

CAPÍTULO 11

1

Interação entre os Insetos Hematófagos e seus Hospedeiros Vertebrados.

Ricardo Nascimento Araújo¹, Nelder de Figueiredo Gontijo¹, Claudio R. Lazzari² e Marcos Horácio Pereira¹.

¹Laboratório de Fisiologia de Insetos Hematófagos, Departamento de Parasitologia - ICB/UFMG. Av. Antônio Carlos 6627, Campus Pampulha, Belo Horizonte, CEP 31.270-901

²Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, UMR CNRS 6035 - Université François Rabelais, Tours, France.

Copyright: © 2012 [Ricardo Nascimento Araújo, Nelder de Figueiredo Gontijo, Claudio R. Lazzari, Marcos Horácio Pereira]. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Considerações Iniciais.

O sangue é uma suspensão altamente nutritiva e, conseqüentemente, vários animais, particularmente artrópodes, o adotaram como alimento principal ou único. Entretanto, o sangue não está disponível livremente, ele circula dentro dos vasos sanguíneos que por sua vez estão escondidos na pele de animais móveis, capazes de se defender de agressores.

Para a maioria dos insetos hematófagos, a ingestão de repastos grandes é vantajosa, uma vez que representa economia de tempo e energia na visita de seus hospedeiros, tempo que poderia ser mais bem utilizado em outras atividades como, por exemplo, na reprodução (Lehane, 2005). Além disso, o tempo gasto para ingerir um repasto sanguíneo deve ser o menor possível, a fim de reduzir o risco de ser detectado e morto pelo hospedeiro (Gillett, 1967). Senda assim, pressões seletivas conduziram os artrópodes hematófagos a desenvolver características particulares relacionadas à morfologia (ex. bombas de sucção potentes), fisiologia (ex. plasticização da cutícula) e adaptações de comportamento (ex. alimentar-se em períodos de repouso do hospedeiro) que os levasse a reduzir o máximo possível a duração dos eventos alimentares.

Insetos hematófagos transmitem doenças debilitantes para os humanos, incluindo malária, doença de chagas, doença do sono, filariose, leishmanioses, dengue, tifo murino e peste bubônica. Além disso, estes insetos causam perdas econômicas na pecuária tanto por danos diretos a animais de criação como por problemas resultantes das doenças transmitidas. De maneira geral, é durante a hematofagia que o agente etiológico circula entre o hospedeiro vertebrado e o seu vetor. Além disso, o sangue obtido pode representar a única fonte de nutrientes para alguns insetos (ex.: triatomíneos, piolhos, percevejos) ou servir de estímulo para a produção de ovócitos (exs. flebotomíneos e mosquitos). Portanto, diferenças no desempenho alimentar interferem diretamente na competência vetorial e/ou na dinâmica populacional de insetos vetores.

Neste capítulo abordaremos como diferenças na fisiologia dos vertebrados (ex. características físicas do sangue) podem afetar a mecânica do processo alimentar dos insetos modulando o desempenho do repasto sanguíneo, tendo como modelo básico os triatomíneos.

Características Gerais do Processo Hematófágico.

O hábito hematófago surgiu nos artrópodes em pelo menos 20 ocasiões diferentes (Wheeler et al., 2001) nos períodos Jurássico e Cretáceo (145 a 65 milhões de anos) (Balashov, 1984; Ribeiro, 1995). A hematofagia envolve três etapas principais: a penetração das peças bucais na pele do hospedeiro, a localização do sangue, e a sua ingestão pelo inseto. A evolução múltipla e independente da hematofagia entre os insetos pode ser observada pela utilização de diferentes peças bucais durante o processo alimentar.

A pele dos vertebrados é dividida em uma porção mais externa chamada epiderme e a derme, que é a camada mais interna. Somente a derme é vascularizada e os insetos em busca de sangue precisam inicialmente introduzir a abertura do canal alimentar (boca funcional) em um vaso sanguíneo do hospedeiro. As peças bucais dos insetos hematófagos são adaptadas tanto para perfurar a pele do hospedeiro como para formar ductos que possibilitem a ingestão do sangue e a secreção da saliva de forma simultânea. De maneira

geral, os insetos hematófagos podem utilizar duas estratégias para a obtenção de sangue. A solenofagia (ou “vessel-feeding”) onde a abertura do canal alimentar é colocada dentro dos vasos sanguíneos, como ocorre em barbeiros, piolhos, pulgas e mosquitos. Nestes grupos de insetos, as mandíbulas e/ou maxilas foram modificadas para formar estiletos longos, finos e perfurantes que são interconectados para formar um tubo longo por onde o sangue é sugado. A segunda estratégia é denominada telmatofagia (ou “pool-feeding”) e consiste em posicionar a abertura do canal alimentar dentro de uma pequena poça de sangue formada pelo rompimento dos vasos pela ação das peças bucais adaptadas para rasgar, dilacerar ou cortar a pele do hospedeiro. Estas peças bucais são encontradas em flebotomíneos, tabanídeos, simulídeos e moscas picadoras (Lehane, 2005).

De maneira geral, os artrópodes hematófagos, ao introduzirem suas peças bucais na pele do hospedeiro em busca do sangue, induzem várias reações reparadoras no hospedeiro. Entre elas estão a agregação plaquetária, contração do vaso lesado, coagulação sanguínea (sendo estes três os componentes da hemostasia), aumento da permeabilidade vascular e a quimiotaxia leucocitária. Além disto, as reações inflamatórias podem ser exacerbadas com o desenvolvimento de uma resposta imune contra os antígenos presentes na saliva destes artrópodes (Ribeiro, 1987; Ribeiro, 1995). Portanto, durante o processo hematofágico, podemos encontrar algumas ou todas estas reações que dificultaram tanto a localização como a ingestão do sangue na pele do hospedeiro.

Do ponto de vista do hospedeiro, a telmatofagia produz maior irritação no local da picada devido à maior agressão dos tecidos que favorece a liberação de mediadores desencadeadores dos fenômenos hemostáticos. Já a solenofagia pode ser comparada à canulação de um vaso por uma agulha de seringa (Jones, 1996) o que produz um menor dano tecidual, minimizando o desencadeamento das respostas fisiológicas de reparo no sítio da alimentação.

Após a localização do sangue, o inseto precisa transferi-lo do hospedeiro para o intestino médio. Para esta finalidade, ele usa bombas de sucção localizadas na sua cabeça. Estas podem ser em número de uma, a bomba cibarial, como em triatomíneos, ou pode ser suplementada com uma segunda, a bomba faríngea, como em mosquitos, simulídeos e tabanídeos. Essencialmente estas bombas funcionam criando uma diferença de pressão, entre a abertura do canal alimentar e o lúmen da cavidade criada na bomba, através da contração da musculatura associada à bomba cibarial (Lehane, 2005).

Biomecânica da Alimentação e Características do Sangue dos Hospedeiros Vertebrados.

Nesta seção forneceremos uma visão geral dos parâmetros que interferem no processo de bombeamento do sangue através do estreito canal alimentar dos insetos. Informações mais detalhadas sobre este assunto podem ser encontradas em Lehane (2005), Kingsolver e Daniel (1995) e Kim et al. (2011). Vários insetos satisfazem seus requisitos nutricionais através de uma dieta totalmente líquida, ao se alimentar de fluidos como néctar e seiva de plantas ou do sangue de vertebrados. Para os insetos hematófagos, a biomecânica da alimentação ainda é pouco compreendida. Recentemente, a utilização de técnicas sofisticadas (Velocimetria por Imagens de Partículas (PIV) e Micro-Imagens de Raios X utilizando Radiação Síncrotron) permitiu uma análise detalhada durante o funcionamento das duas bombas de sucção (cibarial e faríngea) de mosquitos

(Kim et al., 2011). Neste estudo pioneiro foi possível mostrar que a diferença de pressão gerada pelo funcionamento simultâneo das bombas determina uma grande variação da velocidade do fluxo (1,6 a $-0,15 \text{ cms}^{-1}$) dentro do canal alimentar do inseto, condição em que o sangue comporta-se como um fluido não Newtoniano. Entretanto, a maioria dos trabalhos sobre a mecânica da alimentação dos insetos se baseia na equação de Hagen–Poiseuille empregada para fluidos Newtonianos (Bennet-Clark, 1963; Daniel & Kingsolver, 1983; Lehane, 2005; Smith, 1979). De acordo com Lehane (2005), o tamanho do repasto nos insetos hematófagos pode ser razoavelmente estimado pela equação:

$$Q = \frac{\pi r^4 p t}{8 \eta l}$$

Onde Q é o tamanho do repasto (volume ingerido), p é a diferença de pressão entre a extremidade do canal alimentar e o lúmen da bomba de sucção, r é o raio do canal alimentar, l é o comprimento do canal alimentar, t é o tempo de alimentação e η é a viscosidade dinâmica do sangue.

Apesar de simplificado, este modelo permite inferir parâmetros que atuam na interação dos insetos com os seus hospedeiros vertebrados interferindo no processo hematofágico. Entre eles, destacam-se aqueles que modificam a viscosidade do sangue no canal alimentar durante o seu bombeamento para o intestino médio do inseto em questão (ex.: temperatura corporal, hematócrito, agregação eritrocitária, coagulação, agregação plaquetária).

Nos líquidos chamados de Newtonianos, como a seiva e o néctar, a viscosidade depende somente da temperatura e da concentração de solutos. Por outro lado, nos fluidos não Newtonianos como o sangue, além da temperatura e concentração, a viscosidade também varia de acordo com a velocidade de escoamento (que determina a sua taxa de cisalhamento).

Do ponto de vista mecânico, o sangue é uma suspensão de partículas (basicamente hemácias) diluídas em uma solução protéica (plasma). A viscosidade do sangue decresce com o aumento de temperatura, com a diminuição do hematócrito e com o aumento da velocidade de escoamento. Esse último comportamento decorre principalmente da forma como as células sanguíneas se movem dentro dos vasos (ou canal alimentar do inseto em questão). As hemácias tendem a se agregar e aderir umas às outras (agregação eritrocitária) com intensidade variável entre as espécies. Quanto menos agregadas estiverem as hemácias, menor será a dificuldade do sangue em se movimentar (menor viscosidade). Em velocidades de escoamento muito baixas, a agregação eritrocitária pode se tornar tão pronunciada que aumenta muito a viscosidade do sangue.

Outro parâmetro importante que influencia a viscosidade do sangue é o diâmetro do tubo pelo qual ele flui. Para tubos com menos de $100 \mu\text{m}$ de diâmetro, a viscosidade do sangue humano decresce com a redução do diâmetro, atingindo um valor mínimo em tubos de aproximadamente $7 \mu\text{m}$ (diâmetro aproximado da hemácia). Abaixo deste valor ocorre um aumento dramático na viscosidade. Portanto, o diâmetro do tubo em que a viscosidade do sangue é mínima decorre principalmente do tamanho da hemácia do hospedeiro vertebrado em questão. O hematócrito (fração do volume de sangue ocupada pelas hemácias) também varia de acordo com o diâmetro do vaso, por exemplo, em humanos, o hematócrito nas artérias pulmonares é de aproximadamente 40%, enquanto que nos capilares é de aproximadamente 20% ou menos (Goldsmith et al., 1989).

O tamanho e a forma das hemácias variam entre os vertebrados. De maneira geral, nos mamíferos elas são menores e anucleadas, enquanto que nas demais classes são maiores e apresentam núcleo (Tab. I). Em algumas espécies de anfíbios (como a enguia do congo) as hemácias podem chegar a 54,2 μm de diâmetro (Lewis, 1996).

TABELA I: Tamanho e formato dos eritrócitos e do núcleo de diferentes classes de vertebrados (modificado de Lewis, 1996).

Classe	Tamanho das células (μm)	Formato das células	Formato do núcleo
Mamífero	3,2-9,2	Cilíndrico	Sem núcleo
Aves	10-14	Achatado-oval	Achatado-oval
Repteis	14-20	Achatado-oval	Cilíndrico-oval
Anfíbios	19-55	Achatado-oval	Achatado-oval

Existe também uma grande variação na viscosidade do sangue de diferentes espécies de vertebrados (Windberger & Baskurt, 2007). Estudo comparativo com nove espécies de mamíferos mostrou que, em baixas taxas de cisalhamento ($0,7 \text{ s}^{-1}$ e $2,4 \text{ s}^{-1}$), cavalos, porcos, cães e gatos possuem altos valores de viscosidade do sangue, enquanto que, em ovinos, coelho e camundongos, são muito baixas. As diferenças da viscosidade do sangue entre estas espécies é muito maior em baixa taxa de cisalhamento ($0,7 \text{ s}^{-1}$), variando de 6,56 (bovinos) a 38,17 mPas (equinos), do que quando o sangue é submetido a alta taxa de cisalhamento (94 s^{-1}) onde a variação foi de 4,04 (coelhos) a 6,29 mPas (ratos) (Tab. II). A agregação eritrocitária, que exerce grande influência sobre a viscosidade, também varia enormemente entre as espécies de hospedeiro. Mesmo em baixa taxa de cisalhamento ($0,7 \text{ s}^{-1}$), a agregação eritrocitária é indetectável em espécies como camundongos, bovinos, ovinos e coelhos, baixa em ratos e alta em cavalos e gatos (Tab. III) (Windberger et al., 2003). Em mamíferos, o hematócrito varia de 30 a 50%, que são valores altos em comparação às aves, que geralmente apresentam valores de hematócrito e viscosidade do sangue menores. Já a viscosidade dos vertebrados pecilotérmicos não apresenta valores fixos, pois este parâmetro varia de acordo com a temperatura corporal que depende do ambiente (Windberger & Baskurt, 2007).

Os parâmetros reológicos do sangue (ex. viscosidade) podem apresentar variações importantes em processos patológicos (ex. malária) ou durante fenômenos fisiológicos (ex. homeostasia). O sangramento ocorre em locais de dano tecidual (ex. pela movimentação das peças bucais dos insetos) nos hospedeiros vertebrados. O sangramento é estancado por uma série de mecanismos inter-relacionados que envolvem os vasos sanguíneos, a coagulação e a atividade plaquetária. Logo no início do processo de coagulação observa-se um grande aumento na viscosidade do sangue (Puckett et al., 2005), o que dificulta o seu bombeamento, através do tubo digestivo, para o intestino médio do inseto (Araujo et al., 2007; Paim et al., 2011).

TABELA II: Viscosidade total do sangue* e do plasma de espécies de vertebrados em diferentes taxas de cisalhamento (modificado de Windberger et al., 2003).

Espécie	WBV (0,7 s ⁻¹) (mPa s)	WBV (2,4 s ⁻¹) (mPa s)	WBV (94 s ⁻¹) (mPa s)	PV (mPa s)
Cavalo	38,17	20,18	5,18	1,66
Porco	24,69	14,86	4,94	1,58
Cão	22,89	14,58	5,59	1,61
Gato	30,18	15,35	4,44	1,71
Rato	35,40	19,75	6,29	1,59
Boi	6,56	6,29	4,80	1,72
Ovelha	6,59	6,09	4,37	1,49
coelho	8,31	7,44	4,04	1,30
Camundongo	13,37	10,56	4,88	1,31
Homem	33,49	18,53	6,0	1,24

*Sangue com hematócrito a 40%

TABELA III: Índice de agregação eritrocitária do sangue* de espécies de vertebrados em baixas taxas de cisalhamento (modificado de Windberger et al., 2003).

Espécie	AI** (0,7 s ⁻¹)	AI (2,4 s ⁻¹)
Cavalo	0,30	0,32
Porco	0,05	0,04
Cão	0,07	0,11
Gato	0,17	50,10
Rato	0,01	0,01
Boi	0	0
Ovelha	0,01	0
Coelho	0,02	0
Camundongo	0	0
Homem	0,09	0,10

*Sangue com hematócrito a 40%

**O índice de agregação eritrocitária (AI) foi calculado usando a seguinte fórmula: AI=(VTS-VTS após 45 minutos)/VTS, sendo VTS a viscosidade total do sangue.

Apesar dos mecanismos básicos de hemostasia serem conservados entre os vertebrados, existe diferenças marcantes entre as diversas classes. Por exemplo, a via intrínseca da cascata da coagulação é um importante mecanismo hemostático em mamíferos, mas aparentemente tem menor importância nas aves, onde vários fatores desta via da coagulação estão ausentes ou em concentrações muito baixas (Tab. IV) (Lewis, 1996). Além disso, os trombócitos das aves, células que realizam funções similares às plaquetas de mamíferos, são menos eficientes e praticamente não respondem ao ADP e a trombina, importantes indutores da agregação plaquetária (Tab. V) (Lewis, 1996). Mesmo entre as espécies de mamíferos são encontradas variações importantes no número de plaquetas, nas concentrações dos fatores da coagulação e, conseqüentemente, em parâmetros hemostáticos (ex. tempo de sangramento) (Lewis, 1996).

TABELA IV: Presença e concentração dos fatores da cascata da coagulação em diferentes espécies de vertebrados (modificado de Lewis, 1996).

Animal	I mg/d L	II U/m L	V U/m L	VII U/m L	VIII U/m L	IX U/m L	X U/m L	XI U/m L	XII U/m L
Gambá	288	0,1	≥2	0,03	≥2	1,2	≤0,0	1,8	≥1,5
Homem*	150- 450	0,7- 1,3	0,6- 1,5	0,5- 1,3	0,7- 1,4	0,6- 1,7	0,7- 1,3	0,7- 1,4	0,5- 1,4
Coelho	193	2,4	≥10 0	3	3,2	1,2	1,8	2,5	0,8
Rato	164	0,45	2,82	3,91	1,74	0,3	0,77	0,63	1,28
Cão	215	1,43	6,02	4,7	4,49	1,12	2,18	2,79	1,06
Boi	180	0,42	≥2	0,19	≥2	0,76	1,09	1,01	0,97
Galinha	371	0,14	0,06	≤0,0	0,31	≤0,0	≤0,0	≤0,0	≤0,0
Pombo	243	0,21	0,07	0,03	0,55	≤0,0	≤0,0	0,08	0,03
Sapo	337	0,04	0,04	≤0,0	0,04	0,16	≤0,0	≤0,0	0,18
Salaman dra	363	0,11	0,2	≤0,0	≤0,0	≤0,0	≤0,0	≤0,0	≤0,0

*Valores de referência mínimos e máximos para humanos.

TABELA V: Indutores da agregação trombocitária em aves e humanos (modificado de Lewis, 1996).

Reagente	Galinha	Peru	Humano
ADP (5 μ M)	0	0	80
Colágeno bovino (0,19 mg/mL)	5-8	0-5	93
Colágeno e peru (0,2 mg/mL)	0	0-10	75
Ácido aracdônico (0,5 mg/mL)	5-23	3	68
Trombina bovina (0,4 U/mL)	3-8	10	82

Fatores que influenciam o desempenho alimentar dos Triatomíneos.

Os triatomíneos são insetos paurometábolos, grandes e, por isto, necessitam de quantidades consideráveis de sangue (Schofield, 1994). Enquanto uma fêmea adulta de *Triatoma infestans* ingere em torno de 0,41 mL de sangue (Schofield, 1981), o volume aproximado de sangue ingerido por espécies do gênero *Anopheles* é de 0,002 mL, pelo *Culex* é de 0,003 mL e pela *Glossina* é de 0,03 mL (Lehane, 2005). A duração do processo alimentar dos triatomíneos pode levar de poucos minutos até aproximadamente meia hora, dependendo da espécie de hospedeiro e de inseto, do estágio evolutivo e do volume de sangue ingerido.

Os barbeiros (triatomíneos) são insetos solenofágicos retirando o sangue diretamente de vênulas ou arteríolas (Lavoipierre et al., 1959). Seu rostro (ou probóscida) engloba o fascículo (duas maxilas e duas mandíbulas) que penetra na pele do hospedeiro. As mandíbulas ancoram o fascículo dentro da região superficial da pele, enquanto as maxilas penetram na derme e canulam um vaso sanguíneo. Os canais salivar e alimentar são formados pela justaposição dos sulcos presentes em cada maxila (Figura 1). Durante a fase de sondagem, as maxilas permanecem juntas, realizando movimentos oscilatórios a procura do vaso sanguíneo. Após a penetração no vaso sanguíneo, a maxila esquerda coloca-se numa posição retraída em relação à maxila direita, formando a boca funcional, o que antecede a sucção do sangue (Lavoipierre et al., 1959). Segundo Friend e Smith (1971), durante a fase de sondagem, o *Rhodnius prolixus* retira periodicamente amostras do líquido que envolve as maxilas, analisando-o com os quimiorreceptores epifaríngeos e, ao encontrar um vaso adequado, inicia-se a fase de ingurgitamento. Na fase de ingurgitamento, o alimento entra no canal alimentar devido à diferença de pressão gerada pela bomba cibarial que, juntamente com a sua musculatura associada, ocupa grande parte da cabeça do inseto. Para o enchimento da bomba, os músculos associados à bomba cibarial se contraem, deformando a parede dorsal do cibário, com o relaxamento desses músculos, a parede da bomba cibarial retorna à posição original, devido à sua elasticidade, e o sangue é bombeado em direção ao intestino (Figura 2). Cálculos conservativos sugerem que a bomba cibarial de *R. prolixus* é capaz de gerar

pressões maiores do que 2 atmosferas durante o processo alimentar (Bennet-Clark, 1963a).

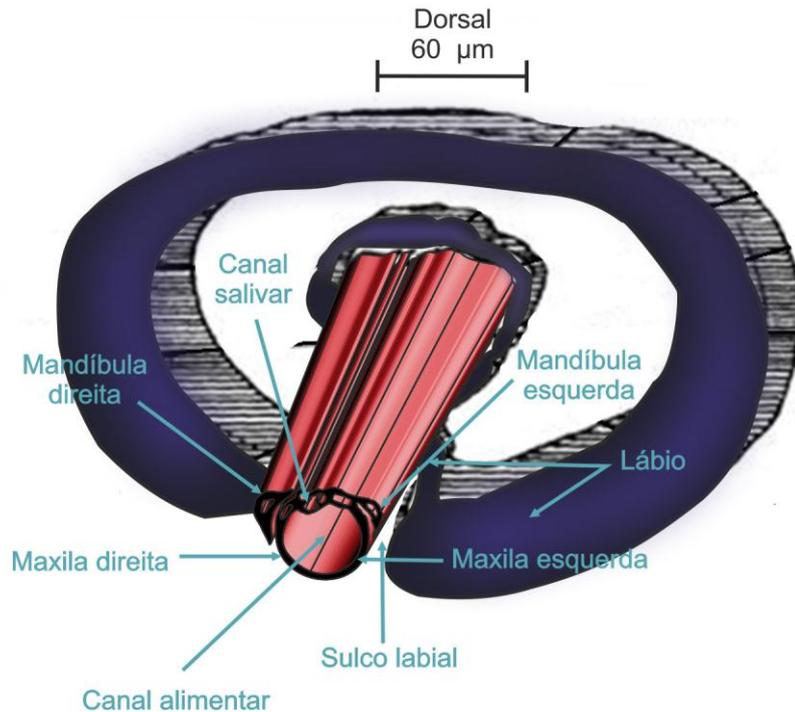


Figura 1: Seção transversal próxima à base da proboscide de uma ninfa de quinto estágio de *Rhodnius prolixus* (redesenhado de Lavoipierre et al., 1959).

As dificuldades enfrentadas pelos insetos hematófagos durante o repasto sanguíneo irão se refletir nos parâmetros alimentares. Estudos de comportamento alimentar indicam que o parâmetro que melhor representa o processo alimentar é a taxa de ingestão ($TI = \text{tamanho do repasto (mg)}/\text{tempo total de contato (min)}$), pois qualquer influência nos outros parâmetros seria refletida na TI (Pereira et al., 2006).

Apesar de geralmente representar menos de 10% do tempo de contato com o hospedeiro, o tempo de sondagem é um período crítico para o processo alimentar dos triatomíneos. A inserção das peças bucais e os movimentos das maxilas na pele vão levar ao dano tecidual que é responsável pela liberação de mediadores e exposição de moléculas que vão desencadear a hemostasia e a inflamação (Ribeiro, 1995). Além disso, esses eventos mecânicos induzem a geração de impulsos nas terminações nervosas próximas ao local da picada. Trabalhos com voluntários humanos sugerem que o período de maior percepção corresponde à inserção das peças bucais na pele do hospedeiro (Schofield et al., 1986). Neste sentido, um prolongamento no tempo de sondagem pode influenciar na capacidade de obter sangue de hospedeiro vertebrado não imobilizado ou anestesiado.

A maior parte do tempo de um repasto completo dos triatomíneos (> 90%) geralmente é gasta no processo de bombeamento do sangue para o intestino médio anterior. Portanto, o principal parâmetro que interfere no desempenho alimentar de uma espécie de triatomíneo, em determinado hospedeiro, é a sua capacidade de manter a frequência de bombeamento elevada e regular durante toda a fase de ingurgitamento (Araujo et al., 2009c; Paim et al., 2011; Sant'Anna et al., 2001). Nesta fase, as paredes dos vasos canulados pulsam em sincronia com as contrações da bomba cibarial devido à passagem do sangue para o canal alimentar do inseto (Lavoipierre et al., 1959). Quanto menor for o diâmetro da

vênula canulada, menor será o seu fluxo sanguíneo e, conseqüentemente, maior será a amplitude da movimentação da sua parede durante a alimentação do inseto. Experimentos de microscopia intravital na pele de camundongo mostraram a formação de agregados de plaquetas e o recrutamento de linfócitos junto ao endotélio venular nas regiões onde ocorre maior vibração da parede do vaso durante a alimentação do inseto (Soares, 2008).

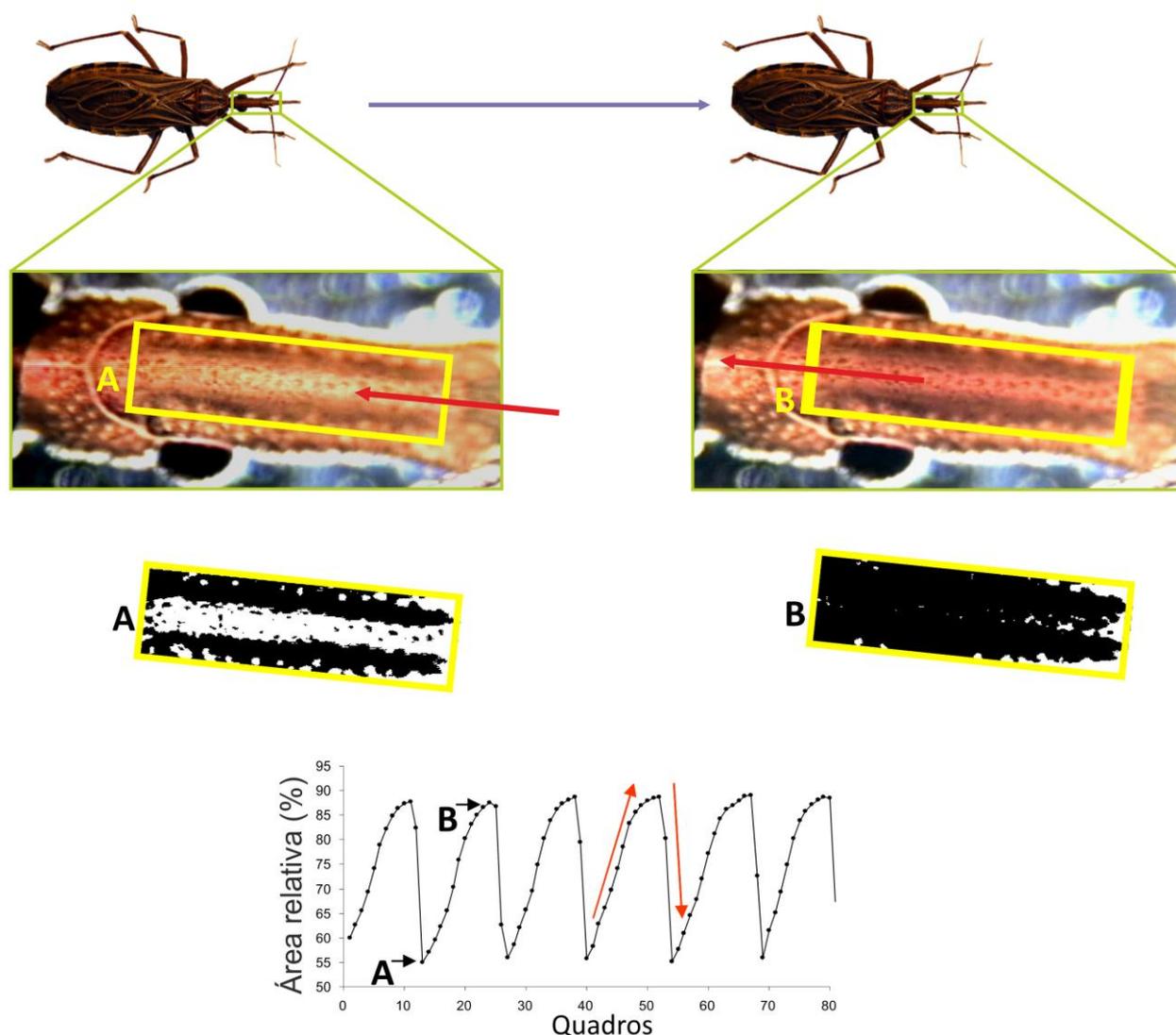


Figura 2: Processo de bombeamento do sangue do vaso sanguíneo dos hospedeiros para o intestino dos triatomíneos (modificado de Araujo et al., 2011).

Portanto o estresse mecânico causado no endotélio durante o bombeamento do sangue pelo inseto, sobretudo em vasos menores, favorece a liberação de mediadores trombogênicos e inflamatórios.

A taxa de ingestão (mg/mL) dos triatomíneos é influenciada por uma série de fatores inerentes aos insetos, à fonte alimentar, à dieta ou ao sítio da picada (Tab. VI). Smith (1979) mostrou que a variação da viscosidade da dieta oferecida em alimentador artificial, de 0,8 a 6,5 cP, reduz a taxa de ingestão de *R. prolixus* em ~8x (tabela x). Lazzari e Nunes (1989) mostraram que a elevação da temperatura

do sangue no alimentador artificial de 6 para 35°C aumentou a taxa de ingestão de *T. infestans* em ~4x. Provavelmente este aumento deve-se principalmente à diminuição da viscosidade da dieta pelo aumento da temperatura.

Nos triatomíneos estudados, a taxa de ingestão tende a ser maior (exceto *Rhodnius nasutus*) em pombos do que em camundongos (Tab. VI). Esta diferença na taxa de ingestão afeta diretamente o tempo necessário para o inseto completar o repasto sanguíneo e conseqüentemente, o tempo de contato com o hospedeiro. Por exemplo, ninfas de 5^o estágio de *Triatoma brasiliensis* gastaram 29.3±4 e 20.2±2.2 minutos para se alimentarem em camundongo e pombo, respectivamente, representando um aumento de mais de 45% no tempo de contato com o hospedeiro mamífero (Guarneri et al., 2000b). Esta maior taxa de ingestão decorre do fato da fase de ingurgitamento, do tempo de sondagem acumulativo e do número de interrupções durante a alimentação também tenderem a ser menores em aves em comparação aos mamíferos (Pereira et al., 2006). A menor duração da fase de ingurgitamento dos triatomíneos em pombos é devida principalmente à maior frequência de contração da bomba cibarial neste hospedeiro (Guarneri et al., 2000b; Sant'Anna et al., 2001; Souza et al., 2011). Nos triatomíneos, tanto a frequência de contração da bomba cibarial como as interrupções durante o repasto são influenciados por fatores ligados ao hospedeiro.

TABELA VI: Taxa de ingestão de diferentes espécies de triatomíneos e cimicídeos ao alimentar em mamíferos e aves.

Espécie	Est.	Taxa de ingestão (mg/min)			Sítio*	Ref.
		Alimentador Artificial (dieta)	Ave (espécie)	Mamífero (espécie)		
<i>R. robustus</i>	5°	16,9 (salina/ATP)	13,3 (P)	7,4 (C)	Pele (ventre)	3
<i>R. nasutus</i>	5°	11,9 (salina/ATP)	8,3 (P)	8,5 (C)	Pele (ventre)	3
<i>R. neglectus</i>	5°	8,3 (salina/ATP)	5,7 (P)	3,1 (C)	Pele (ventre)	3
<i>R. prolixus</i>	5°	~26,2 ^a	-	-	-	1
		(salina/ATP) a	-	-	-	1
		0,8 ^b	-	-	-	1
		~21,6 ^a	-	-	-	1
		(salina/ATP) a	-	-	-	1
		2,2 ^b	19,5 (P)	11,9 (C)	Pele	3
		~14,9 ^a	-	11,8 (C)	(ventre)	6
		(salina/ATP) a	-	16,0 (C)	Pele (dorso)	6
		3,6 ^b	-	-	Veia da cauda	
		~12,9 ^a	-	-		
		(salina/ATP) a	-	-		
		4,5 ^b	-	-		
		~8,5 ^a	-	-		
(salina/ATP) a	-	-				
6,5 ^b	-	-				
24,1	-	-				
(salina/ATP)	-	-				
-	-	-				
-	-	-				
<i>T. pseudomaculata</i>	5°	-	5,0 (P)	3,3 (C)	Pele (ventre)	2
<i>T. viticeps</i>	2°	-	2,1 (P)	1,7 (C)	Pele (ventre)	10
<i>T. infestans</i>	5°	-	25,2 (P)	15,0 (C)	Pele (ventre)	2
<i>T. brasiliensis</i>	5°	-	14,5 (P)	10,8 (C)	Pele	2
		-	-	11,3 (H)	(ventre)	8
		-	-	4,5 (T)	Pele (antebraço)	8
<i>T. brasiliensis</i>	4°	6,0 (suspensão 1) ^c	-	5,8 (R)	Pele (dorso)	5
		-	-	3,0 (T)	Pele (dorso)	5
		4,0 (suspensão 2) ^d	-	3,7 (H)	Pele (antebraço)	4
		-	-	-	-	
<i>T. brasiliensis</i>	3°	-	-	2,3 (C)	Veia da cauda	9
		-	-	4,2 (C) ^e	Veia da cauda	9
<i>C. lectularius</i>	F	-	-	0,9 (C)	Pele (ventre)	7
	M	-	1,0 (P)	0,9 (C)	Pele (ventre)	7
	-	-	-	0,7 (C)	Pele (ventre)	7
<i>C. hemipterus</i>	M	1,2 (sangue humano) ^f	0,4 (P)	0,6 (C)	Pele (ventre)	7
		-	0,7 (P) ^g	-	Pele (ventre)	7
		-	-	-	Pele (ventre)	

Est. - estágio evolutivo: F- adulto fêmea; M – adulto macho.

Ref. - Referências: (1) Smith, 1979; (2) Guarneri et al., 2000; (3) Sant'Anna et al., 2001; (4) Guarneri et al., 2003; (5) Araújo et al., 2009a; (6) Araújo et al., 2009b; (7) Araújo et al., 2009c; (8) Guarneri et al., 2011; (9) Paim et al., 2011; (10) Souza et al., 2011.

*A alimentação nos pombos foi realizada na face ventral do tórax.

Observações: P – pombo; C – camundongo; H – humano; T - *Thrichomys* sp; R – rato; ^apara a estimativa da taxa de ingestão (mg/ml) considerou-se 1mg/μl a densidade das diferentes soluções utilizadas; ^bviscosidade (cP); ^chemácias de rato; ^dhemácias de boi; ^etratado com heparina; ^fdiluído em salina (3:1); ^gtratado com Marevan.

Além de diferenças entre hospedeiros, o local do hospedeiro onde a hematofagia é realizada também interfere no desempenho alimentar dos insetos. Um fator importante relacionado ao local de alimentação é o diâmetro do vaso canulado pelos insetos solenofágicos. *R. prolixus* alimentados na base da veia da cauda de camundongos, onde o vaso possui um diâmetro superior a 500 μm , apresentaram maior taxa de ingestão (~30%) e maior frequência de batimentos da bomba cibarial (~20%) que os alimentados na pele da superfície dorsal (Araujo et al., 2009c), onde as vênulas e arteríolas apresentam um diâmetro médio de 38 a 20 μm , respectivamente (Kalambur et al., 2004). Como mesmo na pele existem vasos de maior calibre (Kalambur et al., 2004), este fato poderia ajudar a explicar a grande variação observada em parâmetros alimentares dos triatomíneos neste sítio de alimentação, sobretudo em hospedeiros mamíferos (Guarneri et al., 2000a, 2003; Sant'Anna et al., 2001). Além disso, triatomíneos podem trocar de vaso durante o processo alimentar, modificando significativamente os parâmetros alimentares durante um mesmo repasto (Araujo et al., 2009c). Uma justificativa plausível para a maior dificuldade dos insetos em se alimentar em vasos de menor calibre é o seu menor fluxo sanguíneo (Ushiyama et al., 2004). Este fato poderia levar o inseto a diminuir a sua taxa de ingestão devido a um menor fluxo sanguíneo ao redor das suas peças bucais (Araujo et al., 2009c). Ademais, o menor fluxo sanguíneo acarretaria um maior estresse mecânico do endotélio e, conseqüentemente, uma maior liberação de mediadores da hemostasia dificultando a tomada de sangue (Soares, 2008).

À medida que o alimento vai sendo depositado no intestino médio anterior ocorre um aumento de pressão devido ao estiramento da cutícula abdominal dos insetos. Esta pressão interfere no esvaziamento da bomba cibarial (bombeamento para o intestino) que, ao atingir um valor crítico correspondente a 25 cm de mercúrio, interromperia a fase de ingurgitamento, sendo o principal mecanismo que determinaria o tamanho do repasto dos triatomíneos (Bennet-Clark, 1963b).

Foi demonstrado que a inibição da atividade anticoagulante presente no intestino médio anterior (onde o sangue é armazenado) dos triatomíneos por RNA interferente (RNAi) ou pela ingestão prévia de trombina levou à redução significativa da quantidade de sangue ingerido pelos insetos em camundongos (Araujo et al., 2007). Esta redução do tamanho do repasto foi acompanhada de uma menor capacidade do inseto em manter a sua frequência inicial de bombeamento do sangue, sendo que estes dois problemas foram revertidos quando os insetos silenciados para o anticoagulante intestinal foram colocados para se alimentar em camundongos previamente tratados com heparina (anticoagulante) (Paim et al., 2011). Resultado semelhante foi obtido com o percevejo *Cimex hemipterus*, que melhorou o seu desempenho alimentar quando alimentado em pombos previamente tratados com um anticoagulante sistêmico (warfarin). Esta melhora foi devido à maior capacidade de manter a frequência da bomba cibarial elevada durante um período maior em comparação com insetos alimentados em pombos não tratados (Araujo et al., 2009a). Considerando que, uma vez iniciada a cascata da coagulação, a viscosidade do sangue aumenta rapidamente (Puckett et al., 2005), a explicação mais simples para que o inseto invista na produção de potentes anticoagulantes intestinais seria evitar um aumento da viscosidade do sangue ingerido dentro do tubo digestivo. Aparentemente, este aumento prejudica o processo de bombeamento do sangue da bomba cibarial para o intestino médio anterior. Por outro lado, a presença de grandes coágulos no intestino não impede o processo digestivo nem a continuidade do ciclo de ninfas de *T. brasiliensis* (Araujo et al., 2007). Provavelmente, como descrito para *R. prolixus* (Hellmann & Hawkins, 1964), *T. brasiliensis* também possui moléculas com atividades fibrinolíticas no intestino

Outro processo que ocorre no ambiente intestinal e que interfere no desempenho alimentar dos triatomíneos por alterar a viscosidade do sangue ingerido durante o repasto é a aglutinação das hemácias. Esta atividade aglutinante intestinal está presente em todos os triatomíneos estudados, mas não aglutina as hemácias de todos os vertebrados testados (Araujo et al., 2009b; Gregorio & Ratcliffe, 1991). Foi demonstrado que quando o inseto se alimenta em um hospedeiro cujas hemácias se aglutinam ao entrar em contato com o conteúdo intestinal (ex. rato) ou quando colocado para se alimentar de uma suspensão de hemácias deste hospedeiro (onde não há interferência da hemostasia), a sua taxa de ingestão é maior do que quando se alimenta de uma suspensão de hemácias que não se aglutinam no intestino médio anterior (ex. boi) (Tab. VI) (Araujo et al., 2009b). Curiosamente, o conteúdo do intestino médio anterior do *T. brasiliensis* é incapaz de aglutinar as hemácias do roedor *Thrichomys apereoides*, uma espécie silvestre abundante que habita o mesmo ecótopo do inseto no nordeste do Brasil (Roque et al., 2005). O fato de não conseguir aglutinar as hemácias pode ajudar a explicar o baixo desempenho alimentar apresentado neste hospedeiro em comparação com rato e humano (Araujo et al., 2009b; Guarneri et al., 2011) e poderia indicar uma clara vantagem adaptativa desenvolvida pelo hospedeiro a fim de reduzir a perda de sangue para o inseto hematófago (Araujo et al., 2009b). A importância da atividade hemaglutinante no desempenho alimentar também foi relatada em mosquitos do gênero *Anopheles*. *Anopheles albimanus* e *Anopheles freeborni*, que aglutinam hemácias de humanos, apresentaram tempo de alimentação inferior a *Anopheles gambiae*, que não possui atividade hemaglutinante no intestino (Chege & Beier, 1998).

Considerações Finais.

O estudo dos fatores relacionados à alimentação de insetos hematófagos é de extrema importância, pois podem estar diretamente relacionados à escolha do hospedeiro e à dinâmica de transmissão de patógenos (Keesing et al., 2006). Estudos apontam que a escolha do hospedeiro está diretamente ligada à interação vetor-hospedeiro sendo esta influenciada por vários fatores, dentre eles a disponibilidade e o comportamento de defesa do hospedeiro e o comportamento alimentar do vetor (Lyimo & Ferguson, 2009; Pereira et al., 2006).

Em triatomíneos, o tamanho da colônia associada ao homem é um fator importante na eficiência de transmissão da doença de Chagas. Diferenças na taxa de ingestão são importantes porque elas determinam o tempo de contato com o hospedeiro e, conseqüentemente, a dinâmica populacional dos triatomíneos, já que esses insetos necessitam de uma quantidade considerável de sangue para completar seu ciclo (Schofield, 1994). *T. infestans* e *R. prolixus*, que são os principais vetores do *Trypanosoma cruzi*, possuem altas taxas de ingestão, que é um fator chave para permitir que estas espécies atinjam altas densidades populacionais no interior das habitações humanas (Pereira et al., 2006). Este padrão de alimentação também influencia na dinâmica de dejeções e, conseqüentemente, na transmissão do *T. cruzi*, pois insetos que obtêm grandes repastos tendem a defecar mais rapidamente (Trumper & Gorla, 1991). Estudos sobre moléculas salivares e intestinais que facilitam a ingestão de sangue em determinados hospedeiros poderão ajudar no melhor entendimento dos processos envolvidos na interação vetor-hospedeiro. Com o crescente número de seqüências gênicas de artrópodes hematófagos depositadas nos bancos de dados, espera-se que estudos nesta área avancem numa escala maior do que tem acontecido nos últimos anos. Além disso, o desenvolvimento de ferramentas que permitam identificar com exatidão a(s) espécie(s) utilizada(s) como hospedeiro pelos artrópodes hematófagos, principalmente para aqueles que

se utilizam de vários hospedeiros, irão indiscutivelmente facilitar o entendimento sobre a escolha da fonte alimentar e dos fatores relacionados, bem como a dinâmica de transmissão de patógenos. Novas ferramentas baseadas em métodos moleculares de tipificação do sangue poderão estimar, com mais exatidão, qualitativamente e quantitativamente quais os hospedeiros preferenciais de cada espécie vetora (Gomez-Diaz & Figuerola, 2010). Em triatomíneos, por exemplo, é sabido que várias espécies exercem hemolinfagia em hospedeiros invertebrados, sendo eles triatomíneos da mesma espécie, de outras espécies ou outros insetos como blaberídeos (Alves et al., 2011; Brumpt, 1914; Ryckman, 1951; Sandoval et al., 2004). Este hábito possui importância epidemiológica por prolongar a sobrevivência de ninfas em períodos de escassez de sangue e por constar como um método de disseminação de tripanossomatídeos entre os triatomíneos (Alves et al., 2011; Anez, 1982; Phillips, 1960; Schaub, 1988). Entretanto, as dificuldades de se estudar tais fenômenos no campo, pelo desconhecimento das fontes alimentares *in loco*, limitam a construção de conclusões mais definitivas sobre o assunto.

Referências Bibliográficas.

- Alves, C.L., Araujo, R.N., Gontijo, N.F., Pereira, M.H., 2011. Importance and physiological effects of hemolymphagy in triatomines (Hemiptera: Reduviidae). *J Med Entomol* 48, 372-381.
- Anez, N., 1982. Studies on *Trypanosoma rangeli* Tejera, 1920. III. Direct transmission of *Trypanosoma rangeli* between triatomine bugs. *Ann Trop Med Parasitol* 76, 641-647.
- Araujo, R.N., Campos, I.T., Tanaka, A.S., Santos, A., Gontijo, N.F., Lehane, M.J., Pereira, M.H., 2007. Brasiliensin: A novel intestinal thrombin inhibitor from *Triatoma brasiliensis* (Hemiptera: Reduviidae) with an important role in blood intake. *Int J Parasitol* 37, 1351-1358.
- Araujo, R.N., Costa, F.S., Gontijo, N.F., Gonçalves, T.C.M., Pereira, M.H., 2009a. The feeding process of *Cimex lectularius* (Linnaeus 1758) and *Cimex hemipterus* (Fabricius 1803) on different bloodmeal sources. *J Insect Physiol* 55, 1151-1157
- Araujo, R.N., Pereira, M.H., Soares, A.C., Pereira, I.D., Diotaiuti, L., Gontijo, N.F., Lehane, M.J., Guarneri, A.A., 2009b. Effect of intestinal erythrocyte agglutination on the feeding performance of *Triatoma brasiliensis* (Hemiptera: Reduviidae). *J Insect Physiol* 55, 862-868.
- Araujo, R.N., Soares, A.C., Paim, R.M., Gontijo, N.F., Gontijo, A.F., Lehane, M.J., Pereira, M.H., 2009c. The role of salivary nitrophorins in the ingestion of blood by the triatomine bug *Rhodnius prolixus* (Reduviidae: Triatominae). *Insect Biochem Mol Biol* 39, 83-89.
- Araujo, R.N., Gontijo, N.F., Guarneri, A.A., Gontijo, A.F., Soares, A.C., Pereira, M.H. 2011, Electromyogram of the Cibarial Pump and the Feeding Process in Hematophagous Hemiptera. In: Mizrahi, J. (Ed.) *Advances in Applied Electromyography*. InTech, Rijeka, Croatia, pp. 137-158.
- Balashov, Y., 1984. Interaction between blood-sucking arthropods and their hosts, and its influence on vector potential. *Ann Rev Ent* 29, 137-156.
- Barth, R., 1952. Anatomy and histology of the subfamily Triatominae (Heteroptera: Reduviidae). I. The head of the *Triatoma infestans*. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 50, 156-196.
- Bennet-Clark, H.C., 1963a. Negative pressures produced in the pharyngeal pump of the blood-sucking bug, *Rhodnius prolixus*. *J Exp Biol* 40, 223-229.
- Bennet-Clark, H.C., 1963b. The control of meal size in the blood sucking bug. *Rhodnius Prolixus*. *J Exp Biol* 40, 741-750

- Brumpt, E., 1914. Importance du cannibalisme et de la coprophagie chez les Réduvidés hématophages (*Rhodnius*, *Triatoma*) pour la conservation des trypanosomes pathogènes en dehors de l'hôte vertébré. Bull Soc Pathol Exot 7, 702-705.
- Chege, G.M., Beier, J.C., 1998. Blood acquisition and processing by three *Anopheles* (Diptera: Culicidae) species with different innate susceptibilities to *Plasmodium falciparum*. J Med Entomol 35, 319-323.
- Daniel, T.L., Kingsolver, J.G., 1983. Feeding strategy and the mechanics of blood sucking in insects. J Theor Biol 105, 661-677.
- Friend, W.G., Smith, J.J., 1971. Feeding in *Rhodnius prolixus*: mouthpart activity and salivation, and their correlation with changes of electrical resistance. J Insect Physiol 17, 233-243.
- Gillett, J.D., 1967. Natural selection and feeding speed in a blood-sucking insect. Proc R Soc Lond B Biol Sci 167, 316-329.
- Goldsmith, H.L., Cokelet, G.R., Gaehtgens, P., 1989. Robin Fahraeus: evolution of his concepts in cardiovascular physiology. Am J Physiol 257, H1005-1015.
- Gomez-Diaz, E., Figuerola, J., 2010. New perspectives in tracing vector-borne interaction networks. Trends Parasitol 26, 470-476.
- Gregorio, E.A., Ratcliffe, N.A., 1991. The distribution of agglutinins and lytic activity against *Trypanosoma rangeli* and erythrocytes in *Rhodnius prolixus* and *Triatoma infestans* tissue extracts and haemolymph. Mem Inst Oswaldo Cruz 86, 181-186.
- Guarneri, A.A., Araujo, R.N., Diotaiuti, L., Gontijo, N.F., Pereira, M.H., 2011. Feeding performance of *Triatoma brasiliensis* (Hemiptera: Reduviidae) on habitual hosts: *Thrichomys laurentius* (Rodentia: Echimyidae) and humans. Vector Borne Zoonotic Dis 11, 443-445.
- Guarneri, A.A., Diotaiuti, L., Gontijo, N.F., Gontijo, A.F., Pereira, M.H., 2000a. Comparison of feeding behaviour of *Triatoma infestans*, *Triatoma brasiliensis* and *Triatoma pseudomaculata* in different hosts by electronic monitoring of the cibarial pump. J Insect Physiol 46, 1121-1127.
- Guarneri, A.A., Diotaiuti, L., Gontijo, N.F., Gontijo, A.F., Pereira, M.H., 2003. Blood-feeding performance of nymphs and adults of *Triatoma brasiliensis* on human hosts. Acta Trop 87, 361-370.
- Guarneri, A.A., Pereira, M.H., Diotaiuti, L., 2000b. Influence of the blood meal source on the development of *Triatoma infestans*, *Triatoma brasiliensis*, *Triatoma sordida*, and *Triatoma pseudomaculata* (Heteroptera, Reduviidae). J Med Entomol 37, 373-379.
- Hellmann, K., Hawkins, R.I., 1964. Anticoagulant and Fibrinolytic Activities from *Rhodnius Prolixus* Stal. Nature 201, 1008-1009.
- Jones, C.J., 1996. Immune responses to fleas, bugs and sucking lice, In: Wikel, S.K. (Ed.) The immunobiology of host-ectoparasitic arthropod relationships. CAB International, Wallingford, pp. 150-174.
- Kalambur, V.S., Mahaseth, H., Bischof, J.C., Kielbik, M.C., Welch, T.E., Vilback, A., Swanlund, D.J., Hebbel, R.P., Belcher, J.D., Vercellotti, G.M., 2004. Microvascular blood flow and stasis in transgenic sickle mice: utility of a dorsal skin fold chamber for intravital microscopy. Am J Hematol 77, 117-125.
- Keesing, F., Holt, R.D., Ostfeld, R.S., 2006. Effects of species diversity on disease risk. Ecol Lett 9, 485-498.
- Kim, B.H., Kim, H.K., Lee, S.J., 2011. Experimental analysis of the blood-sucking mechanism of female mosquitoes. J Exp Biol 214, 1163-1169.
- Kingsolver, J.G., Daniel, T.L., 1995. Mechanics of fluid handling by fluid-feeding insects, In: Boer, R.F.C.G.d. (Ed.) Regulatory mechanisms in insect feeding. Chapman & Hall, New York, pp. 32-73.

- Lavoipierre, M.M., Dickerson, G., Gordon, R.M., 1959. Studies on the methods of feeding of blood-sucking arthropods. I. The manner in which triatomine bugs obtain their blood-meal, as observed in the tissues of the living rodent, with some remarks on the effects of the bite on human volunteers. *Ann Trop Med Parasitol* 53, 235-250.
- Lazzari, C.R., Nunez, J.A., 1989. The response to radiant heat and the estimation of the temperature of distant sources in *Triatoma infestans*. *J Insect Physiol* 35, 525-529.
- Lehane, M.J., 2005. The biology of blood-sucking in insects, Second Edition. Cambridge University Press, New York, NY, 336 p.
- Lewis, J.H., 1996. Comparative hemostasis in vertebrates. Plenum Press, New York and London, 426 p.
- Lyimo, I.N., Ferguson, H.M., 2009. Ecological and evolutionary determinants of host species choice in mosquito vectors. *Trends Parasitol* 25, 189-196.
- Paim, R.M., Araujo, R.N., Soares, A.C., Lemos, L.C., Tanaka, A.S., Gontijo, N.F., Lehane, M.J., Pereira, M.H., 2011. Influence of the intestinal anticoagulant in the feeding performance of triatomine bugs (Hemiptera; Reduviidae). *Int J Parasitol* 41, 765-773.
- Pereira, M.H., Gontijo, N.F., Guarneri, A.A., Sant' Anna, M.R., Diotaiuti, L., 2006. Competitive displacement in Triatominae: the *Triatoma infestans* success. *Trends Parasitol* 22, 516-520.
- Phillips, N.R., 1960. Experimental studies on the quantitative transmission of *Trypanosoma cruzi*: aspects of the rearing, maintenance and testing of vector material, and of the origin and course of infection in the vector. *Ann Trop Med Parasitol* 54, 397-414.
- Puckett, L.G., Lewis, J.K., Urbas, A., Cui, X., Gao, D., Bachas, L.G., 2005. Magnetoelastic transducers for monitoring coagulation, clot inhibition, and fibrinolysis. *Biosens Bioelectron* 20, 1737-1743.
- Ribeiro, J.M., 1987. Role of saliva in blood-feeding by arthropods. *Annu Rev Entomol* 32, 463-478.
- Ribeiro, J.M.C., 1995. Insect saliva: function, biochemistry and physiology, In: Boer, R.F.C.a.G.d. (Ed.) *Regulatory Mechanisms of Insect Feeding*. Chapman & Hall, London, pp. 74-97.
- Roque, A.L., D'Andrea, P.S., de Andrade, G.B., Jansen, A.M., 2005. *Trypanosoma cruzi*: distinct patterns of infection in the sibling caviomorph rodent species *Thrichomys apereoides laurentius* and *Thrichomys pachyurus* (Rodentia, Echimyidae). *Exp Parasitol* 111, 37-46.
- Ryckman, R.E., 1951. Recent observations of cannibalism in *Triatoma* (Hemiptera: Reduviidae). *J Parasitol* 37, 433-434.
- Sandoval, C.M., Duarte, R., Gutierrez, R., Rocha Dda, S., Angulo, V.M., Esteban, L., Reyes, M., Jurberg, J., Galvao, C., 2004. Feeding sources and natural infection of *Belminus herreri* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) from dwellings in Cesar, Colombia. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 99, 137-140.
- Sant'Anna, M.R., Diotaiuti, L., de Figueiredo Gontijo, A., de Figueiredo Gontijo, N., Pereira, M.H., 2001. Feeding behaviour of morphologically similar *Rhodnius* species: influence of mechanical characteristics and salivary function. *J Insect Physiol* 47, 1459-1465.
- Schaub, G.A., 1988. Direct transmission of *Trypanosoma cruzi* between vectors of Chagas' disease. *Acta Trop* 45, 11-19.
- Schofield, C.J., 1981. Chagas disease, triatomine bugs, and bloodloss. *Lancet* 1, 1316.
- Schofield, C.J., 1994. Triatominae, biología y control, 1 Edition. Eurocommunica Publications, 76 p.

- Schofield, C.J., Williams, N.G., Marshall, T.F., 1986. Density-dependent perception of triatomine bug bites. *Ann Trop Med Parasitol* 80, 351-358.
- Smith, J.J., 1979. Effect of diet viscosity on the operation of the pharyngeal pump in the blood-feeding bug *Rhodnius prolixus*. *J Exp Biol* 82, 93-104.
- Soares, A.C., 2008. Alterações vasculares na pele do hospedeiro, influência de lipocalinas salivares e do ambiente intestinal no processo de hematofagia dos triatomíneos (Hemiptera, Reduviidae). Doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Souza, R.C., Soares, A.C., Alves, C.L., Lorosa, E.S., Pereira, M.H., Diotaiuti, L., 2011. Feeding behavior of *Triatoma vitticeps* (Reduviidae: Triatominae) in the state of Minas Gerais, Brazil. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 106, 16-22.
- Trumper, E.V., Gorla, D.E., 1991. Density-dependent timing of defaecation by *Triatoma infestans*. *Trans R Soc Trop Med Hyg* 85, 800-802.
- Ushiyama, A., Yamada, S., Ohkubo, C., 2004. Microcirculatory parameters measured in subcutaneous tissue of the mouse using a novel dorsal skinfold chamber. *Microvasc Res* 68, 147-152.
- Wheeler, W.C., Whiting, M.F., Carpenter, J.C., Wheeler, Q.D., 2001. The phylogeny of the insect orders. *Cladistics* 17, 113-169.
- Windberger, U., Bartholovitsch, A., Plasenzotti, R., Korak, K.J., Heinze, G., 2003. Whole blood viscosity, plasma viscosity and erythrocyte aggregation in nine mammalian species: reference values and comparison of data. *Exp Physiol* 88, 431-440.
- Windberger, U., Baskurt, O.K., 2007. Comparative hemorheology, In: Oguz K. Baskurt, M.R.H., Michael W. Rampling and Hebert J. Meiselman (Ed.) *Handbook of hemorheology and hemodynamics*. IOS Press, Amsterdam, pp. 267-288.