

# **ECO-EPIDEMIOLOGÍA DE LA ENFERMEDAD DE CHAGAS:**

evaluación de las variables que inciden  
en su transmisión por triatomíneos  
y su expresión mediante mapas de riesgo

---

**TESISTA**

**SOLEDAD CECCARELLI**

**DIRECTORES**

DR. JORGE EDUARDO RABINOVICH

DR. GERARDO ANÍBAL MARTI

## Dedicatorias y agradecimientos

Dedico estas líneas para dar mis más sinceros y profundos agradecimientos...

- A la Universidad Nacional de La Plata y la Facultad de Ciencias Naturales y Museo por permitirme como instituciones públicas formarme en mi carrera de grado y de posgrado de forma libre y gratuita. Celebro y apoyo que la educación siga siendo pública.
- A la CIC y al CONICET que por medio de becas y subsidios me dieron la oportunidad de financiarme los cinco años del doctorado.
- Al CEPAVE como institución, y a todos y cada uno de los integrantes de este Centro del que formo parte hace ya 9 años.
- A mis directores, Jorge Rabinovich y Gerardo Marti que estuvieron ahí, cada uno con su forma, ayudándome a darle rumbo a este camino lleno de postas que fue la tesis. Siempre confiaron en mí y me dejaron hacer y deshacer las cosas con aciertos y errores.
- A los integrantes del Laboratorio de Triatomíneos del CEPAVE, compañeros y amigos, siempre dando una mano en el momento que más lo necesite. Gracias eternas... Agus, Lau, Maru. También a los que estuvieron menos tiempo, pero ayudándome siempre cuando los necesite... Euge, Rocio y Pablo... y por qué no a mis nuevas compañeras de mates, risas y almuerzos diarios... Ailen, Meli, Eva, Ale y Victoria ¡Gracias!
- A Pau y María, mis compañeras y amigas de “City Bell”. Pau: amiga de fierro, fiel a sus principios, mi sostén y mi fuente de energía cuando más la necesité. Gracias por ayudarme a creer en mí. Mari: una amiga en la que siempre confié a ciegas. Agradezco que la vida nos haya puesto en el mismo lugar y hecho andar juntas el mismo camino.
- Al grupo ¿De qué hablamos cuando hablamos de Chagas?, gracias a cada uno de ustedes aprendí a ver a esta problemática con otros ojos, salir de la burbuja académica y mirar con respeto al otro. Mari: agradezco que una actividad de esas “eclécticas” en la facultad haya hecho que te conozca. Estoy orgullosa de vos y te agradezco todo lo que me enseñaste.
- A los amigos que la biología me dio...Coquita: gracias por hacer más amenas las horas de estudio, tu compañía y tu buen humor fueron un gran sostén para mí; Belu: mi agenda y mi despertador personal, que hubiese hecho sin vos amiga, gracias por todo; Angie: de pocas palabras pero un gran corazón, gracias por el aguante; Fabi: tu inteligencia nunca superó tu bondad, gracias por ser una de mis

fuentes de inspiración; Yae: amiga incondicional desde la primer hora de la primer clase del curso de ingreso, parciales y finales juntas... ¡Gracias totales!

- A mis hermanas de la vida...Prish: mi complemento, mi sostén, siempre con las palabras justas, esas que siempre necesité; Fer: una amiga incondicional, siempre presente cuando más la necesité; Mir: una amiga con la sinceridad que pocos tienen, bastan miradas para entendernos... ¡Gracias por más de 15 años de aguante!
- A toda mi familia por confiar en mí.
- A mi Mamá y mi Papá, gracias por darme la oportunidad de estudiar y crecer siempre confiando en mis capacidades.
- A mis hermanos: Pao, Pablo y Lucía. No sería la misma si no los tuviera a ustedes. Son una parte de mí. ¡Gracias por el aguante!
- A mi compañero de vida...Pablo: gracias por tanto, gracias por dar sin medir, gracias por cuidarme, gracias por bancarme en esta recta final.
- A mis compañeros de las cátedras de Epidemiología y Salud Pública Básica y Bioestadística (FCV-UNLP): Estela, Raúl, Karina, Cecilia, Exequiel, Giselle, María José, Leonardo, Ramiro, Pía y Corina.
- A mis guías internacionales...Fabricio Villalobos y Andrés Lira-Noriega: los admiro y agradezco que me hayan dado un lugar para aprender de ustedes. Excelentes personas e investigadores.
- A todos los colegas que colaboraron sin dudarlos cada vez que recurrí a ellos.
- A las instituciones que me recibieron en mis pasantías fuera del país: UFG-Goiania, INECOL-Jalapa.

## Índice

Resumen en español .....	6
Resumen en inglés .....	7
Breve descripción de los capítulos que conforman la tesis .....	9
Capítulo 1 - Introducción General .....	10
1.1 La enfermedad de Chagas .....	10
1.2 Antecedentes sobre Chagas en América y a nivel mundial .....	11
1.3 Antecedentes sobre Chagas en Sudamérica: situación epidemiológica para Argentina ..	12
1.4 Triatomíneos y su distribución geográfica .....	13
1.5 Ecología de los triatomíneos .....	14
1.6 Eco-epidemiología .....	15
1.7 Objetivos del trabajo .....	16
Capítulo 2 - Conformación de la base de datos de presencias de triatomíneos americanos .....	17
2.1 Introducción .....	17
2.1.1 Base de datos .....	17
2.2 Objetivo y contexto del capítulo .....	18
2.3 Materiales y métodos .....	19
2.3.1 Obtención y recopilación de datos de presencia de las especies de triatomíneos ....	19
2.3.2 Georreferenciación de los datos de presencia y conformación de la base de datos	19
2.3.3 Datos complementarios para cada especie .....	21
2.3.4 Análisis cualitativos y cuantitativos de la base de datos.....	21
2.4 Resultados .....	22
2.4.1 Análisis de la recopilación de datos de presencia y datos complementarios de las especies de triatomíneos presentes en la base de datos .....	22
2.5 Discusión y conclusiones .....	31
Capítulo 3 Modelado de la distribución geográfica de triatomíneos a partir de variables climáticas	34
3.1 Introducción .....	34
3.1.1 Descripción de las distribuciones geográficas de los triatomíneos .....	34
3.1.2 Introducción al Modelado de Distribución de Especies (MDE) .....	35
3.2 Objetivo y contexto del capítulo .....	36
3.3 Materiales y métodos .....	36

3.3.1	Datos de presencia de las especies de triatominos .....	36
3.3.2	Área de estudio o extensión del modelado .....	37
3.3.3	Variables macro-climáticas .....	38
3.3.4	Descripción del Modelo de Distribución de Especies (MDE) .....	38
3.3.5	Conformación de conjuntos de especies .....	41
3.4	Resultados .....	42
3.4.1	Datos de presencia provenientes de la base de datos.....	42
3.4.2	Parámetros usados, evaluación y selección de modelos finales del MDE .....	44
3.4.3	Mapas de distribución geográfica e información ecológica recopilada.....	47
3.5	Discusión y conclusiones .....	95
Capítulo 4 - Identificación de patrones ecológico-evolutivos en la relación vector-hospedero. ....		99
4.1	Introducción .....	99
4.1.1	Campos filogenéticos (CF), diversidad filogenética (DF) y riqueza específica (RE). .....	100
4.1.2	Evolución de la asociación entre triatominos y mamíferos .....	102
4.2	Objetivo y contexto del capítulo .....	103
4.3	Materiales y métodos .....	103
4.3.1	Recolección de datos de la asociación entre triatominos y mamíferos.....	104
4.3.2	Datos de rangos geográficos .....	104
4.3.3	Datos filogenéticos de triatominos y mamíferos .....	105
4.3.4	Análisis de biodiversidad de triatominos y mamíferos .....	105
4.3.5	Análisis de campos filogenéticos de triatominos y mamíferos.....	106
4.3.6	Análisis de diversidad filogenética de mamíferos.....	107
4.4	RESULTADOS .....	109
4.4.1	Asociación entre triatominos y mamíferos .....	109
4.4.2	Rangos de distribución de triatominos y mamíferos .....	110
4.4.3	Patrones de biodiversidad de mamíferos y triatominos.....	110
4.4.4	Campos filogenéticos de triatominos y mamíferos .....	111
4.4.5	Diversidad filogenética de mamíferos.....	117
4.5	Discusión y conclusiones .....	120
Capítulo 5 Patrones geográficos del riesgo de la presencia de <i>T. cruzi</i> a escala regional.....		123
5.1	Introducción .....	123
5.2	Objetivo y contexto del capítulo .....	125

5.3	Materiales y métodos .....	125
5.3.1	Información sobre triatomínicos y mamíferos con presencia de <i>T. cruzi</i> .....	125
5.3.2	Patrón de puntos observado de presencia de <i>T. cruzi</i> .....	126
5.3.3	Análisis espacial de patrones de puntos (AEPP).....	126
5.4	Resultados .....	129
5.4.1	Información de DTUs de <i>T. cruzi</i> presentes en especies de triatomínicos y mamíferos 129	
5.4.2	Intensidad del patrón geográficos de puntos de mamíferos con presencia de <i>T. cruzi</i> <b>¡Error! Marcador no definido.</b>	
5.4.3	Aleatoriedad espacial completa.....	135
5.5	Discusión y conclusiones .....	136
	Conclusiones generales de la tesis.....	139
	Referencias.....	141

## Resumen en español

---

El Chagas es una de las problemáticas más importantes de Salud Pública a nivel mundial. Como enfermedad, afecta a muchas personas en las Américas y se ha expandido a todo el mundo a través de los movimientos migratorios de la población humana. Es causada por el parásito *Trypanosoma cruzi*, que es transmitido, tanto a los seres humanos como a otras especies de mamíferos, por insectos hematófagos pertenecientes a la subfamilia Triatominae. El objetivo de esta tesis se basó principalmente en un meta-análisis de datos de presencia de vectores y reservorios de *T. cruzi*, para luego realizar análisis espaciales de la distribución geográfica de los mismos, como así también sus relaciones ecológico-evolutivas. El desarrollo de esta tesis consistió en la conformación y descripción cuantitativa y cualitativa de la base de datos DataTri, constituida por datos de presencia georreferenciados de 135 especies de triatomíneos americanos; y realizada para ser el insumo básico y principal del resto de los análisis. Posteriormente se aplicaron metodologías de Modelado de Distribución de Especies (MDE) a los datos de presencia georreferenciados, obteniendo rangos geográficos de un total de 66 especies de triatomíneos. Luego, se analizó la relación ecológica-evolutiva entre diversas especies de triatomíneos y mamíferos asociados a estos por una relación de alimento o refugio, para poner a prueba la hipótesis de una relación evolutiva conjunta. Como resultado se obtuvo que las diferentes especies de triatomíneos se asocian indiscriminadamente a diferentes especies de mamíferos con gran diversidad de linajes, rechazando la hipótesis planteada. Por último, se implementaron metodologías de análisis espacial de patrones de puntos (AEPP), identificando regiones geográficas de riesgo a la presencia de cada uno de los seis DTU de *T. cruzi* propuestos hasta el momento (TcI-TcVI; no se contempló al TcBat) en triatomíneos y mamíferos. Como conclusión, principalmente el ejercicio de recopilación de datos de presencia geográficos de triatomíneos tuvo un resultado más que positivo. Se generaron no solo datos georreferenciados para los análisis de esta tesis, sino también la base de datos completa, integrada y actualizada DataTri. Respecto a los análisis de MDE se obtuvo una actualización de información sobre las distribuciones geográficas de varias especies de la subfamilia Triatominae, permitiendo a su vez, futuras inferencias sobre la

exposición potencial de las poblaciones humanas a los vectores infectados por *T. cruzi*. De los análisis ecológico-evolutivos se pudo concluir que la evolución conjunta entre triatomíneos y sus mamíferos asociados no se estaría cumpliendo para la mayoría de las especies de triatomíneos contemplados en esta tesis. Respecto a los análisis de patrones de puntos, se concluye que los patrones geográficos de riesgo a la presencia de *T. cruzi* fueron mejor descritos por la información disponible recopilada que utilizando los AEPP. Finalmente, es importante recalcar que las variables que gobiernan la transmisión de *T. cruzi* entre vectores y hospedadores en la naturaleza son diversas y únicas en cada escenario ecológico y epidemiológico y que todavía se está muy lejos de entender cómo se relacionan estas variables y los factores que pueden modificarlas. Hay que hacer un esfuerzo en repensar la temática del Chagas ya que, tal vez, es mucho más que hablar de una enfermedad y que, con compromiso, se puede afianzar la idea que el Chagas es una problemática compleja de salud socioambiental, en la cual convergen e interactúan componentes de diferente naturaleza y por lo tanto cualquier intento por abordar este tema requiere la incorporación de miradas que lo contemplen desde sus múltiples dimensiones.

## Resumen en inglés

---

Chagas is one of the most important public health problems worldwide. It affects many people in the Americas and it has spread throughout the world through the migratory movements of human population. It is caused by the parasite *Trypanosoma cruzi*, which is transmitted both to humans and to other mammal species by vector insects belonging to the subfamily Triatominae. The aim of this thesis was mainly based on a meta-analysis of vectors and reservoirs of *T. cruzi* occurrence data, to then perform spatial analyzes of their geographic distribution, as well as their ecological-evolutionary relationships. The steps of this thesis consisted first, in the conformation and a quantitative and qualitative description of the DataTri database of georeferenced occurrence data of 135 species of American triatomines, carried out to be the basic and main input of the rest of the analysis. Later, Modeling of Species Distribution (MSD) methodologies were applied to

georeferenced occurrence data of triatomines, obtaining geographic ranges of 66 triatomine species. Then, the ecological-evolutionary relationship between different species of triatomines and mammals associated for food or refuge relationships was analyzed to test the hypothesis of a joint evolutionary relationship. As a result, different species of triatomines are associated indiscriminately to different species of mammals with great diversity of lineages, rejecting the hypothesis proposed. Finally, methodologies of points pattern spatial analysis were used to identify geographic risk areas, to six of the seven *T. cruzi* DTUs proposed up to now (TcI-TcVI, TcBat was not contemplated) present both in triatomines and mammals, obtaining risk maps of *T. cruzi* occurrence patterns at regional level. As conclusion, mainly the exercise of geographic triatomine occurrence data recompilation had a more than positive result. Not only georeferenced data for the analyzes of this thesis were obtained, but also the complete, integrated and updated DataTri database. Regarding the MDE analyzes, updated geographical distributions was obtained of several species of the Triatominae subfamily, allowing future inferences about the potential exposure of human populations to vectors infected with *T. cruzi*. About the results of ecological-evolutionary analyzes it was possible to conclude that the joint evolution between triatomines and their associated mammals would not be fulfilled for the majority of the triatomine species contemplated in this thesis. Regarding to the point patterns spatial analysis, it is concluded that the geographical risk patterns to the presence of *T. cruzi* were better described by the information available without the spatial analysis. Finally, it is important to emphasize that the variables that govern the transmission of *T. cruzi* between vectors and reservoirs are diverse and unique in each ecological and epidemiological scenario and that it is still very far from understanding how these variables are related to the factors that can modify them. It is necessary to do an effort to rethink Chagas because, perhaps, it is more than only talking about a disease and it is necessary to understand the idea that Chagas is a complex socio-environmental health problem, in which converge and interact different components. Therefore, any attempt to address this issue requires the incorporation of different point of views that contemplate Chagas from its multiple dimensions.

## **Breve descripción de los capítulos que conforman la tesis**

---

Esta tesis estará organizada de la siguiente manera; en el Capítulo 2 se hará una descripción cuantitativa y cualitativa de la base de datos de presencia de triatominos realizada para ser el insumo básico y principal del resto de los capítulos. Posteriormente en el Capítulo 3, estos datos de presencia de triatominos se utilizarán en las metodologías de modelado de distribución de especies, para obtener rangos geográficos de cada especie. En el Capítulo 4, se analizará la relación ecológica-evolutiva entre diversas especies de triatominos y mamíferos para poner a prueba la idea de que no existe una relación evolutiva conjunta. Por último, en el Capítulo 5 se implementarán metodologías de análisis espacial de puntos para identificar patrones espaciales presentes en los datos de presencia de *T. cruzi* tanto en triatominos como en mamíferos. Como resultado se espera obtener mapas con patrones de riesgo de presencia de *T. cruzi* a nivel regional. Finalmente se presentará una conclusión general de la tesis, con un resumen de los resultados más importantes y una revisión de discusiones y conclusiones con preguntas abiertas para futuras investigaciones.

# Capítulo 1 - Introducción General

---

## 1.1 La enfermedad de Chagas

Considerando al Chagas como una problemática compleja de salud pública, se puede decir que es una enfermedad causada por el parásito *Trypanosoma cruzi* cuando ingresa al organismo. El mismo se desarrolla y tiene como hospedadores susceptibles a mamíferos, incluido el ser humano. Se conocen diversas formas por las cuales el parásito se transmite de hospedador a hospedador como, la vía vectorial (por las heces de vectores biológicos), la vía congénita o vía vertical (de una mujer o hembra a su descendencia), la vía transfusional (por donaciones de sangre), por trasplante de órganos (solo aquellos infectados con el parásito), por vía oral (por medio del consumo de alimentos o bebidas contaminadas con parásitos), por accidentes de laboratorio o por el uso compartido de agujas y jeringas (WHO 2013). También hay estudios que mencionan la transmisión horizontal entre hospedadores, principalmente en mamíferos no humanos (e.j. didelfidos) (Noireau et al. 2009).

A lo largo de toda esta tesis la vía que se va a considerar es la vectorial, ya que más allá de que es una de las principales formas de transmisión del parásito en América, se produce mediante vectores biológicos (insectos hematófagos) conocidos como triatominos y son el principal grupo de estudio de este trabajo. Durante la alimentación sobre un hospedador infectado, los mismos contraen el parásito, el cual después de un breve tiempo es eliminado al ambiente por medio de las heces, quedando estas como fuente de infección. Si otro hospedador susceptible tiene contacto con estas heces, y las lleva hacia cualquier mucosa corporal (ojos, boca, etc.) o alguna lesión cutánea, dicho parásito vuelve a ingresar a otro organismo susceptible. De esta manera, comienza nuevamente el ciclo de transmisión de *T. cruzi*. El parásito vuelve a circular por la sangre y accede e invade gran variedad de células del nuevo organismo, allí comienza un proceso en el que se pueden diferenciar diferentes etapas de la enfermedad: aguda, indeterminada o crónica asintomática y crónica sintomática. Que un organismo desarrolle la enfermedad va a depender tanto de la biología del parásito, como del hospedador. Así, dependiendo de cómo es la evolución de la enfermedad en el hospedador serán diferentes las características clínicas, los criterios diagnósticos y las terapias que se apliquen.

La enfermedad de Chagas está clasificada como una zoonosis, por lo tanto, es una enfermedad que afecta y se transmite entre los seres humanos y otros mamíferos silvestres y domésticos. Las diversas especies de mamíferos son muy importantes en el ciclo de transmisión, ya que actúan como reservorios del parásito y muchos de ellos se encuentran en estrecho contacto con los seres humanos. La transmisión entre ellos y los seres humanos generalmente no es directa, sino indirecta mediante los triatominos. La

información respecto de la presentación natural de signos de la enfermedad en animales es escasa. Esta está restringida a estudios realizados en animales domésticos como perros y gatos, para los cuales se describe un curso clínico similar al de la enfermedad en los seres humanos (Rosas et al. 2016). También, se han realizado estudios en didélfidos (Schweigmann 1994, Conti et al. 1995) y recientemente se han realizado en equinos (Bryan et al. 2016). Los demás grupos de vertebrados de los que se sabe que se alimentan los triatominos (aves, reptiles y anfibios) no desarrollan la enfermedad ya que son refractarios a *T. cruzi* (WHO 2002).

## **1.2 Antecedentes sobre Chagas en América y a nivel mundial**

Hasta hace algún tiempo, el Chagas era considerado un problema de salud estrictamente latinoamericano, ya que se vinculaba su presencia directamente con la distribución de las especies de triatominos en zonas endémicas. Sin embargo, actualmente se encuentran millones de casos de Chagas en todo el mundo, en parte debido a las migraciones humanas hacia regiones en las cuales por ser no endémicas no se realizaban controles para detectar *T. cruzi* en los bancos de sangre ni durante el embarazo (o donde incluso hoy en día no se realizan) (Schmunis and Yadon 2010).

A modo de resumen, en 1981 se estimaba que aproximadamente 20 millones de personas en todo el mundo estaban infectadas con *T. cruzi*. En el 2010 ya se estimaba que el número había disminuido y estaba alrededor de los 7-8 millones, con estadísticas con el foco principal principalmente en 21 países endémicos de América Latina: Argentina, Belice, Brasil, Chile, Colombia, Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guayana Francesa, Guatemala, Guyana, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Paraguay, Perú, Bolivia, Suriname y Uruguay (WHO 2013). Sin embargo, ya se tenía conciencia que la movilidad de la población humana había llevado la enfermedad (por medio de las otras vías de transmisión) a regiones donde previamente era desconocida. Se detectaron cada vez más casos en otros países no endémicos, tanto de América (Canadá y Estados Unidos), como de la Región del Pacífico Occidental (principalmente Australia y Japón) y en la Región Europea (principalmente en Bélgica, Francia, Italia, España, Suiza y Reino Unido, pero también en Austria, Croacia, Dinamarca, Alemania, Luxemburgo, Países Bajos, Noruega, Portugal, Rumanía y Suecia) (WHO 2010) (Figura 1). Para el 2011 se informó un estimado de 68.000-123.000 casos en nueve países europeos: Bélgica, Francia, Alemania, Italia, Países Bajos, Portugal, España, Suiza y Reino Unido (Basile et al. 2011).

El riesgo de transmisión se fue reduciendo mediante la introducción de medidas de control de vectores y medidas más seguras en las transfusiones de sangre en América Latina (WHO 2010). Actualmente la enfermedad de Chagas continúa persistiendo en la

región de las Américas, como así también en las otras regiones mencionadas, siendo uno de los mayores problemas de salud pública en América Latina, donde causa más de 7000 muertes al año, así como morbilidad y discapacidad de por vida sin un tratamiento antiparasitario temprano y exitoso; habiendo más de 25 millones de personas en riesgo de contraer la infección (WHO 2015).

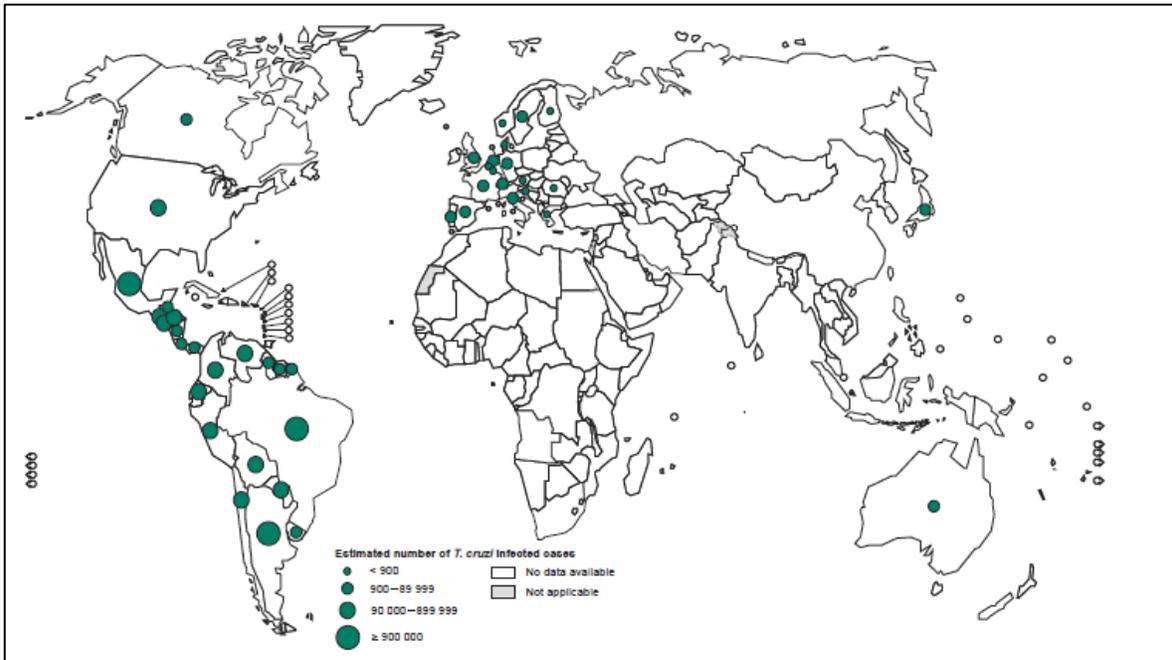


Figura 1. Distribución de casos de enfermedad de Chagas notificados a la OMS en todo el mundo, 2010-2013. Fuente: (WHO 2015).

El nuevo perfil de distribución de casos de Chagas, que hizo que actualmente sea un problema de salud pública rural-urbano y global (y ya no exclusivamente rural y latinoamericano), es que pone de manifiesto la necesidad de un abordaje verdaderamente integral e inclusivo para hacerle frente, en un proceso de continua adaptación a las dinámicas poblacionales y los contextos locales, regionales y mundiales que configuran continuamente nuevos desafíos.

### 1.3 Antecedentes sobre Chagas en Sudamérica: situación epidemiológica para Argentina

Desde comienzos de la década de 1990, los países americanos afectados se han organizado para actuar contra la enfermedad de Chagas. Coordinado por la OPS/OMS, se crearon y lanzaron en diferentes países/subregiones, modalidades de cooperación entre países conocidas como Iniciativas Subregionales para la Prevención y el Control de la

Enfermedad de Chagas en un período de 12 años (Cono Sur, 1992, Centroamérica, 1997, Andina Países de la Amazonia y México, 2004). Sin embargo, según uno de los últimos reportes de la Organización Panamericana de la Salud (OPS), en el Cono Sur de América se calcula que hay unas 30.000.000 personas en riesgo de contraer la enfermedad por la exposición a *T. cruzi*, existiendo hasta el momento unas 3.500.000 de personas infectadas (OPS, 2016).

En Argentina, según estimó la Organización Panamericana de la Salud (OPS) en 2006, al menos 1.600.000 personas se encuentran infectadas por el parásito que causa la enfermedad de Chagas. Esta cifra representa casi el 4% de la población total del país, es decir que aproximadamente cuatro de cada cien habitantes de Argentina están infectados con *T. cruzi*. En cuanto al riesgo de contraer el parásito a través de las vinchucas, en el año 2006 se estimaba que al menos 7.300.000 personas se encontraban expuestas.

#### **1.4 Triatominos y su distribución geográfica**

Los triatominos son insectos que pertenecen a la subfamilia Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). Si bien algunas especies están bajo constante revisión taxonómica, se considera que la subfamilia está compuesta por 150 especies actuales y dos fósiles, agrupados en 16 géneros según la última clasificación de Justi y Galvão (2017) (ver para más detalle la Tabla S1). Las especies que conforman esta subfamilia se dividen actualmente en cinco tribus: Aberproseniini, Bolboderini, Cavernicolini, Rhodniini y Triatomini (Justi & Galvão 2017), de las cuales sólo se sabe que la última mencionada ocurre tanto en el Nuevo como en el Viejo continente incluyendo a la única especie (*Triatoma rubrofasciata*) que se distribuye en ambos continentes. La distribución geográfica de la mayoría de las especies es americana, mientras que unas pocas especies se encuentran distribuidas en Asia (Galvão et al. 2003). Las especies americanas se distribuyen en casi todo el continente, abarcando un área geográfica desde el sur de Argentina y Chile hasta el sur de los Estados Unidos. El resto de las especies distribuidas fuera de América se engloban en dos géneros, aquellas pertenecientes al género *Triatoma* (*T. amicitiae*, *T. bouvieri*, *T. cavernicola*, *T. leopoldi*, *T. migrans*, *T. pugasi*, y *T. sinica*), y cercanas filogenéticamente a *T. rubrofasciata*, se encuentran en el sur y sudeste del continente asiático, Nueva Gineas y norte de Australia. Por otro lado, todas las especies que conforman el género *Linshcosteus* (*L. carnifex*, *L. chota*, *L. confumus*, *L. costalis*, *L. kali* y *L. karupus*) se distribuyen en la India (Schofield & Galvão 2009). Dada la completa ausencia de triatominos en Europa y África, la existencia de muy pocas especies en Asia y la mayoría en América, la hipótesis más fuerte sobre el origen de la subfamilia es la que

supone al Nuevo Mundo como mejor candidato (Patterson et al. 2001, Hypša et al. 2002, Tartarotti et al. 2006).

Puntualmente para Argentina están citadas 17 especies de triatominos (*Panstrongylus geniculatus*, *P. guentheri*, *P. megistus*, *P. rufotuberculatus*, *Psammolestes coreodes*, *Triatoma breyeri*, *T. delpontei*, *T. eratyrusiformis*, *T. garciabesi*, *T. guasayana*, *T. infestans*, *T. limai*, *T. platensis*, *T. patagonica*, *T. sordida*, *T. rubrovaria* y *T. rubrofasciata*) de las cuales tienen al menos parte de su distribución geográfica en el territorio argentino (Carcavallo et al. 1998).

En todo el desarrollo de este estudio se va a tener en cuenta solo las especies que se distribuyen en el continente americano.

### **1.5 Ecología de los triatominos**

Se sabe que los triatominos pueden encontrarse en una gran variedad de hábitats que ofrezcan una estabilidad razonable, como refugio y fuente de alimento (así sea sangre o hemolinfa). Por ello existen varios escenarios ecológicos en los que se pueden encontrar los triatominos, desde especies que son exclusivas de un determinado hábitat, a otras que se encuentran en diferentes tipos, dependiendo de la ubicación geográfica. Ejemplos de ello son las especies de vectores principales (ej. *Triatoma infestans*) que se encuentran casi exclusivamente en las viviendas humanas y peri domicilios, manteniendo focos silvestres. Otras especies tienen hábitats más específicos como las pertenecientes al género *Cavernicola* (*C. lenti* y *C. pilosa*), que son silvestres y viven estrechamente relacionada con árboles huecos o cuevas habitados por murciélagos (Barrett and Arias 1985, Oliveira et al. 2008), o como especies del género *Psammolestes* que están asociadas a nidos de aves (Gurgel-Gonçalves and Cuba Cuba 2011, Marti et al. 2014, Rosecrans et al. 2014). En el capítulo 3 se describirá más en detalle la diversidad de hábitats explotados por los triatominos.

Respecto a la tolerancia climática, al ser especies que están distribuidas en toda la extensión del territorio americano, se sabe que ocupan tanto áreas tropicales con gran cantidad de lluvias, temperaturas y baja estacionalidad, como áreas templadas a frías, donde pueden llegar a haber condiciones climáticas con bajas temperaturas y situaciones de aridez extremas. La mayoría de las especies toleran un rango de humedad alrededor del 30-80% y temperaturas entre los 24°C y los 28 °C, aunque existen casos de tolerancias más extremas (Balsalobre 2016).

## 1.6 Eco-epidemiología

La iniciativa y marco conceptual “Una Salud” (“One Health” en inglés, <http://www.onehealthinitiative.com/>) está basada en comprender la dinámica y los factores impulsores de las enfermedades en la interfase entre los seres humanos, los animales silvestres, los animales domésticos y el ambiente. Teniendo de guía a dicha iniciativa, y sabiendo que, como cualquier otra enfermedad infecciosa, la enfermedad de Chagas es un fenómeno inherentemente ecológico, es que sostenemos que hay que abordar su estudio de manera integral. La transmisión de *T. cruzi* desde un organismo infectado hasta otro susceptible es el resultado de interacciones ecológico-adaptativas entre parásitos, insectos vectores (triatominos) y hospedadores/reservorios<sup>1</sup> (mamíferos humanos y no humanos). Al mismo tiempo, las dinámicas que se establecen entre individuos que compiten para obtener acceso a recursos esenciales (energía, agua, nutrientes o hábitats adecuados) dan forma, junto con las condiciones abióticas capaces de sostenerlas (humedad, temperatura, lluvias, luz solar, características fisicoquímicas de suelos y agua, etc.), a escenarios ecológico-evolutivos donde las interacciones ecológicas se producen. Cuando hay poblaciones humanas involucradas, estos escenarios se hacen aún más complejos abriendo espacio a elementos sociales, psicológicos, éticos, culturales, políticos y económicos que son, propios de nuestra especie.

Podemos entender a la eco-epidemiología como la intersección de dos disciplinas como las ciencias ecológicas y la ciencia de la salud. La primera, estudia las interacciones y los factores que regulan y determinan la distribución y la abundancia de los organismos, mientras que la segunda, más precisamente la epidemiología (vista desde sus diversas ramas según la población en estudio, ej. epidemiología humana y/o epidemiología veterinaria), estudia las interacciones que regulan la distribución y abundancia de organismos patogénicos en las poblaciones animales (incluyendo al ser humano) determinando la frecuencia de un evento epidemiológico en un momento y un lugar determinado.

Por lo expuesto anteriormente, es que se decide implementar una investigación eco-epidemiológica, con el objetivo de determinar cuáles son los factores que regulan la distribución de los organismos involucrados en la transmisión de *T. cruzi*, determinando la producción de diferentes patrones espaciales de riesgo. Partiendo de una discusión de los fundamentos teóricos de la eco-epidemiología, es que se aplicarán metodologías

---

<sup>1</sup> A lo largo de los capítulos de esta tesis se va a considerar la palabra *hospedador* para referirse al ser humano como hospedador definitivo y *reservorio* para referirse a todos los mamíferos diferentes al ser humano responsables de mantener el parásito en la naturaleza. Si bien estas definiciones están bastante discutidas y son un desafío teórico y práctico, se optó por esta estructura para facilitar la lectura y la interpretación cada vez que se mencionen estos términos a lo largo de los capítulos.

estructuradas en torno a dos aspectos fundamentales: el componente histórico de los procesos ecológicos-adaptativos, y la naturaleza diversa de las escalas espaciales en que la dinámica de transmisión puede ser estudiada, ya que los problemas asociados con la selección de variables y la parametrización de modelos ecológicos son fuertemente dependientes de la escala en que los fenómenos bajo investigación son considerados.

Para llegar al objetivo final, en un primer momento, se utilizarán modelos que darán información sobre la distribución geográfica potencial de ciertas especies de vectores, utilizando datos de presencia de los mismos en diferentes lugares geográficos utilizando indicadores ecológicos (variables ambientales) como variables explicativas. En un segundo momento, mediante la identificación de patrones de biodiversidad, estructuras filogenéticas y especificidad filogenética puede ayudar a explicar las relaciones entre vectores y reservorios de *T. cruzi*. En un tercer momento, con el análisis de la distribución espacial de los datos de la distribución de diferentes genotipos de *T. cruzi* (presente en sus hospedadores) a nivel regional ayudará a tener una medida indirecta y estimativa del riesgo al que el ser humano está expuesto a la presencia de *T. cruzi* en diferentes regiones.

## 1.7 Objetivos del trabajo

### Objetivo general

Identificar y evaluar la importancia de los factores ecológicos que regulan las distribuciones geográficas de los triatominos y reservorios involucrados en la transmisión de *T. cruzi*; para conocer los diferentes patrones geográficos de riesgo epidemiológico en regiones de importancia epidemiológica de América.

### Objetivos específicos

1. Determinar la distribución geográfica de las especies de triatominos mediante la utilización de los principales parámetros climáticos que se sabe están relacionados con dicha distribución.
2. Realizar un relevamiento de la distribución de los principales mamíferos asociados a los triatominos por relaciones de alimentación o refugio. En base a esta información, identificar los patrones ecológico-evolutivos presentes en la relación triatomo-mamífero.
3. Tomando los fundamentos teóricos de la epidemiología espacial, y contemplando los objetivos específicos previos, realizar mapas de patrones de riesgo que representen las relaciones entre triatominos, mamíferos y *T. cruzi* a nivel regional.

## Capítulo 2 - Conformación de la base de datos de presencias de triatomíneos americanos

---

### 2.1 Introducción

#### 2.1.1 Base de datos

Retomando lo descrito en el capítulo 1 la subfamilia Triatominae está compuesta por 150 especies actuales, entre las que habitan el continente americano y las que habitan el continente asiático (Justi & Galvão 2017). Aunque todos son considerados como potenciales vectores del protozooario *T. cruzi* (agente etiológico de la enfermedad de Chagas), alrededor de 70 especies se han encontrado naturalmente infectadas con este parásito (Galvão & Justi 2015).

Teniendo en cuenta que la enfermedad de Chagas es una problemática de salud pública tanto en América como fuera de ella (WHO 2015), la información actualizada de la presencia de los vectores americanos es importante y necesaria. Debido a la falta de una base de datos actualizada, completa e integrada respecto a los vectores involucrados en la enfermedad de Chagas, una compilación de información sería de suma importancia para diversos sectores como el ámbito académico (como esta tesis), y los ámbitos gubernamentales asociados a la salud pública, en los cuales dicha información puede servir de insumo para realizar acciones de prevención y control de los vectores involucrados en esta enfermedad.

Una de las últimas recopilaciones de información de especies de triatomíneos de toda América fue la publicación de Carcavallo et al. (1998), la cual durante varios años fue un material de apoyo muy importante, con una descripción de la distribución geográfica y altitudinal de 115 especies de triatomíneos. Actualmente, este material sigue resultando de suma utilidad; sin embargo, al haberse incrementado el número de especies (según Justi y Galvão (2017), 22 especies adicionales) y al haber habido varios cambios en las clasificaciones taxonómicas de algunas especies, resulta necesaria la actualización de dicha información. Por otro lado, desde el punto de vista metodológico, la descripción de las distribuciones geográficas en dicha publicación (Carcavallo et al. 1998) se presentaron como mapas de rango geográfico basados en una metodología no especificada y en una bibliografía mayoritariamente “gris”, es decir, bibliografía muy difícil de obtener, por ende, también la información de las presencias que sirvieron como insumo para la elaboración de los mapas. Complementando estos mapas de rango geográfico, también se describen los países que componen las distribuciones o, salvo cuando la distribución

ocupa territorios nacionales muy extensos, los estados o divisiones políticas equivalentes (provincias o departamentos) según el país (véase Carcavallo et al. (1998), página 749). Sin embargo, sólo en contadas instancias se hace mención de las localidades puntuales de las cuales se tomó la información de presencia de cada especie.

Con posterioridad a 1998, se han publicado trabajos, a menor escala, de diversos tipos de compilaciones sobre distribuciones geográficas de especies de triatominos. Algunos de ellos analizan y describen las distribuciones geográficas de las especies de un país en particular como es el caso de Brasil (Galvão 2014) y México (Salazar-schettino et al. 2010, Ramsey et al. 2015), otros describen listas de especies como el caso de Colombia (Guhl et al. 2007), Guayana Francesa (Bérenger et al. 2009), Suriname (Hiwat 2014), Perú (Chávez 2006) y Venezuela (Cazorla-Perfetti & Nieves-Blanco 2010), o desarrollan una lista de especies válidas (“checklist”) para todas las especies de triatominos como la desarrollada por Galvão et al. (2003), conteniendo actualizaciones sistemáticas y menciones de los países en que cada especie está presente. Sin embargo, continúa faltando que dicha información esté integrada en un mismo lugar, como una única base de datos con la información de las presencias de todas las especies de triatominos americanos.

## 2.2 Objetivo y contexto del capítulo

El objetivo de la conformación de la base de datos de presencias de triatominos en este capítulo, es el de proporcionar información básica y precisa para aplicar las metodologías de modelaje de distribución de especies (MDE) en el capítulo 3. La precisión de la base de datos se debe principalmente a la importancia que se le debe dar a la exactitud y calidad de los datos de presencia (Hortal et al. 2007, 2008, Rocchini et al. 2011), cuando se pretende elaborar mapas de distribución geográfica de especies, como lo será en este estudio para una gran parte de las especies de triatominos. Posteriormente, dichas distribuciones serán tenidas en cuenta en los análisis que se llevarán a cabo en los capítulos 4 y 5, para obtener como instancia final, mapas que expresen una inferencia del posible riesgo de presencia de *T. cruzi*.

Por otra parte, es probable que esta sea la primera base de datos que abarca la información geográfica de la mayoría de las especies de triatominos de todo el continente americano, con el detalle de tener a cada registro vinculado a una fecha determinada y una ubicación definida.

## **2.3 Materiales y métodos**

### **2.3.1 Obtención y recopilación de datos de presencia de las especies de triatominos**

Para conformar la base de datos de presencia de triatominos se comenzó por obtener información geográfica actualizada sobre cada especie de triatomino, realizando una revisión bibliográfica detallada y exhaustiva de la literatura publicada. Para esto, se utilizaron diversas bases de información disponible en Internet (BioOne, Google Académico, PLoS, PubMed, Scielo, ScienceDirect, Wiley, entre otras), utilizando varios términos de búsqueda sin restricción de idiomas. También se revisó nuestra propia base bibliográfica de acceso libre y abierto sobre triatominos "BIBTRI" (BIBliografía de TRIatominos, <http://bibtri.com.ar/webbibtri.php>), y se utilizaron libros y artículos referentes de Chagas como el de Lent y Wygodzinsky (1979), Carcavallo et al. (1998), Rojas-Cortez (2007), Galvão et al. (2003) y Galvão (2014). Se optó por no establecer un período de tiempo concreto de búsqueda, para así obtener el mayor conjunto posible de datos históricos y de posible de información de países americanos. Si el artículo publicado sólo contenía datos agregados, se estableció contacto con los autores, en la medida de lo posible, para solicitar los datos desagregados (por localidad). Aquellos conjuntos de datos de presencias que se mencionaban en los artículos, pero no estaban publicados, también fueron solicitados a los autores de dichos datos con el compromiso de reconocer la autoría de los mismos, recopilando así información no publicada.

Además de la recopilación de dichas fuentes de información pública, se agregó la información de las coordenadas geográficas de las especies registradas por muestreos (activo y/o pasivo por trampas de luz o trampas con cebo) en los trabajos de campo, realizados por los integrantes del grupo de trabajo del laboratorio de triatominos del CEPAVE.

Luego de compilar los datos de presencia de todas las fuentes de información, se evaluó y se tuvieron en cuenta los cambios taxonómicos de algunas especies.

### **2.3.2 Georreferenciación de los datos de presencia y conformación de la base de datos**

Para poder asociar cada uno de los puntos de presencia a un lugar específico en el espacio geográfico, los datos deben tener información expresada en coordenadas geográficas (latitud y longitud). En los casos en que la información estaba disponible, se utilizaron las coordenadas geográficas presentes en la publicación o las aportadas por los propios autores. Con aquellos datos que no poseían coordenadas geográficas, ni los autores

poseían las mismas, se tomó el nombre de la localidad junto con información geográfica complementaria como el país, divisiones administrativas menores (ej. provincia o equivalente según el país, distrito, municipio, etc.) o la distancia a una frontera o ciudad cercana, para localizar precisamente el sitio y proceder a la georreferenciación y estimación de su error (Chapman & Wieczorek 2006). El procedimiento de georreferenciación se desarrolló de acuerdo a las siguientes prioridades: 1) asignación de coordenadas geográficas obtenidas del Global Gazetteer Fallingrain (Versión 2.2; <http://www.fallingrain.com/>) o del Google Earth (<https://www.google.com.ar/intl/es/earth/>); o en su lugar 2) asignación de coordenadas geográficas obtenidas de la búsqueda de las localidades en Google (<http://www.google.com/>). Si se identificaba más de un sitio potencial para el mismo lugar, se descartaba el dato. Siempre que fue posible, las coordenadas geográficas de cada localidad se verificaron mediante dos fuentes de georreferenciación (por ejemplo, Gazetteer + Google Earth). Si no se podían encontrar coordenadas geográficas precisas de una localidad, y el dato era valioso, se asignó el centroide (punto medio de latitud y longitud de un polígono) de la división administrativa/política superior a localidad, registrando el error asociado que estima la incertidumbre que puede acarrear representarlo de esta forma según el área que abarque (Chapman & Wieczorek 2006). El datum utilizado para todos los registros geográficos fue el WGS84 (Sistema Geodésico Mundial de 1984).

Como paso final, se realizó un exhaustivo control de calidad de la base de datos para evitar cualquier posible error (de tipeo, de georreferenciación, por localidades incorrectas, sinonimias, citas erróneas, etc.), que se hubiese cometido durante la conformación de la misma. Para corregir y limpiar errores de tipeo se utilizó el software *OpenRefine* (<http://openrefine.org/>). Para el caso de las coordenadas geográficas de los puntos de presencia, las mismas se verificaron utilizando un software libre de Sistema de Información Geográfica (QGIS Development Team 2013), para asegurarse de que estén incluidos dentro del continente e incluso en el país correcto. Además, mediante consulta bibliográfica se verificaron todos aquellos datos que estaban geográficamente distantes de la distribución conocida de cada especie para asegurarse de que se trataba de un dato válido. La información geográfica complementaria a los datos de la localidad (país, provincia, etc.) fue verificada para confirmar que cada coordenada estaba dentro del rango esperado y para confirmar cualquier dato faltante. Si aún cierta información no estaba clara, se intentó contactar a los autores para confirmarla.

### 2.3.3 Datos complementarios para cada especie

Complementando a los datos geográficos de cada especie se recopiló toda aquella información relevante que se encontró acompañando el dato obtenido. Luego se la ordenó en categorías definidas y se añadió como campos independientes a la base de datos, siguiendo los términos estandarizados que propone el formato DarwinCore (<http://rs.tdwg.org/dwc/index.htm>) para compartir datos de biodiversidad. Las categorías utilizadas para organizar los datos fueron las siguientes: 1) campos sistemáticos (género, especie y subespecie), 2) campos de divisiones administrativas (Administrativo 0, 1 y 2), 3) campos de coordenadas geográficas (Latitud y longitud), 4) campos de fecha de recopilación (año o intervalo de años, mes y día que se realizó la recolección de las muestras), 5) colector, 6) campos de hábitat (tipo y descripción del hábitat muestreado), 7) campos de muestreo (tipo y esfuerzo de muestreo, 8) campos de individuos (número total de organismos recolectados) y 9) campos de fuente de información de los datos (referencias bibliográficas, nombre de colegas, etc.).

### 2.3.4 Análisis cualitativos y cuantitativos de la base de datos

Se utilizaron diferentes tipos de presentación de datos como tablas y gráficos para exponer algunos resultados cuantitativos y cualitativos realizados sobre los registros que componen la base de datos.

Para analizar la diversidad específica de triatominos como un atributo de cada país, se calcularon diversos índices, considerando a cada país como equivalente a una comunidad ecológica. Además del cálculo del índice de diversidad propiamente dicho, también se consideraron y calcularon sus dos componentes: la riqueza de especies, expresada como el número de especies presentes en cada país y la equitabilidad, como la distribución de la abundancia de registros de cada especie (e.g., el número de datos de cada especie) en cada país. Como índice de diversidad, en el cual se combinan tanto la riqueza de especies como la equitabilidad en un solo valor, se utilizó el índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ) (Shannon 1948). En este contexto este índice se puede expresar como la medición del contenido de información por dato de presencia en muestras obtenidas al azar, provenientes de un país del que se conoce el número total de especies ( $S$ ). Por lo tanto,  $H' = 0$  cuando la muestra contenga solo una especie, y  $H'$  será máxima cuando todas las especies ( $S$ ) estén representadas por el mismo número de datos de presencias, es decir, que el país tenga una distribución de abundancia de especies perfectamente equitativa. Este índice no tiene límite superior y se expresa como  $H' = -\sum_{i=1}^S (p_i * \log_2 p_i)$ , siendo  $p_i$  el cociente entre el número de datos de la especie  $i$  y el número total de datos para todas las  $S$  especies del país. Por otro lado, el índice utilizado para caracterizar la riqueza de

especies fue el de Margalef (R), el cual cuantifica la cantidad de especies considerando el tamaño de la muestra, por lo tanto, en este caso, se basa  $p_i$  en la relación entre el número de especies (S) y el número total de datos de presencia (n) de cada país, incrementándose de manera asintótica a medida que aumenta el tamaño de la muestra [ $R = (S - 1) / \ln(n)$ ]. El mínimo valor que puede adoptar el índice R es cero y ocurre cuando solo existe una especie en la muestra; el máximo teóricamente es 10 aunque valores mayores a 6 ya se consideran excepcionalmente altos (Margalef 1980). Por último, la equitabilidad se estimó mediante el cálculo del índice de Pielou (J'), el cual establece una relación entre el índice de Shannon-Wiener y la diversidad máxima (H'max) que se obtendría si la distribución de la abundancia de cada especie en la comunidad fuese perfectamente equitativa [ $H' / \log_2 S$ ]. Tiene valores entre 0 y 1, donde un valor de 1 significa que un país posee la misma cantidad de datos para cada una de sus respectivas especies (Smith y Wilson 1996).

## 2.4 Resultados

### 2.4.1 Análisis de la recopilación de datos de presencia y datos

#### **complementarios de las especies de triatominos presentes en la base de datos**

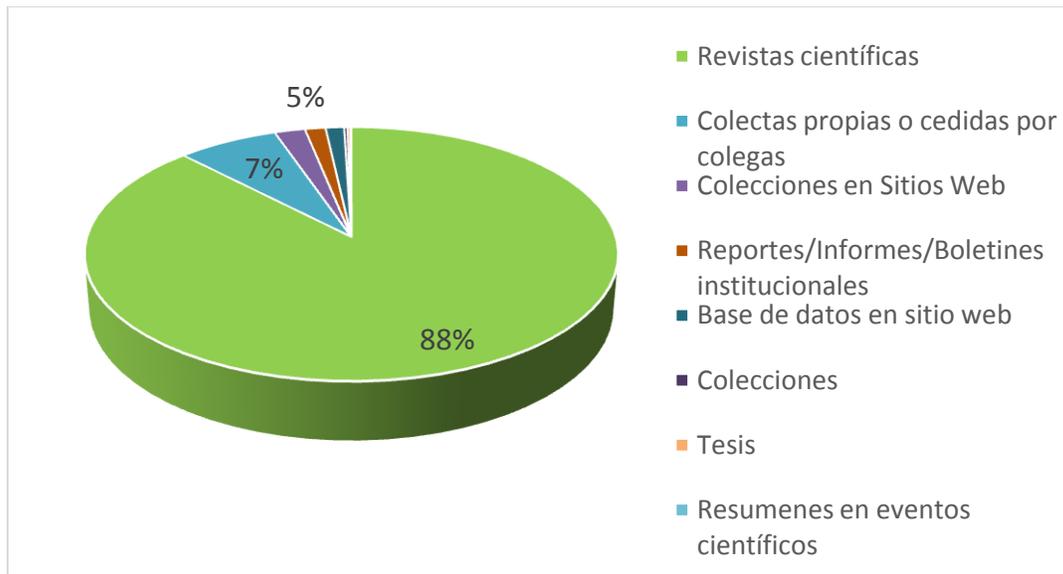
Se recopilaron un total de 19819 datos de presencias. Estos datos conformaron la base de datos, la cual de aquí en adelante va a ser mencionada con el nombre DataTri.

Las fuentes de información de donde se obtuvieron los datos de presencia para conformar DataTri fueron las siguientes: bases de datos en sitios web, colecciones de museos o instituciones, colecciones en sitios web, colectas propias o cedidas por colegas, reportes/informes/boletines institucionales, resúmenes publicados en eventos científicos u otro tipo de eventos afines, trabajos publicados en revistas científicas y tesis de postgrado. La cantidad de elementos de donde se tomaron datos de cada fuente de información mencionada, y la cantidad de datos de presencia obtenidos en cada una de ellas se presentan en detalle en la Tabla 1. El 88 % de los datos fueron obtenidos de revistas científicas, el 7 % de datos de colectas propias o datos cedidos por colegas, mientras que el 5 % restante engloba datos de todas las otras fuentes de información (Figura 2).

**Tabla 1.** Fuentes de información para la recopilación de los datos de presencia de las especies de triatomíneos para la conformación de la base de datos.

Fuente de información	Número de elementos de cada fuente consultada	Número de datos de presencias
Trabajos de revistas científicas	551	17385
Colectas propias o datos cedidos por colegas	9 *	1381
Colecciones en sitios web	7	417
Reportes/informes/boletines institucionales	18	281
Base de datos en sitio web	3	252
Colecciones de museos o instituciones	3	46
Tesis de postgrado	6	39
Resúmenes publicados en eventos científicos	4	15

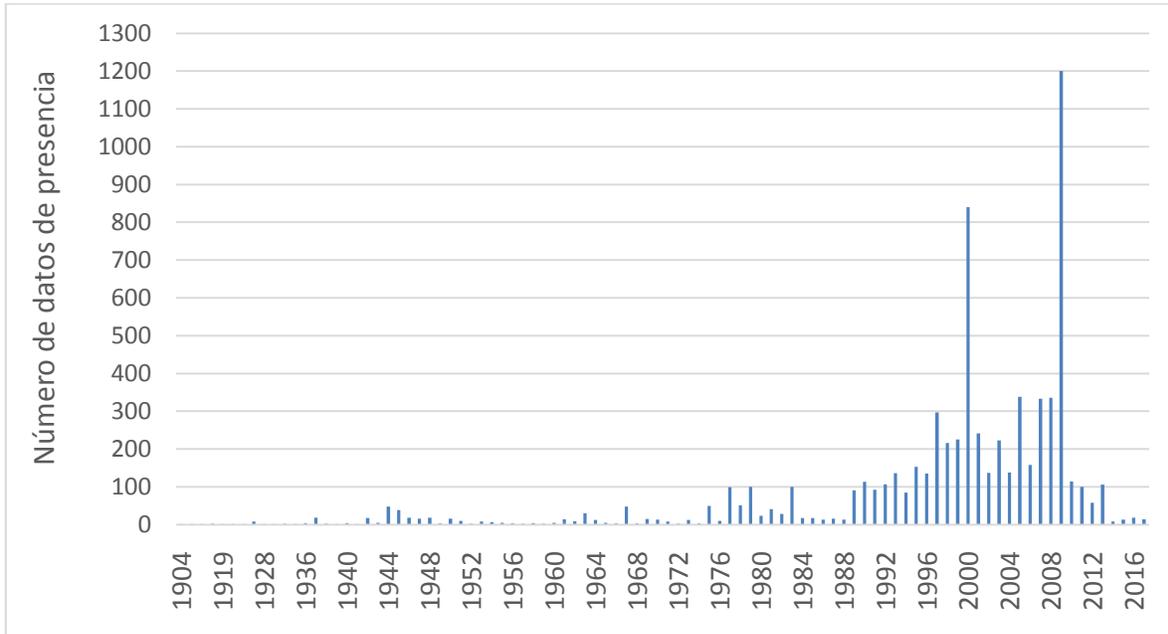
\* Ocho de los nueve pertenecen a datos cedidos por colegas, el resto corresponde a datos colectados por el grupo de trabajo del laboratorio de triatomíneos del CEPAVE que se los contempló como una misma colecta.



**Figura 2.** Porcentaje de datos de presencia obtenidos según las distintas fuentes de información.

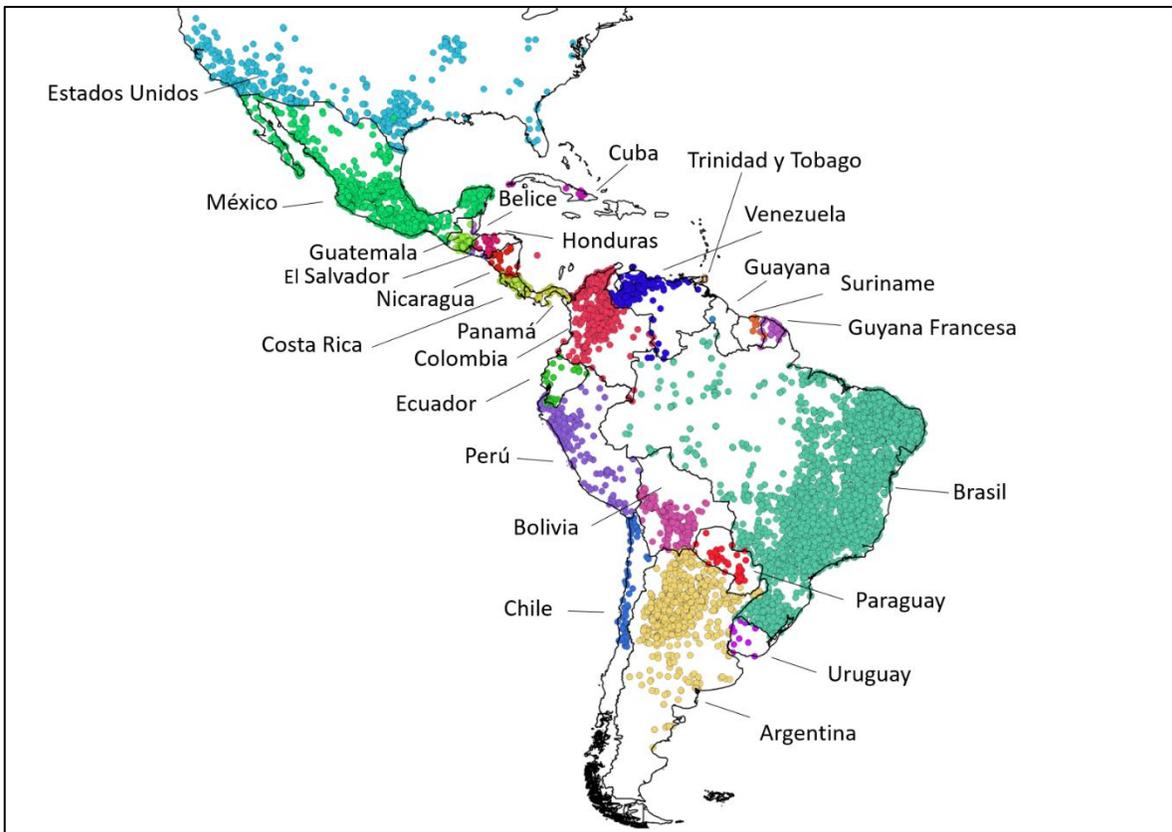
La cobertura temporal de los registros de la base de datos va desde el año 1904 hasta el 2017. Esta información se pudo obtener en el 63% de los registros, y está expresada como un año preciso o como un intervalo de años. De ese porcentaje de registros con información temporal, el 72% está representada por datos de los últimos 30 años. En la

Figura 3 se puede observar la distribución de frecuencias de la cantidad de registros por año de colecta.



**Figura 3.** Distribución de frecuencias del número de datos de presencia por año.

La cobertura espacial de los datos abarca desde los Estados Unidos al sur de Argentina y Chile, incluyendo 24 países del continente americano (Argentina, Belice, Bolivia, Brasil, Chile, Colombia, Costa Rica, Cuba, Ecuador, El Salvador, Estados Unidos, Guatemala, Guayana, Guyana Francesa, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Paraguay, Perú, Suriname, Trinidad y Tobago, Uruguay y Venezuela) (Figura 4). Esta cobertura espacial es coincidente con las distribuciones geográficas más australes y boreales de los triatominos conocidas hasta el momento.



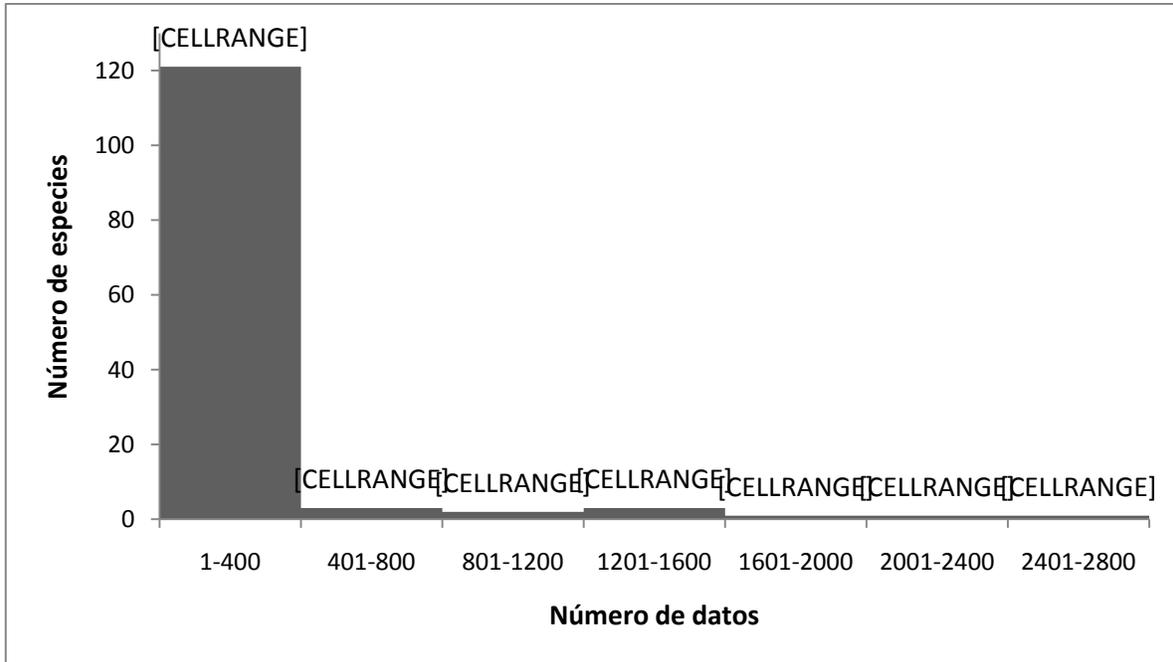
**Figura 4.** Cobertura espacial de los datos de presencia de las especies de triatominos, mapeadas en conjunto sobre el continente americano. Cada color representa el conjunto de datos de presencia de todas las especies de cada país.

La cobertura taxonómica de los datos está representada por 14 géneros (*Alberprosenia*, *Belminus*, *Cavernicola*, *Dipetalogaster*, *Eratyrus*, *Hermanlenticia*, *Mepraia*, *Microtriatoma*, *Panstrongylus*, *Parabelminus*, *Paratriatoma*, *Psammolestes*, *Rhodnius*, y *Triatoma*) de los 15 géneros descritos en la actualidad para América. El 64 % de los datos pertenecen al género *Triatoma*, un 23% a *Panstrongylus*, un 10% a *Rhodnius* y el restante 3% lo comparten los otros 11 géneros (Tabla 2).

**Tabla 2.** Listado en orden alfabético de los 14 géneros de la subfamilia Triatominae representados en DataTri. Se presenta la cantidad de registros por género y su respectivo porcentaje.

Géneros	Número de datos de presencia por genero (%)
<i>Alberprosenia</i>	4 (0.02)
<i>Belminus</i>	24 (0.12)
<i>Cavernicola</i>	42 (0.21)
<i>Dipetalogaster</i>	15 (0.08)
<i>Eratyrus</i>	151 (0.76)
<i>Hermanlenticia</i>	4 (0.02)
<i>Mepraia</i>	53 (0.27)
<i>Microtriatoma</i>	17 (0.09)
<i>Panstrongylus</i>	4548 (22.95)
<i>Parabelminus</i>	3 (0.02)
<i>Paratriatoma</i>	58 (0.29)
<i>Psammolestes</i>	252 (1.27)
<i>Rhodnius</i>	1968 (9.93)
<i>Triatoma</i>	12677 (63.97)

En DataTri se encuentran representadas 135 de las 137 especies de triatominos americanos (ver TablaS1 para más detalle). El rango de cantidad de datos por especie va desde un solo dato a 2729 datos (Figura 5). Aproximadamente el 90% de las especies (121 especies) poseen entre un solo dato y 400 datos de presencia. El 10% restante tiene más de 400 datos, habiendo solo 8 especies que llegan a tener más de 800 datos de presencia como *P. megistus* (2726 datos), *T. dimidiata* (2121 datos), *T. infestans* (1885 datos), *T. pseudomaculata* (1393 datos), *T. sordida* (1392 datos), *R. prolixus* (1215 datos), *T. brasiliensis* (1033 datos) y *P. geniculatus* (814 datos).



**Figura 5.** Distribución de frecuencia del número de datos por especie en intervalos de 400 datos.

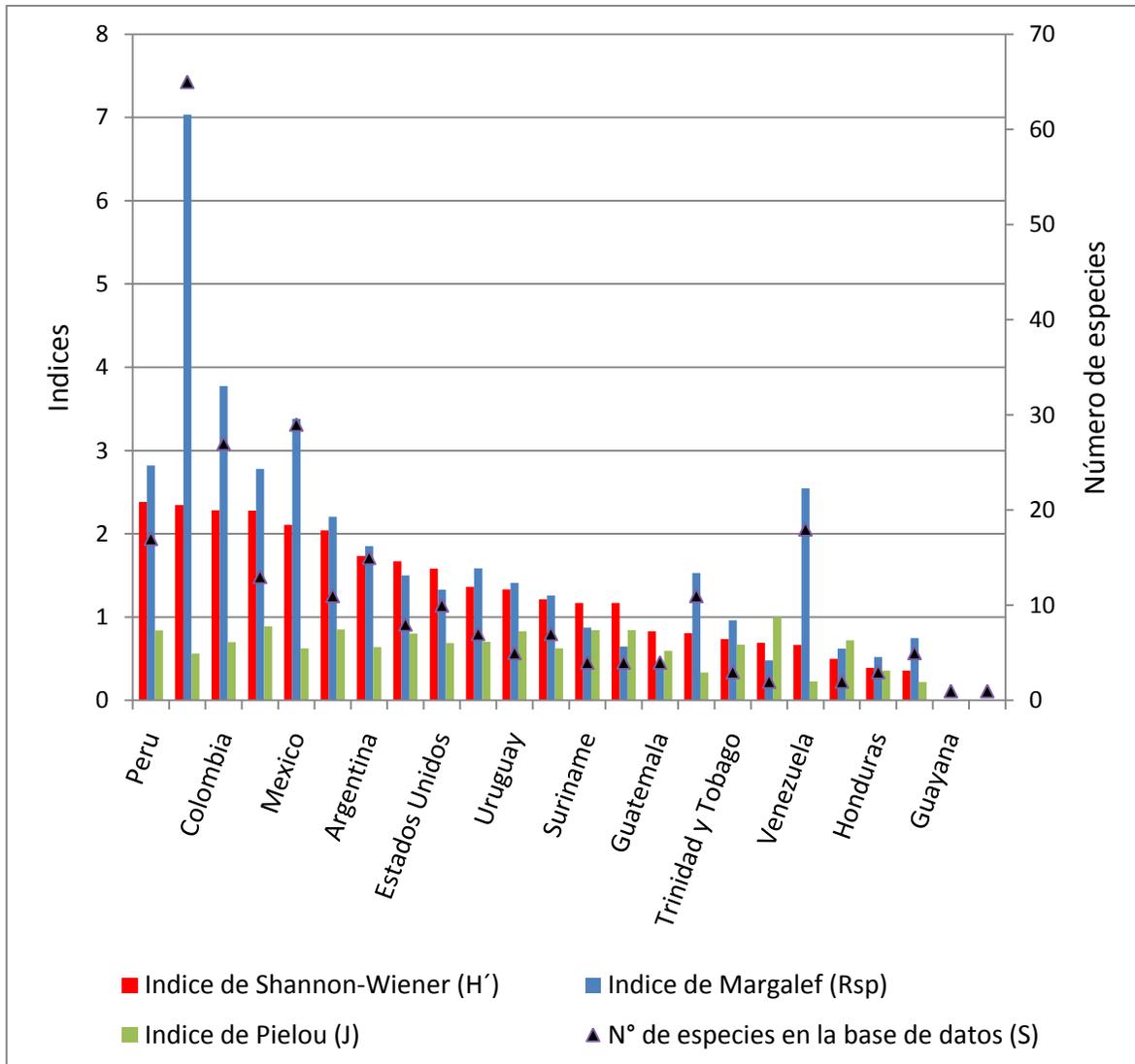
En la Tabla 3 y la Figura 6, se presentan los resultados de los tres índices de diversidad calculados (diversidad específica, riqueza de especies y equitabilidad) junto con el número de especies representado en DataTri para cada país. Para países como Belice y Guayana, que tienen solo una especie registrada en la base de datos, no se puede calcular ninguno de los índices. En los países en los que se pudieron calcular, el índice de diversidad de Shannon-Wiener llegó a valores máximos de 2.38 (Perú), mientras que el componente de riqueza específica llegó a valores de 7.37 (Brasil), valor excepcionalmente alto según la bibliografía. Por su parte, el índice de equitabilidad tiene sus valores máximos (= 1) en Cuba, donde los datos de presencia de sus dos especies están distribuidos homogéneamente. Sin embargo, hay otros países que igualmente poseen valores altos mayores a 0.8 como los casos de Chile, Ecuador, Guyana Francesa, Panamá, Perú y Uruguay.

En líneas generales países como Brasil, Colombia y México, que poseen valores de diversidad específica altos (2.34, 2.28, 2.10 respectivamente) están asociados a un mayor número de especies en DataTri (68, 27, 29 respectivamente). Sin embargo, en algunos países que poseen también valores altos del índice de diversidad específica (Perú, Ecuador y Guayana Francesa), la cantidad de datos de presencia asociados a sus respectivas especies no estarían distribuidos tan homogéneamente, por lo que poseen valores de equitabilidad más bajos (0.56, 0.70, 0.62 respectivamente). En países como Bolivia y

Venezuela, si bien muestran valores altos de riqueza específica, los valores de diversidad son bajos (0.80 y 0.66 respectivamente) al igual que los de equitabilidad (0.33 y 0.23 respectivamente). Por el contrario, países como Chile, Cuba o El Salvador muestran una equitabilidad alta (0.84, 1 y 0.72 respectivamente), aunque poseen un bajo número de especies representadas en DataTri (4, 2 y 2 respectivamente) y una baja diversidad específica (1.17, 0.69, 0.50, respectivamente).

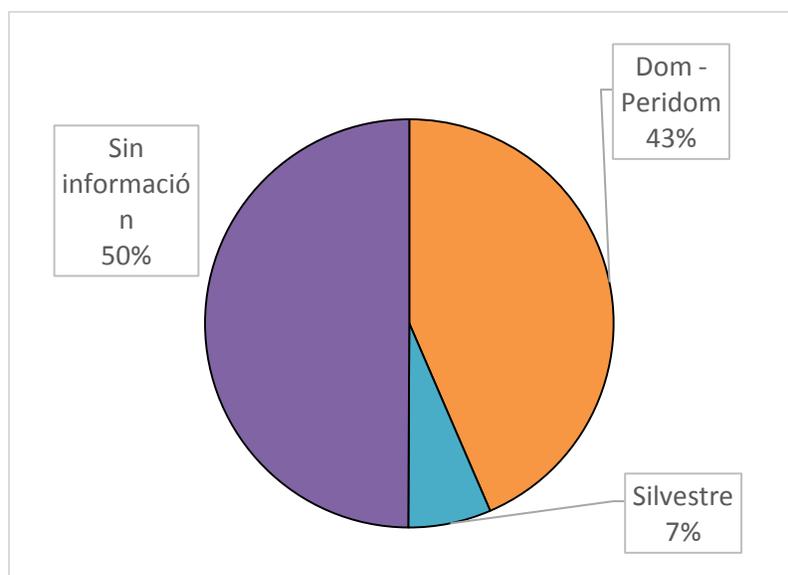
**Tabla 3.** Valores de los índices de diversidad de datos de presencias de las especies de triatomíneos como atributo de cada país ordenado en orden alfabético.

Países	Número de especies en DataTri (S)	Número de datos de presencia	Índice de Shannon-Wiener (H')	Índice de Margalef (Rsp)	Índice de Pielou (J)
<b>Argentina</b>	16	1899	1.733	1.987	0.640
<b>Belice</b>	1	7	0.000	0.000	-
<b>Bolivia</b>	11	653	0.806	1.543	0.336
<b>Brasil</b>	68	8912	2.344	7.367	0.562
<b>Chile</b>	4	104	1.169	0.646	0.843
<b>Colombia</b>	27	982	2.281	3.774	0.700
<b>Costa Rica</b>	5	210	0.356	0.748	0.221
<b>Cuba</b>	2	8	0.693	0.481	1.000
<b>Ecuador</b>	13	75	2.278	2.779	0.888
<b>El Salvador</b>	2	5	0.500	0.621	0.722
<b>Estados Unidos</b>	10	757	1.583	1.331	0.688
<b>Guatemala</b>	4	794	0.828	0.449	0.597
<b>Guayana</b>	1	1	0.000	-	-
<b>Guyana Francesa</b>	11	93	2.043	2.206	0.852
<b>Honduras</b>	3	47	0.392	0.519	0.357
<b>México</b>	29	3866	2.107	3.379	0.626
<b>Nicaragua</b>	7	44	1.364	1.586	0.701
<b>Panamá</b>	8	105	1.669	1.501	0.803
<b>Paraguay</b>	7	118	1.214	1.258	0.624
<b>Perú</b>	17	290	2.382	2.822	0.841
<b>Suriname</b>	4	31	1.169	0.874	0.843
<b>Trinidad y Tobago</b>	3	8	0.736	0.962	0.670
<b>Uruguay</b>	5	17	1.335	1.412	0.829
<b>Venezuela</b>	18	793	0.664	2.547	0.230



**Figura 6.** Índices de diversidad específica (Shannon-Wiener,  $H'$ ), riqueza específica (Margalef,  $Rsp$ ) y equitabilidad (Pielou,  $J$ ), sumado al número de especies por país (eje derecho). La secuencia de países sigue un orden decreciente del valor del índice de diversidad específica como referencia.

Solo en el 50 % de los registros se pudo encontrar información sobre los tipos de hábitats de los triatominos. El 43% de esos registros pertenecen a presencias de triatominos hallados tanto en el domicilio como en el peri-domicilio, mientras que el 7% restante corresponde a presencias de triatominos recolectados en el hábitat silvestre (Figura 7). En la Tabla 4 se presenta la cantidad de registros de presencia de triatominos por hábitat y por país.



**Figura 7.** Porcentaje de datos de presencia de triatomíneos con y sin información de hábitat. De aquellos que poseen información, se divide en hábitat domiciliario-peridomiciliario (Dom - Peridom) y hábitat silvestre.

**Tabla 4.** Descripción de la cantidad de datos con y sin información de hábitat por país. Las categorías de hábitat consideradas fueron "Domicilio-Peridomicilio" y "Silvestre". Los países están en orden alfabético.

Países	Número de datos totales	Número de datos hábitat "Dom- Peridom" (%)	Número de datos hábitat "Silvestre" (%)	Número de datos sin información de hábitat
<b>Argentina</b>	1899	531 (27.96)	359 (18.9)	1009
<b>Belice</b>	7	6 (85.71)	1 (0.05)	0
<b>Bolivia</b>	653	266 (40.74)	226 (11.90)	161
<b>Brasil</b>	8912	6891 (77.32)	366 (19.27)	1655
<b>Chile</b>	104	27 (25.96)	41 (2.16)	36
<b>Colombia</b>	982	74 (7.54)	20 (1.05)	888
<b>Costa Rica</b>	210	11 (5.24)	3 (0.16)	196
<b>Cuba</b>	8	2 (25.00)	1 (0.05)	5
<b>Ecuador</b>	75	55 (73.33)	0 (0)	20
<b>El Salvador</b>	5	4 (80.00)	0 (0)	1
<b>Estados Unidos</b>	757	0 (0)	1 (0.05)	756
<b>Guatemala</b>	794	59 (7.43)	10 (0.53)	725
<b>Guayana</b>	1	0 (0)	0 (0)	1
<b>Guyana Francesa</b>	93	0 (0)	93 (4.90)	0
<b>Honduras</b>	47	7 (14.89)	0 (0)	40
<b>México</b>	3866	72 (1.86)	17 (0.9)	3777
<b>Nicaragua</b>	44	8 (18.18)	0 (0)	36

Panamá	105	56 (53.33)	1 (0.05)	48
Paraguay	118	52 (44.07)	51 (2.69)	15
Perú	290	175 (60.34)	76 (4)	39
Suriname	31	0 (0)	0 (0)	31
Trinidad y Tobago	8	1 (12.50)	4 (0.21)	3
Uruguay	17	6 (35.29)	9 (0.47)	2
Venezuela	793	322 (40.61)	21 (1.11)	450
<b>TOTALES</b>	<b>19819</b>	<b>8625 (43.52)</b>	<b>1300 (6.56)</b>	<b>9894</b>

## 2.5 Discusión y conclusiones

A modo de resumen se puede decir que el ejercicio de recopilación de información de triatominos, con el fin de obtener datos de presencia geográficos tuvo un resultado más que positivo. Se generaron no solo datos como insumo para los siguientes análisis de este estudio sino también una base de datos (DataTri) completa, integrada y actualizada.

La mayor parte de los datos fueron obtenidos de trabajos publicados en revistas científicas, acompañados por aquellos provenientes de colectas propias o datos cedidos por colegas. Esto corrobora que hay mucha información pública disponible, pero sin integrar. Si bien la proveniencia de los datos de presencia fue de 24 países, hubo algunos casos como el de Brasil, México y Argentina en los cuales el número de datos se destacó por encima del resto. El número de datos de Argentina podría ser explicado por la información que se recopila en el trabajo de campo que realiza el grupo de trabajo del CEPAVE y por aquellos datos cedidos por colegas. Por el lado de Brasil y México los datos pudieron describir una alta diversidad y riqueza específica, pero con una baja equitabilidad, lo cual concluye en que la gran cantidad de datos puede atribuirse a especies con gran importancia epidemiológica. Sumado a esto, en Brasil se observó que el 77 % de los datos pertenecen a triatominos encontrados en el hábitat domiciliar-peridomiciliar, reforzando la idea de que la gran cantidad de datos de este país pertenece a especies vectores principales. Considerando a todos los países juntos, la cantidad de datos parece estar relacionada e influenciada por diversos factores como: a) la cantidad de especies de triatominos presentes en cada país, tanto por su diversidad como por su riqueza y b) la cantidad de especies de importancia epidemiológica que tiene cada país, ya que cuanto mayor sea dicha cantidad, mayor podría ser el trabajo que se realice en controlar a las mismas y por ende, mayor la cantidad de información recopilada de datos del domicilio y el peridomicilio. Esto último se vio reflejado en que la frecuencia de información más alta la tuvieron las especies *P. geniculatus*, *P. megistus*, *R. prolixus*, *T. brasiliensis*, *T. dimidiata*, *T. infestans*, *T. pseudomaculata* y *T. sordida*. Los sesgos de información mencionados coinciden y tienen sustento en gran medida con los resultados

expuestos en el trabajo de Carbajal de la Fuente & Yadón (2013). Dichos resultados indican que Argentina y Brasil fueron los países con más proyectos financiados por el Programa Especial para la Investigación y el Entrenamiento en Enfermedades Tropicales y la Organización Panamericana de la Salud (TDR/OPS) durante el período 1997-2007. Al mismo tiempo, ambos países sumado a México, fueron los que tuvieron la mayor cantidad de resultados publicados en revistas indexadas gracias a estos financiamientos. Por otro lado, parte de los sesgos de información por país y por especie se ponen de manifiesto cuando se observa que la distribución de los datos no siempre es uniforme en el tiempo y/o en el espacio (Figura 3 y Figura 4). Debido a esto, los análisis que se aplicarán en los capítulos posteriores harán uso de métodos que han sido desarrollados para explicar y corregir tales sesgos.

Si bien se pudo ver que los datos de los últimos años acumulan un gran porcentaje de la información registrada, esto no implica que haya habido un incremento en las densidades de insectos. Por el contrario, este incremento indudablemente pueda deberse al trabajo de campañas de control químico y de erradicación de vectores liderado por la creación de las iniciativas subregionales gubernamentales de América como el INCOSUR (1992), IPCA (1997), AMCHA (2003) y IPA (2004) (<http://www.paho.org>). Tal vez otros factores que hayan podido influir sean, la manera cada vez más precisa de recopilación de los datos con herramientas de geo-posicionamiento, su posterior publicación en trabajos científicos, como así también la inversión de fondos en campañas para este tipo de enfermedades “desatendidas” como el Chagas, según uno de los últimos reportes de la OMS (WHO 2015).

El mayor número de registros para el género *Triatoma* (64 % del total) puede explicarse por la alta cantidad de especies que conforman dicho género (81 especies actuales, según Justi y Galvão (2017)). En el caso de *Panstrongylus* y *Rhodnius*, si bien este último género posee más especies (14 y 21 especies respectivamente, según Justi y Galvao (2017)), varias tienen hábitos silvestres y habitan regiones difíciles de acceder como la Amazonía brasilera (Abad-Franch & Monteiro 2007, Abad-Franch et al. 2009), a comparación de lo que sucede con el género *Panstrongylus* que posee varias especies con gran cantidad de información por su importancia a nivel epidemiológico y rangos de distribución geográfico extensos como el caso de *P. megistus*, *P. rufotuberculatus* y *P. geniculatus* (Patterson et al. 2009).

Si bien la cantidad de registros por país y por especie no es homogénea, las características más relevantes de DataTri, son: i) que está conformada por una ventana temporal de más de 100 años de información, ii) está representada por 135 de las 137 especies pertenecientes a 14 de los 15 géneros actuales descritos hasta el momento para

América, iii) posee información de 24 de los 35 países americanos, incluyendo los 21 países endémicos mencionados por la OMS en sus últimos reportes (WHO 2010, 2013, 2015), y iv) el 100 % de la información se encuentra georreferenciada, lo que permite que se pueda utilizar en cualquier otro análisis geoespacial, tanto de índole ecológico como epidemiológico. Adicionalmente, la inclusión de los datos en un repositorio abierto y público con reconocimiento para la institución (CEPAVE) permitirá una visualización de los mismos, cumplimentando con diversos objetivos nacionales como los de promover el intercambio de información biótica, incrementar y mejorar la accesibilidad de la información, dotar de proyección internacional a los datos biológicos producidos y recopilados en nuestro país, y ofrecer conocimiento básico de datos de biodiversidad al público en general.

Cabe destacar que el conjunto de datos presentado aquí se compiló con el mayor detalle y cautela posible, sin embargo, puede no estar completo, ya que es posible que (debido a la gran cantidad de estudios realizados en triatominos) existan conjuntos de datos no publicados que no fueron identificados u obtenidos.

Se aspira a que DataTri, más allá del uso que se le dio en los análisis desarrollados en los capítulos posteriores de esta tesis, ayude a concientizar sobre el valor que tienen los datos de este tipo, promoviendo el esfuerzo de integración y disponibilidad de los mismos en repositorios públicos, como también la cooperación interinstitucional. Por otro lado, se espera que esta información se utilice para mejorar el conocimiento de las distribuciones geográficas de los vectores involucrados en la enfermedad de Chagas, ya que se considera que entender la relación entre la prevalencia de *T. cruzi* en los vectores, su distribución geográfica y el riesgo de infección para los humanos, ayudará a aplicar medidas de control apropiadas y resaltar áreas donde se requieren mayores recursos para el control vectorial.

## Capítulo 3 Modelado de la distribución geográfica de triatominos a partir de variables climáticas

---

### 3.1 Introducción

#### 3.1.1 Descripción de las distribuciones geográficas de los triatominos

La distribución geográfica de la mayoría de las especies de triatominos es americana comprendiendo una extensión desde el sur de Chile y Argentina hasta el sur de los Estados Unidos (Galvão et al. 2003). Esta extensión coincide con el área donde sucede mayoritariamente la transmisión vectorial de la enfermedad de Chagas. Como se mencionó en el Capítulo 1, si bien existen 13 especies de triatominos que poseen su distribución geográfica en el continente asiático, todo el desarrollo de este estudio se va a basar sólo en las especies americanas.

De las 137 especies de triatominos que se conocen hasta el momento en el territorio americano, 17 están citadas para Argentina: *P. geniculatus*, *P. guentheri*, *P. megistus*, *P. rufotuberculatus*, *Ps. coreodes*, *T. breyeri*, *T. delpontei*, *T. eratyrisiformis*, *T. garciabesi*, *T. guasayana*, *T. infestans*, *T. limai*, *T. platensis*, *T. patagonica*, *T. sordida*, *T. rubrovaria* y *T. rubrofasciata*. Algunas de estas especies poseen toda su distribución geográfica en el territorio argentino, mientras que otras extienden su distribución geográfica a países limítrofes como Bolivia, Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay, e incluso en los casos de especies ampliamente distribuidas, como *P. geniculatus* o *P. rufotuberculatus*, su distribución alcanza áreas de países de Centroamérica (Carcavallo et al. 1998).

Sabiendo que las regiones biogeográficas y bioclimáticas son las unidades fundamentales de comparación en muchos estudios ecológico-evolutivos a gran escala, podemos describir que las especies de triatominos americanos se distribuyen principalmente a lo largo de la región Neotropical (Morrone 2014) y algunas especies en la región Neártica, ocupando una gran variedad de ecorregiones (Olson et al. 2001). Al mismo tiempo, en este capítulo se contemplarán las divisiones zoogeográficas descritas por Holt et al. (2013), las cuales coinciden con regiones que son mencionadas en agrupaciones de especies de triatominos (e.j. Schofield y Galvão 2009) y las sub-regiones geoepidemiológicas utilizadas por la OMS/OPS; ayudando a organizar los resultados de los análisis de este capítulo.

### 3.1.2 Introducción al Modelado de Distribución de Especies (MDE)

La aplicación de metodologías para obtener áreas de distribución geográfica de diversas especies utilizando diferentes tipos de algoritmos, ha aumentado mucho en los últimos 20 años (Elith et al. 2006). Una de la más utilizada se basa en modelos que correlacionan datos georreferenciados de presencia (o presencia-ausencia) de especies con variables ambientales en un área de estudio determinada, obteniendo mapas de distribución geográfica potencial. Los resultados de dichos modelos dan lugar a un gran número de aplicaciones en diversos campos (conservación, evolución, ecología, especies invasoras, enfermedades transmisibles, entre otras; Franklin 2009). Una de las características más importantes de esta metodología es que se debe definir a priori la extensión, resolución y proyección geográfica, para obtener valores de favorabilidad en toda la región geográfica en estudio (Wisz et al. 2008). Como el objetivo de este capítulo es obtener las distribuciones geográficas de los triatominos expresadas en áreas de distribución potencial, se decidió utilizar los Modelos de Distribución de Especies (MDE de ahora en adelante).

Existen diferencias entre los MDE y los modelos de Nicho Ecológico (MNE); una explicación más general y simple de estas diferencias se basa en que el *área de distribución* de una especie se considera como un subconjunto del *espacio geográfico* (la distribución de esa especie en un mapa), mientras que el *nicho ambiental* es un subconjunto en el *espacio ambiental* (espacio conceptual definido por las variables ambientales a las cuales responden las especies). Más allá de que a veces pueda existir una relación 1:1 entre ambos tipos de modelos, en general se tratan de subconjuntos esencialmente diferentes, que generalmente ocupan espacios distintos (uno el geográfico y el otro el ambiental). Para dar un ejemplo, puede suceder que, para un mismo subconjunto del espacio ambiental, existan diferentes subconjuntos en el espacio geográfico. Este concepto es conocido como la dualidad de Hutchinson (Colwell & Rangel 2009), lo cual quiere decir que, si tomamos un punto en el espacio ambiental con valores de temperatura “x” y valores de lluvia “y”, y lo llevamos al espacio geográfico, esas condiciones de temperatura y lluvia “xy” posiblemente las podamos hallar en más de un sitio geográfico (ver Soberón & Peterson 2005, Pearson 2007, Soberón et al. 2017 para más detalle y discusión sobre la diferencia entre ambos tipos de modelos MDE y MNE). Por lo anteriormente planteado, se deja definido que en este estudio utilizaremos las metodologías del MDE para obtener áreas potenciales de distribución geográfica de las especies de triatominos y no sus nichos ambientales.

Respecto a los datos que se utilizan en estos modelos correlativos, existe abundante información de presencia de las especies en diferentes tipos de fuentes de datos

biológicos (Gaiji et al. 2013, ej. GBIF), como una alta disponibilidad de datos de coberturas de variables climáticas (e.g., mundiales, Hijmans et al. 2005 o nacionales, CONAE). Sin embargo, la importancia que tiene tanto la calidad y precisión de los datos de presencia para desarrollar los análisis de MDE, como los errores que se cometen en las interpretaciones de los resultados es extensamente estudiada (Soberón & Peterson 2004, Hortal et al. 2008, 2015, Rocchini et al. 2011). Por el lado de las metodologías que se aplican, también existe gran variedad, sin embargo, dichas aplicaciones suelen adolecer de muchos problemas conceptuales, resultados imprecisos y conclusiones erróneas (Elith et al. 2010).

### 3.2 Objetivo y contexto del capítulo

Este capítulo está enmarcado en el objetivo específico 1, el cual plantea *determinar la distribución geográfica de las especies de triatomos mediante la utilización de los principales parámetros climáticos que se sabe están relacionados con dicha distribución.*

El uso de MDE para generar mapas de áreas potenciales de distribución de especies de triatomos, seguido de una cuidadosa evaluación de los modelos, posibilitará un incremento en el conocimiento de las regiones donde habitan estas especies, ayudando a orientar intervenciones de prevención y control de enfermedad como el Chagas. Al mismo tiempo estas distribuciones serán utilizadas en los análisis del capítulo siguiente.

Como complemento a las distribuciones geográficas de cada especie de triatomo, se resumirá información ecológica (de hábitat y fauna asociada) obtenida durante la revisión y recopilación bibliográfica de los datos de presencia desarrollada en el capítulo 2.

### 3.3 Materiales y métodos

#### 3.3.1 Datos de presencia de las especies de triatomos

Para conformar las distribuciones geográficas, los datos de presencia de cada especie fueron tomados de DataTri como se describió en el capítulo 2. La cantidad de especies consideradas para realizar los análisis de MDE se decidió teniendo en cuenta dos prioridades: 1) incluir las 63 especies de las que se tiene información filogenética (ver más detalles en la sección 3.3.5), y que se utilizarán en los análisis del capítulo 4, y 2) adicionar aquellas especies que, por más que no se tenga información filogenética, son parte de las 17 especies citadas para Argentina y se decidió darles prioridad.

Desde un punto de vista epidemiológico, se contempló la inclusión o exclusión de algunos datos de presencia de dos especies puntuales como *T. infestans* y *R. prolixus*, por dos razones particulares: i) Durante los años 90' *T. infestans* ha sido el principal objetivo de las

campañas de control vectorial en Sudamérica. En 2006, la Comisión Intergubernamental de la Iniciativa del Cono Sur (OPS/OMS) certificó formalmente a Brasil como país libre de transmisión vectorial de *T. cruzi* por esta especie (Pinto Dias 2006); sin embargo, aún se encuentran en dicho país focos aislados en estados como Bahía y Río Grande do Sul (Abad-Franch et al. 2013). Así es que se consideró contemplar solo los datos de presencia actuales en Brasil para unirlos al resto y modelar su distribución geográfica; (b) de manera similar, contemplando los esfuerzos de control por la iniciativa multinacional contra la enfermedad de Chagas (IPCA por sus siglas en inglés), desde el año 2008 Guatemala se convirtió en el primer país en ser formalmente certificado como libre de transmisión de la enfermedad de Chagas debido al vector *R. prolixus*. El resto de los países infestados (El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Honduras y Panamá) han sido certificados de manera similar, y ninguno de ellos ha reportado la presencia de *R. prolixus* desde 2010; así es por lo cual en este caso también se decidió por no incluir las presencias históricas de *R. prolixus* en toda la región centroamericana para modelar su distribución geográfica.

Para aquellos datos de presencia en los que se pudo aplicar el análisis de MDE, se realizó previamente un filtrado espacial para reducir el sesgo de muestreo, el sesgo ambiental y la autocorrelación espacial que pueda estar presente en el conjunto de datos de cada especie (Loiselle et al. 2007, Boakes et al. 2010). Este análisis se basa en una reducción del número de datos contemplando la cercanía espacial, y eliminando datos según una distancia umbral, permitiendo a su vez mejorar el rendimiento del modelado (Kramer-Schadt et al. 2013, Boria et al. 2014). La distancia umbral que se tomó para reducir los problemas de sesgo y de autocorrelación espacial fue la de un radio de 2.5 arco minuto de distancia, equivalente a aproximadamente 10 kms. Este procedimiento fue aplicado utilizando el paquete *ENMGadgets* (Barve and Barve 2014) con la función '*DistanceFilter*' en el software R v.3.4.2 (R Development Core Team 2011).

### 3.3.2 Área de estudio o extensión del modelado

Para el desarrollo de los MDE es de suma importancia definir la extensión y/o el área accesible que ocupa cada especie en el espacio geográfico (Barve et al. 2011). Para ello se delimitó una extensión o área de estudio para cada especie utilizando ecorregiones (Olson et al. 2001). Se utilizó la herramienta de QGIS (QGIS Development Team 2013) '*Selected Layer by Location*', con la cual se seleccionaron aquella/s ecorregión/es (en formato de polígonos) que incluían al conjunto de datos de presencia de cada especie. Una vez que se tuvo la ecorregión o el conjunto de ecorregiones para cada especie conformando un solo polígono, se utilizó dicho polígono para delimitar la extensión de las capas con información macro-climática para el análisis de MDE.

### 3.3.3 Variables macro-climáticas

Se utilizaron las variables climáticas de la base de datos del proyecto WorldClim (Hijmans et al. 2005), con una precisión de 2.5 arco minuto (o 10 kms aproximadamente). Esta base de datos se compone de 19 variables bioclimáticas que derivan de datos de temperatura y precipitación mensual. Los datos de estas variables se generan por interpolación de información proveniente de alrededor de 50000 estaciones meteorológicas distribuidas en todo el mundo (algunas regiones con más abundancia de estaciones que otras), abarcando un intervalo temporal entre 1950-2000 (Hijmans et al. 2005). La elección de un subconjunto de las 19 variables bioclimáticas del WorldClim se basó en resultados de estudios previos sobre triatomínicos (Rodríguez & Gorla 2004, Diniz-Filho et al. 2013), en los cuales se detectó que seis de dichas variables eran las que mayormente influían en la distribución geográfica de las especies de triatomínicos analizadas. Dichas variables fueron: la temperatura promedio anual (bio1), la estacionalidad térmica (bio4), la temperatura máxima del mes más cálido (bio5), la temperatura mínima del mes más frío (bio6), la precipitación anual (bio12) y la estacionalidad de las precipitaciones (bio15).

El área de estudio de cada especie delimitada por la o las ecorregiones en las que cada una de ellas habita, se utilizó como máscara (o molde) para limitar la extensión de las capas ambientales y utilizarlas posteriormente en el MDE. Con esto se aseguró que cada conjunto de capas climáticas, perteneciente a cada especie, tuviera la misma extensión geográfica.

### 3.3.4 Descripción del Modelo de Distribución de Especies (MDE)

La metodología utilizada para la obtención de las distribuciones geográficas de cada especie fue el MaxEnt (siglas en inglés que se refieren a un método basado en la máxima entropía, Phillips et al. 2004, 2006). Esta metodología utiliza un tipo de procedimientos conocidos en inglés como *machine-learning modelling techniques*, que tienen el potencial de representar relaciones altamente no lineales y complejas, dando tal vez resultados superiores a los del modelo lineal generalizado tradicional (GLM, Elith et al. 2006), pero sufren el riesgo de tener limitaciones de “transferibilidad” (Thomas & Bovee 1993, Randin et al. 2006), o de “generalidad” (Olden & Jackson 2000) que es lo que permite extender los resultados a conjuntos de datos diferentes de los usados para el desarrollo del modelo, cuando la complejidad del modelo es alta. Dado que una de las principales características que se desea obtener de un modelo MDE es dicha “transferibilidad”, su ausencia a menudo es el resultado de un ajuste excesivo (*overfitting* en inglés, Chatfield 1995). Este sobreajuste puede llevar a aceptar la correlación de una variable predictora (o un término cuadrático o un término de interacción que contenga dicha variable predictora) con la variable de respuesta, que solo sucede en el conjunto de datos en análisis, pero que no representa una relación que es real y se mantiene como regla general cada vez que se

correlacionen estas variables. Es por esto que el sobreajuste sucede por optar por variables predictoras debilmente correlacionadas con la variable respuesta o incluso que esa relación no tenga un sentido biológico real.

Para contemplar los problemas que puede traer tanto el sobreajuste del modelo, como así también el tamaño del conjunto de datos de presencia (Stockwell & Peterson 2002, Wisz et al. 2008), es que se optó por implementar el algoritmo de MaxEnt con la utilización del paquete *ENMeval* (Muscarella et al. 2014) desarrollado en el software R v.3.4.2 (R Development Core Team 2011). Dicho paquete (que a su vez utiliza el paquete *dismo* internamente, Hijmans & Elith 2011) permite que el usuario elija un rango de parámetros para ayudar a identificar aquel modelo que llegue al mejor balance entre el ajuste y la habilidad de predicción del mismo. Según los parámetros utilizados se obtiene una cantidad de modelos (o corridas), que luego, según algún método de evaluación y selección, permite seleccionar el modelo final (o “mejor modelo”) para cada especie. Los parámetros utilizados para el desarrollo de los modelos fueron los que se describen a continuación: a) el método de partición fue *randomkfold* con un número de particiones (k) = 10, el cual dividió a los datos de presencia de cada especie en 10 compartimentos o conjuntos reteniendo uno distinto cada vez para validar el modelo y los restantes para entrenarlo (conocidos como *training dataset* y *test dataset*); siendo equivalente al método de validación cruzada *k-fold* actualmente provisto por MaxEnt, b) el valor del multiplicador de regularización (MR) varió en un rango entre 0.1 a 5 (de a pasos de 0.4) para tener variabilidad de ajustes de las diferentes corridas, penalizando tanto por cada término incluido en el modelo, como por darle alto peso a un dado término (Phillips et al. 2006, Anderson & Gonzalez 2011), c) el *background* para delimitar la grilla geográfica a modelar, estuvo conformada por 10000 puntos dentro del área de estudio determinada para cada especies, y d) las características (*features*, o funciones (F) de aquí en más) utilizadas fueron: lineal (L), cuadrática (Q), producto (P), umbral (T), y bisagra (H); de esta manera se alcanzó a tener 31 funciones en total por la combinación entre ellas. Los valores de salida de los modelos fueron en formato “crudo” (o *raw* en inglés). Estos valores de salida se interpretan como una tasa relativa de presencia (o ROR por las siglas de su término en inglés *relative occurrence rate*). Esta tasa relativa de presencia suma 1 en toda el área de estudio, por lo tanto cada celda va a tener una proporción de esa tasa de presencia según corresponda (ver Phillips et al. 2009, Elith et al. 2011, y Merow et al. 2013 para más detalles respecto a los parámetros utilizados).

#### **3.3.4.1 Métodos de evaluación y selección de modelos finales**

Otra forma de manejar el problema de los “sobreajustes” de los modelos consistió en utilizar un criterio de selección de modelos como el Akaike (AIC por sus siglas del término en inglés *Akaike Information Criterion*), que minimiza este tipo de problemas penalizando

modelos por exceso de complejidad en términos del número de parámetros. Si bien actualmente no existe un consenso en cuanto a la métrica o enfoque más apropiado para evaluar el desempeño de los MDE utilizando datos de presencia-background (Fielding & Bell 1997, Lobo et al. 2008, Warren & Seifert 2011) y luego elegir el mejor modelo, se decidió comparar las diferentes corridas obtenidas para cada especie en base al Criterio de Información de Akaike corregido por el tamaño de la muestra (AICc por sus siglas en inglés) (Cavanaugh 1997). Se consideró al delta AICc = 0 (Burnham & Anderson 2004) como el criterio para la selección del mejor modelo, ya que, por un lado, dado que se calcula utilizando el conjunto de datos completo, no se ve afectado por el método elegido para el particionamiento de datos, y por otro lado, delimita modelos que generalmente son considerados que tienen un mayor soporte respecto a otros métodos examinados (Burnham & Anderson 2002). El “delta AICc” se puede describir como la diferencia entre el valor de AICc del modelo que se está evaluando (e.j. AICc<sub>x</sub>) y el mejor modelo del conjunto de modelos corridos para cada especie (e.j. AICc más pequeño o AICc<sub>p</sub>). Por lo tanto, si el modelo evaluado (AICc<sub>x</sub>) tiene el AICc más pequeño, AICc<sub>x</sub> = AICc<sub>p</sub>, entonces (AICc<sub>x</sub> - AICc<sub>p</sub>) termina dando un “delta AICc = 0” (para más detalles ver Muscarella et al. 2014). Al mismo tiempo, se tomó la decisión que cuando más de dos modelos o corridas de una misma especie tuvieran valores de “delta AICc = 0”, el “mejor modelo” o modelo final sería aquella corrida que utilizó la función más simple. Esto implica que, por ejemplo, entre dos corridas con idénticas métricas de evaluación, pero que una utilizó un modelo lineal (L) y la otra la combinación entre un modelo lineal y un modelo cuadrático (LQ), se opte como mejor modelo el de la corrida que utilizó el modelo más simple, o sea el modelo lineal (L).

Por último, en el caso en que dos o más corridas del modelo MDE para la misma especie tuvieran valores del delta AICc = 0, el mismo tipo de función, pero diferentes valores del parámetro de regularización, se optó por seleccionar aquella corrida que tenga el mayor valor de este último parámetro. Esta decisión está basada en la discusión anterior acerca de la transferibilidad de los modelos. Se sabe que cuanto menor es el valor del parámetro de regularización, la distribución geográfica proyectada estará más ajustada al conjunto de datos (en el espacio ambiental) con los que se entrenó el modelo, y por lo tanto hará un sobreajuste sobre el mismo haciéndolo poco transferible a nuevos ambientes (en el espacio geográfico).

Se tuvo en cuenta el valor del área debajo de la curva ROC (o AUC, por sus siglas del término en inglés ‘*Area Under the Curve*’, Fielding & Bell 1997) como una medida del rendimiento (o *performance*) del modelo final seleccionado por el criterio de AICc de cada especie. Los valores de AUC oscilan entre 0.5 y 1; en este caso, en que los modelos MDE utilizan solo presencias vs. un *background*, representa la probabilidad de que un sitio de

presencia elegido al azar sea clasificado como tal sobre uno de *background* también elegido al azar (Phillips et al. 2006). Dicho valor no se utilizó para tomar decisiones en la selección de los modelos finales, sino más bien para complementar información acerca de la habilidad discriminatoria que tiene cada modelo MDE. Esta decisión fue tomada ya que son conocidas las críticas que existen sobre la utilización de dicha métrica para medir la bondad de ajuste de modelos, aún más cuando se utilizan algoritmos que utilizan solo datos de presencias, como el caso del MaxEnt (ver Lobo et al. 2008 para más detalles).

### 3.3.5 Conformación de conjuntos de especies

Los mapas de las distribuciones geográficas de cada especie, con la información ecológica (hábitat y fauna asociada) recolectada durante la recopilación bibliográfica del capítulo 2, se describirán agrupados en cuatro conjuntos de especies. Esta división se realizó considerando algunas de las divisiones zoogeográficas de Holt et al. (2013), como también las sub-regiones geo-epidemiológicas utilizadas por la OMS/OPS (OPS) donde se desarrollan las principales iniciativas de vigilancia y control de la enfermedad de Chagas. Es conocido (Schofield & Galvão 2009) que las distribuciones geográficas de las especies pertenecientes a la tribu Triatomini, forman tres agrupamientos geográficos principales: el de la región árida del corredor Caatinga-Cerrado-Chaco de América del Sur, el de la región interandina, y el de las regiones más secas de Centro y Norteamérica. Por otra parte, las distribuciones de las especies de la tribu Rhodniini conforman un agrupamiento geográfico de especies principalmente en la región del bosque amazónico. Así es, que teniendo en cuenta dichas divisiones o agrupamientos geográficos de especies, los conjuntos quedan conformados de la siguiente manera y con las siguientes especies:

- i) **Conjunto Norteamérica** (Schofield & Galvão 2009, equivalente al Neártico *sensu* Holt et al. 2013), incluyendo a *D. maxima*, *Pa. hirsuta*, *T. lecticularia*, *T. longipennis*, *T. mazzottii*, *T. pallidipennis*, *T. phyllosoma*, *T. picturata*, *T. protracta*, *T. recurva* y *T. sanguisuga*;
- ii) **Conjunto Panamanian** (*sensu* Holt et al. 2013), incluyendo a *T. bruneri*, *T. flavida* y *T. nitida*;
- iii) **Conjunto Amazónico-Andino** (Schofield & Galvão 2009), incluyendo a *E. mucronatus*, *H. matsunoi*, *P. lignarius*, *R. brethesi*, *R. colombiensis*, *R. ecuadoriensis*, *R. neivai*, *R. pallescens*, *R. pictipes*, *R. prolixus* y *T. maculata*;
- iv) **Conjunto corredor Caatinga-Cerrado-Chaco** (Schofield & Galvão 2009), incluyendo a *M. spinolai*, *P. guentheri*, *P. lutzii*, *P. megistus*, *P. tupynambai*, *Ps. coreodes*, *R. domesticus*, *R. nasutus*, *R. stali*, *T. brasiliensis*, *T. breyeri*, *T. carcavalloii*, *T. circummaculata*, *T. costalimai*, *T. delpontei*, *T. eratyrisiformis*, *T. garciabesi*, *T. guasayana*, *T. guazu*, *T. infestans*, *T. juazeirensis*, *T. jurbergi*, *T. klugi*, *T. limai*, *T. matogrossensis*, *T. melanica*, *T. patagonica*, *T. platensis*, *T.*

*pseudomaculata*, *T. rubrovaria*, *T. sherlocki*, *T. sordida*, *T. tibiamaculata*, *T. vanda*, *T. vitticeps*, *T. williami* y *T. wygodzinskyi*.

Por último, quedan cuatro especies como *T. dimidiata*, *T. rubrofasciata*, *P. geniculatus* y *P. rufotuberculatus*, que al tener amplias distribuciones abarcando más de un conjunto, se las describe aparte.

En este capítulo se definieron estos conjuntos con el fin de ordenar la información geográfica de las especies analizadas. Sin embargo, como se contempló información epidemiológica (OPS/OMS) para la conformación de los mismos, dichos conjuntos también se contemplarán en los análisis de los capítulos siguientes.

### 3.4 Resultados

#### 3.4.1 Datos de presencia provenientes de la base de datos

De acuerdo con las prioridades establecidas en la sección 3.3.1 de las 66 especies que se incluyeron en los análisis, para *P. guentheri*, *P. rufotuberculatus* y *T. limai* no se encontraron datos de presencia actuales en el país. Por lo tanto, se las describió en base a información histórica recopilada.

De DataTri se obtuvo un total de 16680 registros de presencia de las 66 especies seleccionadas. De ellas fueron 49 las especies a las que se le aplicó la metodología de MDE para obtener su distribución geográfica potencial; y a 37 de esas 49 especies se les aplicó previamente el filtrado espacial a los datos de presencia. Para las 17 especies restantes de las 66 (con menos de 15 datos de presencia, salvo *P. rufotuberculatus*), se utilizaron sus puntos de presencia para representar su distribución geográfica. En la Tabla 5 se presenta información detallada, tanto de la metodología aplicada a cada especie para conformar su distribución geográfica, como la cantidad de datos de presencia antes y después del filtrado espacial en las especies que se aplicó dicho análisis.

**Tabla 5.** Información de la metodología empleada y la cantidad de datos de cada una de las 66 especies analizadas para estimar su distribución geográfica. En aquellas especies que corresponde se describe la cantidad de datos de presencia inicial y post filtrado espacial. Las especies que aparecen con un guion (-) en la columna del número de datos de presencia post filtrado espacial, son aquellas en las que su distribución solo fue presentada con sus puntos de presencia. En fuente en negrita se representa aquellas especies a las que su distribución geográfica está expresada solo con puntos de presencia.

Especies de triatominos	Metodología para conformar la distribución geográfica	Número de datos inicial de presencia	Número de datos de presencia post filtrado espacial
<i>Dipetalogaster maxima</i>	MDE	15	-
<i>Eratyrus mucronatus</i>	MDE	81	64
<b><i>Hermalentia matsunoi</i></b>	-	4	-
<i>Mepraia spinolai</i>	MDE	30	26
<i>Paratriatoma hirsuta</i>	MDE	58	54
<i>Panstrongylus geniculatus</i>	MDE	808	317
<i>P. guentheri</i>	MDE	101	95
<i>P. lignarius</i>	MDE	68	59
<i>P. lutzi</i>	MDE	617	418
<i>P. megistus</i>	MDE	2729	1343
<b><i>P. rufotuberculatus</i></b>	-	100	-
<i>P. tupynambai</i>	MDE	16	-
<i>Psammolestes coreodes</i>	MDE	143	90
<b><i>Rhodnius brethesi</i></b>	-	9	-
<i>R. colombiensis</i>	MDE	23	-
<b><i>R. domesticus</i></b>	-	17	-
<i>R. ecuadoriensis</i>	MDE	38	37
<i>R. nasutus</i>	MDE	67	66
<b><i>R. neivai</i></b>	-	6	-
<i>R. pallescens</i>	MDE	126	105
<i>R. pictipes</i>	MDE	164	139
<i>R. prolixus</i>	MDE	947	416
<b><i>R. stali</i></b>	-	10	-
<i>T. brasiliensis</i>	MDE	944	414
<i>T. breyeri</i>	MDE	22	-
<b><i>T. bruneri</i></b>	-	4	-
<i>T. carcavalloi</i>	MDE	16	-
<i>T. circummaculata</i>	MDE	30	25
<i>T. costalimai</i>	MDE	45	39
<i>T. delpontei</i>	MDE	54	31
<i>T. dimidiata</i>	MDE	2134	383
<i>T. eratyrusiformis</i>	MDE	-	33
<b><i>T. flavida</i></b>	-	4	-
<i>T. garciabesi</i>	MDE	92	74
<i>T. guasayana</i>	MDE	277	173
<b><i>T. guazu</i></b>	-	5	-

<i>T. infestans</i>	MDE	1848	722
<i>T. juazeirensis</i>	MDE	20	-
<b><i>T. jurbergi</i></b>	-	8	-
<b><i>T. klugi</i></b>	-	3	-
<i>T. lecticularia</i>	MDE	30	-
<b><i>T. limai</i></b>	-	6	-
<i>T. longipennis</i>	MDE	391	154
<i>T. maculata</i>	MDE	71	51
<b><i>T. matogrossensis</i></b>	-	11	-
<i>T. mazzottii</i>	MDE	122	51
<i>T. melanica</i>	MDE	23	-
<i>T. nitida</i>	MDE	56	21
<i>T. pallidipennis</i>	MDE	322	184
<i>T. patagonica</i>	MDE	34	-
<i>T. phyllosoma</i>	MDE	38	23
<i>T. picturata</i>	MDE	27	-
<i>T. platensis</i>	MDE	157	114
<i>T. protracta</i>	MDE	344	169
<i>T. pseudomaculata</i>	MDE	1400	771
<i>T. recurva</i>	MDE	52	48
<b><i>T. rubrofasciata</i></b>	-	11	-
<i>T. rubrovaria</i>	MDE	169	100
<i>T. sanguisuga</i>	MDE	125	92
<b><i>T. sherlocki</i></b>	-	13	-
<i>T. sordida</i>	MDE	1391	837
<i>T. tibiamaculata</i>	MDE	69	33
<b><i>T. vanda</i></b>	-	4	-
<i>T. vitticeps</i>	MDE	114	102
<i>T. williami</i>	MDE	22	-
<b><i>T. wygodzynski</i></b>	-	11	-

### 3.4.2 Parámetros usados, evaluación y selección de modelos finales del MDE

Se realizaron 416 corridas por especie, obteniéndose un total de 20.800 corridas para las 49 especies a las que se aplicó el MDE. Una vez seleccionados los modelos finales de cada especie utilizando el criterio de delta AICc = 0, las funciones que se utilizaron en casi el 50% (N= 23) de las especies fueron aquellas más simples (T, LQ, LT). Una sola especie tuvo

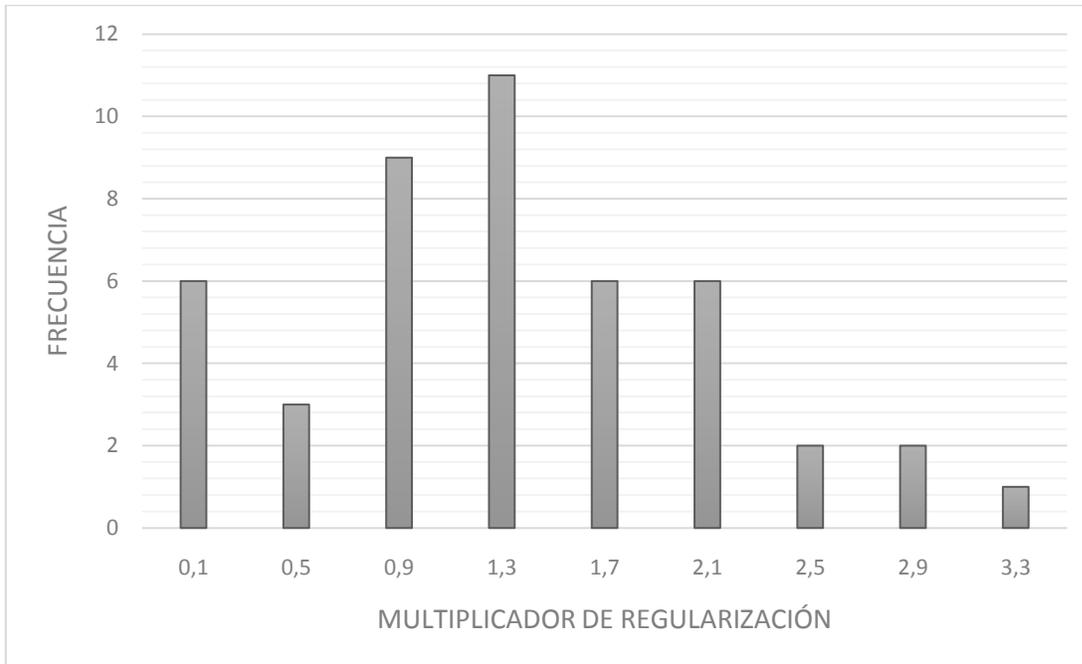
una combinación de todas las funciones (LQPTH) en su modelo final, mientras que en el resto de las especies (N= 25) varió mucho la combinación de funciones utilizadas (Tabla 6).

**Tabla 6.** Descripción de los parámetros (MR y funciones) utilizados en los modelos finales de cada especie analizada y los valores de AUC como medida del rendimiento de los mismos. MR= Multiplicador de regularización, AUC= área debajo de la curva. Los acrónimos de las especies están descriptos en la Tabla S1 del anexo. Los símbolos de las funciones están descriptos en la sección 3.3.4.1

Especies	N° de datos de presencia	MR	Funciones	AUC promedio	Especies	N° de datos de presencia	MR	Funciones	AUC promedio
Dmax	15	0.5	LQ	0.94	Tgar	74	1.3	QPTH	0.86
Emuc	64	0.1	LQ	0.73	Tgua	173	1.3	PT	0.84
Mspi	26	1.3	PT	0.96	Tinf	722	2.9	LQPTH	0.86
Pahir	54	0.1	LQ	0.72	Tjua	20	0.9	T	0.90
Pgen	317	1.7	PTQ	0.72	Tlec	27	1.7	LT	0.80
Pgue	95	1.3	LT	0.76	Tlon	154	2.1	LT	0.85
Plig	59	0.9	TH	0.71	Tmac	51	0.9	LT	0.78
Plut	418	1.7	LT	0.91	Tmaz	51	0.5	LQ	0.83
Pmeg	1343	0.1	T	0.74	Tmel	23	0.5	LH	1.00
Pscor	88	1.3	QPTH	0.92	Tnit	21	1.3	T	0.66
Ptup	16	1.3	T	0.78	Tpal	184	1.3	LT	0.91
Rcol	23	0.9	LQ	0.87	Tpat	34	1.7	QTH	0.84
Recu	37	0.5	LQ	0.79	Tphy	23	0.5	LQ	0.77
Rnas	66	2.1	QPTH	0.92	Tpic	27	2.1	QH	0.85
Rpal	105	2.5	LQPT	0.74	Tpla	114	1.7	T	0.85
Rpic	139	0.9	QP	0.70	Tpro	169	1.3	QPT	0.82
Rpro	416	0.9	PTL	0.88	Tpse	771	3.3	QPTH	0.81
Tbra	414	2.1	QPH	0.90	Trec	48	2.1	LH	0.81
Tbre	22	2.1	LT	0.96	Truv	100	1.7	PTL	0.84
Tcar	16	0.9	T	0.89	Tsan	92	2.5	QPTH	0.78
Tcir	25	0.1	LQ	0.80	Tsor	837	0.9	T	0.80
Tcos	39	0.9	LH	0.92	Ttib	33	0.5	LP	0.94
Tdel	31	1.3	T	0.82	Tvit	102	2.9	LPHT	0.89
Tdim	383	1.3	QPT	0.76	Twil	22	0.1	LP	0.87
Tera	33	0.1	LP	0.93					

Los valores del multiplicador de regularización utilizados en los modelos finales asumieron valores entre 0.1 y 3.3. En general fueron valores mayores que el que utiliza MaxEnt por defecto (MR= 1, Phillips et al. 2006) (Figura 8). Tomando este valor de defecto de MR= 1 como parámetro de comparación, resultó que la mayoría de los modelos (N= 37) tuvieron

un multiplicador de regularización igual o mayor a 1, siendo modelos más simples (menos variables predictoras retenidas), en comparación con un bajo número de modelos (N= 9) con valores del multiplicador de regularización menores al valor por defecto, resultando en modelos más complejos (muchas variables predictoras retenidas).



**Figura 8.** Frecuencia de valores del parámetro de regularización de los modelos finales de las 49 especies de triatomíneos en las que se aplicó la metodología de MDE.

Los valores de AUC de los modelos finales de cada especie resultaron, en su mayoría (salvo ocho de las 49 especies), estar por encima de 0.75, mostrando un buen rendimiento en la capacidad de predictibilidad de los modelos. En la Tabla 6 se presentan en detalle los valores de AUCs junto con los parámetros principales de los modelos finales de cada especie analizada.

### 3.4.3 Mapas de distribución geográfica e información ecológica recopilada.

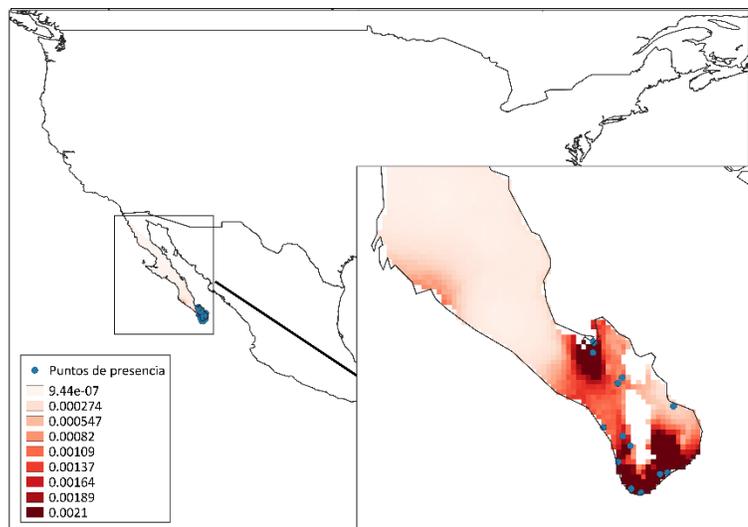
#### i) *Conjunto Norteamérica*

##### *Dipetalogaster maxima* (Uhler, 1894)

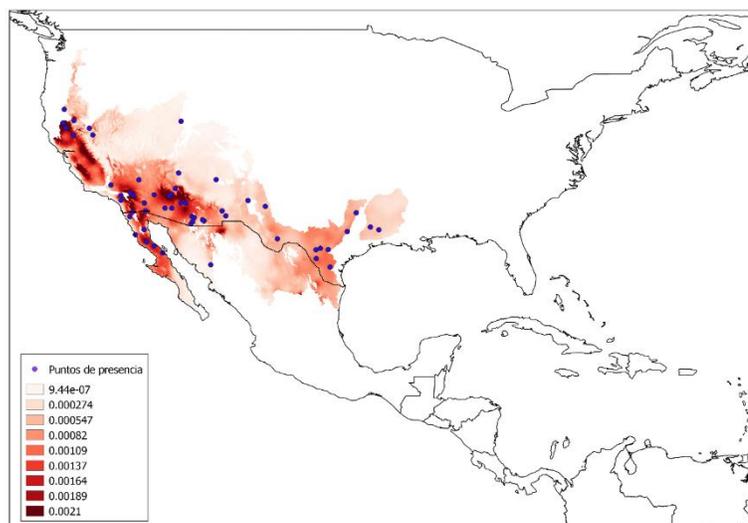
Habita regiones áridas y subtropicales encontrándose debajo de pilas de rocas, lugar coincidente con refugios de reptiles (*Sauromalus australis*, *Petrosaurus thalassinus*, *Uta stansburiana*) y roedores (*Neotoma lepida*), de los cuales se alimentaría (Ryckman & Ryckman 1967, Carcavallo et al. 1998a, Galvão & Justi 2015). Si bien es una especie que habita principalmente el hábitat silvestre ha mostrado tendencias a establecerse en los domicilios (Ramsey et al. 2003).

Es una especie con distribución geográfica restringida al estado de Baja California Sur, México. Las predicciones del modelo incluyeron a este Estado (Figura 8).

*Paratriatoma hirsuta* (Barber, 1938)



**Figura 8.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Dipetalogaster maxima* predicha mediante la metodología MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.



Es una especie principalmente silvestre de zonas xerófilas y asociada a huecos o corteza de vegetación del tipo de *Yucca valida*, *Stenocereus gummosus*, *Quercus*, *Juniperus* y *Rhus* (Carcavallo et al. 1998, Galvão & Justi 2015). Se la ha encontrado en refugios de roedores del género *Neotoma* (*N. albigula*, *N. fuscipes*, *N. lepida*) (Ryckman 1971, Carcavallo et al. 1998, Ibarra-Cerdeña et al. 2009).

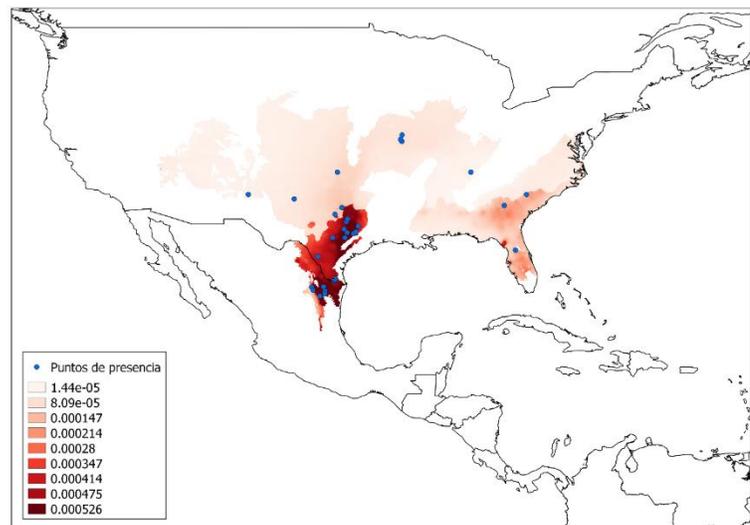
Los datos de presencia recopilados de esta especie comprenden el estado de Baja California y Sonora en México; las regiones del sudoeste de Estados Unidos comprendidas por los estados de Arizona, California y Nevada principalmente, y los Estados de Nuevo México y Texas más al este. Si bien las predicciones del modelo incluyeron partes de esos estados, también abarca regiones más al norte en los Estados de Utah (Figura 9).

**Figura 9.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Paratriatoma hirsuta* predicha mediante la metodología MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

### ***Triatoma lecticularia*** (Stål, 1859)

*Triatoma lecticularia* ha sido encontrada en cuevas de roedores (*Neotoma micropus*) (Carcavallo et al. 1998, Galvão & Justi 2015), en refugios de ardillas (*Otospermophilus variegatus*) dentro de huecos de árboles y en domicilios humanos (Ibarra-Cerdeña et al. 2009, Bern et al. 2011).

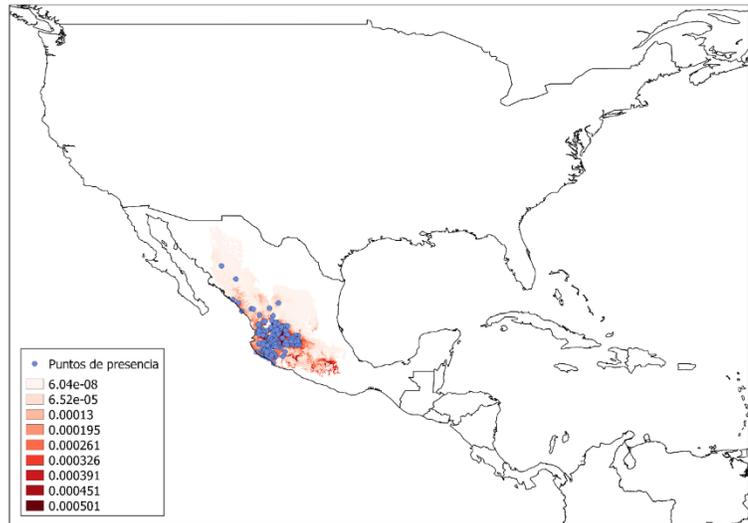
Esta especie tiene la mayor parte de los datos de presencia en los estados de Texas en Estados Unidos, y en los estados de Nuevo León y Tamaulipas al noreste de México. Sin embargo, hay registros históricos en la zona centro y sudeste de los Estados Unidos, abarcando los estados de Carolina del Sur, Georgia, Misuri, Nueva México, Oklahoma, Tennessee y Florida. Las predicciones del modelo coinciden principalmente con regiones del estado de Texas (Estados Unidos) y del estado de Tamaulipas (México) (Figura 10).



**Figura 10.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma lecticularia* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

### *Triatoma longipennis* (Usinger, 1939)

Esta especie fue encontrada en cuevas de murciélagos o madrigueras de otros mamíferos, debajo de rocas y en huecos de árboles (Carcavallo et al. 1998, Magallon-Gastelum et al. 2001). Tiene como localidad tipo la ciudad de Venedio, municipio de Mazatlán, estado de Sinaloa, México. Sus datos de presencia se encuentran en áreas secas

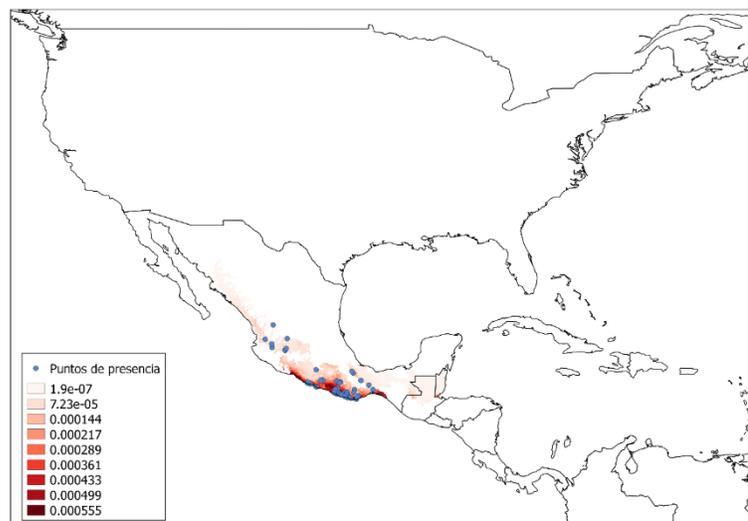


de varios estados del oeste de México (Aguascalientes, Chihuahua, Colima, Durango, Guanajuato, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Sinaloa y Zacatecas), regiones coincidentes con las predicciones del modelo (Figura 11).

**Figura 11.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma longipennis* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

### *Triatoma mazzottii* (Usinger, 1941)

*Triatoma mazzottii* está íntimamente relacionada a *T. phyllosoma* (Lent & Wygodzinsky 1979). Se la encuentra en serranías boscosas con valles semihúmedos (Carcavallo et al. 1985) habitando madrigueras de xenartros dasipódidos (*Dasyopus novemcinctus*), roedores del

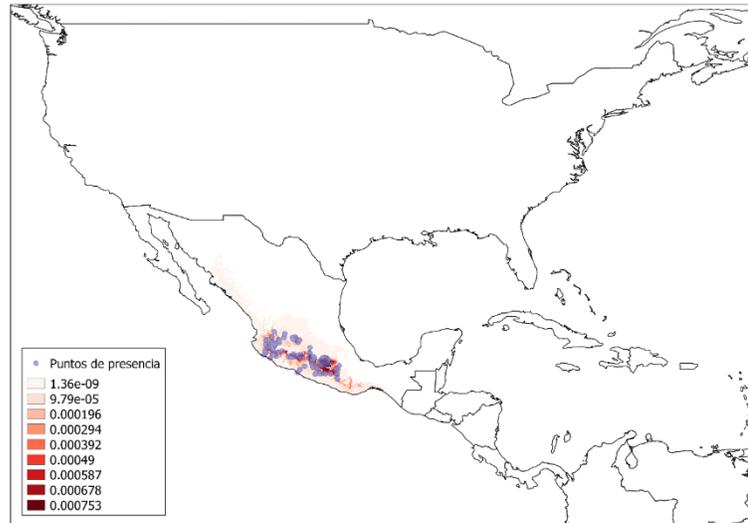


**Figura 12.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma mazzottii* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

género *Neotoma* (Carcavallo et al. 1998, Galvão & Justi 2015), y ocasionalmente se la he encontrado en los domicilios y peridomicilios humanos (Lent & Wygodzinsky 1979). Sus datos de presencia comprenden a algunos estados del sudoeste de México como el estado de Guerrero, Jalisco, Michoacán, Nayarit y Oaxaca; regiones coincidentes con las predicciones del modelo (Figura 12).

### ***Triatoma pallidipennis* (Stål, 1872)**

Esta especie ha sido hallada en el ámbito silvestre en cuevas de xenartros dasipódidos (*Dasypus novemcinctus*) y roedores cricétidos (*Hodomys alleni*, *Baiomys musculus*), como también asociada a quirópteros del género *Myotis* (Carcavallo et al. 1998, Mota et al. 2007, Galvão & Justi 2015). También



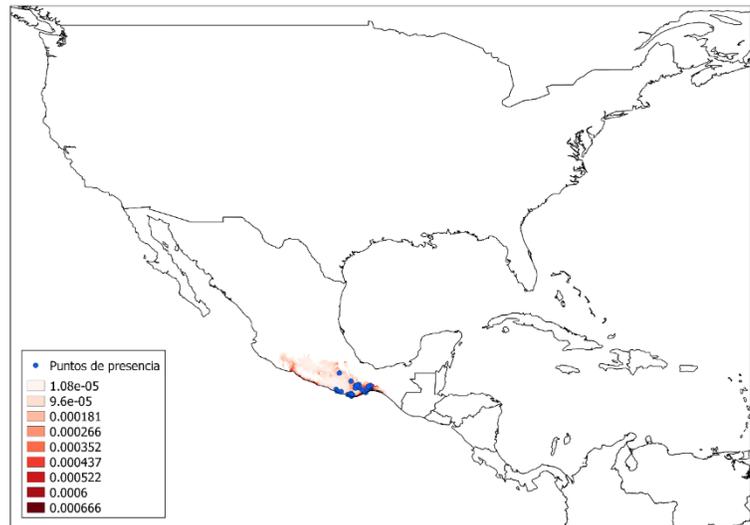
frecuenta el ambiente domiciliar y peridomiciliar asociada a animales domésticos con algunos registros de colonización (Carcavallo & Martínez 1985, Schettino et al. 2005).

Los datos de presencia se encuentran en zonas secas y semidesérticas en varios estados del sudoeste de México (Colima, Guanajuato, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca); regiones coincidentes con las predicciones del modelo (Figura 13).

**Figura 13.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma pallidipennis* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

### ***Triatoma phyllosoma*** (Burmeister, 1835)

Esta especie se la encuentra en bosques secos y semi-húmedos, con largos períodos cálidos y lluvias estacionales (Ramsey et al. 2003). Está asociada a cuevas de roedores cricétidos (*Hodomys alleni*, *Baiomys musculus*) en el ambiente silvestre (Carcavallo et al. 1998a, Mota et al. 2007, Ibarra-Cerdeña et al. 2009). Coloniza gallineros, chiqueros, y establos del peridomicilio, como también el domicilio humano (Lent & Wygodzinsky 1979b, Carcavallo & Martínez 1985).

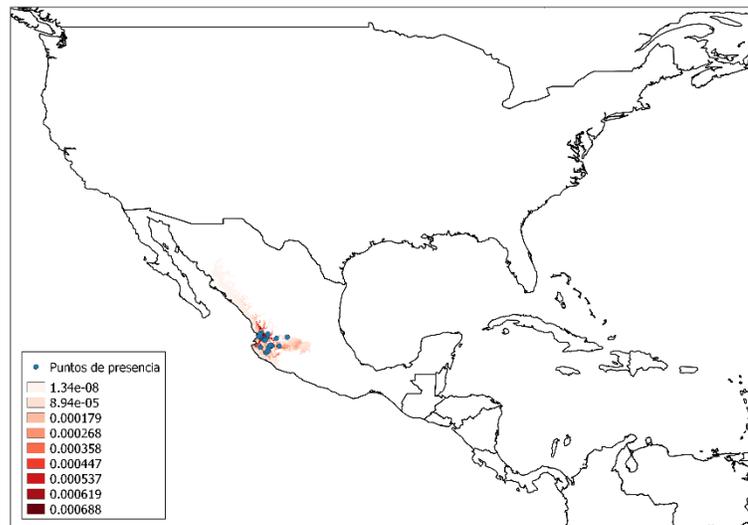


**Figura 14.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma phyllosoma* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

Sus datos de presencia abarcan principalmente el estado de Oaxaca, México. Las predicciones del modelo incluyen a este estado, pero también parte del estado de Guerrero (Figura 14).

### ***Triatoma picturata*** (Usinger, 1939)

En el ambiente silvestre se la ha encontrado en cuevas, madrigueras de mamíferos y huecos de árboles (Magallon-Gastelum et al. 2001). Predomina en el ámbito peridoméstico (gallineros) y doméstico, considerándose como uno de los vectores más importantes en la enfermedad de Chagas en México (Carcavallo et al. 1999, Martínez-Ibarra et al. 2001).



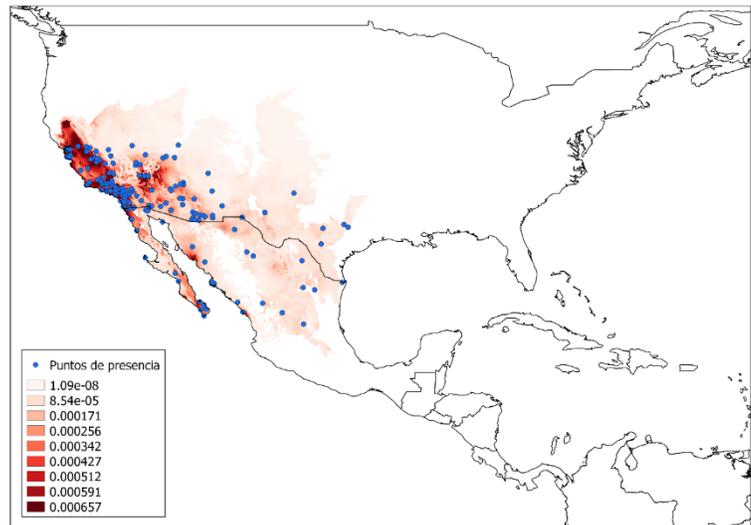
**Figura 15.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma picturata* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

*Triatoma picturata* fue descrita a partir de especímenes provenientes del estado de Nayarit, México. Los datos de presencia abarcan los estados de Jalisco y Nayarit, regiones coincidentes con las predicciones del modelo (Figura 15).

### ***Triatoma protracta* (Uhler, 1894)**

Esta especie se presenta en zonas desérticas, semidesérticas como también en áreas de monte bajo seco (Ramsey et al. 2003). Se la encuentra en lugares pedregosos, en cuevas de roedores cricétidos del género *Neotoma* (*N. micropus*, *N. albigula*, *N. fuscipes*, *N. lepida*, *N. macrotis*) (Ibarra-Cerdeña et al. 2009) y en diversas especies vegetales de los géneros *Apare*, *Opuntia*, *Lophocereus*, *Machaerocereus*, *Prosopis*, *Jucca*, *Quercus* y *Larrea* (Carcavallo et al. 1998a, Galvão & Justí 2015). También se sabe que invade el domicilio humano, pero sin colonizarlo (Hwang et al. 2010).

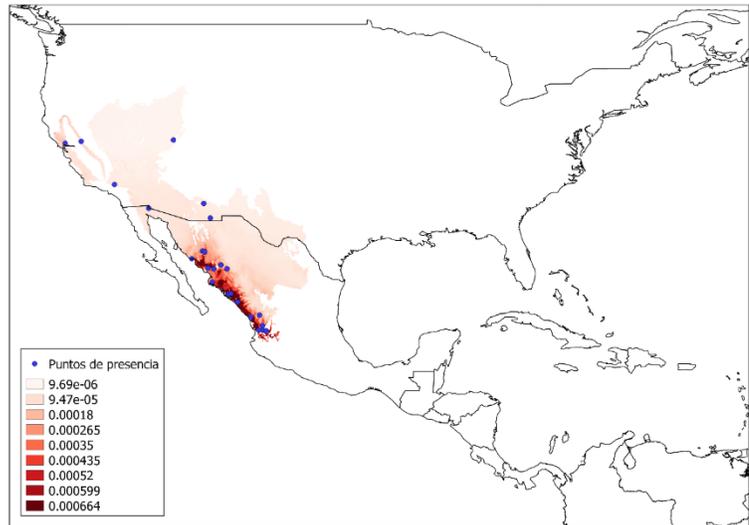
*Triatoma protracta* tiene al municipio de San Diego, estado de California, Estados Unidos, como localidad tipo. Sus datos de presencia abarcan diversos estados del centro y norte de México (Baja California, Baja California Sur, Chihuahua, Coahuila, Durango, Nuevo León, San Luís Potosí, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas y Zacatecas), juntamente con estados del sur y sudoeste de los Estados Unidos (Arizona, California, Nevada, Nueva México, Texas y Utah). Las predicciones del modelo incluyeron partes de esos estados, siendo la región oeste la de mayor predicción (Figura 16).



**Figura 26.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma protracta* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

***Triatoma recurva* (Stål, 1868)**

Esta especie habita áreas desérticas, semidesérticas o chaparrales, con veranos cálidos (Ramsey et al. 2003). En el ámbito silvestre, esta especie se encuentra en refugios de diversas especies de algunas familias de reptiles (Anguidae, Colubridae, Crotophytidae, Gekkonidae, Iguanidae, Leptotyphlopidae, Phrynosomatidae, Xantusiidae),



ocasionalmente en con roedores cricétidos (*Neotoma albigula*) y sciuridos (*Spermophilus variegatus*)

**Figura 3.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma recurva* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

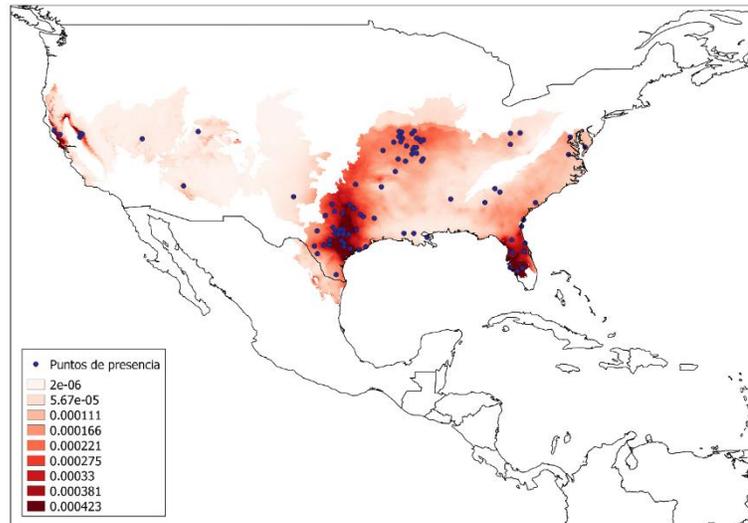
(Ryckman & Ryckman 1967, Ibarra-Cerdeña et al. 2009), como también invadiendo domicilios humanos (Carcavallo et al. 1998, Galvão & Justi 2015).

Sus datos de presencia abarcan los estados de Chihuahua, Durango, Nayarit, Sinaloa, y Sonora de México y, menos probables los de Arizona, California y Utah en Estados Unidos. Si bien las predicciones del modelo incluyeron partes de esos estados, tuvo sus mayores predicciones en la región oeste de México (Figura 17).

***Triatoma sanguisuga* (Leconte, 1855)**

Esta especie es mayormente silvestre y se la encuentra en huecos de árboles, sobre corteza y troncos caídos, o en nidos o cuevas asociada a diversos vertebrados como anfibios (*Hyla sp.*) y mamíferos (didélfidos, roedores cricétidos) (Carcavallo et al. 1998, Bern et al. 2011, Galvão & Justi 2015). También ha sido encontrada frecuentemente en el domicilio humano, pero sin colonizarlo, como también en el peridomicilio asociada con diversos animales domésticos (Lent & Wygodzinsky 1979).

*Triatoma sanguisuga* tiene como localidad tipo al municipio de Liberty, estado de Georgia, Estados Unidos. Es la especie de triatomino que presenta la distribución geográfica más amplia de los Estados Unidos (Figura 18), abarcando más de 10 estados del sudeste del país (Alabama, Arkansas, Florida, Georgia, Luisiana, Maryland,



Misuri, Ohio, Oklahoma, Carolina del Sur, Texas, y Virginia Occidental). Hay bibliografía que asegura que

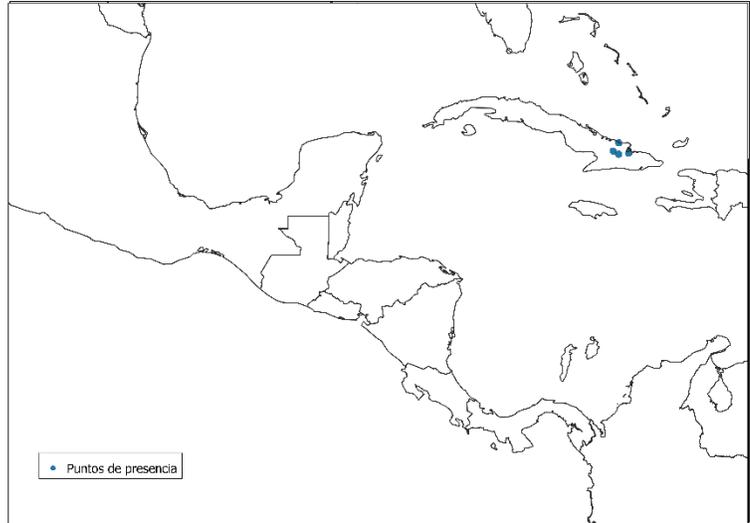
la especie ocurre solamente al sudeste de los Estados Unidos (Kjos et al. 2009), creyéndose que los especímenes colectados al oeste del estado de Texas son en verdad *T. indictiva*. Sin embargo, se recopilaron datos de la región oeste de Estados Unidos (Arizona, California, Nevada, Utah), y ante esta duda, se corroboraron con especialistas de dicha región, los cuales aseguraron que son datos fehacientes de *T. sanguisuga* (comunicación personal de Janine Ramsey). Las predicciones del modelo incluyeron partes de todos esos estados, teniendo sus predicciones más fuertes en la región de Texas, Oklahoma, Misuri, Florida y California (Figura 18).

**Figura 48.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma sanguisuga* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

## ii) **Conjunto Panamanian**

***Triatoma bruneri*** (Usinger, 1944)

Esta especie es endémica de Cuba, principalmente en la región este (Figura 19). Poco se sabe sobre su hábitat y ecología, sin embargo, ya fue registrada invadiendo el domicilio humano (Hernández-González & González Broche 2006, Fraga et al. 2011). Por ser muy parecida a *T. flavida*, fue considerada sinonimia por mucho tiempo (Lent & Wygodzinsky 1979), sin embargo, gracias a datos moleculares recientes se pudo sustentar la condición de especie de cada una (Fraga et al. 2011). Por tener



**Figura 59.** Puntos de presencia de *Triatoma bruneri*.

información geográfica que se corresponde con menos de 15 datos no se pudo aplicar el MDE.

***Triatoma flavida*** (Neiva, 1911)

Es una especie silvestre y habita principalmente cuevas asociada a roedores (*Capromys pilorides*) (Carcavallo et al. 1998). Eventualmente es encontrada en el peridomicilio e invadiendo el domicilio humano, pero sin registro de colonización (Hernández-González & González Broche 2006).



**Figura 20.** Puntos de presencia de *Triatoma flavida*.

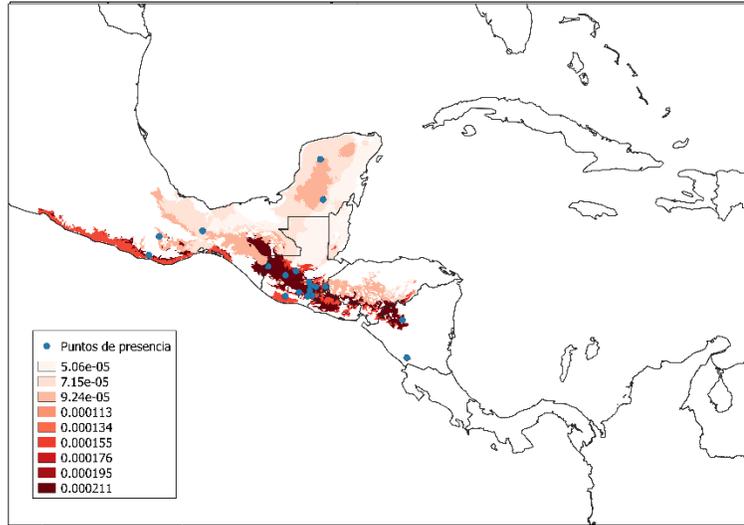
Presenta una distribución también restringida a Cuba, donde es la especie de triatomino más abundante (Figura 20). Por tener información geográfica que se corresponde con menos de 15 datos no se pudo aplicar el MDE.

***Triatoma nitida*** (Usinger, 1939)

Es una especie silvestre, encontrada en cuevas de roedores, especialmente *Neotoma* sp. y ocasionalmente invade el domicilio humano, pero sin colonizarlo (Carcavallo et al. 1998).

Sus datos de presencia comprenden los países de Guatemala, Honduras,

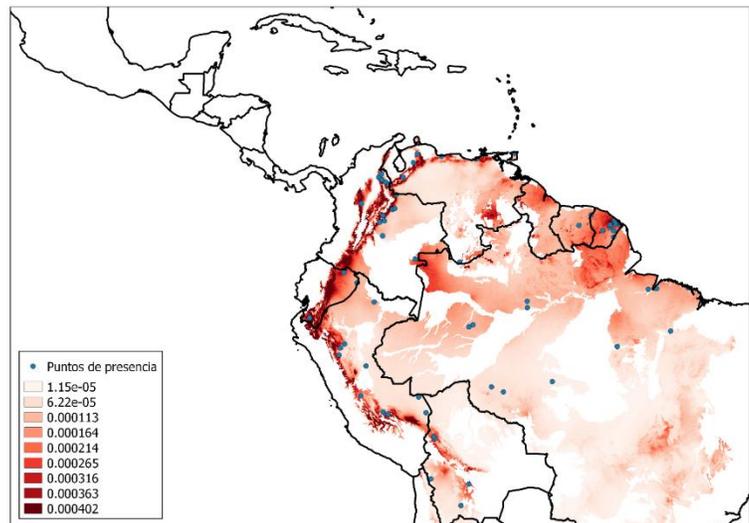
Nicaragua y México (estando presente en el estado de Oaxaca que generalmente no es mencionado) (Galvão et al. 2003, Marín et al. 2006) (Figura 21).



**Figura 26.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma nitida* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

**iii) Conjunto Amazónico-Andino*****Eratyrus mucronatus*** (Stål, 1859)

Es una especie que en hábitat silvestre se la puede hallar en cuevas y huecos de árboles habitados por murciélagos (*Phyllostomus elongatus*) y roedores (*Coendou prehensilis*), como también asociado a palmeras (*Atalea* sp., *Scheelea* sp.), y otros mamíferos (*Didelphis marsupialis*) (Carcavallo et al. 1998, Galvão & Justi 2015). Se la ha encontrado en domicilios de Bolivia, Colombia y Venezuela (Noireau et al. 1995, Carcavallo et al.



**Figura 22.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Eratyrus mucronatus* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

1998, Soto Vivas et al. 2001).

Sus datos de presencia abarcan un área conformada por territorios de países tales como Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guyana, Guayana Francesa, Perú, Suriname, Trinidad y Tobago, y Venezuela. Las predicciones del modelo incluyeron partes de esos países, y si bien no se recopilaban registros de Guyana, se la contempla porque su territorio queda dentro de la distribución geográfica potencial del modelo (Figura 22).

### ***Hermanlenticia matsunoi*** (Fernández-Loayza, 1989)

Existe muy escasa información sobre su ecología, salvo que se la ha hallado en el ámbito silvestre en cuevas asociadas a roedores (Carcavallo et al. 1998a, Chávez 2006).

Respecto a su distribución geográfica, es una especie endémica del Perú, solo encontrándose datos de presencia de las localidades de Corralón y Pias, en el estado de La libertad, Perú



Figura 23. Puntos de presencia de *Hermanlenticia matsunoi*.

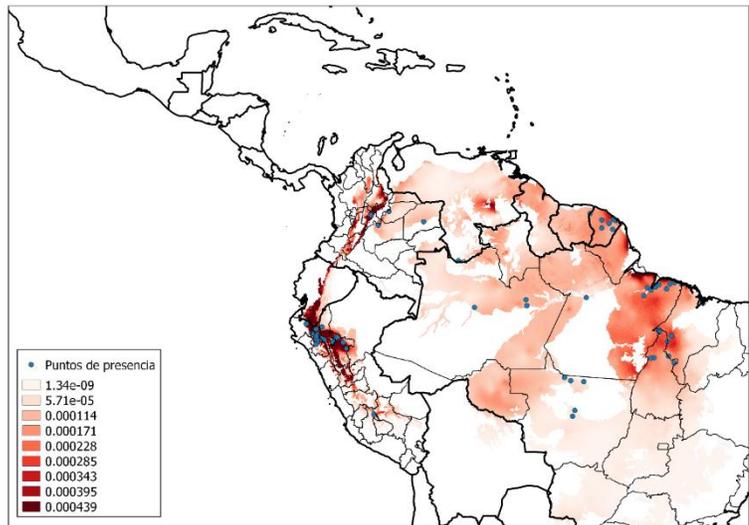
(Figura 23). Por tener

información geográfica que se corresponde con menos de 15 datos no se pudo aplicar el MDE.

### ***Panstrongylus lignarius*** (Walker, 1873)

Especie que en el hábitat silvestre se encuentra en palmeras (*Sabal sp.*, *Scheelea humboldtiana*, *Maximiliana elegans*), huecos de árboles, bromelias, nidos de tucanes, asociadas con marsupiales (*Didelphis masupialis*), quirópteros (*Desmodus rotundus*), xenartros (*Tamandua tetradactyla*) y roedores (*Coendou prehensilis*, *Echimyis sp.*) (Carcavallo et al. 1998, Gaunt & Miles 2000, Galvão & Justi 2015). También es hallada en gallineros del peridomicilio, y ocasionalmente en los domicilios humanos (Carcavallo et al., 1998, Gaunt & Miles, 2000).

Hace unos años fue determinada la sinonimia con *P. herreri* ampliando su distribución amazónica hacia áreas andinas de Colombia, Ecuador y Perú, anteriormente clasificada como áreas de la distribución geográfica de *P. herreri* (Galvão et al. 2003). Es por ello, que su distribución geográfica actual comprende los países de Brasil, Colombia, Ecuador, Guyana, Guayana Francesa, Perú, Suriname y Venezuela. Si bien no se recopilaron puntos de presencia de Guyana y Guayana Francesa, se los



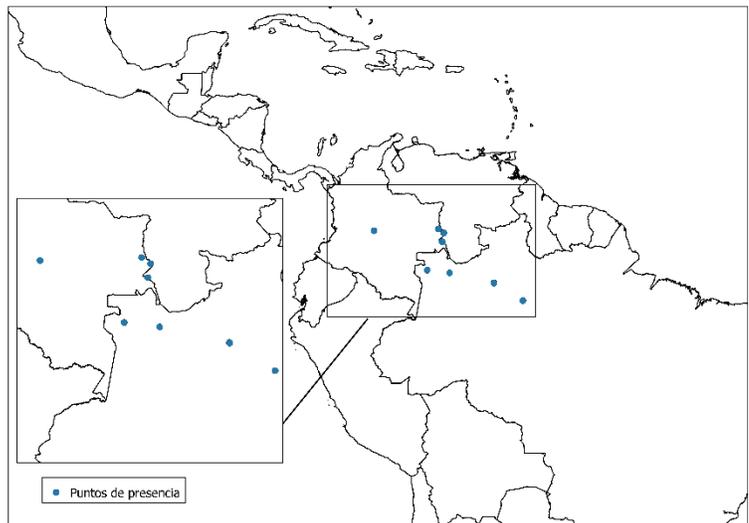
contempla porque su territorio queda dentro de la distribución geográfica potencial del modelo (Figura 24).

**Figura 24.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Panstrongylus lignarius* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

### ***Rhodnius brethesi*** (Matta, 1919)

Es una especie que en el hábitat silvestre se encuentra asociada a palmeras (*Leopoldina piassaba*), generalmente con presencia de especies de algunas familias de reptiles (Colubridae, Gekkonidae, Iguanidae, Scinidae, Teiidae, Viperidae), como así también de mamíferos dasipódidos (*Dasyopus novemcinctus*) (Carcavallo et al. 1998, Gaunt & Miles 2000, da Silva Monte 2010). Hay registros de individuos visitando el domicilio humano (D'Alessandro et al. 1971).

Su distribución no es muy amplia, teniendo datos de presencia en regiones amazónicas de Brasil (estado de Amazonas), Venezuela (estado de Amazonas) y Colombia (departamentos de



**Figura 25.** Puntos de presencia de *Rhodnius brethesi*.

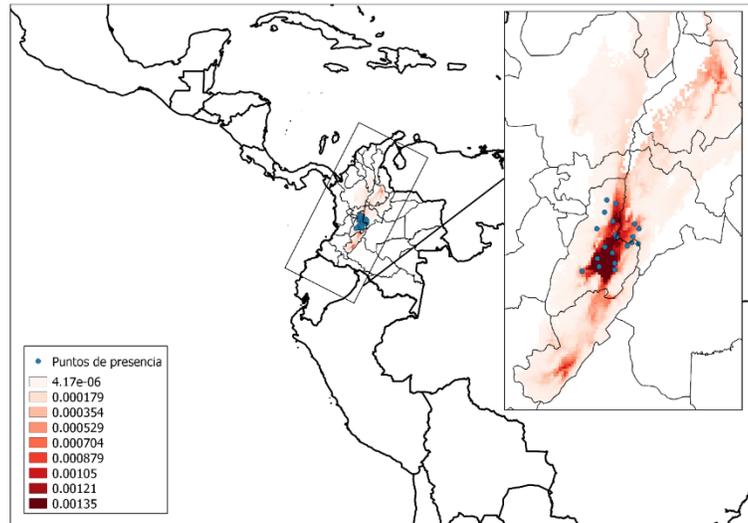
Guainía y Meta) (Figura 25). Por tener información geográfica que se corresponde con menos de 15 datos no se pudo aplicar el MDE.

### ***Rhodnius colombiensis*** (Mejia, Galvão & Jurberg, 1999)

No se tiene mucha información sobre la ecología de esta especie salvo que es principalmente silvestre en bosques secos, y está asociada a palmeras (*Attalea butyracea*) (Guhl et al. 2007, Abad-Franch & Monteiro 2007).

Por su distribución geográfica sobre el lado oeste de la cordillera de los Andes conforman el grupo pacífico o trans-andino dentro del género *Rhodnius*, junto con *R. ecuadoriensis* y *R. pallescens* (Abad-Franch & Monteiro

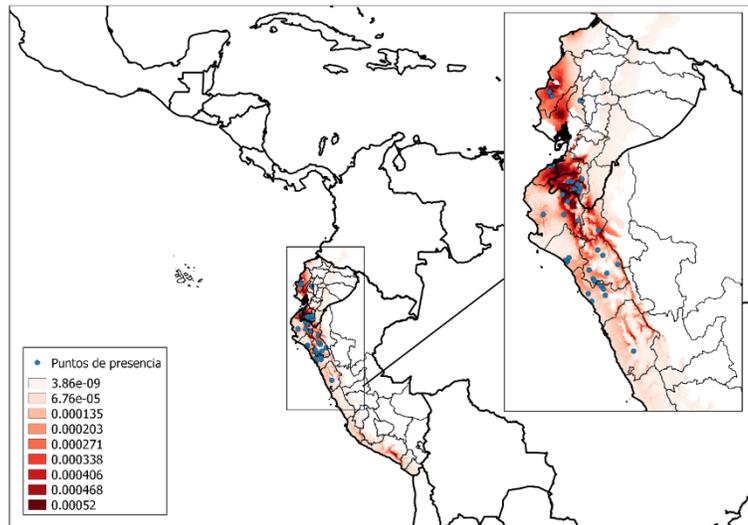
2007). Es una especie endémica de Colombia, con datos de presencia circunscriptos a los valles interandinos a lo largo del Río Magdalena entre los departamentos de Tolima y Cundinamarca. Las predicciones del modelo incluyeron parte de esta zona interandina (Figura 26).



**Figura 7.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Rhodnius colombiensis* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

***Rhodnius ecuadoriensis*** (Lent & León, 1958)

Es una especie que se la encuentra en el hábitat silvestre asociada en huecos de palmeras (*Phytelephas*, *Elaeis guineensis*) de Ecuador y Perú (Carcavallo et al. 1998, Gaunt & Miles 2000, Galvao & Justi 2015), adaptándose al hábitat doméstico y peridoméstico en algunas áreas. Hay registros de asociación con mamíferos tales como didélfidos (*Didelphis marsupialis*), roedores cricétidos (*Sigmodon peruanus*, *Rhipidomys sp.*), sciuridos (*Sciurus stramineus*), echymidos (*Proechimys decumanus*) (Carcavallo et al. 1998a, Grijalva et al. 2010, 2014).

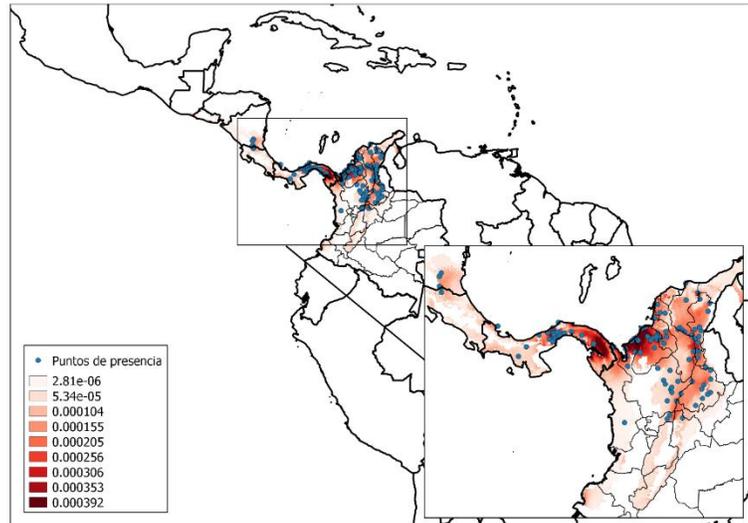


**Figura 8.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Rhodnius ecuadoriensis* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

Como se mencionó anteriormente, es la segunda de las especies que conforma el grupo trans-Andino, dentro del género *Rhodnius* (Abad-Franch & Monteiro 2007). De las tres especies que conforman este grupo, es la que posee su distribución geográfica más al sur del lado oeste de la cordillera de los Andes. Los datos de presencia abarcan la región noroeste de Perú (departamentos de Ancash, Cajamarca, La Libertad, Lambayeque, Piura y Tumbes) junto a la región centro y sudoeste de Ecuador (provincias de Loja, Los Ríos y Manabí). Las predicciones del modelo incluyeron partes de esos estados, pero también regiones más al sur continuando por la zona oeste del Perú (Figura 27).

### ***Rhodnius pallescens* (Barber, 1932)**

Especie silvestre presente en las llanuras del Caribe con climas desde semi-húmedo a árido, presente en huecos de árboles y palmeras (*Scheelea zonensis*, *Attalea butyracea*, *Cocos nucifera*, *Elaeis oleífera*, *Oenocarpus bataua*), como así también asociada a nidos de aves con presencia de mamíferos didélfidos (*Didelphis marsupialis*, *Caluromys*



*derbianus*), dormideros de xenartros (*Tamandua tetradactyla*, *Choloepus hoffmanni*, *Dasybus*

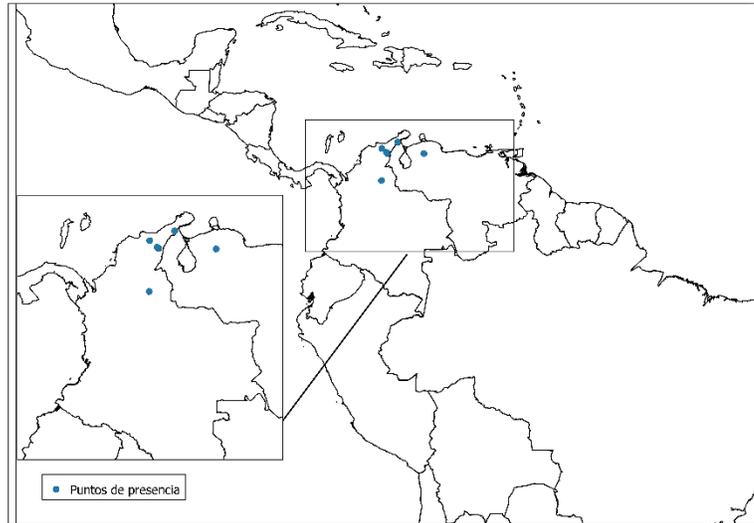
*novemcinctus*) y cuevas de roedores cricétidos (*Nyctomys sumichrasti*), múridos, sciuridos y echymidos (*Proechimys semispinosus*) (Guerrero de Moya & Scorza 1981, Carcavallo et al. 1998b, Galvão & Justi 2015).

**Figura 98.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Rhodnius pallescens* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

Es la tercera de las especies que conforman el grupo trans-Andino, dentro del género *Rhodnius* (Abad-Franch & Monteiro 2007). Su principal distribución geográfica y datos de presencia están en más de 10 estados del norte de Colombia (departamentos de Antioquia, Bolívar, Caldas, Cesar, Chocó, Córdoba, Cundinamarca, Magdalena, Norte de Santander, Santander y Sucre), expandiéndose un poco hacia centro América en países como Panamá (provincias de Bocas del Toro, Colón, Darién, Panamá y Veraguas) Costa Rica (provincia de Alajuela) y Nicaragua (departamento de Río San Juan). Las predicciones del modelo incluyeron partes de esos países, aunque tuvieron sus mejores predicciones sobre zonas del este de Bolívar y norte de Sucre en Colombia, mientras que en Panamá sobre regiones de la provincia de Panamá (Figura 28).

***Rhodnius neivai*** (Lent, 1953)

Es una especie que habita en los bosques secos y matorrales del norte de la provincia biogeográfica de Maracaibo (Abad-Franch & Monteiro 2007). Se la puede encontrar en palmeras (*Acrocomia sp.*, *Copernitia tectorum*, *Scheelea sp.*), bromelias (*Aechmea sp.*) y plantas como el *Agave sisalana*; como también



asociada a nidos de furnáridos (*Phacellodomus*) y cuevas de roedores y marsupiales (Carcavallo et al. 1998, Galvao 2014, Galvao & Justi 2015).

**Figura 10.** Puntos de presencia de *Rhodnius neivai*.

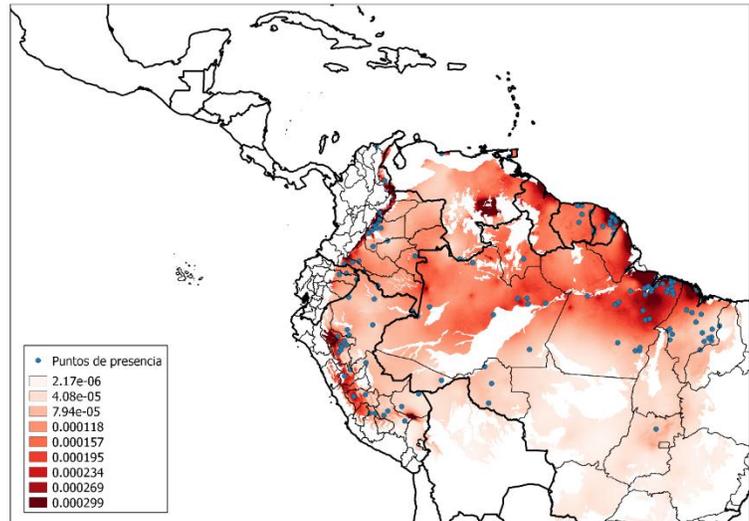
Si bien es una especie que filogenéticamente se la agrupa con especies del “grupo prolixus”, siendo uno de los dos grupos que conforman las especies cis-Andina; es la única especie que se encuentra del lado oeste de los Andes, siendo endémica de dichos bosques, incluyendo poblaciones transandinas geográficamente restringidas (Abad-Franch & Monteiro 2007, Justi et al. 2016). Por lo tanto, sus datos de presencia abarcan la región norte de Colombia (departamentos de Cesar, La Guajira y Magdalena) y noroeste de Venezuela (estado de Lara) (Figura 29). Por tener información geográfica que se corresponde con menos de 15 datos no se pudo aplicar el MDE.

***Rhodnius pictipes*** (Stål, 1872)

Especie que se encuentra principalmente en el hábitat silvestre en palmeras (*Acrocomia sclerocarpa*, *Copernitia australis*, *Orbignya speciosa*, *Jessenia polycarpa*, *Maximiliana regia*, *Scheelea sp.*, *Attalea phalerata*) y bromelias (*Aechmea sp.*), sin embargo, especímenes adultos son a menudo encontrados en domicilios humanos o capturados cerca de fuentes de luz (Carcavallo et al. 1998, Gaunt & Miles 2000,

Galvao & Justi 2015). Se los ha encontrado asociados a mamíferos quirópteros, didélfidos (*Didelphis marsupialis*, *Marmosa demerarae*), xenartros (*Tamandua tetradactyla*) y roedores cricétidos (*Sigmodon sp.*) (Guerrero de Moya and Scorza 1981, Carcavallo et al. 1998, Rabinovich et al. 2011, Cazorla-Perfetti 2016).

Es una de las especies del “grupo pictipes” que conforman el grupo cis-Andino, por lo tanto, su distribución está principalmente del lado este de la cordillera de los Andes (Abad-Franch & Monteiro 2007, Justi & Galvao 2016). Tiene una distribución bastante amplia con datos de presencia abarcando países como Brasil



(estados de Acre, Amapá, Amazonas, Marañón, Pará, Piauí, Rondonia, Roraima y Tocantins), Colombia

(departamentos de Amazonas, Boyacá, Caquetá, Cundinamarca, Guaviare, La Guajira, Meta, Norte de Santander, Putumayo y Vaupés), Ecuador (provincias de Orellano y Sucumbios), Guyana, Guayana Francesa, Perú (departamentos de Ayacucho, Cusco, Huánuco, Junín, Loreto, Madre de Dios, San Martín y Ucayali), Suriname (distritos de Brokopondo, Paramaribo, Saramacca, Sipaliwini y Wanica), Trinidad y Tobago (Siparia) y Venezuela (estados de Amazonas, Aragua y Carabobo). Las predicciones del modelo incluyeron partes de esos países (Figura 30).

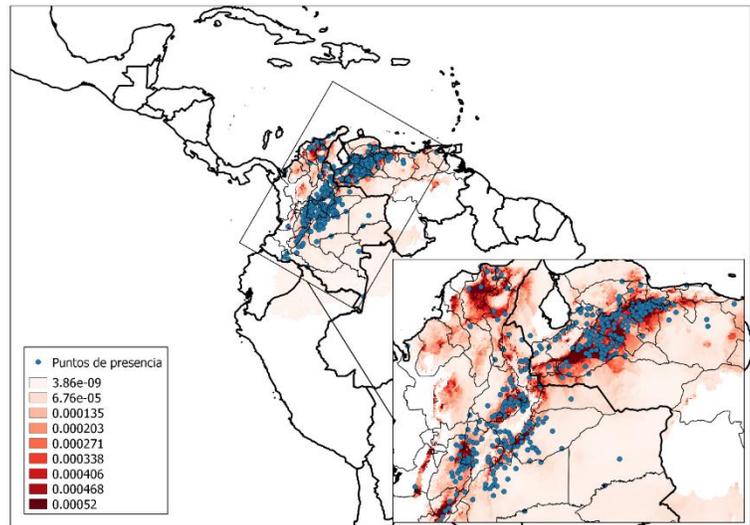
**Figura 30.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Rhodnius pictipes* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

### ***Rhodnius prolixus* (Stål, 1859)**

Si bien es una especie que se la encuentra con poblaciones abundantes en el hábitat silvestre sobre palmeras (*Acrocomia sp.*, *Sabal sp.*, *Scheelea sp.*, *Attalea butyracea*) (Guerrero de Moya & Scorza 1981, Carcavallo et al. 1998, Galvao & Justi 2015) y asociados a diversas especies de familias de mamíferos silvestres (Mephitidae, Didelphidae, Myrmecophagidae, Dasypodidae, Cricetidae, Cuniculidae) (Carcavallo et al. 1998, Rabinovich et al. 2011), la misma se ha adaptado extremadamente bien a los domicilios humanos siendo el principal vector de la región. La región Andina de

Colombia y Venezuela que alberga la mayor densidad de asentamientos humanos en los valles interandinos; tiene a esta especie muy domiciliada (Guhl et al. 2007).

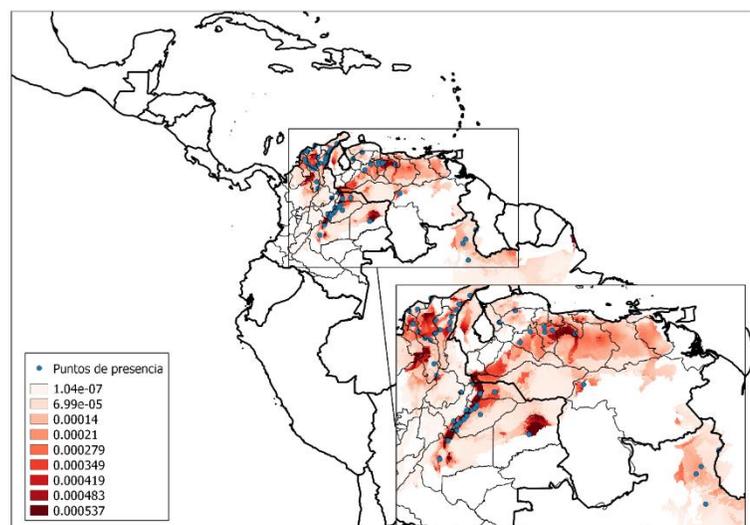
Como se mencionó, los datos de presencia se ubican en la región interandina de los países de Colombia (departamentos de Amazonas, Antioquia, Arauca, Bolívar, Boyacá, Caquetá, Casanare, Cesar, Cundinamarca, Guainía, Guaviare, Huila, La Guajira, Magdalena, Meta, Norte de Santander, Putumayo, Santander, Tolima, Valle del Cauca, Vaupés y Vichada) y Venezuela (estados de Barinas, Carabobo, Cojedes, Distrito Capital, Falcón, Guárico, Lara, Mérida, Monagas, Portuguesa, Táchira, Trujillo, Vargas y Yaracuy). Las predicciones del modelo incluyeron partes de todos los estados mencionados (Figura 31).



**Figura 31.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Rhodnius prolixus* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

### ***Triatoma maculata*** (Erichson, 1848)

Es una especie generalista, encontrada en el ambiente silvestre, principalmente en diversos nidos de aves (Furnariidae, Dendrocolaptidae), aunque también en cuevas de mamíferos (roedores, didélfidos, edentados, murciélagos) y reptiles, en palmeras (*Acrocomia*, *Attalea humboldtiana*, *Coccothrinax*, *Copernicia*, *Sabal*, *Scheelea*), huecos de árboles, y bromeliáceas. En el



peridomicilio, se la ha encontrado en gallineros, y

**Figura 32.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma maculata* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

corrales; al mismo tiempo que colonizando el domicilio, siendo un importante vector en la región (Guerrero de Moya & Scorza 1981, Carcavallo et al. 1998b, Cantillo-Barraza et al. 2015, Galvão and Justi 2015).

Sus datos de presencia abarcan países como Brasil (estado de Roraima), Colombia (departamentos de Arauca, Atlántico, Bolívar, Boyacá, Casanare, Cesar, La Guajira, Magdalena, Meta, Santander y Vichada), Venezuela estados de Aragua, Bolivar, Cojedes, Lara y Portuguesa). A pesar de estar expresada su presencia en algunas fuentes (Carcavallo et al. 1998, Galvao et al. 2003), Bérenger et al. (2009) rechaza su presencia en Guyana Francesa, región a la cual las predicciones del modelo tampoco la incluyen (Figura 32).

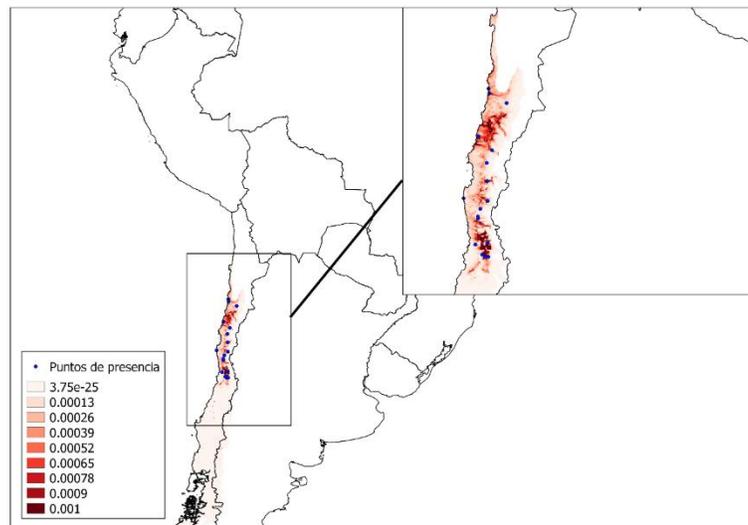
#### iv) **Conjunto corredor Caatinga-Cerrado-Chaco.**

##### ***Mepraia spinolai*** (Porter, 1934)

Especie restringida a zonas semiáridas y áridas. Se encuentra a menudo en colinas pedregosas, grietas rocosas, nidos de pájaros (*Cathartes aura*), madrigueras de mamíferos didélfidos (*Thylamys elegans*), lepóridos, roedores abrocómidos (*Abrocoma bennettii*), cricétidos (*Olygorizomys longicaudatus*, *Phyllotis darwini*), múridos

(*Abrothrix olivaceus*) y octodóntidos (*Octodon degus*); y asociados a algunos reptiles (*Tachymenis peruviana*)

(Carcavallo et al. 1998b, Sagua Franco et al. 2000, Botto-Mahan et al. 2005, Galvão & Justi 2015, Chacón et al. 2016). También está presente en corrales de animales domésticos y puede ocasionalmente ser recogida en domicilios humanos (Lent & Wygodzinsky 1979, Carcavallo et al. 1998b, Canals L. et al. 2000). Se la considera como una especie potencialmente peligrosa debido al aumento de la colonización de las casas en las áreas rurales, especialmente después de que el vector doméstico principal (*T. infestans*) ha sido técnicamente erradicado (Cattan et al. 2002). Como



**Figura 33.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Mepraia spinolai* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

particularidad, a diferencia de otros triatominos, es una especie diurna con un pico de actividad al mediodía (Canals et al. 1997).

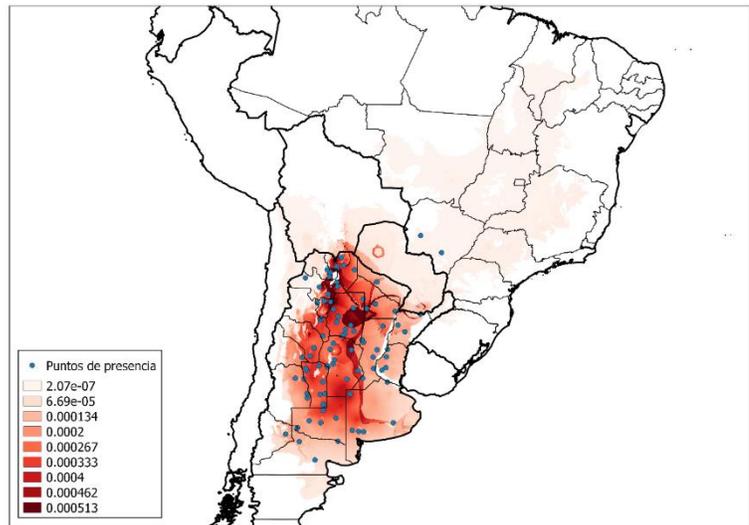
Es una especie endémica de Chile, con datos de presencia en la zona centro-norte del país, compuesta por las regiones de Atacama (III), Coquimbo (IV), Metropolitana de Santiago (RM) y Valparaíso (V) áreas coincidentes con las predicciones del modelo (Figura 33).

### ***Panstrongylus guentheri*** (Berg, 1879)

Es una especie que se distribuye en áreas desérticas y semidesérticas (Curto de Casas & Carcavallo 1984). Está considerada como una especie de hábitos silvestres presentándose en cuevas de mamíferos (didélfidos, xenartros y roedores) y en corrales de animales domésticos o pilas de leña del peridomicilio (Carcavallo et al. 1994, Carcavallo et al. 1998).

Sin embargo, hay registros que en dos localidades de Brasil fueron encontrados especímenes dentro de los domicilios (Almeida et al. 2008a). Por otra parte, durante los años 2008-2013, fueron capturados ejemplares adultos en reiteradas ocasiones por personal de nuestro laboratorio en domicilios de la localidad de El Palmar (provincia de Chaco) y durante el 2016 en domicilios de la localidad de Ayacucho (provincia de San Luis), Argentina.

Es una especie distribuida principalmente en Argentina con registros de presencia en varias de sus provincias (Buenos Aires, Catamarca, Chaco, Córdoba, Corriente, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, La Pampa, La Rioja, Mendoza, Neuquén, Río Negro, Salta, San Juan, San Luis, Santa Fe y Santiago del Estero), coincidente con las predicciones del modelo. Si bien no se han obtenido datos de presencia en nuestra recopilación, algunas citas bibliográficas la mencionan en Paraguay y en el sudeste de Bolivia

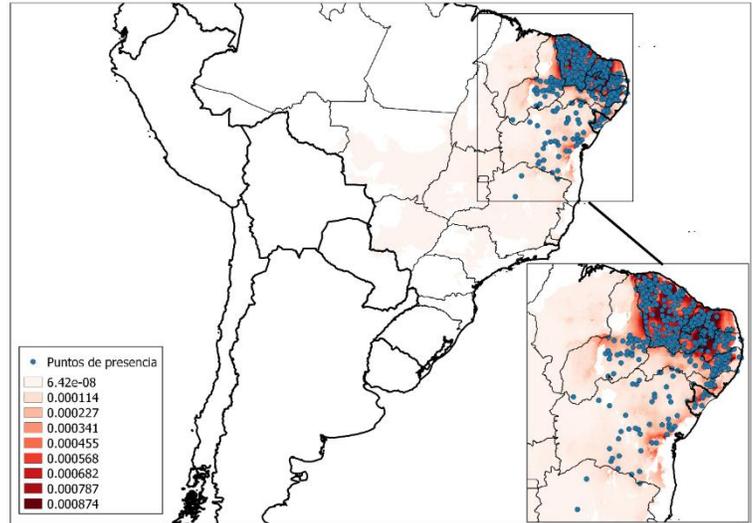


**Figura 34.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Panstrongylus guentheri* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

(Martinez & Cichero 1972, Canese 1973). Con los reportes de Almeida et al. (2008) de nuevas presencias en el estado de Mato Grosso do Sul, Brasil, se podría inferir que son verídicas las menciones de presencia en Paraguay, pero faltarían registros de presencia en las diversas fuentes de información revisadas (Figura 34).

***Panstrongylus lutzi*** (Neiva & Pinto, 1923)

Especie que en el hábitat silvestre se la encuentra en madrigueras de armadillos (*Euphractus sexcinctus* y *Dasyopus novemcinctus*) y rocas habitadas por roedores (*Kerodon rupestris*). También se la ha encontrado asociada a didélfidos (*Didelphis marsupialis*) (Dias-Lima et al. 2003, Caranha et al. 2006, Galvão 2014). Los adultos a menudo se encuentran en el peridomicilio y dentro de las casas (Carcavallo et al 1998).

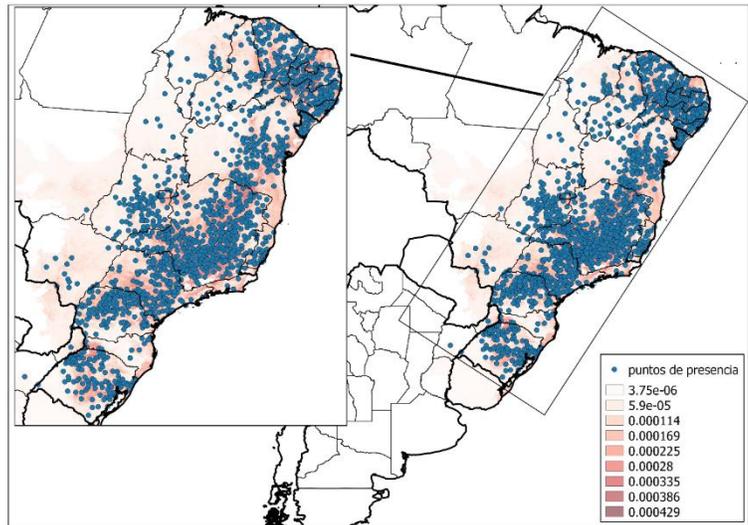


**Figura 35.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Panstrongylus lutzi* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

Es una especie endémica de Brasil con datos de presencia abarcando los estados del noreste del país como Alagoas, Bahía, Ceará, Minas Gerais, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte y Sergipe. Las predicciones del modelo incluyeron partes de esos estados (Figura 35).

***Panstrongylus megistus*** (Burmeister, 1835)

Especie que en el hábitat silvestre se la puede encontrar presente en diversas palmeras (*Acrocromia sclerocarpa*, *A. macrocarpa*, *Attalea sp.*, *Arecastrum romanzoffianum*, *Cocos schizophyla*, *Orbinya martiana*, *Syagrus oleracea*), refugios de roedores (*Phyllomys dasythrix*), xenartros dasipódidos, marsupiales didélfidos (*Didelphis marsupialis*, *D. albiventris*) y murciélagos; nidos de aves y huecos de árboles (Carcavallo et al. 1998, Gaunt & Miles 2000, Galvao & Justi 2015). Es una especie que está muy asociada al ambiente peridomiciliar en gallineros y diversas estructuras, como también en los domicilios humanos siendo uno de los vectores más importantes de la región (Carcavallo et al 1998).

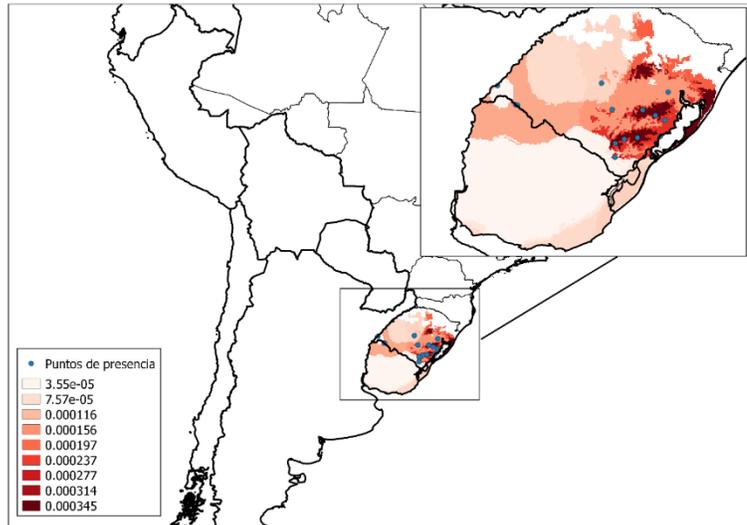


**Figura 36.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Panstrongylus megistus* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

Es una especie que tiene una amplia distribución en toda la zona del corredor caatinga-cerrado con datos de presencia abarcando varios estados de Brasil (Alagoas, Bahía, Ceará, Distrito Federal, Espírito Santo, Goiás, Maranhão, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, Minas Gerais, Paraíba, Paraná, Pernambuco, Piauí, Rio de Janeiro, Rio Grande do Norte, Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Sao Paulo, Sergipe y Tocantins) y la zona litoral de Argentina (Corrientes y Misiones). Si bien hay citas que mencionan su presencia en Bolivia, Paraguay y Uruguay (Carcavallo et al. 1998, Galvao et al. 2003, Galvao 2014), no se han encontrado registros en las fuentes de información revisadas. Las predicciones del modelo incluyeron partes de todos los estados mencionados (Figura 36).

### ***Panstrongylus tupynambai*** (Lent, 1942)

Es una especie que en el ámbito silvestre se la puede encontrar debajo de rocas (Alves Martins et al. 2006), en refugios de roedores cricétidos y asociada a mamíferos didélfidos (Galvao & Justí 2015). También es hallada ocasionalmente en peridomicilios y domicilios humanos (Carcavallo et al. 1998a, Patterson et al. 2009).



Su distribución geográfica se restringe al sur de Brasil con datos de presencia en el estado de Río Grande do Sul.

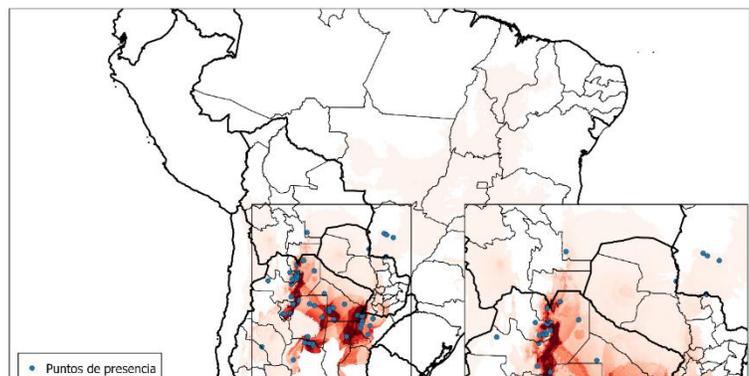
**Figura 37.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Panstrongylus tupynambai* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

Si bien hay menciones sobre su distribución en Uruguay (Salvatella 1986, Carcavallo et al. 1998a, Galvão et al. 2003, Galvão 2014) coincidente con su distribución potencial, no se han encontrado registros de presencia en dicho país (Figura 37).

### ***Psammolestes coreodes*** (Bergroth, 1911)

Es una especie exclusivamente silvestre especializada en habitar nidos de las familias de aves Furnariidae (*Coryphistera alaudina*, *Phacellodomus sibilatrix*, *Phacellodomus rufifrons*, *Pseudoseisura sp.*) y Psittacidae (*Myiopsitta monacha cotorra*) (Carcavallo et al. 1998a, Gaunt & Miles 2000, Marti et al. 2014, Galvão & Justí 2015) al igual que las dos especies con las que comparte el género (*Ps. tertius* y *Ps. arthuri*, Gurgel-Gonçalves & Silva 2009). También fue encontrada entre corteza del árbol "quebracho colorado" (*Schinopsis balansae*) donde suelen estar los nidos de las aves mencionadas anteriormente (Lent & Wygodzinsky 1979).

De las especies con las que comparte el género, es la que posee su distribución más austral en el chaco argentino, teniendo datos de presencia en



**Figura 118.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Psammolestes coreodes* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

los países de Argentina (provincias de Chaco, Córdoba, Corrientes, Jujuy, La Rioja, Salta, Santa Fe, Santiago del Estero y Tucumán), Bolivia (Santa Cruz), Brasil (estado de Mato Grosso) y Paraguay (departamentos de Alto Paraguay y Amambay). Las predicciones del modelo incluyeron partes de los países mencionados, pero sobre todo en las provincias de Chaco, Corrientes, norte de Santa Fe, Norte de Córdoba, norte y este de Santiago del estero, Tucumán y este de Salta (Figura 38).

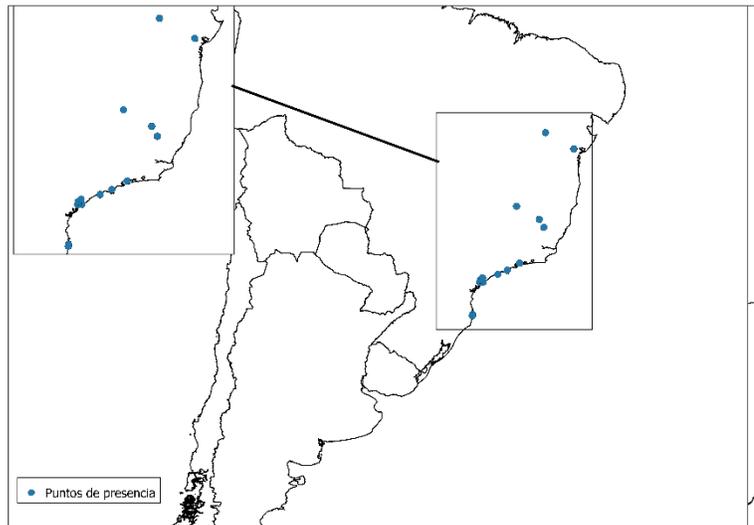
***Rhodnius domesticus*** (Neiva & Pinto, 1923)

Es una especie que, a pesar de su nombre, tiene hábitos casi exclusivamente silvestres

en la mata atlántica de Brasil, y raramente es encontrada en domicilios humanos. Se la puede encontrar sobre bromelias, en huecos de árboles, sobre palmeras (*Attalea sp.*), en cuevas de roedores echimidos (*Phyllomys blainvillii*, *Phyllomys dasythrix*) y refugios de marsupiales (*Didelphis albiventris*,

*Marmosa demerarae*)

(Carcavallo et al. 1998, Gaunt & Miles 2000, Abad-Franch et al. 2005).

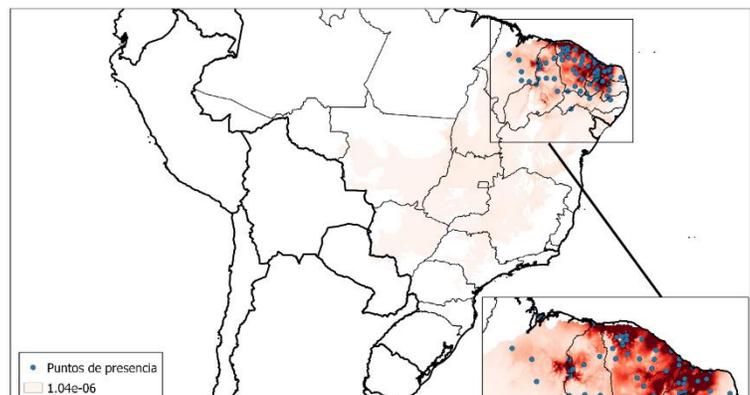


**Figura 129.** Puntos de presencia de *Rhodnius domesticus*.

Es una especie endémica de Brasil con datos de presencia abarcando los estados de Bahía, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, Santa Catarina y Sao Paulo. Si bien está mencionada su presencia en el estado de Paraná (Galvao et al. 2014), no hemos encontrado registros de localidades con presencia de la especie en dicho estado (Figura). Por tener información geográfica que se corresponde con menos de 15 datos no se pudo aplicar el MDE.

***Rhodnius nasutus*** (Stål, 1859)

Es una especie que en el hábitat silvestre se la puede encontrar asociada a palmeras, especialmente en palmas carnaúba (*Copernicia cerifera*,



**Figura 130.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Rhodnius nasutus* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

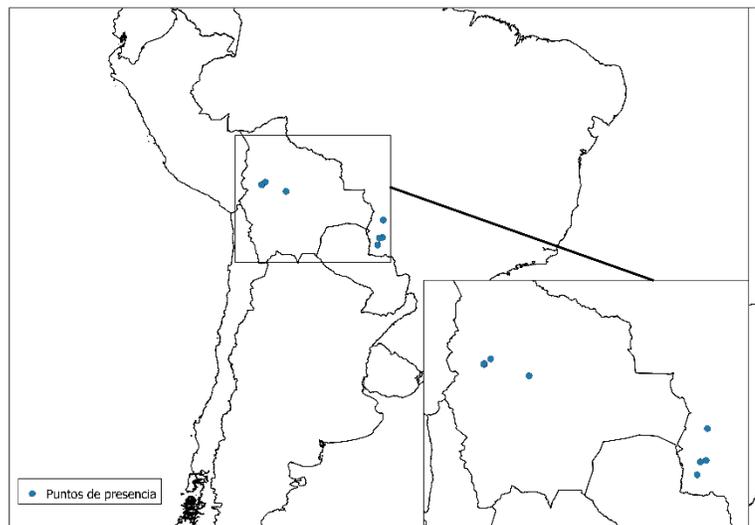
palma nativa del noreste de Brasil), aunque también puede ser encontrada en otras especies arbóreas de la región de caatinga como *Licania rigida* (Abad-Franch et al. 2005, Lima & Sarquis 2008). Eventualmente puede ser encontrada en domicilios, aunque es más común en gallineros del peridomicilio (Carcavallo et al. 1998).

La distribución geográfica de esta especie está restringida al noreste de Brasil, con datos de presencia comprendiendo los estados de Bahía, Ceará, Marañao, Paraíba, Pernambuco, Piauí y Rio Grande do Norte; región coincidente con las predicciones del modelo (Figura 40).

### ***Rhodnius stali*** (Lent, Jurberg & Galvão, 1993)

Es una especie que hasta hace poco tiempo se la consideraba exclusivamente silvestre presente en palmeras (*Attalea phalerata*) o asociada a madrigueras de mamíferos prociónidos (*Nasua nasua*) y didélfidos (Carcavallo et al. 1998b, Abad-Franch et al. 2005, de Lima et al. 2015). Sin embargo, últimamente se la ha encontrado en peridomicilios y domicilios del departamento de Alto Beni, Bolivia, comenzando así un posible comienzo de domiciliación (Justi et al. 2010).

Hasta el momento su distribución geográfica abarcaba solo a Brasil (estado de Mato Grosso do Sul). Con los nuevos registros, se amplía al estado de Alto Beni, Bolivia, quedando territorio entre medio, que tal vez, se necesite investigar más para recolectar nuevos registros de presencia (Figura 41). Por tener información geográfica que se corresponde con menos de 15

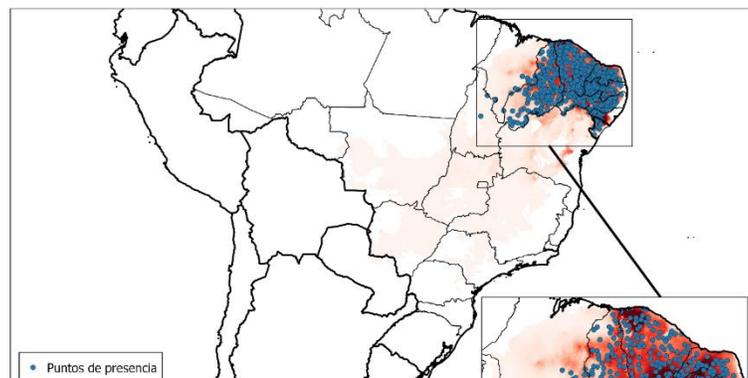


**Figura 41.** Puntos de presencia de *Rhodnius stali* tomados de la recopilación bibliográfica.

datos no se pudo aplicar el MDE.

### ***Triatoma brasiliensis*** (Neiva, 1911)

Es una especie que a sus poblaciones silvestres se las



**Figura 42.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma brasiliensis* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

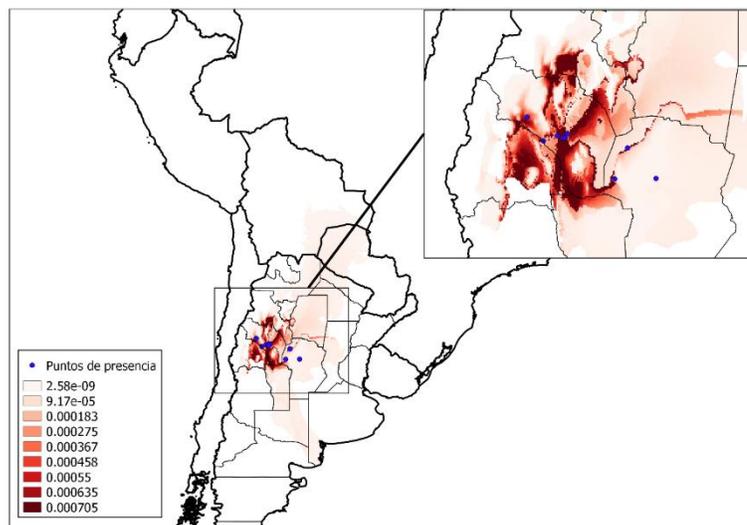
puede encontrar en espacios entre o bajo rocas, en nidos de roedores cávidos (*Cavia aperea*, *Kerodon rupestris*, *Galea spixii*) y echímidos (*Thrichomys apereoides*, *Thrichomys laurentius*), asociada a mamíferos didélfidos (*Didelphis marsupialis*) o dasipódidos (*Dasypus novemcinctus*), como también asociada a especies de diversas familias de reptiles (Scindidae, Teiidae, Tropiduridae) (Carcavallo et al. 1998b, Sarquis et al. 2010, Guarneri et al. 2011, Rabinovich et al. 2011, Galvão & Justi 2015, Almeida et al. 2016). Es una especie que invade y coloniza ambientes domésticos humanos, siendo considerada de esta forma la principal transmisora de *T. cruzi* en el noreste brasileiro (Costa et al. 2003).

Esta especie presenta una distribución geográfica circunscripta al noreste de Brasil, y tiene como localidad tipo al municipio de Caicó, estado do Rio Grande do Norte. Si bien esta especie está clasificada en dos subespecies (*Triatoma brasiliensis brasiliensis* y *Triatoma brasiliensis macromelasoma*) (Costa et al. 2013) aquí se consideró a la distribución geográfica de ambas como una sola. Los datos de presencia recolectados abarcan los estados de Alagoas, Ceará, Maranhão, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Sergipe, Tocantins y Rio Grande do Norte. Las predicciones del modelo incluyeron partes de esos estados, pero también áreas de Pará, Goiás, Minas Gerais, Distrito Federal y Bahía, como pertenecientes a la distribución potencial de la especie. Estas áreas predichas por el modelo, más allá de los lugares con datos de presencia, coinciden con áreas de las distribuciones de las otras especies que componen el 'complejo brasiliensis' (*T. b. brasiliensis*, *T. b. macromelasoma*, *T. melanica*, *T. juazeirensis* y *T. sherlocki*), las cuales en algunos casos se superponen o no están bien definidas (Costa et al. 2014, 2016) (Figura 42).

### ***Triatoma breyeri*** (Del Ponte, 1930)

Es una especie que se encuentra principalmente en el hábitat silvestre en nidos de aves, debajo de rocas, y en cuevas de roedores cavidos (*Cavia aperea*) (Carcavallo et al. 1998a, Susevich et al. 2012).

Es una especie endémica de Argentina que se ha encontrado registros históricos de presencia en las



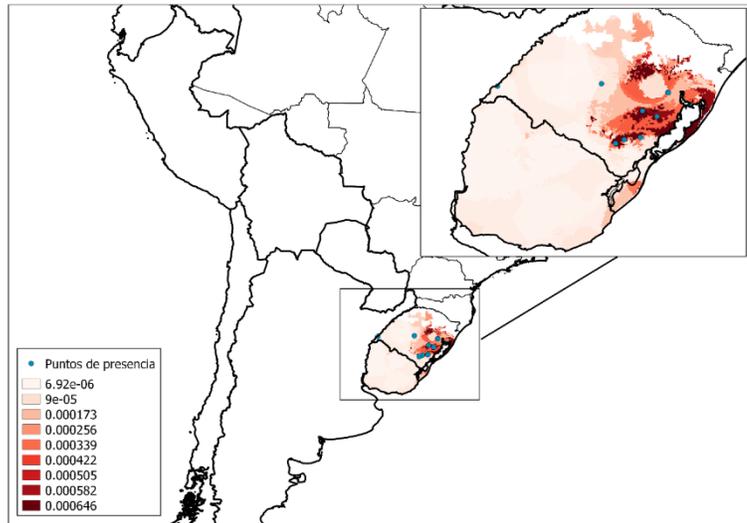
**Figura 414.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma breyeri* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

provincias de Córdoba y La Rioja. Sin embargo, en los últimos 20 años el único registro está restringido a ninfas y adultos colectados por personal de nuestro laboratorio en pilas de hojas de palmera en la localidad de Patquia Viejo (Provincia de La Rioja) durante el 2008-2010. Las predicciones del modelo coinciden con regiones de los sitios mencionados (Figura 43).

### ***Triatoma carcavalloi*** (Jurberg, Rocha & Lent, 1998)

Es una especie con hábitos rupestres, estando presente en ambientes pedregosos naturales, entre o sobre rocas, conviviendo con *Triatoma circummaculata* y *Triatoma rubrovaria*. Hay registros de alimentación de hemolinfa de blatídeos (Almeida et al., 2002; Ruas-Neto & Corseuil, 2002). Ha sido encontrada también invadiendo domicilios humanos (Jurberg et al. 1998).

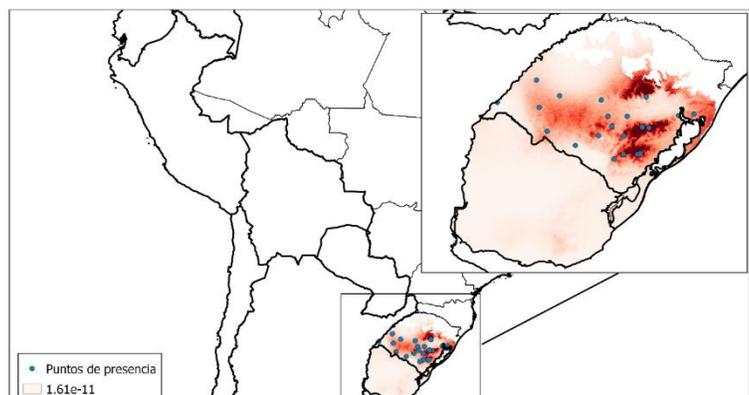
Esta especie fue descrita en base a seis hembras coletadas en lo municipios de Santana do Livramento, Canguçu, Jaguarão, y Dom Feliciano, estado de Rio Grande do Sul, Brasil (Jurberg et al, 1998). Sus datos de presencia están restringidos a este estado brasileiro, coincidente con las predicciones del modelo (Figura 44).



**Figura 44.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma carcavalloi* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

### ***Triatoma circummaculata*** (Stål, 1859)

Es una especie que posee también hábitos rupestres, habitando espacios sobre y entre rocas asociada a roedores y cucarachas (*Blaptica dubia*), frecuentemente junto a *Triatoma rubrovaria* y *Triatoma carcavalloi*, como ya fue



**Figura 45.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma circummaculata* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

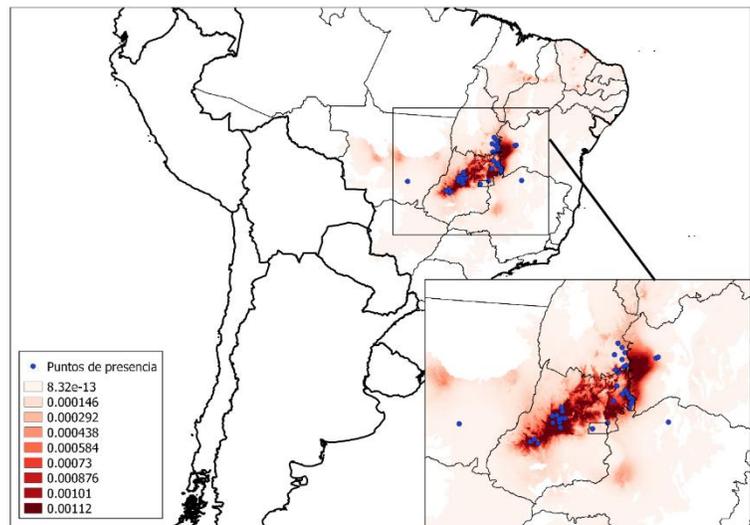
mencionado (Lent & Wygodzinsky 1979, Salvatella 1986, Almeida et al. 2002). Ha sido hallada en el peridomicilio y domicilio humano, aunque sin colonizarlo (Ruas-Neto & Corseuil 2002; Almeida et al. 2009).

Sus datos de presencia abarcan el estado de Rio Grande do Sul, Brasil, y si bien hay citas que la mencionan como especie presente en el Uruguay (Salvatella 1986), no hemos encontrado registros de localidades en nuestra revisión; salvo una mención en el departamento de Paysandú (Leite 2013) (Figura 45).

### ***Triatoma costalimai*** (Verano & Galvão, 1958)

Es una especie que se la ha encontrado en rocas cercanas a cuevas de roedores cavidos (*Kerodon rupestris*), cricétidos (*Calomys callosus*) y echímidos (*Thrichomys apereoides*), como también asociada a marsupiales didélfidos (*Didelphis albiventris*), dasipódidos y reptiles (Lent & Wygodzinsky 1979, Carcavallo et al. 1998, Rabinovich et al. 2011, Machiner et al. 2012). Fue

registrada invadiendo el domicilio humano (Silveira et al. 2001; de Oliveira & da Silva 2007).

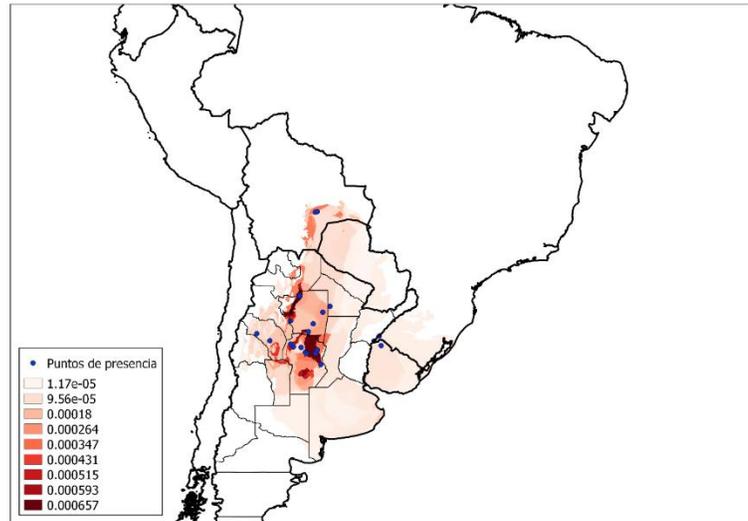


**Figura 46.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma costalimai* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

*Triatoma costalimai* fue descrita en base a especímenes colectados en el municipio de Taguatinga, estado de Tocantins, Brasil. Los datos de presencia abarcan los estados brasileros de Bahía, Goiás, Mato Grosso, Minas Gerais y Tocantins. Las predicciones del modelo coinciden con regiones de estos estados predominando en Goiás y la zona oeste de Bahía (Figura 46).

***Triatoma delponte*** (Romana & Abalos, 1947)

Es una especie principalmente ornitófila encontrada con mayor frecuencia en nidos de Psittacidos (*Myiopsitta monacha cotorra*), aunque también de Furnaridos. Una vez que los nidos son abandonados pasan a alimentarse de pequeños roedores cricétidos (*Graomys griseoflavus*) o didélfidos (*Thylamys pusillus*) que toman al mismo como refugio (Salvatella Agrelo et al. 1993, Carcavallo et al. 1998, Ceballos 2010).

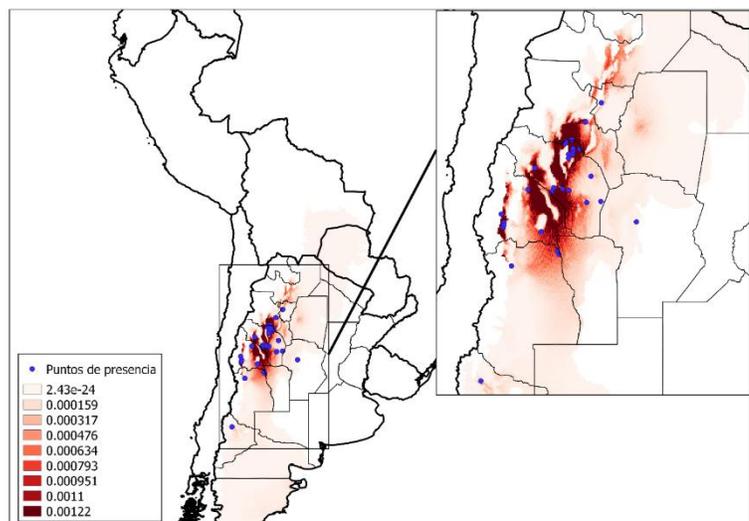


**Figura 157.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma delponte* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

Los datos de presencia abarcan diferentes provincias de la región centro-norte de Argentina (Catamarca, Chaco, Córdoba, La Rioja y Santiago del Estero), el departamento de Santa Cruz en Bolivia, el estado de Rio Grande do Sul en Brasil y el departamento de Artigas en Uruguay. Si bien las predicciones del modelo coinciden con regiones de los estados, provincias y departamentos mencionados, predomina en una la región centro-norte de Argentina y un sector de Bolivia (Figura 47).

***Triatoma eratyrisiformis*** (Del Ponte, 1929)

Es una especie de hábitos silvestres que se la puede hallar en madrigueras de xenartros, cuevas de roedores caviidos (*Microcavia australis*), bajo rocas o entre troncos secos de árboles caídos (Lent & Wygodzinsky



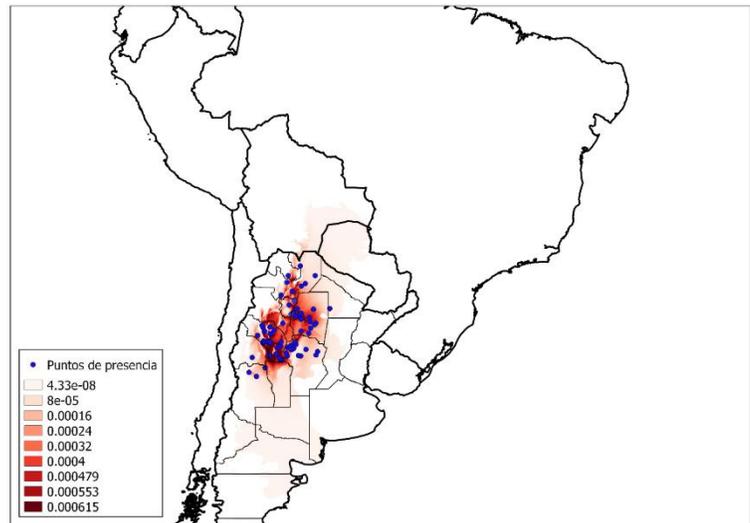
**Figura 168.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma eratyrisiformis* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

1979, Canale y Carcavallo 1988, Cecere et al. 2012). Ocasionalmente fue encontrada en el peridomicilio en chiqueros de cerdo, corrales y gallineros, e incluso en el domicilio, pero sin colonizarlo (Lauricella et al. 2005, Abrahan et al. 2011, Cecere et al. 2016).

Esta especie fue descrita de especímenes colectados en Cacheuta, departamento de Lujan de Cuyo, provincia de Mendoza, Argentina (Del Ponte, 1929). Es una especie endémica de Argentina, con datos de presencia en las provincias de Catamarca, Córdoba, La Rioja, Mendoza, Neuquén, San Juan y Tucumán. Si bien las predicciones del modelo coinciden con regiones de estas provincias mencionadas predomina en la zona cuyana de la Argentina yéndose incluso un poco más hacia el norte en la provincia de Salta (Figura 48).

***Triatoma garciabesi*** (Carcavallo, Cichero, Martínez, Prosen & Ronderos, 1967)

Es una especie silvestre, normalmente asociada a nidos de aves de fumaridos y psitacidos (*Myiopsitta monachus cotorra*), los cuales pueden estar ocupados por roedores cricétidos (*Graomys sp.*), aunque también se la suele encontrar entre corteza de Algarrobos (*Prosopis alba* “algarrobo blanco” o *Prosopis nigra* “algarrobo negro”) donde



animales domésticos como gallinas duermen o se asientan (Canale et al. 2000, Turienzo & Di Iorio 2007, Susevich et al.

**Figura 179.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma garciabesi* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

2012). En el peridomicilio puede ser encontrada en gallineros, corrales de cabras, chiqueros y ocasionalmente invadir domicilios humanos (Lauricella et al. 2005).

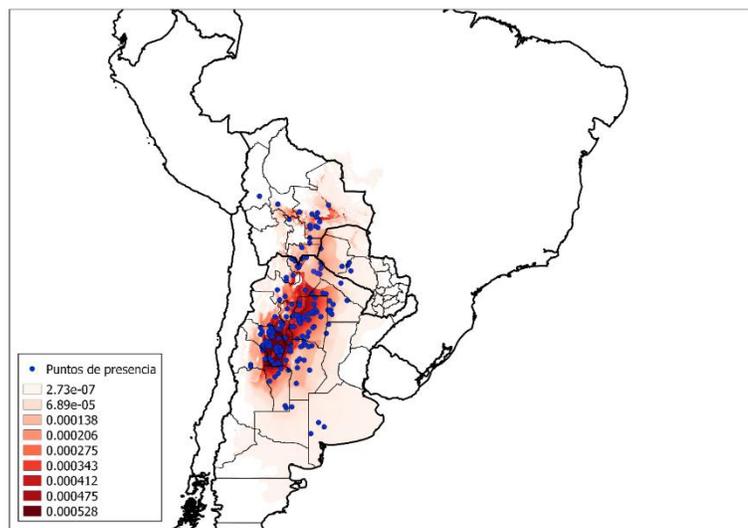
*Triatoma garciabesi* fue considerada sinonimia de *Triatoma sordida* y posteriormente revalidada (Jurberg et al. 1998). Es por ello que ha habido muchos problemas y discusiones para determinar la distribución geográfica de cada una. Después de varios análisis y trabajos de campo (Gurgel-Gonçalves et al. 2010), se pudo determinar que la especie está restringida a la región del Chaco semiárido en el centro-norte de

Argentina, siendo los especímenes provenientes de esa región e identificados como *T. sordida*, como verdaderamente *Triatoma garciabesi*. Sin embargo, sigue habiendo análisis y discusiones respecto a la clasificación de los ejemplares provenientes de regiones límites entre la distribución geográfica de una y otra especie (Panzera et al. 2015). Los datos de presencia abarcan las provincias argentinas de Catamarca, Córdoba, Jujuy, La Rioja, Mendoza, Salta, San Juan, San Luis, Santiago del estero y Tucumán; regiones que coinciden con las predicciones del modelo (Figura 49).

### ***Triatoma guasayana*** (Wygodzinsky & Abalos, 1949)

Es una especie generalista encontrada en diversos ambientes, en el hábitat silvestre se la puede encontrar en nidos de aves, en la corteza de árboles, en bromelias (*Bromelia serra* y *B. hieronymi*), sobre rocas, o troncos caídos, y asociada a roedores cricétidos (*Graomys griseoflavus*), didélfidos (*Didelphis albiventris*, *Lutreolina*, *Monodelphis domestica*), anfibios (*Buffo arenarum*), y reptiles (Carcavallo et al. 1998, Noireau et al. 2000, Susevich et al. 2012, Lucero et al. 2014). En el peridomicilio se la puede hallar en gallineros, corrales de cabras, chiqueros, entre otros refugios de animales domésticos (Gajate et al. 1996, Lauricella et al. 2005). Es una especie que coloniza el domicilio humano, siendo un importante vector en la enfermedad de Chagas en la región (Cecere et al. 1999, Vazquez-Prokopec et al. 2005).

*Triatoma guasayana* fue descrita basada en un espécimen proveniente de la provincia de Santiago del Estero, Argentina (Wygodzinsky 1949). Los datos de presencia abarcan principalmente el territorio argentino (provincias de Catamarca, Chaco, Córdoba, Formosa, Jujuy, La Pampa, La Rioja, San Luis, Santa Fe, Salta,



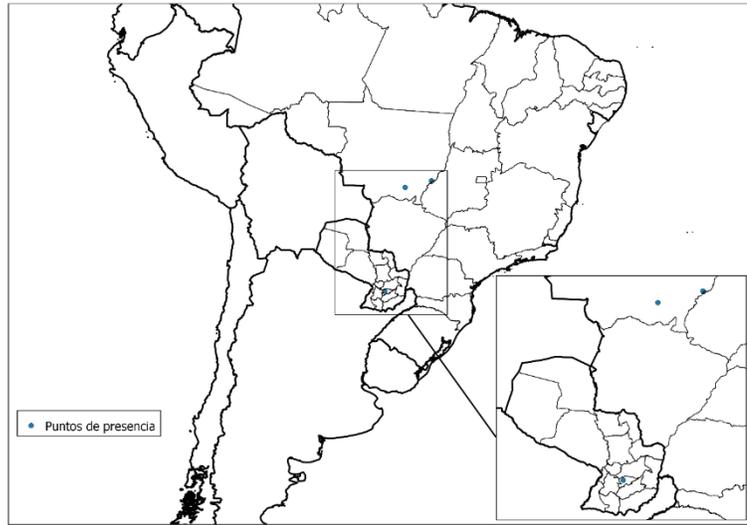
San Juan, San Luis, Santiago del estero y Tucumán), los departamentos de Chuquisaca, Cochabamba, La

**Figura 50.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma guasayana* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

Paz, Santa Cruz y Tarija en Bolivia, como también los departamentos de Boqueron y Presidente Hayes en Paraguay. Las predicciones del modelo coinciden con las regiones de las provincias y departamentos mencionados (Figura 50).

### ***Triatoma guazu*** (Lent & Wygodzinsky, 1979)

No se tiene mucha información de los hábitos silvestres de esta especie, salvo que habita principalmente en el ecosistema de Pantanal en el occidente brasileiro. Se la ha registrado asociada a murciélagos, roedores, aves, y reptiles (Noireau et al. 2002). Solamente en 1994 fue registrada en el interior de



domicilios del municipio de Barra do Garças, estado de Mato Grosso, Brasil (Lent et al. 1996). Por medio de comparaciones genéticas y morfométricas, se demostró que esta especie es muy similar a *Triatoma williami*, poniendo en duda su validez (Noireau et al. 2002)

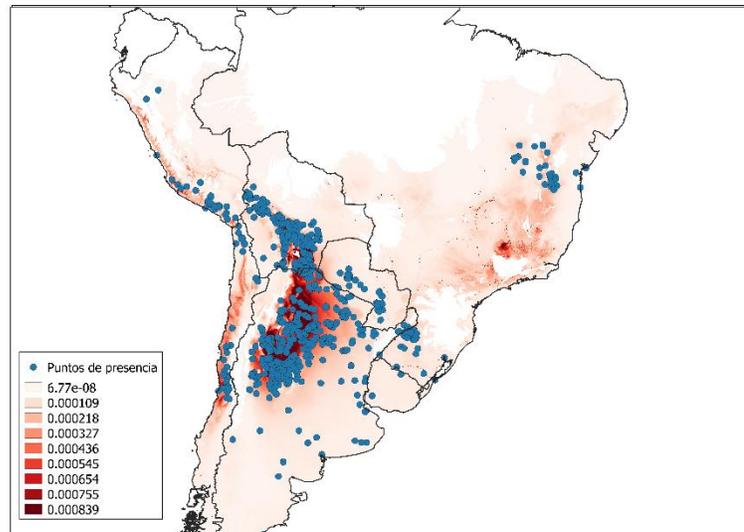
**Figura 181.** Puntos de presencia de *Triatoma guazu* tomados de la recopilación bibliográfica.

De la recopilación bibliográfica, se encontró información sobre datos de presencia de esta especie en las localidades de Rondonópolis y Barra do Garça en el estado de Mato Grosso, Brasil y Villarica, departamento de Guairá, Paraguay; localidad tipo de la cual se recolectó y fue descrita la especie a partir de una hembra adulta colectada en 1934 (Lent & Wygodzinsky 1979, Galvão et al. 2003) (Figura 51). Por tener información geográfica que se corresponde con menos de 15 datos no se pudo aplicar el MDE.

### ***Triatoma infestans*** (Klug, 1834)

Es una especie predominantemente doméstica, ambiente al que está muy bien adaptada, formando grandes colonias. En el peridomicilio es muy común hallarla en gallineros, corrales, y otros refugios de animales domésticos. Se la considera como

una de las principales transmisoras en la región del Cono Sur de Sudamérica (Dias 2007). Se han registrado focos en el ambiente silvestre en la región de los Andes y Chaco boliviano, chaco argentino, como también más recientemente en Chile; donde puede aparecer entre



o sobre piedras, en huecos de árboles y plantas (*Chorisia speciosa*, *Machaerium*, *Tuna*), entre la

corteza de árboles, sobre troncos caídos o bromelias (*Bromelia serra*, *B. hieronymi*, *Tillandsia sp.*) en madrigueras de marsupiales, roedores (*Galea musteloides*, *Cavia sp.*), murciélagos y nidos de diversas familias de aves (Dendrocolaptide, Furnariidae, Strigidae) (Panzera et al. 1997, Carcavallo et al. 1998, Noireau et al. 2000, 2009, Turienzo and Di Iorio 2007, Galvão & Justi 2015).

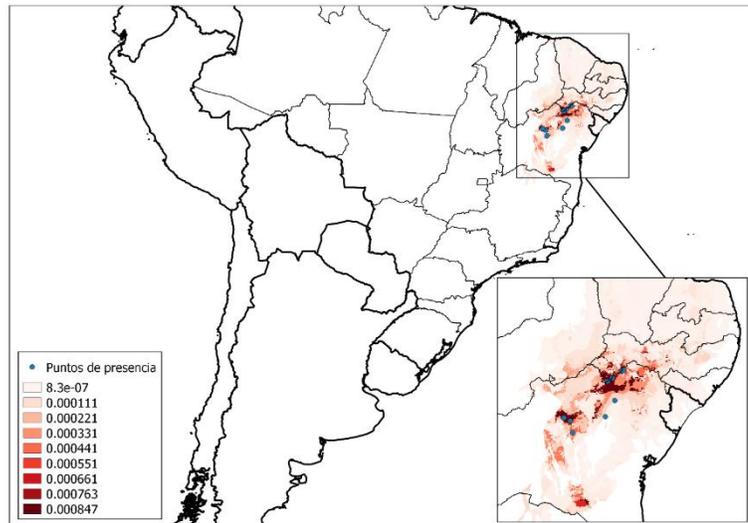
**Figura 52.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma infestans* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

Es una especie que tuvo la capacidad de tener una distribución geográfica muy amplia debido a la antropofilia y transporte pasivo humano asociado. A partir de las acciones de la Iniciativa del Cono Sur por reducir o eliminar la transmisión vectorial por *T. infestans*, principalmente en Brasil, su distribución fue ampliamente reducida (Ferreira & Silva 2006). Sin embargo, permanecieron algunos sitios residuales en los estados de Bahía y Río Grande del Sur (Brasil), lugares donde en los últimos años han vuelto a aparecer focos de esta especie (Araújo et al. 2014, Vinhaes et al. 2014, Pessoa et al. 2015). Si bien la recopilación de datos de presencia abarcó toda la información histórica que se encontraban, en el mapa se puede ver que los datos abarcan los estados brasileños de Bahía y Río Grande do Sul donde la especie sigue teniendo focos; sumado a las provincias de Argentina (todas menos Santa Cruz y Tierra del Fuego), Bolivia (departamentos de Santa Cruz, Chuquisaca, Cochabamba, La Paz, Potosí y Tarija), Chile (regiones de Antofagasta, Arica, Atacama, Coquimbo, Huasco, Región Metropolitana, Tarapacá y Valparaíso), Paraguay (departamento Boqueron, Cordillera, Paraguarí, Presidente Hayes, San Pedro), Perú (Apurímac, Arequipa, Ayacucho, Cajamarca, Ica, Moquegua, San Martín, Tacna) y Uruguay (departamentos de Soriano y Rivera). Respecto a las predicciones del modelo,

podemos asegurar que las regiones predichas con mayor probabilidad son aquellas en las cuales se ubican los focos silvestres de esta especie. Hay zonas de Brasil y algunas de Argentina, con menor probabilidad de presencia donde la especie probablemente se encuentre asociada al domicilio humano, lugar donde las condiciones macroambientales amortiguan su presencia (Figura 52).

### ***Triatoma juazeirensis*** (Costa & Felix, 2007)

Es una especie que habita la región central de Caatinga. En el ambiente silvestre fue encontrada bajo rocas (Costa & Felix 2007), aunque se la halla más frecuentemente en el peridomicilio e invadiendo los domicilios humanos (Carbajal de la Fuente et al. 2008a). No se ha encontrado información sobre fauna



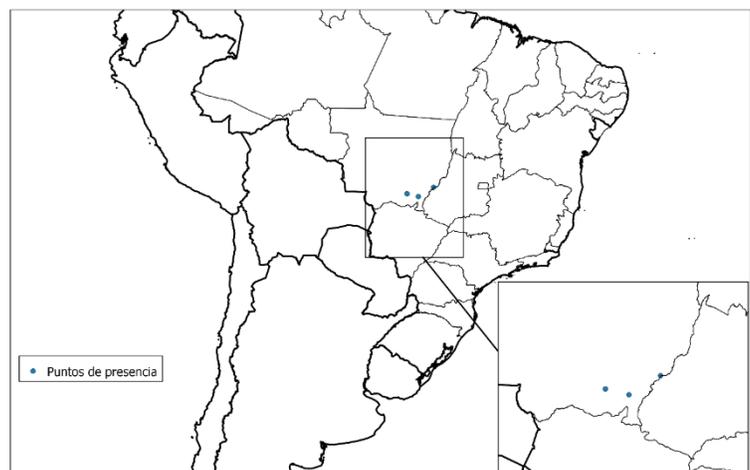
asociada.

**Figura 53.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma juazeirensis* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

Fue descrita en base a especímenes colectados en el municipio de Juazeiro, estado da Bahia, Brasil (Costa & Felix 2007). Se la ha registrado en varios municipios del estado de Bahia, región coincidente con las predicciones del modelo (Figura 53).

### ***Triatoma jurbergi*** (Carcavallo, Galvão & Lent, 1998)

En el ambiente silvestre se la puede encontrar en colinas rocosas con nidificación de aves (Psittacidae) y según análisis de sus fuentes alimenticias se puede decir que se encuentra asociada a didélfidos, roedores y reptiles (Lorosa et al. 2003).



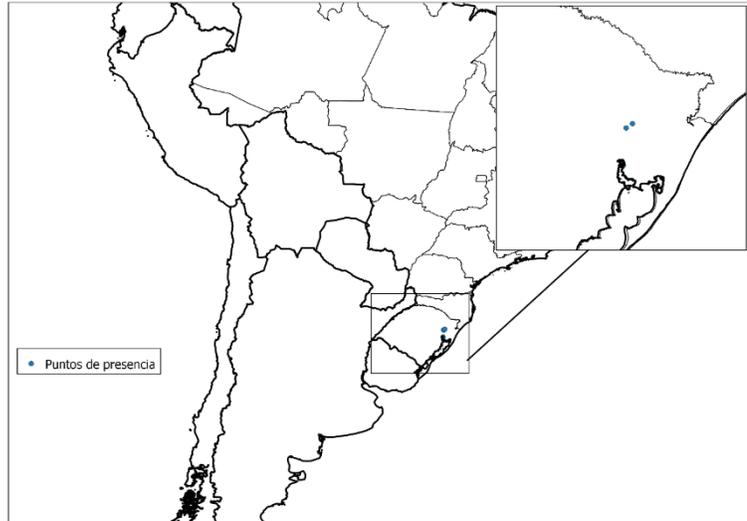
**Figura 54.** Puntos de presencia de *Triatoma jurbergi* tomados de la recopilación bibliográfica.

También ha sido registrada en el peridomicilio humano (Jurberg et al. 2002).

De la recopilación de información se encontró datos de presencia de esta especie en las localidades de Rondonópolis, Barra do Garça y Alto Garças del estado de Mato Grosso, Brasil (Figura 54). Por tener información geográfica que se corresponde con menos de 15 datos no se pudo aplicar el MDE.

***Triatoma klugi*** (Carcavallo, Jurberg, Lent & Galvão, 2001)

Esta especie fue descrita en base a especímenes colectados en grietas de rocas en el morro de Malakov en la localidad de Nova Petrópolis, estado de Rio Grande do Sul, Brasil incluyéndola en el complejo *oliveirai* (Carcavallo et al. 2001). Hasta el momento no se la ha vuelto a encontrar en otras localidades. No se ha



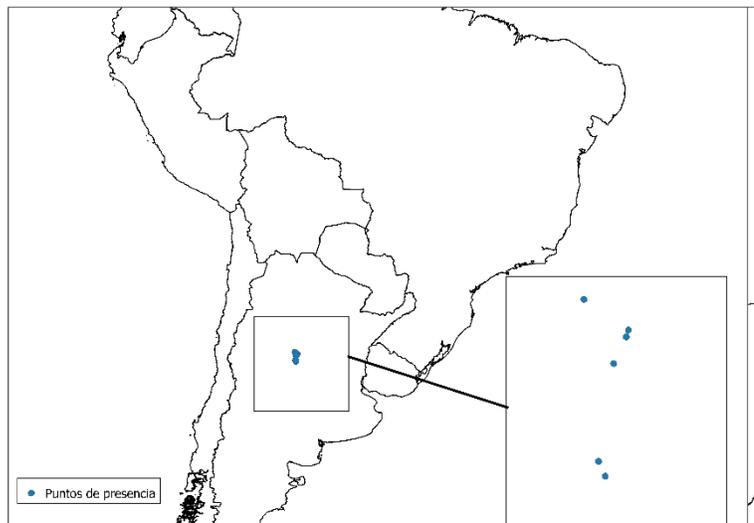
encontrado información sobre fauna asociada.

**Figura 55.** Puntos de presencia de *Triatoma klugi* tomados de la recopilación bibliográfica.

Los únicos datos de presencia encontrados fueron sobre la localidad tipo (Nova Petrópolis, Rio Grande do Sul, Brasil) (Figura 55). Por tener información geográfica que se corresponde con menos de 15 datos no se pudo aplicar el MDE.

***Triatoma limai*** (Del Ponte, 1929)

Es una especie de supuestos hábitos rupestres, encontrada bajo rocas y asociada con roedores, marsupiales, lagartos y cucarachas (Lent & Wygodzinsky 1979, Carcavallo & Martínez 1985). Fue descrita en base a una hembra proveniente del norte de la provincia de Córdoba,



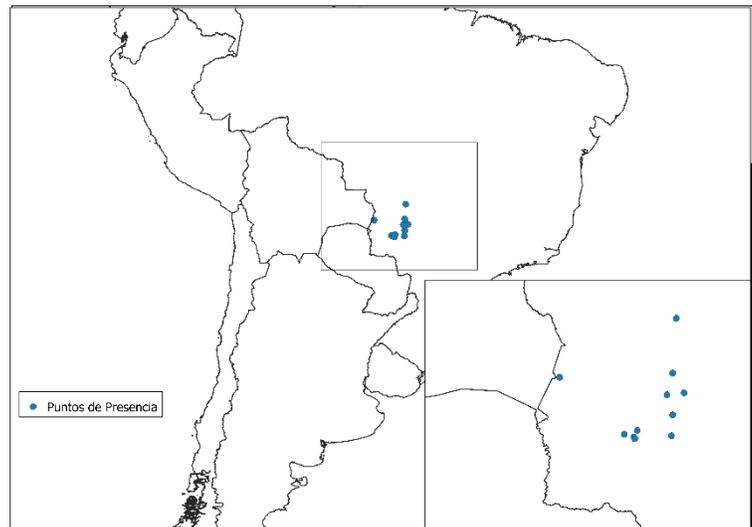
**Figura 56.** Puntos de presencia de *Triatoma limai* tomados de la recopilación bibliográfica.

Argentina. Según Carcavallo y Martínez (1985), Cichero captura ejemplares en la provincia de San Luis, Argentina; pero los mismos nunca fueron publicados. De los datos de presencia recopilados en esta revisión los últimos fueron del año 1947 (Abalos & Wygodzinsky 1951), siempre de la provincia de Córdoba (Figura 56). Luego de esa fecha no hubo más registros sobre esta especie. Por tener información geográfica que se corresponde con menos de 15 datos no se pudo aplicar el MDE.

### ***Triatoma matogrossensis*** (Leite & Barbosa, 1953)

Esta especie fue encontrada en el domicilio humano y su hábitat silvestre es desconocido al igual de su fauna asociada (Noireau et al. 2002, Almeida et al. 2008b).

*Triatoma matogrossensis* fue descrita a partir de especímenes colectados en el municipio de Aquidauana, estado do Mato Grosso do Sul,

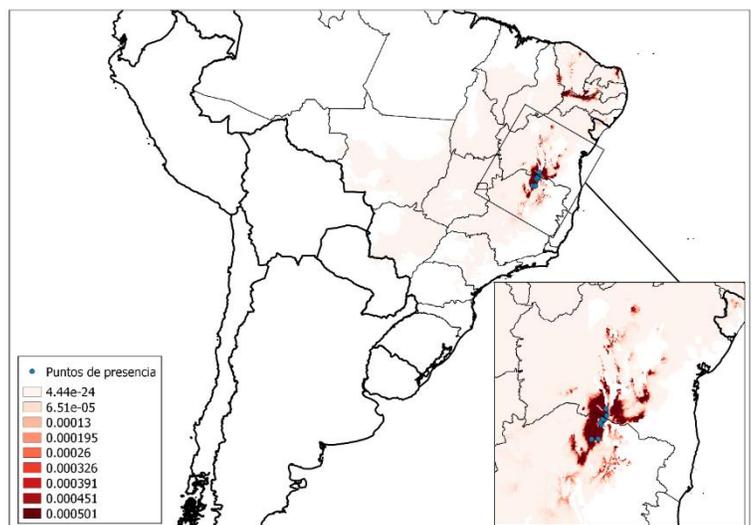


Brasil. Los datos de presencia recolectados coinciden con las localidades del mencionado estado brasilero (Figura 57). Por tener información geográfica que se corresponde con menos de 15 datos no se pudo aplicar el MDE.

**Figura 197.** Puntos de presencia de *Triatoma matogrossensis* tomados de la recopilación bibliográfica.

### ***Triatoma melanica*** (Costa, Argolo & Felix, 2006)

Esta especie se encuentra en áreas de transición entre las regiones de Cerrado y Caatinga. En el hábitat silvestre se la



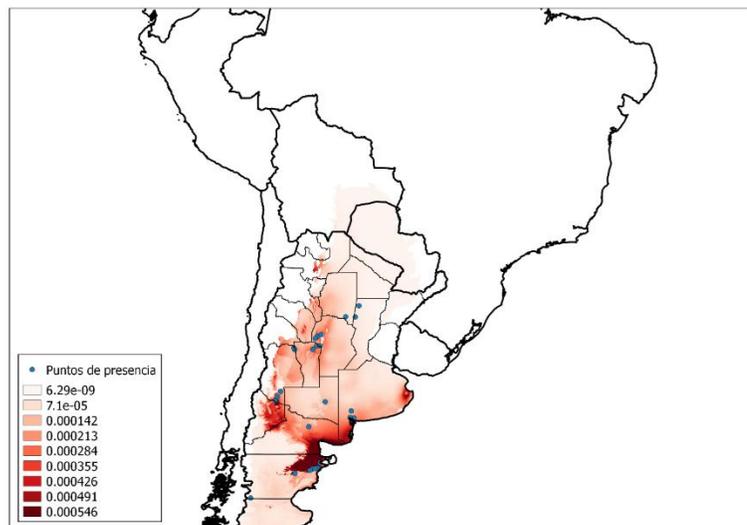
**Figura 208.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma melanica* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

puede hallar en cavidades de rocas y raramente invade el domicilio humano (Galvão 2014). No se ha encontrado información sobre fauna asociada.

*Triatoma melanica* fue recientemente elevada al estatus de especie siendo antes catalogada como la subespecie *Triatoma brasiliensis melanica* (Costa et al. 2013). Los datos de presencia abarcan localidades de los estados de Minas Gerais y del estado de Bahía, Brasil (Figura 58).

### ***Triatoma patagonica*** (Del Ponte, 1929)

Es una especie predominantemente silvestre encontrada sobre corteza o árboles caídos, entremedio y debajo de rocas, en cuevas de roedores (*Microcavia australis* y *Graomys sp.*) y madrigueras de dasipódidos (Carcavallo et al. 1998, Galvão & Justi 2015). Se la ha encontrado frecuentemente en el peridomicilio, asociada a animales domésticos, en gallineros, corrales, establos, chiqueros; y también en el domicilio humano, pero sin registro de colonización (Wisnivesky-Colli et al. 2003, Nattero et al. 2016).



**Figura 219.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma patagonica* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

*Triatoma patagonica* fue descrita en base a un espécimen proveniente del Valle Del Lago Blanco, departamento de Río Senguer, Provincia de Chubut, Argentina. Representa a la especie de triatomino con la distribución más austral. Al mismo tiempo posee la distribución latitudinal más amplia en Argentina, con datos de presencia desde la provincia de Chubut hasta Santiago del Estero y Santa Fé. Las predicciones del modelo coinciden con regiones de la extensión geográfica de provincias mencionada, predominando en la región sur del país (Figura 59).

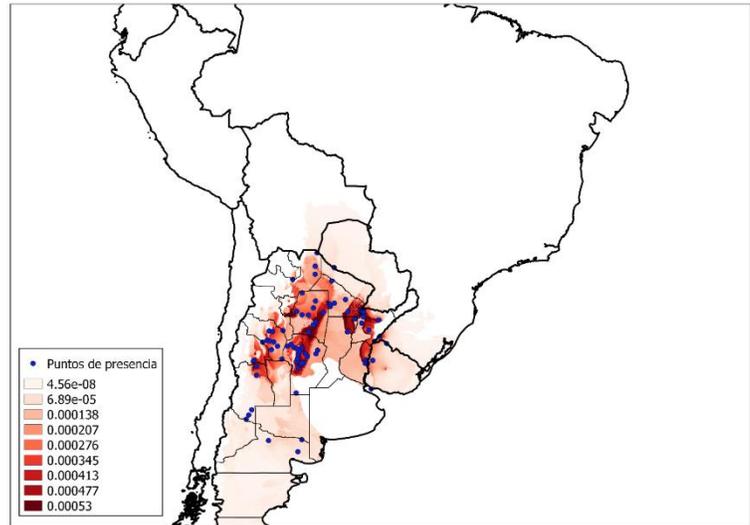
***Triatoma platensis*** (Neiva, 1913)

Esta especie presenta hábitos ornitofílicos, siendo encontrada la mayoría de las veces en nidos de furnaridos (*Anumbius annumbi*, *Coryphistera alaudina*, *Phacellodomus sibilatrix*) y psitácidos (*Myiopsitta monachus*). En algunos nidos de aves pueden ser encontrados híbridos entre *T. platensis* y *Triatoma infestans* (Marti et al. 2014). También están asociadas

a roedores (*Graomys griseoflavus*, *Microcavia australis*) y didelfidos (*Lutreolina crassicaudata*)

(Damborsky et al. 2001, Turienzo & Di Iorio 2007, Marti et al. 2014). Ocasionalmente se la puede encontrar en el peridomicilio, en los gallineros o corrales de cabras (Lauricella et al. 2005, Abrahan et al. 2011).

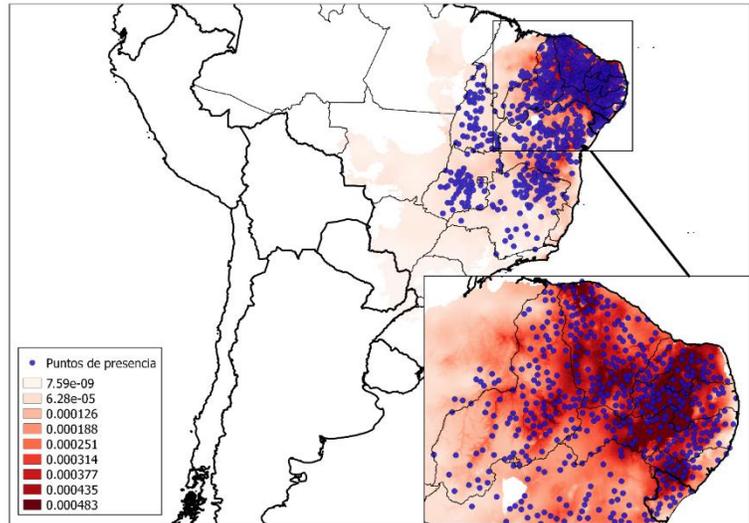
La especie está ampliamente distribuida con datos de presencia en la zona semiárida de Argentina (provincias de Catamarca, Chaco, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, La Rioja, Mendoza, Río Negro, Salta, San Luis, Santa Fé y Santiago del estero), sur de Brasil (estado de Rio Grande do Sul), sudoeste de Paraguay (departamento de Boqueron), oeste de Uruguay (departamentos de Artigas, Colonia y Paysandú). Las predicciones del modelo mostraron una gran coincidencia con las regiones de las provincias y estados mencionados, sobre todo en la región centro-norte argentina, el oeste de Uruguay y del estado de Rio Grande do Sul (Brasil), no así en el territorio paraguayo donde tal vez falte más información (Figura 60).



**Figura 60.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma platensis* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

***Triatoma pseudomaculata*** (Corrêa & Espínola, 1964)

Esta especie habita principalmente áreas semiáridas y cálidas de las regiones nordeste, centro-oeste, y sudeste de la región Caatinga (Galvão 2003). En el hábitat silvestre fue registrada bajo rocas, en nidos de aves, madrigueras de xenartros dasipódidos (*Dasytus novemcinctus*, *Euphractus sexcinctus*), como en huecos



de árboles, y asociada tanto a la planta *Mimosa tenuiflora* como a la cactácea *Cereus jamacaru* (Carvalho et al. 1998b, Dias-Lima et al. 2003, Galvão & Justi 2015). Es una especie frecuentemente encontrada en el peridomicilio, habitando gallineros y corrales, como en el domicilio humano. Es una de las especies consideradas como epidemiológicamente más importante en la región nordeste de Brasil (Galvão 2014).

**Figura 61.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma pseudomaculata* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

*Triatoma pseudomaculata* tiene como localidad tipo al municipio de Sobral, estado de Ceará, Brasil. Tiene una distribución amplia en Brasil con datos de presencia abarcando los estados de Alagoas, Bahía, Ceará, Distrito Federal, Goiás, Maranhão, Minas Gerais, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte, Sergipe y Tocantins. Las predicciones del modelo coinciden con las regiones de los estados mencionados, sobre todo en la región nordeste (Figura 61).

***Triatoma rubrovaria*** (Blanchard, 1843)

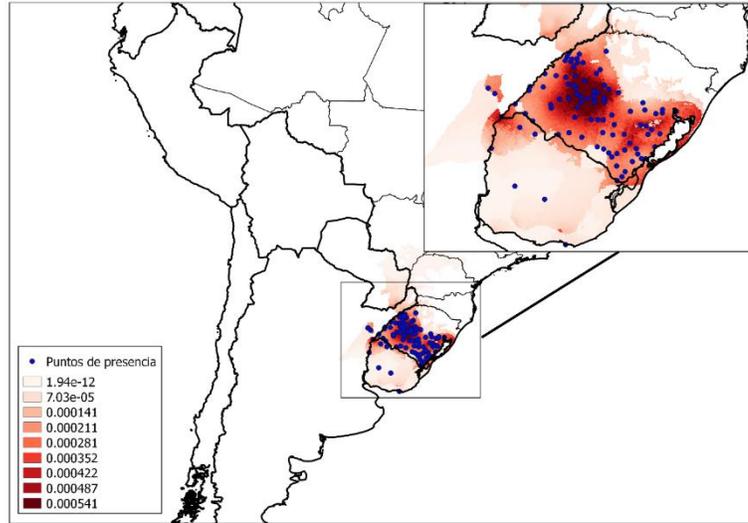
Es una especie silvestre, de hábitos rupestres hallada entre o sobre rocas. Se la encuentra asociada a diversos grupos de mamíferos mefítidos (*Conepatus chinga suffocans*), quirópteros vespertilionidos (*Histiotus montanus*, *Myotis levis levis*), didélfidos (*Didelphis albiventris*), dasipódidos (*Dasyus hibrydus*, *D. novemcinctus*), en nidos de roedores cávidos del género *Cavia*, o cricétidos de los géneros *Akodon* y *Callomys*.

También hay registros de encontrarla asociada a especies las familias Gekkonidae e Iguanidae de reptiles (*Homonota uruguayensis* y *Tupinambis tequixin*, *Tropidurus* respectivamente (Salvatella et al. 1994, Carcavallo et al. 1998, Rabinovich et al. 2011). Esta especie fue encontrada invadiendo el domicilio humano con frecuencia (Salvatella et al. 1994, Almeida et al. 2000).

Los datos de presencia que conforman la distribución geográfica abarcan a los países de Argentina (provincia de Corrientes), Brasil (estado de Río Grande do Sul) y Uruguay (departamentos de Artigas, Durazno, Maldonado y Río Negro). Las predicciones del modelo coinciden en su mayoría con las regiones de las provincias y estados mencionados (Figura 62).

#### ***Triatoma sherlocki*** (Papa, Jurberg, Carcavallo, Cerqueira & Barata, 2002)

Es una especie silvestre y endémica de una región limitada da Bahía, donde habita mayormente en áreas rocosas, aunque hay hallazgos en huecos y corteza de árboles. Se la ha encontrado asociada a reptiles y roedores silvestres (*Cercomys*



**Figura 222.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma rubrovaria* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.



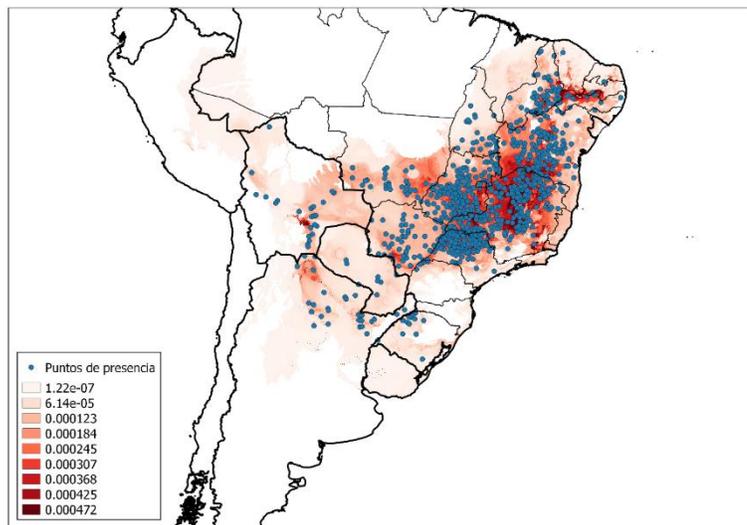
**Figura 63.** Puntos de presencia de *Triatoma sherlocki* tomados de la recopilación bibliográfica.

*cunicularius*, *Kerodon rupestris*) (Papa et al. 2002, Moncayo et al. 2009). Hay registros de especímenes invadiendo los domicilios humanos (Almeida et al. 2009).

*Triatoma sherlocki* fue descrita en base a especímenes colectados en la región de Chapada Diamantina, localidad de Santo Inácio, municipio de Gentio do Ouro, estado de Bahía, Brasil (Papa et al. 2002). Posteriormente fue registrada en otros municipios vecinos a los que corresponden los datos de presencia (Figura 63). Por tener información geográfica que se corresponde con menos de 15 datos no se pudo aplicar el MDE.

### ***Triatoma sordida*** (Stål, 1859)

Es una especie que en el hábitat silvestre fue registrada en nidos de diversas especies de aves, sobre corteza y en huecos de árboles, en palmeras (*Butia yatay*), agaves y bromélias (*Bromelia serra* y *B. hieronymi*) (Carcavallo et al. 1998b, Noireau et al. 2000, Rojas-Cortez 2007, Rolón et al. 2011, Waleckx et al. 2015, de Lima et al. 2015). Esta especie



**Figura 64.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma sordida* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

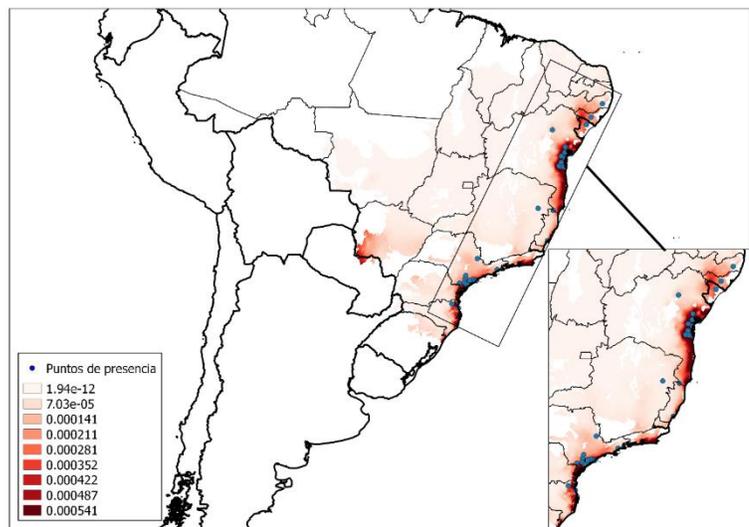
se la ha encontrado asociada con mamíferos prociénidos (*Nasua nasua*), quirópteros, didélfidos (*Didelphis albiventris*), dasipódidos (*Dasyus novemcinctus*), roedores y reptiles (Gaunt & Miles 2000, Rabinovich et al. 2011, Orozco et al. 2013, de Lima et al. 2015). En el peridomicilio, la especie coloniza en refugios de diversos animales domésticos, como gallineros, chiqueros, corrales y en pilas de leña (Damborsky et al. 2001). Es una especie que coloniza el domicilio humano y está considerada, luego de *T. infestans*, como una importante especie transmisora en la enfermedad de Chagas en varias regiones de los países que abarca su distribución (Damborsky et al. 2001, Gonzalez-Britez et al. 2014).

Los datos de presencia de esta especie abarcan los países de Argentina (provincias de Chaco, Corrientes, Formosa, Misiones, Salta, Santa Fe y Santiago del estero), Bolivia (departamentos de Cochabamba, La Paz, Santa Cruz, Tarija), Brasil (Alagoas, Bahía,

Ceará, Distrito Federal, Goias, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Paraíba, Paraná, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte, Rio Grande do Sul, Sao Paulo y Tocantins) y Paraguay (departamentos de Alto Paraguay, Boquerón, Paraguay, Presidente Hayes y San Pedro). Si bien hay citas bibliográficas donde mencionan su presencia en Uruguay (Carcavallo et al. 1998a, Galvão et al. 2003), no se han encontrado datos de presencia de esta especie en ese país. Las predicciones del modelo coinciden con regiones de los estados y departamentos mencionados; en mayor parte en la transición entre las regiones de Cerrado y Caatinga, sumado a un sector del nordeste brasileiro (Figura 64).

### ***Triatoma tibiamaculata*** (Pinto, 1926)

Esta especie se encuentra en la región de la Mata Atlántica brasileira. Ha sido registrada en bromelias epífitas y palmeras del género *Attalea*. Se la halló asociada a nidos o madrigueras de marsupiales didélfidos (*Didelphis aurita*, *Marmosa demerarae*) y roedores cricétidos (*Oryzomys sp.*) (Lent & Wygodzinsky 1979b, Carcavallo et al. 1998b,



Galvão & Justi 2015). Invade el peridomicilio y el domicilio humano ocasionalmente, aunque no presenta capacidad de colonizarlo (Dias-Lima & Sherlock 2000, Santana 2014).

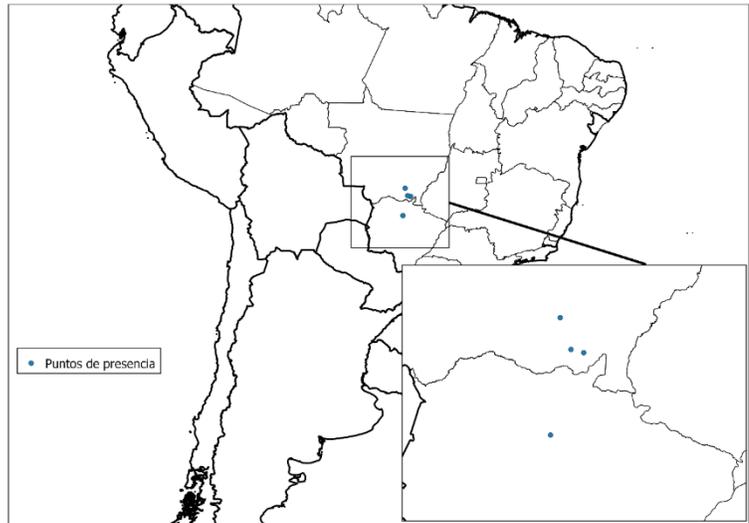
**Figura 65.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma tibiamaculata* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

Presenta una amplia distribución en la parte oriental de Brasil. Tiene como localidad tipo a la localidad de Japuiba, município de Angra dos Reis, estado do Rio de Janeiro, Brasil. Lo datos de presencia abarcan los estados brasileiros de Alagoas, Bahía, Espírito Santo, Minas Gerais, Pernambuco, Río de Janeiro, Santa Catarina, Sao Paulo y Sergipe. Las predicciones del modelo coinciden con las regiones orientales de los estados mencionados, incluyendo una porción de la región occidental de Mato Grosso do Sul, tal vez por error (Figura 65).

***Triatoma vandae*** (Carcavallo, Jurberg, Rocha, Galvão, Noireau & Lent, 2002)

Esta especie fue descrita a partir de especímenes colectados sobre paredes rocosas. Se la ha encontrado en asociación con aves, didélfidos, dasipódidos y roedores pareciendo ser estos la fuente de alimento principal (Lorosa et al. 2003).

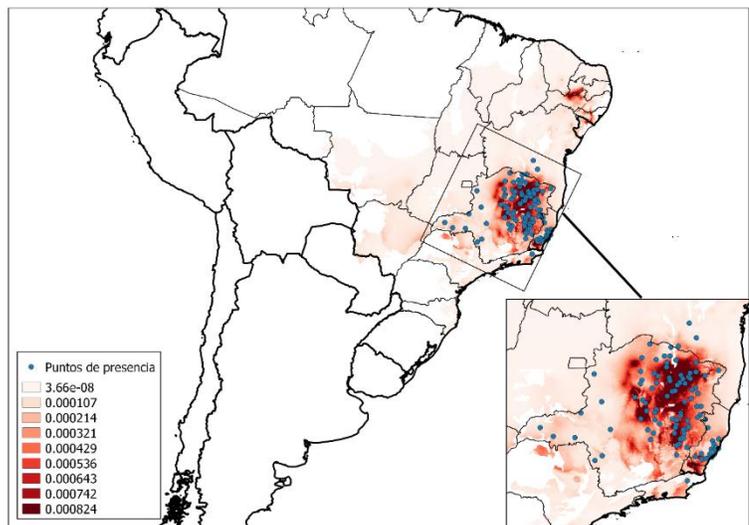
El sitio donde se la colectó por primera vez se encontraba cerca de un domicilio en el municipio de Itiquira, estado de Mato Grosso, Brasil (Carcavallo et al. 2002). Los otros datos de presencia corresponden a la localidad de Rio Verde do Mato Grosso en Mato grosso do Sul (Justi et al. 2014) (Figura 66). Por tener información geográfica que se corresponde con menos de 15 datos no se pudo aplicar el MDE.



**Figura 66.** Puntos de presencia de *Triatoma vandae* tomados de la recopilación bibliográfica.

***Triatoma vitticeps*** (Stål, 1859)

Es una especie silvestre que se la puede hallar en madrigueras de roedores (*Kerodon rupestris*) y didélfidos (*Didelphis sp.*) (Carcavallo et al. 1998b). Invade los gallineros y corrales del peridomicilio, como también el domicilio humano con frecuencia, aunque aparentemente sin colonizarlo (Lorosa et al. 2003, Santos et



**Figura 67.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma vitticeps* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

al. 2005).

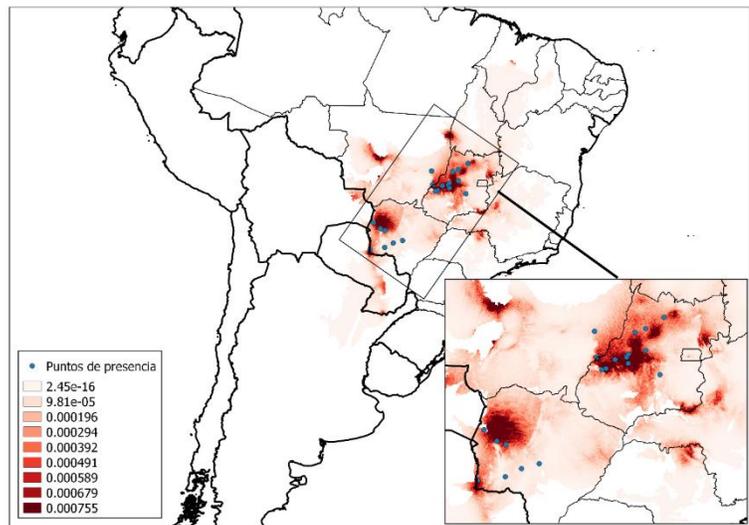
*Triatoma vitticeps* tiene como localidad tipo al municipio de Conceição de Macabú, estado do Rio de Janeiro, Brasil. Los datos de presencia abarcan los estados da Bahía, Espírito Santo, Minas Gerais, y Rio de Janeiro; región coincidente con las predicciones del modelo (Figura 67).

***Triatoma williami*** (Galvão, Souza & Lima, 1965)

No se ha encontrado información sobre su hábitat silvestre. Ha sido registrada frecuentemente en el domicilio humano (de Oliveira and da Silva 2007, Almeida et al. 2008b, Arrais-Silva et al. 2011).

*Triatoma williami* fue descrita basada en especímenes capturados en

un domicilio humano en el municipio de Piranhas, estado de Goiás, Brasil (1965). Posteriormente, fue registrada y hay datos de presencia en los estados de Mato Grosso y Mato Grosso do Sul. Las predicciones del modelo coinciden con las regiones de los estados mencionados (Figura 68).

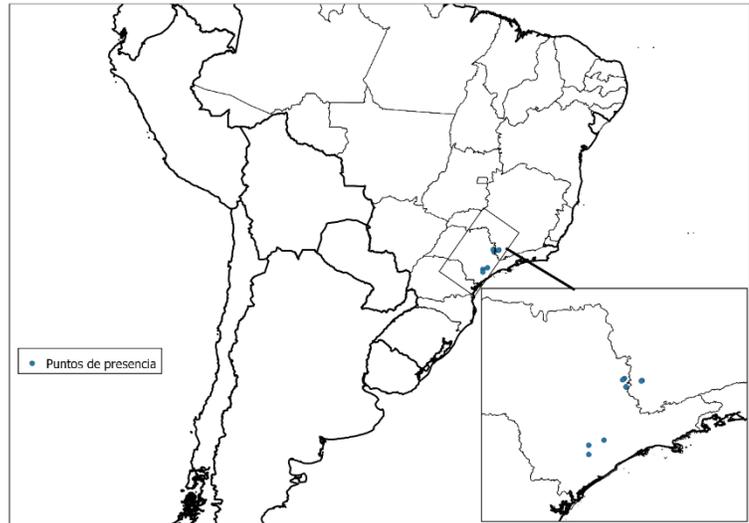


**Figura 68.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma williami* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

***Triatoma wygodzinskyi* (Lent 1951)**

Es una especie silvestre, hallada en grietas de rocas en asociación con reptiles lagartos (*Tropidurus torquatus*) (Forattini et al. 1968).

*Triatoma wygodzinskyi* fue descrita en base a especímenes provenientes del municipio de Santa Rita de Caldas, estado de Minas



Gerai, Brasil. Los datos de presencia pertenecen a registros de los estados de

Minas Gerais y São Paulo. Es válido aclarar que por ser muy similar a *Triatoma arthurneivai*, por mucho tiempo fue identificada erróneamente como tal en varias localidades de esos estados. De esta forma, los especímenes identificados como *T. arthurneivai*, exceptuando los provenientes de Serra do Cipó, Minas Gerais, son en verdad *T. wygodzinskyi* (dos Santos et al. 2007, Carbajal de la Fuente et al. 2011) (Figura 69). Por tener información geográfica que se corresponde con menos de 15 datos no se pudo aplicar el MDE.

**Figura 69.** Puntos de presencia de *Triatoma wygodzinskyi* tomados de la recopilación bibliográfica.

**Casos particulares: *Triatoma dimidiata*, *Triatoma rubrofasciata*, *Panstrongylus geniculatus* y *Panstrongylus rufotuberculatus*.**

Las especies que se describen a continuación poseen distribuciones geográficas muy amplias contemplando más de una región de las que conforman los grupos de especies anteriores. Por ello se decidió describirlas como casos puntuales, aparte del resto de las otras especies.

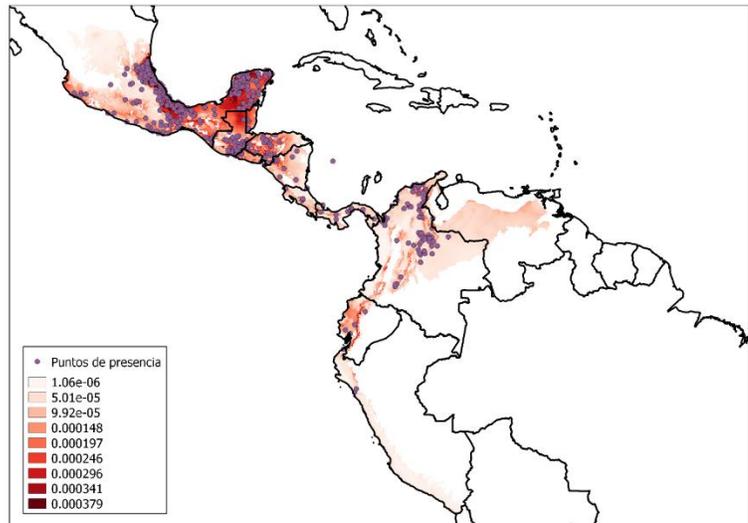
***Triatoma dimidiata*** (Latreille, 1811)

En el ambiente silvestre se la ha encontrada en lugares pedregosos, huecos de árboles, y palmeras (*Scheelea zonensis*) (Carcavallo et al. 1998). También fue hallada en asociación con nidos de especies de diversas familias de aves (Accipitridae, Anatidae, Psittacidae), refugios de dasipódidos, madrigueras habitadas por

marsupiales didélfidos (*Didelphis marsupialis*, *D. virginiana*, *Philander sp.*), roedores cricétidos

(*Peromyscus leucopus*, *P. yucatanicus*, *Sigmodon hispidus*), cuevas de murciélagos (*Desmodus rotundus*, *Myotis keaysi*) y reptiles (Carcavallo et al. 1998b, Mota et al. 2007, Ibarra-Cerdeña et al. 2009). Es una especie que ha colonizado el peridomicilio, en gallineros, corrales, y madera apilada, como el domicilio humano (Carcavallo et al., 2000). En América Central, Ecuador, y Perú es uno de los vectores más importante (Zeledón et al. 2005, Hernández et al. 2010).

Como se mencionó es una de las especies que presentan una distribución muy amplia desde el norte de Sudamérica, toda América Central, hasta la región centro de México. Los datos de presencia abarcan los países de México en Norteamérica, Belice, Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras, Nicaragua y Panamá en Centroamérica, sumado a Colombia, Ecuador y Perú, en Sudamérica. Las predicciones del modelo predominan en la parte sur de México, todo América central, la región interandina de Colombia y la zona occidental de Ecuador (Figura 70).



**Figura 70.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Triatoma dimidiata* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

***Triatoma rubrofasciata*** (De Geer, 1773)

Fue la primera especie de Triatominae en ser descrita, a partir de especímenes provenientes de Indonesia. Es una especie pantropical, ampliamente distribuida (Galvão et al. 2003), y es la única especie entre los triatominos en estar presente en el Nuevo y Viejo Mundo. Es una especie que está íntimamente asociada



con ratas (*Rattus rattus*), y su distribución geográfica se atribuye al transporte

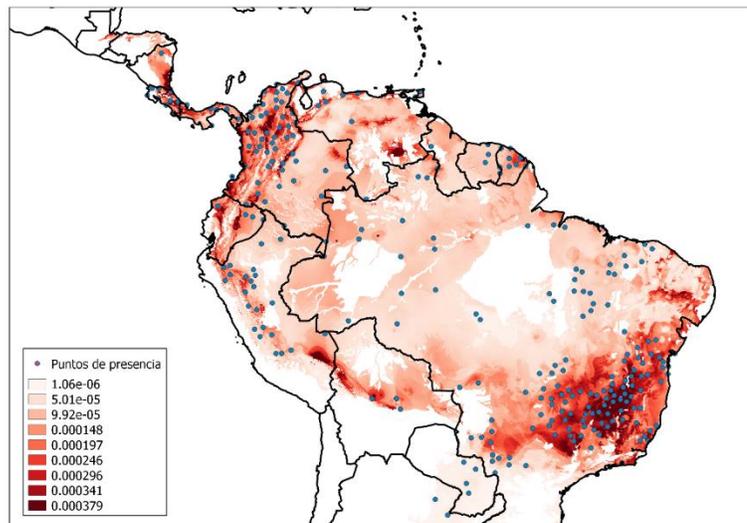
**Figura 7123.** Puntos de presencia de *Triatoma rubrofasciata* tomados de la recopilación bibliográfica.

marítimo que la ha diseminado junto con estos animales por regiones portuarias de los trópicos (Lent & Wygodzinsky 1979b). Algunos análisis morfológicos y moleculares sustentan la hipótesis que las siete especies de *Triatoma* del Viejo Mundo se habrían originado a partir de *T. rubrofasciata*, que se habría dispersado desde América del Norte, juntamente con ratas, en embarcaciones durante el período colonial (Patterson et al. 2001, Hypša et al. 2002, Schofield & Galvão 2009, Hwang & Weirauch 2012). No se ha encontrado información sobre los hábitos silvestres de esta especie. Coloniza domicilios humanos en diversas partes del mundo, aunque son muy raros los casos de transmisión al ser humano (Bern et al. 2011).

Son pocos los datos de presencia que se pudieron coleccionar con información precisa; todos pertenecen a Brasil (Figura 71). Aun así, se la consideró describir por su importancia como primera especie descrita para la subfamilia Triatominae, como también porque hay información que menciona que alguna vez se la encontró en el puerto de Buenos Aires (Carcavallo et al. 1998). Por tener información geográfica que se corresponde con menos de 15 datos no se pudo aplicar el MDE.

***Panstrongylus geniculatus*** (Latreille, 1811)

Es una especie de hábitats silvestres y se la puede hallar bajo corteza y huecos de árboles, cerca de nidos de aves y en bromelias (Miles et al. 1981, Gaunt & Miles 2000, Galvão & Justi 2015). También puede encontrarse en madrigueras de mamíferos didélfidos (*Didelphis marsupialis*, *Philander opossum*), xenartros



(*Tamandua tetradactyla*), dasipódidos (*Dasyus novemcinctus*), cuevas de quirópteros phyllostómidos

(*Micronycteris sp.*) y diversos roedores (*Cuniculus paca*, *Coendou prehensilis*) (Carcavallo et al. 1998b, Gaunt & Miles 2000, Rabinovich et al. 2011). Si bien está considerada como una especie silvestre, los adultos son encontrados en el domicilio humano atraídos por la luz como también en el peridomicilio asociado a animales domésticos o a palmeras (*Attalea butyracea*) (Saldaña et al. 2012). Es una especie epidemiológicamente importante por estar involucrada en la transmisión en la enfermedad de Chagas. Hay información donde ya se ha reportado casos en la región amazónica de Brasil, en la región de la selva central del Perú, en Venezuela, en la región del trópico de Cochabamba, entre otros (Valente et al. 1998, Rodríguez-Bonfante et al. 2007, Alarcón de Noya et al. 2010, Carrasco et al. 2014, Rojas-Cortez et al. 2016).

**Figura 72.** Puntos de presencia y distribución geográfica de *Panstrongylus geniculatus* producto de la aplicación de las metodologías de MDE. La escala de colores indica el rango de valores de la tasa relativa de presencia.

Es una de las especies con mayor distribución geográfica dentro de la subfamilia Triatominae abarcando países de Sudamérica y Centroamérica. Los datos de

presencia corresponden a Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guyana, Guayana Francesa, Nicaragua, Panamá, Paraguay, Perú, Suriname, Uruguay, Trinidad y Tobago, y Venezuela. Las predicciones del modelo coinciden con regiones de los países mencionados, predominando en un área de la región del Cerrado brasileiro, en los valles interandinos de Colombia, Ecuador y Perú, como también en los países de Centroamérica (Figura 72).

### ***Panstrongylus rufotuberculatus*** (Champion, 1899)

Se consideró mencionar esta especie ya que se encontró un registro de presencia en el Parque Nacional Calilegua, Jujuy, Argentina (Salomón et al. 1999). Esta especie no se la va a considerar en los capítulos siguientes ya que no posee información filogenética, ni tiene mucha relevancia epidemiológica.

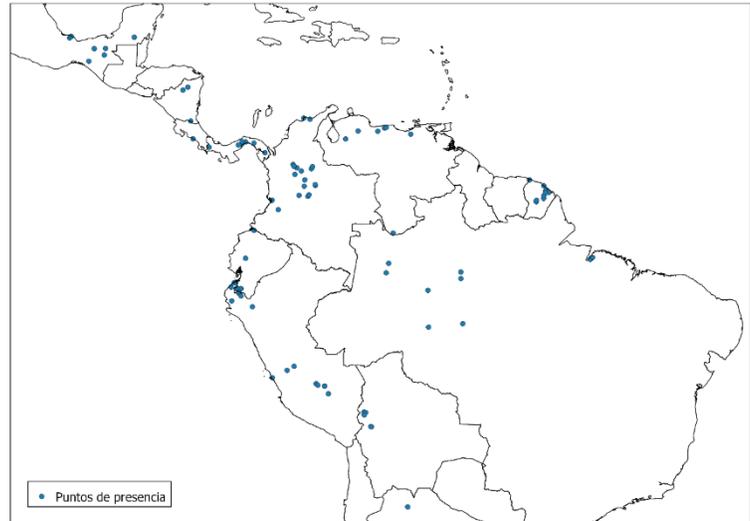
Es una especie que en el hábitat silvestre se la puede encontrar en

palmeras, huecos y corteza de árboles, asociada a madrigueras o refugios de mamíferos dasipódidos, prociónidos (*Potos flavus*) tatus, cuevas de murciélagos phylostómidos (*Desmodus rotundus*) o roedores sciuridos (*Sciurus stramineus*) y eventualmente en los domicilios y peridomicilios humanos, pero sin colonizarlos ((Carcavallo et al. 1998b, Grijalva et al. 2014, Galvão & Justi 2015).

Es otra de las especies con mayor distribución geográfica (junto con *P. geniculatus*) abarcando países de las tres Américas (Sudamérica, Centroamérica y Norteamérica). Los datos de presencia abarcan los países de Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guayana Francesa, México, Nicaragua, Panamá, Perú y Venezuela. (Figura 73).

## **3.5 Discusión y conclusiones**

En este capítulo se analizó la distribución geográfica de 66 especies de triatominos de los cuales 49 especies se obtuvieron por la metodología de MDE mientras que 17 especies quedaron expresadas por puntos de presencia tomados de la recopilación bibliográfica.



**Figura 243.** Puntos de presencia de *Panstrongylus rufotuberculatus* tomados de la recopilación bibliográfica.

Las distribuciones geográficas de diversas especies de triatominos han sido modeladas previamente para varios países como Brasil (Gurgel-Gonçalves et al. 2012, Mendes Pereira et al. 2013), Colombia (Parra-Henao et al. 2016) o México (Ramsey et al. 2015). Sin embargo, ninguno de estos estudios previos utilizó un conjunto de especies representativo de toda América, con datos de presencia cubriendo casi por completo cada rango geográfico individual. Es así como el trabajo realizado en este capítulo reúne y actualiza información sobre las distribuciones geográficas de varias especies de la subfamilia Triatominae. Como las especies de triatominos analizados son en su mayoría epidemiológicamente relevantes en diferentes regiones de América, sus distribuciones geográficas se utilizarán en los análisis de los próximos capítulos.

De forma general, los patrones geográficos que mostraron las especies del conjunto Norteamérica fueron similares a estudios previos (Ibarra-Cerdeña et al. 2014, Ramsey et al. 2015), donde estas especies formaron parte del conjunto total de especies analizadas. En este conjunto de especies se puede rescatar desde el amplio rango geográfico longitudinal que presenta *T. sanguisuga* en Estados Unidos, hasta la pequeña distribución que presenta *D. maxima* en Baja California Sur. Por otra parte, como la mayoría de las especies que poseen su distribución en el territorio mexicano prevalecen en el sector centro-oeste del país, particularmente en la región de la Costa Pacífica (Ramsey et al. 2015). De las especies que conformaron el conjunto Panamanian se pudo ver que hay poca información disponible de las mismas, sobre todo de *T. bruneri* y *T. flavida* que son las que están distribuidas en territorio cubano. Por el lado de *T. nitida* se pueden rescatar los registros del estado de Oaxaca que generalmente no son mencionados. Respecto a las especies que conformaron el conjunto amazónico-andino, la gran mayoría pertenecen al género *Rhodnius* y por medio de la visualización de sus distribuciones geográficas se evidenció la división que existe entre las especies del grupo trans-Andino y las del grupo cis-Andino (Abad-Franch & Monteiro 2007) causada por la cordillera de los Andes como barrera geográfica natural (Justi & Galvao 2016). Por otro lado, se puede ver en este grupo el caso de la especie amazónica *T. maculata*, la cual posee su distribución geográfica separada del resto de las especies (*T. arthurneivai*, *T. pseudomaculata*, *T. wygodzinsky*) morfológicamente similares del complejo maculata. La hipótesis que se plantea y sostiene este complejo de especies es que el ancestro de *T. maculata* debe haber quedado restringido al escudo de Guayana, mientras que la población del complejo infestans que se diversificó en los subcomplejos restantes, debe haber quedado aislada en el escudo brasileño (Justi et al. 2016). Sin embargo, hay otros estudios basados en morfometría y genética, que aseguran que *T. maculata* no es parte de este complejo de especies (dos Santos et al. 2007, Carbajal de la Fuente et al. 2008b). Por último, la mayor diversidad de géneros está en las especies agrupadas en el conjunto del corredor Caatinga-Cerrado-Chaco. Sus distribuciones variaron en grandes rangos geográficos como por ejemplo los de

*T. infestans*, *T. sordida*, *P. megistus* o *T. pseudomaculata* hasta especies de las cuales hay poca información geográfica disponible como *R. domesticus*, *R. stali*, *T. guazu*, *T. jurbergi*, *T. klugi*, *T. matogrossensis*, *T. melanica*, *T. sherlocki*, *T. vanda* y *T. wygodzinskyi*.

Respecto a las distribuciones geográficas de las especies argentinas se puede destacar que, después del trabajo de Carcavallo et al. 1998, es la primera vez que se realiza un trabajo de integración de la información geográfica disponible de estas especies. Por lo tanto, se considera que este ejercicio de compilación, resumen y visualización de la información geográfica es de suma importancia para tener disponible, de ahora en adelante, estas distribuciones. Sin embargo, cabe destacar la necesidad de dejar planteadas algunas inquietudes que surgieron de la recopilación de información. Por un lado, se ve que existe una zona de superposición de las distribuciones geográficas de *T. sordida* y *T. garciabesi* tanto en el noroeste de Santiago de Estero limitando con Chaco, y la zona del este de Salta lindante con Formosa en Argentina, como en el sudeste de Bolivia con la región oeste de Paraguay. Si bien este tema se viene estudiando hace unos años, son muchos los esfuerzos para poder diferenciar a estas dos especies y hay diversos estudios actuales que continúan analizando esta situación (Gurgel-Gonçalves et al. 2010, Panzera et al. 2015, Nattero et al. 2017). Por otro lado, se puede mencionar el caso de *P. rufotuberculatus*, especie que solo se encontró en Argentina en el Parque Nacional Calilegua, provincia de Jujuy, en el año 1999 pero nunca más se tuvo un registro de esta. De forma similar, se menciona el caso de *T. limai* que es una especie que se encontró y se describió en el año 1929 en base a ejemplares recolectados al norte de Córdoba y posteriormente hay registros en la provincia de San Luis (Coscarón 2017), sin embargo, tampoco fue vuelta a encontrar en Argentina. Por último, respecto a *T. rubrofasciata*, se sabe que es una especie tropicopolitana que ocupa ambientes artificiales en ciudades portuarias, generalmente en asociación con ratas. Tal vez, la explicación más probable, dada las afinidades filogenéticas, rango geográfico y hábitos de esta especie, es que las poblaciones encontradas en Buenos Aires hayan sido introducidas por el comercio marítimo en la región (Abad-Franch & Monteiro 2007b).

En general, las áreas donde se distribuyen las diversas especies de triatomíneos analizadas pertenecen en su mayoría a la región Neotropical y un bajo número de ellas a la región Neártica, encontrándose en diferentes topografías, vegetación y climas, así como en una alta heterogeneidad y tipos de paisajes (Olson et al. 2001). De la recopilación de datos ecológicos, se pudo rescatar información muy valiosa sobre los hábitats y fauna asociada en la gran mayoría de las especies. Sin embargo, se ha notado que aún hay información faltante, sobre todo en aquellas especies mayoritariamente silvestres o que hace poco tiempo que fueron descritas como el caso de *Hermanlenticia matsunoii*, *Rhodnius colombiensis*, *Triatoma bruneri*, *T. cavernicola*, *T. matogrossensis*, *T. guazu* y *T. williami*.

Gaunt & Miles (2000) realizaron una clasificación de los ambientes naturales ocupados por los triatominos (ecotopos) en cuatro grupos (dos arbóreos y dos terrestres), contemplando no solo las condiciones ambientales y principales fuente de alimento, sino también los procesos evolutivos subyacentes de los grandes linajes de triatominos. En el grupo arbóreo asociado a palmeras, predominarían especies del género *Rhodnius*, mientras que el grupo arbóreo asociado a otros tipos de árboles o plantas el género *Panstrongylus*. Al mismo tiempo, especies de este último género también se ubicarían dentro del grupo terrestre asociado a madrigueras de mamíferos. Por último, el grupo terrestre vinculado a ambientes rocosos (o rupestres) se asocia al género *Triatoma*. Galvao (2014) hace una adaptación de esta clasificación describiendo tres grupos, el arbóreo asociado principalmente a palmeras, teniendo a *Rhodnius* como género predominante, el terrestre asociado a madrigueras de mamíferos para el género *Panstrongylus*, y el terrestre asociado a rocas (o rupestre) para el género *Triatoma*. Los autores de ambas clasificaciones reconocen que en todos los géneros mencionados se observan excepciones. Se observó en el análisis de este estudio que el ambiente asociado a palmeras incluye todas las especies de *Rhodnius*, sumado a *Eratyrus mucronatus*, *Panstrongylus lignarius*, *P. megistus*, *Triatoma dimidiata* y *T. maculata*, todas especies de distribución geográfica tropical. El ambiente rupestre se describió principalmente en especies del subcomplejo Rubrovaria (Schofield & Galvao 2009) como *T. carcavalloei*, *T. circummaculata*, *T. limai*, *T. klugi* y *T. rubrovaria* para las cuales son conocidos sus hábitos rupestres (Alves Martins et al. 2006), a pesar que en muchas ocasiones se registró la presencia de especies sobre o entre rocas pertenecientes a otros géneros distintos como *Dipetalogaster maxima*, *Mepraia spinolai*, *Panstrongylus luti*, *P. megistus*, *P. tupynambai*. Respecto al ambiente asociado a madrigueras, cuevas o refugios de mamíferos, no se puede establecer que sea un ambiente que predomine en un solo género ya que se registró la presencia en estos ambientes de la mayoría de las especies de triatominos. Por último, más allá del conocimiento que existe sobre la especialización del género *Psammolestes* en nidos de aves (Lent & Wygodzinsky 1979b, Gurgel-Gonçalves & Silva 2009), se pudo registrar que diversas especies de otros géneros también tienen hábitos ornitofílicos predominantemente asociadas a las familias Furnariidae y Psittacidae, como el caso de *T. delpontei*, *T. infestans* y *T. platensis*.

Respecto a las especies que ocupan hábitats fuera del silvestre, las más conocidas son normalmente las especies estrictamente domiciliadas, o las que constituyen colonias domiciliarias con frecuencia, como *Panstrongylus megistus*, *Rhodnius prolixus*, *T. infestans*, *T. dimidiata*, *T. pallidipennis*, *T. phyllosoma*, *T. picturata*, *T. longipennis*, *T. brasiliensis*, *T. maculata*, *T. pseudomaculata*, *T. sordida*, y *T. guasayana*. Por último, además de las domiciliadas y las estrictamente silvestres, están las especies que invaden frecuentemente el ambiente antrópico, categoría donde la mayoría de las especies encajarían.

El presente análisis proporciona información actualizada sobre las distribuciones geográficas reales y potenciales de varias especies de triatominos de América y por lo tanto permite inferir la exposición potencial de las poblaciones humanas a los vectores infectados por *T. cruzi*. Esta información puede utilizarse para analizar componentes de vulnerabilidad social, cultural y económica que contribuyen al riesgo de transmisión de estos vectores. Tanto las distribuciones producto de los modelos aplicados como los datos de presencia que se recopilaron pueden mejorarse a través de un mayor esfuerzo para generar más información sobre las distribuciones y abundancia de los triatominos.

## **Capítulo 4 - Identificación de patrones ecológico-evolutivos en la relación vector-hospedero.**

---

### **4.1 Introducción**

Es común integrar conceptos ecológicos en el estudio de las enfermedades, e incluso existe una disciplina que se aboca a ello como la ecología de enfermedades (Ostfeld et al. 2008). Sin embargo, la integración de conceptos evolutivos con los ecológicos en el estudio de las enfermedades resulta más compleja y por ello son conceptos poco utilizados. La ausencia de ese tipo de integración de los principios evolutivos es seria, dado que la dinámica de las enfermedades infecciosas es el resultado de una interacción evolutiva entre dos o más organismos: reservorio(s), hospedador(es) definitivos y patógeno(s) (Karesh et al. 2012), e incluso vector(es) en el caso de enfermedades transmitidas por los mismos. La dinámica evolutiva juega un papel destacado en la contribución al por qué y al cómo debemos manejar las enfermedades que tienen ciclos silvestre importantes (Vander Wal et al. 2014); en especial, sabiendo que cuando un patógeno es transportado a través de barreras naturales, muy a menudo tiene un impacto negativo significativo para el ser humano.

La dinámica eco-evolutiva describe una retroalimentación (o correlación) entre las respuestas evolutivas y los procesos ecológicos (Schoener 2011). Tradicionalmente, la ecología evolutiva era el estudio basado en cómo los procesos ecológicos establecían las respuestas evolutivas; sin embargo, ahora se sabe que las respuestas evolutivas también pueden dar forma a los procesos ecológicos (Smallegange and Coulson 2013).

En el contexto de la enfermedad de Chagas y con el objetivo de este capítulo de identificar patrones ecológico-evolutivos en la relación entre los vectores y reservorios de *T. cruzi*, nos planteamos si los ensambles de especies de triatominos y mamíferos asociados tuvieron una historia evolutiva en común (Leibold et al. 2010). Para ello, partimos de la hipótesis de que linajes basales de triatominos se relacionarían con una mayor cantidad de linajes de mamíferos, ya que triatominos con más antigüedad llevarían más tiempo en

la búsqueda de alimento y/o refugio, y por lo tanto deberían poseer un espectro más amplio de linajes de mamíferos con los cuales se relacionan. Hay pocos estudios que han analizado la diversidad de vertebrados asociados a triatomos, como el caso del estudio de Rabinovich et al. (2011), sin embargo, no se encontró ningún trabajo en el cual se contemplaran los aspectos evolutivos de esa relación. Para llevar a cabo los análisis, se opta por utilizar el índice de campos filogenéticos (CF) para ver si la co-ocurrencia espacial que existe entre especies de triatomos por un lado y entre especies de mamíferos por el otro, muestra algún patrón geográfico determinado por las estructuras filogenéticas de cada conjunto de especies. Luego, se suma la utilización del índice de diversidad filogenética (DF), como un estimativo de la especificidad filogenética que cada especie de triatomo pueda tener con el conjunto de mamíferos asociados (Poulin et al. 2011). Ambos análisis permitirán estimar los patrones geográficos actuales de biodiversidad de triatomos y mamíferos pensándolos como metacomunidades epidemiológicas (Cavender-Bares et al., 2009). Al mismo tiempo, bajo el contexto epidemiológico, el patrón geográfico de la diversidad filogenética de mamíferos podrá dar una idea de la diversidad de linajes de reservorios de *T. cruzi* presentes, aportando elementos no solo para comprender mejor la asociación de los mamíferos con los triatomos, sino también la conformación de diferentes comunidades epidemiológicas en diferentes regiones geográficas potencialmente asociadas a casos de Chagas.

#### **4.1.1 Campos filogenéticos (CF), diversidad filogenética (DF) y riqueza específica (RE)**

Un enfoque novedoso en la ecología de enfermedades es el análisis de aquellas características que resultan de procesos históricos presentes en una metacomunidad (conjunto de comunidades conectadas) conformada por reservorios y vectores, permitiendo una mejor comprensión de los procesos que producen los patrones de biodiversidad de esa metacomunidad. Los reservorios rara vez funcionan como unidades aisladas, los mismos establecen relaciones ecológicas con otros organismos dentro de una comunidad, incluidos patógenos, vectores, y otras especies no reservorios. Cada comunidad individual está integrada dentro de una metacomunidad, obteniendo una serie de comunidades vinculadas (Leibold et al. 2004). Si bien el concepto de metacomunidad se concibió para unir escalas locales y biogeográficas (Holyoak & Loreau 2006), la aplicación de este marco analítico no se limita solo a eso. En el contexto epidemiológico, la metacomunidad abarca ensambles o conjuntos de reservorios y vectores que interactúan e influyen en la propagación y transmisión de patógenos. La consideración de este nivel de organización es útil para investigar patógenos multi-hospedador (Bowden & Drake 2013) para lo cual los enfoques poblacionales y de metapoblación no son

suficientes. Un ejemplo de esto es la enfermedad de Chagas, en la que *T. cruzi* tiene múltiples especies de reservorios y vectores en una comunidad dada. Las investigaciones más fructíferas a menudo involucran análisis de especies de reservorios y de vectores filogenéticamente relacionadas, las cuales evidencian fuertes interacciones ecológicas, comparten patógenos, y proveen oportunidades para un paso a nuevas especies reservorio (“*spillover*”, Daszak et al. 2000).

Comúnmente, especies similares (cercanas filogenéticamente) exhiben rasgos y tolerancia a las condiciones ecológicas similares (conservacionismo de nicho, Wiens & Graham 2005, Wiens et al. 2010); por lo tanto, la distribución y co-ocurrencia de especies en las comunidades suelen mostrar diferentes estructuras filogenéticas<sup>2</sup>, derivada de las posibles interacciones entre especies relacionadas filogenéticamente. Aquí se introduce el concepto de *campo filogenético* (CF de aquí en más) tomado de Villalobos et al. (2013), el cual se define como la estimación de la estructura filogenética de una “*especie focal*” en base a la co-ocurrencia con especies (*campo de diversidad*) dentro de su propio rango geográfico. La *especie focal* refiere a aquella a la que se le estima su estructura filogenética. Al considerarse que el CF es una característica propia de la especie y no un patrón geográfico, es que este índice está basado en las relaciones filogenéticas entre las especies que co-ocurren dentro del rango geográfico de la especie focal y no en todo el espacio geográfico en estudio, lo cual podría no representar patrones a nivel de especie (Villalobos & Arita 2010, Villalobos et al. 2013). Mediante la estimación de los CF se pueden obtener dos tipos generales de estructuras filogenéticas. Para una especie dada (= especie focal) se define “sobre-dispersión filogenética” cuando la diversidad de especies co-ocurrentes dentro de su rango geográfico representa un espectro más amplio de linajes, en comparación con subconjuntos aleatorios del conjunto completo de especies en la metacomunidad (modelo nulo). Alternativamente, una especie puede exhibir un “agrupamiento (*cluster*) filogenético” cuando los linajes de las especies co-ocurrentes dentro de su rango geográfico son menos diversos que el modelo nulo (Webb et al. 2002).

El análisis de la diversidad de linajes o *diversidad filogenética* (DF), tanto en reservorios como en vectores, también permite estimar los procesos que producen los patrones de biodiversidad actual en las metacomunidades (Cavender-Bares et al. 2009). La *diversidad filogenética* está representada por la sumatoria de la longitud de las ramas del árbol filogenético que conecta especies dentro de un conjunto en estudio (Faith 1992, Faith & Baker 2006). Como se mencionó previamente, en este contexto la DF representará la especificidad filogenética (Poulin et al. 2011) de los triatominos respecto a su comunidad

---

<sup>2</sup> En este contexto la estructura filogenética de una especie describe al patrón de dispersión filogenética y de diversidad de linajes evolutivos presente en las especies co-ocurrentes dentro de su distribución o rango geográfico.

de mamíferos. Esta comunidad (determinada en este estudio de ahora en más como “Comunidad MM”) va a estar determinada y restringida a aquellas especies de mamíferos que estén asociados directa o indirectamente a los triatominos por ser una fuente de alimento o refugio. Como patrón geográfico global aquellos sitios con mayor DF serán sitios donde haya una comunidad de mamíferos con una alta diversidad de linajes y viceversa. En un contexto epidemiológico, el patrón geográfico de esta diversidad filogenética de mamíferos podrá dar una idea de la diversidad de linajes, aportando elementos para comprender mejor la asociación con los vectores y la conformación de diferentes comunidades epidemiológicas en diferentes regiones geográficas.

#### **4.1.2 Evolución de la asociación entre triatominos y mamíferos**

El cambio de fuente de alimento (de pasar de ser un depredador, a consumir sangre) que tomó lugar en la subfamilia Triatominae, aunque es aún un tema de debate, se considera que se desarrolló a partir de una asociación entre un depredador reduviedo y un vertebrado (Schofield 2000, Lehane 2005), lo cual derivó en una hematofagia que sugiere que no pudo desarrollarse hasta después del establecimiento de reservorios adecuados en las Américas (Schofield 2000, Schofield & Galvão 2009). Esta idea de que las formas depredadoras se adaptan a diferentes hábitats y luego desarrollan una hematofagia, contribuiría a explicar la preferencia por hábitats específicos que evidencian muchas especies de triatominos. Sin embargo, la ausencia casi general de una especificidad entre los géneros y/o grupos de especies de la familia Triatominae por fuentes de alimento específicas entre los vertebrados, desconcierta hace mucho tiempo. A excepción de algunas especies del género *Belminus*, todos los triatominos son hematófagos que viven en asociación con vertebrados, bien sea en hábitats silvestres como palmas, nidos de aves, madrigueras de roedores, cuevas, o en el hábitat doméstico y peridoméstico (Lent & Wygodzinsky 1979b, Sandoval et al. 2010). Además del suministro de alimento y la protección ante diversos enemigos que les dan estos hábitats, también proveen condiciones microclimáticas favorables y constantes (Heger et al. 2006, Balsalobre 2016). Los triatominos, a diferencia de otros insectos hematófagos (ej. mosquitos o moscas tsé-tsé), son insectos que ocupan el refugio del vertebrado y se alimentan de él durante la noche mientras éste duerme. Los vertebrados arborícolas tales como aves, reptiles, perezosos y didélfidos, así como vertebrados de cuevas o madrigueras tales como armadillos, cánidos, conejos, roedores y murciélagos, son el blanco habitual de los triatominos silvestres. Por ello no es de extrañar que cuevas o madrigueras, nidos en árboles huecos, nidos de aves, troncos caídos, frondas de palmas, bromelias, rendijas

entre las cortezas de árboles y espacios similares (definidos como ecotopos<sup>3</sup>), son los sitios más frecuentemente elegidos por estos insectos. Algunas especies ocupan diversos ecotopos y se alimentan de diferentes vertebrados (Carcavallo et al. 1998b), no obstante, otras son más especializadas. Como ejemplo de esta especialización se pueden mencionar la relación entre especies del género *Psammolestes* y los nidos de aves *Dendrocolaptide* (independientemente del hospedero que pueda ocupar ocasionalmente el nido en un momento dado, ya que pueden ser aves, mamíferos o reptiles), las especies de la tribu Cavernicolini con murciélagos, las especies de *Panstrongylus* con edentados subterráneos, o miembros del complejo *protracta* muy estrechamente asociado con los nidos de roedores *Neotoma* (Gaunt & Miles 2000).

Pese a la alta diversidad de vertebrados con los que están vinculados los triatominos, éste estudio se restringe solo a las especies de mamíferos por su rol como reservorios de *T. cruzi*.

## 4.2 Objetivo y contexto del capítulo

Este capítulo está enmarcado en el objetivo específico 2, en el cual se plantea *realizar un relevamiento de la distribución de los principales mamíferos asociados a los triatominos por relaciones de alimentación o refugio. En base a esta información, identificar los patrones ecológico-evolutivos presentes en la relación triatomino-mamífero.*

Como resultado de los análisis de este capítulo se espera determinar los patrones geográficos de biodiversidad de especies de vectores y reservorios, estructuras filogenéticas determinadas por procesos evolutivos que hayan sucedido en las comunidades de vectores y reservorios, como también la diversidad filogenética de especies de mamíferos que evidencian relación directa o indirecta con las especies de triatominos.

## 4.3 Materiales y métodos

En las siguientes secciones, primero se describirá como se obtuvo cada conjunto de datos y luego los diferentes análisis que se realizaron utilizando dichos datos como insumo.

---

<sup>3</sup> según Galvao 2014 es la estratificación del ecosistema en subunidades ecológicamente distintas, basadas en la combinación de factores bióticos y abióticos.

### 4.3.1 Recolección de datos de la asociación entre triatominos y mamíferos

El primer paso fue realizar una recolección de información mediante una exhaustiva revisión bibliográfica para determinar asociaciones (directas o indirectas) entre mamíferos y triatominos. Se definió que una asociación directa es aquella en la que técnicas de precipitinas, ELISA, BLAST o PCR determinaban que una especie de mamífero es una potencial fuente de alimento de determinada especie de triatomo. Por otra parte, se definió que una asociación indirecta es aquella que pone en evidencia la co-ocurrencia de triatominos y mamíferos en un mismo microhábitat (cueva, nido, madriguera, etc.). Además, se agregó como condición que las especies de mamíferos debieran cumplir la condición de ser especies silvestres y de resultados obtenidos de estudios de campo; por lo que no se incluyeron especies de mamíferos que habitan en el domicilio o peridomicilio, ya que sus distribuciones geográficas están afectadas por las relaciones y movimientos del ser humano, ni los resultados de estudios de preferencia alimenticia en el laboratorio. Finalmente, en base a estos resultados se conformaron el resto de los conjuntos de datos que se describen a continuación.

### 4.3.2 Datos de rangos geográficos

#### Triatominos

Los rangos geográficos de aquellas especies de triatominos que disponían de información de asociación con especies de mamíferos, se obtuvieron mayoritariamente en base a los resultados obtenidos de las metodologías de MDE presentadas en el capítulo 3. La metodología que se presenta a continuación refleja los procedimientos más importantes cuyos detalles están en el capítulo 3.

Para obtener polígonos con el rango geográfico de presencia de cada especie, se procedió a: 1) extraer los valores de la tasa relativa de presencia con los puntos de presencia utilizados en el procedimiento de MDE, obteniéndose así un rango de valores de presencia relativa para cada especie, 2) con este rango de valores se calculó un umbral para cada especie utilizando diferentes valores de percentiles según la especie (1, 5, 10, 30 %) obteniendo valores binarios de presencias (1) y de ausencias (0), 3) finalmente, utilizando solo aquellos sitios con valores de presencia (1) se conformaron los polígonos finales, representando de esta manera los rangos de distribución geográfica de cada especie de triatomo. Todos los procedimientos de análisis fueron realizados en el software libre R v 3.4.2 (R Development Core Team 2011) con la utilización de funciones de los paquetes *raster* (Hijmans 2016), *rgdal* (Bivand et al. 2017a) y *rgeos* (Bivand et al. 2017b).

#### Mamíferos

Los rangos geográficos de aquellas especies de mamíferos que tienen una asociación directa o indirecta como fuente de alimento o refugio para los triatomíneos, se obtuvieron de la base de datos del sitio on line de la IUCN (International Union for Conservation of Nature, <http://www.iucnredlist.org/>) y se descargaron en formato de polígonos.

### **4.3.3 Datos filogenéticos de triatomíneos y mamíferos**

La información filogenética de las especies de triatomíneos, se obtuvo de un árbol filogenético desarrollado y gentilmente cedido por la Dra. Silvia Justi (Universidad de Vermont, EE.UU.). Dicha colega incorporó dos especies más (*Psammolestes coreodes* y *Triatoma patagonica*) a las que ya estaban incluidas en el árbol filogenético producido en su tesis doctoral (Justi 2014). De esta manera se logró, que todas las especies de triatomíneos que hasta el momento tienen información de marcadores moleculares, estén incluidas.

En el caso de las especies de mamíferos la información filogenética se obtuvo de un árbol filogenético datado tomado de Fritz et al. (2009).

### **4.3.4 Análisis de biodiversidad de triatomíneos y mamíferos**

Para obtener los patrones actuales de biodiversidad de la metacomunidad de triatomíneos y mamíferos se calculó la riqueza de especies de triatomíneos y de mamíferos para toda América. Los análisis se realizaron utilizando los rangos de distribución obtenidos y descritos en las secciones 4.3.2 y 4.3.3. Para ambos grupos (triatomíneos y mamíferos) se determinó una resolución de celda de 50 x 50 km de longitud-latitud (0.5 grados), y la riqueza de especies se obtuvo contabilizando la cantidad de especies en cada celda, para triatomíneos y mamíferos por separado. Se consideró que esta resolución correspondía a una distancia razonable para el grado de dispersión o movimientos espaciales que pueden llegar a tener las especies de estos dos grupos, sobre todo los mamíferos, ya que la dispersión actual de los triatomíneos a estas distancias (sin contemplar dispersión en tiempos evolutivo) es casi nula, salvo que exista transporte pasivo el cual no podemos tener control. El criterio para contabilizar a una especie dentro de una celda fue que al menos parte del rango de su distribución toque dicha celda. Por último, la información de riqueza por celdas pasó por un proceso de “rasterizado” (pasar a tener valores continuos en el espacio) para poder visualizar los patrones geográficos en los mapas finales. Todos los procedimientos de análisis se realizaron en el software libre R v 3.4.2 (R Development Core Team 2011) con la utilización de diversas funciones de los paquetes *raster*, *rgdal*, *maptools*, *letsR* (Vilela and Villalobos 2015), *sp* y *rgeos*.

#### 4.3.5 Análisis de campos filogenéticos de triatomíneos y mamíferos

Los análisis de campos filogenéticos de cada grupo de especies (triatomíneos y mamíferos) se realizó por separado, siguiéndose para cada grupo el mismo procedimiento que se describe a continuación.

##### Matriz de presencia-ausencia

En base a los rangos geográficos se dividió el espacio geográfico en cuadrículas regulares de 50 x 50 km de longitud-latitud (0.5 grados). La elección del tamaño de la cuadrícula se tomó con el mismo criterio descrito en la sección anterior. Aunque estas resoluciones pueden llegar a sobreestimar las distribuciones de especies en escalas locales, a grandes escalas espaciales como la que se está considerando en este estudio, son consistentes y presentan un sesgo menor que si las distribuciones geográficas estuvieran representadas solo con registros de presencias en formato de puntos (Hurlbert & Jetz 2007, Hawkins et al. 2008). A partir de las cuadrículas, se construyeron matrices de presencia-ausencia que contienen todas las especies en columnas y las celdas de la cuadrícula en filas. Sobre la base de estas matrices de presencia-ausencia, la riqueza de especies o *campo de diversidad* dentro del rango geográfico de cada especie focal se obtiene con el número de especies que se superponen en cada celda que conforma el rango geográfico total de cada especie focal. El criterio utilizado para decidir si una determinada especie ocupa una celda determinada de la cuadrícula es igual a lo descrito en la sección anterior: se considera a la especie si al menos parte del rango de su distribución toca la celda.

##### Campo filogenético

Para cada especie de triatomiño y mamífero, con la información filogenética y los *campos de diversidad* se estimaron los *campos filogenéticos*, para caracterizar la estructura filogenética de cada especie focal (Villalobos et al. 2013).

Para determinar la estructura filogenética, se utilizó el índice de variabilidad filogenética (PSV) (por sus siglas del término en inglés '*Phylogenetic Species Variability*') (Helmus et al. 2007) como una medida filogenética de la diversidad de especies. Este índice resume el grado de relación filogenética entre especies de un subconjunto, considerando todas las especies del conjunto. Al mismo tiempo, informa sobre el grado de agrupamiento, sobre-dispersión o aleatoriedad en la estructura filogenética de un ensamble o comunidad de especies. Los valores de PSV pueden interpretarse en términos de varianza de un rasgo neutral entre especies de una comunidad, variando entre 0 (sin variabilidad, agrupamiento) siendo muy cercanas filogenéticamente y 1 (variabilidad máxima, sobre-dispersión) representando la independencia filogenética de las especies. El valor de este índice no se ve afectado por la riqueza y abundancia de especies (Helmus et al., 2007).

Para este estudio, el índice estará representado con un subíndice 'sp' ( $PSV_{sp}$ ) (según Villalobos et al. (2013) para diferenciarlo del índice PSV original que, como se mencionó en la sección 4.1.1, adquiere valores basados en sitios geográficos (por celda) del área de estudio y no basados en el rango geográfico de la especie focal.

Como la estructura filogenética de una especie respecto al conjunto total de especies depende del clado que se está considerando (Hardy & Senterre 2007), en este estudio se consideró y se comparó cada especie focal incluida en la filogenia de la Dra. Silvia Justi perteneciente a la subfamilia Triatominae. Para el caso de las especies de mamíferos se consideró y se comparó a cada especie focal respecto a todas las especies incluidas en la filogenia de Fritz et al. (2009) pertenecientes a la clase Mammalia.

### **Análisis estadísticos**

Se desarrolló un modelo nulo para tener en cuenta la variación en el tamaño del rango de la distribución geográfica de las especies, sabiendo que la co-ocurrencia con especies de amplia distribución es más probable. Para probar este modelo nulo, se compararon los campos filogenéticos observados de cada especie con una distribución de 1000 campos filogenéticos generados aleatoriamente. En cada réplica, el campo filogenético nulo de cada especie se generó mediante un muestreo al azar sin reemplazo, tomando de la filogenia global siempre el mismo número de especies co-ocurrentes observadas. Con este procedimiento, se asume que la probabilidad de muestrear una especie co-ocurrente es proporcional al tamaño de su distribución geográfica, ya que es más probable que las especies con mayores rangos geográficos coexistan con otras especies. Este análisis permite identificar las especies con valores de  $PSV_{sp}$  que sean estadísticamente significativos respecto a este modelo nulo.

### **4.3.6 Análisis de diversidad filogenética de mamíferos**

Se utilizó la información filogenética de las especies de mamíferos para calcular la diversidad filogenética (DF) de la comunidad de aquellas especies de mamíferos asociadas a los triatominos. Esta medida es un estimativo de biodiversidad, que mediante la sumatoria de la antigüedad contenida en las ramas del árbol filogenético, proporciona una medida que contempla la ramificación y los niveles de divergencia de caracteres entre las especies (Faith 1992). La estimación de la diversidad filogenética se llevó a cabo a nivel regional (cálculo global de los valores de DF de todas las especies de mamíferos asociadas a triatominos) para obtener un patrón geográfico general, y a nivel especie, mediante el cálculo de los valores de DF de cada comunidad de mamíferos asociada a cada especie de triatomo. El cálculo de DF de mamíferos a nivel regional se efectuó para cada celda dentro de la extensión geográfica delimitada por el rango geográfico total de las especies de triatominos (desde el sur de Argentina y Chile hasta Estados Unidos). En el caso de cada

comunidad de mamíferos asociadas a cada especie de triatomino, se calculó por celda dentro de la ventana geográfica delimitada por el rango geográfico de cada especie de triatomino.

Para el análisis de DF de especies de mamíferos global, se tomó la matriz de datos de presencia-ausencia explicada en la sección anterior, donde las columnas representan las especies de mamíferos y las filas sitios representados por celdas cuadradas de 50 km de lado. El cálculo de DF se realizó por fila (celda) en la cual se contemplaba las especies de mamíferos presentes para contabilizar el largo de las ramas en el árbol filogenético. Finalmente, cada celda con su valor de DF se “rasterizó” (pasar a valores continuos en el espacio) para obtener un patrón geográfico global. Para el análisis de DF de cada comunidad de especies de mamíferos según la especie de triatomino (DFsp), se obtuvo una matriz de datos de presencia-ausencia similar (de 50 x 50 km de resolución) en la cual también cada columna representa una especie de mamífero, pero cada fila representa una celda del espacio conformado por el rango geográfico del triatomino que se asocia a esa comunidad de mamíferos. Cada celda dentro de ese rango se consideró ocupada por las especies de mamíferos cuando sus rangos geográficos interceptaban al menos una porción de la celda. Por último, el cálculo de DFsp por celda se realizó de la misma manera que se explicó para el análisis global, con la diferencia que dichos valores se promedian para obtener un único valor de DFsp de mamíferos por cada especie de triatomino. Como la DFsp va a ser un estimativo de la especificidad de cada triatomino por su comunidad de mamíferos, valores de DFsp bajos corresponderán con una alta especificidad de especies de mamíferos, mientras que valores altos referirán a un generalismo en la asociación con las diversas especies de mamíferos por parte de los triatominos.

### **Análisis estadísticos**

Debido a que la DF no es totalmente independiente del número de especies de mamíferos asociados a cada triatomino y, por lo tanto, puede proporcionar información redundante con la riqueza específica (RE) (Schweiger et al. 2008), se planteó un modelo nulo como una forma de comparar la diversidad filogenética. Este modelo nulo estima el tamaño del efecto estandarizado (SES, por sus siglas del término en inglés '*standardized effect size*') de la DF usando 1000 subconjuntos aleatorios de posibles especies de mamíferos extraídas de toda la comunidad de especies mamíferos asociadas a los triatominos. Esto determina si las especies de mamíferos realmente “asociadas” a una especie dada de triatomino como fuente de alimento o refugio, están más o menos estrechamente relacionados de lo esperado por azar; determinándose así si la “especificidad” de una dada especie de triatomino es alta o baja para un valor fijo de RE de mamíferos. Así, según la Ecuación 1  $DF_i$  es la DF del triatomino  $i$ ,  $DF_p$  es el promedio de la DF de todos los

subconjuntos aleatorios de mamíferos, y  $sd(DFs)$  es el desvío estándar de todos los valores de DF aleatorizados.

Ecuación 1

$$SES = \frac{(DFi - DFp)}{sd(DFs)}$$

Los valores de SES positivos ( $SES > 0$ ) con cuantiles por arriba del 0.95 ( $p > 0.95$ ) indican dispersión filogenética de las especies de mamíferos, por lo tanto, un mayor grado de generalismo de cada especie de triatomino respecto a la comunidad de especies de mamíferos asociada. Por su parte, los valores negativos de SES ( $SES < 0$ ) con cuantiles por debajo del 0.05 ( $p < 0.05$ ) indican agrupamiento filogenético de especies de mamíferos y especificidad de una especie de triatomino respecto a su comunidad de especies de mamíferos, en ambos casos en relación con el modelo nulo.

## 4.4 RESULTADOS

### 4.4.1 Asociación entre triatominos y mamíferos

De la recopilación bibliográfica sobre la asociación entre triatominos y mamíferos la misma proporcionó información de 83 especies de mamíferos (Tabla 7) relacionadas con 41 especies de triatominos (de las 66 especies de triatominos consideradas en los análisis del Capítulo 3). Las especies de mamíferos pertenecen a una variedad de familias dentro de siete órdenes: carnívora, chiroptera, didelphimorphia, primates, pilosa, cingulata y rodentia. Para simplificar su presentación, las asociaciones directas o indirectas de cada especie de triatomino con su comunidad de mamíferos se organizó como una matriz de información (ver Tabla S2 en el anexo). En la Tabla S3 del anexo se listan las respectivas referencias bibliográficas de las 41 especies de triatominos de donde se tomó la información de las asociaciones mencionadas.

**Tabla 7.** Listado de las 83 especies de mamíferos asociadas a los 41 triatominos obtenidas de la recopilación bibliográfica.

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE
Carnívora	Canidae	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>
	Felidae	<i>Lynx rufus</i>
	Mephitidae	<i>Conepatus semistriatus</i> , <i>C. chinga suffocans</i> , <i>Mephitis macroura</i>
	Procyonidae	<i>Nasua nasua</i> , <i>Procyon lotor</i>
Chiroptera	Phyllostomidae	<i>Phyllostomus elongatus</i> , <i>Desmodus rotundus</i>

	Vespertilionidae	<i>Myotis keaysi</i> , <i>M. levis levis</i> , <i>Histiotus montanus</i>
<b>Didelphimorphia</b>	Didelphidae	<i>Caluromys derbianus</i> , <i>Didelphis albiventris</i> , <i>D. aurita</i> , <i>D. marsupialis</i> , <i>D. virginiana</i> , <i>Lutreolina crassicaudata</i> , <i>Marmosa demerarae</i> , <i>Monodelphis domestica</i> , <i>Philander opossum</i> , <i>Thylamys elegans</i> , <i>T. pusillus</i>
<b>Primates</b>	Cebidae	<i>Cebus capucinus</i>
<b>Pilosa</b>	Myrmecophagidae	<i>Tamandua tetradactyla</i>
	Megalonychidae	<i>Choloepus hoffmanni</i>
<b>Cingulata</b>	Dasyopodidae	<i>Chaetophractus vellerosus</i> , <i>Dasyopus hibridus</i> , <i>D. novemcinctus</i> , <i>Euphractus sexcinctus</i> , <i>Tolypeutes matacus</i>
<b>Rodentia</b>	Abrocomidae	<i>Abrocoma bennettii</i>
	Capromyridae	<i>Capromys pilorides</i>
	Caviidae	<i>Cavia aperea</i> , <i>C. porcellus</i> , <i>Galea musteloides</i> , <i>G. spixii</i> , <i>Kerodon rupestris</i> , <i>Microcavia australis</i>
	Chinchilidae	<i>Lagidium viscacia</i>
	Cricetidae	<i>Akodon simulator</i> , <i>Baiomys musculus</i> , <i>Calomys callosus</i> , <i>Graomys chacoensis</i> , <i>G. domorum</i> , <i>G. griseoflavus</i> , <i>Hodomys alleni</i> , <i>Necromys lasiurus</i> , <i>Neotoma albigula</i> , <i>N. floridiana</i> , <i>N. fuscipes</i> , <i>N. lepida</i> , <i>N. macrotis</i> , <i>N. micropus</i> , <i>Nyctomys sumichrasti</i> , <i>Oecomys concolor</i> , <i>Oligoryzomys chacoensis</i> , <i>O. eliurus</i> , <i>O. longicaudatus</i> , <i>O. nigripes</i> , <i>Peromyscus leucopus</i> , <i>P. yucatanicus</i> , <i>Phyllotis darwini</i> , <i>P. xantophigus</i> , <i>Sigmodon hispidus</i> , <i>S. mascotensis</i> , <i>S. peruanus</i> , <i>Tapecomys wolffsohni</i>
	Cuniculidae	<i>Cuniculus paca</i>
	Erethizontidae	<i>Coendou prehensilis</i>
	Muriidae	<i>Abrothrix olivaceus</i>
		<i>Chrotomys whiteheadi</i>
		<i>Reithrodontomys fulvescens</i>
	Octodontidae	<i>Octodon degus</i> , <i>Octodontomys gliroides</i>
	Sciuridae	<i>Sciurus stramineus</i> , <i>Otospermophilus variegatus</i>
	Echymidae	<i>Phyllomys dasythrix</i> , <i>P. blainvillii</i> , <i>Proechimys decumanus</i> , <i>P. semispinosus</i> , <i>Thrichomys apereoides</i> , <i>T. laurentius</i>

#### 4.4.2 Rangos de distribución de triatominos y mamíferos

Para 40 de las 41 especies de triatominos se pudieron obtener polígonos para representar los rangos geográficos. La especie *Triatoma flavida* fue la única que tuvo que quedar fuera de los análisis, ya que, por su escasa cantidad de puntos de presencia, no se pudo realizar el polígono para representar su rango geográfico.

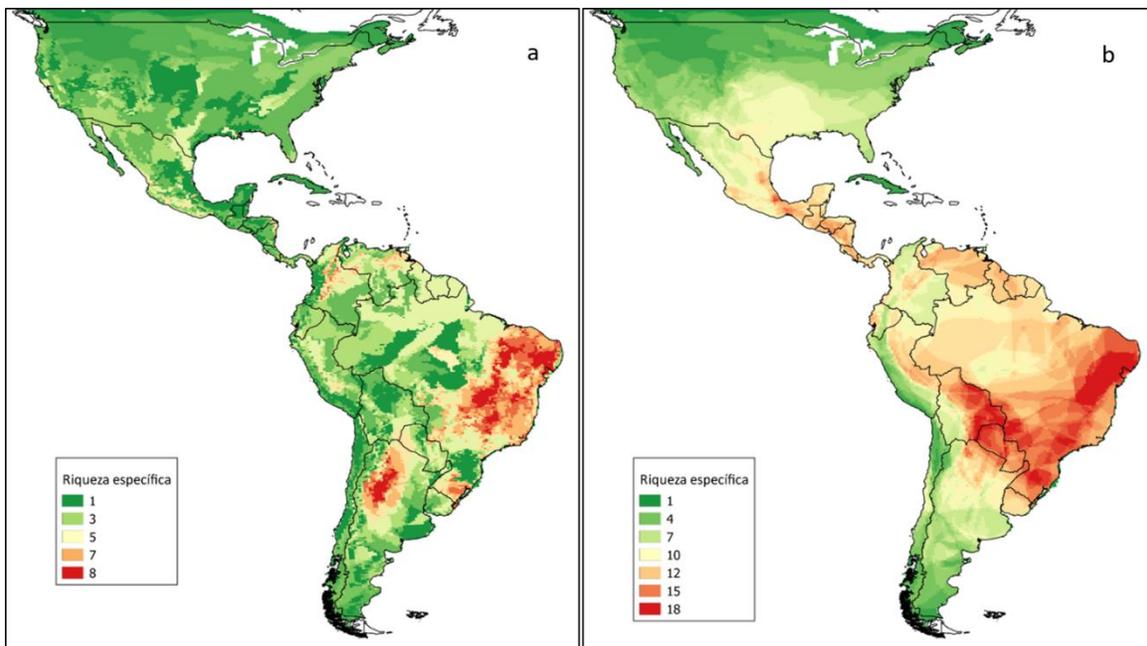
Para 79 de las 84 especies de mamíferos se obtuvieron los polígonos de los rangos de distribución, y para cinco especies (*Cebus capucinus*, *Cavia porcellus*, *Graomys chacoensis* y *Chrotomys whiteheadi*) los polígonos no estaban disponibles.

#### 4.4.3 Patrones de biodiversidad de mamíferos y triatominos

La riqueza específica de las especies de triatominos y de las especies de mamíferos con las que están asociados, se presentan por separado en la Figura 74a y 74b. Ambos patrones

de biodiversidad muestran que la mayor cantidad de especies se encuentran en la región del corredor Cerrado-Caatinga-Chaco. En el patrón geográfico de la riqueza de especies de triatomíneos se pueden identificar dos grandes áreas con la mayor cantidad de especies dentro del corredor árido mencionado; una en la zona del Chaco seco argentino y la otra en las zonas del Cerrado y la Caatinga en Brasil. Además, aunque con una menor cantidad de especies, se pueden identificar dos sectores más pequeños; uno en la región del estado brasilero de Río Grande do Sul y la otra en la región interandina de Colombia y Venezuela.

El patrón geográfico de la riqueza de especies de los mamíferos asociados a los triatomíneos muestra sectores menos marcados que el de las especies de triatomíneos. Sin embargo, más allá de la región del corredor árido ya mencionado (Cerrado-Caatinga-Chaco), se observa que también hay una alta riqueza de especies de mamíferos en toda la región amazónica e interandina de Perú, Colombia y Venezuela; y en las regiones de América Central y todo el sur y la zona centro-este de México. Aunque con una menor cantidad de especies, existen regiones de mayor riqueza de especies en zonas áridas del noreste de México y en el centro-sur de Estados Unidos.



**Figura 74.** Riqueza específica de (a) triatomíneos (40 especies) y (b) mamíferos asociados a nivel regional (79 especies).

#### 4.4.4 Campos filogenéticos de triatomíneos y mamíferos

##### Triatomíneos

Las matrices de presencia-ausencia resultantes para triatomíneos fueron de 40 x 361160 especies/celdas. De las 40 especies de triatomíneos incluidas cinco resultaron con

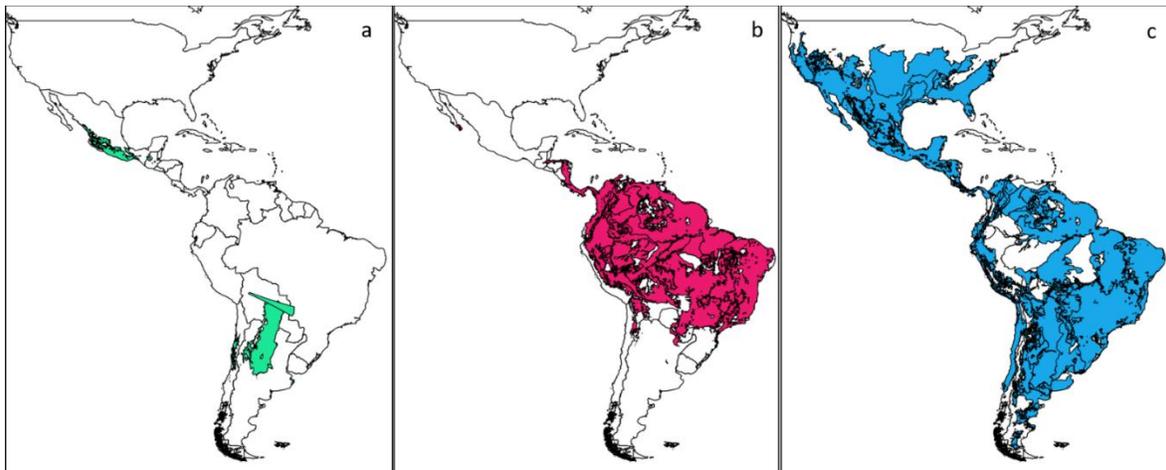
estructura filogenética agrupada (*M. spinolai*, *T. delpontei*, *R. stali*, *T. mazzottii* y *T. pallidipennis*), otras 5 con estructura sobre-dispersa (*D. maxima*, *E. mucronatus*, *P. geniculatus*, *R. pictipes* y *R. prolixus*), mientras que el resto presentó una estructura filogenética aleatoria (Tabla 8).

**Tabla 8.** Estructura filogenética y riqueza de especies de triatomos co-ocurrentes dentro del rango geográfico de cada especie focal de triatomo ordenada por estructura filogenética. Los valores de PSV<sub>sp</sub> representan una medida individual de la estructura filogenética considerando a todas las especies que co-ocurren dentro del rango geográfico incluyendo a la especie focal. El símbolo (\*) representa aquellas estructuras filogenéticas significativas respecto al modelo nulo planteado.

Especie focal	Número de especies co-ocurrentes	Estructura filogenética	PSV <sub>sp</sub>
<i>Dipetalogaster maxima</i>	3	Sobre-disperso	1 *
<i>Eratyrus mucronatus</i>	27	Sobre-disperso	0.759
<i>Mepraia spinolai</i>	3	Agrupado	0.745
<i>Panstrongylus geniculatus</i>	27	Sobre-disperso	0.752 *
<i>Panstrongylus lignarius</i>	21	Aleatorio	0.757
<i>Panstrongylus lutzi</i>	15	Aleatorio	0.726
<i>Panstrongylus megistus</i>	19	Aleatorio	0.709
<i>Paratriatoma hirsuta</i>	8	Aleatorio	0.851
<i>Rhodnius brethesi</i>	8	Aleatorio	0.807
<i>Rhodnius domesticus</i>	12	Aleatorio	0.712
<i>Rhodnius ecuadoriensis</i>	7	Aleatorio	0.817
<i>Rhodnius nasutus</i>	15	Aleatorio	0.726
<i>Rhodnius pallescens</i>	8	Aleatorio	0.827
<i>Rhodnius pictipes</i>	20	Sobre-disperso	0.758 *
<i>Rhodnius prolixus</i>	9	Sobre-disperso	0.818 *
<i>Rhodnius stali</i>	11	Agrupado	0.638
<i>Triatoma brasiliensis</i>	15	Aleatorio	0.726
<i>Triatoma breyeri</i>	9	Aleatorio	0.722
<i>Triatoma costalimai</i>	14	Aleatorio	0.696
<i>Triatoma delpontei</i>	12	Agrupado	0.585
<i>Triatoma dimidiata</i>	20	Aleatorio	0.728
<i>Triatoma eratyrusiformis</i>	9	Aleatorio	0.722
<i>Triatoma guasayana</i>	18	Aleatorio	0.655
<i>Triatoma infestans</i>	26	Aleatorio	0.716
<i>Triatoma lecticularia</i>	7	Aleatorio	0.817
<i>Triatoma longipennis</i>	9	Aleatorio	0.717
<i>Triatoma maculata</i>	9	Aleatorio	0.818

<i>Triatoma mazzottii</i>	8	Agrupado	0.611
<i>Triatoma pallidipennis</i>	7	Agrupado	0.628
<i>Triatoma patagonica</i>	8	Aleatorio	0.718
<i>Triatoma phyllosoma</i>	5	Aleatorio	0.752
<i>Triatoma platensis</i>	15	Aleatorio	0.794
<i>Triatoma protracta</i>	10	Aleatorio	0.793
<i>Triatoma pseudomaculata</i>	17	Aleatorio	0.731
<i>Triatoma recurva</i>	9	Aleatorio	0.747
<i>Triatoma rubrovaria</i>	9	Aleatorio	0.745
<i>Triatoma sanguisuga</i>	6	Aleatorio	0.871
<i>Triatoma sordida</i>	23	Aleatorio	0.692
<i>Triatoma tibiamaculata</i>	18	Aleatorio	0.687
<i>Triatoma vitticeps</i>	18	Aleatorio	0.721

Las especies con estructuras filogenéticas agrupada poseen rangos geográficos en tres regiones áridas de Sudamérica y Norteamérica; dichas regiones son el centro-norte de Argentina, el centro de Bolivia y el oeste de México (Figura 75a). Las especies con estructura filogenética sobre-dispersa presentan rangos geográficos que abarcan diversas biorregiones como el corredor Cerrado-Caatinga-Chaco (excluyendo el Chaco argentino), la región amazónica, la región del pacífico y parte de la región Panamanian (Figura 75b). Las especies con estructuras filogenéticas aleatorias se presentan en la Figura 75c.



**Figura 75.** Patrón geográfico de las estructuras filogenéticas de los triatominos: a) estructura filogenética agrupada, b) estructura filogenética sobre-dispersa, y c) estructura filogenética aleatoria.

La comparación entre los patrones de estructuras filogenéticas estimadas y las simulaciones de modelo nulo mostraron que no hay una estructura de campo filogenético significativa para la gran mayoría de las especies de triatominos cuando se considera la

filogenia completa. En efecto, si bien en cuatro especies (*Dipetalogaster máxima*, *Panstrongylus geniculatus*, *Rhodnius pictipes* y *Rhodnius prolixus*) de las cinco especies con estructura sobre-dispersa se encontró un patrón significativo para  $PSV_{sp}$ , no se encontró ningún patrón significativo en especies con estructura agregada. Al mismo, tiempo las especies con estructuras filogenéticas agrupadas que resultaron significativas co-ocurren con una cantidad muy dispar de especies (entre 3 y 27 especies) (Tabla 8).

### Mamíferos

Las matrices de presencia-ausencia resultantes para mamíferos fueron de 79 x 996560 especies/celdas. De las 79 especies hubo 15 especies con estructura filogenética agrupada, siete con estructura sobre-dispersa y el resto presentaron una estructura filogenética aleatoria (Tabla 9).

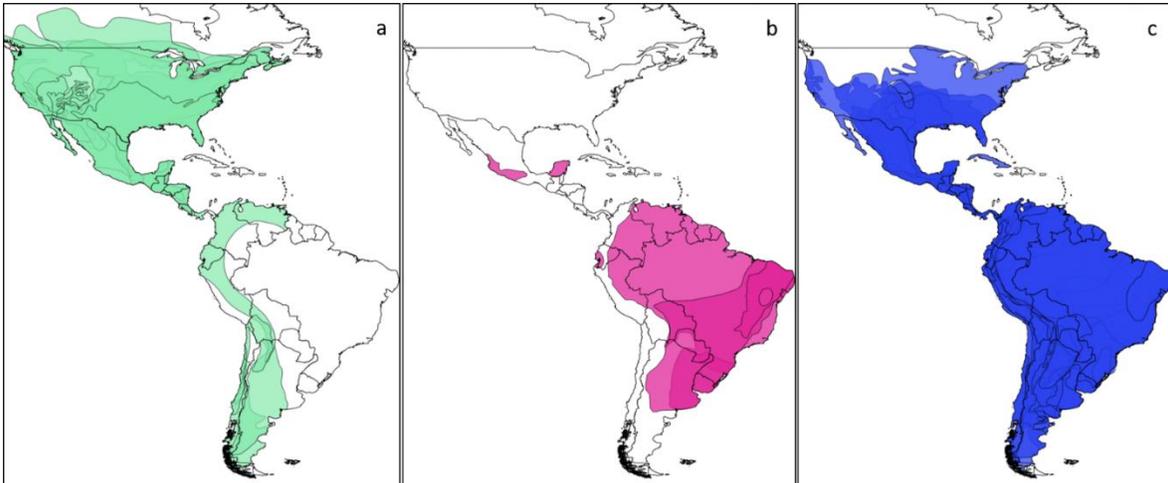
**Tabla 9.** Estructura filogenética y riqueza de especies co-ocurrentes dentro del rango geográfico de cada especie focal de mamífero organizada por órdenes y familias. Los valores de  $PSV_{sp}$  representan una medida individual de la estructura filogenética considerando a todas las especies que co-ocurren dentro del rango geográfico incluyendo a la especie focal. El campo filogenético es la estructura filogenética de cada especie focal. El símbolo (\*) representa aquellas estructuras filogenéticas significativas respecto al modelo nulo planteado.

ORDEN	Familia	Especie focal	Número de especies co-ocurrentes	Estructura filogenética	PSV <sub>sp</sub>
<b>Carnívora</b>	Canidae	<i>U. cinereoargenteus</i>	39	Aleatorio	0.6360
	Felidae	<i>L. rufus</i>	27	Agrupado	0.6159
	Mephitidae	<i>C. chinga</i>	49	Aleatorio	0.6541
		<i>C. semistriatus</i>	49	Aleatorio	0.6726
		<i>M. macroura</i>	26	Aleatorio	0.6564
	Procyonidae	<i>N. nasua</i>	47	Aleatorio	0.6667
		<i>P. lotor</i>	30	Agrupado	0.6150
<b>Chiroptera</b>	Phyllostomidae	<i>D. rotundus</i>	74	Aleatorio	0.6358
		<i>P. elongatus</i>	41	Aleatorio	0.6724
	Vespertilionidae	<i>H. montanus</i>	50	Aleatorio	0.6561
		<i>M. keaysi</i>	55	Agrupado	0.6406 *
		<i>M. levis</i>	29	aleatoria	0.6677
<b>Cingulata</b>	Dasypodidae	<i>C. vellerosus</i>	41	aleatoria sobre-dispersa	0.6618
		<i>D. hybridus</i>	30	aleatoria	0.6930 *
		<i>D. novemcinctus</i>	69	aleatoria	0.6379
		<i>E. sexcinctus</i>	47	aleatoria	0.6611
		<i>T. matacus</i>	38	aleatoria	0.6812

<b>Didelphimorphia</b>	Didelphidae	<i>C. derbianus</i>	30	aleatoria	0.6597	
		<i>D. albiventris</i>	48	sobre- dispersa	0.6562 *	
		<i>D. aurita</i>	33	aleatoria	0.6824	
		<i>D. marsupialis</i>	53	aleatoria	0.6498	
		<i>D. virginiana</i>	30	agrupada	0.6150	
		<i>L. crassicaudata</i>	39	aleatoria	0.6921	
		<i>M. demerarae</i>	34	aleatoria	0.6927	
		<i>M. domestica</i>	44	aleatoria	0.6674	
		<i>P. opossum</i>	58	aleatoria	0.6657	
		<i>T. elegans</i>	11	agrupada	0.6110	
		<i>T. pusillus</i>	26	aleatoria	0.6841	
<b>Pilosa</b>	Megalonychidae	<i>C. hoffmanni</i>	41	aleatoria	0.6908	
	Myrmecophagidae	<i>T. tetradactyla</i>	49	aleatoria	0.6622	
<b>Rodentia</b>	Abrocomidae	<i>A. bennettii</i>	12	agrupada	0.6023	
	Capromyridae	<i>C. pilorides</i>	2	NA	-	
	Caviidae	<i>C. aperea</i>	51	aleatoria	0.6647	
		<i>G. musteloides</i>	38	aleatoria	0.6643	
		<i>G. spixii</i>	26	aleatoria	0.6933	
		<i>K. rupestris</i>	24	aleatoria	0.6867	
		<i>M. australis</i>	30	agrupada	0.6058	
		Chinchilidae	<i>L. viscacia</i>	43	aleatoria	0.6488
			Cricetidae	<i>A. simulator</i>	26	aleatoria
	<i>B. musculus</i>	21		aleatoria	0.7000	
	<i>C. callosus</i>	46		aleatoria	0.6643	
	<i>G. domorum</i>	28		aleatoria	0.6537	
	<i>G. griseoflavus</i>	38		aleatoria	0.6469	
	<i>H. alleni</i>	20		sobre- dispersa	0.6971 *	
	<i>N. lasiurus</i>	47		aleatoria	0.6611	
	<i>N. albigula</i>	15		agrupada	0.5812	
	<i>N. floridana</i>	11		aleatoria	0.6149	
	<i>N. fuscipes</i>	7		aleatoria	0.6376	
	<i>N. lepida</i>	12	agrupada	0.5681		
	<i>N. macrotis</i>	8	agrupada	0.5935		
<i>N. micropus</i>	17	aleatoria	0.6487			
<i>N. sumichrasti</i>	24	aleatoria	0.6868			
<i>O. concolor</i>	36	aleatoria	0.7049			
<b>Rodentia</b>	Cricetidae	<i>O. chacoensis</i>	36	aleatoria	0.6720	
		<i>O. eliurus</i>	33	aleatoria	0.6775	
		<i>O. longicaudatus</i>	20	aleatoria	0.6608	
		<i>O. nigripes</i>	35	aleatoria	0.6904	
		<i>P. leucopus</i>	26	agrupada	0.6280	

		<i>P. yucatanicus</i>	13	sobre- dispersa	0.7533	*
		<i>P. darwini</i>	11	agrupada	0.6110	
		<i>P. wolffsohni</i>	28	aleatoria	0.6600	
		<i>P. xanthopygus</i>	38	aleatoria	0.6458	
		<i>S. hispidus</i>	16	agrupada	0.5875	
		<i>S. mascotensis</i>	20	aleatoria	0.6971	
		<i>S. peruanus</i>	16	aleatoria	0.7167	
	Cuniculidae	<i>C. paca</i>	65	aleatoria	0.6513	
	Echymidae	<i>P. blainvillii</i>	23	aleatoria	0.6668	
		<i>P. dasythrix</i>	19	aleatoria	0.6964	
		<i>P. decumanus</i>	14	sobre- dispersa	0.7355	*
		<i>P. semispinosus</i>	22	aleatoria	0.7049	
		<i>T. apereoides</i>	28	sobre- dispersa	0.6926	*
		<i>T. laurentius</i>	24	aleatoria	0.6867	
	Erethizontidae	<i>C. prehensilis</i>	49	sobre- dispersa	0.6725	*
	Muriidae	<i>A. olivaceus</i>	16	agrupada	0.5824	
		<i>R. fulvescens</i>	26	aleatoria	0.6564	
	Octodontidae	<i>O. degus</i>	11	aleatoria	0.6110	
		<i>O. gliroides</i>	30	agrupada	0.6286	
	Sciuridae	<i>S. stramineus</i>	16	aleatoria	0.7217	
		<i>S. variegatus</i>	25	aleatoria	0.6389	

Las especies con estructura filogenéticas agrupada poseen sus rangos geográficos ubicados en las biorregiones de Norteamérica, Panamanian, Pacífico, y la diagonal árida del monte y estepa Patagónica de Argentina, y casi todo el territorio de Chile. Por su parte, las especies con estructura filogenética sobre-dispersa complementan las biorregiones recién descritas, presentando rangos geográficos en las otras biorregiones como el corredor Cerrado-Caatinga-Chaco, la región Amazónica, un sector del oeste de Ecuador, la península de Yucatán y el oeste árido de México (Figura 76).

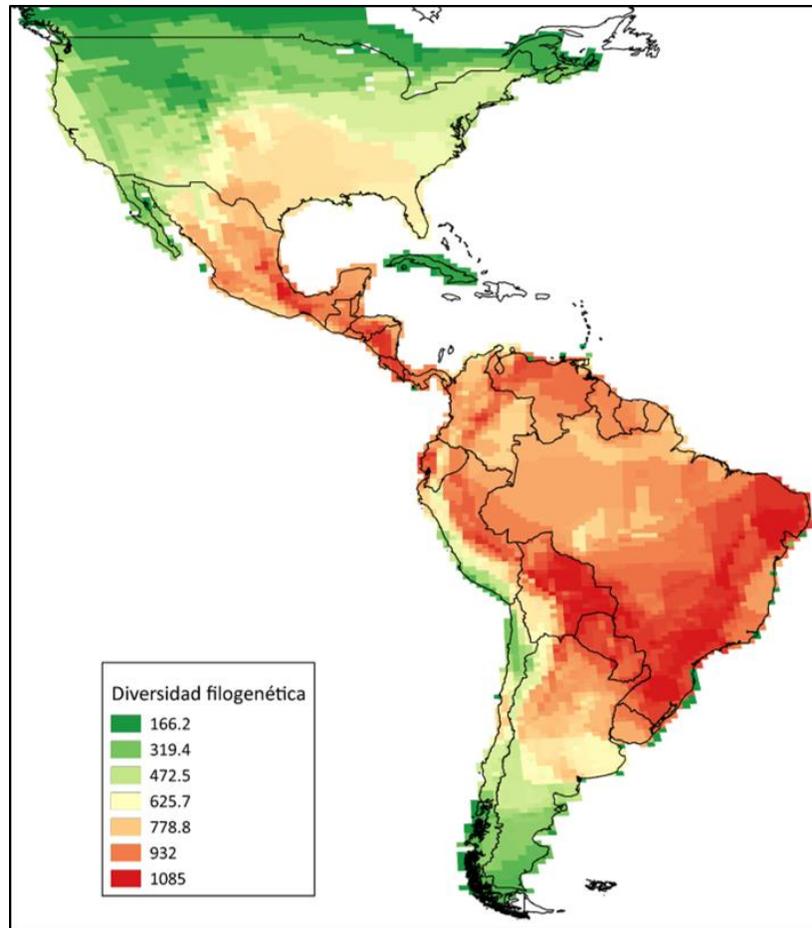


**Figura 76.** Estructura filogenética de mamíferos asociados a triatomínicos: a) estructura filogenética agrupada, b) estructura filogenética sobre-dispersa y c) estructura filogenética aleatoria.

En la comparación entre patrones geográficos de estructuras filogenéticas estimadas y las simulaciones del modelo nulo las especies de mamíferos, al igual que en el caso de los triatomínicos, tampoco se evidencia que haya estructuras de campo filogenético significativas para la gran mayoría de las especies cuando se considera la filogenia completa. Sin embargo, en este caso las siete especies con estructura filogenética sobre-dispersa resultaron con patrones significativos de  $PSV_{sp}$ , mientras que hubo una sola especie con estructura filogenética agrupada que fue significativa co-ocurriendo con un total de 55 especies (Tabla 9). Las especies con estructuras filogenéticas sobre-dispersas co-ocurren con un número dispar de especies de entre 13 y 49 especies. En los mamíferos ninguno de los tipos de campos filogenéticos muestra un patrón latitudinal de sus rangos geográficos (Figura 76).

#### 4.4.5 Diversidad filogenética de mamíferos

El patrón global de diversidad filogenética de todas las especies de mamíferos asociadas a triatomínicos presenta los valores más altos en la región del corredor Cerrado-Caatinga-Chaco, el dominio sur-Brasileño, la región del Pacífico, la región Panamiana y en la región de Norteamérica sólo en el centro-este de México (Figura 77). La diversidad filogenética es una medida que está influenciada por la riqueza específica, por lo que el patrón que se observa coincide en gran parte con el patrón de riqueza de especies de mamíferos de la Figura 74.



**Figura 77.** Patrón geográfico global de la diversidad filogenética (DF) de los mamíferos asociados a los triatomíneos.

De la aplicación del modelo nulo se observó que de las 40 comunidades de mamíferos pertenecientes a cada una de las especies de triatomíneos analizadas, sólo 19 de ellas resultaron tener valores del tamaño de diversidad filogenética estandarizado (SES) significativos ( $p > 0.95$ ) (Tabla 10). Todos los valores de SES resultaron ser mayores a 0, lo que implica que todas las comunidades de mamíferos de estas especies de triatomíneos poseen dispersión filogenética.

**Tabla 10.** Resultados y estadísticos de la aplicación del modelo nulo. El símbolo (\*) identifica las comunidades de mamíferos de cada especie de triatomíneo con valores del tamaño de Diversidad Filogenética estandarizado (SES) estadísticamente significativos por estar debajo del cuantil 0.5 ( $p < 0.5$ ) o por encima del 0.95 ( $p > 0.95$ ).

Especie de triatomino	Número de especies de mamíferos asociados	Diversidad Filogenética (DFsp)	Promedio de la DFsp aleatorizada	Desvío estándar de la DFsp aleatorizada	SES	Valor de p
Dmax	1	166.2	NA	NA	NA	NA
Emuc	3	409.5	248.6	64.488138	2.49503	1 *
Mspi	6	476.4	576.3	76.791796	-1.30092	0.3333333
Pgen	6	547	417.75	213.899801	0.60425	0.6666667
Plig	4	508.2	420.05	74.599765	1.18164	1 *
Plut	4	452.2	402.7	17.394827	2.84567	1 *
Pmeg	4	430.2	189.55	55.932146	4.30253	1 *
Pahir	3	189.5	284.2	13.293607	-7.12372	0.3333333
Rbre	1	166.2	NA	NA	NA	NA
Rdom	4	376.1	445.5	32.526912	-2.13362	0.3333333
Recu	5	523.6	459.95	86.762002	0.73362	1 *
Rnas	1	166.2	NA	NA	NA	NA
Rpal	8	784.1	483.7	102.530483	2.92986	1 *
Rpic	3	364.9	286.1	11.45513	6.87901	1 *
Rpro	7	713.5	454.5	119.783889	2.16223	1 *
Rsta	1	166.2	NA	NA	NA	NA
Tbra	6	508.2	522.25	126.501403	-0.11107	0.6666667
Tbre	1	166.2	NA	NA	NA	NA
Tcos	5	457.3	441.85	107.833784	0.14328	0.6666667
Tdel	2	313.3	229.5	91.499617	0.91585	1 *
Tdim	8	623.7	626.3	93.338095	-0.02786	0.6666667
Tera	1	166.2	NA	NA	NA	NA
Tgua	3	364.9	229.5	91.499617	1.47979	1 *
Tinf	17	802.5	979.8	36.345289	-4.87821	0.3333333
Tlec	4	492.1	421.5	9.475231	7.45101	1 *
Tlon	9	713.4	590.65	93.550227	1.31213	1 *
Tmac	3	384.6	295.65	70.92281	1.25418	1 *
Tmaz	1	166.2	NA	NA	NA	NA
Tpal	6	538.8	468.4	39.739401	1.77154	1 *
Tpat	1	166.2	NA	NA	NA	NA
Tphy	2	192.3	157.6	193.181573	0.17962	0.6666667
Tpla	4	414.3	350.55	35.991735	1.77124	1 *
Tpro	5	202.6	418.9	60.669762	-3.5652	0.3333333
Tpse	2	206.4	197.4	0	Inf	1 *
Trec	2	248.8	192.9	143.259834	0.3902	0.6666667
Truv	6	523.5	447.8	50.487424	1.49938	1 *
Tsan	4	351.5	248.85	48.295393	2.12546	1 *
Tsor	3	412	330.45	65.265956	1.2495	1 *
Ttib	2	217.8	243.3	71.98347	-0.35425	0.6666667

Tvit	1	166.2	NA	NA	NA	NA
------	---	-------	----	----	----	----

#### 4.5 Discusión y conclusiones

Los patrones de biodiversidad a gran escala están determinados por la riqueza de especies medida por la superposición de sus rangos geográficos (Gotelli et al. 2009). Del análisis de riqueza de especies resultado de este estudio se observa que las regiones con los valores de riqueza de especies de mamíferos más alto son las del corredor Cerrado-Caatinga-Chaco, la zona Amazónica, la región Panamanian, y la parte sur de la región Norteamérica (zona sur de México). Por otra parte, el patrón de biodiversidad de triatomíneos coincide en parte con estos patrones ya que tiene sus valores de riqueza de especies más alto en la región del corredor Cerrado-Caatinga-Chaco coincidente con trabajos previos, aun cuando estos incluyeron un número mayor de especies (Rodríguez & Gorla 2004, Diniz-Filho et al. 2013). La co-ocurrencia de especies a gran escala resulta principalmente de procesos históricos subyacentes (Ricklefs 2008). La importancia relativa de estos procesos puede inferirse a partir de la información evolutiva contenida en los rangos geográficos de las especies resultantes de la co-ocurrencia con otras especies. La teoría biogeográfica actual predice la variación geográfica en las características filogenéticas de los conjuntos de especies, principalmente como resultado del conservacionismo de nicho y la especiación diferencial (Webb et al. 2002, Wiens & Donoghue 2004). Los resultados del análisis de los campos filogenéticos para los triatomíneos con estructura filogenética agrupada mostraron que las regiones donde se ubican los rangos geográficos de cada grupo de estas especies estuvieron tanto en el sur de Sudamérica como en Norteamérica. Si bien en este estudio no se puso a prueba la hipótesis de conservacionismo de nicho (especies relacionadas divergen en características de nicho a tasas inferiores a las esperadas, dada su divergencia de linaje, (Peterson 2011)) hay evidencia del mismo en un estudio con 40 especies de triatomíneos de Norteamérica, de las cuales todas las consideradas en el conjunto Norteamérica de este estudio estaban incluidas (Ibarra-Cerdeña et al. 2014). Por otro lado, la evidencia de campos filogenéticos significativamente sobre-dispersos sugiere que la evolución del nicho y la convergencia de especies menos relacionadas también pueden jugar un papel determinante de la coexistencia geográfica de especies favoreciendo la “explotación” de diferentes nichos ecológicos. En las regiones del Cerrado-Caatinga y del Amazonas, procesos como la dispersión histórica reciente y la colonización de esos ambientes subtropicales (Justi et al. 2016) podrían haber resultado en una alta riqueza, en la que coexisten especies de triatomíneos filogenéticamente poco relacionadas.

En estas regiones de alta riqueza, constituidas por especies con estructuras filogenéticas sobre-dispersas, se observan también sitios de alta diversidad filogenética de mamíferos coincidentes en parte con resultados de otros trabajos en mamíferos (Davies & Buckley

2011). El concepto de especificidad, es decir, la diversidad de reservorios que es “utilizado” por un parásito o de los hospedadores que están asociados a un vector es un tema aún debatido (Poulin et al. 2011). Tradicionalmente, la especificidad se calculaba simplemente como el número de reservorios u hospedadores utilizados por una especie de parásito o vector, respectivamente, de forma similar a la utilizada por algunos índices de diversidad en ecología (ej., índice de Shannon; Magurran & McGill 2011). Sin embargo, dicho enfoque de especificidad se ha ampliado ya que se cree que el concepto de especificidad necesita ser modificada para incluir una perspectiva más evolutiva, que incorpore las relaciones filogenéticas que poseen las especies que conforman el conjunto de posibles reservorios u hospedadores (Poulin & Mouillot 2003). Los resultados de este estudio, tomando a la diversidad filogenética de mamíferos como un indicador de especificidad mediante el valor del SES, muestra (y reconfirma) que los triatominos tienden a ser filogenéticamente generalistas respecto a los mamíferos con los que se asocian. La mayoría de las especies de triatominos muestran grandes repertorios de posibles especies de mamíferos filogenéticamente distantes con los que se asocian compartiendo los mismos hábitats ecológicos. Si bien hay trabajos previos que ya han planteado este eclecticismo alimenticio de los triatominos (Gaunt & Miles 2000, Noireau et al. 2009, Rabinovich et al. 2011) no existen análisis previos que involucren información filogenética de las diversas especies de triatominos y mamíferos, en un amplio espectro geográfico.

Si se considera la historia evolutiva de la subfamilia Triatominae, aunque hay muchos trabajos que sostienen que la misma descendió de un ancestro (hipótesis monofilética) (Hypša et al. 2002, Weirauch 2008, Patterson & Gaunt 2010), o que el grupo incluye al ancestro común pero no a todos los descendientes (hipótesis parafilética) (Hwang & Weirauch 2012), la hipótesis de la descendencia de varios ancestros (hipótesis polifilética) ayudaría a explicar muchas de las características de los triatominos que resultaron de estos análisis. Las primeras hipótesis bajo un enfoque polifilético, con un supuesto origen de alrededor de 95 m.a., coincidente con el origen de América del Sur, fue propuesta por Barges et al. (2000), posteriormente por Gaunt y Miles (2002) y más recientemente por Patterson y Gaunt (2010). Otra hipótesis más cercana propone que los triatominos son aún más recientes, y que la subfamilia evolucionó en el Oligoceno (34-23 m.a.), cuando América del Sur todavía se encontraba aislada de la Antártida y de la conexión con Norte América. En ese período de tiempo hubo eventos a gran escala relacionados con un período bien documentado de radiaciones de los mamíferos y de las aves neotropicales, y una etapa de alta diversificación de ecotopos en Sudamérica (Hwang y Weirauch 2012). En base a esta última hipótesis, al proponer una aparición relativamente reciente de los Triatominae, podría ayudar a explicar el menor grado de selectividad de reservorios en comparación con otras familias cercanas como Cimicidae (aproximadamente 100 m.a.).

En un sentido amplio, y desde un punto de vista eco-epidemiológico, se podría esperar que la mayor diversidad de reservorios resulte acompañada de una mayor diversidad de vectores, una mayor cantidad de hospedadores para el parásito y un consecuente aumento en el riesgo de transmisión (Jones et al. 2008, Roche et al. 2013). Sin embargo, esta interpretación es muy debatida, ya que lo contrario también podría haber ocurrido (Salkeld et al. 2013). De los resultados aquí presentados también se puede inferir que la evolución conjunta entre triatominos y sus mamíferos asociados no se estaría cumpliendo para la mayoría de las especies de triatominos, al menos de las especies incluidas en este análisis. Según los resultados obtenidos, las diferentes especies de triatominos se asocian indiscriminadamente a diferentes especies de mamíferos con gran diversidad de linajes. La hipótesis de una edad relativamente temprana (en comparación con otros invertebrados) de la subfamilia Triatominae (evolución en el Oligoceno), podría explicar la ausencia de especificidad de los triatominos con sus especies de mamíferos asociadas.

## Capítulo 5 Patrones geográficos del riesgo de la presencia de *T. cruzi* a escala regional

---

### 5.1 Introducción

La enfermedad de Chagas es producida por el parásito *T. cruzi*. Hasta el momento, se han determinado siete genotipos (Tc I-VI y Tc bat) de este microorganismo, llegando a un consenso hace unos años de que los mismos deben ser referidos como seis unidades de tipificación discretas (DTU por sus siglas del término en inglés ‘*Discrete Typing Units*’) (Zingales et al. 2009). Este microorganismo necesita de hospedadores y reservorios para multiplicarse, así como de vectores para dispersarse. La presencia de *T. cruzi* en sitios determinados puede estar condicionada con la elección, uso o “explotación” de sus hospedadores<sup>4</sup>. Izeta-Alberdi et al. (2016) analizaron la especificidad de los diversos DTUs de *T. cruzi* en especies de vectores y especies de mamíferos, como una medida que refleja la variación espacial en la composición de la/s especie/s de hospedadoras o el llamado “espectro de hospedadores” (Poulin et al. 2011). Las conclusiones aportadas por dicho estudio (Izeta-Alberdi et al. 2016) indicaron que en general *T. cruzi* es oportunista en su elección de hospedadores a través de las diversas zonas geográficas. Este tema también se debate en el trabajo de Jansen et al. (2015) en el cual sugieren que es muy difícil establecer asociaciones puntuales entre los diversos DTUs y comunidades de triatomíneos y/o mamíferos. Se considera que *T. cruzi* consiguió ser un parásito multi-hospedador, debido a procesos de “spillover” (paso de patógenos desde una población de hospedadores con una alta prevalencia a una nueva población de hospedadores). Esto sugiere que para *T. cruzi* el proceso de la adquisición de nuevos mamíferos hospedadores, puede haber ocurrido varias veces debido a los diversos movimientos de grupos de mamíferos en América, con un consecuente incremento de la diversidad de los mismos (Carrillo et al. 2014).

Si bien espacialmente no se puede explicar la presencia de *T. cruzi* debido a la ausencia de especificidad con sus hospedadores, hay indicios de ciertos patrones espaciales de los diferentes DTUs (Miles et al. 2009, Zingales et al. 2012). Por un lado, se ha postulado que la región del Gran Chaco puede llegar a ser el lugar de origen de *T. cruzi* (Brenière et al. 2016). Por otra parte, se menciona que existe una regionalización de los DTUs de *T. cruzi* en América, en los cuales en algunos casos está más marcada que en otros. Los DTU TcII, TcV y TcVI estarían circunscriptos a América del Sur al igual que el TcIII, con la diferencia que este último circularía mayoritariamente en el ámbito silvestre. Por el contrario, el TcI

---

<sup>4</sup> En este contexto se considera *hospedador* a cualquier organismo (especie de triatomo o especie de mamífero, incluido el ser humano) utilizado por *T. cruzi* para alojarse, multiplicarse o dispersarse.

es el que tendría la distribución más amplia por toda América, asumiéndose que circula en ciclos tanto doméstico como silvestres. Por último, el TcIV es el DTU que parece tener una distribución disjunta, encontrándose tanto en Estados Unidos como en el norte de Sudamérica, donde se supone que en este último lugar tiene circulación tanto en el ámbito doméstico como en el silvestre (Zingales 2012, Breniere et al. 2016).

La comprensión de los factores que afectan la localización espacial de los parásitos, hospedadores y vectores, y su probabilidad de encuentro, son esenciales para la dinámica de cualquier enfermedad infecciosa transmitida por vectores. Desde los conceptos de Pavlovsky (1966) se ha postulado que la epidemiología espacial se basa en 3 axiomas: (1) las enfermedades tienden a ser limitadas geográficamente; (2) esta variación espacial surge de la variación subyacente en las condiciones físicas y/o biológicas que soportan al patógeno, sus vectores y reservorios; y (3) si estas condiciones abióticas y bióticas pueden ser delimitadas en mapas, entonces el riesgo contemporáneo y el cambio futuro en el riesgo pueden ser predecibles (Ostfeld et al. 2005).

Aceptando que una enfermedad es un fenómeno espacialmente determinado, la coexistencia de especies involucradas está directamente relacionada con la naturaleza de las interacciones de los individuos con su entorno local, en términos de competencia con otros individuos y su relación con las propiedades abióticas del medio ambiente (Illian and Burslem 2007). La representación en el espacio geográfico y la evaluación de la interrelación entre los organismos involucrados (parásitos y hospedadores) asociados a una enfermedad serían apropiadas utilizando técnicas de análisis espacial (Illian & Burslem 2017). Este análisis no es solo una técnica para hacer mapas, ni un mapa es el único objetivo que alcanzar. Los métodos de exploración y visualización del análisis espacial permiten no solo la descripción visual de la distribución de las variables relevantes, sino también la identificación de patrones de la distribución espacial, facilitando la comprensión de los fenómenos subyacentes a estas observaciones (Renner et al. 2015).

En los análisis espaciales es común que los eventos se puedan observar en sitios aleatorios, sin embargo, nunca se conocen todos los sitios donde sucede ese evento y generalmente el objetivo es encontrar regiones donde los eventos no observados puedan ser estimados con una dada probabilidad. Tales situaciones pueden surgir en una variedad de aplicaciones; en el caso de la epidemiología ocurre cuando, por ejemplo, no todos los casos de un cierto tipo de enfermedad infecciosa se informan a las autoridades a cargo. El enfoque de este estudio es aplicar metodologías de análisis espacial para detectar áreas de mayor probabilidad de presencia de vectores y reservorios con diferentes DTUs de *T. cruzi*, en base a información recopilada. El uso de datos de presencia de vectores y/o reservorios en comparación con los datos epidemiológicos como prevalencias, representa

una ventaja cuando se analizan patrones espaciales de riesgo de enfermedades transmitidas por vectores. Para el caso de enfermedades como Chagas, donde están involucradas y ganando protagonismo otras vías de transmisión más allá de la vectorial (Nóbrega et al. 2009, Coura & Albajar Viñas 2010), los datos epidemiológicos recopilados por los organismos de salud provinciales y/o nacionales engloban casos de diferentes vías de infección, cayendo en una sobrestimación de la situación epidemiológica del área en estudio.

## 5.2 Objetivo y contexto del capítulo

Este capítulo está enmarcado en el objetivo específico 3, el cual plantea que, *tomando los fundamentos teóricos de la epidemiología espacial y contemplando los objetivos específicos previos, realizar mapas de patrones de riesgo que representen las relaciones entre triatomos, mamíferos y T. cruzi a nivel regional.*

Estos mapas representarán patrones de riesgo de la presencia geográfica de *T. cruzi* en triatomos vectores y reservorios mamíferos, asumiendo al ser humano como el hospedador definitivo en riesgo.

## 5.3 Materiales y métodos

### 5.3.1 Información sobre triatomos y mamíferos con presencia de *T. cruzi*

Complementando las revisiones de información realizadas en los capítulos previos y utilizando la misma metodología descrita en la sección 2.3.2, se realizó una búsqueda sistemática de la información publicada sobre triatomos y mamíferos con presencia de DTUs de *T. cruzi*. El único de los DTU que no se tuvo en cuenta fue el Tc<sub>bat</sub> porque todavía es muy reciente la aparición de este genotipo y las controversias sobre su clasificación (Marcili et al. 2009, Lima et al. 2015). Los criterios para la inclusión de los datos fueron que: (i) las publicaciones fueran posteriores a 2000, año en el que ya estaban mejor establecidas las técnicas para detectar los diferentes DTU de *T. cruzi*, hasta 2017, (ii) que hubieran sido publicados en revistas indexadas y revisadas por pares y, (iii) que las publicaciones tengan explícito qué marcadores moleculares y métodos de identificación se utilizaron para la clasificación de los DTUs de *T. cruzi*.

Para poder asociar cada uno de los puntos de presencia de triatomos y mamíferos con presencia de *T. cruzi* a un lugar específico en el espacio geográfico y analizarlos por métodos de análisis espacial, los datos deben estar asociados a coordenadas geográficas (latitud y longitud). Siguiendo procedimientos similares a los desarrollados en la sección 2.3.3, la georreferenciación se basó en los pasos descritos a continuación. Para los casos en que la información estaba disponible, se utilizaron las coordenadas geográficas presentes en la publicación. Para aquellos datos que no poseían coordenadas geográficas,

se tomó el nombre de la localidad, junto con información geográfica complementaria (país y divisiones administrativas siguientes), para localizar con precisión el sitio y proceder a la georreferenciación (Chapman & Wieczorek 2006). El procedimiento de georreferenciación se desarrolló de acuerdo con las prioridades que se describen a continuación: (1) asignación de coordenadas geográficas obtenidas del Global Gazetteer Fallingrain (Versión 2.2; <http://www.fallingrain.com/>) o del Google Earth (<https://www.google.com.ar/intl/es/earth/>); y (2) asignación de coordenadas geográficas obtenidas de la búsqueda de las localidades en Google (<http://www.google.com/>). Si se identificaba más de un sitio potencial para el mismo lugar, no se asignaban coordenadas y se descartaba el dato. Siempre que fue posible, las coordenadas geográficas de cada localidad se verificaron mediante ambas fuentes de georreferenciación (Gazetter + Google Earth). El sistema de referencia de coordenadas (SRC) utilizado para todos los registros geográficos fue el de Latitud/Longitud y el datum fue el WGS84 (Sistema Geodésico Mundial de 1984).

Como paso final, se realizó un exhaustivo control de calidad evitando cualquier posible error (de tipeo, de georreferenciación, por localidades incorrectas, sinonimias de especies, citas erróneas, etc.) que se hubiese cometido durante la recopilación de los datos. Para el caso de las coordenadas geográficas de los puntos de presencia, las mismas se verificaron utilizando un software libre de Sistema de Información Geográfica (QGIS Development Team 2013), para asegurarse de que cayeran dentro del continente e incluso en el país correcto.

### **5.3.2 Patrón de puntos observado de presencia de *T. cruzi***

Con el fin de obtener un primer patrón geográfico general de la información recopilada de *T. cruzi*, se mapearon sobre el contorno del continente americano, los datos georreferenciados, combinados y por separado, de presencia de *T. cruzi* en ambos organismos (triatominos y mamíferos). En los tres casos (triatominos, mamíferos y ambos combinados) se mapearon los datos para cada DTU de *T. cruzi* de forma independiente, intentando rescatar si existe algún patrón geográfico individual para los mismos.

### **5.3.3 Análisis espacial de patrones de puntos (AEPP)**

Los análisis de patrones de puntos espaciales son modelos estocásticos de patrones de puntos irregulares (distribución de Poisson) (Illian et al. 2008). En la aplicación de estas metodologías, está implícito que todos los puntos son diferentes y no coinciden en el espacio, es decir, no se superponen (suposición de simplicidad). Los puntos se pueden denominar como "eventos" (alternativamente como "sitios"). Por otro lado, los resultados o eventos de un proceso de puntos se observan solo en una región específica del espacio definida como el área de estudio (o ventana geográfica). También se describe el

parámetro de “intensidad”, el cual se corresponde con el número medio de eventos que cabe esperar que se produzcan en un sitio y que, por tratarse de una distribución de Poisson, también coincide con la varianza de la distribución de eventos (Bivand 2008).

En este estudio se utilizó este enfoque para analizar el patrón de riesgo de presencia de *T. cruzi*, tanto en triatomíneos como en mamíferos, a nivel regional (América). Se asume (y también se pone a prueba) que los puntos observados de triatomíneos con presencia de *T. cruzi* estarían explicados por el patrón espacial de puntos observados de mamíferos con presencia de *T. cruzi*.

Para que sea comparable con el patrón geográfico observado según la bibliografía, este enfoque se aplicó en los datos de diferentes DTUs de *T. cruzi* (TcI, TcII, TcIII, TcIV, TcV y TcVI). Si en estos subconjuntos existían datos duplicados, se eliminaron (suposición de simplicidad) todos aquellos que pertenecían a la misma especie, tanto de triatómino como de mamífero.

### **5.3.3.1 Ventana o área de estudio y el objeto del patrón geográfico de puntos**

Como se definió previamente, un patrón de puntos se define como una serie de eventos en un área determinada, o ventana geográfica; por lo tanto, es importante definirla con precisión (Bivand et al., 2008). En este estudio dicha ventana corresponde a todo el territorio americano, obteniéndose así un patrón a nivel regional. Como se trata de un contorno irregular, y las funciones estándar toman las coordenadas desde un rectángulo, se utilizó el paquete *mapproj* del lenguaje R, el cual proporciona una forma de transformar un polígono espacial en un objeto de clase “owin” (siglas que refieren a “objeto” y “ventana”). Este objeto es utilizado posteriormente en la función ‘*ppp*’ dentro del paquete *spatstat* del lenguaje R, el cual crea un objeto de patrón geográfico de puntos para los análisis posteriores.

### **5.3.3.2 Intensidad del patrón geográfico de puntos como inferencia de áreas de riesgo**

Se asumió que, como el parámetro “intensidad” del patrón geográfico de puntos describe el número medio de eventos esperados, se puede utilizar como parámetro para inferir diferentes zonas de riesgo respecto a la presencia de *T. cruzi*. Esta metodología se aplicó tanto en triatomíneos como en mamíferos con *T. cruzi* individualmente para cada DTU, para obtener patrones de intensidad geográfica de puntos de ambos grupos (triatomíneos y mamíferos) como inferencia de riesgo. Para determinar dicha intensidad se utilizó el suavizado de Kernel (Diggle 1985, Bivand 2008). Este método calcula la intensidad de

forma continua en toda el área de estudio y se obtuvo mediante la función '*density*' dentro del paquete *spatstat* del lenguaje R.

Se utilizó esta técnica solo como una aproximación a la detección de las zonas con mayor probabilidad de presencia de *T. cruzi* en base a la información disponible. Por ello, los resultados no deben ser interpretados como un riesgo de transmisión al ser humano, ya que hay muchas otras variables que no se están considerando.

### 5.3.3.3 Aleatoriedad espacial completa

Dado el dominante carácter vectorial de la transmisión de *T. cruzi* a los seres humanos, la presencia de *T. cruzi* en triatominos (por su rol como insecto vector) implica un riesgo más importante que la presencia de este parásito en mamíferos. Aceptando que la probabilidad de infección vertical u horizontal entre triatominos (de existir) es poco probable, para que un triatomo esté infectado debe haberse alimentado de un mamífero con *T. cruzi*. Por lo tanto, se puso a prueba si el patrón de puntos geográficos de triatominos con presencia de *T. cruzi* puede estar explicado por el de mamíferos infectados con este parásito.

La aleatoriedad espacial completa (CSR)<sup>5</sup> (como reflejo de un proceso de puntos de Poisson), implica que los eventos del proceso de puntos tienen la misma probabilidad de ocurrir en todas las regiones de la ventana o área de estudio; la ubicación de un punto no afecta la probabilidad de que se observe otro punto cerca, por lo que cada punto es completamente independiente de los demás (Bivand et al., 2008). Si un patrón de puntos no es aleatorio, se clasifica como agrupado o regular. Agrupado significaría que hay áreas donde el número de eventos es más alto que el promedio, mientras que regular significaría que cada subárea tiene el mismo número de eventos. Se utilizó este concepto de CSR como modelo nulo para poner a prueba, si la intensidad del patrón de puntos de presencia de *T. cruzi* en triatominos, puede estar explicada por el patrón de presencia del parásito en los mamíferos. Por lo tanto, se espera como resultado final que el patrón de puntos de triatominos con presencia de los diferentes DTUs de *T. cruzi* tenga una distribución diferente al azar, explicada por la intensidad del patrón de puntos de mamíferos (covariable espacial). Para ello se realizaron dos procedimientos en una misma prueba. El primero se basó en evaluar si el patrón geográfico de puntos de triatominos es aleatorio o no, ya que, si determinamos que el patrón geográfico no es aleatorio, significaría que existe un patrón geográfico significativo y que la regionalización de cada DTU existe para los datos analizados. El segundo procedimiento pone a prueba si el patrón geográfico de puntos de triatominos está explicado por el patrón geográfico de puntos de presencia de *T. cruzi* en mamíferos, es decir, plantea tratar al patrón geográfico de puntos

<sup>5</sup> Denominada CSR por sus siglas del término en inglés "Complete Spatial Randomness"

de presencia de *T. cruzi* en mamíferos como variable explicativa del patrón geográfico de puntos de triatomíneos.

Los procedimientos se realizaron utilizando la prueba de Kolmogorov-Smirnov (prueba K-S) desarrollada con la función 'cdf.test' del paquete *spatstat* del lenguaje R. Es una prueba no paramétrica de la igualdad de las distribuciones de probabilidad continuas y unidimensionales que se pueden usar para comparar una muestra con una distribución de probabilidad de referencia (prueba K-S de una muestra) (Daniel 1990). En este caso la prueba de K-S fue utilizada como prueba de bondad de ajuste. La muestra se estandariza y se compara con una distribución normal estándar. Esto es equivalente a establecer la media y la varianza de la distribución de referencia igual a las estimaciones de la muestra. La prueba K-S cuantifica la distancia entre la función de distribución empírica de la muestra y la función de distribución acumulada de la distribución de referencia. La distribución nula de esta prueba se calcula bajo la hipótesis nula de que la muestra se extrae de la distribución de referencia. Aplicado a este estudio se puede decir que mediante la K-S se pone a prueba el patrón geográfico de puntos observado frente al modelo nulo, utilizando la intensidad del patrón geográfico de puntos de mamíferos como covariable espacial. En general, la prueba compara la distribución observada de los valores de la covariable espacial en los sitios de los puntos de presencia de la variable que se está analizando, con la distribución esperada de la misma covariable. Los valores de la covariable en todos los sitios del área de estudio se evalúan y se ponderan según la intensidad del proceso de puntos del modelo ajustado, compilándose en una función de distribución acumulada (F). Como es una comparación de funciones de distribución acumulada, el estadístico de la prueba (D), con un valor de probabilidad asociado, determinan la bondad de ajuste de las dos distribuciones de probabilidad entre sí (observada vs. esperada) (Baddeley et al. 2005).

Todas las funciones de los diversos paquetes mencionados para realizar los análisis se desarrollaron mediante el uso del software R (R Development CoreTeam, 2012).

## 5.4 Resultados

### 5.4.1 Información de DTUs de *T. cruzi* presentes en especies de triatomíneos y mamíferos

De la recopilación de información de mamíferos con presencia de *T. cruzi*, los datos pertenecen a 72 especies de mamíferos, que pertenecen a 26 familias y 8 órdenes (Artiodactyla, Carnivora, Chiroptera, Cingulata, Didelphimorphia, Pilosa, Primate y

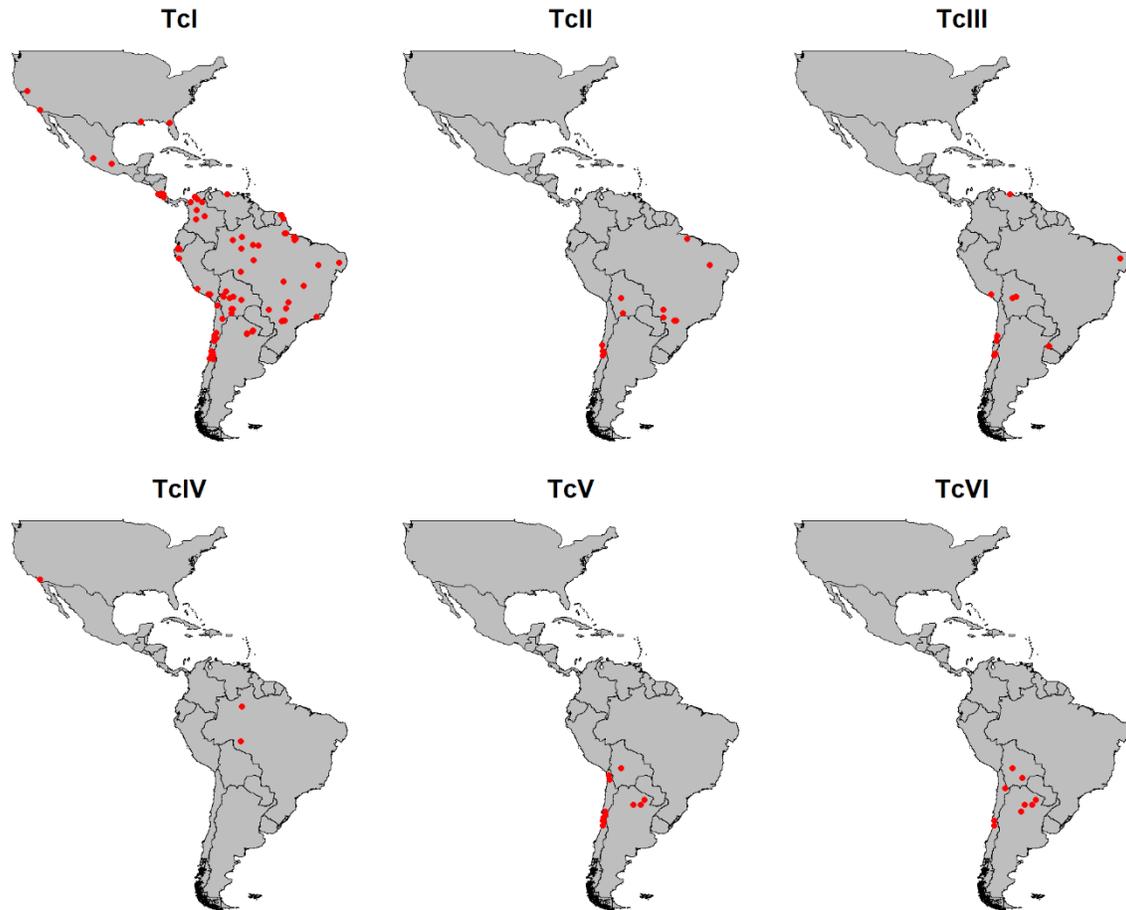
Rodentia) (Tabla S4 del Anexo). Por el lado de los triatominos, los datos con presencia de *T. cruzi* pertenecen a 25 especies dentro de 5 géneros (*Eratyrus*, *Mepraia*, *Panstrongylus*, *Rhodnius* y *Triatoma*) (Tabla 11).

**Tabla 11.** Especies de triatominos a las cuales pertenecen los datos de presencia de los diferentes DTU de *T. cruzi* analizados.

<b>Especies</b>	<b>DTU</b>
<i>Eratyrus mucronatus</i>	TcI
<i>Mepraia spinolai</i>	TcI, TcII, TcV, TcVI
<i>Panstrongylus chinai</i>	TcI
<i>Panstrongylus geniculatus</i>	TcI, TcIII
<i>Panstrongylus lutzi</i>	TcIII
<i>Panstrongylus megistus</i>	TcI, TcII
<i>Rhodnius brethesi</i>	TcI, TcIV
<i>Rhodnius ecuadoriensis</i>	TcI
<i>Rhodnius neglectus</i>	TcI
<i>Rhodnius pallescens</i>	TcI
<i>Rhodnius pictipes</i>	TcI, TcII
<i>Rhodnius prolixus</i>	TcI, TcVI
<i>Rhodnius robustus</i>	TcI, TcIV
<i>Rhodnius stali</i>	TcI
<i>Triatoma barberi</i>	TcI
<i>Triatoma brasiliensis</i>	TcI, TcII
<i>Triatoma carrioni</i>	TcI
<i>Triatoma dimidiata</i>	TcI
<i>Triatoma infestans</i>	TcI, TcII, TcIII, TcV, TcVI
<i>Triatoma longipennis</i>	TcI
<i>Triatoma maculata</i>	TcI
<i>Triatoma protracta</i>	TcI, TcIV
<i>Triatoma rubrovaria</i>	TcIII
<i>Triatoma sanguisuga</i>	TcI
<i>Triatoma sordida</i>	TcI, TcII, TcV, TcVI

El patrón de puntos geográficos de triatominos con presencia del TcI observado está comprendido por 1224 observaciones distribuidas en toda América. Los triatominos con presencia del TcII consisten en 48 observaciones, y se encuentran principalmente en el centro de Chile, centro-sur de Bolivia, y dos áreas de Brasil correspondientes al sur y al nordeste. Las 38 observaciones de triatominos con presencia del TcIII están dispersas en el

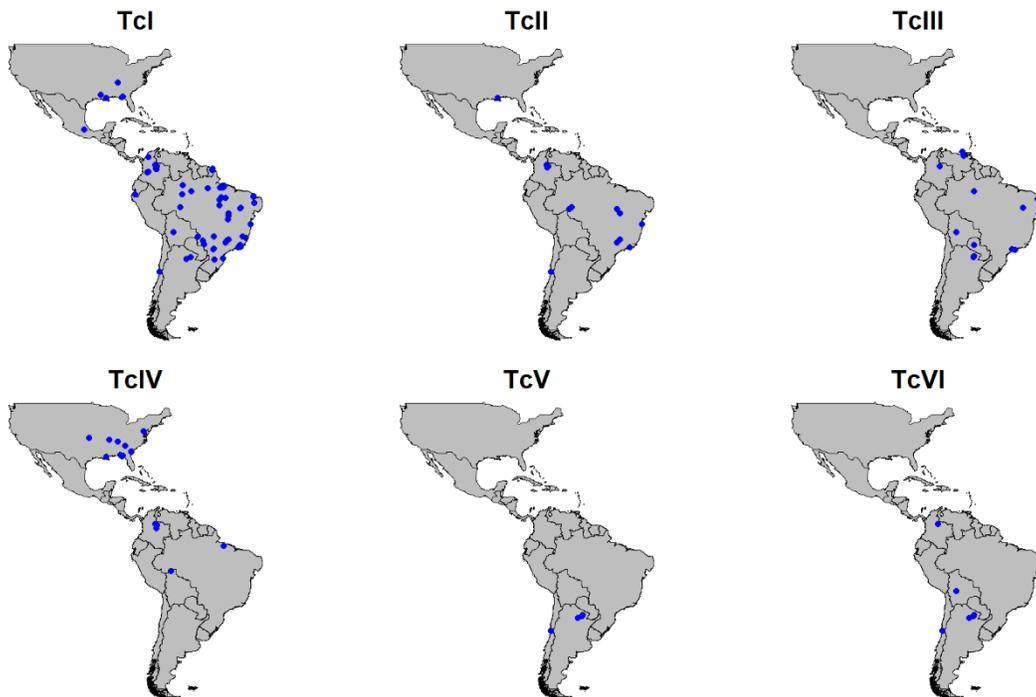
sur de Sudamérica, con menor cantidad de observaciones en el noreste de Brasil y en Venezuela. Los triatominos con presencia del TcIV constan de 5 observaciones las cuales están particionadas en América del Norte y América del Sur. Por último, los 88 y 157 puntos geográficos de los triatominos con presencia de TcV y TcVI respectivamente, se concentran en un área similar en el centro-norte de Argentina y Chile, sumando el centro-sur de Bolivia (Figura 78).



**Figura 78.** Distribución de puntos geográficos de triatominos con presencia de los diferentes DTUs de *T. cruzi* en América. Los puntos rojos ilustran la ubicación de los sitios donde se hallaron triatominos con presencia de *T. cruzi*.

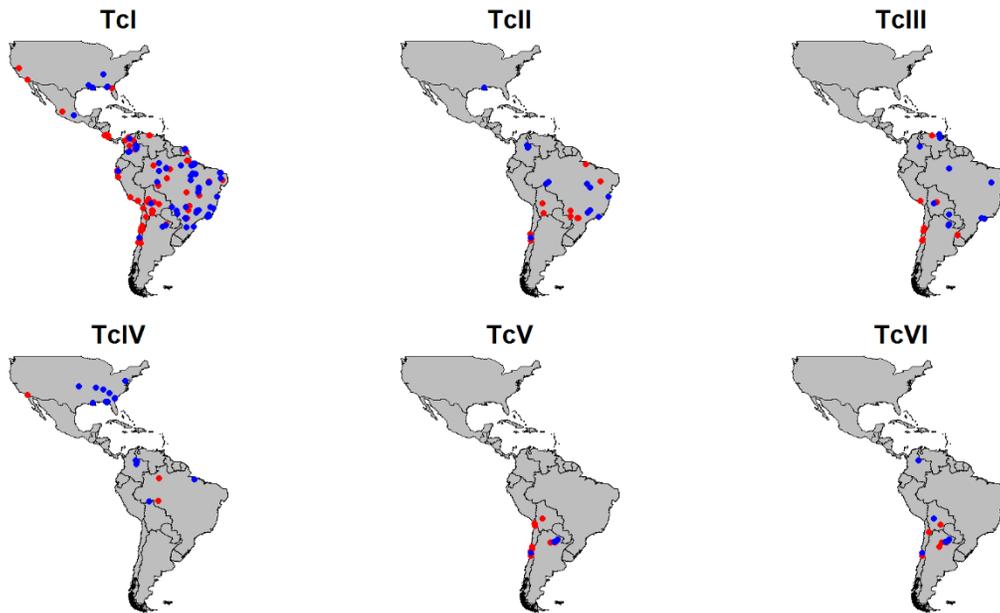
La distribución de puntos geográficos de mamíferos con presencia del TcI está comprendida por 371 observaciones distribuidas en toda América. Los mamíferos con presencia del TcII consisten en 89 observaciones y se encuentran en el centro de Chile, Brasil, este de Colombia y este de Estados Unidos. Las 27 observaciones de triatominos con presencia del TcIII están dispersas en Sudamérica, abarcando la región amazónica sumando algunas áreas del centro de Bolivia, oeste de Paraguay, norte de Argentina y sur de Brasil. Los mamíferos con presencia del TcIV constan de 28 observaciones las cuales

involucran el este de Estados Unidos y el norte de América del Sur. Por último, los 47 puntos geográficos de mamíferos con TcV se encuentran entre el centro de Chile y el norte de Argentina, mientras que los 115 puntos geográficos de mamíferos con TcVI se encuentran en un área similar, incluyendo el oeste de Paraguay y el este de Colombia (Figura 79).



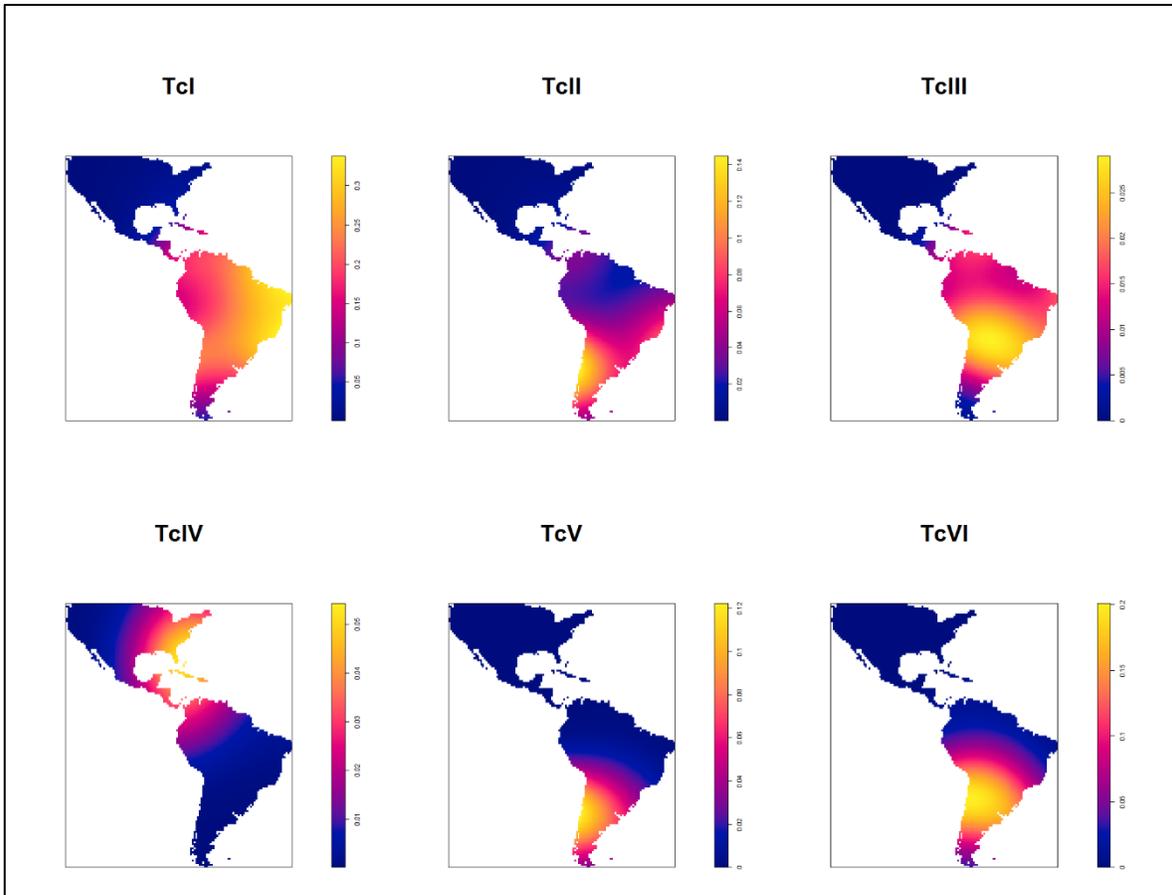
**Figura 79.** Distribución de puntos geográficos de mamíferos con presencia de los diferentes DTUs de *T. cruzi* en América. Los puntos azules ilustran la ubicación de los sitios donde se hallaron mamíferos con presencia de *T. cruzi*.

En la Figura 80 se puede observar que cuando se combinan los datos observados de ambos organismos, algunos patrones de puntos geográficos son similares en algunas situaciones (ej. TcI), mientras que la gran mayoría de las veces los datos de presencia de *T. cruzi* en triatominos y mamíferos coincide en algunas regiones, pero difiere en otras.



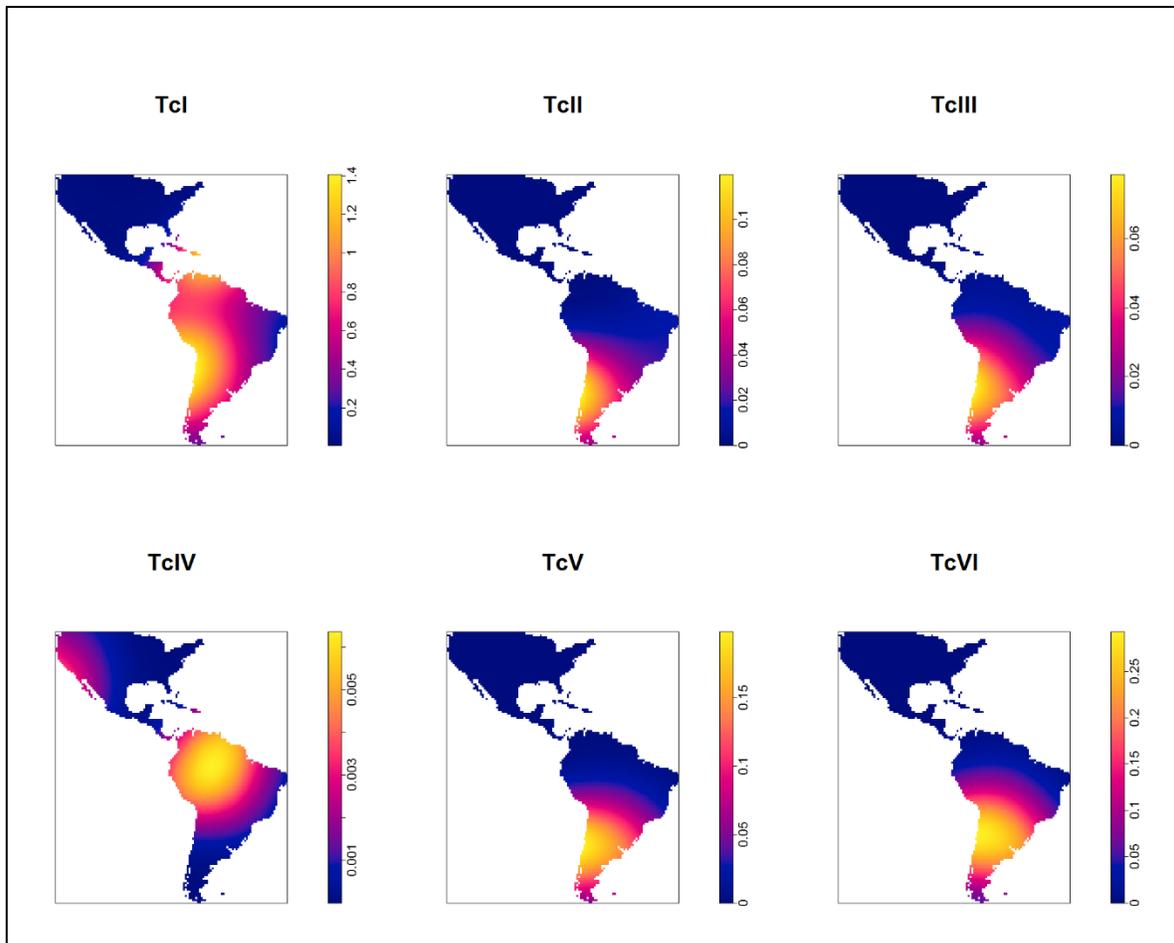
**Figura 80.** Distribución de puntos geográficos combinados de triatominos y mamíferos con presencia de los diferentes DTUs de *T. cruzi* en América. Los puntos rojos ilustran la ubicación de los sitios donde se hallaron triatominos con *T. cruzi*, mientras que los azules corresponden a los sitios donde se hallaron mamíferos con *T. cruzi*.

La intensidad del patrón de puntos de cada DTU de *T. cruzi* mostró diferentes patrones de riesgo según el caso. La intensidad del patrón geográfico de puntos de mamíferos con presencia de TcI está distribuida principalmente en Sudamérica y Centroamérica. Para el patrón geográfico de puntos de mamíferos con TcII la mayor intensidad se encuentra principalmente en regiones del centro de Chile y Argentina, con áreas de menor intensidad en el corredor seco de Brasil. La intensidad del patrón geográfico de mamíferos con TcIII está principalmente en Sudamérica, mientras que la de mamíferos con TcIV está dividida entre el este de Estados Unidos y en menor grado en el norte de América del Sur incluyendo áreas de Centroamérica. Por último, la intensidad de los procesos geográfico de puntos de los mamíferos con TcV y TcVI, se concentra en un área similar en el Cono Sur de América (Figura 81).



**Figura 81.** Intensidad del patrón de puntos de presencia de los diferentes DTUs de *T. cruzi* en mamíferos.

La intensidad del patrón geográfico de puntos de triatominos con presencia de TcI está distribuida principalmente en el sudoeste y el norte de Sudamérica. Los patrones de puntos geográficos de triatominos con TcII, TcIII, TcV y TcVI mostraron patrones geográficos de puntos con una intensidad en la misma región del Conosur de América. Por último, la mayor intensidad del patrón geográfico de puntos de triatominos con TcIV se encuentra principalmente en el norte de Sudamérica y en menor medida en el oeste de Estados Unidos (Figura 82).



**Figura 82.** Intensidad del patrón de puntos de presencia de los diferentes DTUs de *T. cruzi* en triatomos.

#### 5.4.2 Aleatoriedad espacial completa

Los resultados de la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Tabla 12) mostraron valores significativos para el estadístico D de la distribución de puntos de todos los DTUs de *T. cruzi*, menos para el TcIV, presentes en triatomos. Esto indica que la distribución de puntos de casi todos los DTU es diferente al azar y que puede estar explicado por la intensidad del patrón geográfico de puntos de mamíferos con presencia de *T. cruzi* como covariable. El resultado no significativo para el TcIV puede ser debido a la diferencia espacial entre el patrón de puntos geográficos observados de triatomos y el de los mamíferos (Figura 3), los cuales no coinciden el espacio.

**Tabla 12.** Resultados de la prueba de Kolmogorov-Smirnov (estadístico D) como modelo nulo para poner a prueba la aleatoriedad espacial completa del patrón de puntos geográficos de triatomíneos con presencia de *T. cruzi*.

DTU presentes en triatomíneos	Estadístico D	Valor de p
TcI	0.5293	< 2.20E-16
TcII	0.7392	8.88E-16
TcIII	0.6829	2.22E-16
TcIV	0.3343	0.5289
TcV	0.8544	< 2.20E-16
TcVI	0.8650	< 2.20E-16

## 5.5 Discusión y conclusiones

El Chagas es una zoonosis compleja, ya que *T. cruzi* es transmitido por diversas especies de triatomíneos y se aloja en un gran número de mamíferos. Según un reporte de la Organización Mundial de la Salud (WHO 2002) hay más de 180 especies, englobadas en unas 25 familias y ocho órdenes de mamíferos que se han encontrado infectados naturalmente con *T. cruzi*. Si bien en este estudio no se consiguió recopilar información de esa cantidad de especies de mamíferos, la información de las especies con las que se realizaron los análisis estadísticos, representa al menos a la misma cantidad de familias y órdenes mencionados en dicho reporte. Respecto a la recopilación de información de triatomíneos infectados con *T. cruzi*, si bien están representados los 5 géneros, la misma no fue tan consistente respecto a las 70 especies que se han mencionado infectadas naturalmente con *T. cruzi* (Galvao 2015). Uno de los principales problemas causante de esta falta de información, puede atribuirse a que se debieron descartar una importante cantidad de datos. Las principales razones de ese descarte fueron: i) la fecha de las publicaciones eran anteriores al 2000 (año en el que se puso como criterio de corte porque las técnicas para detectar los diferentes DTU ya estaban mejor establecidas), (ii) si bien eran datos posteriores al 2000, en la identificación de la presencia de *T. cruzi* (ya sea un triatomíneo o un mamífero), la técnica no había podido clasificar un solo DTU sino una combinación de dos o más (ej. TcV/TcVI), y (iii) no se contaba con la localidad precisa del hallazgo, por lo cual no se pudo usar como dato espacial georreferenciado.

Más allá de las limitaciones mencionadas por la información obtenida, se pudo rescatar un conjunto de puntos que permitió identificar patrones geográficos generales para cada DTU. Los patrones geográficos de los puntos observados que mostraron los triatomíneos y los mamíferos con presencia de los diversos DTUs de *T. cruzi* por separado, fueron en

algunas situaciones muy similares (como para el TcI), en otras muy diferentes (TcIV), y en la gran mayoría tal vez no fueron tan coincidente, pero mostraban información de sitios de información complementarios según lo que se conoce hasta el momento (Zingales et al. 2012). Sin embargo, en general la información de mamíferos (a pesar de tener un menor volumen de datos respecto al obtenido en triatomínicos) mostró un patrón geográfico más representativo de la información que ya se tenía (Zingales et al. 2012). Si bien la cantidad de puntos geográficos para triatomínicos fue aproximadamente el doble de la obtenida para mamíferos, la distribución geográfica de los datos de triatomínicos con *T. cruzi* se encuentran más heterogéneamente distribuida en el área estudiada, observándose agrupamientos de información, dejando parches de ausencia de la misma atribuido tal vez a la falta de capturas de individuos en el ámbito silvestre. Esto también se puede deber a que el número de insectos en el ámbito silvestre muchas veces es bajo y los estudios llevados a cabo en esos hábitats no están orientados a la detección de presencia de *T. cruzi* y aún menos, en la determinación de DTUs.

Respecto al análisis espacial de patrones de puntos (AEPP), en las últimas décadas se ha visto un interés creciente y un fuerte desarrollo de estas metodologías, juntamente con los softwares y paquetes para su aplicación. En la comunidad de usuarios del campo de la ecología, la AEPP ha ido avanzando lentamente a pesar de su utilidad en este campo (Illian and Burslem 2017). Esta metodología es utilizada como una herramienta en la epidemiología espacial (Elliott & Wartenberg 2004). En este estudio se puso en evidencia que los patrones geográficos de riesgo obtenidos utilizando la intensidad como indicadora de valores esperados (medios) de la distribución de datos en toda la región, mostró patrones diversos según el DTU entre triatomínicos y mamíferos con presencia de *T. cruzi*. El patrón de mamíferos, tal vez, fue el que mejor describió la información que se tiene hasta el momento. Sin embargo, como crítica en la utilización de los mismos como posibles estimadores de riesgo a la presencia de *T. cruzi*, se puede decir que en los mapas de TcI en mamíferos y en TcII, TcIII y TcVI para triatomínicos los resultados muestran ausencia de datos en áreas donde se tiene información. De acuerdo con esto, se cree que la metodología de patrones geográficos de puntos no termina de representar con fidelidad zonas de presencia de *T. cruzi* que no se conocen, sino que solo ayuda a mostrar un patrón de intensidad de la información que hay hasta el momento.

Si bien en este estudio se decidió no tener en cuenta la información sobre hallazgos de DTU combinados (ej. TcV/TcVI, TcII/TcV, TcIII/TcIV), es un tema de debate, al igual que la infección mixta de DTUs en un mismo organismo, y esa decisión puede ser cuestionada (Jansen et al. 2015). Hay estudios recientes que exponen datos de DTUs de *T. cruzi* en triatomínicos y mamíferos demostrando su presencia en regiones donde antes se creía que no estaban. Un ejemplo de esto es el trabajo de Lima et al. (2014) que expone hallazgos

del TcII y de híbridos (TcV o TcVI) por primera vez en la región amazónica. Otro ejemplo es el trabajo de Bosseno et al. (2009) donde se menciona la circulación en *Triatoma longipennis* de los DTUs TcIII/TcIV en los valles de Ameca, Jalisco, México; sumando la aclaración que hubo muy pocos datos de ese país. También es otro tema de debate hasta qué punto la propia biología de *T. cruzi* limita a la necesidad (humana) de una separación estricta de DTUs, conociendo la evidencia de la modificación genética que se produce durante la evolución clonal, propuesta por los modelos que se discuten en Zingales et al. (2012). Es muy probable que no exista una barrera biológica o ecológica para la transmisión entre reservorios y vectores ni para el establecimiento de cualquier tipo de DTU de *T. cruzi* en diversas regiones, y que las detecciones de estos genotipos en regiones nuevas sea cuestión de tiempo (evolutivo); o incluso, ya estén dispersos por diferentes regiones y la detección de los mismos todavía es poco efectiva.

Se puede concluir que los patrones geográficos de riesgo a la presencia de *T. cruzi* que se describieron en este estudio fueron mejor descritos por la información disponible recopilada que utilizando la intensidad del patrón de puntos. Las variables que gobiernan la transmisión de *T. cruzi* entre vectores y hospederos en la naturaleza son diversas y únicas en cada escenario ecológico y epidemiológico. Tal vez, todavía se está muy lejos de entender cómo se relacionan estas variables y los factores que pueden modificarlas. Hay grandes esfuerzos por tratar de entender y establecer asociaciones estrictas y globales entre hospedadores, *T. cruzi* y el riesgo que corre el ser humano de contraerlo; sin embargo, quizás lo más importante es entender que cada escenario epidemiológico es único y debe ser estudiado de esa manera para obtener respuestas más precisas y aportes más sustanciales.

## Conclusiones generales de la tesis

---

A modo de resumen y conclusión general se puede decir que esta tesis se basó principalmente en un trabajo de meta-análisis, ya que los capítulos que la han conformado se basaron en grandes recopilaciones de información disponible con una metodología exhaustiva en cada uno de los capítulos.

El ejercicio de recopilación de información de triatominos del capítulo 2, con el fin de obtener datos de presencia geográficos tuvo un resultado más que positivo. Se generaron no solo datos para los siguientes capítulos sino también la base de datos completa, integrada y actualizada *DataTri*. Si bien la cantidad de registros por país y por especie no fue homogénea, las características más relevantes fueron: i) que está conformada por una ventana temporal de más de 100 años de información, ii) está representada por 135 de las 137 especies pertenecientes a 14 de los 15 géneros actuales descritos hasta el momento para América, iii) que posee información de 24 de los 35 países americanos, incluyendo los 21 países endémicos mencionados por la OMS en sus últimos reportes (WHO 2010, 2013, 2015), y iv) el 100 % de la información se encuentra georreferenciada, lo que permite que se pueda utilizar en cualquier otro análisis geoespacial, tanto de índole ecológico como epidemiológico. Sin quitarle mérito, se cree que la inclusión de los datos en un repositorio abierto y público con reconocimiento para la institución (CEPAVE), permitirá una importante visualización de los mismos, cumplimentando con objetivos nacionales e internacionales como promover el intercambio de información biótica, incrementar y mejorar la accesibilidad de la información, dotar de proyección internacional a los datos biológicos producidos y recopilados en cada país, y ofrecer conocimiento básico de datos de biodiversidad al público en general.

Respecto a lo realizado en el capítulo 3, se puede rescatar que el mismo muestra una actualización de información sobre las distribuciones geográficas de varias especies de la subfamilia Triatominae, permitiendo a su vez, inferir sobre la exposición potencial de las poblaciones humanas a los vectores infectados por *T. cruzi*. Puntualmente para las distribuciones geográficas de las especies argentinas, se puede destacar que después del trabajo de Carcavallo et al. 1998, es la primera vez que se realiza un trabajo de integración de la información geográfica disponible de estas especies. Por lo tanto, se considera que el ejercicio de compilación, resumen y visualización de la información geográfica producido en este capítulo es de suma importancia para tenerlas disponible, de ahora en adelante. Esta información puede utilizarse para analizar componentes de vulnerabilidad social, cultural y económica que contribuyen al riesgo de transmisión de estos vectores. A su vez, se cree que tanto las distribuciones producto de los modelos aplicados, como los datos de presencia que se recopilaron, pueden mejorarse a través de una búsqueda continua de

nuevos datos y una constante actualización de los mismos, para así generar más y mejor información sobre las distribuciones y abundancia de los triatomínicos.

De los resultados del capítulo 4 se puede rescatar que se pudo inferir que la evolución conjunta entre triatomínicos y sus mamíferos asociados no se estaría cumpliendo para la mayoría de las especies de triatomínicos incluidas en el análisis. Las diferentes especies de triatomínicos se asocian indiscriminadamente a diferentes especies de mamíferos con gran diversidad de linajes. Tal vez, la hipótesis de una edad relativamente temprana (en comparación con otros invertebrados) de la subfamilia Triatominae (evolución en el Oligoceno), podría explicar esta ausencia de especificidad de los triatomínicos con sus especies de mamíferos asociadas.

Por último y a modo de cierre, si bien en el capítulo 5 no se consiguió recopilar mucha información de especies de mamíferos y de triatomínicos, se consideró que al menos representaron a la misma cantidad de familias, órdenes (mamíferos) y géneros (triatomínicos) mencionados en la bibliografía. Más allá de las limitaciones mencionadas por la información obtenida, se pudo rescatar un conjunto de puntos que permitió identificar patrones geográficos generales para cada DTU. Sin embargo, se cree que la metodología de patrones geográficos de puntos inferida por la intensidad no termina de representar con fidelidad zonas de presencia de *T. cruzi* que no se conocen, sino que solo ayuda a mostrar un patrón de intensidad de la información que hay hasta el momento. Así es que se concluye que los patrones geográficos de riesgo a la presencia de *T. cruzi* que se describieron en este capítulo fueron mejor descriptos por la información disponible recopilada que utilizando la intensidad del patrón de puntos.

Se sabe que hay grandes esfuerzos por tratar de entender y establecer asociaciones estrictas y globales entre hospedadores, *T. cruzi* y el riesgo que corre el ser humano de contraerlo; sin embargo, quizás lo más importante es entender que cada escenario epidemiológico es único y debe ser estudiado de esa manera para obtener respuestas más precisas y aportes más sustanciales, sin caer en las generalizaciones y proceder con soluciones puntuales.

A modo personal, creo que hay que hacer un esfuerzo en repensar la temática del Chagas sabiendo que es un tema de gran importancia (local, regional e incluso mundial), que afecta directamente a millones de personas en todo el mundo. Tal vez hablar y analizar al Chagas es mucho más que hablar de una enfermedad y que, con compromiso, se puede afianzar y convencerse que el Chagas es una problemática compleja de salud socioambiental, en la cual convergen e interactúan componentes de diferente naturaleza. Es por eso que estoy convencida (este trabajo de tesis me ayudó a corroborar) que

considerar cualquier intento por abordar este tema requiere la incorporación de miradas que lo contemplen desde sus múltiples dimensiones (Sanmartino 2015).

## Referencias

---

- Abad-Franch, F. and Monteiro, F. A. 2007. Biogeography and evolution of Amazonian triatomines (Heteroptera: Reduviidae): implications for Chagas disease surveillance in humid forest ecoregions. - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 102 Suppl: 57–69.
- Abad-Franch, F. et al. 2005. Field ecology of sylvatic *Rhodnius* populations (Heteroptera, Triatominae): risk factors for palm tree infestation in western Ecuador. - Trop. Med. Int. Health 10: 1258–66.
- Abad-Franch, F. et al. 2009. Ecology, evolution, and the long-term surveillance of vector-borne Chagas disease: A multi-scale appraisal of the tribe Rhodniini (Triatominae). - Acta Trop. 110: 159–177.
- Abad-Franch, F. et al. 2013. Certifying the interruption of Chagas disease transmission by native vectors: cui bono? - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 108: 251–4.
- Abalos, J. W. and Wygodzinsky, P. 1951. Las Triatominae Argentinas. - Instituto de Medicina Regional. Universidad Nacional de Tucumán.
- Abraham, L. B. et al. 2011. Dispersal of *Triatoma infestans* and other Triatominae species in the arid Chaco of Argentina: Flying, walking or passive carriage? The importance of walking females. - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 106: 232–239.
- Alarcón de Noya, B. et al. 2010. Large Urban Outbreak of Orally Acquired Acute Chagas Disease at a School in Caracas, Venezuela. - J. Infect. Dis. 201: 1308–1315.
- Almeida, C. E. et al. 2000. Monitoring the domiciliary and peridomiciliary invasion process of *Triatoma rubrovaria* in the State of Rio Grande do Sul, Brazil. - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 95: 761–768.
- Almeida, P. S. de et al. 2008a. Ocorrência de *Panstrongylus guentheri* Berg (Hemiptera: Reduviidae) no Mato Grosso do Sul. - Neotrop. Entomol. 37: 107–108.
- Almeida, P. S. et al. 2008b. Levantamento da fauna de Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) em ambiente domiciliar e infecção natural por Trypanosomatidae no Estado de Mato Grosso do Sul. - Rev Soc Bras Med Trop 41: 374–380.
- Almeida, C. E. et al. 2009. Could the bug *Triatoma sherlocki* be vectoring Chagas disease in small mining communities in Bahia, Brazil? - Med. Vet. Entomol. 23: 410–417.
- Almeida, C. E. et al. 2016. Molecular Individual-Based Approach on *Triatoma brasiliensis*:

- Inferences on Triatomine Foci, *Trypanosoma cruzi* Natural Infection Prevalence, Parasite Diversity and Feeding Sources. - PLoS Negl. Trop. Dis. in press.
- Alves Martins, L. P. et al. 2006. Triatomíneos rupestres infectados por Trypanosomatidae, coletados em Quaraí, Rio Grande do Sul, 2003. - Rev. Soc. Bras. Med. Trop. 39: 198–202.
- Anderson, R. P. and Gonzalez, I., J. 2011. Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: An implementation with Maxent. - Ecol. Modell. 222: 2796–2811.
- Araújo, R. F. et al. 2014. Description of a newly discovered *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) Foci in Ibipeba, State of Bahia, Brazil. - Rev. Soc. Bras. Med. Trop. 47: 513–516.
- Arrais-Silva, W. W. et al. 2011. First report of occurrence of *Triatoma williamsi* Galvao, Souza e Lima, 1965 naturally infected with *Trypanosoma cruzi* Chagas, 1909 in the State of Mato Grosso, Brazil. - Asian Pacific J. Trop. Dis. 1: 245–246.
- Baddeley, A. et al. 2005. Residual analysis for spatial point processes (with discussion). - J. R. Stat. Soc. Ser. B (Statistical Methodol. 67: 617–666.
- Balsalobre, A. 2016. Tesis: ¿Qué especies de vinchucas modificarán su distribución geográfica en la Argentina? Un análisis de los microhábitats y microclimas de los triatomíneos vectores de la enfermedad de Chagas.
- Barrett, T. V. and Arias, J. R. 1985. A new triatominae host of *Trypanosoma* from the Central Amazon of Brazil: *Cavernicola lenti* N.sp (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 80: 91–96.
- Barve, N. and Barve, V. 2014. ENMGadgets: Tools for Pre and Post Processing in ENM workflow.: 26.
- Barve, N. et al. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. - Ecol. Modell. 222: 1810–1819.
- Basile, L. et al. 2011. Chagas disease in European countries: the challenge of a surveillance system. - Euro Surveill. Bull. Eur. sur les Mal. Transm. 16: 1–10.
- Bérenger, J.-M. et al. 2009. The Triatominae Species of French Guiana (Heteroptera: Reduviidae). - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 104: 1111–1116.
- Bern, C. et al. 2011. *Trypanosoma cruzi* and Chagas' disease in the United States. - Clin. Microbiol. Rev. 24: 655–681.
- Bivand, R. 2008. Spatial Point Pattern Analysis. - In: Applied Spatial Data Analysis with R. Springer New York, pp. 155–190.

- Bivand, R. et al. 2017a. Bindings for the “Geospatial” Data Abstraction Library.: 53.
- Bivand, R. et al. 2017b. Title Interface to Geometry Engine - Open Source (‘GEOS’):. 77.
- Boakes, E. H. et al. 2010. Distorted Views of Biodiversity: Spatial and Temporal Bias in Species Occurrence Data. - PLoS Biol. 8: e1000385.
- Boria, R. A. et al. 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. - Ecol. Modell. 275: 73–77.
- Bosseno, M. F. et al. 2009. Short report: Wild ecotopes and food habits of *Triatoma longipennis* infected by *Trypanosoma cruzi* lineages I and II in Mexico. - Am. J. Trop. Med. Hyg. 80: 988–991.
- Botto-Mahan, C. et al. 2005. Seasonal variation in the home range and host availability of the blood-sucking insect *Mepraia Spinolai* in wild environment. - Acta Trop. 95: 160–163.
- Bowden, S. E. and Drake, J. M. 2013. Ecology of multi-host pathogens of animals. - Nat. Educ. Knowl. 4: 5.
- Brenière, S. F. et al. 2016. Over Six Thousand *Trypanosoma cruzi* Strains Classified into Discrete Typing Units (DTUs): Attempt at an Inventory. - PLoS Negl. Trop. Dis. 10: e0004792.
- Bryan, L. K. et al. 2016. Chagas disease in a Texan horse with neurologic deficits. - Vet. Parasitol.: 13–17.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. 2004. Multimodel Inference. - Sociol. Methods Res. 33: 261–304.
- Canals, M. et al. 1997. Preliminary studies on temperature selection and activity cycles of *Triatoma infestans* and *T. spinolai* (Heteroptera: Reduviidae), Chilean vectors of Chagas’ disease. - J. Med. Entomol. 34: 11–17.
- Canals L., M. et al. 2000. Situation of *Mepraia spinolai*, a wild vector for Chagas disease in Chile, compared to others vectors, from the perspective of their alimentary profile. - Rev. Med. Chil. 128: 1108–1112.
- Canese, A. 1973. Epidemiología de la enfermedad de Chagas en el Paraguay. - Rev. Paraguaya Microbiol. 8: 13–18.
- Cantillo-Barraza, O. et al. 2015. Eco-epidemiological study of an endemic Chagas disease region in northern Colombia reveals the importance of *Triatoma maculata* (Hemiptera: Reduviidae), dogs and *Didelphis marsupialis* in *Trypanosoma cruzi*

- maintenance. - *Parasit. Vectors* 8: 482.
- Caranha, L. et al. 2006. Estudo das fontes alimentares de *Panstrongylus lutzi* (Neiva & Pinto, 1923) (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) no Estado do Ceará. - *Rev. Soc. Bras. Med. Trop.* 39: 347–351.
- Carbajal-de-la-Fuente, A. L. and Yadón, Z. E. 2013. A Scientometric Evaluation of the Chagas Disease Implementation Research Programme of the PAHO and TDR (R Correa-Oliveira, Ed.). - *PLoS Negl. Trop. Dis.* 7: e2445.
- Carbajal de la Fuente, A. L. C. et al. 2008a. Behavioral Plasticity of Triatominae Related to Habitat Selection in Northeast Brazil. - *J. Med. Entomol.* 45: 14–19.
- Carbajal de la Fuente, A. L. et al. 2008b. Inferences about antennal phenotype: the “*Triatoma maculata* complex” (Hemiptera: Triatominae) is valid? - *Acta Trop.* 106: 16–21.
- Carbajal de la Fuente, A. L. et al. 2011. Misidentification of two Brazilian triatomines, *Triatoma arthurneivai* and *Triatoma wygodzinskyi*, revealed by geometric morphometrics. - *Med. Vet. Entomol.* 25: 178–183.
- Carcavallo, R. U. and Martínez, A. 1985. Biología, ecología y distribución geográfica de los triatomines americanos. - In: Carcavallo, R. U. et al. (eds), *Factores Biológicos y Ecológicos en la Enfermedad de Chagas*. pp. 149–208.
- Carcavallo, R. U. et al. 1985. *Factores Biológicos y Ecológicos en la Enfermedad de Chagas*. (RU Carcavallo, JE Rabinovich, and RJ Tonn, Eds.). - Ministerio de Salud y Acción Social, República Argentina.
- Carcavallo, R. et al. 1998a. Geographical distribution and alti-latitudinal dispersion of Triatominae. (RU Carcavallo, I Galíndez Girón, J Jurberg, and H Lent, Eds.).
- Carcavallo, R. U. et al. 1998b. Feeding sources and patterns. - In: Carcavallo, R. U. et al. (eds), *Atlas of Chagas’ Disease Vectors in the Americas*. Fio Cruz, pp. 537–560.
- Carcavallo, R. U. et al. 2001. Nova Espécie do Complexo oliveirai (Nova Denominação para o Complexo matogrossensis) (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. - *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 96: 71–79.
- Carcavallo, R. U. et al. 2002. *Triatoma vanda* sp. n. do complexo oliveirai encontrada no estado de Mato Grosso, Brasil (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). - *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 97: 649–654.
- Carrasco, H. J. et al. 2014. *Panstrongylus geniculatus* and four other species of triatomine bug involved in the *Trypanosoma cruzi* enzootic cycle: high risk factors for Chagas’ disease transmission in the Metropolitan District of Caracas, Venezuela. - *Parasit. Vectors* 7: 1003–1028.

- Carrillo, J. D. et al. 2014. Neotropical mammal diversity and the Great American Biotic Interchange: spatial and temporal variation in South America's fossil record. - *Front. Genet.* 5: 451.
- Cattan, P. E. et al. 2002. Abundance of *Mepraia spinolai* in a periurban zone of Chile. - *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 97: 285–287.
- Cavanaugh, J. E. 1997. Unifying the derivations for the Akaike and corrected Akaike information criteria. - *Stat. Probab. Lett.* 33: 201–208.
- Cavender-Bares, J. et al. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. - *Ecol. Lett.* 12: 693–715.
- Cazorla-Perfetti, D. 2016. Revisión de los vectores de la enfermedad de Chagas en Venezuela (Hemiptera-Heteroptera, Reduviidae, Triatominae). - *Saber* 28: 387–470.
- Cazorla-Perfetti, D. J. and Nieves-Blanco, E. E. 2010. Triatominos de Venezuela: aspectos taxonómicos, biológicos, distribución geográfica e importancia médica. - *Av. cardiológicos* 30: 347–369.
- Ceballos, L. A. 2010. Tesis: Ciclo silvestre de transmisión de *Trypanosoma cruzi* en el noroeste de Argentina.
- Cecere, M. C. et al. 1999. *Trypanosoma cruzi* infection in *Triatoma infestans* and other triatomines: long-term effects of a control program in rural northwestern Argentina. - *Rev Panam Salud Publica/Pan Am J Public Heal.* 5: 392–399.
- Chacón, F. et al. 2016. Feeding profile of *Mepraia spinolai*, a sylvatic vector of Chagas disease in Chile. - *Acta Trop.* 162: 171–173.
- Chapman, A. D. and Wieczorek, J. 2006. Guide to Best Practices for Georeferencing (AD and JW Chapman, Ed.). - Global Biodiversity Information Facility.
- Chatfield, C. 1995. Model Uncertainty, Data Mining and Statistical Inference. - *J. R. Stat. Soc. Ser. A (Statistics Soc.* 158: 419.
- Chávez, J. 2006. Contribución al estudio de los triatominos del Perú: Distribución geográfica, nomenclatura y notas taxonómicas. - *An. la Fac. Med. Univ. Nac. Mayor San Marcos* 67: 65–76.
- Colwell, R. K. and Rangel, T. F. 2009. Hutchinson's duality: The once and future niche. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106: 19651–19658.
- Conti, O. et al. 1995. Search for *Trypanosoma cruzi* in the anal glands of wild *Didelphis albiventris* from Santiago del estero, Argentina. - *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 90: 687.
- Coscarón, M. del C. 2017. A catalogue of the Heteroptera (Hemiptera) or true bugs of Argentina. - *Zootaxa* 4295: 1–432.

- Costa, J. and Felix, M. 2007. *Triatoma juazeirensis* sp. nov. from the state of Bahia, Northeastern Brazil (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 102: 87–90.
- Costa, J. et al. 2003. The Epidemiologic Importance of *Triatoma brasiliensis* as a Chagas Disease Vector in Brazil: A Revision of Domiciliary Captures during 1993-1999. - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 98: 443–449.
- Costa, J. et al. 2013. Revalidation and redescription of *Triatoma brasiliensis macromelasoma* Galvao, 1956 and an identification key for the *Triatoma brasiliensis* complex (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 108: 785–789.
- Costa, J. et al. 2014. Distributional potential of the *Triatoma brasiliensis* species complex at present and under scenarios of future climate conditions. - Parasit. Vectors 7: 238.
- Costa, J. et al. 2016. Phenotypic variability confirmed by nuclear ribosomal DNA suggests a possible natural hybrid zone of *Triatoma brasiliensis* species complex. - Infect. Genet. Evol. 37: 77–87.
- Coura, J. R. and Albajar Viñas, P. 2010. Chagas disease: a new worldwide challenge. - Nature: s6–s7.
- Curto de Casas, S. and Carcavallo, R. 1984. Límites de Triatomismo en la Argentina-Patagonia. - Chagas 9: 35–40.
- D’Alessandro, A. et al. 1971. Distribution of Triatomine-Transmitted Trypanosomiasis in Colombia and New Records of the Bugs and Infections. - J. Med. Entomol. 8: 159–172.
- da Silva Monte, G. L. 2010. Relações vetor-hospedeiro de *Rhodnius brethesi* Matta, 1919 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae), em piaçabais do médio rio Negro, Amazonas, Brasil.
- Damborsky, M. P. et al. 2001. Detección de triatominos (Hemiptera: Reduviidae) en ambientes domésticos y extradomésticos. Corrientes, Argentina. - Cad. Saude Publica 17: 843–849.
- Daniel, W. W. 1990. Applied nonparametric statistics. - PWS-KENT Pub.
- Daszak, P. et al. 2000. Emerging Infectious Diseases of Wildlife-Threats to Biodiversity and Human Health. - Science (80-. ). 287: 443–449.
- Davies, T. J. and Buckley, L. B. 2011. Phylogenetic diversity as a window into the evolutionary and biogeographic histories of present-day richness gradients for mammals. - Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 366: 2414–25.
- de Lima, J. S. et al. 2015. Infestation of arboreal nests of coatis by triatomine species,

- vectors of *Trypanosoma cruzi*, in a large Neotropical wetland. - J. Vector Ecol. 40: 379–385.
- de Oliveira, A. W. S. and da Silva, I. G. 2007. Distribuição geográfica e indicadores entomológicos de triatomíneos sinantrópicos capturados no Estado de Goiás. - Rev. da Socieda Bras. Med. Trop. 40: 204–208.
- Dias, J. C. P. 2007. Southern Cone Initiative for the elimination of domestic populations of *Triatoma infestans* and the interruption of transfusional Chagas disease. Historical aspects, present situation, and perspectives. - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 102: 11–18.
- Dias-Lima, A. G. and Sherlock, Í. A. 2000. Sylvatic Vectors Invading Houses and the Risk of Emergence of Cases of Chagas Disease in Salvador, State of Bahia, Northeast Brazil. - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 95: 611–613.
- Dias-Lima, A. G. et al. 2003. Wild habitat and related fauna of *Panstrongylus lutzi* (Reduviidae, Triatominae). - J. Med. Entomol. 40: 989–990.
- Diggle, P. 1985. A Kernel Method for Smoothing Point Process Data. - Source Appl. Stat. 34: 138–147.
- Diniz-Filho, J. a. F. et al. 2013. Geographical patterns of Triatominae (Heteroptera: Reduviidae) richness and distribution in the Western Hemisphere (SR Leather and JM Lobo, Eds.). - Insect Conserv. Divers. 6: 704–714.
- dos Santos, S. M. et al. 2007. Evolutionary relationships based on genetic and phenetic characters between *Triatoma maculata*, *Triatoma pseudomaculata* and morphologically related species (Reduviidae: Triatominae). - Infect. Genet. Evol. 7: 469–475.
- dos Santos Lima, V. et al. 2014. Expanding the knowledge of the geographic distribution of *Trypanosoma cruzi* TcII and TcV/TcVI genotypes in the Brazilian Amazon. - PLoS One 9: e116137.
- Elith, J. et al. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. - Ecography (Cop.). 29: 129–151.
- Elith, J. et al. 2010. The art of modelling range-shifting species - Online supplementary material. - Methods Ecol. Evol. 1: 1–17.
- Elith, J. et al. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. - Divers. Distrib. 17: 43–57.
- Elliott, P. and Wartenberg, D. 2004. Spatial epidemiology: current approaches and future challenges. - Environ. Health Perspect. 112: 998–1006.
- Faith, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. - Biol. Conserv. 61: 1–10.

- Faith, D. P. and Baker, A. M. 2006. Phylogenetic diversity (PD) and biodiversity conservation: some bioinformatics challenges. - *Evol. Bioinform. Online* 2: 121–128.
- Ferreira, I. de L. M. and Silva, T. P. T. 2006. Eliminação da transmissão da doença de Chagas pelo *Triatoma infestans* no Brasil: um fato histórico. - *Rev. Soc. Bras. Med. Trop* 39: 507–509.
- Fielding, A. H. and Bell, J. F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. - *Environ. Conserv.* 24: 38–49.
- Forattini, O. P. et al. 1968. Dados sobre a biologia do *Triatoma arthurneivai* no sudeste do estado de Sao Paulo, Brasil (Hemiptera, Reduviidae). - *Rev. Saude Publica* 2: 186–193.
- Fraga, J. et al. 2011. Genetic variability of *Triatoma flavida* and *Triatoma bruneri* (Hemiptera: Reduviidae) by RAPD-PCR technique. - *Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paulo* 53: 19–24.
- Franklin, J. 2009. Mapping species distributions: spatial inference and prediction. - Cambridge University Press.
- Fritz, S. A. et al. 2009. Geographical variation in predictors of mammalian extinction risk: Big is bad, but only in the tropics. - *Ecol. Lett.* 12: 538–549.
- Gaiji, S. et al. 2013. Content assessment of the primary biodiversity data published through GBIF network: Status, challenges and potentials. - *Biodivers. Informatics* 8: 94–172.
- Gajate, P. P. et al. 1996. Potential Colonization of the Peridomicile by *Triatoma guasayana* (Hemiptera: Reduviidae) in Santiago del Estero, Argentina. - *J. Med. Entomol.* 33: 635–9.
- Galvão, C. 2003. A sistemática dos triatomíneos (Hemiptera, Reduviidae), de De Geer ao DNA. - *Entomol. y Vectores* 10: 511–530.
- Galvão, C. 2014. Vetores da Doença de Chagas no Brasil (C Galvao, Ed.). - Sociedade Brasileira de Zoologia.
- Galvão, C. and Justi, S. A. 2015. An overview on the ecology of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae). - *Acta Trop.* 151: 116–125.
- Galvão, C. et al. 2003. 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* 36: 1–36.
- Gaunt, M. and Miles, M. 2000. The Ecotopes and Evolution of Triatomine Bugs (Triatominae) and their Associated Trypanosomes. - *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 95: 557–565.

- Gonzalez-Britez, N. E. et al. 2014. Genetic and Morphometric Variability of *Triatoma sordida* (Hemiptera: Reduviidae) from the Eastern and Western Regions of Paraguay. - *Front. public Heal.* 2: 149.
- Gotelli, N. J. et al. 2009. Patterns and causes of species richness: A general simulation model for macroecology. - *Ecol. Lett.* 12: 873–886.
- Grijalva, M. J. et al. 2010. Absence of domestic triatomine colonies in an area of the coastal region of Ecuador where Chagas disease is endemic. - *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 105: 677–681.
- Grijalva, M. J. et al. 2014. Dynamics of Sylvatic Chagas Disease Vectors in Coastal Ecuador Is Driven by Changes in Land Cover. - *PLoS Negl. Trop. Dis.* 8: e2960.
- Guarneri, A. A. et al. 2011. Feeding Performance of *Triatoma brasiliensis* (Hemiptera: Reduviidae) on Habitual Hosts: *Thrichomys laurentius* (Rodentia: Echimyidae) and Humans. - *Vector-Borne Zoonotic Dis.* 11: 443–445.
- Guerrero de Moya, L. and Scorza, J. V. 1981. Las fuentes alimenticias de algunos triatominae en los llanos centro-occidentales de Venezuela. - *Boletín Inf. la Dir. Malariol. y Saneam. Ambient. Venez.* 21: 129.
- Guhl, F. et al. 2007. Actualización de la distribución geográfica y ecoepidemiología de la fauna de triatominos (Reduviidae: Triatominae) en Colombia. - *Biomédica* 27: 143–162.
- Gurgel-Gonçalves, R. and Silva, R. B. 2009. Analysis of the geographical distribution of *Psammolestes* Bergroth (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae: Triatominae) in South America, with new records of *Psammolestes tertius* Lent & Jurberg. - *Zootaxa* 2033: 41–48.
- Gurgel-Gonçalves, R. and Cuba Cuba, C. A. 2011. Infestation of thornbird nests (Passeriformes: Furnariidae) by *Psammolestes tertius* (Hemiptera: Reduviidae) across Brazilian Cerrado and Caatinga ecoregions. - *Zoologia* 28: 411–414.
- Gurgel-Gonçalves, R. et al. 2010. Geometric morphometrics and ecological niche modelling for delimitation of near-sibling triatomine species. - *Med. Vet. Entomol.* 25: 84–93.
- Gurgel-Gonçalves, R. et al. 2012. Geographic distribution of chagas disease vectors in Brazil based on ecological niche modeling. - *J. Trop. Med.* 2012: 705326.
- Hardy, O. J. and Senterre, B. 2007. Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. - *J. Ecol.* 95: 493–506.
- Hawkins, B. a. et al. 2008. What Do Range Maps and Surveys Tell Us About Diversity Patterns? - *Folia Geobot.* 43: 345–355.

- Heger, T. J. et al. 2006. Microclimatic factors influencing refugium suitability for *Rhodnius prolixus*. - *Physiol. Entomol.* 31: 248–256.
- Helmus, M. R. et al. 2007. Phylogenetic Measures of Biodiversity. - *Am. Nat.* 169: E68–E83.
- Hernández, J. L. et al. 2010. Indicadores de infestación, colonización e infección de *Triatoma dimidiata*. - *Neotrop. Entomol.* 39: 1024–1031.
- Hernández-González, Y. and González Broche, R. 2006. Revisión de la subfamilia Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) en Cuba. - *Bol. Malariol. y salud Ambient.* XLVI: 107–113.
- Hijmans, R. J. 2016. Introduction to the 'raster' package.: 27.
- Hijmans, R. J. and Elith, J. 2011. Species distribution modeling with R Introduction.: 71.
- Hijmans, R. J. et al. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. - *Int. J. Climatol.* 25: 1965–1978.
- Hiwat, H. 2014. Triatominae species of Suriname (Heteroptera: Reduviidae) and their role as vectors of Chagas disease. - *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 109: 452–458.
- Holt, B. G. et al. 2013. An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World.
- Holyoak, M. and Loreau, M. 2006. Reconciling empirical ecology with neutral community models. - *Ecology* 87: 1370–1377.
- Hortal, J. et al. 2007. Limitations of biodiversity databases: Case study on seed-plant diversity in Tenerife, Canary Islands. - *Conserv. Biol.* 21: 853–863.
- Hortal, J. et al. 2008. Historical bias in biodiversity inventories affects the observed environmental niche of the species. - *Oikos* 117: 847–858.
- Hortal, J. et al. 2015. Seven shortfalls that beset knowledge on biodiversity. - *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 46: 523–49.
- Hurlbert, A. H. and Jetz, W. 2007. Species richness, hotspots, and the scale dependence of range maps in ecology and conservation. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104: 13384–13389.
- Hwang, W. S. and Weirauch, C. 2012. Evolutionary History of Assassin Bugs (Insecta: Hemiptera: Reduviidae): Insights from Divergence Dating and Ancestral State Reconstruction. - *PLoS One* 7: e45523.
- Hwang, W. S. et al. 2010. Infection Rates of *Triatoma protracta* (Uhler) with *Trypanosoma cruzi* in Southern California and Molecular Identification of Trypanosomes. - *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 83: 1020–1022.
- Hypša, V. et al. 2002. Phylogeny and biogeography of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae): Molecular evidence of a New World origin of the Asiatic clade. - *Mol.*

- Phylogenet. Evol. 23: 447–457.
- Ibarra-Cerdeña, C. N. et al. 2009. Ecology of North American Triatominae. - *Acta Trop.* 110: 178–186.
- Ibarra-Cerdeña, C. N. et al. 2014. Phylogeny and Niche Conservatism in North and Central American Triatomine Bugs (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae), Vectors of Chagas' Disease. - *PLoS Negl. Trop. Dis.* 8: e3266.
- Illian, J. and Burslem, D. 2007. Contributions of Spatial Point Process Modelling To Biodiversity Theory. - *J. la Société Française Stat.* 148: 9–29.
- Illian, J. B. and Burslem, D. F. R. P. 2017. Improving the usability of spatial point process methodology: an interdisciplinary dialogue between statistics and ecology. - *AStA Adv. Stat. Anal.* 101: 1–26.
- Illian, J. et al. 2008. Statistical analysis and modelling of spatial point patterns. - John Wiley.
- IUCN 2017. The IUCN Red List of Threatened Species. - <http://www.iucnredlist.org/>
- Izeta-Alberdi, A. et al. 2016. Geographical, landscape and host associations of *Trypanosoma cruzi* DTUs and lineages. - *Parasit. Vectors* 9: 631.
- Jansen, A. M. et al. 2015. The multiple and complex and changeable scenarios of the *Trypanosoma cruzi* transmission cycle in the sylvatic environment. - *Acta Trop.* 151: 1–15.
- Jones, K. E. et al. 2008. Global trends in emerging infectious diseases. - *Nature* 451: 990–993.
- Jurberg, J. et al. 2002. Descrição dos ovos e dos estádios ninfais de *Triatoma jurbergi* Carcavallo, Galvão & Lent, 1998 vistos através de microscopia optica e eletrônica de varredura (Hemiptera, Reduviidae). - *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 97: 209–216.
- Justi, S. A. 2014. Filogenia Molecular de Triatomini (Hemiptera: Reduviidae).
- Justi, S. A. and Galvão, C. 2017. The Evolutionary Origin of Diversity in Chagas Disease Vectors. - *Trends Parasitol.* 33: 42–52.
- Justi, S. A. et al. 2010. Infestation of peridomestic *Attalea phalerata* palms by *Rhodnius stali*, a vector of *Trypanosoma cruzi* in the Alto Beni, Bolivia. - *Trop. Med. Int. Heal.* 15: 727–732.
- Justi, S. A. et al. 2014. Molecular phylogeny of Triatomini (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). - *Parasit. Vectors* 7: 149.
- Justi, S. A. et al. 2016. Geological Changes of the Americas and their Influence on the Diversification of the Neotropical Kissing Bugs (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae).

- PLoS Negl. Trop. Dis. 10: e0004527.
- Karesh, W. B. et al. 2012. Ecology of zoonoses: Natural and unnatural histories. - *Lancet* 380: 1936–1945.
- Kjos, S. A. et al. 2009. Biogeography and *Trypanosoma cruzi* infection prevalence of Chagas Disease Vectors in Texas, USA. - *Vector borne zoonotic Dis.* 9: 41–49.
- Kramer-Schadt, S. et al. 2013. The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt species distribution models. - *Divers. Distrib.* 19: 1366–1379.
- Lauricella, M. A. et al. 2005. Distribution and pathogenicity of *Trypanosoma cruzi* isolated from peridomestic populations of *Triatoma infestans* and *Triatoma guasayana* from rural Western Argentina. - *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 100: 123–129.
- Lehane, M. J. 2005. *The Biology of Blood-Sucking in Insects.* - Cambridge University Press.
- Leibold, M. A. et al. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. - *Ecol. Lett.* 7: 601–613.
- Leite, G. R. 2013. Biogeografia do gênero *Triatoma* Laporte, 1832 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae): distribuição, padrões de riqueza, endemismo e diversificação.
- Lent, H. and Wygodzinsky, P. 1979. Revision of the Triatominae (Hemiptera, Reduviidae), and their significance as vectors of Chagas disease. - *Bull. Am. museum Nat. Hist.* 163: 123–520.
- Lent, H. et al. 1996. Descrição do alótipo (macho) de *Triatoma guazu* Lent & Wygodzinsky, 1979 proveniente do estado do Mato Grosso, Brasil. - *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 91: 313–315.
- Lima, M. M. and Sarquis, O. 2008. Is *Rhodnius nasutus* (Hemiptera; Reduviidae) changing its habitat as a consequence of human activity? - *Parasitol. Res.* 102: 797–800.
- Lima, L. et al. 2015. Genetic diversity of *Trypanosoma cruzi* in bats, and multilocus phylogenetic and phylogeographical analyses supporting Tcbat as an independent DTU (discrete typing unit). - *Acta Trop.* 151: 166–177.
- Lobo, J. M. et al. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17: 145–151.
- Loiselle, B. A. et al. 2007. Predicting species distributions from herbarium collections: does climate bias in collection sampling influence model outcomes? - *J. Biogeogr.* 35: 105–116.
- Lorosa, E. S. et al. 2003. Determinação das fontes alimentares e da infecção natural do *Triatoma jurbergi* (Carcavallo, Rocha, Galvao, Noireau & Lent, 2001) capturados no estado do Mato Grosso, Brasil. - *Rev. Bras. Zoociencias* 5: 253–265.

- Lucero, D. E. et al. 2014. Sources of Blood Meals of Sylvatic *Triatoma guasayana* near Zurima, Bolivia, Assayed with qPCR and 12S Cloning. - PLoS Negl. Trop. Dis. 8: e3365.
- Magallon-Gastelum, E. et al. 2001. Sylvatic Triatominae of the Phyllosoma Complex (Hemiptera: Reduviidae) Around the Community of Carrillo Puerto, Nayarit, Mexico. - J. Med. Entomol. 38: 638–640.
- Magurran, A. E. and McGill, B. J. 2011. Biological Diversity Frontiers in Measurement and Assessment. - Oxford University Press.
- Marcili, A. et al. 2009. A new genotype of *Trypanosoma cruzi* associated with bats evidenced by phylogenetic analyses using SSU rDNA, cytochrome b and Histone H2B genes and genotyping based on ITS1 rDNA. - Parasitology 136: 641–655.
- Margalef, R. 1980. Ecología. - Ediciones Omega.
- Marín, F. et al. 2006. Notes on *Rhodnius pallescens*, *Triatoma ryckmani* and four other species of triatomines from Nicaragua. - Ann. Trop. Med. Parasitol. 100: 181–186.
- Marti, G. A. et al. 2014. Triatominae in furnariid nests of the Argentine Gran Chaco. - J. Vector Ecol. 39: 66–71.
- Martinez, A. and Cichero, J. A. 1972. Los Vectores de la Enfermedad de Chagas. Lucha contra los mismos en la Argentina.
- Martínez-Ibarra, J. A. et al. 2001. Role of two *Triatoma* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) species in the transmission of *Trypanosoma cruzi* (Kinetoplastida: Trypanosomatidae) to man in the West Coast of Mexico. - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 96: 141–144.
- Mendes Pereira, J. et al. 2013. Climatic factors influencing triatomine occurrence in Central-West Brazil. - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 108: 335–341.
- Merow, C. et al. 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: What it does, and why inputs and settings matter. - Ecography (Cop.). 36: 1058–1069.
- Miles, M. A. et al. 1981. Chagas' disease in the Amazon basin III. Ecotopes of ten triatomine bug species (Hemiptera: Reduviidae) from the vicinity of Belém, Pará State, Brazil. - J. Med. Entomol. 18: 266–278.
- Miles, M. a et al. 2009. The molecular epidemiology and phylogeography of *Trypanosoma cruzi* and parallel research on Leishmania: looking back and to the future. - Parasitology 136: 1509–1528.
- Moncayo, Á. et al. 2009. Current epidemiological trends for Chagas disease in Latin America and future challenges in epidemiology, surveillance and health policy. - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 104: 334–6.

- Morrone, J. J. 2014. Biogeographical regionalisation of the neotropical region. - *Zootaxa* 3782: 1–110.
- Mota, J. et al. 2007. Identification of Blood Meal Source and Infection with *Trypanosoma cruzi* of Chagas Disease Vectors Using a Multiplex Cytochrome b Polymerase Chain Reaction Assay. - *Vector-Borne Zoonotic Dis.* 7: 617–628.
- Muscarella, R. et al. 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. - *Methods Ecol. Evol.* 5: 1198–1205.
- Nattero, J. et al. 2016. Morphological and genetic differentiation within the southernmost vector of chagas disease: *Triatoma patagonica* (hemiptera-reduviidae). - *PLoS One* 11: 1–15.
- Nattero, J. et al. 2017. Morphometric variability among the species of the Sordida subcomplex (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae): Evidence for differentiation across the distribution range of *Triatoma sordida*. - *Parasites and Vectors* 10: 1–14.
- Nóbrega, A. A. et al. 2009. Oral Transmission of Chagas Disease by Consumption of Açai Palm Fruit, Brazil. - *Emerg. Infect. Dis.* 15: 653–655.
- Noireau, F. et al. 1995. Sylvatic Triatomines (Hemiptera: Reduviidae) in Bolivia: Trends Toward Domesticity and Possible Infection with *Trypanosoma cruzi* (Kinetoplastida: Trypanosomatidae). - *J. Med. Entomol.* 32: 594–598.
- Noireau, F. et al. 2000. Natural ecotopes of *Triatoma infestans* dark morph and other sylvatic triatomines in the Bolivian Chaco. - *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* 94: 23–27.
- Noireau, F. et al. 2002. Phylogenetic relationships within the oliveirai complex (Hemiptera:Reduviidae:Triatominae). - *Infect. Genet. Evol.* 2: 11–17.
- Noireau, F. et al. 2009. *Trypanosoma cruzi*: Adaptation to its vectors and its hosts. - *Vet. Res.* 40: 1–23.
- Olden, J. D. and Jackson, D. A. 2000. Torturing data for the sake of generality: How valid are our regression models? - *Écoscience* 7: 501–510.
- Oliveira, M. A. et al. 2008. Ecology of *Cavernicola pilosa* barber, 1937 ( Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) in the Boa Esperanca Cave, Tocantins, Brazil. - *Ecotropica* 14: 63–68.
- Olson, D. M. et al. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. - *Bioscience* 51: 933.
- Orozco, M. M. et al. 2013. New sylvatic hosts of *Trypanosoma cruzi* and their reservoir competence in the humid Chaco of Argentina: a longitudinal study. - *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 88: 872–82.

- Ostfeld, R. S. et al. 2005. Spatial epidemiology: An emerging (or re-emerging) discipline. - Trends Ecol. Evol. 20: 328–336.
- Ostfeld, R. S. et al. 2008. Infectious Disease Ecology Effects of Ecosystems on Disease and of Disease on Ecosystems (RS Ostfeld, F Keesing, and VT Eviner, Eds.).
- Panzera, F. et al. 1997. Genetic Variability and Geographic Differentiation among three Species of Triatomine Bugs (Hemiptera: Reduviidae). - Am. J. Trop. Med. Hyg. 57: 732–739.
- Panzera, F. et al. 2015. Cryptic speciation in the *Triatoma sordida* subcomplex (Hemiptera, Reduviidae) revealed by chromosomal markers. - Parasit. Vectors 8: 495.
- Papa, A. R. et al. 2002. *Triatoma sherlocki* sp. n. coletada na Bahia, Brasil (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). - Entomol. y Vectores 9: 133–146.
- Parra-Henao, G. et al. 2016. Potential Distribution of Chagas Disease Vectors (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) in Colombia, Based on Ecological Niche Modeling. - J. Trop. Med. 2016: 1–10.
- Patterson, J. S. and Gaunt, M. W. 2010. Phylogenetic multi-locus codon models and molecular clocks reveal the monophyly of haematophagous reduviid bugs and their evolution at the formation of South America. - Mol. Phylogenet. Evol. 56: 608–621.
- Patterson, J. S. et al. 2001. Population morphometric analysis of the tropicopolitan bug *Triatoma rubrofasciata* and relationships with Old World species of *Triatoma*: Evidence of New world ancestry. - Med. Vet. Entomol. 15: 443–451.
- Patterson, J. S. et al. 2009. On the genus *Panstrongylus* Berg 1879: Evolution, ecology and epidemiological significance. - Acta Trop. 110: 187–199.
- Pearson, R. G. 2007. Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners.
- Pessoa, G. C. D. et al. 2015. Susceptibility characterization of residual Brazilian populations of *Triatoma infestans* klug, 1834 (Hemiptera: Reduviidae) to deltamethrin pyrethroid. - Rev. Soc. Bras. Med. Trop. 48: 157–161.
- Peterson, A. T. 2011. Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. - J. Biogeogr. 38: 817–827.
- Phillips, S. J. et al. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. - Proc. twenty-first Int. Conf. Mach. Learn.: 83.
- Phillips, S. J. et al. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. - Ecol. Modell. 190: 231–259.
- Phillips, S. J. et al. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models:

- implications for background and pseudo-absence data. - *Ecol. Appl.* 19: 181–97.
- Pinto Dias, J. C. 2006. Chagas disease: successes and challenges. - *Cad. saúde pública / Ministério da Saúde, Fundação Oswaldo Cruz, Esc. Nac. Saúde Pública* 22: 2020–1.
- Poulin, R. and Mouillot, D. 2003. Parasite specialization from a phylogenetic perspective: a new index of host specificity. - *Parasitology* 126: 473–480.
- Poulin, R. et al. 2011. Host specificity in phylogenetic and geographic space. - *Trends Parasitol.* 27: 355–361.
- QGIS Development Team 2013. QGIS Geographic Information System.: <http://www.qgis.org>.
- Rabinovich, J. E. et al. 2011. Ecological patterns of blood-feeding by kissing-bugs (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). - *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 106: 479–94.
- R Development Core Team 2011. R: a language and environment for statistical computing.: 16.
- Ramsey, J. M. et al. 2003. Iniciativa para la Vigilancia y el Control de la Enfermedad de Chagas (JM Ramsey, A Tello López, and JL Pohls, Eds.). - Instituto Nacional de Salud Pública.
- Ramsey, J. M. et al. 2015. Atlas of Mexican Triatominae (Reduviidae: Hemiptera) and vector transmission of Chagas disease. - *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 110: 339–352.
- Randin, C. F. et al. 2006. Are niche-based species distribution models transferable in space? - *J. Biogeogr.* 33: 1689–1703.
- Renner, I. W. et al. 2015. Point process models for presence-only analysis (RB O’Hara, Ed.). - *Methods Ecol. Evol.* 6: 366–379.
- Ricklefs, R. E. 2008. Disintegration of the ecological community. - *Am. Nat.* 172: 741–50.
- Rocchini, D. et al. 2011. Accounting for uncertainty when mapping species distributions: The need for maps of ignorance. - *Prog. Phys. Geogr.* 35: 211–226.
- Roche, B. et al. 2013. The impact of community organization on vector-borne pathogens. - *Am. Nat.* 181: 1–11.
- Rodriguero, M. S. and Gorla, D. E. 2004. Latitudinal gradient in species richness of the New World Triatominae (Reduviidae). - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 13: 75–84.
- Rodríguez-Bonfante, C. et al. 2007. Epidemiología de la enfermedad de Chagas en el municipio Andrés Bello Blanco, Lara, Venezuela: infestación triatómica y seroprevalencia en humanos. - *Cad. Saude Publica* 23: 1133–1140.
- Rojas-Cortez, M. 2007. Triatominae de Bolivia y la enfermedad de Chagas. - Ministerio de

Salud y Deportes, Unidad de Epidemiología, Programa Nacional de Chagas.

- Rojas-Cortez, M. et al. 2016. *Trypanosoma cruzi*-infected *Panstrongylus geniculatus* and *Rhodnius robustus* adults invade households in the Tropics of Cochabamba region of Bolivia. - Parasit. Vectors 9: 158.
- Rolón, M. et al. 2011. First report of colonies of sylvatic *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) in the Paraguayan Chaco, using a trained dog. - PLoS Negl. Trop. Dis. in press.
- Rosas, A. C. et al. 2016. Tripanosomiasis americana en un canino del nordeste argentino. Reporte del caso clínico. - Rev. Vet. 27: 62–65.
- Rosecrans, K. et al. 2014. Opportunities for Improved Chagas Disease Vector Control Based on Knowledge, Attitudes and Practices of Communities in the Yucatan Peninsula, Mexico (RE Gürtler, Ed.). - PLoS Negl. Trop. Dis. 8: e2763.
- Ryckman, R. E. 1971. The genus *Paratriatoma* in Western North America (Hemiptera: Reduviidae). - J. Med. Entomol. 8: 87–97.
- Ryckman, R. E. and Ryckman, A. E. 1967. Epizootiology of *Trypanosoma cruzi* in Southwestern North America X. The Biosystematics of *Dipetalogaster maximus* in Mexico (Hemiptera Reduviidae) (Kinetoplastida: Trypanosomidae). - J. Med. Entomol. 4: 180–188.
- Sagua Franco, H. et al. 2000. *Mepraia spinolai* in the Southeastern Pacific Ocean Coast (Chile) - First insular record and feeding pattern on the Pan de Azúcar Island. - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 95: 167–170.
- Salazar-schettino, M. et al. 2010. Revisión de 13 especies de la familia Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) vectores de la enfermedad de Chagas, en México. - J. Selva Andin. Res. Soc. 1: 57–80.
- Saldaña, A. et al. 2012. A New Endemic Focus of Chagas Disease in the Northern Region of Veraguas Province, Western Half Panama, Central America. - PLoS One 7: e34657.
- Salomón, O. D. et al. 1999. Presence of *Panstrongylus rufotuberculatus* (Champion, 1899) (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) in Argentina. - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 94: 285–288.
- Salvatella, R. 1986. Triatomíneos del Uruguay. - Rev. med. Uruguay 2: 106–113.
- Salvatella, R. et al. 1994. Perfil Alimentario de *Triatoma rubrovaria* en Ambitos Peridomiciliarios, de una Localidad Rural de Uruguay. - Rev. Inst. Med. Trop. S. Paulo 36: 311–320.
- Salvatella Agrelo, R. et al. 1993. *Triatoma delponte* Romana & Abalos, 1947 (Hemiptera, Triatominae) en el estado Brasileo de “Rio Grande do Sul.” - Rev. Inst. Med. Trop.

- Sao Paulo 1947: 73–76.
- Sandoval, C. M. et al. 2010. Feeding behaviour of *Belminus ferroae* (Hemiptera: Reduviidae), a predaceous Triatominae colonizing rural houses in Norte de Santander, Colombia. - *Med. Vet. Entomol.* 24: 124–131.
- Sanmartino, M. 2015. Hablamos de Chagas: aportes para re-pensar la problemática con una mirada integral (CN de IC y Técnicas, Ed.). - Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.
- Santana, K. de S. O. et al 2014. Presence of *Triatoma tibiamaculata* (PINTO) nymphs in peridomiciles, in Salvador, Bahia. - *Rev. Patol. Trop.* 42: 455–458.
- Santos, C. B. dos et al. 2005. Peridomestic colonies of *Triatoma vitticeps* (Stal, 1859) (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) infected with *Trypanosoma cruzi* in rural areas of the state of Espírito Santo, Brazil. - *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 100: 471–473.
- Sarquis, O. et al. 2010. Ecology of *Triatoma brasiliensis* in Northeastern Brazil: Seasonal Distribution, Feeding Resources, and *Trypanosoma cruzi* Infection in a Sylvatic Population. - *J. Vector Ecol.* 35: 385–394.
- Schettino, P. M. S. et al. 2005. Tres especies de triatominos y su importancia como vectores de *Trypanosoma cruzi* en México. - *Medicina (B. Aires)*. 65: 63–69.
- Schmunis, G. A. and Yadon, Z. E. 2010. Chagas disease: A Latin American health problem becoming a world health problem. - *Acta Trop.* 115: 14–21.
- Schoener, T. W. 2011. The Newest Synthesis: Understanding the Interplay of Evolutionary and Ecological Dynamics. - *Science* (80-. ). 28: 426–429.
- Schofield, C. J. 2000. *Trypanosoma cruzi*– - The Vector-parasite Paradox. - *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 95: 535–544.
- Schofield, C. J. and Galvão, C. 2009. Classification, evolution, and species groups within the Triatominae. - *Acta Trop.* 110: 88–100.
- Schweiger, O. et al. 2008. A comparative test of phylogenetic diversity indices. - *Oecologia* 157: 485–495.
- Schweigmann, N. 1994. Tesis: Aspectos ecológicos de una población santiagueña de la comadreja overa (*Didelphis albiventris*) en relación con la transmisión del *Trypanosoma cruzi*.
- Shannon, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. - *Bell Syst. Tech. J.* 27: 379–423.
- Smallegange, I. M. and Coulson, T. 2013. Towards a general, population-level understanding of eco-evolutionary change. - *Trends Ecol. Evol.* 28: 143–148.

- Smith, B. and Wilson, J. B. 1996. A Consumer's Guide to Evenness Indices. - *Oikos* 76: 70.
- Soberón, J. and Peterson, A. T. 2004. Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. - *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 359: 689–98.
- Soberón, J. and Peterson, A. T. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. 2: 1–10.
- Soberón, J. et al. 2017. Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. - *Rev. Mex. Biodivers.* in press.
- Soto Vivas, A. et al. 2001. Primer registro de *Eratyrus mucronatus* Stål, 1959 (Hemiptera: Reduviidae) en el ambiente domiciliario en Venezuela. - *Entomotropica* 16: 215–217.
- Stockwell, D. R. . and Peterson, A. T. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. - *Ecol. Modell.* 148: 1–13.
- Susevich, M. L. et al. 2012. New *Triatoma* virus hosts in wild habitats of Argentina. - *J. Invertebr. Pathol.* 110: 405–7.
- Tartarotti, E. et al. 2006. Phylogenetic approach to the study of Triatomines (Triatominae, Heteroptera). - *Braz. J. Biol.* 66: 703–708.
- Thomas, J. A. and Bovee, K. D. 1993. Application and testing of a procedure to evaluate transferability of habitat suitability criteria. - *Res. Manag.* 8: 285–294.
- Turienzo, P. and Di Iorio, O. 2007. Insects found in birds' nests from Argentina. Part I: a bibliographical review, with taxonomical corrections, comments and a hypothetical mechanism of transmission of cimicid bugs. - *Zootaxa* 1561: 1–52.
- Valente, V. C. et al. 1998. Chagas disease in the Amazon Basin: association of *Panstrongylus geniculatus* (Hemiptera: Reduviidae) with domestic pigs. - *J. Med. Entomol.* 35: 99–103.
- Vander Wal, E. et al. 2014. Applying evolutionary concepts to wildlife disease ecology and management. - *Evol. Appl.* 7: 856–868.
- Vazquez-Prokopec, G. et al. 2005. Spatiotemporal patterns of reinfestation by *Triatoma guasayana* (Hemiptera: Reduviidae) in a rural community of northwestern Argentina. - *J. Med. Entomol.* 42: 571–581.
- Vilela, B. and Villalobos, F. 2015. letsR: a new R package for data handling and analysis in macroecology. - *Methods Ecol. Evol.* 6: 1229–1234.
- Villalobos, F. and Arita, H. T. 2010. The diversity field of New World leaf-nosed bats (Phyllostomidae). - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19: 200–211.
- Villalobos, F. et al. 2013. Phylogenetic fields of species: cross-species patterns of phylogenetic structure and geographical coexistence. - *Proc. R. Soc. B* 280: 20122570.

- Vinhaes, M. C. et al. 2014. Assessing the vulnerability of Brazilian municipalities to the vectorial transmission of *Trypanosoma cruzi* using multi-criteria decision analysis. - Acta Trop. 137: 105–110.
- Waleckx, E. et al. 2015. Intrusive versus domiciliated triatomines and the challenge of adapting vector control practices against Chagas disease. - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 110: 324–338.
- Warren, D. L. and Seifert, S. N. 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. - Ecol. Appl. 21: 335–342.
- Webb, C. O. et al. 2002. Phylogenies and Community Ecology. - Annu. Rev. Ecol. Syst. 33: 475–505.
- Weirauch, C. 2008. Cladistic analysis of Reduviidae (Heteroptera: Cimicomorpha) based on morphological characters. - Syst. Entomol. 33: 229–274.
- WHO 2002. Control of Chagas disease. - WHO Technical Rep. Ser.
- WHO 2010. First WHO report on neglected tropical diseases: working to overcome the global impact of neglected tropical diseases. - World Heal. Organ.
- WHO 2013. Second WHO report on neglected tropical diseases: Sustaining the drive to overcome the global impact of neglected tropical diseases. - World Heal. Organ. 3.9
- WHO 2015. Third WHO report on neglected diseases: Investing to overcome the global impact of neglected tropical diseases. - World Heal. Organ.
- Wiens, J. J. and Donoghue, M. J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. - Trends Ecol. Evol. 19: 639–644.
- Wiens, J. J. and Graham, C. H. 2005. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. - Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 36: 519–539.
- Wiens, J. J. et al. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. - Ecol. Lett. 13: 1310–1324.
- Wisnivesky-Colli, C. et al. 2003. Ecological Characteristics of *Triatoma patagonica* at the Southern Limit of its Distribution (Chubut, Argentina). - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 98: 1077–1081.
- Wisz, M. S. et al. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. - Divers. Distrib. 14: 763–773.
- Wygodzinsky, P. 1949. Notas sobre Reduviidae argentinos (Hemiptera). - An. del Inst. Med. Reg. la Univ. Nac. Tucumán 2: 335–340.
- Zeledón, R. et al. 2005. A survey on *Triatoma dimidiata* in an urban area of the province of

Heredia, Costa Rica. - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 100: 507–512.

Zingales, B. et al. 2009. A new consensus for *Trypanosoma cruzi* intraspecific nomenclature: Second revision meeting recommends TcI to TcVI. - Mem. Inst. Oswaldo Cruz 104: 1051–1054.

Zingales, B. et al. 2012. The revised *Trypanosoma cruzi* subspecific nomenclature: Rationale, epidemiological relevance and research applications. - Infect. Genet. Evol. 12: 240–253.

## ANEXOS

**Tabla S1.** Sistemática de las 150 especies existentes y los dos fósiles descritos hasta el momento según la clasificación de Justi & Galvao (2017), sus acrónimos y en que continente tienen su distribución geográfica. Las “x” indican las especies presentes en la base de datos DataTri.

Tribu	Especies	Acrónimo	Especies en DataTri	Continente
Alberproseniini	<i>Alberprosenia goyovargasi</i>	<i>Agoy</i>	x	América
	<i>A. malheiroi</i>	<i>Amal</i>	x	América
Bolboderini	<i>Belminus corredori</i>	<i>Bcor</i>	x	América
	<i>B. costaricensis</i>	<i>Bcos</i>	x	América
	<i>B. ferroae</i>	<i>Bfer</i>	x	América
	<i>B. herreri</i>	<i>Bher</i>	x	América
	<i>B. laportei</i>	<i>Blap</i>	x	América
	<i>B. peruvianus</i>	<i>Bper</i>	x	América
	<i>B. pittieri</i>	<i>Bpit</i>	x	América
	<i>B. rugulosus</i>	<i>Brug</i>	x	América
	<i>Bolbodera scabrosa</i>	-	-	América
	<i>Microtriatoma borbai</i>	<i>Mbor</i>	x	América
	<i>M. trinidadensis</i>	<i>Mtri</i>	x	América
	<i>Parabelminus carioca</i>	<i>Pcar</i>	x	América
	<i>P. yurupucu</i>	<i>Pyur</i>	x	América
Cavernicolini	<i>Cavernicola lenti</i>	<i>Clen</i>	x	América
	<i>C. pilosa</i>	<i>Cpil</i>	x	América
Rhodniini	<i>Psammolestes arthuri</i>	<i>Part</i>	x	América
	<i>P. coreodes</i>	<i>Pcor</i>	x	América
	<i>P. tertius</i>	<i>Pter</i>	x	América
	<i>Rhodnius amazonicus</i>	<i>Rama</i>	x	América
	<i>R. barretti</i>	<i>Rbar</i>	x	América
	<i>R. brethesi</i>	<i>Rbre</i>	x	América
	<i>R. colombiensis</i>	<i>Rcol</i>	x	América
	<i>R. dalessandroi</i>	<i>Rdal</i>	x	América
	<i>R. domesticus</i>	<i>Rdom</i>	x	América
	<i>R. ecuadoriensis</i>	<i>Recu</i>	x	América
	<i>R. milesi</i>	<i>Rmil</i>	x	América
	<i>R. marabaensis</i>	<i>Rmar</i>	x	América
	<i>R. montenegrensis</i>	<i>Rmon</i>	x	América
	<i>R. nasutus</i>	<i>Rnas</i>	x	América
	<i>R. neglectus</i>	<i>Rneg</i>	x	América
	<i>R. neivai</i>	<i>Rnei</i>	x	América
	<i>R. pallescens</i>	<i>Rpal</i>	x	América
	<i>R. paraensis</i>	<i>Rpar</i>	x	América
	<i>R. pictipes</i>	<i>Rpic</i>	x	América
	<i>R. prolixus</i>	<i>Rpro</i>	x	América

**Tabla S1.** Continuación.

	<i>R. robustus</i>	<i>Rrob</i>	x	América
	<i>R. stali</i>	<i>Rsta</i>	x	América
	<i>R. taquarussuensis</i>	<i>Rtaq</i>	x	América
	<i>R. zeledoni</i>	<i>Rzel</i>	x	América
Triatomini	<i>Dipetalogaster maxima</i>	<i>Dmax</i>	x	América
	<i>Eratyrus cuspidatus</i>	<i>Ecus</i>	x	América
	<i>E. mucronatus</i>	<i>Emuc</i>	x	América
	<i>Hermanlenticia matsunoi</i>	<i>Hmat</i>	x	América
	<i>Linshcosteus carnifex</i>	-	-	Asia
	<i>L. chota</i>	-	-	Asia
	<i>L. confumus</i>	-	-	Asia
	<i>L. costalis</i>	-	-	Asia
	<i>L. kali</i>	-	-	Asia
	<i>L. karupus</i>	-	-	Asia
	<i>Mepraia gajardoi</i>	<i>Mgaj</i>	x	América
	<i>M. parapatrica</i>	<i>Mpar</i>	x	América
	<i>M. spinolai</i>	<i>Mspi</i>	x	América
	<i>Panstrongylus chinai</i>	<i>Pchi</i>	x	América
	<i>P. diasi</i>	<i>Pdia</i>	x	América
	<i>P. geniculatus</i>	<i>Pgen</i>	x	América
	<i>P. guentheri</i>	<i>Pgue</i>	x	América
	<i>P. howardi</i>	<i>Phow</i>	x	América
	<i>P. humeralis</i>	<i>Phum</i>	x	América
	<i>P. lenti</i>	<i>Plen</i>	x	América
	<i>P. lignarius</i>	<i>Plig</i>	x	América
	<i>P. lutzi</i>	<i>Plut</i>	x	América
	<i>P. martinezorum</i>	<i>Pmar</i>	x	América
	<i>P. megistus</i>	<i>Pmeg</i>	x	América
	<i>P. mitarakaensis</i>	<i>Pmit</i>	x	América
	<i>P. rufotuberculatus</i>	<i>Pruf</i>	x	América
	<i>P. tupynambai</i>	<i>Ptup</i>	x	América
	<i>Paratriatoma hirsuta</i>	<i>Phir</i>	x	América
	<i>Triatoma amicitiae</i>	-	-	Asia
	<i>T. arthurneivai</i>	<i>Tart</i>	x	América
	<i>T. bahiensis</i>	<i>Tbai</i>	x	América
	<i>T. baratai</i>	<i>Tbar</i>	x	América
	<i>T. barberi</i>	<i>Tbarb</i>	x	América
	<i>T. bassolsae</i>	<i>Tbas</i>	x	América
	<i>T. bolivari</i>	<i>Tbol</i>	x	América
	<i>T. boliviana</i>	<i>Tboli</i>	x	América
	<i>T. bouvieri</i>	-	-	Asia
	<i>T. brailovskyi</i>	<i>Tbrai</i>	x	América

<i>T. brasiliensis</i>	<i>Tbra</i>	x	América
<i>T. breyeri</i>	<i>Tbrey</i>	x	América
<i>T. bruneri</i>	<i>Tbru</i>	x	América
<i>T. carcavalloi</i>	<i>Tcar</i>	x	América
<i>T. carrioni</i>	<i>Tcarr</i>	x	América
<i>T. cavernicola</i>	-	-	Asia
<i>T. circummaculata</i>	<i>Tcir</i>	x	América
<i>T. costalimai</i>	<i>Tcos</i>	x	América
<i>T. deaneorum</i>	<i>Tdea</i>	x	América
<i>T. delpontei</i>	<i>Tdel</i>	x	América
<i>T. dimidiata</i>	<i>Tdim</i>	x	América
<i>T. dispar</i>	<i>Tdis</i>	x	América
<i>T. eratyrsiformis</i>	<i>Tera</i>	x	América
<i>T. flavida</i>	<i>Tfla</i>	x	América
<i>T. garciabesi</i>	<i>Tgar</i>	x	América
<i>T. gerstaeckeri</i>	<i>Tger</i>	x	América
<i>T. gomeznunezi</i>	<i>Tgom</i>	x	América
<i>T. guasayana</i>	<i>Tgua</i>	x	América
<i>T. guazu</i>	<i>Tguaz</i>	x	América
<i>T. hegneri</i>	<i>Theg</i>	x	América
<i>T. incrassata</i>	<i>Tinc</i>	x	América
<i>T. indictiva</i>	<i>Tind</i>	x	América
<i>T. infestans</i>	<i>Tinf</i>	x	América
<i>T. jatai</i>	<i>Tjat</i>	x	América
<i>T. juazeirensis</i>	<i>Tjua</i>	x	América
<i>T. jurbergi</i>	<i>Tjur</i>	x	América
<i>T. klugi</i>	<i>Tklu</i>	x	América
<i>T. lecticularia</i>	<i>Tlec</i>	x	América
<i>T. lenti</i>	<i>Tlen</i>	x	América
<i>T. leopoldi</i>	-	-	Asia
<i>T. limai</i>	<i>Tlim</i>	x	América
<i>T. longipennis</i>	<i>Tlon</i>	x	América
<i>T. maculata</i>	<i>Tmac</i>	x	América
<i>T. matogrossensis</i>	<i>Tmat</i>	x	América
<i>T. mazzottii</i>	<i>Tmaz</i>	x	América
<i>T. melanica</i>	<i>Tmel</i>	x	América
<i>T. melanocephala</i>	<i>Tmela</i>	x	América
<i>T. mexicana</i>	<i>Tmex</i>	x	América
<i>T. migrans</i>	-	-	Asia
<i>T. neotomae</i>	<i>Tneo</i>	x	América
<i>T. nigromaculata</i>	<i>Tnig</i>	x	América
<i>T. nitida</i>	<i>Tnit</i>	x	América
<i>T. obscura</i>	-	-	América
<i>T. oliveirai</i>	<i>Toli</i>	x	América

	<i>T. pallidipennis</i>	<i>Tpal</i>	x	América
	<i>T. patagonica</i>	<i>Tpat</i>	x	América
	<i>T. peninsularis</i>	<i>Tpen</i>	x	América
	<i>T. petrochiae</i>	<i>Tpet</i>	x	América
	<i>T. phyllosoma</i>	<i>Tphy</i>	x	América
	<i>T. picturata</i>	<i>Tpic</i>	x	América
	<i>T. pintodiasi</i>	<i>Tpin</i>	x	América
	<i>T. platensis</i>	<i>Tpla</i>	x	América
	<i>T. protracta</i>	<i>Tpro</i>	x	América
	<i>T. pseudomaculata</i>	<i>Tpse</i>	x	América
	<i>T. pugasi</i>	-	-	Asia
	<i>T. recurva</i>	<i>Trec</i>	x	América
	<i>T. rubida</i>	<i>Trub</i>	x	América
	<i>T. rubrofasciata</i>	<i>Trubr</i>	x	América/Asia
	<i>T. rubrovaria</i>	<i>Truv</i>	x	América
	<i>T. ryckmani</i>	<i>Tryc</i>	x	América
	<i>T. sanguisuga</i>	<i>Tsan</i>	x	América
	<i>T. sherlocki</i>	<i>Tshe</i>	x	América
	<i>T. sinaloensis</i>	<i>Tsin</i>	x	América
	<i>T. sinica</i>	-	-	Asia
	<i>T. sordida</i>	<i>Tsor</i>	x	América
	<i>T. tibiamaculata</i>	<i>Ttib</i>	x	América
	<i>T. vandae</i>	<i>Tvan</i>	x	América
	<i>T. venosa</i>	<i>Tven</i>	x	América
	<i>T. vitticeps</i>	<i>Tvit</i>	x	América
	<i>T. williami</i>	<i>Twil</i>	x	América
	<i>T. wygodzinskyi</i>	<i>Twyg</i>	x	América
Fósiles	<i>P. hispaniolae</i>		-	América
	<i>T. dominicana</i>		-	América

**Tabla S3.** Referencias bibliográficas por especie de triatomino de las cuales se tomó la información de las asociaciones con las especies de mamíferos.

<b>Especie de triatomino</b>	<b>Referencias bibliográficas</b>
<i>Dmax</i>	Ryckman & Ryckman 1967/Carcavallo et al. 1998
<i>Emuc</i>	Carcavallo et al. 1998/Gaunt & Miles 2000
<i>Mspi</i>	Carcavallo et al. 1998/Sagua Franco et al. 2000/Botto-Mahan et al. 2005/Chacón et al. 2016
<i>Pgen</i>	Carcavallo et al. 1998/Valente et al. 1998/Gaunt & Miles 2000/Rabinovich et al. 2011
<i>Plig</i>	Carcavallo et al. 1998
<i>Plut</i>	Dias-Lima et al. 2003/Caranha et al. 2006
<i>Pmeg</i>	Carcavallo et al. 1998/Gaunt & Miles 2000/Dos Santos Jr. 2007/Rabinovich et al. 2011
<i>Pahir</i>	Ryckman & Ryckman 1967/Ryckman 1971/Carcavallo et al. 1998/Ibarra-Cerdeña et al. 2009
<i>Rbre</i>	Carcavallo et al. 1998/da Silva Monte 2010
<i>Rdom</i>	Carcavallo et al. 1998
<i>Recu</i>	Carcavallo et al. 1998/Grijalva et al. 2010/Grijalva et al. 2014
<i>Rnas</i>	Carcavallo et al. 1998/Dias et al. 2008/Rabinovich et al. 2011
<i>Rpal</i>	Guerrero de Moya & Scorza 1981/Carcavallo et al. 1998/Rabinovich et al. 2011
<i>Rpic</i>	Guerrero de Moya & Scorza 1981/Carcavallo et al. 1998/Rabinovich et al. 2011/Cazorla-Perfetti 2016
<i>Rpro</i>	Carcavallo et al. 1998/Rabinovich et al. 2011
<i>Rsta</i>	de Lima et al. 2015
<i>Tbra</i>	Carcavallo et al. 1998/Sarquis et al. 2010/Guarneri et al. 2011/Rabinovich et al. 2011/Mendonça Bezerra et al. 2014/Almeida et al. 2016
<i>Tbre</i>	Carcavallo et al. 1998
<i>Tcos</i>	Carcavallo et al. 1998/Rabinovich et al. 2011/Galvao 2014
<i>Tdel</i>	Carcavallo et al. 1998/Ceballos 2010
<i>Tdim</i>	Zavala Velásquez et al. 1996/Carcavallo et al. 1998/Ruiz-Pina and Cruz-Reyes 2002/Mota et al. 2007/Ibarra-Cerdeña et al. 2009/Stevens et al. 2014
<i>Tera</i>	Carcavallo et al. 1998/Cecere et al. 2012
<i>Tgua</i>	Carcavallo et al. 1998/Lucero et al. 2014
<i>Tinf</i>	Rabinovich et al. 2011/Marti et al. 2013/Orozco et al. 2013, 2014/Buitrago et al. 2016
<i>Tlec</i>	Packchianian 1939/Ryckman & Ryckman 1967/Lent & Wygodzinsky 1979/Carcavallo et al. 1998/Ibarra-Cerdeña et al. 2009
<i>Tlon</i>	Ryckman & Ryckman 1967/Bosseno et al. 2009/Ibarra-Cerdeña et al. 2009/Ibáñez-Cervantes et al. 2013
<i>Tmac</i>	Guerrero de Moya & Scorza 1981/Carcavallo et al. 1998/Rabinovich et al. 2011
<i>Tmaz</i>	Biagi et al. 1964/Carcavallo et al. 1998
<i>Tpal</i>	Brumpt et al. 1939/Zarate & Zarate 1985/Carcavallo et al. 1998/Mota et al. 2007/Ibarra-Cerdeña et al. 2009/Ramsey et al. 2012/Ibáñez-Cervantes et al. 2013

<i>Tpat</i>	Carcavallo et al. 1998/Leite 2013
<i>Tphy</i>	Ryckman 1986/Carcavallo et al. 1998/Mota et al. 2007/Ibarra-Cerdeña et al. 2009
<i>Tpla</i>	Lent & Wygodzinky 1979/Carcavallo et al. 1998/Damborsky et al. 2001/Marti et al. 2013
<i>Tpro</i>	Wood & Wood 1961/Ryckman 1962/Carcavallo et al. 1998/Ibarra-Cerdeña et al. 2009
<i>Tpse</i>	Carcavallo et al. 1998/Dias-Lima et al. 2003
<i>Trec</i>	Ryckman & Ryckman 1967/Carcavallo et al. 1998/Ibarra-Cerdeña et al. 2009
<i>Truv</i>	Salvatella et al. 1994/Carcavallo et al. 1998/ Rabinovich et al. 2011/Basmadjian 1993
<i>Tsan</i>	Davis et al. 1943/Eads 1960/Usinger et al. 1966/Pippin et al. 1968/Lent & Wygodzinsky 1979/Burkholder et al. 1980/Carcavallo et al. 1998/Ibarra-Cerdeña et al. 2009
<i>Tsor</i>	Carcavallo et al. 1998/Gaunt & Miles 2000/Rabinovich et al. 2011/Orozco et al. 2013/de Lima et al. 2015
<i>Ttib</i>	Lent & Wygodzinsky 1979/Carcavallo et al. 1998
<i>Tvit</i>	Carcavallo et al. 1998

**Tabla S4.** Especies de mamíferos a las cuales pertenecen los datos de presencia de los diferentes DTU de *T. cruzi* analizados. Los datos tienen un orden respecto a la sistemática de la especie.

Orden/Familia	Especies	DTU
<b>Artiodactyla</b>		
<b>Bovidae</b>	<i>Capra hircus</i>	Tcl, TcII, TcV, TcVI
<b>Suidae</b>	<i>Sus scrofa</i>	Tcl
<b>Carnivora</b>		
<b>Canidae</b>	<i>Canis familiaris</i>	Tcl, TcII, TcIII, TcIV, TcV, TcVI
<b>Felidae</b>	<i>Felis silvestris</i>	TcV, TcVI
	<i>Leopardus pardalis</i>	Tcl
<b>Mephitidae</b>	<i>Conepatus chinga</i>	TcIII
<b>Mustelidae</b>	<i>Galictis vittata</i>	Tcl
<b>Procyonidae</b>	<i>Nasua nasua</i>	Tcl
	<i>Procyon lotor</i>	Tcl, TcIV
<b>Chiroptera</b>		
<b>Emballonuridae</b>	<i>Peropteryx macrotis</i>	Tcl
	<i>Rhynchonycteris naso</i>	Tcl
<b>Molossidae</b>	<i>Molossus molossus</i>	Tcl
<b>Mormoopidae</b>	<i>Pteronotus parnellii</i>	TcII
<b>Phyllostomidae</b>	<i>Artibeus obscurus</i>	TcII, TcIII
	<i>Artibeus planirostris</i>	Tcl, TcIII
	<i>Carollia perspicillata</i>	Tcl, TcII
	<i>Desmodus rotundus</i>	Tcl, TcIV
	<i>Micronycteris megalotis</i>	Tcl
	<i>Phyllostomus hastatus</i>	Tcl, TcII
	<i>Platyrrhinus lineatus</i>	Tcl, TcII
<b>Thyropteridae</b>	<i>Thyroptera tricolor</i>	Tcl
<b>Vespertilionidae</b>	<i>Myotis nigricans</i>	TcII

	<i>Myotis riparius</i>	Tcl
<b>Cingulata</b>		
<b>Dasypodidae</b>	<i>Chaetophractus vellerosus</i>	TcIII
	<i>Dasyus novemcinctus</i>	Tcl,TcIII
	<i>Euphractus sexcinctus</i>	TcIII
<b>Didelphimorphia</b>		
<b>Didelphidae</b>	<i>Caluromys philander</i>	Tcl
	<i>Didelphis albiventris</i>	Tcl
	<i>Didelphis aurita</i>	Tcl
	<i>Didelphis marsupialis</i>	Tcl
	<i>Didelphis sp.</i>	Tcl
	<i>Gracilinanus agilis</i>	Tcl
	<i>Gracilinanus sp.</i>	Tcl
	<i>Marmosa murina</i>	Tcl
	<i>Marmosops incanus</i>	Tcl
	<i>Micoureus demerarae</i>	Tcl
	<i>Monodelphis domestica</i>	Tcl
	<i>Philander frenatus</i>	Tcl, TcIII
	<i>Philander opossum</i>	Tcl
	<i>Thylamys elegans</i>	Tcl,TcII,TcV,TcVI
	<i>Thylamys macrurus</i>	Tcl
<b>Pilosa</b>		
<b>Myrmecophagidae</b>	<i>Tamandua tetradactyla</i>	Tcl
<b>Primate</b>		
<b>Aotidae</b>	<i>Aotus sp.</i>	Tcl,TcIV
<b>Callitrichidae</b>	<i>Leontopithecus chrysomelas</i>	Tcl,TcII
	<i>Leontopithecus rosalia</i>	Tcl,TcII
	<i>Saguinus bicolor</i>	Tcl
	<i>Saguinus fuscicollis</i>	TcIV
	<i>Saguinus ustus</i>	TcIII
<b>Cebidae</b>	<i>Cebus apella</i>	TcII
<b>Rodentia</b>		
<b>Caviidae</b>	<i>Galea spixii</i>	TcIII
<b>Cricetidae</b>	<i>Abrothrix olivaceus</i>	Tcl,TcII,TcV,TcVI
	<i>Akodon boliviensis</i>	Tcl
	<i>Akodon montensis</i>	Tcl
	<i>Cerradomys scotti</i>	Tcl
	<i>Cerradomys subflavus</i>	Tcl
	<i>Nectomys squamipes</i>	Tcl
	<i>Neotoma floridana</i>	Tcl,TcII,TcIV
	<i>Oecomys mamorae</i>	Tcl
	<i>Oecomys sp.</i>	Tcl
	<i>Oligoryzomys nigripes</i>	Tcl
	<i>Peromyscus sp.</i>	Tcl
	<i>Phyllotis osilae</i>	Tcl

<b>Dasyproctidae</b>	<i>Dasyprocta leporina</i>	Tcl
<b>Echimyidae</b>	<i>Clyomys laticeps</i>	Tcl
	<i>Proechimys sp.</i>	Tcl
	<i>Thrichomys apereoides</i>	Tcl, TcIII
	<i>Thrichomys pachyurus</i>	Tcl
<b>Muridae</b>	<i>Phyllotis darwini</i>	Tcl, TcII, TcV, TcVI
	<i>Rattus rattus</i>	Tcl
<b>Octodontidae</b>	<i>Octodon degus</i>	Tcl, TcII, TcV, TcVI
<b>Sciuridae</b>	<i>Sciurus aestuans</i>	Tcl
	<i>Sciurus stramineus</i>	Tcl



