

Revisiones



Una revisión sobre reservorios de *Trypanosoma (Schizotrypanum) cruzi* (Chagas, 1909), agente etiológico de la Enfermedad de Chagas

Leidi Herrera*

Las parasitosis, circunscritas a grupos animales, como la tripanosomiasis americana o Enfermedad de Chagas, son primariamente enzootias o zoonosis, en las cuales el hombre, como último eslabón de la escala zoológica, participa como un hospedador accidental dentro de la cadena de transmisión. Una de las grandes necesidades planteadas en el estudio de estas parasitosis, es el conocer los hospedadores en cada ecosistema y su rol como reservorios. En la presente revisión, se expondrán algunos puntos tratados por diferentes autores en relación a hospedadores mamíferos primarios o secundarios y su conceptualización. Se ha intentado resumir una lista de especies de mamíferos, naturalmente infectados por *Trypanosoma cruzi*, agente etiológico de la Enfermedad de Chagas, con sus respectivas referencias originales.

Palabras clave: Reservorios, *Trypanosoma cruzi*, enfermedad de Chagas.

En memoria de la Dra. Trina Perrone, cuya temprana desaparición deja un vacío en la hemoparasitología veterinaria venezolana.

INTRODUCCIÓN

Las parasitosis están circunscritas a un hábitat y a sus componentes; así parásitos especialistas poseen un hábitat más restricto al igual que las asociaciones que establecen, mientras que los generalistas se encuentran en más de un tipo de hábitat estableciendo asociaciones múltiples.

Los hospedadores, vectores y/o reservorios, como componentes asociados al ciclo de transmisión de estas parasitosis, cumplen igualmente con esta dinámica. Las teorías de co-evolución de las asociaciones parasitarias establecen, que se puede conocer el curso de una parasitosis en el

tiempo evolutivo, si se conoce la evolución de sus hospedadores o de los ancestros de éstos (Webster *et al.*, 2007).

Se ha afirmado que asociaciones hospedador-parásito muy antiguas son “íntimas” y de larga duración y a veces definidas como de baja a moderada virulencia. En caso contrario, se estaría frente a un acontecimiento de parasitismo reciente en un hospedador reciente. Algunos contraejemplos indican que la asociación aún dentro de las mismas especies, para cada asociado, puede presentar particularidades. La incertidumbre estaría en saber si la co-evolución en el tiempo actúa en forma recíproca para hospedadores y parásitos, con un índice relativo de evolución para ambos. En general las parasitosis, circunscritas a grupos animales o sus ancestros, son enzootias o zoonosis, en las cuales el hombre último eslabón de la cadena zoológica, participa como un hospedador accidental dentro de la cadena de transmisión (Page, 1994).

Laboratorio de Biología de *Trypanosoma* de mamíferos. Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.

*Autor de correspondencia: herrleidi@yahoo.com

Se hace necesario conocer a los hospedadores de un parásito y su rol en la naturaleza. En la presente revisión sobre Tripanosomiasis americana o enfermedad de Chagas, se expondrán los puntos tratados por diferentes autores en relación al hospedador mamífero reservorio y se intentará resumir la lista de especies citadas en la literatura.

Tripanosomiasis Americana o Mal de Chagas: de la Enzootia a la Zoonosis

Las enzootias, primariamente restringidas a los animales silvestres, se transforman en zoonosis con el manejo y colonización de áreas deshabitadas o poco impactadas, cuando hombres, animales domésticos y/o sinantrópicos se integran a la cadena de transmisión. Varios son los factores considerados como importantes en este proceso (Walsh *et al.*, 1993; Dias, 2000; Walter, 2003):

- Modos de producción económica de la población humana;
- El uso de la tierra como propiedad;
- La explotación de los recursos naturales;
- El proceso de urbanización y construcción de carreteras;
- El manejo de áreas de reservas de biodiversidad;
- Las actividades de deporte y placer en áreas naturales;
- El manejo social y/o individual de las parasitosis, una vez conocidas;
- Actitudes frente a las enfermedades;
- Condiciones de la vivienda humana y de los locales de confinamiento animal.

La Tripanosomiasis americana, como enzootia silvestre, se extiende desde la latitud 42° N (Carolina del Norte y Maryland, EUA.) hasta el paralelo 49° S (zonas meridionales de Argentina y Chile), incluyendo las islas del Caribe (Dias, 2000).

Cuando esta tripanosomiasis afecta al ser humano, produce generalmente una patología descrita como Enfermedad de Chagas, cuya distribución coincide con regiones de Norte, Centro y Suramérica donde los vectores se han domiciliado, en las cuales están afectadas actualmente 15-16 millones de personas. Esta enfermedad es considerada la tercera parasitosis más importante de las Américas después de la malaria y de la bilharzia (Coura & Dias, 2009; Schofield & Dias, 1998).

Trypanosoma (*Schizotrypanum*) *cruzi* (Kinetoplastida, Trypanosomatidae), agente causal

de esta parasitosis, es un hemoflagelado heteroxénico que desarrolla su ciclo de vida en ocho órdenes de mamíferos y en más de 140 especies de insectos estrictamente hematófagos (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae), la mayoría de los cuales actúan como vectores, siendo *Triatoma*, *Panstrongylus* y *Rhodnius* los géneros de mayor importancia epidemiológica (Barretto, 1979; Dias, 2000).

La determinación total del genoma de *T. cruzi*, como iniciativa multidisciplinaria mundial, permitió revelar la naturaleza diploide de este parásito, con un 50% de secuencias repetidas (en gran parte transposones y genes codificantes para moléculas de superficie) y un tamaño y diversidad los cuales revelarían un potencial de interacciones y procesos regulatorios hasta ahora desconocidos. Este hallazgo resultó ser una herramienta de sumo valor para el estudio de diversos aspectos de la enfermedad de Chagas, poniendo a disposición una gran cantidad de información sobre los genes del parásito, lo cual pudiese servir para derivar antígenos, o bien conocer el eclecticismo del parásito en su asociación con hospedadores vertebrados e invertebrados, entre otras cosas. (Levin, 1999; El-Sayed *et al.*, 2005).

La naturaleza clonal de *T. cruzi*, ha permitido la utilización de marcadores bioquímicos y moleculares para agrupar fenotipos y genotipos del parásito que pueden mostrar diversidad biológica, bioquímica y molecular, sean distribuidos o no en una misma área geográfica (Anonymous, 1999; Gaunt & Miles, 2000; Lisboa *et al.*, 2004; Yeo *et al.*, 2005; Zingales *et al.*, 2009), a saber:

- *T. cruzi* I (Tc I, Z1, DTU I), subpoblación homogénea, considerada más antigua, asociado primariamente a ambientes silvestres y sinantrópicos, especialmente a mamíferos didélfidos. Es el grupo de mayor frecuencia desde la cuenca amazónica hacia el norte de Suramérica y Centro América, aun en ambientes domésticos;
- *T. cruzi* II (Tc II, Z2, DTU IIb), subpoblación más heterogénea a la cual se le han atribuido hasta cinco variantes genéticamente segregadas; siendo la subpoblación de parásitos de gran abundancia en el Cono Sur. Se le ha asociado primariamente a desdentados en su aparición más antigua en el Continente Americano (65 millones de años) y más recientemente a roedores caviomorfos y primates. Se presenta frecuentemente en el ciclo doméstico, aun

cuando hay registros de su presencia en reservas de primates poco intervenidas.

- *T. cruzi* III (Z3, Z1 ASATd, Z3-A, DTU IIC), subpoblación asociada tradicionalmente a la transmisión enzoótica, es considerada el tercer clado ancestral. Se le ha encontrado en mamíferos terrestres y cavadores, aun cuando algunos casos humanos han sido atribuidos a este genotipo. A pesar de que su origen en la separación de subpoblaciones no está del todo dilucidado, se le ha atribuido su aparición a eventos de hibridación.
- *T. cruzi* IV (Z3, Z3-B, DTU IIa): Subpoblación también asociada a enzootias, con registros en canidos silvestres y ocasionalmente en casos humanos. Su origen se le ha atribuido a eventos de hibridación.
- *T. cruzi* V (Cepa Boliviana Z2, rDNA ½, clonot 39, DTU IIId): Subpoblación asociada a ciclos de transmisión domésticos con un origen quizás en la hibridación de subpoblaciones domésticas y silvestres. Presentes en casos humanos y en los triatominos de mayor abundancia del Cono Sur.
- *T. cruzi* VI (Cepa Paraguaya Z2, Zymodema B, DTU IIe): Subpoblaciones asociadas a casos humanos y al igual que Tc V, frecuentemente asociada a triatominos domiciliados del cono Sur. Su origen se atribuye al menos a dos procesos de hibridación.

La relación filogenética de estos clados es continuamente materia de debate (Araújo *et al.*, 2002; Mendonça *et al.*, 2002; Santos *et al.*, 2002; Brandão & Fernández, 2006).

Algunos estudios han hecho énfasis en que la variación genómica de *T. cruzi*, pudiese condicionar la interacción del parásito con sus hospedadores vertebrados a nivel de la enzootia y de la zoonosis. Por otra parte, en algunos casos, se ha estudiado si los vertebrados donde circula el parásito, pudiesen actuar como filtros biológicos de sus subpoblaciones (Jansen *et al.*, 1991; Vago *et al.*, 2000; Andrade *et al.*, 2002; Herrera *et al.*, 2004; 2005; Yeo *et al.*, 2005).

Sin embargo en la naturaleza se han dado eventos de infección que indican la relatividad de esta asociación estricta entre genotipo del parásito y un grupo reservorio determinado; algunos ejemplos se han dado para Tc II, tradicionalmente asociado a ciclos domésticos e infecciones humanas, el cual ha sido descrito en reservorios estrictamente silvestres

como *Procyon lotor* (Procyonidae–Carnivora), *Trichomys apereoides* (Echimyidae–Rodentia); *Philander frenata*; *D. albiventris* (Didelphidomorphia) y *Leontopithecus rosalia* (Primata), (Pietrzak & Pung, 1998; Pinho *et al.*, 2000; Lisboa *et al.*, 2004; Herrera *et al.*, 2005, Yeo *et al.*, 2005).

La tripanosomiasis americana como parasitosis nidal, está condicionada por factores como clima, relieve, suelo, flora y fauna y puede ser revelada por la presencia de factores enzoóticos que actuarían como bioindicadores potenciales de la parasitosis, mucho antes de que el hombre entre en la cadena de transmisión (Pifano, 1960; Pavlovsky, 1966; Teixeira *et al.*, 2001).

Cuando la enfermedad de Chagas se define, esta se encuentra mayormente asociada a zonas rurales empobrecidas, donde el tipo y uso de la vivienda humana, pueda favorecer la entrada y el riesgo potencial de colonización de los triatominos, con la necesaria disponibilidad de sangre humana y de animales domésticos y sinantrópicos (Pifano, 1986; Lorenzo *et al.*, 2000).

La presencia de ADN de *T. cruzi*, en momias del Pacífico (7050 A.C. hasta 1500 D.C., última, época de la conquista española) y los análisis paleoepidemiológicos, han llevado a especular que, una constante para la aparición de la enfermedad desde la época pre-colombina hasta nuestros días, es la incorporación de elementos de ecotopos naturales tales como mamíferos, vectores y elementos de sus hábitats silvestres en los refugios humanos, favoreciéndose ambientes propicios y alterándose los focos enzoóticos. Estudios realizados sobre coprolitos obtenidos de momias de cazadores y recolectores en las regiones desérticas de Chiguagua, México y en Minas Gerais-Brazil, hacen suponer que mamíferos infectados con *T. cruzi* y quizás triatominos, pudieron formar parte de la dieta de estos grupos humanos originarios. Estos hallazgos y la recientemente descubierta capacidad del parásito de colonizar tejido condrial y óseo constituyen elementos para el estudio de la paleo historia natural de parasitosis y de especies imputables como reservorios, pudiéndose trazar una ruta hipotética de evolución en América (Reinhard *et al.*, 2003, Aufderheide *et al.*, 2004; Morocoima *et al.*, 2006; Lima *et al.*, 2008).

En su forma primaria esta parasitosis circula en mamíferos silvestres, representantes de los primeros grupos que colonizaron el continente americano tales

como marsupiales, desdentados, primates y roedores caviomorfos. Cuando el hombre entra en el medio natural, altera la ecología de vectores y reservorios, modificando la estructura del foco y dispersándolo hasta el hábitat humano (Zeledón, 1974; Deane *et al.*, 1986; Briones *et al.*, 1999).

Con la deriva continental y la división de la Pangea, quedaron separados los tripanosomas estercorarios de los salivarios y, de estos últimos hace 475 millones de años, el ancestro de *T. cruzi*. Se cree que este parásito surgió entre 280 y 150 millones de años en América y su primer contacto con el hombre ocurrió apenas 15000 años atrás. Posiblemente, entre 88 y 37 millones de años se separaron TcI y TcII, como genotipos. Esto ha llevado a sostener que TcI sería autóctono de América del Sur, co-evolucionando dentro de primates y roedores caviomorfos, antes de la entrada de TcII, hace 5 millones de años, con el comienzo del gran intercambio de mamíferos a través del salto de pequeñas islas, hasta formarse el istmo de Panamá aproximadamente 3 millones de años atrás (Valencio, 1987; Briones *et al.*, 1999; Stevens & Gibson, 1999).

Recientes estudios sobre ecosistemas muy antiguos como la “caatinga brasilera” han llevado a establecer que las dos subpoblaciones principales de *T. cruzi* (TcI y Tc II) pueden infectar, al menos experimentalmente, a grupos mamíferos muy antiguos, discutiéndose que más que un efecto seleccionador de genotipos del parásito por especies de mamíferos particulares, lo que pareciera estar ocurriendo es un fenómeno de segregación por barreras ecológicas (Herrera *et al.*, 2004; 2005).

Trypanosoma cruzi como especie, responde a los parámetros establecidos por Barretto (1979), de tal forma que tripanosomas que infectan a grupos de mamíferos no humanos, y morfológicamente compatible con *T. cruzi*, generalmente son aceptados como tal, siendo lo más adecuado proponerlos como *T. cruzi*-like hasta comprobar, mediante ensayos parasitológicos, bioquímicos y moleculares que poseen las propiedades inherentes a la especie, o bien que se corresponden con los datos disponibles de las secuencias genéticas del parásito.

La mayoría de los países latinoamericanos han puesto en marcha iniciativas de control de la enfermedad de Chagas basadas en el seguimiento de

vectores domiciliados y de la presencia del parásito en los bancos de sangre (European Community-Latin American Network for research on the biology and control of Triatomine, 2004). Sin embargo, la recolonización de la vivienda por otras especies de triatominos silvestres o en proceso de domiciliación, no ha sido considerada abiertamente en estas iniciativas (Herrera *et al.*, 2003).

De igual manera, pocas han sido las acciones centradas en el estudio de los reservorios, fuente originaria de la enzootia a lo largo del continente americano.

Principales Especies de Mamíferos Reservorios de T. cruzi

Un total de 180 especies de mamíferos pertenecientes a los siguientes ordenes: Didelphidomorphia, Lagomorpha, Chiroptera, Rodentia, Pilosa, Cingulata, Carnivora, Primata, Perisodactyla, se han encontrado naturalmente infectados por *T. cruzi*, incluyendo al hombre, el cual además de padecer de la enfermedad actúa como reservorio.

Otros grupos de vertebrados como aves, anfibios, reptiles y peces son refractarios a este hemoflagelado por incompatibilidad antigénica, ausencia de reconocimiento y señalización celular, así como niveles inadecuados de temperatura sistémica. Sin embargo algunos ensayos en reptiles han revelado la posibilidad de una infección inicial, la cual se auto limita hasta la eliminación del curso de la parasitosis en estos vertebrados. A ello se une que tanto reptiles como aves constituyen la fuente sanguínea primaria, en algunos ecosistemas, para los triatominos vectores de *T. cruzi*, lo cual abre la frontera de procesos evolutivos no considerados hasta ahora (Hoare, 1972; Urdaneta-Morales & Mc Lure, 1981; Noireau *et al.*, 2009).

En la Tabla I se resume un registro parcial de diferentes especies de mamíferos naturalmente infectados con *T. cruzi*, sus nombres comunes y las fuentes bibliográficas que lo citan.

El Papel del Reservorio, con énfasis en la enfermedad de Chagas

Clásicamente se ha considerado como reservorio de un parásito a aquel hospedador que posee,

Tabla I. Ordenes y especies de mamíferos registradas como reservorios de *Trypanosoma cruzi* con sus respectivas fuentes bibliográficas.

ORDEN	NOMBRE COMÚN	REFERENCIA
Carnivora		
<i>Cerdocyon thous azarae</i>	Zorro	Albuquerque & Barretto, 1968a; Barretto & Ribeiro, 1979
<i>Conepatus chinga</i>	Zorro hediondo, Cangamba, Mapurite	Barretto & Ribeiro, 1979
<i>Canis familiaris</i>	Perro doméstico	Mott <i>et al.</i> , 1978; Torrealba <i>et al.</i> , 1985
<i>Dusicyon griseus</i>	Zorro gris	Barretto & Ribeiro, 1979
<i>Eyra barbara</i>	Comadreja, Huron, Tolomuco, Manco	Hoare, 1972
<i>Felis catus</i>	Gato doméstico	Mott <i>et al.</i> , 1978; Torrealba <i>et al.</i> , 1985
<i>Galictis vittata</i>	Hurón, Furão.	Barretto & Albuquerque, 1971
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	Cunaguaro	Barretto & Ribeiro, 1979
<i>Mephitis mephitis</i>	Zorrillo rayado	Hoare, 1972
<i>Nasua Nasua</i>	Pizote, Coati, Achuni	Lainson, 1965; Herrera <i>et al.</i> , 2008
<i>Potos flavus</i>	Cuchi-Cuchi, Kinkajou	Barretto & Ribeiro, 1979
<i>Procyon cancrivorus</i>	Zorro cangrejero	Barretto & Ribeiro, 1979
<i>Procyon lotor</i>	Mapache, mapachín, Racoón, Gato manglatero	Hoare, 1972
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Zorro Gris	Hoare, 1972, Noireau <i>et al.</i> , 2009
Chiroptera		
<i>Antrozous pallidus pacificus</i>	Murciélago pálido	Wood & Wood, 1941
<i>Artibeus jamaicensis luturatus</i>	Murciélago frugívoro de Jamaica Murciélago frutero grande	Torrealba <i>et al.</i> , 1985
<i>Epitesicus brasiliensis</i>	Murciélago pardo	Funayama & Barreto, 1973
<i>Glossophaga soricina</i>	Murciélago lengua larga	Siqueira-Batista <i>et al.</i> , 2007
<i>Lonchophylla mordax</i>	Murciélago nectífero	Siqueira-Batista <i>et al.</i> , 2007
<i>Mycronycteris megalotis</i>	Murciélago orejudo	Siqueira-Batista <i>et al.</i> , 2007
<i>Molossus ater</i>	Murciélago	Siqueira-Batista <i>et al.</i> , 2007
<i>Molossus major</i>	Murciélago	Siqueira-Batista <i>et al.</i> , 2007
<i>Molossus molossus</i>	Murciélago mastín común	Torrealba <i>et al.</i> , 1985; Añez <i>et al.</i> , 2009
<i>Noctilio labials</i>	Murciélago blanco	Barretto <i>et al.</i> , 1974;
<i>Phyllostomus hastatus</i>	Murciélago nariz de lanza mayor	Nogueira Nascentes, 2008; Lisboa <i>et al.</i> , 2008
<i>Phyllostomus alongatus</i>	Murciélago nariz de lanza menor	Siqueira-Batista <i>et al.</i> , 2007
<i>Saccopteryx bilineata</i>	Murciélago negro de listas	Siqueira-Batista <i>et al.</i> , 2007
Cingulata		
<i>Dasypus kapleri</i>	Armadillos, Cachicamos	Hoare, 1972; Guerrero, 1985
<i>Dasypus novemcinctus</i>	Armadillo, Cachicamo de nueve bandas	Chagas, 1912; Hoare, 1972
<i>Cabassous unicinctus</i>	Armadillo de cola desnuda de oriente, Cuspa?	Hoare, 1972

Continúa en la siguiente página...

Viene de la página anterior...

Didelphidomorphia		
<i>Didelphis albiventris</i>	Rabipelado, Faro, Churro,	Deane <i>et al.</i> , 1986; Pifano, 1986;
<i>Didelphis marsupialis</i>	Gamba, Zarigüeya, Tlacuache	Herrera & Urdaneta-Morales, 1991
<i>Gracilinanus agilis</i> (Syn <i>Marmosa agilis</i>)	Comadreja aguil	Correa & Barretto, 1964; Guerrero, 1985; Xavier <i>et al.</i> , 2007
<i>Lutreolina crasicaudata</i>	Marmosita	Barretto & Siqueira, 1962; Hoare, 1972
<i>Marmosa cinerea</i>		Siqueira-Batista <i>et al.</i> , 2007
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	Chuca mantequera, Raposa de cuatro ojos	Deane, 1958; Salazar-Schettino, 1977
<i>Monodelphis domestica</i>	Zarigüeya de cola corta, colicortos gris o domestico	Xavier <i>et al.</i> , 2007
<i>Philander oposum</i>	Comadreja de cuatro ojos	Dedet <i>et al.</i> , 1985; Pinho <i>et al.</i> , 2000
Lagomorpha		
<i>Sylvilagus floridanus</i>	Conejo de Monte	Torrealba <i>et al.</i> , 1985
Perisodactyla		
<i>Bos taurus</i>	Toro	Salazar-Schettino, 1977
<i>Sus scrofa</i>	Cochino, marrano, Chanco	Salazar-Schettino, 1977
<i>Tayassu tajasu</i>	Baquiرو cinchado, Huangana, Baquiرو de collar	Herrera <i>et al.</i> (b), 2008
<i>Tayassu pecari</i>	Baquiرو de cachete blanco, Huangana, Chacharo	Herrera <i>et al.</i> (b), 2008
Pilosa		
<i>Bradipus tridactylus</i>	Perezoso, Perezoso de tres dedos	Torrealba <i>et al.</i> , 1985; Hoare, 1972
<i>Cyclopes didactylus</i>		
<i>Mirmecophaga tridactyla</i>	Oso hormiguero gigante o Jurumi	Hoare, 1972
<i>Tamandua tetradactyla</i>	Oso hormiguero	Hoare, 1972; Guerrero, 1985
Primata		
<i>Alouatta caraya</i>	Mono caraya, manechi, mono aullador	Guerrero, 1985; Zicardi <i>et al.</i> , 2002
<i>Aotus trivirgatus</i>	Mono nocturno, Musmuqui	Barretto & Ribeiro, 1979
<i>Ateles belzebuth</i>	Mono araña, Ateles peludo	Barretto & Ribeiro, 1979; Marinkelle, 1966
<i>Callitrix penicillata</i>	Mono tití de pinces negros	Barretto & Ribeiro, 1979
<i>Cebus apella</i> , <i>Cebus olivaceus</i>	Mono capuchino, mono carablanca, Machin	Torrealba <i>et al.</i> , 1985; Bar <i>et al.</i> , 1999
<i>Leontopithecus rosalia</i>	Mono León Dorado	Lisboa <i>et al.</i> , 2000
<i>Macaca mulatta</i>	Mono reshus	Kasa <i>et al.</i> , 1987; Kunz <i>et al.</i> , 2002
<i>Saimiri sciureus</i>	Mono ardilla americano	Hoare, 1972; Bar <i>et al.</i> , 1999
<i>Saguinus midas niger</i>	Mono sagui, Tamarin cabeza negra	Siqueira-Batista <i>et al.</i> , 2007
Rodentia		
<i>Akodon</i> sp.	Ratón campreste	Ribeiro & Barretto, 1975 Rodríguez-Roque & Correa-Vaz, 2007
<i>Bolomys lasiurus</i>	Ratón de rabo peludo	Rodríguez-Roque & Correa-Vaz, 2007
<i>Calomys expulsus</i>	Ratón Vesper del desierto	Melo & Texeira, 1977; Rodríguez-Roque & Correa-Vaz, 2007
<i>Cavia</i> sp.	Cuy, Acure	Rodríguez-Roque & Correa-Vaz, 2007

Continúa en la siguiente página...

Viene de la página anterior...

<i>Clyomys laticeps</i>	Rata espinosa de cabeza marrón	Rodríguez-Roque & Correa-Vaz, 2007
<i>Dasyprocta aguti</i>	Picure, cutia	Noireau <i>et al.</i> , 2009
<i>Echymis chrysurus</i>	Rata arborícola	Rodríguez-Roque & Correa-Vaz, 2007
<i>Galea spixii</i>	Acure amarillo diente grande, Prea	Xavier <i>et al.</i> , 2007
<i>Kerodon rupestris</i>	Moco, acure de las rocas	Rodríguez-Roque & Correa-Vaz, 2007
<i>Nectomys squamipes</i>	Rata de agua	Albuquerque & Barretto, 1968b; Ribeiro & Barretto 1968), Rodríguez-Roque & Corea-Vaz, 2007
<i>Neotoma micropus micropus</i>	Rata de bosque, rata de monte, rata de campo	Packchianian, 1942
<i>Oecomys mamorae</i>	Ratón arrocero arborícola	Rodríguez-Roque & Correa-Vaz, 2007
<i>Octodontomys sp.</i>	Rata viscacha, rata cola de cepillo	Rodríguez-Roque & Correa-Vaz, 2007
<i>Oligoryzomys stramineus</i>	Ratón arrocero pigmeo	Rodríguez-Roque & Correa-Vaz, 2007
<i>Proechimys semispinosus</i>	Rata espinosa de Tomes	Barretto & Ribeiro, 1979
<i>Rattus norvegicus</i>	Rata de Noruega	Salazar-Schettino, 1977
<i>Rattus rattus</i>	Rata casera o Rata negra	Torrealba <i>et al.</i> , 1985; Herrera & Urdaneta-Morales, 1997
<i>Rhipidomys macrurus</i>	Rata trepadora	Xavier <i>et al.</i> , 2007
<i>Sigmodon hispidus</i>	Rata algodónera, rata café	Salazar-Schettino, 1977
<i>Trichomys apereoides</i> <i>Trichomys laurentis</i>	Rata rabuda	Herrera <i>et al.</i> , 2004; Xavier <i>et al.</i> , 2007
<i>Tylomys mirae</i>	Rata trepadora de Mira	Rodríguez-Roque A. & Correa-Vaz, 2007

al menos, las siguientes propiedades según Ashford (1996) y Haydon *et al.* (2002):

- mantiene a las poblaciones de los parásitos por largo tiempo en cada ecosistema,
- presenta una carga parasitaria que garantiza su transmisibilidad
- se encuentra en una densidad poblacional apropiada (20% o más de la masto fauna estudiada para la zoonosis) que facilita el encuentro hospedador-vector, hospedador-ambiente, hospedador-hospedador según el tipo de transmisión

Otro aspecto a considerar es que las especies de hospedadores, actúan como reservorios en función del fenómeno de especificidad hospedadora, aspecto este que viene condicionado por la información genética de ambos asociados (hospedador y parásito) y el nicho que ocupan en los ecosistemas lo cual hace posible la simpatría obligatoria o facultativa y consecuentemente condiciona el encuentro hospedador-parásito y el éxito adaptativo de la infección (Mas Coma, 2008).

Cada especie animal puede ejercer una presión selectiva estricta y particular sobre las subpoblaciones

del parásito, lo cual está influenciado adicionalmente por factores como origen de las cepa, tamaño del inóculo natural sobre el animal, estado nutricional y de salud de los hospedadores en la naturaleza (poliparasitismo), tiempo en que el animal se mantiene infectado o con parasitemia circulante para la transmisión, periodo de incubación en los animales (periodo de inactividad en la transmisión o de consideración de falsos negativos), virulencia y ruta de transmisión.

El papel de los reservorios en vías alternativas de transmisión, está siendo cada vez mas considerado desde que se ha conocido que mamíferos tan antiguos como los didélfidos actúan como reservorios y vectores a la vez. Más específicamente, se ha planteado que la ruptura de nidos de amastigotes de *T. cruzi* en tejidos profundos de glándulas anales en los didélfidos, facilitaría la invasión luminal y la transmisión por contaminación con estos fluidos, de otros mamíferos o inclusive de humanos que entren en contacto en ambientes enzoóticos, y contaminen sus miembros como extremidades (manos), mucosas, utensilios y alimentos (Deane *et al.*, 1986; Urdaneta-Morales & Nironi, 1996; Herrera & Urdaneta-Morales, 2000).

Sub-poblaciones diferentes de una misma especie hospedadora pueden presentar diferentes papeles como reservorios condicionado por diferencias a pequeña escala geográfica o de micro nichos. De esta forma los parásitos en sus reservorios además de ser vistos como agentes potencialmente patógenos, son marcadores ecológicos o bioindicadores del ambiente de sus hospedadores.

Algunas consideraciones que deben ser tomadas en cuenta al hablar de reservorios, son:

- El reservorio puede ser considerado como un sistema complejo viviente, susceptible a la infección por el parásito, condicionado a factores ambientales y cuyo papel en la transmisión es dinámico. (Noireau *et al.*, 2009)
- Cada especie animal puede seleccionar varias subpoblaciones del parásito, fenómeno condicionado por el origen de la cepa, virulencia, vía y tamaño del inóculo, condición in situ de los hospedadores en la naturaleza.
- La densidad poblacional de la especie imputada como reservorio es un factor relevante.
- Hablar de periodo de incubación en los animales silvestres es hablar de lo que se ha modelado en laboratorio. Sin embargo, es de utilidad para una especie considerada como reservorio, pues permite conocer aun cuando sea experimentalmente, el periodo pre patente o patente de la parasitosis, lo cual indicaría que tan temprano estaría siendo incorporada al evento de transmisión.
- Se debe cuidar el descartar a una especie como reservorio por no haberse revelado la infección por cualquiera de los métodos directos o indirectos más actuales, ya que ocasionalmente en fauna silvestre pudiesen presentarse patrones no convencionales en las manifestaciones del parasitismo.
- Prácticas de cría, explotación y manejo de especies mamíferos, potencialmente reservorios, influirían en la aparición de brotes epidémicos de parasitosis como la tripanosomiasis americana.
- Prácticas de control de especies mamíferos y de vectores consideradas plagas influirían sobre la distribución de esta y otras parasitosis.

AGRADECIMIENTOS

La autora agradece al Dr. Servio Urdaneta-Morales y a los árbitros anónimos por la revisión técnica del manuscrito y por las valiosas recomendaciones para la elaboración del mismo. Los trabajos más recientes

presentados en este resumen, bajo la responsabilidad de la autora, han sido financiados por los proyectos: CDCH- PG 03005609-2004. FONACIT: N° G 2005000406.

A review of reservoirs of *Trypanosoma* (*Schizotrypanum*) *cruzi* (Chagas, 1909), the etiologic agent of Chagas Disease

SUMMARY

Animal parasitoses, such as American trypanosomiasis or Chagas Disease, are principally enzootic diseases or zoonoses, in which humans, as the last step in the zoological chain, participate as accidental hosts in the transmission cycle. One of the great needs within the study of these parasitoses is to identify the hosts in each ecosystem where the disease is prevalent and determine their role as reservoirs. In this review, some of the issues and concepts covered by different authors in relation to primary and secondary mammalian hosts are discussed. A list of mammalian species that are naturally infected by *Trypanosoma cruzi*, the causal agent of Chagas disease, together with the original bibliographical references has been included.

Key Words: Reservoirs, *Trypanosoma cruzi*, Chagas disease.

REFERENCIAS

- Albuquerque R. & Barretto M. (1968a). Studies on wild reservoirs and vectors of "*Trypanosoma cruzi*." XXX: natural infection of the bush dog, "*Cerdocyon thous azarae*" (Wied, 1824) by "*T. cruzi*". *Rev. Bras. Biol.* **28**: 457-468.
- Albuquerque R. & Barretto M. (1968b). Studies of wild reservoirs and vectors of *Trypanosoma cruzi*. XXVI. Natural infection of the water rat, *Nectomys squamipes squamipes* (Brants, 1827) with *T. cruzi*. *Rev. Inst. Med. Trop. São Paulo.* **10**: 229-237.
- Andrade L., Machado C., Chiari E., Pena S. & Macedo A. (2002). *Trypanosoma cruzi*: role of host genetic background in the differential tissue distribution of parasite clonal populations. *Exp. Parasitol.* **100**: 269-275.

- Anonymous. (1999). Recommendations from a Satellite Meeting. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* **94 (Suppl. 1):** 429-432.
- Añez N., Crisante G. & Soriano P. (2009). *Trypanosoma cruzi* congenital transmission in wild bats. *Acta Trop.* **109:** 78-80
- Araújo C., Mello C. & Jansen A. (2002). *Trypanosoma cruzi* I and *Trypanosoma cruzi* II: recognition of sugar structures by *Arachis hypogaea* (peanut agglutinin) lectin. *J. Parasitol.* **88:** 582-586.
- Ashford R. (1996). Leishmaniasis reservoirs and their significance in control. *Clin. Dermatol.* **14:** 523-532.
- Aufderheide A., Salo W., Madden M., Streitz J., Buikstra J., Guhl F., Arriaza B., et al. (2004). A 9,000-years record of Chagas disease. *PNAS.* **101:** 2034-2039.
- Bar M., Alvarez B., Oscherov E., Pieri Damborsky M. & Jorg M. (1999). Contribution to knowledge of reservoirs of *Trypanosoma cruzi* (Chagas, 1909) in Corrientes Province, Argentina. *Rev. Soc. Bras. Med. Trop.* **32:** 271-276.
- Barretto M. & Albuquerque R. (1971). Studies on reservoirs and wild vectors of *Trypanosoma cruzi*. XLVII. Natural infection of the mustelid, *Galictis vittata braziliensis* (Thunberg, 1820) by *T. cruzi*. *Rev. Inst. Med. Trop.* São Paulo. **13:** 346-351.
- Barretto M. (1979). Epidemiologia. 89-115. En: *Trypanosoma cruzi e doença de Chagas*. Eds. Brener Z., Andrade, Z. & Barral-Netto M. 2ª Ed. Publicaciones Guanabara-Koogan, Rio de Janeiro, Brasil.
- Barretto M. & Ribeiro R. (1979). Reservatórios silvestres do *Trypanosoma (Schizotrypanum) cruzi* Chagas 1909. *Rev. Inst. Adolfo Lutz.* **39:** 25-36.
- Barretto M., Ribeiro R. & Ferrioli Filho F. (1974). Estudos sobre reservatórios e vectores silvestres do *Trypanosoma cruzi*. LVII – Infecção natural do *Phyllostomus hastatus hastatus* (Tallas, 1767) pelo *Trypanosoma cruzi*. *Rev. Bras. Biol.* **34:** 615-622.
- Barretto M. & de Siqueira A. (1962). Natural infection of *Lutreolina crassicaudata crassicaudata* by *Trypanosoma cruzi*. *Rev. Inst. Med. Trop. São Paulo.* **4:** 358-361.
- Brandão A. & Fernandes O. (2006). *Trypanosoma cruzi*: mutations in the 3' untranslated region of calmodulin gene are specific for lineages *T. cruzi* I, *T. cruzi* II, and the Zymodeme III isolates. *Exp. Parasitol.* **112:** 247-252.
- Briones M., Souto R., Stolf B. & Zingales B. (1999). The evolution of two *Trypanosoma cruzi* subgroups inferred from rRNA genes can be correlated with the interchange of American mammalian faunas in the Cenozoic and has implications to pathogenicity and host specificity. *Mol. Biochem. Parasitol.* **104:** 219-232.
- Chagas C. (1912). Sobre um Trypanosoma do tatu, *Tatusia novemcincta*, transmitido pelo *Triatoma geniculata* Latr (1811). Possibilidade de ser o tatu um depositário do *Trypanosoma cruzi* no mundo exterior. Nota prévia. *Braz. Med.* **26:** 305-306.
- Correa F. & Barretto M. (1964). Study of wild reservoirs and vectors of *Trypanosoma cruzi*. 3. Natural infection of the marsupial *Marmosa agilis agilis* by a trypanosome similar to *T. cruzi*. *Rev. Inst. Med. Trop. São Paulo.* **28:** 157-166.
- Coura J.R. & Dias J.C. (2009). Epidemiology, control and surveillance of Chagas disease: 100 years after its discovery. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* **104 (Suppl 1):** 31-40.
- Deane L. (1958). New host of trypanosomes of the types cruzi and rangeli found in the state of Para: the marsupial *Metachirops opossum opossum*. *Rev. Bras. Malariol. Doenças Trop.* **10:** 531-541.
- Deane M., Lenzi H. & Jansen A. (1986). Double development cycle of *Trypanosoma cruzi* in the opossum. *Parasitol. Today.* **2:** 146-147.
- Dedet J., Chippaux J., Goyot P., Pajot F., Tibayrenc M., Geoffroy B., Gosselin H. & Jacquet-Violet P. (1985). Natural hosts of *Trypanosoma cruzi* in French Guiana. High endemicity of zymodeme 1 in wild marsupials. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* **60:** 111-117.
- Dias J. C. (2000). Epidemiologia. pp. 48-74. En: *Trypanosoma cruzi e doença de Chagas*. Eds Brener Z., Andrade Z. & Barral-Netto M. Guanabara-Koogan, Rio de Janeiro, Brasil.

- El-Sayed N. M., Myler P., Bartholomeu D. C., Nilsson D., Aggarwal G., Tran A., *et al.* (2005). The Genome Sequence of *Trypanosoma cruzi*, Etiologic Agent of Chagas Disease. *Science*. **309**: 409 - 415.
- European Community-Latin American Network for research on the biology and control of Triatomine, 2004.
- Funayama G. & Barreto M. (1973). Studies of wild reservoirs and vectors of *Trypanosoma cruzi*. LIV. Natural bat infection, *Epitesicus brasiliensis brasiliensis* (Desmarest, 1819) by *T. cruzi*. *Rev. Bras. Biol.* **33**: 439-444.
- Gaunt M. & Miles M. (2000). The ecotopes and evolution of triatomine bugs (Triatominae) and their associated trypanosomes. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* **95**: 557-565.
- Guerrero R. (1985). Parásitología. pp. 35-91. En: *El Estudio de los Mamíferos Silvestres de Venezuela. Evaluación y Perspectivas*. Asociación Venezolana para el Estudio de los Mamíferos, Caracas - Venezuela.
- Haydon D., Cleaveland S., Taylor L. & Laurenson M. (2002). Identifying reservoirs of infection. A conceptual and practical challenge. *Emerg. Infect. Dis.* **8**: 1468-1473.
- Herrera L. & Urdaneta-Morales S. (1992). *Didelphis marsupialis*: A primary reservoir of *Trypanosoma cruzi* in urban areas of Caracas, Venezuela. *Ann. Trop. Med. Parasitol.* **86**: 607-612.
- Herrera L. & Urdaneta-Morales S. (1997). Synanthropic rodent reservoirs of *Trypanosoma cruzi* in the valley of Caracas, Venezuela. *Rev. Inst. Med. Trop. São Paulo.* **39**: 279-282.
- Herrera L. & Urdaneta-Morales S. (2000) Avances en la caracterización de biotopos de *Trypanosoma* (*Schizotrypanum*) *cruzi* aislado de urbanizaciones y parques recreacionales del valle de Caracas (Venezuela). *Act. Biol. Venez.* **20**: 45-51.
- Herrera L., Pinho A., Viegas C., Lorosa E., Xavier S., Emperaire L., Mangia R., Carrasco H., Fernandes O. & Jansen A. M. (2003). *Trypanosoma cruzi* transmission cycle in João Costa, Piauí, Brazil, an endemic area of Chagas disease. *Acta Parasitol.* **48**: 294-300.
- Herrera L., Xavier S., Viegas C., Martinez C., Cotias P., Carrasco H., Urdaneta-Morales S. & Jansen A. M. (2004). *Trypanosoma cruzi* in a caviomorph rodent: parasitological and pathological features of the experimental infection of *Thrichomys apereoides* (Rodentia, Echimyidae). *Exp. Parasitol.* **107**: 78-88.
- Herrera L., D'Andrea P., Xavier S., Mangia R., Fernandes O. & Jansen A. M. (2005). *Trypanosoma cruzi* infection in wild mammals of the National Park 'Serra da Capivara' and its surroundings (Piauí, Brazil), an area endemic for Chagas disease. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* **99**: 379 - 388.
- Herrera H., Lisboa C., Pinho A., Olifiers N., Bianchi R., Rocha F., Mourão G. & Jansen A. M. (2008 a). The coati (*Nasua nasua*, Carnivora, Procyonidae) as a reservoir host for the main lineages of *Trypanosoma cruzi* in the Pantanal region, Brazil. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* **102**: 1133-1139.
- Herrera H., Abreu U., Keuroghlian A., Freitas T. & Jansen A. M. (2008b). The role played by sympatric collared peccary (*Tayassu tajacu*), white-lipped peccary (*Tayassu pecari*), and feral pig (*Sus scrofa*) as maintenance hosts for *Trypanosoma evansi* and *Trypanosoma cruzi* in a sylvatic area of Brazil. *Parasitol. Res.* **103**: 619-624.
- Hoare C. (1972). *The Trypanosomes of Mammals*. A Zoological Monograph. Blackwell Scientific Publication, Oxford, U.K.
- Jansen A., León L., Machado G., da Silva A.M., Souza-Leão S. & Deane M. (1991). *Trypanosoma cruzi* in the opossum *Didelphis marsupialis*: Parasitological and serological follow-up of the acute infection. *Exp. Parasitol.* **73**: 249-259.
- Kasa T., Lathrop G., Dupuy H., Bonney C. & Toft J. (1977). An endemic focus of *Trypanosoma cruzi* infection in a subhuman primate research colony. *J. Am. Vet. Assoc.* **171**: 850-854.
- Kunz E., Mätz-Rensing K., Stolte N., Hamilton P. & Kaup F. (2002). Reactivation of a *Trypanosoma cruzi* Infection in a *Rhesus* monkey (*Macaca*

- mulatta*) experimentally infected with SIV. *Ve. Pathol.* **39**: 721-725.
- Lainson R. (1965). Parasitological studies in British Honduras. I. A parasite resembling *Trypanosoma (Schizotrypanum) cruzi* in the Coati, *Nasua narica* (Carnivora, Procyonidae), and a note on *Trypanosoma legeri* from the ant-eater, *Tamandua tetradactyla* (Edentata). *Ann. Trop. Med. Parasitol.* **59**: 37-42.
- Levin, M. (1999). Contribución del proyecto genoma de *Trypanosoma cruzi* a la comprensión de la patogénesis de la cardiomiopatía chagásica crónica. *Medicina (Buenos Aires)*. **59 (Supl.II)**: 18-24.
- Lima V., Iniguez A., Otsuki K., Ferreira L., Araújo A., Vicente P. & Jansen A. M. (2008). Chagas Disease in Ancient Hunter-Gatherer Population, Brazil. *J. Infect. Dis.* **14**: 1001-1002.
- Lisboa C., Dietz J., Baker A., Russel N. & Jansen A. M. (2000). *Trypanosoma cruzi* infection in *Leontopithecus rosalia* at the Reserva Biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brazil. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* **95**: 445-452.
- Lisboa C., Mangia R., Rubião E., Lima N., Xavier S., Picinatti A., Ferreira L., Fernandes O. & Jansen A. M. (2004). *Trypanosoma cruzi* transmission in a captive primate unit, Rio de Janeiro, Brazil. *Acta Trop.* **90**: 97-106.
- Lisboa C., Pinho A., Herrera H., Gerhardt, M., Cupolillo E. & Jansen AM. (2008) *Trypanosoma cruzi* (Kinetoplastida, Trypanosomatidae) genotypes in neotropical bats in Brazil. *Vet. Parasitol.* **156**: 314-318.
- Lorenzo M., Guarneri A., Pires H., Diotaiuti L. & Lazzari C. (2000). Aspectos microclimáticos del hábitat de *Triatoma brasiliensis*. *Cad. Saúde Pública.* **16**: 69-74.
- Mello D. & Texeira M. (1977). Nota sobre a infecção natural de *Calomys expulsus*, Lund, 1841 (Cricetidae-Rodentia) pelo *Trypanosoma cruzi*. *Rev. Saúde Pública.* **4**: 561-564.
- Marinkelle C.J. (1966). Observations on human, monkey and bat trypanosomes and their vectors in Colombia. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.* **60**: 109-116.
- Mas Coma S. (2008). *Importancia de la Evolución en la parasitología y el interés de utilizar una aproximación evolutiva en los estudios parasitológicos*. Documento en línea, disponible en http://www.sesbe.org/documentos_sesbe [consultado: 2009, septiembre, 2]
- Mendonça M., Nehme N., Santos S., Cupolillo E., Vargas N., Junqueira A., Naiff R., et al. (2002). Two main clusters within *Trypanosoma cruzi* zymodeme 3 are defined by distinct regions of the ribosomal RNA cistron. *Parasitology.* **124**: 177-184.
- Morocoima A., Rodríguez M. Herrera L. & Urdaneta-Morales S. (2006). *Trypanosoma cruzi*: experimental parasitism of bone and cartilage. *Parasitol. Res.* **99**: 663-668.
- Mott K., Mota E., Sherlock I., Hoff R., Muniz T., Oliveira T. & Draper C. (1978). *Trypanosoma cruzi* infection in dogs and cats and household seroreactivity to *T. cruzi* in a rural community in northeast Brazil. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* **27**: 1123-1127.
- Nogueira Nascentes G., Ferreira Meira W., Lages-Silva E. & Ramírez L. (2008). Ausência de proteção cruzada experimental induzida por uma cepa *Trypanosoma cruzi*-like isolada de morcego. *Rev. Soc. Bras. Med. Trop.* **41**: 152-157.
- Noireau F., Diosque P. & Jansen A. M. (2009). *Trypanosoma cruzi*: adaptation to its vectors and its hosts. *Vet. Res.* **40**: 26.
- Packchanian A. (1942). Reservoir Hosts of Chagas' Disease in the State of Texas. *Am. J. Trop. Med.* **s1-22**: 623-631.
- Page R. (1994). Parallel phylogenies: reconstructing the history of host-parasite assemblages. *Cladistics.* **10**: 155-173.
- Pavlovsky (1966). *Natural nidity of transmissible diseases, with special reference to the landscape epidemiology of zoonothroponoses*. University of Illinois Press, Urbana & London. USA & UK.
- Pietrzak S. & Pung O. (1998). Trypanosomiasis in raccoons from Georgia. *J. Wild. Dis.* **34**: 132-136.

- Pifano F. (1960). Algunos aspectos de la Enfermedad de Chagas en Venezuela. *Arch. Venez. Med. Trop. Parasit. Med.* **3**: 73-99.
- Pifano F. (1986). El potencial enzootico silvestre del complejo *Trypanosoma cruzi* - *Didelphis marsupialis* - *Panstrongylus geniculatus* y sus incursiones a la vivienda humana del valle de Caracas, Venezuela. *Bol. Acad. Ciencias Fis. Mat. Nat. (Caracas)*. **46**: 9-37.
- Pinho A., Cupolillo E., Mangia R., Fernandes O. & Jansen A. M. (2000). *Trypanosoma cruzi* in the sylvatic environment: distinct transmission cycles involving two sympatric marsupials. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* **94**: 509-514.
- Reinhard A., Fink T. & Skiles J. (2003). A case of megacolon in Rio Grande valley as a possible case of Chagas disease. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* **98 (Suppl. I)**: 165-172.
- Ribeiro R. & Barretto M. (1968). Estudos sobre reservorios e vetores silvestres de *Trypanosoma cruzi* XXVI, Infecção natural do rato d'água *Nectomys squamipes squamipes* (Brants, 1827) pelo *Trypanosoma cruzi*. *Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paulo.* **10**: 229-237.
- Ribeiro R. & Barretto M. (1975). Silvane reservoirs and vectors of *Trypanosoma cruzi*. Natural infection of the rat, *Akodon lasiotis* (Lung, 1841) by *T. cruzi*. *Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paulo.* **17**: 247-52.
- Rodriguez-Roque A. & Correa-Vaz V. (2007). *Doença de Chagas: Ecologia, Roedores*. Documento en Línea. disponible en <http://www.fiocruz.br/chagas/cgi/cgilua.exe/sys/start.htm?sid=31> [Consultado 2010, Enero 16].
- Salazar-Schettino P., Bucio M., Cabrera M. & Bautista J. (1997). First case of natural infection in pigs. Review of *Trypanosoma cruzi* reservoirs in Mexico. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* **92**: 499-502.
- Santos S., Cupolillo E., Junqueira A., Coura J., Jansen A., Sturm N., Campbell D. & Fernandes O. (2002). The genetic diversity of Brazilian *Trypanosoma cruzi* isolates and the phylogenetic positioning of zymodeme 3, based on the internal transcribed spacer of the ribosomal gene. *Ann. Trop. Med. Parasitol.* **96**: 755-764.
- Schofield C. & Dias J. (1998). The Southern Cone initiative against Chagas disease. *Adv. Parasitol.* **42**: 1-27.
- Siqueira-Batista R., Gomes A. P., Rubião E. C. N. & Gonçalves M. L. C. (2007). Infecção por *Trypanosoma cruzi* na Amazônia. En: R. Siqueira-Batista, A. P. Gomes, A. D. Corrêa, M. Geller (Eds). *Moléstia de Chagas*. 2ª ed. Rio de Janeiro, Brasil.
- Stevens J. & Gibson W. (1999) The molecular evolution of trypanosomes. *Parasitol. Today.* **15**: 432-437.
- Teixeira A., Monteiro P., Rebelo J., Argañaraz E., Vieira D., Lauria-Pires L., Nascimento R., et al. (2001). Emerging Chagas disease: Trophic Network and cycle of transmission of *Trypanosoma cruzi* from palm trees in the Amazon. *Emerg. Infect. Dis.* **7**: 100-112.
- Torrealba J., Tonn R. & Carcavallo R. (1985). Venezuela. En: *Factores Biológicos y Ecológicos en la Enfermedad de Chagas*. Eds. Carcavallo R., Rabinovich J. & Tonn R. Centro Panamericano de Ecología Humana y Salud, Buenos Aires, Argentina.
- Urdaneta-Morales S. & McLure I. (1981). Experimental infections in Venezuelan lizards by *Trypanosoma cruzi*. *Acta Trop.* **38**: 99-105.
- Urdaneta-Morales S. & Nironi I. (1996). *Trypanosoma cruzi* in the anal glands of urban opossums. Isolation and experimental infections. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* **91**: 399-403.
- Vago A., Andrade L., Leite A., d'Avila reis D., Macedo A., Adad S., Tostes J., Moreira M., Filho G. & Pena S. (2000). Genetic characterization of *Trypanosoma cruzi* directly from tissues of patients with chronic Chagas disease: differential distribution of genetic types into diverse organs. *Am. J. Pathol.* **156**: 1805-1809.
- Valencio D. (1987) New evidence about the age of the land bridge between south and North America. *J. Geodyn.* **7**: 59-67.

- Walsh J., Molineux D. & Birley M. (1993). Deforestation: effects on vector-borne disease. *Parasitology*. **106**: 55-75.
- Walter A. (2003). Human activities and American trypanosomiasis. Review of the literature. *Parasite*. **10**: 191-204.
- Webster J., Shrivastava J., Johnson P. & Blair L. (2007). Is host-schistosome coevolution going anywhere? *BMC Evol. Biol.* **7**: 91.
- Wood F. & Wood S. (1941). Present Knowledge of the distribution of *Trypanosoma cruzi* in reservoir animals and vectors. *Am. J. Trop. Med.* **S1-21**: 335-345
- Xavier S. C., Vanderson V., D'andrea P, Herrera L., Emperaire L., Alves J., Fernandes O., *et al.* (2007). Mapping of the distribution of *Trypanosoma cruzi* infection among small Wild mammals in a conservation unit and its surroundings (northeast-Brazil). *Parasitol. Int.* **56**:119-128.
- Yeo M., Acosta N., Llewellyn M., Sanchez H., Adamson S., Miles G., Lopez E., *et al.* (2005). Origins of Chagas disease: *Didelphis* species are natural hosts of *Trypanosoma cruzi* I and armadillos hosts of *Trypanosoma cruzi* II, including hybrids. *Int. J. Parasitol.* **35**: 225-33.
- Zeledón R. (1974). Epidemiology, modes of transmission and reservoir hosts of Chagas' disease. pp.51-85. En: Trypanosomiasis and Leishmaniasis with special reference to Chagas' disease, Ciba Found Symp 20, Elsevier, New York, U.S.A.
- Ziccardi M., Lourenço de Oliveira R., Lainson R., Brigido M. & Muniz J. (2000). Trypanosomes of non-human primates from the national centre of primates, Ananindeua, State of Pará, Brazil. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* **95**: 157-159.
- Zingales B., Andrade S. G., Briones M. R., Campbell D. A., Chiari E., Fernandes O., Guhl F., *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.

Recibido el 04/09/2009
Aceptado el 21/02/2010

