

UNIVERSIDAD DE PANAMA  
VICERRECTORIA DE INVESTIGACION Y POSTGRADO  
PROGRAMA DE MAESTRIA EN ENTOMOLOGIA



COLONIZACION Y COMPORTAMIENTO DE Panstrongylus humeralis  
USINGER 1939 BAJO CONDICIONES DE  
LABORATORIO (Reduviidae: Triatominae)

Por:

Argentina Ying de Turner

Tesis presentada como uno de los  
requisitos para optar por el grado  
de Maestro en Ciencias con Especiali-  
dad en Entomología Médica.

Panamá, República de Panamá

1 9 8 6

DEDICATORIA

DE MANERA MUY ESPECIAL DEDICO ESTE TRABAJO A MI ESPOSO JIMMY  
QUIEN ME DIO APOYO EN LOS MOMENTOS MAS DIFICILES, ME ESTIMULO Y  
GUIO, A LUIGI Y LAURA POR SER LA FUERZA MOTRIZ QUE DIRIGE MI VIDA,  
A MIS PADRES A QUIENES DEBO LO QUE SOY Y FINALMENTE AL PUEBLO  
PANAMEÑO, PARA EL CUAL ME PREPARO.

A G R A D E C I M I E N T O

DESEO EXPRESAR MI PROFUNDO AGRADECIMIENTO AL DR. OCTAVIO SOUSA, POR EL APOYO Y ASESORIA PARA LA REALIZACION DE ESTE TRABAJO. AL INSTITUTO SMITHSONIAN MI ESPECIAL RECONOCIMIENTO POR FACILITARME EL USO DE SUS INSTALACIONES Y POR EL SOPORTE ECONOMICO SUMINISTRADO, EN PARTICULAR AL DR. HENDRICK WOLDA QUIEN EN TODO MOMENTO DESINTERESADAMENTE ME DIO SU APOYO. FINALMENTE MI MAS SINCERO AGRADECIMIENTO A TODOS AQUELLOS QUE EN UNA U OTRA FORMA AYUDARON A LA FELIZ CULMINACION DE ESTA INVESTIGACION.

**INDICE GENERAL**

	<u>Página</u>
DEDICATORIA.....	ii
AGRADECIMIENTO.....	iv
INDICE GENERAL.....	vi
INTRODUCCION.....	xi
CAPITULO 1.....	1
CONSIDERACIONES GENERALES DE LA SUB-FAMILIA	
TRIATOMINAE.....	2
1.1 Historia.....	2
1.2 Caracterización Morfológica.....	4
1.3 Aspectos Taxonómicos.....	5
1.3.1 Género <u>Panstrongylus</u> .....	7
1.4 Distribución Geográfica.....	8
1.5 Historia Natural.....	10
1.5.1 Hábitos y Comportamiento.....	10
1.5.1.1 Asociaciones y Ecotopos	
Naturales.....	10

	<u>Página</u>
1.5.1.2 Grados de Adaptación al Ambiente Humano.....	11
1.5.1.3 Hallazgo de Hospedero, Alimentación y Requerimientos Nutritivos.....	13
1.5.1.4 Desplazamiento y Dispersión.....	17
1.5.1.5. Actividad Nocturna y Preferencia de Microhabitat	22
1.5.1.6 Agresividad y Mecanismos de Defensa.....	23
1.5.1.7 Capacidad de Micción y Defecación.....	25
1.6 Ciclos de Vida y Dinámica de Población..	29
1.6.1 Efecto de Factores Abióticos y Bióticos en el Ciclo.....	29
1.6.1.1 Enemigos y Parásitos...	34
CAPITULO 2.....	37
METODOLOGIA.....	38
2.1 Area y Métodos de Colecta.....	38
2.2 Condiciones Ambientales y Fuente de Alimento.....	39

2.3	Frecuencia de Infección con Ectoparásitos y Endoparásitos.....	39
2.4	Presencia de Ectoparásitos, Conducta durante la Alimentación, Cópula y Oviposición.....	40
2.5	Determinación del Ciclo de Vida.....	41
2.5.1.	Medidas Estadísticas.....	41
CAPITULO 3.....		42
RESULTADOS.....		43
3.1	Colecta de Especímenes.....	43
3.2	Tasa de Infección.....	44
3.3	Tiempo de Alimentación de Adultos de Campo.....	44
3.4	Comportamiento durante la Alimentación, Cópula y Oviposición.....	46
3.4.1	Alimentación.....	46
3.4.1.1	Primera alimentación de Ninfas de Primer Estadio	47
3.4.2	Cópula.....	48
3.4.3	Oviposición.....	49

3.4.3.1	Período de Vida, Producción de huevos y Porcentaje de Fertilidad en Hembras Silvestres bajo Condiciones de Laboratorio.....	49
3.5	Presencia de Ectoparásitos o Insectos Fofético.....	51
3.6	Ciclo Evolutivo.....	51
3.6.1	Requerimientos para el Desarrollo Embrionario Optimo.....	51
3.6.2	Tasa de Supervivencia de Ninfas de Primer Estadío.....	52
3.7	Duración del Ciclo Evolutivo.....	53
3.8.	Variación de Tamafío entre Adulto de Campo y de Laboratorio.....	54
CAPITULO 4.....		56
DISCUSION.....		57
CAPITULO 5.....		63
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....		64
BIBLIOGRAFIA.....		66

## **INTRODUCCION**

Los estudios acerca del comportamiento y biología de los triatomos son de gran importancia para el mejor entendimiento de la transmisión del Trypanosoma cruzi Chagas 1920, agente etiológico de la enfermedad de Chagas. Es esencial el conocimiento no sólo de las especies domiciliarias, sino de todas las especies prevalentes en cada región, ya que, en general, las especies silvestres son importantes por ser las que mantienen el ciclo enzoótico de la enfermedad y porque todas las especies domiciliarias se han originado a partir de ellas (Zeledón y Rabinovich 1981).

La relación de los triatomos con el hombre es un fenómeno fundamentalmente dinámico y por lo tanto cambiante, de donde derivamos la importancia del conocimiento de las características inherentes a cada especie.

En Panamá, la enfermedad de Chagas se conoce desde 1930 ( Miller 1931) y aun cuando la mayoría de los casos nacionales pasan inadvertidos, la infección crónica por Trypanosoma cruzi es debilitante y limita la capacidad de trabajo del individuo ( Sousa 1972); además de las pérdidas económicas acotadas al control clínico de los pacientes y al control de los vectores . En nuestro país se estima que más de 40,000 personas están infectadas, principalmente en las provincias de Panamá, Colón y en la ex-zona del Canal (Sousa ibid.).

El Panstrongylus humeralis Usinger 1939, es un triatomino selvático que solamente se ha reportado en la Provincia de Panamá, específicamente en la localidad tipo de Barro Colorado, en los alrededores del lago Gatún, otras áreas de la ex-zona del canal y en el área de Bayano (Sousa y Adames 1977). Tanto en Bayano como en Barro Colorado el Panstrongylus humeralis se encontró infectado con Trypanosoma cruzi (Sousa y Adames op. cit.; Sousa et al. 1983) constituyendo un vector potencial de la enfermedad causada por este parásito.

Lent y Jurberg (1975) en un estudio sobre la genitalia del género Panstrongylus Berg 1879, describen la morfología externa del Panstrongylus humeralis con una detallada especificación de la genitalia de machos y hembras. Igualmente Lent y Wygodzinsky (1979) redescubren los adultos, mientras que Méndez y Sousa (1979) en una reseña de las 10 especies de triatominos encontrados en Panamá, hacen referencia a su distribución, anotando que sus hábitos, ecotopos y ciclo de vida son completamente desconocidos. De los estudios realizados por Sousa et al. (1983) se estima que constituye el 4.4% de la colecta anual de triatominos en trampas de luz negra en la Isla de Barro Colorado, en la que se han reportado 9 de las 10 especies de triatominos encontrados en Panamá.

Los objetivos del presente trabajo son:

1. Establecer una colonia de Panstrongylus humeralis bajo condiciones controladas de laboratorio.
2. Contribuir al conocimiento de la biología del Panstrongylus humeralis
3. Evaluar algunos factores epidemiológicos en relación a su capacidad vectorial.
4. Formular hipótesis sobre su comportamiento en el ambiente natural.

El primer capítulo representa una revisión bibliográfica de los aspectos más sobresalientes de la subfamilia triatominae con respecto a su historia, morfología, taxonomía, distribución geográfica, historia natural, ciclos de vida y dinámica de población. Cabe señalar que la mayor parte de las investigaciones de la subfamilia se han realizado con especies domésticas, vectoras de la enfermedad de Chagas, principalmente con Rhodnius prolixus y Triatoma infestans.

En el segundo capítulo se describe la metodología utilizada para lograr nuestros objetivos. En el tercer capítulo se presentan los resultados obtenidos en las observaciones de:

1. Captura, presencia de ectoparásitos, porcentaje de infección con T. cruzi, conducta durante la alimentación, cópula y oviposición de adultos de campo.

2. Duración de la fase embrionaria y del ciclo evolutivo bajo condiciones controladas de laboratorio.
3. Determinación de los requerimientos y comportamiento durante la alimentación a través de su crecimiento.

El cuarto y quinto capítulo incluyen la discusión y conclusión de nuestras investigaciones respectivamente.

Consideramos que uno de los aportes más importantes de este trabajo es el establecimiento de una colonia de Panstrongylus humeralis en los laboratorios de la Universidad Nacional de Panamá, que servirá para estudios futuros, colonia que en estos momentos es única en el mundo.

**CAPITULO 1**

**CONSIDERACIONES GENERALES DE LA SUB-FAMILIA TRIATOMINAE,**

## 1. CONSIDERACIONES GENERALES DE LA SUBFAMILIA TRIATOMINAE

### 1.1 HISTORIA

A pesar de que se conocen fósiles de triatomíneos en el ámbar báltico (James y Harwood 1971), los primeros reportes escritos que señalan su presencia en América se remontan a la época de la conquista española, de acuerdo a los estudios realizados por el médico historiador ecuatoriano Luis A. De León (Zeledón 1983). Tales evidencias se conocen desde 1514, cuando el español Francisco de Gomara menciona que en la región del Darién "hay muchas garrapatas y chinches con alas", señalando el historiador, que probablemente se trate de Rhodnius prolixus. Luego en 1523, Antonio de Herrera hace referencia a la expedición de Francisco Garay en México aduciendo que el ejército expedicionario fue atacado por "pitos" que picaban y dejaban señales como chinches, causando calentura, en este caso acota Zeledón (1981), es difícil imaginar de que especie se trataba. En 1535, Gonzalo Fernández de Oviedo y Valdéz describen que en el Golfo de Nicaragua, hoy Golfo de Nicoya y regiones aledañas, existe una chinche grande y alada en los ranchos, la que probablemente corresponde a Triatoma dimidiata (Zeledón *ibid.*). Todavía Zeledón (1983) cita que Fray Bernardino de Sahagún en 1569 señala la existencia de "cucarachas con alas (pardillas) que pican e imprimen comezón e hinchazón" similares a las descritas en México.

En su reciente monografía sobre el grupo, Lent y Wygodzinsky (1979) señalan que Fray Reginaldo de Lizarrá fue el primero en describir el aspecto y hábito de un triatomino hacia el año 1590, tratándose probablemente de Triatoma infestans.

Usinger et al. (1966), en un estudio de biosistemática de triatominos, hacen un análisis de la evolución probable que tuvo el Triatoma infestans al pasar de madrigueras de roedores, en el Valle de Cochabamba, hacia las casas-cuevas del hombre precolombino con la subsiguiente dispersión a otras áreas de América del Sur, indicando la presencia de éste insecto en el área mucho antes de la conquista.

No obstante las referencias de los viajeros de Sur América acerca de los triatominos, el primer chinche que formalmente fue dado a conocer a la ciencia fue descrito en 1773 por De Geer, como Cimex rubrofasciata, casi 60 años antes de que Laporte lo ubicara en el género Triatoma. De igual forma el primer relato de domiciliación de Rhodnius prolixus fue realizado en 1745 por el padre José Gumilla cuando relata que es común la presencia de "pitos" en casas recién fabricadas (Zeledón 1983).

No podemos dejar de mencionar la referencia que hace Carlos Darwin en su viaje en el Beagle cuando menciona que el 25 de marzo de 1835 fue atacado por una "benchuca" negra de una pulgada de largo en

la aldea de Luján, en el límite meridional de la provincia de Mendoza, Argentina, refiriéndose indudablemente al Triatoma infestans (Champion 1899; Zeledón op. cit.).

Es importante anotar que en el siglo XIX se hicieron notables aportes en la sistemática del grupo con descripciones de por lo menos 33 especies válidas hoy día, (Lent y Wygodzinsky 1979; Zeledón 1983).

## 1.2 CARACTERIZACION MORFOLOGICA

Dentro de la familia Reduviidae la subfamilia Triatominae se caracteriza por una conexión membranosa entre el segundo y el tercer segmento del rostrum y por su condición de hematófagos obligados. Además presentan otros caracteres que son compartidos con algunas otras subfamilias, que en conjunto con aquellos ayudan a su identificación tales como: rostrum corto y muy unido a la gula en posición de reposo; inserción lateral de la antena; ausencia de glándulas odoríferas abdominales; y ausencia de un sulcus intraocular harto desarrollado. Todos los triatomínios adultos se diferencian de sus ninfas por la presencia de ocelos, dos pares de alas, genitalia externa desarrollada, y scutellum y conxivium evidentes.

### 1.3 ASPECTOS TAXONOMICOS

En la actualidad la monografía de Lent y Wygodzinsky (1979) constituye uno de los trabajos más completos del grupo, considerando dentro de la subfamilia 112 especies comprendidas en 14 géneros y 5 tribus. Desde entonces solamente dos especies han sido descritas hasta 1985 (Sherlock I. A. y Guitton N. 1982; Barrett y Arias 1985). La tribu Triatomini, la mayor de todas incluye los géneros Triatoma, Panstrongylus, Linshcosteus, Eratyrus, Dipetalogaster y Paratriatoma con 64, 13, 5, 2, 1 y 1 especie respectivamente. La tribu Rhodnini comprende los géneros Rhodnius y Psammolestes con 12 y 3 especies correspondientemente. En la tribu Cavernicolini se incluye el género Cavernícola con dos especies; mientras que la tribu Bolboderini agrupa los géneros Bolbodera, Belminus, Parabelminus y Microtlatoma en los que se consideran 1, 4, 2 y 3 especies en este orden. Finalmente la tribu Alberposenini comprende el género Alberprosenia con una sola especie.

Dicha clasificación se basa fundamentalmente en la utilización de caracteres morfológicos externos de adultos, aunque en algunos grupos se hacen análisis de caracteres plesiomórficos y apomórficos dentro de una línea filogenética. Los trabajos de Lent y Jurberg (1965, 1967, 1968, 1969, 1970, 1971, 1975, 1978, 1980, 1982) y Lent y

Wygodzinsky (1979) señalan que la utilización de las características morfológicas de la genitalia son elementos de gran valor taxonómico, con una marcada diferencia entre especies poco relacionadas y una semejanza notoria entre especies filogenéticamente emparentadas. La taxonomía bioquímica ha sido utilizada en poca extensión, no obstante estudios realizados por Van Sande y Karcher (1960), Zeledón y Morúa (1963), Brodie y Ryckman (1967), Adams y Ryckman (1969), entre otros, demuestran que la utilización de esta técnica puede ser muy ventajosa para complementar aspectos taxonómicos, y en algunos casos, sentar criterios diferentes o bien descubrir algunas relaciones filogenéticas actualmente desconocidas. Barata (1981) destaca la importancia de la identificación morfológica de huevos al nivel de especies, principalmente domiciliarias, anotando además la validez taxonómica de estos caracteres.

Otra técnica de identificación taxonómica como la citogenética, ha sido también aplicada aunque en forma limitada, y ha permitido el establecimiento de grupos de acuerdo al contenido del DNA del núcleo (Schreiber et al. 1972; Schreiber 1976).

### 1.3.1 Genero Panstrongylus

El género Panstrongylus Berg 1879 agrupa 13 especies, todas de la región Neotropical, con una distribución desde Costa Rica, al Norte, hasta el centro de Argentina, al Sur. Lent y Wygodzinsky (1979) describen el género como especies de tamaño entre 19 y 38 mm; color variado; gránulos setíferos ausentes; setas de adultos invariablemente cortas, usualmente inconspicuas; cabeza subcónica más corta que el pronotum; tubérculo antenífero próximo al margen anterolateral de los ojos; rostrum recto, trisegmentado y proyectado hasta el prosternum; primer segmento rostral usualmente un medio de la longitud del segundo; tercer segmento un tercio del segundo; lóbulo anterior del pronotum con o sin tubérculo discal o lateral; ángulo humeral redondeado o proyectado pero no espinoso; sulcus estridulatorio presente; proceso escutelar de cilíndrico alargado a muy corto y dilatado apicalmente; fémur usualmente armado con dentículos; fósula esponjosa presente o ausente; abdomen ancho, con conexivium libre, y ventralmente convexo; genitalia externa de machos con pigóforo globoso y proceso mediano corto, genitalia externa de la hembra tipo placas genitales.

Estos autores presentan un cladograma de relaciones hipotéticas dentro del género, señalando una relación estrecha entre Panstrongylus humeralis, P. lignarius y P. herreri. Por otro lado, Usinger et al.

(1966) sugieren que el Panstrongylus lignarius y P. herreri son probablemente un complejo de especies, aun cuando no se han encontrado formas intermedias en la naturaleza.

#### 1.4 DISTRIBUCION GEOGRAFICA

El área de distribución de los triatominos está limitada a las regiones tropicales y subtropicales del Hemisferio oeste y de la región Oriental, alcanzando la región Australiana solo al margen norte. Permanecen totalmente ausentes en la región Paleártica y Etiópica, sin tomar en cuenta el Triatoma rubrofasciata que fue dispersado por el hombre, siendo hoy tropicopolita. En el continente americano (región neártica y neotropical) existen 13 de los 14 géneros que tiene la subfamilia, con su centro de diversidad en América del Sur. Las cinco especies del género Linshcosteus habitan en la India y siete especies del género Triatoma que se distribuyen en la región Oriental no se encuentra en América. En el cuadro siguiente se resume la distribución de los géneros de las cinco tribus en base a los trabajos de Lent y Wygodzinsky (1979), Zeledón (1979a, 1983) Zeledón y Rabinovich (1981) y Arias (Comunicación personal) los que constituyen revisiones de estudios acerca del tema, realizados por una extensa lista de investigadores en diferentes países del continente americano.

DISTRIBUCION DE TRIATOMINIOS

<u>TRIBU</u>	<u>GENERO</u>	<u>DISTRIBUCION</u>
Triatomini	<u>Triatoma</u>	Neartica, Neotropical, Australia- no Oriental con una especie. Tropicolita: <u>T rubrofasciata</u> .
	<u>Linshcosteus</u>	India
	<u>Dipetalogaster</u>	Neartica (Baja California Sur, México)
	<u>Paratriatoma</u>	Neartica (Suroeste E.U. áreas adya- centes México)
	<u>Eratyrus</u>	Neotropical (América Central y el Norte de América del Sur)
	<u>Panstrongylus</u>	Neotropical (América Central al centro de Argentina)
<hr/>		
Cavernicolini	<u>Cavernícola</u>	Neotropical (Panamá y Norte y Este de América del Sur)
<hr/>		
Bolboderini	<u>Bolbodera</u>	Neotropical (Cuba)
	<u>Belminus</u>	Neotropical (Sur México, Panamá, Norte, Oeste y Centro de América del Sur)
	<u>Microtriatoma</u>	Neotropical (Costa Rica, Panamá, Trinidad, Perú, Bolivia y Brasil)
	<u>Parabelminus</u>	Neotropical (Sur este de Brasil)
<hr/>		
Alberprosenini	<u>Alberprosenia</u>	Neotropical (Norte de Venezuela)
<hr/>		
Rhodnini	<u>Rhodnius</u>	Neotropical (México hasta el Sur de Brasil)
	<u>Psammolestes</u>	Neotropical (al Este de los Andes de Venezuela, y al centro de Argentina)

## 1.5 HISTORIA NATURAL

### 1.5.1. Hábitos y Comportamiento

#### 1.5.1.1. Asociaciones y Ecotopos Naturales

La principal característica biológica de los triatominos es su condición de hematófagos obligados, hábito que resulta indispensable para el desarrollo de su ciclo biológico (Wigglesworth 1940; Correa 1962; Costa y Perondini 1973). La mayoría se alimenta de la sangre de mamíferos o de aves, lo que ha sido ampliamente estudiado en diferentes especies vía la asociación que se establece con sus ecotopos y mediante la utilización de pruebas de precipitina (Correa 1962; Barretto 1971; Zeledón et al. 1970d; Forattini et al. 1971b, 1978b, 1981, 1982b, 1983a; Costa y Perondini 1973; Minter et al. 1973; Gamboa 1974; Rocha e Silva et al. 1975,1977; Miles 1976; Minter 1976; Schofield 1979; Christensen et al. 1980; Christensen y Vásquez 1981; Zeledón 1981; Barretto y Domínguez 1981; Aragao 1983). Igualmente se ha establecido que algunas especies se alimentan de reptiles y anfibios.

La mayoría de las especies son eurífagas, existiendo diversos grados de preferencia que van desde estenofagia completa por ejemplo en Cavernicola pilosa (Carcavallo et al. 1976) hasta una eurifagia determinada por la accesibilidad del hospedero o

predominancia del mismo en un habitat dado (Barretto 1971; Minter et al. 1973; Aragao 1983). En consecuencia, esta dependencia alimenticia ha determinado que el habitat primario de los triatominos se establezca en nidos, albergues y madrigueras de animales silvestres tales como marsupiales, edentados, primates, roedores, quiropteros, carnívoros y aves. Aquellas especies que se alimentan de pequeños reptiles y anfibios pueden encontrarse entre rocas, otras especies son arbóreas habitando en huecos de árboles, bajo la corteza, en palmeras frondosas, bromelias epífitas, bajo troncos caídos y montículos de piedra( Díaz y Pires 1976; Miles et al. 1981; Zeledón y Rabinovich 1981). Es importante señalar que los triatominos que habitan en palmeras, ecotopo que representa un habitat satisfactorio con una biocenosis formada por diferentes mamíferos, aves y réptiles, que le sirven de alimento, son llevados a las habitaciones del hombre cuando éste construye sus viviendas con pencas; o bien ofrecen un microhabitat de elección para algunas especies. Dada la importancia que desde el punto de vista epidemiológico tiene este hecho, gran cantidad de investigaciones se han realizado para determinar las especies de triatominos que habitan en palmeras (Zeledón y Rabinovich 1981 Miles et al 1983).

#### 1.5.1.2. Grados de Adaptación al Ambiente Humano

Todos los triatominos son de origen silvestre, encontrándose en el continente americano mucho antes de la

llegada del hombre. Con la llegada de este se produjeron alteraciones del medio natural, que presionaron selectivamente a algunas especies a evolucionar a través de un proceso de adaptación, acercándose a los ecotopos artificiales creados por el hombre con mayor o menor éxito según la valencia ecológica de cada una. Zeledón (1974b) ha puntualizado los factores entomológicos y antropocéntricos que han influido en la adaptación a las viviendas o ecotopos artificiales a través de varias centurias y ha propuesto una escala para clasificar las categorías existentes, abarcando desde las especies totalmente selváticas hasta las verdaderamente domésticas que tienen una estrecha relación con el hombre y relativamente pocos ecotopos naturales.

En las habitaciones humanas los triatominos prefieren la oscuridad y lugares de albergue tales como grietas en la pared, muebles, troncos cajas con papeles o ropa vieja, detrás de cuadros, entre colchones, hamacas, pilas de madera y objetos acumulados. Las habitaciones rurales con paredes de barro, de caña, de bamboo, o de ladrillos de baja calidad, con techos de penca o paja, son los sitios ideales donde los triatominos se esconden, con diferencias específicas importantes en cuanto a los materiales y área de la casa en donde estos insectos prefieren situarse (Ponce et al. 1974; Wilton y Cedillos 1978; Marsen et al. 1979a; Rabinovich et al. 1979; Marsden 1983; Zeledón y Vargas 1983).

1.5.1.3. Hallazgo de Hospedero, Alimentación y  
Requerimientos Nutritivos

Los triatominos poseen un aparato bucal picador chupador caracterizado por un labium de tres segmentos que aloja las setas mandibulares y maxilares. Cuando se inicia el proceso de alimentación, los estiletes mandibulares y maxilares se proyectan en ese orden para penetrar la piel. Aquellos ayudan a fijar las piezas y éstos buscan un capilar para iniciar la succión a través del canal alimentario que ocupa su interior. El meato salivar, conectado a las maxilas, conduce la saliva, la que contribuye a dilatar los vasos sanguíneos y evita la coagulación de la sangre (Hellman y Hawkins 1965).

El encuentro del huésped por los triatominos parece depender de la orientación de gradientes de temperatura, ayudado por el CO<sub>2</sub> y posiblemente por olores inespecíficos, reforzados por la acción de una feromona de agregación que se encuentra presente en las heces frescas de las ninfas, por lo menos de Rhodnius prolixus y Triatoma infestans (Schofield y Patterson 1977; Núñez 1983). Esta feromona es de especificidad cruzada entre estas dos especies y funciona, por un lado, como atrayente para las ninfas no alimentadas hacia la fuente de alimento y, por el otro, como restrictiva

de la actividad de las ninfas ya alimentadas. Wigglesworth y Gillet (1934) demostraron que en la antena se encuentran los termorreceptores que perciben los gradientes de temperatura del aire en Rhodnius prolixus. Posteriormente, Schofield (1979) establece que en el flagelo antenal existen tres sensilias trichoideas, una de las cuales cumple la función termorreceptiva mientras que las otras dos poseen una función de carácter olfatoria. Otros investigadores han determinado que el estímulo es óptimo a 37°C, anotando, además que aquellas especies que se alimentan de reptiles probablemente no utilizan este estímulo de orientación si se alimentan de noche. En su lugar, es muy probable que se alimenten de día cuando la temperatura de un reptil puede ser igual o mayor que la de muchos mamíferos y pájaros (Schofield ibid.).

El CO<sub>2</sub> parece jugar un papel importante en algunas especies, al punto que algunos investigadores aseguran que es el estímulo responsable de las picadas en la cara, sin embargo otros sostienen que estas picadas responden al hecho de ser un área mayormente expuesta. Entre los primeros se encuentra Mayer (1968), quien observó que el aliento humano produce una notable respuesta en Triatoma infestans.

La alimentación indirectamente se ve afectada por la función de los receptores de humedad, localizados en el tarso, que, al ponerse en contacto con una superficie húmeda, interrumpen el proceso.

El tiempo requerido por estos insectos para lograr la repleción y la cantidad de sangre ingerida varía con el tamaño y estadio, fenómeno que ha sido estudiado en diferentes especies (Buxton 1930; Goodchild 1955; Correa 1962; Cirano y Zeledón 1964; Hays 1965; Fistein y Chowdhury 1970; Juárez 1970; Pippin 1970; Costa y Perondini 1973; Lent y Valderrama 1977; Zeledón et al. 1977a; Mello 1980; Schofield 1980b; Barretto et al. 1981; Collier et al. 1981; Zeledón y Rabinovich 1981; Juárez y Pinho de Castro 1982). En general, los triatomíneos tienen una gran capacidad de ingerir cantidades considerables de sangre, aumentando su volumen de 2 a 7 veces en cada alimentación (Beckel y Friend 1963). Este fenómeno a su vez está asociado con la capacidad de soportar períodos de ayuno prolongado, fundamentalmente en los últimos estadios ninfales (Costa Lima 1940; Pippin 1970; Zeledón et al. 1970a; Costa y Perondini 1973; Paranhos et al. 1975; Szumlewicz 1976; Feliciangeli et al. 1980; Mello 1980; Barretto et al. 1981; Zeledón 1981; Zeledón y Rabinovich 1981; Juárez y Pinho de Castro 1982; Tolezano et al. 1983).

Se asume implícitamente que los chinches deben estar en un estado fisiológico receptivo para recibir en forma óptima los estímulos de alimentación. Este estado probablemente está definido por el tiempo transcurrido a partir de la última alimentación (Friend y Smith 1975) y por el grado de estiramiento abdominal monitoreado por propiorreceptores (Maddrell 1963a; Anwyl 1972).

El reconocimiento final del hospedero depende de los quimiorreceptores situados internamente en el canal alimenticio (Miles 1958; Salama 1966). Friend (1965) demostró que aunque es posible alimentar a Rhodnius prolixus utilizando membranas artificiales con solución salina, ésta alimentación es esporádica e incompleta, determinando que existen factores alimenticios reconocibles por el insecto, de los que depende la alimentación óptima. Estos factores son particularmente nucleótidos como el ATP que posee enlaces de alta energía (Friend ibid.; Salama op. cit.; Friend y Smith op. cit.). La sensibilidad a estos factores se incrementa durante los períodos de ayuno, cuando se presenta un efecto sinergista, ya que la respuesta a una solución con ATP aumenta proporcionalmente en relación con el tiempo transcurrido después de una alimentación (Friend y Smith 1975; Smith y Friend 1976a, 1976b). Maddrell (1963a, 1966) sostiene que la distensión abdominal es controlada por la información sensorial emitida a partir de neurorreceptores del abdomen, estimulados por el estiramiento de la cutícula en Rhodnius prolixus, los cuales detienen la bomba faríngea en el momento en que la presión abdominal alcanza 2.5 cm. de mercurio.

Las diferencias interespecíficas en los requerimientos alimenticios se han determinado en algunas especies como es el caso de R. prolixus, en el que se ha encontrado la existencia de un organismo simbiótico identificado como Nocardia rhodni.

Este organismo es capaz de sintetizar y suplir ciertas vitaminas del complejo B., a veces limitadas en las dietas de esta especie. En ausencia de este simbiote o de sus productos, el Rhodnius prolixus es incapaz de desarrollarse normalmente (Baines 1956; Harrington 1960a, 1960b; Lake y Friend 1968). Sin embargo, este simbiote no se ha encontrado en otras especies, aunque se considera que otros microorganismos pueden asumir estas funciones en otras especies.

En el laboratorio se ha reportado coprofa-  
gia y canibalismo en Rhodnius prolixus (Uribe 1927; Pippin 1970; Zeledón 1974b; Zeledón y Rabinovich 1981), y en otras especies, aunque Schofield (1979) sugiere que esta conducta es poco frecuente en el campo.

#### 1.5.1.4. Desplazamiento y Dispersión

En general, se puede considerar que los triatomíneos se desplazan y dispersan por mecanismos tanto pasivos como activos. Los mecanismos pasivos incluyen procesos foréticos con otras especies de animales y el transporte realizado por el hombre. En los trabajos de Schofield (ibid.) y Zeledón (1983) se exponen las revisiones de los estudios realizados en esta línea de investigación, sobresaliendo los reportes que comprueban el transporte de

triatominos en vagones de ferrocarril, que informan el traslado de Triatoma infestans en maletas de viajeros; y que señalan que algunas especies que habitan en la corteza de árboles secos, pueden ser transportadas por la leña obtenida a partir de ellos, hacia las habitaciones del hombre. Igualmente se mencionan los trabajos realizados en Venezuela en los que se comprueba que los ranchos hechos de pencas, en ocasiones, presentan poblaciones de triatominos aún antes de ser habitadas debido al transporte pasivo de los huevecillos de Rhodnius prolixus con las mismas palmas.

Las investigaciones realizadas por Forattini et al. (1971b) comprueban ampliamente el acarreo de ninfas de Triatoma sordida por aves de la especie Passer domesticus con las que se asocia comúnmente. Por otro lado, Gamboa (1962, 1963) demostró que huevos y pequeñas ninfas de Rhodnius prolixus son transportadas en el plumaje de aves migratorias. Estas aves (Mycteria americana) migran estacionalmente entre Venezuela y la parte norte de América Central razón esta por lo que Zeledón (1974a) estima que esa migración podría explicar la distribución geográfica interrumpida del Rhodnius prolixus.

En la dispersión activa deben incidir varios factores relacionados con las características inherentes a cada especie (factores bióticos) y con las condiciones ambientales (facto-

res abióticos), cuya interacción determina la capacidad de dispersión de cada una de las especies; aunque la influencia relativa de cada uno de estos factores se desconoce (Schofield 1979). Entre los factores bióticos se han estudiado entre otros el efecto del ayuno prolongado, la capacidad de vuelo, y la presencia de feromonas atrayentes; en tanto que entre los factores abióticos se ha establecido al menos para algunas especies, la incidencia de la atracción lumínica, la temperatura, la humedad relativa, el fotoperíodo, las fases de la luna y la velocidad del viento.

De los innumerables trabajos realizados en torno a la determinación de los factores claves de la dispersión, se destaca que el vuelo de los adultos parece estar influido por períodos de ayuno y variaciones de temperatura (Wood 1950; Sjogren y Ryckman 1966; Pippin 1970; Lehane y Schofield 1981, 1982; Zeledón y Rabinovich 1981).

La capacidad de vuelo de los adultos de algunas especies ha sido evaluada tanto en el laboratorio como en el campo. El estudio de la actividad alar en el laboratorio señala que algunas especies como R. prolixus son capaces de volar ininterrumpidamente por períodos de más de 11 minutos, lo que puede ser extrapolado teóricamente involucrando distancias de más de 800 m (Lehane y Schofield 1976, 1978).

De acuerdo a Gringorten y Friend (1979), Soler et al. (1969), Lehane y Schofield (1981) algunas especies, específicamente R. prolixus y T. infestans. son capaces de volar distancias considerables que se estiman en varios kilómetros. Huelga anotar que esta capacidad está relacionada en gran medida con la atracción ejercida por la luz blanca y ultravioleta, además de la influencia de los factores ya mencionados, como el ayuno y los cambios de temperatura. Más de una veintena de especies, incluyendo aquellas involucradas principalmente en la transmisión de la enfermedad de Chagas, son atraídas por la luz eléctrica (Wood 1950; Ventocilla y Silva 1968; Pippin 1970; Bertram 1971; Whitlaw y Chaniotis 1978; Ekkens 1981; Miles et al. 1981; Zeledón y Rabinovich 1981; Molyneux y Ashford 1983; Sousa et al. 1983).

La capacidad de desplazamiento tanto de ninfas como de adultos ha sido estudiada en gran medida con la construcción de gallineros experimentales (Forattini et al. 1971b, 1973a, 1973b, 1974, 1977a, 1977b, 1978a, 1978b, 1979a, 1979b, 1979c, 1982a, 1983a, 1983b, 1983c, 1984a; Forattini 1980; Otero et al. 1976; Espinola et al. 1979). Estas investigaciones han permitido establecer que las hembras de P. megistus pueden desplazarse entre un gallinero y otro a distancias hasta de 700 m. y, colateralmente, también se han podido establecer las épocas del año en que ocurre la dispersión de

acuerdo a la especie (Forattini et al. 1977a, 1977b; Otero 1976; Espinola et al. 1979). Estas investigaciones constituyen las principales fuentes de información que se tienen acerca de la evolución del ciclo silvestre al ciclo doméstico.

Las feromonas de agregación hasta ahora detectadas son efémeras (Marsden 1983), al igual que las feromonas de especie específica producidas en la cópula, que en algunas especies atraen a otros machos que se encuentran a corta distancia (Schofield y Moreman 1976). No obstante, Persira y Paulini (1981) han reportado la presencia de feromonas sexuales en Panstrongylus megistus y Triatoma infestans que son detectadas a distancia, sugiriendo su posible utilización en colectas de estas especies y subrayando la importancia que podrían tener tales feromonas en la dispersión.

La influencia de la Humedad Relativa en la dispersión varía con la especie y está directamente relacionada con sus requerimientos en la selección del habitat (Forattini et al. 1971a; Zeledón 1976; Forattini 1980; Ekkens 1981; Zeledón y Rabinovich).

Los experimentos con diferentes fotoperíodos sugieren que los triatomíneos tienen una sola fase endógena de actividad rítmica-locomotora, el inicio de la cual coincide con el cambio de luz a oscuridad, generalmente a 0 candela pie (Sjogren y Ryckman 1966; Schofield 1976, 1979; Settembrini 1984).

Se considera que debido a que el patrón de actividad tanto de adultos como de ninfas demuestran un ritmo circadiano en las primeras horas de oscuridad en la mayoría de los casos, la presencia de la luna llena afecta este patrón, reduciéndolo notablemente en algunas especies. No obstante Sjogren y Ryckman (1966) encontraron que en Triatoma protracta el patrón de actividad en noches de luna llena no se ve afectado.

La velocidad del viento por encima de 8 km/h restringe el vuelo de ciertas especies, aún cuando el movimiento del aire por debajo de esta velocidad es necesario para mantener la temperatura lo suficientemente alta y estimular el mismo (Ekkens 1981).

#### 1.5.1.5. Actividad Nocturna y Preferencia de Microhabitat

Las altas temperaturas diurnas que se alcanzan en los trópicos parecen tener un efecto adverso sobre el desarrollo hormonal y sobre la síntesis de proteínas, al igual que la radiación solar que suele ser fatal para los triatominos (Wigglesworth 1952b; Okasha 1964; Schofield 1979). Estos factores, conjuntamente con el hecho de que los hospederos vertebrados son activos de día y reposan de noche, dan margen a que la alimentación de los triatominos

se efectúe con mayor facilidad en las noches, y parecen ser determinantes en el patrón de actividad nocturna que exhiben los chinches en la naturaleza.

La selección del microhabitat está determinada particularmente por tigmotaxismo, fotofobia y la proximidad de las fuente de alimento, unido a los efectos y exigencias de la temperatura y humedad de las diferentes especies (Schofield 1979). Las cavidades ofrecen una superficie rugosa y seca, sombreada y protegida de la luz así como de los depredadores. En la detección de estas cualidades del microhabitat intervienen varios órganos de los sentidos: las sensilias localizadas en las antenas y los pelos sensoriales en las patas, capaces de monitorear las características del sustrato.

#### 1.5.1.6 Agresividad y Mecanismos de Defensa

Los triatomínos presentan diversos grados de agresividad hacia el huésped, lo que es muy importante para garantizar la sobrevivencia, la reproducción y la adaptación a nuevos ecotopos. Especies tales como T. infestans y R. prolixus muestran un alto grado de agresividad que les permite asegurar su alimentación sanguínea bajo las más diversas condiciones. En R. prolixus la agresividad parece aumentar conforme se incrementa el desarrollo

del insecto (Rabinovich et al. 1979). También se presenta una gran agresividad en las especies rupestres D. maximus y T. spinolai, las que pueden detectar una persona a varios metros de distancia y desplazarse rápidamente para picarla, aún durante el día (Lent y Jurberg 1967; Ryckman y Ryckman 1967a; Marsden et al. 1979).

Entre los triatominos se ha determinado la presencia de algunos mecanismos de defensa como la tanatosis presentada por ninfas de algunas especies. Característica esta que les permite pasar inadvertidas ante sus enemigos (Schofield 1979; Zeledón 1983). En otros casos son corredores hábiles con lo cual logran burlar la orientación de sus víctimas que se guían por el olfato (Usinger et al. 1966).

El fenómeno de camuflaje, observado en T. dimidiata en la naturaleza y en otras especies en el laboratorio (Zeledón et al. 1973), les permite también pasar inadvertidos y, a la vez, se ha sugerido que esta conducta puede ser aprovechada para la aplicación de controladores de crecimiento en forma de polvo.

Muchos triatominos adultos cuando son mecánicamente perturbados, liberan un fuerte olor a partir de sus glándulas de Brindley. Esta secreción ha sido identificada en algunas especies como ácido isobutírico (Schofield 1979) y probablemente se trata de una característica de la subfamilia, así como de otras



subfamilias dentro de la familia Reduviidae. Algunos autores consideran que se trata de una feromona de alarma, más que de una sustancia defensiva.

La capacidad de estridular o de producir un sonido audible al frotar la proboscis con el surco prosternal en sentido anteroposterior está presente en adultos y ninfas de la mayoría de las especies estudiadas. Según Schofield (1977) este sonido contiene componentes ultrasónicos que pueden ser mayores de 100 Khz. La posible función de esta acción estridulatoria ha sido discutida por varios autores, aunque no se han establecido conclusiones definitivas. Algunos la consideran un mecanismo de defensa en tanto que otros lo estiman un mecanismo de comunicación intraespecífico (Schofield 1979; Zeledón 1983).

#### 1.5.1.7. Capacidad de Micción y Defecación

La principal forma de transmisión de Trypanosoma cruzi es posible por la contaminación de la herida producida por la proboscis, así como de las mucosas, con productos de excreción de los triatomíneos infectados; fundamentalmente por la diuresis que se produce durante o inmediata a la alimentación (Wood 1951).

La cantidad de alimento que ingieren los triatominos en cada sesión oscila entre 2 y 7 veces su volumen corpóreo, del cual aproximadamente el 77% es absorbido y luego excretado por los tubos de Malpighi. El tiempo requerido para iniciar la diuresis es variable, dependiendo de la especie y estadio, y se efectúa a diferentes intervalos, prolongándose usualmente hasta después de 3 ó 4 horas después de la ingestión. Wigglesworth (1931a, 1931b, 1931c), determinó que esta diuresis no está relacionada con el metabolismo del nitrógeno, indicando que más que nada sirve para restaurar la movilidad del insecto y eliminar rápidamente las sales innecesarias.

La primera gota de orina es generalmente negra debido al arrastre de residuos de hematima, producto de la digestión intestinal de la sangre. La segunda gota puede ser oscura o lechosa y, seguidamente, se produce una orina clara y transparente producto del filtrado de los tubos de Malpighi. Posterior a este proceso, la orina comienza a hacerse turbia y amarillenta presentándose progresivamente más sólida, aumentando su contenido en ácido úrico y, por lo tanto, disminuyendo su pH.

Maddrell (1962, 1963b) estableció que la profusa diuresis posterior a la alimentación en Rhodnius es causada por una hormona liberada en la hemolinfa, proveniente de la masa ganglionar mesotorácica. La distensión vertical del abdomen que

se produce durante la alimentación, es el estímulo percibido por los receptores nerviosos localizados en los músculos tergoesternales de la región anterior del intestino medio; tales receptores mandan una señal a las células neurosecretoras de la masa ganglionar mesotorácica donde se libera la neurohormona (Maddrell 1964). Aston (1975, 1979) determinó que la hormona parece ser un péptido acídico de bajo peso molecular.

En la búsqueda del entendimiento pleno de los mecanismos fisiológicos que rigen este fenómeno, Barrett (1982) coincidiendo con los planteamientos de Wigglesworth (1931a, 1931b, 1931c) sostiene que hay una rápida absorción de fluídos a nivel del buche en donde una bomba dependiente de sodio, se propone como la fuerza motriz para el movimiento del agua hacia el hemocele. Además, indica que éste mecanismo facilita la rápida remoción del plasma rico en cloruro de sodio (NaCl) no nutritivo y concentra las células rojas ricas en cloruro de potasio (KCl) altamente nutritivas.

El fenómeno descrito es de gran importancia en el ciclo y transmisión del Trypanosoma cruzi. No sólo contribuye a la expulsión mecánica de las formas metacíclicas o infectantes del parásito, sino que la composición química de la orina parece jugar un papel fundamental como medio ecológico en el que ocurre la metacicloogénesis (Zeledón et al. 1977b).

Con el uso de la estereomicrografía electrónica se ha demostrado que los parásitos ocupan todos los pliegues de la ampolla rectal, evidenciándose un predominio de epimastigotes, los cuales pueden encontrarse en proceso de reproducción o de metaciclogénesis. Tanto los epimastigotes como los tripomastigotes se adhieren mediante el flagelo al epitelio a través de hemidesmosomas (Zeledón et al. 1984). Camargo (1964) observó in vitro divisiones asimétricas, demostrando división y diferenciación paralela, al obtener de un epimastigote en reproducción una célula hija que permanece como epimastigote y la otra diferenciada en metatripomastigote. Sin embargo, en los trabajos de Zeledón et al. (1984) no se observaron divisiones asimétricas, aunque no se descarta esta posibilidad.

Los factores claves concernientes a la estimulación de la metaciclogénesis aún no están claros. Zeledón et al. (1977) sugieren que el ácido úrico o sus sales son los que inducen el proceso pero no hay evidencias concluyentes al respecto. Los experimentos in vitro con cultivos de Trypanosoma cruzi realizados Castellani et al. (1967) indican que es el cambio de un pH neutro a ligeramente ácido el que induce la diferenciación, añadiendo que las variaciones en dicho factor pueden hasta reprimir el proceso. Por otro lado, O'Daly (1976) sostiene que el elemento estimulante de la metaciclogénesis puede ser un péptido de bajo peso molecular.

La expulsión de los metatrimastigotes ocurre probablemente por el desprendimiento de éstos al distenderse la ampolla rectal, con el consiguiente lavado de los mismos durante la diuresis.

## 1.6 CICLOS DE VIDA Y DINAMICA DE POBLACION

### 1.6.1 Efecto de factores abióticos y bióticos en el ciclo.

La influencia de factores tales como la temperatura en el ciclo de desarrollo se ha puesto en evidencia en gran número de investigaciones, considerándose que dentro de un rango de temperatura ligeramente variable, de acuerdo a la especie, a medida que aumenta la temperatura el ciclo se acorta (Juárez 1970; Pippin 1970; Zeledón y Rabinovich 1981; Juárez y Pinho de Castro 1982; Tolezano et al. 1983).

El efecto de la humedad relativa en el desarrollo del ciclo depende de las exigencias de cada especie. Por ejemplo, especies como R. prolixus son afectadas y mueren en cortos períodos cuando son sometidas a humedades relativas por debajo de 30% (Buxton 1930, 1932). El efecto de la humedad relativa juega un papel fundamental en el desarrollo embrionario, de varias especies (Zeledón 1983) estableciéndose humedades relativas para el desarrollo óptimo. En el desarrollo postembrionario las condiciones adversas de temperatura y

humedad no sólo retardan el crecimiento y reproducción, sino que además contribuyen a la mortalidad durante la muda (Ryckman y Ryckman 1968).

Existe una gran cantidad de información en torno a los ciclos de desarrollo de diferentes especies, bajo condiciones controladas de humedad y temperatura, que han permitido establecer especies univoltinas, bivoltinas, semivoltinas y hasta ciclos de duración superiores a los 2 años (Uribe 1927; Hays 1965; Zeledón et al. 1970b; Rabinovich 1972; Costa y Perondini 1973; Szumlewicz 1976; Lent y Valderrama 1977; Pachecho de Souza et al. 1978; Jurberg y Ferreira 1980; Barretto et al. 1981; Zárata 1983).

Aún cuando las condiciones de cría en el laboratorio no pueden ser extrapoladas directamente al campo, estos estudios dan una idea aproximada de la situación en la naturaleza.

La frecuencia de la alimentación afecta notablemente el ciclo, por su relación directa con la producción de la hormona de la muda, de tal manera que el ciclo ninfal de los triatominos en general, cuando es realizado en condiciones constantes de humedad y temperatura, es inversamente proporcional a la frecuencia con que se alimentan los insectos.

Wigglesworth (1934) y Beckel y Friend (1964) demostraron que el estiramiento del abdomen produce el estímulo nervioso que envía un mensaje al ganglio cerebral, el que a su vez activa las glándulas torácicas que producen la hormona de la muda. En general se acepta que cualquiera de los cinco estadios ninfales por los que pasan los triatominos requieren de una sola ingestión sanguínea hasta la repleción para provocar la ecdisis y pasar al estadio siguiente; aunque se han encontrado especies que requieren más de una alimentación (Szumlewicz 1976; Zárate 1983). Una serie de factores de tipo físico, biológico, fisiológico, y de comportamiento afectan las tasas de crecimiento y reproducción de estos insectos. Como ya se ha indicado, la temperatura y la humedad afectan notablemente el ciclo de vida, la sobrevivencia de los huevos y ninfas y la longevidad de los adultos. Igualmente se ha establecido que la frecuencia de alimentación, la cantidad y, posiblemente la calidad del alimento pueden afectar éstos y otros parámetros del ciclo (Goodchild 1955; Correa 1962; Juárez 1970; Langley y Pinley 1978).

Existen variaciones interespecíficas en el número de huevos depositados por cada hembra, en la longevidad de los adultos, aunque, en general se considera que los triatominos tienen un alto potencial biótico, caracterizado por un período ninfal mucho más corto que el promedio de vida de los adultos (Zeledón y Rabinovich 1981).

La frecuencia de cópula en sí en tanto que factor influyente en el número y fertilidad de huevos puestos no parece ser determinante (Szumlewicz 1976), más, en contraposición Pippin (1970), encontró que en algunas especies norteamericanas el número de huevos puestos por cada hembra es mayor en las hembras que copulan más de una vez o que permanecen con el macho. Igualmente Zeledón (1983) señala que también existe esta diferencia con el número de huevos puestos por hembras vírgenes. Además de los factores extrínsecos que pueden influir en la fecundidad de las hembras, se ha determinado que hay un control intrínseco en el número de huevos puestos, aún entre individuos de una misma especie, criados bajo condiciones homogéneas de humedad, temperatura y alimentación.

Collier et al. (1977, 1981) han estimado la eficiencia de asimilación y utilización de energía para el crecimiento, producción de huevos y ecdisis de las ninfas de T. phyllosoma y R. prolixus.

El estado nutricional de los triatominos establecido como la razón peso: longitud es el factor que define la densidad de una población, el cual, a su vez, está determinado por la disponibilidad de hospederos (Schofield 1980a; Schofield y Marsden 1980; Piesman et al. 1983). De tal forma que la disponibilidad de hospederos regula las poblaciones en un momento dado, incidiendo de manera más importante que el efecto del espacio disponible (Rodríguez y Rabinovich 1980; Schofield 1980b; Schofield y Marsden 1980).

La frecuencia de cópula de los adultos bajo condiciones naturales es desconocida. Se ha determinado en el laboratorio que, en general las hembras copulan después de 1 a 3 días de la emergencia, usualmente después de la primera alimentación; y que los machos son capaces de inseminar a las hembras después de 5 a 9 días de emergidos, mediante la introducción de espermátóforos.

La cópula se efectúa con el macho en posición dorso-lateral sobre la hembra, y sus extremos caudales unidos. El macho evertte y gira el pigóforo por presión hemostática fijándolo con el par de claspers en un proceso cuya duración oscila entre 10 y 15 minutos, dependiendo de la especie. La hembra guarda los espermatozoides en la spermateca, de modo que una sólo cópula, teóricamente puede proveer suficientes espermatozoides para la vida reproductiva de la hembra (Hays 1965; Pippin 1970; Schofield 1979; Zárate 1983).

La conducta durante la cópula puede estar determinada, en parte por la presencia de feromonas sexuales de especie específica, como las encontradas en P. megistus y T. infestans por Persira y Paulini (1981); o como las de Rhodnius prolixus, que son feromonas de cópula que atraen a otros machos y los excitan, lo que también es ventajoso cuando la razón hembra: macho es mayor de 1.

El período de preoviposición ha sido establecido en diversas especies, encontrándose diferencias en su extensión que van de 8 a 23 días en general (Costa Lima 1940; Hays 1965; Pippin 1970; Zeledón 1981), aunque en D. maximus se determinó un período de preoviposición hasta de 15 semanas (Barretto et al. 1981).

La postura de huevos tiende a seguir un patrón cíclico, no obstante la tasa diaria parece ser constante para cada especie (Schofield 1979).

Es importante señalar que se ha observado autogenia en algunas especies, hecho que es directamente dependiente de la eficiencia de la última alimentación de las ninfas de quinto estadio. Este fenómeno permite el desarrollo de hembras reproductivamente activas, antes de tomar su primera alimentación en el estado adulto (Paranhos et al. 1975; Perondini et al. 1975; Petterson 1979).

#### 1.6.1.1. Enemigos y Parásitos

En la naturaleza o en condiciones experimentales una serie de animales tanto vertebrados como invertebrados actúan como depredadores de triatominos. Entre los vertebrados insectívoros, cuyo papel es de relativa importancia, se señalan las gallinas, sapos, lagartijas algunas ratas y varios mamíferos pequeños.

Barrett (1976) quién revisó el tema en detalle sostiene que tanto las gallinas como las lagartijas, por ser animales de hábitos diurnos, tienen poca incidencia como depredadores efectivos de triatominos; por otro lado, en los trabajos de Ryckman y Ryckman (1967b) se demuestra que las ratas del género Neotoma son depredadores y hospederos de Triatoma protracta simultáneamente.

Existen por lo menos 12 especies de arañas y 16 especies de insectos conocidos que son depredadores de triatominos tanto en condiciones naturales como experimentales (Barrett op. cit.). Muy pocos trabajos se han realizado para determinar la tasa de depredación de estos insectos y es probable que ésta varíe de región a región. Zeledón (1970c) sostiene que una sola araña puede comer un promedio de 18 ninfas de primer estadio de T. dimidiata por mes.

Entre los insectos se señalan especies de los órdenes Coleoptera, Dictyoptera, Hemiptera e Hymenoptera como depredadores naturales o experimentales y, en algunos casos, parasitoides proteleanos, asegurándose una depredación eficiente por parte de reduvidos que son capaces de mantener poblaciones domiciliarias de triatominos controlados (Barrett 1976; Feliciangeli et al. 1978; Marsden et al. 1979a).

Las hormigas también se les ha identificado como depredadores de alguna importancia bajo condiciones específicas (Schofield 1979; Tonn y Gratz 1979; Zeledón 1983).

Algunos ácaros del género Pimeliaphilus son ectoparásitos de especie específica, sugiriéndose su uso como posibles controladores, debido a su capacidad de disminuir considerablemente las poblaciones de triatomíneos en el laboratorio (Zeledón 1981).

Entre las especies de tripanosomas y otros protozoos parásitos de estos insectos, se menciona el posible efecto deletéreo del Trypanosoma rangeli, capaz de reducir las expectativas de vida de los triatomíneos en los que se desarrolla (Barrett 1976; Tonn y Gratz 1979).

## **CAPITULO 2**

### **METODOLOGIA**

## 2. METODOLOGIA

### 2.1 AREA Y METODO DE COLECTA

El área de colecta se estableció en la Isla de Barro Colorado  $9^{\circ} 9' 19''$  N y  $79^{\circ} 45' 19''$  O; la cual tiene una superficie de 1,500 ha. La isla se encuentra en el lago Gatún a 137m sobre el nivel del mar y con 96m sobre el nivel del lago. El clima es comparable con el clima tropical húmedo de tierras bajas. En campo abierto el promedio de temperatura anual es de  $27^{\circ}$  C y la humedad relativa es alta especialmente cerca del suelo, con un promedio de 75 a 77% en los meses de marzo y abril (estación seca) en la foresta. La precipitación anual es de 2600 mm, con un 90% durante la estación lluviosa. (Dietrich et al. 1982).

De febrero a junio de 1984 y de febrero a abril de 1985 se efectuaron colectas nocturnas tres veces por semana, entre las 19:30 pm y las 03:00 a.m. utilizando luz negra como atrayente, y revisando en las ventanas de las instalaciones.

Los especímenes fueron colectados manualmente, y con la ayuda de envases de colecta, revisando prolijamente cada 15 minutos las luces, incluyendo los conos de sombra de las mismas, así como todas las ventanas de las instalaciones ya mencionadas. En el campo cada insecto era guardado en envases plásticos de 6.5 x 6.5 cm a los que previamente se les había colocado papel filtro en el fondo y un acor-

deón del mismo material que le sirviera de soporte. Estos mismos envases servían para su transporte al laboratorio, a los que previamente se le anotaba el sexo del insecto y el sitio, la hora y la fecha de colecta.

## 2.2 CONDICIONES AMBIENTALES Y FUENTE DE ALIMENTO

En el laboratorio, con temperatura de 27<sup>o</sup> C y humedad relativa (HR) entre 70 y 80%, se aparearon adultos de campo alimentándolos semanalmente sobre una región previamente desplumada de una paloma castilla (Columba livia). Los especímenes permanecían en oscuridad mantenidos en envases de vidrio de 4.5 x 7 cm. sellados con gasa y malla de nailon por medio de una goma elástica. A fin de aumentar el contacto con la fuente de alimento durante la alimentación, en los envases solo se colocaba la malla de nailon en la forma ya descrita. En aquellos casos en que la alimentación tardaba en comenzar inicialmente fue permitido un contacto hasta de una hora. Condiciones constantes de temperatura y HR fueron mantenidas con una incubadora y registradas utilizando un higrotermógrafo Cole-Palmer modelo 8368-00.

## 2.3 FRECUENCIA DE INFECCION CON ECTOPARASITOS Y ENDOPARASITOS

Después de ser transferidos al laboratorio, cada espécimen era cuidadosamente examinado bajo el estereoscopio en busca de

ectoparásitos o insectos foréticos. Adicionalmente a cada ejemplar colectado se le realizó un examen microscópico de orina o heces frescas, obtenidas durante la diuresis inmediata a la alimentación. Para ello se mezclaba una gota del material expelido por el insecto, con una gota de salina fisiológica, suspensión que era observada bajo el microscopio en busca de tripomastigotes a fin de evaluar la infección con Trypanosoma.

#### 2.4 CONDUCTA DURANTE LA ALIMENTACION, COPULA Y OVIPOSICION

Durante las primeras cinco semanas de permanencia en el laboratorio se anotó el tiempo que demoraban en iniciar la alimentación cada uno de los especímenes, contando desde el momento que se les ofrecía un hospedero, hasta el primer momento de contacto y búsqueda activa de las piezas bucales. También se observó el comportamiento durante la alimentación, cópula y oviposición de los adultos de campo.

Con el objeto de determinar el mejor día para la primera alimentación de las ninfas de primer estadio ( $N_1$ ) seleccionamos 100 ejemplares a los que fue ofrecido alimento durante 15 minutos, desde el primer día de vida hasta el décimo día.

Aquellas  $N_1$  que no se alimentaban de la fuente original (paloma) fueron separadas y expuestas a diferentes hospederos,

(cobayos, ratones, conejos y pollos tiernos) como vía de encontrar las condiciones óptimas de alimentación.

## 2.5 DETERMINACION DEL CICLO DE VIDA

A cada hembra se le llevó un registro diario del número de huevos puestos, colocándolos en viales de 3 x 5.5 cm. y sometidos a las mismas condiciones de los adultos traídos del campo. Sin embargo, en el transcurso del desarrollo del trabajo, las condiciones de HR fueron elevadas a 100% en la búsqueda de mejores condiciones de desarrollo embrionario. Para lograr el 100% del H. R. se utilizó una cámara de desecación, colocando en la parte inferior algodón absorbente y agua destilada hasta alcanzar la humedad deseada. La cámara fue colocada en la incubadora para mantener la temperatura a 27° C. Una vez completado el desarrollo embrionario, las N<sub>1</sub> eran transferidas fuera de la cámara a HR entre 70 y 80%. Cada estadio fue observado, anotando las fechas de eclosión y mudas hasta la emergencia de los adultos considerando cada estadio como una muestra aparte.

### 2.5.1. Medidas Estadísticas

Las características de la muestra, la media, la desviación estandard, y módulo fueron estimados para huevos y cada uno de los estadios ninfales.

**CAPITULO 3**

**RESULTADOS**

### 3. RESULTADOS

#### 3.1 COLECTA DE ESPECIMENES

Los resultados de la colecta de Panstrongylus humeralis durante los meses anotados se resumen en el Cuadro No. 1

CUADRO No. 1

Colecta de Panstrongylus humeralis de febrero a junio de 1984  
y de febrero a abril de 1985 en la Isla de Barro Colorado

HORA	FRECUENCIA	SEXO	
		M	H
19:00-19:59	0	0	0
20:00-20:59	3	1	2
21:00-21:59	7	0	7
22:00-22:59	6	1	5
23:00-23:59	4	0	4
00:00-00:59	0	0	0
01:00-01:59	0	0	0
02:00-02:59	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>
TOTAL	<u>20</u>	<u>2</u>	<u>18</u>

Solamente se capturó esta especie entre las 20:30 y las 24:00h. Las hembras fueron mayormente colectadas presentando una razón hembra:macho equivalente a 9/1. Ninguno de los especímenes capturados presentaba indicios de alimentación reciente.

### 3.2 TASA DE INFECCION

El cuadro No. 2 se pueden ver los resultados de los exámenes microscópicos realizados con las deyecciones de cada uno de los especímenes que logró alimentarse en el laboratorio.

CUADRO No. 2

Frecuencia de Infección con Trypanosoma tipo cruzi en Panstrongylus humeralis colectados en la Isla de Barro Colorado

TOTAL	NUMERO	POSITIVO	
	EXAMINADOS	No.	%
20	14	14	100%

\* Mortalidad en el laboratorio 30% (6/20).

Estos resultados revelan que el 100% de los individuos revisados estuvo positivo y aún considerando la magnitud de muertos como negativa, por lo menos el 70% del total colectado presentaba infección con Trypanosoma tipo cruzi.

### 3.3 TIEMPO DE ALIMENTACION DE ADULTOS DE CAMPO

En el cuadro N° 3 se esquematiza el tiempo promedio de inicio y finalización de cinco alimentaciones por espécimen, (N=5), de los 14 individuos estudiados.

## CUADRO No. 3

Tiempo promedio de inicio de alimentación y repleción de adultos  
silvestres de Panstrongylus humeralis colectados en la  
Isla de Barro Colorado

ESPECIMEN	SEXO	TIEMPO PROMEDIO *(N=5)	
		INICIO	REPLECION
01	hembra	15	27
03	macho	5	25
04	macho	5	26
06	hembra	12	35
07	hembra	15	40
08	hembra	20	58
09	hembra	25	30
10	hembra	12	35
11	hembra	25	45
14	hembra	12	25
15	hembra	15	25
16	hembra	14	35
17	hembra	10	35
18	hembra	15	48

\* en minutos.

Otras observaciones evidenciaron que los machos se alimentaron más rápido que las hembras, demorando un tiempo medio de 5 minutos en iniciar la alimentación y 25 en llegar a la repleción, mientras que las hembras se mostraron más lentas, con un tiempo medio de inicio de 15 minutos y 35 minutos para lograr la repleción. Sin embargo, a medida que los especímenes aumentaban su tiempo de permanencia en cautiverio bajo las condiciones del sistema en mención, se observó un cambio en la conducta, principalmente entre las hembras, las cuales disminuyeron su tiempo de inicio de alimentación a cinco minutos o menos, manteniéndose la media del tiempo para la repleción en cada sexo.

### 3.4 COMPORTAMIENTO DURANTE LA ALIMENTACION, COPULA Y OVIPOSICION

#### 3.4.1 Alimentación

En general durante la alimentación los individuos no mostraron interrupción natural del proceso de alimentación, solamente se observó suspensión de la actividad cuando los individuos eran perturbados por la luz o bien por un movimiento de su fuente de alimento.

Las ninfas de primer estadio ( $N_1$ ) logran la repleción después de 10 minutos de iniciada la alimentación. Cabe señalar que entre las primeras  $N_1$  el porcentaje de mortalidad, presumiblemente por no alimentarse, estaba entre 40 y 100%. No obstante, una vez que en cada grupo por lo menos una ninfa lograba ser lo suficientemente estimulada, como para iniciar la alimentación y luego lograr la repleción, inmediatamente se producía la diuresis. Sólo entonces el resto de las ninfas iniciaba su alimentación. De los diferentes animales utilizados para la alimentación de las  $N_1$ , en busca de mejores estímulos ninguno resultó ser determinante.

Las  $N_2$ ,  $N_3$  y  $N_4$  se alimentan hasta la repleción en aproximadamente 15 minutos, a diferencia de las  $N_5$  que lo hacen en más o menos 25 minutos.

Los adultos de laboratorio ( $F_1$ ), inician la alimentación entre dos y cinco minutos logrando la repleción en 25 a 30 minutos.

#### 3.4.1.1. Primera alimentación de ninfas de primer estadio

En el Cuadro No. 4 se observa que ningún ejemplar fue capaz de alimentarse en los dos primeros días de vida, lográndose la alimentación de las 100 ninfas al sexto día.

## CUADRO No. 4

Primera alimentación de un Grupo de 100 Ninfas  
de Primer Estadio de Panstrongylus humeralis

DIAS DESPUES DE LA ECLOSION	NINFAS ALIMENTADAS		
	<u>No.</u>	PORCENTAJE	PORCENTAJE ACUMULADO
1	0	0.0	0.0
2	0	0.0	0.0
3	20	20.0	20.0
4	37	37.0	57.0
5	34	34.0	91.0
6	9	9.0	100.0

3.4.2 Cópula

El tiempo de cópula tuvo una duración promedio de 15 minutos (R = 12.5 - 16 minutos, N=10). Al inicio el macho se aproxima a la hembra hasta lograr estar paralelo a ella, de inmediato, procede a inmovilizarla con las tres patas del lado contíguo a la hembra. Posteriormente adopta una posición dorsolateral y coloca el ápice de su abdomen por debajo de esta para, finalmente, permanecer sobre el dorso de la misma, con el extremo posterior curvado hacia la región ventral del extremo caudal de la pareja.

### 3.4.3 Oviposición

Las hembras ponen los huevos sueltos y generalmente se desplazan a la parte superior del envase desde donde los dejan caer. Los huevos son rosa pálido, con un tamaño promedio de 1.5 mm. que varió de 1 a 2 mm de longitud x 0.5 mm de ancho y un peso que osciló entre 1.7 y 2.7 mg. Al cabo de 7 días se presentan infuscados con manchas rojas, y a los 15 días se tornan completamente rojos, evidenciándose la presencia de las manchas oculares como dos puntos negros. El período incubación va de 13 a 23 días, con un porcentaje de eclosión del 100% cuando son mantenidos a 27<sup>o</sup> C y 100% de HR; sin embargo, debemos anotar que en estas condiciones de laboratorio se observaron ácaros parasitando huevos, los cuales fueron identificados por el Zoólogo del Laboratorio Conmemorativo Gorgas, Dr. Eustorgio Méndez como Tyrophagus lintneri.

#### 3.4.3.1 Período de Vida, Producción de huevos y Porcentaje de Fertilidad en Hembras Silvestres bajo condiciones de Laboratorio

El registro del número de huevos de 11 hembras de campo son presentados en el Cuadro No. 5. Aún cuando el valor de estos datos es relativo ya que se desconoce el período de

vida precedente y su historia de oviposturas previa, servirán para hacer posteriores comparaciones con observaciones similares en hembras criadas en el laboratorio y posiblemente postular hipótesis de sus probables condiciones de vuelo.

CUADRO No. 5

Período de Vida, Producción de Huevos y Porcentaje de Fertilidad de Hembras de Panstrongylus humeralis colectadas en la Isla de Barro Colorado febrero a abril de 1985

ESPECIMEN No.	No. MAXIMO DE HUEVOS/DIA	No. TOTAL HUEVOS	No. DE HUEVOS FERTILES	%	PERIODO DE VIDA (DIAS)
10	50	998	0	0	199
11	39	528	445	84	194
12*	3	3	3	100	4
13*	59	77	77	100	10
14	20	54	34	63	32
15	23	247	187	76	181
16	36	102	102	100	18
17	31	154	154	100	51
18	38	108	108	100	26
19*	0	0	0	0	1
20*	0	0	0	0	3

\* Individuos que no se alimentaron en el laboratorio.

### 3.5 PRESENCIA DE ECTOPARASITOS O INSECTOS FORETICOS

No se encontraron ectoparásitos ni insectos foréticos en los 20 Panstrongylus humeralis examinados.

### 3.6 CICLO EVOLUTIVO

#### 3.6.1 Requerimientos para el Desarrollo Embionario Optimo

Un total de 824 huevos fértiles fueron mantenidos a 27° C y con humedad relativa entre 70 y 80%: el porcentaje de eclosión de éstos estuvo alrededor de 60%. A diferencia de 680 huevos fértiles que se mantuvieron a 100% de HR de los cuales el 100% eclosionó (ver Cuadro No. 6).

CUADRO No. 6

Desarrollo Embrionario de Panstrongylus humeralis bajo diferentes condiciones de Humedad Relativa

H U E V O S					
H.R.	OBSERVADOS	FERTILES	% ECLOSIONADOS	% NO ECLOSIONADOS	
70-80%	824	824	59 (485)	41	(339)
100%	843	680	100 (680)	0	

### 3.6.2 Tasa de Supervivencia de Ninfas de Primer Estadio

Establecimos dos lotes de  $N_1$  procedentes de huevos mantenidos con HR entre 70 y 80% (A y B) donde se registró un promedio de 80% de mortalidad y un lote de  $N_1$  obtenidas de huevos criados con 100% de HR (C) en el que se evidencio 41% de mortalidad (Ver Cuadro No. 7).

CUADRO No. 7

#### Tasa de Supervivencia de Ninfas de Primer Estadio

LOTE	NUMEROS DE NINFAS		
	OBSERVADAS	MUERTOS	ALIMENTADAS
A *	235	139 (59.0%)	96 (41%)
B *	250	250 (100.0%)	0
C	680	279 (41.0%)	401 (59%)

\* $\bar{x}$  t = 27°C  
HR = 70-80%

La tasa de supervivencia en los primeros lotes (A y B) fue de 41 y 0%, mientras que en el lote de las  $N_1$  obtenidas de huevos con HR de 100% (C), esta cifra aumentó a 59% aproximadamente.

3.7 DURACION DEL CICLO EVOLUTIVO

Los resultados presentados en el Cuadro No. 8 muestran que el tiempo medio que cada estadio necesita para efectuar la muda, aumenta gradualmente hacia los últimos estadios.

CUADRO No. 8

Características Estadísticas de la Duración\* de la Fase Embrionaria y del Ciclo Evolutivo de Panstrongylus humeralis

ESTADIO	N (EJEMPLARES OBSERVADOS)	DURACION		AMPLITUD	MEDIA	X + S
		MAXIMO	MINIMO			
huevo	680	23	13	10	18.8	1.7
N <sub>1</sub>	401	50	7	43	17.9	5.3
N <sub>2</sub>	401	46	9	37	16.6	5.7
N <sub>3</sub>	394	68	10	58	21.6	7.9
N <sub>4</sub>	347	63	16	47	30.9	9.6
N <sub>5</sub>	143**	80	29	51	43.6	8.7
Hembra	74	80	31	49	46.3	11.5
Macho	69	58	29	29	40.9	5.8
Total de						
Huevo a						
Hembra		330	86	244	152.5	
Total de						
Huevo a						
Macho		308	83	225	147.2	

\* en días.

\*\* (n = 143/347)

Las medias observadas para la duración de la fase embrionaria son a 27° C y 100% de H. R.

En estos resultados se observa que los machos tienen un tiempo de evolución menor que las hembras cuyos promedios en cuanto a la duración total del ciclo evolutivo corresponde a 147.2 y 152.5 días respectivamente.

### 3.8 VARIACION DE TAMAÑO ENTRE ADULTOS DE CAMPO Y DE LABORATORIO

El tamaño de los adultos , varía entre las formas obtenidas en la naturaleza, que en general son mayores que aquellas nacidas en el laboratorio. Para las silvestres el promedio de tamaño es 31.5 x 12.0 mm para la hembra y 26.5 x 8.5 mm para el macho y para las segundas es de 28.5 x 10.5 mm para la hembra y 24.5 x 6.5 mm para el macho. (Ver Cuadro No. 9.).

CUADRO No. 9

Resultados de Variaciones de tamaño entre Adultos de Campo  
y Laboratorio de Panstrongylus humeralis

SEXO	LONGITUD (mm)	LABORATORIO (N = 74 ♀ , 69 ♂)	CAMPO (N = 18 ♀ , 2 ♂)
Hembra	L	28.5	31.5
	A	10.5	12.0
	LxA	299.2	378.0
Macho	L	24.5	26.5
	A	6.5	8.5
	LxA	159.2	225.2

**CAPITULO 4**

**DISCUSION**

#### 4. DISCUSION

De los especímenes colectados se observa que las hembras son mayormente atraídas por la luz (90%) al compararlas con los machos (10%). Este aspecto es interesante por cuanto que es un indicador de la posibilidad de evolución de este triatomo selvático a colonizar la vivienda humana. Estos datos son comparables con los de Sousa et al. (1983) quienes señalaron que las hembras tanto de R. pallescens como las de P. humeralis tienen mayor actividad y representación en las capturas de triatominos con trampas de luz en la Isla de Barro Colorado.

La captura durante las primeras horas de la noche (20:30 a 23:00 horas ), demuestra que el 100% de los P. humeralis capturados viajó hacia la luz, después de que la intensidad de esta, alcanzó 0 candle pie ó 0 lux. Esta observación incluye esta especie dentro del patrón general de actividad nocturna, durante las primeras horas de oscuridad (Wigglesworth 1952; Okasha 1964; Sjogren y Ryckman 1966; Schofield 1976, 1979; Settembrini 1984). Los especímenes capturados no presentaron signos visibles de alimentación reciente, lo que sugiere que, al igual que en la mayoría de los triatominos uno de los estímulos primarios para el vuelo de P. humeralis es el ayuno (Sjogren y Ryckman 1966; Pippin 1970; Lehane y Schofield 1981, 1982; Zeledón y Rabinovich 1981).

La tasa de infección de los especímenes examinadas es considerablemente alta (100%). Este resultado coincide con el expuesto por Sousa et al. (1983) quienes encontraron un único individuo capturado en Barro Colorado infectado con T. cruzi. Sousa y Adames (1977) de 4 especímenes de P. humeralis, encontrados en Bayano demostraron que 2 (50%) estaban positivos con T. cruzi hecho que evidencia también el potencial de esta especie de mantener ciclos silvestres del parásito. Es aquí donde estriba uno de los aspectos más importantes de las especies silvestres, cuyo estudio es importante no sólo por su papel en el ciclo del T. cruzi sino también para conocer sus hábitos y requerimientos de manera que nos permitan predecir en alguna medida la posibilidad de domiciliación bajo determinadas circunstancias.

La alimentación de los adultos de campo tanto en palomas como en cobayos denota que esta especie es ecléctica no estenofágica como la mayoría de los triatomíneos (Barretto 1971; Minter et al. 1973; Aragao 1983; Zeledón 1983), y, el hecho de que algunos individuos no se hubiesen alimentado, obedece a razones diferentes a aquellas de la preferencia alimenticia.

Una de las causas de la baja tasa de sobrevivencia de las  $N_1$  cuando los huevos fueron mantenidos a humedades relativas entre 70 y 80%, fue la escasa humedad para un desarrollo embrionario favorable; además que, en general, la  $N_1$  son más susceptibles a factores

ambientales (Zeledón 1981). Sin embargo, cuando se aumenta la HR y se incuban los huevos en 100% de HR, la eclosión de estos alcanza el 100%, más, la tasa de sobrevivencia de las  $N_1$  luego expuestas a 70 y 80% de HR, sigue siendo relativamente baja (60%) pero en este caso posiblemente atribuída al ayuno o a algún otro factor no determinado. Al respecto consideramos que, indirectamente, estamos haciendo una selección de las  $N_1$  que se van a adaptar a la vida en el laboratorio; estimamos que la selección se da al menos cuando un grupo de  $N_1$  mayormente estimulado logra alimentarse y una vez que se produce la diuresis atrae al resto de las  $N_1$  a través de una feromona de agregación como la descrita por Schofield (1977). Habría que demostrar mediante otros estudios si en P. humeralis existe realmente esta feromona de agregación y su composición química, lo que podría utilizarse para colecta de ninfas.

La exigencia de 100% de HR para el desarrollo embrionario óptimo sugiere que posiblemente esta especie se desarrolle en algún tipo de madriguera de animales donde la humedad del microhabitat alcanza un 100%. Análogamente P. geniculatus necesita de las mismas condiciones de desarrollo embrionario (Lent y Wygodzinsky 1979), y se encuentra muy relacionado con armadillos lo que nos induce a pensar en la posibilidad de situaciones similares.

La conducta de P. humeralis durante la cópula, lo enmarcan dentro de un patrón general, en el cual prácticamente no hay cortejo visible.

La postura de huevos sueltos sugiere que se trata probablemente de una especie no arborea, de acuerdo a las observaciones de Schofield (1979).

El hallazgo de ácaros de la familia Acaridae (Tyrophagus lintneri) como parásitos de huevos de P. humeralis resulta interesante y consideramos que deberá evaluarse su potencial como posibles controladores de triatominos.

El promedio máximo de huevos fue de 30 (N - 8), lo que debemos asociar a la alimentación y ciclos de postura, aún en el caso específico de la hembra No. 13 cuyo número máximo fue de 59.

El período de vida de los adultos de campo en el laboratorio muestra una duración máxima de 199 días, lo que nos sugiere que los adultos tienen una expectativa de vida mayor a 6 meses.

La primera alimentación de las  $N_1$  más que nada nos permitió establecer una metodología de trabajo para el desarrollo de la colonia; la que nos señala que debemos iniciar la alimentación entre el cuarto y quinto día de nacidas.

Las características estadísticas de la duración de la fase embrionaria y del ciclo evolutivo reflejan que se trata de una especie bi-

voltina, aunque como ya se ha manifestado las condiciones en la naturaleza son diferentes y la duración del ciclo depende de las condiciones climáticas y la frecuencia de alimentación (Buxton 1930, 1932; Juárez 1970; Pippin 1970; Zeledón y Rabinovich 1981; Juárez y Pinho de Castro 1982; Tolezano et al. 1983).

Los resultados aquí anotados sólo son comparables con aquellos estudios realizados bajo las mismas condiciones de H.R., temperatura y frecuencia de alimentación. Además existen diferencias interespecíficas por lo que los resultados aquí expuestos no podrían ser comparados con otras especies. Sin embargo los datos de duración del ciclo ninfal indican que el período constitutivo de los estadios ninfales aumenta en los estadios mas avanzados, hecho que también fue observado en otras especies (Zeledón et al. 1970a; Szumlewicz 1976; Aragao 1981).

Los huevos de P. humeralis eclosionan entre los 13 y 23 días después de la postura, con una media de 18.8 días. Se sugiere un estudio de temperaturas acumulativas para el desarrollo embrionario, en el que se establezcan las temperaturas máxima y mínima de desarrollo y luego se puedan predecir nacimientos de  $N_1$ .

Se observó una disminución de tamaño entre los adultos de campo y los obtenidos en el laboratorio al igual que las observaciones en

Triatoma dimidiata realizadas por Zeledón et al. (1970a) y las anotadas por Lent y Wygodzinsky (1979). Estas diferencias posiblemente se deban a que las ninfas en la naturaleza no alcanzan comunmente la repleción en cada alimentación, lo que las obliga a llevar a cabo sendas comidas parciales en el mismo estadio, sin lograr la ecdisis. La distención repetida y parcial del tegumento permite un mayor tamaño del insecto (Zeledón op. cit.).

## CAPITULO 5

### CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

1. Las hembras de Panstrongylus humeralis son mayormente atraídas por la luz que los machos.
2. La hora de captura para esta especie oscila entre las 20:30 y las 23 horas con una mayor frecuencia entre las 21:00 y 23:00 horas
3. La duración de la fase embrionaria va de 13 a 23 días con un promedio de 18.8 días a 27°C y 100% de H.R. Se requiere 100% de H.R. para el desarrollo embrionario óptimo.
4. La duración del ciclo evolutivo de huevo a hembra requiere un mínimo de 86 días y un máximo de 244 días con una media de 152.5 días a 27°C y con una H.R. entre 70 y 80% para el desarrollo post-embrionario. La duración del ciclo de huevo a macho tiene una amplitud entre 83 y 308 días de duración con un promedio de 147.2 días bajo las condiciones ya mencionadas.
5. Los adultos de laboratorio son más pequeños que los adultos obtenidos en la naturaleza.
6. Las ninfas de primer estadio se alimentan de preferencia entre el cuarto y quinto día de nacidas.

7. Recomendamos un estudio en donde se determine el estado nutricional (razón: peso/longitud) del P. humeralis, al dispersarse y correlacionar éste con la adaptación de hembras y machos en el laboratorio.
  
8. Sugerimos se hagan evaluaciones en donde se determine la presencia o ausencia de feromonas de agregación en heces frescas de ninfas y se compruebe si son inter específicas. Este estudio serviría de base para trabajos de determinación de composición química y utilización de las feromonas en mención.
  
9. Consideramos necesaria la búsqueda de ecotopos naturales, utilizando hospederos marcados o disección de microhabitat, así como la utilización de pruebas de precipitina que nos permitan complementar otros aspectos de la biología del P. humeralis.

## **BIBLIOGRAFIA**

- Adams, R. R. y Ryckman, R. E. (1969). A Comparative electrophoresis study of the Triatoma rubida complex (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). J. Med. Ent. 6:1-18.
- Anwyl, R. (1972). The structure and properties of an abdominal stretch receptor in Rhodnius prolixus. J. Insect. Physiol. 18:2143-2153.
- Aragao, M. B. (1983). Domiciliação de triatomíneos ou preadaptação a antropofilia a ornitofilia. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 17:51-55.
- Aston, R. J. (1975). The role of adenosine 3-5 cyclic monophosphate in relation to the diuretic hormone of Rhodnius prolixus. J. Insect. Physiol. 21:1873-1877.
- Aston, R. J. (1979). Studies on diuretic hormone of Rhodnius prolixus, some observations on the purification and nature of the hormone and the dynamics of its release in vitro. Ins. Biochem. 9:163-176.
- Baines, S. (1956). The role of the symbiotic bacteria in the nutrition of Rhodnius prolixus. (Hemiptera). J. Exp. Biol. 33:533-541.
- Barata, S. B. J. M. (1981). Aspectos Morfológicos de ovos de Triatominae. II Características macroscópicas e exocoriais de dez especies do genero Rhodnius Stal 1859 (Hemiptera: Reduviidae). Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 15:490-542.
- Barrett, F. M. (1982). Absorption of fluid from the anterior midgut in Rhodnius. J. Insect. Physiol. 28-(4):335-341.
- Barrett, T. V. (1976). Parasites and predators of Triatominae. In: New Approaches in American Trypanosomiasis Research. Pan Am Health Organization Wash. Scientific Pub. 318, pp 24-30.
- Barrett, T. V. y Arias, J. R. (1985). A new triatome host of Trypanosoma from Central Amazon of Brasil, Cavernicola lenti n.sp. (Hemiptera: Reduviidae, Triatominae). Mem. Inst. Osw Cruz. 80(1) 91-96.
- Barretto, A. C., Prata, A. R., Marsden, P. D., Cuba, C. C. y Trigueira, C. P. (1981). Aspectos biológicos e criação em massa de Dipetalogaster maximus (Uhler 1894) (Triatominae). Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paulo. 23(1):18-27.

- Barretto, M. P. (1971). Memorias del II Congreso Centroamericano y I Nal. de Microbiología 1-6 diciembre de 1968. Asociación Panameña de Microbiología. Nuevos conceptos ecológicos en la epidemiología de la Enfermedad de Chagas. pp 131-148.
- Barretto, M. P. y Domínguez, R. R. (1981). Estudios sobre reservatorios vectores silvestres do Tripanosoma cruzi. LXXVII: Oservacoes sobre a ecología do Triatoma arthurneivai Lent & Martins 1940. Rev. Brasil. Biol. 41(2):317-320.
- Beckel, W. E. y Fiend, W. G. (1964). The relation of abdominal distension and nutrition to molting in Rhodnius prolixus (Stal) (Hemiptera). Canadian J. of Zoology. 42-71-78.
- Bertram, D. S. (1971). Atraction of Triatomine bug vector of Chagas disease to betalights. Nature (231) 268.
- Brodie, H. D. y Ryckman, R. E. (1967). Molecular taxonomy of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae). J. Med. Ent. 4:497-517.
- Buxton, M. A. P. A. (1930). The biology of a blood-sucking Rhodnius prolixus. Trans. Ent. Soc. Lond. 78 (II) 227-236.
- Buxton, M. A. P. A. (1932). The relation of adult Rhodnius prolixus (Reduviidae: Rhynchota) to atmospheric humidity. Parasitology 24:429-439.
- Camargo, E. P. (1964). Growth and differentiation in Trypanosoma cruzi. I. Origin of metacyclic trypanosomes in liquid media. Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paulo 6:93-100.
- Carcavallo, R. U., Tonn, R. J. y Otero, M. A. (1976). Notas sobre la biología, ecología y distribución geográfica de Cavernicola pilosa, 1937 (Hemiptera: Reduviidae). Bol Dir. Malar. San. Amb. 16:175.
- Castellani, O., Ribeiro, L. V. y Fernández, J. F. (1967). Differentiation of Trypanosoma cruzi in culture. J. Protozoology 14:444-451.
- Cirano, R. y Zeledón, R. (1964). Observaciones sobre la capacidad alimenticia y respiración de Triatoma infestans y Rhodnius prolixus (Hemiptera: Reduviidae). Rev. Biol. Trop. 12(2):271-285.
- Collier, B., Bosque, C., Rodríguez, E. y Rabinovich, J. (1977). The energy budget of Triatoma phyllosoma (Hemiptera: Reduviidae) under laboratory conditions. J. Med. Ent. 14(4):425-433.

- Collier, B., Rabinovich, J., Bosque, C., Rodríguez, E. (1981).  
An energy budget for Rhodnius prolixus (Hemiptera: Reduviidae)  
under laboratory conditions. J. Med. Ent. 18(4):257-265.
- Correa, F. M. de A. (1962). Estudo comparativo do ciclo evolutivo  
do Triatoma infestans alimentado em diferentes animais (Hemiptera:  
Reduviidae). Papeis Avulsos Do Departmaneto De Zoologia. Sao  
Paulo 15:177-200.
- Costa Lima (1940). Insectos do Brasil Tomo II. Hemiptera Serie  
Didactica da escola Nac. de Agronomia, Rio de Janeiro. 3,  
pp173-206.
- Costa, M. J. y Perondini, A. L. P. (1973). Resistencia do Triatoma  
brasilensis ao jejum. Rev. Saude Publ. Sao Paulo 7:207-217.
- Champion, G. C. (1897-1901). Bilogia Centrali-Americana. Insecta  
Thynchota Hemiptera-Heteroptera 2:206-209.
- Christensen, H. A. y Vásquez, A. M. de (1981). Host feeding profiles  
of Rhodnius pallescens (Hemiptera: Reduviidae) in rural villages  
of central Panama. A. J. Trop. Med. Hyg. 30 (1): 278-283.
- Christensen, H. A., Whitlaw, J. T., Chaniotis, B. N. y Vásquez, A. M.  
de (1980). Sylvatic host of R. pallescens nymphs in the Panama  
Canal Zone. J. Med. Ent. 17(2): 182.
- Dias, de A y Pires, F. (1976). Ecology of small mammals in relation  
to sylvan and domestic transmission cycles. En: New Approches in  
American Trypanosomiasis Research. Pan Am. Health Organization  
Wash. Sc. Pub. 318, pp301-306.
- Dietrich, W. E., Windsor, D. M. y Dume, T. (1982). Geology, climate  
and hidrology of Barro Colorado Island. En: The ecology of a  
tropical forest. Ed. Egbert G. Leigh Jr. et al. Wash., D. C.:  
Smithsonian Institution Press. pp21-46.
- Ekkens, D. B. (1981). Nocturnal flights of Triatoma (Hemiptera:  
Reduviidae) in Sabino Canyon, Arizona I. Light collections. J.  
Med. Ent. 18(3):211-227.
- Ekkens, D. B. (1984). Nocturnal flights of Triatoma (Hemiptera:  
Reduviidae) in Sabino Canyon, Arizona II. Neotoma lodge studies.  
J. Med. Ent. 21(2):140-144.

- Espinola, H. N. (1966). Nota sobre diferencias sexuais em formas imaturas de Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). Rev. Brasi. Biol. 26(3):263-267.
- Espinola, H. N., Tonn, R. J. Jiménez, J. y Mora, E. (1979). The use of experimental chickens houses to determine the presence of Triatomines (Hemiptera, Reduviidae) in Venezuela, in an area free of palms. Bull. Soc. Vector Ecol. 4:54-59.
- Feliciangeli, M. D., Rabinovich, J. y Fernández, E. (1980). Resistencia al ayuno en triatominos (Hemiptera, Reduviidae) venezolanos. I. Rhodnius prolixus Stal. Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paulo. 22(2) 53-61.
- Fistein, B. y Chowdhury, M. N. H. (1970). Feeding and excretion of Rhodnius prolixus infect with Schizotrypanum cruzi. Trasn. Roy. Soc Trop. Med. Hyg. 64-188.
- Forattini, O. P. (1980). Biogeografia, origem e distribuição da domicialiação de triatomíneos no Brasil. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 14(3):265-299.
- Forattini, O. P., Rocha e Silva, E. O., Ferreira, O. A, (1971b). Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. III. Dispersão local de triatomíneos, com especial referencia ao Triatoma sordida. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 5:193-205.
- Forattini, O. P., Ferreira, O. A, Rocha e Silva, E. O. y Rabello, E. X. (1973a). Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. V. Observações sobre colonização espontanea de triatomíneos silvestres em ecotopos artificiais, com especial referencia ao Triatoma sordida. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 7:219-239.
- Forattini, O. P., Ferreira, O. A, Rocha e Silva, E. O. y Rabello, E. X. (1974). Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. VI. Persistencia do Triatoma sordida alteração ambiental e suas possiveis relações com a dispersão da especie. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 8:265-282.
- Forattini, O. P., Ferreira, O. A, Rocha e Silva, E. O. y Rabello, E. X. (1977a). Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. VIII. Domiciliação de Panstrongylus megistus e sua presença extradomiciliar. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 11:73-86.

- Forattini, O. P., Ferreira, O. A, Rocha e Silva, E. O. y Rabello, E. X. (1978a). Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. XII. Variação regional da tendencia de Panstrongylus megistus a domiciliação. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 12:209-233.
- Forattini, O. P., Ferreira, O. A, Rocha e Silva, E. O. y Rabello, E. X. (1979a). Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. XIV. Persistencia e potencial de domiciliação de populações triatomínicas silvestres em regioao de intensa atividade agropecuaria. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 13(2):123-146.
- Forattini, O. P., Ferreira, O. A, Rocha e Silva, E. O. y Rabello, E. X. (1979b). Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. XV. Desenvolvimento, variacion e permanencia de Triatoma sordida, Panstrongylus megistus e Rhodnius neglectus em ecotopos artificiais. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 13(3):220-234.
- Forattini, O. P., Soares, B. J. M., Cordeiro, D. C. y Buralli, G. M. (1982a). Nota sobre domiciliação de Panstrongylus megistus no litoral sul do estado de Sao Paulo, Brasil. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 16(2):127-131.
- Forattini, O. P., Soares, B. J. M., Ferreira, S. J. L. y Silveira, A. C. (1981). Habitios alimentares, infecção natural e distribuição de triatomíneos domicialiados na regioao nordeste do Brasil. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 15:113-164.
- Forattini, O. P., Soares, B. J. M., Ferreira, S. J. L. y Silveira, A. C. (1982b). Habitios alimentares, infecção natural e distribuição de triatomíneos domicialiados na regioao central do Brasil. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 16:171-204.
- Forattini, O. P., Ferreira S.J.L., Ferreira, O. A, Rocha e Silva, E. O. y Rabello, E. X. (1979c). Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. XVI. Dispersão e ciclos anuais de colonias de Triatoma sordida e de Panstrongylus megistus espontaneamente desenvolvidas em ecotopos artificiais. Rev. Saude Publ. Sao Paulo. 13(4):299-313.
- Forattini, O. P., Ferreira, O. A, Rabello, E. X., Soares, B. J. M. y Ferreira, S.J.L. (1983a). Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. XVII. Desenvolvimento da domiciliação triatomínea regional, em centro de endemismo de Triatoma sordida. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 17:159-199.

- Forattini, O. P., Ferreira, O. A, Rabello, E. X., Soares, B. J. M. y Ferreira, S.J.L. (1983b). Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. XVIII. Desenvolvimento e ciclos anuais de colonias de Triatoma infestans, Triatoma sordida e Rhodnius neglectus em ecotopos artificiais, no ambiente peri e extradomiciliar. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 17:243-262.
- Forattini, O. P., Ferreira, O. A, Rocha e Silva, E. O. y Rabello, E. X. (1977b). Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. IX. Variação e mobilidade de Panstrongylus megistus em ecotopos artificiais. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 11:199-213.
- Forattini, O. P., Ferreira, O. A, Rabello, E. X., Soares, B. J. M. y Ferreira, S.J.L. (1983c). Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. XIX. Desenvolvimento da domiciliação triatotomínea regional, em centro de endemismo de Panstrongylus megistus. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 17:436-460.
- Forattini, O. P., Ferreira, O. A, Rabello, E. X., Soares, B. J. M. y Ferreira, S.J.L. (1984a). Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. XX. Desenvolvimento e ciclos anuais de colonias de Panstrongylus megistus em ecotopos artificiais no ambiente peri e extradomiciliar. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 18:30-40.
- Forattini, O. P., Ferreira, O. A, Rocha e Silva, E. O., Rabello, E. X. y Ferreira, S.J.L. (1971a). Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. II. Distribuição e dispersão local de triatomíneos em ecotopos naturais e artificiais. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 5:163-191.
- Forattini, O. P., Rabello, E. X., Ferreira, O. A, Rocha e Silva, E. O. y Ferreira, S.J.L. (1984b). Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. XXI. Comportamento de especies triatomíneas e silvestres na reinfestação do intra e peridomicilio. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 18:185-208.
- Forattini, O. P., Rocha e Silva, E. O., Rabello, E. X., Rehder, A. J. C. y Correia, R. V. L. C. (1978b). Aspectos ecológicos da tripanossomiase americana. XIII. Potencial enzootico doméstico em area de ocorrência de Panstrongylus megistus, sob vigilancia epidemiologica. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 12(4):417-424.

- Forattini, O. P., Ferreira, O. A., Souza, J. M. P., Rabello, E. X., Rocha e Silva, E. O., Rodrigues, F. W. (1973b). Medida da infestacao domiciliar por Triatoma sordida. Rev. Saude Publ., Sao Paulo. 7:241-250.
- Friend, W. G. (1965). The gorging response in Rhodnius prolixus Syal. Canadian J. Zoology. 43:125-132.
- Gamboa, C. J. (1962). Dispersión de Rhodnius prolixus en Venezuela. Bol. Dir. Malarial. San Amb. 3:262-272.
- Gamboa, C. J. (1963). Comprobación de Rhodnius prolixus extradomiciliares en Venezuela. Bol. Of. Sanit. Pan. 54:18-25.
- Gamboa, C. J. (1974). Ecología de la tripanosomiasis americana (Enfermedad de Chagas) en Venezuela. Bol. Dir. Malarial y San. Amb. 1-2:3-20.
- Goodchild, A. J. P. (1955). Some observations on growth and egg production of the blood-sucking reduviids, Rhodnius prolixus and Triatoma infestans. Proc. Roy. Ent. Soc. Lond. Ser. A. 30:137-144.
- Gringorten, J. L. y Friend, W. G. (1979). Wing-beat pattern in Rhodnius prolixus Stal (Heteroptera: Reduviidae) during exhaustive flight. Canadian J. Zoology. 57:391-395.
- Harrington, J. S. (1960a). Synthesis of thamine and folic acid by Norcardia rhodni, the microsymbiont of Rhodnius prolixus. Nature. 188:1027-1028.
- Harrington, J. S. (1960b). Studies on Rhodnius prolixus: growth and development of normal and sterile bugs, and the symbiotic relationship. Parasitology. 50:279-286.
- Hays, K. L. (1965). Longevity, fecundity, and food intake of adult Triatoma sanguisuga (Laconte) (Hemiptera: Triatominae). J. Med. Ent. 2(2):203-208.

- Hellmann, K. y Hawkins, R. I. (1965). Prolixin-s and prolixin-g; two anticoagulants from Rhodnius prolixus Stal. Nature. 207-265:267.
- Juárez, E. (1970). Comportamento do Triatoma infestans sob varias condições de laboratorio (1). Rev. Saude Publ. Sao Paulo. 4:147-166.
- Juárez, E. y Pinho de Castro, S. E. (1972). Comportamento do Triatoma sordida em condições de laboratorio (1). Rev. Saude Publ. Sao Paulo. 16(3) Suppl. 1-36.
- James, M. y Harwood, R. (1971). Herm's Medical Entomology. Third Ed. MacMillan Co., U.S.A. pp76.
- Jurberg, J. Ferreira, R. E. (1980). Observações sobre Rhodnius robustus Larrouse 1927 e Rhodnius pallescens Barber 1932 (Hemiptera: Reduviidae:Triatominae). Rev. Bras. Biol. 40(3):569-577.
- Lake, P. y Friend, W. G. (1968). The use of artificial diets to determine some of the effects of Nocardia rhodni on the development of Rhodnius prolixus. J. Insect. Physiol. 14:543-562.
- Langley, P. A. y Pimley, R. W. (1978). Rearing triatominae bugs in absence of a live host and some effects of diet on reproduction in Rhodnius prolixus Stal (Hemiptera: Reduviidae) Bull. Ent. Res. 68(2):243-250.
- Lehane, M. J. y Schofield, C. J. (1976). Preliminary report on flight by some triatomine bugs. Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 70:256.
- Lehane, M. J. y Schofield, C. J. (1978). Measurement of speed and duration of flight by Triatomine bugs. Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 72:438.
- Lehane, M. J. y Schofield, C. J. (1981). Field experiments of dispersive flight by Triatoma infestans. Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 75(3):399-400.
- Lehane, M. J. y Schofield, C. J. (1982). Flight initiation in Triatoma infestans (Klug) (Hemiptera: Reduviidae). Bull. Ent. Res. 72:497-510.
- Lent, H. y Jurberg, J. (1965). O genero Psammolestes Bergroth 1911, com um estudo sobre a genitalia das especies (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) Rev. Brasil. Biol. 25(4):349-376.



- Lent, H. y Jurberg, J. (1967). Algunas informaciones sobre Triatoma spinolai Porter, 1934, com um estudo sobre a genitalia externas (Hemiptera, Reduviidae) Rev. Brasil. Biol. 27(3):273-288.
- Lent, H. y Jurberg, J. (1968). Estudio morfológico comparativo de Panstrongylus geniculatus (Latreille 1811) e Panstrongylus megistus (Burmeister 1835) e suas genitalias externas (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). Rev. Bras. Biol. 28(4):499-520.
- Lent, H. y Jurberg, J. (1970). O genero Eratyrus Stal, 1859, com um estudo sobre a genitalia externa (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). Rev. Bras. Biol. 30(2):297-312.
- Lent, H. y Jurberg, J. (1971). O genero Paratriatoma Barber, 1938, com um estudo sobre a genitalia externa (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). Rev. Bras. Biol. 31(1):39-48.
- Lent, H. y Jurberg, J. (1975). O genero Panstrongylus Berg, 1879, com um estudo sobre a genitalia externa das especies (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). Rev. Bras. Biol. 35(3):379-438.
- Lent, H. y Jurberg, J. (1978). Estudio comparativo do genitalia externa masculina de seis especies de Triatoma Laporte, 1832, que mais frequentemente habitam o domicilio humano no Brasil. Rev. Bras. Biol. 38(4):931-944.
- Lent, H. y Jurberg, J. (1980). Comentarios sobre a genitalia externa masculina em Triatoma Laporte, 1832 (Hemiptera, Reduviidae). Rev. Bras. Biol. 40:611-627.
- Lent, H. y Jurberg, J. (1982). A genitalia externa dos machos no complexo Triatoma phyllosoma (Burm) especies mexicanas transmissoras da doenca de Chagas (Hemiptera, Reduviidae). Mem. Inst. Osw. Cruz. 77:299-317.
- Lent, H. y Valderrama, A. (1977). Observações, em Laboratorio, sobre o ciclo evolutivo de Rhodnius prolixus Stal, 1859, Rhodnius pictipes Stal, 1872, e Rhodnius neivai Lent, 1953. Rev. Bras. Biol. 37(2):325-344.
- Lent, H. y Wygodzinsky, P. (1979). Revision of the triatominae (Hemiptera: Reduviidae) and their significance as vector of Chagas disease. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 163:123-520.

- Maddrell, S. H. P. (1963a). Control of ingestion in Rhodnius prolixus Stal. Nature. 194:605-606.
- Maddrell, S. H. P. (1963b). Excretion in the blood-sucking bug Rhodnius prolixus Stal I. The control of diuresis. J. Exp, Biol. 40:247-256.
- Maddrell, S. H. P. (1964). Excretion in the blood-sucking bug Rhodnius prolixus Stal III. The control of the release of the diuretic hormone. J. Exp, Biol. 40:247-256.
- Maddrell, S. H. P. (1966). Nervous control of the mechanical properties of the abdominal wall at feeding in Rhodnius. J. Exp, Biol. 44:59-68.
- Marsden, P. D. (1983). The transmission of Trypanosoma cruzi infection to man and its control. En:Human Ecology and Infectious Disease. Academic Press. Inc. pp253-289.
- Marsden, P. D., Cuba, C. C., Alvarenga, N. J., Barreto, A. C. (1979b). Report on a field collection of Dipetalogaster maximus (Hemiptera, Triatominae) (Uhler, 1894). Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paulo. 21(1):202-206.
- Marsden, P. D., Alvarenga, N. J., Cuba, C. C., Shelley, A. J., Costa, C.H. y Boreham, P. F. L. (1979a). Studies of domestic Triatoma infestans by means of house demolition. Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paulo. 21(1):13-25.
- Mayer, M. S. (1968). Response of single olfactory cell of Triatoma infestans to human breath, Nature. 220:924-925.
- Mello, D. (1980). Some aspects of feeding habits under laboratory conditions of Triatoma sordida (Stal) and Rhodnius neglectus (Lent). Rev. Bras. Biol. 40(2)323-326.
- Méndez, E. y Sousa, O. (1979). Identificación y distribución de los triatominos de Panamá. Rev. Med. de Panamá. 4(3) 258-280.
- Miles, P. W. (1958). Contact chemoreception in some Heteroptera, including chemoreception internal to the stylet food canal. J. Insect. Physiol. 2:338-347.
- Miles, M. A. (1976). Distribution and importance of Triatominae as vectors of Trypanosoma cruzi. En:New Approaches in American Trypanosomiasis Research. P. A. H. O., Washington Sc. Pub. 318, pp48-56.

- Miles, M. A., Almeida, S. A. A. y Povoá, M. M. (1982). O ecotopo de Panstrongylus megistus (Hemiptera, Reduviidae) na floresta do Horto, (Rio de Janeiro). Rev. Bras. Biol. 42(1)31-35.
- Miles, M. A., Almeida, S. A. A. y Povoá, M. M. (1981). Chagas disease in the Amazon basin III, Ecotopos of 10 triatominae bugs species (Hemiptera:Heteroptera:Reduviidae) from the vicinity of Belen Para State Brazil. J. Med. Ent. 18(4)266-278.
- Miles, M. A., Arias, J. R. y Sousa, A. A. (1983). Chagas disease in the Amazon Basin V. Periurban palms as habitats of Rhodnius robustus and Rhodnius pictipes, triatome vectors of Chagas disease. Mem. Inst. Osw Cruz. 78(4): 391-398.
- Miller, J. W. (1931). Chagas disease in Panama. Report of three cases. Sth. Med. J. 24:645-647.
- Minter, D. M. (1976). Feeding patterns of some triatominae vectors species En:New approaches in American Trypanosomiasis P.A.H.O. Sc. Pub. 318 pp33-47.
- Minter, D. M., Minter-Goedbloed, E., Marsden, P. D., Miles, M. A. y Boreham, P. F. L. (1973). The host selection pattern and infection rates of Panstrongylus megistus in an area of eastern Brazil. Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 67(2)291.
- Molyneux, D. H. y Ashford, R. W. (1983). The Biology of Trypanosoma and Leishmania, parasites of man and domestic animals. Taylor and Francis Ltd. Londres. pp78-85.
- Núñez, J. A. (1982). Food source orientation and activity in Rhodnius prolixus. Stol(Hemiptera:Reduviidae). Bull. Ent. Res. 72:253-262.
- O'Daly, J. A. (1976). Effect of fetal calf serum fractions and proteins on division and transformation of Trypanosoma (Schizotrypanum) cruzi in vitro. J. Protozool. 23:577-583.
- Okasha, A. Y. K. (1964). Effects of high temperature in Rhodnius prolixus (Stal). Nature. 204:1221-1222.
- Otalora, B. (1952). Triatoma dimidiata (Latreille). An Soc. Biol. Bogotá, 5:135-137.
- Otero, M. A., Tonn, R. J., Jiménez, J. y Rosales, M. (1976). The use of small chicken houses to study sylvatic triatominae. WHO-VBC. 76-605.

- Pacheco de Souza, J. M., Rodríguez, V. L. C. C., Rocha e Silva, E. O. (1978). Triatoma sordida. Considerações sobre o tempo de vida das formas adultas e sobre a oviposição das fêmeas. Rev. Saude Publ. Sao Paulo. 12(3):291-296.
- Paranhos, P. A. L., Costa, M. J. y Ferreira, B. V. L. (1975). Biología do Triatoma brasiliensis II. Observações sobre a Autogenia. Rev. Saude Publ. Sao Paulo. 9:363-370.
- Patterson, J. W. (1979). The effect of larval nutrition on egg production in Rhodnius prolixus. J. Insect. Physiol. 25:311-314.
- Perondini, A. L. P., Costa, M. J. Ferreira, B. V. L. (1975). Biología do Triatoma brasiliensis II. Observações sobre a autogenia. Rev. Saude Publ. Sao Paulo. 9:363-370.
- Persira, N. D. y Paulini, E. (1981). Atração sexual em Panstrongylus megistus e Triatoma infestans (Hemiptera, Reduviidae) por feromônio. Rev. Bras. Ent. 25(4):301-306.
- Piesman, J., Sherlock, I. A. y Christensen, H. A. (1983). Host availability limits population density of Panstrongylus megistus. Am. J. Trop. Med. Hyg. 32(6):1445-1450.
- Pippin, W. F. (1970). The biology and vector capability of Triatoma sanguisuga texana Usinger and Triatoma gerstaeckeri (Stal) compared with Rhodnius prolixus (Stal) (Hemiptera Triatominae). J. Med. Ent. 7:30-45.
- Ponce, C, Troches, H. y Zeledón, R. (1974). Observaciones sobre la enfermedad de Chagas y Tripanosomiasis rangeli en tres ranchos del Departamento Francisco Morazán, Honduras. Rev. Biol. Trop. 22:289-303.
- Rabinovich, J. E. (1972). Vital statistics of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) under laboratory conditions. I. Triatoma infestans Klug. J. Med. Ent. 9(4):351-370.
- Rabinovich, J. E., Leal, J. A. y Feliciangeli, P. D. (1979). Domiciliary biting frequency and blood ingestion of the Chagas diseases vector Rhodnius prolixus. Trans. Roy. Trop Med. Hyg. 73(3):272-283.
- Rocha e Silva, E. O., Rehder, A. y Ribeiro, A. J. C. (1975). Importancia dos animais sinatropicos no controle da endemia chagastica. Rev. Saude Publ. Sao Paulo. 9:371-381.

- Rocha e Silva, E. O., Pacheco de Sousa, J. M., Rehder, A. J. C., Silva, M. C. y Ferreira, O. A. (1977). Preferencia alimentar (entre sangue humano e ave) dos Triatoma sordida encontrados en casas habitadas da regioao norte do estado de Sao Paulo. Rev. Saude Publ. Sao Paulo. 11:258-269.
- Rodríguez, D. y Rabinovich, J. (1980). The effect of density on some population parameters of Rhodnius prolixus (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae) under laboratory conditions. J. Med. Ent. 17(2):165-171.
- Ryckman, R. E. y Ryckman, A. E. (1967a). Epizootiology of Trypanosoma cruzi in Southwestern North America. X. The biosystematics of Dipetalogaster maximus in Mexico (Hemiptera: Reduviidae) (Kinetoplastida: Tripanosomatidae). J. Med. Ent. 4:180-188.
- Ryckman, R. E. y Ryckman, J. V. (1967b). Epizootiology Trypanosoma cruzi in Southwestern North America. XII. Does Gause's rule apply to ectoparasitic triatominae? (Hemiptera: Reduviidae) (Kinetoplastida: Tripanosomatidae) (Rodentia: Cricetidae). J. Med. Ent. 4:379-386.
- Ryckman, R. E. y Ryckman, A. E. (1968). Reduviid bugs. En: Insect Colonization and mass production. Chapter 13. Ed. by Carroll N. Smith Academic Press N. Y. and London Second Ed. pp183-199.
- Salama, H. S. (1966). Taste sensitivity to some chemicals in Rhodnius prolixus Stal and Aedes aegypti L. J. Insec. Physiol. 12:583-589.
- Schofield, C. J. (1976). An actograph for the study of circadian rhythms of locomotor activity of triatomine bugs. Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 70:277.
- Schofield, C. J. (1977). Sound production in some triatominae bugs. Physiol. Ent. 2:43-52.
- Schofield, C. J. (1979). The behavior of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae): a review. Bull. Ent. Res. 69:363-379.
- Schofield, C. J. (1980a). Density regulation of domestic populations of Triatoma infestans in Brazil. Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 74(6):761-769.
- Schofield, C. J. (1980b). Nutritional status of domestic populations of Triatoma infestans. Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 74(6):770-778.

- Schofield, C. J. y Marsden, P. D. (1980). The effect of wall plaster on a domestic population of Triatoma infestans. WHO/VBC. 80. 757.
- Schofield, C. J. y Moreman, K. (1976). Apparent absence of a sex attractant in adult, Triatoma infestans (Klug) vector of Chagas' disease. Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. 70:165-166.
- Schofield, C. J. y Patterson, J. W. (1977). Assembly pheromone of Triatoma infestans and Rhodnius prolixus nymphs (Hemiptera: Reduviidae) J. Med. Ent. 13:727-734.
- Schreiber, G. (1976). Aspects of the genetics of the vector. En: New Approaches in american trypanosomiasis research. P. A. H. O. Sc. Pub. 318. pp57-62.
- Schreiber, G., Bogliolo, A. R. y Pinho de Castro, A. (1972). Cytogenetics of triatominae: caryotype, DNA content, nuclear size and heteropyknosis of autosomes. Rev. Brasil. Biol. 32:255-263.
- Settembrini, B. P. (1984). Circadian Rhythms of locomotor activity in Triatoma infestans (Hemiptera: Reduviidae). J. Med. Ent. 21(2):204-212.
- Sherlock, I. A. y Guitton, N. (1982). Fauna Triatominae do Estado de Bahia, Brasil. V. Microtriatoma pratai. sp. n. Hemiptera, Reduviidae, Triatominae, Bolboderini. Mem. Inst. Osw. Cruz. 77(2): 131-137.
- Sjogren, R. D. y Ryckman, R. (1966). Epizootiology of Trypanosoma cruzi in Southwestern North America. Part VIII, Nocturnal flights of Triatoma protracta (Uhler) as indicated by collections at black light traps. J. Med. Ent. 3(1):81-92.
- Smith, J. J. B. y Friend, W. G. (1976b). Potencies of combined dosis of nucleotides at gorging stimulants for Rhodnius prolixus. J. Insect. Physiol. 22:607-611.
- Soler, C. A., Scheone, H. y Reyes, H. (1969). Problemas derivados de la reaparición del Triatoma infestans en viviendas desinfectadas y el concepto de reinfestación. Bol. Chileno Parasitol. 24:83-87.
- Sousa, O. E. (1972). Anotaciones sobre la enfermedad de Chagas en Panamá Frecuencia y distribución de Trypanosoma cruzi y Trypanosoma rangeli. Rev. Biol. Trop. 20(2):167-179.
- Sousa, O. E., y Adames, A. (1977). Geographical extension in a new ecological association of Panstrongylus humeralis (Hemiptera, Reduviidae) natural host of T. cruzi in Panama. J. Med. Ent. 13(6):748-749.

- Sousa, O. E., Wolda, H. y Batista, F. (1983). Triatominos encontrados en el ambiente silvestre de la isla Barro Colorado. Rev. Med. Panamá. 8:50-55.
- Szumlewicz, A. P. (1976) Laboratory colonies of Triatominae, biology and population dynamics. En: New Approaches in American trypanosomiasis Research. P. A. H. O. Sc. Pub. 318.pp63-82.
- Tolezano, J. E., Araújo, M. F. L., Ribeiro, S. S. e Ishida, M. M. I. (1983). Efeitos do jejum e da temperatura em laboratório na infectividade de triatomíneos por T. cruzi. Rev. Ins. Adolfo Lutz. 43(1/2):25-32.
- Toñn, R. J. y Gratz, N. G. (1979). Biological control of vectors of Chagas disease. Scientific working group on Biological Control of Insect vectors of disease. TDR/BVCl SWC. 79/07.
- Uribe, C. (1927). On the biology and life history of Rhodnius prolixus Stahl. J. Parasitol. 13:129-136.
- Usinger, R., Wygodzinsky, P., y Ryckman, R. (1966). The biosystematics of triatominae. Ann. Rev. Ent. 11:309-330.
- Van Sande, M. y Karcher, D. (1960). Species differentiation of insects by hemolymph electrophoresis. Science. 131:1103-1104.
- Ventocilla, J. A. y Silva, P. (1968). Triatomíneos capturados em armadilha luminosa na área cacauzeira da Bahia. Rev. Bras. Malar. Doenças Trop. 20:161-169.
- Whitlaw, J. T. y Chaniotis, B. N. (1978). Palm trees and chagas' disease in Panama. Am. J. Trop. Med. Hyg. 27(5)873-881.
- Wigglesworth, V. B. (1931a). The physiology of excretion in a blood-sucking insect, Rhodnius prolixus (Hemiptera, Reduviidae) I. Composition of the urine. J. Exp. Biol. 8:411-427.
- Wigglesworth, V. B. (1931b). The physiology of excretion in a blood-sucking insect, Rhodnius prolixus (Hemiptera, Reduviidae) II. Anatomy and histology of the excretory system. J. Exp. Biol. 48:428-442.
- Wigglesworth, V. B. (1931c). The physiology of excretion in a blood-sucking insect, Rhodnius prolixus (Hemiptera, Reduviidae) III. The mechanism of uric acid excretion. J. Exp. Biol. 8:443-451.

- Wigglesworth, V. B. (1934). The physiology of ecdysis in Rhodnius prolixus (Hemiptera) II. Factors controlling molting and metamorphosis. Quart. J. Microscop. Sc. 78:191-222.
- Wigglesworth, V. B. (1940). The determination of characters at metamorphosis in Rhodnius prolixus (Hemiptera). J. Exp. Biol. 17:201-222.
- Wigglesworth, V. B. (1952). The thoracic gland in Rhodnius prolixus (Hemiptera) and its role in moulting. J. Exp. Biol. 29:561-570.
- Wigglesworth, V. B. y Gillet, J. D. (1934). The function of the antennae in Rhodnius prolixus (Hemiptera) and the mechanism of orientation to the host. J. Exp. Biol. 11:120-139.
- Wilton, D. P. y Cedillos, R. A. (1978). Domestic triatomines (Reduviidae) and insect trypanosome infections in El Salvador, C. A. Bull. P. A. H. O. 12(2):116-123.
- Wood, S. F. (1950). Dispersal flight of Triatoma in Southern Arizona. J. Parasitol. 36:498-499.
- Wood, S. F. (1951). Importance of feeding and defecation times of insect vectors in transmission of Chaga's disease. J. Econ. Ent. 44:52-54.
- Zárate, L. (1983). The biology and behavior of Triatoma barberi (Hemiptera Reduviidae) in Mexico. III. Completion of the life cycle, adult longevity and egg production under optimal feeding conditions. J. Med. Ent. 20(5):485-497.
- Zeledón, R. (1974a). Los vectores de la enfermedad de chagas en América Separata del Simposio Internacional sobre enfermedad de Chagas. Buenos Aires, dic. 1972.
- Zeledón, R. (1974b). Epidemiology, modes of transmission and reservoir host of Chagas' disease. Ciba Foundation Symposium 20 (new series), 51-85. Elsevier Excerpta Médica, North Holland.
- Zeledón, R. (1976). Host-parasite, relationships in the vector, P. A. H. O. Sc. Pub. 318. pp9-15.
- Zeledón, R. (1979). Vectores de la enfermedad de Chagas. An. Congr. Intl. D. Chagas. Brasil, Río de Janeiro. 23-27.
- Zeledón, R. (1981). El Triatoma dimidiata (Latreille, 1811) y su relación con la enfermedad de Chagas. 146, Ed. Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica.

- Zeledón, R. (1983). Vectores de la enfermedad de chagas y sus características ecofisiológicas. Interciencia. 8(6): 384-395.
- Zeledón, R. y Morúa, E. T. (1963). Análisis electroforético de la hemolinfa de algunas especies de tratominos (Hemiptera: Reduviidae). Rev. Biol. Trop. 11:185-191.
- Zeledón, R. y Ravinovich, J. E. (1981). Chagas' disease: an ecological appraisal with special emphasis on its insect vectors. Ann. Rev. Ent. 26:101-133.
- Zeledón, R. y Vargas, L. F. (1984). The role of dirt-floors of firewood in rural dwellings in the epidemiology of chagas' disease in Costa Rica. Am. J. Trop. Med. Hyg. 33(2):232-235.
- Zeledón, R., Alvarado, R. y Jirón, L. F. (1977a). Observations of the feeding patterns of three triatomine species (Hemiptera: Reduviidae). Acta Trop. 34(1):65-77.
- Zeledón, R., Alvarenga, N. J. y Schosinsky, K. (1977b). Reprinted from: Chagas' Disease (Proceedings of an International Symposium N. Y. 1977). P. A. H. O. Sc. Pub. 347, pp59-70.
- Zeledón, R., Bolaños, R. y Rojas, M. (1984). Scanning electron microscopy of the final phase of the life cycle of Trypanosoma cruzi in the insector vector. Acta Tropica. 41:39-43.
- Zeledón, R., Solano, G. y Swartzwelder, J. C. (1970d). Sources of blood for Triatoma dimidiata in an endemic area of chagas disease in Costa Rica. J. Parasitol. 56:102.
- Zeledón, R., Valerio, C. E. y Valerio, J. E. (1970c). Enemies of Triatoma dimidiata Latreille, 1811 in an endemic area of Chagas' disease in Costa Rica (Hemiptera, Reduviidae). J. Med. Ent. 7(6):722-724.
- Zeledón, R., Valerio, C. E. y Valerio, J. E. (1973). The camouflage phenomenon in several species of triatominae (Hemiptera: Reduviidae). J. Med. Ent. Honolulu. 10(2):209-211.
- Zeledón, R., Guardia, V. M., Zúniga, A. y Swartzwelder, J. C. (1970b). Biology and ethology of Triatoma dimidiata. 2. Life span of adults and fecundity and fertility of females. J. Med. Ent. Honolulu. 7:462-469.