Rubrofasciata | 51 |
| 3.3.5.8.2.1. Subgrupo Infestans | 51 |
| 3.3.5.8.2.1.1. Complejo infestans | 54 |
| 3.3.5.8.2.1.2. Complejo circummaculata | 54 |
| 3.3.5.8.2.1.3. Complejo dispar | 54 |

| | |
|--|-----------|
| 3.3.5.8.2.2. Subgrupo Rubrofasciata | 54 |
| 3.3.5.8.2.2.1. Complejo rubrofasciata | 54 |
| 3.3.5.8.2.2.2. Complejo phyllosoma | 55 |
| 3.3.5.8.2.2.3. Complejo spinolai | 56 |
| 3.3.5.8.2.2.4. Complejo flavida | 56 |
| 3.3.5.8.3. Especies no clasificadas — nuevas especies | 56 |
| 3.3.6. Análisis morfométrico del género <i>Triatoma</i> | 57 |
| 3.3.6.1. Muestras utilizadas | 57 |
| 3.3.6.2. Análisis discriminante del género <i>Triatoma</i> sobre las medidas OE, AO, AT y R2 transformadas en logaritmos | 58 |
| 3.3.6.3. Comentarios sobre el estudio morfométrico del género <i>Triatoma</i> | 58 |
| 3.3.7. Análisis morfométrico de la tribu Triatomini | 59 |
| 3.3.7.1. Muestras utilizadas | 59 |
| 3.3.7.2. Análisis de la tribu Triatomini sobre las medidas OE, AO, AT y R2 transformadas en logaritmos | 60 |
| 3.3.7.3. Comentarios sobre el estudio morfométrico de la tribu Triatomini | 60 |
| 3.3.8. Análisis morfométrico de la subfamilia Triatominae | 61 |
| 3.3.8.1. Muestras utilizadas | 61 |
| 3.3.8.2. Análisis discriminante sobre las medidas OE, AO, PO, DE, AC, R1 y R2 transformadas en logaritmos | 61 |
| 3.3.8.3. Comentarios sobre el estudio morfométrico de la subfamilia Triatominae | 62 |
| 3.3.9. El origen geográfico de los Triatominae | 62 |
| 3.4. Lista alfabética de los Triatominae | 64 |
| 4. Biología de los Triatominae | 93 |
| 4.1. Desarrollo y metamorfosis | 93 |
| 4.2. Apareamiento, oviposición | 94 |
| 4.3. Comportamiento general | 94 |
| 4.3.1. Hematofagia | 94 |
| 4.3.2. Hábitat | 95 |
| 4.3.3. Dispersión | 96 |
| 4.3.3.1. Dispersión activa | 96 |
| 4.3.3.2. Dispersión pasiva | 97 |
| 4.4. Dinámica de las poblaciones | 98 |
| 4.4.1. Introducción | 98 |
| 4.4.2. Densidad | 98 |
| 4.4.3. Reproducción | 99 |

| | |
|---|------------|
| 4.4.4. Densito-dependencia | 100 |
| 4.4.5. Estrategias demográficas | 102 |
| 5. Capacidad vectorial | 109 |
| 5.1. Adaptación al parásito | 109 |
| 5.2. Hematofagia | 109 |
| 5.3. Estrategias de lucha | 111 |
| 5.4. Domesticidad | 111 |
| 5.4.1. Intrusión | 112 |
| 5.4.2. Domiciliación | 112 |
| 5.4.3. Domesticación | 112 |
| 5.5. Extensión geográfica, o vectores «principales» y «secundarios» | 113 |
| 6. Genética de los Triatominae | 117 |
| 6.1. Introducción | 117 |
| 6.2. Citogenética | 118 |
| 6.2.1. Los cromosomas de los Triatominae | 118 |
| 6.2.2. Breve revisión histórica | 121 |
| 6.2.3. Número cromosómico | 122 |
| 6.2.4. Autosomas | 122 |
| 6.2.5. Cromosomas sexuales | 122 |
| 6.2.6. Otros caracteres citogenéticos | 124 |
| 6.2.6.1. Meiosis del macho | 124 |
| 6.2.6.2. Bandas C | 125 |
| 6.2.6.3. Bandas fluorescentes | 126 |
| 6.3. Electroforesis de las isoenzimas | 135 |
| 6.3.1. Introducción | 135 |
| 6.3.2. Revisión de trabajos anteriores | 136 |
| 6.3.3. Variabilidad isoenzimática de los Triatominae | 137 |
| 6.4. Aplicaciones a la Sistemática de los Triatominae | 139 |
| 6.4.1. Electroforesis de isoenzimas | 139 |
| 6.4.1.1. Poblaciones simpátricas | 139 |
| 6.4.1.2. Poblaciones alopátricas | 139 |
| 6.4.2. Citogenética y sistemática en los Triatominae | 141 |
| 6.5. Morfometría tradicional | 144 |
| 6.5.1. Introducción | 144 |
| 6.5.2. Elección de los caracteres a medir | 145 |
| 6.5.3. Eligiendo las técnicas estadísticas de análisis | 145 |
| 6.5.3.1. El análisis en componentes principales o ACP | 145 |
| 6.5.3.1.1. El ACP y el número de grupos | 146 |
| 6.5.3.1.2. El ACP y un solo grupo | 146 |

| | |
|--|-----|
| 6.5.3.1.3. El ACP y varios grupos | 147 |
| 6.5.3.2. El análisis discriminante o AD | 147 |
| 6.5.3.2.1. AD incluyendo el tamaño | 148 |
| 6.5.3.2.2. AD excluyendo el tamaño | 148 |
| 6.5.4. Presentación gráfica de los resultados | 150 |
| 6.6. Estructura de las poblaciones y epidemiología | 151 |
| 6.6.1. Definición | 151 |
| 6.6.2. Estructura poblacional y marcadores | 152 |
| 6.6.2.1. Marcadores genéticos | 152 |
| 6.6.2.1.1. Marcadores «neutros» | 152 |
| 6.6.2.1.2. Marcadores «polimórficos» | 152 |
| 6.6.2.2. Tamaño poblacional efectivo | 153 |
| 6.6.2.3. Marcadores fenéticos | 153 |
| 6.6.3. Estructura poblacional y tiempo | 154 |
| 6.6.4. Importancia epidemiológica | 154 |
| 6.6.5. Aproximación escogida | 155 |
| 6.6.6. Técnicas | 155 |
| 6.6.6.1. Electroforesis de isoenzimas | 155 |
| 6.6.6.2. Citogenética | 157 |
| 6.6.6.3. Morfometría | 157 |
| 6.6.7. Un caso particular: los estudios de reinfestación | 158 |
| 6.6.8. Citogenética | 160 |
| 6.7. Los inicios de la biología molecular | 161 |
| 6.7.1. El RAPD | 161 |
| 6.7.2. ADN mitocondrial | 163 |
| 6.7.3. ADN microsátélites | 165 |
| 6.7.4. ADN nuclear | 165 |
| Referencias bibliográficas | 167 |

AGRADECIMIENTOS

Nuestros agradecimientos van a todos los participantes de la lucha contra la enfermedad de Chagas, incluyendo a los pobladores afectados. La red ECLAT (*European Community Latin American network for research on Triatominae*, <http://eclat.fcien.edu.uy/>), financiada por la Comisión Europea (DG12) y la fundación AVINA (Switzerland), permitió la realización de muchos estudios presentados en este libro.

RESUMEN

La enfermedad de Chagas, también llamada tripanosomiasis americana, es una parasitosis incurable y a veces mortal. Ella está limitada a América Latina, donde más de 90 millones de personas se encuentran en riesgo de contraerla. Es transmitida al hombre por al menos una docena de chinches hematófagas: los Triatominae. Su actual extensión geográfica, donde el hombre es atacado y sufre pérdidas económicas, se debe en gran parte a que en el pasado no se tomaron medidas dirigidas contra la adaptación de los Triatominae a condiciones domésticas. Debemos aprender de esta historia para evitar mayores daños.

Desde hace algunos años los insectos vectores son el objetivo de una lucha internacional con grandes éxitos: las iniciativas del «Cono Sur», del «Pacto Andino» y de «América Central». Paralelamente, en todo el continente americano, se está realizando un esfuerzo en la investigación para comprender las poblaciones naturales de los Triatominae, en particular en su transición del hábitat silvestre al humano.

Esta transición, exitosa y completa para los principales vectores (*Triatoma infestans* y *Rhodnius prolixus*), es la finalidad de numerosas tentativas de otras especies llamadas «vectores secundarios» o «candidatos vectores». Hoy en día estas tentativas representan un riesgo epidemiológico mayor y por lo tanto se justifica una vigilancia entomológica continua.

Desde otro punto de vista estas tentativas representan una verdadera tendencia evolutiva, concepto que desarrollamos aquí exponiendo trabajos de genética y de dinámica de poblaciones de los Triatominae.

Después de una muy breve introducción a las características médicas de la enfermedad de Chagas, y sobre su agente causal *Trypanosoma cruzi*, nosotros presentamos una lista alfabética, comentada y actualizada de todas las especies de Triatominae, con un ensayo sobre la clasificación de las tribus y de los géneros, particularmente del género más importante: *Triatoma*. Nosotros examinamos los factores que gobiernan el equilibrio de las poblaciones naturales, en particular las domésticas, y las consecuencias que pueden tener sobre su capacidad vectorial y sobre las estrategias de lucha a usarse. Por último son presentados los conocimientos actuales sobre la genética de poblaciones, derivados de la citogenética, la electroforesis de isoenzimas, la morfometría y la biología molecular.

Este trabajo tiene el objetivo de intentar despertar la curiosidad de los investigadores sobre los aspectos de la biología de los Triatominae que son determinantes dentro de la historia natural de la Enfermedad de Chagas, y por consiguiente estimular la vigilancia entomológica en el continente latinoamericano.



1. Introducción

Según la OMS la enfermedad de Chagas se encuentra en fase de extinción. Si las autoridades mundiales de salud se atreven a hacer este pronóstico es gracias al éxito obtenido en el terreno de la lucha antivectorial. La transmisión del parásito de la enfermedad de Chagas al hombre puede ser interrumpida por la eliminación física del insecto vector. Este triunfo, confirmado para grandes extensiones geográficas, ha sido posible gracias a la acumulación de trabajos sobre el conjunto de los vectores de la enfermedad de Chagas. La existencia de una base de conocimientos sólidos sobre los Triatominae ha permitido reconocer a las especies cuyo papel era determinante. Los beneficios económicos esperados de la lucha contra estas especies han permitido convencer a las autoridades nacionales e internacionales de la utilidad de financiar una campaña de lucha. Nosotros nos atrevemos a esperar que el ejemplo de la enfermedad de Chagas pueda servir de modelo para otras enfermedades transmitidas por vectores.

Nosotros no describiremos la historia de las numerosas investigaciones que condujeron a la existencia de esta base de conocimientos de la cual anteriormente mencionamos. Nos limitaremos a describir ciertos aspectos de investigaciones anteriores concernientes a la genética y a la dinámica de poblaciones de los insectos vectores e insistiremos en sus relaciones con la epidemiología. No es nuestro propósito recordar los conocimientos sobre el parásito, *Trypanosoma cruzi*, o sobre la patología de la que es responsable.

Es necesario clarificar desde ahora el uso del vocabulario, es decir la jerga frecuentemente utilizada por los especialistas y que puede molestar a ciertos naturalistas por su aproximada, pero no exacta precisión.

1.1. TRIATOMINAE Y VECTORES DE LA ENFERMEDAD DE CHAGAS

Esta revisión concede prioridad a los vectores de la enfermedad de Chagas, y no al conjunto de la subfamilia Triatominae a la que pertenecen. Vale la redundancia decir que la mayoría de los Triatominae son vectores «potenciales» de la enfermedad de Chagas por el simple argumento de la presencia del parásito en el intestino del vector. Más de la mitad de las especies han sido encontradas con infección natural por *T. cruzi*. Como veremos, la infección del insecto no lo convierte automáticamente en un vector para el hombre: es necesario un proceso previo de adaptación al ambiente humano, y si el insecto lo logra aún hay otros criterios para considerarlo un vector importante, como por ejemplo la extensión de su distribución geográfica. Hablaremos de los vectores potenciales u ocasionales e insistiremos en aquellas especies que representan en la actualidad un problema

de salud pública. Ellos están subdivididos en vectores «principales» y vectores «secundarios» en función de la amplitud geográfica que ocupan (ver 5.4. y 5.5.).

1.2. MORFOLOGIA DE LOS TRIATOMINAE

La anatomía interna no es abordada porque su conocimiento no es considerado como directamente útil para el desarrollo de los medios de lucha antivectorial. La morfología externa de los adultos es descrita a grandes rasgos para explicar los principios de la sistemática de los Triatominae, para saber utilizar los puntos homólogos de la morfometría así como los órganos que sirven para las técnicas genéticas y finalmente para el estudio de poblaciones. Otras amplias informaciones acerca de la sistemática o sobre los aspectos teóricos relativos a la biología molecular, podrán ser encontrados en obras especializadas mencionadas en esta revisión. Debido a la ausencia de una obra de referencia acerca de la morfometría y a su evolución, se presta particular atención a este tema en cuanto a sus aspectos teóricos.

1.3. INSECTOS «DOMESTICOS» Y «SILVESTRES», «DOMESTICIDAD» DEL INSECTO

El principal factor que condiciona al Triatominae como vector, y por lo tanto como blanco principal de las campañas de lucha antivectorial, es su adaptación al hábitat humano. Por ejemplo, dos especies de Triatominae pueden estar muy bien adaptadas a la cepa del lugar, pero será la especie mejor adaptada a la habitación humana la que se transformará en una especie vectorial importante.

Cuando se habla de la domesticidad del insecto se hace referencia a su adaptación a las estructuras construidas por el hombre. Los autores separan a los Triatominae en insectos «domésticos» e insectos «silvestres». Los dos términos son criticables. Al hacer referencia de un insecto «doméstico» se habla en realidad de un insecto sinantrópico. En efecto, un insecto no es «criado» por el hombre como sería un perro o un gato, animales domésticos por excelencia. En el caso de hablar de insectos «silvestres», la palabra recuerda el bosque, pero sería más justo hablar de insectos enzoóticos, asociados con animales salvajes que viven fuera del hábitat humano.

De todas maneras estos hábitos de lenguaje fueron consagrados por miles de publicaciones y para mantener la coherencia nosotros los utilizaremos aquí. Veremos que estos hábitos de lenguaje no solamente son útiles para las personas que trabajan en el campo de la lucha contra los Triatominae, sino que también representan un capítulo importante de la biología de los Triatominae.

1.4. DOMICILIO Y PERIDOMICILIO, INSECTOS «DOMESTICOS» Y «PERIDOMESTICOS»

El hábitat del hombre al cual se adaptan numerosas especies de Triatominae está subdividido en «domicilio», lugar donde habita el hombre, y el «peridomicilio», que incluye las estructuras construidas para albergar a los animales domésticos (perros, cabras, cerdos, gallinas, etc.). Esta distinción se realiza más con fines operacionales (tasa de reinfestación después del tratamiento con insecticida) que biológicos (atracción del insecto por los animales domésticos), y no refleja siempre la misma realidad. En ciertas regiones rurales de América Latina el domicilio y el peridomicilio pueden estar alejados uno del otro por cien metros, mientras que en otros, como en ciertas regiones de Bolivia, ellos forman una misma estructura. Un Triatominae es llamado «peridoméstico» cuando es encontrado en los lugares destinados a los animales domésticos y no dentro de la habitación del hombre. De esta manera se describe un carácter de comportamiento de la especie y, de manera más general, una etapa de colonización del Triatominae hacia el domicilio: el insecto se aproxima sin ser capaz de adaptarse al hombre, porque encuentra facilidades para vivir en su medio ambiente inmediato. Esta distinción no parece ser un carácter específico del insecto ya que él puede ser «doméstico» en una región geográfica, «peridoméstico» en otra y «silvestre» en otra. Por otro lado, también puede reflejar casos de competición entre especies diferentes que viven en simpatría.

2. Parásitos e historia natural

2.1. *TRYPANOSOMA CRUZI*

2.1.1. *Trypanosoma cruzi*, agente de la enfermedad de Chagas

T. cruzi es un flagelado del orden Kinetoplastida, de la familia Trypanosomatidae, caracterizado por la presencia de un flagelo, una membrana ondulante y de una mitocondria única situada en el kinetoplasto, un organelo especializado con contenido de ADN.

Morfológicamente es parecido a *T. rangeli*, un tripanosoma no patógeno que se transmite por la picadura de ciertos Triatominae como *Rhodnius prolixus*.

El parásito presenta tres estadios morfológicamente diferentes: amastigotes, epimastigotes y tripomastigotes.

El estadio amastigote (o micromastigote) es redondeado, sin flagelo aparente al microscopio óptico (micromastigote), y es intracelular. Se multiplica dentro de los macrófagos del organismo infectado siendo el responsable directo e indirecto de la patología de la enfermedad de Chagas.

El estadio epimastigote es extracelular, se encuentra en el intestino medio del vector; también se encuentra en el medio de cultivo. Como es un estadio de multiplicación permite ampliar la población del parásito en el vector o en el hemocultivo (ver 2.2.3.2. diagnóstico parasitológico).

El estadio tripomastigote representa la forma parasitaria en tránsito, circulante en la sangre del paciente antes de invadir las células musculares o pasando del intestino del insecto al tejido subcutáneo del huésped vertebrado hasta que es capturado por los macrófagos (formas conocidas como tripomastigotes metacíclicos). Es extracelular y no se multiplica.

2.1.2. *Trypanosoma cruzi*, un complejo parasitario

T. cruzi no es un parásito homogéneo (MILES *et al.* 1978, MILES & CIBULSKIS 1986, TIBAYRENC *et al.* 1986). Su complejidad antigénica es tal que ninguna técnica de diagnóstico serológico ha podido ser puesta a punto hasta hoy en día (ver 2.2.3.3. diagnóstico serológico). Su variabilidad genética es tal que ciertas cepas presentan diferencias genéticas comparables a las diferencias encontradas entre especies diferentes de *Leishmania*.

A pesar de los muchos esfuerzos desarrollados para comprender la importancia médica de esta complejidad (LUQUETTI *et al.* 1986, APT *et al.* 1987), hasta el presente no ha sido posible correlacionar la variabilidad del parásito y la patología

humana resultante (cardiaca, digestiva, mixta, etc., cf. 2.2.2. síntomas de la enfermedad de Chagas). No obstante ha sido posible demostrar, en el modelo animal, que la patología parece estar en relación con las características genéticas del *T. cruzi*.

Hablar de este tipo de diversidad en el seno de un taxón provoca una discusión sobre su homogeneidad específica y más generalmente sobre el concepto de especie dentro de los protozoarios. TIBAYRENC *et al.* (1986, 1991) y TIBAYRENC & AYALA (1988, 1991) han contribuido a aclarar este problema describiendo en *T. cruzi* (entre otros protozoarios) una estructura clonal semejante a la descrita para las bacterias. La diversificación asexual del parásito produciría una constelación de clones que solamente un acercamiento filogenético permitiría ordenar, reconociendo desde la base del árbol ciertos clados constituidos por clones hermanos («clonets»). Se propone así a «DTU» (*Discrete Typing Units*) para identificar a los «clonets» de importancia particular reconocidos por técnicas de biología molecular y genéticas.

El concepto biológico importante dentro de lo anterior es el siguiente: estas entidades («clones», «clonets», «DTU») serían estables dentro del tiempo y el espacio y constituirían de esta manera las unidades naturales sobre las que investigaciones médicas y epidemiológicas deberían ser aplicadas.

Una revisión de la historia de estos conceptos podrá ser encontrada en TIBAYRENC (1995).

2.1.3. Reservorio animal

T. cruzi ha sido señalado dentro del conjunto de la fauna sur y norteamericana (150 especies dentro de 7 órdenes diferentes). Es por lo tanto ilusorio tratar de erradicar al parásito a partir de un reservorio animal, aunque sea doméstico.

Los anfibios y las aves son refractarios a este parásito.

2.2. LA TRIPANOSOMIASIS AMERICANA O ENFERMEDAD DE CHAGAS

2.2.1. Breve historia

Descubierta a principios de siglo por Carlos Chagas, un médico brasileño, la historia de esta parasitosis es única dentro de la medicina tropical. En efecto, a principios de siglo XX el Dr. Chagas describió no solamente la sintomatología completa de esta nueva parasitosis, sino también su agente causal, desconocido para esta época, el *Trypanosoma cruzi* (antes llamado *Schizotrypanum cruzi*), también demostró el rol vectorial de un reduído, *Panstrongylus megistus*. Aunque Chagas había hecho la predicción de que esta enfermedad era una de las mayores parasitosis en América latina, solamente una veintena de casos habían sido descritos a la fecha de su muerte en 1934.

Muchos eventos han contribuido al conocimiento de esta enfermedad, entre ellos la descripción por ROMANA (1935) del complejo oftalmo-ganglionar que permitió detectar los casos agudos de esta infección en Brasil y Argentina. Más tarde se describieron millares de casos por la obra de ciertos pioneros como Mazza en Argentina, Dias en Brasil o Tálíce en Uruguay. La aplicación de la fijación del complemento, recomendada en 1913 por Guerreiro y Machado, permitió el reconocimiento de los casos crónicos y asintomáticos de la enfermedad de Chagas, éstos últimos los más numerosos. A nuestro juicio finalmente fue el avance de un vector, *Triatoma infestans*, el que contribuyó a la expansión epidémica de la enfermedad en muchos países de América Latina.

2.2.2. Síntomas de la enfermedad

La evolución de la enfermedad es generalmente imprevisible, inclusive desde el inicio de la infección. Sin embargo, todos los autores están de acuerdo en describir una fase aguda y una fase crónica, y en medio de las dos otra llamada «indeterminada».

2.2.2.1. Fase aguda

La fase aguda dura de uno a dos meses. Ella es reconocible por la presencia del parásito en la sangre, la cual puede ponerse en evidencia por medio del examen de una gota gruesa en fresco, de un frotis de sangre coloreada con Giemsa, o ciertas técnicas de concentración del parásito circulante. Después de una fase de reproducción en las células del sistema retículo endotelial (algunos días), el parásito sale de la circulación e invade a las células del organismo, en particular a las células musculares cardíacas y a las células musculares lisas (tubo digestivo).

Los síntomas suelen ser muy leves y recuerdan a una gripe. Sin embargo existen formas graves, las que provocan una miocarditis parasitaria mortal, o de manera más excepcional surgen formas nerviosas. Se pueden encontrar varios signos clínicos en grados muy variables como los siguientes: signo de Romaña (edema palpebral unilateral), chagoma de inoculación (zona inflamatoria en el lugar de la picadura del Triatominae), edema subcutáneo (sin signo de Godet), adenopatía, hepatomegalia, esplenomegalia. El electrocardiograma puede mostrar una taquicardia sinusal, así como alteraciones en la repolarización. A los rayos X se puede encontrar excepcionalmente un corazón aumentado de tamaño.

Debe destacarse que un edema palpebral unilateral puede ser también provocado por la picadura de un Triatominae no infectado. Este edema difiere del signo de Romaña por su duración más corta y la ausencia de adenopatías regionales.

2.2.2.2. Fase indeterminada

Ninguna patología es aparente durante la fase llamada «indeterminada», ella permanece de esta manera hasta la fase crónica de la enfermedad de Chagas, sin síntomas particulares y sin lesiones detectables. En esta fase no se observa una patología existente en la mayoría de los casos. Por ejemplo Berenice, el primer caso humano diagnosticado de la enfermedad de Chagas realizado por el mismo Chagas, murió de vejez a una edad avanzada.

2.2.2.3. Fase crónica

Por definición, el parásito no es fácilmente detectable en la fase crónica, al menos por los métodos mencionados anteriormente. De hecho el parásito se encuentra en la sangre de manera esporádica, en concentraciones muy pequeñas (1 a 10 por ml), y no puede ser detectado más que por pruebas especializadas: cultivo de sangre del paciente, uso del xenodiagnóstico o de técnicas moleculares basadas en el PCR (*Polimerase Chain Reaction*). Esta es una de las razones por la que el mismo Carlos Chagas no pudo, durante su vida, demostrar la amplitud de la enfermedad.

La patología encontrada concierne a los órganos musculares huecos como el corazón y el intestino que presentan deformaciones (corazón: aneurisma de punta, dilatación ventricular; intestino: megacolon) y las disfunciones o complicaciones que pueden resultar (corazón: arritmias, descompensación cardiaca, muerte súbita, etc.; intestino: constipación crónica, vólvulo, etc.).

El papel directo del parásito, evidente en los casos agudos, está oculto en la fase crónica de la enfermedad, donde los órganos lesionados permanecen generalmente intactos al parásito. Se supone que generalmente la misma respuesta inmune del paciente es la causa de sus lesiones. Sin embargo, es posible también que las cicatrices post-inflamatorias de la fase aguda pudieran alterar progresivamente la oxigenación de los tejidos, en particular a nivel cardíaco.

2.2.3. Diagnóstico de la enfermedad de Chagas

2.2.3.1. Diagnóstico parasitológico en la fase aguda

El parásito se encuentra circulante en la sangre durante seis a ocho semanas que dura la fase aguda. Es posible observarlos directamente en una gota gruesa en fresco. Este examen es muy fácil debido a la movilidad del parásito. Para distinguirlo de otro tripanosoma circulante, *Trypanosoma rangeli*, es necesario hacer una coloración. Inclusive ella puede ser insuficiente y pueden ser requeridos exámenes más profundos.

Para aumentar las oportunidades de detectar el parásito, son útiles las técnicas de concentración (centrifugaciones) como por ejemplo el método de Strout (STROUT 1962).

2.2.3.2. Diagnóstico parasitológico en la fase crónica

El xenodiagnóstico (BRUMPT 1914) es la técnica más utilizada, aunque sea muy laboriosa y poco sensible (50%). Los estadios larvarios no infectados de un Triatominae como *Triatoma infestans*, *Rhodnius prolixus* o *Dipetalogaster maxima*, son alimentados sobre el paciente. A los 30 a 60 días más tarde, después de ser alimentados, se realiza la búsqueda de los tripanosomas en el intestino (o se examinan sus deyecciones). Si el insecto ingiere los tripanosomas circulantes, ellos se multiplicarán en el intestino medio. Algunas semanas más tarde se alojarán en el intestino posterior en grandes cantidades, bajo las formas metacíclicas infectantes. El xenodiagnóstico requiere una cría en laboratorio de una especie de Triatominae, preferentemente el vector local, que se alimenta sobre aves (pichones, gallinas) para evitar el riesgo de infección accidental, puesto que las aves son refractarias a *T. cruzi*.

Una vez más la diferenciación con *T. rangeli* puede ser un problema, en particular en la región norte de Sudamérica y en América Central.

El hemocultivo (medio LIT por *Liver Infusion Tryptose*) puede ser más sensible que el xenodiagnóstico, pero necesita de condiciones estrictas de asepsia lo que hace difícil su aplicación en los trabajos de campo.

Aunque la inoculación en animales de laboratorio es posible, no se la utiliza con fines diagnósticos.

2.2.3.3. Diagnóstico serológico

No existe una técnica estándar para el diagnóstico de la enfermedad de Chagas. Las razones principales son la complejidad antigénica del parásito, su diversidad genética (ciertos clones muestran antígenos no detectados en otros; sobre todo en las moléculas de superficie) y la existencia de epitopes comunes entre *T. cruzi* y *Leishmania*. Las investigaciones sobre la mejor preparación antigénica de *T. cruzi* seguramente surgirán de una preparación poliantigénica. Otra fuente de problemas es la definición de la positividad: laboratorios diferentes producen resultados contradictorios pero con una técnica idéntica (CAMARGO 1992).

Sin embargo, la serología juega un papel importante en el diagnóstico de esta parasitosis, en particular durante la fase crónica de su desarrollo (anticuerpos IgG aunque también IgA).

Las técnicas utilizadas son numerosas; podemos citar a la reacción de fijación de complemento, la inmunoprecipitación (algunas de ellas pueden resolver el

problema de las reacciones cruzadas con *Leishmania*, cf. BRENIERE *et al.* 1987), las pruebas de aglutinación directa (muchos falsos positivos), las pruebas de hemaglutinación indirecta (existencia de kits comerciales), las pruebas de inmunofluorescencia (consideradas como pruebas de referencia durante la fase crónica), las pruebas inmunoenzimáticas algunas de ellas muy específicas (LEMESRE *et al.* 1986), y otras que utilizan los antígenos recombinantes, por ejemplo péptidos sintéticos.

Todas estas técnicas no son aplicables en el diagnóstico de rutina de la fase crónica de la enfermedad de Chagas. Se hace necesario distinguir los objetivos precisos de la utilización de la serología: diagnosticar el caso para decidir un tratamiento, hacer el seguimiento de tratamiento de un paciente para confirmar su curación, vigilar un banco de sangre o realizar una encuesta epidemiológica. En función de estos objetivos se prioriza la sensibilidad o la especificidad, y se combinan o no las técnicas.

La decisión de iniciar el tratamiento específico se basa preferentemente en el aislamiento, o la puesta en evidencia del parásito (xenodiagnóstico, hemocultivo) después de haberse demostrado mediante pruebas serológicas positivas. Sin embargo existen casos de xenodiagnósticos positivos en pacientes serológicamente negativos (LEVIN *et al.* 1991).

2.2.3.4. Diagnóstico molecular

Además de las pruebas que detectan anticuerpos dirigidos contra *T. cruzi*, hay que citar también las técnicas que buscan detectar directamente las moléculas del parásito en el suero y la orina de los pacientes (antígenos solubles). Las técnicas inmunológicas como el ELISA han mostrado resultados prometedoras, en particular en la orina. Pero la detección de la parasitemia por la identificación de fragmentos característicos del ADN del parásito tiene un rendimiento extremadamente sensible gracias al PCR, y probablemente representa una vía futura prometedora. La posibilidad adicional que ofrece la biología molecular de caracterizar la cepa, el clon, el «clonet», del parásito, es decir la posibilidad de describir su complejidad, abre nuevos horizontes más allá del simple diagnóstico.

Las técnicas como la electroforesis de isoenzimas o la fragmentación del ADN del kinetoplasto necesitan la amplificación del parásito en el cultivo, de forma que no se puede rechazar el riesgo de seleccionar artificialmente ciertos clones en caso de infección mixta (DEANE *et al.* 1984).

La tendencia actual está basada en la amplificación del DNA del kinetoplasto (minicírculos) del parásito por la técnica del PCR. El ADN es rápidamente digerido por enzimas de restricción y los fragmentos son sometidos a una electroforesis, sobre la cual se puede aplicar las sondas específicas de los clones de *T. cruzi* (VEAS *et al.* 1991). Estas técnicas no son usadas para el diagnóstico de rutina.

2.2.4. *Terapéutica* (Rassi & Luquetti 1992)

Las drogas con efectos antiparasitarios directos han sido identificadas a partir de 1960. Entre ellas se encuentra esencialmente el Nifurtimox (Bayer) y el Benznidazole (Roche). Los primeros ensayos clínicos fueron desarrollados a partir de 1970. Las variaciones geográficas en la eficacia de estos productos son poco frecuentes.

Actualmente, sólo el Benznidazole está disponible bajo la marca (Rochagan®). La posología es de 5mg/kg/día en los adultos y 5-10 mg/kg/día en los niños mayores de dos meses.

Clásicamente el efecto terapéutico es mejor si el medicamento es administrado en la fase aguda, debido a que el parásito es accesible en la sangre. En la fase crónica, debido a que el parásito es intracelular, la tasa de éxito, verificada por el xenodiagnóstico y la serología, es casi nula.

La novedad del esquema clásico está reportada por los exámenes de estudios longitudinales que muestran resultados favorables en niños en fase crónica o indeterminada (DE ANDRADE *et al.* 1996, SOSA *et al.* 1998). Este importante descubrimiento hace obligatorio el tratamiento de los niños menores de 14 años, aun fuera de la fase aguda.

2.3. LOS TRIATOMINAE, VECTORES DE LA ENFERMEDAD DE CHAGAS

Sobre 129 especies de Triatominae (recientemente algunas nuevas especies se han descrito que aumentarían este total a más de 135) repartidas en cinco tribus y 17 géneros diferentes (ver tabla 1). La mayoría de las especies habitan el continente americano, con excepción de *Triatoma rubrofasciata* que se encuentra en las regiones portuarias del Viejo Mundo, así como de siete especies muy cercanas morfológicamente a *T. rubrofasciata*: *T. amicitiae*, *T. bouvieri*, *T. cavernicola*, *T. leopoldi*, *T. migrans*, *T. pugasi* y *T. sinica*. La asociación frecuente de *T. rubrofasciata* con ratas podría sugerir que esta especie fue transportada entre el Nuevo Mundo y el Viejo Mundo a través de barcos. En el Viejo Mundo existe también un género endémico, *Linshcosteus* (clásicamente 5 especies), donde muy recientemente se describió una especie nueva, *L. karupus* (GALVAO *et al.* 2002).

Más de la mitad de las especies del Nuevo Mundo han sido encontradas infectadas naturalmente por *T. cruzi*. Aunque en nuestra opinión no todas son vectores reales de la enfermedad de Chagas (ver capítulo 5).

Nosotros insistiremos de manera particular en las especies importantes desde el punto de vista epidemiológico. Estas pertenecen a tres géneros: *Triatoma*, *Rhodnius* y *Panstrongylus*, incluyendo tanto «vectores secundarios» como a «candidatos» vectores cuyo verdadero rol vectorial hasta hoy en día es frecuentemente casi anecdótico (ver capítulo 5).

Dentro del género *Triatoma*, se encuentran 72 especies, el principal vector es *T. infestans*. Es el responsable de más de la mitad de las infecciones humanas por *T. cruzi* en América Latina, es decir que hace varios años (en realidad en la época pre-lucha antivectorial) era responsable de más de 8 millones de infecciones humanas por *T. cruzi*.

Otro vector importante después de *T. infestans* se encuentra en el género *Rhodnius*, se trata de *R. prolixus*. Este insecto es el responsable de la enfermedad de Chagas en el norte de América del Sur (Venezuela, Colombia), así como en América Central.

El tercer vector de importancia en América Latina es *Triatoma dimidiata*. Menos capaz que *T. infestans* o *R. prolixus*, este vector es activo en una zona geográfica que se extiende desde México hasta Perú, a lo largo de la costa pacífica.

El género *Panstrongylus* (13 especies) comprende a la primera especie descrita como vector de *T. cruzi*: se trata de *P. megistus* identificada por Carlos Chagas. Esta especie limitada al Brasil, reviste hoy día importancia histórica más que epidemiológica, debido a que ella fue desplazada de su rol vectorial con la llegada de *T. infestans* sobre su territorio. A la fecha esta especie no ha sido encontrada en las habitaciones después de la eliminación de *T. infestans*.

Debemos también hacer alusión a otras especies con un territorio más restringido (vectores «secundarios»), como *T. brasiliensis* en el Brasil, *R. ecuadoriensis* en Ecuador y Perú, *R. pallescens* en Panamá.

Hablaremos de «candidatos vectores» cuando tratemos de especies que tienden actualmente a colonizar el hábitat del hombre y representan un peligro futuro como *R. stali*, *R. neglectus*, *T. sordida*, *T. guasayana*, *T. maculata*, *P. rufotuberculatus*, *P. geniculatus* y *P. herreri*.

Además existen especies donde la importancia reside en la proximidad morfológica o genética con los vectores reales como por ejemplo *R. robustus*, *R. neglectus* y *R. nasutus* muy próximos morfológicamente a *R. prolixus*, o bien *Triatoma melanosoma* a *T. infestans*.

Un Triatominae es un vector «potencial». Por lo tanto, nosotros ahora realizaremos una revisión de todos los Triatominae.

3. Taxonomía de los Triatominae

3.1. CLASIFICACION

3.1.1. Introducción

Sobre la base de especímenes fósiles, los hemípteros habrían aparecido entre el bajo Pérmico y el bajo Triásico (260-220 MA) (EVANS 1963, HENNIG 1981, SHCHERBAKOV 1988). Tradicionalmente los hemípteros están divididos en dos subórdenes: Heteroptera y Homoptera. Actualmente esta clasificación se encuentra en revisión debido al descubrimiento de la parafilia de los homópteros (CAMPBELL *et al.* 1995). De este modo, la clasificación tradicional de los hemípteros en dos subórdenes (Homoptera y Heteroptera), va sustituyéndose progresivamente por una clasificación cladística. Esta tendencia irá ampliándose y no cabe duda que la misma clasificación de los Triatominae (tribus, géneros) será revisada desde un punto de vista cladístico.

Los Reduviidae constituyen una de las familias de Heteroptera. Su gran diversidad y extensa distribución mundial resalta el éxito de esta familia, que como predador de otros insectos es probablemente tan anciana como los otros grupos de Hemiptera.

La adaptación a la hematofagia, que marca la aparición de los Triatominae, está sin duda asociada a la costumbre de frecuentar los nidos de aves y madrigueras de pequeños mamíferos, construidos de materiales vegetales donde pululan fitófagos y predadores. Esta adaptación se habría traducido en modificaciones del aparato bucal en relación a los cambios de hospederos. Los Reduviidae predadores tienen una proboscis curva y de grueso calibre, adaptada para perforar el exoesqueleto duro de los insectos. Los Triatominae tienen una proboscis rectilínea, de calibre estrecho, las mandíbulas adaptadas para perforar tejidos suaves, una membrana articular entre el segundo y tercer segmento del rostro que permite la rectitud del rostro. Son éstas las características principales que definen a la subfamilia Triatominae, todas ellas ligadas con la hematofagia.

LENT & WYGODZINSKY (1979) sugieren que los Triatominae evolucionaron probablemente a partir de los Physoderinae, una subfamilia morfológicamente próxima a los predadores. Esta subfamilia comprende 12 géneros, la mayoría de ellos monotípicos, donde un género neotropical (*Cryptophysoderes*) es encontrado en Panamá y Venezuela (WYGODZINSKY & CAPRILES 1972). Escondidos bajo desechos vegetales, los *Cryptophysoderes* se alimentan probablemente de estadios larvarios de invertebrados con tejidos más suaves. Ellos presentan un rostro relativamente recto y fino, como los Triatominae, y son además hematófagos facultativos. Así LENT & WYGODZINSKY (1979), como también USINGER (1944), piensan que los Triatominae forman un grupo monofilético: la hematofagia habría

aparecido en un grupo de heterópteros, por ejemplo los Physoderinae, y las especies hematófagas actuales derivarían de este acontecimiento.

Esta hipótesis no es aceptada por todos. Según SCHOFIELD (1988), la adaptación a la hematofagia habría surgido en varias formas predatoras, lo que implicaría el polifiletismo de la subfamilia. La hipótesis de la monofilia de los Triatominae difícilmente se puede explicar debido a su extensa distribución geográfica, a la asociación con huéspedes animales muy diversos (mamíferos, aves y reptiles) y por la adaptación hacia hábitats muy diferentes. La monofilia no sería compatible con la hipótesis de *T. rubrofasciata* originario del Viejo Mundo (RYCKMAN & ARCHBOLD 1981). Esta última hipótesis está contradecida por estudios morfométricos (GORLA *et al.* 1997).

Por todas estas razones, los Triatominae podrían ser considerados como un conjunto polifilético. De manera resumida, se podría trazar una línea evolutiva partiendo de los predadores libres, pasando por los predadores hematófagos facultativos asociados a nidos o madrigueras de animales para llegar a los hematófagos obligatorios involucrados hoy en día en especializaciones muy estrechas (SCHOFIELD 1988, SCHOFIELD & DOLLING 1993). En este caso su agrupación en una misma subfamilia estaría basada en caracteres morfológicos que sufrieron una evolución convergente para la adaptación a la hematofagia (ver arriba la descripción del rostro). Así la clasificación actual de los Triatominae en tribus, géneros y especies, podría reflejar diferentes orígenes predatoros.

Hasta la fecha son reconocidas 129 especies de Triatominae (aunque al momento de traducir este libro varias especies de distintos géneros están en fase de descripción). Las 129 especies actuales están agrupadas en 17 géneros y 5 tribus (LENT & WYGODZINSKY 1979) (Tabla 1). El género más numeroso, *Triatoma* (72 especies), se subdivide en grupos, subgrupos, complejos y subcomplejos sobre la base de correspondencias morfológicas (tabla 2), pero estas subdivisiones corresponden en general a regiones geográficas discretas, sugiriendo radiaciones adaptativas a partir de ancestros comunes.

Para preparar esta clasificación, nos basamos en LENT & WYGODZINSKY (1979), añadiendo ideas de trabajos más recientes. A medida de que la filogenia de los Triatominae vaya ganando en claridad, nosotros esperamos que esta clasificación sea modificada para representar de mejor manera su historia evolutiva.

3.1.2. Tribus y géneros en los Triatominae (Hemiptera: Reduviidae)

Tabla 1.
Tribus y géneros de los Triatominae (Hemiptera: Reduviidae).

| Tribus | Géneros | Número de especies |
|-----------------|-----------------------|--------------------|
| ALBERPROSENIINI | <i>Alberprosenia</i> | 2 |
| BOLBODERINI | <i>Belminus</i> | 6 |
| | <i>Bolbodera</i> | 1 |
| | <i>Microtriatoma</i> | 2 |
| | <i>Parabelminus</i> | 2 |
| | <i>Cavernicola</i> | 2 |
| CAVERNICOLINI | <i>Torrealbaia</i> | 1 |
| RHODNIINI | <i>Psanmolestes</i> | 3 |
| | <i>Rhodnius</i> | 13 |
| TRIATOMINI | <i>Dipetalogaster</i> | 1 |
| | <i>Eratyrus</i> | 2 |
| | <i>Hermanlenia</i> | 1 |
| | <i>Linshcosteus</i> | 5 |
| | <i>Mepraia</i> | 2 |
| | <i>Panstrongylus</i> | 13 |
| | <i>Paratriatoma</i> | 1 |
| | <i>Triatoma</i> | 72 |
| Total | 17 | 129 |

3.1.3. Grupos de especies, subgrupos y complejos dentro del género *Triatoma*

Tabla 2
Grupos de especies, subgrupos y complejos dentro del género *Triatoma*
(según LENT & WYGODZINSKY 1979, con modificaciones).

| |
|--|
| Grupo <i>Protracta</i> |
| Complejo lecticularia |
| <i>indictiva, lecticularia, sanguisuga</i> |
| Complejo protracta |
| <i>barberi, incrassata, neotomae, nitida, peninsularis, protracta, sinaloensis</i> |
| Otros: <i>gerstaeckeri, rubida, recurva</i> |
| Grupo <i>Rubrofasciata</i> |
| Subgrupo Infestans |
| Complejo circummaculata |
| <i>circummaculata, limai</i> |
| Complejo dispar |
| <i>carrioni, dispar, nigromaculata, venosa</i> |

Complejo infestans

- Subcomplejo brasiliensis
arthurneivai, brasiliensis, melanocephala, petrochii
- Subcomplejo guazu
guazu, jurbergi, matogrossensis, oliveirai
- Subcomplejo infestans
delpontei, infestans, melanosoma, platensis
- Subcomplejo maculata
maculata, pseudomaculata
- Subcomplejo sordida
garciabesi, guasayana, sordida, patagonica
- Subcomplejo rubrovaria
carcavalloi, costalimai, rubrovaria

Otros: *deanei, lenti, gomeznunezi, tibiamaculata, vitticeps, williami, wygodzinskyi*.

Subgrupo Rubrofasciata

Complejo flavida

bruneri, flavida, obscura

Complejo phyllosoma

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

Complejo rubrofasciata

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

Complejo spinolai

breyeri, eratyrisiformis, Mepraia spinolai *, *M. Gajardoi*

* *Triatoma spinolai* está incluida en un nuevo género propuesto, *Mepraia*, en realidad un género revalidado, dentro del cual una nueva especie ha sido descrita (*M. Gajardoi*, FRIAS *et al.* 1998).

3.2. MORFOLOGIA EXTERNA

La subfamilia Triatominae pertenece a la familia Reduviidae, dentro del orden de Hemiptera (suborden Heteroptera).

3.2.1. Hemípteros, Homópteros, Heterópteros

Tradicionalmente, el orden Hemiptera está subdividido en dos subórdenes: Heteroptera y Homoptera (ver 3.3.1.).

Las características morfológicas generales de los Hemípteros son: un par de alas semi-membranosas que recubren completamente a otro par de alas completamente membranosas, piezas bucales constituyendo una trompa robusta, y un tamaño total generalmente grande, del orden de un centímetro (por supuesto existen excepciones).

Los Heteroptera deben su nombre al aspecto heterogéneo de las alas anteriores. A simple vista, y en general, el ala anterior presenta una parte proximal oscura y quitinizada de forma triangular, y una parte distal clara semitransparente. Al exa-

men óptico con ampliación se puede distinguir dentro de la parte oscura dos regiones: el corium y el clavus (o clavum).

3.2.2. Reduviidae

Los Triatominae pertenecen a la familia de los Reduviidae. Los Reduviidae adultos se distinguen de otros Hemípteros similares (por ejemplo los Coreidae) por la combinación de algunas características simples (LENT & WYGODZINSKY 1979):

- Un cuello distinto;
- Un surco estridulatorio sobre la cara inferior del prosternum, con la excepción del único género oriental de los Triatominae, *Linshcosteus* (tribu Triatomini), y de *Cavernicola pilosa* (tribu Cavernicolini);
- Un hemiélitro donde la parte membranosa presenta dos células alargadas y simples (muchos predadores también presentan esta morfología alar).

3.2.3. Triatominae

Un criterio simple que permite reconocer un Triatominae adulto, hematófago, de los otros Reduviidae, fitófagos o predadores, es el perfil de la trompa (también llamada rostro o proboscis) del insecto. En los Triatominae, esta trompa se compone de tres segmentos y es recta y afilada. Los predadores también presentan una trompa con tres segmentos pero es de calibre mucho más grueso, «robusta», y de forma curva o angulosa. Los fitófagos presentan un rostro más recto, pero compuesto por cuatro segmentos en lugar de tres.

De manera más general, los Triatominae se diferencian principalmente de otras subfamilias de Reduviidae por los siguientes caracteres de la cabeza y del tórax.

3.2.3.1. La cabeza (fig. 1)

- Una cabeza estrecha, dos veces más larga que ancha (entre los ojos) o igualmente larga.
- La proboscis constituida por tres segmentos los que en reposo no sobrepasan el prosternum. La proboscis es excepcionalmente corta en *Linshcosteus* (Triatomini).
- Las antenas formadas por cuatro segmentos insertados lateralmente sobre los «pedúnculos anteníferos».
- Los ocelos, siempre presentes, frecuentemente colocados sobre una protuberancia; ellos son obsoletos en *Cavernicola pilosa* (Cavernicolini) y en las especies del género *Belminus* (Bolboderini).

— Un segmento III del rostro que es capaz de levantarse cuando el rostro está extendido. Este último carácter es muy importante, ya que permite la hematofagia. Ninguna otra subfamilia de Reduviidae presenta esta característica.

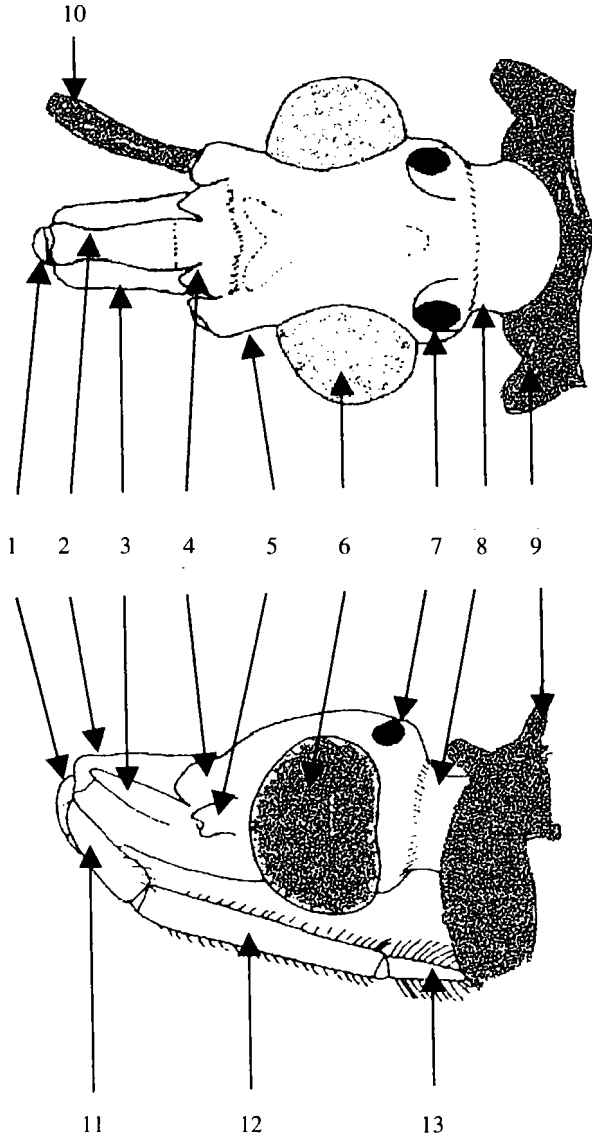
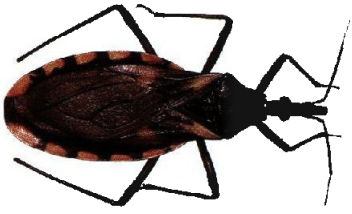
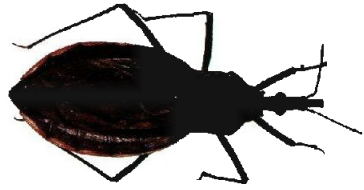


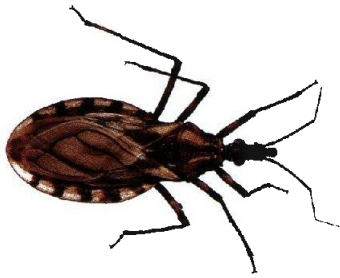
Fig. 1. — Cabeza de un Triatominae en vista dorsal (arriba) y lateral (abajo). 1, anteclypeo; 2, clipeo; 3, genae; 4, jugas; 5, tubérculo antenífero; 6, ojo; 7, ocelos; 8, cuello; 9, tórax; 10, primer segmento de la antena; 11, 12, 13, primer, segundo y tercer segmentos del rostro respectivamente.



Triatoma rubrovaria,
colección Fiocruz, 1978.



Triatoma costalimai, Mambai (Brasil),
1977, colección BRITISH MUSEUM
1993-18CJS TC3.



Triatoma brasiliensis, macho, Fiocruz,
colección, BRITISH MUSEUM 1939-403.



Triatoma sordida, hembra,
Mambai (Brasil), 1977.



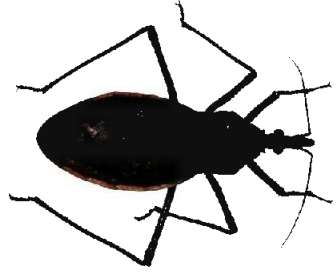
Triatoma infestans, hembra, Cochabamba
(Bolivia), 1992. El rostro está desplegado,
en posición de ataque.



Triatoma infestans, macho, Cochabamba
(Bolivia), 1992.



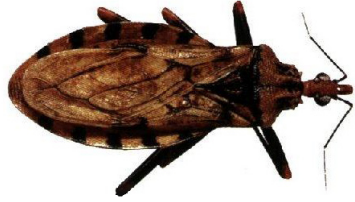
Eratyrus mucronatus,
Orinoco (Guyana Británica),
colección BRITISH MUSEUM 1938-319.



Dipetalogaster maxima, 1977.



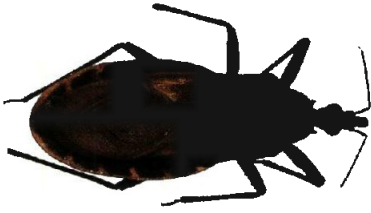
Panstrongylus megistus,
Bahia (Brasil), 1977.



Panstrongylus geniculatus,
Barro Colorado (Panamá), 1983,
BRITISH MUSEUM 1983-478.



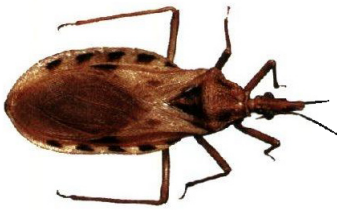
Panstrongylus rufotuberculatus, Paramba
(Ecuador), colección ROSENBERG 99-104.



Triatoma rubrofasciata, Penang (Malasia),
1957, colección BRITISH MUSEUM
1958-97.



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



Triatoma cavernicola,
Kangar, Perlis (Malasia), 1972,
colección BRITISH MUSEUM 1977-189.



Triatoma pallidipennis, Méjico,
colección BRITISH MUSEUM 1939-519.



Belminus rugulosus, tipo *Conorhinus*
diminutus, colección BRITISH MUSEUM
(etiqueta no leible).



Psummolestes tertius, Mambai (Brasil),
1977, colección BRITISH MUSEUM
1993-18 CJS PT1.



Rhodnius prolixus,
BRITISH MUSEUM 1993-18.



Rhodnius n. sp., Tolima (Colombia), 1997,
insectarium de Medellín (J. Moreno).



Rhodnius pictipes, Wanaina
(Guyana Británica), 1931,
colección BRITISH MUSEUM 1931-263.

3.2.3.2. El tórax

- El segmento anterior del tórax (protórax) presenta sobre su cara superior (pronoto) unos surcos que permiten distinguir un lóbulo anterior y un lóbulo posterior, siendo el primero mucho más corto.
- De las tres partes del tórax (pro, meso y meta), el mesotórax es el más informativo. En él se encuentra un proceso alargado, el escutelo, bien visible sobre la cara dorsal. Este es de forma triangular y está unido a un proceso posterior muy simple, subcónico o subcilíndrico. En el género *Parabelminus* (tribu Bolboderini) este proceso terminal es ausente y el escutelo tiene forma trapezoidal.
- El metanoto está recubierto por el escutelo y las alas mesotorácicas, de manera que no puede ser observado directamente sobre el insecto en reposo. Sobre las márgenes dorsales del metatórax se encuentran las glándulas de Brindley que secretan ácido isobutírico (GAMES *et al.* 1974, SCHOFIELD 1979). Las glándulas metaesternales repulsivas son pares (SCHOFIELD & UPTON 1978), en lugar de un simple aparato central con dos canales como en la mayoría de los hemípteros.
- Las alas y las patas articuladas al tórax no ofrecen características propias de los Triatominae. Pero debe destacarse que al contrario de los hemípteros predadores, las patas de los Triatominae están generalmente desprovistas de espinas, o presentan esbozos de espinas. Se puede suponer que estos órganos de prehensión, útiles en los predadores, habrían desaparecido de manera progresiva con la adquisición de la hematofagia.

3.2.4. Examen de los caracteres morfológicos usados para el diagnóstico de especie en los Triatominae adultos

Los huevos de los Triatominae presentan una arquitectura interesante en el examen microscópico (microscopio de barrido) y pueden presentar características taxonómicas útiles (BARATA 1981). Los estadios larvarios son difíciles de diagnosticar y aunque existen claves se pueden originar problemas (USINGER 1944, ABALOS & WYGODZINSKY 1951, LENT & WYGODZINSKY 1979). Los estadios pueden ser reconocidos entre ellos en base al tamaño de la cápsula cefálica o del grosor de las patas. Los primordios alares aparecen en las larvas III y IV, y están bien desarrolladas en la larva V, la cual precede al imago.

Los adultos son normalmente de tamaño más grande, presentan los caracteres generales de la larva aunque a estos se añaden las alas (anteriores y posteriores), los ocelos (cabeza) y la genitalia externa. Una vez disecada, la genitalia presenta estructuras muy importantes desde el punto de vista taxonómico. Estas estructuras no serán descritas aquí ya que el diagnóstico de especie no requiere de la disección de la genitalia. Es de destacar que el color, la talla, la forma del cuerpo,

y en particular de la cabeza, son suficientes para reconocer los estadios adultos de las especies.

Para mayor información sobre esta estructura y para encontrar todas las ilustraciones posibles sobre la morfología externa de los Triatominae, el lector podrá consultar el atlas recientemente publicado sobre los vectores de la enfermedad de Chagas (CARCAVALLO *et al.* 1997).

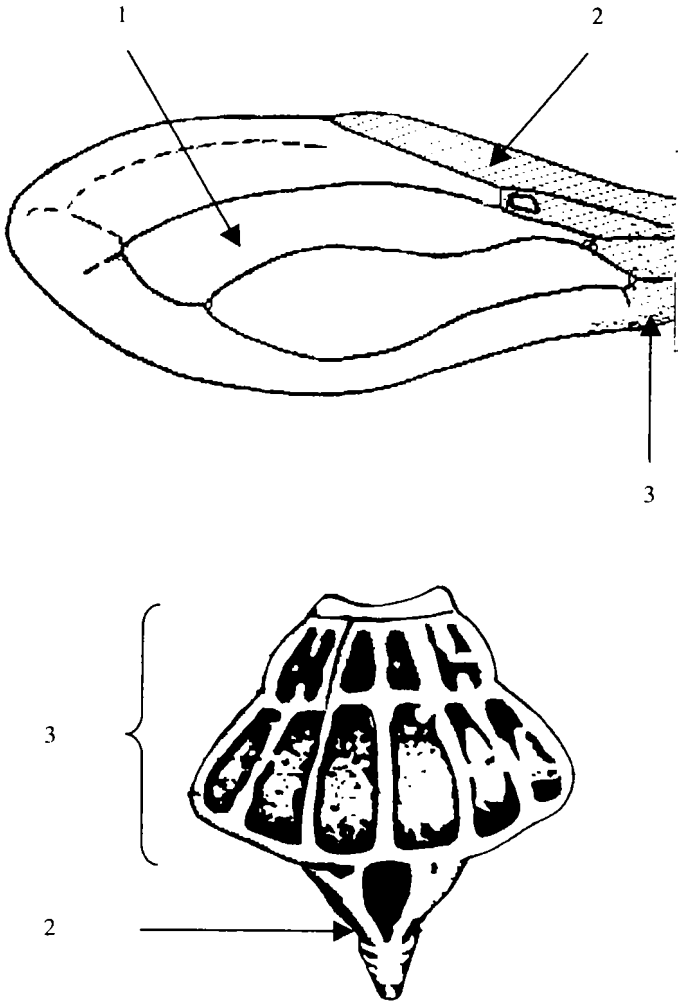


Fig. 2. — Ala (arriba) y tórax (abajo) de Triatominae. Arriba: Ala. 1, parte membranosa; 2, Corion; 3, Clavus. Abajo: Tórax. 1, Pronoto; 2, Escutelo.

3.2.4.1. Los colores

Los colores generalmente encontrados son el negro, pardo, amarillo, naranja y rojo. El verde es casi inexistente, habiendo sido observado sobre una sola especie: *Panstrongylus rufotuberculatus* (tribu Triatomini).

El vector más importante de la enfermedad de Chagas, *Triatoma infestans* (Triatomini), puede ser identificado sobre la base de un criterio simple: el color anaranjado o amarillo de los trocánteres y de la base del fémur sobre los tres pares de patas que por otra parte son totalmente negras.

Si bien en la práctica el color es un criterio útil para la identificación de especies, no es un criterio suficiente para crear especies nuevas. Hay que saber también que los colores naturales se pueden modificar en los especímenes muertos.

El determinismo genético de los colores en los Triatominae ha sido poco estudiado.

El color rojo de los ojos de *T. infestans* (tribu Triatomini), que ordinariamente son de color café oscuro, estaría bajo la dependencia de un gene autosómico recesivo (DUJARDIN & BERMUDEZ 1988d). Es de suponer que el mismo tipo de mutación explicaría la existencia de ciertos especímenes con ojos rojos en los géneros *Rhodnius* y *Psammostes* (ambos de la tribu Rhodniini).

La variabilidad cromática en los Triatominae es la causa de numerosas descripciones inoportunas de especies o de subespecies. A pesar de ello tales descripciones tienen el mérito de atraer la atención de los biólogos sobre la eventual significación evolutiva de las variaciones geográficas («especiación incipiente»?). Por ejemplo, *Triatoma melanosoma* ha sido descrita recientemente sobre la única base de la coloración general negra del cuerpo (LENT *et al.* 1994b). Esta nueva especie no presenta ninguna diferencia métrica o genética significativa con *T. infestans* (MONTEIRO *et al.* 1999). Por otra parte, las experiencias de cruzamientos entre *T. infestans* y *T. melanosoma* indican que el carácter melánico es un carácter recesivo, probablemente poligénico (Flores *et al.*, datos no publicados), y como consecuencia no es sorprendente que *T. melanosoma* no sea encontrado en simpatria con *T. infestans*. El estatus de especie atribuido a esta variedad difícilmente puede basarse en criterios genéticos, aunque podría ser defendido sobre la hipótesis particular que concierne a la especiación de los Triatominae. Según algunos autores, ciertas especies de Triatominae serían unidades evolutivas, mantenidas separadas por las barreras ecológicas naturales (USINGER *et al.* 1966, PEREIRA *et al.* 1996, DUJARDIN *et al.* 1999b). En efecto, es concebible que un aislamiento ecológico sea más durable que un aislamiento geográfico. Si la separación entre *T. melanosoma* y *T. infestans* es de naturaleza ecológica, ésta podría mantenerse por tiempo prolongado, mientras se instalan otras diferencias.

Otro ejemplo de esta idea podría observarse en el género *Rhodnius* donde *R. neivai* ostenta una coloración general negra. Sus características no han sido aún estudiadas, pero la morfometría sugiere una divergencia evolutiva real (DUJARDIN *et al.* 1999a). Si el carácter melánico es también recesivo dentro del género

Rhodnius, se puede pensar que el aislamiento de *R. neivai* es más antiguo que el de *T. melanosoma* ya que permitió el desarrollo de diferencias genéticas.

3.2.4.2. Aspecto de la cutícula

La cutícula es generalmente rugosa, granulosa, recubierta de tuberosidades diferentes como sobre el pronoto de la especie pantropical *T. rubrofasciata* (tribu Triatomini). Por otra parte, las ocho especies del complejo *rubrofasciata* (pertenecientes al grupo y subgrupo del mismo nombre) se caracterizan por la microescultura particular, de tipo laberíntico de la cara ventral del abdomen (LENT & WYGODZINSKY 1979).

Las sedas están presentes sobre las antenas (ver 3.2.4.3.1. más adelante), el rostro (ver también 3.2.4.3.1.) y las patas. Estas estructuras pueden intervenir en el diagnóstico de especie, como por ejemplo entre *T. platensis* y *T. delponteii*, dos especies muy próximas de la tribu Triatomini.

De nuevo, las excepciones existen. En *Paratriatoma hirsuta* (Triatomini), las sedas recubren otras partes del cuerpo. Otra excepción es *Cavernicola pilosa* (Cavernicolini), especie en la cual la cutícula es lisa y las sedas se encuentran sobre todo el cuerpo.

3.2.4.3. El tamaño y la forma

Existen variaciones de tamaño muy importantes, del orden de 1 a 8, entre tribus o géneros. Pero entre las especies, al interior de un género, estas variaciones son más modestas. Dentro de una especie, el tamaño puede estar afectado por el medio ambiente (DUJARDIN *et al.* 1999c). Tomando en cuenta esta variación ambiental, el tamaño puede ser un criterio de diferenciación específica. Por ejemplo, *Rhodnius ecuadoriensis* (tribu Rhodniini) es una especie relativamente muy pequeña comparada con las otras 12 (actualmente 13, quizás 14) especies del género *Rhodnius*.

3.2.4.3.1. La cabeza

La forma de la cabeza permite reconocer la mayoría de las tribus, además de ciertos géneros y especies.

Vista lateralmente, la cabeza es muy característica por ejemplo en el género *Cavernicola* (tribu Cavernicolini), donde su parte posterior (borde «superior») es abombada.

Vista dorsalmente, es igualmente muy característica en el género *Alberprosenia* (tribu Alberproseniini) debido a la talla desmesurada de los ojos, o en los

Bolboderini, donde el órgano de gran talla es la genae. La cabeza, en vista dorsal, puede proporcionar simples criterios para el reconocimiento de los tres géneros más importantes en la transmisión de *T. cruzi* al hombre. Para ello es suficiente con observar el nacimiento de las antenas: a la mitad de la distancia entre los ojos y la punta de la cabeza en *Triatoma* (tribu Triatomini), justo por delante de los ojos en *Panstrongylus* (tribu Triatomini), y al final de la punta de la cabeza en el género *Rhodnius* (tribu Rhodniini). La tribu Rhodniini (que incluye los géneros *Rhodnius* y *Psammolestes*) puede ser reconocida por la forma de un abultamiento con tuberosidades por detrás de los ojos.

Entre las especies de un mismo género tales apreciaciones son mas difíciles, pero la mayoría de los caracteres específicos de los Triatominae resultan de la descripción de la cabeza. En la literatura, el aspecto de la cabeza se dice «cilíndrico», «subcilíndrico», «cónico», etc. demostrando que se perciben visualmente conformaciones diferentes. Estas apreciaciones subjetivas son plenamente confirmadas por los análisis morfométricos de la conformación, aun cuando las diferencias puedan parecer sutiles (DUJARDIN *et al.* 1999a).

Para deshacerse de las variaciones individuales del tamaño de la cabeza, y apuntar más a su conformación, los entomólogos suelen recomendar el uso de proporciones, por ejemplo, entre el espacio anteocular (AO) y el espacio postocular (PO) (LENT & WYGODZINSKY 1979). Sobre la base de un estudio morfométrico de los géneros *Rhodnius* y *Psammolestes*, nos animamos a rechazar esta práctica (ver 6.5). En efecto, la relación AO/PO varía de la misma manera que el tamaño de la cabeza, de forma tal que representa otra estimación del tamaño de la cabeza, y no una estimación de su forma (fig. 3).

Las estructuras articuladas de la cabeza como las antenas y el rostro proporcionan criterios interesantes para la distinción de ciertas especies:

- Las antenas están compuestas de tres segmentos, donde el primero es el más pequeño de todos. Entre las 13 especies (ahora 14) del género *Rhodnius* (Rhodniini), sólo *R. brethesi* muestra un tercer segmento más largo que el segundo (T. Barrett, com. pers.). La morfometría de las antenas podría ciertamente contribuir de manera eficaz a la sistemática de los Triatominae, pero como se trata de estructuras frágiles ellas se encuentran frecuentemente incompletas o ausentes en los especímenes muertos. Por esta razón es recomendado disecarlas y transportarlas en alcohol para evitar daños. El estudio de los diferentes receptores sensoriales que recubren la superficie de las antenas resultan muy interesantes. Catalá puso en práctica el estudio de estos receptores al microscopio óptico (CATALÁ & SCHOFIELD 1994; CATALÁ 1996, 1997, *et al.* 1998). Mediante este análisis es posible diferenciar los géneros, especies, e incluso poblaciones geográficas o ecológicas particulares (CATALÁ & DUJARDIN 2001). En *Panstrongylus megistus* y *Triatoma sordida*, los sexos pueden ser reconocidos (CATALÁ 1997).
- El rostro está formado por tres segmentos (el tercer segmento a menudo está ausente en los especímenes de colección). Las dimensiones son igualmente

útiles en taxonomía. El primer y el tercer segmento son en general mucho más cortos que el segundo. En el género *Paratriatoma* (tribu Triatomini), el tercero es tan largo como el segundo, y en *Belminus peruvianus* (tribu Bolboderini), el primer segmento es tan largo como el segundo. La forma particular del rostro, más achatado que cilíndrico, define un complejo dentro del género *Triatoma*, el complejo circummaculata. El rostro es casi imprescindible como criterio para distinguir *T. sordida* de *T. guasayana* (GORLA *et al.* 1993). El rostro de Triatominae también posee receptores sensoriales interesantes, en particular los mecanorreceptores. Su distribución es típica de los géneros y especies (CATALA 1996): ellos pueden aportar nuevos caracteres taxonómicos.

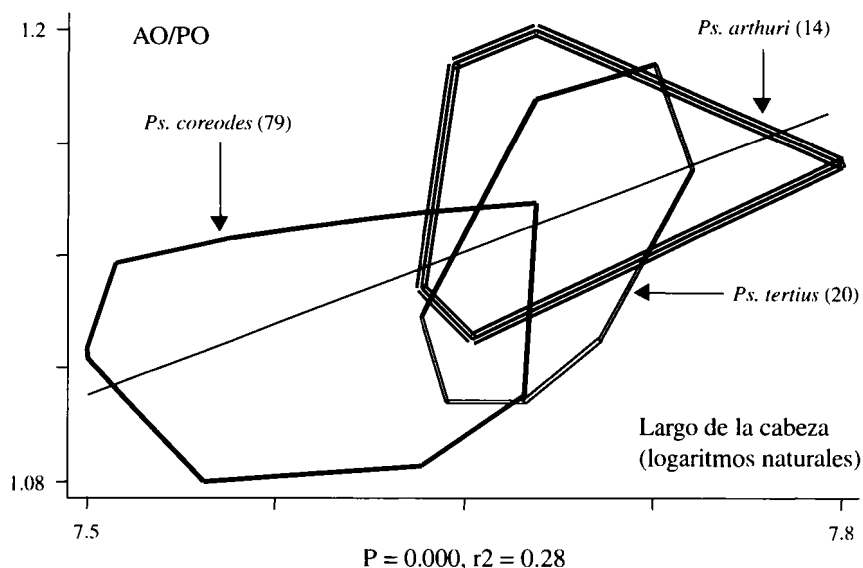


Fig. 3. — Relación AO/PO y tamaño de la cabeza del género *Psammolestes*. Este género comprende tres especies: *Ps. coreodes*, *Ps. tertius* y *Ps. arthuri*. Nosotros estudiamos 79, 20, y 14 especímenes respectivamente (machos o hembras). El largo de la cabeza explica el 28% de la variación de AO/PO, es decir la relación entre el espacio anteocular (AO) y la región postocular (PO). Esta relación no permite separar *Ps. tertius* y *Ps. arthuri*. Además, sobre la base de este carácter, estas dos especies pueden ser confundidas con los especímenes de *Ps. coreodes* donde la cabeza es grande. P, significación de la regresión AO/PO sobre el largo de la cabeza. R2, coeficiente de determinación. La misma observación es valiosa para el género *Rhodnius* (datos no presentados aquí).

3.2.4.3.2. El resto del cuerpo

Las patas pueden proporcionar caracteres taxonómicos desde dos puntos de vista: el color y los apéndices. CARCAVALLO *et al.* (1997) se basan en el color del cuerpo y de las patas para distinguir varios grupos de especies dentro del género *Rhodnius*.

En los Triatominae, las alas son poco utilizadas en el diagnóstico de especie por presentar una arquitectura general muy semejante. Sin embargo, la morfometría de las alas puede aportar nuevos criterios útiles (DUJARDIN *et al.* 1999a).

El abdomen presenta variaciones susceptibles de ayudar al diagnóstico específico, pero ésta es una estructura que depende del estado fisiológico del insecto (alimentado o no, grávido o no). A pesar de ello, las especies del complejo *phyllosoma* (subgrupo *Rubrofasciata* del género *Triatoma*) presentan una particularidad «abdominal»: el abdomen es de conformación particularmente ancha.

El conexivo presenta manchas cuyos colores, formas y diseños, pueden servir en el diagnóstico interespecífico. Existen variaciones individuales y geográficas (SALVATELLA *et al.* 1992).

3.3. LISTA COMENTADA

Los Triatominae (JEANNEL 1919) constituyen una de las 22 subfamilias de Reduviidae (Hemiptera). Ellas están agrupadas en cinco tribus (17 géneros): Alberproseniini (1 género), Bolboderini (4 géneros), Cavemicolini (2 géneros), Rhodniini (2 géneros) y Triatomini (8 géneros). Todas estas tribus son encontradas en el Nuevo Mundo. Una sola, Triatomini, es igualmente encontrada en Asia.

La clasificación de los Triatominae está basada en criterios morfológicos. Nosotros exponemos en los últimos párrafos de este capítulo un estudio de esta clasificación sobre la base del análisis morfométrico de la cabeza del adulto. Este análisis está propuesto para el género *Triatoma* (tribu Triatomini), que es el género más abundante de Triatominae (3.3.6.), para la tribu Triatomini (3.3.7.) y para el conjunto de la subfamilia (3.3.8.).

3.3.1. Tribu Alberproseniini MARTINEZ & CARCAVALLO 1977 — 1 género, 2 especies

Esta tribu incluye un solo género, *Alberprosenia*, representado por dos especies silvestres, una descrita en Venezuela (Estado de Zulia): *A. goyovargasi* MARTINEZ & CARCAVALLO 1977, la otra encontrada en Brasil: *A. malheroi* SERRA, ATZINGEN & SERRA 1980. *A. goyovargasi* tiene un largo total en promedio de 5 mm: es la más pequeña de las especies de Triatominae. Fue encontrada asociada con reptiles (lagartijas, serpientes), pero acepta alimentarse sobre humanos en laboratorio donde presenta un ciclo de desarrollo relativamente corto (BARRETT 1991). El género *Alberprosenia* no presenta importancia epidemiológica conocida.

3.3.2. Tribu *Bolboderini* USINGER 1944 — 4 géneros, 11 especies

Esta tribu contiene especies muy pequeñas (menos de 12 mm), generalmente arborícolas de cuerpo plano y patas cortas. Ocupan hábitats silvestres, insertando su cuerpo plano entre hojas, bajo la corteza del árbol o en la base de bromeliáceas; los huevos se adhieren al sustrato (BARRETT 1991). Pueden ser distinguidos cuatro géneros:

- *Belminus* (6 especies);
- *Bolbodera* (1 especie cubana, *B. scabrosa*);
- *Microtriatoma* (2 especies, una brasilera, *T. borbai*, y la otra ampliamente distribuida en América Central y América del Sur, *T. trinidadensis*);
- *Parabelminus* (2 especies brasileras, *P. carioca* y *P. yurupucu*).

Los ocelos, un carácter estable en la gran mayoría de los Triatominae adultos, son obsoletos en *Belminus* (al igual que en la tribu Cavemicolini, ver más adelante). Las seis especies del género *Belminus* están distribuidas desde el sur de México, Costa Rica (*B. costaricensis*) y Panamá (*B. herreri*) hasta el norte del Perú (*B. peruvianus*), dos especies se encuentran en Venezuela (*B. pittieri* y *B. rugulosus*), la última también en Colombia, y una especie se encuentra en Brasil (*B. laportei*).

Bolbodera scabrosa es una especie cubana que podría estar asociada con roedores (BARRETT 1991).

Microtriatoma y *Parabelminus* presentan caracteres morfológicos excepcionales en los Triatominae, como por ejemplo la presencia en las ninfas (no solamente en el adulto) de fosas esponjosas (cojines al final del tarso). La descripción en *Microtriatoma* de un tarso compuesto de dos segmentos en lugar de tres parece ser confirmada (DE LA RIVA *et al.* 2001). A esto se añade en *Parabelminus* la forma trapezoidal y no así triangular del escutelo y la ausencia del proceso terminal.

Los miembros de la tribu *Bolboderini* son de hábitat silvestre, a priori sin importancia médica pero su biología es poco conocida. BARRETT (1991) sugiere que esta tribu podría contener micropredadores (sobre artrópodos), o diríamos nosotros insectos con hábitos alimenticios oportunistas entre la predación y la hematofagia. Se debe mencionar que *Belminus peruvianus* HERRER, LENT & WYGODZINSKY (1954) y *Microtriatoma trinidadensis* LENT 1951 han sido señalados en medios peridomésticos (BARRETT 1991; MATIAS *et al.* 2001), y que dos especies (*Microtriatoma borbai* LENT & WYGODZINSKY 1979 y *Parabelminus carioca* LENT 1943) han sido encontradas infectadas por *T. cruzi*.

3.3.3. Tribu *Cavemicolini* USINGER 1944 — 3 especies

Se trata de una tribu compuesta de especies bastante pequeñas (menos de 13 mm). Existen dos géneros, *Cavemicola* BARBER 1937 y *Torrealbaia* CARCAVALLO *et al.*

1998a. Tienen también el cuerpo aplastado y como característica particular poseen una cabeza con una convexidad de borde superior (o posterior, según el enfoque) muy pronunciada. El género *Cavernicola* se distingue por la ausencia de ocelos en el adulto al igual que la ausencia del surco estridulatorio. Este género está compuesto por dos especies, *Cavernicola pilosa* BARBER 1937 (América Central y América del Sur) y *Cavernicola lenti* BARRET & ARIAS 1985 (Brasil). Únicamente *C. pilosa* es conocida como cavernícola, asociada a murciélagos, aunque también se encuentra frecuentemente en troncos de árboles; *C. lenti* fue encontrada en un hueco de árbol, y hasta la fecha no se le conoce otro hábitat (BARRETT 1991). *Cavernicola pilosa* es una especie con hábitos alimenticios más estrictos que *C. lenti* (BARRETT 1991). Las dos especies de *Cavernicola* no tienen importancia médica, sin embargo *Cavernicola lenti* fue encontrado infectado por *Trypanosoma cruzi*. *Torrealbaia* es un género venezolano monoespecífico, descrito sobre un espécimen muerto y compartiendo ciertas características morfológicas típicas de los heteropteros predadores (Costa, com. pers.).

3.3.4. Tribu *Rhodniini* PINTO 1926 — 2 géneros, 16 especies

Dos géneros, ambos arborícolas, constituyen esta tribu: el género *Rhodnius* STAL 1859, muy importante desde el punto de vista epidemiológico, y el género *Psammolestes* BERGROTH 1911, sin ninguna importancia epidemiológica.

3.3.4.1. Género *Rhodnius* STAL 1859 — 13 especies

El género *Rhodnius* presenta 13 especies morfológicamente poco diferenciables, generalmente encontradas en la corona de las palmeras. Una nueva especie descubierta por la electroforesis de isoenzimas (CHAVEZ *et al.* 1999) y la morfometría (DUJARDIN *et al.* 1999a) está en curso de descripción (en el momento de esta traducción, su descripción ha sido publicada). Este género se encuentra distribuido en toda América del Sur, aunque también dos especies son encontradas en América Central (*R. prolixus* STAL 1859 y *R. pallescens* BARBER 1932).

3.3.4.1.1. Especies de *Rhodnius* vectores de la enfermedad de Chagas

Tres especies pueden desarrollar colonias domésticas abundantes y constituyen vectores importantes de *T. cruzi*: *R. prolixus* STAL 1859 en Venezuela, Colombia y América Central, *R. ecuadoriensis* LENT & LEON 1958 en Ecuador (y norte de Perú), y *R. pallescens* BARBER 1932 en Panamá.

— *R. prolixus* es considerado como el segundo vector más importante de la enfermedad de Chagas después de *Triatoma infestans* y sería exclusivamente domés-

tico, al menos en América Central (DUJARDIN *et al.* 1998b) y en Colombia (CHAVEZ *et al.* 1999). El estatuto de *R. prolixus* «silvestres» en Venezuela aún está pendiente de confirmar. En ciertos países donde había sido señalada, tales como Costa Rica, Guyana francesa, Guyana, Surinam y México (Chiapas, Oaxaca), la especie parece hoy en día haber desaparecido o se ha vuelto muy rara.

- *R. ecuadoriensis* es considerado como uno de los vectores principales (junto con *Triatoma dimidiata*) de la enfermedad de Chagas en Ecuador. Esta especie es encontrada en palmeras al sur de Colombia y Ecuador, pero se adapta bien al hábitat humano en el sur de Ecuador y en el norte de Perú. Se distingue de otros miembros del género *Rhodnius* por su pequeño tamaño, aunque es conocido que este carácter tiene variabilidad geográfica importante, en particular entre ecotopos silvestres y domésticos (Romaña, com. pers.). Estudios morfométricos sugieren un clino de tamaño decreciente del norte al sur de su distribución, es decir de las zonas de hábitat más silvestre a zonas de hábitat más doméstico.
- *R. palleescens* sería el vector principal de la enfermedad de Chagas en Panamá. En Panamá, esta especie ocupa palmeras en el ambiente peridoméstico, pero su adaptación al medio estrictamente doméstico no parece completa (Jaramillo, com. pers.). Su presencia dentro de las casas ha sido también reportada en el norte de Colombia, en la frontera con Panamá. Sin embargo, esta adaptación no ha sido nuevamente confirmada, pudiendo representar una domiciliación abortada, sin el paso a una domesticación verdadera. En el resto del territorio colombiano, *R. palleescens* es una especie silvestre encontrada en palmeras.

3.3.4.1.2. Especies de *Rhodnius* en vías de adaptación al hábitat humano, pero donde el rol vectorial no está bien establecido

- *R. nasutus* STAL 1859 y *R. neglectus* LENT 1954 son dos especies exclusivamente brasileras muy próximas una de otra. La primera, de color claro, es encontrada en nidos de aves en palmeras de regiones áridas como Ceará, Piauí y Rio Grande do Norte; la segunda, de color más oscuro, está ampliamente distribuida (Bahía, DF, Goiás, Mato Grosso, Minas Gerais, Paraná, São Paulo). *R. neglectus* ha sido señalada para ciertas regiones en hábitat peridoméstico (DUJARDIN *et al.* 1991).
- *R. stali* LENT, JURBERG & GALVAO 1993 es una especie encontrada en Brasil (Mato Grosso) y en Bolivia, descrita a partir de un re-examen de las colecciones de museo de *R. pictipes* STAL 1872 (ver más abajo, especies silvestres de *Rhodnius*). En Bolivia, *R. stali* infectado por *T. cruzi* es sistemáticamente reportado en las viviendas (Yungas, Alto Beni). La presencia de ninfas indica un grado de adaptación al hábitat doméstico que justifica desde ahora una vigilancia entomológica por parte de las autoridades nacionales de salud (MATIAS *et al.* 2001).

3.3.4.1.3. Especies de *Rhodnius* completamente silvestres

- *R. pictipes* STAL 1872 es la especie con más amplia distribución geográfica. Es encontrada en las regiones forestales de Bolivia (no confirmado), Colombia, Venezuela, Perú, Ecuador, Guyana francesa, Surinam y Trinidad. Está asociada a palmeras. También ha sido encontrada en nidos de aves y de pequeños mamíferos. En Brasil, es atraída por la luz de las casas (MILES *et al.* 1983), mientras que en Venezuela no parece ocurrir lo mismo (OTERO *et al.* 1976, TONN *et al.* 1978). Ha sido encontrada con infección natural por *T. cruzi*.
- *R. robustus* LARROUSSE 1927, si bien fue descrita en Guyana francesa, no ha sido mencionada nuevamente en ese país (CHIPPAUX *et al.* 1985). Es frecuentemente mencionada en Venezuela; también ha sido reportada en Brasil, Bolivia, Perú y Ecuador. Debe tenerse en cuenta que ciertos reportes pueden deberse a una identificación errónea debido a que morfológicamente es una especie muy cercana a *R. prolixus*. Este taxón está en duda por algunos expertos, pero su semejanza con *R. prolixus* no es incompatible con un aislamiento ecológico verdadero (*R. robustus* en las palmeras y *R. prolixus* en las casas), induciendo especiación. Como ejemplo de la importancia del aislamiento ecológico representado por palmeras versus casas, se puede mencionar que *R. robustus* está señalado en algunas regiones de Venezuela donde no se encuentra ningún *Rhodnius* en las casas, a pesar de la proximidad de las palmeras infestadas (Feliciangeli, com. pers.). Investigaciones genéticas sugieren que en realidad *R. robustus* sería un complejo de especies, todas distintas de *R. prolixus* (Monteiro *et al.*, com. pers.).
- En Brasil, Colombia y Venezuela, *R. brethesi* MATTA 1919 está asociada a una especie de palmera, *Leopoldina piassaba*, de la que los habitantes usan la corteza. *R. brethesi* es la especie silvestre más agresiva, adaptada al vuelo y capaz de atacar al hombre en pleno día (COURA *et al.* 1994). Su fuente de alimentación natural sería la lagartija.
- A pesar de su nombre, *R. domesticus* NEIVA & PINTO 1923 es exclusivamente silvestre, de pequeño tamaño, y está asociada a las bromeliáceas de la floresta atlántica del Brasil. Puede ser encontrada con infección natural por *T. cruzi*.
- *R. neivai* LENT 1953 es una especie silvestre poco conocida (Venezuela, Colombia) que se distingue de todas las otras especies de *Rhodnius* por una coloración general negra.
- *R. dalessandroi* CARCAVALLO & BARRETO 1976 (Colombia) y *R. paraensis* SHERLOCK, GUITTON & MILES 1977 (Brasil), son especies raras que nunca más fueron encontradas después de su descripción. *R. dalessandroi*, muy cercana morfológicamente a *R. brethesi*, fue considerada de validez dudosa por LENT & WYGODZINSKY (1979). Su identidad como especie es defendida por MARTINEZ (1984).
- Una nueva especie (*R. colombiensis*) recolectada en las palmeras de la región de Tolima (Colombia) fue detectada por el electroforesis de isoenzimas

(CHAVEZ *et al.* 1999) y la morfometría (DUJARDIN *et al.* 1999a). Esta especie es morfológicamente muy próxima a *R. pallescens*, y genéticamente muy próxima a *R. ecuadoriensis*.

3.3.4.2. Género *Psammolestes* BERGROTH 1911 — 3 especies

Tres especies de tamaño mediano (entre 12 y 15 mm) son las que constituyen este género. La cabeza es corta y aplastada, todo lo contrario de las especies del género *Rhodnius*, sin embargo un carácter los asemeja: la presencia de tuberosidades justo por detrás de los ojos. Este género presenta algunas características excepcionales en la subfamilia Triatominae desde el punto de vista morfológico, como la forma de los fémures, lateralmente aplastados, o fisiológico, tal como la oviposición que se hace en forma agrupada, así como la especificidad de huésped. En efecto, el género *Psammolestes* está exclusivamente asociado a nidos de Furnariidae y Psittacidae. Se encuentran en Venezuela (*Ps. arthuri* Pinto), Bolivia, Argentina, Paraguay (*Ps. coreodes* Bergroth) y Brasil (*Ps. tertius* Lent & Jurberg). Las especies de *Psammolestes* no son peligrosas para el hombre. Recientemente una cuarta especie de dudosa validez fue descrita en Venezuela, *Ps. salazari* ALDANA *et al.* 1996, aunque probablemente sea sinónimo de *Ps. arthuri* (LENT 1997).

A pesar de las particularidades morfológicas que condujeron a su clasificación en un género distinto, las especies de *Psammolestes* constituyen una rama evolutiva dentro del género *Rhodnius*, con mayor relación al «grupo *prolixus*» (LYMAN *et al.* 1999, MONTEIRO *et al.* 2000, MARCILLA *et al.* 2001, ver párrafo 6.7.).

3.3.5. Tribu Triatomini JEANNEL 1919 — 97 especies

Mientras que las cuatro primeras tribus parecen constituir grupos simples, que podrían ser monofiléticos, los Triatomini forman un grupo complejo, abundante y disperso. Se incluyen ocho géneros:

- *Dipetalogaster* USINGER 1939 (1 especie);
- *Eratyrus* STAL 1859 (2 especies);
- *Hermanlenticia* JURBERG & GALVAO 1997 (1 especie);
- *Linshcosteus* DISTANT 1904 (5 especies asiáticas);
- *Mepraia* MAZZA *et al.* 1940 (2 especies);
- *Panstrongylus* BERG 1879 (13 especies);
- *Paratriatoma* BARBER 1938 (1 especie);
- *Triatoma* LAPORTE 1832 (72 especies). Este último género es el de mayor importancia; pues contiene a la mayoría de los vectores de la enfermedad de Chagas.

Un ensayo de la clasificación de los géneros de esta tribu, basado en la morfometría de la cabeza, será propuesto más adelante.

3.3.5.1. *Dipetalogaster* USINGER 1939 — 1 especie

La única especie de este género, *D. maxima* (UHLER 1894), es famosa por su tamaño que puede llegar a ser de más de cuatro centímetros en el adulto. Es la especie más grande de toda la subfamilia Triatominae. Al contrario de la mayoría de los otros Triatominae, esta especie es capaz de picar en pleno día. Se encuentra en Baja California (México). Asociada con rocas fracturadas, su huésped natural parece ser la lagartija *Sauromalus australis* (BARRETT 1991). Ella ocuparía el medio doméstico en ciertas regiones (M. P. Salazar, com. pers.). Se ha encontrado a esta especie infectada por *T. cruzi*.

3.3.5.2. *Eratyrus* STAL 1859 — 2 especies

Las dos especies de este género, *E. cuspidatus* STAL 1859 y *E. mucronatus* STAL 1859, no se sobreponen geográficamente. La primera se encuentra en América Central y América del Sur al oeste de los Andes, la segunda en América del Sur al este de los Andes, desde Bolivia hasta Trinidad (BARRETT 1991). Ambas son atraídas por la luz. *E. mucronatus* ha sido capturada en medio peridoméstico en Bolivia, donde la presencia de larvas hace pensar que se trata de una especie capaz de desarrollar colonias intradomiciliares (NOIREAU *et al.* 1994). En su ambiente natural, la especie se alimenta de los vertebrados colonizando el árbol, escondida en huecos en la base de las ramas; las ninfas son de hábito predador (BARRETT 1991). Ambas especies han sido encontradas infectadas por *T. cruzi* en la naturaleza. *E. mucronatus* puede ser encontrada infectada también por un Schizogregarinidae, en Brasil (BARRETT 1991) y en Bolivia (Mollinedo, datos no publicados).

3.3.5.3. *Hermanlenticia* JURBERG & GALVAO 1997 — 1 especie

Previamente clasificada dentro del género *Triatoma*, esta especie particular del Perú ha sido recientemente elevada a nivel de género nuevo, monoespecífico.

3.3.5.4. *Linshcosteus* DISTANT 1904 — 5 especies

Las cinco especies, recientemente seis, de este género viven en la India donde la enfermedad de Chagas no existe. Ellas son silvestres, encontradas bajo las

piedras (*L. costalis* y *L. confumus*) o de biología no conocida (*L. kali*, *L. chota* y *L. carnifex*). Ellas carecen del surco estridulatorio y presentan un rostro muy corto, mucho más corto que el largo de la cabeza. Dadas sus excepciones morfológicas, sus particularidades morfométricas (figs. 5 y 6) y su origen probable asiático (ver 3.3.9.), estas especies podrían constituir una tribu separada de los Triatomini.

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

El género *Mepraia* fue revalidado por LENT *et al.* (1994) sobre la base de las características de la genitalia del macho. Este género incluía una sola especie: *M. spinolai* PORTER 1934). Sin embargo, LENT *et al.* 1994 no consideraron a *T. breyeri* y *T. eratyrsiformis*, especies incluidas en el «complejo spinolai», junto con *spinolai*, por LENT & WYGODZINSKY (1979). Sería conveniente estudiar detenidamente a *T. breyeri* y *T. eratyrsiformis* antes de avalar plenamente el género *Mepraia* (cf. además figs. 5 y 6). Por otra parte el género *Mepraia* se destaca de los demás Triatominae porque todas las hembras son ápteras (los machos pueden o no tener alas). Una segunda especie ha sido descrita dentro de este género sobre la base de diferencias cromosómicas, morfológicas y de aislamiento reproductivo en laboratorio: *M. gajardo* FRIAS *et al.* 1998.

3.3.5.6. *Panstrongylus* BERG 1879 — 13 especies

Panstrongylus constituye junto con *Triatoma* (de la misma tribu) y *Rhodnius* (de la tribu Rhodniini) uno de los géneros epidemiológicamente importantes. Comprende 13 especies, una de las cuales ha sido un vector importante, *P. megistus* (BURMEISTER 1835). Otras tres especies han colonizado el hábitat humano, al menos en ciertas regiones: *P. chinai* (DEL PONTE 1929) y *P. herreri* (WYGODZINSKY 1948) en Perú, y *P. rufotuberculatus* (CHAMPION 1899) en Bolivia y otras regiones.

- *P. megistus* (BURMEISTER 1835) es una especie de importancia histórica. En efecto, ésta fue el primer vector descrito de la enfermedad por el mismo Chagas, en la región central del Brasil. Esta especie parece haber sido desplazada de su hábitat doméstico después de la llegada al Brasil de *T. infestans*. Está reportada en Brasil, Argentina, Paraguay y Uruguay. Su presencia en Bolivia es muy probable (La Fuente, com. pers. 1990; Noireau, com. pers. 1995). Hasta el día de hoy se la encuentra en medio doméstico en Bahía (Brasil).
- *P. chinai* (DEL PONTE 1929) está limitada a Perú y Ecuador. Ha sido encontrada infectada por *T. cruzi*. Es doméstica o peridoméstica en algunas regiones, donde se considera como un vector local activo (por ejemplo en el Departamento de Piura, Perú). No se conoce su hábitat silvestre (BARRETT 1991).

- *P. herreri* WYGODZINSKY 1948 es una especie peruana, señalada en medio doméstico e infectada por *T. cruzi*. Morfológicamente, se parece mucho a dos especies silvestres como *P. humeralis* (USINGER 1939) y *P. lignarius* (WALKER 1873).
- *P. rufotuberculatus* (CHAMPION 1899) está ampliamente distribuida en América del Sur, América Central y México, a menudo encontrada con infección por *T. cruzi*. En Bolivia esta especie está domiciliada en dos provincias del Departamento de La Paz (NOIREAU *et al.* 1994, DUJARDIN *et al.* 1998c). Recientemente también se la encontró domiciliada en las provincias de Loayza y Caranavi (Departamento de La Paz) (Matias, com. pers.).

Entre las especies silvestres ocasionalmente encontradas en medio doméstico o atraídas por la luz de las casas se pueden citar a:

- *P. geniculatus* (LATREILLE 1811) tiene una amplia distribución geográfica (América del Sur y América Central) y su cría en el laboratorio es muy difícil debido a su necesidad de alta humedad. Esta especie requiere de mayor vigilancia epidemiológica debido a que su adaptación al hábitat humano parece progresar rápidamente en ciertas zonas del Brasil (Valente, com. pers.).
- *P. luzzi* (NEIVA & PINTO 1923), especie del Brasil cuya biología no es conocida.
- *P. howardi* (NEIVA 1911), una especie raramente encontrada en medio doméstico, limitada al Ecuador (Manabi). Su hábitat silvestre no es conocido (BARRETT 1991).
- *P. guentheri* BERG 1879, encontrada en zonas poco húmedas, secas y calientes de Argentina, Paraguay y sur de Bolivia (Tarija, Beni).
- *P. humeralis* (USINGER 1939), situada en Panamá; morfológicamente parecida a *P. herreri* (Perú) y *P. lignarius* (región amazónica).
- *P. diasi* PINTO & LENT (1946), encontrada en Brasil, señalada en Bolivia, atraída hacia las casas, de hábitat silvestre desconocido. Su morfología se aproxima a la de *P. guentheri*.

Todas estas especies, salvo *P. luzzi* y *P. diasi*, fueron encontradas infectadas naturalmente por *T. cruzi*.

Entre las especies que parecen exclusivamente silvestres, pero están infectadas naturalmente por *T. cruzi*, señalaremos:

- *P. tupynambai* (LENT 1942), que vive bajo las piedras en Brasil y Uruguay;
- *P. lignarius* (WALKER 1873), encontrada en Brasil, Guyana, Surinam y Venezuela, morfológicamente muy parecida a *P. humeralis* y *P. herreri*.

P. lenti GALVAO & PALMA 1968 es una especie rara. Es conocida solamente por un espécimen encontrado en el estado de Goias (Brasil), entre el equipaje de un viajero que procedía del estado vecino de Minas Gerais. Recientemente un espécimen macho (Alotipo) fue capturado atraído por la luz (BARATA *et al.* 1997).

3.3.5.7. *Paratriatoma* BARBER 1938 — 1 especie

Este género está integrado por una sola especie *P. hirsuta* BARBER 1938, la cual vive en América del Norte (México y USA). Asociada con las ratas del género *Neotoma* (ver RYCKMAN 1986), es una especie que muestra preferencia de huésped. Su picadura puede provocar reacciones de hipersensibilidad (BARRETT 1991).

3.3.5.8. *Triatoma* LAPORTE 1832 — 72 especies

Este es el género más diverso (72 especies). Sin pretender aportar una clasificación filogenética, LENT & WYGODZINSKY (1979) propusieron una división del género en dos «grupos» principales, el grupo *Protracta* y el grupo *Rubrofasciata*. Esta subdivisión está basada en un solo carácter de la ninfa de primer estadio.

El grupo *Rubrofasciata*, el más abundante de los dos (59 especies), está subdividido en dos «subgrupos», de nuevo sobre la base de un solo carácter de la ninfa, pero la de quinto estadio.

A pesar de la validez biológica incierta de esta clasificación (LENT & WYGODZINSKY 1979), será usada por nosotros, aunque ligeramente modificada. Nosotros proponemos 9 «complejos» y 6 «subcomplejos», que corresponden en general a regiones geográficas diferentes (tabla 2). Proponemos también un análisis morfológico preliminar de las relaciones entre ciertos grupos del género *Triatoma* (tabla 3): algunas de las medidas de la cabeza del adulto permiten reproducir estas subdivisiones, aunque también surgen algunas discrepancias (fig. 4).

3.3.5.8.1. Grupo *Protracta* (2 complejos, de 7 a 10 especies)

3.3.5.8.1.1. Complejo *protracta*, 7 especies (grupo *Protracta*)

Situado al sudoeste de los Estados Unidos, México y América Central, este complejo comprende siete especies de cuerpo fusiforme y patas cortas: *T. protracta*, *T. barberi*, *T. incrassata* (México y Estados Unidos), *T. neotomae*, *T. nitida*, *T. peninsularis* y *T. sinaloensis*.

T. protracta, asociado a roedores del género *Neotoma* («packrats»), puede volar hasta dentro de las casas. Al igual que *Paratriatoma hirsuta*, tiene una saliva muy irritante capaz de provocar reacciones de hipersensibilidad en caso de picadura (BARRETT 1991). Esta especie presenta características morfológicas separando poblaciones geográficas en cinco subespecies (*T. p. protracta*, *T. p. navajoensis*, *T. p. woodi*, *T. p. zacatecensis* y *T. p. nahuatlæ*) sin barrera reproductiva en laboratorio (RYCKMAN 1962). Además, la subespecie *T. p. protracta* presenta dos poblaciones alopátricas, interfértiles, reconocibles por los huevos (RYCKMAN 1962).

T. nitida es una especie centroamericana. Puede ser encontrada dentro de las casas con *T. dimidiata* (obs. pers.), no necesariamente en ausencia de *T. dimidiata*

(BARRETT 1991). *T. nitida* es morfológicamente cercana a *T. neotomae*. Filogenéticamente (ADN mitocondrial, sub-unidad LSU de 732 pb) se agrupa con *T. rubida* (no claramente clasificada, pero también dentro del grupo Protracta) y *T. bolivari*, la cual está actualmente clasificada en el complejo phyllosoma, al exterior del grupo Protracta (Harris *et al.*, com. pers.).

T. barberi juega un rol vectorial en México, en la provincia de Oaxaca. Sus focos silvestres son desconocidos, pero BARRETT (1991) sugiere un posible hábitat silvestre, puesto que esta especie produce huevos que adhieren al sustrato. Un nuevo enfoque de estudio poblacional aplicado a insectos de importancia médica, el llamado ENM (*Ecologic Niche Modeling*), permitió hacer la predicción de una asociación probable entre *T. barberi* y *Neotoma mexicana* (PETERSON *et al.* 2002).

T. sinaloensis RYCKMAN (1962) es morfológicamente muy cercana a *T. peninsularis* USINGER (1940), pero sus cruzamientos producen huevos estériles.

3.3.5.8.1.2. Complejo lecticularia, 3 especies (grupo Protracta)

Morfológicamente próximo al complejo *protracta* (excepto quizás hablando de *T. sanguisuga*), el complejo lecticularia se sitúa en América del Norte (México y USA). También está asociado a roedores del género *Neotoma*, pero al parecer de manera menos estrecha (BARRETT 1991). *T. indictiva* NEIVA (1912) sería exclusivamente silvestre, mientras que *T. lecticularia* (STAL 1859), y sobre todo *T. sanguisuga* (LECONTE 1855), son ocasionalmente encontradas en medios peridomésticos o domésticos (Beard, com. pers.).

En este complejo solamente se ha encontrado a *T. sanguisuga* infectada por *T. cruzi* (BEARD *et al.* 1988).

3.3.5.8.2. Grupo Rubrofasciata (2 subgrupos, 7 complejos, 6 subcomplejos, 59 especies)

El grupo Rubrofasciata está dividido en dos subgrupos: el subgrupo Infestans, el más abundante (34 especies), y el subgrupo Rubrofasciata (24 especies). El primero está subdividido en tres complejos (donde está el complejo *infestans*), el segundo en cuatro complejos (donde está el complejo *rubrofasciata*).

3.3.5.8.2.1. Subgrupo Infestans (3 complejos, 6 subcomplejos, 34 especies)

3.3.5.8.2.1.1. Complejo infestans, 21 especies (subgrupo Infestans, grupo Rubrofasciata)

Se trata del complejo más abundante, distribuido en la mayor parte de América Latina al sur y al norte del Amazonas. Están descritos 6 subcomplejos; aquí serán

comentados por orden de importancia epidemiológica: infestans, brasiliensis, maculata, sordida, rubrovaria y guazu.

- Subcomplejo infestans (*infestans*, *platensis*, *delpontei*, *melanosoma*) (complejo infestans, subgrupo Infestans, grupo Rubrofasciata). En América del Sur, y específicamente en los siete países que constituyen el llamado «Cono Sur», se encuentra el subcomplejo infestans, que incluye al vector más importante de la enfermedad de Chagas: *T. infestans* Klug (1834). Esta especie es exclusivamente doméstica en estos países a excepción de un foco descrito en los valles centrales de Bolivia, cerca de la ciudad de Cochabamba (DUJARDIN *et al.* 1987). Un ecotipo oscuro ha sido también encontrado en huecos de árboles de zonas áridas de Bolivia (NOIREAU *et al.* 1997a). Otra especie extensamente distribuida (Argentina, Bolivia, Paraguay, Uruguay) ocupa casi exclusivamente los nidos de los Furnariidae y Psittacidae: *T. platensis* NEIVA 1913. Esta especie no tiene importancia médica, pero a pesar de su especificidad de huésped, suele frecuentar los gallineros donde se la encuentra con *T. infestans* (PEREIRA *et al.* 1996). En Argentina, Paraguay y Uruguay se ha encontrado también otra especie asociada a las aves: *T. delpontei* ROMANA & ABALOS 1947. Esta especie es capaz de cruzarse en el laboratorio con *T. platensis* (USINGER *et al.* 1966, PEREIRA *et al.* 1996), pero presenta una preferencia marcada por su huésped natural (*Myiopsitta monacha*). Situado exclusivamente en Argentina, *T. melanosoma* MARTINEZ *et al.* (1987) recuerda a *T. infestans* del cual difiere por la coloración negra en la totalidad del exoesqueleto. Ella es fértil con *T. infestans*. De estos cruzamientos, resulta el carácter melánico que sería un carácter genético recesivo (Flores *et al.*, datos no publicados). Este carácter cromático es también encontrado, aunque de manera menos completa, en los especímenes silvestres que viven en los troncos de los árboles (Chaco, Bolivia) (NOIREAU *et al.* 1997a).
- Subcomplejo brasiliensis (*brasiliensis*, *petrochii*, *melanocephala*, *arthurneivai*) (complejo infestans, subgrupo Infestans, grupo Rubrofasciata). *T. brasiliensis* NEIVA 1911 es un vector importante de la enfermedad de Chagas en el noreste brasileño (BORGES *et al.* 2000). Ella presenta una notable variación morfológica y cromática, la que ha conducido a describir subespecies como *T. b. brasiliensis* NEIVA 1911, *T. b. melanica* NEIVA & LENT 1941 y *T. b. macromelanosoma* GALVAO 1956. Estos taxones fueron sinonimizados por LENT & WYGODZINSKY (1979). Sin embargo, su alopatría y los estudios recientes de electroforesis de isoenzimas (COSTA *et al.* 1997) sugieren *T. b. melanica* como especie distinta. Una cuarta variación cromática recientemente fue descubierta en el estado de Bahia (Brasil), con evidencias genéticas de ser también una especie distinta (Costa *et al.*, com. pers.). Es destacable señalar aquí la aplicación, por primera vez sobre *T. brasiliensis*, de un enfoque con muchas promesas en el futuro denominado ENM (*Ecologic Niche Modeling*), el cual permitió confirmar sobre bases ecológicas cuantitativas los hallazgos genéticos (COSTA *et al.* 2002). Las otras especies de este subcomplejo son igualmente

- brasileras, pero exclusivamente silvestres: *T. melanocephala* NEIVA & PINTO 1923, *T. arthurneivai* LENT & MARTINEZ 1940 y *T. petrochii* PINTO & BARRETO 1925. Recientemente *T. petrochii* y *T. brasiliensis*, que morfológicamente son cercanos, han sido confirmados como especies evolutivamente muy distintas por electroforesis de isoenzimas (MONTEIRO *et al.* 1998). *T. arthurneivai* LENT & MARTINEZ 1940, es una especie silvestre brasilera. Se reconoce esta especie como vector de una hemogregarina de la lagartija *Tropidurus torquatus* (BARRETT 1991). En base a estudios isoenzimáticos recientes, *T. arthurneivai* podría pertenecer al subcomplejo maculata (Noireau, com. pers.).
- Subcomplejo maculata (*maculata*, *pseudomaculata*) (complejo infestans, subgrupo Infestans, grupo Rubrofasciata). En los países de América del Sur situados al norte del bosque amazónico, se encuentra una especie en vías de adaptación al hábitat humano: *T. maculata* (ERICHSON 1848). En regiones bajas y semiáridas de Venezuela, se reporta esta especie en los gallineros, a veces en las casas (BARRETT 1991). En condiciones silvestres, la especie tiene una ecología similar a la de *T. pseudomaculata* CORREA & ESPINOLA (1946), la cual es una especie brasilera morfológicamente muy cercana de *T. maculata*. Recientemente, se la encontró también en Bolivia (DUJARDIN & MATIAS 2001, CiberAtlas en <http://eclat.fcien.edu.uy>). Isoenzimáticamente, a pesar de las semejanzas morfológicas y ecológicas, estas dos especies presentarían notables diferencias (Noireau, com. pers.).
 - Subcomplejo sordida (*sordida*, *guasayana*, *patagonica*, *garciabesi*) (complejo infestans, subgrupo Infestans, grupo Rubrofasciata). Después de *T. infestans*, la especie más difundida en América del Sur es sin dudas *T. sordida* (STAL 1859), abarcando Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay. Ella ocupa principalmente focos silvestres pero coloniza el medio peridoméstico tanto en Brasil como en Argentina, y el hábitat del hombre en ciertas regiones del sur de Bolivia. A pesar de su adaptación progresiva al hábitat humano, ella no constituye por el momento un vector eficaz de la enfermedad de Chagas (NOIREAU *et al.* 1997b). Ella forma un complejo de especies crípticas (PANZERA *et al.* 1997, NOIREAU *et al.* 1998). *T. guasayana* WYGODZINSKY & ABALOS 1949 ha sido encontrada en medios silvestres y peridomésticos en Argentina, Paraguay y Bolivia, generalmente asociada con *T. sordida*. *T. patagonica* DEL PONTE 1929 es una especie silvestre morfológicamente muy próxima a *T. guasayana* y *T. sordida*; se encuentra exclusivamente en Argentina. *T. garciabesi* CARCAVALLO *et al.* 1997 también es una especie argentina y por mucho tiempo confundida con *T. sordida*.
 - Subcomplejo rubrovaria (*rubrovaria*, *costalimai*, *carcavalloi*) (complejo infestans, subgrupo Infestans, grupo Rubrofasciata). *T. rubrovaria* (BLANCHARD & BRULLE 1843) (=bruchi MAZZA & JORG 1944) vive comúnmente bajo las piedras, pero puede ocupar medios peridomésticos y domésticos en ciertos lugares (PEREIRA *et al.* 1996). *T. costalimai* (VERANO & GALVAO 1958), a pesar de su parecido morfológico con *T. Rubrovaria*, se presenta genéticamente muy diferente (GARCIA & POWELL 1998).

— Subcomplejo guazu (*guazu*, *jurbergi*, *matogrossensis*, *oliveirai*) (complejo infestans, subgrupo Infestans, grupo Rubrofasciata). En Argentina, Brasil y Uruguay, se encuentra *T. guazu* LENT & WYGODZINSKY (1979) en medio doméstico. Exclusivamente en Brasil se encuentra *T. jurbergi* que fue descrita a partir de colecciones domiciliarias (CARCAVALLO *et al.* 1998b), y aparentemente es morfológicamente cercana a *T. guazu* y de la misma región. También en Brasil se encuentran *T. matogrossensis* LEITE & BARBOSA 1953 y *T. oliveirai* (NEIVA, PINTO & LENT 1939), ambas silvestres. En base a comparaciones isoenzimáticas, *T. williami*, así como *T. wygodzinskyi*, ambos de clasificación muy incierta, podrían pertenecer a este subcomplejo guazu (Noireau, com. pers.).

3.3.5.8.2.1.2. Complejo circummaculata, 2 especies (subgrupo Infestans, grupo Rubrofasciata)

Este complejo se caracteriza morfológicamente por un tercer segmento del rostro particularmente largo, en relación al segundo segmento, y la parte terminal aplastada más que cilíndrica. Esta característica morfológica no sería observada más que en el adulto (LENT & WYGODZINSKY 1979). *T. circummaculata* (STAL 1859) se encuentra en la Argentina, Brasil y Uruguay, y *T. limai* DEL PONTE 1929 está limitada a Argentina encontrándose bajo piedras. *T. circummaculata* ha sido encontrada infectada con *T. cruzi*.

3.3.5.8.2.1.3. Complejo dispar, de 3 a 4 especies (subgrupo Infestans, grupo Rubrofasciata)

Este complejo se extiende desde el Perú (América del Sur) a Costa Rica (América Central): sería un complejo vicariante del complejo infestans. *T. dispar* LENT 1950 es la especie más extendida, reportada en Costa Rica y Panamá, Colombia y Ecuador, pero ausente del Perú. Es arborícola y se alimentaría de los monos (BARRETT 1991). *T. carrioni* LARROUSSE 1926 es encontrada en Perú y Ecuador entre los 1 000 y 2 600 metros de altitud, mientras que *T. venosa* (STAL 1872) es encontrada únicamente en Colombia (quizás también en Costa Rica, según BARRETT 1991) entre los 1 600 y 2 200 metros de altitud. La infección natural por *T. cruzi* ha sido señalada para *T. dispar* y *T. carrioni*. *T. nigromaculata* (STAL 1872), especie venezolana ocupando huecos de árboles en asociación con aves y *Didelphis* (BARRETT 1991), sería parte de este complejo.

3.3.5.8.2.2. Subgrupo Rubrofasciata (4 complejos, 27 especies)

3.3.5.8.2.2.1. Complejo rubrofasciata, 8 especies (subgrupo Rubrofasciata, grupo Rubrofasciata)

Este complejo está caracterizado morfológicamente por una microescultura particular, laberíntica, en la cara ventral del abdomen del adulto. Algunas especies

tienen una distribución geográfica más allá del Nuevo Mundo. El complejo comprende *T. rubrofasciata*, desde el norte de Brasil y las regiones portuarias del mundo pantropical, así como siete especies exclusivamente asiáticas: *T. amicitiae*, *T. bouvieri*, *T. cavernicola*, *T. leopoldi*, *T. migrans*, *T. pugasi* y *T. sinica*. Todas estas especies presentan proximidades morfológicas relativamente importantes. *T. rubrofasciata* se distingue por su asociación exclusiva a las casas de manera que es una especie «doméstica». Se pone aquí la palabra doméstica entre comillas puesto que *T. rubrofasciata* no busca la sangre del hombre: ella se alimenta de roedores más que del hombre. Sus focos silvestres son desconocidos: podrían estar en realidad en América del Norte, donde nuestro estudio morfométrico ubica el origen de esta especie (fig. 5).

3.3.5.8.2.2.2. Complejo phyllosoma, 12 especies (subgrupo Rubrofasciata, grupo Rubrofasciata)

Los miembros que pertenecen clásicamente a este complejo son encontrados al oeste de México (*T. phyllosoma*, *T. bassolsae*, *T. brailovskyi*, *T. dimidiata*, *T. hegneri*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. mexicana*, *T. pallidipennis* y *T. picturata*). Presentan un abdomen particularmente ancho con numerosas similitudes entre ellas. Algunas son interfértiles en laboratorio. Según LENT & WYGODZINSKY (1979), se trata de un grupo monofilético. Según otros autores, se tratarían de subespecies de *T. phyllosoma* (MAZZOTTI & OSORIO 1942), a la excepción de *T. dimidiata* que se destaca del complejo del punto de vista molecular (ver último párrafo, 6.7.) y geográfico. Se incluye en este complejo una especie silvestre encontrada exclusivamente en México: *T. bolivari* CARCAVALLO, MARTINEZ & PELAEZ 1987, así como otra especie encontrada en Guatemala y en Honduras: *T. ryckmani* ZELEDON & PONCE 1972.

T. dimidiata tiene una distribución geográfica que va más allá de México, y representa en importancia el tercer vector de la enfermedad de Chagas en América Latina: ocupa México, toda América Central y parte de la costa pacífica de América del Sur (Colombia, Ecuador, Perú). Los especímenes que colonizan las casas se ubican en el suelo, y pueden cubrirse de polvo para camuflarse (ZELEDON 1981), al igual que ninfas de *T. mazzotti* que también desarrolla colonias domiciliarias (BARRETT 1991).

En realidad, por lo menos cinco de las especies de este complejo se consideran como vectores de la enfermedad de Chagas: *T. dimidiata*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis*, *T. longipennis*, *T. phyllosoma*. Todas son capaces de colonizar el domicilio y de transmitir *T. cruzi* al hombre.

Estudios moleculares recientes sugieren que *T. dimidiata* (MARCILLA *et al.* 2001) y *T. pallidipennis* (Kecia, com. pers.) podrían contener más de una sola especie, y representarían complejos.

3.3.5.8.2.2.3. Complejo spinolai, 4 especies (subgrupo Rubrofasciata, grupo Rubrofasciata)

Clásicamente comprende tres especies de regiones áridas y semiáridas del sur de América del Sur, susceptibles de encontrarse ocasionalmente en el medio peridoméstico: dos especies en Argentina, *T. breyeri* DEL PONTE 1929 y *T. eratyrsiformis* DEL PONTE 1929 y una en Chile, *T. spinolai* PORTER 1934. Esta última es la única especie de Triatominae donde los machos pueden ser ápteros (en realidad micrópteros). Ciertas particularidades, como el dimorfismo sexual en la estructura del conexivo, la ausencia de la placa basal en los genitales masculinos, etc., han conducido a ciertos taxonomistas a elevar a esta especie al rango de nuevo género, en realidad un género revalidado: *Mepraia* MAZZA *et al.* 1940. Esta nueva clasificación que no goza de la total adhesión de los especialistas, deberá ser completada con el estudio de las otras especies asociadas al complejo: *T. breyeri* y *T. eratyrsiformis*. Después de la revalidación del género *Mepraia*, se describió en este género una segunda especie, también chilena: *M. gajardoi* FRIAS *et al.* 1998.

3.3.5.8.2.2.4. Complejo flavida, 3 especies (subgrupo Rubrofasciata, grupo Rubrofasciata)

Este complejo se encuentra en las islas del Caribe. Las especies presentan un importante polimorfismo morfológico pero se distinguen de otros complejos por dos proyecciones situadas en el escutelo. Dos especies son encontradas en Cuba: *T. bruneri* (USINGER 1944) y *T. flavida* NEIVA 1911, esta última señalada en medio doméstico. Son especies encontradas en cuevas, alimentándose de pequeños vertebrados, pero su comportamiento demuestra agresividad hacia el hombre (BARRETT 1991). Una tercera especie, silvestre, está situada en Jamaica: *T. obscura* (MALDONADO & FARR 1962). Esta especie ha sido encontrada alimentándose del hombre (BARRETT 1991).

3.3.5.8.3. Especies no clasificadas — nuevas especies

Seis de estas especies parecen pertenecer al subgrupo *Infestans*, pero son difícilmente atribuibles a uno de sus complejos o subcomplejos. Estas son especies limitadas al territorio brasileiro. *T. lenti* SHERLOCK & SERAFIM (1967) y *T. vitticeps* (STAL 1859) son silvestres, pero muestran una tendencia adaptativa al medio peridoméstico, incluso al doméstico. Las otras cuatro especies son exclusivamente silvestres: *T. deanei* GALVAO, SOUZA & LIMA 1967, *T. tibiamaculata* (PINTO 1926), *T. williamsi* GALVAO, SOUZA & LIMA (1965) y *T. wygodzinskyi* LENT (1951b).

Según BARRETT (1991), *T. deanei* podría representar un híbrido entre *T. williamsi* y *T. infestans*.

Según Noireau (com. pers.), *T. williami* y *T. wygodzinskyi* muestran perfiles isoenzimáticos comparables al subcomplejo guazu.

T. gomeznunezi MARTINEZ, CARCAVALLO & JURBERG (1994) es una especie mexicana conocida solamente por su holotipo.

Las otras tres especies de México y de los Estados Unidos no corresponden a ningún esquema satisfactorio de clasificación: *T. gerstaeckeri* (STAL 1859), *T. recurva* (STAL 1868), clasificados por LENT & WYGODZINSKY (1979) dentro del «complejo recurva», y *T. rubida* (UHLER 1894).

3.3.6. Análisis morfométrico del género *Triatoma* LAPORTE 1832

3.3.6.1. Muestras utilizadas

Tabla 3

Género *Triatoma*. Especies y tamaño de las muestras (entre paréntesis el Número).

| Grupos | Subgrupos | Complejos | Subcomplejos | Especies | N |
|---------------------|---------------------|---|--|---------------------|----|
| Protracta (18) | | protracta (5) lecticularia (13) | | <i>barberi</i> | 5 |
| | | | | <i>sanguisuga</i> | 13 |
| Rubrofasciata (237) | Infestans (133) | dispar (11) | | <i>carrioni</i> | 1 |
| | | | | <i>dispar</i> | 2 |
| | | | | <i>venosa</i> | 8 |
| | | infestans (122) | brasiliensis (53) infestans (36) rubrovaria (33) | <i>brasiliensis</i> | 53 |
| | | | | <i>infestans</i> | 36 |
| | Rubrofasciata (104) | flavida (20) phyllosoma (36) rubrofasciata (48) | <i>rubrovaria</i> | 29 | |
| | | | <i>costalimai</i> | 4 | |
| | | | <i>flavida</i> | 20 | |
| | | | <i>dimidiata</i> | 36 | |
| | | | <i>migrans</i> | 18 | |
| | | <i>rubrofasciata</i> | 30 | | |

3.3.6.2. Análisis discriminante del género *Triatoma* sobre las medidas OE, AO, AT y R2 transformadas en logaritmos

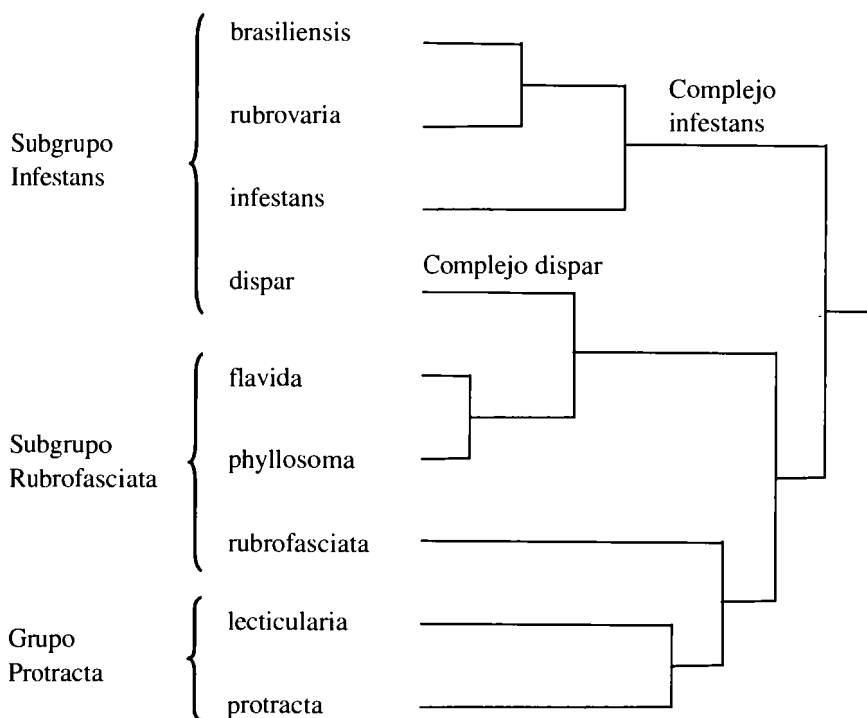


Fig. 4. — Género *Triatoma*. Análisis discriminante sobre las medidas OE, AO, AT y R2 transformadas en logaritmos; árbol UPGMA sobre las distancias de Mahalanobis.

3.3.6.3. Comentarios sobre el estudio morfométrico del género *Triatoma*

El análisis morfométrico trata sobre un total de siete complejos de un género que tiene nueve. Los dos grupos, Protracta y Rubrofasciata, y los dos subgrupos, Infestans y Rubrofasciata, fueron incluidos (tabla 3). Solamente cuatro medidas de la cabeza fueron examinadas sobre un total de 255 especímenes: el espacio externo entre los ojos (OE), el espacio anteocular (AO), el largo del tubérculo antenífero (AT) y el segundo segmento del rostro (R2) (fig. 1).

La clasificación obtenida en base a las distancias de Mahalanobis (fig. 4) subdivide al género *Triatoma* en tres grupos; el primero comprende solamente el complejo infestans (subgrupo Infestans), representado aquí por tres subcomplejos: infestans, brasiliensis y rubrovaria. El segundo es mezcla de dos subgrupos del grupo Rubrofasciata (*flavida* y *phyllosoma*), el tercero y último es mezcla de los

dos grandes grupos del género *Triatoma*: Protracta (complejos protracta y lecticularia) y Rubrofasciata (complejo rubrofasciata).

Así pues el grupo Protracta es reconocido, compuesto de *T. barberi* y *T. sanguisuga* (son dos complejos diferentes) pero están asociados al complejo rubrofasciata (*T. rubrofasciata* y *T. migrans*) que pertenecerían a otro grupo del género *Triatoma*, sugiriendo quizás un parentesco entre las especies asiáticas y las especies de América del Norte. Este parentesco ha sido sugerido también en base a un análisis cromosómico (semejanza de características cromosómicas entre *T. barberi* y *T. rubrofasciata*) (Panzeria *et al.*, datos no publicados).

En el grupo Rubrofasciata el ordenamiento de los dos subgrupos (Infestans y Rubrofasciata) no es muy respetado: uno de los complejos del subgrupo Infestans, el complejo dispar, está asociado con el subgrupo Rubrofasciata (los complejos phyllosoma y flavida). Un análisis más detallado (no presentado aquí) muestra que esta asociación se debe sobre todo a *T. dispar* que difiere mucho de la pareja *T. carrioni* y *T. venosa*. Es interesante comprobar la proximidad entre *T. flavida*, especie cubana, y *T. dimidiata*, especie continental de gran distribución geográfica, esto sugiere una primera hipótesis sobre el origen de las especies insulares caribeñas.

Los tres subcomplejos, brasiliensis, rubrovaria e infestans, fueron confirmados en su pertenencia a un solo complejo.

Este análisis preliminar muestra el interés que podrían tener los estudios filogenéticos futuros basados en la biología molecular para comprender la historia evolutiva de los miembros del género *Triatoma*.

3.3.7. Análisis morfométrico de la tribu Triatomini

3.3.7.1. Muestras utilizadas

Tabla 4

Tribu Triatomini. Especies y tamaño de la muestra (N).

| Géneros | N | Especies | N |
|-----------------------|-----|-------------------------|----|
| <i>Triatoma</i> | 255 | ver tabla 3 | |
| <i>Dipetalogaster</i> | 14 | <i>maxima</i> | 14 |
| <i>Linshcosteus</i> | 16 | <i>kali</i> | 1 |
| | | <i>carnifex</i> | 1 |
| | | <i>chota</i> | 1 |
| | | <i>confusus</i> | 5 |
| | | <i>costalis</i> | 8 |
| <i>Mepraia</i> | 11 | <i>eratyrusiformis</i> | 7 |
| | | <i>spinolai</i> | 4 |
| <i>Panstrongylus</i> | 74 | <i>geniculatus</i> | 16 |
| | | <i>megistus</i> | 9 |
| | | <i>rufotuberculatus</i> | 49 |
| <i>Paratriatoma</i> | 10 | <i>hirsuta</i> | 10 |

3.3.7.2. Análisis de la tribu Triatomini sobre las medidas OE, AO, AT y R2 transformadas en logaritmos

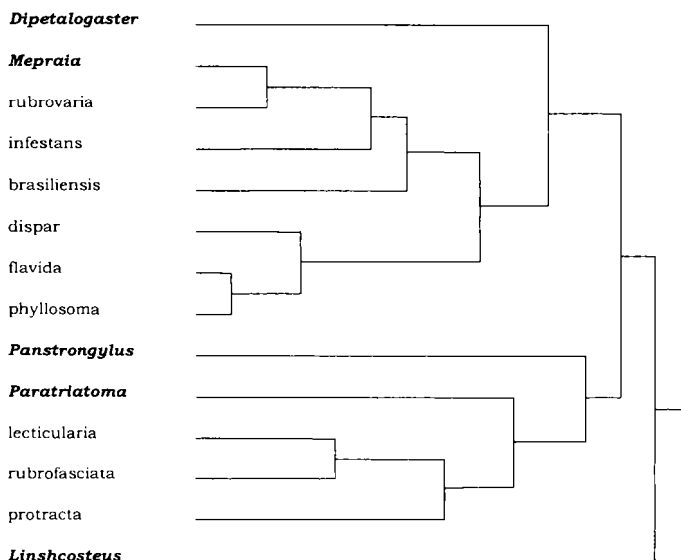


Fig. 5. — Tribu Triatomini. Análisis discriminante sobre las medidas OE, AO, AT y R2 transformadas en logaritmos; árbol UPGMA sobre las distancias de Mahalanobis.

3.3.7.3. Comentarios sobre el estudio morfométrico de la tribu Triatomini

Las medidas utilizadas son las mismas que nos permitieron el estudio del género *Triatoma*. La técnica de análisis es idéntica. Todos los géneros son presentados a excepción de *Hermanlenticia* (fig. 5).

Linshcosteus es el género más externo. Su aislamiento va de acuerdo con su situación en otro continente, con las excepciones morfológicas que presenta en relación con los Triatominae en general, y podría sugerir un rango taxonómico más elevado.

El género *Mepraia* no se distingue del género *Triatoma*. Este último muestra siempre las tres subdivisiones ya comentadas del árbol del género *Triatoma*. Nótese la posición de *T. rubrofasciata* con las especies norteamericanas de *Triatoma*.

Conforme a su situación geográfica, el género *Paratriatoma* está reagrupado con los miembros mexicanos y norteamericanos del género *Triatoma* (grupo Protracta). Hacemos notar que *P. hirsuta*, única especie de este género, está asociada con ratas como todos los demás miembros del grupo Protracta.

Los géneros *Dipetalogaster* y *Panstrongylus* están netamente separados y relativamente externos en relación a las subdivisiones principales del género *Triatoma*.

3.3.8. Análisis morfométrico de la subfamilia Triatominae

3.3.8.1. Muestras utilizadas

Tabla 5
Subfamilia Triatominae. Especies y tamaño de las muestras (N)

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

3.3.8.2. Análisis discriminante sobre las medidas OE, AO, PO, DE, AC, R1 y R2 transformadas en logaritmos

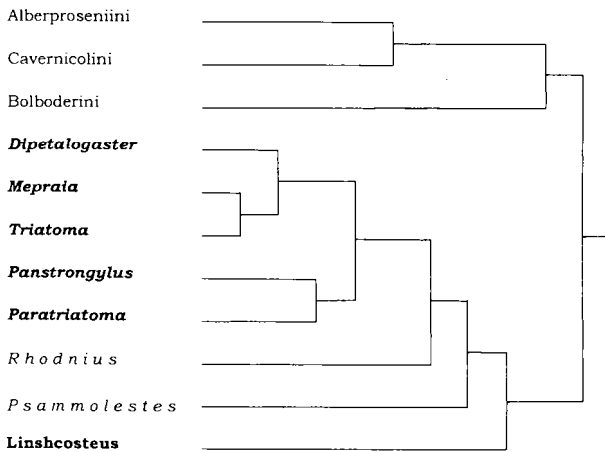


Fig. 6. — Subfamilia Triatominae. Análisis discriminante sobre las medidas OE, AO, PO, DE, AC, R1 y R2 transformadas en logaritmos; árbol UPGMA sobre las distancias de Mahalanobis.

3.3.8.3. Comentarios sobre el estudio morfométrico de la subfamilia Triatominae

La técnica de análisis no cambió pero más caracteres fueron utilizados. Se utilizaron el espacio externo entre los ojos (OE), el espacio anteocular (AO), el espacio postocular (PO), el diámetro externo del ojo (DE), el anteclipseo (AC), el primer (R1) y el segundo segmento del rostro (R2) (fig. 1).

Dos grandes subdivisiones aparecieron (fig. 6), separando a un costado las especies más pequeñas de la subfamilia (tribus Alberproseniini, Bolboderini y Cavernicilini) de las especies más grandes (Triatomini y Rhodniini). En lo que se ve, el análisis quizás está bajo la influencia dominante del tamaño. Sin embargo, esta subdivisión parece satisfactoria a la vista de las numerosas particularidades morfológicas que singularizan a las tribus Alberproseniini, Bolboderini y Cavernicilini.

La posición externa de *Linshcosteus* es más visible aquí, se presenta como otra tribu separada de los Triatomini por los Rhodniini.

La tribu Rhodniini está compuesta por los géneros *Rhodnius* y *Psammolestes*. Las tres especies de *Psammolestes* se encuentran aquí representadas. Para el género *Rhodnius*, nosotros utilizamos especies representativas de los tres grupos observados por la electroforesis de isoenzimas (CHAVEZ *et al.* 1999, DUJARDIN *et al.* 1999a). A pesar de los argumentos cada vez más numerosos en favor de la monofilia de la tribu Rhodniini, los géneros *Psammolestes* y *Rhodnius*, si bien son cercanos en el árbol, no constituyen un grupo bien definido.

Observamos de nuevo la proximidad particular del género *Mepraia* con el género *Triatoma*.

En fin observamos que sobre la base de la morfometría de la cabeza, *Dipetalogaster* es más próximo al género *Triatoma* que lo son *Panstrongylus* o *Paratriatoma*, estos últimos curiosamente agrupados a pesar de sus grandes diferencias morfológicas.

3.3.9. El origen geográfico de los Triatominae

Los árboles trazados por la variación métrica de los caracteres de la cabeza pueden ayudarnos a discutir la pregunta acerca del origen geográfico de los Triatominae así como de su carácter mono o polifilético. Sobre las 129 especies aquí listadas de Triatominae, 117 son encontradas en el Nuevo Mundo, desde la región de los grandes lagos en los Estados Unidos hasta la Patagonia (al sur de la Argentina).

Una sola especie es pantropical, *Triatoma rubrofasciata*, invariablemente asociada con ratas en medio domésticos y señalada en regiones portuarias. Su distribución actual podría explicarse por su asociación a las ratas y la asociación de estas ratas a los barcos. De esta manera el transporte marítimo sería el responsable de la dispersión pasiva de esta especie, probablemente después del siglo XVII (SCHOFIELD 1988). En las Indias, esta especie puede ser encontrada a lo largo de

los puertos, pero en condiciones domésticas (J. Patterson, com. pers.). La región asiática se ha designado como el posible origen geográfico de *T. rubrofasciata* (RYCKMAN & ARCHBOLD 1981), la cual contiene por otra parte otras especies del género *Triatoma* y cinco especies de un género endémico (*Linshcosteus*) confinado al subcontinente hindú (recientemente son seis especies en este género). Al contrario de todas estas especies, *T. rubrofasciata* es igualmente encontrada en el Nuevo Mundo, en las tierras interiores del noreste del Brasil. Así que para *T. rubrofasciata*, un origen neotropical también es una hipótesis defendible.

La distribución de los Triatominae aparece pues problemática. En efecto, la gran mayoría de las especies (> 90%) son neotropicales, y mientras que ninguna especie (excepto *T. rubrofasciata*) es encontrada en Africa, por lo menos 12 especies se encuentran en Asia. ¿Como explicar esta distribución?

Se acepta como evidencia que el origen geográfico de los Triatominae es el Nuevo Mundo. Pero en tal caso las especies de Asia serían la consecuencia de una invasión a partir de representantes del Nuevo Mundo, o por el contrario ¿serían ellas nacidas en Asia?

Si se admite que los Triatominae forman un grupo monofilético (LENT & WYGODZINSKY 1979), se podría elegir la primera explicación: las especies de Asia serían pues la consecuencia de una invasión a partir de representantes del Nuevo Mundo. Según SCHOFIELD (1988), esta explicación es sin embargo poco creíble debido a las numerosas diferencias morfológicas observadas entre los *Linshcosteus* y el resto de los Triatominae: ausencia de surco estridulatorio, rostro bastante corto y cuerpo muy aplastado. El árbol obtenido a través de un estudio morfométrico simple resalta estas diferencias (fig. 6), y los *Linshcosteus* podrían explicarse mejor como un grupo endémico derivado de un depredador local.

La cuestión de la posible polifilia de los Triatominae no está resuelta hoy día. Una demostración sería posible rechazando la hipótesis alterna de la monofilia, sobre la base de un árbol filogenético de los Triatominae. Insistimos sobre el carácter filogenético del árbol: los árboles métricos (figs. 4, 5, 6) no son árboles filogenéticos y no se pueden utilizar en esta argumentación. En un árbol filogenético, la presencia de un depredador «dentro» de los Triatominae, clasificado con los Triatominae, no «a fuera», permitiría rechazar la hipótesis de la monofilia, y hasta hoy día no tenemos este árbol (ver capítulo 6 sobre la biología molecular). Sin embargo, consideramos la polifilia como una hipótesis muy aceptable, quizás más coherente que la hipótesis alterna.

Así pues, dentro de la discusión sobre el origen geográfico de los Triatominae, SCHOFIELD (1988) propone distinguir dos géneros: los *Linshcosteus* habrían nacido en Asia, mientras que las especies de *Triatoma* sí provendrían de un ancestro «desembarcado» desde el Nuevo Mundo: *T. rubrofasciata*.

Pero la versión del origen neotropical de los *Triatoma* asiáticos deja un problema sin resolver porque *T. rubrofasciata* probablemente no habría comenzado sus migraciones antes del periodo marítimo del siglo XVII (SCHOFIELD 1988). ¿Como siete especies pudieron surgir de ella en tan poco tiempo? Dos

argumentos pueden tratar de responder a esta pregunta, uno taxonómico y otro genético:

- Argumento taxonómico: las especies asiáticas de *Triatoma* fueron descritas sobre la base de la morfología de un número reducido de especímenes, esto disminuye la confianza que se puede atribuir a su status taxonómico, y todas tienen una fuerte proximidad con *T. rubrofasciata*. *T. Amicitae*, conocido por un solo ejemplar de Sri Lanka, *T. Pugasi*, una especie rara de Java, *T. sinica* en China, *T. cavernicola* en Malasia, *T. leopoldi* en Australia e Indonesia y *T. Migrans*, la especie más difundida (India, Malasia, Indonesia), son clasificadas por LENT & WYGODZINSKY (1979) en el grupo Rubrofasciata. Un estudio morfométrico confirma este reagrupamiento (GORLA *et al.* 1997).
- Argumento genético: está demostrado a partir de la electroforesis de isoenzimas que ciertas especies, aunque morfológicamente bien diferenciadas como *T. platensis* (arborícola) y *T. infestans* (saxícola), pueden estar genéticamente muy cercanas (PEREIRA *et al.* 1996), proximidad demostrada también, en el caso de estas dos especies, por el examen de los cromosomas (PANZERA *et al.* 1995) y por una perfecta fertilidad (USINGER *et al.* 1966). PEREIRA *et al.* (1996) concluyen, como USINGER *et al.* (1966) treinta años antes, que la morfología de los Triatominae puede variar en respuesta a sus diferentes hábitos antes que las barreras genéticas se instalen. Esta plasticidad morfológica podría explicar la existencia de formas de *Triatoma* bastante diferentes por lo cual se les ha dado nombres de especies distintas (DUJARDIN *et al.* 1999b), como *T. infestans* y *T. melanosoma*. Este podría ser el caso de las especies asiáticas de *Triatoma*.

Por tanto si *T. rubrofasciata* se sembró en Asia partiendo del Nuevo Mundo, ¿de donde partió? Sobre la base de la distribución geográfica actualmente conocida, se debería designar a Brasil como sitio de origen. Porque solamente en Brasil se la conoce como especie distribuida en el interior del país, no solamente en las zonas portuarias. Pero en Brasil *T. rubrofasciata* es una especie doméstica y sus focos silvestres son desconocidos. Si bien es una especie doméstica particular, porque se alimenta preferentemente sobre ratas, como otras especies domésticas conocidas (*T. infestans*, *T. dimidiata*, *R. prolixus*), ella podría tener un origen geográfico sin relación con su distribución actual (ver capítulo 5, párrafo 5.4.3.). Sus orígenes reales deberían ser reexaminados a la vista de sus relaciones métricas (figs. 4 y 5) y cromosómicas (Panzera *et al.*, datos no publicados) con las especies del grupo Protracta (América del Norte).

3.4. LISTA ALFABETICA DE LOS TRIATOMINAE

Distribución y lista de los Triatominae: sinopsis

Tc — infección natural por *Trypanosoma cruzi* señalada

S — poblaciones silvestres conocidas

- L — atracción por la luz
- P — poblaciones peridomésticas conocidas
- D — poblaciones señaladas dentro del domicilio

Tribu **ALBERPROSENIINI** MARTINEZ & CARCAVALLO 1977

Género **ALBERPROSENI** MARTINEZ & CARCAVALLO 1977

A. *goyovargasi* MARTINEZ & CARCAVALLO 1977

Tipo: Colección Carcavallo, FIOCRUZ, Rio de Janeiro
Localidad tipo: Municipalidad de Farias, Zulia, Venezuela
Distribución: NE Venezuela
Biología: (S, bosque, en troncos de árboles)

A. *malheiroi* SERRA, ATZINGEN & SERRA 1980

Tipo: Facultad de Salud Pública, São Paulo
Localidad tipo: Municipio de Jacundá (Rio Avancado de la USP), Pará, Brasil
Distribución: Brasil (Pará)
Biología: (S, bosque, palmeras, nidos de aves)

Tribu **BOLBODERINI** USINGER 1944

Género **BELMINUS** STAL 1859

Sinónimo: *Marlianus* DISTANT 1902

B. *costaricensis* HERRER, LENT & WYGODZINSKY 1954

Tipo: Museo Nacional de Historia Natural, Instituto Smithsonian, Washington DC
Localidad tipo: Esparta, Costa Rica (sobre perezosos)
Sinónimos:

Triatoma rugulosa NEIVA 1913

Belminus rugolusus PICADO 1913

Belminus rugulosus USINGER 1944

Distribución: Costa Rica, México (Veracruz)
Biología: (S, perezosos, nidos de abejas, termiteros)

B. *herrerii* LENT & WYGODZINSKY 1979

Tipo: Museo Americano de Historia Natural, Nueva York
Localidad tipo: Sasardí, Panamá
Distribución: Panamá
Biología: (S, selva tropical, sobre copas de árboles)

B. *laportei* LENT, JURBERG & CARVALLO 1995

Holotipo M, alotipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro
Paratipos MF: Museo Goeldi, Belém, Brasil
Sinónimo: *B. herrerii* (parte)

Localidad tipo: Utinga, Belém, Pará, Brasil
Distribución: Brasil (Pará, Amazonas)
Biología: (S, selva tropical, sobre copas de árboles, palmeras)

B. peruvianus HERRER, LENT & WYGODZINSKY 1954

Tipo: Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina
Paratipo M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro
Localidad tipo: Valle del alto Marañón, Perú
Distribución: Perú
Biología: (S, Marsupiales P, D (techo de paja))

B. pittieri OSUNA & AYALA 1993

Holotipo F: Museo del Instituto de Zoología Agrícola (MIZA), Venezuela
Localidad tipo: Rancho Grande, Aragua, Venezuela
Distribución: Venezuela
Biología: (S)

B. rugulosus STAL 1859. Colombia, Venezuela. (S)

Tipo: Museo Zoologisches, Berlín
Localidad tipo: Colombia (detalles no disponibles)
Sinónimos:

Conorhinus diminutus WALKER 1873

Marlianus diminutus DISTANT 1902

(tipo: Museo de Historia Natural, Londres)

Distribución: Colombia, Venezuela
Biología: (S, selva tropical, perezosos)

Género **BOLBODERA** VALDES 1910

B. scabrosa VALDES 1910

Tipo: Museo Gandlach, La Habana, Cuba
Localidad tipo: Cuba (detalles no disponibles)
Sinónimos:

Bolbadea leabrusa VALDES 1910

Callo Triatominae cubana USINGER 1939

(tipo: Museo Americano de Historia Natural, Nueva York)

Distribución: Cuba
Biología: (S, sobre árboles caídos, nidos de roedores)

Género **MICROTRIATOMA** PROSEN & MARTINEZ 1952

M. borbai LENT & WYGODZINSKY 1979

Holotipo M, paratipos MM: FIOCRUZ, Rio de Janeiro
Localidad tipo: Curitiba, Paraná, Brasil
Distribución: Brasil (Paraná)
Biología: (S, roedores, marsupiales, bromeliáceas) Tc

M. trinidadensis (LENT 1951)

Holotipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Arina, Trinidad

Sinónimos:

Bolbodera trinidadensis LENT 1951

Microtriatoma mansosotoi PROSEN & MARTINEZ 1952

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

Distribución: Bolivia, Brasil (Mato Grosso, Pará, Amazonas), Colombia, Panamá, Perú, Surinam, Trinidad, Venezuela

Biología: (S, P, L)

(Nota: *M. pratai* SHERLOCK & GUITTON 1982, es un sinónimo de un redúvido predador *Aradomorpha championi* LENT & WYGODZINSKY 1945)

Género **PARABELMINUS** LENT 1943

P. carioca LENT 1943

Holotipo M, alotipo F, paratipos MM: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Barrio de Santa Tereza, Rio de Janeiro, Brasil

Distribución: Brasil (Rio de Janeiro)

Biología: (S, palmeras) **Tc**

P. yurupucu LENT & WYGODZINSKY 1973

Holotipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Fazenda Velha, São Felipe, Bahia, Brasil

Distribución: Brasil (Bahia)

Biología: (S, bromeliáceas)

Tribu **CAVERNICOLINI** USINGER 1944

Género **CAVERNICOLA** BARBER 1937

C. lenti BARRETT & ARIAS 1985

Holotipo M, alotipo F, paratipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Balbina dam (Rio Uatumá), Amazonas, Brasil

Distribución: Brasil (Amazonas)

Biología: (S, bosque, sobre árboles, quirópteros) **Tc**

C. pilosus BARBER 1937

Tipo: Museo Nacional de Historia Natural, Instituto Smithsonian, Washington DC

Localidad tipo: Chilibrillo cuevas, Panamá

Sinónimo: *C. pilosa* Barber

Distribución: Brasil (Bahia, Espirito Santo, Mato Grosso, Pará), Colombia, Ecuador,

Panamá, Venezuela

Biología: (S, quirópteros, roedores)

Género **TORREALBAIA** CARCAVALLO *et al.* 1998a

T. martínez CARCAVALLO *et al.* 1998a

Tipo: Colección Carcavallo, FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Chabasquén, Municipalidad de Suero, Portuguesa, Venezuela

Distribución: Venezuela

Biología: S

Tribu **RHODNIINI** PINTO 1926

Género **PSAMMOLESTES** BERGROTH 1911

P. arthuri (PINTO 1926)

Holotipo F, alotipo M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Venezuela (detalles no disponibles)

Sinónimos:

EuTriatominae arthuri PINTO 1926

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

Distribución: Colombia, Venezuela

Biología: (S, Furnariidae, Dendrocolaptidae) Tc

P. coreodes BERGROTH 1911

Tipo: Museo Universitatis Zoologiska, Helsinki

Localidad tipo:

Distribución: Argentina (Catamarca, Chaco, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Formosa,

Jujuy, La Rioja, Salta, Santa Fe, Santiago del Estero, Tucumán), Bolivia, Paraguay

Biología: (S, Furnariidae, ocasionalmente periquitos)

P. tertius LENT & JURBERG 1965

Holotipo M, alotipo F, paratipos: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Carmo de Rio Claro, Minas Gerais, Brasil

Sinónimo: *P. coreodes* COSTA LIMA 1934

Distribución: Brasil (Bahia, Ceará, Goias, Mato Grosso)

Biología: (S, Furnariidae, marsupial, palmeras) Tc

Género **RHODNIUS** STAL 1859

R. brethesi Matta 1919

Tipo: desconocido

Localidad tipo: Amazonas, Brasil

Distribución: Brasil (Amazonas, Pará), Colombia, Venezuela

Biología: (S, palmera *Leopoldina piassaba*) Tc

R. *dalessandroi* CARCAVALLO & BARRETO 1976

Holotipo M, alotipo F, paratipos: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Hacienda Guarapito, Barbasal, El Merey, San Martín, Prov. Meta,

Colombia

Distribución: Colombia

Biología: (S, palmeras)

R. *domesticus* NEIVA & PINTO 1923

Holotipo F, paratipos MM: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Angra dos Reis, Rio de Janeiro, Brasil

Distribución: Brasil (Bahia, Espirito Santo, Rio de Janeiro, Paraná, Santa Catarina, São Paulo)

Biología: (S, bromeliáceas) Tc

R. *ecuadoriensis* LENT & LEON 1958

Holotipo M, alotipo F, paratipos MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: La Toma, Valle de Catamayo, Prov. de Loja, Ecuador

Sinónimo: *R. pallescens* CORNEJO 1958 (no Barber)

Distribución: S. Colombia, Ecuador, N. Perú

Biología: (S palmeras, P, D) Tc

R. *nasutus* STAL 1859

Tipo: Museo Zoologisches, Berlín

Localidad tipo: Rio Grande do Norte, Brasil

Sinónimo:

R. brumpti PINTO 1925 (holotipo M, paratipos MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

Distribución: Brasil (Ceará, Piauí, Rio Grande do Norte)

Biología: (S palmeras, nidos de aves, P, D) Tc

R. *neglectus* LENT 1954

Holotipo M, alotipo F, paratipos MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Hacienda «Aguas Limpas», Uberaba, Minas Gerais, Brasil

Distribución: Brasil (Bahia, DF, Goias, Mato Grosso, Minas Gerais, Paraná, São Paulo)

Biología: (S palmeras, nidos de aves, P, D) Tc

R. *neivai* LENT 1953

Holotipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Camacaro, C. Parajara, Estación Lara, Venezuela

Distribución: Colombia, Venezuela

Biología: (S, ocasionalmente P, D)

R. *pallescens* BARBER 1932

Tipo: Museo Nacional de Historia Natural, Instituto Smithsonian, Washington DC

Localidad tipo: Panamá (La Chorrera, Río Trinidad, Cabima)

Sinónimo:

R. dunnii PINTO 1932 (holotipo F, paratipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

Distribución: Colombia, Panamá

Biología: (S, palmeras, nidos de pequeños mamíferos, nidos de aves, P, D)

Tc Vector

principal en Panamá

R. paraensis SHERLOCK, GUITTON & MILES 1977

Holotipo M, alotipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Utinga, Belém, Pará, Brasil

Sinónimo:

R. domesticus MILES 1976 (no Neiva & Pinto)

Distribución: Brasil (Pará)

Biología: (S, nido de *Echymys* en plataformas) **Tc**

R. pictipes STAL 1872

Tipo: Naturhistoriska Riksmuseet, Estocolmo

Localidad tipo: Amazonas, Brasil

Sinónimos:

Conorhinus limosus WALKER 1873 (parte)

(tipo: Museo de Historia Natural, Londres)

Rhodnius amazonicus ALMEIDA, SANTOS & SPOSINA 1973

(tipo: INPA, Manaus, Brasil)

Distribución: Bolivia, Brasil (Amazonas, Goias, Mato Grosso, Pará), Colombia, Ecuador, Guyana francesa, Guyana, Perú, Surinam, Trinidad, Venezuela

Biología: (S, palmeras, bromeliáceas, nidos de aves y de pequeños mamíferos, L) **Tc**

R. prolíxus STAL 1859

Tipo: Museo Zoologisches, Berlín

Localidad tipo: La Guayra, Venezuela

Sinónimo:

Conorhinus limosus WALKER 1873 (parte)

(tipo: Museo de Historia Natural, Londres)

Distribución: Colombia, México, Guatemala, Honduras, Nicaragua, El Salvador, Venezuela

Biología: (S, P, D) **Tc**

R. robustus LARROUSSE 1927

Tipo: Facultad de Medicina, París

Localidad tipo: No están consignadas en la descripción original. Dos especímenes están documentados, uno de Cayena, el otro de «Bouche de Tefé»

Distribución: Brasil (Amazonas, Pará), Colombia, Ecuador, Guyana francesa, Perú, Venezuela

Biología: (S, palmeras, bromeliáceas) **Tc**

R. stali LENT, JURBERG & GALVAO 1993

Holotipo M, alotipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Salobra, Mato Grosso, Brasil

Sinónimo:

R. pictipes STAL 1872 (parte)

Distribución: Bolivia, Brasil (Mato Grosso)

Biología: hábitat silvestre desconocido (P, D) Tc

Nota: *R. jacundaensis* SERRA *et al.* 1980 está declarado *nomen nudem* según el Artículo 9 del *International Code of Zoological Nomenclature* (cf. CARCAVALLO *et al.* 1998a)

Tribu **TRIATOMINI** JEANNEL 1919

Género **DIPETALOGASTER** USINGER 1939

D. maxima (UHLER 1894)

Tipo: Museo Nacional de Historia Natural, Instituto Smithsonian, Washington DC

Localidad tipo: Baja California, México

Sinónimos:

Conorhinus maximus UHLER 1894

Triatoma maxima NEIVA 1914

EuTriatominae maxima PINTO 1931

Dipetalogaster maximus USINGER 1939, LENT & WYGODZINSKY 1979

Distribución: México (Baja California)

Biología: (S, piedras, ocasionalmente D) Tc

Género **ERATYRUS** STAL 1859

E. cuspidatus STAL 1859

Tipo: Museo Zoologisches, Berlín

Localidad tipo: Colombia

Distribución: Colombia, Ecuador, Guatemala, Panamá, Venezuela

Biología: (S, L, ocasionalmente encontrado en las casas) Tc

E. mucronatus STAL 1859

Tipo: Museo Zoologisches, Berlín

Localidad tipo:

Distribución: Bolivia, Brasil (Amazonas, Mato Grosso, Pará), Colombia, Guyana francesa,

Guyana, Perú, Surinam, Trinidad, Venezuela

Biología: (S, L, ocasionalmente encontrado en las casas) Tc

Género **HERMANLENTIA** JURBERG & GALVAO 1997

H. matsunoi (FERNANDEZ-LOAYZA 1989)

Holotipo M, alotipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Corralón, Distrito Pias, Prov. Pataz, Dept. La Libertad, Perú

Distribución: Norte Perú

Biología: (S, madrigueras)

Género **LINSHCOSTEUS** DISTANT 1904

L. carnifex DISTANT 1904

Tipo: Museo de Historia Natural, Londres

Localidad tipo: India (detalles no disponibles)

Distribución: India

Biología: (S, bajo las piedras)

L. chota LENT & WYGODZINSKY 1979

Tipo: Museo de Historia Natural, Londres

Localidad tipo: Sud India

Distribución: Sur de India

Biología: (S, bajo las piedras)

L. confumus GHAURI 1976

Tipo: Museo de Historia Natural, Londres

Localidad tipo: Kodigehalli, Bangalore, India

Distribución: Sur de India (Mysore)

Biología: (S, bajo las piedras)

L. costalis GHAURI 1976

Tipo: Museo de Historia Natural, Londres

Paratipos MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Kodigehalli, Bangalore, India

Distribución: Sur de India (Mysore)

Biología: (S, bajo las piedras)

L. kali LENT & WYGODZINSKY 1979

Tipo: Museo Americano de Historia Natural, Nueva York

Paratipo M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Coimbatore, Madras, India

Distribución: Sur de India

Biología: (S, bajo las piedras)

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

M. gajardoi FRIAS *et al.* 1998

Holotipo F, paratipos MF: Instituto de Entomología, Universidad Metropolitana, Santiago de Chile.

Localidad tipo: Caleta Vitor, 65 km sur de Arica, Región I, Chile

Sinónimo: *T. spinolai* PORTER 1934 (parte)

Distribución: regiones costeras de Chile, latitud Norte 26°

Biología: como para *M. spinolai*

M. spinolai (PORTER 1934)

Holotipo M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Oriente de Vicuña, Prov. Coquimbo, Región IV, Chile

Sinónimos:

T. spinolai PORTER 1934

Triatoma chilena USINGER 1939 (tipo: se dice que se encuentra en el Museo Americano de Historia Natural de Nueva York, pero no ha sido hallado en este lugar)

Triatomaptera porteri NEIVA & LENT 1940 (holotipo M, alotipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

Mepraia spinolai MAZZA *et al.* 1940

Distribución: Chile (Regiones I a VI)

Biología: (S, bajo las piedras, P, ocasionalmente D) Tc

Género **PANSTRONGYLUS** BERG 1879

Sinónimos:

Conorhinus LAPORTE 1833 (parte)

Lamus STAL 1859 (no *Lamus* STAL 1854 [Pentatomidae])

Mestor KIRKALDY 1904

P. chinai (DEL PONTE 1929)

Holotipo M: Museo de Historia Natural, Londres

Localidad tipo: Organos (Norte de Lobitos), Perú

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

Distribución: Ecuador, Perú

Biología: (S, L, D) Tc

P. diasi PINTO & LENT 1946

Holotipo F, alotipo M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Itambacuri, Minas Gerais, Brasil

Distribución: Bolivia, Brasil (Bahia, Goiás, Minas Gerais, São Paulo)

Biología: (S, L)

P. geniculatus (LATREILLE 1811)

Tipo: desconocido

Localidad tipo: Guyana francesa

Sinónimos:

Reduvius geniculatus LATREILLE 1811

Conorhinus geniculatus WALKER 1873

Triatoma geniculata CHAGAS 1912

Conorrhinus lutulentes ERICHSON 1848 (tipo desconocido)

Conorhinus corticalis WALKER 1873 (tipo: Museo de Historia Natural, Londres)

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

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

Panstrongylus parageniculatus ORTIZ 1971 (tipo desconocido)

Distribución: Argentina (Chaco, Corrientes, Formosa, Misiones, Santa Fe, Santiago del Estero), Bolivia, Brasil (Acre, Amapá, Amazonas, Bahia, DF, Ceará, Espirito Santo, Goias, Maranhão, Mato Grosso, Minas Gerais, Pará, Paraná, Rio de Janeiro, Rondonia, São Paulo), Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guyana francesa, Guyana, Nicaragua, Surinam, Panamá, Paraguay, Perú, Trinidad, Uruguay, Venezuela

Biología: (S, gran diversidad de ecotopos, L, P y D en el norte del Brasil y al sur de Venezuela) **Tc**

P. guentheri BERG 1879

Tipo: Museo de La Plata, Argentina

Localidad tipo: Buenos Aires, Argentina

Sinónimos:

Panstrongylus güntneri BERG 1879

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

Triatoma seai DEL PONTE 1926 (tipo: desconocido)

Panstrongylus seai PINTO 1931

Distribución: Argentina (Buenos Aires, Catamarca, Chaco, Chubut, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Jujuy, La Pampa, La Rioja, Mendoza, Neuquén, Río Negro, Salta, San Juan, San Luis, Santa Fe, Santiago del Estero, Tucumán), Bolivia, Paraguay

Biología: (S, hábitats muy diversos, L) **Tc**

P. herreri WYGODZINSKY 1948

Tipo: Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina

Paratipo M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Perú

Distribución: Perú.

Biología: (S, P) **Tc**

P. howardi (NEIVA 1911)

Tipo: Museo Zoologisches, Berlín

Localidad tipo: desconocido (en su origen atribuido al Africa)

Sinónimo: *T. howardi* NEIVA 1911

Distribución: Ecuador

Biología: (hábitats S desconocidos, raro, colectado en medios domésticos o peridomésticos en las regiones bajas del Ecuador) **Tc**

P. humeralis (USINGER 1939)

Holotipo M: Museo Americano de Historia Natural, Nueva York

Alotipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Isla Barro Colorado, Panamá

Distribución: Panamá

Biología: (S, L) **Tc**

P. lenti GALVAO & PALMA 1968

Holotipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro
Localidad tipo: Goiania, Brasil
Distribución: Brasil (Goias y/o Minas Gerais)
Biología: especie rara, biología desconocida

P. lignarius (WALKER 1873)

Holotipo M: Museo de Historia Natural, Londres
Localidad tipo: Guyana
Sinónimo: *T. lignarius* WALKER 1873
Distribución: Brasil (Amazonas, Pará), Guyana, Surinam, Venezuela
Biología: (S, bosque, diversidad de ecotopos) Tc

P. lutzi (NEIVA & PINTO 1923)

Cotipos MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro
Localidad tipo: Bahia, Brasil
Sinónimo: *T. lutzi* NEIVA & PINTO 1923
Distribución: Brasil (Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte)
Biología: (S, ocasionalmente D) Tc

P. megistus (BURMEISTER 1835)

Tipo: Naturhistoriska Riksmuseet, Estocolmo
Localidad tipo: Brasil
Sinónimos:

Conorhinus gigas BURMEISTER 1861 (tipo: desconocido)

Conorhinus porrigens WALKER 1873 (tipo: Museo de Historia Natural, Londres)

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

Triatoma africana NEIVA 1911 (tipo: Museo Zoologisches, Berlín — pero al presente el reporte está desaparecido)

Panstrongylus africanus PINTO 1931

Panstrongylus megistus leucofasciatus LUCENA 1959

Distribución: Argentina (Corrientes, Misiones), Brasil (Alagoas, Bahia, Ceará, Espirito Santo, Goias, Maranhão, Mato Grosso, Minas Gerais, Pará, Paraíba, Paraná, Pernambuco, Piauí, Rio de Janeiro, Rio Grande do Norte, Rio Grande do Sul, Santa Catarina, São Paulo, Sergipe), Paraguay, Uruguay
Biología: (S, L, P, D) Tc

P. rufotuberculatus (CHAMPION 1899)

Holotipo M: Museo de Historia Natural, Londres
Localidad tipo: Bugaba, Panamá
Sinónimo: *Triatoma coxo-rufa* CAMPOS 1932 (tipo: desconocido)
Distribución: Bolivia, Brasil (Amazonas, Pará, Mato Grosso), Colombia, Costa Rica, Ecuador, México (Campeche, Veracruz), Panamá, Perú, Venezuela
Biología: (S, L, P, D) Tc

P. tupynambai LENT 1942

Holotipo F, alotipo M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Municipio de Caçapava, Rio Grande do Sul, Brasil

Distribución: Brasil (Rio Grande do Sul), Uruguay

Biología: (S, bajo las piedras) Tc

Género ***PARATRIATOMA*** BARBER 1938

P. hirsuta BARBER 1938

Tipo: Museo Nacional de Historia Natural, Instituto Smithsonian, Washington DC

Paratipos MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Rancho Phantom, Gran Cañón, Arizona, USA

Sinónimos:

Paratriatoma hirsuta hirsuta RYCKMAN 1967

Paratriatoma hirsuta kamiensis RYCKMAN 1967

Paratriatoma hirsuta papagoensis RYCKMAN 1967

Paratriatoma hirsuta pima RYCKMAN 1967

Paratriatoma hirsuta yumanensis RYCKMAN 1967

Distribución: México (Baja California, Sonora), USA (Arizona, California, Nevada)

Biología: (S, nidos de *Neotoma sp.*, regiones áridas)

Género ***TRIATOMA*** LAPORTE 1832

Sinónimos:

Conorhinus LAPORTE 1833 (parte)

Meccus STAL 1859

EuTriatominae PINTO 1926

NeoTriatominae PINTO 1931

Triatomaptera NEIVA & LENT 1940

NesoTriatominae USINGER 1944

T. amicitiae LENT 1951

Holotipo F: Museo de Historia Natural, Londres

Localidad tipo: Wirawala, Sri Lanka

Distribución: Sri Lanka

Biología: (conocida solamente por el holotipo)

T. arthurneivai LENT & MARTINS 1940

Holotipo F, alotipo M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Sierra de Cipó, Minas Gerais, Brasil

Distribución: Brasil (Bahía, Minas Gerais, Paraná, São Paulo)

Biología: (S, bajo las piedras, L)

T. bassolsae AGUILAR *et al.* 1999

Holotipo M, paratipos MF: Depto. Parasitología, ENCB-IPN, México DF
Localidad tipo: San Jerónimo Xayacatlán, Municipio Acatlan, Estado do
Puebla, México (1 213 m)
Distribución: México (Puebla)
Biología: los tipos fueron capturados en medio doméstico Tc

T. barberi USINGER 1939

Tipo: Academia de Ciencias de California
Localidad tipo: Cuernavaca, México
Distribución: México (Colima, DF, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán,
Morelos, Oaxaca, Puebla, Tlaxcala)
Biología: (S, P, D) Tc Vector principal en el centro y el sur de México

T. bolivari CARCAVALLO, MARTINEZ & PELAEZ 1987

Holotipo M, paratipos M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro
Localidad tipo: cerca de un puente sobre el río San José, entre Monotitlán y
Santiago, Colima, México
Distribución: México (Colima, Jalisco, Nayarit)
Biología: (L, sólo los machos son conocidos)

T. bouvieri LARROUSSE 1924

Tipo: Museo Nacional de Historia Natural, París
Localidad tipo: Nha-Trang, Vietnam
Distribución: Islas Nicobar, Filipinas, Vietnam
Biología: desconocida

T. brailovskyi MARTINEZ, CARCAVALLO & PELAEZ 1984

Holotipo M, paratipos M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro
Localidad tipo: 15 km al sur de Compostela, Nayarit, México
Distribución: México (Colima, Jalisco, Nayarit)
Biología: (L, sólo los machos son conocidos)

T. brasiliensis NEIVA 1911

Holotipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro
Localidad tipo: Rio Grande do Norte, Brasil
Sinónimos:

T. brasiliensis melanica NEIVA & LENT 1941

T. brasiliensis macromelanosoma GALVAO 1956

Distribución: Brasil (Alagoas, Bahia, Ceará, Minas Gerais, Paraiba, Pernambuco,
Piaui, Sergipe, Rio Grande do Norte)
Biología: (S, bajo las piedras, P, D) Tc Vector importante al noreste de Brasil

T. breyeri DEL PONTE 1929

Holotipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro
Localidad tipo: La Rioja, Argentina
Sinónimo: *T. breyeri dallasi* NEIVA & LENT 1941
Distribución: Argentina (Catamarca, La Rioja)
Biología: (S, bajo las piedras, L)

T. bruneri (USINGER 1944) LENT & JURBERG 1981

Tipo: Academia de Ciencias de California

Localidad tipo: Cuba

Sinónimo: *T. flavida* (parte) NEIVA 1911

Distribución: Cuba

Biología: (S)

T. carcavalloii JURBERG *et al.* 1998b

Tipo, paratipos FF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Rio Grande do Sul, Brasil

Distribución: Brasil (Rio Grande do Sul)

Biología: 4 hembras encontradas en medio doméstico (L) en conjunto con *T. rubrovaria*, especie a la cual *T. carcavalloii* recuerda fuertemente

T. carrioni LARROUSSE 1926

Tipo: Museo Nacional de Historia Natural, Instituto Smithsonian, Washington DC

Paratipo M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Loja, Ecuador

Distribución: S. Ecuador, N. Perú

Biología: (S, L, P) **Tc**

T. cavernicola ELSE *et al.* 1977

Tipo: Museo Bishop, Honolulu

Paratipos: Museo de Historia Natural, Londres; FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Perlis, norte Malasia

Distribución: Malasia

Biología: (S)

T. circummaculata (STAL 1859)

Tipo: Museo Zoologisches, Berlín

Localidad tipo: Buenos Aires, Argentina

Sinónimo: *NeoTriatominae limai* PROSEN & MARTINEZ 1951 (no Del Ponte)

Distribución: Argentina (Buenos Aires), Brasil (Rio Grande do Sul), Uruguay

Biología: (S, bajo las piedras, ocasionalmente P) **Tc**

T. costalimai VERANO & GALVAO 1958

Cotipos MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Taguatinga, Goias, Brasil

Distribución: Brasil (Bahia, Goias)

Biología: (S, bajo las piedras, L) **Tc**

T. deanei GALVAO, SOUZA & LIMA 1967

Tipo: Instituto Butantán, São Paulo

Localidad tipo: Fazenda Antonio Buena Faria, Municipio de Piranhas, Goias, Bahia

Distribución: Brasil (Goias)

Biología: desconocida; los especímenes originales fueron colectados en una casa

T. delponte ROMANA & ABALOS 1947

Tipo: Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina

Paratipos MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Santiago del Estero, Argentina

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

Biología: (S, nidos de pericos, P) Tc

T. dimidiata (LATREILLE 1811)

Tipo: desconocido

Localidad tipo: Perú (Tumbes?)

Sinónimos:

Reduvius dimidiatus LATREILLE 1811

Conorhinus maculipennis STAL 1859 (tipo: Museo Zoologisches, Berlín)

Triatoma capitata USINGER 1941 (tipo: Academia de Ciencias de California)

Distribución: Belice, Colombia, Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guatemala, Honduras, México (Campeche, Chiapas, Jalisco, Oaxaca, Puebla, Quintana Río, San Luis Potosí, Tabasco, Veracruz, Yucatán), Nicaragua, N. Perú, Venezuela

Biología: (S, L, P, D) Tc Uno de los tres grandes vectores de la enfermedad de Chagas

T. dispar LENT 1950

Tipo: Museo Nacional de Historia Natural, Instituto Smithsonian, Washington DC

Localidad tipo: desconocida

Sinónimos:

Conorhinus venosus CHAMPION 1899 (no Stal)

Triatoma venosa USINGER 1944 (no Stal)

Distribución: Colombia, Costa Rica, Ecuador, Panamá

Biología: (S, bosque, L) Tc

T. eratyrisiformis DEL PONTE 1929

Tipo: Museo Argentino de Ciencias Naturales

Localidad tipo:

Sinónimos:

Triatoma eratyrisiforme DEL PONTE 1929

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

Eratyrus eratyrisiforme PINTO 1931

Distribución: Argentina (Catamarca, Chubut, Córdoba, La Pampa, La Rioja, Mendoza, Neuquén, Río Negro, San Juan, San Luis, Salta, Tucumán)

Biología: (S, L, P) Tc

T. flavida NEIVA 1911

Tipo: Museo Nacional de Historia Natural, Instituto Smithsonian, Washington DC

- Paratipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro
Sinónimo: *EuTriatominae flavida* PINTO 1931
Localidad tipo: Cuba (sin detalles disponibles); Oeste de Cuba (USINGER 1944)
Distribución: Cuba
Biología: (S, D)
- T. garciabesi** CARCAVALLO *et al.* 1967
Tipo, paratipos: FIOCRUZ, Rio de Janeiro
Sinónimo: *Triatoma sordida* (STAL 1859) (parte)
Localidad tipo: Pagancillo, La Rioja, Argentina
Distribución: Argentina (Córdoba, La Rioja, Salta, Santiago del Estero)
Biología: **Tc**
Nota: esta especie ha estado en sinonimia con *T. sordida* por LENT & WYGODZINSKY (1979), ella fue revalidada por JURBERG *et al.* 1998b
- T. gerstaeckeri** (STAL 1859)
Tipo: Museo Zoologisches, Berlín
Localidad tipo: Texas, USA
Distribución: México (Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, San Luis Potosí, Tamaulipas), USA (Nuevo México, Texas)
Biología: (S, P) **Tc**
- T. gomeznunezi** MARTINEZ, CARCAVALLO & JURBERG 1994
Holotipo M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro
Localidad tipo: Candelaria Loxica, Portillo del Rayo, Oaxaca, México
Distribución: México (Oaxaca)
Biología: (S, selva tropical, L)
- T. guasayana** WYGODZINSKY & ABALOS 1949
Tipo:
Paratipos MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro
Localidad tipo: Santiago del Estero, Argentina
Distribución: Argentina (Buenos Aires, Catamarca, Chaco, Córdoba, Jujuy, La Pampa, La Rioja, Mendoza, Salta, San Juan, San Luis, Santiago del Estero, Santa Fe, Tucumán), Bolivia, Paraguay
Biología: (S, P, ocasionalmente D) **Tc**
- T. guazu** LENT & WYGODZINSKY 1979
Holotipo F: Museo Americano de Historia Natural, Nueva York
Alotipo M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro
Localidad tipo: Villarica, Paraguay
Distribución: Brasil (Mato Grosso), Paraguay
Biología: desconocida (P, especie rara)
- T. hegneri** MAZZOTTI 1940
Tipo: Instituto de Salubridad y Enfermedades Tropicales, México
Paratipo M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro
Localidad tipo: Isla Cozumel, Quintana Río, México
Distribución: México (Quintana Río)
Biología: (P, raro L) **Tc**

T. incrassata USINGER 1939

Tipo: Academia de Ciencias de California

Localidad tipo: «Valley of México», México

Sinónimos:

T. incrassata incrassata RYCKMAN 1962

T. incrassata apachensis RYCKMAN 1962

Distribución: México (Sonora), USA (Arizona)

Biología: (S, nidos de roedores *Neotoma* sp.)

T. indictiva NEIVA 1912

Tipo:

Paratipos MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo:

Sinónimos:

T. sanguisuga indictiva USINGER 1944

T. s. occidentalis USINGER 1944

Distribución: México (Chihuahua, Sinaloa), USA (Arizona, Nuevo México, Texas)

Biología: (S, nidos de roedores *Neotoma* sp.)

T. infestans (KLUG 1834).

Tipo: Museo Zoologisches, Berlín

Localidad tipo: Argentina

Sinónimos:

Reduvius infestans Klug in MEYEN 1834

Conorhinus infestans BERG 1879

C. renggeri HERRI-SCHAEFFER 1848

C. sex-tuberculatus Spinola in GAY 1852

C. paulseni PHILIPPI 1860

C. octotuberculatus PHILIPPI 1860

C. gracilipes PHILIPPI 1860

C. gigas BURMEISTER 1861 (No Fabricius)

C. nigrovarius BLANCHARD 1890

T. sordelli DIOS & ZUCCARINI 1926

T. mazzae JORG 1937

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

EuTriatominae oswaldoi NINO 1936

T. infestans erythropthalmus NOE & SILVA 1949

Distribución: Argentina (Buenos Aires, Catamarca, Chaco, Chubut, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, La Pampa, La Rioja, Mendoza, Misiones, Neuquén, Río Negro, Salta, San Juan, San Luis, Santa Fe, Santiago del Estero, Tucumán), Bolivia, Brasil (Alagoas, Ceará, Bahia, Goias, Maranhão, Mato Grosso, Minas Gerais, Paraná, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Santa Catarina, São Paulo), Chile, Paraguay, S. Perú, Uruguay

Biología: (S en Bolivia; P, D) Tc: Vector más importante de la enfermedad de Chagas

T. jurbergi CARCAVALLO *et al.* 1998b

Holotipo M, alotipo F, paratipos MF: Colección Carcavallo, FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Rondonópolis, Mato Grosso, Brasil

Distribución: Brasil (Mato Grosso).

Biología: desconocida; especie colectada en una vivienda, fuertemente cercana de *T. guazu* capturado en medios peridomésticos de la misma región

T. lecticularia (STAL 1859)

Lectotipo: Museo Zoologisches, Berlín

Localidad tipo: Carolina del Sur, USA

Sinónimos:

Conorhinus lecticularius STAL 1859 (tipo desconocido)

C. variegatus STAL 1872 (parte)

C. heidemanni PATTON & CRAGG 1913

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

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

T. sanguisuga NEIVA 1914 (parte)

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

Distribución: México (Nuevo León), USA (Arizona, California, Florida, Georgia, Illinois, Kansas, Louisiana, Maryland, Missouri, Nuevo México, N. Carolina, Oklahoma, Pennsylvania, S. Carolina, Tennessee, Texas)

Biología: (S, roedores, ocasionalmente P, D) Tc

T. lenti SHERLOCK & SERAFIM 1967

Holotipo M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Macaubas, Bahia, Brasil

Sinónimos:

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

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

Distribución: Brasil (Bahia)

Biología: (S, ocasionalmente P, D) Tc

T. leopoldi (SCHOUDETEN 1933)

Tipo: Instituto Real de Ciencias Naturales de Bélgica

Localidad tipo: Papua Nueva Guinea

Sinónimos:

Conorhinus leopoldi SCHOUDETEN 1933

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

Distribución: Australia (N. Queensland), Indonesia (W. Irian, Sulawesi), Papua Nueva Guinea

Biología: desconocida (L)

T. limai DEL PONTE 1929

Holotipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Córdoba, Argentina

Sinónimo: *T. circummaculata limai* CARCAVALLO & MARTINEZ 1968

Distribución: Argentina (Córdoba)

Biología: (S, bajo las piedras, L)

T. longipennis USINGER 1939

Tipo: Academia de Ciencias de California

Paratipo M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Venedio, Mazatlán, México

Sinónimos:

T. phyllosoma intermedia USINGER 1944

T. p. longipennis USINGER 1944

T. p. usingeri (parte) MAZZOTTI 1943

Distribución: México (Aguascalientes, Chihuahua, Colima, Jalisco, Nayarit, Sinaloa, Zacatecas)

Biología: (S, ocasionalmente P o D) Tc

T. maculata (ERICHSON 1848)

Tipo: Museo Zoologisches, Berlín

Localidad tipo: Guyana

Sinónimo: *Conorhinus immaculata* PATTON & CRAIG 1913

Distribución: Aruba, Bonaire, Brasil (Roraima), Colombia, Curacão, Guyana, Surinam, Venezuela

Biología: (S, variedad de ecotopos P, ocasionalmente D) Tc

T. matogrossensis LEITE & BARBOSA 1953

Holotipo M, alotipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Aquidauana, Mato Grosso, Brasil

Distribución: Brasil (Mato Grosso)

Biología: hábitat silvestre desconocido (P, D) Tc

T. mazzottii USINGER 1941

Tipo: Academia de Ciencias de California

Localidad tipo: Costa Chica de Oaxaca, México

Sinónimos:

Meccus phyllosoma CHAMPION 1899 (no Burmeister)

T. phyllosoma mazzottii USINGER 1944

Distribución: México (Durango, Guerrero, Michoacán, Nayarit, Oaxaca)

Biología: (S, frecuentemente P, ocasionalmente D) Tc

T. melanocephala NEIVA & PINTO 1923

Holotipo F, paratipo M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Bahía, Brasil

Distribución: Brasil (Bahía, Paraíba, Pernambuco)

Biología: (S, bromeliáceas, ocasionalmente D) Tc

T. melanosoma MARTINEZ *et al.* 1987

Holotipo M, alotipo F: Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires

Paratipos MF: Museo de La Plata, Argentina; FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Colonia Santa Rosa, Depto. San Ignacio, Misiones, Argentina

Sinónimos:

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

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

Distribución: Argentina (Misiones)

Biología: (P, ocasionalmente D)

T. mexicana (HERRICH-SCHAEFFER 1848)

Tipo: desconocido

Localidad tipo: México

Distribución: México (Hidalgo, Querétaro)

Biología: (S, L, 3 especímenes conocidos)

Nota: *T. mexicana* NEIVA 1912 es un sinónimo de *T. rubida*

T. migrans BREDDIN 1903

Tipo: Deutsches Entomologisches Instituto

Localidad tipo: «South Java»

Sinónimo: *T. pallidula* Miller 1941 (tipo: Museo de Historia Natural, Londres)

Distribución: India (Sikkim), Indonesia (Borneo, Java, Sumatra), Malasia,

Filipinas, Sarawak, Tailandia

Biología: (S, troncos de árboles)

T. neotomae NEIVA 1911

Tipo: Museo Nacional de Historia Natural, Instituto Smithsonian, Washington DC

Cotipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Brownsville (Los Barregos), Texas, USA

Distribución: USA (Arizona, California, Nuevo México, Texas)

Biología: (S, nidos de ratas *Neotoma* sp.) Tc

T. nigromaculata (STAL 1872)

Tipo: desconocido

Localidad tipo: La Guayra, Venezuela

Sinónimo:

Conorhinus variegatus STAL 1859 (tipo: Museo Zoologisches, Berlín)

Distribución: Colombia, Venezuela

Biología: (S, P, L) Tc

T. nitida USINGER 1939

Tipo: AMNH, Nueva York

Localidad tipo: Sabranetas, La Roja, Guatemala

Distribución: Costa Rica, Guatemala, Honduras, México (Yucatán)

Biología: (S, ocasionalmente P) Tc

T. obscura (MALDONADO & FARR 1962)

Holotipo M: Instituto de Jamaica, Kingston

- Localidad tipo: Jamaica
Distribución: Jamaica
Biología: desconocida; ocasionalmente colectado en medios domésticos
- T. *oliveirai*** (NEIVA, PINTO & LENT 1939)
Holotipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro
Localidad tipo: Pôrto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil
Sinónimo: *EuTriatominae oliveirai* NEIVA *et al.* 1939
Distribución: Brasil (Rio Grande do Sul)
Biología: (S, roedores Cavidae)
- T. *pallidipennis*** (STAL 1872)
Tipo: Naturhistoriska Riksmuseet, Estocolmo
Localidad tipo: México (sin más detalles)
Sinónimos:
Meccus pallidipennis STAL 1872
Triatoma phyllosoma pallidipennis USINGER 1944
T. p. usingeri MAZZOTTI 1943 (parte)
Distribución: México (Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla)
Biología: (S, roedores; P, D) **Tc** Importante vector en las regiones centrales y al sur de México
- T. *patagonica*** DEL PONTE 1929
Tipo: Museo Argentino de Historia Natural
Localidad tipo: valle del Lago Blanco, San Luis, Argentina
Sinónimo: *T. gallardoi* CARPINTERO 1986 (*cf.* CARCAVALLO & MARTINEZ 1987)
Distribución: Argentina (Chubut, Córdoba, La Pampa, Mendoza, Neuquén, Río Negro, San Juan, San Luis)
Biología: (S, P, L) **Tc**
- T. *peninsularis*** USINGER 1940
Holotipo M: Academia de Ciencias de California
Localidad tipo: Baja California, México
Sinónimo: *T. protracta peninsularis* USINGER 1944 (alotipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)
Distribución: México (Baja California)
Biología: (S, L) **Tc**
- T. *petrochii*** PINTO & BARRETO 1925
Holotipo M, cotipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro
Localidad tipo: Brasil («Região Norte»)
Distribución: Brasil (Bahia, Pernambuco, Rio Grande do Norte)
Biología: (S, regiones áridas, roedores Cavidae)
- T. *phyllosoma*** BURMEISTER 1835
Holotipo: desconocido
Paratipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro
Localidad tipo: México (Istmo de Tehuantepec?)

Sinónimo: *Meccus phyllosoma* STAL 1859

Distribución: México (Oaxaca)

Biología: (S, P) Tc

T. picturata USINGER 1939

Tipo: Academia de Ciencias de California

Localidad tipo: Nayarit, México

Sinónimo: *T. phyllosoma picturata* USINGER 1944

Distribución: México (Colima, Jalisco, Nayarit, Oaxaca)

Biología: (S, P) Tc

T. platensis NEIVA 1913

Tipo: Museo Argentino de Ciencias Naturales

Paratipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Pampa Central, Argentina

Sinónimo: *T. rosenbuschi* MAZZA 1936 (tipo: MEPRA, Buenos Aires)

Distribución: Argentina (Buenos Aires, Catamarca, Chaco, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, La Pampa, La Rioja, Mendoza, Río Negro, San Juan, San Luis, Santa Fe, Santiago del Estero, Salta, Tucumán), S. Bolivia, Brasil (Rio Grande do Sul), Paraguay, Uruguay

Biología: (S, nidos de aves, ocasionalmente P) Tc

T. protracta (UHLER 1894)

Tipo: Museo Nacional de Historia Natural, Instituto Smithsonian, Washington DC

Localidad tipo:

Sinónimos:

Conorhinus protractus UHLER 1894

T.p. nahuatlæ (tipo: Academia de Ciencias de California)

T.p. navajoensis (tipo: Academia de Ciencias de California)

T.p. protracta (tipo: Academia de Ciencias de California)

T.p. woodi USINGER 1939 (tipo: Academia de Ciencias de California; paratipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

T.p. zacatecensis (tipo: Academia de Ciencias de California)

Distribución: México (Baja California, Coahuila, Chihuahua, Durango, Nuevo León, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas, Zacatecas), USA (Arizona, California, Colorado, Nevada, Nuevo México, Texas, Utah)

Biología: (S, nidos de roedores *Neotoma sp.*, P, L) Tc

T. pseudomaculata CORREA & ESPINOLA 1964

Holotipo M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Municipio de Sobral, Ceará, Brasil

Distribución: Brasil (Alagoas, Bahia, DF, Ceará, Goias, Minas Gerais, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte, Sergipe)

Biología: (S, frecuentemente P, también D) Tc

T. pugasi LENT 1953

Tipo: NHM, Londres

Paratipos MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Blawan, Java

Distribución: Indonesia (Java)

Biología: (S, raro, troncos de árboles en el bosque)

T. recurva (STAL 1868)

Tipo: Naturhistoriska Riksmuseet, Estocolmo

Localidad tipo: Patagonia, Arizona, USA

Sinónimos:

Conorhinus recurvus STAL 1868

Triatoma longipes BARBER 1937 (tipo: US National Museo de Historia Natural, Instituto Smithsonian)

T. longipes nigricollis USINGER 1944 (tipo: US National Museo de Historia Natural, Instituto Smithsonian)

T. recurva nigricollis RYCKMAN & RYCKMAN 1967 (tipo: Colección Ryckman, Universidad de Loma Linda, Redlands, California)

Distribución: México (Chihuahua, Nayarit, Sinaloa, Sonora), USA (Arizona)

Biología: S, roedores y reptiles de regiones áridas (Tc)

T. rubida (UHLER 1894)

Tipo: Museo Nacional de Historia Natural, Instituto Smithsonian, Washington DC

Localidad tipo: Cabo San Lucas, Baja California, México

Sinónimos:

Conorhinus rubidus UHLER 1894

C. rubrofasciatus CHAMPION 1899 (no DE GEER 1773)

T. uhleri NEIVA 1911 (tipo: Museo Nacional de Historia Natural, Instituto Smithsonian; cotipos MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

T. mexicana NEIVA 1912 (no HERRICH-SCHAEFFER 1848)
(tipo: NHM Londres)

C. uhleri PATTON & CRAGG 1913

EuTriatominae uhleri PINTO 1931

EuTriatominae mexicana PINTO 1931

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

T. ocellata NEIVA 1914 (tipo: Museo Nacional de Historia Natural, Instituto Smithsonian)

T. maxima VAN DUZEE 1916 (no Neiva)

T. sonoriانا DEL PONTE 1930 (tipo: NHM, Londres)

T. rubida sonorianna USINGER 1944 (tipo: Colección Ryckman, Universidad de Loma Linda, California)

T. r. uhleri USINGER 1944 (tipo: Colección Ryckman, Universidad de Loma Linda, California)

T. r. cochimiensis RYCKMAN 1967 (tipo: Colección Ryckman, Universidad de Loma Linda, California)

T. r. jaegeri RYCKMAN 1967 (tipo: Colección Ryckman, Universidad de Loma Linda, California)

Distribución: México (Baja California, Nayarit, Sinaloa, Sonora, Veracruz)

Biología: S, roedores y quirópteros, P, zonas periurbanas del norte de México

T. rubrofasciata (DE GEER 1773)

Tipo: Naturhistoriska Riksmuseet, Estocolmo

Localidad tipo: «en las Indias» (Indonesia?)

Sinónimos:

Cimex rubro-fasciatus DE GEER 1773

Cimex variegatus DRURY 1773

Cimex gigas GMELIN 1788

Cimex claviger GMELIN 1788

Cimex erythrozonias GMELIN 1788

Conorhinus rubrofasciatus AMYOT & SERVILLE 1843

Conorhinus variegatus STAL 1872 (parte)

Reduvius gigas FABRICIUS 1775

Reduvius variegatus WESTWOOD 1837

Triatoma variegata NEIVA 1914

Nabis gigas LATREILLE 1804

Triatoma gigas LAPORTE 1832

Conorhinus gigas LAPORTE 1833

Reduvius giganti Klug in MEYEN 1834

Conorhinus stalii SIGNORET 1860

Conorhinus limbatus SCHOUDETEN 1907

Triatoma evandroi FIGUEIREDO 1938

Distribución: Islas Andaman, Angola, Antigua, Argentina (Buenos Aires), Azores, Bahamas, Brasil (Alagoas, Bahia, Maranhão, Pará, Paraíba, Pernambuco, Rio de Janeiro, Rio Grande do Norte, São Paulo, Sergipe), Camboya, Islas Carolina, China, Comores, Cuba, Rep. Dominicana, Guyana franc., Granada, Guadalupe, Haití, Hong Kong, India (Assam), Indonesia (Borneo, Java, Sumatra), Jamaica, Japón (Okinawa), Madagascar, Malasia, Martinica, Mauritania, Myanmar, Papua Nueva Guinea, Filipinas, Reunión, Islas Rodríguez, Arabia Saudita, Seychelles, Sierra Leona, Singapur, Sud Africa, Sri Lanka, St. Croix, St. Vincent, Taiwán, Tanzania, Tailandia, Trinidad, Venezuela, Vietnam, Islas Vírgenes, USA (Florida, Hawaii)

Biología: Hábitat silvestre desconocido, asociado con ratas en medios domésticos (Tc)

T. rubrovaria (BLANCHARD 1843)

Tipo: desconocido; lectotipo: Museo Zoologisches, Berlín

Localidad tipo: Maldonado, Buenos Aires, Argentina

Sinónimos:

Conorhinus rubro-varius BLANCHARD 1843

C. phyllosoma HERRICH-SCHAEFFER 1848 (no Burmeister)

C. rubroniger STAL 1859 (tipo: Zoologisches Museum, Berlín)

EuTriatominae rubrovaria PINTO 1931

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

E. gomesi PINTO 1931

T. bruchi MAZZA & JORG 1944

Distribución: Argentina (Corrientes, Entre Ríos, Misiones), Brasil (Paraná, Rio Grande do Sul), Uruguay

Biología: típicamente en los amontonamientos de piedras utilizados como clótures («pedregales»); (S, ocasionalmente P o D) Tc

T. ryckmani ZELEDON & PONCE 1972

Tipo: Museo Americano de Historia Natural, Nueva York

Localidad tipo: Honduras

Distribución: Guatemala, Honduras, Nicaragua

Biología: silvestre, bromeliáceas, sobre la corteza de los árboles, pero también se colectan en medio doméstico

T. sanguisuga (LECONTE 1855)

Tipo: desconocido

Localidad tipo: Liberty County, Georgia, USA

Sinónimos:

C. lateralis STAL 1859 (tipo: Zoologische Museo, Berlín)

C. variegatus STAL 1872 (no Drury)

T. sanguisuga ambigua NEIVA 1911

T. ambigua DAVIS *et al.* 1943 (tipo: Museo Nacional de Historia Natural, Instituto Smithsonian)

T. pintoi LARROUSSE 1926 (tipo: desconocido; paratipo F: FIOCRUZ, Rio de Janeiro)

T. sanguisuga texana USINGER 1944 (tipo: Academia de Ciencias de California)

Distribución: USA (Alabama, Arizona, Arkansas, Florida, Georgia, Illinois, Indiana, Kansas, Kentucky, Louisiana, Maryland, Mississippi, Missouri, N. Carolina, Ohio, Oklahoma, Pennsylvania, S. Carolina, Tennessee, Texas, Virginia)

Biología: (S, nidos de roedores y de marsupiales, L, frecuentemente P o D) Tc

T. sinaloensis RYCKMAN 1962

Tipo: Academia de Ciencias de California

Localidad tipo: México

Distribución: México (Sinaloa, Sonora)

Biología: (S, roedores Cactaceae) Tc

T. sinica HSAIO 1965

Tipo: Colección de la Universidad de Nankai, Tientsin, China

Localidad tipo: Nanking, China

Distribución: China (Nanking)

Biología: desconocida

T. sordida (STAL 1859)

Tipo: Museo Zoologisches, Berlín

Localidad tipo: Brasil (sin mayores detalles)

Sinónimos:

Conorhinus sordidus STAL 1839

EuTriatominae sordida PINTO 1931

Distribución: Argentina (Buenos Aires, Chaco, Córdoba, Corrientes, Formosa, Jujuy, La Rioja, Misiones, Salta, Santa Fe, Santiago del Estero, Tucumán), Bolivia, Brasil (Bahía, Goiás, Mato Grosso, Minas Gerais, Paraná, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Sul, Santa Catarina, São Paulo), Paraguay, Uruguay
Biología: (S grande diversidad de hábitats, P abundantemente encontrado en los gallineros, D doméstico en ciertas regiones orientales de Bolivia) **Tc**

T. tibiamaculata (PINTO 1926)

Holotipo M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Japuyba, Angra dos Reis, Rio de Janeiro, Brasil

Distribución: Brasil (Bahía, Espírito Santo, Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Santa Catarina, São Paulo, Sergipe)

Biología: S, marsupiales, bromeliáceas (**Tc**)

T. venosa (STAL 1872)

Tipo: Naturhistoriska Riksmuseet, Estocolmo

Localidad tipo: «Nueva Grenada, Bogotá», Colombia

Distribución: Colombia, Ecuador, Panamá

Biología: Hábitat silvestre desconocido; colectados solamente en medio doméstico, generalmente a grandes altitudes (1 600-2 200 m) (**Tc**)

T. vitticeps (STAL 1859)

Tipo: Museo Zoologisches, Berlín

Localidad tipo: Conceição de Macabú, Rio de Janeiro, Brasil

Sinónimos:

T. chagasi BRUMPT & GOMES 1914 (tipo: Facultad de Medicina, París, pero no encontrado)

T. holmbergi DEL PONTE 1923 (tipo: desconocido)

T. neivai DEL PONTE 1923 (tipo: desconocido)

Distribución: Brasil (Bahía, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro)

Biología: S, marsupiales roedores; ocasionalmente P, ocasionalmente D (**Tc**)

T. williami GALVAO, SOUZA & LIMA 1965

Tipo: Instituto Butantán, São Paulo

Paratipo M: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Municipio de Piranhas, Goiás, Brasil

Distribución: Brasil (Goiás, Mato Grosso)

Biología: Hábitat silvestre desconocido; colectado solamente en medio doméstico (**Tc**)

T. wygodzinskyi LENT 1951

Holotipo F, alotipo M, paratipos MF: FIOCRUZ, Rio de Janeiro

Localidad tipo: Santa Rita de Caldas, Minas Gerais, Brasil

Sinónimo: *T. arthurneivai* PELLEGRINO 1950 (no Lent & Martins)

Distribución: Brasil (Minas Gerais)

Biología: desconocida

INCERTAE CEDIS

T. arenaria (WALKER 1873)

Tipo: NHM Londres, pero no se encuentra

Localidad tipo: Pará, Brasil

Esta especie no ha sido considerada por LENT & WYGODZINSKY (1979), probablemente porque el espécimen tipo no se encuentra.

NUEVAS ESPECIES DESCRITAS DESDE LA VERSION FRANCESA DEL LIBRO

A esta lista de las especies de Triatominae, desde la versión francesa de este libro, nueve especies fueron descritas, para las cuales solamente señalamos aquí la referencia bibliográfica:

- BERENGER, J.M. & PLUOT-SIGWALT, D. 2002. *Rhodnius amazonicus* Almeida, Santos & Spozina, 1973, *bona species, close to R. pictipes* Stal, 1872 (Heteroptera, Reduviidae, Triatominae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **97** (1): 73-77.
- CARCAVALLO, R.U. & JURBERG, J. 2000. *Triatoma baratai* sp. n. do estado do Mato Grosso do Sul, Brasil (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). — *Entomología y Vectores*, **7**: 373-387.
- CARCAVALLO, R.U., JURBERG, J., LENT, H., GALVAO, C., STEINDEL, M. & CARVALHO PINTO C.J. 2001. Nova espécie do complexo oliveirai (nova denominação para o complexo matogrossensis (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **96** (1): 71-79.
- CARCAVALLO, R.U., JURBERG, J., DA SILVA ROCHA, D., GALVAO, C., NOIREAU, F. & LENT, H. 2002. *Triatoma vandae* sp. n. do complexo *oliveirai* encontrada no Estado de Mato Grosso, Brasil (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* (en prensa).
- COSTA VALENTE, V., SILVA VALENTE, A., CARCAVALLO, R.U., SILVA ROCHA, D., GALVAO, C. & JURBERG, J. 2001. Considerações sobre uma nova espécie do género *Rhodnius* Stal, do Estado do Pará, Brasil (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Entomología y Vectores*, **8** (1): 65-80.
- GALVAO, C., PATTERSON, J.S., ROCHA, D.D.S., JURBERG, J., CARCAVALLO, R., RAJEN, K., AMBROSE, D.P. & MILES, M.A. 2002. A new species of Triatominae from Tamil Nadu, Índia. — *Medical and Veterinary Entomology*, **16**: 75-82.
- JURBERG, J., CARCAVALLO, R.U. & LENT, H. 2001. *Panstrongylus sherlocki* sp. n. do Estado da Bahia, Brasil (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Entomología y Vectores*, **8** (1): 261-274.
- MEJIA, J.M., GALVAO, C. & JURBERG, J. 1999. *Rhodnius colombiensis* sp. n. de Colombia com quadros comparativos entre as estruturas fállicas do género *Rhodnius* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Entomología y Vectores*, **6** (6): 601-617.
- PAPA, A.R., JURBERG, J., CARCAVALLO, R.U., CERQUEIRA, R.L. & BARATA, J.M.S. 2002. *Triatoma sherlocki* sp. n. coletada na Bahia, Brasil (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Entomología y Vectores* **9** (1): 133-146.

4. Biología de los Triatominae

Los conocimientos de la biología de los Triatominae se refieren en general a aquellos conocimientos sobre las principales especies vectores de la enfermedad de Chagas, es decir las especies más domésticas, o las poblaciones domésticas de especies ocupando también ecotopos silvestres menos conocidos. Lo que se dice aquí abajo también se refiere a poblaciones domésticas, y sería quizás poco prudente generalizar el conjunto de las observaciones a todos los miembros de la subfamilia. Una descripción sintética de los aspectos fisiológicos y de comportamiento de los Triatominae puede ser encontrada en SCHOFIELD (1994).

4.1. DESARROLLO Y METAMORFOSIS

El ciclo de un Triatominae es exopterigota hemimetábolo. Comprende el huevo, cinco estadios larvarios y el imago.

Los huevos son operculados, blancos en el momento de la postura, se hacen rosados a oscuros a medida que el embrión madura, y eclosionan a los 10 a 40 días de la postura.

Las larvas apenas eclosionadas son de color rosado que va oscureciéndose con el endurecimiento progresivo de la quitina. Dos a tres días más tarde son capaces de tomar su primer alimento de sangre. Una larva es capaz de tomar una cantidad de sangre equivalente varias veces a su propio peso (8 a 9 veces), lo que la transforma en una «pequeña bola». La toma de sangre dura varios minutos (20 minutos para un adulto o larva V). Si la cantidad de sangre ingerida es suficiente la muda puede desencadenarse probablemente por vía reflejo parietal (distensión abdominal). Si la toma de sangre es incompleta, porque el huésped se agita y hace escapar al insecto, la muda es retrasada así como la defecación, la cual generalmente ocurre mientras el insecto se alimenta o poco después.

Las especies domésticas pican en general al hombre o a un animal dormido, lo que disminuye las oportunidades de interrupción del alimento. Cuando el hombre o el animal están picados por un gran número de insectos, las reacciones alérgicas de la piel pueden provocar la interrupción de la alimentación del insecto. La rapidez del ciclo (y del reflejo de defecación) depende sobre todo de la posibilidad de tomar los alimentos completos en cada estadio. Se entiende así que la densidad de insectos puede provocar un entrecimiento del ciclo: si son muy numerosos ellos se disputan la sangre del mismo huésped, muchos no se alimentarán completamente y su desarrollo se resentirá (ver punto 4.4. dinámica de poblaciones).

En promedio, la duración del ciclo va de algunos meses (*Rhodnius prolixus*) hasta 1 a 2 años (*Triatoma dimidiata*, *Panstrongylus megistus*, *Dipetalogaster maxima*).

Como se ha mostrado en *T. Infestans*, otros parámetros que la densidad poblacional, como por ejemplo la temperatura externa, también pueden modificar la velocidad del ciclo (GORLA & SCHOFIELD 1985).

La duración de la vida de un adulto puede sobrepasar los 2 años.

4.2. APAREAMIENTO, OVIPOSICION

La copulación (macho en posición dorso-lateral sobre la hembra) dura entre 5 a 15 minutos, los huevos son depositados 10 a 30 días más tarde, de manera individual en forma más o menos continua durante la vida de la hembra sobre todo en las especies de madrigueras y las especies saxícolas. Dentro de la tribu Rhodniini, tribu arborícola, los huevos pueden ser depositados en serie (*Rhodnius*) o en paquetes (*Psammolestes arthuri*) y se adhieren al sustrato. Una hembra de *T. infestans* deposita una centena o más de huevos durante su vida.

Se ha demostrado que el número de huevos puestos depende sobre todo de la densidad de la población: una única hembra en un frasco pone mucho más que varias hembras juntas, siempre que la fuente de sangre sea la misma. De hecho, como se verá más tarde, la cantidad de sangre disponible y la fecundidad están directamente ligadas.

4.3. COMPORTAMIENTO GENERAL

4.3.1. Hematofagia

Por regla general, todos los Triatominae son hematófagos estrictos. No existe otro insecto vector de parasitosis humana que sea hematófago en la totalidad de sus estadios de desarrollo así como en sus dos sexos. Los Reduviidae predadores de otros invertebrados pueden ser facultativamente hematófagos, en particular si están asociados a nidos de aves o de pequeños mamíferos, y se podría ver en esta característica la tendencia evolutiva que conduce a la aparición de especies completamente hematófagas.

La hematofagia estricta se traduce morfológicamente por una trompa característicamente fina, capaz de hacerse recta gracias a la existencia de una membrana articular entre el segundo y tercer segmento (LENT & WYGODZINSKY 1979). Este carácter podría representar una convergencia evolutiva entre ancestros predadores diferentes. Algunas excepciones a la hematofagia estricta parecen corresponder a esta hipótesis. Por ejemplo, las formas larvarias de *Eratyrus mucronatus* (Triatomini) pueden alimentarse eventualmente de otros insectos mientras que los adultos *Triatoma circummaculata* (Triatomini) pueden alimentarse sobre cucarachas. Con la ayuda de anticuerpos anti-cucaracha ha sido posible identificar esta fuente en el contenido intestinal de *T. rubrovaria* (Triatomini). Más allá de

estos casos anecdóticos, los Triatominae se alimentan exclusivamente de sangre de vertebrados.

Cuando el hábitat doméstico es colonizado por un Triatominae, la frecuencia de alimentación no es diaria (una vez cada 4 a 9 días). Es más, el insecto puede resistir el ayuno más de un mes; en nuestra experiencia, *T. infestans* puede permanecer hasta nueve meses sin alimentarse.

En la mayoría de los casos es notable observar en su comportamiento la ausencia de especificidad de huésped. En la naturaleza, todos los animales de sangre caliente parecen ser apropiados. En laboratorio, para asegurar la cría de la mayoría de los Triatominae, puede ser conveniente el uso de sangre de roedores (ratos o cobayos), o de aves (palomas o gallinas) o de cualquier otra fuente natural o artificial de sangre. Las ninfas pequeñas pueden eventualmente nutrirse sobre los estadios más grandes llenos de sangre (canibalismo, kleptohematofagia).

También existen algunas excepciones a esta aparente carencia de especificidad. Una asociación casi estricta a las aves es observada por ejemplo en las especies de género *Psammolestes* (Rhodniini), y en *T. delpontei* y *T. platensis* (Triatomi). La asociación con roedores es observada por algunas especies de la tribu Triatomi: la mayoría de especies del grupo protracta (género *Triatoma*), y la única especie del género *Paratriatoma*, *P. hirsuta*. A pesar de su carácter exclusivamente doméstico, *T. rubrofasciata* (grupo Rubrofasciata) está sistemáticamente asociada a las ratas: esta dependencia explica sin duda sus migraciones fuera del continente americano por vía marítima. Una preferencia de huésped es igualmente observada en la tribu Cavernicolini (*Cavernicola pilosa*).

4.3.2. Hábitat

Por regla general, el hábitat de un Triatominae debe ofrecer características comunes de estabilidad, protección climática y de fácil acceso a la fuente de sangre. En la mayoría de los casos, para las especies arborícolas se trata de nidos de aves, de huecos en troncos de árboles (quirópteros), de vegetales con hojas englobantes (bromeliáceas), etc., mientras que para las otras especies se trata de madrigueras de pequeños mamíferos, de escondites bajo piedras o rocas, etc. La asociación no es muy estricta: una especie arborícola se puede a veces encontrar en madrigueras, y al revés, una especie ocupando el suelo se puede encontrar a veces ocupando árboles o nidos de ave. Lo que parece aquí más importante que el hábitat es la disponibilidad de huésped (de su sangre en realidad).

El hábitat del hombre le ofrece al Triatominae dos ventajas relacionadas con el huésped: (1) la estabilidad y (2) la abundancia de la fuente de sangre. Se podría añadir también la ventaja del tamaño más grande de las estructuras que le ofrecen protección.

Estas estructuras, en particular para el ambiente peridoméstico, representan frecuentemente una «prolongación» de los ambientes silvestres (palmas, piedras,

etc.) así que la presencia de los animales domésticos fácilmente puede atraer a las especies silvestres de Triatominae. Las que entonces reciben el nivel de «especies peridomésticas» no son nada más que especies silvestres encontrando más sangre en un ambiente muy similar a su ambiente natural. La existencia de las «especies peridomésticas» recibe entonces una explicación ecológica sencilla: similitud de hábitat.

Las especies domésticas no se pueden explicar de la misma manera. Por lo menos, no se puede siempre utilizar el argumento de la similitud entre ambientes silvestres y domésticos, como se hizo por ejemplo — quizás de manera errónea — para explicar la colonización de *prolixus* en casas (uso de hojas de palma para el techo). Sin embargo, en relación con la fuente de sangre, el medio doméstico representa uno de los mejores ambientes para los Triatominae: cada humano adulto contiene hasta 5 litros de sangre, y ocupa su casa en periodos prolongados, durante años.

Tanto en el medio silvestre como en el medio doméstico o peridoméstico, los Triatominae presentan la misma característica de comportamiento: buscar el contacto de su cuerpo con los elementos de su hábitat (tigmotropismo). Por ejemplo, *T. infestans* en las casas se esconde en las más profundas anfractuosidades de los muros o entre el muro y un cuadro o entre los cobertores de las camas, entre el colchón y el jergón, etc. En su escondite el insecto se queda inmóvil durante el día (ataxia), saliendo de él por la noche para alimentarse. En algunos casos se alimenta en el mismo día a merced del hombre en un lugar oscuro de la casa (sobre un bebé dormido, obs. pers.).

4.3.3. *Dispersión*

En los Triatominae es muy importante distinguir dos modos de dispersión, una activa por la marcha y el vuelo, la otra pasiva, que se hace usando el desplazamiento del huésped animal.

4.3.3.1. *Dispersión activa*

Cuando se descubre el refugio de un Triatominae, como por ejemplo levantando una piedra, el insecto sorprendido trata de escapar caminando, no volando, a la busca de otro escondrijo, o en ciertos casos se hace el muerto. Esta última actitud puede ser frecuente en ciertas especies silvestres incapaces de vencer a la carrera de los hemípteros predadores que rodean siempre su entorno, pero no se reporta en especies domésticas cuyo entorno generalmente no alberga a predadores. Salvo excepciones (como por ejemplo *Parabelminus yurupucu* y *Microtriatoma trinidadensis*, ver BARRETT 1991), los Triatominae parecen incapaces de alzar el vuelo en reacción a una situación de stress: el vuelo es el resultado de una preparación

fisiológica que requiere el ayuno prolongado y un calentamiento previo. El vuelo parece más frecuente durante la noche, y más frecuente en periodos cálidos. Pero no se puede distinguir a ciencia cierta entre los efectos posibles de la temperatura y/o humedad (verdadera variación estacional), de la estructura poblacional que resulta de las características climáticas de la estación y/o de la disponibilidad de huéspedes en cada estación del año (BARRETT 1991).

La orientación del vuelo es completamente aleatoria, pero parece que durante su vuelo el insecto puede ser atraído por una fuente luminosa. Las trampas luminosas colocadas para capturar a otros insectos también capturan a Triatominae (Le Pont, com. pers.). El carácter atractivo de la luz le puede conducir al insecto al interior de una casa o al borde de las ventanas.

La distancia de vuelo, por lo menos la de *T. infestans*, no es muy importante: puede ser del orden de algunos cientos de metros hasta algunos kilómetros (LEHANE & SCHOFIELD 1976).

4.3.3.2. Dispersión pasiva

La dispersión pasiva parece ser la principal manera migratoria de numerosos Triatominae. Esto parece resultar de su dependencia más y más estricta de un huésped. DUJARDIN (1998) emitió la hipótesis de que todas las especies domésticas (*T. infestans*, *R. prolixus*, *T. dimidiata*, *T. rubrofasciata*) han conocido una expansión migratoria con el hombre, de manera pasiva, como consecuencia de una adaptación completa al hábitat humano. Los territorios muy vastos ocupados por ciertas especies serían, de hecho, conquistas recientes, contemporáneas de las conquistas humanas. Las migraciones humanas serían responsables de haber desplazado a ciertos insectos fuera de su ambiente natural, lo que explicaría la dificultad del insecto a ganar nuevos ecotopos, su vulnerabilidad hacia las campañas con insecticidas (SCHOFIELD & DUJARDIN 1997) y su falta (relativa) de variabilidad genética (DUJARDIN & TIBAYRENC 1985b, HARRY *et al.* 1992a, GARCIA *et al.* 1995a, DUJARDIN 1998, DUJARDIN *et al.* 1998a,b).

Ciertos Triatominae, en particular las especies arborícolas, aumentan la oportunidad de utilizar al huésped en sus desplazamientos al colocar huevos pegajosos que se adhieren al sustrato. Se puede imaginar que los huevos puestos sobre un ave pueden viajar la misma distancia que ella y fundar poblaciones en el trayecto migratorio. Tal es así que se ha propuesto la hipótesis de una invasión de América Central por *R. prolixus*: el insecto habría viajado en forma de huevos pegados al plumaje de *Mycteria americana* (GAMBOA 1962). Esta atractiva hipótesis no explica porque en América Central es una especie exclusivamente doméstica, sin ningún foco silvestre conocido. DUJARDIN *et al.* (1998b) apoyan un estudio histórico de ZELEDON (1996), defendiendo una hipótesis alternativa de una colonización de América Central por medio de actividades humanas.

4.4. DINAMICA DE LAS POBLACIONES

4.4.1. *Introducción*

De la misma manera que los individuos tienen ciertos caracteres que permiten distinguirse uno de otro, las poblaciones tienen características relativas a la abundancia, la densidad, el cruzamiento, el lugar y el devenir de cada una de ellas. Estas características son necesariamente dinámicas, porque las poblaciones no son entidades fijas. Cualquiera que sea la descripción utilizada para referirse a una población en un momento dado, esta descripción deberá incluir una noción implícita de cambio.

| Caracteres individuales | Caracteres de población |
|-----------------------------|---|
| Morfología (¿Qué es?) | Densidad (¿Cuántos individuos tiene la población?) |
| Comportamiento (¿Qué hace?) | Dispersión (¿Dónde estarán los individuos?) |
| Fisiología (¿Cómo lo hace?) | Reproducción (¿Cuántos serán ellos?) |

La descripción analítica de una población es particularmente importante cuando se trata de una especie blanco para una campaña de control. Después de todo, un *Triatominae* no es más que una curiosidad académica, pero una población de ellos representa un serio problema de salud pública al que se debe afrontar.

4.4.2. *Densidad*

Por densidad se puede decir: cuántos individuos hay en una unidad de espacio. El análisis implica el hecho de contar cuántos son los individuos de una población; de ordinario ésta es una tarea imposible y se deben hacer estimaciones a partir de muestras. Para los *Triatominae* han sido estudiadas numerosas técnicas de muestreo (SCHOFIELD 1978). Ninguna de ellas es ideal, pero se puede obtener una idea aceptable del número de insectos en un medio ambiente dado. La técnica más empleada es la llamada «captura por unidad de esfuerzo»: los *Triatominae* son capturados durante un límite de tiempo definido y su número expresado por ejemplo en «hombre/hora» (el número de insectos capturados por un hombre en una hora). Dentro de los programas de control que tienen por objetivo eliminar las poblaciones domésticas de *Triatominae*, la presencia de un solo individuo puede significar la intervención. Para adaptarse a esta situación la técnica puede modificarse como sigue: las casas son examinadas durante una hora y el examen se termina desde que un individuo vivo, uno sólo, es encontrado.

4.4.3. Reproducción

Por reproducción se entiende «cuántos individuos existirán en una población dada después de un lapso de tiempo definido». Como este tiempo es a menudo la duración promedio de una generación de la especie considerada, la pregunta será ¿cuál será el cambio de densidad de esta o estas poblaciones de generación en generación? La respuesta numérica a esta última pregunta se obtiene con el símbolo R_0 .

La reproducción de una población está afectada por dos procesos: el nacimiento (b del inglés *birth*) y la muerte (d del inglés *death*). La natalidad y la mortalidad. Si se nombra r la tasa de crecimiento de una población,

$$r = b - d$$

Debido a que estos procesos son dependientes de cada individuo (cada uno tiene una probabilidad diferente de morir o de dar nacimiento a otro individuo), es importante considerar el número de individuos para medir la reproducción de una población.

En promedio cada individuo dará nacimiento a un número dado de nuevos individuos. Por ejemplo si cada hembra da, supongamos, diez hijos, y cada uno de éstos dará nacimiento a otros diez hijos y así sucesivamente, la progresión será del tipo 1 - 2 - 4 - 8 - etc. En otras palabras el crecimiento de la población será de forma geométrica (exponencialmente 1 - 2^1 - 2^2 - 2^3 - etc., ver recuadro 2).

El cambio del número de individuos (N) en un lapso de tiempo t, es decir rN (ver aquí arriba, la tasa de crecimiento) puede describirse de manera simple como sigue:

$$rN = dN / dt$$

Pero en un modelo finito, una población no puede crecer hasta el infinito. Dentro de todas las poblaciones naturales, existe un límite al crecimiento. Este límite puede estar asimilado a la capacidad máxima del medio ambiente para esta población. Este límite, esta capacidad máxima, se reconoce con el símbolo K.

El modelo matemático que incluye rN y K debe por consiguiente poder modificar rN a la medida de que su valor se aproxime a K. La ecuación de crecimiento de una población será entonces:

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

Así la tasa de crecimiento de una población es dependiente de la densidad de los individuos (relativamente a K) más que de su número absoluto; el crecimiento de una población es un concepto densito-dependiente.

La naturaleza de la densito-dependencia en los *Triatominae* es un campo importante de las investigaciones porque el efecto de los tratamientos con insecticidas

es de modificar la densidad de las poblaciones, y por consiguiente la tasa de crecimiento de las poblaciones residuales.

4.4.4. *Densito-dependencia*

De los estudios de las casas infestadas por *T. infestans* en Brasil entre 1976 y 1978 se mostró que en promedio no hubo cambio en la densidad de las poblaciones de un año al otro (SCHOFIELD 1980a). Se ha encontrado de hecho oscilación de estas poblaciones alrededor de un promedio constante: en enero de 1978 se podía encontrar el mismo número de especímenes adultos, colectados en una veintena de casas, que en el mismo mes del año anterior. ¿Por qué estas poblaciones no tenían un crecimiento continuo? ¿Por qué? puesto que las experiencias de laboratorio demostraban que las poblaciones de *T. infestans* tenían la facultad de crecer en un factor 25 de una generación a otra (RABINOVICH 1972).

La búsqueda de un «factor limitante» en condiciones naturales ha sido emprendida. ¿Era el tamaño de las casas quienes limitaban a las poblaciones de *T. infestans*? ¿Existía un efecto moderador de factores externos como la temperatura, la presencia de predadores, etc.? ¿Era la disponibilidad de sangre?

El espacio ha sido considerado como un factor limitante por GOMEZ-NUNEZ (1965). En efecto, una casa no ofrece muchos lugares con condiciones ideales de crecimiento (cerca de la cama, por ejemplo). Se puede imaginar que una vez ocupados todos los refugios que ofrece la casa a los Triatominae, todos los que se encuentran fuera de estos refugios son capturados por sus predadores (las gallinas por ejemplo) y se exponen a varios riesgos mortales. Esta hipótesis ha sido puesta a prueba a través de un experimento directo en una casa donde la densidad de *T. infestans* se había estimado con anterioridad. Durante un año los muestreos mensuales permitieron conocer la densidad de los Triatominae. A continuación, la mitad de la casa fue tratada: todas las fisuras de los muros fueron revocadas. Después de esta intervención sobre la mitad de la casa, se siguió con los muestreos mensuales de *T. infestans* por un tiempo de seis meses. Si el espacio era un factor limitante se podía esperar una baja de la densidad, y la misma podía predecirse en un valor de aproximadamente 50%. Sin embargo, después de seis meses ninguna notable reducción fue puesta en evidencia. La casa luego fue tratada enteramente y entonces la densidad bajó hasta umbrales no detectables. Esta experiencia sugiere que el espacio, salvo condiciones extremas, no es un factor limitante.

Las tablas de mortalidad (recuadro 1) de *T. infestans* fueron entonces examinadas en busca de factores limitantes «candidatos» capaces de reducir la tasa de crecimiento de 25 (su valor posible en laboratorio) a 1 (su valor observado en condiciones naturales). Las investigaciones mostraron que un ligero alargamiento en el paso de un estadio de desarrollo a otro, es decir un ligero alargamiento del tiempo de una generación — del huevo al adulto —, podía reducir considera-

blemente la tasa de crecimiento de la población, y que lo que podía provocar tal alargamiento no era otro que la reducción del aprovisionamiento de sangre (SCHOFIELD 1980a). Se pudo también observar que la reducción de los aportes de sangre tenían el efecto de disminuir el número de huevos puestos por la hembra. La hipótesis pasó a ser la siguiente: la densito-regulación sería el efecto de la competición intraespecífica por el acceso a la sangre, menos sangre provocando una baja de la fecundidad y una reducción de la tasa de desarrollo de los estadios pre-imaginales (SCHOFIELD 1980b).

Las observaciones de campo hablaban en favor de esta hipótesis: en general la densidad aparente de *T. infestans* en las casas está correlacionada con el número de ocupantes humanos y de animales domésticos presentes en ella (PIESMAN *et al.* 1983). Paralelamente las experiencias de laboratorio estudiaban poblaciones de densidades diferentes alimentadas sobre ratones (SCHOFIELD 1982) y estudios de campo utilizaban gallineros experimentales (GORLA & SCHOFIELD 1985, 1989) para confirmar que el desarrollo de las poblaciones de *T. infestans* dependía efectivamente de la disponibilidad de huéspedes. Un efecto adicional había sido ahora observado: la probabilidad de dispersión por el vuelo parecía correlacionada con la disponibilidad de sangre. Menos sangre, más vuelos, más dispersión. Así, otro factor de regulación de la densidad de población, la dispersión de los individuos, dependía también de factores nutricionales.

Sin embargo, ciertos aspectos estaban poco claros. Después de todo, cada persona dentro de una casa contiene más sangre de la que se necesita para alimentar a una población de Triatominae: ¿cómo sostener entonces que el número de personas es el que regula el número de *T. infestans*? Faltaba definir de manera más precisa el concepto de disponibilidad de sangre. Son las experiencias de laboratorio que proporcionaron la respuesta, mostrando que la irritabilidad del huésped iba creciendo con el número de Triatominae que se alimentaban sobre él (WIER-LOPEZ 1982, SCHOFIELD *et al.* 1986). De hecho, se demostró que la probabilidad para cada insecto de alimentarse hasta la saciedad era una función de la irritabilidad del huésped.

En los trabajos posteriores, la teoría general de la regulación densito-dependiente de las poblaciones de *T. infestans* ha sido probada y verificada.

Unos corolarios comienzan a ser objetos de nuevas investigaciones. Desde un punto de vista finalista, puesto que la irritación del huésped es una seria limitación al acceso a la sangre, es ventajoso para el Triatominae provocar la menor irritación posible. La irritación del huésped depende de dos factores: (1) el tamaño de las partes bucales insertadas en el tegumento de la presa de la que se nutre (un tamaño más grande aumenta la posibilidad de contacto con las regiones nerviosas); (2) la composición más o menos irritante de la saliva del Triatominae. De hecho, las piezas bucales en acción dentro de la presa son muy finas, su apertura es de 10 micrones, lo que permite pasar a un solo glóbulo rojo a la vez. Esto significa que en ausencia de anticoagulantes muy poderosos este canal tan fino podría obstruirse; sin embargo una saliva apta para este cometido podría provocar

reacciones alérgicas. Parece que todos los Triatominae no son iguales para esta consideración. No todos son capaces de evitar reacciones importantes del huésped y los que sí son capaces son en general las especies que desplazan a las otras en caso de competición interespecífica. De suerte que el valor de K, densidad máxima de Triatominae soportada por los huéspedes en un medio ambiente dado, depende también de la especie implicada.

Por estas razones, el análisis de la composición salivar de las diferentes especies y de sus efectos sobre diferentes huéspedes es un tema importante de las investigaciones sobre los Triatominae.

4.4.5. Estrategias demográficas

De la misma manera que los caracteres morfológicos, por lo menos en parte, tienen un sustrato genético, las características observadas a nivel de las poblaciones, como la tasa de crecimiento por ejemplo, pueden resultar en parte de una composición genética particular de la población. Ciertamente una dinámica de poblaciones refleja adaptaciones ambientales, pero quizá debe pensarse esta afirmación en términos de selección: el medio ambiente selecciona rasgos poblacionales con cierto sustrato genético, y así las poblaciones que están bajo la presión de medios ambientes diferentes pueden llegar a divergir genéticamente. Según MARGALEF (1958), tales divergencias serían particularmente aparentes en especies que explotan un medio inestable, temporal, que en las otras que explotan un medio estable, definitivo. Estas ideas han sido redefinidas y formalizadas por MAC ARTHUR & WILSON (1967) que inventaron los términos de «r-selección» para las primeras (especies de medio inestable), y «K-selección» para las segundas (medios estables). Estos conceptos son en el presente parte del vocabulario corriente (ver recuadros 3 y 4).

En un medio ambiente dado, mientras que los estrategas «r» buscan la explotación máxima de sus recursos disponibles (recuadro 3), los estrategas «K» optimizan eficazmente la utilización de sus recursos (recuadro 4). En general los estrategas «r» se caracterizan por una natalidad elevada y un tiempo de generaciones corto, mientras que es lo inverso para los estrategas «K», los cuales por otra parte presentan una menor capacidad de dispersión (PIANKA 1970, 1972). En lo que concierne a los artrópodos de importancia médica, se comprende de manera intuitiva que es más difícil controlar a los mosquitos adaptados a condiciones cambiantes (estrategas «r») que a los Triatominae domésticos adaptados a un medio ambiente estable, es decir poco adaptados a cambios bruscos (estrategas «K»). Los mosquitos como el *Anopheles gambiae* o *Culex quinquefasciatus* pueden multiplicar el tamaño de sus poblaciones por 60-70 en una sola generación (30 a 45 días). Sus poblaciones son capaces de restaurarse rápidamente inclusive después de una mortalidad catastrófica provocada por ejemplo por un programa bien hecho de desinsectización. Por el contrario, los Triatominae como *T. infestans* necesitan 180

a 220 días para completar una generación, durante la cual el número de individuos no aumentará más de 10 a 30 veces en las mejores condiciones. Un solo mosquito hembra puede generar una familia de un millón de individuos en un año, mientras que en el mismo tiempo, un *T. infestans* hembra no producirá probablemente más de 1 000 hijos.

Una de las consecuencias de la formidable tasa de crecimiento de los estrategas «r» que son los mosquitos, es de sobrepasar la capacidad de acogida del medio ambiente (K). Cuando los recursos se acaban, la población cae de manera drástica. Cuando estos recursos reaparecen, la población se restablece. Estas oscilaciones del tamaño de la población son realmente menos probables para los estrategas «K» que se autoregulan según la capacidad de oferta del medio ambiente.

Estas fluctuaciones poblacionales influyen la evolución de estos organismos. Los estrategas «r» producen numerosos descendientes que se dispersan y son sometidos a diferentes presiones medioambientales, lo que aumenta la probabilidad de seleccionar nuevos atributos. Los estrategas «K» tienden a la fijación de los genotipos más adaptados al medioambiente dentro del que se desarrollan, y del que no muestran tendencia a salir. RABINOVICH (1974) concluyó que los estrategas «r» son capaces de producir poblaciones que se van adaptando en caso de cambios a un ambiente estable, mientras que a la inversa, los estrategas «K» tienen menor probabilidad de adaptarse a condiciones cambiantes. La evolución demográfica puede ser vista como el paso progresivo de una estrategia «r» a una estrategia «K», pero a medida de que la estrategia «K» se desarrolla esta evolución se hace más y más irreversible.

La extinción sería el destino natural de los estrategas «K» si el medio ambiente se hace adverso. Pero no se puede confundir esta fragilidad con una influencia preponderante del medio ambiente sobre las poblaciones de los Triatominae. Se ve por el contrario que si la cantidad de sangre disponible no cambia, las mortalidades catastróficas de una población (a causa de predadores, de insecticidas — en aplicaciones incompletas, etc.) no alteran su estabilidad. Se puede eliminar en laboratorio a la mayoría de los huevos y el número de adultos será restaurado en una generación. ¿Cómo se explica esta resistencia, esta estabilidad? Una vez más, se explica a través de la disponibilidad de la fuente de alimentación. La mortalidad reducirá el número de individuos, y por consecuencia disminuirá la competición interna por la misma cantidad de sangre. Como consecuencias, cada ninfa se alimentará mejor, las mudas serán más rápidas y cada hembra preñada estará llena de sangre y pondrá más huevos. Sucederá como si en caso de alarma la población se empeñara en producir hembras más fecundas.

Ahora bien ¿qué pasa si la cantidad de sangre se reduce? Fue observado en *T. infestans* que la disminución de la cantidad de sangre reduce paralelamente la producción de huevos. Pero no parece existir un nivel mínimo deseable bajo el cual la hembra no pondría más huevos. Si imaginamos que cada miligramo de sangre representa un huevo, cada miligramo será bien aprovechado. La situación

es totalmente diferente en los mosquitos como *Aedes aegypti* (SCHOFIELD 1991). Estos últimos (hembras) necesitan una cierta dosis de sangre, una dosis mínima, para permitir la maduración de los huevos, dosis bajo la cual la oviposición ya no será posible. Esto explica el empeño del mosquito en llegar y después volver sobre su huésped para satisfacer esta necesidad, y la discreción de un Triatominae que no insiste si su alimentación se ve interrumpida.

RECUADRO 1

Tablas de mortalidad

Ciertas características de una población de insectos, como la mortalidad en cada estadio o el número de descendientes producidos por una hembra, etc., son importantes para conocer y comprender como el insecto reaccionará al cambio de medio. Estas características o «estadísticas vitales» de un organismo pueden estar resumidas en un pequeño número de parámetros conocidos como «tablas de mortalidad». Estas últimas representan una manera simple de describir la historia de la vida de un organismo. En ellas se agrupan toda una serie de datos que conciernen a la mortalidad y la natalidad, los cuales son entonces utilizados para hacer predicciones sobre la tasa de crecimiento de una población, las causas de mortalidad, la esperanza de vida, etc.

Se distinguen las tablas «horizontales», que se construyen a partir de una cohorte que se sigue hasta la muerte de los individuos, y las tablas «verticales» que describen la estructura de la población que fue examinada una sola vez.

La descripción de los individuos se puede basar en la identificación de los estadios o sobre la edad real de los individuos. Para los Triatominae, se utilizan en general las tablas basadas en la identificación de los estadios de desarrollo.

La construcción de las tablas de sobrevivencia con los Triatominae es relativamente fácil, porque todos los estadios del insecto son fáciles de criar en laboratorio. Por ejemplo, es simple contar la mortalidad a cada estadio al contar los muertos y las exuvias, pues éstas representan los individuos que hayan mudado y sobreviven.

Si la mortalidad es contada en cada estadio se podrá estimar el número de adultos que se obtendrán por ejemplo a partir de 1 000 huevos. Se puede estimar también cual será la proporción de hembras y el número de huevos que serán puestos en la generación siguiente. Este número de huevos (segunda generación) dividido por 1 000 (nuestra base de estimación al inicio) representa la tasa de crecimiento de la población (**R₀**).

RECUADRO 2

Crecimiento exponencial y crecimiento «logístico»

Sobre los parámetros de una «tabla de mortalidad», casi la mitad se refiere a la tasa de crecimiento (**R_o**) de la población. Esto es en efecto el parámetro esencial que describe la dinámica de una población.

La tasa de crecimiento de una población (**R_o**) es fácil de estimar, es una fracción del número de individuos de una generación dada sobre el número de individuos de la generación precedente. Se estima en general sobre el número de huevos. Si **R_o** > 1, la población está en crecimiento; si **R_o** = 1, la población está estabilizada; y si **R_o** < 1, la población está en descenso. En epidemiología, **R_o** es el número de nuevos casos a partir de un primer caso: la epidemia se inicia cuando **R_o** > 1, la epidemia se estabiliza cuando **R_o** = 1, y declina si **R_o** < 1.

Crecimiento exponencial

Si la población crece de manera exponencial, el número de individuos (**N**) cambia con el tiempo (**t**) según la fórmula $dN / dt = rN$.

Crecimiento «logístico»

Si el crecimiento de una población está limitado por su capacidad (**K**) de poblar un medio ambiente dado de manera que este medio ambiente dado no soportará más de **K** individuos, una aproximación más realista del crecimiento de la población será dado por la fórmula $dN / dt = rN [(K - N) / K]$ (ver texto).

Es a partir de esta fórmula que los términos de estrategia «**r**» y estrategia «**K**» fueron ideados (MACARTHUR & WILSON 1967, ver texto).

RECUADRO 3

Estrategia «r»

Esta estrategia se trata de maximizar la tasa de crecimiento. Es la estrategia aparente de las bacterias, protozoarios y, en el mundo de los insectos, los mosquitos.

Las características de una especie dotada de esta estrategia son las siguientes: organismos de pequeño tamaño (una misma biomasa tendrá más individuos), un tiempo de generaciones más corto, una alta fecundidad, una alta mortalidad, una gran capacidad de dispersión (sobre todo en casos de fuertes densidades poblacionales).

Dada la importancia de la tasa de crecimiento de una población, diferentes estrategias reproductivas son adoptadas (reproducción sexual, partenogénesis, hermafroditismo, etc.).

Una especie dotada de una estrategia «r» es más apta para colonizar nuevos medios, frecuentemente temporales, y no muestra tendencia a establecerse en un medio de elección, del cual se mudaría lo menos posible.

Cada medio colonizado es explotado lo más rápidamente posible, antes de que especies concurrentes o predadores frenen su ocupación. Las especies con estrategia «r» son malas competidoras y pueden ser rápidamente desplazadas de su medio ambiente por una especie mejor adaptada. A los predadores, oponen tasas elevadas de fecundidad, un grado elevado de sincronización de las generaciones y una gran movilidad. De una cierta manera, una parte de su descendencia es sacrificada para satisfacer a los predadores, mientras que la otra tiene posibilidades de escapar rápidamente, y de colonizar un nuevo medio si es necesario.

En tales especies, la colonización de nuevos medios, pero también la extinción de ciertas poblaciones, son eventos frecuentes.

RECUADRO 4

Estrategia «K»

Al contrario de las especies con estrategia «r» (ver recuadro 3, así como el texto), las especies con estrategia «K» requieren de un medio estable, dentro del cual buscarán un equilibrio hasta la tasa máxima de ocupación del medio (K).

Ejemplos en parásitos: los esquistosomas; en vertebrados: el hombre, el elefante, la ballena. En insectos de importancia médica: la mosca Tse-Tse en cierta medida, y sobre todo los Triatominae.

Los tiempos de generación son largos y la tasa de crecimiento (r) generalmente es baja. Para reducir su tasa de mortalidad estas especies poseen numerosos mecanismos de defensa (espinas, tamaño grande, producción de ácidos, etc.). Ellas invierten más energía en cada descendiente, más que en el número de descendientes. Estas especies son capaces de competición interespecífica, la cual seleccionará generalmente a los individuos de talla más grande.

En caso de perturbación del medio, ellas tratan de encontrar un nuevo equilibrio para restaurar su competitividad. Esta reacción pasa generalmente por un aumento temporal de la fecundidad y una reducción de los periodos de maduración de los estadios juveniles. Sin embargo, esta reacción puede comprometerse si la perturbación es muy importante, e incapaces de modificar el medio (o se adaptan o emigran), la población se extingue.

5. Capacidad vectorial

Fuera de la posibilidad de infectarse por una transfusión de sangre, por vía congénita o por accidente (de laboratorio), el riesgo del hombre de contraer la enfermedad de Chagas depende directamente de la presencia de los Triatominae en su casa. Uno de los mejores índices de riesgo es aportado por el conteo y el examen de los Triatominae presentes en la casa, y su relación con el número de habitantes por casa (CATALÁ *et al.* 1997). Nosotros revisaremos aquí los criterios de la capacidad vectorial de los Triatominae tal como aparecen frecuentemente en la literatura, sobre todo para resaltar su valor muy relativo y para recordar una vez más la condición *sine qua non* de la capacidad vectorial: la «domesticidad» del Triatominae.

5.1. ADAPTACION AL PARASITO

Todos los trabajos sobre la adaptación mutua del parásito y el insecto concluyen que la mejor adaptación ocurre entre la cepa local del parásito y el vector local correspondiente (trabajos basados en la concentración de tripomastigotes presentes en las deyecciones). La adaptación entre el parásito y el insecto es un sujeto de investigación de gran importancia biológica, pero no representa un criterio crucial de la capacidad vectorial de los Triatominae. Es suficiente constatar que el parásito responsable de la enfermedad de Chagas en todo el continente es transmitido por especies diferentes, géneros diferentes y hasta tribus diferentes. El mismo puede cumplir su ciclo vital en otro orden de insecto, como en la mosca doméstica por ejemplo (DIAZ-UNGRIA 1966).

5.2. HEMATOFAGIA

La hematofagia es un carácter indispensable para hacer del insecto un vector significativo, pero la hematofagia no es indispensable al mecanismo de transmisión del parásito al huésped vertebrado. *T. cruzi* es un estercolaria: no está presente en la trompa (rostro) o en las glándulas salivales (salvo casos excepcionales), pero sí dentro del intestino del insecto y sus defecaciones. Es así que si las deyecciones infectadas del insecto entran en contacto con la piel o las mucosas del huésped el riesgo de transmisión existe. El parásito penetra activamente la mucosa (conjuntiva ocular, por ejemplo) y puede penetrar por la piel igualmente si una lesión le facilita el paso (como la lesión de la picadura por sí misma o las micro-lesiones provocadas por el rascado).

La hematofagia es sin embargo un carácter indispensable al rol vectorial porque ella permite al insecto infectarse, y le obliga a un contacto frecuente y prolongado con el huésped («domesticación»).

Por ejemplo, la mosca doméstica permite también el desarrollo de *T. cruzi* en su intestino (DIAZ-UNGRIA 1966), o eventualmente transporta sobre los alimentos las materias contaminadas por el parásito (excrementos de Triatominae). Estos mecanismos no juegan ningún rol importante en la transmisión. La razón para esto es simple: el parásito eventualmente presente en el intestino de la mosca no entra en contacto con el hombre, pues la mosca no se alimenta sobre el hombre, y deposita generalmente sus deyecciones en otro lugar. Por otra parte, la mosca se infecta accidentalmente del parásito (por ejemplo alimentándose sobre deyecciones de Triatominae), puesto que no es un insecto hematófago. Pero las chinches de cama son hematófagas, las garrapatas son hematófagas y permiten eventualmente, las unas y las otras, el desarrollo completo del parásito en su intestino. Estos artrópodos no juegan un rol importante en la transmisión de *T. cruzi* porque el reflejo de defecación es diferente: el parásito se queda en el intestino y no entra en contacto con el hombre porque estos artrópodos se retiran del huésped antes de depositar sus deyecciones.

La hematofagia es necesaria para que el insecto se pueda infectar de un vertebrado. Pero es un criterio importante del papel vectorial sobre todo porque significa el contacto frecuente y prolongado entre el insecto y el hombre, y así la posibilidad del contacto entre las deyecciones del insecto y la piel, o mucosas. Se comprende así que la demora entre la toma de sangre y la defecación puede ser un parámetro biológico importante de la capacidad vectorial.

Numerosos estudios han demostrado que esta demora varía con la especie de Triatominae, el sexo o el estadio larvario del insecto (ZELEDON 1974). Pero quizás la observación más relevante es que se trata de un carácter densito-dependiente, entonces variable también dentro de una misma especie. En caso de fuertes densidades, donde existe competición entre los insectos por alimentarse en el mismo huésped, este último, ya sea por su comportamiento o por las reacciones alérgicas de la piel, hace huir a los insectos (SCHOFIELD *et al.* 1986), de suerte que todos los insectos no alcanzan a tomar sangre. Muchos insectos «irritados», o «menos competitivos», se retiran del huésped y por consecuencia depositan en otra parte sus deyecciones. O simplemente no defecan porque una cantidad incompleta de sangre en el intestino puede no producir el reflejo de la defecación, que se desencadena con la distensión abdominal.

En las casas muy infectadas, se ven sobre los muros las gotas de las deyecciones de los Triatominae. Se trata de los insectos que fueron interrumpidos durante su alimentación, que se retiraron del huésped y depositaron después las deyecciones sobre el trayecto que les conduce a sus refugios, al interior del muro o en el techo. Estos caminos de deyecciones secas son uno de los criterios que orientan a hacer capturas en medios domésticos.

5.3. ESTRATEGIAS DE LUCHA

Esta densito-dependencia que hace variable el tiempo entre la toma de sangre y la defecación influye sobre la elección de las estrategias de lucha más apropiadas. Ella justifica en efecto el objetivo radical de las campañas de lucha contra los Triatominae, que es la erradicación completa del insecto de las estructuras domésticas.

Si la eliminación no es completa, los sobrevivientes no sufren de competición entre individuos y se pueden alimentar sin provocar reacciones del huésped. Se alimentan completamente, así que defecan rápidamente sobre el huésped: el riesgo de transmisión del parásito es real. El mejoramiento del hábitat, el uso de predadores (lucha biológica) o todas las técnicas que podrían tener efecto en una baja de la densidad y no en la eliminación completa de los individuos, podrían aumentar el riesgo de transmisión.

Sólo el tratamiento con insecticidas puede lograr una eliminación completa, hasta el último individuo, de los Triatominae de una casa.

5.4. DOMESTICIDAD

La «domesticidad» de un insecto se entiende como su grado de adaptación al hombre o a su medio ambiente doméstico. Este es un criterio extrínseco, pero crucial, en la capacidad vectorial de un Triatominae.

La gran mayoría de las especies de Triatominae viven exclusivamente en hábitats «silvestres», asociados a diferentes animales salvajes. Generalmente las especies del género *Rhodnius* son arborícolas, asociadas a aves y otros pequeños mamíferos y reptiles que se refugian en los árboles mientras que las especies de *Panstrongylus* están asociadas a animales de madriguera (roedores, marsupiales, tatus, etc.). El género *Triatoma* es muy vasto y agrupa especies que ocupan diferentes tipos de hábitat.

Menos del 5% de especies de Triatominae presentan una adaptación al hábitat humano más o menos avanzada. En estos procesos de adaptación se reconocen etapas que van desde la invasión accidental de un domicilio por un espécimen adulto, generalmente macho (5.4.1.), hasta la presencia intradomiciliar de colonias permanentes y muy abundantes (5.4.3.). En la cima de esta adaptación se encuentran las especies que dejaron sus focos originales silvestres, para acompañar al hombre en sus migraciones. *T. infestans* es el modelo de especie doméstica sobre todo su territorio, excepto en algunos focos del centro de Bolivia (TORRICO 1946, DUJARDIN *et al.* 1987), mientras que *R. prolixus* es otro ejemplo en América Central y en Colombia, donde sus focos silvestres parecen ausentes (DUJARDIN *et al.* 1998b, CHAVEZ *et al.* 1999).

El hecho de que menos del 5% de los Triatominae estén bien adaptados al medio doméstico indica que no es un proceso fácil y que la adaptación completa

al hábitat humano no es un evento frecuente (5.4.2.). La mayoría de los reportes parecen adoptar la ecuación «presencia intra-domiciliar de ninfas = domesticación completa». Las etapas que conducen a una domesticación completa son ciertamente menos simples.

Las podríamos presentar de la manera siguiente: intrusión (5.4.1.), domiciliación (5.4.2.), domesticación (5.4.3.). Y, como lo comentamos ya, podríamos añadir «grandes migraciones» (ver 5.5.).

5.4.1. *Intrusión*

Numerosas especies silvestres están citadas dentro del hábitat del hombre, atraídas por la luz o transportadas allí por su huésped animal, como por ejemplo los marsupiales que se aproximan al hábitat y construyen sus nidos en la proximidad. Ciertas especies nuevas han sido capturadas únicamente en medio doméstico, y su biología permanece enteramente desconocida (por ejemplo *T. jurbergi*).

Los «vectores potenciales» (cf. 1.1. y 5.5.) son las especies de Triatominae atraídas por el hábitat.

5.4.2. *Domiciliación*

El criterio principal de una «domiciliación», lo que la distingue de una «intrusión», es la presencia de adultos, larvas y exuvias en las casas o en las estructuras peridomiciliares, lo que significa el establecimiento y el desarrollo del ciclo completo del insecto en medio doméstico. Las colonias son generalmente poco abundantes y representan una tentativa de adaptación al medio doméstico. Una domiciliación está descrita para ciertas especies como *R. stali* en el Alto Beni boliviano (MATIAS *et al.* 2001), *R. pallescens* en el norte de Colombia, *T. sordida*, *E. mucronatus* y *P. rufotuberculatus* en Bolivia (Departamento de La Paz), etc. (NOIREAU *et al.* 1994, DUJARDIN *et al.* 1998c). Estas tentativas no significan necesariamente una domesticación exitosa y permanente. Por ejemplo en la región del norte de Colombia, donde poblaciones domiciliadas de *R. pallescens* habían sido señaladas hace algunos años, no se encuentra ahora ninguna población intradomiciliar, y eso sin intervención específica (Moreno, com. pers.).

Las especies que se domicilian, sin ser todavía especies domésticas (que son «vectores confirmados» mayormente), serían clasificadas como «candidatos vectores» más que como «vectores secundarios» (ver punto 5.5.).

5.4.3. *Domesticación*

El criterio de una domesticación es el mismo que el de una domiciliación, es decir la presencia del ciclo completo del insecto en las estructuras domésticas.

Pero a este criterio se aumenta la misma observación hecha en muchas casas de la misma localidad y en muchas localidades de la misma región y en varias regiones. En otras palabras, una domesticación sería una domiciliación exitosa, y su carácter exitoso se deduciría de su extensión geográfica.

Pero esta extensión sobre un territorio vasto debe sugerir que el insecto fue transportado por el hombre, lo que atestigua de su carácter «doméstico». Para confirmar una «domesticación» verdadera, la distribución de los focos domiciliarios debería poder ser explicada por los desplazamientos del hombre, porque un transporte pasivo durante las actividades humanas indica una asociación estrecha y duradera con el hombre.

En muy pocos casos la domiciliación ha podido desembocar en una domesticación exitosa y permanente (*T. infestans*, *R. prolixus*, *T. dimidiata*, *T. brasiliensis*, *T. barberi*, *T. rubrofasciata*, etc.). En estos casos particulares podemos sospechar una expansión geográfica casi explosiva, probablemente el resultado de la misma domesticación (DUJARDIN 1998). Los vectores «principales» y «secundarios» (ver más adelante), salvo *T. rubrofasciata* (ver 3.3.9.), pertenecen a esta categoría.

Citamos el caso particular de una especie doméstica, *Panstrongylus megistus*, que fue desplazada de las casas por otra especie doméstica más eficiente: *T. infestans*.

5.5. EXTENSION GEOGRAFICA, O VECTORES «PRINCIPALES» Y «SECUNDARIOS»

Mencionamos y adoptamos en el prólogo esta forma de hablar de vectores «potenciales» (la mayoría, sino el conjunto de los Triatominae, o más precisamente las especies que están atraídas por el medio doméstico), de «candidatos» vectores (en general las especies llamadas «peridomésticas», aquellas que se «domicilian» en el sentido que ya describimos) y de vectores «confirmados». Otra terminología frecuentemente encontrada es la de vectores «principales» y vectores «secundarios». En los dos casos se trata de vectores «confirmados», significativos: ellos están bien adaptados al hombre y juegan un rol activo en la transmisión. La diferencia reside solamente en la amplitud de su extensión territorial. La importancia («principal» o «secundario») que se le da a un vector confirmado depende de la extensión geográfica considerada.

En toda América Latina los vectores «principales» son tres:

- *Triatoma infestans*, que ocupa los siete países al sur de la cuenca amazónica.
- *Rhodnius prolixus*, encontrado en México (hasta una fecha reciente), en América Central (salvo Panamá y gran parte de Nicaragua) y en los países al norte de la cuenca del Amazonas.
- *Triatoma dimidiata*, que se extiende a lo largo de la costa pacífica desde México hasta el norte del Perú. Notamos que en los países donde *R. prolixus* y *T. dimidiata* coexisten, el vector más importante en general es *R. prolixus*: es más abundante, tiene un ciclo de desarrollo más corto, forma colonias intradomiciliarias más densas, etc. Pero dentro de cada país de América Latina son

encontradas situaciones particulares, susceptibles de cambiar en función a los progresos de la lucha antivectorial o por el contrario en función a las negligencias de la vigilancia entomológica.

T. infestans, por su extensión geográfica sobre todo el territorio del Cono Sur, excepto las regiones amazónicas, fue el vector principal en Brasil hasta hace algunos años, mientras que *T. brasiliensis* es un vector muy activo y desarrolla abundantes colonias intradomiciliarias, siendo considerado como un vector «secundario» porque estaba limitado al noreste del Brasil. Hoy en día, después de los éxitos de las campañas contra *T. infestans* en el Brasil, es decir después de la casi desaparición de *T. infestans* en Brasil, *T. brasiliensis* se ha convertido, lógicamente, en el vector «principal» en este país.

En Uruguay, Argentina, Chile, Paraguay y Bolivia, las especies diferentes a *T. infestans* no son vectores secundarios, la mayoría son «candidatos» vectores. Ninguna de ellas juega, por lo menos localmente, un rol activo en la transmisión al hombre, pero en ciertas zonas específicas estas especies sufren un proceso de adaptación al hábitat del hombre: se trata de *T. rubrovaria* en Uruguay, *T. guasayana* en Argentina, *M. spinolai* en Chile, *T. sordida*, *P. rufotuberculatus* y *R. stali* en Bolivia.

En Perú se ha encontrado gran diversidad de especies susceptibles de jugar un papel en la transmisión del parásito. Al sur del país reina *T. Infestans*, probablemente importado desde Chile, siendo el foco más importante de la enfermedad de Chagas. En el norte del país muchas especies son incriminadas en focos de la enfermedad de Chagas representados a veces por unos pocos casos humanos. Tres de ellas se pueden clasificar actualmente como «candidatos» vectores: *R. ecuadoriensis*, *P. chinai* y *P. herreri*. De estas tres especies, dos podrían tener el rango de vectores «secundarios» porque parecen haber logrado una buena adaptación al hábitat humano: *R. ecuadoriensis* y *P. herreri*. Esta última especie, *P. herreri*, solamente se encuentra dentro de los domicilios: los conocimientos insuficientes sobre su estatuto taxonómico (¿será *P. herreri* realmente una especie diferente de *P. humeralis*, o de *P. lignarius*?), y por consecuencia su verdadera distribución geográfica, no permiten por ahora clasificar esta especie como un Triatominae verdaderamente «doméstico».

En Ecuador, *T. dimidiata* es probablemente el vector «principal», en particular en las regiones peri-urbanas. *R. ecuadoriensis* es una especie de palmeras, pero está domiciliado en el sur del país donde podría ser un vector «secundario».

En los países situados al norte del Ecuador y del Brasil, entramos dentro de los territorios privilegiados de *R. prolixus*.

En Venezuela, *R. prolixus* es el vector «principal», pero son reconocidos vectores «secundarios», como por ejemplo *T. maculata*. La capacidad de este último para formar colonias densas intradomiciliarias no es tan buena como la de *R. prolixus*.

En Colombia, el vector «principal» es también *R. prolixus*. La única especie que podría considerarse como vector «secundario», junto con *T. dimidiata*, está

limitada al norte del país, en la frontera con Panamá: se trata de *R. pallescens*. Esta es una especie de palmera encontrada sobre una gran parte del territorio colombiano. Es también señalada en Surinam y Panamá. En esta región al norte de Colombia que bordea a Panamá, *R. pallescens* tiende a adaptarse al domicilio. En Panamá, *R. pallescens* sería el único vector de la enfermedad de Chagas.

Los países de América Central están ocupados por *R. prolixus* con la rara excepción de Panamá. En todas las situaciones, *R. prolixus* en América Central se encuentra en situación «doméstica», contrariamente a lo que se conoce en Venezuela. En estas regiones, *T. dimidiata* representa siempre la especie secundaria.

En México, *R. prolixus* parece haber desaparecido de las regiones donde se la señalaba presente. Esta especie todavía puede ser encontrada en algunos focos (Ramsey, com. pers.). Muchos vectores se disputan el rol de vector «principal» como *T. barberi*, *T. dimidiata* y *T. pallidipennis*. Las otras especies citadas, del complejo *phyllosoma*, podrían ser clasificadas dentro de vectores «candidatos», lo mismo que *Dipetalogaster maxima*.

6. Genética de los Triatominae

6.1. INTRODUCCION

La subfamilia de los Triatominae, si bien es de tamaño modesto, provoca numerosas preguntas.

¿Son los predadores los ancestros de Triatominae? Esta subfamilia ¿es un grupo monofilético derivado de un predador que se adaptó a la hematofagia estricta? o ¿se trata de un ensamblaje polifilético constituido sobre la base de ciertos caracteres morfológicos sometidos a una convergencia evolutiva (la hematofagia)?

Las especies asiáticas ¿son originarias de Oriente o bien han sido introducidas a partir del Nuevo Mundo?

La adaptación completa de un Triatominae al medio doméstico lo hace de por sí un vector de la enfermedad de Chagas (con la excepción de *T. rubrofasciata*). Las tentativas de domiciliación están descritas en todas las tribus de Triatominae a excepción de Alberproseniini y Cavernicolini. Este carácter de comportamiento tan importante epidemiológicamente ¿tendrá un sustrato genético o dependerá de factores medioambientales? ¿Qué ocurre con las especies asiáticas (*Linshcosteus* y el complejo rubrofasciata): ellas muestran la misma tendencia a invadir el hábitat humano?

¿Por qué ciertas especies morfológicamente bien diferenciadas no presentan diferencias genéticas significativas? ¿Por qué especies gemelas, frecuentes en otros grupos, son más bien raras en Triatominae?

¿Cuál es la historia evolutiva de los grandes vectores actuales? ¿Son *T. infestans*, *R. prolixus* y *T. dimidiata* (y *P. megistus*) especies dispersadas por el hombre fuera de sus límites ecológicos iniciales? Su adaptación al hombre ¿es un evento único en su historia evolutiva o ha ocurrido muchas veces? ¿Están ellas separadas completamente de sus ecotopos silvestres de origen?

¿Por qué estos grandes vectores no manifiestan ninguna resistencia a los insecticidas? ¿Cuál sería el modo de propagación de la aparición eventual de una resistencia?

La eliminación de los vectores principales ¿creará un espacio ecológico susceptible de llenarse con especies de reemplazo? ¿Será posible predecir de los «candidatos vectores» cuáles especies presentan un riesgo real para el hombre? ¿Existen caracteres fenéticos o genéticos que revelen la adaptación al hombre?

Para intentar contestar algunas de estas preguntas, nos parece adecuado abordar el estudio de los Triatominae mediante técnicas bioquímicas y genéticas, sin abandonar el enfoque tradicional basado en la morfología, ecología y epidemiología.

Nosotros presentamos en este capítulo algunos trabajos relativos a la genética de poblaciones de los grandes vectores, y algunos relativos a la genética evolutiva de los Triatominae, una rama de investigación que recién ha comenzado.

6.2. CITOGENETICA

6.2.1. *Los cromosomas de los Triatominae*

Los insectos del Orden Hemiptera, al igual que otros grupos taxonómicos tales como Nematoda, Lepidoptera y algunos arácnidos, poseen cromosomas particulares denominados «holocéntricos» (o cromosomas con centrómero no localizado o difuso) (WHITE 1973). A diferencia de los cromosomas monocéntricos (cromosomas con centrómero localizado), presentes en la mayoría de los organismos, los cromosomas holocéntricos de los hemípteros presentan varias características diferenciales:

- Estos cromosomas no poseen constricción primaria, estructura morfológicamente diferenciada presente en los cromosomas monocéntricos.
- Cuando se producen fragmentos cromosómicos, ya sea de origen espontáneo o por inducción experimental con rayos X, todos los fragmentos son capaces de migrar hacia los polos celulares tanto en la mitosis como en la meiosis (HUGHES-SCHRADER & SCHRADER 1961). Esto no ocurre con muchos de los fragmentos de los cromosomas monocéntricos.
- En la mitosis de estos insectos, el cinetocoro (estructura proteica a la cual se asocian los microtúbulos del huso) ocupa la mayor parte de la superficie polar de las cromátidas, por lo que las fibras del huso están asociadas a lo largo de todo, o casi todo el cromosoma (BUCK 1967, COMINGS & OKADA 1972). Como consecuencia, durante anafase mitótica las cromátidas se dirigen hacia los polos celulares en forma paralela al plano ecuatorial, exhibiendo lo que se denomina movimiento "holocinético" (fig. 7A).
- A diferencia de lo que ocurre en mitosis, los cromosomas meióticos no poseen estructuras cinetocóricas, insertándose los microtúbulos del huso directamente en la cromatina (BUCK 1967, COMINGS & OKADA 1972, RUFAS & GIMENEZ-MARTIN 1986, PIMPINELLI & GODAY 1989).
- En meiosis, la asociación de los microtúbulos se halla restringida a los extremos cromosómicos (fig. 7B) (SCHRADER 1935, HUGHES-SCHRADER & SCHRADER 1961). La actividad cinética se localiza a un extremo cromosómico durante la primera división meiótica y al extremo opuesto durante la segunda división meiótica (NOKKALA 1985). En *T. infestans*, ambos extremos pueden presentar actividad cinética, pero la elección del extremo activo no es un proceso al azar, sino que está relacionado con la posición del quiasma y con la presencia de heterocromatina C (PEREZ *et al.* 1997, 2000).
- Tradicionalmente se ha sugerido que los cromosomas holocéntricos presentan el fenómeno de terminalización de quiasmas (desplazamiento del quiasma a uno de los extremos cromosómicos) (JOHN 1990). Sin embargo, este proceso no ocurre en triatominos, al menos en *T. infestans*. Esto ha sido comprobado mediante estudios de microscopía electrónica (SOLARI & AGOPIAN 1987) y el

análisis mediante bandeo C de las configuraciones que adoptan los bivalentes durante metafase I (PEREZ *et al.* 1997, 2000).

- En Heteroptera, es comúnmente aceptado que los bivalentes se disponen en forma axial (WHITE 1973, JOHN 1990), presentando una segregación reduccional en la primera división meiótica y ecuacional durante la segunda (UESHIMA 1979). Sin embargo, estos conceptos sobre la disposición y segregación autosómica no pueden ser aplicados a *T. infestans* (PEREZ *et al.* 1997) y probablemente tampoco al resto de los Hemiptera (NOKKALA & NOKKALA 1997). En estas especies, los quiasmas no terminalizan y la orientación de los bivalentes dependen del extremo cromosómico que posee actividad cinética durante las anafases meióticas. La ocurrencia de estos procesos conducen a que los términos «reduccional» y «ecuacional» no sean los adecuados para describir las divisiones meióticas de los autosomas de Heteroptera (PEREZ *et al.* 1997, NOKKALA & NOKKALA 1997).
- Los cromosomas sexuales segregan ecuacionalmente durante la primera división meiótica y reduccionalmente durante la segunda (WHITE 1973, GONZALEZ-GARCIA *et al.* 1996) (fig. 8), al contrario de lo que se observa en la mayoría de los organismos con cromosomas monocéntricos.

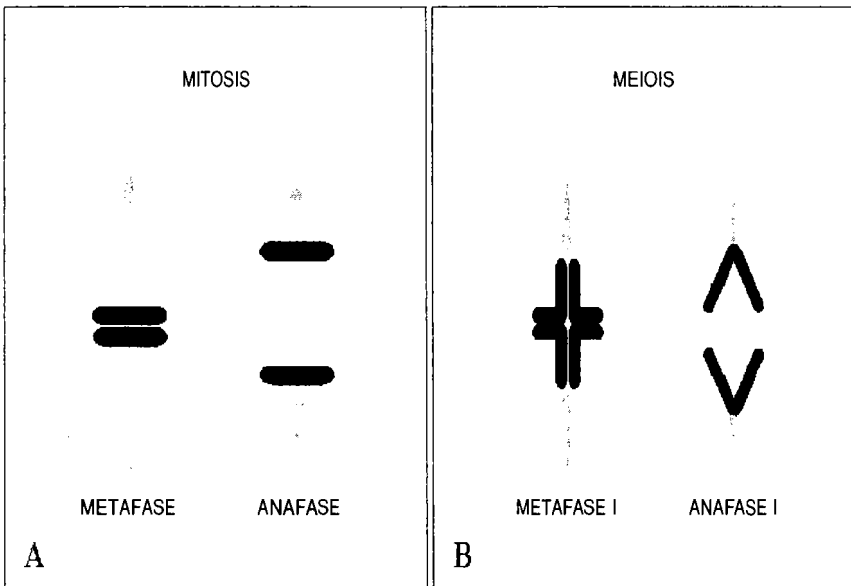


Fig. 7. — Orientación y segregación cromosómica en los Triatominae. A (esquema a la izquierda). Durante la mitosis, las cromátidas hermanas se dirigen hacia los polos celulares en forma paralela al plano ecuatorial («movimiento holocinético»). B (esquema a la derecha). En meiosis, son los extremos cromosómicos los que poseen actividad cinética, un extremo en la primera división meiótica, y el otro extremo durante la segunda división meiótica.

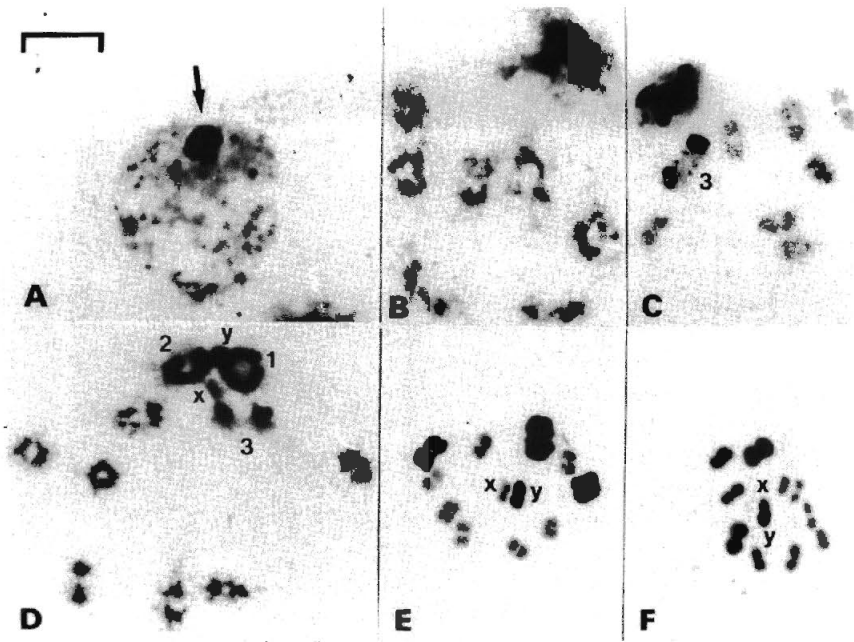


Fig. 8. — Comportamiento cromosómico durante la meiosis del macho de *Triatoma infestans* (individuos provenientes de poblaciones naturales de Uruguay). Número cromosómico diploide ($2n$) de 22 cromosomas, constituidos por 20 autosomas y dos cromosomas sexuales (XY en el macho y XX en las hembras). Técnica de bandeado C. Reproducido con permiso de *Chromosome Research* (U.K.). La barra representa 10 micras.

A. Profase meiótica I (estadio difuso). La flecha indica la presencia de un corpúsculo heterocromático positivo (cromocentro).

B. Diploteno temprano. Además del cromocentro heterocromático, se observan siete bivalentes autosómicos eucromáticos libres, que no se asocian con el cromocentro.

C. Diploteno medio y D. Diploteno tardío. El cromocentro comienza a disociarse en sus componentes. Primero se separa un bivalente autosómico (marcado con el número 3 en C. En D. se pueden apreciar claramente los 5 componentes del cromocentro: 3 bivalentes autosómicos y los cromosomas sexuales X e Y).

E. Metafase meiótica I. Los autosomas forman un círculo, en el medio del cual se disponen los cromosomas sexuales, asociados «a distancia». Los 3 bivalentes autosómicos más grandes y el cromosoma Y aparecen C-heterocromáticos. Los restantes 7 pares autosómicos y el cromosoma X no presentan bandas C. Durante anafase I, las cromátidas de cada cromosoma sexual se separan a polos opuestos (división ecuacional).

F. Metafase meiótica II. Las cromátidas de los cromosomas sexuales se hallan asociadas (*touch-and-go pairing*) y se disponen en el centro de un anillo formado por los autosomas. Durante anafase II, estas cromátidas segregan a polos opuestos, por lo que la segunda división meiótica es reduccional para los cromosomas sexuales.

6.2.2. Breve revisión histórica

La primera descripción del número de cromosomas de los Triatominae fue realizada en *Triatoma sanguisuga* (complejo *lecticularia*, grupo *Protracta*) por PAYNE (1909). Posteriormente se destacan los numerosos trabajos del grupo de Giorgio Schreiber en Minas Gerais (Brasil) desde 1950 (SCHREIBER & PELLEGRINO 1950) hasta principios de la década del 70 (SCHREIBER *et al.* 1974a). Sus importantes aportes, resumidos por los propios autores (1974b), comprendieron:

- El análisis del cariotipo de una quincena de especies (ver tablas 7 y 8).
- La descripción del fenómeno de heteropiconosis en ciertos autosomas de algunas especies. A medida que se amplía el número de especies estudiadas, se pone en evidencia que la presencia de heterocromatina C, responsable de la heteropiconosis, es cada vez más frecuente en los Triatominae.
- El significado evolutivo de la heteropiconosis como posible mecanismo de aislamiento reproductivo, sugerido a partir de la observación de anomalías en el apareamiento cromosómico en la meiosis de híbridos de especies con y sin cromosomas heteropiconóticos (SCHREIBER & PELLEGRINO 1950; SCHREIBER *et al.* 1972, 1974a). Sin embargo, el apareamiento y segregación meióticas normales observados entre individuos de *T. infestans* con cantidades muy diferentes de heterocromatina C ponen en duda lo postulado por el grupo de Schreiber. Es posible que las alteraciones descritas en híbridos interespecíficos se deban a diferencias en la eucromatina de los cromosomas homólogos de las especies parentales, más que a variaciones en la cantidad de heterocromatina (PANZERA *et al.* 1992, 1995, 1997).
- La cuantificación por densitometría del contenido de ADN nuclear de 7 especies puso de manifiesto que los valores de ADN pueden variar significativamente, alcanzando entre ciertas especies valores de duplicación (SCHREIBER *et al.* 1972). Por ejemplo, *Rhodnius prolixus* posee poco más de la tercera parte de ADN que *Triatoma infestans*, aunque ambas presentan el mismo número de cromosomas. Según estos autores, estas variaciones pueden ser debidas a fenómenos de polinemia o a la existencia de ADN repetido característico en cada especie. Para algunas especies de *Triatoma* se comprobó que esta última hipótesis es la correcta (PANZERA *et al.* 1995, 1997). Datos recientes obtenidos por citometría de flujo, señalan que las especies de *Rhodnius* presentan entre 0,7 a 1,0 pg de contenido haploide de ADN, mientras que las especies del género *Triatoma* poseen un rango muy amplio de ADN, entre 1,0 y 3,0 pg (PANZERA *et al.* 2001).
- El uso de los tubos testiculares como carácter taxonómico permite diferenciar las tribus y los géneros de Triatominae: *Panstrongylus* (Triatomini) posee 7 túbulos casi iguales, el género *Triatoma* (Triatomini) presenta tres túbulos cortos, 2 medianos y 2 largos, mientras que *Rhodnius* y *Psammolestes* (Rhodniini) poseen 5 túbulos muy cortos y dos largos (PENALVA DA SILVA & SCHREIBER 1969).

Durante la década del 50, son de destacar los trabajos de Barth sobre la histología, citología y anatomía del testículo de *T. infestans* (BARTH 1956b, 1958) y de otras especies (1956a). Posteriormente, UESHIMA (1966) describe el cariotipo de una decena de especies destacando la importancia del comportamiento cromosómico durante la meiosis como carácter diferencial entre ellas.

6.2.3. Número cromosómico

Debido al pequeño tamaño de los cromosomas y a su escasa diferenciación longitudinal, tradicionalmente el estudio citogenético de los Triatominae estaba reducido a la enumeración del número de cromosomas de la especie. En 1979 se conocían los números cromosómicos de 29 especies de Triatominae (UESHIMA 1979). Actualmente este número se ha elevado a 70 especies (tabla 6), pertenecientes solamente a dos de las cinco tribus de la subfamilia Triatominae: Rhodniini (tabla 7) y Triatomini (tabla 8). Se carece de información citogenética de las tres tribus restantes: Alberproseniini, Bolboderini y Cavernicolini.

Tal como se puede apreciar en las tablas 7 y 8, el número diploide en los machos se encuentra entre $2n = 21$ y $2n = 25$, siendo el más frecuente $2n = 22$ cromosomas. Dentro del complemento cromosómico de una especie se pueden distinguir básicamente dos tipos de cromosomas: los autosomas y los cromosomas sexuales.

6.2.4. Autosomas

En Triatominae, el número de autosomas (A) es muy homogéneo. Solamente tres de las 70 especies analizadas se alejan del valor más común, y supuestamente ancestral, de 20 autosomas (UESHIMA 1966): *Panstrongylus megistus* y *Triatoma nitida* tienen 18 autosomas, y *T. rubrofasciata* tiene 22. Esta uniformidad de la subfamilia Triatominae indica que los procesos de fragmentación y de fusión cromosómica, responsables de la variación en el número de autosomas y muy frecuentes en el resto de los Hemiptera, no ocurren frecuentemente en esta subfamilia.

6.2.5. Cromosomas sexuales

Los cromosomas sexuales de los Triatominae se caracterizan por la ausencia de quiasmas y por presentar un tipo especial de asociación llamado «apareamiento a distancia» durante la primera división meiótica y *touch-and-go pairing* durante la segunda división meiótica (fig. 8). La mayoría de las especies presentan un par de cromosomas sexuales, X e Y, en el macho. Este es el caso de todos los integrantes de la tribu Rhodniini estudiados hasta el presente (tabla 7). Mientras tanto

en la tribu Triatomini, y en particular en el género *Triatoma*, se observa una variación significativa en el número de cromosomas sexuales (tabla 8), tal vez como reflejo de su supuesto origen polifilético.

En los heterópteros, los cromosomas sexuales múltiples son más frecuentes que en otros grupos de insectos, probablemente por la naturaleza holocéntrica de sus cromosomas. En los Triatominae, además del sistema XY, el cromosoma X puede dividirse en dos (sistema X_1X_2Y) o en tres segmentos (sistema $X_1X_2X_3Y$). Si analizamos las especies del género *Triatoma* de acuerdo a su distribución geográfica, se puede observar una buena correlación, aunque con excepciones, entre el número de cromosomas sexuales y su localización geográfica (fig. 9):

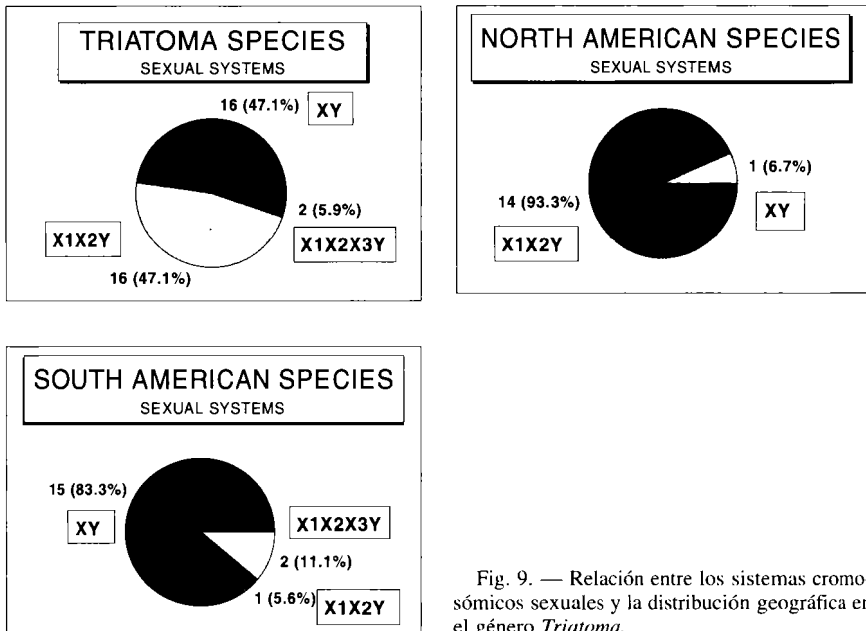


Fig. 9. — Relación entre los sistemas cromosómicos sexuales y la distribución geográfica en el género *Triatoma*.

- Todas las especies estudiadas en América Central y del Norte, excepto una (*T. lecticularia*), presentan un mecanismo X_1X_2Y en los machos.
- De las 18 especies de América del Sur, 15 presentan un sistema sexual XY, una posee el sistema X_1X_2Y (*T. tibiamaculata*) y dos presentan el sistema sexual $X_1X_2X_3Y$ (*T. vitticeps* y *T. eratyrisiformis*). No se toman en cuenta aquellas especies agregadas en el momento de publicar esta traducción.

Está generalmente admitido que los mecanismos sexuales múltiples derivan de la fragmentación de un sistema XY ancestral (SCHRADER 1947, WHITE 1973).

UESHIMA (1966) sugiere, por comparación del tamaño entre los cromosomas sexuales, que el sistema sexual X_1X_2Y de las especies de *Triatoma* de América del Norte deriva del sistema XY de las especies de América del Sur. Sin embargo, estudios preliminares indican que los cromosomas sexuales de cada hemisferio poseen características distintas cuando son analizados mediante bandeo cromosómico. Con estas evidencias podemos plantear dos hipótesis acerca del origen de las especies de *Triatoma*: las especies del norte derivan de las del sur y por lo tanto tienen un ancestro común reciente (hipótesis sugerida por Ueshima), o que cada grupo de especies deriva de distintos ancestros. Los datos citogenéticos de que disponemos actualmente no nos permiten inclinarnos hacia una u otra hipótesis.

Recientemente FRIAS & ATRIA (1998) describieron en *Mepraia spinolai* un sistema sexual $X_1X_2Y_1Y_2$, el cual implica, por primera vez en Triatominae, una fisión del cromosoma Y. Sin embargo, estos resultados no concuerdan con los anteriormente publicados (SCHOFIELD *et al.* 1998, PANZERA *et al.* 1998) y por lo que es necesario confirmar este hallazgo.

6.2.6. Otros caracteres citogenéticos

En los últimos años el estudio del comportamiento de los cromosomas durante la meiosis del macho y la aplicación de técnicas de bandeo cromosómico han demostrado ser muy útiles para el análisis detallado de esta subfamilia, cariológicamente muy homogénea. La tabla 9 muestra las características citogenéticas utilizadas para comparar las especies de Triatominae. Ejemplos concretos del uso de estos caracteres se observan en PEREZ *et al.* (1992, 2002) y PANZERA *et al.* (1995, 1997, 2000).

6.2.6.1. Meiosis del macho

En los Triatominae, como en otros heterópteros, el desarrollo de la meiosis varía significativamente entre especies. Esta variación se debe principalmente a diferentes asociaciones que presentan los cromosomas durante la profase meiótica del macho. Estas asociaciones ocurren entre zonas heteropicnóticas positivas (más coloreadas), que pueden estar presentes en los autosomas o en los cromosomas sexuales. En todas las especies de Triatominae, los cromosomas sexuales se mantienen asociados, heteropicnóticos positivos, formando un único cromocentro desde la profase temprana hasta la diacinesis. Luego se separan y se observan isopicnóticos. En ciertas especies, además de los cromosomas sexuales, existe un número variable de autosomas que también aparecen heteropicnóticos, pudiendo presentarse asociados o no entre sí y con los cromosomas sexuales. En general, cada especie posee un número constante de cromosomas heteropicnóticos así

como un tipo específico de asociación. Por ejemplo, *T. infestans* presenta durante la profase temprana, un cromocentro constituido por la asociación entre tres bivalentes autosómicos y los dos cromosomas sexuales (SOLARI 1979, PANZERA *et al.* 1992) (fig. 8). Mientras que *T. delpontei* presenta un único cromocentro formado por los diez bivalentes y los dos cromosomas sexuales, todos ellos asociados a través de las regiones de heterocromatina C positiva (PANZERA *et al.* 1995). En *T. sordida* y *T. patagonica*, especies con cariotipos muy similares, se aprecian asociaciones totalmente diferentes y específicas que nos permiten diferenciarlas por la sola observación de núcleos meióticos en profase temprana (PANZERA *et al.* 1997). La especificidad del comportamiento cromosómico, junto a la simplicidad de las técnicas y su costo reducido, hacen de la citogenética un complemento muy interesante para la taxonomía y sistemática de los Triatominae.

6.2.6.2. Bandas C

En general, las regiones heteropicnóticas positivas detectadas durante la profase meiótica pueden observarse mejor con la técnica conocida como «bando C» (SUMNER 1972). Las regiones que muestran las bandas C son llamadas heterocromáticas C positivas y están constituidas principalmente por ADN altamente repetido. Hasta el presente, todas las especies de Triatominae analizadas presentan heterocromatina sobre el cromosoma Y. Muchas de las especies también presentan heterocromatina C en sus autosomas (tablas 7 y 8) y sólo unas pocas especies sobre el cromosoma X.

Hasta el presente, la heterocromatina C autosómica ha sido observada en cuatro géneros de Triatominae: *Mepraia*, *Panstrongylus*, *Rhodnius* y *Triatoma*. Por la sencillez y alta reproducibilidad de la técnica, así como por su variación entre las distintas especies, las bandas C constituyen un marcador cromosómico muy eficaz y sencillo para caracterizar y diferenciar especies, especialmente dentro del género *Triatoma*.

La gran variabilidad interespecífica de la heterocromatina C autosómica comprende variaciones de tamaño, cantidad, localización e incluso de tinción. Su cantidad puede variar entre 0 (por ejemplo en *T. rubrovaria*) y 45% (*T. delpontei*) del total del complemento autosómico (PANZERA *et al.* 1995). Puede encontrarse en un par cromosómico (*T. pseudomaculata*), 2 pares (*T. nitida*), 3 (*T. melanosoma*) o en los 10 pares de autosomas (*T. delpontei* y *M. spinolai*). En general se localiza en los extremos cromosómicos, pudiendo estar en uno solo (*T. delpontei*) o en ambos extremos del cromosoma (*M. spinolai*). Excepcionalmente se observan bandas intersticiales, como en *T. patagonica*, siendo una característica específica y diferencial de esta especie. El tamaño del bloque heterocromático también es una variable a tener en consideración. En varias especies de *Rhodnius* los bloques son puntiformes; mientras que en *T. nitida* el bloque representa más del 50% del cromosoma (PEREZ 1998).

También se han observado variaciones de heterocromatina dentro de una misma especie. La primera referencia constatada del polimorfismo cromosómico intraespecífico en los Heteroptera se observó en poblaciones naturales de *T. infestans* en Uruguay (PANZERA *et al.* 1988, 1992). Estas diferencias en los patrones de bandas C, detectadas sobre una muestra de casi 200 individuos, involucran el número de autosomas afectados, la localización sobre el autosoma (en un extremo o en los dos) y el tamaño de los bloques C positivos (PANZERA *et al.* 1992, 1995; PEREZ 1996) (fig. 10).

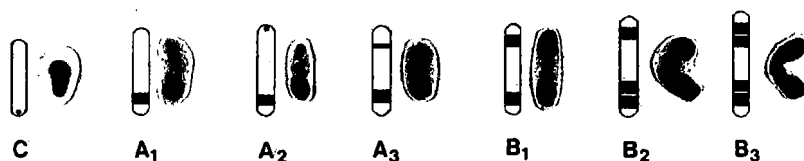


Fig. 10. — Variantes cromosómicas de heterocromatina C detectadas en los cromosomas mitóticos de *Triatoma infestans*. Las variaciones de heterocromatina implican tanto presencia y ausencia de bandas C, así como diferencias en su tamaño. Cada individuo presenta un patrón específico de bandeo C, sin variación intra-individual. Se pueden reconocer tres variantes C-heterocromáticas (A, B y C), las cuales a su vez presentan subtipos:

Variante A: sólo uno de los extremos cromosómicos posee un bloque C-heterocromático. El otro extremo puede ser totalmente eucromático (A₁), puede presentar un punto pequeño (A₂) o una banda delgada (A₃).

Variante B: los dos extremos cromosómicos presentan bloques C-heterocromáticos. Estos bloques pueden ser ambos simples (B₁), uno simple y el otro doble (B₂) o los dos dobles (B₃).

Variante C: en un solo extremo cromosómico se observa un pequeño punto C-heterocromático.

Estas variaciones parecen ser causadas por adición o delección de heterocromatina constitutiva y probablemente constituyan el cambio cariotípico más importante en la evolución de *T. infestans*.

6.2.6.3. Bandas fluorescentes

Los fluorocromos son agentes químicos que tiñen a los cromosomas de manera diferencial según la composición nucleotídica del ADN y su interacción con las proteínas cromosómicas. A pesar de que es de frecuente aplicación en otros grupos de insectos, su uso ha sido muy limitado en Triatominae. Estudios no publicados realizados en el marco de estudios de postgrado en Uruguay (PEREZ 1996, 1998) muestran que la heterocromatina C de *T. infestans* está subdividida en dos regiones: una región telomérica DAPI positiva (probablemente rica en Adenina y Timina), y una otra subtelomérica positiva a la cromomicina A3 (probablemente rica en Guanina y Citosina). Análisis de la heterocromatina C de las especies de *Triatoma* de América del Norte muestran una composición nucleotídica muy distinta a la observada para *T. infestans*, que resalta nuevamente la diversidad cromosómica en el género *Triatoma*.

Tabla 6

Clasificación taxonómica de las especies de Triatominae, con *N* el número de especies dentro de cada género y *n* el número de especies que fueron objeto de trabajo en citogenética

| Tribus | Género | N | n |
|-----------------|-----------------------|----|----|
| Alberproseniini | <i>Alberprosenia</i> | 2 | 0 |
| | <i>Bolboderini</i> | | |
| | <i>Belminus</i> | 6 | 0 |
| | <i>Bolboderia</i> | 1 | 0 |
| | <i>Microtriatoma</i> | 2 | 0 |
| | <i>Parabelminus</i> | 2 | 0 |
| Cavernicolini | <i>Cavernicola</i> | 2 | 0 |
| | <i>Torrealbaia</i> | 1 | 0 |
| Rhodniini | <i>Rhodnius</i> | 13 | 12 |
| | <i>Psammolestes</i> | 3 | 2 |
| Triatomini | <i>Dipetalogaster</i> | 1 | 1 |
| | <i>Eratyrus</i> | 2 | 2 |
| | <i>Hermanlenticia</i> | 1 | 0 |
| | <i>Linshcosteus</i> | 5 | 0 |
| | <i>Mepraita</i> | 2 | 2 |
| | <i>Panstrongylus</i> | 13 | 7 |
| | <i>Paratriatoma</i> | 1 | 1 |
| | <i>Triatoma</i> | 72 | 43 |

Tabla 7

Lista de especies de la tribu Rhodniini estudiadas por la citogenética

| Especies | Número cromosómico | Heterocromatina autosómica | Referencias* |
|------------------------------|--------------------|----------------------------|--|
| <i>Psammolestes coreodes</i> | 22m = 20A + XY | ? | SCHREIBER & PELLEGRINO 1950 |
| <i>Ps. tertius</i> | 22m = 20A + XY | No | PANZERA <i>et al.</i> 1998 |
| | 22f = 20A + XX | No | PANZERA <i>et al.</i> 1998 |
| <i>Rhodnius brethesi</i> | 22m = 20A + XY | No | PANZERA <i>et al.</i> 1998 |
| | 22f = 20A + XX | No | PANZERA <i>et al.</i> 1998 |
| <i>R. colombiensis</i> | 22m = 20A + XY | ? | No publicado |
| | 22f = 20A + XX | ? | No publicado |
| <i>R. domesticus</i> | 22m = 20A + XY | Sí | No publicado |
| | 22f = 20A + XX | Sí | No publicado |
| <i>R. ecuadoriensis</i> | 22m = 20A + XY | No | PANZERA <i>et al.</i> 1998 |
| | 22f = 20A + XX | No | PANZERA <i>et al.</i> 1998 |
| <i>R. nasutus</i> | 22m = 20A + XY | Sí | PEREZ <i>et al.</i> 1992 |
| | 22f = 20A + XX | Sí | PANZERA <i>et al.</i> 1998 PANZERA <i>et al.</i> 1998 |

| | | | |
|----------------------|----------------|----|---|
| <i>R. neglectus</i> | 22m = 20A + XY | No | BARTH 1956 a UESHIMA 1966 KOSHY 1979ab ARIAS <i>et al.</i> 1990 |
| | 22f = 20A + XX | No | KOSHY 1979ab ARIAS <i>et al.</i> 1990 |
| <i>R. neivai</i> | 22m = 20A + XY | ? | KOSHY 1979ab |
| | 22f = 20A + XX | ? | KOSHY 1979ab |
| <i>R. pallescens</i> | 22m = 20A + XY | Sí | PANZERA <i>et al.</i> 1998 |
| | 22f = 20A + XX | Sí | PANZERA <i>et al.</i> 1998 |
| <i>R. pictipes</i> | 22m = 20A + XY | No | KOSHY 1979 a PEREZ <i>et al.</i> 1992 PANZERA <i>et al.</i> 1998 |
| | 22f = 20A + XX | No | KOSHY 1979a |
| <i>R. prolixus</i> | 22m = 20A + XY | No | SCHREIBER & PELLEGRINO 1950 BARTH 1956a UESHIMA 1966 BUCK 1967 SCHREIBER <i>et al.</i> 1972 MAUDLIN 1976 KOSHY 1979a VAIO <i>et al.</i> 1985 PANZERA <i>et al.</i> 1998 |
| | 22f = 20A + XX | No | KOSHY 1979a |
| <i>R. robustus</i> | 22m = 20A + XY | No | KOSHY 1979ab PEREZ <i>et al.</i> 1992 PANZERA <i>et al.</i> 1998 |
| | 22f = 20A + XX | No | KOSHY 1979ab |
| <i>R. stali</i> | 22m = 20A + XY | ? | No publicado |
| | 22f = 20A + XX | ? | No publicado |

* Los datos no publicados se refieren a investigaciones del grupo de Uruguay en conjunto con otros laboratorios latinoamericanos.

Tabla 8

Lista de las especies de la tribu Triatomini estudiadas por la citogenética

| Especies | Número cromosómico | Heterocromatina autosómica | Referencias* |
|------------------------------|--|----------------------------|--|
| <i>Dipetalogaster maxima</i> | 22m = 20A + XY 22f = 20A + XX | No No | UESHIMA 1966 No publicado |
| <i>Eratyrus cuspidatus</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 23f = 20A + X ₁ X ₂ Y | No No | No publicado No publicado |
| <i>E. mucronatus</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 23f = 20A + X ₁ X ₂ Y | No No | NICOLINI <i>et al.</i> 1996 NICOLINI <i>et al.</i> 1996 |
| <i>Mepraia gajardoi</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 23f = 20A + X ₁ X ₂ Y | No No | FRIAS <i>et al.</i> 1998 FRIAS <i>et al.</i> 1998 |
| <i>Mepraia spinolai</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 23/24m = 20A + X ₁ X ₂ Y/ X ₁ X ₂ Y ₁ Y ₂ 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | Sí Sí | PANZERA <i>et al.</i> 1998 SCHOFIELD <i>et al.</i> 1998 FRIAS & ATRIA 1998 PANZERA <i>et al.</i> 1998 SCHOFIELD <i>et al.</i> 1998 |
| <i>Panstrongylus chinai</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | Sí Sí | PEREZ <i>et al.</i> 2002 PEREZ <i>et al.</i> 2002 |
| <i>P. geniculatus</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | Polimórfica Polimórfica | PEREZ <i>et al.</i> 2002 PEREZ <i>et al.</i> 2002 |
| <i>P. herreri</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | Sí Sí | UESHIMA 1966 SCHREIBER <i>et al.</i> 1972 TARTAROTTI & VILELA 1999 a TARTAROTTI & VILELA 1999 b PEREZ <i>et al.</i> 2002 PEREZ <i>et al.</i> 2002 |
| <i>P. lignarius</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | No No | PEREZ <i>et al.</i> 2002 PEREZ <i>et al.</i> 2002 |
| <i>P. megistus</i> | 21m = 18A + X ₁ X ₂ Y | No No Sí | SCHREIBER & PELLEGRINO 1950, 1951 BARTH 1956 a SCHREIBER <i>et al.</i> 1972 MELLO <i>et al.</i> 1986 PANZERA <i>et al.</i> 1998 TARTAROTTI & VILELA 1999a |

| | | | |
|------------------------------|--|----|---|
| | | Sí | TARTAROTTI & VILELA 1999b |
| | 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | No | PEREZ <i>et al.</i> 2002 |
| | | No | PEREZ <i>et al.</i> 2002 |
| <i>P. rufotuberculatus</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | Sí | PEREZ <i>et al.</i> 2002 |
| | | Sí | PEREZ <i>et al.</i> 2002 |
| <i>P. tuppynambai</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | No | PANZERA <i>et al.</i> 1998 |
| | | No | PANZERA <i>et al.</i> 1998 |
| <i>Paratriatoma hirsuta</i> | 22m = 20A + XY 22f = 20A + XX | ? | UESHIMA 1966 |
| | | ? | UESHIMA 1966 |
| <i>Triatoma arthurneivai</i> | 22m = 20A + XY | No | No publicado |
| <i>T. barberi</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | Sí | UESHIMA 1966 |
| | | Sí | UESHIMA 1966 |
| <i>T. bassolsae</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | No | No publicado |
| | | No | No publicado |
| <i>T. brasiliensis</i> | 22m = 20A + XY | Sí | SCHREIBER & PELLEGRINO 1950 TAVARES & VILELA 1997a TAVARES & VILELA 1997b PANZERA <i>et al.</i> 2000 |
| | 22f = 20A + XX | Sí | SCHREIBER <i>et al.</i> 1967 PANZERA <i>et al.</i> 2000 |
| <i>T. circummaculata</i> | 22m = 20A + XY 22f = 20A + XX | No | PANZERA <i>et al.</i> 1998 |
| | | No | PANZERA <i>et al.</i> 1998 |
| <i>T. costalimai</i> | 22m = 20A + XY 22f = 20A + XX | No | No publicado |
| | | No | No publicado |
| <i>T. delpontei</i> | 22m = 20A + XY | Sí | UESHIMA 1966 PANZERA <i>et al.</i> 1995 TAVARES & VILELA 1997a TAVARES & VILELA 1997b |
| | 22f = 20A + XX | Sí | PANZERA <i>et al.</i> 1995, 1998 |
| <i>T. dimidiata**</i> | 22m = 20A + XY | No | SCHREIBER & PELLEGRINO 1950 |
| | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y | No | PANZERA <i>et al.</i> 1994 |
| | 24f = 20A + X ₁ X ₂ X ₃ Y | No | No publicado |

| | | | |
|---------------------------|--|--------------|---|
| <i>T. eratyrusiformis</i> | 24m = 20A + X ₁ X ₂ X ₃ Y | No | UESHIMA 1966 |
| <i>T. flavida</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₂ X ₃ Y | No No | No publicado No publicado |
| <i>T. garciabesi</i> | 22m = 20A + XY 22f = 20A + XX | No No | PANZERA <i>et al.</i> 1997 REBAGLIATTI <i>et al.</i> 1998 PANZERA <i>et al.</i> 1997 |
| <i>T. gerstaeckeri</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y | ? | UESHIMA 1966 |
| <i>T. guasayana</i> | 22m = 20A + XY 22f = 20A + XX | No No | PANZERA <i>et al.</i> 1997 PANZERA <i>et al.</i> 1997 |
| <i>T. guazu</i> | 22m = 20A + XY 22f = 20A + XX | No No | No publicado No publicado |
| <i>T. hegneri</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | Sí Sí | No publicado No publicado |
| <i>T. infestans</i> | 22m = 20A + XY 22f = 20A + XX | Sí Sí | SCHREIBER & PELLEGRINO 1950, 1951 SCHREIBER <i>et al.</i> 1967, 1972, 1974a BARTH 1956b, 1958 UESHIMA 1966 MAUDLIN 1974 SOLARI 1979 VAIO <i>et al.</i> 1985 SOLARI & AGOPIAN 1987 MELLO & RECCO-PIMENTEL 1987 PANZERA <i>et al.</i> 1988, 1992, 1995, 1998 ARIAS <i>et al.</i> 1990 HIRAI <i>et al.</i> 1991 PEREZ 1996, 1998 PEREZ <i>et al.</i> 1997, 2000 SALVATELLA <i>et al.</i> 1992 SCHREIBER <i>et al.</i> 1967, 1974a PANZERA <i>et al.</i> 1988, 1992, 1995 ARIAS <i>et al.</i> 1990 HIRAI <i>et al.</i> 1991 PEREZ 1996, 1998 |
| <i>T. jurbergi</i> | 22m = 20A + XY 22f = 20A + XX | No No | No publicado No publicado |
| <i>T. lecticularia</i> | 22m = 20A + XY | No | UESHIMA 1966 |

| | | | |
|----------------------------|--|--------------|--|
| | 22f = 20A + XX | No | TAVARES & VILELA 1997a TAVARES & VILELA 1997b UESHIMA 1966 |
| <i>T. longipennis</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | No No | PANZERA <i>et al.</i> 1994 No publicado |
| <i>T. maculata</i> | 22m = 20A + XY 22f = 20A + XX | Sí Sí | SCHREIBER & PELLEGRINO 1950 BARTH 1956a SCHREIBER <i>et al.</i> 1967 |
| <i>T. matogrossensis</i> | 22m = 20A + XY 22f = 20A + XX | No No | PEREZ <i>et al.</i> 1992 No publicado |
| <i>T. mazottii</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | No No | PANZERA <i>et al.</i> 1994 No publicado |
| <i>T. melanosoma</i> | 22m = 20A + XY 22f = 20A + XX | Sí Sí | PEREZ 1996 PANZERA <i>et al.</i> 1996 MONTEIRO <i>et al.</i> 1999 PEREZ 1996 PANZERA <i>et al.</i> 1996 MONTEIRO <i>et al.</i> 1999 |
| <i>T. nitida</i> | 21m = 18A + X ₁ X ₂ Y 22f = 18A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | Sí Sí | SCHREIBER & PELLEGRINO 1950 PEREZ 1998 PEREZ 1998 |
| <i>T. pallidipennis</i> ** | 22m = 20A + XY 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | ? ? ? | KOSHY 1979c UESHIMA 1966 PANZERA <i>et al.</i> 1994 No publicado |
| <i>T. patagonica</i> | 22m = 20A + XY 22f = 20A + XX | Sí Sí | UESHIMA 1966 PANZERA <i>et al.</i> 1997 PANZERA <i>et al.</i> 1997 |
| <i>T. peninsularis</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | ? ? | UESHIMA 1966 UESHIMA 1966 |
| <i>T. petrochii</i> | 22m = 20A + XY 22f = 20A + XX | Sí Sí | PANZERA <i>et al.</i> 2000 PANZERA <i>et al.</i> 2000 |
| <i>T. phyllosoma</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | No No | No publicado No publicado |

| | | | |
|--------------------------|--|--------------|---|
| <i>T. picturata</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | No No | PANZERA <i>et al.</i> 1996 No publicado |
| <i>T. platensis</i> | 22m = 20A + XY 22f = 20A + XX | Sí Sí | SCHREIBER & PELLEGRINO 1950 SCHREIBER <i>et al.</i> 1972 PANZERA <i>et al.</i> 1995, 1998 PANZERA <i>et al.</i> 1995, 1998 |
| <i>T. protracta</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | Sí Sí | UESHIMA 1966 UESHIMA 1966 |
| <i>T. pseudomaculata</i> | 22m = 20A + XY 22f = 20A + XX | Sí Sí | SCHREIBER <i>et al.</i> 1972, 1974a PEREZ <i>et al.</i> 1992 PANZERA <i>et al.</i> 1998 SCHREIBER <i>et al.</i> 1972, 1974a |
| <i>T. rubida</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | No No | UESHIMA 1966 UESHIMA 1966 |
| <i>T. rubrofasciata</i> | 25m = 22A + X ₁ X ₂ Y | Sí | MANNA 1950, 1951 |
| <i>T. rubrovaria</i> | 22m = 20A + XY 22f = 20A + XX | No No | SCHREIBER & PELLEGRINO 1950 UESHIMA 1966 VAIO <i>et al.</i> 1985 PANZERA <i>et al.</i> 1998 TAVARES & VILELA 1997a TAVARES & VILELA 1997b PANZERA <i>et al.</i> 1998 |
| <i>T. ryckmani</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | No No | No publicado No publicado |
| <i>T. sanguisuga</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y | Sí | PAYNE 1909 |
| <i>T. sinaloensis</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | ? ? | UESHIMA 1966 UESHIMA 1966 |
| <i>T. sordida</i> | 22m = 20A + XY | Sí | SCHREIBER & PELLEGRINO 1950, 1951 BARTH 1956a SCHREIBER <i>et al.</i> 1967 PANZERA <i>et al.</i> 1997 |

| | | | |
|-------------------------|--|--------------|---|
| | 22f = 20A + XX | Sí | TAVARES & VILELA 1997a TAVARES & VILELA 1997b SCHREIBER <i>et al.</i> 1967 PANZERA <i>et al.</i> 1997 |
| <i>T. tibiamaculata</i> | 23m = 20A + X ₁ X ₂ Y 24f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ | Sí Sí | PANZERA <i>et al.</i> 1998 PANZERA <i>et al.</i> 1998 |
| <i>T. vitticeps</i> | 24m = 20A + X ₁ X ₂ X ₃ Y 26f = 20A + X ₁ X ₁ X ₂ X ₂ X ₃ X ₃ | No No | SCHREIBER & PELLEGRINO 1950 BARTH 1956a PANZERA <i>et al.</i> 1998 SCHREIBER & PELLEGRINO 1950 PANZERA <i>et al.</i> 1998 |
| <i>T. williami</i> | 22m = 20A + XY 22f = 20A + XX | No No | No publicado No publicado |

* Los datos no publicados se refieren a investigaciones del grupo de Uruguay en conjunto con otros laboratorios latinoamericanos.

** Dos mecanismos sexuales diferentes, descritos para la misma especie.

Tabla 9

Caracteres cromosómicos utilizados en los estudios citogenéticos aplicados a los Triatominae

| Caracteres cromosómicos | I | II | III | IV |
|---|---------------------|---------------------------------|--|---|
| Número de autosomas | 18 | 20 | 22 | — |
| Mecanismo sexual del macho | XY | X ₁ X ₂ Y | X ₁ X ₂ X ₃ Y | X ₁ X ₂ Y ₁ Y ₂ |
| Tamaño relativo de los autosomas | Pequeña variación | Gran variación | — | — |
| Tamaño relativo de los cromosomas sexuales | Xs < Y | Xs > Y | Otros | — |
| Tamaño relativo de los autosomas y de los cromosomas sexuales | Grandes | Medianos | Negligibles | — |
| Constitución de los cromocentros | Cromosomas sexuales | Autosomas más sexuales | Otros y sexuales | — |
| Número de los pares autosómicos con Bandas C | 0 | 1 | 3-4 | 10 |
| Cantidad de heterocromatina C autosómica | 0% | 0-15% | 15-30% | > 30% |
| Contenido haploide en DNA (pg) | < 0,50 | 0,50-1,00 | 1,0-1,5 | > 1,5 |
| Cromosomas con Bandas C | Sí | No | Variable | — |

Comentarios: Diez caracteres cromosómicos cada uno presentando al menos dos variantes, en general tres, están disponibles para clasificar a los Triatominae sobre la base de análisis citogenéticos. Esta organización de caracteres puede permitir la construcción de tablas de clasificación numérica.

6.3. ELECTROFORESIS DE LAS ISOENZIMAS

6.3.1. Introducción

La electroforesis de isoenzimas aplicada a los Triatominae se inició hace veinte años (ALMEIDA 1982). Esta técnica había sido probada en otros insectos de importancia médica. En los Triatominae, ella permitió realizar los primeros estudios clásicos de genética de poblaciones.

Esta disciplina (genética de poblaciones) aplicada a los Triatominae fue iniciada en los años 1980 (TIBAYRENC 1980) con el apoyo de la IRD (Instituto de investigaciones para el Desarrollo, antiguamente ORSTOM), en base a la electroforesis de isoenzimas.

Aún hoy día, la electroforesis de isoenzimas sigue representando un gran avance de mucho interés en taxonomía: ella permite validar la homogeneidad específica de ciertos taxones, detectar especies biológicas inseparables por la morfología (especies «gemelas» o «isomorfias»), estimar las relaciones filogenéticas entre especies (RICHARDSON *et al.* 1986) o apreciar el flujo génico entre poblaciones locales de una misma especie (DUJARDIN *et al.* 1988c, 1998a). Comparado con otros métodos que utilizan directamente el ADN, la electroforesis de isoenzimas presenta la ventaja de su bajo costo, del gran número de genes que se pueden estudiar al mismo tiempo y de la simplicidad de la interpretación. Se puede encontrar el siguiente comentario en un trabajo de 1993 listando a las técnicas moleculares aplicadas a los estudios poblacionales: «Después de más de dos décadas la electroforesis de isoenzimas es la técnica standard para analizar las variaciones geográficas y la estructura de las poblaciones. Nosotros estimamos que esta técnica todavía no tiene rival para generar datos para múltiples loci y grandes muestras de manera rápida y a bajo costo» (traducido de LESSA & APPLEBAUM 1993).

Su desventaja teórica reside en que es una técnica indirecta de lectura del ADN: ella proporciona una estimación parcial del número de mutaciones separando individuos, grupos o especies. Ella no es muy indicada en el estudio filogenético de especies muy alejadas, conviene más para especies cercanas. Su problema técnico es la necesidad de una cadena de frío, de tal suerte que muchas colectas valiosas no permiten ser estudiadas por este método.

Como toda la sistemática de los Triatominae se basa sobre la morfología, y puesto que las experiencias de cruzamiento habían mostrado la frecuencia de los hibridismos interespecíficos (USINGER *et al.* 1966), esta técnica ha sido muy útil, y lo puede ser todavía, para comprender las relaciones taxonómicas y estimar el parentesco evolutivo entre especies aparentemente no muy alejadas.

La electroforesis de isoenzimas ha sido aplicada para:

- Verificar la validez genética de ciertas especies (HARRY *et al.* 1992b, GARCIA *et al.* 1995b, MONTEIRO *et al.* 1998);

- Despistar eventuales especies «gemelas» (DUJARDIN *et al.* 1987, PANZERA *et al.* 1997, COSTA *et al.* 1997, NOIREAU *et al.* 1998);
- Proporcionar claves de diagnóstico en especies difíciles (SOLANO *et al.* 1996, SOARES *et al.* 1999);
- Comparar las poblaciones geográficas al interior de una especie (DUJARDIN & TIBAYRENC 1985a; FRIAS & KATTAN 1989; DUJARDIN *et al.* 1987, 1988c, 1990, 1998abc; HARRY *et al.* 1992a; LOPEZ & MORENO 1995; GARCIA *et al.* 1995a; BRENIERE *et al.* 1998; NOIREAU *et al.* 1999);
- Indagar la historia evolutiva de *T. infestans* (DUJARDIN & TIBAYRENC 1985b, GARCIA *et al.* 1995^a, DUJARDIN *et al.* 1998a) o de *R. prolixus* (DUJARDIN *et al.* 1998b);
- Ayudar a tomar decisiones operacionales en los problemas de reinfestación después del tratamiento con insecticida (DUJARDIN *et al.* 1991, 1996a, 1999d).

Por último, esta técnica se aplicó para aclarar la relación filogenética entre los miembros de la tribu Rhodniini (CHAVEZ *et al.* 1999, DUJARDIN *et al.* 1999a) o al interior del complejo infestans (PEREIRA *et al.* 1996).

6.3.2. Revisión de trabajos anteriores

Hasta ahora, más de una cuarentena de trabajos han sido publicados sobre la electroforesis de isoenzimas aplicada a los Triatominae, cubriendo más de una veintena de especies.

Género *Triatoma*

- *T. infestans* (TIBAYRENC 1980; ALMEIDA 1982; DUJARDIN & TIBAYRENC 1985ab; DUJARDIN *et al.* 1987, 1988abc, 1990, 1996a, 1998a, 1999d; FRIAS & KATAN 1989; GARCIA *et al.* 1995a; PANZERA *et al.* 1988; PIRES *et al.* 1994; PEREIRA *et al.* 1996; BRENIERE *et al.* 1998);
- *T. rubrovaria* (PEREIRA *et al.* 1996);
- *T. platensis* (GARCIA *et al.* 1995b, PEREIRA *et al.* 1996);
- *T. delpontei* (PEREIRA *et al.* 1996);
- *T. sordida* (GARCIA *et al.* 1995b, PANZERA *et al.* 1997, NOIREAU *et al.* 1998, 1999);
- *T. guasayana* (GARCIA *et al.* 1995b, NOIREAU *et al.* 1995);
- *T. brasiliensis* (COSTA *et al.* 1998);
- *T. petrochii* (MONTEIRO *et al.* 1998);
- *T. melanosoma* (MONTEIRO *et al.* 1999).

Género *Mepraia*

- *M. spinolai* (FRIAS & KATAN 1989).

Género *Rhodnius*

- *R. prolixus* (RIBEIRO 1982; DUJARDIN *et al.* 1991, 1998b, 1999a; HARRY *et al.* 1992ab; LOPEZ & MORENO 1995; SOLANO *et al.* 1996; CHAVEZ *et al.* 1999);
- *R. robustus* (HARRY *et al.* 1992b, SOLANO *et al.* 1996, CHAVEZ *et al.* 1999);
- *R. neglectus* (DUJARDIN *et al.* 1991, 1999a; HARRY *et al.* 1992b, SOLANO *et al.* 1996; SOARES *et al.* 1999; CHAVEZ *et al.* 1999);
- *R. ecuadoriensis* (SOLANO *et al.* 1996, CHAVEZ *et al.* 1999, DUJARDIN *et al.* 1999a);
- *R. brethesi* CHAVEZ *et al.* 1999, DUJARDIN *et al.* 1999a);
- *R. n. sp.* (CHAVEZ *et al.* 1999, Dujardin *et al.* 1999a).

Género *Panstrongylus*

- *P. megistus* (DOREA *et al.* 1982, CARBAJAL NETO *et al.* 1983);
- *P. rufotuberculatus* (DUJARDIN *et al.* no publicado).

Género *Psammolestes*

- *P. coreodes* (DUJARDIN *et al.* 1999a).

6.3.3. Variabilidad isoenzimática de los Triatominae

El conjunto de los trabajos permite hacerse una idea de la variabilidad genética de los Triatominae. En general, con la electroforesis de las isoenzimas, no se encuentran valores elevados de variabilidad, en particular para las especies domésticas como *R. prolixus* (HARRY *et al.* 1992a) o *T. infestans* (DUJARDIN & TIBAYRENC 1985b, DUJARDIN *et al.* 1998a). En promedio estas especies domésticas son menos variables que las especies silvestres (tabla 10). Esta tendencia está atribuida a los efectos fundadores mayores en *T. infestans* (DUJARDIN & TIBAYRENC 1985ab, GARCIA *et al.* 1995a, DUJARDIN *et al.* 1998a), a mecanismos y consecuencias de la domesticación (SCHOFIELD 1988), o a la especialización ecológica de ciertas especies (HARRY *et al.* 1992ab). En ocasiones esta variabilidad isoenzimática reducida puede también observarse en especies silvestres, en particular las que presentan gran especificidad de hábitat como *T. delponte* (PEREIRA *et al.* 1996).

Aunque estas estimaciones pueden mostrar diferencias significativas según los autores (GARCIA *et al.* 1995ab, DUJARDIN & TIBAYRENC 1985ab), nos podemos quedar con la idea de que las especies silvestres tienden a mostrar mayor variabilidad que las especies domésticas.

Tabla 10
Variabilidad isoenzimática de los Triatominae

| Género | P | H | Loci | Especies estudiadas |
|----------------------------|-------|-------|------|---|
| <i>Triatoma</i> | 0,329 | 0,103 | 18,9 | 7 |
| <i>Rhodnius</i> | 0,144 | 0,031 | 16,2 | 6 |
| <i>Panstrongylus</i> | 0,230 | 0,070 | 14,3 | 2 |
| Especies | P | H | Loci | Referencias |
| <i>T. infestans</i> | 0,16 | 0,047 | 19 | DUJARDIN & TIBAYRENC 1985ab |
| | 0,16 | 0,049 | 19 | DUJARDIN 1990 |
| | 0,15 | 0,175 | 18 | FRIAS & KATTAN 1989 |
| | 0,13 | 0,050 | 24 | PEREIRA <i>et al.</i> 1996 |
| | 0,53 | 0,073 | 17 | GARCIA <i>et al.</i> 1995b |
| <i>T. platensis</i> | 0,17 | 0,02 | 24 | PEREIRA <i>et al.</i> 1996 |
| | 0,57 | 0,103 | 14 | GARCIA <i>et al.</i> 1995b |
| <i>T. rubrovaria</i> | 0,13 | 0,023 | 24 | PEREIRA <i>et al.</i> 1996 |
| <i>T. delponteii</i> | 0,04 | 0,19 | 24 | PEREIRA <i>et al.</i> 1996 |
| <i>T. spinolai</i> | 0,35 | 0,235 | 18 | FRIAS & KATTAN 1989 |
| <i>T. sordida</i> | 0,30 | / | 20 | NOIREAU <i>et al.</i> 1998 |
| | 0,57 | 0,062 | 14 | GARCIA <i>et al.</i> 1995b |
| <i>T. guasayana</i> | 0,40 | / | 20 | NOIREAU <i>et al.</i> 1998 |
| | 0,58 | 0,156 | 12 | GARCIA <i>et al.</i> 1995b |
| <i>R. prolixus</i> | 0,12 | 0,025 | 19 | HARRY <i>et al.</i> 1992a |
| | 0,23 | 0,096 | 19 | HARRY <i>et al.</i> 1992b |
| | 0,23 | 0,044 | 19 | HARRY <i>et al.</i> 1992b |
| | 0,14 | 0,052 | 19 | HARRY <i>et al.</i> 1992b |
| | 0,10 | / | 10 | DUJARDIN <i>et al.</i> 1988a |
| | 0,07 | / | 15 | DUJARDIN <i>et al.</i> 1991 |
| | 0,12 | 0,026 | 17 | SOLANO <i>et al.</i> 1996 |
| doméstico | 0,09 | 0,011 | 17 | LOPEZ & MORENO 1995 |
| »silvestre» * | 0,73 | 0,035 | 17 | LOPEZ & MORENO 1995 |
| <i>R. robustus</i> | 0,05 | / | 19 | Dujardin, datos no publicados |
| | 0,16 | 0,042 | 19 | HARRY 1992 |
| | 0,00 | 0,00 | 19 | HARRY <i>et al.</i> 1992b |
| | 0,13 | 0,066 | 19 | HARRY <i>et al.</i> 1992a |
| | 0,13 | 0,02 | 17 | SOLANO <i>et al.</i> 1996 |
| <i>R. neglectus</i> | 0,07 | / | 15 | DUJARDIN <i>et al.</i> 1991 |
| | 0,13 | 0,007 | 17 | SOLANO <i>et al.</i> 1996 |
| <i>R. pictipes</i> | 0,10 | / | 10 | DUJARDIN <i>et al.</i> 1988a |
| | 0,19 | / | 19 | HARRY <i>et al.</i> 1992b |
| <i>R. ecuadoriensis</i> | 0,06 | 0,03 | 17 | SOLANO <i>et al.</i> 1996 |
| <i>R. pallescens</i> | 0,18 | 0,005 | 17 | LOPEZ & MORENO 1995 |
| <i>P. rufotuberculatus</i> | 0,27 | 0,04 | 15 | Dujardin <i>et al.</i> , datos no publicados |
| <i>P. megistus</i> | 0,21 | 0,1 | 14 | Dujardin <i>et al.</i> , datos no publicados |
| | 0,21 | / | 14 | DOREA <i>et al.</i> 1982 |

P = proporción de loci heterocigotos; H = heterocigosis.

* Esta población silvestre de *R. prolixus* se ha revelado de hecho como otra especie, cercana de *R. ecuadoriensis* y de *R. pallescens* (CHAVEZ *et al.* 1999) (actualmente *R. colombiensis*).

6.4. APLICACIONES A LA SISTEMÁTICA DE LOS TRIATOMINAE

6.4.1. *Electroforesis de isoenzimas*

6.4.1.1. Poblaciones simpátricas

La electroforesis de isoenzimas como instrumento taxonómico ha encontrado su aplicación ideal en el estudio de poblaciones simpátricas. En caso de simpatría, dos especies biológicas se pueden detectar si la población total muestra un importante déficit de heterocigotas, sea en un solo locus (desequilibrio de Hardy-Weinberg). Un locus muestra alelos «diagnósticos», llamados también «alternos», si en este locus el déficit de heterocigotos en simpatría es total: dos fenotipos son visibles sin la imagen de heterocigosis entre ellos (a pesar de la simpatría, que les daría la oportunidad de concebir tales genotipos). Un caso solamente ha sido descrito en los Triatominae: el taxón *T. sordida* en Bolivia muestra poblaciones simpátricas, sexualmente aisladas entre ellas (NOIREAU *et al.* 1998). Los alelos diagnósticos pueden ser ligados a los alelos de otros loci («desequilibrio de ligamiento», o *linkage disequilibrium* en inglés), y las dos poblaciones sexualmente aisladas muestran distancias genéticas incompatibles con poblaciones conespecíficas (ver tabla 11).

Desequilibrios genéticos, sea dentro de un locus o entre loci, se pudieron detectar dentro de poblaciones aparentemente simpátricas de *T. infestans* en Bolivia (BRENIERE *et al.* 1998) sin que fuera posible demostrar la existencia de distancias genéticas apreciables entre las poblaciones. Este estudio muestra que disequilibrios genéticos significativos pueden explicarse por la microestructuración poblacional muy importante de *T. infestans* (DUJARDIN *et al.* 1998a).

6.4.1.2. Poblaciones alopátricas

¿Qué es lo que se entiende por «distancias genéticas apreciables», o por «distancias genéticas incompatibles con poblaciones conespecíficas»? Se puede decir que son distancias más grandes que aquellas que se conocen «en general» entre poblaciones «locales» de una misma especie (SOLANO *et al.* 1996). A partir de trabajos publicados se pueden proponer en efecto algunas estadísticas sobre las distancias genéticas encontradas entre especies diferentes y sobre las distancias observadas entre las poblaciones de una misma especie. La tabla 11 presenta las distancias estándar de NEI (1987) encontradas en promedio, con el desvío estándar de este promedio, así como la misma estadística sobre otra estimación de distancia genética: el porcentaje de loci diagnósticos (RICHARDSON *et al.* 1986), por el total de treinta comparaciones interespecíficas y de 142 comparaciones intraespecíficas.

Tabla 11

Distancias genéticas encontradas en promedio entre especies y entre poblaciones conespecíficas, dentro de los géneros *Triatoma* y *Rhodnius*

| | n | n loci | Nei | desv. | % diagnóstico | desv. |
|-------------|-----|--------|-------|-------|---------------|-------|
| Especies | 30 | 17,4 | 0,504 | 0,341 | 0,438 | 0,246 |
| Poblaciones | 142 | 17,0 | 0,013 | 0,009 | 0,000 | 0,000 |

n = número de comparaciones

n loci = número promedio de loci

Nei = distancia estándar de NEI (1987)

desv. = desviación estándar

% diagnóstico = Proporción de loci sin ningún alelo en común; es un estimador también llamado «distancia de Richardson» (RICHARDSON *et al.* 1986)

Recordemos que estas comparaciones conciernen solamente a los géneros *Triatoma* y *Rhodnius*. Se puede constatar que los valores que diferencian las especies son muy diferentes de los valores que separan las poblaciones conespecíficas: no hay sobreposición. En particular nunca se ha puesto en evidencia algún locus diagnóstico entre poblaciones conespecíficas. Notemos que la distancia estándar de NEI (1987) es la más utilizada en los trabajos de este género. Por esta simple razón es preferible seguir utilizándola. Entre especies próximas, una «distancia» muy correlacionada con la distancia estándar de Nei es la «distancia de Richardson» (SOLANO *et al.* 1996), que no es otra que la proporción de loci sin ningún alelo común entre los dos grupos (% diagnóstico, tabla 11).

De esta manera, la puesta en evidencia de distancias genéticas «importantes» pudo permitir detectar o sospechar una heterogeneidad específica dentro de *T. sordida* entre poblaciones alopátricas (PANZERA *et al.* 1997). Se debe remarcar que la sospecha existía desde 1964 sobre la base de un estudio bioquímico que paso mayormente inadvertido (ACTIS *et al.* 1964). La apreciación del nivel de distancias genéticas fue utilizada para evaluar ciertos taxones dudosos (MONTEIRO *et al.* 1999) y permitió detectar una nueva especie de *Rhodnius* en Colombia (CHAVEZ *et al.* 1999, DUJARDIN *et al.* 1999a).

Una discusión sobre el valor de las distancias genéticas es también una discusión sobre el fenómeno de «especiación», es decir el proceso desconocido que lleva a una población hacia el status de otra especie. Tocamos en realidad el problema de los mecanismos de especiación en los Triatominae. DUJARDIN *et al.* (1999b) proponen una teoría de especiación de los Triatominae en la cual polifiletismo, adaptación ecológica y plasticidad morfológica provocan desacuerdos entre la genética y la morfología, sin necesariamente poner en duda la validez taxonómica de las entidades comparadas. Esto es posible si admitimos una fuerte plasticidad morfológica en los Triatominae. Así, cambios morfológicos rápidos podrían ocurrir entre poblaciones de la misma especie en respuesta a medios ambientes diferentes (por ejemplo *T. infestans* y *T. melanosoma*, que representarían dos ecotipos de la misma especie), mientras una convergencia morfológica

sorprendente podría aproximar especies genéticamente distintas adaptándose al mismo nicho ecológico, como lo son ciertas especies del género *Rhodnius* (DUJARDIN *et al.* 1999b).

6.4.2. Citogenética y sistemática en los *Triatominae*

El análisis global de las características citogenéticas en los *Triatominae* apoya la existencia de distintos linajes cromosómicos dentro de la subfamilia. El estudio comparativo de las tablas 7 y 8 nos permite destacar las siguientes consideraciones.

La tribu *Rhodniini* se muestra muy homogénea cromosómicamente, lo que apoya un origen monofilético de este taxón. Todas las especies de *Psanmolestes* y *Rhodnius* presentan el mismo número de autosomas (20) y mecanismo sexual (XY). El tamaño relativo de sus cromosomas es muy similar y más pequeño en comparación con los otros géneros de *Triatominae*.

Por el contrario, la tribu *Triatomini*, constituida por 8 géneros distintos, aparece muy variable desde el punto de vista cromosómico, tal vez reflejando su origen polifilético. A excepción del género *Triatoma*, las especies dentro de un mismo género aparecen muy semejantes entre sí. Por ejemplo, todas las especies de los géneros *Panstrongylus* y *Eratyrus* presentan el mismo mecanismo sexual múltiple, X_1X_2Y , a pesar de sus amplias distribuciones geográficas.

Dentro del género *Triatoma*, la extensa variación observada en distintos caracteres cromosómicos apoya la existencia de diferentes líneas de evolución, con grados muy variables de diferenciación cromosómica según el grupo de especies considerada. Es destacable que las especies que constituyen los complejos y subcomplejos, agrupadas por semejanzas morfológicas, presentan en general similares características cromosómicas. Citaremos algunos casos a modo de ejemplo:

- Complejo *phyllosoma*. Las especies estudiadas carecen de heterocromatina autosómica y presentan un sistema sexual X_1X_2Y ($2n = 23$ cromosomas).
- Complejo *protracta*. Al igual que el anterior, este complejo se distribuye en Norteamérica, pero las tres especies estudiadas presentan heterocromatina autosómica (*T. barberi*, *T. nitida* y *T. protracta*). Sin embargo, este grupo se presenta como extremadamente variable considerando el número de autosomas (*T. nitida* presenta 18 autosomas en lugar de los 20 del resto de las especies), así como en la localización, número, tamaño y comportamiento meiótico de las regiones heterocromáticas. Este complejo, junto con el subgrupo *infestans*, está constituido por especies que presentan entre sí un alto grado de diferenciación cromosómica.
- Complejo *flavida*. Solamente se ha estudiado *T. flavida*, presentando la misma fórmula cromosómica y características citogenéticas que las especies del complejo *phyllosoma*, lo cual sugiere un ancestro común para las especies de ambos complejos.

- Subcomplejo infestans: $2n = 22 (20A + XY)$. Todas ellas presentan grandes bloques de heterocromatina localizados en uno o en ambos extremos cromosómicos. El comportamiento y localización de estas regiones es específico y característico de cada especie (PANZERA *et al.* 1995, MONTEIRO *et al.* 1999, NOIREAU *et al.* 2000). Para *T. infestans* se ha encontrado una llamativa variación intraespecífica (PANZERA *et al.* 1992).
- Subcomplejo sordida: $2n = 22 (20A + XY)$ (PANZERA *et al.* 1997, REBAGLIATTI *et al.* 1998). Dentro de este subcomplejo es posible reconocer dos clases distintas de especies, aquellas que carecen de bandas C (*T. garciabesi* y *T. guayasana*) y aquellas que las poseen (*T. sordida* y *T. patagonica*). Sería importante determinar si la similitud morfológica observada entre las especies de este grupo es un reflejo de su parentesco genético o es resultado de procesos de convergencia morfológica (DUJARDIN *et al.* 1999b).
- Subcomplejo rubrovaria ($2n = 20A + XY$, sin bandas C). Este subcomplejo posee las mismas características cromosómicas que los subcomplejos guazu y circummaculata. Las especies analizadas de estos tres subcomplejos no se pueden identificar o separar mediante citogenética debido a su homogeneidad desde el punto de vista cromosómico (VAIO *et al.* 1985, Panzera *et al.*, no publicado).
- Complejo spinolai. A pesar de su distribución sudamericana, las especies que integran este complejo presentan mecanismo sexual múltiple. La integración de este grupo es incierta debido a la revalidación del género *Mepraia* (LENT *et al.* 1994) constituido por una especie antes incluida en el género *Triatoma* (*T. spinolai*) y otra descrita recientemente (*M. gajardoi*) (FRIAS *et al.* 1998). Las 3 especies analizadas presentan características cromosómicas muy distintas (FRIAS & ATRIA 1998, FRIAS *et al.* 1998, PANZERA *et al.* 1998, SCHOFIELD *et al.* 1998), lo que es muy llamativo para especies que integran un mismo complejo.

Los análisis citogenéticos indican que diferentes grupos de Triatominae pueden mostrar tasas de evolución cromosómica muy variables, las cuales podrían ser debidas a diferentes tiempos de divergencia, a distintas presiones y/o adaptaciones ecológicas sobre sus poblaciones o incluso a propiedades intrínsecas de sus propios cariotipos. Algunos grupos estrechamente relacionados presentan una gran similitud o identidad total en sus características cromosómicas, como son las especies del complejo phyllosoma, y de los subcomplejos guazu y rubrovaria. Por el contrario, otros grupos presentan importantes divergencias cromosómicas (spinolai, protracta e infestans), lo cual sugiere que el proceso de especiación ha actuado más rápido en estos grupos de especies o bien que las especies no presentan un ancestro común reciente.

Por último, es necesario aclarar que el agrupamiento de especies en Triatominae (complejos, subcomplejos, etc.) se basa en el análisis de distintos caracteres morfológicos, los cuales por supuesto no necesariamente reflejan su parentesco evolutivo (DUJARDIN *et al.* 1999a). Como consecuencia, a fin de establecer las rela-

ciones filogenéticas dentro y entre grupos de especies y así comprender la evolución en Triatominae es necesario profundizar en los estudios genéticos y bioquímicos de estos insectos.

La determinación de las características cromosómicas de una especie, enumeradas en la tabla 9, nos permitieron:

- Dilucidar problemas taxonómicos clarificando la validez genética de especies o grupos de especies, como por ejemplo los casos de *T. patagonica* (PANZERA *et al.* 1997) y *T. melanosoma* (MONTEIRO *et al.* 1999).
- Detectar la existencia de especies gemelas. La presencia de heterocromatina C ha permitido diferenciar especies crípticas en el taxón *Triatoma sordida*, confirmadas por electroforesis de isoenzimas (PANZERA *et al.* 1997, NOIREAU *et al.* 1998) y morfología (JURBERG *et al.* 1998a).
- Comparar variaciones geográficas poblacionales dentro de una especie, como por ejemplo en *T. infestans* (PANZERA *et al.* 1992, NOIREAU *et al.* 2000) y recientemente *P. geniculatus* (PEREZ *et al.* 2002). Aunque en este último ejemplo sospechamos la existencia de especies crípticas.
- Conocer la historia de migración de *T. infestans* (Panzer *et al.*, no publicado).
- Dilucidar las relaciones filogenéticas entre grupos de especies, como por ejemplo el complejo infestans (PANZERA *et al.* 1995) y en el género *Panstrongylus* (PEREZ *et al.* 2002).

A nivel cromosómico quedan pendientes de resolver ciertas interrogantes taxonómicas y/o sistemáticas que involucran a especies o grupos de especies con evidente importancia epidemiológica tales como:

- El grupo «prolixus»: *Rhodnius prolixus*, *R. nasutus*, *R. neglectus* y *R. robustus*.
- El grupo «pallescens»: *Rhodnius pallescens*, *R. colombiensis* y *R. Ecuadoriensis*.
- El complejo phyllosoma de México (*Triatoma phyllosoma*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis*, *T. picturata*, *T. mexicana* y *T. brailovskyi*). Ciertos marcadores cromosómicos son capaces de diferenciar algunos miembros de este complejo (PANZERA *et al.* 1994).
- Las variedades morfológicas y cromáticas de *T. dimidiata*, importante vector de Chagas en México, América Central y ciertos países andinos.
- Las distintas especies, subespecies (y/o variantes cromáticas) del complejo protracta de América del Norte.
- Las variantes morfológicas y/o cromáticas que se observan en innumerables especies de Triatominae, algunas de las cuales son elevadas al rango de especie por criterios exclusivamente morfológicos (como por ejemplo *T. melanosoma*).

A pesar de los avances logrados, debemos resaltar la carencia total de información cromosómica en Alberproseniini, Bolboderini y Cavernicolini, tres de las 5 tribus de la subfamilia. Además, los cromosomas de los representantes asiáticos de Triatominae, en particular del género *Linshcosteus*, tampoco se han estudiado.

6.5. MORFOMETRIA TRADICIONAL

6.5.1. Introducción

Muchas de las especies de Triatominae se diferencian por el tamaño. Al interior de una especie se observan también tales diferencias, las cuales se ponen en evidencia entre poblaciones geográficas o entre ecotopos (DUJARDIN *et al.* 1996b).

De una manera general, se supone que diferencias de talla reflejan diferencias medioambientales. Los estudios morfométricos intentan generalmente reducir la influencia externa sobre el cambio de tamaño, con la idea de quedarse con la variación genética. En este intento, los primeros estudios hicieron uso de proporciones entre medidas (por ejemplo el largo de la cabeza dividido por el largo del cuerpo) (HARRY 1994). Esta aproximación intuitiva es sin embargo insuficiente, pues las proporciones sufren al menos dos anomalías, su distribución estadística y su valor verdadero como variable de conformación:

- La distribución estadística de una proporción no es en general una distribución normal, de tal suerte que los numerosos tests de comparación son inaplicables, en particular en el análisis multivariado.
- En general, las proporciones no son independientes del tamaño. Es suficiente para convencerse probar la correlación entre las proporciones y un estimador de la talla general del insecto. En la gran mayoría de los casos, se puede ver que el cambio de conformación capturado por las proporciones es una consecuencia pasiva de un cambio del tamaño (ver fig. 3), y no una forma independiente de la talla. Es pues otra estimación del tamaño.

Existen técnicas estadísticas coherentes que permiten crear variables exentas del efecto de la variación de la talla, pero lamentablemente no todas producen los mismos resultados (Rohlf, com. pers.). Por consecuencia, cual sea la técnica estadística utilizada, siempre hay que verificar como se logra la remoción del tamaño.

El estudio de la morfometría persigue en general dos objetivos, uno descriptivo y otro biológico:

- El elemento descriptivo del estudio morfométrico no se limita solamente a la representación de las variaciones del tamaño y de la forma, sino que también le interesa los cambios de dimensiones en el desarrollo del individuo (alometría ontogenética), entre individuos del mismo estadio (alometría estática) o entre poblaciones (alometría evolutiva).
- El objetivo biológico depende del organismo y de los problemas que él presenta. En los Triatominae, la morfometría se aplicó a varios problemas como:
 - representar las relaciones filogenéticas entre especies (DUJARDIN *et al.* 1999a);
 - poner en relación la variación métrica y los fenómenos de especiación (DUJARDIN *et al.* 1999b, NOIREAU *et al.* 1997a);

- representar la estructura de las poblaciones (DUJARDIN *et al.* 1997a, 1998b; SOARES *et al.* 1999);
- buscar el origen de una reinfestación después del tratamiento con insecticidas (DUJARDIN *et al.* 1997b);
- estudiar la historia de las migraciones de una especie (GORLA *et al.* 1997, DUJARDIN *et al.* 1998b).

Estos objetivos requieren una gran prudencia y un método riguroso. Nosotros trataremos de explicar resumidamente los principios.

6.5.2. Elección de los caracteres a medir

La mayor preocupación de todo estudio morfométrico es la correlación biológica que suelen tener los caracteres utilizados. Al menos dos partes diferentes del insecto (cápsula cefálica y aparato alar) deberían ser utilizadas para reducir lo más posible la correlación biológica entre ciertas medidas. Nosotros no tuvimos esta precaución en el análisis morfométrico del género *Triatoma*, de la tribu Triatomini o de la subfamilia Triatominae (ver capítulo 3.3.).

6.5.3. Eligiendo las técnicas estadísticas de análisis

Para eliminar la correlación estadística entre los caracteres, el análisis univariado o bivariado (proporciones) se descarta, y se consideran solamente ciertas técnicas de análisis multivariado. Estas últimas crean combinaciones lineales de variables iniciales («componentes principales» o «factores»), que por construcción matemática no presentan correlación entre ellas.

Dos análisis multivariados bien conocidos son indispensables: el análisis en componentes principales (ACP) y el análisis discriminante (AD), también llamado análisis discriminante multivariado o análisis canónico (*canonical variate analysis*, en el mundo anglosajón).

6.5.3.1. El análisis en componentes principales o ACP

El primer análisis, el análisis en componentes principales (ACP), permite explorar la variación individual y reconocer eventualmente los agrupamientos particulares (las «nubes») sobre un «mapa factorial» (un *plot* de los dos primeros componentes principales, generalmente), correspondiente o no a su clasificación morfológica en grupos diferentes.

Los datos necesarios para el ACP son los valores individuales sin la mención de grupos que separen a los individuos. Este análisis no toma en cuenta la

pertenencia de cada individuo a grupos diferentes, es un análisis «ciego» pero frecuentemente puede detectar estos grupos a partir de los valores individuales. A veces detecta la existencia de otros grupos, no definidos por el utilizador. En este sentido, el ACP, al igual que el microscopio para el parasitólogo, es una herramienta de exploración. Pero lo que se explora es la estructuración de los datos métricos.

El ACP presenta el interés adicional de proporcionar una «variable de tamaño», en general el primer componente principal (CP1), variable que será utilizada después para eliminar el «efecto tamaño» de las poblaciones en comparación. Para este fin está aconsejado utilizar ciertos ACP particulares (ACP multi-grupos, ACP comunes).

En resumen, la función del ACP es doble. Por una parte, el ACP permite reconocer una estructuración particular de los individuos, correspondiente o no a su clasificación inicial, así que también puede ser utilizado como instrumento de clasificación. De otra parte, el ACP brinda una variable de tamaño (CP1) y otras variables (CP2, 3, 4, etc.), matemáticamente independientes, que son variables de conformación. El ACP permite separar la influencia del tamaño de la influencia de la forma sobre la estructuración observada.

Para realizar de manera óptima estos dos objetivos del ACP, los datos iniciales deben ser abordados transformándolos en logaritmos. Esta transformación presenta numerosas ventajas estadísticas (normalización de las distribuciones, igualación de las varianzas, etc.) y permite comparar las diferencias relativas más que las absolutas. Ella autoriza la interpretación de ciertos parámetros del ACP en términos de alometría multivariada (coeficientes alométricos multivariados).

6.5.3.1.1. El ACP y el número de grupos

El ACP es el análisis de individuos de un solo grupo. En el caso de varios grupos, como varias especies por ejemplo, o varias localidades geográficas, varios ecotopos, etc., adaptaciones son necesarias.

6.5.3.1.2. El ACP y un solo grupo

En el caso de un solo grupo, los componentes principales son extraídos de la matriz de varianza-covarianza del grupo. En el caso más frecuente, el primer componente principal (CP1) está orientado según el eje más grande de esta matriz, de manera que el CP1 llega a representar las diferencias de tamaño de los diferentes individuos. Existen sin embargo excepciones donde el CP1 esté alineado sobre un solo carácter particularmente variable.

El segundo componente principal es ortogonal al primero: por construcción matemática, el CP2 es independiente del CP1. Si el CP1 representa efectivamente el cambio de tamaño global, y no solamente el cambio de una sola variable, el

CP2 representa una variable independiente del eje de tamaños. Esta independencia estadística le otorga la cualidad de variable de «conformación», y lo mismo ocurre con los componentes siguientes. Estos componentes ortogonales al CP1 representan la «conformación», lo que aquí significa una dimensión abstracta, una dimensión cuya única cualidad interesante es su independencia frente al tamaño.

En general, esta aproximación es bastante buena. Sin embargo, el CP1, aún representando el eje de los cambios de tamaño global, puede no representarles en su totalidad. Parte de la variación de tamaño se puede dispersar sobre los otros componentes (CP2, CP3, etc.), los cuales por consecuencia no representan de manera exclusiva dimensiones exentas del efecto «tamaño». Lamentablemente, estas consideraciones no se pueden cuantificar.

6.5.3.1.3. El ACP y varios grupos

Cuando varios grupos son considerados, el ACP sobre la matriz total de varianzas y covarianzas no se ajusta muy bien al eje principal (CP1) de cada grupo: el ACP total confunde los ejes de variación intragrupos (alometría «de crecimiento») e intergrupos (alometría «evolutiva»). Es preferible entonces usar una matriz consenso entre las matrices de cada uno de los grupos (*pooled within group matrix* en inglés, o ACPMG por ACP «multi-grupos»), o mejor aún calcular los componentes principales «comunes» (*common principal components* en inglés o ACPC por análisis en componentes principales comunes). El ACP multigrupo calcula una dirección de crecimiento consenso, promediando las direcciones individuales, mientras el ACPC busca una dirección de crecimiento que sea la más paralela posible con los primeros componentes principales individuales (o sea de cada grupo). Estos dos últimos análisis son más exigentes que un ACP total sobre los efectivos utilizados: el número de individuos por grupo debe permitir estimar razonablemente las direcciones de crecimiento (CP1). Estas operaciones complejas están implementadas en ciertos programas estadísticos, como el NTSYS® de J. Rohlf (*Applied Biostatistics Inc.*), o el BAC — gratuito — de J.-P. Dujardin (<http://eclat.fcien.edu.uy>).

6.5.3.2. El análisis discriminante o AD

El análisis discriminante (AD) supone al menos dos grupos. Este análisis multivariado obtiene la mejor separación posible entre los grupos comparados. Los datos que utiliza son las medidas de cada individuo, además de la indicación del grupo al cual pertenece el individuo. El toma en cuenta las variaciones entre los grupos y las variaciones al interior de los grupos, y busca la proporción más favorable a la separación de estos últimos. Por esta razón el AD es también exigente

sobre los efectivos utilizados: el número de individuos por grupo debe permitir estimar razonablemente las variaciones posibles. Este análisis está implementado en el NTSYS® de J. Rohlf (*Applied Biostatistics Inc.*), o el PAD — gratuito — de J.-P. Dujardin (<http://eclat.fcien.edu.uy>).

Si bien se lo clasifica estrictamente como una técnica de clasificación multivariada, el AD presenta opciones interesantes para realizar estudios filogenéticos. Las razones son explicadas en SORENSEN (1992).

Nosotros hemos visto que el ACP nos permite separar la influencia del tamaño, proporcionando así nuevas variables independientes del tamaño («conformación», «forma»). La discriminación proporcionada por el AD puede por consiguiente apoyarse sobre diferentes juegos de variables: las variables iniciales, que combinan los efectos del tamaño y de la forma, y por otra parte las variables construidas como para ser independientes de la influencia del tamaño.

Este último análisis, el análisis en base a las variables de conformación o forma, es más recomendado cuando se quiere remover el efecto del ambiente sobre la variación métrica, apuntando así más a la variación genética. Claro que las variables de conformación no representan exclusivamente la variación genética: el ambiente también afecta a la conformación de los individuos, pero más lentamente, y generalmente más discretamente, que a su tamaño.

El análisis en base a las variables de conformación o forma es menos justificable cuando se decide comparar especies diferentes, es decir grupos donde los cambios de conformación no son solamente la consecuencia pasiva de las variaciones de tamaño. Esto es porque nosotros no hemos retirado el efecto del tamaño en nuestro análisis de los géneros y complejos de los Triatominae (ver capítulo 3.3.).

6.5.3.2.1. AD incluyendo el tamaño

En el análisis discriminante incluyendo el tamaño, las variables utilizadas son simplemente las medidas iniciales, transformadas o no en logaritmos. En este caso el análisis discriminante opera a la vez sobre las diferencias de talla y de forma, y no busca detectar las diferencias independientes del tamaño.

6.5.3.2.2. AD excluyendo el tamaño

En el análisis discriminante excluyendo el tamaño, las variables iniciales son modificadas. Primeramente, son transformadas en logaritmos sin importar la base (natural o decimal). Luego, son subdivididas en variables representando el tamaño y otras variables, independientes, representando la conformación. El procedimiento estadístico, basado en el análisis en componentes principales y sus variantes, consiste en crear una variable capturando los cambios de tamaño para luego eliminarla del conjunto de variables.

- *Tamaño isométrico*. En vez de hablar de tamaño isométrico, sería más correcto de hablar del cambio isométrico del tamaño. Significa un cambio entre individuos que se puede apreciar a través de un solo coeficiente. Una analogía sencilla permite comprender esta definición: cuando se aumenta el tamaño de un documento con la fotocopidora, se aprieta un solo botón de aumento en el cual está indicado el coeficiente de aumento deseado — generalmente la fotocopidora lo indica en porcentajes. Este aumento propuesto por la fotocopidora es isométrico: la geometría del documento, su conformación, está preservada. Entre las primeras técnicas propuestas para aislar y eliminar este cambio de tamaño entre organismos biológicos, encontramos el centrado de datos (centrado doble, por líneas y columnas, o centrado simple por líneas). Si los individuos están en líneas y los caracteres en columnas, el promedio de cada línea representa una «variable de tamaño» individual. El promedio de todos los valores de las dimensiones de un individuo no mide nada en particular de su anatomía, pero representa un índice de sus dimensiones, índice cuyo cambio de un individuo al otro se expresa por un solo coeficiente que es lo que más nos interesa. Para eliminar este cambio de tamaño, y a la condición que los datos iniciales hayan sido transformados en logaritmos, el índice es sustraído a cada medida del individuo, y esta operación se repite para todos los individuos. Las variables resultantes de esta diferencia se suponen libres del cambio isométrico de tamaño entre individuos: se llaman variables de conformación (*shape*, en inglés). Estas variables «se suponen» libres del tamaño en la medida en la cual el cambio isométrico haya sido adecuadamente estimado. La estimación de este cambio se limita a las dimensiones consideradas, y muy difícilmente abarca al organismo entero. De una manera general, se dice que las variables de conformación son los valores que quedan cuando se retira el efecto del cambio isométrico del tamaño. Para aplicar un análisis discriminante en base a la variación de conformación entre individuos, es necesario un paso adicional. En efecto, en el procedimiento matemático de la remoción del promedio de cada línea, las variables resultantes han perdido un grado de libertad: la suma de las variables de conformación de un individuo es siempre nula. Para saber cómo eliminar una de estas variables, se sugiere hacer un ACP total de la cual se guardan los componentes principales de contribución no nula. Son entonces los componentes de conformación y no las variables de conformación que se utilizan a continuación para el análisis discriminante. No se pasa al análisis discriminante en caso, por ejemplo, de escasos efectivos en ciertos grupos o de varianzas excesivamente diferentes entre ellos (heterocedasticidad).
- *Tamaño alométrico*. El cambio isométrico de tamaño quizás tenga que ver, muy parcialmente, con ciertos cambios evolutivos entre organismos, pero no corresponde a las leyes biológicas de crecimiento. Cuando un organismo aumenta de tamaño, sus dimensiones no son multiplicadas por un solo coeficiente, un coeficiente que sería el mismo para cada dimensión. Las dimen-

siones de un organismo biológico crecen a «velocidades» diferentes, sus proporciones cambian: es lo que se llama el cambio alométrico de tamaño, o la alometría. En este cambio la geometría del individuo no está preservada. Vean por ejemplo el crecimiento humano: la cabeza de un bebé es proporcionalmente al cuerpo mucho más grande que la misma proporción en un adulto. Si uno quiere eliminar los cambios de tamaño debido a crecimientos desiguales entre individuos, es más realista eliminar el efecto de la alometría, más que de buscar cómo retirar el cambio isométrico. Lastimosamente, las diferentes técnicas estadísticas que existen no llevan siempre a los mismos resultados. Se recomienda al lector interesado la lectura de la revisión de KLINGENBERG (1996), el cual termina proponiendo la combinación de dos técnicas: la técnica de BURNABY (1966) aplicada al análisis en componentes principales comunes (ACPC). Más sencillamente aún, KLINGENBERG (1996) termina proponiendo un procedimiento equivalente, que es el utilizar como variables exentas de alometría los componentes principales comunes excepto el primero. Este análisis está implementado en el NTSYS® de J. Rohlf (*Applied Biostatistics Inc.*). Esta técnica retira de la variación métrica los cambios alométricos intragrupos, y por consecuencia es la más idónea para pretender eliminar el cambio debido a crecimientos desiguales. Es importante saber que esta técnica no remueve los cambios alométricos intergrupos, los que más probablemente tienen que ver con la deriva genética o la divergencia evolutiva. Tampoco, por supuesto, no puede remover completamente el componente isométrico de la variación de tamaño.

Para distinguir adecuadamente sobre qué tipo de cambio de tamaño el procedimiento estadístico ha obrado para retirar el efecto de tamaño, llamamos nosotros variables de «forma» las variables que se consideran exentas del cambio alométrico, y variables de «conformación» las variables que se suponen libres del cambio isométrico.

Un análisis discriminante de la «forma» se hace entonces sobre todos los componentes principales comunes, excepto el primero.

6.5.4. *Presentación gráfica de los resultados*

Principalmente se utilizan dos modos de presentación gráfica: el árbol de clasificación y el «mapa factorial».

El árbol de clasificación se puede construir a partir de numerosos algoritmos. El más común es el agrupamiento por pares de promedios (UPGMA, o *unweighted pair group method analysis*), que fue el que se utilizó en el capítulo 3.3.

El «mapa factorial» no es otro que la proyección de los individuos sobre los primeros ejes discriminantes (en general los dos primeros). Para poner en relieve los grupos a los que pertenecen los individuos estudiados, se puede dibujar una

línea recta entre los individuos más externos de cada grupo para así diseñar polígonos sobre este mapa factorial. La figura que aquí presentamos muestra el mismo análisis del género *Triatoma* que la del capítulo 3.3. pero en forma de un mapa factorial.

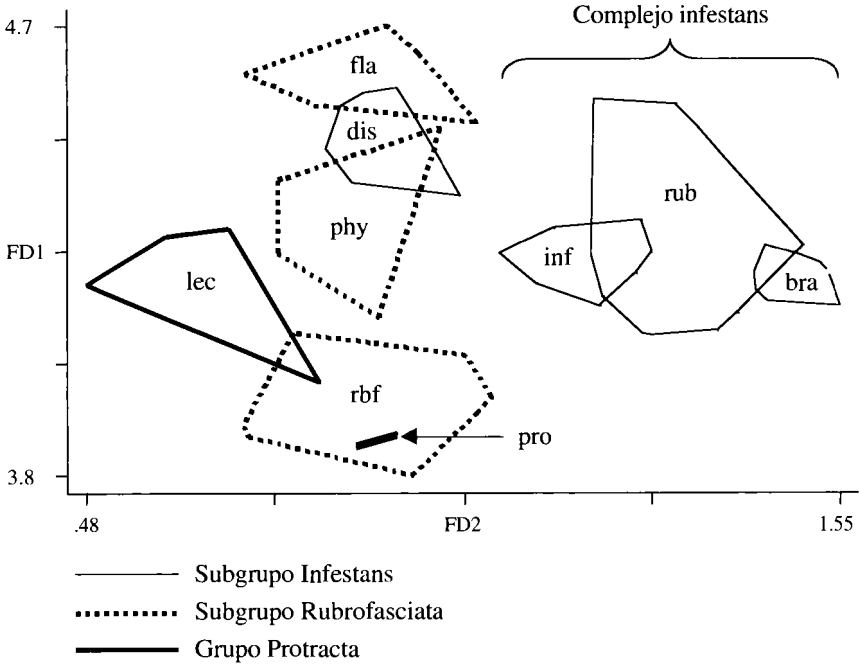


Fig. 11. — Mapa factorial del género *Triatoma* (ver también fig. 2). (lec, *lecticularia*; pro, *protracta*; rbf, *rubrofasciata*; phy, *phyllosoma*; fla, *flavida*; dis, *dispar*; rub, *rubrovaria*; inf, *infestans*; bra, *brasiliensis*; FD, función discriminante).

6.6. ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES Y EPIDEMIOLOGIA

6.6.1. Definición

No trataremos aquí de la estructura genética presentada por poblaciones perteneciendo a especies diferentes. La estructura poblacional se refiere solamente a las poblaciones de una misma especie.

El estudio de la estructura de las poblaciones de una especie intenta determinar si, en la continuidad aparente de su distribución geográfica, existen o no poblaciones físicamente aisladas entre ellas. Esto tiene consecuencias importantes para las estrategias de control puesto que, debido a un riesgo menor de reinfestación

en poblaciones aisladas, tales poblaciones tendrían una probabilidad mayor de permanecer «limpias» después del tratamiento. La estructura de las poblaciones frecuentemente se refiere a cómo el territorio de una especie se halla ocupado: en poblaciones geográficas espaciadas, en poblaciones contiguas, en poblaciones ininterrumpidas, etc. Se trata de conocer si el flujo génico recorre indiferentemente por todas estas poblaciones, o si está geográficamente fragmentado. Se excluye aquí el caso de una especiación críptica afectando el flujo génico. En la práctica, un problema común es saber si existen intercambios frecuentes de individuos entre ciertas poblaciones. Pero la estructura de las poblaciones no se relaciona solamente con la geografía (estructura espacial), se la puede examinar también con relación al tiempo, cuando se comparan generaciones diferentes (estructura temporal), o a otros parámetros, como por ejemplo los ecológicos: ¿existe una separación natural entre poblaciones silvestres y domésticas de *Triatoma infestans*?

6.6.2. Estructura poblacional y marcadores

6.6.2.1. Marcadores genéticos

De una manera rigurosa el estudio de la estructura de las poblaciones se basa en la estimación cuantitativa del flujo génico entre estas poblaciones. Esto brinda información sobre el intercambio, presente o pasado, de individuos entre estas poblaciones; de tal forma que es una estimación indirecta de las tasas de inmigración y/o emigración. Preferiblemente, el material genético estudiado debería ser de origen nuclear y no mitocondrial, puesto que en caso de determinar ausencia de diferencias mitocondriales habría que excluir la hipótesis de «introgresión»... repitiendo la comparación con marcadores nucleares. Idealmente, estos marcadores nucleares deberían ser «neutros» y «polimórficos».

6.6.2.1.1. Marcadores «neutros»

Para permitir una estimación no sesgada del flujo génico entre poblaciones, el marcador genético tiene que evolucionar sin interferencia de la selección, tiene que ser «neutro» o sea no influenciado por el medio ambiente. Pero esta característica no es muy fácil de demostrar, y en la mayoría de los casos su validez es una mera hipótesis.

6.6.2.1.2. Marcadores «polimórficos»

Un marcador «polimórfico» se refiere aquí, de manera aproximada, a una técnica capaz de revelar variaciones genéticas individuales. Entre los segmentos del

ADN que tienen una tasa evolutiva diferente, los más «rápidos» serían los más aptos en presentar variaciones individuales. Sin embargo, las predicciones generales no se aplican necesariamente a todas las especies, y a la hora de seleccionar el marcador adecuado, la experiencia es lo que prevalece. Por otra parte, puesto que la tasa de mutación en general es demasiado lenta como para interferir con la estructura poblacional, lo más importante es contar con polimorfismo aún si el marcador tiene la reputación de ser «lento». Por ejemplo, la electroforesis de las isoenzimas no revela mucha variación individual dentro del grupo «prolixus» del género *Rhodnius* (HARRY *et al.* 1992b, DUJARDIN *et al.* 1998b) y no se presta bien para estudios poblacionales. Sin embargo, el mismo marcador fue muy informativo en el género *Triatoma* (BRENIERE *et al.* 1998, DUJARDIN *et al.* 1998a, NOIREAU *et al.* 1999). Los dos marcadores con reputación de ser generalmente «rápidos», como los RAPD o los microsátélites, también permitieron revelar bastante polimorfismos (CARLIER *et al.* 1996, HARRY *et al.* 1998), pero relativamente menos que en otros insectos como ciertos dípteros.

6.6.2.2. Tamaño poblacional efectivo

Notar la sensibilidad de un marcador genético no es lo único que prevalece en revelar una estructura poblacional, también influye el comportamiento reproductivo de las poblaciones del insecto. Así, cual sea el carácter, «lento» o «rápido», de un marcador genético, la detección de una estructura poblacional será más evidente si el «tamaño reproductor efectivo» de las poblaciones es pequeño. El «tamaño reproductor efectivo» se refiere al número de individuos que efectivamente contribuyen a la generación siguiente. Si son pocos los individuos que contribuyen a la generación siguiente, los efectos de la deriva genética serán más amplios y más rápidos, generando divergencias de frecuencias génicas, y por consecuencia en su estructura poblacional. Pero es difícil conocer este parámetro, el cual puede cambiar de una población a otra.

6.6.2.3. Marcadores fenéticos

Es muy probable que marcadores tales como las dimensiones externas (morfometría), o la cobertura antenal de microreceptores químicos y mecánicos, dos marcadores recientemente utilizados en el estudio de la estructura poblacional (DUJARDIN *et al.* 1997ab, 1998bc, 1999d; CATALA & DUJARDIN 2001), no sean marcadores muy neutros. Los caracteres fenéticos, y en particular los caracteres métricos, están por supuesto más influenciados por el medio ambiente, en particular durante el desarrollo del insecto desde el huevo al adulto. No obstante, si se puede dividir la variabilidad métrica en sus componentes supuestamente ambientales y genéticos, la morfometría puede ser informativa.

En efecto, el carácter métrico es de cambio «rápido», y su variación no depende solamente del medio ambiente, también está bajo control genético. Según FALCONER (1981), en caso de aislamiento físico entre dos poblaciones, el rasgo métrico es el primero en cambiar, sea por razones ambientales o por deriva genética. El contenido genético de la información métrica se puede verificar criando los especímenes comparados en un mismo ambiente. Así, la diferenciación métrica de las poblaciones «Norte» y «Sur» de *T. infestans* en el Uruguay no sólo existe en las poblaciones naturales sino también en sus descendientes criados en el mismo laboratorio (CASINI *et al.* 1995), y persiste aún después de eliminar matemáticamente las diferencias de tamaño (DUJARDIN & CASINI 1996b). La remoción del tamaño es un procedimiento que busca reducir la varianza ambiental de la heterogeneidad métrica.

6.6.3. Estructura poblacional y tiempo

La apariencia de la estructura genética no es necesariamente el efecto del flujo génico en el momento mismo del estudio, y el problema puede surgir al atribuir a los tiempos presentes o a una época pasada las diferencias aparentes — o su ausencia — entre poblaciones. Desde un punto de vista epidemiológico, no se pretende saber si las diferencias genéticas o fenéticas entre poblaciones se refieren a unos cambios ocurridos en el pasado, sino si estas diferencias se deben a una separación que existe ahora. Para responder a tal pregunta, una aproximación tradicional es el uso de «marcadores externos» (colores, etc.). Sin embargo, esta técnica informa generalmente sobre los estadios que se desplazan activamente, como los adultos alados. En los Triatominae el modo principal de dispersión parece más bien una dispersión pasiva de los estadios pre-imaginales (huevos, pequeñas ninfas). Las poblaciones silvestres y domésticas de *T. infestans* en Bolivia no muestran diferencias notables en la electroforesis de isoenzimas, lo que sugiere flujo génico entre estos dos ecotopos, y por consecuencia intercambio de individuos (DUJARDIN *et al.* 1987). Sin embargo, suponiendo que las poblaciones domésticas aparecieron hace unos cuantos miles de años (SCHOFIELD 1988, 2000), es aceptable la hipótesis que en tan poco tiempo evolutivo no se hayan instalado diferencias isoenzimáticas significativas aun en el caso de aislamiento actual entre estos ecotopos. Así, mientras las isoenzimas permanecieron «mudas», tanto el RAPD como la morfometría mostraron diferencias significativas entre los ecotopos de *T. infestans* (CARLIER *et al.* 1996, DUJARDIN *et al.* 1997ab).

6.6.4. Importancia epidemiológica

Dos tipos de información son útiles para la epidemiología, uno se refiere a la importancia de los cambios actuales del insecto entre poblaciones locales y el otro concierne a la historia de las poblaciones anteriores.

Si entre las poblaciones de los insectos ocurren cambios accidentales, o muy raros, se podría decir que ellas están aisladas. Una campaña de lucha podría tratar sus poblaciones de manera secuencial, sin temer grandes riesgos de invasión la una de la otra.

Si la historia de las migraciones del insecto es conocida, es decir si su foco original de dispersión ha podido ser razonablemente identificado, la estrategia de control, en particular la vigilancia entomológica, se puede adaptar según la población blanco. En la zona geográfica donde se supone que nació la primera población doméstica del insecto, se debe desarrollar una vigilancia más estricta. En esta zona existe la probabilidad más alta de focos silvestres, que posteriormente provocarán nuevas reinfestaciones. En las regiones de invasión reciente, los insectos no han tenido ni siquiera el tiempo de abandonar el hombre con el cual han llegado para conquistar nuevos huéspedes, nuevos nichos: son estas zonas periféricas donde un programa puede tener más oportunidades de éxito.

6.6.5. *Aproximación escogida*

Nosotros elegimos estudiar la estructura de las poblaciones de los vectores de la enfermedad de Chagas combinando varios marcadores, algunos «lentos» y otros «rápidos», algunos «genéticos», otros «fenéticos», pero adoptando una aproximación indirecta que consiste en considerar solamente los resultados positivos, es decir aquellos resultados que indican diferencias estadísticamente significativas. En efecto la información valiosa es aquella que habla de diferencias entre grupos, porque tales diferencias — si no se deben al efecto ambiental — son raramente compatibles con migraciones entre los grupos. En esta aproximación, se rechaza obligatoriamente la hipótesis de una selección sobre los marcadores utilizados.

6.6.6. *Técnicas*

Hasta el presente, la estructura de las poblaciones de los principales vectores de la enfermedad de Chagas ha sido estudiada con la ayuda de diferentes marcadores: la electroforesis de isoenzimas, la citogenética, la morfometría y el RAPD. En los trabajos publicados, todos estos marcadores no pudieron ser aplicados simultáneamente, pero en varios estudios se combinan varios de ellos (DUJARDIN *et al.* 1998b, SOARES *et al.* 2001, BORGES *et al.* 2000, MONTEIRO *et al.* 1999, NOIREAU *et al.* 2000).

6.6.6.1. Electroforesis de isoenzimas

El marcador isoenzimático es de evolución lenta, y mucho más informativo entre especies que entre poblaciones locales. Es un marcador taxonómico más que

de poblaciones. Sin embargo, se ha revelado útil en los estudios de poblaciones de especies del género *Triatoma*, como *T. infestans* (DUJARDIN *et al.* 1998a) y más recientemente con *T. sordida* (NOIREAU *et al.* 1999).

Para *T. infestans* ha sido propuesto un modelo de aislamiento por distancia (DUJARDIN *et al.* 1998a). Sus poblaciones muestran una estructuración muy marcada al punto de que no es raro encontrar diferencias alélicas significativas entre pueblos vecinos, y estas diferencias aumentan con las distancias geográficas. Se observa también que esta misma estructuración no alcanza los mismos niveles según las regiones estudiadas: la región más «estructurada» de Bolivia está en los Yungas (DUJARDIN *et al.* 1998a). BRENIERE *et al.* (1998) además pusieron en evidencia una subestructuración a la escala de pueblo.

En el ejemplo de los ecotopos silvestres y domésticos de *T. infestans* en Cochabamba dijimos que si el aislamiento fuera reciente entre las dos poblaciones, estas últimas probablemente no tuvieron el tiempo para diferenciarse, y la electroforesis de isoenzimas se quedó muda. Debemos señalar que este estudio isoenzimático comparando ambos ecotopos (DUJARDIN *et al.* 1987), se realizó utilizando una muestra pequeña y no fue repetido. La electroforesis de las isoenzimas no es apropiada para detectar cambios recientes a diferencia del RAPD. Su aplicación permitió mostrar diferencias significativas entre los ecotopos estudiados (CARLIER *et al.* 1996). El caso de *R. prolixus* apoya esta idea. Las poblaciones de América Central de *R. prolixus* y las del continente (Venezuela, Colombia) están físicamente aisladas, pues *R. prolixus* no existe en Panamá. Según ZELEDON (1996), las poblaciones de América Central serían recientes, y se encontrarían aisladas de las poblaciones de América del Sur, aunque sólo hayan transcurrido unos pocos decenios. De acuerdo a esta hipótesis la electroforesis de isoenzimas no reveló ninguna diferencia, pero el RAPD y la morfometría se mostraron muy resolutivos (DUJARDIN *et al.* 1998b). En Venezuela, que es el supuesto origen geográfico de *R. prolixus*, HARRY *et al.* (1992a) no han podido revelar ninguna estructuración. Esta asombrosa situación para un insecto de poca capacidad activa de dispersión podría explicarse porque la electroforesis de isoenzimas es un marcador inadecuado. Podríamos predecir que un marcador rápido, como el RAPD, mostraría una estructuración poblacional. También se podría pensar que la falta de estructuración aparente de *R. prolixus* en Venezuela se podría atribuir a otra causa que el marcador mismo. En efecto tendríamos poca estructuración si la dispersión doméstica de *R. prolixus* — es decir sus migraciones con el hombre, debidas a los desplazamientos humanos — fuera muy reciente. Otra hipótesis explicativa, no excluyente de las otras, podría residir en el tamaño efectivo de *R. prolixus* (el tamaño de la población de los reproductores efectivos), que sería más grande entre *R. prolixus* relativamente a la de *T. infestans*, por ejemplo.

Un reciente estudio isoenzimático sobre la estructura de las poblaciones de *T. sordida* en Bolivia puso de manifiesto las mismas características que las encontradas en *T. infestans*, aunque menos pronunciadas que las descritas para esta última especie (NOIREAU *et al.* 1999).

6.6.6.2. Citogenética

En *T. infestans*, las variaciones en la posición y cantidad de heterocromatina son transmitidas en forma mendeliana (Panzera *et al.*, no publicado) y parecen un marcador sensible para revelar la estructura de las poblaciones. En Uruguay, las poblaciones del norte del país muestran una diferenciación significativa en comparación con las del Sur (PANZERA *et al.* 1992). Se ha emitido la hipótesis de que estas dos regiones, que muestran diferencias epidemiológicas notables, han sido colonizadas en épocas diferentes y siguiendo rutas distintas.

Análisis de bandeo C indican una drástica reducción de la cantidad de heterocromatina en *T. infestans* desde su hipotético centro de origen (valles andinos de Bolivia) hacia las regiones más periféricas de su distribución. Esta reducción está acompañada por una disminución importante de la cantidad de ADN del orden del 30%, revelada por recientes estudios de citometría de flujo (PANZERA *et al.* 2001).

6.6.6.3. Morfometría

Los caracteres métricos están por supuesto más influenciados por el medio ambiente que un gene de enzimas o un bloque de heterocromatina. No obstante, la morfometría puede ser informativa si se puede subdividir la variabilidad métrica en sus componentes ambiental y genético.

Estudiar poblaciones geográficas diferentes criadas en un mismo medio ambiente (un insectario) permite hacer tentativamente esta subdivisión entre ambiental (poblaciones naturales) y genético (poblaciones de laboratorio, sometidas a un mismo y único ambiente). Este último método supone que la deriva genética haya podido ser excluida (CASINI *et al.* 1995).

Separar matemáticamente conformación y tamaño en variables supuestamente independientes también ayuda en esta estimación, en la medida en la cual variables de conformación presentan una varianza ambiental generalmente menor (DUJARDIN *et al.* 1997ab, 1998c).

Así la diferenciación métrica de las poblaciones «Norte» y «Sur» en el Uruguay existe tanto en las poblaciones naturales como en las criadas en el mismo laboratorio (CASINI *et al.* 1995), y existe tanto comparando tamaños como comparando formas (DUJARDIN & CASINI 1996b). Así, las diferencias de forma «pura» entre los ecotopos silvestres y domésticos de *T. infestans* en Bolivia (DUJARDIN *et al.* 1997a) han confirmado los resultados del análisis del RAPD (CARLIER *et al.* 1996).

Los estudios morfométricos hechos sobre las poblaciones de *T. infestans* y de *R. prolixus* han revelado entre otras cosas que la variación del tamaño corresponde a las supuestas rutas de migraciones de los insectos: la talla va declinando desde las regiones del origen hacia las regiones de colonización más reciente (DUJARDIN *et al.* 1998b). Esta característica no tiene una explicación biológica clara. En

T. infestans ella parece tener una relación paralela con la reducción progresiva de la cantidad de ADN (ver también 6.6.4.2.).

6.6.7. Un caso particular: los estudios de reinfestación

Si las brigadas encargadas de la vigilancia entomológica (que sigue a la aplicación de insecticidas) pueden encontrar especímenes vivos de *T. infestans*, en este caso una nueva aplicación del insecticida debe ser decidida.

Desde un punto de vista operacional, se habla de «población residual» si la presencia de individuos vivos es detectada durante los primeros meses, se habla de reinvasión si ella es detectada después de tres años (si es que hubo vigilancia entomológica — activa o pasiva — durante estos tres años, por supuesto). En el primer caso se supone que los individuos vivos fueron los que escaparon a la aplicación del insecticida. En el segundo caso se puede pensar en una invasión, pasiva o activa, a partir de focos vecinos no identificados. La distinción es importante porque de ella depende ampliar una nueva intervención en el sitio: limitada al pueblo, a un cuarto del pueblo, en caso de población residual, o extendida a los pueblos vecinos en caso de «reinvasión».

En *T. infestans*, la electroforesis de isoenzimas o la morfometría pueden ayudar a la distinción entre las dos hipótesis. Se trata de comparaciones fenéticas entre los individuos de reinfestación y de otros: los del mismo sitio antes de la aplicación del insecticida, y los de otros sitios (generalmente vecinos). El resultado permitirá proporcionar a los responsables una ayuda para su decisión.

La comparación se hace o bien entre los reinfestantes y la población inicial, antes de un tratamiento, o entre las poblaciones reinfestantes y las poblaciones vecinas, o entre todos estos grupos si es posible. Para comprender este método, nosotros definiremos los grupos comparados de la manera siguiente:

I = Población inicial antes de la aplicación del insecticida

V = Población(es) vecina(s)

R = Población de reinfestación (de «reinvasión»)

Si $I = R$ y $R \nleftrightarrow V$, se concluye que es una población residual;

Si $I \nleftrightarrow R$ y $R = V$, se concluye que es una reinvasión (a partir de V);

Si $I \nleftrightarrow R$ y $R \nleftrightarrow V$, se concluye que es una reinvasión de origen desconocido;

Si $I = R$ y $R = V$, no se concluye nada.

Desde un punto de vista conceptual, se podría imaginar una diferencia entre I y R donde R sería una población residual, diferencia debida a la deriva genética a partir de algunos sobrevivientes. Pero la deriva génica demanda en general más que una generación para producir sus efectos: como el ciclo de los Triatominae

es largo, en general de muchos meses, y que las reinfestaciones son detectadas generalmente algunos meses después del tratamiento, las comparaciones se realizan generalmente al interior de una generación.

Este ejercicio puede realizarse sobre la base de una variación isoenzimática o métrica porque *T. infestans* suele presentar una estructuración importante de sus poblaciones, conduciendo a las diferencias microgeográficas a menudo significativas.

Una comparación estadística entre dos grupos supone generalmente hacer una estimación aceptable de sus variaciones internas (la varianza). En general, los especímenes de reinfestación son poco numerosos y la estimación de su variación puede estar desviada. Pero el objetivo del estudio es verificar si estos especímenes (R) provienen de otra población (I o V). Nosotros proponemos ignorar la varianza de la población de reinfestación y utilizar en las comparaciones la varianza de la población de origen supuesto (I o V) (DUJARDIN *et al.* 1996a).

Sobre la base de las frecuencias alélicas, las comparaciones miden el riesgo de error rechazando una población candidata como fuente de reinfestación. Considerando esto, se puede asociar a las conclusiones un riesgo de error. En morfometría no podemos llegar a tal exactitud, nos contentamos de evaluar la similitud de las poblaciones comparadas: un árbol de clasificación incluye a los reinfestantes (R), es factible entonces indicar su aparente fuente (I o V).

Podemos mencionar tres estudios que utilizaron este método, el primero basado sobre las isoenzimas en la región de Vallegrande (Bolivia) (DUJARDIN *et al.* 1996a), el segundo basado sobre la morfometría en la región de los focos silvestres de Bolivia (DUJARDIN *et al.* 1997b) y el tercero combinando isoenzimas y morfometría en la provincia de Cordillera (Bolivia) (DUJARDIN *et al.* 1999d). Los dos primeros estudios concluyen a la existencia de una población residual, el tercero a una reinvasión a partir de focos vecinos.

Los resultados del segundo estudio (DUJARDIN *et al.* 1997b) apoyan la hipótesis de un aislamiento entre ecotopos silvestres y domésticos de *T. infestans* en Cochabamba, reduciendo así la importancia epidemiológica exagerada que se atribuyó a estos focos silvestres.

Dentro del tercer estudio es notable constatar la similitud de las informaciones proporcionadas por la morfometría y la electroforesis de isoenzimas (DUJARDIN *et al.* 1999d). La figura 12 muestra los resultados de este estudio de la provincia Cordillera utilizando a la vez isoenzimas y morfometría. Presenta un mapa factorial de los factores discriminantes (FD) de la variación de la forma independiente del tamaño en las hembras con la probabilidad de error rechazando I o V como fuente de reinfestación. Esta probabilidad es deducida de las comparaciones entre los mismos grupos de las frecuencias alélicas derivadas de la electroforesis de isoenzimas. Las poblaciones hembras I, V y R son representadas por un círculo de confianza (95%). El mismo resultado se verificó para los machos (no se muestra).

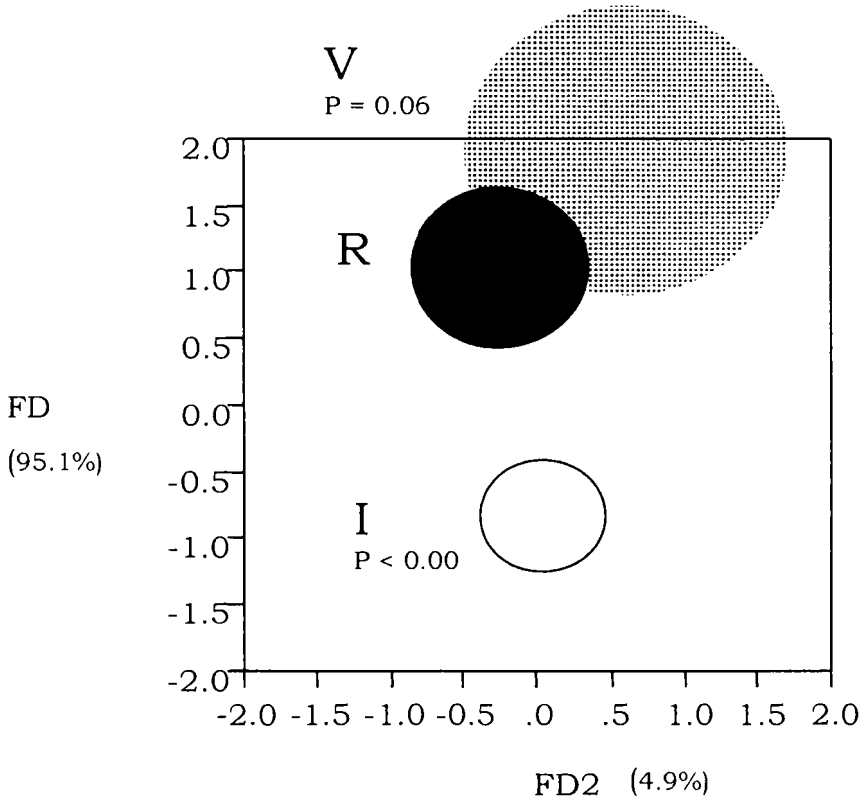


Fig. 12. — Estudio isoenzimático y morfométrico de la reinfestación por *T. infestans* en la provincia Cordillera (Bolivia). FD1 y FD2, primera y segunda función discriminante. Entre paréntesis su representatividad. I, población inicial antes de la aplicación del insecticida; V, población(es) vecina(s); R, población de reinfestación; P, riesgo de error en el rechazo de I o V como fuente posible de reinfestación, estimada sobre la base de las diferencias de frecuencias alélicas entre poblaciones (electroforesis de isoenzimas). Estudio en colaboración con el CENETROP (Santa Cruz de la Sierra, Bolivia).

6.6.8. Citogenética

La variabilidad cromosómica de *T. infestans* puede ser utilizada para el estudio de los fenómenos de reinfestación, que afectan alrededor del 5% del territorio tratado (Brasil, Uruguay, Chile, una parte de Argentina y Paraguay).

En Uruguay (Sexta Seccional de Tacuarembó), entre 1992 y 1994, los perfiles cromosómicos de los individuos reinfestantes no difirieron de aquellos que caracterizaban a las poblaciones tratadas, mientras que las poblaciones vecinas presentaban patrones cromosómicos distintos. Estos resultados (Panzera, no publicados)

se pueden resumir como $I = R$ y $R \leftrightarrow V$, y por consecuencia sugieren que las reinfestaciones en Uruguay surgieron a partir de individuos residuales, no afectados por los tratamientos anteriores.

6.7. LOS INICIOS DE LA BIOLOGIA MOLECULAR

Curiosamente, a pesar del gran tamaño corporal de los Triatominae, la extracción del ADN tuvo numerosos problemas técnicos y pocos trabajos han sido publicados sobre la biología molecular aplicada a los Triatominae. Sin duda estos trabajos serán próximamente más y más frecuentes y aportarán informaciones cruciales sobre la genética de poblaciones y la filogenia de los Triatominae.

Algunas técnicas que fueron utilizadas se citan aquí en el orden aproximadamente cronológico: el RAPD, la secuenciación de genes del ADN mitocondrial, los microsatélites y la secuenciación de genes nucleares.

6.7.1. El RAPD

La primera técnica molecular probada fue el RAPD (*Random Amplified Polymorphic DNA*): el polimorfismo del ADN es explorado con ayuda de sondas aleatorias (CARLIER *et al.* 1996, GARCIA *et al.* 1998). Estas sondas son habitualmente oligonucleótidos con una decena de bases (decámeros). Debido a su tamaño reducido, ellas pueden descubrir al azar numerosos segmentos complementarios en el genoma que, con la amplificación (PCR) y la electroforesis, son posibles de visualizar («amplicones») sobre un gel. Las ventajas de esta técnica son atractivas. Una es su bajo costo y gran sensibilidad. Es de destacar que para la aplicación del RAPD no se necesitan conocimientos previos sobre el genoma del organismo estudiado. Se trata pues de una técnica simple en mano de obra.

Sin embargo, se debe lamentar posibles problemas en su reproducibilidad, la cual puede ser afectada por la pureza del ADN blanco, las condiciones técnicas y los reactivos utilizados, así como problemas en la lectura de los geles cuando el número de bandas es grande, o cuando ciertas bandas muestran fuertes variaciones de intensidades sobre el gel.

Otro problema propio de esta técnica es el carácter dominante de la transmisión hereditaria: en otras palabras, no se pueden distinguir heterocigotas de homocigotas, lo que puede dificultar el análisis de los datos. Es decir, si uno quiere utilizar frecuencias alélicas en base a RAPD, tiene que contar los individuos con banda ausente, deducir de su frecuencia el número de alelos recesivos, y en base a un equilibrio de Hardy-Weinberg estimar el número de los homocigotas dominantes y el número de los heterocigotas. La presuposición del equilibrio de Hardy-Weinberg no siempre es válida, en especial cuando se analizan especies tan estructuradas geográficamente como pueden ser los Triatominae.

El RAPD reveló diferencias notables entre los focos silvestres y domésticos de *T. infestans* en la región de Cochabamba. Sobre un total de ocho sondas aleatorias, los especímenes domésticos presentaron un número promedio de bandas por sonda de 3,875 mientras que este valor estaba en 5,625 en los especímenes silvestres. En estos últimos se pudieron enumerar 14 bandas (sobre un total de 45) no detectadas en las poblaciones domésticas (CARLIER *et al.* 1996). Una clasificación de los individuos basada solamente sobre ocho sondas aleatorias pudo separar los dos ecotopos de una manera casi perfecta (fig. 13). Un estudio reciente incluyendo los especímenes silvestres de Cochabamba y otras poblaciones domésticas, así como los *dark morphs* (NOIREAU *et al.* 1997a) confirman con tres sondas RAPD la separación del ecotopo silvestre de Cochabamba (NOIREAU *et al.* 2000).

Esta técnica permitió sugerir la hipótesis de una invasión reciente de América Central por *R. prolixus* poniendo en evidencia un número de bandas por primer netamente menos elevado, en promedio, en América Central que en Colombia y Venezuela (DUJARDIN *et al.* 1998b).

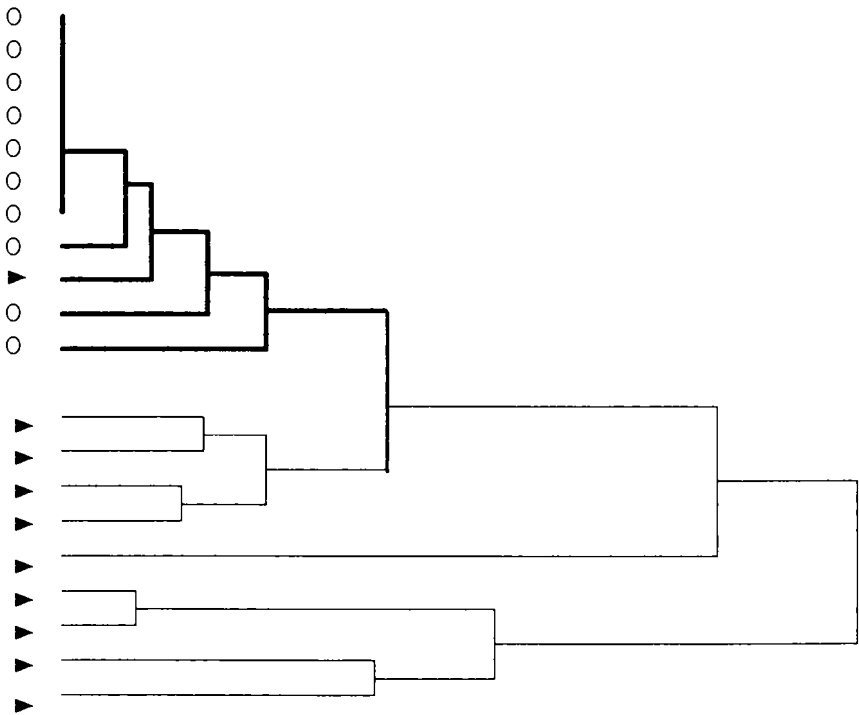


Fig. 13. — Arbol UPGMA derivado de las distancias de Jaccard entre individuos de *Triatoma infestans*. Los círculos representan los individuos domésticos (líneas gruesas), los triángulos los especímenes silvestres. Un solo espécimen silvestre ha sido mal clasificado (1/10) (CARLIER *et al.* 1996).

Por otra parte, GARCIA *et al.* (1998) pudieron con esta misma técnica revelar divergencias genéticas entre *R. prolixus* y *R. robustus*, dos taxones hasta el presente indiferenciados por la electroforesis de isoenzimas. Es de destacar que ellos han podido obtener imágenes de RAPD a partir de especímenes de museo de un siglo de antigüedad (Miles, com. pers.).

6.7.2. ADN mitocondrial

De las numerosas aplicaciones con los insectos deriva el estudio de la variabilidad del ADN mitocondrial tanto a nivel intraespecífico como interespecífico. Las características de este ADN es la abundancia (numerosas copias en una célula), la ausencia de recombinación, la presencia de regiones altamente variables, la presencia también de regiones altamente conservadas, y de modo particular su propagación (casi) exclusivamente maternal. Se puede estudiar por electroforesis de fragmentos obtenidos después de digestión enzimática. De este modo se puede estudiar y después secuenciar ciertos componentes (ver más abajo). Existen disponibles sondas universales para aislar ciertas regiones. Esta aproximación ha sido utilizada en los Triatominae (STOTHARD *et al.* 1998, GARCIA & POWELL 1998, LYMAN *et al.* 1999, MONTEIRO *et al.* 1999).

STOTHARD *et al.* (1998) analizaron el gene 16S de diversas especies de *Rhodnius*, *Triatoma* y *Panstrongylus*. Sin incluir un grupo externo, los resultados concuerdan globalmente con la morfología y la morfometría: ellos demuestran que las especies se agrupan efectivamente en función de sus tribus o de sus géneros, y que existe una mayor proximidad entre *Panstrongylus* y *Triatoma* que entre *Panstrongylus* y *Rhodnius*. En el género *Rhodnius*, ellos observan las mismas subdivisiones que las que aparecen con las isoenzimas (SOLANO *et al.* 1996, CHAVEZ *et al.* 1999) o con la morfometría (DUJARDIN *et al.* 1999a).

GARCIA & POWELL (1998) compararon la secuencia de los fragmentos de los genes 12S, 18S y citocromo oxidasa I (COI) en el complejo infestans, representado por 7 especies, y el complejo circummaculata representado por una especie (*T. circummaculata*). Ellos constataron que *T. circummaculata* está incluida dentro del complejo infestans, próximo a *T. rubrovaria*, y dejan en duda la clasificación morfológica actual. De hecho, según la clasificación en subcomplejos presentada en el capítulo 3.1.3., su material comprende además del complejo circummaculata, los subcomplejos infestans, brasiliensis, sordida y rubrovaria. Como se puede ver en su árbol existen otras anomalías como por ejemplo la inclusión en el subcomplejo sordida a la vez del complejo circummaculata y del subcomplejo rubrovaria. Por el contrario, de acuerdo con la clasificación morfológica, los subcomplejos brasiliensis e infestans están bien individualizados, mientras que *T. vitticeps*, especie todavía no clasificada por la morfología, se encuentra en efecto aislada de los otros grupos. Por otra parte, el subcomplejo brasiliensis es más cercano al subcomplejo rubrovaria que al subcomplejo infestans: lo que es igual a nuestra clasificación morfométrica del género *Triatoma* (fig. 4).

LYMAN *et al.* (1999) secuenciaron otros fragmentos del genoma mitocondrial y compararon 17 especies representando a las dos tribus más importantes, Triatomini y Rhodniini. Su rigurosa aproximación filogenética incluyó un reduviidae predador (*Arilus cristatus*) como grupo hermano. Sus árboles filogenéticos confirman la separación en dos tribus propuesta sobre bases morfológicas. Sin embargo, en la tribu Rhodniini no se confirma la separación en dos géneros, *Psammolestes* y *Rhodnius*: el género *Psammolestes* está incluido dentro del género *Rhodnius* y se junta con las especies del grupo *prolixus*. Esta relación sorprendente no puede ser reproducida por nuestro análisis morfométrico de las tribus (ver 3.3.8.2.); ella no aparece tampoco en otro estudio basado en isoenzimas, donde la posición de *Psammolestes* había sido declarada «no resuelta» (DUJARDIN *et al.* 1999a). Otro estudio isoenzimático más reciente, utilizando geles de agarosa en vez de geles de acetato, confirma la inclusión de *Psammolestes* dentro del género *Rhodnius* (Monteiro *et al.*, com. pers.). Tres grupos distintos aparecen en el género *Rhodnius*, los cuales concuerdan plenamente con los estudios isoenzimáticos (CHAVEZ *et al.* 1999) y de morfometría (DUJARDIN *et al.* 1999a). Los resultados de LYMAN *et al.* (1999) referidos a los Triatomini muestran que los subcomplejos sordida e infestans (subgrupo infestans) están todos agrupados y separados del subgrupo Rubrofasciata así como del grupo Protracta, mientras que estos dos últimos se separan mal: estas características aparecen también, con otras especies, en nuestro análisis morfométrico de la tribu Triatomini (fig. 5).

MONTEIRO *et al.* (1999), basándose sobre la misma técnica que LYMAN *et al.* (1999), no encuentran diferencia alguna entre los focos silvestres y domésticos de *T. infestans* en Cochabamba. Así, las diferencias del ADN nuclear por el RAPD (CARLIER *et al.* 1996, NOIREAU *et al.* 2000) no se confirman con el ADN de las mitocondrias, sugiriendo una posible introgresión. El mismo trabajo no diferencia los especímenes oscuros de *T. infestans* (*dark morphs*), ni tampoco el *T. melanosoma*, confirmando una siempre válida homogeneidad específica y un reciente origen para todas estas poblaciones del *T. infestans*.

MONTEIRO *et al.* (2000) exploran el género *Rhodnius* con el ADN mitocondrial, combinando este ADN con un segmento del genoma nuclear (región variable D2 del 28S). Utilizan *T. infestans* como grupo externo para definir dos clados principales dentro de *Rhodnius*, uno incluyendo *R. prolixus*, *R. robustus*, *R. nasutus*, *R. neglectus*, *R. domesticus* y *R. neivai*, otro incluyendo las demás especies. Nuevamente el género *Psammolestes* (*P. tertius*) aparece como próximo al grupo *prolixus*. Como se había mostrado con RAPD (GARCIA *et al.* 1998), existen diferencias genéticas entre *R. prolixus* y *R. robustus*, que sugieren divergencia específica.

Otra ventaja del ADN mitocondrial es su pequeño tamaño. Recientemente, fue completamente secuenciado el ADN mitocondrial de *Triatoma dimidiata* (DOTSON & BEARD 2001).

6.7.3. ADN microsátélites

Se trata de secuencias muy cortas, repetidas en el genoma (por ejemplo GTGTGTGTGT), generalmente situadas en partes no colindantes de los genes. El polimorfismo reside en el cambio (con el tiempo evolutivo) del número de repeticiones. Los microsátélites pueden ser amplificados (PCR) si se utilizan sondas específicas.

Las imágenes electroforéticas son simples y pueden ser interpretadas como en la electroforesis de isoenzimas, donde se distinguen fácilmente los homocigotas y los heterocigotas. Los primeros microsátélites de Triatominae puestos en evidencia fueron realizados por HARRY *et al.* (1998) sobre *R. pallelescens*, *R. ecuadoriensis* y *R. prolixus*. Una población de especímenes de *R. pallelescens* provenientes de 36 palmeras (*Attalea butyraceae*) de la región de San Onofre, al norte de Colombia, fue examinada para una decena de loci. Cuatro de ellos revelaron un desequilibrio de Hardy-Weinberg. Las sondas utilizadas para *R. pallelescens* han permitido también poner en evidencia los microsátélites de *R. ecuadoriensis* y *R. prolixus*. Hasta el presente no ha sido posible amplificarlos en *T. infestans*. Un trabajo reciente indica el interés de los microsátélites en el estudio de las micro-poblaciones de *T. dimidiata* (ANDERSON *et al.* 2002).

6.7.4. ADN nuclear

Para la filogenia de grupos supuestamente distantes, como pueden ser por ejemplo las tribus de los Triatominae, se privilegia la secuenciación de los genes del ARN ribosomal.

BARGUES *et al.* (2000) recomiendan el uso de la pequeña subunidad 18S y del segundo ITS (*internal transcribed spacer*) del ADN nuclear ribosomal para la estimación del tiempo evolutivo. Sugieren una separación de más de 20 millones de años entre los *Triatoma* del Norte y los *Triatoma* del Sur, lo que probablemente va a influir sobre la actual validez taxonómica del género. Los mismos autores insisten en la necesidad de una revisión taxonómica de toda la subfamilia Triatominae.

Los primeros resultados utilizando *Lygus hesperus* como grupo externo e incluyendo numerosas especies de Hemípteros en el árbol filogenético, confirman la separación de las dos tribus Rhodniini y Triatomini.

MARCILLA *et al.* (2001) comparan la secuencia nucleotídica del segundo ITS de 15 especies pertenecientes a los géneros *Dipetalogaster*, *Psammolestes*, *Rhodnius* y *Triatoma* (incluyendo representantes de América del Sur y de América del Norte). Se encontraron diferencias marcadas entre *Rhodnius* (tribu Rhodniini) y *Triatoma* (tribu Triatomini). Aunque compatibles con polifilia, estos resultados no lo demuestran claramente. Entre géneros, este marcador aparece interesante

también, puesto que confirma la inclusión de *Psammolestes* dentro del género *Rhodnius*, y sugiere que el género *Dipetalogaster* se incluya en el género *Triatoma*. Este último también está cuestionado, puesto que se reveló una nítida separación entre *Triatoma* del Sur del continente, y *Triatoma* del Norte.

Como es de esperarse con un marcador evolutivo lento, se observa una ausencia total de diferencias nucleotídicas entre los miembros del complejo phyllosoma, a excepción de *Triatoma dimidiata* que presenta un solo nucleótido diferente. En esta última especie, el análisis del ITS-2 revela la probable existencia de una especie gemela, es decir una especie no descrita, confundida morfológicamente con *T. dimidiata*, y procedente del Yucatán (México).

Recientemente, los mismos autores con el mismo marcador sugieren la existencia de polifilia en el género *Panstrongylus* (MARCILLA *et al.* 2002).

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ABALOS, J.W. & WYGODZINSKY, P. 1951. Las Triatominae Argentinas (Reduviidae-Hemiptera). — Universidad Nacional de Tucumán, Instituto de Medicina Regional Pública, 601, Monog. 2, 178 pp.
- ACTIS, A.S., TRAVERSA, O.C. & CARCAVALLO, R.U. 1964. Estudios taxonómicos sobre el género *Triatoma* Laporte mediante la electrophoresis de la linfa. — *An. Esc. Nac. Ciencias Biol.*, **13** (1-4): 97-106.
- AGUILAR, R.A., TORRES, B.N., JIMENEZ, M.C., JURBERG, J., GALVAO, C. & CARCAVALLO, R.U. 1999. *Triatoma bassolsae* sp.n. do México, com uma chave para as espécies do complexo «*phyllosoma*» (Hemiptera, Reduviidae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **94**: 353-359.
- AKHAVAN, D. 1997. Análise de custo-efetividade do programa de controle da doença de Chagas no Brasil. — Report to the Ministerio da Saúde (FNS), Brasília, Brasil, 28pp.
- ALDANA, E., LIZANO, E., RAMON, F. & VALDERRAMA, A. 1996. Nueva especie de *Psammolestes* Bergroth de la Región Sur-Occidental de Venezuela (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). — *Caribbean Journal of Science*, **32**: 145-150.
- ALMEIDA, C.E., VINHAES, M.C., DE ALMEIDA, J.R., SILVEIRA, A.C. & COSTA, J. 2000. Monitoring the domiciliary and peridomiliary invasion process of *Triatoma rubrovaria* in the State of Rio Grande do Sul, Brazil. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **95**(6): 761-768.
- ALMEIDA, F.B., SANTOS, E.I. & SPOSINA, G. 1973. Triatomíneos da Amazonia III. — *Acta Amazônica*, **3**: 43-66.
- ALMEIDA, J.R. de 1982. Estudo explorativo de proteínas da hemolinfa de triatomíneos (Hemiptera: Reduviidae) vectores da doença de Chagas. I. *Triatoma* spp. — *Rev. Bras. Malar.*, **34**: 101-107.
- AMYOT, C.J.B. & SERVILLE, A. 1843. Histoire Naturelle des Insectes. Hémiptères. — Librairie Encyclopédique de Roret, Fain et Thunot, Paris, 675 pp.
- ANDERSON, J.M., LAI, J.E., DOTSON, E.M., CORDON-ROSALES, C., PONCE, C. NORRIS, D.E. & BEAR, C.B. 2002. Identification and characterization of microsatellite markers in the Chagas disease vector *Triatoma dimidiata*. — *Infection, Genetics and Evolution*, **1**(3): 243-248.
- APT, W., AGUILERA, X., ARRIBADA, A., GOMEZ, L., MILES, M. & WIDMER, G. 1987. Epidemiology of Chagas' Disease in Northern Chile: Isozyme Profiles of *Trypanosoma Cruzi* from Domestic and Sylvatic Transmission Cycles and their Association with Cardiopathy. — *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, **37**(2): 302-307.
- ARIAS, A.R. de, HIRAI, H. & ASCURRA, M. 1990. Karyotype variation in the Triatominae subfamily. A study on *Rhodnius neglectus* (Lent 1954) and *Triatoma infestans* (Klug 1834). — In: KAWABATA, M. & SAKAMOTO, M., Asunción, Paraguay. *Ann. Rep. Research Institute of Health Science*, **14**: 113-127.
- BARATA, J.M.S. 1981. Aspectos morfológicos de ovos de Triatominae. II. Características macroscópicas e exocoriais de dez espécies do género *Rhodnius* Stal, 1859 (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista de Saúde Pública*, **15**: 490-542.
- BARATA, J.M.S., CARCAVALLO, R.U., NAVES, H.A.M., CARVALHO, M.E.S.D. & SOUZA, J.M. 1997. El alótipo macho de *Panstrongylus lenti* Galvão & Palma, 1968 (Hemiptera, Reduviidae). — *Entomologia y Vectores*, **4**: 135-140.
- BARBER, H.G. 1932. A new species of *Rhodnius* from Panama (Hemiptera: Reduviidae). — *Journal of the Washington Academy of Science*, **22**: 514-517.

- BARBER, H.G. 1937a. A new bat-cave bug from Panama (Hemiptera-Heteroptera, Reduviidae). — *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **39**: 60-63.
- BARBER, H.G. 1937b. A new species of *Triatoma* from Arizona (Hemiptera-Heteroptera, Reduviidae). — *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **39**: 86-87.
- BARBER, H.G. 1938. A new genus and species of the subfamily Triatominae (Reduviidae: HEMIPTERA). — *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **40**: 104-105.
- BARGUES, M.D., MARCILLA, A., RAMSEY, J.M., DUJARDIN, J.-P., SCHOFIELD, C.J. & MASCOMA, S. 2000. Nuclear rDNA-based molecular clock of the evolution of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae), vectors of Chagas disease. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **95**(4): 567-574.
- BARRETT, T.V. 1991. Advances in Triatomine Bug Ecology in Relation to Chagas Disease. — *Advances in Disease Vector Research*, **8**(6): 142-176.
- BARRETT, T.V. & ARIAS, J.R. 1985. A new triatomine host of *Trypanosoma cruzi* from the Central Amazon of Brasil: *Cavernicola lenti* n.sp. (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **80**: 91-96.
- BARTH, R. 1956a. Estudos anatômicos e histológicos sobre a subfamília Triatominae (Heteroptera, Reduviidae). VI parte: Estudo comparativo sobre a espermiocitogênese das espécies mais importantes. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **54** (3): 599-616.
- BARTH, R. 1956b. Estudos anatômicos e histológicos sobre a subfamília Triatominae (Heteroptera, Reduviidae). V parte: Anatomia do testículo e espermiocitogênese do *Triatoma infestans*. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **54**: 1352-29.
- BARTH, R. 1958. Estudos anatômicos e histológicos sobre a subfamília Triatominae (Heteroptera, Reduviidae). X parte: Espermiogênese do *Triatoma infestans*. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **56**: 577-599.
- BEARD, C.B., YOUNG, D.G., BUTLER, J.F. & EVANS, D.A. 1988. First Isolation of *Trypanosoma cruzi* from a wild-caught *Triatoma sanguisuga* (Le Conte) (Hemiptera: Triatominae) in Florida, USA — *J. Parasit.*, **74**(2): 343-344.
- BERG, C. 1879. *Hemiptera Argentina enumeravit speciesque novas*. — P.E. Coni, Buenos Aires, 316 pp.
- BERGROTH, E. 1911. A new genus of Reduviidae. — *Psyche*, **18**: 144-145.
- BLANCHARD, E. & BRULLE, A. 1843. Insectes de l'Amérique méridionale. — In: Voyage dans l'Amérique Méridionale par Alcide d'Orbigny, vol. 6, P. Bertrand, Paris, 222 pp.
- BLANCHARD, R. 1890. *Traité de Zoologie médicale*. — Ballière et Fils, Paris, vol. 2, 883 pp.
- BORGES, E.C., DUJARDIN, J.-P., SCHOFIELD, C.J., ROMANHA, A.J. & DIOTAIUTI, L. 2000. Genetic variability of *Triatoma brasiliensis* (Hemiptera: Reduviidae) populations. — *Journal of Medical Entomology*, **37** (6): 872-877.
- BREDDIN, G. 1903. Neue Paläotropische Reduviinen. — *Gesellschaft Naturforschender Freunde*, **3**: 111-129
- BRENIERE, F.S., CARLIER, Y., CARRASCO, R., MOLLINEDO, S., LEMESRE, J.L., DESJEUX, P. & AFCHAIN, D. 1987. Specific immunodiagnosis of Chagas disease: Immunodiffusion test using a specific serum anti-*Trypanosoma cruzi* component. — *J. Trop. Geograph. Med.*: 281- 286.
- BRENIERE, F.S., BOSSENO, M.F., VARGAS, F., YAKSIC, N., NOIREAU, F., NOEL, S., DUJARDIN, J.-P. & TIBAYRENC, M. 1998. Smallness of the panmictic unit of *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae). — *Journal of Medical Entomology*, **35** (6): 911-917.
- BRUMPT, E. 1914. O xenodiagnóstico. Aplicação ao diagnóstico de algumas infecções parasitárias e, em particular, à tripanosomose de Chagas. — *An. Paul. Med. Cirurg.*, **3**: 97-102.
- BRUMPT, W. & GOMES, J.F. 1914. Descrição de uma nova espécie de *Triatoma* (*T. chagasi*) hospedeiro primitivo do *Trypanosoma cruzi* Chagas. — *Anais Paulistas de Medicina e Cirurgia*, **3**: 73-77.
- BUCK, R.C. 1967. Mitosis and meiosis in *Rhodnius prolixus*. The fine structure of the spindle and diffuse kinetochore. — *J. Ultrastruc. Res.*, **18**: 489.

- BURMEISTER, H. 1835. Handbuch der Entomologie. Tome 2, part 1. — T. Enslin, Berlin, 400 pp.
- BURMEISTER, H. 1861. Reise durch die La Plata-Stäaten. — Halle, Berlin, 502 pp.
- BURNABY, T.P. 1966. Growth-invariant discriminant functions and generalized distances — *Biometrics*, **22**: 96-110.
- CAMARGO, M.E. 1992. Serological diagnosis. An appraisal of Chagas disease serodiagnosis. — *In*: WENDEL, S., BRENER, Z., CAMARGO, M.E. & RASSI, A. (eds.), Chagas disease (American Trypanosomiasis): its impact on transfusion and clinical medicine, ISBT Brazil'92, São Paulo, Brazil.
- CAMPBELL, B.C., STEFFEN-CAMPBELL, J.D., SORENSEN, J.T. & GILL, R.J. 1995. Paraphyly of Homoptera and Auchenorrhyncha inferred from 18S rDNA nucleotide sequences. — *Systematic Entomology*, **20**: 175-194.
- CAMPOS, F.R. 1932. Una nueva especie del género *Triatoma* (Hemíptero Heteróptero de la fam. Reduviidae, subfam. Acanthaspidae). — *Revista del Colegio Nacional Vicente Rocafuerte*, Guayaquil, **14**: 3-6.
- CARBAJAL NETO, J.B., ALMEIDA, J.R. de & ALMEIDA, S.B. de. 1983. Exploratory Study of Isoenzymes in the Hemolymph of Triatomines, Vectors of Chagas. II- *Panstrongylus megistus* (Burmeister, 1835). — *An. Soc. Entomol. Brasil*, **12**(1).
- CARCAVALLO, R.U., MARTINEZ, A., PROSEN, A.F. & CICHERO, J.A. 1964. Una nueva especie de Triatominae de la República Argentina. — *Anales del Instituto de Medicina Regional*, Tucumán, **6** (suppl.): 151-157.
- CARCAVALLO, R.U., CICHERO, J.A., MARTINEZ, A., PROSEN, A.F. & RONDEROS, R. 1967. Una nueva especie del género *Triatoma* Laporte (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — Segundas Jornadas Entomo-epidemiológicas Argentinas, vol. 2, pp. 43-48.
- CARCAVALLO, R.U. & MARTINEZ, A. 1968. Entomo-epidemiología de la República Argentina. — *Jornal de Investigaciones Científicas de las Fuerzas Armadas*, **13**: 1-144.
- CARCAVALLO, R.U. 1976. Aspects of the epidemiology of Chagas disease in Venezuela and Argentina. — *In*: *American Trypanosomiasis Research*, PAHO Scientific Publication, **318**: 347-358.
- CARCAVALLO, R.U. & BARRETO, P. 1976. Una nueva especie de *Rhodnius* Stal (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) de Colombia. — *Boletín de la Dirección de Malariología y Saneamiento Ambiental*, **16**: 176-183.
- CARCAVALLO, R.U. & MARTINEZ, A. 1987. Comentarios sobre *Triatoma gallardoii* Carpintero, 1986. — *Chagas*, **4**: 2.
- CARCAVALLO, R.U., MARTINEZ, A. & PELAEZ, D. 1987. Una nueva especie de *Triatoma* Laporte, de México. — *Chagas*, **4**: 4-5.
- CARCAVALLO, R.U., GALINDEZ GIRON, I., JURBERG, J. & LENT, H. 1997. Bibliographic checklist of the American Triatominae (Hemiptera: Reduviidae). — *In*: Atlas of Chagas Disease Vectors in the Americas, vol. 1, Editora FIOCRUZ, Rio de Janeiro. pp. 15-52.
- CARCAVALLO, R.U., JURBERG, J. & LENT, H. 1998a. *Torrealbaia martinezi*, gen. nov. sp.n., da tribo Cavernicolini (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae): uma abordagem filogenética. — *Entomologia y Vectores*, **5**: 143-150.
- CARCAVALLO, R.U., GALVAO, C. & LENT, H. 1998b. *Triatoma jurbergi* sp.n. do norte do estado do Mato Grosso, Brasil (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) com uma atualização das sinónimas e outros táxons. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **93**: 459-464.
- CARLIER, L., MUNOZ, M. & DUJARDIN, J.-P. 1996. RAPD Protocol for Triatominae, pp 81-83. — *In*: SCHOFIELD, C.J., DUJARDIN, J.-P. & JURBERG, J. (eds.), Proceedings of the International Workshop on Population Genetics and Control of Triatominae, Santo Domingo de los Colorados, Ecuador. INDRE, Mexico City, 116 pp.
- CARPINTERO, D.J. 1986. Aporte al conocimiento de los triatominos en la Argentina. — *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernard Rivadavia*, **4**: 113-127.

- CARPINTERO, D.J. & LEGUIZAMON, M.N. 1994. *Triatoma funerea*, nueva especie de Triatominae. — *CM Publicación Médica*, **7**: 111-121.
- CASINI, C.E., DUJARDIN, J.-P., MARTINEZ, M., PEREIRA, A.B. & SALVATELLA, R. 1995. Morphometric differentiation evidenced between two geographic populations of *Triatoma infestans* in Uruguay. — *Research and Reviews in Parasitology*, **55** (1): 25-30.
- CATALA, S. 1996. Los patrones de las sensilla. — In: SCHOFIELD, C.J., DUJARDIN, J.-P.; & JURBERG, J. (Eds.), Proceedings of the International Workshop on Population Genetics and Control of Triatominae (Santo Domingo de los Colorados, Ecuador); INDRE, Ciudad de México, pp. 59-62.
- CATALA, S. 1996. The rostral sensilla associated with eight species of Triatominae. — *Journal of Morphology*, **228** (2): 195-201.
- CATALA, S. 1997. Antennal sensilla of Triatominae. A comparative study of five genera. — *International Journal of Insect Morphology and Embriology*, **26** (2): 67-73.
- CATALA, S. & SCHOFIELD, C.J. 1994. Antennal sensilla of *Rhodnius*. — *Journal of Morphology*, **219** (2): 193-204.
- CATALA, S., CROCCO, L.B. & MORALES, G.F. 1997. *Trypanosoma cruzi* transmission risk index (TcTRI): an entomological indicator of Chagas disease vectorial transmission to humans. — *Acta Tropica*, **68**: 285-295.
- CATALA, S., TOMASI, V., HLIBA, E. & ROVASIO, R. 1998. The cave organ in Triatominae (Hemiptera, Reduviidae) antennae: an olfactory receptor? — *BIOCELL*, **22** (1): 1-7.
- CATALA, S. & DUJARDIN, J.-P. 2001. Antennal sensilla patterns indicate geographic and ecotopic variability among *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) populations. — *Journal of Medical Entomology*, **38** (3): 423-428.
- CHAGAS, C. 1912. Sobre um tripanossoma do tatú, *Tatusia novemcincta*, transmitido pela *Triatoma geniculata* Latr. (1811). Possibilidade de ser o tatú um depositário do *Trypanosoma cruzi* no mundo exterior (Nota previa). — *Brasil-Médico*, **26**: 305-306.
- CHAMPION, G.C. 1899. Insecta Rhynchota. Hemiptera-Heteróptera. — In: *Biología Centrali-Americana*, London, vol. II, 416 pp.
- CHAVEZ, T., MORENO, J. & DUJARDIN, J.-P. 1999. Isoenzyme electrophoresis of *Rhodnius* species: a phenetic approach to relationships within the genus. — *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, in press.
- CHIPPAUX, J.P., PAJOT, F.X., GEOFFROY, B. & TAVAKILIAN, G. 1985. Etude préliminaire sur l'écologie et la systématique des triatomes (Hemiptera, Reduviidae) de Guyane française. — *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. et Parasitol.*, **3** (2): 75-85.
- COMINGS, D.E. & OKADA, T.A. 1972. Holocentric chromosomes in *Oncopeltus*: kinetochore plates are present in Mitosis but absent in Meiosis. — *Chromosoma*, **37**: 177-192.
- CORNEJO, D.A. 1958. Investigaciones sobre patología tropical en el Departamento de Madre de Dios. I. Enfermedad de Chagas. — *Anales de la Facultad de Medicina de Lima*, **41**: 409-427.
- CORREA, R.R. & ESPINOLA, H.N. 1964. Descrição de *Triatoma pseudomaculata*, nova espécie de triatomíneo de Sobral, Ceará (Hemiptera, Reduviidae). — *Arquivos de Higiene e Saúde Pública*, **29**: 115-127.
- COSTA, J., ROSA FREITAS-SIBAJEV, M.G., MARCHON-SILVA, V., QUINHONES PIRES, M. & PACHECO, R.S. 1997. Isoenzymes detect variation in populations of *Triatoma brasiliensis* (Hemiptera-Reduviidae: Triatominae). — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **92**: 459-464.
- COSTA, J., BARTH, O.M., MARCHON SILVA, V., DE ALMEIDA, C.E., FREITAS SIBAJEV, M.G.R. & PANZERA, F. 1997. Morphological studies on the *Triatoma brasiliensis* Nieva, 1911 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae), genital structures and eggs of different chromatic forms. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **92** (4): 493-498.
- COSTA, J., DE ALMEIDA, J.R., BRITTO, C., DUARTE, R., MARCHON-SILVA, V. & PACHECO, R. 1998. Ecotopes, natural infection and trophic resources of *Triatoma brasiliensis* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **93** (1): 7-13.

- COSTA, J. 1999. The synanthropic process of Chagas disease vectors in Brazil, with special attention to *Triatoma brasiliensis* Neiva, 1911 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae), population, genetical, ecological, and epidemiological aspects. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **94**: 239-241.
- COSTA, J., PETERSON, A.T. & Beard, C.B. 2002. Ecological niche modeling and differentiation of populations of *Triatoma brasiliensis* Neiva, 1911, the most important Chagas disease vector in northeastern Brazil (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Am. Journal of Trop. Med. Hygiene* (in press).
- COSTA LIMA, A. da. 1934. Sur l'existence, au Brésil, du *Psammolestes coreodes* Bergr. (Hemiptera-Reduviidae). — *Comptes rendus, Société de Biologie, Paris* 116, pp. 1155-1156.
- COURA, J.R., BARRETT, T. & NARANJO, M.A. 1994. Ataque de populações humanas por triatomíneos silvestres no amazonas: uma nova forma de transmissão da infecção chagásica. — *Rev. Soc. Bras. Med. Trop.*, **27**: 251-253.
- DAVIS, D.J., MCGREGOR, T. & DE SHAZO, T. 1943. *Triatoma sanguisuga* (Le Conte) and *Triatoma ambigua* Neiva as natural carriers of *Trypanosoma cruzi* in Texas. — *US Public Health Service Reports*, **58**: 353-354.
- DE ANDRADE, A.L.S.S., ZICKER, F., DE OLIVEIRA, R.M., SILVA, S.A.E., LUQUETTI, A., TRAVASSOS, L.R., ALMEIDA, I.C., DE ANDRADE, S.S., DE ANDRADE, J.G. & MARTELLI, C.M.T. 1996. Randomised trial of efficacy of benznidazole in treatment of early *Trypanosoma cruzi* infection. — *Lancet*, **348** (9039): 1407-1413.
- DE GEER, C. 1773. Mémoires pour servir à l'histoire des insectes. Tome III. — Pierré Hesselberg, Stockholm, 696 pp.
- DE LA RIVA, J., MATÍAS, A., TORREZ, M., MARTÍNEZ, E. & DUJARDIN, J.-P. 2001. Adults and Nymphs of *Microtriatoma trinidadensis* (Lent, 1951) (Hemiptera: Reduviidae) caught from peridomestic environment in Bolivia. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **96** (7): 889-894.
- DEANE, M.P., SOUZA, M.A., PEREIRA, N.M., GONCALVES, A.M., MOMEN, H. & MOREL, C.M. 1984. *Trypanosoma cruzi*: inoculation schedules and re-isolation methods select individual strains from double infected mice, as demonstrated by schizodeme and zymodeme analysis. — *J. Protozool.*, **3**: 276-280.
- DEL PONTE, E. 1923. Nota adicional sobre el género *Triatoma* Laporte (con la descripción de tres especies nuevas). — *Revista del Instituto Bacteriológico del Departamento Nacional de Higiene, Buenos Aires*, **4**: 23-34.
- DEL PONTE, E. 1929. Algunas especies nuevas del género *Triatoma* Lap. — *Boletín de la Sociedad Entomológica Argentina*, **1**: 3-8.
- DEL PONTE, E. 1930. Catálogo descriptivo de los géneros *Triatoma* Lap., *Rhodnius* Stal, y *Eratyrus* Stal. — *Revista del Instituto Bacteriológico del Departamento Nacional de Higiene, Buenos Aires*, **5**: 855-937.
- DIAS, E. & PELLEGRINO, J. 1948. Alguns ensaios com o «Gammexane» no combate aos transmissores da doença de Chagas. — *Brasil-Médico*, **62**: 185-191.
- DIAZ-UNGRÍA 1966. Transmission du *Trypanosoma cruzi* chez les Mammifères. — *Annales de Parasitologie (Paris)*, **41** (6): 549-571.
- DIOS, R.L. & ZUCCARINI, J.A. 1926. Sobre la existencia del *Triatoma oswaldoi* Neiva y Pinto en la República Argentina. — *Revista de la Sociedad Argentina de Biología*, **2**: 179-180.
- DISTANT, W.L. 1902. Rhynchotal notes: XIV. Heteroptera: families Hydrometridae, Hemicerocephalidae, and Reduviidae (part). — *Annual Magazine of Natural History, London* series 7, **10**: 173-194.
- DISTANT, W.L. 1904. The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. *Rhynchota*. Vol. 2. — Taylor & Francis, London, 503 pp.

- DOREA, R.C.C., MILES, M.A., POVOA, M.M. & SOUZA, A.A.A. 1982. An electrophoretic Approach to the Taxonomy of Chagas' Disease Vectors (Triatominae). Recent Developments in the Genetics of Insect Disease Vectors, Stipes Publishing Company, Champaign, IL, pp. 643-648.
- DOREA, R.C.C., POVOA, M.M., MILES, M.A., DE SOUZA, A.A.A. & BARATA, J.M. 1982. Electroforese de Enzimas para estudos de Triatomíneos com referencia especial a subpopulações de *Panstrongylus megistus*. — *Rev. Brasil Biol.*, **42**(3): 521-526.
- DOTSON, E.M. & BEARD, C.B. 2001. Sequence and organization of the mitochondrial genome of the Chagas disease vector, *Triatoma dimidiata*. — *Insect Molecular Biology*, **10** (3): 205-215.
- DRURY, D. 1773. Illustrations of Natural History. Vol. I. — London, 130 pp.
- DUJARDIN, J.-P. 1998. Population genetics and the natural history of domestication in Triatominae. — XXV Reunião Anual de Pesquisa Básica em Doença de Chagas, 11 a 13 de novembro, Caxambu, MG. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **93** (suppl. II): 34-36.
- DUJARDIN, J.-P. 2001. Capítulo 15. Técnicas Modernas de Estudo em Sistemática. — In: MARCONDES, C.B. (Ed.), *Entomología Médica y Veterinária*. Atheneu, São Paulo, 410 pp.
- DUJARDIN, J.-P. & TIBAYRENC, M. 1985a. Etude de 11 enzymes et données de génétique formelle pour 19 loci enzymatiques chez *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae). — *Annales de la Societé belge de Médecine tropicale*, **65**: 271-280.
- DUJARDIN, J.-P. & TIBAYRENC, M. 1985b. Etudes isoenzymatiques du vecteur principal de la Maladie de Chagas: *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae). — *Ann. Soc. belge Méd. Trop.*, **65** (Suppl 1): 165-169.
- DUJARDIN, J.-P., TIBAYRENC, M., VENEGAS, E., MALDONADO, L., DESJEU, P. & AYALA, F.J. 1987. Isozyme evidence of lack of speciation between wild and domestic *Triatoma infestans* (Heteroptera: Reduviidae) in Bolivia. — *J. Med. Entomol.*, **24**(1): 40-45.
- DUJARDIN, J.-P., LE PONT, F., GARCIA-ZAPATA, M.T., CARDOZO, L., BERMUDEZ, H., TIBAYRENC, M. & SCHOFIELD, C.J. 1988a. *Rhodnius prolixus*, *R. neglectus*, *R. pictipes* and *Triatoma infestans*: an electrophoretic comparison. — V Reunião sobre Pesquisa aplicada em doença de Chagas, Araxa, 03 a 05/11/88, p. 83.
- DUJARDIN, J.-P., TIBAYRENC, M., MARCONDES, C.B., CARDOZO, L., JORDAN, S.F. & BERMUDEZ, H. 1988b. Genetic variability of alpha-glycerophosphate dehydrogenase in *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae). — V Reunião sobre Pesquisa aplicada em doença de Chagas, Araxa, 03 a 05/11/88, p. 82.
- DUJARDIN, J.-P., LA FUENTE, C., CARDOZO, L. & TIBAYRENC, M. 1988c. Dispersing behaviour of *T. infestans*: evidence from a genetical study of field populations in Bolivia. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **83** (suppl. I).
- DUJARDIN, J.-P. & BERMUDEZ, H. 1988d. Transmisión hereditaria del fenótipo «ojos rojos» en *Triatoma infestans*. — *Boletín científico del CENETROP*, Vol XV, No único.
- DUJARDIN, J.-P., PEREIRA, J., SOLANO, P. & TIBAYRENC, M. 1990. Les réponses de la génétique des populations aux problèmes soulevés par la lutte contre les vecteurs de la maladie de Chagas. «Pour une épidémiologie totale». — *Compte-rendus du Colloque et des Ateliers «Hommes, Santé, Tropiques»*, p. 221. Ed. J.L. Jacquemin, pp. 121-125 SIPAP.
- DUJARDIN, J.-P., GARCIA-ZAPATA, M.T., JURBERG, J., ROELANTS, P., CARDOZO, L., PANZERA, F., DIAS, J.C.P. & SCHOFIELD, C.J. 1991. Which species of *Rhodnius* is invading houses in Brazil? — *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, **85**: 679-680.
- DUJARDIN, J.-P., CARDOZO, L. & SCHOFIELD, C. 1996a. Genetic analysis of *Triatoma infestans* following insecticidal control interventions in central Bolivia. — *Acta Tropica*, **61**: 263-266.

- DUJARDIN, J.-P. & CASINI, C. 1996b. Morphometry of *Triatoma infestans*, pp. 53-54. — In: SCHOFIELD, C.J., DUJARDIN, J.-P. & JURBERG, J. (eds.), Proceedings of the International Workshop on Population Genetics and Control of Triatominae, Santo Domingo de los Colorados, Ecuador. INDRE, Mexico City, 116 pp.
- DUJARDIN, J.-P., BERMUDEZ, H., CASINI, C., SCHOFIELD, C.J. & TIBAYRENC, M. 1997a. Metric differences between sylvatic and domestic *Triatoma infestans* (Hemiptera, Reduviidae) in Bolivia. — *Journal of Medical Entomology*, **34** (5): 544-552.
- DUJARDIN, J.-P., BERMUDEZ, H. & SCHOFIELD, C.J. 1997b. The use of morphometrics in entomological surveillance of sylvatic foci of *Triatoma infestans* in Bolivia. — *Acta Tropica*, **66**: 145-153.
- DUJARDIN, J.-P., SCHOFIELD, C.J. & TIBAYRENC, M. 1998a. Population structure of Andean *Triatoma infestans*: allozyme frequencies and their epidemiological relevance. — *Medical and Veterinary Entomology*, **12**: 20-29.
- DUJARDIN, J.-P., MUNOZ, M., CHAVEZ, T., PONCE, C., MORENO, J. & SCHOFIELD, C.J. 1998b. The origin of *Rhodnius prolixus* in Central America. — *Medical and Veterinary Entomology*, **12**: 113-115.
- DUJARDIN, J.-P., FORGUES, G., TORREZ, M., MARTINEZ, E., CORDOBA, C. & GIANELLA, A. 1998c. Morphometrics of domestic *Panstrongylus rufotuberculatus* in Bolivia. — *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, **92**(2): 219-228.
- DUJARDIN, J.-P., CHAVEZ, T., MORENO, J.M., MACHANE, M., NOIREAU, F. & SCHOFIELD, C.J. 1999a. *Rhodniini*: the value of traditional morphometrics as a phylogenetic approach — *Journal of Medical Entomology*, M98-136.
- DUJARDIN, J.-P., PANZERA, F. & SCHOFIELD, C.J. 1999b. Triatominae as a model of morphological plasticity under ecological pressure. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* (special volume) (in press).
- DUJARDIN, J.-P., STEINDEL, M., CHAVEZ, T., MARTINEZ, E. & SCHOFIELD, C.J. 1999c. Changes in the sexual dimorphism of Triatominae in the transition from natural to artificial habitats. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* (in press).
- DUJARDIN, J.-P., BERMUDEZ, H., GIANELLA, A., CARDOZO, L., RAMOS, E., SARAVIA, R., QUIROZ, K., FORGUES, G., CARAZAS, R., HERVAS, D., CHAVEZ, T., MACHANE, M., MARTINEZ, E. & TORREZ, M. 1999d. Uso de marcadores genéticos en la vigilancia entomológica de la enfermedad de Chagas, pp. 157-169. — In: CASSAB, J.A., NOIREAU, F. & GUILLEN, G. (eds), La Enfermedad de Chagas en Bolivia – Conocimientos científicos al inicio del Programa de Control 1998-2002, Ministerio de Salud y Previsión social, OMS/OPS, IRD & IBBA, La Paz, 259 pp.
- ELSE, J.G., CHEONG, W.H., MAHADEVAN, S. & ZARATE, L.G. 1977. A new species of cave-inhabiting *Triatoma* (Hemiptera: Reduviidae) from Malaysia. — *Journal of Medical Entomology*, **14**: 367-369.
- ERICHSON, W.F. 1848. Insecten. — In: SCHOMBURGK, R., Reisen in Britisch-Guiana in der Jahren 1840-1844 im Auftrag Sr Majestat des Königs von Preussen. Weber, Leipzig, pp. 553-617.
- ESPINOLA, H.N. 1974. Duas novas subespécies do «complexo maculata», *Triatoma pseudomaculata pseudomaculata* e *T.p. minasensis* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Ciências Culturais*, **26** (suppl.): 354-355.
- EVANS, J.W. 1963. The phylogeny of the Homoptera. — *Ann. Rev. Entomol.*, **8**: 77-94.
- FABRICIUS, J.C. 1775. *Systema Entomologiae*. — Flensburgi & Lipsiae, Leipzig, 832 pp.
- FALCONER, D.S. 1981. Introduction to quantitative genetics. — Longman, London and New York, 300 pp.
- FERNANDES, A.J., CHIARI, E., CASANOVA, C., DIAS, J.C.P. & ROMANHA, A.J. 1992. The threat of reintroduction of natural transmission of Chagas disease in Bambuí, Minas Gerais state, Brazil, due to *Panstrongylus megistus*. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **87**: 285-289.

- FERNANDEZ-LOAYZA, R. 1989. *Triatoma matsunoi* nueva especie del norte peruano (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Revista Peruana de Entomología*, **31**: 21-24.
- FIGUEIREDO, A. 1938. Um novo Triatomídeo de Pernambuco. — *Vida Médica*, **6**: 20.
- FRIAS, D. & KATTAN, F. 1989. Molecular taxonomic studies in *Triatoma infestans* (Klug, 1834) and *Triatoma spinolai* Porter, 1933, populations (Hemiptera: Triatominae). — *Acta Entomológica Chilena*, **15**: 205-210.
- FRIAS, D. & DUJARDIN, J.-P. 1996. Detección de la variación genética a nivel poblacional a través del método de electroforesis. — In: SCHOFIELD, C.J., DUJARDIN, J.-P. & JURBERG, J. (eds), Proceedings of the International Workshop on Population Genetics and Control of Triatominae, Santo Domingo de los Colorados, Ecuador. INDRE, Mexico City, pp. 65-71.
- FIAS, D. & ATRIA, J. 1998. Chromosomal variation, macroevolution and possible parapatric speciation in *Mepraia spinolai* (Porter)(Hemiptera: Reduviidae). — *Genetics and Molecular Biology*, **21** (2): 179-184.
- FRIAS, D.A., HENRY, A.A. & GONZALEZ, C.R. 1998. *Mepraia gajardoi*: a new species of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) from Chile and its comparison with *Mepraia spinolai*. — *Revista Chilena de Historia Natural*, **71**: 177-188.
- GALVAO, A.B. 1956. *Triatoma brasiliensis macromelanosoma* n.subsp. (Reduviidae, Hemiptera). — *Revista Brasileira de Malariologia e Doenças Tropicais*, **7**: 455-457.
- GALVAO, A.B. & PALMA, J.D. 1968. Uma nova espécie do género *Panstrongylus* Berg, 1879 (Reduviidae, Triatominae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **28**: 403-405.
- GALVAO, A.B., SILVA e SOUZA, H.A. da & LIMA, R.R. de 1965. *Triatoma williami* n. sp. (Hemiptera, Triatominae). — *Revista Brasileira de Malariologia e Doenças Tropicais*, **17**: 363-366.
- GALVAO, A.B., SILVA e SOUZA, H.A. da & LIMA, R.R. de. 1967. Espécies de Triatominae ocorrentes em Goiás e descrição de uma nova espécie. — *Revista Brasileira de Malariologia e Doenças Tropicais*, **19**: 397-412.
- GALVAO, C., PATTERSON, J.S., ROCHA, D.D., JURBERG, J., CARCAVALLO, R., RAJEN, K., AMBROSE, D.P. & MILES, M.A. 2002. A new species of Triatominae from Tamil Nadu, India. — *Journal of Medical Entomology*, **16** (1): 75-82.
- GAMBOA, C.J. 1962. Dispersión de *Rhodnius prolixus* en Venezuela. — *Boletín de la Dirección de Malariología y Saneamiento Ambiental*, **3**: 262-272.
- GAMES, D.E., SCHOFIELD, C.J. & STADDON, B.W. 1974. The secretion from Brindleys scent glands in Triatominae. — *Annals of the Entomological Society of America*, **67**: 820.
- GARCIA, A.G. & POWELS, J.R. 1998. Phylogeny of species of *Triatoma* (Hemiptera: Reduviidae) based on Mitochondrial DNA Sequences. — *J. Med. Entomol.*, **3**: 232-238.
- GARCIA, A.L., CARRASCO, H.J., SCHOFIELD, C.J., STOTHARD, J.R., FRAME, I.A., VALENTE, S.A.S. & MILES, M. 1998. Random amplification of polymorphic DNA as a tool for taxonomic studies of Triatomine bugs (Hemiptera: Reduviidae). — *J. Med Entomol.*, **35**(1): 38-45.
- GARCIA, B.A., SOARES BARATA, J.M. & BLANCO, A. 1995a. Enzyme Polymorphism Among *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) Colonies. — *Journal of Medical Entomology*, **32** (2): 126-133.
- GARCIA, B.A., CANALE, D.M. & BLANCO, A. 1995b. Genetic structure of four species of *Triatoma* (Hemiptera: Reduviidae) from Argentina. — *Journal of Medical Entomology*, **32** (2): 134-137.
- GARCIA ZAPATA, M.T., VIRGENS, D., SOARES, V.A., BOSWORTH, A. & MARSDEN, P.D. 1985. House invasion by secondary triatomine species in Mambai, Goiás-Brazil. — *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical*, **18**: 199-201.
- GAY, C. 1852. Historia física y política de Chile. — Paris, vol. 7, pp. 113-320.
- GHAURI, M.S.K. 1976. The Indian triatomine genus *Linshcosteus* (Reduviidae). — *Systematic Entomology*, **1**: 183-187.

- GMELIN, J.A.E. 1788. Entomologische Beytrage zu des ritter Linne zwolften ausgabe des Natursystems. — Weldsmanns Erben und Reich, Leipzig, 352 pp.
- GOMEZ-NUNEZ, J.C. 1965. Desarrollo de un nuevo método para evaluar la infestación intradomiciliaria por *Rhodnius prolixus*. — *Acta Científica Venezolana*, **16**: 26-31.
- GONZALEZ-GARCIA, J.M., ANTONIO, C., SUJA, J.A. & RUFAS, J.S. 1996. Meiosis in holocentric chromosomes: kinetic activity is randomly restricted to the chromatid ends of sex univalents in *Graphosoma italicum* (Heteroptera). — *Chromosome Res.*, **4**: 124-132.
- GORLA, D.E. & SCHOFIELD, C.J. 1985. Analysis of egg-mortality of *Triatoma infestans* in the Argentine chaco. — *Bulletin of the Society of Vector Ecologists*, **10**: 107-117.
- GORLA, D.E. & SCHOFIELD, C.J. 1989. Population dynamics of *Triatoma infestans* under natural climatic conditions in Argentina. — *Medical and Veterinary Entomology*, **3**: 179-194.
- GORLA, D.E., JURBERG, J., CATALA, S. & SCHOFIELD, C.J. 1993. Systematics of *Triatoma sordida*, *T. guasayana* and *T. patagonica* (Hemiptera, Reduviidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **88**: 379-85.
- GORLA, D.E., DUJARDIN, J.-P. & SCHOFIELD, C.J. 1997. Biosystematics of Old World Triatominae. — *Acta Tropica*, **63**: 127-140.
- GRACCO, M. & CATALA, S. 2000. Inter-specific and developmental differences on the array of antennal chemoreceptors in four species of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **95** (1): 67-73.
- GUERREIRO, C. & MACHADO, A. 1913. Da reação de Bordet e Gengou na moléstia de Carlos Chagas como elemento diagnóstico. — *Brasil Med.*, **27**: 225-226.
- HARRY, M. 1992. Variabilité génétique de populations vénézuéliennes de *Rhodnius spp.*, vectrices de *Trypanosoma cruzi*, parasite responsable de la maladie de Chagas. — Ph.D. Thesis, Université Paris V.
- HARRY, M. 1993. Isozymic data question the specific status of some blood-sucking bugs of the genus *Rhodnius*, vectors of Chagas disease. — *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, **87**: 492.
- HARRY, M. 1994. Morphometric variability in the Chagas disease vector *Rhodnius prolixus*. — *Jpn. J. Genet.*, **69**: 233-250.
- HARRY, M., MORENO, G. & GOYFFON, M. 1992a. Genetic variability in populations of *Rhodnius prolixus*, vector of Chagas disease in Venezuela. — *Evolución Biológica*, **6**: 175-194.
- HARRY, M., GALINDEZ, I. & CARIU, M.L. 1992b. Isozyme variability and differentiation between *Rhodnius prolixus*, *R. robustus*, and *R. pictipes*, vectors of Chagas disease in Venezuela. — *Med. Vet. Entomol.*, **6**: 37-43.
- HARRY, M., POYET, G., ROMANA, C.A. & SOLIGNAC 1998. Isolation and characterization of microsatellite markers in the bloodsucking bug *Rhodnius pallescens* (Heteroptera, Reduviidae). — *Molecular Ecology*, **7**.
- HENNIG, W. 1981. Insect Phylogeny (ed. and translated by AC Pont). — Wiley & Sons, New York.
- HERRER, A., LENT, H. & WYGODZINSKY, P. 1954. Contribución al conocimiento del género *Belminus* Stal, 1859 (Triatominae, Reduviidae, Hemiptera). — *Anales del Instituto de Medicina Regional*, Tucumán, **4**: 85-105.
- HERRICH-SCHAEFFER, G.H.W. 1848. *Die Wanzenartigen Insekten*. — C.H. Zehschen Buchhandlung, Nurnberg. vol. 8, 130 pp.
- HIRAI, H., SHONO, Y., ROJAS DE ARIAS, G.A. & TADA, I. 1991. Constitutive heterochromatin polymorphism of a *Triatoma infestans* strain, a main vector insect of Chagas' disease. — *Jpn. J. Sanit. Zool.*, **42**: 301-313.
- HSIAO, T.Y. 1965. A new species of *Triatoma* Laporte (Hemiptera, Reduviidae). — *Acta Zootaxonomia Sinica*, **2**: 197-200.

- HUBBY, J.L. & LEWONTIN, R.C. 1966. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*. — *Genetics*, **54**: 557-594.
- HUGHES-SCHRADER, S. & SCHRADER, F. 1961. The kinetochore of the Hemiptera. — *Chromosoma*, **12**: 327-350.
- JEANNEL, R. 1919. Insectes Hémiptères, iii. Henicocephalidae et Reduviidae. — *In*: Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique orientale (1911-1912), pp. 131-314.
- JOHN, B. 1990. Meiosis. — *In*: BARLOW, P.W., BRAY, D., BREEN, P.B. & SLACK, J.M.W. (eds.), Cambridge University Press, 396 pp.
- JOHNSON, C. & LEDIG, R. 1918. Tentative list of Hemiptera from Claremont-Laguna region. — *Journal of Entomology and Zoology*, **10**: 3-8.
- JORG, M.E. 1937. *Triatoma mazzae* nova species, de Triatomidae (Hemiptera-Heteroptera, Reduvidae) de Argentina. — *MEPRA Publicación*, **37**: 33-47.
- JURBERG, J. & GALVAO, C. 1997. *Hermanlenticia* n. gen. da tribo Triatomini, com um rol de espécies de Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **92**: 181-185.
- JURBERG, J., SILVA ROCHA, D. da, LOROSA, E.S., VINHAES, M. & LENT, H. 1998a. Uma nova espécie de *Triatoma* do estado do Rio Grande do Sul, Brasil (Hemiptera, Reduviidae). — *Entomologia y Vectores*, **5**: 295-310.
- JURBERG, J., GALVAO, C., LENT, H., MONTEIRO, F., LOPES, C.M., PANZERA, F. & PEREZ, R. 1998b. Revalidação de *Triatoma garciabesi* Carcavallo, Cichero, Martinez, Prosen & Ronderos, 1967 (Hemiptera-Reduviidae). — *Entomologia y Vectores*, **5**: 107-22.
- KIRKALDY, G.W. 1904. Bibliographical and nomenclatural notes on the Hemiptera. No.3. — *The Entomologist*, **37**: 279-283.
- KLINGENBERG, C.P. 1996. Multivariate allometry. — *In*: MARCUS, L.F., CORTI, M., LOY, A., NAYLOR, G.J.P. & SLICE, D. (Eds.), Advances in Morphometrics (Proceedings of the 1993 NATO-ASI), Plenum Publ. NATO-ASI, ser. A, *Life Sciences*, New York, pp. 23-49.
- KLUG, F. 1834. Reise um die Erde, in den Jahren 1830, 1831 und 1832 ausgeführt von F.J.F. Meyen. — Teil 1, C.W. Eichhoff, Berlin.
- KOSHY, T.K. 1979a. Chromosomes of Triatominae I. Haploid karyotypes of three species in the genus *Rhodnius* (Hemiptera-Reduviidae). — *Acta Cient. Venezolana*, **30**: 183-190.
- KOSHY, T.K. 1979b. Chromosomes of Triatominae II. Karyotypes studies of five species in the genus *Rhodnius* (Hemiptera-Reduviidae). — *Acta Cient. Venezolana*, **30**: 191-195.
- KOSHY, T.K. 1979c. Chromosomes of Triatominae III. Karyotypes studies of *Triatoma pallidipennis* (Hemiptera-Reduviidae). — *Acta Cient. Venezolana*, **30**: 196-198.
- LAPORTE, F.L. de 1832/3. Essai d'une classification systématique de l'ordre des Hémiptères (Hémiptères, Hétéroptères, Latr.). — *Magazine de Zoologie*, **1** (suppl.): 1-88.
- LARROUSSE, F. 1924. Triatomés d'Asie: description d'une nouvelle espèce *Triatoma bouvieri* n.sp. — *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, **2**: 62-70.
- LARROUSSE, F. 1926. Description de deux espèces nouvelles du genre *Triatoma*: *T. carrioni* n.sp. et *T. pintoii* n.sp. — *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, **4**: 136-139.
- LARROUSSE, F. 1927. Etude biologique et systématique du genre *Rhodnius* Stal (Hémiptères, Reduviidae). — *Annales de Parasitologie*, **5**: 63-88.
- LATREILLE, P.A. 1804. Histoire Naturelle générale et particulière des Crustacés et des Insectes. — F. Schoell, Paris, vol. 12, pp. 255-257.
- LATREILLE, P.A. 1811. Insectes de l'Amérique recueillis pendant le voyage de MM. de Humboldt et Bonpland. — *In*: HUMBOLDT, A. & BONPLAND, A., Voyage aux régions équinoxiales du nouveau continent. Vol. 1, pp. 197-397, Paris.
- LECONTE, J.L. 1855. Remarks on two species of American *Cimex*. — Proceedings of the Academy of Natural Science, Philadelphia, 7, p. 404.
- LEHANE, M.J. & SCHOFIELD, C.J. 1976. Preliminary report on flight by some triatomine bugs. — *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, **70**: 526.

- 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.
- LEITE, I.C. & BARBOSA, A. 1953. *Triatoma (Eutriatoma) matogrossensis* n. sp. — *Boletim do Instituto Oswaldo Cruz*, **2**: 1-3 (simultaneously published in: *Revista Brasileira de Malariologia e Doenças Tropicais*, **6**: 123-126).
- LEMESRE, J.L., AFCHAIN, D., OROZCO, O., LOYENS, M., BRENIERE, F.S. *et al.* 1986. Specific and sensitive immunological diagnosis of Chagas disease by competitive antibody enzyme immunoassay using a *Trypanosoma cruzi*-specific monoclonal antibody. — *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, **35**: 86-93.
- LENT, H. 1942. Estudos sobre os triatomídeos do Estado do Rio Grande do Sul, com descrição de uma espécie nova. — *Revista Brasileira da Biologia*, **2**: 219-231.
- LENT, H. 1943. Novo transmissor da doença de Chagas na cidade de Rio de Janeiro, D.F. Estudo dos gêneros *Belminus* Stal, 1859, *Bolboderia* Valdés, 1910 e descrição de *Parabelminus carioca* n.g., n.sp. (Hemiptera, Triatomidae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **38**: 497-516.
- LENT, H. 1950. Nova espécie de *Triatoma* Laporte, 1833 (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **10**: 437-440.
- LENT, H. 1951a. Segunda espécie do gênero *Bolboderia* Valdés, 1910 (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **11**: 153-156.
- LENT, H. 1951b. Triatominae das Regiões Oriental, Australiana, Etiópica e Paleártica, com descrição de uma nova espécie (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **11**: 425-429.
- LENT, H. 1951c. Novo *Triatoma* do Estado de Minas Gerais (Brasil) (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista Entomológica*, **22**: 349-352.
- LENT, H. 1953a. Um novo hemíptero hematófago da Venezuela (Reduviidae, Triatominae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **13**: 169-172.
- LENT, H. 1953b. Nova espécie de *Triatoma* da Região Oriental (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **13**: 315-319.
- LENT, H. 1954. Comentários sobre o gênero *Rhodnius* Stal com descrição de uma nova espécie do Brasil (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **14**: 237-247.
- LENT, H. 1997. Novos sinónimos de duas espécies de Triatominae da Venezuela (Hemiptera, Reduviidae). — *Entomologia y Vectores*, **4**: 67-70.
- LENT, H. & JURBERG, J. 1965. O gênero *Psammolestes* Bergroth, 1911, com um estudo sobre a genitália das espécies (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **25**: 349-376.
- LENT, H. & JURBERG, J. 1981. As espécies insulares de Cuba do gênero *Triatoma* Laporte (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **41**: 431-439.
- LENT, H., JURBERG, J. & GALVAO, C. 1993. *Rhodnius stali* n.sp., afim de *Rhodnius pictipes* Stal, 1872. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **88**: 605-614.
- LENT, H., JURBERG, J. & GALVAO, C. 1994a. Revalidação do gênero *Mepraia* Mazza, Gajardo & Jorg, 1940 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **89**: 347-352.
- LENT, H., JURBERG, J., GALVAO, C. & CARCAVALLO, R.U. 1994b. *Triatoma melanosoma*, novo status para *Triatoma infestans melanosoma* Martínez, Olmedo & Carcavallo, 1987 (Hemiptera: Reduviidae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **89**: 353-358.
- LENT, H., JURBERG, J. & CARCAVALLO, R.U. 1995a. *Belminus laportei* sp.n. da região Amazônica (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **90**: 33-39.
- LENT, H., JURBERG, J. & GALVAO, C. 1995b. Um sinónimo para *Triatoma melanosoma* Martínez, Olmedo & Carcavallo, 1987 (Hemiptera, Reduviidae). — *Entomologia y Vectores*, **2**: 81-82.

- LENT, H. & LEON, L.A. 1958. Um novo *Rhodnius* Stal do Ecuador (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **18**: 181-185.
- LENT, H. & MARTINS, A.V. 1940. Estudos sobre os Triatomídeos do Estado de Minas Gerais, com descrição de uma espécie nova. — *Revista de Entomologia*, Rio de Janeiro, **11**: 877-886.
- LENT, H. & WYGODZINSKY, P. 1945. Nova espécie do género *Aradomorpha* Champion, 1899 (Hemiptera, Reduvidae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **4**: 475-481.
- LENT, H. & WYGODZINSKY, P. 1979. Revision of the Triatominae (Hemiptera, Reduviidae), and their significance as vectors of Chagas disease. — *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **163**: 123-520.
- LESSA, E.P. & APPLEBAUM, G. 1993. Screening techniques for detecting allelic variation in DNA sequences. — *Molecular Ecology*, **2**: 11 pp.
- LEVIN, M.J., FRABCO DA SILVEIRA, J., FRASH, A.C.C., CAMARGO, M.E., LAFON, S., DEGRAVE, W.M. & RANGEL-ALDAO, R. 1991. Recombinant *Trypanosoma cruzi* antigens and Chagas disease diagnosis: analysis of a workshop. — *Fems. Microbiol. Immunol.*, **89**: 11-19.
- LOPEZ, G. & MORENO, J. 1995. Genetic variability and differentiation between populations of *Rhodnius prolixus* and *R. pallescens*, vectors of Chagas disease in Colombia. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **90** (3): 353-357.
- LUCENA, D.T. 1959. *Panstrongylus megistus leucofasciatus* n. ssp. do Nordeste do Brasil. — *Revista Brasileira de Medicina*, **16**: 470-473.
- LUQUETTI, A.O., MILES, M.A., RASSI, A., DE REZENDE, M.J., DE SOUSA, A.A., POVOA, M.M. & RODRIGUES, I. 1986. *Trypanosoma cruzi*: zymodemes associated with acute and chronic Chagas' disease in central Brazil. — *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, **80**: 462-470.
- LYMAN, D.F., MONTEIRO, F.A., ESCALANTE, A.A., CORDON-ROSALES, C., WESSON, D.M., DUJARDIN, J.-P. & BEARD, C.B. 1999. Mitochondrial DNA sequence variation among triatomine vectors of Chagas disease. — *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, **60** (3): 377-386.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1967. The Theory of Island Biogeography. — Princeton University Press, Princeton, USA, 203 pp.
- MACHADO, P.E., KOERICH, L.B., JOUKOSKI, D.D.B., CARVALHO-PINTO, C.J., GRISARD, E.C. & STEINDEL, M. 2002. Biology of *Triatoma klugi* Carcavallo, Jurberg, Lent & Galvao 2001 (Heteroptera: Reduviidae) under laboratory conditions: effects of distinct blood sources and susceptibility to *Trypanosoma cruzi* and *Trypanosoma rangeli*. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **97** (4): 583-587.
- MALDONADO, J. & FARR, T.H. 1962. On some Jamaican Triatominae and Emesinae. — *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **64**: 187-194.
- MANNA, G.K. 1950. Multiple sex chromosome mechanism in a reduviid bug *Conorhinus rubrofasciata* (De Geer). — *Proc. Zool. Soc. Bengal.*, **3**: 155-161.
- MANNA, G.K. 1951. A study of the chromosome during meiosis in forty-three species of Indian Heteropteran. — *Proc. Zool. Soc. Bengal.*, **4**: 1-116.
- MARCILLA, A., BARGUES, M.D., RAMSEY, J.M., MAGALLON-GASTELUM, E., SALAZAR-SCHETTINO, P.M., ABAD-FRANCH, F., DUJARDIN, J.-P., SCHOFIELD, C.J. & MAS-COMA, S. 2001. The ITS-2 of the nuclear rDNA as a molecular marker for populations, species, and phylogenetic relationships in Triatominae (Hemiptera: Reduviidae), vectors of Chagas disease. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **18** (1): 136-142.
- MARCILLA, A., BARGUES, M.D., ABAD-FRANCH, F., PANZERA, F., CARCAVALLO, R.U., NOIREAU, F., GALVAO, 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*, **1**: 225-235.
- MARGALEF, R. 1958. Mode of evolution of species in relation to their places in ecological succession. — XIII International Congress of Zoology, London. Section X, paper 17.

- MARTINEZ, A. 1984. Caracterización taxonómica de *Rhodnius dalessandroi* Carcavallo & Barreto, 1979 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Chagas*, **1**: 29-31.
- MARTINEZ, A. & CARCAVALLO, R.U. 1977. Un nuevo Triatominae neotropical (Hemiptera: Reduviidae). — *Folia Entomológica Mexicana*, **38**: 109-118.
- MARTINEZ, A., CARCAVALLO, R.U. & JURBERG, J. 1994. *Triatoma gomeznunezi*, a new species of Triatomini from Mexico (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Entomología y Vectores*, **1**: 15-19.
- MARTINEZ, A., CARCAVALLO, R.U. & PELAEZ, D. 1984. *Triatoma brailovskyi*, nueva especie Triatominae de México. — *Chagas*, **1**: 39-42.
- MARTINEZ, A., OLMEDO, R.A. & CARCAVALLO, R.U. 1987. Una nueva subespecie argentina de *Triatoma infestans*. — *Chagas*, **4**: 7-8.
- MATIAS, A., DE LA RIVA, J.X., TORREZ, M. & DUJARDIN, J.-P. 2001. *Rhodnius robustus* in Bolivia identified by its wings. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **96** (7): 947-950.
- MATTA, A. 1919. Um novo Reduvido do Amazonas, *Rhodnius brethesi* n.sp. — *Amazonas Médico*, **2**: 93-94.
- MAUDLIN, I. 1974. Giemsa banding of metaphase chromosomes in triatomine bugs. — *Nature*, **252**: 392-393.
- MAUDLIN, I. 1976. The inheritance of radiation induced semi-sterility in *Rhodnius prolixus*. — *Chromosoma*, **58**: 285-306.
- MAZZA, S. 1936. Infestación de *Triatoma* por *Schizotrypanum cruzi* y hallazgo de animales domésticos portadores del mismo en el sur de la República (Río Negro y provincia de Buenos Aires). Nueva especie de *Triatoma* determinada en Río Negro. — *MEPRA Publicación*, **26**: 1-19.
- MAZZA, S., GAJARDO TOBAR, R. & JORG, M.E. 1940. *Mepraia novum* genus de Triatomidae. *Mepraia spinolai* (Porter) 1933, nov. comb., redescrición del macho y descripción de la hembra. — *MEPRA Publicación*, **44**: 3-30.
- MAZZA, S. & JORG, M.E. 1944. *Triatoma bruchi*, nova species argentina de Triatominae (Hemiptera-Reduviidae). — *MEPRA Publicación*, **67**: 3-11.
- MAZZOTTI, L. 1940. Una nueva especie de *Triatoma* en México. — *Ciencia*, México, **1**: 22-23.
- MAZZOTTI, L. 1943. *Triatoma phyllosoma usingeri*, a new subspecies of *Triatoma* from Mexico. — *Pan-Pacific Entomologist*, **19**: 81-85.
- MAZZOTTI, L. & OSORIO, M.T. 1942. Cruzamientos experimentales entre varias especies de triatomas. — *Medicina*, México, **22**: 215-222.
- MELLO, M.L.S., FRANDI, M.A., GIORGIO, S., FERRAZ-FILHO, A.N., RODRIGUES, V.C.C., ROCHA-SILVA, E.O. & CORDEIRO, J.O. 1986. Number of chromosomes, Feulgen-DNA content, and nuclear phenotypes in domestic and wild specimens of *Panstrongylus megistus*. — *Ann. Trop. Med. & Parasit.*, **80**: 641-648.
- MELLO, M.L.S. & RECCO-PIMENTEL, S.M. 1987. Response to banding and Hoechst 33258 treatment in chromocentres of the malpighian tubule cells of *Triatoma infestans*. — *Cytobios*, **52**: 175-184.
- MEYEN, F.J.F. 1834. Reise um die Erde, in den Jahren 1830, 1831, und 1832, ausgeführt von F.J.F. Meyen. — C.W. Eichhoff, Berlin.
- MILES, M.A., ARIAS, J.R. & DE SOUZA, A.A. 1983. Chagas disease in the Amazon Basin: V. Periurban palms as habitats of *Rhodnius robustus* and *Rhodnius pictipes*? Triatomine vectors of Chagas disease. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **78**: 391-398.
- MILES, M.A., ARIAS, J.R., VALENTE, S.A.S., NAIFF, R.D., DE SOUZA, A.A., POVOA, M.M., LIMA, J.A.N. & CEDILLOS, R.A. 1983. Vertebrate hosts and vectors of *Trypanosoma rangeli* in the amazon basin of Brazil. — *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, **32** (6): 1251-1259.
- MILES, M.A. & CIBULSKIS, R.E. 1986. The Heterogeneity of *Trypanosoma cruzi*. — *Parasitology Today*, **2** (4).

- MILES, M.A., SOUZA, A., POVOA, M., SHAW, J.J., LAINSON, R. & TOYE, P.J. 1978. Isozymic heterogeneity of *Trypanosoma cruzi* in the first autochthonous patients with Chagas' disease in Amazonian Brazil. — *Nature*, **272**: 819-821.
- MILLER, N.C.E. 1941. New genera and species of Malaysian Reduviidae, supplementary records. — *Journal of the Federated Malay States Museums*, **18**: 774-804.
- MILLER, N.C.E. 1958. On the Reduviidae of New Guinea and adjacent islands (Hemiptera-Heteroptera). Part 1. — *Results of the Archbold Expeditions, Nova Guinea*, **9**: 33-143.
- MONTEIRO, F.A., COSTA, J. & SOLÉ-CAVA, A.M. 1998. Genetic confirmation of the specific status of *Triatoma petrochii* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). — *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, **92** (8): 897-900.
- MONTEIRO, F., PEREZ, R., PANZERA, F., DUJARDIN, J.-P., GALVAO, C., ROCHA, D., NOIREAU, F., SCHOFIELD, C.J. & BEARD, C.B. 1999. Mitochondrial DNA variation of *T. infestans* populations and its implication on the specific status of *T. melanosoma*. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **94**: 229-238.
- 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.
- NEI, M. 1987. Molecular evolutionary genetics. — Columbia University Press, New York Guildford, Surrey, 512 pp.
- NEIVA, A. 1911a. Zwei neue Afrikanische Arten des Genus *Triatoma* (oder *Conorhinus*). — *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **13**: 239-240.
- NEIVA, A. 1911b. Contribuição para o estudo dos hematófagos brasileiros e descrição de uma nova espécie de *Triatoma*. — *Brasil-Médico*, **25**: 461-462.
- NEIVA, A. 1911c. Notas de entomologia médica. Três novas espécies de reduvidas norte-americanas. — *Brasil-Médico*, **25**: 441.
- NEIVA, A. 1911d. Notas de entomologia médica. Duas novas espécies norte-americanas de hemípteros hematófagos. — *Brasil-Médico*, **25**: 421-422.
- NEIVA, A. 1912. Notas de entomologia médica e descrição de duas novas espécies de *Triatomas* norte-americanas. — *Brasil-Médico*, **26**: 21-22.
- NEIVA, A. 1913. Algunos datos sobre hemípteros hematófagos de la América del Sur, con la descripción de una nueva especie. — *Anales del Museo Nacional de Historia Natural*, Buenos Aires, **24**: 195-198.
- NEIVA, A. 1914. *Revisão do género Triatoma* Lap. — Thesis, Faculdade de Medicina, Rio de Janeiro, 80 pp.
- NEIVA, A. & LENT, H. 1940. Sobre um novo triatomídeo chileno: *Triatomaptera porteri*. Nota prévia. — *Brasil-Médico*, **54**: 265-267.
- NEIVA, A. & LENT, H. 1941. Sinopse dos Triatomídeos. — *Revista de Entomologia*, Rio de Janeiro, **12**: 61-92.
- NEIVA, A. & PINTO, C. 1922. De um novo hemíptero hematófago brasileiro (*Triatoma fluminensis* nov.sp.). — *Brasil-Médico*, **36**: 402-403.
- NEIVA, A. & PINTO, C. 1923a. Estado actual dos conhecimentos sobre o género *Rhodnius* Stal, com a descrição de uma nova espécie. — *Brasil-Médico*, **37**: 20-24.
- NEIVA, A. & PINTO, C. 1923b. Dos hemípteros hematófagos do Norte do Brasil, com a descrição de duas novas especies. — *Brasil-Médico*, **37**: 73-76.
- NEIVA, A. & PINTO, C. 1923c. Dos reduvídeos hematófagos encontrados no Distrito Federal e Estado do Rio de Janeiro, com a descrição de uma espécie nova. — *Brasil-Médico*, **37**: 45-47.
- NEIVA, A. & PINTO, C. 1923d. Representantes dos géneros *Triatoma* Lap. e *Rhodnius* Stal, encontrados no Brasil Central e Sul; observações biológicas e descrição de uma nova espécie. — *Brasil-Médico*, **37**: 84-86.

- NEIVA, A., PINTO, C. & LENT, H. 1939. Notas sobre triatomídeos do Rio Grande do sul e descrição de uma nova espécie. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **34**: 607-610.
- NICOLINI, P., DELGADO, V., CESTAU, R., PEREZ, R. & PANZERA, F. 1996. Cytotaxonomy of five species of Triatominae. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **91**: 124.
- NOE, J. & SILVA, R. 1949. Una nueva variedad de *Triatoma infestans* Klug, 1834. — *Boletín de Informaciones Parasitológicas Chilenas*, **4**: 4-5.
- NOIREAU, F., BOSSENO, M.F., VARGAS, F. & BRENIERE, S.F. 1994. Apparent trend to domesticity observed in *Panstrongylus rufotuberculatus* Champion, 1899 (Hemiptera: Reduviidae) in Bolivia. — *Research and Reviews in Parasitology*, **54**: 263-264.
- NOIREAU, F., FLORES, R., GUTIERREZ, T. & DUJARDIN, J.-P. 1997a. Detection of sylvatic dark morphs of *Triatoma infestans* in the Bolivian Chaco. — *Mem. Osw. Cruz*, **92**: 583-584.
- NOIREAU, F., BRENIERE, F., ORDONEZ, J., CARDOZO, L., MOROCHI, W., GUTIERREZ, T., BOSSENO, M.F., GARCIA, S., VARGAS, F., YAKSIC, N., DUJARDIN, J.-P., PEREDO, C. & WISNIVESKY-COLLI, C. 1997b. Low probability of transmission of *Trypanosoma cruzi* to humans by domiciliary *Triatoma sordida* in Bolivia. — *Transactions of The Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, **91**: 653-656.
- NOIREAU, F., GUTIERREZ, T., ZEGARRA, M., FLORES, R., BRENIERE, F. & DUJARDIN, J.-P. 1998. Cryptic speciation in *Triatoma sordida* (Hemiptera: Reduviidae) from the Bolivian Chaco. — *Tropical Medicine and International Health*, **3**: 364-372.
- NOIREAU, F., ZEGARRA, M., ORDONEZ, J., GUTIERREZ, T. & DUJARDIN, J.-P. 1999. Genetic structure of *Triatoma sordida* (Hemiptera: Reduviidae) domestic populations from Bolivia: application on control interventions. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **94** (3): 347-351.
- NOIREAU, F., BASTRENTA, B., CATALÁ, S., DUJARDIN, J.-P., PANZERA, F., TORRES, M., PÉREZ, R., GALVAO, C. & JURBERG, J. 2000. Sylvatic population of *Triatoma infestans* from the Bolivian Chaco: from field collection to characterization. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **95**: 119-122.
- NOKKALA, S. 1985. Restriction of kinetic activity of holokinetic chromosomes in meiotic cells and its structural basis. — *Heredity*, **102**: 85-88.
- NOKKALA, S. & NOKKALA, C. 1997. The absence of chiasma terminalization and inverted meiosis in males and females of *Myrmus miriformis* Fn. (Coridizae, Heteroptera). — *Heredity*, **78**: 561-566.
- ORTIZ, I. 1971. Sobre algunos arreglos taxonómicos en el orden de los Hemiptera (Insecta) con referencia especial a la identificación de la familia Triatomidae Pinto, 1931. Revisión del género *Panstrongylus* Berg, 1875 y descripción de una nueva especie (*Panstrongylus parageniculatus* n.sp.). — *Revista del Instituto de Higiene*, Caracas, **4**: 49-87.
- OSUNA, E. & AYALA, J.M. 1993. *Belminus pittieri*, nueva especie de Bolboderini (Triatominae: Reduviidae: Heteroptera). — *Boletín Entomología Venezolano*, **8**: 147-150.
- OTERO, M.A., CARCAVALLO, R.U. & TONN, R. 1976. Notas sobre la biología, ecología y distribución geográfica de *Rhodnius pictipes* Stal, 1872 (Hemiptera, Reduviidae). — *Boletín de la Dirección de Malariología y Saneamiento Ambiental*, **16**: 163-168.
- PANZERA, F., PEREIRA, J., PEREIRA, A., ALVAREZ, F., DUTOUR, R., PEREZ, R., SALVATELLA, R. & SCVORTZOFF, E. 1988. Genetic polymorphism in triatomine species from Uruguay. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* (Suppl.), **83**: 191.
- PANZERA, F., ALVAREZ, F., SANCHEZ-RUFAS, J., PEREZ, R., SUJA, J.A., SCVORTZOFF, E., DUJARDIN, J.-P., ESTRAMIL, E. & SALVATELLA, R. 1992. C-heterochromatin polymorphism in holocentric chromosomes of *Triatoma infestans* (Hemiptera-Reduviidae). — *Genome*, **35**: 1068-1074.

- PANZERA, F., HORNOS, S., CESTAU, R., PANZERA, Y. & PEREZ, R. 1994. Comparative analysis of four Mexican species of triatomines (Hemiptera-Reduviidae). — Abstract XI Congr. Latin. Genética, México, p. 330.
- PANZERA, F., PEREZ, R., PANZERA, Y., ALVAREZ, F., SCVORTZOFF, E. & SALVATELLA, R. 1995. Karyotype evolution in holocentric chromosomes of three related species of triatomines (Hemiptera-Reduviidae). — *Chromosome Res.*, **3**: 143-150.
- PANZERA, F., PEREZ, R., HORNOS, S., CESTAU, R., PANZERA, Y., DELGADO, V. & NICOLINI, P. 1996. Chromosome Numbers in the Triatominae (Hemiptera-Reduviidae): a Review. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **91**: 515-518.
- PANZERA, F., HORNOS, S., PEREIRA, J., CESTAU, R., CANALE, D., DIOTAIUTI, L., DUJARDIN, J.-P. & PEREZ, R. 1997. Genetic variability and geographic differentiation among three species of triatomine bugs (Hemiptera-Reduviidae). — *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, **6**: 732-739.
- PANZERA, F., SCVORTZOFF, E., PEREZ, R., PANZERA, Y., HORNOS, S., CESTAU, R., NICOLINI, P., DELGADO, V., ALVAREZ, F., MAZZELLA, M., COSSIO, G., MARTINEZ, M. & SALVATELLA, R. 1998. «Citogenetics of Triatominae». Capítulo 15 del libro: Atlas of Chagas' Disease Vectors in the Americas. — In: CARCAVALLO, R. U., GALINDEZ GIRON, I., JURBERG, J. & LENT, H. (Eds.), FIOCRUZ, Rio de Janeiro, Brazil.
- PANZERA, F., PEREZ, R., NICOLINI, P., HORNOS, S., COSTA, J., BORGES, E., DIOTAIUTI, L. & SCHOFIELD, C.J. 2000. Chromosome homogeneity in populations of *Triatoma brasiliensis* Neiva 1911 (Hemiptera-Reduviidae-Triatominae). — *Cadernos de Saúde Pública São Paulo*, **16** (2): 83-88.
- PANZERA, F., O'CONNOR, J.E., PÉREZ, R., BARGUES, M.D. & MAS-COMA, S. 2001. Genome size variation in Chagas Disease Vectors (Hemiptera, Reduviidae) measured by flow cytometry. — Abstract VII, Congreso Sociedad Ibérica Citometría, Coimbra, Portugal, p. 230.
- PATTON, W.S. & CRAGG, F.W. 1913. A Textbook of Medical Entomology. — Christian Literature Society, London, 764 pp.
- PAYNE, F. 1909. Some new types of chromosome distribution and their relation to sex. — *Biol. Bull.*, **16**: 119-166.
- PELLEGRINO, J. 1950. Novos dados sobre a distribuição de triatomídeos e sua infecção pelo *Schizotrypanum cruzi* no Estado de Minas Gerais (Brasil). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **48**: 639-667.
- PENALVA DA SILVA, F. & SCHREIBER, G. 1969. Morphology of spermatogenic tubes as taxonomic character in Triatominae (Reduviidae, Hemiptera). — *Rev. Bras. Biol.*, **29**: 97-102.
- PEREIRA, J., DUJARDIN, J.-P., SALVATELLA, R. & TIBAYRENC, M. 1996. Enzymatic variability and phylogenetic relatedness among *Triatoma infestans*, *T. platensis*, *T. delpontei* and *T. rubrovaria*. — *Heredity*, **77**: 47-54.
- PEREZ, R. 1996. Análisis cariológico de especies del género *Triatoma* (Hemiptera-Reduviidae), con énfasis en *Triatoma infestans*, principal vector de la Enfermedad de Chagas en el Uruguay. — Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Univ. de Uruguay, 130 pp.
- PEREZ, R. 1998. Análisis de la orientación y segregación meiótica en los cromosomas holocéntricos de los triatomíneos (Hemiptera-Reduviidae). — Tesis de Doctorado PEDECIBA, Facultad de Ciencias, Univ. de Uruguay, 123 pp.
- PEREZ, R., PANZERA, Y., SCAFIEZZO, S., MAZZELLA, M.C., PANZERA, F., DUJARDIN, J.-P. & SCVORTZOFF, E. 1992. Cytogenetics as a tool for triatomine species distinction (Hemiptera-Reduviidae). — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **87**: 353-361.
- PEREZ, R., PANZERA, F., PAGE, J., SUJA, J. & RUFAS, J. 1997. Meiotic behaviour of holocentric chromosomes: orientation and segregation of autosomes in *Triatoma infestans* (Hemiptera). — *Chromosome Res.*, **5**: 47-56.

- PEREZ, R., RUFAS, J., SUJA, J., PAJE, J. & PANZERA, F. 2000. Meiosis in holocentric chromosomes: orientation and segregation of autosomes and sex chromosomes in *Triatoma infestans* (Hemiptera). — *Chromosome Research*, **8** (1): 17-25.
- PEREZ, R., HERNANDEZ, M., CARACCIO, M., ROSE, V., VALENTE, A., VALENTE, V., MORENO, J., ANGULO, V., SANDOVAL, M., ROLDAN, J., VARGAS, F. & PANZERA, F. 2002. Chromosomal Evolution Trends of the genus *Panstrongylus* (Hemiptera, Reduviidae), vectors of Chagas Disease. — *Infection, Genetics and Evolution* (in press).
- PETERSON, A.T., SANCHEZ-CORDERO, V., BEARD, C.B. & RAMSEY, J.M. 2002. Ecologic Niche Modeling and Potential Reservoirs for Chagas Disease, Mexico. — *Emerging Infectious Diseases*, **8** (7): 662-667.
- PHILIPPI, R.A. 1860. Viaje al Desierto de Atacama. — Librería Anton, Sajonia, 236 pp.
- PIANKA, E.R. 1970. On r- and K-selection. — *American Naturalist*, **106**: 592-597.
- PIANKA, E.R. 1972. r and K selection or b and d selection? — *American Naturalist*, **106**: 581-588.
- PICADO, C. 1913. Les broméliacées épiphytes considérées comme milieu biologique. — *Bulletin Scientifique France-Belgique*, série 7, **47**: 215-360.
- PIESMAN, J., SHERLOCK, I.A. & CHRISTENSEN, H.A. 1983. Host availability limits population density of *Panstrongylus megistus*. — *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, **32**: 1445-1450.
- PIMPINELLI, S. & GODAY, C. 1989. Unusual kinetochores and chromatin diminution in *Parascaris*. — *Tig*, **5**: 310-315.
- PINTO, C. 1925a. Ensaio monográfico dos Reduvidos hematófagos ou «barbeiros». — Tesis, Faculdade de Medicina, Rio de Janeiro, 118 pp.
- PINTO, C. 1925b. Uma nova espécie de «barbeiro» da Argentina, *Triatoma larroussei*. — *Ciência Médica*, **3**: 454-456.
- PINTO, C. 1926a. Triatomídeos da Venezuela, com a descrição de uma nova espécie do género *Eutriatoma*. — *Anais da Faculdade de Medicina de São Paulo*, **1**: 85-87.
- PINTO, C. 1926b. *Eutriatoma tibiamaculata*, novo género e nova espécie, forma intermediária entre *Rhodnius* e *Triatoma*. — *Ciência Médica*, Rio de Janeiro, **3**: 133-136.
- PINTO, C. 1931. Valor do rostro e antenas na caracterização dos géneros de Triatomídeos. Hemíptera, Reduvidae. — *Boletim Biológico de São Paulo*, **19**: 45-136.
- PINTO, C. 1932. *Rhodnius dunni*, n.sp. do Panamá. — *Revista de Medicina Cirúrgica do Brasil*, **40**: 324.
- PINTO, C. & BARRETO, J.B. 1925. Uma nova espécie de «barbeiro» do Brasil (*Triatoma petrochii* n.sp.). — *Ciência Médica*, **3**: 769.
- PINTO, C. & LENT, H. 1946. Novo hemíptero hematófago do género *Panstrongylus* Berg. 1879. — *Revista Brasileira da Biologia*, **6**: 459-465.
- PIRES, H.H.R., SILVA, J.A., TOLEDO, V., PEREIRA, A.S., DIOTAIUTI, L. & SIQUEIRA, A.M. 1994. Comparative studies of distinct Populations of *Triatoma infestans*. 3- Isoenzyme electrophoresis. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **89** (Suppl. I): 201.
- PORTER, C.E. 1934. Una *Triatoma* nueva chilena. — *Revista Chilena de Historia Natural*, **37**: 192-193.
- PROSEN, A.F. & MARTINEZ, A. 1952. Un nuevo género y especie de Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). — *MEPRA Publicación*, **23**, 5-12.
- RABINOVICH, J.E. 1972. Vital statistics of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) under laboratory conditions. I. *Triatoma infestans* Klug. — *Journal of Medical Entomology*, **9**: 351-370.
- RABINOVICH, J.E. 1974. Demographic strategies in animal populations: a regression analysis. — In: GOLLO, F.B. & MEDINA, E. (eds.), *Tropical Ecological Systems*, Springer Verlag, New York, pp. 19-40.

- RASSI, A. & LUQUETTI, A.O. 1992. Therapy of Chagas disease. — *In*: WENDEL, S., BRENER, Z., CAMARGO, M.E. & RASSI, A. (eds.), Chagas disease (American Trypanosomiasis): its impact on transfusion and clinical medicine, ISBT Brazil'92, São Paulo, Brazil, pp. 237-247.
- REBLAGLIATI, P., PAPESHI, A.G., MOLA, L.M., PIETROKOVSKY, S., GAJATE, BOTTAZZI, V. & WISNIVESKY-COLLI, C. 1998. Comparative meiotic studies in *Triatoma sordida* (Stal) and *T. guasayana* Wygodzinsky & Abalos (Reduviidae, Heteroptera). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **93**: 309-315.
- RIBEIRO, A.J. 1982. Polymorphism of an alpha-esterase of *Rhodnius prolixus* hemolymph (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Revista Brasileira de Parasitologia*, **42**: 653-654.
- RICHARDSON, B.J., BAVERSTOCK, P.R. & ADAMS, S.M. 1986. Allozyme electrophoresis: a Handbook for Animal Systematics and Population Studies. — Academic Press Australia, Orlando, Florida 32887, 409 pp.
- ROMANA, C. 1935. Acerca de un síntoma inicial de valor para el diagnóstico de forma aguda de la enfermedad de Chagas. La conjuntivitis esquizotripanósica unilateral (hipótesis sobre puerta de entrada conjuntival de la enfermedad). — *Publ. MEPPRA*, **22**: 16-28.
- ROMANA, C. & ABALOS, J. 1947. *Triatoma delponteii* n.sp. (Hemiptera, Reduviidae). — *Anales del Instituto de Medicina Regional*, Tucumán, **2**: 79-93.
- ROMANA, C. & ABALOS, J.W. 1948. Acción del «Gammexane» sobre los triatomídeos. «Control» domiciliario. — *Anales del Instituto de Medicina Regional*, Tucumán, **2**: 95-106.
- RUFAS, J.S. & GIMENEZ-MARTIN, G. 1986. Ultrastructure of the kinetochore in *Graphosoma italicum* (Hemiptera-Heteroptera). — *Protoplasma*, **132**: 142-148.
- RYCKMAN, R.E. 1962. Biosystematics and hosts of the *Triatoma protracta* complex in North America (Hemiptera: Reduviidae) (Rodentia: Cricetidae). — *University of California Publications in Entomology*, **27**: 93-240.
- RYCKMAN, R.E. 1967. Six new populations of Triatominae from Western North America (Hemiptera: Reduviidae). — *Bulletin of the Pan-American Research Institute*, **1**: 1-3.
- RYCKMAN, R.E. 1986. The Vertebrate host of the Triatominae of the North and Central America and the West Indies (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). — *Bull. Soc. Vector Ecologists*, **11**: 221-241.
- RYCKMAN, R.E. & ARCHBOLD, E.F. 1981. The Triatominae and Triatominae-borne trypanosomes of Asia, Africa, Australia and the East Indies. — *Bull. Soc. Vector Ecologists*, **6**: 143-166.
- RYCKMAN, R.E. & RYCKMAN, J.V. 1967. Epizootiology of *Trypanosoma cruzi* in south-western North America. Part XII: Does Gause's rule apply to the ectoparasitic Triatominae? (Hemiptera: Reduviidae) (Kinetoplastida: Trypanosomidae) (Rodentia: Cricetidae). — *Journal of Medical Entomology*, **4**: 379-386.
- SALVATELLA, R., CASINI, C., PANZERA, F., PEREIRA, J., MAZZELLA, M.C., PEREIRA, A., BASMADJIAN, Y., MARTINEZ, M. & SCVORTZOFF, E. 1992. Description of a new chromatomorph of *Triatoma infestans* (Klug) and its genetic characteristics. — *Parasitología al día*, **16**: 35-39.
- SCHMUNIS, G.A. 1999. Iniciativa del Cono. — *In*: SCHOFIELD, C.J. & PONCE, C. (Eds.), Proceedings 2nd International Workshop on Population Genetics and Control of Triatominae (Tegucigalpa, Honduras), INDRE, Ciudad de México, pp. 26-31.
- SCHOFIELD, C.J. 1978. A comparison of sampling techniques for domestic populations of Triatominae. — *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, **72**: 449-455.
- SCHOFIELD, C.J. 1979. Demonstration of isobutyric acid in some triatomine bugs. — *Acta Tropica*, **36**: 103-105.

- SCHOFIELD, C.J. 1980a. Density regulation of domestic populations of *Triatoma infestans* in Brazil. — *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, **74**: 761-769.
- SCHOFIELD, C.J. 1980b. Nutritional status of domestic populations of *Triatoma infestans*. — *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, **74**: 770-778.
- SCHOFIELD, C.J. 1982. The role of blood intake in density regulation of populations of *Triatoma infestans* (Klug) (Hemiptera: Reduviidae). — *Bulletin of Entomological Research*, **72**: 617-629.
- SCHOFIELD, C.J. 1988. Biosystematics of the Triatominae. En: Biosystematic of Haematophagous Insects. — In: SERVICE, M.W. (ed.), *Systematics Assoc.*, Special Vol., **37**: 284-312, Clarendon Press, Oxford.
- SCHOFIELD, C.J. 1991. Vector population responses to control interventions. — *Ann. Soc. belge Med. Trop.*, **71** (suppl. 1): 201-217.
- SCHOFIELD, C.J. 1994. Triatominae. Biología y Control. — Eurocommunica, 80 pp.
- SCHOFIELD, C.J. & DIAS, J.C.P. 1998. The Southern Cone Initiative against Chagas disease. — *Advances in Parasitology*, **42**: 1-27.
- SCHOFIELD, C.J., DIOTAIUTI, L. & DUJARDIN, J.-P. 1999. The process of domestication in Triatominae. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **94**: 375-378.
- SCHOFIELD, C.J. & DOLLING, W.R. 1993. Bedbugs and kissing-bugs (bloodsucking Hemiptera). — In: LANE, R.P. & CROSSKEY, R.W. (eds.), *Medical Insects and Arachnids*, Chapman & Hall, London, UK, pp. 483-516.
- SCHOFIELD, C.J. & DUJARDIN, J.-P. 1997. Chagas disease vector control in Central America. — *Parasitology Today*, **13**: 141-144.
- SCHOFIELD, C.J. & KILGOUR, V. 1978. Isoenzyme characterization of triatomine bug flight muscle. — *Revista do Instituto da medicina Tropical*, São Paulo, **20**: 254-255.
- SCHOFIELD, C.J. & UPTON, C.P. 1978. Brindleys scent glands and the metasternal scent glands of *Panstrongylus megistus* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Revista Brasileira da Biologia*, **38**: 665-678.
- SCHOFIELD, C.J., WILLIAMS, N.G. & MARSHALL, C. 1986. Density-dependent perception of triatominae bug bites. — *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, **80** (3): 351-358.
- SCHOFIELD, C.J., APT, W., SAGUA, H., PANZERA, F. & DUJARDIN, J.-P. 1998. Alary polymorphism in *Triatoma spinolai* and its possible relationship with demographic strategy. — *Med. & Vet. Entomol.*, **12**: 30-38.
- SCHOUDETEN, H. 1907. Note sur quelques hémiptères de l'île Maurice. — *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, **51**: 285-288.
- SCHOUDETEN, H. 1933. Résultats scientifiques du voyage de LL. AA. RR. le Prince et la Princesse de Belgique. Hemiptera-Heteroptera. — *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, **4**: 43-70.
- SCHRADER, F. 1935. Notes on mitotic behaviour of long chromosomes. — *Cytologia*, **6**: 422.
- SCHRADER, F. 1947. The role of the kinetochore in the chromosomal evolution of the Heteroptera and Homoptera. — *Evolution*, **1**: 134-42.
- SCHREIBER, G. & PELLEGRINO, J. 1950. Eteropicnosi di autosomi come possibile meccanismo di speciazione (Ricerche citologiche su alcuni Emittteri neotropici). — *Sci. Genet.*, **3**: 215-226.
- SCHREIBER, G. & PELLEGRINO, J. 1951. Análise citológica e cariométrica da ação da colchicina sobre a espermatogenese dos hemípteros. — *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **49**: 513-542.
- SCHREIBER, G., CARVALHO, H.C. & ESPINOLA, H.N. 1967. Genetics of *Triatoma* and other vector species. — In: WRIGHT, J.W. & PAL, R. (eds.), *Genetics of Insect Vectors of Disease*, Elsevier, Amsterdam, Chapter 14, pp. 441-456.
- SCHREIBER, G., BOGLIOLO, A.R. & COELHO DE PINHO, A. 1972. Cytogenetics of Triatominae: Caryotype, DNA content, nuclear size and heteropyknosis of autosomes. — *Rev. Brasil. Biol.*, **32** (2): 255-263.

- SCHREIBER, G., COELHO DE PINHO, A., PARENTONI, R., DE ABREU SALGADO, A. & LEITE DE GODOY, Jr. T. 1974a. Cytogenetics of Triatominae: II. Spermatogenesis in hybrid between *Triatoma infestans* and *Triatoma pseudomaculata* (Hemiptera-Reduviidae). — *Rev. Brasil. Genética*, **34**: 1-10.
- SCHREIBER, G., ALENCAR, L.G., BOGLIOLO, A.R., CARVALHO, C.H., CAVENAGHI, C.M.T., ESPINOLA, N.H., GODOY, T.L., PARENTONI, M.R., PELLEGRINO, J., PINHO, C.A., REZENDE, E.S., SALGADO, A.A. & SILVA, P.F. 1974b. Vinte e cinco anos de citogenética dos Triatominae. — *Rev. Soc. Bras. Med. Trop.*, **8** (2): 123-127.
- SERRA, O.P., SERRA, R.G. & ATZINGEN, N.C.B. von 1980. Nova espécie do género *Rhodnius* da Amazonia, Estado do Pará, Brasil. — *Anais do V Congresso Brasileiro de Parasitologia*, Rio de Janeiro, p. 120.
- SERRA, R.G., ATZINGEN, N.C.B. & SERRA, O.P. 1987. Nueva especie del género *Alberprosenia* Martínez & Carcavallo, 1977, del Estado de Pará, Brasil. — *Chagas*, **4**: 3.
- SERRES, E. & ROUX, M. 1986. Pratique de la classification automatique. L'exemple des *Leishmania*. — IMEEE, Montpellier, pp. 27-40.
- SHCHERBAKOV, D.E. 1988. Origin and evolution of Auchenorrhyncha (Homoptera) based upon fossil evidence. Abstract and authors index. P8. — Proceedings of the Twenty-Eighth International Congress of Entomology 1988, Vancouver, BC, Canada.
- SHERLOCK, I.A. & SERAFIM, E.M. 1967. *Triatoma lenti* sp.n., *Triatoma pessoai* sp.n. e *Triatoma bahiensis* sp.n. do estado da Bahia, Brasil (Hemiptera, Reduviidae). — *Gazeta Médica da Bahia*, **67**: 75-92.
- SHERLOCK, I.A. & GUITTON, N. 1982. Fauna Triatomina do Estado da Bahia, Brasil, *Microtriatoma pratai* sp.nov. (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **77**: 131-137.
- SHERLOCK, I.A., GUITTON, N. & MILES, M. 1977. *Rhodnius paraensis* espécie nova do Estado do Pará, Brasil (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). — *Acta Amazônica*, **7**: 71-74.
- SIGNORET, A.V. 1860. Faune des Hémiptères de Madagascar, 2^e partie: Hétéroptères. — *Annales de la Société Entomologique de France*, **8**: 917-972.
- SILVEIRA, A.C., DIOTAIUTI, L., NEIVA, E., MATOS, C.A.S. & ELIAS, M. 1983. Domiciliação de *Rhodnius neglectus* Lent, 1954, no estado de Goiás, Brasil. — X Reunião Anual de Pesquisa Básica em Doença de Chagas, Caxambu MG, pp. 5-8.
- SOARES, R.P.P., SANTOS, A.R.G., BARBOSA, S.E., DUJARDIN, J.-P., SCHOFIELD, C.J., SIQUEIRA, A.M. & DIOTAIUTI, L. 1999. Characterization of *Rhodnius neglectus* from Two Regions of Brazil Using Isoenzymes, Genitalia Morphology and Morphometry. — *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, **94**(2): 161-166.
- SOARES, R.P.P., BARBOSA, S.E., BORGES, E.C., MELO JUNIOR, T.A., ROMANHA, A.J., DUJARDIN, J.-P., SCHOFIELD, C.J. & DIOTAIUTI, L. 2001. Genetic studies of *Psammolestes tertius* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) using male genitalia morphology, morphometry, isoenzymes, and random amplified polymorphic DNA. — *Biochemical Genetics*, **39** (1-2): 1-13.
- SOLANO, P., DUJARDIN, J.-P., SCHOFIELD, C., ROMANA, C. & TIBAYRENC, M. 1996. Isoenzymes as a tool for *Rhodnius species* identification. — *Research & Reviews in Parasitology*, **56** (1): 41-47.
- SOLARI, A.J. 1979. Autosomal synaptonemal complexes and sex chromosomes without axes in *Triatoma infestans* (Reduviidae, Hemiptera). — *Chromosoma*, **72**: 225-240.
- SOLARI, A.J. & AGOPIAN, S. 1987. Recombination nodules, synaptonemal complexes and heterochromatin in the hemipteran *Triatoma infestans*. — *Micros. Electr. Biol. Cel.*, **11**: 179-189.
- SORENSEN, J.T. 1992. The use of discriminant function analysis for estimation of phylogeny: partitioning, perspective and problems. — In: FOOTITT, R.G. & SORENSEN, J.T. (eds.), *Ordination in the study of morphology, evolution and systematics of insects: applications and quantitative genetic rationales*, Elsevier, New York, pp. 65-93.

- 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.
- SPINOLA, M. 1852. Hemipteros. — *Historia Física y Política de Chile*, **7**: 113-320.
- STAL, C. 1854. Nya Hemiptera. Ofversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens — *Forhandlingar*, **12**: 181-192.
- STAL, C. 1859. Monographie der Gattung *Conorhinus* und Verwandten. — *Berliner Entomologische Zeitschrift*, **3**: 99-117.
- STAL, C. 1868. Hemiptera Fabriciana. Pars 1. Heteroptera. — *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, **7**: 1-148.
- STAL, C. 1872. Enumeratio Hemipterorum. Pars 2. — *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, **10**: 1-159.
- STEINER, W.W.M. & JOSLYN, D.J. 1979. Electrophoretic techniques for the genetic study of mosquitoes. — *Mosq. News*, **39**: 35-54.
- STOTHARD, J.R., YAMAMOTO, Y., CHERCHI, A., GARCIA, A.L., VALENTE, S.A.S., SCHOFIELD, C.J. & MILES, M.A. 1998. A preliminary survey of mitochondrial sequence variation in Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) using polymerase chain reaction-based single strand conformational polymorphism (SSCP) analysis and direct sequencing. — *Bulletin of Entomological Research*, **88**: 553-560.
- STROUT, R.G. 1962. A method for concentrating hemoflagellates. — *J. Parasitol.*, **48**: 100.
- SUMNER, A.T. 1972. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. — *Exp. Cell Res.*, **75**: 304-306.
- TARTAROTTI, E. & VILELA, M.T. 1999a. Meiosis patterns of holocentric chromosomes in triatomines Genus *Panstrongylus*. — *Cytologia*, **64**: 235-240.
- TARTAROTTI, E. & VILELA, M.T. 1999b. Heterochromatin patterns in triatomines of the genus *Panstrongylus*. — *Cytobios*, **99**: 113-122.
- TAVARES, M.G. & VILELA, M.T. 1997a. Pattern of nucleolar activity during spermiogenesis in triatomines (Heteroptera, Reduviidae) as analysed by silver staining. — *Cytobios*, **89**: 51-61.
- TAVARES, M.G. & VILELA, M.T. 1997b. Cytogenetic studies on holocentric chromosomes of five species of triatomines (Heteroptera: Reduviidae). — *Cytobios*, **89**: 93-103.
- TIBAYRENC, M. 1980. Note préliminaire sur les isoenzymes de *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae), vecteur majeur de la maladie de Chagas en Amérique latine. — *Cahiers ORSTOM, série Entomologie médicale et Parasitologie*, **18**: 71-73.
- TIBAYRENC, M. 1995. Population genetics of parasitic protozoa and other micro-organisms. — *Advances in Parasitology*, **36**: 48-115.
- TIBAYRENC, M. & AYALA, F.J. 1988. Isozyme variability in *Trypanosoma cruzi*, the agent of Chagas' disease: genetical, taxonomical, and epidemiological significance. — *Evolution*, **42** (2): 277-292.
- TIBAYRENC, M. & AYALA, F.J. 1991. Towards a population genetics of micro-organisms: the clonal theory of parasitic protozoa. — *Parasitology Today*, **7**(9): 228-259.
- TIBAYRENC, M., KJELLBERG, F. & AYALA, F.J. 1991. The Clonal Theory of Parasitic Protozoa. — *Bio Science*, **41**(11): 767-774.
- TIBAYRENC, M., WARD, P., MOYA, A. & AYALA, F.J. 1986. Natural populations of *Trypanosoma cruzi*, the agent of Chagas disease, have a complex multiclonal structure. — *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, **83**: 115-119.
- TONN, R., ESPINOLA, H., MORA, E. & JIMENEZ, J.E. 1978. Trampas de luz negra como método de captura nocturna de triatominos en Venezuela. — *Boletín de la Dirección de Malariología y Saneamiento Ambiental*, **18**: 25-30.

- TORRICO, R.A. 1946. Hallazgo de *Eratyrus mucronatus*, infestación natural de «vinchucas» de cerro y *Eutriatoma sordida* en Cochabamba. — *Ann. Lab. Central Cochabamba*, **1**: 19-23.
- TORRICO, R.A. 1958. Reconocimiento de nuevas áreas de distribución de triatomíneos en Bolivia. — *Anales del Laboratorio Central*, **4**: 11-14.
- UESHIMA, N. 1966. Cytotaxonomy of the Triatominae (Reduviidae: Hemiptera). — *Chromosoma*, **18**: 97-122.
- UESHIMA, N. 1979. Insecta 6. Hemiptera II: Heteróptera. — In: JOHN, B. (ed.), *Animal Cytogenetics*, Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
- UHLER, P.R. 1894. Observations upon the Heteropterous Hemiptera of Lower California, with description of new species. — *Proceedings of the California Academy of Science* (series 2), **4**: 223-295.
- USINGER, R.L. 1939. Descriptions of new Triatominae with a key to genera (Hemiptera, Reduviidae). — *University of California Publications in Entomology*, **7**: 33-56.
- USINGER, R.L. 1940. A new *Triatoma* from Lower California (Hemiptera, Reduviidae). — *Pan-Pacific Entomologist*, **16**: 73-74.
- USINGER, R.L. 1941. Notes and descriptions of neotropical Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). — *Pan-Pacific Entomologist*, **17**: 49-57.
- USINGER, R.L. 1944. The Triatominae of North and Central America and the West Indies and their public health significance. — *US Public Health Bulletin*, **288**, 83 pp.
- USINGER, R.L., WYGODZINSKY, P. & RYCKMAN, R.E. 1966. The Biosystematics of Triatominae. — *Annual Review of Entomology*, **11**: 3089-3309.
- VAIO, E.S. de, GRUCCI, B., CASTAGNINO, A.M., FRANCA, M.E. & MARTINEZ, M.E. 1985. Meiotic differences between three triatomine species (Hemiptera, Reduviidae). — *Genética*, **67**: 185-191.
- VALDERRAMA, A., LIZANO, E., CABELLO, D. & VALERA, M. 1996. *Panstrongylus turpiali* n.sp. (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) from Venezuela. — *Caribbean Journal of Science*, **32**: 142-144.
- VALDES, P.R. 1910. Clasificación Gundlach de Hemípteros Cubanos, conforme a los ejemplares que existen en el Museo del Instituto de 2a enseñanza de La Habana. — *Anales de la Academia de Ciencia Médica y Fisiología Natural, La Habana, Revista Científica*, **46**: 425-446.
- VAN DUZEE, E.P. 1916. Check-list of the Hemiptera (excepting the Aphididae, Aleurodidae and Coccidae) of America, north of Mexico. — New York Entomological Society, 111 pp.
- VEAS, F., BRENIERE, S.F., CUNY, G., BRENGUES, C., SOLARI, A. & TIBAYRENC, M. 1991. General procedure to construct highly specific kDNA probes for clones of *Trypanosoma cruzi* for sensitive detection by polymerase chain reaction. — *Cell Molec. Biol.*, **37**(1): 73-84.
- VERANO, O.T. & GALVAO, A.B. 1958. *Triatoma costalimai* n.sp. — *Revista Brasileira de Malariologia e Doenças Tropicais*, **10**: 199-205.
- WALKER, F. 1873. Catalogue of the specimens of Hemiptera Heteroptera in the collection of the British Museum. — BM(NH) London. Part 7, 213 pp. Part 8, 220 pp.
- WESTWOOD, J.O. 1837. Illustrations of Natural History. (Revised edition of Drury, 1773). — London.
- WHITE, M.J.D. 1973. *Animal cytology and evolution*. (3rd ed.). — University Press, Cambridge.
- WHO 1990. Chagas disease. Frequency and geographical distribution. — *Weekly Epidem. Res., Relevé Epidémiologique hebdomadaire*, **65**: 257-264.
- WIENER-LOPEZ, E.H. 1982. Estado alimentario y regulación poblacional en *Rhodnius prolixus* (Hemiptera: Reduviidae). — Tesis, Universidad Simón Bolívar, Venezuela, 285 pp.

- World Bank 1993. World Development Report 1993. Investing in Health. — Oxford University Press, New York, 329 pp.
- WYGODZINSKY, P. 1948. Sobre *Panstrongylus* del Perú, con la descripción de una nueva especie (Triatominae, Reduviidae, Hemiptera). — *Anales del Instituto de Medicina Regional, Tucumán*, **2**: 197-208.
- WYGODZINSKY, P. & ABALOS, J.W. 1949. *Triatoma guasayana* sp.n. (Triatominae, Reduviidae, Hemiptera) (Nota previa). — *Semana Médica*, Buenos Aires, **56**: 2.
- WYGODZINSKY, P. & MALDONADO CAPRILES, J. 1972. Description of the first genus of Physoderine assassin bugs (Reduviidae, Hemiptera) from the New World. — *American Museum Novitates*, **2504**: 1-7.
- ZELEDON, R. 1974. Epidemiology, modes of transmission and reservoir hosts of Chagas disease. — *In: Trypanosomiasis and Leishmaniasis*. Ciba Foundation Symposium 20. Elsevier, North Holland, pp. 51-85.
- ZELEDÓN, R. 1981. El *Triatoma dimidiata* (Latreille 1811) y su relación con la Enfermedad de Chagas. — Ed. INCIENSA y EUNED, 164 pp.
- ZELEDON, R. 1996. Enfermedad de Chagas en Centroamérica. — *In: SCHOFIELD, C.J., JURBERG, J. & DUJARDIN, J.-P.* (eds.), *Proceedings of the International Workshop on Population Genetics and Control of Triatominae*, Santo Domingo de los Colorados, Ecuador), INDRE, Mexico City, p. 40.
- ZELEDON, R. & PONCE, C. 1972. Descripción de una nueva especie de *Triatoma* de Honduras, América Central (Hemiptera, Reduviidae). — *Revista de Biología Tropical*, **20**: 275-279.