



Universidad Central de Venezuela
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

ANÁLISIS COMPARATIVO DEL COMPORTAMIENTO DE
ALIMENTACIÓN DE DOS VECTORES DEL MAL DE CHAGAS:

Panstrongylus geniculatus y *Triatoma infestans*

(Hemiptera: Reduviidae)

Por: Br. Daniel Llavaneras

Tutor I: Matías Reyes-Lugo

Tutora II: Zaida Tárano

Septiembre, 2010

Introducción

El comportamiento alimentario puede influir sobre la efectividad de los insectos hematófagos como vectores de enfermedades, debido a que cada parásito tiene un ciclo de vida particular, con requerimientos específicos para que éste se de por completo. Muchos parásitos se transmiten de manera mecánica al hospedador a través de micro laceraciones producidas por el mismo parásito, heridas preexistentes en el hospedador o de picaduras de insectos hematófagos, entre otros.

Trypanosoma cruzi, el protozoario flagelado causante del Mal de Chagas o tripanosomiasis americana, se ubica en el tracto digestivo de los triatominos, por lo cual depende de estos hemípteros hematófagos para poder infectar a su hospedador definitivo. El ciclo de vida de éste parásito es complejo e involucra dos hospedadores, el insecto triatomino y un vertebrado homeotermo. El triatomino se alimenta de la sangre de un mamífero infectado, generalmente un

vertebrado de sangre caliente, y el parásito se desarrolla en su intestino. Cuando el insecto se alimenta de nuevo, libera los tripomastigotes (la fase infecciosa del parásito) en sus heces. El parásito entra al organismo hospedador a través de la herida producida por la picada o por contacto directo con las mucosas (Fig. 1). Si no existe contacto directo, no hay posibilidad de transmisión del parásito. He aquí la importancia del comportamiento de alimentación de los chipos; si éste garantiza el contacto de las heces con la piel del hospedador, la probabilidad de transmisión será elevada. En cambio, si durante la alimentación el triatomino no defeca o lo hace en una posición en que las heces no caen sobre la piel del hospedador, la probabilidad de transmisión será baja.

La transmisión de *T. cruzi* hacia el mamífero hospedador puede ocurrir por otros mecanismos, como vía transplacentaria, ingestión de chipos infectados por el mamífero y, en caso del humano, transmisión oral por consumo de alimentos contaminados con heces del triatomino infectadas con *T. cruzi*. A pesar de esto, la transmisión por las heces es el mecanismo principal de

infección, y es responsable de generar más del 98% de los casos de Enfermedad de Chagas en humanos (World Health Organization, 2002).

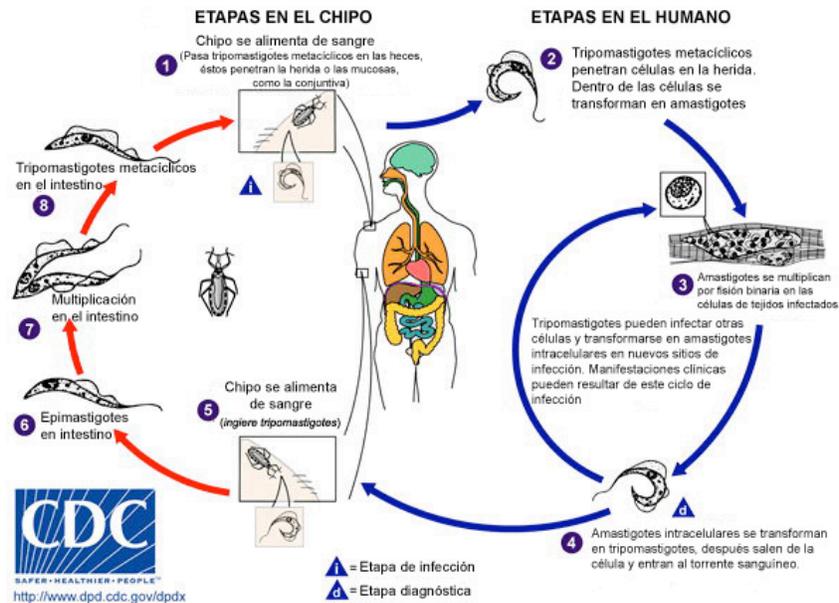


Figura 1. Ciclo de vida de *Trypanosoma cruzi* indicando las fases que se desarrollan en el triatomino (vector o hospedador intermediario) y en el humano (hospedador definitivo). Tomado y traducido de <http://www.dpd.cdc.gov/dpdx>

Los triatominos son insectos pequeños que pertenecen al orden Hemiptera. Estos insectos se caracterizan por poseer dos pares de alas, el primero de ellos parcialmente esclerotizado y el segundo membranoso, lo que le da el nombre al Orden. Presentan un aparato bucal perforador formado por la

modificación de las mandíbulas y maxilas en estiletes, los cuales se encuentran envueltos en una vaina formada por el labio. Este aparato bucal o proboscis se pliega ventralmente, reposando en el surco estridulatorio (un canal formado por modificaciones del exoesqueleto torácico) cuando el individuo no está alimentándose. Las antenas poseen pocos segmentos y carecen de cercos en el extremo terminal del abdomen (Gillot 2005).

La familia Reduviidae es un taxón que engloba a muchos hemípteros entomófagos y hematófagos. Los redúvidos hematófagos se agrupan en la subfamilia Triatominae, la cual contiene a los chupos (Gillot 2005). Existe una notable variedad de tamaños entre los distintos géneros de triatominos, que va desde 7 mm (*Microtriatoma*) hasta 42 mm (*Dipetalogaster*), y también existe una gran variedad en cuanto al tamaño del aparato bucal (Lent y Wygodzinsky 1979). Sin embargo, la mayoría de los triatominos tiene una longitud entre 15 y 25 mm.

Los principales vectores de la Tripanosomiasis americana son los triatominos pertenecientes a los géneros *Rhodnius*, *Triatoma* y *Panstrongylus*

(Laboratory of Identification of Parasites of Public Health Concern 2008). Su importancia como vectores se debe a varios factores bien documentados, entre ellos sus hábitos domésticos y peridomésticos (Lent y Wygodzinsky 1979; Lima y Sarquis 2008), y su amplia distribución en el continente americano (Lent y Wygodzinsky 1979). Sin embargo, poco se ha descrito acerca de su comportamiento de alimentación.

Triatoma infestans (Klug, 1834) es un chipo de color negro o marrón oscuro, con marcas amarillas en el corium, patas y conexivos del abdomen (Fig 2). Su tamaño promedio es de 25 mm. Principalmente se encuentra en áreas domésticas y peridomésticas, y puede colonizar viviendas humanas, escondiéndose entre grietas y techos de paja, entre otros (Lent y Wygodzinsky 1979). En la noche sale de su escondite y se alimenta de vertebrados de sangre caliente, con preferencia por los mamíferos como perros, gatos, hamsters o humanos. En los alrededores de las viviendas, se le ha encontrado asociado a gallineros y madrigueras de conejos y de roedores (Lehane 2005). Su comportamiento de alimentación ha sido descrito someramente y calificado

como “sigiloso”, pudiendo alimentarse de humanos, sin despertarlos, a pesar de picar cerca de la región anterior de la cabeza (Lehane 2005) *Panstrongylus geniculatus* (Latreille 1811) es un triatomino marrón claro o anaranjado oscuro, con manchas marrones oscuras o negras en varias partes corporales, particularmente en los conexivos del abdomen (Fig 2). Su tamaño promedio es de 25 mm. Su hábitat es predominantemente selvático (Lent y Wygodzinsky 1979), aunque en los últimos años se han reportado cada vez más ejemplares capturados en áreas domésticas y peridomésticas, probablemente porque es atraído por las luces de las viviendas (Reyes-Lugo y Rodríguez-Acosta 2000; Feliciangeli *et al.* 2004). En ambiente silvestre se alimenta principalmente de la sangre de cachicamos, rabipelados y roedores (Lent y Wygodzinsky 1979). El comportamiento de alimentación de este triatomino ha sido descrito como sigiloso y lento, sin posarse nunca sobre el hospedador (M. Reyes-Lugo y D. Llavaneras no publicado). Sus hábitos durante la alimentación no han sido descritos en la literatura. Observaciones preliminares realizadas por M. Reyes-Lugo y D. Llavaneras (no publicado) sugieren que sus movimientos son

pausados, y que tiende a alimentarse en regiones del cuerpo alejadas de la cabeza.

En general, la información sobre la conducta de estos dos géneros durante la aproximación a la presa y la alimentación es escasa y basada en pocas observaciones superficiales carentes de un análisis riguroso y detallado. Es vital conocer el comportamiento de alimentación de estas especies, ya que el potencial o la eficiencia de los triatominos como vectores depende de sus hábitos de alimentación.

Panstrongylus geniculatus es transmisor secundario de la tripanosomiasis americana, cuya presencia en zonas urbanas (Caracas) ha despertado alarma en los últimos años, habiendo sido responsabilizado de los brotes orales de Mal de Chagas en los últimos tres años, ocurridos en Caracas y el Edo. Miranda (Reyes-Lugo, 2009). El estudio de la alimentación de estos dos vectores aportará información importante acerca de su comportamiento, además de contribuir a la estimar la efectividad de cada uno como vector de la tripanosomiasis americana.



Figura 2: Vistas dorsales de *Triatoma infestans* (izquierda) y *Panstrongylus geniculatus* (derecha).

Antecedentes

La alimentación en triatominos ha sido estudiada desde muchos puntos de vista, principalmente en sus efectos sobre la reproducción del insecto y de los parásitos que transmiten. En estos trabajos se encontró que a medida que el período de ayuno aumenta, la puesta y viabilidad de los huevos disminuye (*Panstrongylus megistus*, Braga y Lima 2001) y que la fecundidad y el número de crías aumenta después de una alimentación completa (*Rhodnius prolixus*, Chiang y Chiang 1995). Así mismo, para períodos largos de ayuno (60 días), el número de parásitos vivos disminuye hasta en 90% en comparación con períodos cortos de ayuno (Kollien y Schaub 1997 2002). Otros aspectos investigados han sido los efectos del ayuno sobre la composición de lípidos (Canavoso *et al.* 1998), la cristalización de la hemoglobina de la sangre del hospedador después de la alimentación (Smit *et al.* 1983), y la anatomía e histología de las glándulas salivares (Lacombe 1999). Por otra parte, también se ha descrito la sensibilidad de los triatominos a luz de diferente longitud de onda

(Reisenman y Lazzari 2006, M. Reyes-Lugo no publicado); el efecto de la estimulación mecánica sobre el comportamiento de estridulación en *P. rufotuberculatus* (Reyes-Lugo *et al.* 2006), y el efecto de la temperatura sobre la elección del sitio de picadura (Ferreira *et al.* 2007). En este último trabajo se encontró que los triatominos ubican los vasos sanguíneos a través de diferencias sutiles en la temperatura en la piel del hospedador.

Los estudios acerca del comportamiento de alimentación son escasos. En 1979, Schofield hace una revisión del comportamiento de los triatominos, la cual trata con cierta extensión el proceso de alimentación, pero no presenta datos ni observaciones concretas, únicamente referencias a trabajos publicados anteriormente o no publicados. Sus descripciones comienzan desde que el triatominos comienza a alimentarse, mas no describe la aproximación a la presa. Mas recientemente, sólo se han publicado algunos trabajos acerca de la importancia del CO₂ sobre la atracción de los triatominos a sus presas (Taneja y Guerin 1995; Barrozo y Lazzari 2006), estimaciones preliminares de la frecuencia de alimentación, en los que los triatominos observados realizan en

promedio 25 intentos de alimentación por noche y se alimentan de cada 4 a 9 días (Schofield, 1981), y el efecto de la composición de la sangre de distintos vertebrados en los perfiles alimentarios de *Triatoma rubrovaria* y *P. geniculatus* (Salvatella *et al.* 1994; Carrasco *et al.* 2005).

Una gran cantidad de los trabajos relacionados con la alimentación de los triatominos se han enfocado en los procesos fisiológicos que se llevan a cabo dentro del chipo después de la alimentación o en la fase previa a la alimentación, pero escasos trabajos describen el proceso de alimentación como tal. Para poder comprender mejor las capacidades de los triatominos como vectores, es necesaria una descripción detallada de su comportamiento alimentario, lo que motiva este trabajo. En la Sección de Entomología Medica "Dr. Pablo Anduze" del Instituto de Medicina Tropical de la UCV se han hecho algunas observaciones de la conducta de *Rhodnius prolixus*, *Triatoma infestans* y *Panstrongylus geniculatus* (M. Reyes-Lugo y D. Llavaneras, no publicado), pero han sido principalmente cualitativas y no sistemáticas. La cuantificación de ciertos aspectos del comportamiento de alimentación de triatominos permitirá

proponer criterios para estimar la efectividad de cada especie como vector de la tripanosomiasis americana, tema de gran importancia dado el aumento de casos de Mal de Chagas y domiciliaciones de *P. geniculatus* en áreas urbanas y suburbanas en Venezuela.

Objetivos

Objetivo General:

Describir el comportamiento de alimentación de dos especies de triatomíneos vectores de la tripanosomiasis americana, *Panstrongylus geniculatus* y *Triatoma infestans*.

Objetivos Específicos:

- Describir cualitativamente y cuantitativamente el comportamiento de aproximación a la presa.
- Describir cualitativa y cuantitativamente el comportamiento durante la picadura, tanto la succión como la defecación.
- Determinar las preferencias alimentarias y de defecación sobre el cuerpo de la presa.
- Proponer criterios para estimar la eficiencia de cada especie como vector de la tripanosomiasis americana, basado en el comportamiento de alimentación y lugares de defecación.

Materiales y Métodos

Preparación y mantenimiento de los individuos

Se separaron quince (15) ninfas en el quinto estadio de desarrollo para ambas especies, y se utilizaron 10 para las observaciones, quedando las otras 5 como reemplazo en caso de que uno de los individuos no se alimentara o se muriera durante el periodo de trabajo. Las ninfas se colocaron en recipientes plásticos individuales, cilíndricos, de 15 cm de alto y 12 cm de diámetro, con tapa removible. La tapa tenía un orificio circular grande cubierto por tul para que hubiera ventilación. Dentro del envase se colocó una cartulina plegada que sirvió de soporte para los animales, y sobre el tul se colocó un algodón humedecido para que los triatominos pudieran tomar agua. Cada recipiente fue rotulado y se le asignó un número que identificó al individuo

Las ninfas fueron alimentadas cada tres semanas de acuerdo con el protocolo establecido por SEMPA¹ (Salvi *et al.* 2007) hasta que mudasen y

¹ Sección de Entomología Médica "Dr. Pablo Anduze", UCV

pasasen a adultos, garantizando que todos los individuos hubiesen pasado a adultos aproximadamente al mismo tiempo. Esto aseguró que todos los individuos fuesen de la misma edad al momento de hacer las observaciones y disminuyó las probabilidades de que murieran durante el trabajo. Los recipientes con las ninfas fueron guardados en el insectario de la SEMPA mientras no se estuvieron observando, garantizando condiciones estables de humedad y temperatura. La manipulación de los animales se limitó a trasladarlos del recipiente de mantenimiento al recipiente de observación con una pinza, y el proceso inverso una vez terminada la observación.

Recipientes de observación

Las observaciones del comportamiento alimentario de *Panstrongylus geniculatus* y *Triatoma infestans* se realizaron colocando a los triatominos (por separado) en recipientes de vidrio rectangulares diseñados para este fin. Los recipientes midieron 30 x 20 x 30 cm, y estaban cubiertos con una tapa fija de vidrio de 20 x 15 cm. Uno de los lados largos del recipiente poseía un orificio semicircular de 5 cm. de diámetro, cerca del borde derecho, a 5 cm. de la base

(Fig. 2). Este orificio estuvo sellado por una tapa de cartón y se utilizó para introducir a los individuos. En la base del recipiente se colocó un soporte de anime comprimido de 30x20x5 cm. y sobre este se colocó una cartulina blanca de 30x20 cm. De esta manera, la cartulina quedó al ras del borde inferior del orificio donde se introdujeron los chipos. Este espacio estaba abierto en la cara superior, para poder observar al triatomo desde arriba. El objetivo de este espacio era retener al insecto unos minutos, y permitir que se habituara al recipiente.

Los individuos utilizados para alimentar a los triatomos fueron ratones adultos, ya que en sus hábitats naturales las dos especies se alimentan de mamíferos (Lent y Wygodzinsky 1979; Lehane 2005). Los ratones provinieron del bioterio del Instituto de Medicina Tropical de la Universidad Central de Venezuela.

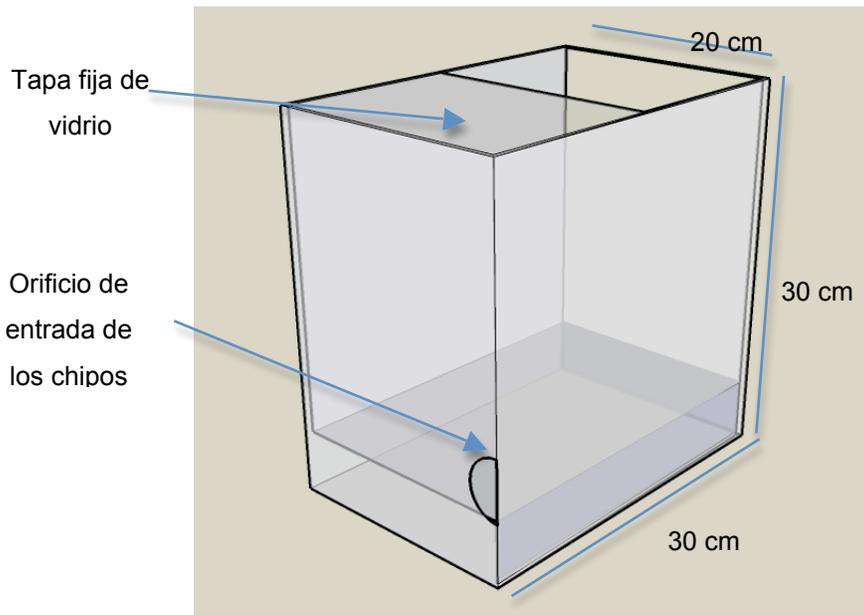


Figura 3. Recipiente para las observaciones del comportamiento de los triatominos.

Protocolo de observación

Antes de cada observación se colocaba una cartulina blanca nueva, para poder distinguir bien al triatomo en las grabaciones. A 5 cm del orificio se colocó un trozo de cartulina de 10x5 cm doblada en forma de "L", de tal manera que en la esquina del recipiente existió un espacio cuadrado de 5x5 cm, limitado por la cartulina y las paredes del recipiente. Luego se procedió a colocar el ratón en el recipiente y se dejó sin perturbaciones durante 10 minutos. Entonces se

colocó el insecto por el orificio de la pared utilizando una pinza y se dejó sin perturbaciones durante 5 minutos. Durante estos 5 minutos, el triatomino estuvo confinado al espacio delimitado por la cartulina doblada. Una vez transcurridos los cinco minutos se removió la cartulina y se dio comienzo a las observaciones y grabaciones.

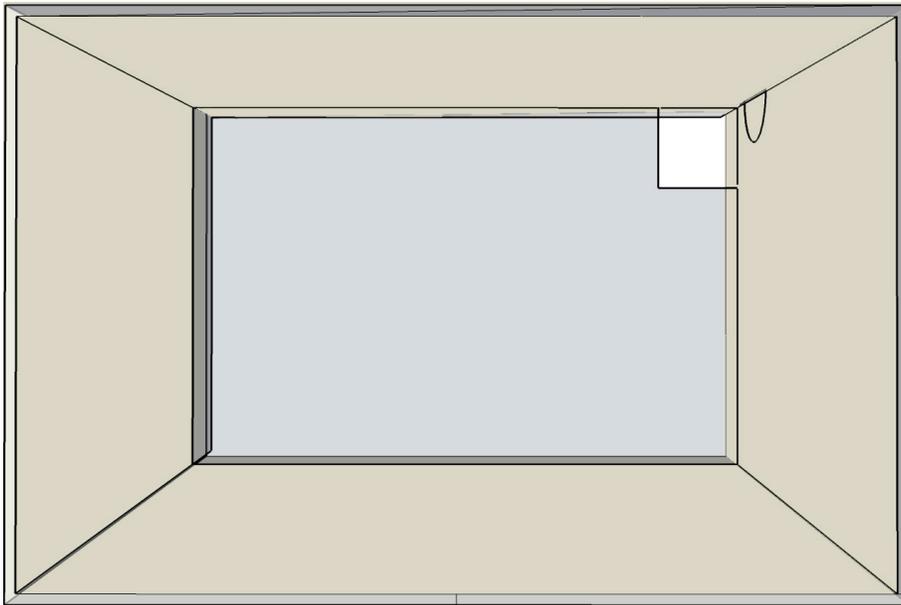


Figura 4: Vista superior del recipiente con el soporte en L en la esquina superior izquierda.

Una vez comenzada la filmación se esperó un máximo de quince minutos para que el triatomino se alimentara. Si éste no hacía ningún intento de alimentación en este período, se detenía la observación y se colocaba otro individuo, comenzando de nuevo la observación. Si éste se aproximaba a la

presa e intentaba alimentarse antes de que transcurrieran 15 minutos, se continuaba con la observación hasta que transcurrieran 10 minutos sin un evento de alimentación. Observaciones previas sugerían que después de 10 minutos sin alimentarse, los individuos no seguían intentándolo. Las observaciones se dieron por terminadas después de una hora de comenzadas o cuando transcurrieron 10 minutos sin que el triatomo hiciera intentos de alimentación. Una vez dada por concluida la observación, se detuvo la filmación y se devolvió el chip a su recipiente de mantenimiento. Para cada especie se realizaron 10 réplicas (10 adultos por especie)

Debido a que las heces de los triatominos contienen feromonas de reclutamiento (Reissenman *et al.* 2000; Cruz-López y David-Morgan 1995), después de cada observación se lavó el recipiente con agua y jabón y el soporte de anime con alcohol, y se reemplazaron ambas cartulinas. Como se disponían de tres recipientes y tres soportes de anime, nunca se utilizó el mismo recipiente con el mismo soporte de anime para observaciones consecutivas.

Todas las observaciones fueron realizadas en el laboratorio de la SEMPA, el cual dispone de mesones para colocar los recipientes de vidrio y un área con temperatura, humedad e iluminación constante. Se mantuvo silencio mientras se realizaban las observaciones, de tal manera que no hubo ruidos que pudieran alterar el comportamiento del triatomino o del ratón. Todas las filmaciones de una especie se hicieron en el lapso de un mes, haciendo un máximo de 4 observaciones por día. A pesar de ser animales nocturnos (Reissenman y Lazzari 2006), en observaciones previas no se observaron cambios en el comportamiento de alimentación de éstos triatominos, por lo cual las observaciones se hicieron de día.

Filmaciones y fotografías:

La conducta de los individuos se grabó con una cámara filmadora mini DV (Samsung SC-D383) colocada sobre un trípode. El trípode se colocó verticalmente sobre el recipiente de observación de tal modo que el lente de la cámara quedó a unos 20 cm sobre la tapa fija de vidrio. De esta manera se grabó una vista superior de todo el período de observación. Adicionalmente, se

utilizó una segunda cámara, no fija, para tomar fotografías de los eventos de alimentación desde el ángulo que permitía apreciarlo en detalle, haciendo los acercamientos necesarios. Para ello se empleó una cámara digital (Canon EOS Rebel XTi + lente macro Canon 100mm f2.8 USM + Flash MR-14EX Ring Lite).

A partir de las filmaciones realizadas con la cámara fija (vista superior) se determinaron las rutas que los individuos seguían al aproximarse a la presa, la ubicación del insecto sobre el cuerpo del ratón durante la alimentación y el sitio específico de picada. Con la cámara móvil se describió en detalle el comportamiento del triatomino durante el evento de alimentación y de defecación.

Variables medidas y análisis estadísticos

Descripciones cualitativas

Para describir cualitativamente el comportamiento de aproximación a la presa de cada especie de triatomino se establecieron 4 tipos de rutas posibles:

- Directa (sin cambios en la dirección del desplazamiento) en contacto con las paredes del recipiente.
- Directa sin contacto con las paredes del recipiente.
- Indirecta (con cambios en la dirección del desplazamiento) con contacto con las paredes del recipiente en algunos segmentos del recorrido.
- Indirecta sin contacto con las paredes del recipiente.

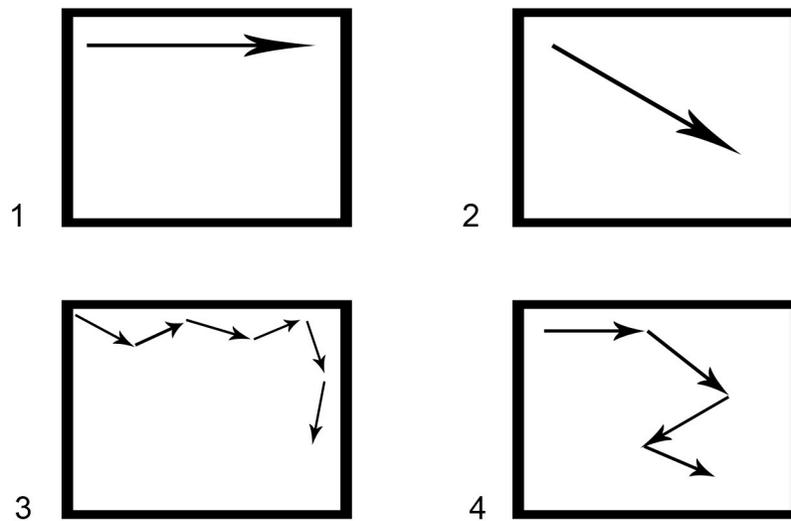


Figura 5: Esquemas de las rutas establecidas: 1.- Directa con contacto con las paredes; 2.- Directa sin contacto con las paredes; 3.- Indirecta con contacto con las paredes; 4.- Indirecta sin contacto con las paredes.

Para determinar si había asociación entre la especie y la ruta de aproximación se utilizó una tabla de contingencia y la prueba χ^2 .

Además de las rutas de aproximación, se describieron los comportamientos de aproximación tomando en cuenta la rapidez y continuidad del movimiento. Para la descripción cualitativa de la conducta durante la alimentación y la defecación y defecación tomando en cuenta la posición del cuerpo, proboscis, patas y alas:

Descripciones cuantitativas

Para la descripción cuantitativa de la aproximación a la presa se midió la longitud del recorrido desde la posición inicial hasta que el chipo hizo contacto o estuvo a menos de 2 cm de la presa. Utilizando las grabaciones de la cámara ubicada en el trípode, se estableció una escala en la computadora que se sobrepuso a la imagen. Luego se trazó el recorrido del insecto sobre la escala y su longitud fue medida con la herramienta de medición de Adobe Photoshop CS4. También se midió el tiempo que transcurrió desde que se removió la cartulina en "L" hasta que el chipo llegó a la presa. Se consideró que el

triatomino alcanzó a la presa cuando se encontraba a una distancia de menos de un cuerpo del ratón (2 cm, aproximadamente). Además, se midió el tiempo que transcurrió desde que el chipo llegó al ratón hasta que comenzó a alimentarse. Los datos obtenidos se compararon entre ambas especies utilizando la prueba de Mann-Whitney.

En la descripción cuantitativa del comportamiento de alimentación se contabilizó el número de intentos de picada (efectivos o no) y tiempo total de alimentación por periodo de observación. El tiempo total de alimentación se estimó como la sumatoria de las duraciones de todos los eventos de alimentación (lapso desde que el triatomino introdujo su proboscis hasta que la retiró del ratón), por periodo de observación, siempre y cuando la inserción inicial de la proboscis durara más de 3 segundos. En cuanto a la defecación, se contabilizó el número total de defecaciones por periodo de observación, el tiempo transcurrido desde que insertó la proboscis por primera vez (por mas de tres segundos) hasta que defecó por primera vez, el intervalo entre cada defecación (desde que finaliza una hasta que se inicia la siguiente) y la cercanía

distancia de las defecaciones a la presa. Las diferencias entre especies para cada una de estas variables se determinaron utilizando la prueba de Kruskal-Wallis.

Para determinar las preferencias alimentarias, se dividió el cuerpo del ratón en cabeza, dorso o lomo, flancos, patas, parte posterior, vientre y cola (Fig. 4). En cada región del cuerpo se cuantificó el número de intentos de picada y el tiempo que invirtió el triatomino en alimentarse. Para la comparación de los tiempos de alimentación se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis.

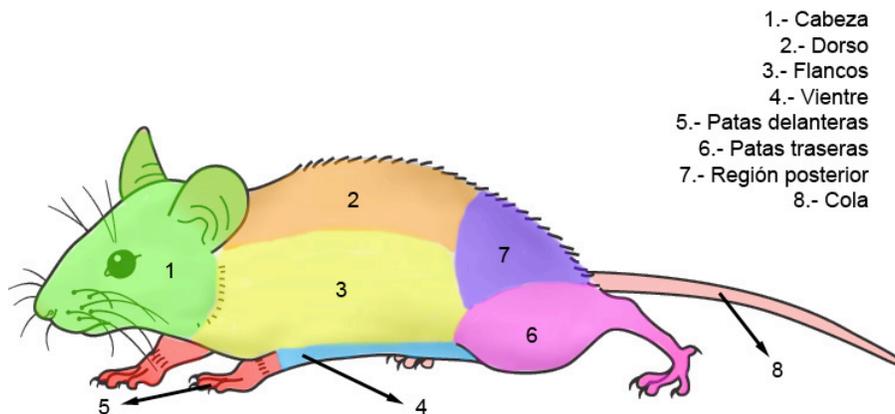


Figura 6: División del cuerpo del ratón en zonas

Propuesta de criterios para determinar la eficiencia como vector

Una vez medidas y analizadas todas las variables, se propusieron criterios para estimar la eficiencia de cada especie como vector de la tripanosomiasis, haciendo énfasis en cómo las rutas empleadas para acercarse al ratón, la ubicación al alimentarse (posición y contacto), número de intentos de picada, tiempo de alimentación y tiempo que tarda en defecar y lugar de defecación pueden facilitar o dificultar la transmisión del *Trypanosoma cruzi*.

Resultados

Resultados Cualitativos:

Rutas de aproximación

Ambas especies muestran una marcada preferencia por las rutas directas para la aproximación de la presa ($X^2= 8,98$; $p=0,0295$). De las rutas directas, la más empleada por ambas especies fue la ruta directa en contacto con las paredes del recipiente ($X^2=7,421$; $p=0,0065$).

	Directa con Contacto	Directa sin Contacto	Indirecta con Contacto	Indirecta sin Contacto
<i>P. geniculatus</i>	3095	278	397	198
<i>T. infestans</i>	6970	2323	996	774

Tabla 1: Tiempo (en segundos) empleado por cada especie para cada ruta.

Comportamiento de aproximación

Se observaron dos tipos de comportamientos de aproximación:

- Sigiloso: Caracterizado por movimientos lentos al acercarse a la presa, con múltiples interrupciones en el desplazamiento y poco movimiento al

encontrarse cerca de ella. No hay contacto físico con la presa, a excepción de las antenas y el aparato bucal, y se requiere un estímulo pequeño para incitar un comportamiento de huída. Este estímulo se definió como cualquier desplazamiento de la presa mayor a 5 centímetros mientras el triatomino se alimenta.

- **Agresivo:** Caracterizado por movimientos rápidos al acercarse a la presa, con un desplazamiento continuo y generalmente sin interrupciones. Hay contacto físico marcado con la presa, y se requiere un estímulo directo de la presa sobre el triatomino para que este muestre un comportamiento de huída. Este estímulo se definió como un contacto directo de la presa con el triatomino que lo desplace más de 3 centímetros.

Panstrongylus geniculatus mostró un comportamiento de aproximación a la presa inicialmente agresivo, rápido y con desplazamientos generalmente contínuos, aunque a medida que se acercaba a la presa exhibía un mayor número de paradas y un comportamiento sigiloso. Su desplazamiento se

caracterizaba por tener la parte ventral alejada del sustrato cuando recorría distancias largas (mayores a 10 cm) de manera continua, acercándose progresivamente al sustrato a medida que se acercaba a la presa. La mayoría de sus desplazamientos se hacían alejados de la región central del recipiente; únicamente se desplazaba por la región central del recipiente cuando el ratón permanecía sin desplazarse por más de 20 segundos.

La aproximación al ratón se hizo siempre por la región latero-posterior, únicamente estando cerca de la región anterior de la presa cuando ésta se le acercaba de frente. Cuando la presa hacía algún movimiento repentino, levantaba su parte anterior y exhibía un breve anteneo. Si el movimiento de la presa persistía, o si entraba en contacto directo con el triatomino, éste pegaba su región ventral al sustrato.

Triatoma infestans mostró un comportamiento sigiloso a todo lo largo de la aproximación a la presa. Sus desplazamientos eran cortos y discontinuos, manteniendo siempre la región ventral muy cercana al sustrato. La mayor parte de sus desplazamientos se realizaban por los bordes del recipiente, aunque en varias ocasiones se desplazó por la región central del recipiente.

La aproximación a la presa se hizo siempre por la región latero-posterior, acercándose de manera lenta y pegando su región ventral del sustrato si la presa hacía algún movimiento brusco.

Comportamiento de alimentación

Panstrongylus geniculatus se aproximaba rápidamente al ratón, siempre por la parte posterior, y la gran mayoría de sus intentos de alimentación fueron en las patas traseras o en la cola de la presa, salvo contados intentos en los flancos y la parte posterior. Se observó una preferencia por la región media de la cola. Al aproximarse a ésta, se colocaba sobre la misma, de tal manera que la cola del ratón quedara entre su primer y segundo par de patas. Luego, con su segundo

par de patas empujaba la cola hacia adelante, mientras las patas delanteras (colocadas de manera más externa que el segundo par) halaban la cola hacia atrás (Fig. 7). De esta manera, la cola del ratón se curvaba ligeramente. En ese momento, el chipo inclinó su cabeza hacia atrás, bajó su tórax hacia la cola e inclinó su cabeza hacia adelante nuevamente e introdujo su proboscis. El triatomino se alimentaba en esta posición hasta la saciedad o hasta que el ratón se movía, en cuyo caso repetía el comportamiento de acercamiento y alimentación. El comportamiento se exhibió en todas las observaciones registradas. En algunas ocasiones, debido a movimientos del ratón, la posición del chipo con respecto a la cola variaba, y se alimentaba con la cola por debajo del cuerpo, de tal manera que las patas izquierdas y las derechas del chipo quedaban a cada lado de la cola del ratón. Sin embargo, la posición de la cabeza y la proboscis no varió.



Figura 7: Posición de *Panstrongylus geniculatus* al alimentarse de la cola del ratón

Triatoma infestans se acercó a la presa lentamente, con su región ventral cerca del sustrato. Al encontrarse entre 2 y 3 cuerpos (4-6 cm) del ratón extendía su proboscis, colocaba las antenas hacia adelante y se ubicaba cerca de la cola, mostrando preferencia por la parte posterior, las patas traseras y la cola del ratón. Hacía numerosos intentos de alimentación, de poca duración cada uno. No se colocaba sobre el ratón en ningún momento. Durante la picada, la región ventral se encontraba muy cerca del sustrato, las patas extendidas a los lados y su cabeza al mismo nivel que el cuerpo (no estaba inclinada). La

proboscis se encontraba totalmente extendida hacia adelante. En todas las observaciones defecó cerca de la presa, mas nunca sobre la misma.

Resultados Cuantitativos

Tiempos totales de observación

Los tiempos totales de observación no variaron de manera significativa entre ambas especies ($H=3,15$; $p=0,075$). En promedio, las observaciones de *P. geniculatus* duraron $746,8 \pm 221,758$ segundos ($N=10$), mientras que las de *T. infestans* duraron en promedio $1620,8 \pm 253,91$ segundos ($N=10$)

<i>Panstrongylus geniculatus</i>					
	Valor \pm d.e.	N	H	<i>p</i>	Variaciones significativas
Longitud del recorrido	74,75 \pm 23,21 cm	10	9,69	0,0019	Sí
Tiempo de aproximación a la presa	246,6 \pm 67,09 s	10	$\chi^2=8,9$	0,295	No
Tiempo desde aprox. hasta alimentación	65,8 \pm 26,35 s	10	3,3	0,693	No
Número de intentos de picada	6 \pm 1,84	10	0,9444	0,3311	No
Tiempo total de alimentación	350 \pm 206,48 s	10	85,8	>0,0000	Sí, menor que <i>T. infestans</i> .
Número de defecaciones	>1 \pm 0,699	3	0,1747	0,6766	No
Tiempo desde alim. hasta primera defecación	1076 \pm 532,08 s	3	4,4532	0,0348	Sí, mayor que <i>T. infestans</i>
Intervalo entre cada defecación	47 s	1	-	-	-
Distancia de las defecaciones a la presa	16,025 \pm 2,47 cm de la presa	3	9,48	0,0013	Sí, mayor que <i>T. infestans</i>

Tabla 2: Valores de las variables y parámetros asociados para *Panstrongylus geniculatus*.

<i>Triatoma infestans</i>					
	Valor \pm d.e.	N	H	<i>p</i>	Variaciones significativas
Longitud del recorrido	74,75 \pm 23,21 cm	10	9,69	0,0019	Sí, mayor que <i>P. geniculatus</i>
Tiempo de aproximación a la presa	299,2 \pm 163,11 s	10	$\chi^2=8,9$	0,295	No
Tiempo desde aprox. hasta alimentación	31,5 \pm 17,1 s	10	3,3	0,693	No
Número de intentos de picada	17 \pm 5,19	10	0,9444	0,3311	No
Tiempo total de alimentación	514,5 \pm 193,62 s	10	85,8	>0,0000	Sí, mayor que <i>P. geniculatus</i> .
Número de defecaciones	3 \pm 1,792	3	0,1747	0,6766	No
Tiempo desde alim. hasta primera defecación	550,3 \pm 167,02 s	3	4,4532	0,0348	Sí, menor que <i>P. geniculatus</i>
Intervalo entre cada defecación	26,06 \pm 8,58 s	1	-	-	-
Distancia de las defecaciones a la presa	5,34 \pm 1,887 cm		9,48	0,0013	Sí, menor que <i>P. geniculatus</i>

Tabla 3: Valores de las variables y parámetros asociados para *Triatoma infestans*.

Tiempo de alimentación por región corporal

Las tres zonas de la presa de las cuales ambas especies se alimentaron fueron las patas traseras, la parte posterior y la cola (Gráfico 1). Las especies no mostraron variaciones significativas en cuanto a la duración de la alimentación de las patas traseras. *Panstrongylus geniculatus* se alimentó en promedio $7,3 \pm 13,8$ segundos por observación (N=3), mientras que *T. infestans* se alimentó de esta zona en promedio $6,9 \pm 7,9$ segundos por observación (N=5). En las otras dos zonas corporales de la presa sí existieron diferencias significativas entre especies. En la parte posterior, *P. geniculatus* se alimentó en promedio $69,1 \pm 29,85$ segundos (N=9), mientras que *T. infestans* se alimentó en promedio $158,4 \pm 116,95$ segundos (N=10). Finalmente, la cola fue la zona donde se registró una mayor duración de alimentación para ambas especies. Sin embargo, *T. infestans* duró más tiempo alimentándose de esta zona que *P. geniculatus*; esta especie duró alimentándose de esta zona corporal un promedio de $268,2 \pm 227,98$ segundos por observación (N=9), mientras que *T. infestans* duró en promedio

348,7 ± 207,1 segundos por observación alimentándose de la cola de la presa

(N=10).

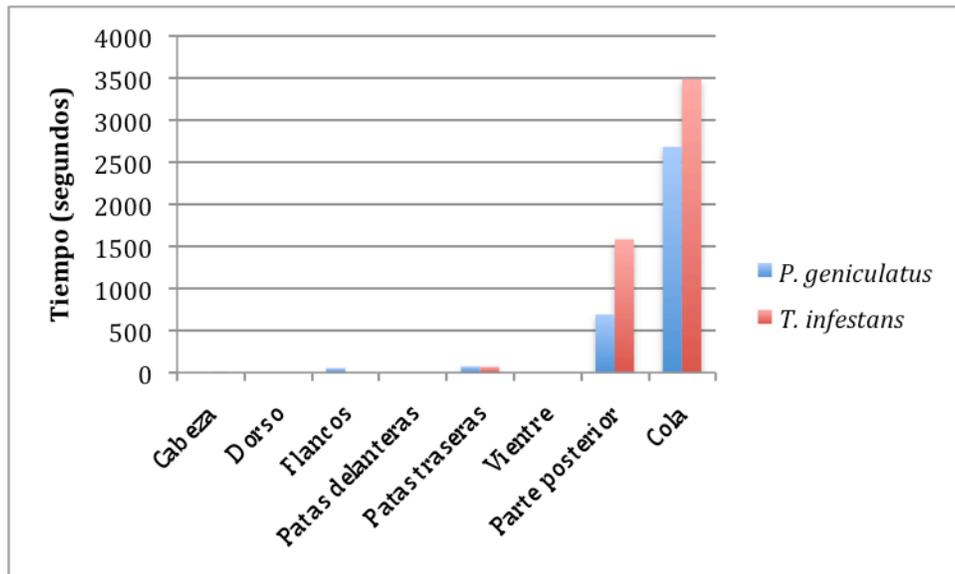


Gráfico 1: Tiempo total de alimentación promedio por región corporal de la presa

Número de intentos de picada por región corporal de la presa

Las especies no mostraron diferencias significativas en cuanto al número de

picadas en las distintas regiones corporales de la presa (Gráfico 2). En cuanto al

número de picadas en las patas traseras, no hubo diferencias entre especie

($H=2,4615$, $p=0,1167$); *P. geniculatus* se alimentó de esta zona un total de $3 \pm$

0,483 veces a lo largo de todas las observaciones (N=3) mientras que *T.*

infestans se alimentó de esta zona $6 \pm 0,69$ veces en total (N=5). En la región

posterior tampoco hubo diferencia significativas ($H=1,4626$, $p=0,2265$). *P. geniculatus* se alimentó en promedio $2 \pm 1,197$ veces por observación ($N=9$), mientras que *T. infestans* se alimentó en promedio $6 \pm 3,06$ veces por observación ($N=10$). Por último, en la cola tampoco hubo una diferencia entre ambas especies en cuanto al número de intentos de alimentación. *Panstrongylus geniculatus* hizo $3 \pm 1,79$ intentos de alimentación en esta zona por cada observación ($N=10$), mientras que *T. infestans* hizo, en promedio, $9 \pm 2,677$ intentos de picada por cada observación ($N=10$).

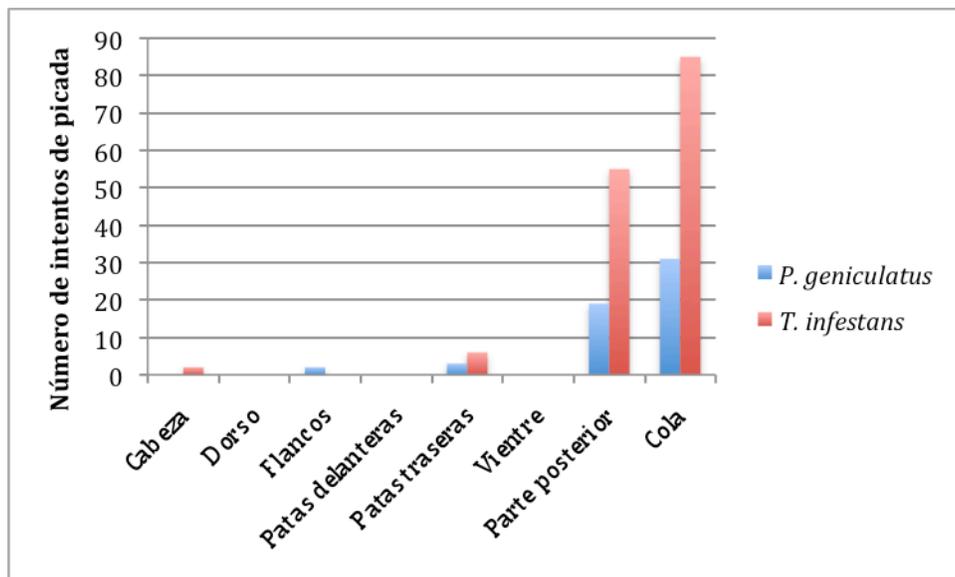


Gráfico 2: Intentos totales de picada por región corporal de la presa

Discusion

Las observaciones realizadas con ejemplares de *Panstrongylus geniculatus* y *Triatoma infestans* mostraron algunos comportamientos distintos a los observados por Reyes-Lugo y Llavaneras (sin publicar). Empleando hámsters como presa, el comportamiento de *P. geniculatus* al acercarse a los mismos fue descrito como sigiloso, empleando movimientos lentos, rutas indirectas y con contacto con las paredes del recipiente. Los desplazamientos observados siempre fueron cortos, con la parte ventral siempre muy cercana al sustrato. En las mismas observaciones preliminares, el comportamiento de aproximación de *T. infestans* fue descrito como rápido y más agresivo que el de *P. geniculatus*; *T. infestans* fue observado acercándose a la presa con movimientos continuos e ininterrumpidos, alternando entre rutas directas con y sin contacto con las paredes del recipiente para llegar a la presa. El comportamiento de alimentación observado en ambas especies se diferenciaba en que *P. geniculatus* invariablemente presentaba un comportamiento de

alimentación sigiloso; movimientos lentos, cuerpo pegado al sustrato, únicamente tocando a la presa con sus antenas y su aparato bucal. De manera opuesta, *T. infestans* fue descrito con un comportamiento de alimentación agresivo, entrando en contacto con la presa con más partes corporales que *P. geniculatus* y llegando a posarse encima de la misma.

Existen algunas diferencias muy importantes entre los comportamientos observados anteriormente (empleando hamsters como presa) y los observados en el presente trabajo (empleando ratones como presa), particularmente en las rutas empleadas al desplazarse dentro del recipiente. Esta diferencia en comportamiento puede deberse al uso de una presa distinta, más activa que los hámsters usados previamente. El constante movimiento del ratón pudo haber modificado el comportamiento de ambas especies de triatominos de maneras opuestas; en humanos, *Triatoma* se alimenta sobre la cara de personas dormidas, que generalmente estén inmóviles. Los hámsters presentan una actividad menor a los ratones, con desplazamientos más lentos y menos frecuentes, y es posible que *Triatoma* actúe de manera rápida y agresiva cuando

la presa está inmóvil, pero de manera sigilosa cuando la presa sea más activa.

Por su parte, el comportamiento de alimentación en la cola del ratón que se observó en *P. geniculatus* fue muy distinto a cualquier comportamiento observado al emplear hamsters como presa. La rapidez y agresividad de *P. geniculatus* se manifestó principalmente al alimentarse en la cola del ratón. Dada que la principal diferencia morfológica entre los hamsters y los ratones es la presencia de una larga cola desnuda en estos últimos, es posible que al detectar piel expuesta el comportamiento de *P. geniculatus* se altere y sea más agresivo al acercarse a la presa y alimentarse. Además, filogenéticamente *P. geniculatus* pertenece a un clado más ancestral que *T. infestans*, y este comportamiento de alimentación de la cola corresponde al comportamiento de los reducidos depredadores de insectos, con los cuales *P. geniculatus* está filogenéticamente más emparentado.

Es interesante notar que a pesar de haber observado modificaciones en los comportamientos de acercamiento y alimentación, ambas especies favorecieron las mismas rutas.

Se observó una diferencia notable en el desplazamiento total de ambas especies, la cual puede ser explicada en parte por la facilidad con la que *T. infestans* huía al percibir un movimiento rápido o brusco del ratón; sin embargo, cuando el ratón le daba la espalda al triatomino y se desplazaba, se observó que *T. infestans* se desplazaba con mayor frecuencia para mantenerse cerca de la presa, mientras que *P. geniculatus* permanecía inmóvil hasta que la presa cesara sus movimientos para acercarse e iniciar el comportamiento de alimentación.

A pesar de mostrar comportamientos de aproximación a la presa visiblemente distintos, el tiempo de aproximación a la presa y el tiempo entre que se acerca a la misma y comienza a comer no fueron significativamente distintos. Esto se debe a que *T. infestans*, que recorrió una distancia mucho mayor, lo hizo de manera mas lenta y con mayor cantidad de interrupciones que *P. geniculatus*, que permanecía inmóvil y luego se desplazaba de manera rápida.

Aunque los tiempos de aproximación a la presa y de iniciar la alimentación fueron similares para ambas especies, el tiempo total de locomoción fue notablemente mayor para *T. infestans*. Esta variable no se había tomado en cuenta para estudios anteriores, y describe mejor el comportamiento de ambas especies. *Triatoma infestans* es una especie más activa que *Panstrongylus geniculatus*, lo cual puede deberse a sus respectivas presas en ambientes silvestres; *T. infestans* se alimenta de roedores pequeños, como cochinitos de India, mientras que *P. geniculatus* se alimenta de presas más grandes, como cachicamos, los cuales pueden alimentarse de insectos. Esto puede favorecer el comportamiento más rápido de *T. infestans*, ya que los roedores tienden a ser rápidos y activos, por lo cual el triatomino tiene poco tiempo para alimentarse. Por su parte, el gran tamaño (y el posible carácter insectívoro) de las presas silvestres de *P. geniculatus* pueden haber favorecido la selección de un comportamiento más sigiloso, que evitaría ser detectado y posiblemente depredado.

Una característica importante que debe poseer un vector es poder alimentarse de la manera más eficiente posible. Mientras mayor sea el número de intentos de picada, mayor será la probabilidad de ser descubierto, ya que las cantidades de los compuestos anestésicos de la saliva son limitadas. Con cada intento fallido de alimentación se pierde saliva y por lo tanto la capacidad de alimentarse sin ser detectados. A pesar de que *T. infestans* hizo un mayor número de intentos de picada, es posible que no en todas haya secretado saliva y únicamente haya acercado la proboscis a la piel de la presa, sin penetrarla, percibiendo que el lugar no era óptimo para la alimentación. Esto es sustentado con a las observaciones de los tiempos totales de alimentación, en el cual *T. infestans* empleó una cantidad de tiempo notablemente mayor que *P. geniculatus* para alimentarse. Por otra parte, el comportamiento sigiloso y de rápida huida de *T. infestans* puede hacer que sus eventos de alimentación no sean completos, por lo cual requiere de una mayor cantidad de tiempo para alcanzar la saciedad. *Panstrongylus geniculatus* emplea menos tiempo para lograr un evento de alimentación completo, y su comportamiento, caracterizado

por permanecer alimentándose a pesar de los movimientos de la presa, ciertamente favorece una rápida alimentación.

La principal característica que debe poseer un vector del Chagas es la capacidad de defecar sobre o cerca de la presa, de tal manera que las heces puedan entrar en contacto con la piel del animal y se complete el ciclo. Por lo tanto, el comportamiento de defecación es sumamente importante para la comprensión de la transmisión de la enfermedad y de la eficiencia de las especies como vectores. Es sensato suponer que un mayor número de defecaciones sobre la presa (o a una corta distancia de la misma) incrementará notablemente la eficiencia de una especie como vector, así como una rápida deyección de las heces luego de un evento de alimentación favorecerá la transmisión del parásito. El número de defecaciones varió entre *P. geniculatus* y *T. infestans*, aunque los análisis estadísticos sugieren que no de manera significativa. Sin embargo, es de hacer notar que en todos los ensayos de *T. infestans* se observó al menos un evento de defecación, mientras que en sólo tres ensayos se observó lo mismo para *P. geniculatus*. Por otra parte, se

observó que el tiempo transcurrido entre el inicio del primer evento de alimentación y la primera defecación fue notablemente mayor para *P. geniculatus*, lo cual indica que no sólo defeca con menor frecuencia, sino que lo hace mucho después de haber terminado de alimentarse. *Triatoma infestans* defecó más veces y en menor tiempo, lo cual favorece la transmisión del *Trypasonoma*. Este hecho, sumado a la diferencia de distancias de dichas defecaciones con respecto a la presa para cada especie, implica que no hay un sólo factor relacionado con las defecaciones de los triatominos que determina la eficiencia como vector del mal de Chagas. *Panstrongylus geniculatus* mostró una distancia mucho mayor con respecto a la presa para defecar; de manera contraria, *T. infestans* defecó siempre cerca de la presa. A pesar de que no defecó sobre la presa, esta cercanía de las heces a la presa favorece la transmisión del parásito.

Todos estos eventos de alimentación y defecación están basados en la capacidad de los triatominos de alimentarse sin que la presa sienta su presencia y los ahuyente, por lo cual la selección de la zona corporal de la presa donde

alimentarse es crucial para un evento de alimentación exitoso. Ambas especies favorecen la zona posterior de la presa, alejadas de las cabeza del animal y zonas cercanas. Ambas especies favorecieron la cola sobre cualquier otra parte corporal sobre la cual alimentarse, y parece favorable: la cola es desnuda, fácilmente accesible, alejada de la cabeza y con numerosos vasos sanguíneos superficiales, haciéndola una zona ideal para una alimentación rápida y exitosa. La zona posterior fue otra región corporal de la presa que ambas especies favorecieron, aunque no tan marcadamente como la cola.

Existen 5 variables propuestas para determinar la efectividad de un triatomino como vector de la tripanosomiasis americana en el hombre: preferencia por la fuente de alimento, contacto insecto-humano, supervivencia del insecto, densidad de los insectos en zonas habitadas por humanos y patrones de defecación (Organización Panamericana de la Salud, 1984). Estas características definen de manera general la transmisión de *T. cruzi*; sin embargo, sólo una de ellas trata del evento de alimentación. La principal característica que define a un vector es la capacidad de defecar sobre la presa,

o en su defecto lo suficientemente cerca de la misma como para que exista un contacto entre las heces y el vertebrado hospedador. Sin embargo, existen muchas variables que intervienen en el proceso de alimentación y defecación; éstas pueden ser determinantes en la transmisión del parásito. Se proponen y discuten algunas variables para determinar la eficiencia de un vector de la tripanosomiasis americana en cuanto al proceso alimentación.

- Aproximación a la presa
- Número de picadas
- Ubicación al alimentarse, tanto con respecto a la presa como la zona de la cual se alimenta.
- Tiempo necesario para una alimentación completa
- Tiempo transcurrido entre el comienzo de la alimentación y la defecación
- Lugar de defecación con respecto al ratón

Aproximación a la presa:

El primer paso en la alimentación del triatomino consiste en acercarse lo suficiente a la presa como para insertar su proboscis. Se discutieron cuatro rutas de aproximación: directa e indirecta, con y sin contacto con las paredes del recipiente. Cada ruta presenta sus respectivas ventajas y desventajas; las rutas directas disminuyen el tiempo necesario en aproximarse a la presa, disminuyendo de esta manera el esfuerzo requerido, pero el movimiento continuo incrementa las posibilidades de detección por parte de la presa. Por su parte, las indirectas incrementan la distancia necesaria para la aproximación, pero como cada cambio de dirección es generalmente acompañado por una pausa en el desplazamiento, las posibilidades de detección disminuyen.

Las rutas con contacto con las paredes del recipiente presentan la ventaja de una protección adicional evitando ser detectados por la presa, pero implican que el triatomino debe recorrer una distancia mayor para aproximarse a la presa.

Una ruta sin contacto con las paredes disminuye la distancia que el triatomino debe recorrer, pero incrementa las posibilidades de detección. Las rutas

empleadas por cada especie muestran si el comportamiento de aproximación ha sido seleccionado por sus ventajas antidepredadoras, aunque esto incrementa el tiempo requerido y las distancias recorridas para aproximarse a la presa, o por sus ventajas al disminuir el tiempo de aproximación, a pesar de que esto implique una mayor posibilidad de detección (Mathews y Mathews 2010).

A pesar de que la ruta recorrida por cada especie es importantes, no es la única variable que influye en la aproximación a la presa. El tiempo invertido en la aproximación también es un factor esencial. Mientras mayor sea el tiempo empleado por el triatomino para acercarse a la presa, mayor es la posibilidad que ésta se aleje y el triatomino no pueda alimentarse. Por otra parte, un tiempo corto de aproximación generalmente implica un desplazamiento rápido del triatomino (suponiendo que las distancias a recorrer son similares), y esto incrementa las posibilidades de detección.

Número de picadas:

Los triatominos tienen componentes anestésicos en su saliva. Sin embargo, la cantidad de saliva producida es limitada, por lo cual para incrementar las probabilidades de un evento exitoso de alimentación el número de intentos de picada debe ser bajo (Marquardt, 2005). Mientras más intente picar, las posibilidades de detección por parte de la presa incrementan, ya que la cantidad de anestésicos en la saliva por intento de picada disminuye.

Ubicación al alimentarse:

Si la transmisión del *Trypanosoma cruzi* está basada en el contacto de las heces con el hospedador, es de suponer que si el triatolino se ubica sobre la presa al alimentarse las probabilidades de defecación (y consecuente transmisión) son incrementadas. Como *P. geniculatus* y *T. infestans* no se colocan encima de la presa, la zona de la cual se alimentan es crucial; la región anterior (en especial la cefálica) es mucho más sensible, y una picada en esa zona sería detectada con mayor facilidad a pesar de que la saliva de los

triatominos contiene sustancias anestésicas (Lehane 2005, Marquardt 2005).

La zona posterior de la presa es menos sensible, y por lo tanto más apropiada para la alimentación. Sin embargo, al alimentarse a un lado de la presa en vez de colocarse sobre ella, la probabilidad de defecar directamente sobre la piel es muy baja.

Tiempo necesario para una alimentación completa:

En los triatominos el tiempo promedio de alimentación se ha medido entre 3 y 30 minutos (Mullen y Durden 2002). Un evento de alimentación debe durar lo suficiente para que el animal ingiera una cantidad suficiente de sangre que garantice su supervivencia, pero no se debe extender de manera prolongada, ya que el animal huésped puede notar la presencia del triatomo, bien sea de manera visual o táctil, ya que el efecto anestésico de la saliva de los triatominos tiene un tiempo de efecto corto (Marquardt, 2005).

Tiempo transcurrido entre el comienzo de la alimentación y la defecación:

Todas las especies hematófagas requieren de un período de tiempo para poder digerir la sangre que ingieren y luego defecar. El período transcurrido desde el inicio de la alimentación y la primera deyección se ha denominado TLD (Tiempo de Latencia de Defecación) y ha sido determinado para varias especies de *Triatoma* y para *R. prolixus* (Noguera-Torres *et al.* 2000). La eficiencia del vector es inversamente proporcional al TLD; mientras mayor sea el TLD, menor será la eficiencia del vector, ya que el triatomo tiene menos probabilidades de encontrarse en la cercanía del huésped vertebrado. En *R. prolixus* se ha reportado que los triatomos defecan mientras se alimentan (Oliveira *et al.* 2009); ese fenómeno no se observó en ningún momento durante este experimento para *P. geniculatus* y *T. infestans*.

Lugar de defecación con respecto al ratón:

En cuanto a la transmisión de parásito, este es probablemente el factor más importante. Sin importar cuán eficiente sea la alimentación, si las heces no

son depositadas encima de o cerca de la piel de la presa (donde haya una alta posibilidad de contacto), la probabilidad de transmisión será muy baja (Lehane, 2005). Por lo tanto, este es el aspecto clave para determinar la eficiencia de un triatomino como vector de la enfermedad de Chagas. Un triatomino puede aproximarse rápidamente a la presa, picar una sola vez, alimentarse completamente de manera rápida y tener un TLD bajo, pero si no defeca sobre o en la cercanía de la piel del huésped, la transmisión del parásito se verá muy limitada.

Conclusión

De las dos especies estudiadas, *T. infestans* es el vector potencialmente más eficiente de la tripanosomiasis americana que *P. geniculatus*, debido a su TLD más bajo, a su mayor número de defecaciones por cada evento de alimentación y principalmente a la cercanía de dichas defecaciones al huésped. *Panstrongylus geniculatus* es más eficiente al alimentarse, dado su menor tiempo de alimentación para lograr una ingesta completa, a su menor número de intentos de picadas y a una menor tendencia a retirarse de la cercanía de la presa por movimientos menores de la misma. Sin embargo, dado su mayor TLD y su reducido número de defecaciones (ninguna de ellas en la cercanía de la presa), es el vector menos eficiente de las dos especies estudiadas.

Bibliografía

- Barrozo, R. B. y Lazzari, C. R. 2006. Orientation response of haematophagous bugs to CO₂: the effect of the temporal structure of the stimulus. *J. Comp. Physiol. A* 192: 827–831
- Braga, M. V. y Lima, M. M. 2001. Efeitos de níveis de pricação alimentar sobre a oogênese de *Panstrongylus megistus*. *Rev. Saúde Pública* 35:312-4
- Canavoso, L. E., Bertello, L. E., de Lederkremer, R. M. y Rubiolo, E. R. 1998. Effect of fasting on the composition of the fat body lipid of *Dipetalogaster maximus*, *Triatoma infestans* and *Panstrongylus megistus* (Hemiptera: Reduviidae). *J. Comp. Physiol. B* 168: 549-554.
- Carrasco H. J., Torrealba A, García C, Segovia M, Feliciangeli. M.D. 2005. Risk of *Trypanosoma cruzi* I (Kinetoplastida: Trypanosomatidae) transmission by *Panstrongylus geniculatus* (Hemiptera: Reduviidae) in Caracas (Metropolitan District) and neighboring States, Venezuela. *Int. J. Parasitol.*; 35 1379-84.
- Chiang, R. G. y Chiang, J. A. 1995. Fecundity of the blood-feeding insect *Rhodnius prolixus* increases in successive periods of egg production. *Cell. Moll. Life Sci.* 51(3): 289-292

- Cruz-López, L. y David-Morgan, E. 1995. Chemical Investigation of Aggregation Behavior of *Triatoma* Bugs (Hemiptera: Reduviidae). *J. Chem. Ecol.* 21, 2069-2078
- Dan, A., Pereira, M.H., Pesquero, J.L., Diotaiuti, L. y Beirao, P.S.L. 1999. Action of the saliva of *Triatoma infestans* (Heteroptera:Reduviidae) on sodium channels. *J. Med. Entomol.* **36**, 875-9
- Feliciangeli, M. D., Carrasco, H., Patterson, J. S., Suárez, B., Martínez, C. y Medina, M. 2004. Mixed domestic infestation by *Rhodnius prolixus* Stål, 1859 and *Panstrongylus geniculatus* Latreille, 1811, vector incrimination, and seroprevalence for *Trypanosoma cruzi* among inhabitants in El Guamito, Lara State, Venezuela. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 71(4): 501-505.
- Ferreira, R. A., Lazzari, C. R., Lorenzo, M. G. y Pereira, M. H. 2007. Do Haematophagous bugs Assess Skin Surface Temperature to Detect Blood Vessels? *PLoS ONE* 9, e932.
- Gillot, C. 2005. *Entomology*. Tercera Edicion. Springer, Holanda.
- Kollien, A. H. y Schaub, G. A. 1997. *Trypanosoma cruzi* in the rectum of the bug *Triatoma infestans*: effects of blood ingestion of the vector and artificial diuresis. *Parasitol. Res.* 83: 781-788

- Kollien, A. H. y Schaub, G. A. 2002. The development of *Blastocrithidia triatomae* (Trypanosomatidae) in the reduviid bug *Triatoma infestans* (Insecta): influence of starvation. *Parasitol. Res.* 88: 804–809
- Laboratory of Identification of Parasites of Public Health Concern, American Trypanosomiasis. [en línea] 2008. citado el 7 de Nov de 2008. Available from: <http://www.dpd.cdc.gov/dpdx/HTML/TrypanosomiasisAmerican.htm>
- Lacombe, D. 1999. Anatomia e Histologia das Glândulas Salivares nos Triatomíneos. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro 94: 557-564.
- Lehane, M. 2005. The Biology of Blood-Sucking in Insects. Segunda Edición. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Lent, H. y Wygodzinsky, P. 1979. Revision of the Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) and their significance of vectors of Chagas' disease. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 163: 125-520
- Lima, M. M. y Sarquis, O. 2008. Is *Rhodnius nasutus* (Hemiptera; Reduviidae) changing its habitat as a consequence of human activity? *Parasitol. Res.* 102: 797–800
- Marquardt, W., 2005. Biology Of Disease Vectors, Segunda edición, Elsevier Academic Press, Estados Unidos.
- Mathews, R. y Mathews, J. 2010. Insect Behavior. Segunda edición. Springer.

- Mullen, G. y Durden, L. 2002. Medical And Veterinary Entomology. Academic Press, Primera edición.
- Noguera-Torres, B, Alejandre-Aguilar, R, Isita-Tornell, L y Camacho, A. 2000. Defaecation Pattern in Seven Species of Triatomines (Insecta, Reduviidae) Present in México. *Revista Latinoamericana de Microbiología* 42:145-148
- Oliveira, T., Carvalho-Costa, F., Saquis, O. y Lima, M. 2009. Feeding and Defecation Patterns of *Rhodnius nasutus* (Hemiptera; Reduviidae), A Triatomine Native to an Area Endemic for Chagas Disease in the State of Ceará, Brazil. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 81(4) pp 651-655
- Organización Panamericana de la Salud. 1984. Boletín técnico No. 26. Enfermedad de Chagas. México
- Reissenman, C. E., Lorenzo Figueiras, A. N., Giurfa, M. y Lazzari, C. L. 2000. Interaction of visual and olfactory cues in the aggregation behaviour of the haematophagous bug *Triatoma infestans*. *J. Comp. Physiol A*. 186: 961-968
- Reissenman, C. y Lazzari, C. 2006. Spectral sensitivity of the photonegative reaction of the blood-sucking bug *Triatoma infestans* (Heteroptera: Reduviidae). *J. Comp. Physiol. A* 192: 39–44

- Reyes-Lugo, M y Rodriguez-Acosta, A. 2000. Domiciliation of the sylvatic Chagas disease vector *Panstrongylus geniculatus* Latreille 1811 (Triatominae: Reduviidae) in Venezuela. *Trans. Royal Soc. Trop. Med. Hyg.* 94: 508.
- Reyes-Lugo, M., Díaz-Bello, Z., Abate, T. y Avilán, A. 2006. Stridulatory sound emission of *Panstrongylus rufotuberculatus* Champion, 1899 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Braz. J. Biol.* 66(2A): 443-446.
- Reyes-Lugo, M. 2009. *Panstrongylus geniculatus* Latreille 1811 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae), vector de la Enfermedad de Chagas en el ambiente domiciliario del centro-norte de Venezuela. *Rev. Biomed*; 20:180-205
- Salvatella, R., Calegari, L., Puime, A., Basmadjian, Y., Rosa, R., Guerrero, J., Martinez, M., Mendaro, G., Briano, D., Montero, C. y Wisnivesky-Colli, C. 1994. Perfil Alimentario de *Triatoma rubrovaria* (Blanchard, 1843) (Hemiptera, Triatominae) en ámbitos peridomiciliarios, de una localidad rural de Uruguay. *Rev. Inst. Med. Trop. São Paulo* 36(4): 311-320.
- Salvi, I., Reyes-Lugo, M. y Llavaneras, D. 2007. Método sencillo y seguro de cría y mantenimiento de triatominos (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) en condiciones de laboratorio para su uso en docencia, xenodiagnóstico e investigación. *Memorias del XX Congreso Venezolano de Entomología*, UNET

- Schofield, C. J. 1979. The Behaviour of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae): a review. *Bull. Ent. Res.* 69: 363-379.
- Schofield, C.J. 1981. Chagas disease, triatomine bugs and blood loss. *Lancet*, **1**, 1316
- Smit, J. D. G., Guggenheim, R. y Bauer, P. G. 1983. Crystallized hemoglobin in *Rhodnius prolixus* after a blood meal on guinea-pig. *Experientia* 39: 1335-1338.
- Taneja, J. y Guerin, P. M. 1995. Oriented responses of the triatomine bugs *Rhodnius prolixus* and *Triatoma infestans* to vertebrate odours on a servosphere. *J. Comp. Physiol.* A 176: 455-464