

Biología y ecología de *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811), algunos aspectos de estudio Biology and ecology of *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811), some aspects of study

Enrique Reyes-Novelo, Hugo A. Ruiz-Piña, Javier Escobedo-Ortegón, Mario A. Barrera-Pérez

Centro de Investigaciones Regionales “Dr. Hideyo Noguchi” Universidad Autónoma de Yucatán. Av. Itzaes No. 490 X 59A Centro, 97000, Mérida, Yucatán, México. E-Mail: enrique.reyes@uady.mx

RESUMEN

El presente documento tiene como objetivo analizar información publicada sobre *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811), para proyectar algunas tendencias de investigación a corto plazo sobre los aspectos ecológicos de esta especie hematófaga reconocida entre los vectores de *Trypanosoma cruzi*, agente causal de la Enfermedad de Chagas, más importantes en México, Centroamérica y norte de Sudamérica. Existe evidencia sólida de que los individuos de *T. dimidiata* se dispersan de manera estacional desde ambientes silvestres hacia ecotopos domésticos y peridomésticos, lo que genera infestaciones anuales a las viviendas dificultando el control de la transmisión de *T. cruzi*, sin embargo, aún falta conocimiento que explique dicha dispersión, por tanto y de acuerdo con la literatura revisada, se ve la necesidad de abordar aspectos ecofisiológicos y su relación con la dinámica ecológica espacial y temporal en poblaciones silvestres, principalmente aquellos que influyen sobre el patrón estacional y reproductivo de sus poblaciones.

Palabras clave: Triatominae, *Triatoma dimidiata*, Enfermedad de Chagas, Ecología.

ABSTRACT

The present document has the objective to analyze published information on *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811), to project some short term research tendencies on the ecology of this haematophagous species identified as one of the main vectors of *Trypanosoma cruzi*, Chagas disease causal agent, in Mexico, Central America, and north of South America. There is solid evidence about adult *T. dimidiata* seasonal dispersion from sylvan areas to domestic and peridomestic ecotopes. This provide annual premise infestation, making the control of *T. cruzi* transmission difficult, nevertheless, there is still lack of knowledge on the dispersion causes, therefore and according with the revised literature, it shows up the need for research attendance of eco-physiological aspects and its relationship with spatial and temporal ecological dynamics of sylvan populations, mainly those that lead seasonal and reproductive population patterns.

Key words: Triatominae, *Triatoma dimidiata*, Chagas disease, Ecology.

INTRODUCCIÓN

La chinche hematófaga *Triatoma dimidiata* es reconocida como una de las principales especies que actúan como vectores de *Trypanosoma cruzi* (agente causal de la Tripanosomiasis Americana o Enfermedad de Chagas) en México, Centroamérica y algunas regiones del norte de Sudamérica (Lent y Wygodzinsky 1979; Cruz-Reyes y Pickering-López 2006). Este padecimiento es reconocido por la Organización Mundial de la Salud como un problema mayor de salud pública en Latinoamérica, pues a pesar de que en los últimos 15 años se ha reducido el número de casos de 30 millones a poco más de 10 millones, el tratamiento farmacológico actual tiene efectos secundarios, eficacia limitada y aún no existen vacunas que prevengan la adquisición de la enfermedad, por tanto la estrategia empleada para su prevención es el control vectorial a través de la aspersión de insecticidas residuales y el mejoramiento general de las condiciones de la vivienda, así como en la detección oportuna en los bancos de donación sanguínea (Vazquez-Prokopec *et al.* 2009).

La transmisión de la enfermedad puede ocurrir de forma selvática o sinantrópica. En ambos casos, *T. cruzi* se encuentra infectando una gran variedad de mamíferos de los cuales las chinches se alimentan y adquieren el parásito. La chinche puede dispersarse al interior de la vivienda humana donde se alimenta de las personas y/o de los animales domésticos, a los que eventualmente puede transmitir el parásito (Salazar-Schettino *et*

al. 1997; Cruz-Reyes y Pickering-López 2006). La transmisión de *T. cruzi* se da cuando el triatomo defeca durante o poco tiempo después de alimentarse sobre su hospedero, durante este proceso deposita las formas infectivas de *T. cruzi* sobre la piel (tripomastigotes metacíclicos que se encuentran en las glándulas rectales) y éstas ingresan al cuerpo principalmente por las heridas o la abrasión sobre la piel del hospedero causadas al rascarse (Zeledón 1998; Moncayo y Ortiz-Yanine 2006).

En el continente americano se conocen poco más de 130 especies de triatomos distribuidos en 16 géneros, sin embargo solo algunas especies de los géneros *Triatoma*, *Rhodnius* y *Panstrongylus* son vectores importantes de la enfermedad de Chagas en áreas endémicas (WHO 2002). En este contexto, Guhl (2009) reconoce que entre las especies pertenecientes al género *Triatoma*, *T. dimidiata* es una de las más importantes en la epidemiología de la enfermedad en Centro América y Sur de México.

Triatoma dimidiata es una especie que se distribuye ampliamente en Belice, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Perú, El Salvador y Venezuela (Guhl 2009). En ambientes selváticos suele encontrarse en madrigueras de diferentes mamíferos como roedores, armadillos, zarigüeyas; en cuevas, agujeros y raíces de árboles como *Gymnopodium floribundum* (Polygonaceae), *Enterolobium cyclocarpum* y *Piscidia piscipula* (Fabaceae)

(especies que las personas suelen usar para leña) y entre las hojas de diferentes palmas (Carcavallo *et al.* 1998b; Ruiz-Piña *et al.* 2007). En los ambientes domésticos y peridomésticos se le encuentra en rocas, agujeros o grietas en las paredes de las casas, en los muebles, en sitios de almacenamiento de madera, techos de palma, detrás de cortinas o cuadros y en madrigueras y sitios donde se crían o guarecen animales domésticos o sinantrópicos (Carcavallo *et al.* 1999). Estos animales han mostrado ser importantes fuentes de alimentación y particularmente los mamíferos quienes son los principales reservorios de *T. cruzi* en el ciclo de transmisión peridoméstica a los humanos (Carcavallo *et al.* 1998a; Ruiz-Piña y Cruz-Reyes 2002).

De acuerdo con lo anterior, el objetivo del presente documento es presentar una síntesis que aborde algunos aspectos biológicos de *T. dimidiata* y su relación con la dinámica espacial y temporal de las poblaciones de esta especie, con énfasis en la identificación y análisis de nuevas necesidades de investigación.

ASPECTOS SOBRE REPRODUCCIÓN Y ALIMENTACIÓN DE *TRIATOMA DIMIDIATA*

Los primeros trabajos que describieron de manera sistemática y condensada el conocimiento que se tiene sobre la biología general de *T. dimidiata* fueron los de Zeledón y colaboradores (Zeledón *et al.* 1970a, b, 1973; Zeledón 1981) los cuales fueron llevados a cabo en condiciones controladas y semicontroladas de laboratorio, y de los que se resume lo siguiente complementado con otras fuentes publicadas posteriormente (Canale *et al.* 1999; Martínez-Ibarra *et al.* 2001; Reyes y Angulo 2009).

Se ha documentado ampliamente que *T. dimidiata* es una especie generalista en sus hábitos alimenticios (Zeledón *et al.* 1973; Quintal y Polanco 1977; Zeledón 1981; Christensen *et al.* 1988; Calderón-Arguedas *et al.* 2001), que utiliza un amplio rango de hospederos, lo que ha mostrado que la fuente de alimento parece no influir en el desarrollo o la biología de esta especie (Carcavallo *et al.* 1999).

El tiempo de vida de los adultos varía de acuerdo al sexo, por ejemplo los machos con alimento sobreviven durante 160 días, mientras que las hembras pueden vivir hasta 172 días aproximadamente (Zeledón *et al.* 1970a).

Durante el estado juvenil, las ninfas deben alimentarse a repleción cuando menos una vez, para poder mudar al siguiente instar, lo cual las hace susceptibles a la adquisición de *T. cruzi* desde el primer instar ninfal, ya sea por alimentarse de un hospedero disponible o a través de la coprofagia, la cual se ha registrado en ninfas de hasta segundo instar (Zeledón *et al.* 1970b; Zeledón 1981). Es por ello, que las ninfas requieren estar cerca de su hospedero alimenticio o tener amplia movilidad (Melgar *et al.* 2007), ya que en el primer y segundo instar solamente pueden pasar poco más de 25 días sin alimentarse, el tercer y cuarto instares pueden resistir alrededor de 75 días sin alimento y el quinto instar puede resistir hasta casi 100 días sin alimento, sin embargo, en el estado adulto, muy probablemente por las necesidades energéticas de vuelo y reproductivas, solamente pueden pasar aproximadamente 60 días sin alimentación (Zeledón *et al.* 1970b).

La cantidad de sangre ingerida por *T. dimidiata* varía de acuerdo con la etapa de desarrollo, ya que las ninfas de primer instar ingieren 4.5 - 5.4 mg de sangre, las de segundo 11.1 - 13.3 mg, tercero 42.3 - 47.1 mg, cuarto 87.6 - 89.5 mg y quinto instar 174.7 - 281.6 mg. La temperatura ambiental es un factor

importante en el desarrollo de esta especie, ya que en los trabajos que documentan el ciclo de vida de esta especie, se observó que las ninfas de tercer y quinto instar ingirieron mayor cantidad de sangre cuando fueron mantenidas a mayor temperatura (comparando los reportes de Zeledón *et al.* 1970b y Martínez-Ibarra *et al.* 2001).

En la etapa adulta, la cantidad de alimento ingerido también varía de acuerdo al sexo, pues los machos consumen aproximadamente 220 mg de sangre mientras que las hembras consumen 282.6 mg, o sea 60 mg más en promedio, muy probablemente ligado a factores reproductivos ya que como se verá más adelante, las hembras requieren del alimento para la producción de huevos. Considerando el ciclo completo, una hembra puede consumir entre 4,105.4 a 9,643.6 mg de sangre mientras que el macho consume entre 952.3 y 5,329.9 mg a lo largo de su vida (Zeledón *et al.* 1970b; Martínez-Ibarra *et al.* 2001; Reyes y Angulo 2009). Dicho consumo de alimento impacta directamente en la capacidad reproductiva de esta especie y por tanto en su capacidad de colonización de nuevos ambientes (Reyes-Novelo *et al.* 2010).

Se sabe actualmente que la cantidad de huevos producidos por las hembras de *T. dimidiata* está correlacionada con la cantidad de sangre ingerida, lo cual fue documentado por diversos autores (Zeledón *et al.* 1970a, 1998; Reyes-Novelo *et al.* 2010). Otro aspecto importante en algunas pruebas preliminares, es el hecho de que la ovipostura disminuye conforme pasa tiempo después de la alimentación (Reyes-Novelo *et al.* 2010). Este fenómeno se debe a que posteriormente a una ingesta proteínica alta, se desata en la hembra una serie de reacciones metabólicas en donde se involucran la hormona juvenil, ecdisteroides y la vitelogenina entre otras sustancias que disparan la producción de huevos en las ovariolas (Chapman 1998).

El apareamiento genera que la hembra comience la ovipostura, sin embargo, la alimentación es determinante para que la hembra busque aparearse. Por tanto es difícil establecer cuál de los dos fenómenos se da primero. Lo que sucede fisiológicamente es que la presencia de alimento en el sistema digestivo activa una hormona (vitelogenina) que dispara la producción de oocitos en las ovariolas, sin embargo, al no presentarse la cópula, los huevos son reabsorbidos para no perder recursos. La necesidad de alimentación de la hembra es determinada por un neurosecretor, el cual adicionalmente activa la formación de oocitos en las ovariolas en la misma forma metabólica y esto finalmente estimula la cópula (Davoy 1965). La mayoría de las hembras oviposita antes de copular, sin embargo, en aquellos casos en los que la hembra virgen oviposita, los huevos son infértiles (Chapman 1998; Melgar *et al.* 2007). Una vez que la hembra tiene alimentación y cópula, puede llegar a poner 1300 huevos en toda su vida reproductiva y 16 huevos diarios en promedio. Un aspecto interesante es que aquellas hembras que no copulan tienen vida corta aunque se alimenten (115 días en promedio) mientras que aquellas que copulan pueden vivir 630 días en promedio (Zeledón 1970a).

En observaciones preliminares se encontró que a medida que las hembras maduran y se alimentan, el número de huevos aumenta al menos hasta los 145 días de edad y posteriormente la ovipostura va decreciendo (Reyes-Novelo *et al.* 2010). Adicionalmente se ha observado que las hembras no aumentan la cantidad de alimento que ingieren a medida que envejecen,

sin embargo, hay que considerar la inversión energética que la hembra realiza en la reproducción, ya que cada huevo pesa en promedio 1.5 mg, por tanto si se considera que pueda poner hasta 1300 huevos durante su vida adulta, resulta en casi 1950 mg de huevos, si se toma en cuenta que las hembras pesan en promedio 282.8 mg, esto implica que la hembra invierte casi siete veces su peso en este recurso reproductivo (Zeledón *et al.* 1970a).

Al parecer, no hay un cambio en el comportamiento alimenticio ni en el éxito de la eclosión de los huevos de aquellos individuos infectados con *T. cruzi*, ya que no se observaron diferencias significativas entre el tiempo de vida, la ovipostura y la alimentación con respecto a aquellos individuos no infectados (Zeledón *et al.* 1970a; Zeledón 1981), no obstante, Schaub (1989) mencionó que esto no es claro ya que para diferentes triatomos y en el caso particular de *T. dimidiata*, parece haber una menor resistencia a la falta de alimento en las ninfas, más no en la vida adulta ni en la reproducción. Es probable que la infección con *T. cruzi* tampoco afecte el patrón de ovipostura ni la fertilidad, de igual forma, el parásito parece no transmitirse por vía sexual entre los individuos de *T. dimidiata* (Zeledón *et al.* 1970a). Sin embargo, recientemente Ramírez-Sierra *et al.* (2010) documentaron una potencial manipulación del comportamiento de *T. dimidiata* ocasionada por *T. cruzi*, pues observaron que las hembras infectadas con este parásito se dispersan más.

La fertilidad de los huevos observada en esta especie es alta (entre 80 y 90% de eclosión aproximadamente), ésta varía principalmente en el tiempo y la exposición de las hembras a la cópula, esto es: cuando la hembra está con un macho permanentemente hay ovipostura y fertilidad en los huevos (con su respectivo rango de variación), sin embargo, semanas después de la muerte de un macho, la hembra prosigue con la ovipostura pero la fertilidad se reduce drásticamente y posteriormente se pierde (Zeledón *et al.* 1970a; Zeledón 1981; Reyes y Angulo 2009). Esto sucede igual para hembras que sólo copularon una vez en su vida, aunque en este caso existe mayor variación pues también entra en juego la experiencia sexual de los machos ya que se ha visto que machos vírgenes proveen de menos espermatozoides que los machos experimentados. Una probable explicación al incremento de ovipostura con la presencia del macho es que éste estimula la producción de oocitos en las ovarios de la hembra mediante la emisión de feromonas (Davoy 1965), adicionalmente a los estímulos generados por la cópula.

Todo lo descrito respecto a la alimentación y su relación con los aspectos reproductivos hacen alusión al razonamiento de Zeledón *et al.* (1970a) quienes dicen que “la alta fertilidad y fecundidad de *T. dimidiata* debería ser interpretada como un mecanismo compensatorio con respecto al ciclo ninfal extremadamente largo”. Lo cual tiene consecuencias epidemiológicas evidentes, ya que dicha fertilidad tiene un costo energético muy alto el cual es cobrado con alimentación abundante (hasta dos veces el peso de un individuo en promedio por cada toma de sangre), generando un constante contacto con sus hospederos alimenticios, lo que puede explicar también la falta de preferencias específicas sobre su fuente de alimentación.

DINÁMICA ESPACIAL Y TEMPORAL DE LAS POBLACIONES DE *TRITOMA DIMIDIATA*

Un aspecto importante son los factores implicados en la dispersión de los adultos ya que al parecer es una especie que

se dispersa de forma estacional (marzo-julio) desde el ambiente selvático hacia los ambientes doméstico y peridoméstico (Dumonteil *et al.* 2009). Este patrón en la abundancia de adultos en las viviendas, solamente ha sido abordado desde una perspectiva epidemiológica y la abundancia solamente ha sido cuantificada en los ecotopos humanos. A pesar de que los procesos involucrados en la dispersión de esta especie y su capacidad de vuelo, aún no están bien documentados, Dumonteil *et al.* (2007) estiman que la dispersión de los individuos entre distintos ecotopos (doméstico, peridoméstico y selvático) es alta (Barbu *et al.* 2009). En este contexto, la movilidad de los individuos cobra relevancia y principalmente la capacidad de vuelo de los adultos, ya que de esto depende la colonización de los ambientes en los que encuentran refugio y alimento, como se ha demostrado para otras especies de triatomos (Lehane y Schofield 1976; Vazquez-Prokopec *et al.* 2004; Gurevitz *et al.* 2006).

De acuerdo con los trabajos publicados a la fecha para diferentes localidades de México y Centroamérica, se sabe que entre 19 y 34% de los individuos de *T. dimidiata* que infestan las viviendas se encuentran infectados con *T. cruzi* (Dumonteil *et al.* 2002; Monroy *et al.* 2003b; Nakagawa *et al.* 2005; Polonio *et al.* 2009). Esta dispersión del área selvática al área peridoméstica dificulta la implementación de métodos de control vectorial eficaces como la aspersión de insecticidas residuales, ya que al ocurrir la infestación de adultos de manera estacional, el efecto del insecticida se pierde, lo que genera altos costos y pocos beneficios en la eliminación de las chinches en el interior de las viviendas al reinfestar de manera estacional (Dumonteil *et al.* 2004; Ferral *et al.* 2010).

Estudios en diferentes países han documentado el fenómeno de la reinfestación doméstica por diferentes especies de triatomos, primordialmente selváticos (Guhl *et al.* 2009), lo que genera la necesidad de enfocar esfuerzos para documentar y analizar los factores ecológicos involucrados en su dinámica poblacional en hábitats silvestres (Noireau *et al.* 1999, 2005; Zeledón *et al.* 2001; Noireau 2009). La mayor proporción de conocimiento sobre esta especie se encuentra descrita en trabajos realizados en ambientes antrópicos (Reyes-Novelo *et al.* 2011), no obstante su importancia, los trabajos sobre esta especie y su dinámica ecológica en ambientes silvestres son escasos (Monroy *et al.* 2003a), debido probablemente a las dificultades logísticas y metodológicas que este tipo de estudios representan, ya que los triatomos selváticos están asociados a una gran variedad de mamíferos hospederos y microhábitats de difícil acceso o que requieren de mucha inversión de tiempo y esfuerzo para encontrarlos, esto aunado a la baja abundancia observada en ambientes naturales (Monroy *et al.* 2003a).

Dada la importancia que el estudio de estos insectos en los ambientes silvestres representa para la estructuración e implementación de mejores estrategias de control, algunos investigadores se han dado a la tarea de diseñar y probar diferentes metodologías para el estudio de triatomos en ambientes selváticos. Entre los métodos más eficientes actualmente se encuentra la trampa de luz (Zeledón *et al.* 2001; Rebollar-Téllez *et al.* 2009) y las trampas cebadas con ratón (Noireau *et al.* 1999, 2002), los cuales han permitido entender aspectos ecológicos detallados sobre algunas especies de triatomos (Zeledón *et al.* 2001; Monroy *et al.*

2003a; Magallón-Gastélum *et al.* 2004; Bosseno *et al.* 2009).

Otro aspecto importante sobre la ecología de *T. dimidiata* y los patrones de reinfestación documentados, es la estacionalidad de dicha reinfestación, la cual se da en los meses más calurosos y secos del año en regiones con clima tropical subhúmedo (como se mencionó anteriormente); si se considera (como ya se describió en este artículo) que muchos aspectos fisiológicos y de alimentación en esta especie están influenciados por la temperatura, es posible sugerir que este factor podría generar mayor gasto metabólico en *T. dimidiata* y, como consecuencia, requeriría mayor frecuencia y cantidad de alimentación, lo que produce un desarrollo acelerado en los estados inmaduros, acortando el ciclo en su ambiente natural, tal y como sugieren los resultados obtenidos en el trabajo de Martínez-Ibarra *et al.* (2001). Esto podría estar ligado a la estacionalidad que esta especie ha mostrado en diferentes regiones, pues varios trabajos documentan este fenómeno e indican que la dispersión de los adultos se realiza durante la época más calurosa y seca del año (Monroy *et al.* 2005; Polonio *et al.* 2009; Ferral *et al.* 2010). Es posible que durante esta temporada se de la dispersión de adultos imagos en búsqueda de alimento para la reproducción, del mismo modo, la pérdida de agua por efecto de la temperatura, podría generar condiciones de inanición en los individuos, pues el estrés hídrico genera la necesidad de alimentarse. Sin embargo, esto tendría que estudiarse en laboratorio y posteriormente corroborarlo en campo.

Los aspectos relacionados con la ecología de *T. dimidiata* en ambientes selváticos son una parte del ciclo de transmisión de *T. cruzi* (como se mencionó al principio de este documento), y el abordaje entomológico permite tener solamente una fracción de un fenómeno más complejo. Por lo tanto, el estudio de los diferentes factores que conforman el ciclo de transmisión de *T. cruzi* puede mejorar la generación de estrategias que prevengan la transmisión hacia áreas de habitación humana. Al respecto, se sabe que *T. cruzi* es un tripanosomátido que tiene una amplia gama de reservorios mamíferos, con los cuales coloniza una gran diversidad de ecotopos, lo que genera que de rutina se encuentren triatomíneos y mamíferos infectados en casi cualquier tipo de hábitat silvestre (Pinho *et al.* 2000; Lisboa *et al.* 2009).

La relación de *T. dimidiata* con sus hospederos naturales es importante para el entendimiento de su dinámica ecológica en el ambiente selvático, ya que al tener hábitos alimenticios generalistas, la diversidad y densidad de hospederos es un factor determinante en su densidad poblacional, y en la circulación de *T. cruzi* entre ambos componentes del ciclo de transmisión (Jansen *et al.* 1999; Abad-Franch *et al.* 2010).

A manera de conclusión, este trabajo muestra la necesidad de abordar aquellos aspectos relacionados con el conocimiento de las poblaciones silvestres, su dinámica ecológica, sus hospederos silvestres y cómo esa dinámica ecológica es determinada por los factores ambientales (por ejemplo temperatura o humedad relativa), a nivel ecofisiológico y poblacional, para mejorar el conocimiento sobre la dispersión estacional de individuos en la dinámica de reinfestación de los ecotopos humanos descrita como fuente-sumidero por Barbu *et al.* (2009).

AGRADECIMIENTOS

Se agradecen los notables y útiles comentarios de dos árbitros anónimos. El trabajo es una contribución del proyecto

PROMEP/103.5/09/7341 otorgado a ERN. Los autores pertenecen al Cuerpo Académico “Vigilancia Ecológica y Geográfica de Zoonosis Endémicas, Emergentes y reemergentes en la Península de Yucatán” y a la “Red Epidemiológica de Enfermedades Zoonóticas y Transmitidas por Vectores de Importancia en Salud Pública”.

LITERATURA CITADA

- Abad-Franch, F., S.W. Santos and C.J. Schofield. 2010. Research needs for Chagas disease prevention. *Acta Tropica*, 115: 44-54.
- Barbu, C., E. Dumonteil and S. Gourbière. 2009. Optimization of Control Strategies for Non-Domiciliated *Triatoma dimidiata*, Chagas Disease Vector in the Yucatán Peninsula, Mexico. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 3: e416.
- Bosseno, M., C. Barnabe, M.J. Ramírez-Sierra, P. Kengne, S. Guerrero, F. Lozano-Kasten, E. Magallón Gastelum and F. Breniere. 2009. Wild ecotopes and food habits of *Triatoma longipennis* infected by *Trypanosoma cruzi* lineages I and II in Mexico. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 80: 988-991.
- Calderón-Arguedas, O., M. Chinchilla, F. García y M. Vargas. 2001. Preferencias alimentarias de *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae) procedente de la meseta central de Costa Rica a finales del siglo XX. *Parasitología al día*, 25.
- Canale, D., J. Jurberg, R.U. Carcavallo, C. Galvão, I. Galíndez-Girón, C. Mena-Segura, D.S. Rocha and A. Martínez. 1999. Bionomics of some species. (pp. 839-890). In: Carcavallo, R.U., I. Galíndez-Girón, J. Jurberg and H. Lent (Eds.). *Atlas of Chagas' disease vectors in the Americas*. Editora Fiocruz Rio de Janeiro.
- Carcavallo, R.U., D.S. Rocha, I. Galíndez-Girón, I.A. Sherlock, C. Galvão, A. Martínez, R.J. Tonn and E. Cortón. 1998a. Feeding sources and patterns. (pp. 537-560). In: Carcavallo, R.U., I. Galíndez-Girón, J. Jurberg and H. Lent (Eds.). *Atlas of Chagas disease vectors in the Americas Vol II*. Editora Fiocruz Rio de Janeiro.
- Carcavallo, R.U., M.E.F. Rodríguez, R. Salvatella, S.I.C. Casas, I.A. Sherlock, C. Galvão, D.S. Rocha, I. Galíndez-Girón, M.A. Otero-Arocha, A. Martínez, J.A. Rosa, D. Canale, T.H. Farr and J.M. Barata. 1998b. Habitats and related fauna. (pp. 561-600). In: Carcavallo R.U., I. Galíndez-Girón, J. Jurberg and H. Lent (Eds.). *Atlas of Chagas disease vectors in the Americas Vol. II*. Editora Fiocruz Rio de Janeiro.
- Carcavallo, R.U., I. Galíndez-Girón, J. Jurberg and H. Lent. 1999. *Atlas of Chagas' disease vectors in the Americas Vol. III*. Editora Fiocruz, Rio de Janeiro.
- Chapman, R.F. 1998. *The insects: structure and function*. University Press, Cambridge.
- Christensen, H.A., O.E. Sousa and A.M. Vasquez. 1988. Host feeding profiles of *Triatoma dimidiata* in peridomestic habitats of Western Panama. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 38: 477-479.
- Cruz-Reyes, A. and J.M. Pickering-López. 2006. Chagas disease in Mexico: an analysis of geographical distribution during the past 76 years - A review. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 101: 345-354.
- Davoy, K.G. 1965. *Reproduction in the insects*. Oliver and Boyd, Edinburg and London.

- Dumonteil, E., S. Gourbiere, M. Barrera-Pérez, E. Rodríguez-Félix, H. Ruíz-Piña, O. Baños-López, M. Ramírez-Sierra, F. Menu and J.E. Rabinovich. 2002. Geographic distribution of *Triatoma dimidiata* and transmission dynamics of *Trypanosoma cruzi* in the Yucatan Peninsula of Mexico. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 67: 176-183.
- Dumonteil, E., H. Ruíz-Piña, E. Rodríguez-Félix, M. Barrera-Pérez, M. Ramírez-Sierra, J.E. Rabinovich and F. Menu. 2004. Re-infestation of houses by *Triatoma dimidiata* after intradomicile insecticide application in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 99: 253-256.
- Dumonteil, E., F. Tripet, M. Ramírez-Sierra, V. Payet, G. Lanzaro and F. Menu. 2007. Assessment of *Triatoma dimidiata* dispersal in the Yucatan Peninsula of Mexico by morphometry and microsatellite markers. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 76: 930-937.
- Dumonteil, E., M.J. Ramírez-Sierra, J. Ferral, M. Euán-García and L. Chavez-Núñez. 2009. Usefulness of Community Participation for the Fine Temporal Monitoring of House Infestation by Non-Domiciliated Triatomines. *Journal of Parasitology*, 95: 469-471.
- Ferral, J., L. Chavez-Núñez, M. Euán-García, M.J. Ramírez-Sierra, R. Nájera-Vázquez and E. Dumonteil. 2010. Comparative field trial of alternative vector control strategies for non-domiciliated *Triatoma dimidiata*. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 82: 60-66.
- Guhl, F. 2009. Enfermedad de Chagas: Realidad y perspectivas. *Revista Biomedica*, 20: 228-234.
- Guhl, F., N. Pinto and G. Aguilera. 2009. Sylvatic Triatominae: a new challenge in vector control transmission. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 104: 71-75.
- Gurevitz, J.M., L.A. Ceballos, U. Kitron and R.E. Gürtler. 2006. Flight initiation of *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) under natural climatic conditions. *Journal of Medical Entomology*, 43: 143-150.
- Jansen, A.M., A.P. Santos de Pinho, C. Varella-Lisboa, E. Cupolillo, R.H. Mangia and O. Fernandes. 1999. The sylvatic cycle of *Trypanosoma cruzi*: a still unsolved puzzle. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 94: 203-204.
- Lehane, M.J. and C.J. Schofield. 1976. Preliminary report on flight by some triatomine bugs. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 70: 526.
- Lent, H. and P. Wygodzinsky. 1979. Revision of the Triatominae (Hemiptera, Reduviidae), and their significance as vectors of Chagas' disease. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 163: 123-520.
- Lisboa, C.V., S.C.D.C. Xavier, H.M. Herrera and A.M. Jansen. 2009. The ecology of the *Trypanosoma cruzi* transmission cycle: Dispersion of zymodeme 3 (Z3) in wild hosts from Brazilian biomes. *Veterinary Parasitology*, 165: 19-24.
- Magallón-Gastélum, E., F. Lozano-Kasten, M. Bosseno, R. Cárdenas-Contreras, A. Ouaiissi and F. Breniere. 2004. Colonization of rock pile boundary walls in fields by sylvatic triatomines (Hemiptera: Reduviidae) in Jalisco state, Mexico. *Journal of Medical Entomology*, 41: 484-488.
- Martínez-Ibarra, J.A., A. Miguel-Álvarez, J. Arredondo-Jiménez and M.H. Rodríguez-López. 2001. Update on the biology of *Triatoma dimidiata* Latreille (Hemiptera: Reduviidae) under laboratory conditions. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 17: 209-210.
- Melgar, S., J.J. Chávez, P. Landaverde, F. Herrera, A. Rodas, E. Enriquez, P.L. Dorn and C.M. Monroy. 2007. The number of families of *Triatoma dimidiata* in a Guatemalan house. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 102: 221-223.
- Moncayo, A. and M.I. Ortiz-Yanine. 2006. An update on Chagas disease (Human american Trypanosomiasis). *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 100: 663-677.
- Monroy, C.M., D.M. Bustamante, A. Rodas, M.E. Enriquez and R. Rosales. 2003a. Habitats, dispersion and invasion of sylvatic *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) in Peten, Guatemala. *Journal of Medical Entomology*, 40: 800-806.
- Monroy, C.M., A. Rodas, M. Mejía, R. Rosales and Y. Tabaru. 2003b. Epidemiology of Chagas disease in Guatemala: infection rate of *Triatoma dimidiata*, *Triatoma nitida* and *Rhodnius prolixus* (Hemiptera, Reduviidae) with *Trypanosoma cruzi* and *Trypanosoma rangeli* (Kinetoplastida, Trypanosomatidae). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 98: 305-310.
- Monroy, C.M., M. Menes-Hernández, y S.B. Chanquín. 2005. Posible origen de poblaciones reinfestantes de *Triatoma dimidiata* Latreille (Hemiptera: Reduviidae), en seis localidades de Jutiapa, por medio del uso de morfometría tradicional y asimetrías morfométricas. Guatemala, Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Nakagawa, J., J. Juárez, K. Nakatsuji, T. Akiyama, G. Hernández, R. Macal, C. Flores, M. Ortiz, L. Marroquín, T. Bamba and S. Wakai. 2005. Geographical characterization of the triatominae infestations in North-Central Guatemala. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*, 99: 307-315.
- Noireau, F. 2009. Wild *Triatoma infestans*, a potential threat that needs to be monitored. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 104: 60-64.
- Noireau, F., R. Flores and F. Vargas. 1999. Trapping sylvatic Triatominae (Reduviidae) in hollow trees. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 93: 13-14.
- Noireau, F., F. Abad-Franch, S.A.S. Valente, A. Dias-Lima, C.M. Lopes, V. Cunha, V.C. Valente, F.S. Palomeque-Rodríguez, C.J. Carvalho-Pinto, I.A. Sherlock, M. Aguilar, M. Steindel, E.C. Grisard and J. Jurberg. 2002. Trapping Triatominae in silvatic habitats. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 97: 61-63.
- Noireau, F., A.L. Carbajal-De-La-Fuente, C.M. Lopes and L. Diotaiuti. 2005. Some considerations about the ecology of Triatominae. *Annals of the Brazilian Academy of Science*, 77: 431-436.
- Pinho, A.P., E. Cupolillo, R.H. Mangia, O. Fernandes and A.M. Jansen. 2000. *Trypanosoma cruzi* in the sylvatic environment: distinct transmission cycles involving two sympatric marsupials. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 94: 509-514.
- Polonio, R., M.J. Ramirez-Sierra and E. Dumonteil. 2009. Dynamics and distribution of house infestation by *Triatoma dimidiata* in central and Southern Belize. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 9: 19-24.
- Quintal, R.E. and G.G. Polanco. 1977. Feeding preferences of *Triatoma dimidiata maculipennis* in Yucatan, Mexico.

- American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 26: 176-178.
- Ramírez-Sierra, M.J., M. Herrera-Aguilar, S. Gourbiere and E. Dumonteil. 2010. Patterns of house infestation dynamics by non-domiciliated *Triatoma dimidiata* reveal a spatial gradient of infestation in rural villages and potential insect manipulation by *Trypanosoma cruzi*. *Tropical Medicine and International Health*, 15: 77-86.
- Rebollar-Téllez, E., F. Reyes-Villanueva, J. Escobedo-Ortegón, P. Balam-Briceño and I. May-Concha. 2009. Abundance and nightly activity behavior of a sylvan population of *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) from the Yucatan, Mexico. *Journal of Vector Ecology*, 34: 304-310.
- Reyes, M. and V.M. Angulo. 2009. Ciclo de vida de *Triatoma dimidiata* Latreille, 1811 (Hemiptera, Reduviidae) en condiciones de laboratorio: producción de ninfas para ensayos biológicos. *Biomédica*, 29: 119-126.
- Reyes-Novelo, E., H. Ruiz-Piña, F. Escobedo-Ortegón y M. Barrera-Perez. 2010. Algunos aspectos biológicos preliminares sobre la oviposición de *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811) (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) de Yucatán, México. (pp. 729-734). In: Cruz-Miranda, S.G., J. Tello-Flores, A. Mendoza-Estrada y A. Morales-Moreno (Eds.). *Entomología Mexicana*. Sociedad Mexicana de Entomología A. C. Texcoco, Mexico.
- Reyes-Novelo, E., H. Ruiz-Piña, F. Escobedo-Ortegón, R.I. Rodríguez-Vivas, M. Bolio-González, A. Polanco-Rodríguez y P. Manrique-Saide. 2011. Situación actual y perspectivas para el estudio de las enfermedades zoonóticas emergentes, reemergentes y olvidadas en la Península de Yucatán, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 14: 35-54.
- Ruiz-Piña, H. and A. Cruz-Reyes. 2002. The opossum *Didelphis virginiana* as a synanthropic reservoir of *Trypanosoma cruzi* in Dzidzilché, Yucatan, Mexico. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 97: 613-620.
- Salazar-Schettino, P.M., M.I. Bucio, M. Cabrera-Bravo and J. Bautista. 1997. First case of natural infection in pigs. Review of *Trypanosoma cruzi* reservoirs in Mexico. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 92: 499-502.
- Schaub, G.A. 1989. Does *Trypanosoma cruzi* stress its vectors? *Parasitology Today*, 5: 185-188.
- Vazquez-Prokopec, G., L.A. Ceballos, U. Kitron and R.E. Gürtler. 2004. Active dispersal of natural populations of *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) in rural Northwestern Argentina. *Journal of Medical Entomology*, 41: 614-621.
- Vazquez-Prokopec, G., C. Spillmann, M. Zaidenberg, U. Kitron and R.E. Gürtler. 2009. Cost-effectiveness of Chagas disease vector control strategies in Northwestern Argentina. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 3: e363.
- Zeledón, R. 1981. *El Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811) y su relación con la enfermedad de Chagas. Universidad Estatal a Distancia (EUNED), San José, Costa Rica.
- Zeledón, R. 1998. Infection of the insect host by *Trypanosoma cruzi*. (pp. 271-287). In: Carcavallo, R.U., I. Galíndez-Girón, J. Jurberg and H. Lent (Eds.). *Atlas of Chagas disease vectors in the Americas Vol. I*. Editora Fiocruz Rio de Janeiro.
- Zeledón, R., V.M. Guardia, A. Zuñiga and C. Swartzwelder. 1970a. Biology and ethology of *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811) II. Life span of adults and fecundity and fertility of females. *Journal of Medical Entomology*, 7: 462-469.
- Zeledón, R., V.M. Guardia, A. Zuñiga and C. Swartzwelder. 1970b. Biology and ethology of *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811): I. Life cycle, amount of blood ingested, resistance to starvation, and size of adults. *Journal of Medical Entomology*, 7: 313-319.
- Zeledón, R., G. Solano, A. Zuñiga and C. Swartzwelder. 1973. Biology and ethology of *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811): III. Habitat and blood sources. *Journal of Medical Entomology*, 10: 363-370.
- Zeledón, R., V.M. Montenegro and O. Zeledón. 2001. Evidence of colonization of man-made ecotopes by *Triatoma dimidiata* (Latreille, 1811) in Costa Rica. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96: 659-660.

Recibido: 27 de septiembre de 2010

Aceptado: 15 de abril 2011