

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ESCUELA DE BIOLOGIA

ALGUNOS ASPECTOS DE LA CONDUCTA ALIMENTARIA DE  
TRES ESPECIES DE TRIATOMIDAE (HEMIPTERA, REDUVIIDAE)

TESIS PRESENTADA PARA OPTAR AL GRADO DE  
LICENCIADO EN BIOLOGIA  
CON ESPECIALIDAD EN ZOOLOGIA

Luis Fernando Jirón Porras

CIUDAD UNIVERSITARIA "RODRIGO FACIO"

1975

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ESCUELA DE BIOLOGIA

ALGUNOS ASPECTOS DE LA CONDUCTA ALIMENTARIA DE  
TRES ESPECIES DE TRIATOMIDAE (HEMIPTERA, REDUVIIDAE)

TESIS PRESENTADA PARA OPTAR AL GRADO DE  
LICENCIADO EN BIOLOGIA  
CON ESPECIALIDAD EN ZOOLOGIA

Luis Fernando Jirón Porras

CIUDAD UNIVERSITARIA "RODRIGO FACIO"

1975

Algunos Aspectos sobre la Conducta Alimentaria  
de Tres Especies de Triatominae  
en Condiciones Experimentales (Hemiptera, Reduviidae)

TESIS PRESENTADA A LA ESCUELA DE BIOLOGIA  
UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

TRIBUNAL DE TESIS

---

*Dr. Rodrigo Zeledón A.*

Director de Tesis

---

*Dr. Jorge Jiménez J.*

Miembro del Tribunal

---

*Dr. William Ramírez B.*

Miembro del Tribunal

---

*Dr. Douglas C. Robinson*

Miembro del Tribunal

---

*Dr. Carlos E. Valerio G.*

Miembro del Tribunal

Noviembre de 1975

AGRADECIMIENTOS

DEDICATORIA

*A mi esposa e hijo*

*A mis padres*

*A mis hermanos*

## CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	1
1. OBJETIVO	4
2. MARCO TEÓRICO	8
2.1. Conceptos de la fisiología de la respiración	8
2.2. Mecanismos de la respiración	10
2.3. Tipos de respiración	12
2.4. Regulación de la respiración	14
2.5. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia	16
2.6. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema cardiovascular	18
2.7. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema respiratorio	20
2.8. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema nervioso	22
2.9. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema endocrino	24
2.10. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema inmunológico	26
2.11. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema reproductivo	28
2.12. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema digestivo	30
2.13. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema urinario	32
2.14. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema excretor	34
2.15. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema integumentario	36
2.16. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema locomotor	38
2.17. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema sensorial	40
2.18. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema reproductivo	42
2.19. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema endocrino	44
2.20. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema inmunológico	46
2.21. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema reproductivo	48
2.22. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema digestivo	50
2.23. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema urinario	52
2.24. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema excretor	54
2.25. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema integumentario	56
2.26. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema locomotor	58
2.27. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema sensorial	60
2.28. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema reproductivo	62
2.29. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema endocrino	64
2.30. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema inmunológico	66
2.31. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema reproductivo	68
2.32. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema digestivo	70
2.33. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema urinario	72
2.34. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema excretor	74
2.35. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema integumentario	76
2.36. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema locomotor	78
2.37. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema sensorial	80
2.38. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema reproductivo	82
2.39. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema endocrino	84
2.40. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema inmunológico	86
2.41. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema reproductivo	88
2.42. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema digestivo	90
2.43. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema urinario	92
2.44. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema excretor	94
2.45. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema integumentario	96
2.46. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema locomotor	98
2.47. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema sensorial	100
2.48. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema reproductivo	102
2.49. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema endocrino	104
2.50. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema inmunológico	106
2.51. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema reproductivo	108
2.52. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema digestivo	110
2.53. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema urinario	112
2.54. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema excretor	114
2.55. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema integumentario	116
2.56. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema locomotor	118
2.57. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema sensorial	120
2.58. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema reproductivo	122
2.59. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema endocrino	124
2.60. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema inmunológico	126
2.61. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema reproductivo	128
2.62. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema digestivo	130
2.63. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema urinario	132
2.64. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema excretor	134
2.65. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema integumentario	136
2.66. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema locomotor	138
2.67. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema sensorial	140
2.68. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema reproductivo	142
2.69. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema endocrino	144
2.70. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema inmunológico	146
2.71. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema reproductivo	148
2.72. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema digestivo	150
2.73. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema urinario	152
2.74. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema excretor	154
2.75. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema integumentario	156
2.76. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema locomotor	158
2.77. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema sensorial	160
2.78. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema reproductivo	162
2.79. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema endocrino	164
2.80. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema inmunológico	166
2.81. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema reproductivo	168
2.82. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema digestivo	170
2.83. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema urinario	172
2.84. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema excretor	174
2.85. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema integumentario	176
2.86. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema locomotor	178
2.87. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema sensorial	180
2.88. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema reproductivo	182
2.89. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema endocrino	184
2.90. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema inmunológico	186
2.91. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema reproductivo	188
2.92. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema digestivo	190
2.93. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema urinario	192
2.94. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema excretor	194
2.95. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema integumentario	196
2.96. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema locomotor	198
2.97. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema sensorial	200
2.98. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema reproductivo	202
2.99. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema endocrino	204
2.100. Efectos de la hipoxia y de la hipercapnia en el sistema inmunológico	206

## AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi sincero agradecimiento al Dr. Rodrigo Zeledón A., Director de esta tesis por sus valiosas sugerencias y haberme facilitado gran parte del material bibliográfico y de laboratorio; al Sr. Luis G. Vargas por su desinteresada colaboración en la realización del trabajo experimental; a la Srta. Aleida Quirós G. por su cooperación en la confección de los manuscritos; a la Sra. Flory de Granados por el levantado de texto y montaje; y a todas aquellas personas que de alguna forma colaboraron en la realización de este trabajo.

## CONTENIDO

	Pág. No.
INTRODUCCION	1
REVISION DE LITERATURA	4
Ecología	5
Reservorios	8
Los Vertebrados Poiquilotermos	9
La Reacción de Precipitina	11
MATERIALES Y METODOS	13
Mantenimiento y Obtención de los Triatóminos	13
Evaluación de las Preferencias Alimentarias de los Triatóminos	14
Obtención de los Antisueros y su Titulación	16
Identificación de las Sangres Obtenidas	17
RESULTADOS Y CONCLUSIONES	18
Desplazamiento de los Insectos Alimentados dentro de la Jaula Experimental	18
Promedios de Sangre Ingerida (mg) de Tres Especies de Triatominae en Condiciones Experimentales	26
Porcentaje de Insectos que se Alimentaron en Cuatro Diferentes Huéspedes Vertebrados en Condiciones Experimentales	29
Porcentajes de Preferencia Alimentaria de los Insectos en Cuatro Huéspedes Vertebrados Distintos	31
DISCUSION	34
RESUMEN	39
BIBLIOGRAFIA	41

## INTRODUCCION

La subfamilia Triatominae (Hemiptera, Reduviidae) posee alrededor de 15 géneros, unas 100 especies y complejos de subespecies, de las cuales cerca de 92 son americanas. Su distribución se extiende desde los Estados Unidos (latitud 40° 20' norte) hasta Argentina y Chile (latitud 45° sur) (Barretto 1968 b; Zeledón 1974). La única especie cosmopolita conocida hasta ahora es *Triatoma rubrofasciata* De Geer 1773. Se encuentran además fuera de nuestro continente (Regiones Oriental y Australiana) las siguientes especies: *Linshcosteus carnifex* Distant 1904 (género monoespecífico), *Triatoma leopoldi* Schouteden 1933, *T. amicitiae* Lent 1951, *T. migrans* Breddin 1963, *T. bouvieri* Larrouse 1924 y *T. pugasi* (Lent 1951, 1953, 1960, 1962; Usinger 1943; Zeledón 1974).

Desde el inicio de los estudios epidemiológicos sobre la enfermedad de Chagas realizados en algunos países latinoamericanos (Romaña 1963; Chagas 1968), se determinó claramente que el papel principal de estos redúvidos es el de servir de huésped transmisor del agente etiológico (*Trypanosoma cruzi*). Este parásito se desarrolla en el tracto digestivo del insecto y termina produciendo las formas infectantes (triptanosoma metacíclico) en la ampolla rectal, efectuándose la transmisión por medio de las excretas infectadas del insecto.

Según algunos autores (Barretto 1968) el hematofagismo obligatorio, que caracteriza a esta subfamilia es una adaptación evolutiva posterior a la adquisición de los hábitos depredadores que posee el resto de la familia Reduviidae. Esto también implica cambios en el comportamiento y modificaciones en su aparato digestivo (Elson 1937; Lima 1940). Para unos autores estos cambios justifican la creación de una nueva familia, Triatomidae (Pinto 1926); sin embargo, otros opinan que el hecho de ser hematófagos y poseer importancia médica, no es una razón suficiente para la separación taxonómica de estas chinches a nivel de familia (Usinger 1943; Barretto 1968).

La aparente preferencia alimentaria de estos insectos por determinados vertebrados sólo parece ser bien clara en unas pocas especies: *Cavernicola pilosa* Barber 1937, que sólo se ha encontrado asociada con murciélagos e infectada con *Schizotrypanum* sp. (Dias *et al.* 1942), el género *Psammolestes* Bergroth 1911, conocido por alimentarse especialmente de aves; *Panstrongylus geniculatus* Latreille 1811 que se ha encontrado en estrecha relación con armadillos (Barretto 1964) y el género *Paratriatoma* Barber 1938, que se ha encontrado asociado con especies del género *Neotoma* (Rodentia, Cricetidae) (Corrêa *et al.* 1964; Barretto 1968).

Algunas especies de esta subfamilia las encontramos en ambientes que presentan condiciones muy especiales y su fuente alimenticia está constituida posiblemente sólo por animales silvestres y hasta el momento no se les ha encontrado en contacto con el hombre. De estas especies se conoce poco acerca de su biología y algunas de ellas no han podido adaptarse y sobrevivir en condiciones de laboratorio (Zeledón 1974).

En otras especies capturadas en el campo se ha encontrado sangre de animales poiquiloterms (Osimani 1942; Wood 1944; Ryckman & Ryckman 1954; Zeledón 1973), aunque su porcentaje es muy bajo en la mayoría de los casos en relación a la sangre ingerida de huéspedes homeotermos en las mismas poblaciones. Exceptuando unas cuantas especies bien adaptadas al domicilio humano, se considera que los triatóminos son de hábitos básicamente silvestres, por lo tanto, se ha afirmado que la principal fuente de alimento del grupo en general lo constituyen los vertebrados también silvestres (Pessoa 1958; Barretto 1968).

En vista de que los estados inmaduros se desplazan poco en condiciones naturales (Hocking 1971), la alimentación posiblemente está restringida a un huésped o a un reducido número de huéspedes diferentes. Desde el hábitat natural, tanto los insectos como sus huéspedes se han acercado a la habitación humana. Una vez en condiciones artificiales como es el domicilio, el eclecticismo alimentario tiende a ser más universal, por ofrecerle este ecotopo artificial más alternativas al

hemíptero. Considerando entonces, tanto las especies silvestres como aquellas que posteriormente se han adaptado a la habitación humana, es posible poder hablar de un "ámbito alimentario de especies de huéspedes" o "valencia ecológica" (Galuzo 1968), para la mayoría de los triatóminos, cuya amplitud podría ser variable en cada especie.

Dentro del cuadro epidemiológico de la tripanosomiasis, la función de todos estos vertebrados en su relación con las chinches vectoras de la enfermedad puede considerarse importante por tres razones:

- a) Como reservorios en sí del tripanosoma.
- b) Como fuente de alimento a través del desarrollo ontogénico del insecto.
- c) Como método o mecanismo de dispersión del protozoario.

Por lo tanto, la relación que existe entre las diferentes especies de Triatominae con estos animales es muy estrecha, haciendo también esto prever la existencia de posibles preferencias alimentarias (ámbito estrecho) que provocarían la formación de un vínculo "chinche-vertebrado" que se presentaría en la naturaleza con una frecuencia esperada.

Considerando que el eclecticismo alimentario es un factor epidemiológico importante, es necesario determinar si en realidad existe y demostrarlo experimentalmente, lo mismo que determinar cuáles puedan ser las diferencias de comportamiento de algunas especies de este grupo de chinches ante huéspedes vertebrados de clases distintas.

Ante el incompleto conocimiento que sobre esto se tiene hoy día y la poca literatura existente, este trabajo se emprendió para tratar de demostrar en el laboratorio, si existen o no preferencias alimentarias en tres especies de Triatominae, muy importantes en la transmisión de tripanosomiasis, en relación con diferentes tipos de vertebrados.

## REVISION DE LITERATURA

La literatura existente sobre los diferentes aspectos relacionados con las chinches y la enfermedad de Chagas es muy abundante; sin embargo los estudios sobre la determinación natural o experimental de preferencias en los triatóminos entre los diferentes grupos de vertebrados son muy escasos.

En 1927 Brumpt publicó un trabajo sobre observaciones hechas al alimentar varias especies de Triatominae en reptiles y anuros. Este autor afirma que existe eclecticismo alimenticio en estos insectos y que en la naturaleza tanto las especies del género *Rhodnius* como las de *Triatoma* se alimentan de animales poiquilotermos de manera espontánea; siendo este polifagismo uno de los factores que hace difícil su exterminio.

En 1955 Mayer & Alcaraz hicieron estudios sobre las fuentes alimenticias de *Triatoma infestans* Kluge 1834, afirmando que no existe preferencia alguna con respecto a la fuente de alimento en este hematófago. Estos autores establecieron la existencia de un "índice de relación" o afinidad para determinar las preferencias de huésped y que se calcula de la siguiente manera:

$$\text{Índice: } \frac{\text{Número de insectos positivos a un huésped}}{\text{Número de huéspedes disponibles de esa especie}}$$

El orden de preferencia alimentaria obtenido por estos autores, utilizando este índice, fue corroborado posteriormente por Freitas *et al.* (1960) y coincide con los resultados obtenidos por Zeledón *et al.* (1973) con *T. dimidiata*.

En 1975 Minter al hacer un análisis de este índice afirmó que la proximidad de un hospedero en particular es quizá más importante que la misma preferencia alimentaria para un triatómino y que este índice considera solamente el número de

los diferentes huéspedes, pero no su biomasa total, su temperatura corporal, así como otros factores, por lo que los valores obtenidos de esta manera no indican en realidad preferencias alimentarias.

En las observaciones que se han venido haciendo relacionadas con el mantenimiento de colonias de chinches en el laboratorio se ha observado una amplia valencia ecológica al alimentarse en animales comunes de laboratorio, así como de otras especies de vertebrados silvestres. También se ha observado en estos insectos canibalismo y coprofagia (Brumpt 1927; Islas 1941; Ryckman 1951; Perlogawora 1953; Dias 1955; Wood 1964). Islas (1941) logró alimentar ninfas de primeros estadios de *Triatoma picturata* Usinger 1939 con hemolinfa de otro artrópodo (alacrán), logrando hacerlas mudar una sola vez y en un tiempo relativamente más largo que otras chinches alimentadas en un mamífero (*Cavia*).

Se han hecho varias observaciones con diferentes especies de triatóminos silvestres en su hábitat natural, donde se han encontrado relacionadas con gran variedad de vertebrados, especialmente mamíferos, aunque todavía no se conocen detalles acerca de la biología y el ciclo de vida de algunas de ellas (Mayer 1955; Azurbe 1966; Ryckman & Ryckman 1967; Pippin 1970).

### **Ecología**

La mayor parte de estos insectos son de hábitos básicamente silvestres, encontrándose entre ellos diversos grados de adaptaciones a condiciones climáticas y ecológicas a lo largo del continente. En algunos casos su distribución es muy amplia, ocupando incluso varios países y en otros está restringida a una determinada zona. De algunas especies se conocen muy pocos ejemplares o a veces solamente el holotipo en que se basó la descripción de la especie. Otras son abundantes y han logrado adquirir hábitos domiciliarios a través de un proceso de adaptación que en algunos casos posiblemente se ha producido a lo largo de varios siglos (Barretto

1968 c; Zeledón 1974). Estas especies se encuentran actualmente a diversos niveles de adaptación, existiendo varios factores importantes que influyen en este proceso adaptativo y de propagación (Zeledón 1974), entre ellos:

1. **Factores Entomológicos:** Capacidad fisiológica de adaptación, agresividad natural, eclecticismo alimenticio, duración de ciclo de vida, potencial biótico o reproductor y mecanismos de protección.
2. **Factores Antropocéntricos y Ambientales:** Condiciones sanitarias en las casas, tipo de construcción de las mismas, factores culturales, deforestación, condiciones climáticas, control químico, enemigos naturales y competidores.

Se ha logrado clasificar a estos insectos de acuerdo a su nivel de adaptación, existiendo todavía diferencias de criterio en cuanto a la posición relativa de algunas especies. Zeledón (1974) en su revisión sobre "Epidemiología, modos de transmisión y reservorios de la enfermedad de Chagas", nos ofrece la siguiente clasificación:

a) **Insectos bien adaptados a la habitación humana**

Relacionados con el hombre hace varios siglos. Estas especies difícilmente se les encuentra en ecotopos silvestres, su medio de dispersión más importante lo constituye el hombre mismo y su fuente alimentaria está constituida principalmente también por el hombre y los animales domésticos más allegados a éste.

b) **Insectos adaptados o en proceso de adaptación a la habitación humana**

Estos insectos se encuentran en proceso transicional de adaptación a las condiciones domiciliarias; sin embargo aún se les encuentra en numerosos ecotopos naturales. Se les encuentra también circundando las casas, por lo tanto se alimentan de sangre humana y de otros vertebrados sinantrópicos que viven tanto dentro como fuera de la casa.

c) **Insectos esencialmente silvestres, "intentando" su adaptación a la habitación humana**

Este grupo de insectos parece estar más atrás que el grupo anterior en el proceso de adaptación a la habitación humana. Su relación con el hombre es muy poca y casi siempre se refiere sólo a los adultos.

d) **Insectos esencialmente silvestres cuyos adultos llegan ocasionalmente a las casas, atraídos por la luz**

Este grupo, cuyos adultos se encuentran en zonas aleñadas a las casas parece tener dificultad en adaptarse a este habitáculo artificial; muy pocas veces son encontrados dentro de las casas.

e) **Insectos totalmente silvestres**

Este grupo de especies incluye todos aquellos triatóminos que nunca se les ha encontrado relacionados con la habitación del hombre. No se conoce bien su biología, ni su comportamiento. La frecuente asociación con ciertas especies de vertebrados de algunos de ellos, sugiere que su valencia ecológica es estrecha.

La capacidad de adaptación al domicilio humano de los triatóminos ha sido discutida por diversos autores (Leal, Ferreira & Martins 1961; Barretto 1968; Zeledón 1974). Algunos dicen que depende de una mutación previa que provoca la formación de "variedades" entre una misma población (Leal, Ferreira & Martins 1961). Otros consideran que no es necesaria tal mutación, sino que es la escasez de alimento lo que los obliga a abandonar su hábitat natural. Esto lo corroboran Freitas *et al.* (1960) cuando afirman que en los triatóminos existe la tendencia a "no mudar de hábitat" cuando tienen asegurada su fuente alimentaria.

Clark & Dunn (1932) observaron en Panamá la aparición de casos de enfermedad de Chagas en zonas donde antes se había deforestado para establecer fincas agrícolas.

### Reservorios

Se entiende por zoonosis (zooantroponosis) aquella enfermedad que puede transmitirse de otros animales al hombre y viceversa, por esta razón la enfermedad de Chagas puede considerarse como una de las más típicas (Pessoa 1958), aunque en algunos lugares ya ha perdido esta característica al adaptarse los insectos al domicilio.

Desde el momento en que se determinó el carácter zoonótico de esta enfermedad y se señaló el papel epidemiológico tan importante que juegan los reservorios silvestres, los investigadores se han dedicado a descubrir nuevos huéspedes y se ha logrado confeccionar listas de especies que aparentemente están todavía incompletas. Alrededor de 150 especies de mamíferos silvestres pertenecientes a siete órdenes han sido señaladas como reservorios de *Trypanosoma cruzi* (Barretto 1964; Deane 1964; Chinchilla 1966; Zeledón 1974).

Es necesario aclarar que la tripanosomiasis americana era inicialmente una enzootia adaptada únicamente a animales silvestres. Ciertos autores consideran que algunos focos naturales de este flagelado son unidades ecológicamente definidas y estables; éstos están constituidos tanto por triatóminos como por mamíferos silvestres que permiten una transmisión continua y regular del protozooario, independientemente de la presencia del hombre (Barretto 1968 a, 1968 b; Martins 1968; Tarazón 1971). En algunas regiones del continente americano esta situación aún persiste. Posteriormente el parásito ha sido llevado, transportado a veces por animales (huéspedes) domiciliarios o por vectores que se han acercado al domicilio humano. Una vez allí ha infectado al hombre y otros animales domésticos susceptibles (perros, gatos, ratas, ratones y otros) siendo transmitido por triatóminos de hábitos domiciliarios.

La mayoría de los investigadores aceptan la existencia de dos ciclos epidemiológicos. Uno es domiciliar, cuya principal fuente de infección es el hombre mismo y sus animales domésticos. El otro ciclo es el silvestre, donde los mamíferos

selváticos son los que juegan el papel más importante. Otros autores consideran la existencia de un ciclo intermedio localizado en algunos lugares peridomiciliares que está a su vez interrelacionado con los otros dos antes mencionados (Carcavallo, 1975). Investigaciones realizadas en los últimos decenios evidencian la importancia cada vez mayor de la enzootia silvestre, aun en áreas donde la infección adquirió un carácter eminentemente domiciliar (Barretto 1968 a).

En estudios epidemiológicos llevados a cabo en varios países americanos se ha determinado que las especies y subespecies del género *Didelphis* (Marsupialia, Didelphidae) son probablemente los reservorios silvestres más importantes en nuestro continente, debido principalmente a su gran capacidad de adaptación y a su amplia distribución, ya que son animales bastante prolíficos; siendo los índices de infección de *T. cruzi* en este marsupial por lo general muy altos (Tarazón 1971; Zeledón 1973, 1974; Deane 1974).

Pocos organismos patógenos tienen tanta capacidad para invadir y prosperar en tan grande número y variedad de mamíferos como el *Trypanosoma cruzi* (Romaña 1963), sin embargo existen diferencias notables en la patogenicidad de las cepas obtenidas de los diversos animales silvestres. Desde los primeros estudios sobre la virulencia de las diferentes cepas se ha considerado que las obtenidas de armadillos (Edentata, Dasypodidae) son fuertemente patógenas y capaces de provocar graves infecciones en otros animales de laboratorio (Romaña 1963). Lo mismo sucede con algunas cepas aisladas de *Didelphis* (Zeledón & Ponce 1972).

### Los Vertebrados Poiquilotermos

El papel epidemiológico de los animales de sangre fría en la enfermedad de Chagas es aparentemente insignificante, sin embargo sabemos que entre las distintas especies de Triatominae existen marcadas diferencias en cuanto al ámbito alimentario de especies (Brumpt 1927; Ryckman & Ryckman 1967; Urdaneta-Morales

1972). Esto hace prever que entre este tipo de vertebrados y algunas de estas chinches ha venido existiendo una relación más o menos estrecha, aunque en cierta forma, siempre de manera secundaria (Ryckman & Ryckman 1967).

Algunos autores han observado en diversas especies de esta subfamilia cómo en condiciones naturales o experimentales se han alimentado sobre vertebrados poiquiloterms, logrando algunos de ellos sobrevivir por largos períodos (Ryckman & Ryckman 1967; Pippin 1970; Urdaneta-Morales 1972). Sin embargo, es necesario aclarar que casi sin excepciones, la preferencia alimenticia de estos insectos por animales homeotermos es muy marcada (Zeledón 1973 b).

En un estudio etológico realizado en una localidad rural de Costa Rica con *Triatoma dimidiata* Latreille 1811 por Zeledón y colaboradores (1973 b) se determinó, por medio de la reacción de precipitina, que casi la totalidad de la fuente alimentaria de esta especie está constituida por mamíferos y aves, encontrándose que la sangre de poiquiloterms *Bufo marinus* y *Constrictor* (= *Boa constrictor*) estaba presente en un porcentaje muy bajo del total de insectos examinados.

Sobre la inmunidad y sensibilidad de los poiquiloterms al *Trypanosoma cruzi* se han realizado algunas observaciones experimentales.

En 1925 Niño dijo haber verificado la sensibilidad de los anuros (*Bufo marinus*) a este tripanosomátido, pero aparentemente sus observaciones no han podido confirmarse.

En 1927 Brumpt, en sus estudios sobre eclecticismo alimenticio en los triatóminos afirma que los lacertílicos podrían tener importancia epidemiológica como reservorios de *T. cruzi*.

En 1934 Días afirma que los tripanosomas inoculados en algunos reptiles y anuros por vía intraperitoneal desaparecen al cabo de pocas horas por lisis o por

fagocitosis, concluyendo que es extremadamente improbable que animales de sangre fría puedan ser reservorios de *T. cruzi*. A conclusiones muy semejantes han llegado otros investigadores que en los últimos decenios han intentado infructuosamente infectar lacertídeos y otros poiquiloterms con este protozooario (Brumpt 1927; Tállice 1939; Neves & de Castro 1970). En 1967 Pessôa afirma categóricamente que al igual que las aves, los reptiles y los anuros son refractarios a la infección por *T. cruzi*.

Sin embargo, la única excepción a este fenómeno ha sido reportada por Ryckman y colaboradores (1965) que lograron infectar experimentalmente dos especies de lagartija, *Gerrhonotus multicarinatus* (Anguidae) y *Cnemidophorus tigris multiscutatus* (Teiidae) con *T. cruzi*, manteniendo su positividad al protozooario por varias semanas y consiguiendo obtener xenodiagnósticos también positivos con *Triatoma protracta* Uhler criados en el laboratorio.

### La Reacción de Precipitina

La prueba de precipitina es una reacción conocida desde finales del siglo pasado, cuando Kraus (Mayer & Alcaraz 1955) descubrió la formación de anticuerpos en el suero, capaces de provocar un precipitado cuando se les pone en contacto *in vitro* con el antígeno correspondiente. Posteriormente esta reacción ha sido aplicada a manera de "prueba" en campos muy diversos de las ciencias biológicas y médicas.

Referente a la utilización de esta prueba en los Triatominae, la literatura nos dice que fue Romaña (1939) quien demostró experimentalmente por primera vez que la reacción de las precipitinas también hace posible la identificación de la sangre ingerida por estos redúvidos.

Posteriormente otros autores (Corrêa & Aguiar 1952; Mayer & Alcaraz 1955; Zeledón *et al.* 1973 b) comprueban la eficiencia de esta reacción al hacer estudios relacionados con las fuentes alimenticias de diversas especies de triatóminos. Hoy día numerosos trabajos de tipo epidemiológico la utilizan para identificar los contenidos del tracto digestivo de estos insectos (Freitas, Siqueira & Ferreira 1960; Barretto *et al.* 1964).

## MATERIALES Y METODOS

### A. Mantenimiento y Obtención de los Triatóminos

Para los experimentos realizados en este trabajo se utilizaron sólo ninfas de quinto estadio de tres especies de Triatominae: *Triatoma infestans* Kluge 1834, *T. dimidiata* Latreille 1811 y *Rhodnius prolixus* Stål 1859.

Los insectos fueron obtenidos a partir de colonias mantenidas permanentemente en laboratorio. Se separaron varias parejas (un macho para varias hembras) en placas de Petri grandes con papel de filtro en el fondo, colocadas en una estufa a 26°C. Los huevos obtenidos fueron trasladados a un aparato acondicionador de ambiente a 28°C y 80 por ciento de humedad relativa hasta su maduración y eclosión.

Las ninfas así obtenidas fueron alimentadas semanalmente, colocándolas dentro de pequeñas cajas de madera, de las utilizadas para xenodiagnóstico sobre un conejo inmobilizado (Figura 1). Una vez repletas fueron colocadas nuevamente en las placas y dejadas en reposo por varios días hasta el momento de la ecdisis. El insecto recién mudado debe esperar de 8 a 15 días para estar en condiciones de volver a alimentarse. En esta forma van cambiando de estadio ninfal hasta llegar al quinto y presentar las condiciones necesarias para ser utilizadas en los experimentos.

Este proceso tarda alrededor de 10 a 14 semanas en completarse, observándose algunas diferencias en cuanto a su duración en cada una de las tres especies. Como la tasa de mortalidad es alta, especialmente a nivel de tercero y cuarto estadio, es necesario dar inicio al proceso con cantidades grandes de huevos para hacer posible la obtención de ninfas de quinto estadio en número suficiente.

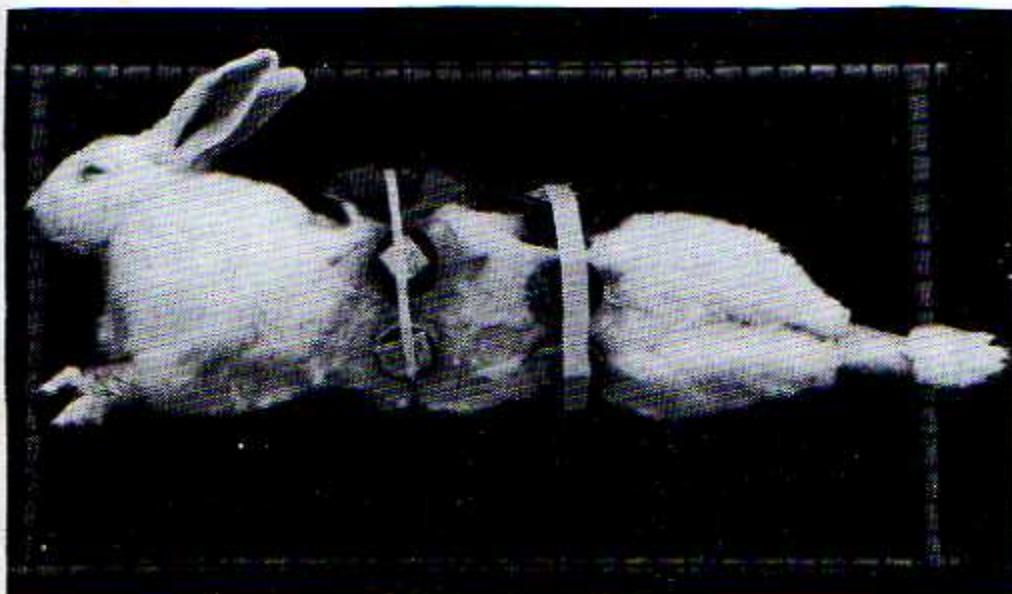


FIGURA 1. Manera de alimentar a las ninfas, antes de ser utilizadas en los experimentos.

#### B. Evaluación de las Preferencias Alimentarias de los Triatóminos

El material utilizado consistió además de las tres especies de Triatominae anteriormente mencionadas, de los siguientes vertebrados o reservorios: perro, zorro pelón (*Didelphis marsupialis*), gallina y sapo (*Bufo marinus*); dos individuos por cada una de las especies.

Se utilizó una "jaula experimental" de madera, de forma circular y especialmente diseñada para este propósito. Esta se encuentra dividida en ocho compartimientos, distribuidos geométricamente en la periferia y uno central de forma circular (ver Figura 2). Cada compartimiento posee en su cara interna una división de tela metálica, con cuadros de 12 por 12 milímetros. Las divisiones o caras laterales son de madera (plywood). En su cara superior una tapa o compuerta que permite sellarlo, evitando así la fuga tanto de los insectos como de los vertebrados (cebos) expuestos.

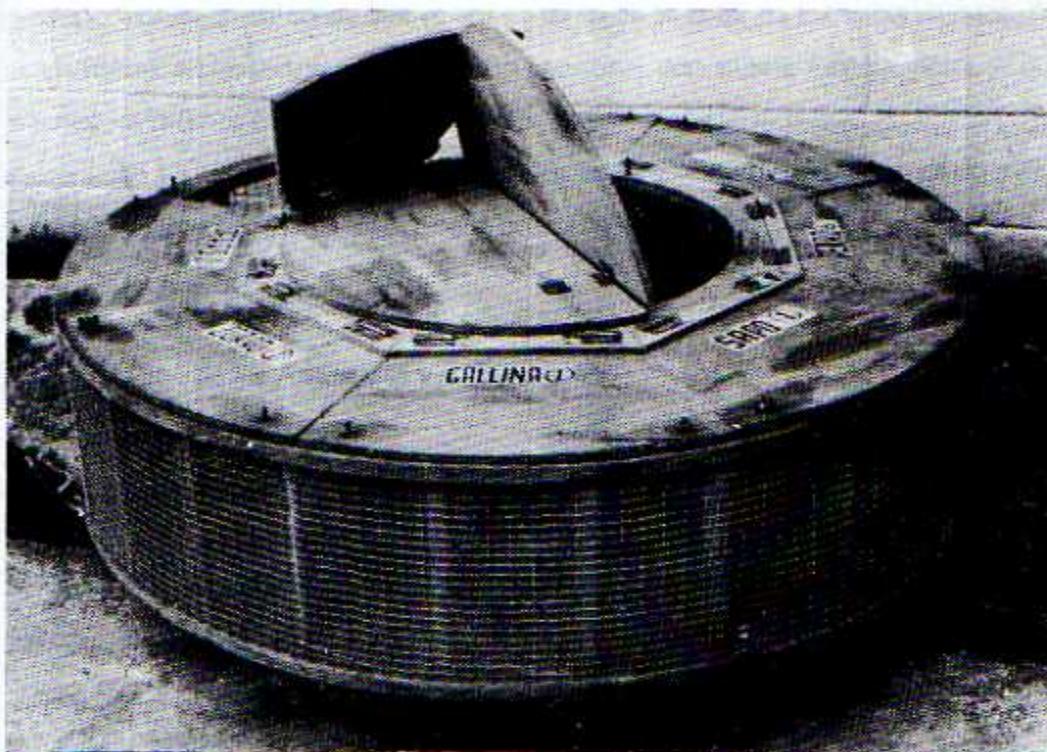


FIGURA 2. Aspecto general de la jaula experimental.

El método consistió en colocar a las cuatro parejas de animales dentro de los ocho compartimientos previamente señalados en posiciones opuestas para la misma especie como número 1 y número 2 (ver Figura 2). En cada experimento se colocaron treinta chinches numeradas (con pintura de aceite) y pesadas en balanza analítica, en el compartimiento central. Se sellaron todas las compuertas con tornillos especiales, se cubrió totalmente la jaula experimental con sacos de gangoche y se dejó en absoluto reposo durante el período de tiempo establecido.

Se hicieron dos tipos de experimentos: uno de corta duración (dos horas y durante el mediodía) y otro de larga duración (toda la noche). Una vez concluido el experimento se sacaron los insectos. Para juzgar su desplazamiento se tomó en cuenta su posición en la jaula después de alimentados y el tipo de sangre que contenían.

Las chinches que se alimentaron fueron nuevamente pesadas y se determinó la proporción de sangre ingerida de acuerdo a cada huésped. Fueron también analizadas

las proporciones de chinches que se alimentaron en el total de los experimentos. A estos últimos se les extrajo el contenido intestinal con pipeta Pasteur después de cortarles los últimos dos segmentos abdominales. El material extraído se conservó en refrigeración en tubos rotulados, con 2 mililitros de solución fisiológica y mertiolate (1:10.000) para su análisis posterior por prueba de precipitina.

### C. Obtención de los Antisueros y su Titulación

Se extrajo un volumen adecuado de sangre de cada uno de los vertebrados escogidos como huéspedes para obtener suero suficiente y cubrir todo el proceso de inmunización. Se utilizaron dos conejos adultos jóvenes, para cada uno de los cuatro tipos de sueros obtenidos.

Para inmunizarlos se procedió así:

- a) Inmunización en el cuello por vía subcutánea, durante las primeras cuatro semanas (martes y viernes) con 1 mililitro de antígeno (suero y 1 ml. de adyuvante de Freund incompleto).
- b) En la quinta semana (viernes) una inyección intravenosa en la oreja (vena radial) de 0,5 mililitros de antígeno.
- c) Durante toda la sexta semana se estableció un período de descanso y en la séptima (martes) se sangró del corazón, tratándose de extraer el volumen máximo de sangre, de la que se obtuvo el suero por centrifugación y se inactivó colocándolo en baño maría a 56°C, durante 30 minutos.

El contenido de anticuerpos precipitantes o "título" de estos antisueros se determinó preparando diluciones sucesivas (1:1000, 1:2000, etc.) del antígeno y añadiendo una cantidad adecuada del antisuero correspondiente. La precipitación se

observa después de un corto período de tiempo (aproximadamente 15 minutos). El título del antisuero es el valor recíproco de la última dilución que muestra precipitación definida (Carpenter 1963). Una vez obtenidos los títulos adecuados (1:16.000 ó más) se almacenaron los antisueros en tubos rotulados estériles en refrigeración o congelación.

#### **D. Identificación de las Sangres Obtenidas**

La identificación de las sangres ingeridas por las chinches se realizó utilizando pruebas de precipitinas, mediante la técnica de interfase o del anillo, propuesta por Ascoli en 1902 (Carpenter 1963). Las reacciones se llevaron a cabo en tubos capilares.

Cada uno de los antígenos fue probado contra los cuatro antisueros, procediéndose de la siguiente manera:

- a) En el tubo capilar se deja entrar una cantidad de antisuero hasta un tercio de su longitud total, removiéndose el exceso que haya quedado en los rebordes con una toalla limpia. Posteriormente se hace entrar por capilaridad una cantidad de antígeno semejante a la primera, por el mismo extremo del capilar. Los tubos se limpian cuidadosamente y se introducen parcialmente en forma vertical en un bloque de plasticina.
- b) La incubación se lleva a cabo a temperatura ambiente; si la reacción resulta lenta, se coloca a 37°C, durante 15 minutos o hasta una hora. La positividad de la reacción se determina al observarse la formación de un anillo visible o capa de precipitado en la interfase de suero y antisuero (Kabat 1961; Carpenter 1963).

## RESULTADOS Y CONCLUSIONES

### 1. Desplazamiento de los insectos alimentados dentro de la jaula experimental

El Cuadro 1 y las Figuras 3, 4, 5, 6, 7 y 8 muestran el desplazamiento de los insectos después de alimentarse con base en su posición en la jaula experimental y el tipo de sangre identificada, contenida en su tracto digestivo.

Según este cuadro y las Figuras 3 y 4 se concluye que *Triatoma infestans* se comportó de manera semejante en ambos tipos de experimento. Una buena mayoría de los individuos alimentados prefirió mantenerse dentro de la misma jaula del huésped (desplazamiento corto); otro grupo menos numeroso se alejó hacia otras jaulas (desplazamiento largo) y un tercer grupo, representado por el porcentaje más bajo se mantuvo en las cercanías de la jaula (desplazamiento medio).

*Triatoma dimidiata* se comportó de manera aparentemente distinta en ambos tipos de experimentos (ver Cuadro 1 y Figuras 5 y 6). En las experiencias cortas (2 horas) su desplazamiento fue preferentemente hacia las cercanías de la jaula del hospedero (desplazamiento medio), siendo la diferencia con las otras dos especies en este comportamiento estadísticamente significativa ( $P > 0,01$ ). En los experimentos nocturnos esta especie no muestra una marcada preferencia por ninguno de los desplazamientos, ya que las pequeñas diferencias observadas no llegan a ser significativas.

*Rhodnius prolixus* (ver Cuadro 1, Figuras 7 y 8) presenta un desplazamiento diurno y nocturno semejante. En ambos casos el mayor porcentaje de insectos prefirió no salir de la jaula (desplazamiento corto); ocupando el segundo lugar el grupo que se desplazó hacia otras jaulas (desplazamiento largo). La preferencia por las distancias medias fue significativamente menor en relación a los otros tipos de desplazamiento ( $P > 0,01$ ).

Haciendo un análisis comparativo de las tres especies estudiadas se nota una aparente semejanza de comportamiento entre *T. infestans* y *R. prolixus*. En cuanto a

su desplazamiento después de la alimentación, *T. dimidiata* se comportó de manera significativamente distinta sugiriendo que esta especie se protege más de la posible acción depredadora del huésped, lo cual hace recorriendo una distancia suficiente que lo pone fuera del alcance de éste (desplazamiento medio).

CUADRO 1

Desplazamiento de tres especies de Triatominae después de alimentarse, con base en su posición en la jaula experimental y el tipo de sangre contenida en su tracto digestivo.

Especie	Tiempo	Número de individuos	Desplazamiento corto*	Desplazamiento medio**	Desplazamiento largo***
<i>Triatoma infestans</i>	2 horas	117	64 (54,7%)	19 (16,2%)	34 (29,01%)
	Toda la noche	121	67 (55,4%)	15 (12,4%)	39 (32,2%)
<i>Triatoma dimidiata</i>	2 horas	119	40 (33,6%)	61 (51,2%)	18 (15,1%)
	Toda la noche	152	58 (38,2%)	50 (32,9%)	44 (28,9%)
<i>Rhodnius prolixus</i>	2 horas	116	57 (49,1%)	17 (14,7%)	42 (36,2%)
	Toda la noche	126	53 (42,1%)	31 (24,6%)	42 (33,3%)

- \* Desplazamiento dentro de la misma jaula del huésped.
- \*\* Desplazamiento hacia el compartimiento central por fuera pero en las cercanías de la misma jaula del huésped.
- \*\*\* Desplazamiento hacia otras jaulas o hacia el centro del compartimiento central.

- En la misma jaula (desplazamiento corto)
- Frente a la jaula (desplazamiento medio)
- ◻ En la jaula contigua (desplazamiento largo)

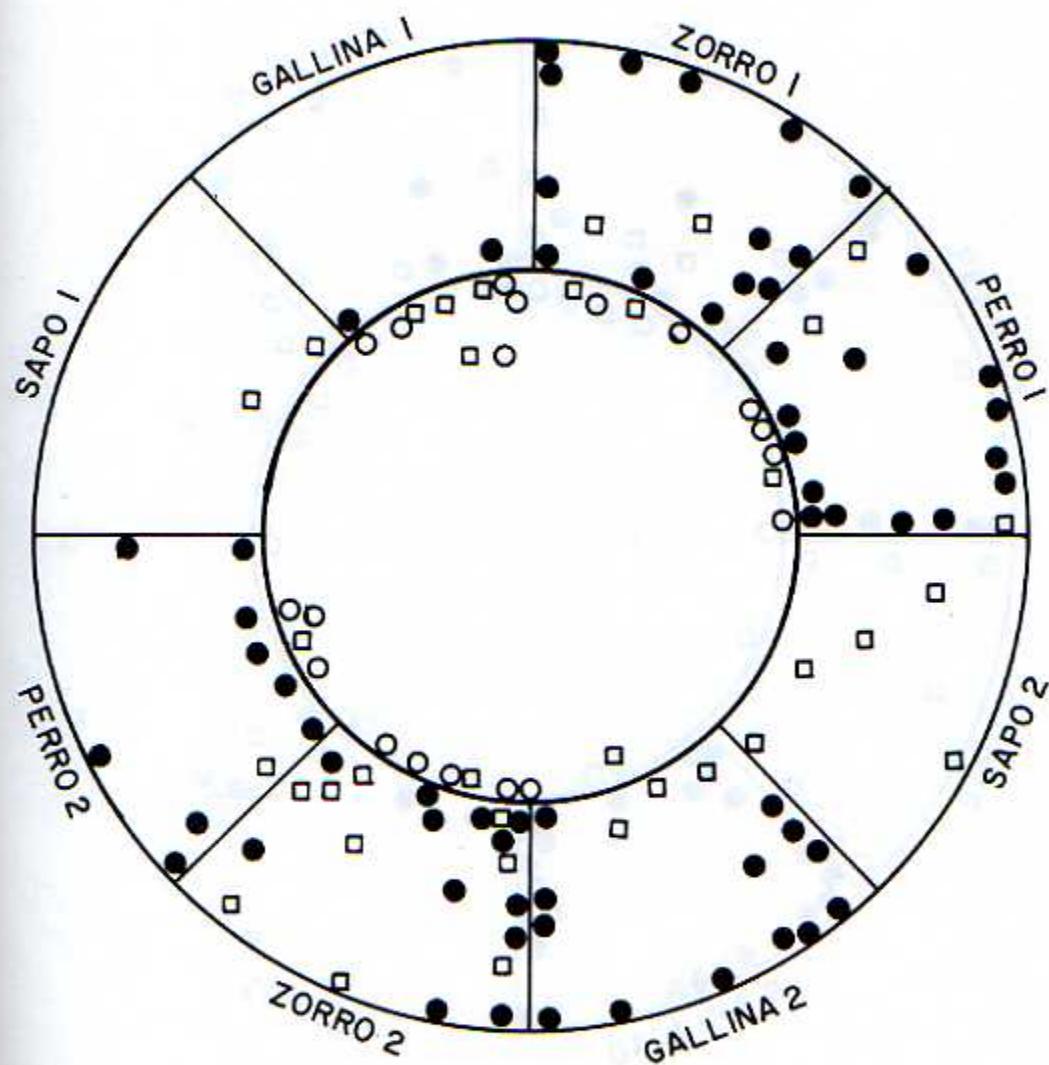


FIGURA 3

Desplazamiento post-alimenticio de *Triatoma infestans* dentro de la jaula durante el experimento de 2 horas.

- En la misma jaula (desplazamiento corto)
- Frente a la jaula (desplazamiento medio)
- En la jaula contigua (desplazamiento largo)

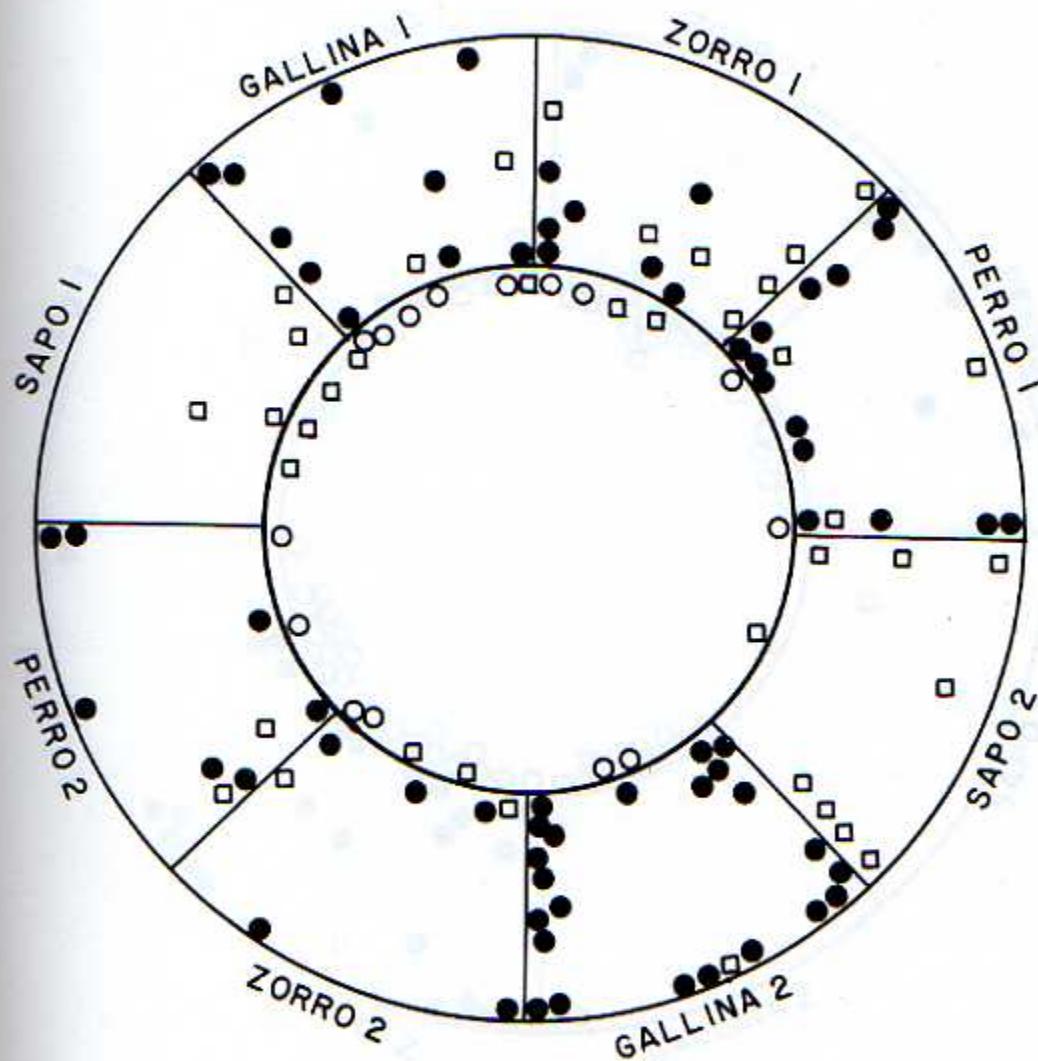


FIGURA 4

Desplazamiento post-alimenticio de *Triatoma infestans* dentro de la jaula durante el experimento nocturno (14 horas).

- En la misma jaula (desplazamiento corto)
- Frente a la jaula (desplazamiento medio)
- En la jaula contigua (desplazamiento largo)

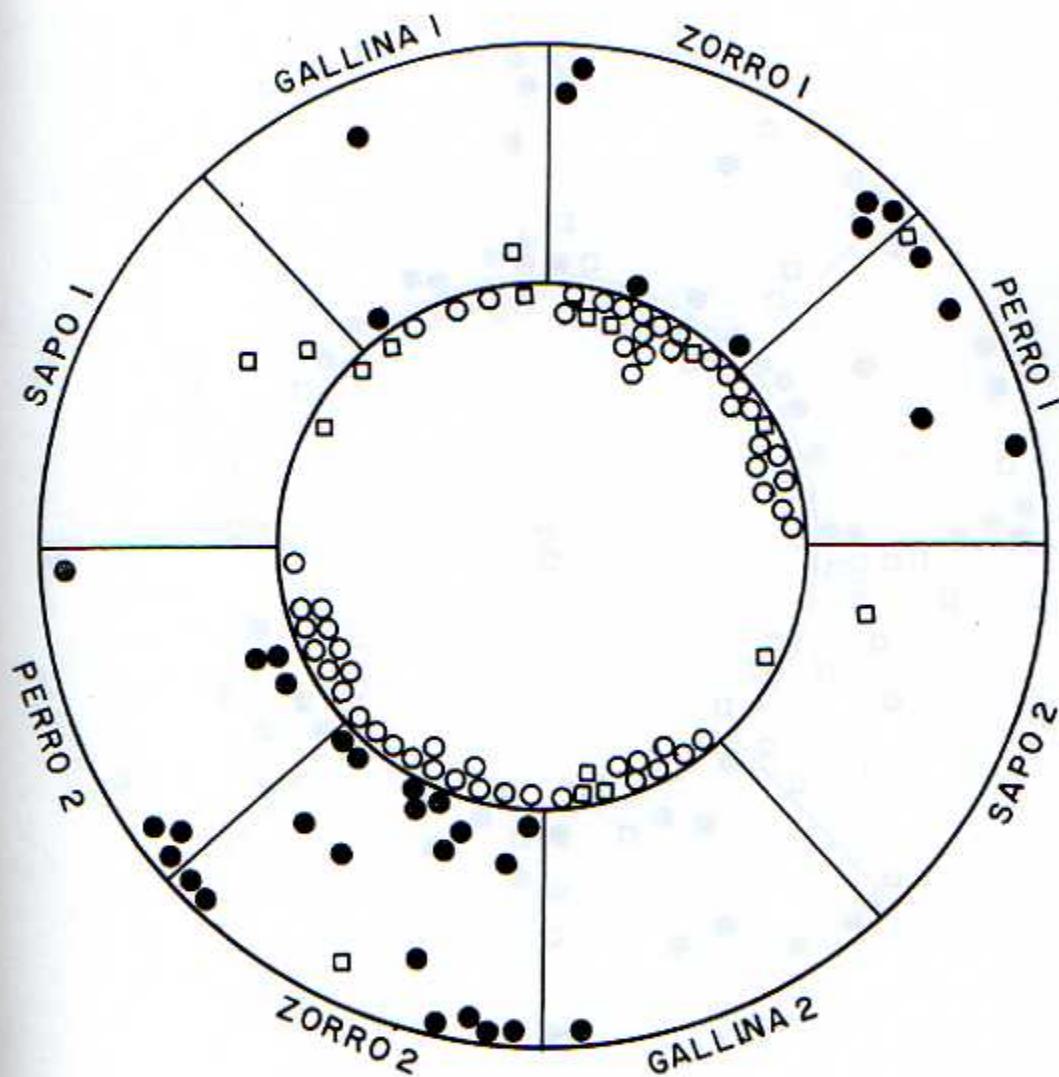


FIGURA 5

Desplazamiento post-alimenticio de *Triatoma dimidiata* dentro de la jaula durante el experimento de 2 horas.

- En la misma jaula (desplazamiento corto)
- Frente a la jaula (desplazamiento medio)
- En la jaula contigua (desplazamiento largo)

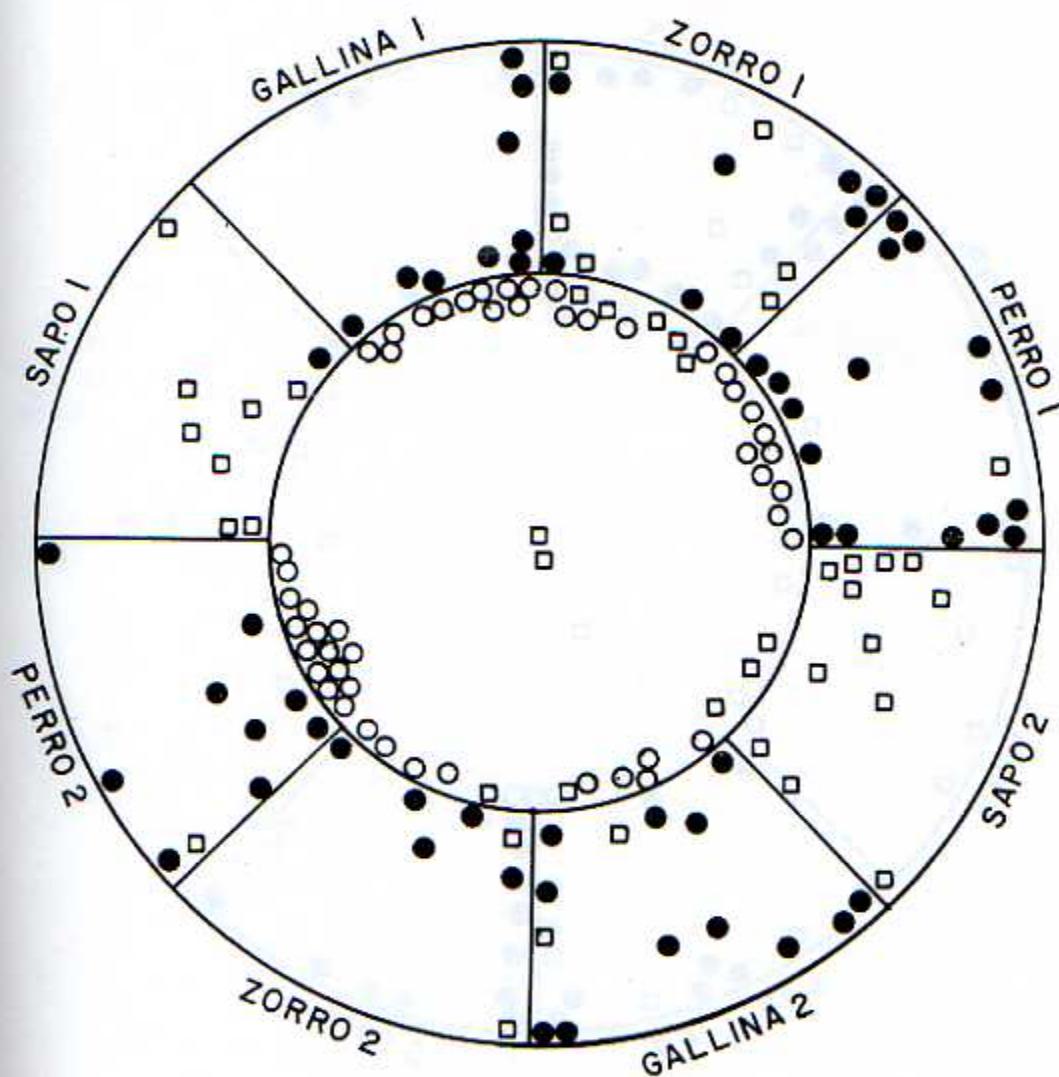


FIGURA 6

Desplazamiento post-alimenticio de *Triatoma dimidiata* dentro de la jaula durante el experimento nocturno (14 horas).

- En la misma jaula (desplazamiento corto)
- Frente a la jaula (desplazamiento medio)
- En la jaula contigua (desplazamiento largo)

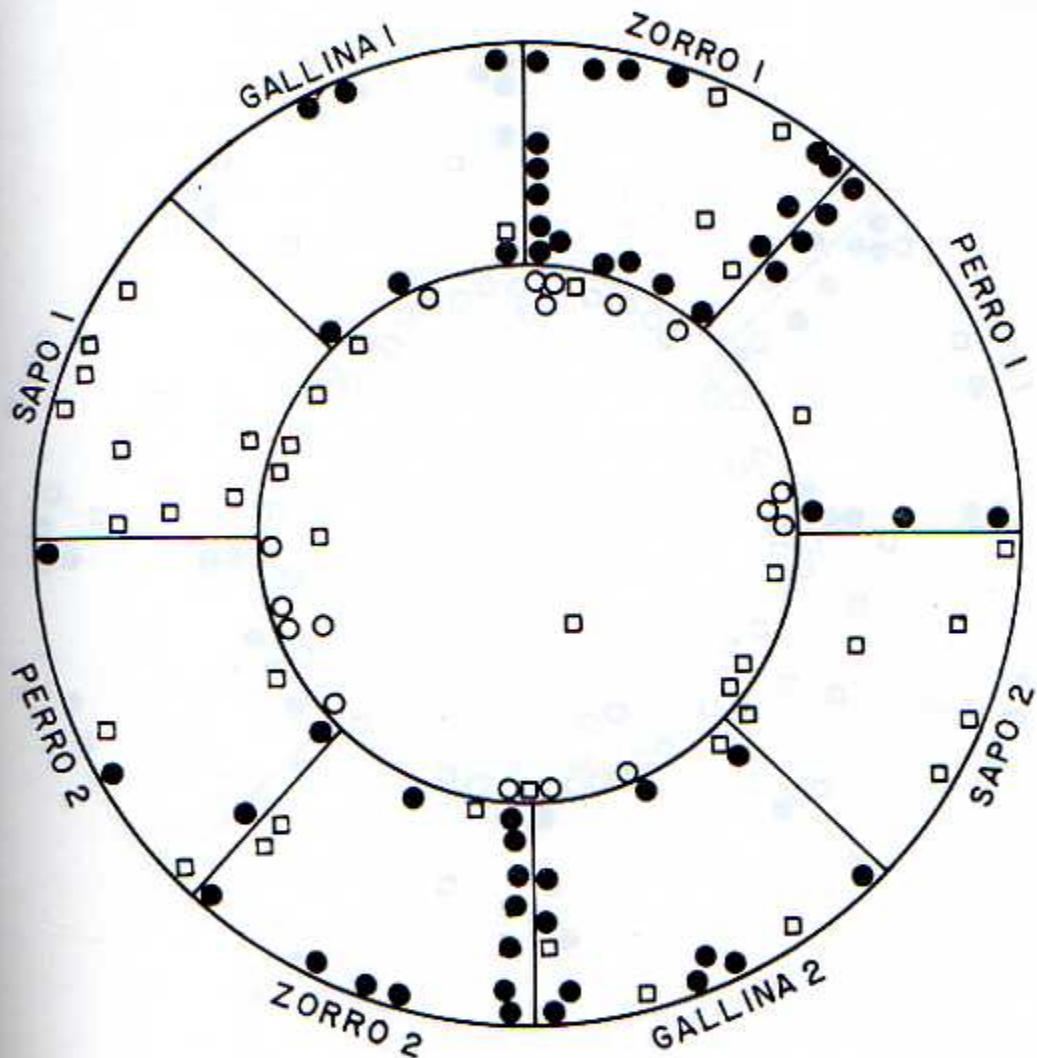


FIGURA 7

Desplazamiento post-alimenticio de *Rhodnius prolixus* dentro de la jaula durante el experimento de 2 horas.

- En la misma jaula (desplazamiento corto)
- Frente a la jaula (desplazamiento medio)
- En la jaula contigua (desplazamiento largo)

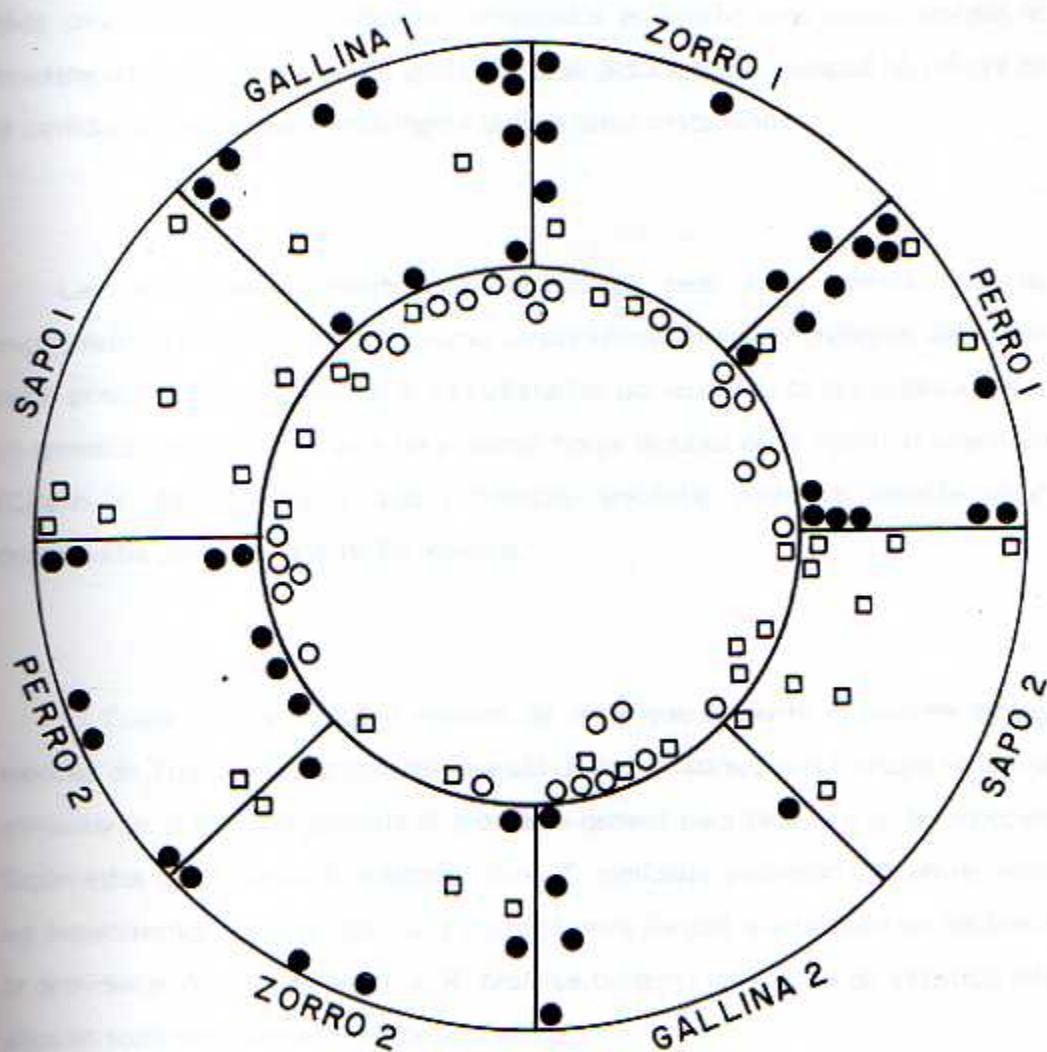


FIGURA 8

Desplazamiento post-alimenticio de *Rhodnius prolixus* dentro de la jaula durante el experimento nocturno (14 horas).

## 2. Promedios de sangre ingerida (mg) de tres especies de Triatominae en condiciones experimentales

Los promedios obtenidos de sangre ingerida por los insectos con respecto a cada uno de los cuatro huéspedes vertebrados en condiciones experimentales se muestran en el Cuadro 2. Según este cuadro, se deduce que el huésped no influye en la cantidad de sangre que puede ingerir uno de estos triatóminos.

Las tres especies muestran diferencias de peso entre ambos tipos de experimentos. El experimento nocturno ofrece valores promedio menores, debido en parte posiblemente al efecto de la deshidratación por aumento de la diuresis a que se ve sometido el insecto durante las primeras horas después de la ingestión sanguínea (Cirano & Zeledón 1964). Las diferencias absolutas entre las especies están relacionadas con el tamaño de los insectos.

El Cuadro 3 nos indica el número de veces que aumentó el peso en las tres especies de Triatominae estudiadas después de la comida según el huésped en que se alimentaron y también presenta el promedio general para cada una de las especies. Según estos datos, tanto *T. infestans* como *T. dimidiata* presentan diferencias entre los experimentos diurnos (cortos) y los nocturnos (largos) que parecen ser debidas a la deshidratación post-alimenticia. *R. prolixus* presenta los valores de ingestión más altos en todos los casos en relación a su peso.

Un análisis comparativo de las ganancias de peso según los diversos huéspedes, en términos generales no sugiere una preferencia por ninguno de ellos. Los individuos que se alimentaron de dos o más huéspedes presentaron en la mayoría de los casos un valor semejante a los insectos monofágicos.

## CUADRO 2

Cantidad promedio de sangre ingerida (mg) de cuatro huéspedes vertebrados diferentes en tres especies de Triatominae en condiciones experimentales.

Espece	Tiempo	No. total individuos	Perro	Gallina	Zorro	Sapo
<i>Triatoma infestans</i>	2 horas	117	149,6 mg	125,2 mg	137,9 mg	
	Toda la noche	121	99,1 mg	102,3 mg	122,1 mg	
<i>Triatoma dimidiata</i>	2 horas	119	124,4 mg	147,5 mg	114,2 mg	
	Toda la noche	152	106,3 mg	112,0 mg	121,6 mg	83,6 mg
<i>Rhodnius prolixus</i>	2 horas	116	87,8 mg	51,7 mg	89,5 mg	
	Toda la noche	126	82,1 mg	79,7 mg	80,7 mg	

CUADRO 3

Aumento del peso de tres especies de Triatominae, según el huésped en que se alimentaron (expresado en términos de número de veces el peso corporal).

Especie	Tiempo	Promedio	No. in- dividuos	POSITIVOS A				
				Perro	Gallina	Zorro	Sapo	dos o más
<i>Triatoma infestans</i>	2 horas	2,10	117	1,89	1,70	2,20	—	2,70
	Toda la noche	1,61	121	1,44	1,60	1,80	—	1,60
<i>Triatoma dimidiata</i>	2 horas	1,62	119	1,60	1,80	1,50	—	1,60
	Toda la noche	1,34	152	1,30	1,20	1,30	1,70	1,20
<i>Rhodnius prolixus</i>	2 horas	3,67	116	4,00	3,40	4,20	—	3,10
	Toda la noche	3,78	126	3,60	3,90	3,60	—	4,00

### 3. Porcentaje de insectos que se alimentaron en cuatro diferentes huéspedes vertebrados en condiciones experimentales

El porcentaje de individuos de cada una de las tres especies que se alimentaron en los diferentes huéspedes en ambos tipos de experimentos se muestra en el Cuadro 4. Dicho porcentaje para cada especie es muy similar tanto en los experimentos largos como en los cortos.

De estos datos se desprende que hay una diferencia significativa entre las tres especies estudiadas, especialmente entre *T. dimidiata* y las otras dos, referente a la agresividad para alimentarse. Esto obligó a utilizar prácticamente el doble de individuos en *T. dimidiata* que en las otras dos especies para obtener en los experimentos un número semejante de insectos alimentados ( $P > 0,01$ ).

*Rhodnius prolixus* presenta según este cuadro el mayor porcentaje (promedio) de individuos que se alimentaron. *Triatoma infestans* presenta valores muy semejantes a *Rhodnius* ( $P = n.s.$ ) pero demostró que en condiciones experimentales es mucho más agresiva que *T. dimidiata* ( $P > 0,01$ ).

En este cuadro también se observa que hay una relación inversa entre el tiempo de exposición del experimento y el número de individuos que no se alimentaron. Aquí se confirma una vez más que *Rhodnius prolixus*, es la especie más agresiva porque presenta el menor porcentaje de individuos que no comieron, siguiéndole en orden *T. infestans* y *T. dimidiata*.

En cuanto al porcentaje de insectos desaparecidos (posiblemente comidos por sus huéspedes) en todos los casos hubo una significativa diferencia entre los experimentos nocturnos (largos) y los diurnos (cortos). Por lo tanto, observamos que a un tiempo de exposición mayor (ante sus huéspedes) hubo un porcentaje de

depredación mayor. El número de insectos desaparecidos es muy similar en las tres especies cuando se comparan experimentos cortos y largos entre sí; lo cual a su vez implica que en lo referente a estas tres especies de triatóminos, los vertebrados utilizados no muestran depredación selectiva, en condiciones experimentales.

#### CUADRO 4

Porcentaje de insectos que se alimentaron en cuatro diferentes huéspedes vertebrados en condiciones experimentales. \*

Especie	Tiempo	No. de experimentos efectuados	No. total de individuos	No. de Individuos		
				que se alimentaron	que no se alimentaron	desaparecidos
<i>Triatoma infestans</i>	2 horas	9	270	117 (43,3%)	98 (36,3%)	55 (20,4%)
	Toda la noche	9	270	121 (44,8%)	41 (15,2%)	108 (40,7%)
<i>Triatoma dimidiata</i>	2 horas	15	450	119 (26,4%)	247 (54,9%)	84 (18,7%)
	Toda la noche	22	660	152 (24,1%)	223 (35,4%)	225 (40,5%)
<i>Rhodnius prolixus</i>	2 horas	7	210	116 (55,2%)	48 (22,9%)	46 (21,9%)
	Toda la noche	8	240	126 (52,5%)	24 (10%)	90 (37,5%)

\* Se utilizaron 30 individuos en cada uno de los experimentos.

#### 4. Porcentajes de preferencia alimentaria de los insectos en cuatro huéspedes vertebrados distintos

Los Cuadros 5 y 6 muestran los porcentajes obtenidos después de haberse hecho la identificación de las sangres.

*Triatoma infestans* presentó en el experimento diurno una ligera preferencia por perro ( $P > 0,05$ ), sugiriendo que esta chinche es poco afectada por el estado de vigilia del huésped cuando necesita alimentarse. En los experimentos nocturnos mostró una marcada preferencia por los huéspedes que normalmente duermen en este lapso de tiempo, especialmente por la gallina, alcanzando su porcentaje 84 por ciento de los insectos alimentados.

*Triatoma dimidiata* mostró en ambos casos preferencia por aquellos huéspedes que duermen en el tiempo transcurrido durante cada experimento demostrando de nuevo su menor agresividad. En las experiencias diurnas, el zorro (*Didelphis*), que es un animal nocturno, mostró ser el más buscado por este triatómino ( $P > 0,01$ ). Durante los experimentos nocturnos los animales que dormían fueron preferidos por el 76 por ciento de los insectos que se alimentaron. Sólo esta especie se alimentó en sapo, aunque en un porcentaje muy bajo (0,7% de los individuos).

*Rhodnius prolixus* mostró preferencias similares a *T. dimidiata*, alimentándose mayormente de aquellos huéspedes que posiblemente dormían en el tiempo transcurrido durante el experimento, tanto en los experimentos diurnos ( $P = n.s.$ ) como en los nocturnos ( $P > 0,05$ ).

El porcentaje de insectos que se alimentaron de dos o más huéspedes es muy bajo en todos los casos.

El promedio de individuos con más de un tipo de sangre ingerida por especie es bajo en las tres especies, tanto en los experimentos diurnos como en los nocturnos (ver Cuadro 6). *T. dimidiata* presenta cifras ligeramente menores que las otras dos especies, aunque la diferencia no llega a ser significativamente importante ( $P < 0,05$ ).

CUADRO 5

Porcentajes de preferencia alimentaria experimental de tres especies de Triatominae en cuatro huéspedes vertebrados distintos.\*

Especie	Tiempo	No. de ejemplares	HUESPED			
			Perro	Gallina	Zorro	Sapo
<i>Triatoma infestans</i>	2 horas	117	53 (45,3%)	30 (52,6%)	41 (35,8%)	—
	Toda noche	121	45 (37,2%)	57 (47,1%)	26 (21,5%)	—
<i>Triatoma dimidiata</i>	2 horas	119	44 (36,9%)	15 (12,6%)	61 (51,3%)	—
	Toda noche	152	72 (47,4%)	57 (37,5%)	29 (19,1%)	1 (0,7%)
<i>Rhodnius prolixus</i>	2 horas	116	39 (33,6%)	33 (28,5%)	52 (44,8%)	—
	Toda la noche	126	55 (43,6%)	47 (37,3%)	32 (25,4%)	—

\* Fueron incluidas todas las precipitinas positivas a los diferentes huéspedes incluyendo aquellas que lo fueron a más de uno por lo que los porcentajes suman más de 100.

*Triatoma infestans* — (2 horas) 4 positivas a perro y gallina, 2 a perro y zorro, 1 a gallina y zorro.

*T. infestans* — (toda la noche) 5 positivas a perro y gallina, 3 a gallina y zorro y 2 a perro, gallina y zorro.

*T. dimidiata* — (2 horas) 1 positiva a perro y zorro y 1 a gallina y zorro.

*T. dimidiata* — (toda la noche) 6 positivas a perro y gallina y 1 a perro y zorro.

*Rhodnius prolixus* — (2 horas) 3 positivas a perro y gallina, 1 a perro y zorro, 2 a gallina y zorro.

*Rh. prolixus* — (toda la noche) 5 positivas a perro y gallina, 2 a perro y zorro y 1 a gallina y zorro.

CUADRO 6

Porcentaje de preferencia alimentaria experimental de tres especies de Triatominae con cuatro huéspedes vertebrados distintos.

Especie	Tiempo	No. de individuos		HUESPED				
		total	aliment.	Perro	Gallina	Zorro	Sapo	A 2 ó más
<i>Triatoma infestans</i>	2 horas	270	117	47 (40,2%)	25 (21,4%)	38 (32,3%)	—	7 (5,9%)
	Toda la noche	270	121	38 (31,4%)	52 (42,9%)	21 (17,4%)	—	10 (8,2%)
<i>Triatoma dimidiata</i>	2 horas	450	119	43 (36,1%)	14 (11,8%)	60 (50,4%)	—	2 (1,7%)
	Toda la noche	660	152	65 (42,8%)	51 (33,6%)	28 (18,9%)	1 (0,7%)	7 (4,6%)
<i>Rhodnius prolixus</i>	2 horas	210	116	34 (29,3%)	27 (23,3%)	48 (41,9%)	—	7 (6,0%)
	Toda la noche	240	126	48 (38,1%)	41 (32,5%)	29 (23,2%)	—	8 (6,4%)

## DISCUSION

La información existente acerca del comportamiento post-alimenticio de los triatóminos es escasa; sin embargo, se han hecho observaciones sobre la actividad de algunos de estos insectos en condiciones experimentales (Wigglesworth 1953, Pippin 1970, Hocking 1971). El comportamiento de las tres especies estudiadas viene a corroborar lo afirmado por otros autores (Wiesinger 1956, Noguera 1973) cuando concluyen que la ausencia de luz es uno de los principales factores que estimulan la actividad de estos insectos, aunque ésta no está limitada sólo a los períodos nocturnos. Hocking (1971) afirma que los insectos hemimetabólicos hematófagos, aún en sus estados adultos, presentan poca movilidad con respecto a su huésped. Wiesinger (1956) al experimentar con *Triatoma infestans* observó la ausencia total de actividad durante la primera noche después de la alimentación; sin embargo no informa acerca del desplazamiento de este insecto inmediatamente después de separarse del huésped.

Como se indica en los resultados, las tres especies estudiadas tienen un desplazamiento parcialmente diferente después de haberse alimentado en condiciones experimentales. *T. infestans* se desplaza dentro de la jaula experimental, en forma similar durante el día que durante la noche. *T. dimidiata* se comporta de manera un poco diferente en los dos tipos de experimentos, aunque en ambos casos la preferencia por las distancias interpretadas como largas es poca. Esto sugiere la presencia de un mecanismo de protección de parte de esta especie con respecto a la potencial acción depredadora del huésped.

Zeledón y colaboradores (1969, 1973 a) habían observado que esta especie tiene afinidad por la tierra, con la cual se cubren activamente y pueden pasar así inadvertidos a sus enemigos. *Rhodnius prolixus* al igual que *T. infestans* se comporta de manera semejante en ambos casos, desplazándose a distancias cortas y largas después de alimentarse: es poca la preferencia por las distancias medias en ambas especies. Otros investigadores habían notado estas diferencias interespecíficas en

cuanto a desplazamiento. Freitas y colaboradores (1960) concluyeron que *T. infestans* y *Panstrongylus megistus* en condiciones domiciliarias permanecen muy cerca de sus huéspedes en todo momento, en contraste con lo observado por Zeledón y colaboradores (1973 a) en *T. dimidiata* que se aleja un poco del huésped después de alimentarse.

Corrêa (1962) afirma que las ninfas de quinto estadio de *T. infestans* alimentadas en diferentes animales, muestran menores cantidades de sangre ingerida en aquellas que se habían alimentado en gallina, con respecto a las que comieron en zorro (*Didelphis*) o perro. En nuestra serie de experimentos, los promedios de sangre obtenidos de las tres especies de Triatominae alimentadas experimentalmente en cuatro huéspedes vertebrados distintos, nos sugiere que con excepción del sapo (poiquiloterma) que no fue buscado con fines alimentarios, excepto por un bajo porcentaje de *T. dimidiata*; la cantidad de sangre que pueden ingerir estos insectos no está influida por el huésped.

Las necesidades proporcionales de ingestión sanguínea en estos triatóminos varía en las diferentes especies. *Rhodnius prolixus* parece necesitar proporcionalmente una mayor cantidad de alimento que las otras dos especies, ocupando el segundo lugar *T. infestans*, con un promedio de ingestión sanguínea un poco superior a *T. dimidiata*. Se observó que las tres especies sufren un marcado proceso de diuresis después de la ingestión de sangre. Maddrell (1963), en su estudio sobre la excreción en *Rhodnius prolixus* afirma que este proceso es causado por la aparición en la hemolinfa de una sustancia (neurohormona), producida posiblemente en las células neurosecretoras posteriores (en el mesotórax), ésta actúa sobre los tubos de Malpighi y es controlada por el sistema nervioso central. Este proceso se inicia inmediatamente después de la alimentación y es la explicación más lógica a las diferencias de peso entre los experimentos diurnos (cortos) y los nocturnos (largos). Cirano & Zeledón (1964) al hacer observaciones sobre la capacidad alimentaria de *Rhodnius prolixus* y *T. infestans* afirman que la pérdida de peso es similar en ambas especies y que éste baja notablemente durante las tres primeras horas después de la

alimentación, siendo esta pérdida entre el 15 y el 30 por ciento del peso inicial del insecto lleno.

La agresividad para alimentarse (en condiciones experimentales) varía en las diferentes especies. *Rhodnius prolixus* y *T. infestans* son especies muy agresivas si las comparamos con *T. dimidiata*. Las observaciones sobre el comportamiento tímido o poco agresivo de esta especie confirman lo manifestado por Zeledón y colaboradores (1973 b) en sus estudios sobre biología y comportamiento de este triatómino en condiciones naturales y de laboratorio.

Es difícil afirmar que en condiciones experimentales los triatóminos necesitan un tiempo mayor de dos horas para alimentarse en un porcentaje alto de individuos en una población, debido a que no se logró determinar si la depredación por parte de los hospederos es selectiva hacia aquellos insectos alimentados o no.

La mortalidad sufrida por los insectos por depredación en los experimentos, nos sugiere que las diferencias interespecíficas con respecto a la agresividad, tamaño, color, etc., no constituyen un factor importante que determine una mayor o menor supervivencia. El tiempo de exposición del triatómino ante la acción depredadora del huésped, sí parece constituir un factor de importancia que va a determinar el grado de mortalidad en una población de chinches en condiciones experimentales, aunque en condiciones no experimentales algunas especies han adoptado mecanismos de protección (Zeledón 1969, 1973 a).

Las preferencias alimentarias en estos insectos parecen haber sufrido ligeras variaciones evolutivas, de acuerdo a los hábitats en que han logrado establecerse las distintas especies y su relación con los distintos huéspedes. Hocking (1971) en su revisión sobre el comportamiento de los artrópodos terrestres hematófagos afirma que los insectos hemimetabólicos (como en el caso de Triatominae) presentan cierta preferencia alimentaria por aquellos hospederos con nido o madriguera fijos.

Las tres especies estudiadas no presentan una marcada preferencia alimentaria por ninguno de los huéspedes homeotérmicos en particular; sin embargo, los individuos estudiados no mostraron ningún interés alimentario por el único animal poiquiloterma que se les presentó, con excepción de *T. dimidiata* que muestra un porcentaje muy bajo en condiciones experimentales y también en condiciones naturales (Zeledón 1973 b). En las tres especies la preferencia es muy marcada por los vertebrados de sangre caliente; habiendo sido observado esto también por Pippin (1970) que comparando tres especies de Triatominae (*Triatoma sanguisuga* Neiva 1911, *T. gerstaeckeri* Stål 1859 y *Rhodnius prolixus* Stål 1859) ante varias alternativas alimentarias notó una marcada preferencia por los mamíferos presentados. No obstante, también logró hacer sobrevivir largos períodos a aquellos insectos que se alimentaron con sangre de serpiente (*Thamnophis*).

En estudios realizados sobre la fisiología de estos insectos, se determinó que la sensibilidad a las reacciones del infrarrojo y a la recepción de sustancias químicas son dos de los principales factores que orientan y determinan la atracción hacia un determinado huésped (Wigglesworth 1953, Mayer 1968, Hocking 1971).

Wigglesworth (1953) afirma que en los triatóminos (*Triatoma* y *Rhodnius*) al igual que en otros insectos hematófagos, las antenas desempeñan un papel muy importante en la localización de su huésped al detectar diferentes tipos de olor y diferencias de temperatura en el aire, por medio de sensilas de tipo tricoide. Mayer (1968) determinó que en *T. infestans* los receptores olfatorios se encuentran principalmente en los dos primeros segmentos antenales.

Wiesinger (1956) en sus estudios sobre la alimentación en *Triatoma infestans* determinó que una corriente tibia de CO<sub>2</sub> tiene un efecto de activación fuerte en la búsqueda del alimento en este triatómino. El CO<sub>2</sub> sin calentar no tiene ningún efecto y la concentración de éste es decisiva en la intensidad de la reacción. Los

resultados obtenidos en nuestros experimentos reafirman lo manifestado anteriormente, ya que las tres especies estudiadas son atraídas fuertemente por los hospederos de sangre caliente, no sucediendo así con el sapo.

*Triatoma infestans* presenta en su alimentación experimental diurna cierta preferencia por el perro, pero aún así, puede afirmarse que en estas especies estudiadas no existe una preferencia alimentaria, sino que es el comportamiento de los huéspedes el que va a determinar la actividad alimentaria de los insectos.

## RESUMEN

Con el objeto de estudiar algunos aspectos sobre las preferencias alimentarias de ninfas de quinto estadio de tres especies de Triatominae (*Triatoma infestans*, *T. dimidiata* y *Rhodnius prolixus*) ante cuatro huéspedes vertebrados distintos, se utilizó una jaula experimental, de forma circular, de 170 centímetros de diámetro por 32 centímetros de alto. Esta se encontraba dividida en ocho compartimientos periféricos y uno central. Los huéspedes utilizados: perro, gallina, zorro (*Didelphis marsupialis*) y sapo (*Bufo marinus*), fueron colocados en compartimientos opuestos y los insectos en el compartimiento central. El tipo de sangre ingerida después de cada experimento fue determinado por medio de antisueros preparados contra los huéspedes mencionados.

Este modelo experimental también fue utilizado para determinar el desplazamiento post-alimenticio de estos insectos, la cantidad de sangre ingerida y la mortalidad sufrida por depredación (por parte de los huéspedes). Se llevaron a cabo dos tipos de experimentos: uno de corta duración (2 horas durante el mediodía) y otro de larga duración (14 horas durante la noche). Los resultados obtenidos fueron los siguientes:

1. El desplazamiento post-alimenticio observado en las tres especies es parcialmente distinto. *Triatoma infestans* y *Rhodnius prolixus* se comportaron de manera semejante en ambos tipos de experimentos y prefirieron mantenerse cerca del huésped después de alimentarse, especialmente la primera especie. *T. dimidiata* se comportó de manera distinta en ambos experimentos, aunque mostró mayor tendencia hacia el desplazamiento medio, sugiriendo la existencia de un mecanismo de protección en esta especie, al ponerse fuera del alcance del huésped.

2. Los promedios de sangre ingerida por estas tres especies sugiere que ningún huésped en particular determina la cantidad de sangre ingerida por un triatómino. *Rhodnius prolixus* presentó los valores de ingestión más altos en relación a su propio peso.
3. El porcentaje de insectos alimentados fue muy similar en los experimentos largos y en los cortos. Las diferencias registradas entre las tres especies sugieren un distinto grado de agresividad. Sólo el 26,4 por ciento de *T. dimidiata* logró alimentarse en condiciones experimentales, mientras que estos valores fueron de 43,3 y 55,2 por ciento para *T. infestans* y *Rhodnius prolixus* respectivamente en los experimentos cortos; siendo los valores para los experimentos largos muy semejantes. La mortalidad sufrida por causa de la depredación fue mayor en los experimentos largos que en los cortos y los huéspedes vertebrados utilizados no mostraron depredación selectiva en relación a ninguna de las especies de triatóminos.
4. *Triatoma infestans* en los experimentos diurnos, presentó una ligera preferencia por el perro, demostrando que esta especie no es afectada por el estado de vigilia del huésped cuando necesita alimentarse. En los experimentos nocturnos fue atraída preferentemente por aquellos huéspedes que dormían en este lapso de tiempo. Tanto *R. prolixus* como *T. dimidiata* mostraron cierta preferencia alimentaria por huéspedes que se encontraban durmiendo durante el experimento, tanto en los diurnos como en los nocturnos. Sólo *T. dimidiata* mostró un pequeño porcentaje de alimentación en sapo (0,7%) y el promedio de insectos que se alimentaron de dos o más huéspedes durante un mismo experimento es muy bajo en todos los casos. La única diferencia que pudo notarse fue una preferencia notoria por los huéspedes homeotermos y entre éstos la escogencia parece ser determinada por el estado de vigilia del huésped.

## BIBLIOGRAFIA

1. Azurbe, R. M. Investigación de la fuente alimenticia del *Triatoma dimidiata*, Latr. 1811. 1966 (Hemiptera, Reduviidae) mediante la reacción de precipitina. *Rev. Ecuat. Hig. Med. Trop.*, 23:137-152.
2. Barretto, M. P. Reservatórios do *Trypanosoma cruzi* nas Américas. *Rev. Brasil. Malar. Doenças Trop.*, 16(4):527-552.
3. Barretto, M. P. Estudos sobre reservatórios e vetores silvestres. II. Encontro do *Panstrongylus megistus* em ecótopos silvestres no estado de São Paulo. (Hemiptera, Reduviidae). *Rev. Inst. Med. Trop.*, S. Paulo 6(2):56-63.
4. Barretto, M. P. Reservatórios do *Trypanosoma cruzi*, p. 163-188. In J. R. Cançado (Ed.). 1968a *Doença de Chagas*. Imprensa Oficial, Minas Gerais, Belo Horizonte.
5. Barretto, M. P. Transmisores do *Trypanosoma cruzi* os triatomíneos, p. 189-224. In J. R. 1968b Cançado (Ed.). *Doença de Chagas*. Imprensa Oficial, Minas Gerais, Belo Horizonte.
6. Barretto, M. P. *Nuevos conceptos ecológicos en la epidemiología de la enfermedad de* 1968c *Chagas*. Mem. II. Congr. Centroam. y I. Nal. de Microbiol., Panamá, 131-148.
7. Brumpt, E. Eclectisme alimentaire des reduvidés, vecteurs du *Trypanosoma cruzi*. *Presse* 1927 *Med.*, 77:1161-1162.
8. Carcavallo, R. U. Algunos aspectos de la epidemiología de la enfermedad de Chagas en 1975 Venezuela y Argentina. Inter. Symp. on New Approaches Amer. Trypanosomiasis Research. (Pan. Am. Health Org.) Belo Horizonte, Brasil.
9. Carpenter, P. L. *Inmunología y serología*. La Prensa Médica Mexicana, México, 171 pp. 1963
10. Chagas Filho, C. Histórico sobre Doença de Chagas. p. 5-21. In J. R. Cançado (Ed.). *Doença* 1968 *de Chagas*. Imprensa Oficial, Minas Gerais, Belo Horizonte.
11. Chinchilla, M. Hallazgo de dos nuevos reservorios de la enfermedad de Chagas en Costa Rica. 1966 *Acta Méd. Cost.*, 9(3):265-266.

12. Cirano, R. & R. Zeledón. Observaciones sobre capacidad alimenticia y respiración de  
1964 *Triatoma infestans* y *Rhodnius prolixus*. (Hemiptera, Reduviidae). *Rev. Biol. Trop.*, 12(2):271-285.
13. Clark, H. C. & L. H. Dunn. Experimental studies on Chagas disease in Panama. *Amer. J.*  
1932 *Trop. Med.*, 12(1):49-77.
14. Corrêa, R. R. & A. A. Aguiar. O teste de precipitina na identificação da fonte alimentar do  
1952 *Triatoma infestans* (Hemiptera, Reduviidae). *Arq. Saúde Hig. Publ.*, 17(51):3-8.
15. Corrêa, F. M. Estudo comparativo do ciclo evolutivo do *Triatoma infestans* alimentado em  
1962 diferentes animais. (Hemiptera, Reduviidae). *Papéis Avulsos Dep. Zool.*,  
15:176-200.
16. Corrêa, F. M., Carvalheiro & M. P. Barretto. Estudos sobre reservatórios e vectores silvestres  
1964 do *Trypanosoma cruzi*. V. Observações sobre a ecologia e a morfologia do  
*Psammolestes coreodes* Bergroth, 1911 (Hemiptera, Reduviidae). *Rev. Brasil. Biol.*, 24(3):259-268.
17. Deane, L. M. Animal reservoirs of *Trypanosoma cruzi* in Brazil. *Rev. Brasil. Malariol.*  
1964 *Doenças Trop.*, 16(1):27-48.
18. Dias, E. Estudos sobre o *Schizotrypanum cruzi*. Tese. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*,  
1934 28(1):5-110.
19. Dias, E., G. B. Mello, O. Costa, R. A. Damasceno & M. Azevedo. Investigações sobre  
1942 esquizotripanose de morcegos no estado do Pará. Encontro do barbeiro  
*Cavernicola pilosa* como transmissor. *Rev. Brasil. Biol.*, 2:103-110.
20. Dias, E. Notas sobre o tempo de evolução de algumas espécies de triatomíneos em  
1955 laboratório. *Rev. Brasil. Ent.*, 15:157-158.
21. Elson, J. A. A comparative study of Hemiptera. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 30:579-597.  
1937
22. Freitas, J. L. P., A. F. Siqueira & O. A. Ferreira. Investigações epidemiológicas sobre  
1960 triatomíneos de hábitos domésticos e silvestres com auxílio da reação de  
precipitina. *Rev. Inst. Med. Trop. S. Paulo*, 2:90-99

23. Galuzo, I. G. Twenty years of natural-nidal disease studies, p. 9-16. In N. Levine (Ed.): 1968 *Natural nidity of diseases and questions of parasitology*. University Illinois Press. Urbana, Chicago.
24. Hocking, B. Blood sucking behavior of terrestrial Arthropods. *Ann. Rev. Ent.*, 16:1-26. 1971
25. Islas, F. Observaciones acerca del desarrollo de caracteres morfológicos de *Triatoma picturata* 1941 Usinger. *An. Inst. Biol.* (México), 12(1):311-326.
26. Kabat, E. A. & M. M. Mayer. *Experimental Immunochemistry*. Charles C. Thomas. 1961 Springfield, Ill. 905 pp.
27. Leal, H., J. A. Ferreira & C. M. Martins. Datos ecológicos sobre triatomíneos silvestres na ilha de Santa Catalina (Brasil). *Rev. Inst. Med. Trop. S. Paulo*, 3(5):213-220. 1961
28. Lent, H. Triatominae das regioes Oriental, Australiana, Etiopica e Palearctica, com descrição de uma nova especie (Hemiptera, Reduviidae) *Rev. Brasil. Biol.*, 11:425-429. 1951
29. Lent, H. Nova especie de *Triatoma* da Região Oriental (Hemiptera, Reduviidae). *Rev. Brasil. Biol.*, 13:315-319. 1953
30. Lent, H. Sôbre dos pretensos reduvideos hematofagos africanos do genero *Panstrongylus* 1960 Berg, 1879 (Reduviidae, Triatominae). *Rev. Brasil. Biol.*, 20:163-170.
31. Lent, H. *Estado actual dos estudos sôbre os transmissores da doença de Chagas* (Relatório). 1962 An. Congr. Intern. Doença Chagas, 3:739-760.
32. Lima, A. Da C. Insetos do Brasil (2º Tomo, Hemipteros). Serie Didactica No. 2, Escola Nacional de Agronomia, Rio de Janeiro, 351 pp. 1940
33. Maddrell, S. H. P. Excretion in the blood-sucking bug, *Rhodnius prolixus* Stål. I. The control of diuresis. *J. Exp. Biol.*, 40:247-256. 1963
34. Martins, A. V. Epidemiología da doença de Chagas, p. 225-237. In J. R. Cançado (Ed.). 1968 Doença de Chagas. Imprensa Oficial. Estado Minas Gerais. Belo Horizonte.
35. Mayer, H. F. & I. L. Alcaraz. Estudios relacionados con las fuentes alimenticias de *Triatoma infestans* (Hemiptera, Reduviidae) *An Inst. Med. Reg. Tucumán*, 4:195-210. 1955

36. Mayer, M. S. Response of single olfactory cell of *Triatoma infestans* to human breath.  
1968 *Nature*, 220:924-925.
37. Minter, D. M. *Effects on transmission to man of the presence of domestic animals in infested households*. (Background paper). Intern. Symp. on New Approaches in American Trypanosomiasis Research. (Pan. Am. Health Org.) Belo Horizonte, Brasil. (Mimeografiado) 16 pp.  
1975
38. Neves, D. P. & A. M. de Castro. Observações sobre o comportamento do *Trypanosoma cruzi* em algumas espécies de lacetílios. *Rev. Brasil. Biol.*, 30(1):11-114.  
1970
39. Niño, F. L. Ensayos de infección experimental del *Bufo marinus* (sepo) con *Schizotrypanum cruzi*. *Prensa Med. Arg.*, 11(35):1154-1162.  
1925
40. Noguera, E. H. *Aspectos do comportamento do Triatoma infestans (Klug, 1834) em condições experimentais de laboratorio (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae)*. Tese. Inst. Cienc. Biol. U.F.M.G. Belo Horizonte, Brasil. 68 pp.  
1973
41. Osimani, J. J. *Haemogregarina triatome* N. sp. from a South American Lizard *Tupinambis tequixín* transmitted by the reduviid *Triatoma rubrovaria*. *J. Parasitol.*, 28(2):147-153.  
1942
42. Perlogawora-Szumlewicz, A. Ciclo evolutivo do *Triatoma infestans* em condições de laboratorio. *Rev. Bras. Malar. Doenças Trop.*, 5:35-47.  
1953
43. Pessoa, S. B. Hospedeiros vertebrados (não humanos) do *Trypanosoma cruzi*. *Rev. Goiana Med.*, 4(2) 83-101  
1958
44. Pessoa, S. B. *Parasitologia Médica*. Edit. Guanabara, Rio de Janeiro. 943 pp.  
1967
45. Pinto, C. Classificação dos triatomídeos (Hemiptera, Heteroptera, Hematophagos). *Sci. Med.*, 4 485-490.  
1926
46. Pippin, W. F. The biology and vector capability of *Triatoma sanguisuga texana* Usinger and *Triatoma gerstaeckeri* Stål. Compared with *Rhodnius prolixus* Stål. (Hemiptera: Triatominae). *J. Med. Ent.*, 7(1):30-45.  
1970
47. Romaña, C. Utilization de la méthode des précipitines pour l'identification du sang ingéré par certains Réduvidés. *Bull. Soc. Pathol. Exotique*, 6:625-628.  
1939

48. Romaña, C. *Enfermedad de Chagas*. López Libreros Edit. S.R.L. Buenos Aires. 242 pp.  
1963
49. Ryckman, R. E. Recent observations of cannibalism in *Triatoma* (Hemiptera: Reduviidae). *J. Parasitol.*, 37(5):433-434.  
1951
50. Ryckman, R. E. Lizards: A laboratory host for Triatominae and *Trypanosoma cruzi* Chagas.  
1954 *Trans. Amer. Micro. Soc.*, 73(2):215-218.
51. Ryckman, R. E., D. L. Folkes, L. E. Olsen, R. L. Roob & A. E. Ryckman. Epizootiology of  
1965 *Trypanosoma cruzi* in Southern North America. IV. Lizards, laboratory hosts for  
*T. cruzi*. *J. Med. Ent.*, 2(1):87-108.
52. Ryckman, R. E. & A. E. Ryckman. Epizootiology of *Trypanosoma cruzi* in Southern North  
1967 America. Part. X. The biosystematics of *Dipetalogaster maximus* in Mexico  
(Hemiptera: Reduviidae) (Kinetoplastida: Trypanosomatidae). *J. Med. Ent.*,  
4(2):180-188.
53. Tálce, R. V. Parasitisme de *T. rubrovaria* para un sporozoaire. *Ann. Parasitol.*, 7:257-261.  
1939
54. Tarazon, S de *Didelphis marsupialis* Lin. 1758. Su importancia como reservorio del  
1971 *Trypanosoma cruzi* en la region de Zipayare (Edo. Zulia, Venezuela). *Kasmera*,  
4(1):5-44.
55. Urdaneta-Morales, S. & I. M. McLure. Observations upon haematophagy in Venezuelan  
1972 triatomids fed upon poikilotherms. *Acta Cient. Venez.*, 23(5):161-164.
56. Usinger, R. L. A revised classification of Reduvoidea with a new subfamily from South  
1943 America. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 36:602-618.
57. Wiesinger, D. Die Bedeutung der umweltafaktoren für den Saugakt von *Triatoma infestans*.  
1956 *Acta Tropica*, 13(2):97-141.
58. Wigglesworth, V. B. *The principles of insect physiology*. Methuen & Co. Ltd. 5a Ed. 546 pp.  
1953
59. Wood, S. F. Notes on the feeding of cone-nosed bugs (Hemiptera, Reduviidae). *J. Parasitol.*,  
1944 30:197-198.

60. Wood, S. F. The laboratory culture of *Triatoma* (Hemiptera, Reduviidae). *Bull. Wild. Hlth.* 1964 *Org.*, 31:579-581.
61. Zeledón, R., G. Solano, G. Sáenz, V. Guardia, K. Schosinsky & J. C. Swartzwelder. 1965 *Observaciones sobre el parasitismo de zorros (Didelphis marsupialis costaricensis) por Schizotrypanum cruzi*. 1º Congr. Centroam. Microbiol., San José, C. R. (Parasitología) 84.
62. Zeledón, R., A. Zúñiga & J. C. Swartzwelder. The camouflage of *Triatoma dimidiata* and the 1969 epidemiology of Chagas disease in Costa Rica. *Bol. Chileno Parasitol.*, 24(1-2):106-108.
63. Zeledón, R. & C. Ponce. Neurotropism in a Costa Rican strain of *Trypanosoma cruzi*. *J.* 1972 *Parasitol.*, 56(1):180-181.
64. Zeledón, R., C. E. Valerio & J. E. Valerio. The camouflage phenomenon in several species of 1973a *Triatominae* (Hemiptera, Reduviidae). *J. Med. Ent.*, 10(2):209-211.
65. Zeledón, R., G. Solano, A. Zúñiga & J. C. Swartzwelder. Biology and ethology of *Triatoma* 1973b *dimidiata* (Latreille, 1811). III. Habitat and blood sources. *J. Med. Ent.*, 10(4):363-370.
66. Zeledón, R. Epidemiology, modes of transmission and reservoir host of Chagas' disease. p. 1974 51-85. In *Trypanosomiasis and leishmaniasis with special reference to Chagas' disease*. Ciba. Found. Symp. 20.
67. Zeledón, R. Los vectores de la enfermedad de Chagas en América. p. 327-345. In *Simposio* 1974 *sobre enfermedad de Chagas*. Buenos Aires, 1972., 327-345 pp.

