

ARTÍCULO ORIGINAL

Variación del fenotipo antenal de poblaciones del domicilio, peridomicilio y silvestres de *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae) en Santander, Colombia

Corina María Arroyo ¹, Lyda Esteban ¹, Silvia Catalá ², Víctor Manuel Angulo ¹

¹ Centro de Investigaciones en Enfermedades Tropicales (CINTROP), Universidad Industrial de Santander, Piedecuesta, Santander, Colombia.

² Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica (CRILAR) Anillaco, La Rioja, Argentina.

Introducción. *Triatoma dimidiata* es uno de los triatominos más ampliamente distribuidos en Colombia, la caracterización fenotípica antenal de poblaciones de diferentes hábitats proporcionarían conocimientos sobre su biología y comportamiento que podrán ser utilizados en nuevas propuestas metodológicas para su control.

Objetivo. Estudiar el comportamiento de poblaciones de *Triatoma dimidiata* en diferentes hábitats utilizando el fenotipo antenal.

Materiales y métodos. Se analizaron un mecanorreceptor y tres quimiorreceptores antenales de 60 individuos de *Triatoma dimidiata* provenientes de diferentes hábitats en Santander utilizando análisis univariados y multivariados.

Resultados. Los análisis multivariados diferenciaron significativamente las poblaciones de las hembras, estas diferencias estuvieron asociadas a variaciones en el número de tricoides de pared gruesa, con aumento de los tricoides de pared fina en hábitats cercanos al domicilio humano. Los machos con mayor número de sensilla y de tricoides de pared fina, no se diferenciaron, sin embargo tendencias similares fueron apreciadas. Se observó dimorfismo sexual entre todas las poblaciones y fue menor en el del domicilio.

Conclusiones. El fenotipo de sensilla antenal fue útil en la diferenciación intraespecífica de *Triatoma dimidiata* en diferentes hábitats. Las diferencias en hembras ponen de manifiesto nuevos arreglos sensoriales para la explotación del hábitat a diferencia de los machos, que por su mayor capacidad de dispersión, no se diferenciaron entre los ecotopos. La similitud entre hembras de zona urbana, con hembras de peridomicilio rural permite proponer al fenotipo antenal como un sencillo y eficiente indicador para la determinación del origen de triatominos que intentan colonizar nuevos hábitats.

Palabras claves: *Triatoma*, Triatominae, hábitat, enfermedad de Chagas, Colombia.

Antennal phenotype variation in sylvatic, peridomestic and domestic populations of *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae) from Santander, Colombia.

Introduction. *Triatoma dimidiata* is one of the widely distributed triatomines in Colombia. The phenotype of the antenna is a characteristic of populations that can differ among habitats and can give information concerning its biology and behavior. This information in turn can be used in the development of new methodological proposals for its control.

Objective. The behavior of populations of *Triatoma dimidiata* was studied in several different habitats, using the antennal phenotype.

Materials and methods. A mechanoreceptor and three chemoreceptors were compared in the antennae of 60 *Triatoma dimidiata* adults from several defined habitats in Santander, using univariate and multivariate analyses.

Results. The multivariate analysis differentiated the female populations significantly. These differences were associated with variations in the number of thick-walled trichoids and with the numerical increase of the thin walled trichoids in habitats close to human housing. The males, with a larger number of sensilla and thin walled trichoids, were not differentiated significantly, although, similar tendencies were observed. Sexual dimorphism was clear in these characters

in the total population, but less pronounced in the domestic populations.

Conclusions. The antennal sensilla patterns were useful in the intraspecific differentiation of *Triatoma dimidiata* in different habitats. The differences in the female population shed light on new sensorial arrangements for the exploration of the habitat, in contrast with the male populations that, because of their great capacity for dispersion, were not differentiated in the distinct habitats. The differences in sensilla patterns between females from urban areas and those from rural surroundings may be a simple and efficient marker of the origin of individual Triatominae attempting to colonize new habitats.

Key words: *Triatoma dimidiata*, Triatominae, habitat, Chagas disease, Colombia.

La enfermedad de Chagas afecta a una población de entre 16 y 18 millones de personas en 21 países de América (1); su agente causal es *Trypanosoma cruzi*, protozoo transmitido por insectos hematófagos de las subfamilia Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) (2); las especies de mayor importancia epidemiológica debido a su adaptación en el ambiente domiciliario son *Triatoma infestans*, *Rhodnius prolixus* y *Triatoma dimidiata*.

Esta última especie está distribuida en Centro América y Colombia, en donde ocupa una gran diversidad de hábitats: domicilio, peridomicilio y silvestres en áreas rurales y urbanas (3-5). Por otra parte, en regiones costeras de Ecuador y norte de Perú se ha encontrado sólo en el domicilio humano (6).

En Colombia ha aumentado su distribución de 4 a 13 departamentos en las últimas décadas (7), y al igual que en Centro América, se ha detectado en viviendas de zonas urbanas con buena construcción. Esta distribución y su gran capacidad para colonizar varios hábitats han favorecido las reinfestaciones observadas después de la aplicación de insecticidas piretroides (8-11) (Turriago B, Pinto N, Ghul F. Evaluación de deltametrina (K-Otrine SC 50® y K-Otrine WP 50®) como alternativa de control de *Triatoma dimidiata*. Biomédica 2005;25(Supl.1): 195). Estas poblaciones reinfestantes probablemente no fueron alcanzadas por la acción insecticida y constituyen poblaciones peridomiciliarias o silvestres que incursionan en el domicilio humano; por ello, *T.*

dimidiata se convierte en una especie cuya erradicación no puede realizarse utilizando los métodos disponibles (12, Schofield CJ. Evolución y control del *Triatoma dimidiata*. Taller para el establecimiento de pautas técnicas en el control de *Triatoma dimidiata*. San Salvador; 2002. OPS/HCD/HCT/214/02. p.12-8).

El estudio de la estructura poblacional y el uso de marcadores fenéticos y genéticos de las poblaciones de este vector es indispensable para obtener información sobre su biología y comportamiento y puede contribuir a una mejor planificación de las acciones de control vectorial, como se ha demostrado con esta especie y *R. prolixus* (13,14). El análisis de la estructura genética de *T. dimidiata* con RAPDS realizado en Boavita, Colombia, sugiere una baja diferenciación genética, indicando que las poblaciones extradomiciliarias representan un riesgo epidemiológico en la transmisión de la enfermedad de Chagas (15).

En triatominos, el fenotipo antenal refleja modificaciones de los patrones ancestrales por la adaptación a diferentes hábitats y hospederos (16-18) y es útil en la diferenciación intra-específica. Este estudio, primero en poblaciones de *T. dimidiata* de Colombia, se realizó para detectar variaciones en cuatro receptores antenales en los diferentes hábitats conocidos de una misma área geográfica y como contribución al conocimiento de la bioecología y ecoepidemiología de esta especie, y como orientación para metodologías de control vectorial en la zona endémica.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en los años 2003 y 2004 en áreas rurales de los municipios de Macaravita y

Correspondencia:

Corina María Arroyo, CINTRON, Universidad Industrial de Santander, Km 2 vía Guatiguará, Piedecuesta, Santander, Colombia. Teléfono: (57) 76563971, fax (57)76540177. corina_arroyo@yahoo.com

Recibido: 20/10/05; aceptado: 13/07/06

Capitanejo del departamento de Santander, ubicados sobre la cordillera oriental colombiana. El área está localizada entre los 1.090 y 2.500 msnm, 6°31' a 6°27' de latitud norte y 72°35' a 72°42' de longitud oeste, con temperaturas entre 12 y 25 °C, en la zona de influencia del Cañón del Chicamocha y los ríos Nevado, Servitá y otras corrientes menores. Las zonas de vida predominante son bosque seco premontano y bosque húmedo montano bajo con precipitación promedio anual de 731-1058 mm (19). El paisaje se caracteriza por el relieve montañoso quebrado y escarpado, con parches de bosque secundario, y por la presencia de formaciones rocosas de piedra caliza y vegetación xerofítica hacia la parte baja del cañón. Las actividades económicas de mayor importancia son la agricultura y la ganadería, principalmente cultivos de tabaco, la cría de cabras y animales de pastoreo. La mayoría de las viviendas en esta zona están construidas con paredes y pisos en tierra o ladrillo, techos de teja de barro sostenidos en entramado de caña-barro, poca iluminación y presencia de animales domésticos.

Búsqueda de los insectos

Se recolectaron en los dormitorios (D) y peridomicilios (P) de las viviendas rurales y biotopos silvestres (S) localizados hasta 400 mts alrededor de las viviendas. Se consideró peridomicilio (P) el área que circunda a la vivienda humana y en el cual el hombre desarrolla sus actividades domésticas y productivas. Se tomaron muestras en corrales de animales, hornos de barro y pequeñas construcciones abiertas de bahareque y caña (caney) utilizadas para almacenar tabaco, elementos de trabajo y como lugares de reposo para gallinas, cabras y ganado vacuno. Las capturas en el domicilio y peridomicilio se hicieron a través de la búsqueda activa hora/hombre y con material que la comunidad envió al laboratorio de entomología. Para la captura de los triatominos silvestres (S) se utilizaron trampas diseñadas en el laboratorio de entomología, (Angulo VM, datos sin publicar), que se colocaron en cuevas por un periodo de 12 horas/noche. Los insectos recolectados fueron almacenados en tarros plásticos y etiquetados con datos de localidad, fecha y lugar de captura. Se

seleccionó un total de 60 individuos adultos de *T. dimidiata* de ambos sexos con sus antenas completas. En cada hábitat, se incluyeron 10 machos y 10 hembras en los análisis univariados y multivariados. Adicionalmente, se analizaron cuatro hembras capturadas en una vivienda urbana (VU) del municipio de Macaravita.

Preparación de la antena para el estudio del fenotipo antenal

Una antena por insecto se cortó a nivel del escapo (segmento basal o primero) y se almacenó en alcohol al 70%. Para su diafanización, la cutícula se sumergió en hidróxido de sodio al 4% durante 6 horas a 60°C, se neutralizó con ácido acético al 5% por 2 minutos, y finalmente se montó en lámina portaobjetos con glicerina al 87%.

Identificación y conteo de sensilias

El procedimiento se realizó en la cara ventral de los tres segmentos distales de la antena, pedicelo (P) y flagelos 1 y 2 (F1 y F2), utilizando un microscopio (Nikon E400, 40X) conectado a la cámara lúcida (Nikon y-IDT). Se analizaron tres quimiorreceptores: tricoide de pared fina (TPF), tricoide de pared gruesa (TPG) y basicónico (BA), y un mecanorreceptor *Bristles* (BR) de acuerdo al protocolo de Catalá *et al.* 1994 (20) y Catalá *et al.* 2005 (16).

Medición de los segmentos antenales y conteo de sensilias

Se midió la longitud de cada uno de los segmentos antenales y se contaron las sensilias que cubrían estos segmentos. Las medidas se tomaron con estereoscopio (Olympus SZ40, 2X) previamente calibrado con micrómetro ocular de 1cm y 100 graduaciones.

Análisis estadístico

Se hizo análisis de correlación entre el número de sensilias y la longitud total de la antena. Mediante el test de Levene se determinó la homogeneidad de las varianzas y posteriormente se aplicó un ANOVA para la comparación entre grupos y una prueba de *t* para la comparación entre sexos, con previa transformación de los datos en logaritmo natural. Se utilizaron pruebas no paramétricas de Kruskal Wallis y U Mann

Withney (21) cuando las variables mostraron heterocedasticidad. Para reducir el error experimental, se corrigió el valor de significación usando el método secuencial de Bonferroni (21).

Se realizó un análisis discriminante para cada sexo y segmento antenal usando el programa Statistica versión 6. Este análisis se hizo con base en el modelo discriminante *forward stepwise*, en el cual todas las variables se incluyeron en el modelo y en cada paso se eliminó la variable que menos contribuyó a la predicción de los miembros del grupo. La significación de las distancias de Mahalanobis (d^2) se demostró utilizando los programas PADwin versión 65 (después de 1.000 permutaciones) y NTSYS versión 2.02.

Resultados

Características generales de la antena

Los promedios y la desviación estándar de la longitud de cada segmento se muestran en el cuadro 1.

Los machos presentaron antenas más largas y con mayor cantidad de sensilias que las hembras, con un promedio de 12,04 mm, 1170,77 y 11,85mm 922,07, respectivamente. Las hembras se diferenciaron significativamente según la longitud de la antena en cada hábitat ($p=0,0014$). No se observó correlación del número de quimiorreceptores con la longitud total de la antena ($n = 60$, $r = 0,05$, $p = 0,701$). El segmento más largo fue el pedicelo

y el mayor número de sensilias se presentó en el flagelo en hembras y en el pedicelo en machos.

Dimorfismo sexual

Se encontró un significativo dimorfismo sexual en patrón de sensilias antenales de *T. dimidiata*, diferenciación que se debió a la variación del número de TPF del pedicelo, el cual fue mayor en los machos ($p < 0,0317$). El dimorfismo entre hábitats varió según las distancias de Mahalanobis así: domicilio ($d^2 = 24,56$), silvestre ($d^2 = 73,62$) y peridomicilio ($d^2 = 361,06$).

Comparación entre hábitats

Debido al dimorfismo sexual de *T. dimidiata* los análisis se hicieron por separado para cada sexo.

Análisis univariado. El ANOVA entre las hembras mostró diferencias significativas ($p = 0,0046$) en los TPG del flagelo uno; en los machos no se observaron variaciones significativas en ningún receptor (figura 1).

Análisis multivariado. Para resolver el problema de multicolinealidad, las variables se agruparon en 12 componentes principales obtenidos a partir de una matriz de covarianza. Estas 12 nuevas variables con independencia lineal se usaron en el análisis discriminante. En hembras, el modelo excluyó la variable PBR con un Partial $\lambda = 0,946$. Las variables que contribuyeron significativamente al análisis (Wilks $\lambda = 0,006$; $F_{(22,34)} = 3,432$; $p < 0,006$) produjeron dos funciones discriminantes (FD1 =

Cuadro 1. Media y desviación estándar del número de sensilias y la longitud de cada segmento antenal de *T. dimidiata*.

Hábitat	Sexo	Longitud		Pedicelo				Flagelo 1				Flagelo 2				Sensilias totales	
		p	f1	f2	pRB	pTPF	pTPG	pBS	f1RB	f1TPF	f1TPG	f1BS	f2RB	f2TPF	f2TPG		f2BS
Domicilio	□	4,6	4,0	3,3	67,0	170,0	62,2	8,9	16,6	71,7	250,2	42,2	11,0	20,2	188,8	36,7	945,5
		0,2	0,2	0,2	5,7	49,5	21,0	3,0	3,2	22,9	32,2	12,3	3,0	6,3	59,5	10,6	141,3
	□	4,6	3,9	3,3	68,3	302,6	56,9	10,0	19,2	113,5	231,2	47,7	11,8	28,4	218,9	45,5	1154,0
Peridomicilio	□	4,6	3,9	3,3	12,0	78,0	12,5	2,2	4,5	24,1	38,5	13,8	2,9	5,7	30,1	11,4	171,3
		0,3	0,3	0,2													
	□	4,4	3,8	3,2	71,2	146,7	47,6	8,3	19,1	57,5	262,3	34,2	11,8	20,0	227,0	42,2	947,9
Silvestre	□	4,6	3,9	3,4	65,5	363,0	69,5	8,9	17,3	104,7	231,4	39,3	11,7	28,9	213,8	42,0	1196,0
		0,2	0,2	0,2	11,5	50,3	14,5	2,6	4,6	38,9	34,5	14,6	2,2	8,0	41,5	6,7	146,9
	□	4,6	3,9	3,5	71,1	164,4	58,2	8,7	15,6	54,6	216,8	28,8	10,6	21,1	186,5	36,4	872,8
		0,2	0,2	0,3	8,3	39,5	21,7	3,4	2,0	9,1	25,0	9,1	2,0	5,3	29,4	6,0	106,2
	□	4,7	4,0	3,5	67,9	345,1	61,3	9,6	16,8	119,9	218,4	37,7	10,4	27,0	205,7	43,3	1163,1
		0,2	0,2	0,4	9,5	63,8	26,0	2,5	3,9	40,5	57,3	12,7	3,0	9,9	38,0	11,4	125,9

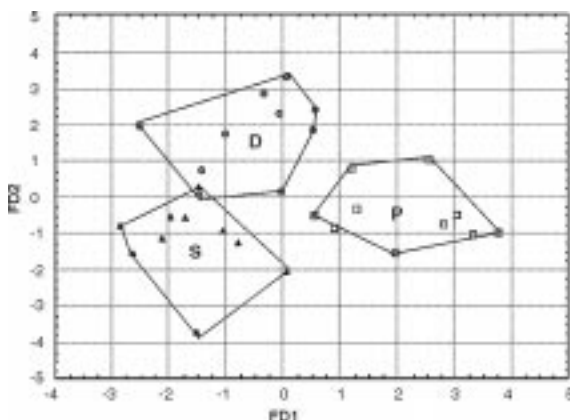


Figura 1. Análisis discriminante de hembras de *T. dimidiata* recolectadas en D: domicilio, P: peridomicilio, S: silvestre (cueva). DF1 y DF2, función discriminante 1 y 2, respectivamente.

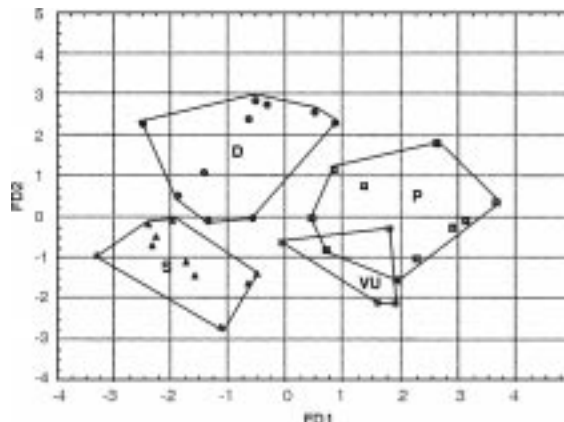


Figura 2. Análisis discriminante de hembras de *T. dimidiata* incluidos individuos de vivienda urbana (VU). D: domicilio, P: peridomicilio, S: silvestre (cueva). DF1 y DF2, función discriminante 1 y 2, respectivamente.

0,0004; $FD2 = 0,0137$) con una asignación correcta al grupo de origen de 96,67%, indicando que los caracteres estudiados fueron altamente discriminantes entre las tres poblaciones. La discriminación de las poblaciones se relacionó con las siguientes variables: PTPF + F1TPF (parcial $\lambda = 0,505$), F1BA + F1BR (Parcial $\lambda = 0,684$), F1TPG (Parcial $\lambda = 0,686$), F2BA (Parcial $\lambda = 0,651$), PTPF (Parcial $\lambda = 0,666$), F1BA (Parcial $\lambda = 0,689$), F2BR (Parcial $\lambda = 0,718$), PTPG (Parcial $\lambda = 0,856$), F1BR (Parcial $\lambda = 0,870$), PTPG + PBA + F1BA (Parcial $\lambda = 0,874$) (en orden decreciente de Wilks λ). Las distancias de Mahalanobis diferenciaron significativamente cada uno de los hábitats (cuadro 2a), donde PTPF + F1TPF; F1BA + F1BR; PTPG + PBA + F1BA se combinaron dentro de una función matemática.

Un nuevo análisis discriminante entre las hembras se realizó incluyendo a los individuos de viviendas urbanas (Wilks $\lambda = 0,7493$; $F_{(30,62)} = 2,9446$; $p < 0,0002$). El 85,29% de estos individuos fue asignado correctamente a su grupo de origen y agrupado en el peridomicilio (figura 2); además se observó una leve asociación con el hábitat silvestre (cuadro 2b).

Al utilizar en los análisis multivariados solamente las sensillas del flagelo 1 en hembras, las distancias de Mahalanobis concordaron con las obtenidas cuando se utilizaron todos los segmentos antenales. Las variables que

contribuyeron significativamente en este análisis produjeron dos funciones discriminantes con 80% de asignación a cada grupo (Wilks $\lambda = 0,29521$; $F_{(6,50)} = 7,0041$; $p < 0,0000$.), las cuales se relacionaron con las siguientes variables: F1BR, PTPF, F2BA + F2TPG + F1TPG con un Parcial $\lambda = 0,599, 0,640$ y $0,665$, respectivamente, donde F2BA + F2TPG + F1TPG se combinaron en una función matemática (combinación lineal) (cuadro 2c).

El análisis multivariado entre los machos no diferenció significativamente las poblaciones; sin embargo, se observó una tendencia similar a las hembras (Wilks $\lambda = 0,3511$; $F_{(16,42)} = 1,8047$; $p < 0,0636$, figura 3).

Cuadro 2. Distancia de Mahalanobis (d^2) y valores de significación (p) obtenidos del análisis discriminante de hembras de *T. dimidiata* en: a. las poblaciones de estudio, b. individuos de zona urbana y c. en el primer segmento antenal.

	d^2	p
a.		
peridomicilio-silvestre	16,21	0,0043
domicilio-peridomicilio	13,52	0,0105
domicilio-silvestre	10,95	0,0269
b.		
domicilio-VU	16,23	0,0336
silvestre-VU	13,96	0,0617
peridomicilio-VU	6,48	0,4596
c.		
peridomicilio-silvestre	6,86	0,0002
domicilio-silvestre	5,11	0,0013
domicilio-peridomicilio	3,63	0,0073

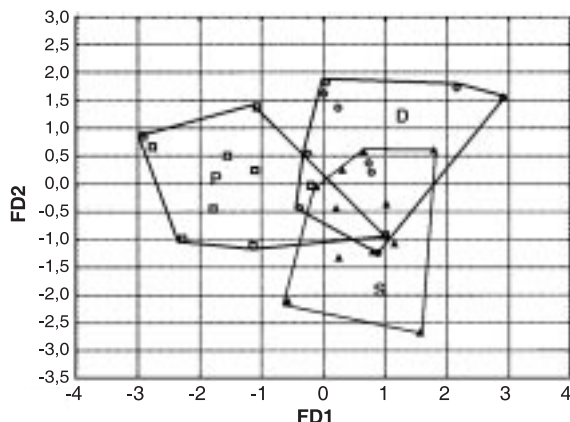


Figura 3. Análisis discriminante (no significativo) de machos de *T. dimidiata* recolectados en D: domicilio, P: peridomicilio, S: silvestre (cueva). DF1 y DF2, función discriminante 1 y 2, respectivamente.

Discusión

T. dimidiata del área estudiada, al igual que las poblaciones de Guatemala y de otras especies de triatomíneos, presentó los tres tipos de quimiorreceptores en el pedicelo, lo que sugiere una capacidad para la invasión y dispersión en diferentes hábitats (17,22, Catalá S, Carbajal AL, Torres M, Moreno M, Ordoñez R, Montaña MF, et al. La antena de los *Triatominae*: características ancestrales y marcadores funcionales. En: Guhl F. editor. Proceedings of the Fourth International Workshop on Population and Control of Triatominae. Cartagena de Indias, 2000. p.125-32), lo cual demuestra que el sistema sensorial de los insectos ha evolucionado hacia numerosas especializaciones que les permiten detectar características del ambiente externo y monitorizar constantemente el estado de interacción del organismo.

T. dimidiata presentó mayor densidad de sensilias en el pedicelo que en el flagelo uno, a diferencia de otras especies de *Triatoma* (22,23), lo que probablemente muestra una característica de la especie.

Dimorfismo sexual

Las variaciones en el número de sensilias antenales entre hembras y machos en insectos podría ser una respuesta a la atracción del macho por las feromonas de la hembra o por variaciones

en el hábitat (24,25). El aumento significativo de los tricoides de pared fina en las antenas de los machos de *T. dimidiata*, observado también por Catalá *et al.* 2005 (16), podría estar asociado a la captación de feromonas de hospederos vertebrados y a la percepción de moléculas relacionadas con el comportamiento sexual como sucede en otras especies de triatomíneos (16-18,26) (Esteban L, Sandoval CM, Angulo VM, Catalá S. Estudio morfológico de los patrones sensoriales en adultos y ninfas de *Belminus herreri* (Reduviidae: Triatominae). Biomédica 2002;22 (Supl. 1):113) y especies de *Noctuidae*, *Acrididae* y *Dyctioptera* (27,28). Adicionalmente, el aumento de este receptor multiporoso ha sido relacionado con la variabilidad intraespecífica y el polimorfismo alar del género *Mepraia* (29).

Los estudios de Monroy *et al.* 2003 (30) y Tabaru *et al.* 1996 (31) sugieren que los machos de *T. dimidiata* tienen mayor probabilidad de dispersión a través del vuelo que las hembras, lo que les permite incursionar en diferentes hábitats y al mismo tiempo incrementar su sistema de reconocimiento sexual, facilitando el encuentro entre adultos dispersos. En general, en los triatomíneos los machos son más pequeños, y, en consecuencia, menos pesados y más hábiles para desplazarse a través del vuelo en búsqueda de alimento. El aumento de estos receptores relacionados con la capacidad de dispersión es un factor clave en la invasión de nuevos hábitats; quizás por esta razón no observamos diferencias entre ecotopos en machos, a pesar de que presentaron tendencias similares a las hembras.

Los basicónicos también fueron abundantes, especialmente en el flagelo uno, como se ha observado en *T. sordida* (17); estos receptores han sido implicados en la recepción de moléculas NH_3 y ácidos grasos (32) como termohigroreceptores y son similares a los receptores "C" de *Cimex lecticularius* (22). En mosquitos de la familia Psychodidae se ha observado función olfatoria en el hallazgo del hospedero (33), y en insectos como *Locusta migratoria*, *Schistocerca gregaria*, *Hylobius habiteis* y *Leptinotarsa decemlineata* este receptor es responsable del dimorfismo sexual (27,34-37).

Entre ecotopos, el dimorfismo sexual fue menor para la población del domicilio, seguida por la silvestre. Los machos de estos hábitats presentaron menor cantidad de tricoides de pared fina en el pedicelo, lo cual tiene relación con especies adaptados a un rango limitado de hábitats como *T. infestans* (18). La reducción del número de receptores que intervienen en la reproducción podría ser consecuencia de la domiciliación (38). Por el contrario, en la población peridomiciliada, el aumento de estas sensilias podría involucrar la necesidad de detectar olores para identificar nuevos hábitats y compañero sexual.

Variación entre hábitats

En los triatomínos una serie de cambios morfológicos y genéticos se han asociado a la adaptación a hábitats domésticos, y se ha señalado que la densidad de sensilias antenales disminuye progresivamente en el pedicelo y sobre el total de la antena en especies que viven en "hábitats estables" como la vivienda humana (16-18,22,23); sin embargo, este término puede usarse de manera ambigua, puesto que, además de las fluctuaciones ambientales, en un hábitat intervienen la explotación de diferentes recursos tróficos, espaciales y reproductivos, los cuales podrían modificar en forma particular el fenotipo de las sensilias antenales.

Las variaciones observadas en hembras se asociaron con los TPG y BR; una reducción de los primeros se observó a medida que disminuía la amplitud del nicho y se incrementaba la estabilidad del hábitat, lo que podría indicar una reducción de la sensibilidad y superficie del área para la captura de moléculas olorosas.

En el domicilio humano y en las cuevas las variaciones climáticas son pocas, y la ausencia de luz es característica, por lo que insectos que ocupan estos hábitats podrían tener una selección más acusada de sensilias olfatorias que de mecanorreceptores y quimiorreceptores de contacto.

En el peridomicilio, el incremento espacial del hábitat podría generar un comportamiento exploratorio con una selección menos especializada de sus hospederos, lo que puede

asociarse, además, con la presencia de cabras y animales de pastoreo en la región. Por otra parte, el aumento de los BR en hembras del peridomicilio podría relacionarse con la alta densidad de insectos observada en campo, ya que estas sensilias han mostrado ser susceptibles a la densidad poblacional (23), perciben estímulos mecánicos relacionados con el micro hábitat (18) y se han asociado con la selección del hábitat más que con la del huésped (20).

La asociación entre las hembras domiciliadas de *T. dimidiata* de la zona urbana con el peridomicilio rural podría explicarse por el transporte e intercambio que hace el hombre de animales desde una zona a otra en los días de mercado. Otros estudios sugieren que insectos del peridomicilio y silvestres de *T. dimidiata* vuelan estacionalmente hacia las viviendas debido a cambios en la disponibilidad de alimento (39).

Las poblaciones peridomiciliadas y silvestres de *T. dimidiata* representan un riesgo epidemiológico para la población humana debido a su dispersión pasiva o activa hacia las viviendas rurales y urbanas en esta zona del país. El control de estas poblaciones es actualmente un reto para los programas de control vectorial (12).

Finalmente, el fenotipo antenal de las sensilias fue útil en la diferenciación intraespecífica de *T. dimidiata* según el hábitat. El estudio de los nichos dentro de los hábitats es escaso y su estructura, junto con factores bióticos y abióticos, debe estudiarse en profundidad para el conocimiento de la relación del sistema sensorial y la explotación del hábitat.

Las diferencias del fenotipo antenal observado en hembras revelan una mayor plasticidad fenotípica en la diferenciación y adaptación a diferentes hábitats, como también se observó en estudios de morfometría de la cabeza de *T. dimidiata* y *T. infestans* (40,41). La rápida adaptación de las hembras a las nuevas condiciones ecológicas pone de manifiesto nuevos arreglos sensoriales característicos de ese hábitat; por otra parte, la ausencia de diferenciación en el fenotipo antenal de machos podría ser un indicador de mayor dispersión entre hábitats.

La similitud entre las hembras de zona urbana y las hembras de peridomicilio rural permite proponer el fenotipo antenal como un sencillo y eficiente indicador para el reconocimiento del origen de triatomíneos que intentan colonizar nuevos hábitats. Estas metodologías podrían utilizarse en los programas de vigilancia entomológica.

Agradecimientos

A Jean Pierre Dujardin por su asesoría y colaboración en el análisis de datos; a COLCIENCIAS por el apoyo financiero; a las comunidades de Macaravita y Capitanejo, y a los técnicos de la Secretaría de Salud de Santander por la colaboración en el trabajo de campo.

Conflicto de interés

Los autores declaramos que no existe ningún conflicto de intereses en este trabajo.

Financiación

Financiado por Colciencias, proyectos códigos 1102-04-13009, 1102-04-13010 y 1102-04-13029.

Referencias

1. **World Health Organization.** Chagas. [Consultado: 27 de abril de 2005]. Disponible en: <http://www.who.int/ctd/chagas/burdens.htm>.
2. **Galvao C, Carcavallo R, Da Silva Rocha D, Jurberg J.** A checklist of the current valid species of the subfamily *Triatominae* Jeannel, 1919 (Hemiptera, Reduviidae) and their geographical distribution, with nomenclatural and taxonomic notes. *Zootaxa* 2003;202:1-36.
3. **Lent H, Wygodzinsky P.** Revision of the *Triatominae* (Hemiptera, Reduviidae), and their significance as vectors of Chagas disease. *Bull Am Mus Nat Hist* 1979;163:123-520.
4. **Tabarú Y, Monroy C, Rodas A, Mejía M, Rosales R.** Chemical control of *Triatoma dimidiata* and *Rhodnius prolixus* (Reduviidae: Triatominae), the principal vectors of Chagas disease in Guatemala. *Med Entomol Zool* 1998;49:87-92.
5. **Zeledon R, Calvo N, Montenegro VM, Lorosa ES, Arévalo C.** A survey on *Triatoma dimidiata* in an urban area of the province of Heredia, Costa Rica. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2005;100:507-12.
6. **Aguilar VH, Abad Franch F, Racines J, Paucar A.** Epidemiology of Chagas disease in Ecuador. A brief review. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 1999;94(Suppl. 1): 387-93.
7. **Angulo VM, Sandoval CM.** Triatomíneos y Programa Nacional de Control en Colombia. Monitoreo de la resistencia a insecticidas en triatomíneos en América Latina. Serie enfermedades transmisibles. Buenos Aires: Fundación Mundo Sano; 2001. p.21-6.
8. **Dumonteil E, Ruiz- Piña H, Rodríguez Félix E, Barrera Pérez M, Ramírez Sierra MJ, Rabinovich JE, et al.** Re-infestation of houses by *Triatoma dimidiata* after intra domicile insecticide application in the Yucatán Peninsula, México. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2004;99:253-6.
9. **Schofield CJ.** Challenges of Chagas disease vector control in Central America: Global collaboration for development of pesticides for public health. Geneva: World Health Organization (WHO/CDS/WHOPES/GCDPP/2000.1); 2000.
10. **Marinkelle CJ.** Colombian *Triatominae* and their infestation with trypanosomatid flagellates. *Mitt Inst Colombo Alemán Invest Cient* 1972;6:13-29.
11. **Angulo VM.** Ensayo de estrategias de control y vigilancia de *Triatoma dimidiata* en Colombia. En: Guhl F editor. Primer Taller Internacional sobre Control de la Enfermedad de Chagas. Bogotá: Universidad de los Andes; 2005. p.91-102
12. **Schofield CJ.** Propuestas de estrategias para el control de *Triatoma dimidiata* en Colombia. En: Guhl F editor. Primer Taller Internacional sobre Control de la Enfermedad de Chagas. Bogotá: Universidad de los Andes; 2005. p.55-61.
13. **Panzer F, Ferrandis I, Ramsey J, Ordóñez R, Salazar-Schettino PM, Cabrera M, et al.** Chromosomal variation and genome size support the existence of cryptic species of *Triatoma dimidiata* with different epidemiological importance as Chagas disease vectors. *Trop Med Int Health* 2006;2:1092-103.
14. **Esteban L, Angulo VM, Feliciangeli MD, Catala S.** Analysis of antennal sensilla patterns of *Rhodnius prolixus* from Colombia and Venezuela. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2005;100:909-14.
15. **Ramirez CJ, Jaramillo CA, Delgado MP, Pinto NA, Aguilera G, Guhl F.** Genetic structure of sylvatic, peridomestic and domestic populations of *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae) from an endemic zone of Boyaca, Colombia. *Acta Trop* 2005;93:23-9.
16. **Catalá S, Sachetto C, Moreno M, Rosales R, Salazar-Schettino PM, Gorla D.** The antennal phenotype of *Triatoma dimidiata* populations and its relationship with species of the phyllosoma and protracta complexes. *J Med Entomol* 2005;42:719-25.
17. **Catalá S.** Antennal sensilla of *Triatominae* (Hemiptera: Reduviidae): a comparative study of five genera. *Int J Insect Morphol Embryol* 1997;26:67-73.
18. **Catalá S, Dujardin JP.** Antennal sensilla patterns indicate geographic and ecotopic variability among *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) populations. *J Med Entomol* 2001;38:423-8.

19. **Álvarez LS, García A, Gómez J, González LH, Guerrero AA, Porras H, et al.** Santander nuestro departamento. Bucaramanga: CER; 1999.
20. **Catalá S, Schofield CJ.** Antennal sensilla of *Rhodnius*. *J Morphol* 1994;219:193-204.
21. **Sokal R, Rohlf J.** Biometry. The principles and practice of statistics in (biological. **OJO, revisar esta palabra en el título a ver si se trata de "biology". Nota correctora**). 3d ed. New York: Freeman and Company; 1997.
22. **Gracco M, Catalá S.** Inter-specific and developmental differences on the array of antennal chemoreceptors in four species of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2000;95:67-74.
23. **Catalá S, Maida DM, Caro-Riaño H, Jaramillo N, Moreno J.** Changes associated with laboratory rearing in antennal sensilla patterns of *Triatoma infestans*, *Rhodnius prolixus*, and *Rhodnius pallescens* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2004;99:25-30.
24. **Chapman RF.** Chemoreception: The significance of receptors numbers. *Adv Insect Physiol* 1982;16: 247-333.
25. **Bland RG.** Antennal sensilla of *Acrididae* (Orthoptera) in relation to subfamily and food preference. *Ann Entomol Soc Am* 1989;82:368-84.
26. **Carbajal de la Fuente AL, Catalá S.** Relationship between antennal sensilla pattern and habitat in six species of *Triatominae*. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2002;97:1121-5.
27. **Chen HH, Zhao YX, Kang L.** Antennal sensilla of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in relation to preferences and habits. *J Biosci* 2003;28:743-52.
28. **Castrejón-Gómez VR, Valdez-Carrasco J, Cibrian-Tovar J, Camino-Lavin M, Osorio O.** Morphology and distribution of the sense organs of the antennae of *Copitarsia consueta* (Lepidoptera: Noctuidae). *Fla Entomol* 1999;82:546-55.
29. **Moreno ML, Gorla D, Catalá S.** Association between antennal phenotype, wing polymorphism and sex the genus *Mepraia* (Reduviidae: Triatominae). *Infect Genet Evol* 2006;6:228-34.
30. **Monroy MC, Bustamante DM, Rodas AG, Enriquez ME, Rosales RG.** Habitats, dispersion and invasion of sylvatic *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae) in Petén, Guatemala. *J Med Entomol* 2003;40:800-6.
31. **Tabaru Y, Rodas A, Mejía M, Monroy C, Hashimoto T.** Producción masiva y comportamiento de *Triatoma dimidiata* y *Rhodnius prolixus*. En: Tabarú Y editor. Informe Anual N.4 (GJET-72), Proyecto de Cooperación Guatemala-Japón para la Investigación de enfermedades tropicales. Guatemala: JICA 1996. p.120-5.
32. **Taneja J, Guerin PM.** Ammonia attract *Triatoma*: behavioral and neurophysiological data on nymphs. *J Comp Physiol* 1997;181:21-34.
33. **Zayed AB, Hassan MI, Mohammed H, Fares A.** Antennal sensilla of the sandflies, *Phlebotomus papatasi* and *Phlebotomus bergeroti* (Diptera:Psichodidae). *Exp Patol Parasitol* 2002;5:10-20.
34. **Ameismeier F.** Ultrastructure of the chemosensitive basiconic single-walled walled-pore sensilla on the antennae in adults and embryonic stages of *Locusta migratoria* L (Insecta, Orthoptera). *Cell Tissue Res* 1987;247:605-12.
35. **Ma WC, Visser JH.** Single unit analysis of odor quality coding by the olfactory antennal receptor system of Colorado beetle. *Entomol Exp Appl* 1987;24:520-33.
36. **Mustaparta H.** Responses of single olfactory cells in the pine weevil *Hylobius abietis* L: (Col: Curculionidae). *J Comp Physiol* 1975;97:271-90.
37. **Ocheing SA, Hallberg E, Hansson BS.** Fine structure and distribution of antennal sensilla of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae). *Cell Tissue Res* 1998;291:525-36.
38. **Schofield CJ.** Biosystematics of the *Triatominae*. En: Service M editor. Biosystematics of *Haematophagous* insects. Vol 37. Oxford: Clarendon Press; 1998.p.284-312.
39. **Dumontiel E, Gourbiere S, Barrera-Pérez M, Rodríguez-Félix E, Ruíz-Piña H, Baños-López O, et al.** Geographic distribution of *Triatoma dimidiata* and transmission dynamics of *Trypanosoma cruzi* in the Yucatan Peninsula of Mexico. *Am J Trop Med Hyg* 2002;67:176-83.
40. **Dujardin JP, Bermudez H, Casini C, Schofield CJ, Tibayrenc M.** Metric differences between sylvatic and domestic *Triatoma infestans* (Heteroptera:Reduviidae) in Bolivia. *J Med Entomol* 1997;34:544-51.
41. **Bustamante DM, Monroy C, Menes M, Rodas A, Salazar-Schettino PM, Rojas G, et al.** Metric variation among geographic populations of the Chagas vector *Triatoma dimidiata* (Hemiptera:Reduviidae: Triatominae) and some related species. *J Med Entomol* 2004;41: 296-301.