

Estadísticos poblacionales de *Triatoma rubrovaria* en condiciones de laboratorio

Population statistics of *Triatoma rubrovaria* in laboratory

Elena B Oscherov, María E Bar, Miryam P Damborsky y Alicia M F Milano

Cátedra de Artrópodos. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura. Universidad Nacional del Nordeste. Corrientes, Argentina

Descriptores

Triatoma, tablas de vida, reproducción, crecimiento y desarrollo.

Resumen

Objetivo

Obtener parámetros poblacionales de *T. rubrovaria* a fin de caracterizar demográficamente a esta especie.

Métodos

La investigación se realizó entre octubre de 2000 y febrero de 2003 en el laboratorio de artrópodos, Corrientes, Argentina. Se conformaron cinco cohortes de 100 huevos cada una. Los insectos se alimentaron sobre gallina (*Gallus domesticus*). Las cohortes se controlaron semanalmente. La experiencia se llevó a cabo en condiciones controladas de temperatura ($28\pm 3^{\circ}\text{C}$) y humedad relativa del aire ($63\pm 10\%$). Se elaboraron tablas completas de vida y se obtuvieron estadísticos vitales.

Resultados

La mayor mortalidad se registró en ninfas de primero a cuarto estadio. A partir del quinto estadio el número de individuos decreció en forma constante. La expectativa de vida, después de superar las edades críticas, disminuyó en forma lineal. La supervivencia media de los adultos fue 50,2 semanas. La primera oviposición ocurrió a las 40,6 semanas. La fecundidad fue 859,6 huevos, con una media de 22,8 huevos. El período reproductivo fue de 37,7 semanas. El tiempo generacional fue de 55,3 semanas y la tasa neta de reproducción 133,7. La tasa intrínseca de incremento natural resultó 0,088. En una distribución estable de edades 25,3% correspondería al estado de huevo, 72,3% al estado ninfal y 2,4% al estado adulto. Los adultos contribuyeron con más del 70% al valor reproductivo total.

Conclusiones

Triatoma rubrovaria se caracterizó por una supervivencia prolongada como imago, una edad de la primera reproducción tardía y una tasa intrínseca de incremento natural baja.

Keywords

Triatoma life, reproduction table, growth & development.

Abstract

Objective

To obtain *T. rubrovaria* population parameters in order to describe its demographic characteristics.

Methods

The study was carried out in the laboratory of Arthropods, Corrientes, Argentina, from

Correspondencia para/ Correspondence to:

Elena Beatriz Oscherov
Avenida Libertad, 5470 Corrientes
3.400 Argentina
E-mail: ebosche@exa.unne.edu.ar

Investigación subsidiada por la Secretaría General de Ciencia y Técnica. Universidad Nacional del Nordeste (PI n. 617).
Recibido en 13/11/2003. Reapresentado en 15/7/2004. Aprobado en 23/8/2004.

October 2000 to February 2003. Eggs were grouped to form five 100-egg cohorts. Insects were fed on chickens (*Gallus domesticus*). The cohorts were monitored weekly and kept under controlled temperature ($28\pm 3^{\circ}\text{C}$) and relative humidity ($63\pm 10\%$). A life table was constructed and other vital statistics were calculated and recorded.

Results

Higher mortality was recorded in the first through the fourth nymphal stadium. A constant decrease was seen from the fifth nymphal instar. Life expectancy dropped linearly after overcoming the critical stages. Adults mean survival was 50.2 weeks. The first oviposition was after 40.6 weeks. The fecundity was 859.6 eggs with an average 22.8 eggs per female. The reproductive period was 37.7 weeks. The generation time was 55.3 weeks and the net reproduction rate was 133.7. The intrinsic rate of weekly increment was 0.088. In a stable age distribution the population would be composed of 25.3% eggs, 72.3% nymphs and 2.4% adults. Adults accounted for more than 70% of the total reproductive value.

Conclusions

Triatoma rubrovaria had a long survival as imago, a late first reproduction and a low intrinsic rate of natural increase.

INTRODUCCIÓN

Triatoma rubrovaria (Blanchard, 1843) es una especie rupestre que se distribuye a lo largo de afloramientos de areniscas y basaltos en Brasil,⁵ en Uruguay¹⁶ y en Argentina en Misiones, Corrientes y Entre Ríos.^{1,3,10}

Esta especie silvestre llega a la vivienda humana debido a la modificación del ambiente producida por las actividades antrópicas y a la eliminación de *T. infestans* del domicilio que dejó un nicho vacío disponible.¹⁷ Progresivamente se adapta al peridomicilio y coloniza el intradomicilio, transformándose en un importante vector secundario.¹⁶

Triatoma rubrovaria es considerada una especie generalista, que se alimenta de una variedad de hospedadores, incluido el hombre, participando así en el ciclo de transmisión de *Trypanosoma cruzi*.¹⁶ *Triatoma rubrovaria* muestra rapidez en la obtención del alimento y en la emisión de la primera defecación, características que señalan a esta especie como un vector competente para la transmisión de la enfermedad de Chagas.²

El conocimiento de la dinámica poblacional y de las características biológicas de los triatomos son esenciales para diseñar las estrategias de control,¹⁵ especialmente de aquellos vectores secundarios con potencial para establecerse en la vivienda humana.

Los procesos demográficos que ocurren en una población se pueden evaluar mediante la confección de tablas de vida.⁶ Los atributos poblacionales de diferentes triatomos fueron investigados mediante esta técnica por diversos autores.^{7,9,11,12,14,15}

El objetivo del presente trabajo fue obtener parámetros poblacionales de *T. rubrovaria* a fin de caracterizarla demográficamente.

MÉTODOS

La población original se obtuvo a partir de hembras de *T. rubrovaria* provenientes de una cantera de piedras lajas, correspondiente a afloramientos de areniscas con suelos someros, localizada en la estancia Florida (29° 23' S, 57° 50' W) de la ciudad de Mercedes, Corrientes, Argentina. La investigación se realizó entre octubre de 2000 y febrero de 2003.

Se conformaron cinco cohortes de 100 huevos cada una. Se investigó con huevos puestos en el lapso de 0-48 horas, los que se colocaron en recipientes de plástico de 60 cm³. Las ninfas se transfirieron a recipientes de 300 cm³, acondicionados con papel absorbente plegado en abanico para facilitar el acceso a la fuente de alimento y la absorción del exceso de humedad. Los frascos se cubrieron con un tul de nylon. En cada recipiente se colocaron entre 10 y 15 ejemplares para evitar los efectos de la densidad.

Los ejemplares se alimentaron semanalmente sobre gallina (*Gallus domesticus*) durante 30 minutos. Para estimar la duración del desarrollo embrionario se controló diariamente la emergencia de las ninfas. La ecdisis, la mortalidad y la fecundidad se registraron semanalmente.

La experiencia se llevó a cabo bajo condiciones controladas de temperatura ($28\pm 3^{\circ}\text{C}$) y humedad relativa del aire ($63\pm 10\%$), con un fotoperiodo de 12 hs.

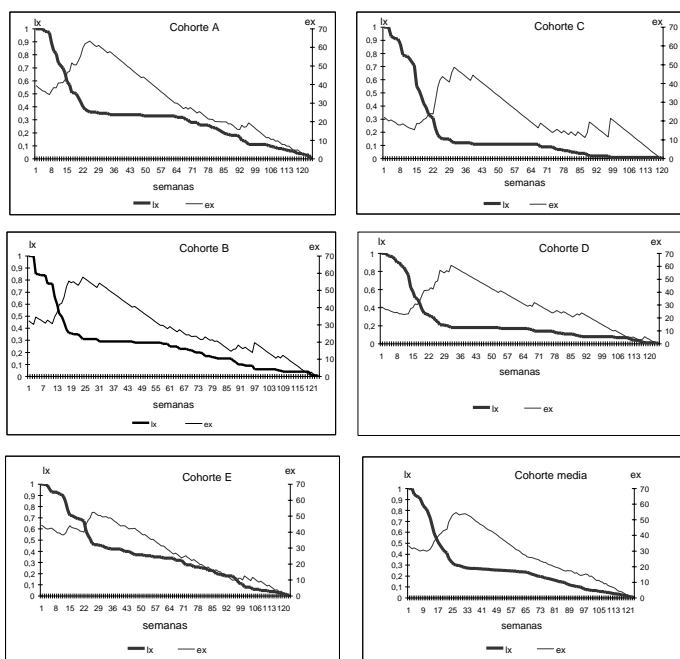


Figura 1 - Supervivencia y expectativa de vida de *Triatoma rubrovaria* en condiciones controladas de laboratorio. Corrientes, Argentina.

A partir de los datos obtenidos, se elaboraron las tablas completas de vida y de reproducción. Se calcularon la tasa neta de reproducción, la tasa intrínseca de crecimiento natural, las tasas instantáneas de natalidad y mortalidad, el tiempo generacional, el valor reproductivo y la distribución estable de edad. Las definiciones y fórmulas de los parámetros mencionados son las utilizadas por Rabinovich, 1972.¹⁵

El análisis estadístico se efectuó con el programa INFostat (2002, versión 1.1). Se utilizó el test *t* de Student ($\alpha=0,05$) para comparar la longevidad de machos y hembras.

RESULTADOS

Supervivencia y expectativa de vida

La supervivencia (l_x) de huevos fue alta en todas las cohortes. El número de sobrevivientes decreció rápidamente hasta las semanas 22, 24 y 25 en las cohortes A, D y E respectivamente y hasta la semana 23 en las cohortes B y C, durante el cuarto estadio ninfal. A partir del punto de inflexión de la curva la tasa de mortalidad específica por edad decreció y la supervivencia disminuyó en forma constante (Figura 1).

La mayor mortalidad de las ninfas de primer estadio (N1) ocurrió en las semanas posteriores al pico de ingreso a esa edad. La mortalidad máxima de las ninfas de segundo estadio (N2) se verificó entre las semanas siete y ocho en todas las cohortes. En las cohortes B y

C se observó un segundo incremento de mortalidad de los ejemplares de esa edad en la semana 16. En las ninfas de tercer estadio (N3) la mortalidad se concentró en las semanas 13 y 15, período que coincidió con la muda de más del 50% de los ejemplares al cuarto estadio (N4). En cuatro de las cinco cohortes, las N4 murieron después que ocurrió el pico de reclutamiento. El patrón de mortalidad de las ninfas de quinto estadio (N5) fue irregular.

El 44% de las ninfas no completó la ecdisis, ya que los individuos no se desprendieron totalmente de la exuvia. El 61% de la mortalidad ninfal total se atribuyó a esta causa; la que fue más notoria en las N2 y N3 de todas las cohortes, mientras que ninguna N1 murió por esta causa.

La supervivencia media de los imagos fue de 50,2 ($\pm 18,4$) semanas. Las hembras vivieron en promedio 47,7 ($\pm 15,4$) semanas y los machos 52,1 ($\pm 20,4$) semanas, esta diferencia no fue estadísticamente significativa ($t=1.41$; $p=0.161$). La longevidad máxima de hembras se registró en la cohorte D (84 semanas) y la de machos en la C (91,7 semanas). Se verificó una supervivencia prolongada de las hembras en las edades post-reproductivas.

La expectativa media de vida (e_x) se incrementó desde el final del tercer estadio hasta el comienzo del cuarto estadio en las cohortes A y E, hasta el comienzo del quinto en la B y D y antes del ingreso a la edad adulta en la C. Los valores de e_x disminuyeron luego en forma constante hasta alcanzar el cero en las semanas 124 en las cohortes A y D y en las semanas 123; 119 y 121 en las cohortes B, C y E respectivamente.

La máxima expectativa de vida en las cohortes A, B, C, D y E se constató en las semanas 24; 23; 30; 31 y 26 respectivamente.

Características reproductivas

El análisis de las características reproductivas se efectuó en base a cuatro cohortes. No se incluyó la cohorte C, debido a que de los 14 ejemplares que alcanzaron el estado adulto, solo uno era hembra.

La primera oviposición ocurrió a los diez meses de iniciado el ciclo. El tiempo mínimo se constató en la cohorte B y el máximo en la E. Una vez ingresado al estado adulto la oviposición se inició entre los ocho y 13 días, con una media de 10,3 días. Cada hembra

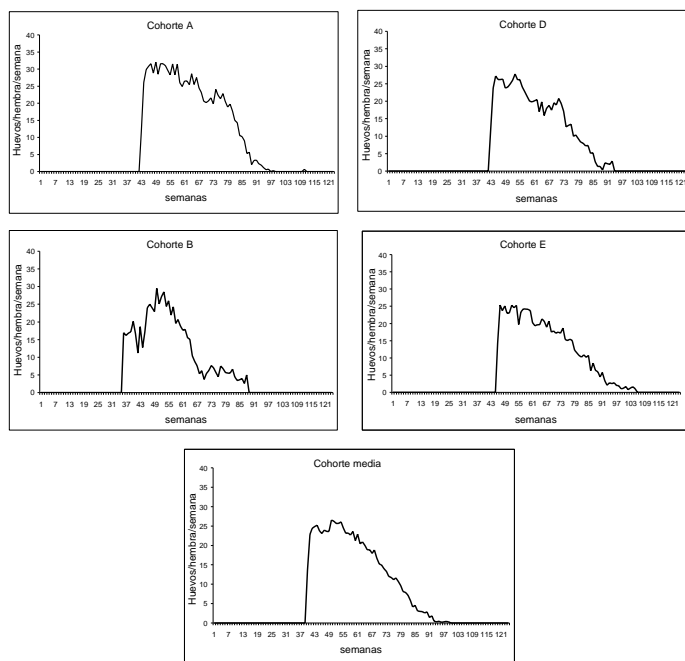


Figura 2 - Edad específica de fecundidad de *Triatoma rubrovaria* en condiciones controladas de laboratorio. Corrientes, Argentina.

colocó 22,8 huevos por semana durante un período reproductivo medio de nueve meses (Tabla 1).

Los valores de fecundidad por edad, expresados como el número de huevos/hembra/semana (m_x) se aprecian en la Figura 2. La curva resultante fue unimodal, pero muy irregular. Durante la primera mitad del período reproductivo las hembras depositaron entre 19 y 32 huevos. Posteriormente el número de huevos disminuyó hasta que las hembras dejaron de ovipositar 24 semanas antes de morir. El máximo esfuerzo reproductivo se verificó en las semanas 2, 7, 11 y 15 en las cohortes E (m_x : 25,4), A (m_x : 32,0), D (m_x : 27,8) y B (m_x : 29,5) respectivamente.

Estadísticos poblacionales

El tiempo generacional fue de 13 meses. Cada hembra fue reemplazada por 133,7 descendientes. La tasa instantánea de natalidad fue 0,165 y la tasa instantánea

de mortalidad fue 0,077 por semana, por lo que la tasa intrínseca de incremento natural resultó igual a 0,088 individuos por semana y la tasa finita de incremento 1,093 (Tabla 2).

La proporción de edades de *T. rubrovaria* en un ambiente estable, y sin cambios en las tasas de mortalidad y fecundidad, sería la siguiente: 25,3% huevos, 22,3% N1, 19,3% N2, 14,6% N3, 9,7% N4, 6,4% N5 y 2,4% adultos.

El valor reproductivo se distribuyó en forma de una curva unimodal simétrica y aumentó gradualmente en las edades pre-reproductivas hasta alcanzar el máximo valor, en el estado adulto, en las semanas 52 y 49 en las cohortes A y E respectivamente y en la semana 45 en las cohortes B y D. El valor reproductivo total fue 5.880,6; 3.550,3; 5.123,9 y 6.212,3 para las cohortes A, B, D y E respectivamente. Los adultos contribuyeron con el 72,9% al valor total, mientras que la suma de los valores correspondientes a huevos y ninfas de primero a cuarto estadio no alcanzó un 10% (Tabla 3).

DISCUSIÓN

La curva de supervivencia fue intermedia entre el tipo dos y três;⁶ la tasa de mortalidad fue alta y constante hasta el cuarto estadio mientras que en el quinto estadio y en los adultos la mortalidad fue baja y el número de supervivientes disminuyó lentamente a lo largo del tiempo. En términos generales la curva de supervivencia fue semejante a la de *T. infestans*.¹⁵

La interrupción de la ecdisis, comprobada en este trabajo, fue una causa importante de mortalidad. En *T. pallidipennis*, Martínez-Ibarra & Katthain-Duchateau¹¹ también comprueban que la mortalidad de las ninfas mayores ocurre durante la muda. La incapacidad para completar el proceso de muda no sería atribuible a la alimentación con sangre de ave, ya que en condiciones de laboratorio el ciclo se com-

Tabla 1 - Características reproductivas de *Triatoma rubrovaria* bajo condiciones controladas de temperatura (28±3°C) y humedad relativa (63±10%). Corrientes, Argentina, 2000-2003.

	A	Cohortes		E	X*	DE**	CV***
		B	D				
Edad de la primera reproducción****	41,6	33,5	41,8	45,4	40,6	5,0	12,3
Primera reproducción después de ingresar al estado adulto****	1,2	1,3	1,5	1,2	1,3	0,1	7,7
Total de semanas reproductivas	56,0	58,0	51,0	60,0	56,3	3,9	6,9
Nº medio de semanas reproductivas/hembra	41,1	35,7	34,4	39,5	37,7	3,1	8,2
Nº total de huevos	15.916	9.993	7.280	16.839	12.507	4.619,9	36,9
Nº medio de huevos/hembra	994,8	832,8	808,9	801,9	859,6	91,1	10,6
Nº medio de huevos/semana	387,3	279,9	211,6	426,3	326,3	98,4	30,2
Nº medio de huevos/hembra/semana	24,2	23,3	23,5	20,3	22,8	1,7	7,5
Fertilidad media (%)	78,0	75,2	65,2	68,0	72,2	6,0	8,3

*Promedio; **Desvío estándar; ***Coeficiente de variación; ****Valores expresados en semanas

Tabla 2 - Estadísticos poblacionales de *Triatoma rubrovaria* bajo condiciones controladas de temperatura (28±3°C) y humedad relativa (63±10%). Corrientes, Argentina, 2000-2003.

	Cohortes				X*	DE**	CV***
	A	B	D	E			
Tiempo generacional (en semanas)	58,2	48,5	53,9	60,6	55,3	5,3	9,6
Tasa reproductiva neta	159,4	96,5	107,4	171,7	133,7	37,3	27,9
Tasa reproductiva bruta	541,9	358,1	517,6	618,7	509,1	109,5	21,5
Tasa intrínseca de incremento natural	0,087	0,094	0,087	0,085	0,088	0,003	3,4
Tasa finita de incremento	1,091	1,099	1,091	1,089	1,093	0,004	0,4
Tasa instantánea de natalidad	0,163	0,186	0,177	0,142	0,165	0,019	11,5
Tasa instantánea de mortalidad	0,076	0,092	0,090	0,057	0,077	0,016	20,8

*Promedio; **Desvío estándar; ***Coeficiente de variación

pleta y se obtienen huevos fértiles teniendo como hospedador un ave.⁴

La alta mortalidad ninfal fue compensada por la longevidad prolongada de los imagos, la que fue superior a la de *T. maculata*, *T. guasayana*, *T. breyeri*, *T. sordida* y *T. infestans*,^{7-9,12,15} pero inferiores a la de *T. pallidipennis*.¹¹ Al igual que en otras especies del género *Triatoma* la longevidad media y máxima de los machos fue mayor a la longevidad de las hembras.^{7,8,11,12,15}

La expectativa de vida alcanzó su máximo valor después de superar el mayor riesgo de mortalidad y a partir de ese momento decreció en forma constante. La edades críticas de *T. rubrovaria* fueron el tercer y cuarto estadio ninfal, mientras que en *T. maculata* y *T. infestans*^{7,15} las edades de mayor mortalidad son el estado de huevo y N1.

La edad de la primera reproducción de *T. rubrovaria* fue similar a la de *T. guasayana*, *T. sordida*, y *T. brasiliensis*^{8,12,14} y dos veces mayor que la edad de *T. maculata* y *T. infestans*.^{7,15} El número máximo de huevos por semana fue inferior al de *T. maculata* y *T. infestans*.^{7,15}

El esfuerzo reproductivo no se concentró en una edad en particular. Durante un período prolongado *T. rubrovaria* colocó semanalmente numerosos huevos. Como consecuencia la tasa de reemplazo fue más alta que la tasa de las otras especies mencionadas.

Respecto a la estructura de edades calculada, el porcentaje de ninfas fue superior al de otras especies. Los adultos representaron el 2,4% de la población, proporción semejante a la de *T. infestans*.¹⁵

El valor reproductivo total de *T. rubrovaria* duplicó al de *T. maculata* y *T. sordida* y fue muy superior al de *T. infestans*.^{7,12,15} Sin embargo, al discriminar por edades, los resultados fueron similares, correspondiendo a los adultos el porcentaje más alto. La importancia del valor reproductivo de cada edad debe ser ponderada en relación a la proporción de edades, si la población alcanza una distribución estable. Esta valoración es la sugerida para el diseño de estrategias de control.¹⁵

En la selección de estrategias vitales que van desde r a k ,¹³ si se compara con *T. maculata* y *T. infestans*^{7,15} se puede afirmar que *T. rubrovaria*, se comportó como k estrategia principalmente por tener un tiempo generacional mayor a un año y su tasa de incremento natural baja.

Se puede caracterizar demográficamente a *T. rubrovaria* como una especie con una tasa alta de mortalidad ninfal compensada por la mayor supervivencia de los imagos, una tasa neta de reproducción alta, una edad de la primera reproducción tardía y un período reproductivo prolongado.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Ricardo Gürtler (Universidad de Buenos Aires) y al Dr. David E. Gorla (Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica - CRILAR) por las sugerencias sobre el manuscrito. Nuestro reconocimiento a Gilberto Avalos y Gonzalo Rubio (Universidad Nacional del Nordeste) por su colaboración en el control y alimentación de los triatomos.

Tabla 3 - Valor reproductivo (expresado como porcentaje del valor total), de *Triatoma rubrovaria* discriminado por edad, bajo condiciones controladas de temperatura (28±3°C) y humedad relativa (63±10%). Corrientes, Argentina, 2000-2003.

Edad	Cohortes				X*	DE**	CV***
	A	B	D	E			
Huevo	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0	0
N1	0,3	0,4	0,2	0,3	0,3	0,1	33,3
N2	0,6	0,8	0,5	0,4	0,6	0,2	28,5
N3	2,1	2,5	2,3	1,0	1,9	0,7	36,8
N4	4,4	6,1	7,5	4,6	5,6	1,4	25,0
N5	19,0	17,9	18,2	19,7	18,8	0,8	4,3
Adultos	73,5	72,4	71,4	73,9	72,9	1,1	1,5

*Promedio; **Desvío estándar; ***Coeficiente de variación

REFERENCIAS

1. Abalos JW, Mischis CC de, Kufner MB. Triatomismo domiciliario en la provincia de Misiones. *Medicina (Buenos Aires)* 1980;40(1):217-21.
2. Bar ME, Milano AMF, Damborsky MP, Oscherov EB, Avalos G. Patrones de alimentación y de defecación de *Triatoma rubrovaria* (Heteroptera: Reduviidae) bajo condiciones de laboratorio. *Rev Soc Entomol Argentina* 2003;62:107-13.
3. Bar ME, Oscherov EB. Triatomismo domiciliario de la provincia de Corrientes, Argentina. II. Áreas rurales del Departamento de Mercedes. *Facena* 1985/86;6:57-66.
4. Bar ME, Oscherov EB, Milano AMF, Damborsky MP. Desarrollo, reclutamiento, mortalidad y fecundidad de *Triatoma rubrovaria* Blanchard 1843 (Heteroptera: Reduviidae) bajo condiciones de laboratorio [on-line]. In: Jornadas de Comunicación Científica y Tecnológica de la Universidad Nacional del Nordeste, Resistencia, Chaco, Argentina. Disponible en URL: <http://www.unne.edu.ar/cyt/2002/06-Biológicas/B-031> [2002 Oct]
5. Carcavallo RU, Martínez A. Biología, ecología y distribución geográfica de los triatominos americanos. In: Carcavallo RU, Rabinovich JE, Tonn RJ, editores. Factores biológicos y ecológicos en la enfermedad de Chagas. Buenos Aires: Organización Panamericana de la Salud, Organización Mundial de la Salud; 1985. p. 149-208.
6. Deevey ES. Life tables for natural populations of animals. *Q Rev Biol* 1947;22:283-314.
7. Feliciangeli MD, Rabinovich J. Vital statistics of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) under laboratory conditions. II. *Triatoma maculata*. *J Med Entomol* 1985;22(1):43-8.
8. Ghilini JM. Estadísticas vitales de *Triatoma guasayana* Wygodzinsky y Abalos 1949 (Hemiptera-Reduviidae) bajo condiciones de laboratorio. *Rev Soc Entomol Argentina* 1982;41(1/4):211-24.
9. Ghilini JM. Estadísticas vitales de *Triatoma breyeri* Del Ponte 1929 (Hemiptera-Reduviidae) bajo condiciones de laboratorio. *Rev Soc Entomol Argentina* 1983;42(1/4):101-11.
10. Massoia E, Di Iorio O. Murciélagos (Chiroptera, Vespertilionidae) asociados a la "Vinchuca Colorada", *Triatoma rubrovaria*, (Hemiptera, Reduviidae). *Rev Inv Agrop (INTA)* 1981;16(2):303-6.
11. Martínez-Ibarra JA, Katthain-Duchateau G. Biology of *Triatoma pallidipennis* Stål 1945 (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) under laboratory conditions. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 1999;94(6):37-840.
12. Oscherov EB, Damborsky MP, Bar ME, Porcel E. Estadísticos poblacionales de *Triatoma sordida* Stål 1859 (Hemiptera: Reduviidae) en condiciones experimentales. *Rev Saúde Pública* 1996;30(5):438-43.
13. Pianka ER. Ecología evolutiva. Barcelona: Ediciones Omega; 1982.
14. Pinto Soares RP, Evangelista LG, Soares Laranja L, Diotaiuti L. Population dynamics and feeding behavior of *Triatoma brasiliensis* and *Triatoma pseudomaculata*, main vectors of Chagas disease in Northeastern Brazil. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2000;95(2):151-5.
15. Rabinovich JE. Vital statistics of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) under laboratory conditions. I. *Triatoma infestans* Klug. *J Med Entomol* 1972;9(4):351-70.
16. Salvatella R, Calegari L, Puime A, Basmadján Y, Rosa R, Guerrero J et al. Perfil alimentario de *Triatoma rubrovaria* (Blanchard, 1843) (Hemiptera, Triatominae) en ámbitos peridomiciliarios, de una localidad rural de Uruguay. *Rev Inst Med Trop São Paulo* 1994;36(4):311-20.
17. Salvatella R, Rosa R, Basmadján Y, Puime A, Calegari L, Guerrero J et al. Ecology of *Triatoma rubrovaria* (Hemiptera, Triatominae) in wild and peridomestic environments of Uruguay. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 1995;90(3):325-8.